

CICLO VITAL, FENOLOGÍA FLORAL Y DICOGAMIA DE *PAROLINIA GLABRIUSCULA* Y *P. PLATYPETALA* (BRASSICACEAE: MATTHIOLEAE) DOS ENDEMISMOS DE GRAN CANARIA

OLGA FERNÁNDEZ-PALACIOS, JULIA PÉREZ DE PAZ Y ROSA FEBLES

Jardín Botánico Canario "Viera y Clavijo". Apdo. 14 de Tafira Alta. 35017 Las Palmas de Gran Canaria. (oferandez@grancanaria.com; jperezdepaz@grancanaria.com; rfebles@grancanaria.com)

Recibido: Noviembre 2006

Palabras claves: Brassicaceae, *Parolinia*, biología reproductiva, fenología estacional, fenología floral, fenología del fruto, dicogamia, protandria, longevidad de la flor, polinización, exposición de polen, formación y desarrollo de semillas

Key words: reproductive biology, Brassicaceae, *Parolinia*, phenology, dichogamy, pollination, pollen presenter

RESUMEN

Teniendo en cuenta que en el género *Parolinia* la falta de información sobre biología reproductiva, es absoluta, se considera que las primeras aportaciones deben ir encaminadas al conocimiento de su ciclo vital y distintos aspectos fenológicos. Se describe por primera vez el ciclo vital, fenología estacional (picos de floración y fructificación) y fenología floral de *P. glabriuscula* y *P. platypetala* con detección de dicogamia y longevidad de la flor, así como de la fenología del fruto. Ambas especies mostraron un ciclo fenológico complejo, con dos picos de floración al año (otoño, primavera) íntimamente relacionados con el régimen de lluvias y dos paradas vegetativas (primavera y verano) en las que se pueden observar yemas latentes y frutos verdes y maduros. Ambas especies presentan dicogamia incompleta en la modalidad de protandria con un ligero solapamiento entre la fase masculina y femenina. Asimismo muestran diferencias morfológicas y de arquitectura floral en la fase masculina y femenina de la flor. El desarrollo y maduración de los frutos es similar en las dos especies (unos 6 meses) pero también difiere en características de longitud y pilosidad de los mismos.

SUMMARY

Considering in the genus *Parolinia* the lack of information about reproductive biology is complete, is considered that the first contribution must go to the knowledge of its vital cycle and different phenology aspects different. It is described for first time the vital cycle, seasonal phenology (flower's peaks and fruit set) and *P. glabriuscula* and *P. platypetala* flower' phenology, detecting dichogamy and flower' longevity, and the fruit phenology. Both species showed a complex phenological cycle, with two peaks of flowering in one year (autum and spring) which are related with the rains rules and two vegetative arrest (spring and summer) where it can see latent bud, green and ripe fruit. Both species show incomplete dichogamy, specifically protandry, with weakly overlapping between the male and female phases. Likewise, show difference in morphology and flower architectural during the male phase and female phase. The developing and ripening of the fruit is similar in both species (during 6 months), but present differences in length and hairiness.

INTRODUCCIÓN

Parolinia Webb es un género exclusivo de las Islas Canarias enmarcado en la Tribu Matthioleae de la familia Brassicaceae (SCHULZ, 1936). Actualmente cuenta con 7 especies de la que cuatro son endemismos de Gran Canaria: *P. ornata* Webb, *P. platypetala* G. Kunkel, *P. filifolia* G. Kunkel y *P. glabriuscula* Montelongo & Bramwell. Se caracteriza por su hábito leñoso y aparente uniformidad tanto en sus caracteres vegetativos como reproductivos. Su distribución es relativamente restringida y aislada en laderas secas y soleadas del piso basal con ligeras variantes y supuestamente con las mismas o similares presiones de selección y situaciones ecológicas similares.

Las dos especies, *P. platypetala* y *P. glabriuscula*, se diferencian en que la primera posee mayor panosidad en general, ramas e inflorescencias rectas, no péndulas, pétalos largamente unguiculados en la base y silicuas con apéndices bifidos. Ambos endemismos se encuentran localizados en una única población, *P. platypetala* en el Barranco de Guayadeque con unos 46.000 individuos y *P. glabriuscula* en la Caldera de Bandama (Fig. 1), con unos 250 individuos censados, y las dos incluidas en las listas rojas de especies amenazadas, con categoría crítica, CR (FERNÁNDEZ-PALACIOS, VILCHES & ORTEGA en BAÑARES *et al.*, 2003; FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2004).

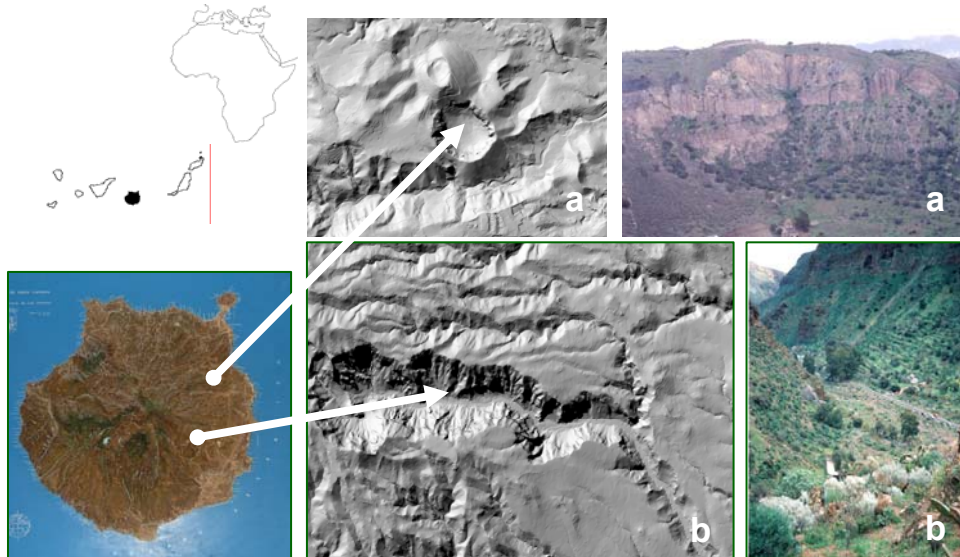


Figura 1.- Distribución geográfica de *P. glabriuscula* en la Caldera de Bandama (a) y *P. platypetala* en el Barranco de Guayadeque (b) de la isla de Gran Canaria.

Hasta el momento, no se conoce información alguna de biología reproductiva en ninguna de las especies del género, de las peculiaridades de su ciclo vital, fenología floral, longevidad de la flor, ni siquiera de su eficacia reproductiva a nivel poblacional, cuestiones básicas para la detección de posibles problemas de erosión micro-morfológica-reproductiva en las poblaciones naturales e

imprescindibles en el diseño de estrategias eficaces de conservación y gestión de los endemismos en peligro.

Tampoco hay antecedentes sobre sus sistemas de cruzamiento, pero los resultados de los experimentos de polinización manual realizados en el JBCVC representando a todas las especies del género *Parolinia* (FERNÁNDEZ-PALACIOS, PÉREZ DE PAZ & FEBLES, en prep.) confirman la presencia del sistema de auto-incompatibilidad esporofítico homomórfico (SSI) generalizado en las Brassicaceae para favorecer la xenogamia (GIBBS, 1986 y 1988; RICHARDS, 1986, 1997). Los sistemas de auto-incompatibilidad, mecanismos reproductivos destinados a evitar la autogamia y favorecer la xenogamia, controlan genéticamente los apareamientos entre los individuos de una población, evitando problemas de consanguinidad y endogamia además de generar biodiversidad en la progenie.

Algunos grupos vegetales albergan mecanismos menos drásticos que la auto-incompatibilidad para reforzar la xenogamia y/o evitar la interferencia entre androceo y gineceo. La dicogamia o separación temporal del androceo y gineceo puede variar en una misma especie según las presiones ambientales de las distintas poblaciones naturales (LLOYD & WEBB, 1986; RICHARDS, 1986, 1997; PÉREZ DE PAZ, 2002).

En la familia Brassicaceae los antecedentes de dicogamia en distintos géneros, muestran que se puede favorecer tanto la protandria (maduración del androceo antes del gineceo), como la protoginia (maduración del gineceo antes de androceo).

Se han encontrado ejemplos de protoginia en *Biscutella* L. de la tribu Lepidieae (OLOWOKUDEJO & HEYWOOD, 1984), *Erysimum* L., de la tribu Hesperideae (Al-Shehbaz en NIETO FELINER, 1991), *Draba* L., de la tribu Drabeae (BROCHMAN, 1993), *Sinapis* L. y *Brassica* L., ambos en Brassicaceae (MASIEROWSKA, 2003), destacando al género *Lobularia* Desv., de la tribu Alysseae por su presencia en Canarias (BORGÉN, 1987). Ejemplos de protandria se han observado en géneros como *Streptanthus* Nutt., en la tribu Streptantheae (PRESTON, 1991), *Diplotaxis* DC., tribu Brassicaceae (RUSTAN, 1996), *Warea* Nutt., tribu Stanieyeae (EVANS *et al.*, 2000) y *Erysimum* L., en la tribu Hesperideae (NIETO FELINER, 1991).

El conocimiento de la dinámica y eficacia reproductiva, de las poblaciones naturales, requiere el conocimiento previo de sus sistemas de cruzamiento, proceso que requiere a su vez, el conocimiento de su ciclo vital, fenología floral con sus respectivos cambios morfológicos, estructurales y fisiológicos en el tiempo, detectando la dicogamia y posteriormente la fructificación y fenología del fruto. Teniendo en cuenta, que en el género *Parolinia* la falta de información sobre biología reproductiva, es absoluta, se considera que las primeras aportaciones deben ir encaminadas al conocimiento de su ciclo vital y distintos aspectos fenológicos.

Esta es la razón por la que este trabajo centra sus objetivos en el conocimiento del ciclo vital y procesos de floración y fructificación de dos de sus especies amenazadas en la isla de Gran Canaria, *P. platypetala* y *P. glabriuscula*, pormenorizando los siguientes apartados:

- (i) Ciclo vital y fenología estacional con picos de floración y fructificación;
- (ii) Fenología floral con detección de dicogamia y longevidad de la flor;
- (iii) Fenología del fruto, maduración y formación de las semillas.

La consecución de estos objetivos contribuirá sin duda alguna al conocimiento necesario y diagnóstico de estas dos poblaciones naturales, que ayudaran a la caracterización de la eficacia reproductiva y/o posibles anomalías de erosión micro-morfológico-reproductiva, de vital importancia para el diseño de estrategias de recuperación específicas y gestión verdaderamente efectiva para estos dos endemismos en peligro, calificados en estado crítico.

MATERIAL Y MÉTODOS

Todas las observaciones fenológicas se han realizado tanto en las poblaciones naturales de las dos especies de *Parolinia*, como en los individuos cultivados de las zonas experimentales del Jardín Botánico Canario "Viera y Clavijo" (JBCVC) donde se mantiene un stock procedente de semillas de cada una de sus poblaciones.

(i) Ciclo vital, fenología estacional y población natural

Para la caracterización del ciclo vital y fenología estacional de la floración y fructificación en las poblaciones de ambas especies, se aplicaron los criterios establecidos en DAFNI (1992), con algunas modificaciones. Para ello, se visitaron las poblaciones naturales a lo largo de todo el año realizando una serie de observaciones periódicas iniciales, con el objetivo de detectar los periodos anuales del ciclo vital de crecimiento vegetativo, floración y fructificación según el estado de los individuos.

Se establecieron porcentajes de manera que en cada una de las poblaciones, se consideró:

- Inicio de floración: hasta un 25% de los individuos con flor
- Pico de floración: más de un 50% de los individuos con flor
- Final de floración y principio de fructificación: menos del 10% de los individuos con flor y alrededor del 80% con fruto verde.

En cada población y en una muestra aproximada de 100 individuos, se llevó a cabo la recopilación de datos mediante la observación y valoración directa de cada individuo, teniendo en cuenta que cada uno puede presentar simultáneamente varios estadios fenológicos (yema, flor y fruto verde).

Se asignó como periodo anual del ciclo el comprendido entre octubre del año en curso y octubre del siguiente año, realizándose las observaciones en el caso de *P. glabriuscula* (PG) durante los años 1995-2001 y en el caso *P. platypetala* (PP) desde 1996 a 2001. Cuando dos visitas a la población natural tenían una separación entre 7 y 15 días, se utilizó la media de los datos obtenidos.

Según DAFNI (1992), los principales parámetros fenológicos: frecuencia de la floración, intensidad, duración, ritmo, secuencia, etc., están determinados por variables ambientales como la temperatura, pluviometría, nubosidad y fotoperiodo. En Canarias la pluviometría puede ser considerada una de las variables más decisivas e importantes por su irregularidad (VEGA, 1992), razón por la cual se quiso hacer patente la relación directa entre los periodos de floración y de lluvia. Para ello se analizaron conjuntamente en una gráfica de líneas los datos fenológicos de floración (considerando e incluyendo los frutos verdes) expresados en porcentajes, frente a los datos pluviométricos suministrados por las estaciones

meteorológicas más cercanas (Excel Microsoft Office, 2001). Los datos pluviométricos de los diferentes años y zonas fueron facilitados por el Centro Meteorológico Territorial Canarias Oriental.

(ii) Fenología floral: desarrollo de la flor. Dicogamia y hercogamia

Las observaciones destinadas a los estudios de fenología floral y del fruto se han llevado a cabo fundamentalmente en zonas experimentales del JBCVC, donde el stock cultivado se mantiene bajo las mismas condiciones climáticas, edáficas y de riego, lo que además de facilitar las observaciones, permite identificar características ecotípicas no fijadas genéticamente.

Los muestreos se centraron en recolectar yemas, botones, flores jóvenes, maduras, marchitas, frutos verdes, maduros y semillas, tanto en individuos de las poblaciones naturales como en los cultivados del JBCVC. Las yemas y flores recolectadas en diferentes estadios se fijaron en FAA (alcohol absoluto: formaldehído: ácido acético glacial, 8:1:1) y almacenadas en alcohol 70% después de 72 horas (DAFNI, 1992).

Con el objetivo de caracterizar los diversos estadios florales, así como su duración, se hicieron observaciones y seguimientos iniciales de la floración y fructificación desde los primeros estadios de yema y botón, hasta el momento en que se produce la caída de todos los verticilos excepto el gineceo y posteriormente la formación y desarrollo del fruto y semillas, según algunos de los criterios de RICHARDS (1986, 1997), DAFNI (1992) y KEARNS & INOUE (1993).

Los distintos estadios observados previamente *in vivo*, se confrontan posteriormente en el laboratorio. Para todas las observaciones, a excepción de las pruebas de receptividad estigmática, se ha utilizado un esteromicroscopio Olympus SZ-CTV bajo luz fría, realizando fotografías con una cámara digital Olympus DP10.

a. Fases del ciclo floral y selección de los marcadores morfológicos externos:

Para las observaciones y seguimientos *in vivo* del ciclo floral de los individuos cultivados en el JBCVC, se marcaron 25 flores en estado de botón en cinco individuos. Cada cierto tiempo, entre 4-6 horas, a lo largo de todo el día y durante varios días, se tomaron datos del desarrollo de la flor, según los cambios de longitud, disposición y color de todos los verticilos y relación entre ellos, perfilando y determinando como punto de partida unos "estadios florales preliminares". Al mismo tiempo se tuvieron en cuenta los cambios de las variables ambientales de temperatura, nubosidad y pluviometría.

b. Detección de la dicogamia o separación temporal de la fase masculina y femenina:

En el laboratorio, bajo una lupa o estereomicroscopio, se han realizado diferentes tipos de observaciones y fotografías sobre papel milimetrado de los diferentes "estadios preliminares" del desarrollo de la flor, en posición lateral y frontal, a distintos aumentos (0.4x, 0.6x, 1x, 2x).

Para determinar la separación temporal de la fase masculina y femenina, se observa el desarrollo y crecimiento del androceo en relación al gineceo y posteriormente, la detección de la dehiscencia de las anteras como signo de

madurez del androceo y de receptividad estigmática como indicador de la madurez del gineceo.

- Dehiscencia de anteras. Detección y localización:

Se realizan observaciones bajo lupa de anteras procedentes de 264 botones y flores en PG y 165 en PP. Se ha comenzado por botones tempranos con anteras indehiscentes, evaluando el proceso desde que aparecen los primeros síntomas de línea de dehiscencia en cada teca, hasta identificar el momento de total dehiscencia en anteras abiertas con polen expuesto.

- Receptividad estigmática: Detección y localización:

Las observaciones de los gineceos, en un total de 29 flores en PG y 19 en PP, se han realizado en un Microscopio Zeiss universal con fluorescencia tomando fotografías a 2.5x y 10x.

Se ha elegido la presencia de "tubos polínicos" en el estilo, como la técnica más adecuada y segura, ya que presupone y garantiza la detección del inicio de la receptividad estigmática y se fundamenta en la tinción de los acúmulos de callosa que se forman periódicamente a lo largo de los tubos polínicos (Williams *et al.*, en KEARNS & INOUE, 1993). La tinción se ha realizado según el protocolo de Martín en DAFNI (1992) y KEARNS & INOUE, (1993) con ligeras modificaciones, empleando Methyl blue en solución acuosa al 0.1% mezclado con K_3PO_4 0.1M de pH 8 ó 9, que bajo el microscopio con luz ultravioleta ilumina con un color amarillo brillante o amarillo-verdoso fluorescente, tanto los acúmulos de callosa como las paredes de los tubos polínicos (DAFNI, 1992).

El inicio de receptividad se determinó, partiendo desde los estadios más avanzados de la flor, donde se asegura una gran cantidad de tubos polínicos a lo largo de todo el gineceo, retrocediendo en la observación hasta los estadios más tempranos, con notable decrecimiento de tubos polínicos (número y desarrollo que apenas alcanzan el estilo) y que indican el comienzo del proceso de maduración del gineceo y por tanto el inicio de la fase femenina de la flor.

La dicogamia o madurez del androceo (fase masculina) respecto al gineceo (fase femenina) se representó en una gráfica de líneas que expresan los porcentajes de dehiscencia y de receptividad estigmática según estadios.

c. Detección de la hercogamia o separación espacial del androceo y gineceo:

En un muestreo de 191 flores en PG y 203 en PP procedentes tanto de las poblaciones naturales como de las cultivadas, se observó la proximidad o posición del androceo en relación al gineceo durante el desarrollo y crecimiento de ambos, diferenciando los estambres largos o medios de los cortos o laterales.

Se realizó un dibujo esquemático de la posición más frecuente del estigma en relación a las anteras según los diferentes estadios (expresado en una tabla de porcentajes) que asimismo se ha representado en una gráfica de crecimiento en mm del gineceo y androceo (según longitud de los filamentos estaminales).

Por último, para caracterizar los estadios definitivos del desarrollo de la flor, se confrontan los datos de los estadios fenológicos preliminares observados *in vivo*, con los cambios internos de la flor observados en el laboratorio, para la detección de la dicogamia, hercogamia y otros cambios florales.

Asimismo se representa gráficamente en una escala de tiempo, la dicogamia y longevidad de la flor o duración del desarrollo y maduración según los distintos estadios florales.

(iii) Fenología del fruto. Fructificación y formación de semillas

En las mismas flores donde se llevó a cabo la observación del desarrollo fenológico de la flor, se realizó el seguimiento de la formación de frutos, desde que las flores pierden sus verticilos más externos (cáliz, corola y androceo) con crecimiento de los gineceos fecundados, hasta que se culmina el proceso de maduración y dispersión de las semillas (Fig. 4: ciclo vital).

El seguimiento y la toma de datos se realizó periódicamente cada 24 horas en los individuos cultivados durante los primeros 15 días, y posteriormente se limitó a una vez por semana.

La madurez de los frutos y estadios asociados, se fueron perfilando mediante el seguimiento de los cambios morfológicos del desarrollo, teniendo en cuenta la longitud total de las valvas, longitud de las astas o cuernos, relación estigma/asta, pérdida de tomento y color de las valvas. Los datos biométricos se tomaron en un muestreo de 52 frutos en PG y 34 en PP. Asimismo se tomaron fotografías de los detalles y estadios del fruto sobre papel milimetrado en visión lateral y frontal a distintos aumentos (0.16 x, 0.75x, 1x).

La duración del desarrollo y maduración del fruto según los distintos estadios se representa gráficamente en una escala de tiempo.

RESULTADOS

(i) Fenología estacional y ciclo vital

Las observaciones que permitieron detectar las peculiaridades del género llevaron a la identificación de las fases o estadios del ciclo vital pudiendo decir que las especies de *Parolinia*, presentan “dos” periodos de floración y fructificación durante el año y dos “paradas vegetativas” íntimamente relacionados con los regímenes de lluvias (Fig. 4):

1. Con las primeras lluvias de otoño se inician los primeros primordios foliares que pueden rodear a nuevas yemas florales activas (Fig. 2a y 2b) que se desarrollan simultáneamente. Al mismo tiempo se activan unas yemas minúsculas que habían detenido su desarrollo en el periodo estival de parada vegetativa y que se han denominado “yemas latentes” (Fig. 2c) dando lugar a las primeras flores y frutos verdes.

En la base de las pequeñas inflorescencias, que se desarrollan de forma acrópeta hacia el ápice, surgen los primordios foliares responsables del crecimiento vegetativo de las ramas (Figs. 3 y 4). Es a partir de este momento, cuando se originan también nuevas ramas, que paulatinamente se van desarrollando desde la base de las infrutescencias y sucesivas inflorescencias que comienzan a declinar hacia finales del invierno.

Ambas especies pueden presentar también frutos maduros procedentes de floraciones anteriores que persisten sin diseminar y se han denominado “frutos latentes” (Fig. 3a).

Comienza así de forma simultánea el ciclo vegetativo y reproductivo, que alcanza el **primer pico de floración** hacia finales de otoño o principios del invierno, dependiendo del régimen de lluvias.

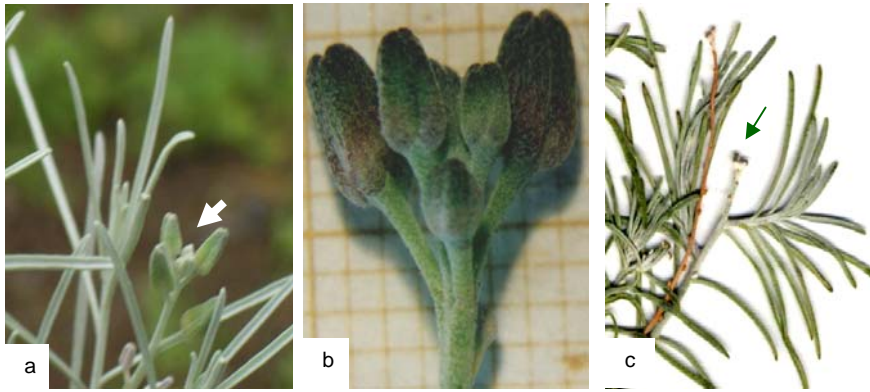


Figura 2.- Detalles del ciclo vital mostrando yemas activas (a y b) y yemas latentes (c) en PG.



Figura 3.- Inflorescencia acrópeta de PG (a) mostrando flores del mismo color y un fruto temprano inmaduro (flecha). Detalles de una flor (b) mostrando internamente el androceo y gineceo. Antera (c) en la que se señala la base (b) zona media (m) y ápice (a).

2. Con la culminación de la primera floración aparece la primera parada vegetativa y el desarrollo de los primeros frutos (Figs. 3a, 4 y 5).

3. Con las lluvias de finales de invierno y/o principio de primavera se produce un **segundo pico de floración**, generalmente menos intenso, con menor número de individuos y de menor duración que el primero, que se justifica porque también en este periodo, las lluvias son habitualmente menos intensas aunque hayan excepciones el año 2001 (Fig. 5).

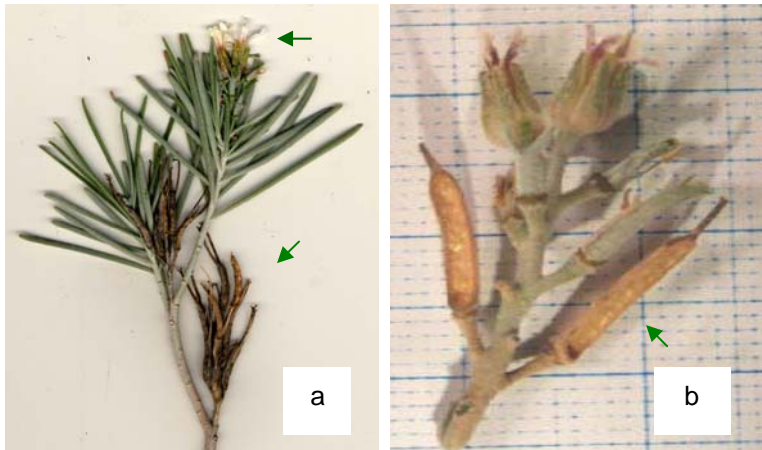


Figura 4.- Ramas nuevas (a) con Inflorescencia (flecha) e infrutescencia con frutos latentes (flecha inferior). Infrutescencia (b) con frutos basales ya diseminados mostrando replos (flecha), frutos inmaduros y flores marchitas apicales.

En este segundo pico se vuelven a activar las yemas latentes de la floración anterior, se originan algunas yemas activas y ambas se desarrollan hasta la formación de nuevas flores, produciéndose de nuevo otro “crecimiento vegetativo” simultáneo, también menos intenso. En esta segunda floración se observa la formación de nuevos frutos y la maduración de los que proceden de la floración anterior.

4. Con la culminación de esta floración aparece la “segunda parada vegetativa” que tiene lugar durante el periodo estival y es cuando se produce la dispersión o diseminación de los frutos y semillas formadas durante la primera floración (Fig. 4b), ya que los frutos de esta segunda floración, están todavía inmaduros (Figs. 5, 19 y 20).

La parada vegetativa concluye con las nuevas lluvias del otoño siguiente, momento de la culminación del ciclo pues se produce la germinación de las semillas, emergencia y establecimiento de plántulas y el comienzo de un nuevo ciclo anual (Fig. 6).

En resumen:

Las especies de *Parolinia* presentan dos periodos de floración y fructificación durante el año con dos paradas vegetativas.

1º) Se define como “parada vegetativa” al periodo del ciclo vital donde los individuos no presentan primordios foliares activos ni flores, aunque pueden coexistir: yemas latentes con frutos verdes, maduros y/o diseminados mostrando solo replos (Fig. 4).

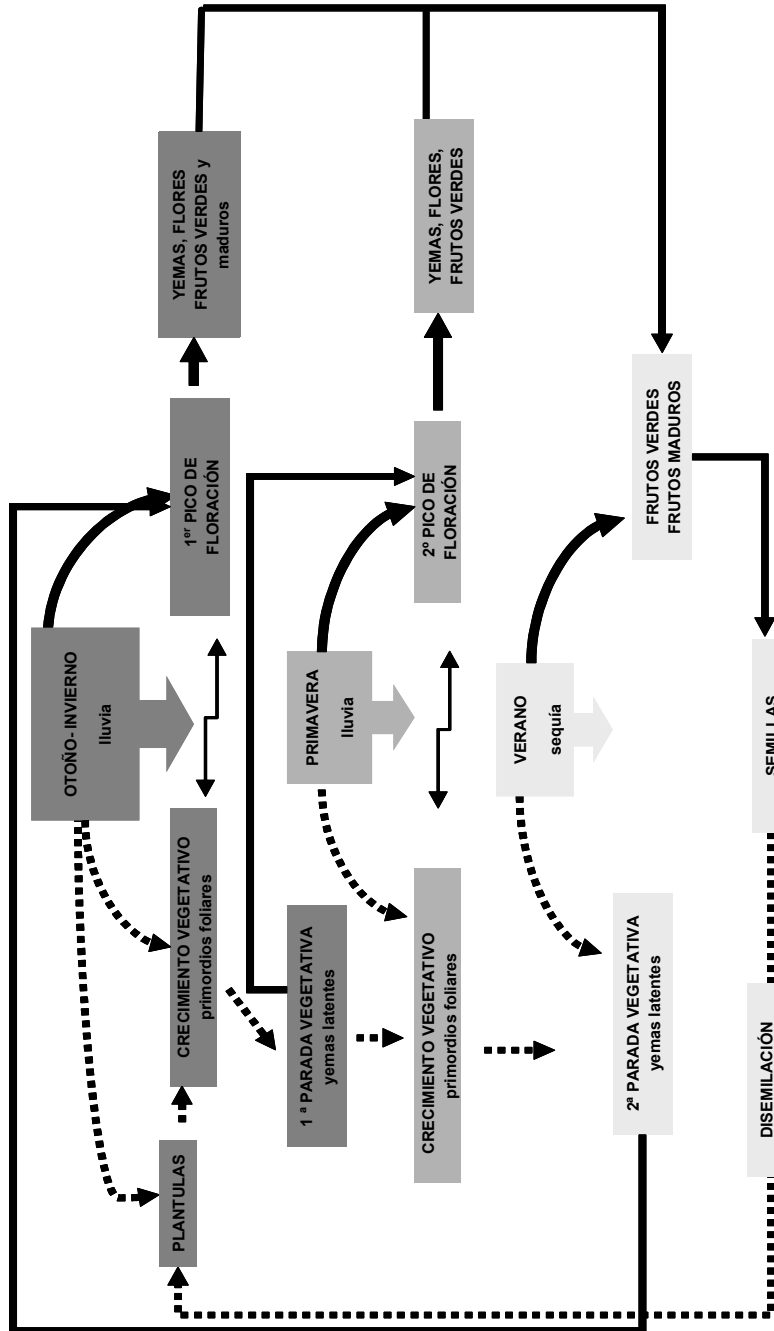


Figura 5.- Fenología estacional y ciclo vital de *P. platypetala* y *P. glabriuscula*: periodos de floración, fructificación y parada vegetativa.

2º) Durante los periodos de parada vegetativa, las especies pueden presentar yemas minúsculas inactivas que se han denominado “yemas latentes” y que pueden continuar su desarrollo con las siguientes lluvias (Fig. 2).

3º) El crecimiento vegetativo se produce casi simultáneamente con el periodo reproductivo de manera que los individuos pueden presentar primordios foliares, que coexisten con yemas activas, flores, frutos verdes y frutos latentes (Figs. 3 y 4).

4º) En el primer pico de floración, las especies pueden presentar frutos maduros procedentes de floraciones anteriores que persisten sin diseminar y se han denominado “frutos latentes” (Fig. 4).

(ii) Fenología floral: desarrollo de la flor

Como resultado de las observaciones *in vivo* durante el desarrollo de la flor, se obtuvieron los primeros marcadores de referencia o “estadios preliminares” referidos a una serie de cambios morfológicos de los verticilos externos e internos, y posteriormente en el laboratorio, con la detección de la dicogamia, se han establecido y caracterizado los “siete estadios fenológicos definitivos”.

Las características que definen cada estadio y su duración aproximada, se detallan a continuación para las dos especies estudiadas:

Estadio 0. Yema:

Se considera como punto de partida las yemas que alcanzan un tamaño máximo inmediatamente anterior o igual al estadio de botón cerrado, en las que todavía no se vislumbran pétalos (Fig. 7). En el interior, el androceo presenta estambres con el filamento apenas desarrollado y con las anteras prácticamente maduras pero todavía cerradas. Asimismo el gineceo está todavía poco desarrollado e inmaduro (Fig. 7). El tránsito al siguiente estadio puede presentar una duración variable, de uno a dos días.

Estadio 1. Botón cerrado:

Botones que pueden alcanzar un tamaño de 0.5-0.8 mm de longitud en *P. platypetala* (PP) y de 0.3-0.6 mm en *P. glabriuscula* (PG). Los sépalos se separan ya por el ápice dejando ver los pétalos que pueden sobrepasar al cáliz en algunos mm, pero todavía no presentan orificio (Fig. 8).

En el interior, el androceo que sigue creciendo ligeramente, se encuentra más desarrollado que el gineceo (Figs. 8, 17 y 18). Las anteras ya pueden presentar “línea de dehiscencia” y algunas incluso alcanzar la dehiscencia (Fig. 7) pero en porcentajes tan bajos que se han considerado influenciados por el tratamiento e iluminación de las muestras.

El gineceo ha experimentado también un ligero crecimiento y el estigma iguala o supera las anteras cortas, aunque frecuentemente alcanzan la mitad (62% en PP y 59% en PG) de las anteras largas (Figs. 8, 17 y 18; Tablas 1 y 2).

Se ha estimado la duración de este estadio en unas 12 horas en *P. platypetala* y 8 en *P. glabriuscula* (Fig. 19b).

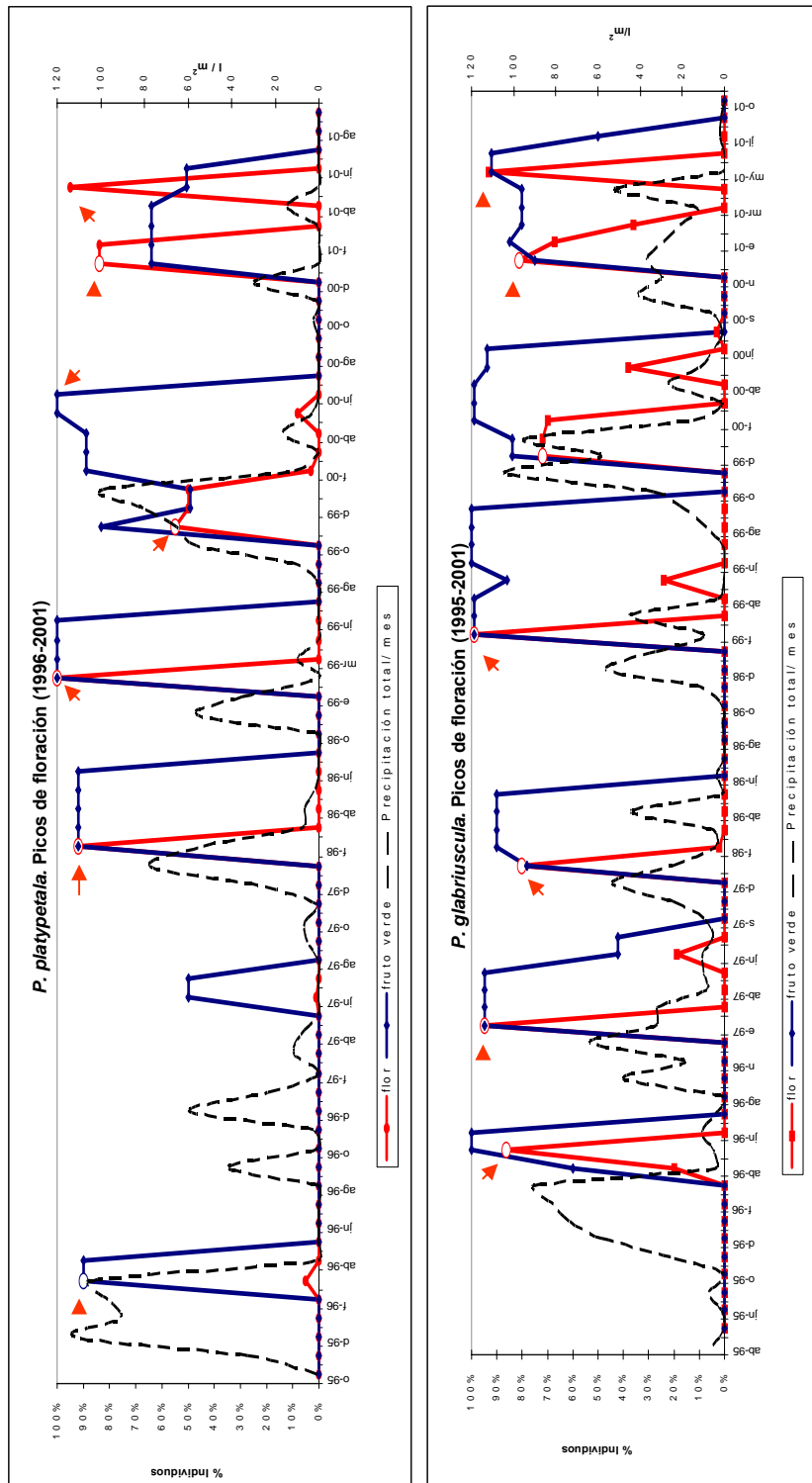


Figura 6.- Fenología estacional y picos de floración en varios ciclos anuales. *P. platypetala* (1996-2001) y *P. glabriuscula* (1995-2001). Las líneas continuas de color corresponden a los datos de flor y fruto verde y la línea discontinua a los datos pluviométricos.

E 0. YEMA

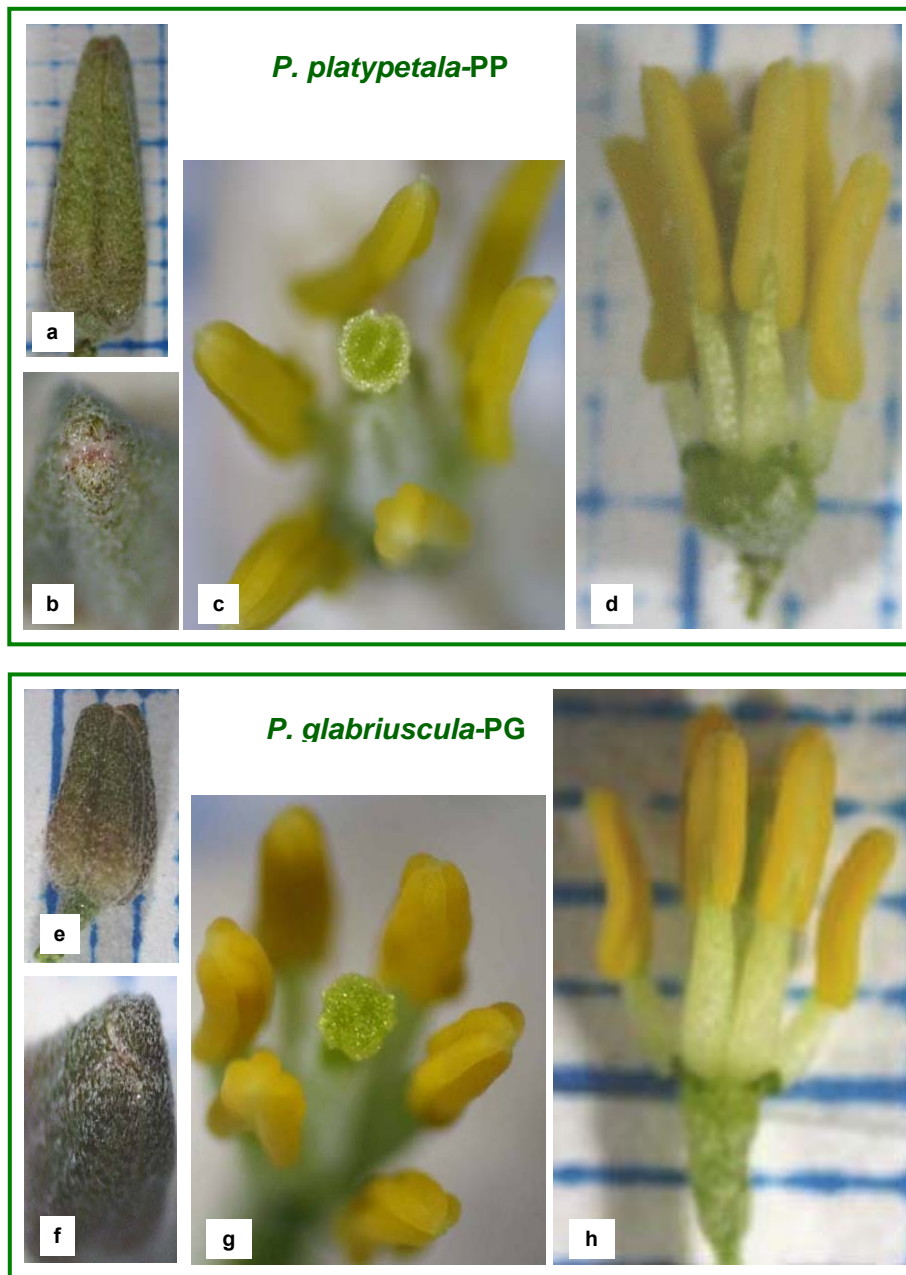


Figura 7.- Estadío 0: YEMA sin pétalos visibles (a, b, e, f). Androceo con anteras sin dehiscencia, filamento estaminal poco desarrollado y gineceo poco desarrollado o inmaduro (c, d, g, h).

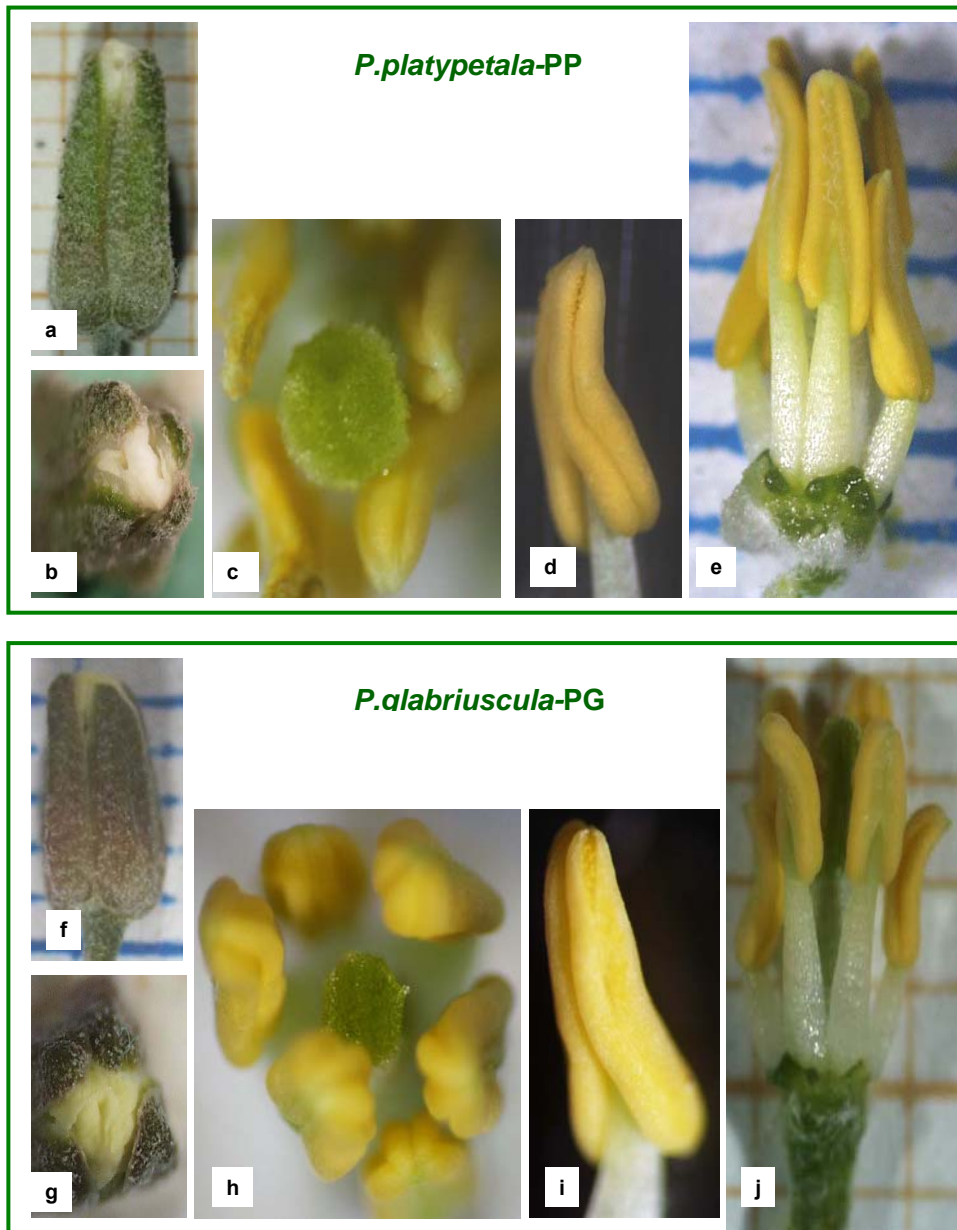
E1. BOTÓN CERRADO

Figura 8.- Estadio 1: BOTÓN CERRADO con pétalos visibles en el ápice (a, b, f, g). Androceo con estambres más desarrollados y anteras con línea de dehiscencia (c, d, e, h, i, j). Gineceo todavía inmaduro pero ligeramente más largo (e-j).

Estadio 2. Botón abierto:

Botones donde los pétalos continúan creciendo y comienzan a separarse presentando un orificio central (Fig. 9). Tanto el gineceo como el androceo siguen creciendo ligeramente, principalmente los filamentos de los estambres largos o medios (Fig. 17). Las anteras se muestran dehiscentes alcanzando PP un 29% en las largas y 21% en las cortas, mientras que PG alcanza un 31% en las largas y un 18% en las cortas y por tanto se considera que se ha iniciado la fase masculina de la flor (Fig. 19).

El estigma, todavía sin polen, en PP puede permanecer al mismo nivel de las anteras cortas o en la base de las anteras largas (47%) y en PG superar las cortas alcanzando las anteras largas un 43% (Figs. 8, 17 y 18; Tablas 1 y 2).

La duración de este estadio varía de unas 12 horas en PP a unas 8 horas en PG (Fig. 19b).

Estadio 3. Flor no expandida:

Flor con los sépalos unidos, dando lugar a pétalos imbricados todavía sin desplegar y aunque se muestran levantados pueden empezar a curvarse por el ápice (Fig. 10). El orificio central se amplía y se ponen de manifiesto dos tipos de flor: uno generalmente circular, que permite ver el interior con las anteras todavía unidas, prácticamente único en PG, y otro tipo generalmente alargado denominado profundo que no permite ver el interior, frecuente en PP (Fig. 10c).

En el androceo, se observa en ambas especies un crecimiento más acusado del filamento de las anteras largas (Figs. 17 y 18). En PP las anteras, pueden presentar dehiscencia casi generalizada (78% largas y 72% cortas) y sin embargo PG presenta una ralentización de la dehiscencia en ambos tipos anteras (37% largas y 26% cortas). Se acusa pues la fase masculina en PP (Fig. 19a).

El gineceo sigue creciendo moderadamente en ambas especies y el estigma se sigue encontrando al mismo nivel o superando las anteras cortas o situándose en la base de las anteras largas en ambas especies (63% en PP y 52% en PG). El estigma todavía no es receptivo aunque se observa marginalmente cubierto de polen en PP. (Figs. 10, 17 y 18; Tablas 1 y 2). Esto se explica, por la estructura espacial del androceo y la forma longitudinal-lateral en que tiene lugar la dehiscencia de las anteras. La liberación del polen de las anteras es lateral y se inicia mediante la línea de dehiscencia orientada hacia los estambres adyacentes, hasta el momento en que se produce la dehiscencia con desgarro de la teca que libera al polen sobre el estigma primero en los bordes hasta quedar totalmente cubierto.

La duración del estadio se ha estimado en unas 24 horas en PP hasta unas 8 horas en PG (Fig. 19b).

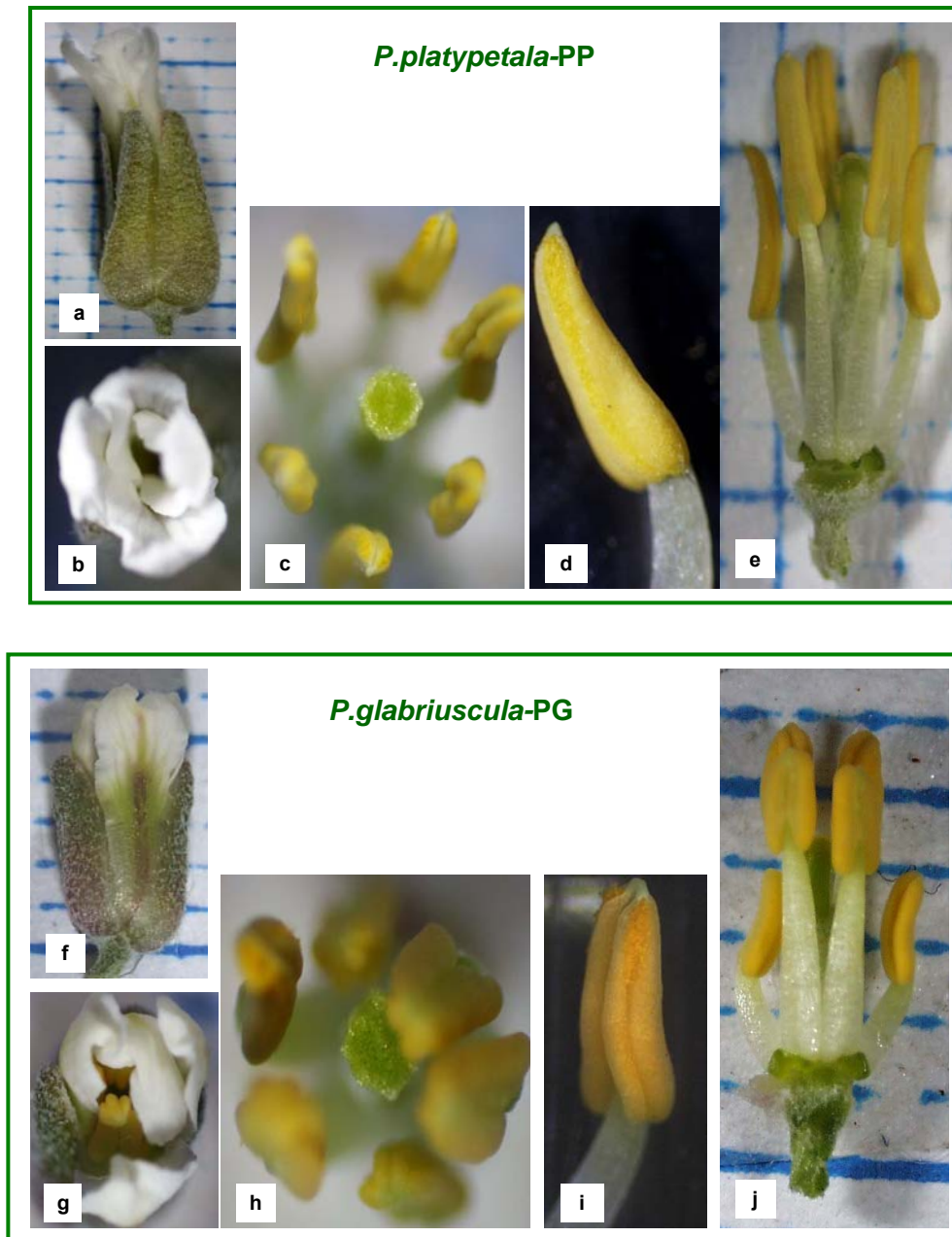
E2. BOTÓN ABIERTO

Figura 9.- Estadío 2. Botón abierto: con orificio (a, b, f, g) y ligero desarrollo del androceo y gineceo; anteras con línea de dehiscencia (c, d, e, h, i, j); estigma sin polen pudiendo superar las anteras laterales en PP (e) y en PG (j).

E3. FLOR NO EXPANDIDA

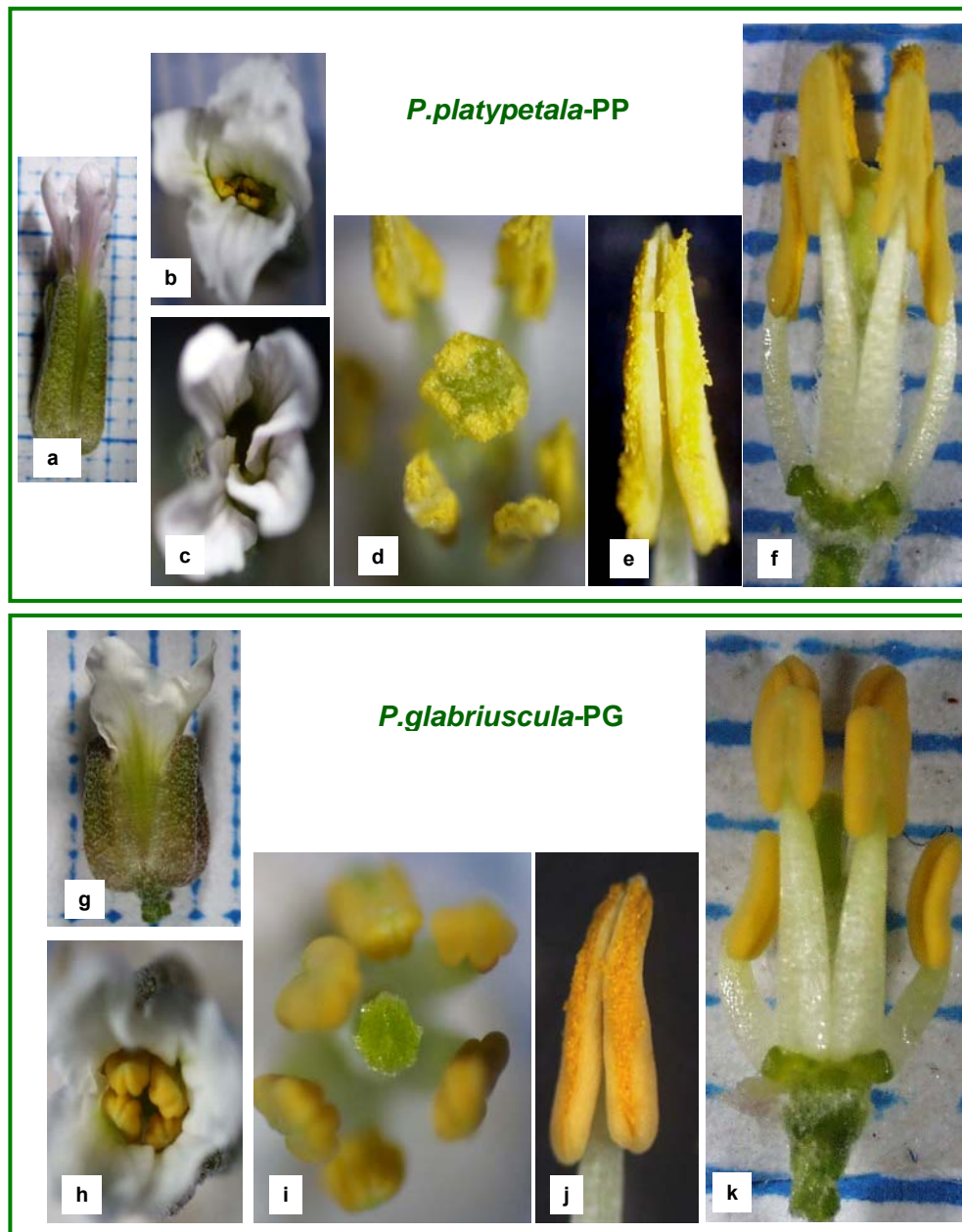


Figura 10.- Estadío 3. Flor no expandida (a, b, c, g, h) con pétalos imbricados en PP (b, c) y orificio central alargado o circular (b, c, h). Inicio de la fase masculina con estambres más desarrollados y anteras con dehiscencia (d, e, f) o línea de dehiscencia (i, j, k). Estigma, con polen en el borde alcanzando la base de las anteras medias, ligeramente más alto en PP (d, f). Estigma sin polen en la base de las anteras medias en PG (i, k).

Estadio 4. Flor expandida con androceo expuesto. Fase masculina:

Las flores con los pétalos ya desplegados, que pueden curvarse en ángulo recto con relación al eje floral, se pueden presentar de dos formas: dispuestos en cruz griega rodeando un orificio central redondeado, o con los pétalos en aspa (cruz de San Andrés) como otras Brassiceae (CLEMENTE MUÑOZ & HERNÁNDEZ BERMEJO, 1978) que pueden delimitar dos orificios o uno fundamentalmente alargado (Figs. 11 y 12). En PG los sépalos comienzan a separarse y los pétalos ya no se observan imbricados ya que se disponen entre ellos, mientras que en PP permanecen imbricados (Fig. 11).

En el androceo, se observa crecimiento en los dos tipos de estambres pero más acusado en los largos (PG más que PP). Consecuentemente el androceo queda expuesto en las dos especies y las anteras largas, bien visibles, se observan juntas dos a dos o separadas (Figs. 11, 12 y 17). En PP donde ha culminado la dehiscencia (100%), las anteras permanecen con polen y comienzan a curvarse por el ápice, mientras que en PG la dehiscencia se alcanza solamente en un 58% de las anteras (Figs. 11, 12 y 19). Mientras en *P. platypetala* la dehiscencia de las anteras o fase masculina está casi generalizada en el E4, en *P. glabriuscula* no se generaliza hasta el estadio siguiente E5.

El gineceo en ambas especies se encuentra mayoritariamente poco visible por estar todavía muy bajo (Figs. 17 y 18). En PP el estigma se sitúa en las anteras cortas (63%) y en la base de las largas (62%) presentando síntomas de receptividad estigmática con algunos tubos polínicos en el estilo (Fig. 11).

En PG el estigma se sitúa mayoritariamente en las anteras cortas (71%) y hacia la mitad de las anteras largas (60%), presentando polen lateralmente dispuesto y ocasionalmente los primeros síntomas de receptividad con algún tubo polínico en su superficie (Figs. 11, 12, 18 y 19; Tablas 1 y 2).

La duración del estadio es de aproximadamente un día para ambas especies (Fig. 19b).

Estadio 5: Flor con gineceo expuesto. Fase femenina:

Es el estadio más largo y complejo de la flor, en el que los verticilos externos del periantio apenas experimentan cambios perceptibles y donde el orificio central de la flor alcanza su mayor diámetro, permitiendo ver claramente el androceo y el gineceo (Figs. 13 y 14). Puede dividirse a su vez en dos fases:

- E5a: los pétalos ya se encuentran separados y dispuestos entre los sépalos en ambas especies (Figs. 13 y 14).

En el androceo se detiene el crecimiento de los filamentos estaminales, excepto en las estambres largos de PP que continúan creciendo pero de forma más ralentizada (Figs. 17 y 19). Las anteras presentan cambios en la disposición y contenido polínico. En ambas especies, las anteras medias se observan perfectamente separadas y dispuestas alrededor del estigma pudiendo alcanzar el ápice de los sépalos externos, mientras que, las anteras pequeñas no se manifiestan visiblemente porque se encuentran asociadas a los sépalos laterales o internos y aparentemente incluidas en la concavidad de los mismos. En PG ya se ha culminado la dehiscencia generalizada (100%). En ambas especies a medida que avanza el estadio las anteras disminuyen su contenido polínico según afluencia de polinizadores, observándose además que las anteras largas más o

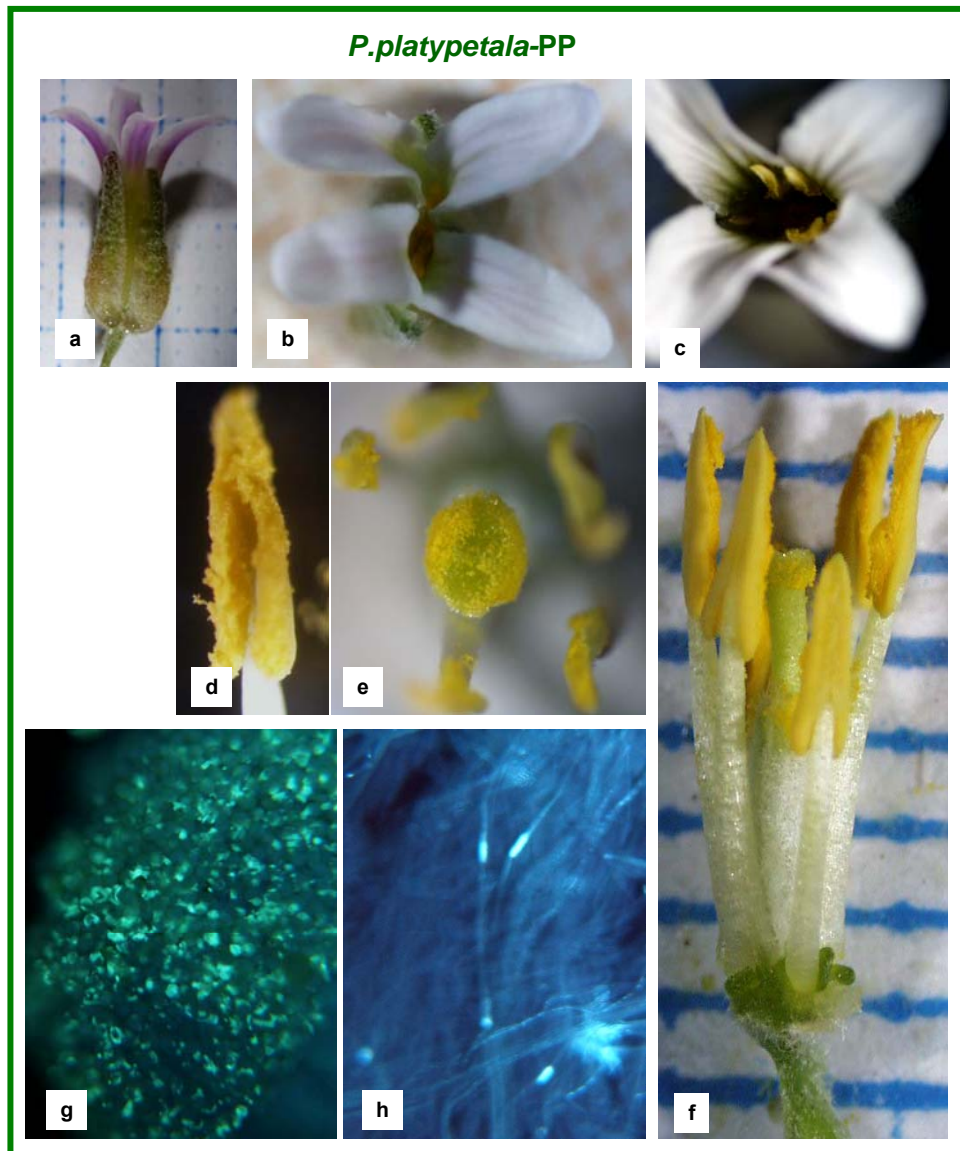
E4. FLOR EXPANDIDA CON ANDROCEO EXPUESTO

Figura 11.- Estadío 4. FLOR EXPANDIDA CON ANDROCEO EXPUESTO en *P. platypetala*: flor en aspa con dos orificios centrales (b) y flor en cruz con orificio central redondeado (c). Fase masculina de la flor con androceo más desarrollado y expuesto (b, c) y anteras dehiscentes con polen (d, e, f). Comienzo de la fase femenina: estigma con mucho polen (e, f, g) y tubos polínicos que llegan al estilo (h).

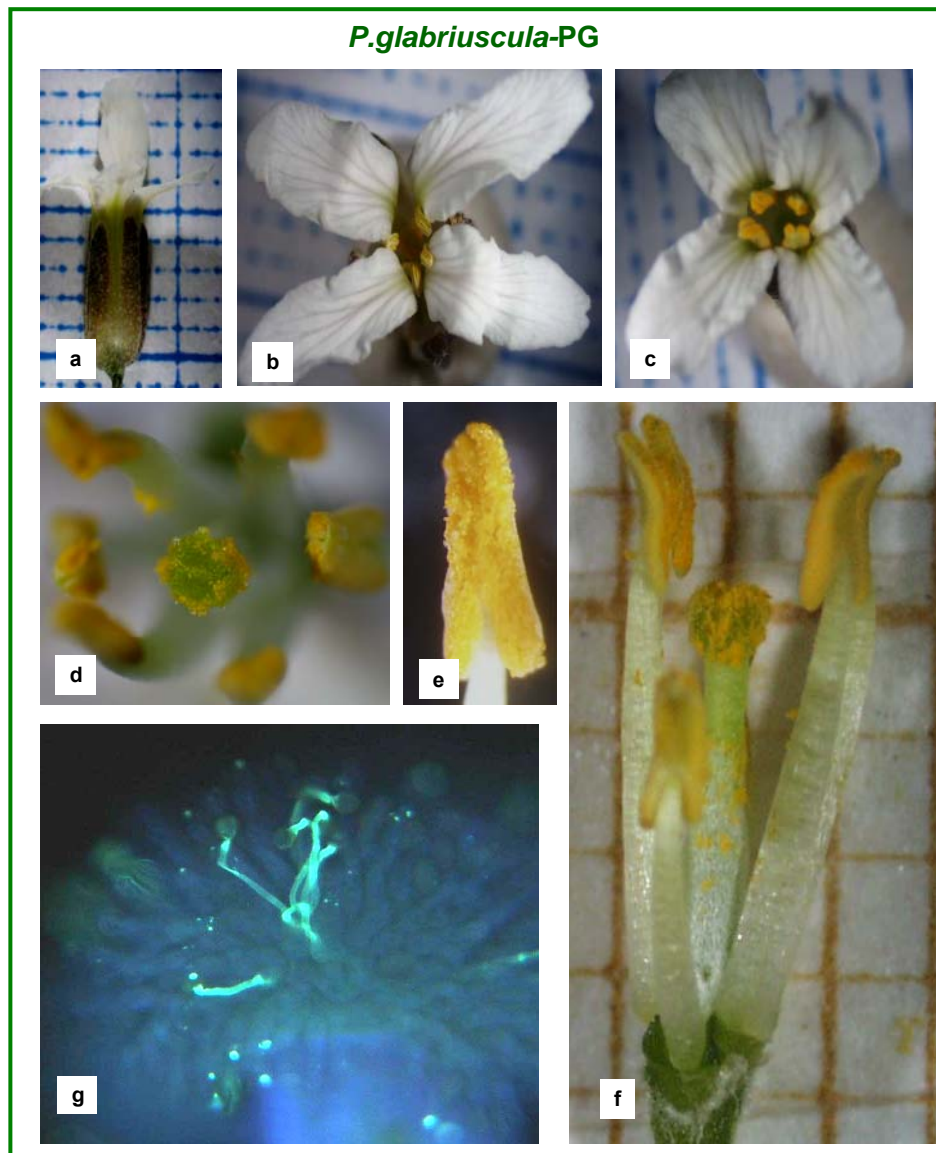
E4. FLOR EXPANDIDA CON ANDROCEO EXPUESTO

Figura 12.- Estadio 4: FLOR EXPANDIDA CON ANDROCEO EXPUESTO en *P. glabriuscula*: pétalos en aspa con orificio central alargado (b) y flor en cruz con orificio central redondeado (c). Fase masculina de la flor con androceo más desarrollado y expuesto (b, c) y anteras dehiscentes llenas de polen (d, e, f). Gineceo con poco polen (d, f, g) y algún tubo polínico en el estigma (g).

E5. FLOR CON GINECEO EXPUESTO

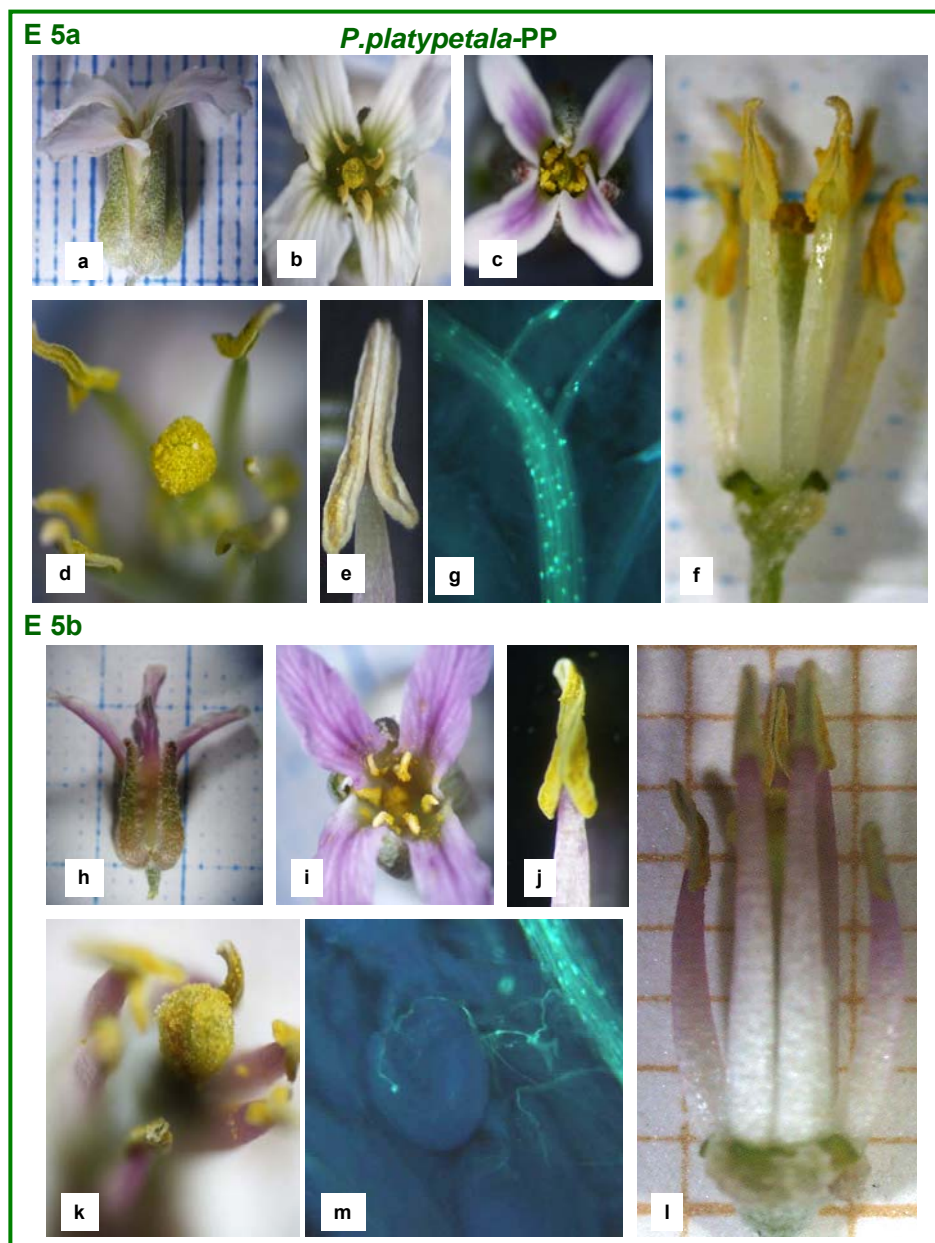


Figura 13.- Estadio 5: FLOR CON GINECEO EXPUESTO en *P. platypetala*: flor en aspa con un orificio central alargado (b) y flor en cruz regular con orificio central redondeado (c) con pétalos todavía imbricados (a, b, c). Flor con los pétalos alternisépalos (h, i) con cambio de color en los estambres (j, k, l) y anteras más o menos vacías (d, e, f, j, k, l). Fase femenina, gineceo con tubos polínicos en el estilo (g) y ovario llegando al óvulo (m).

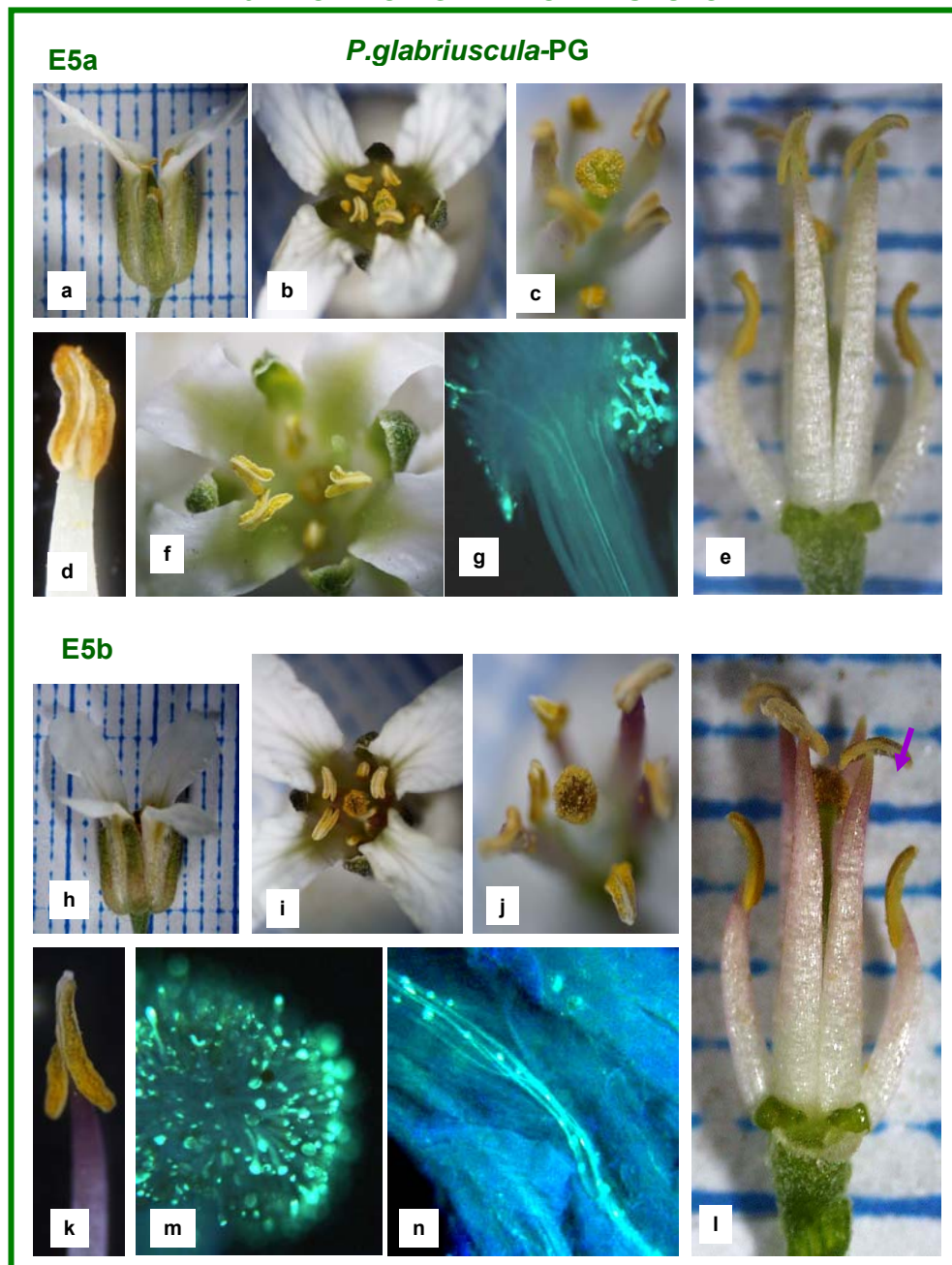
E5. FLOR CON GINECEO EXPUESTO

Figura 14.- Estadio 5: FLOR CON GINECEO EXPUESTO en *P. glabriuscula*: flor en aspa con orificio central alargado (b) y orificio central redondeado (i) con pétalos alternisépalos (b, i) y cambio de color en los estambres (h, j, j). Anteras más o menos vacías (c, d, e, j, k, l). Fase femenina, gineceo con tubos polínicos en el estigma (f, m) y en el estilo (g, n).

menos vacías se disponen horizontalmente a modo de T con respecto a su filamento, de forma ocasional en PP y frecuente en PG (Figs. 13, 14 y 19a).

El gineceo sigue creciendo gradualmente en ambas especies y el estigma, bien visible, se suele encontrar en las anteras cortas (PP 88% y PG 54%) o superarlas (PP 12% y PG 46%) y en las anteras largas, PP con un 52% y PG con un 49% (Figs. 17 y 18, Tablas 1 y 2). Se pueden observar numerosos tubos polínicos en el estilo de PP pero que no alcanzan todavía los óvulos (Figs. 13 y 19a) mientras que en PG solamente se observa algún tubo polínico llegando al estilo (Figs. 14 y 19a).

Mientras en *P. platypetala* el estigma comienza a ser receptivo en el E4, es en el siguiente estadio E5a donde se observan los tubos polínicos a lo largo del gineceo y por tanto la fase femenina generalizada. Sin embargo en *P. glabriuscula* comienza la receptividad en el E5a pero es en el E5b donde verdaderamente se alcanza plenamente en ambas especies con cambios de coloración en el androceo y gineceo.

- E5b: el principal marcador de este estadio es el cambio de color del androceo y gineceo.

En el androceo, las anteras que todavía pueden conservar polen (según visita de insectos) se pueden retorcer en PP y se disponen a modo de T de forma más generalizada en PG (Figs. 13 y 14). En ambas especies, comienza un cambio de coloración a rosa o violeta en el ápice de los filamentos estaminales (Figs. 13 y 14).

El gineceo continúa su crecimiento. En PP se sitúa el estigma en las anteras cortas o laterales en un 85% pudiéndolas superar en PG en un 68% y alcanza las anteras largas, un 55% en PP y 57% en PG (Figs. 17 y 18, Tablas 1 y 2). En ambas especies, pueden observarse tubos polínicos en el estilo, que solamente en PP alcanzan los óvulos. Asimismo se pueden observar cambios a color violeta en la superficie del estigma (Figs. 13, 14 y 19a).

La duración del estadio puede estar en unos tres a cuatro días en ambas especies (Fig. 19b).

Estadio 6: Flor marchita y culminación de la fase femenina:

Los sépalos pueden cambiar de color de verde a marrón-púrpura y tienden a unirse más o menos por el ápice, de manera que se estrecha el orificio de la flor que a veces no permite ver el interior de la misma. Los pétalos pierden turgencia, se retraen por los bordes y se pueden disponer verticalmente en PP o también caer hacia abajo en PG pudiéndose observar incluso de las dos maneras en la misma flor (Fig. 15).

En el androceo, donde ya no se observa crecimiento alguno, los filamentos estaminales intensifican su coloración y frecuentemente se encuentran completamente violetas (Fig. 15).

El gineceo continúa creciendo pudiendo alcanzar el estigma el orificio de la flor, el estigma todavía con polen permanece o intensifica el color violeta (Fig. 15). Mientras que en PP el estigma se puede observar generalmente en las anteras cortas (90%) y 66% en las largas, en PG supera las anteras cortas (59%) pudiendo o no alcanzar las largas (Figs. 17 y 18, Tablas 1 y 2). En ambas especies

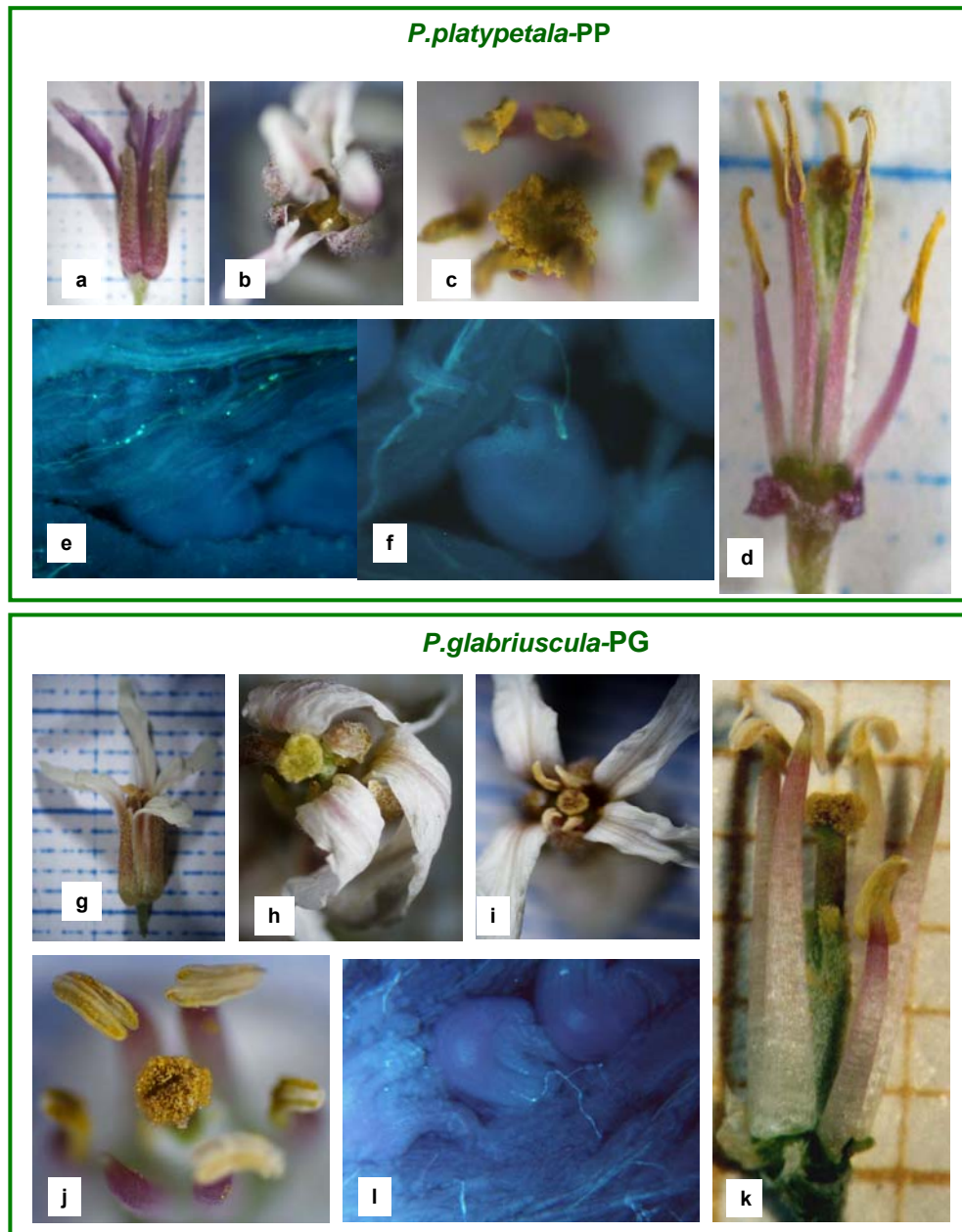
E6. FLOR MARCHITA

Figura 15.- Estadio 6. Flor marchita: culminación de la fase femenina con signos de marchitez en los pétalos e intensificación del color en los filamentos estaminales y estigma. Tubos polínicos en el ovario que alcanzan los óvulos (f, i).

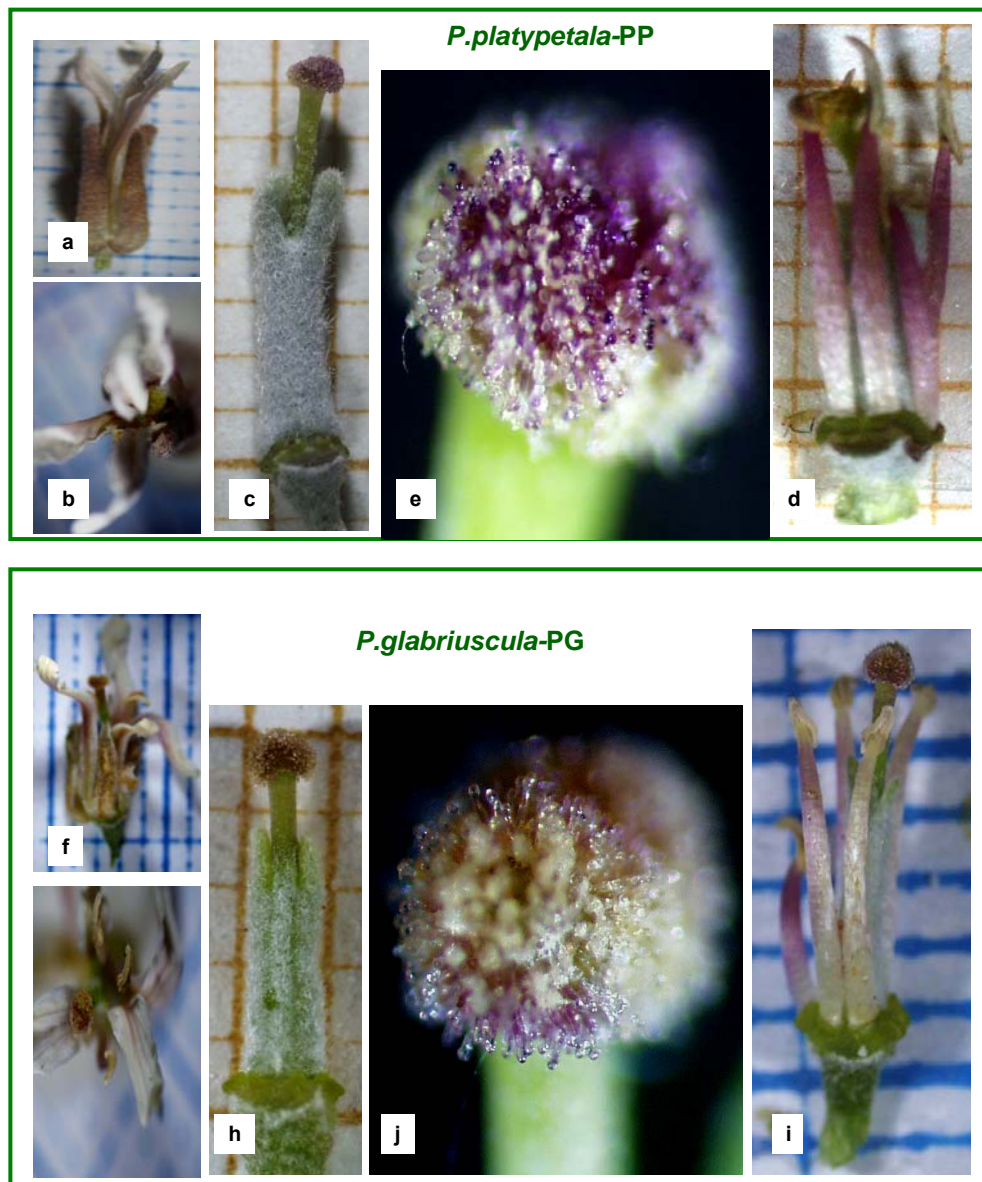
ESTADIO 7. FLOR MARCHITA Y PÉRDIDA DE VERTICILLOS

Figura 16.- Estadio 7. Flor marchita y caída de verticilos. *P. platyepetala* (a-d) y *P. glabriuscula* (f-j): flores marchita con intensificación en el color violeta de los filamentos estaminales (d, i) y del gineceo en el estigma (c, e, h, i, j).

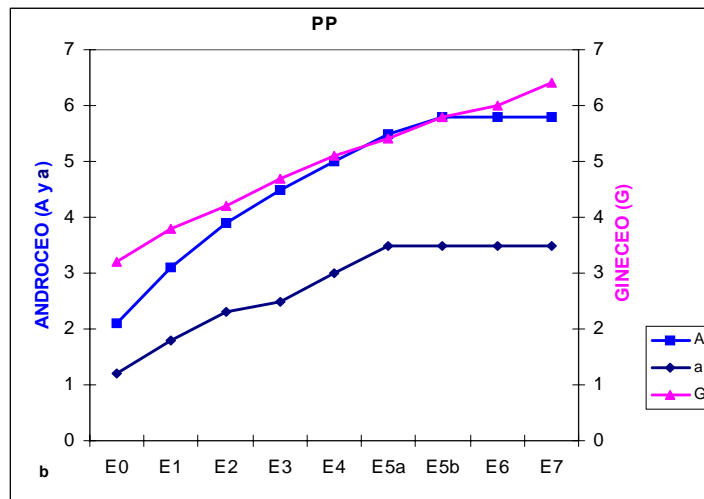
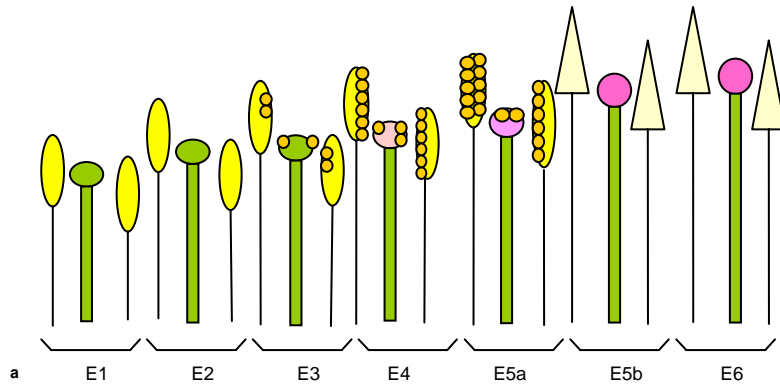


Figura 17.- Crecimiento del androceo y gineceo en *P. platypetala* (PP) según los estadios fenológicos (E1-E6); a. Esquema de la posición del estigma en relación a las anteras; b. Gráfica de crecimiento del androceo (filamentos estaminales) y del gineceo según su longitud en mm.

PP estadios	posición del estigma en relación a las anteras de los estambres cortos (a) y largos (A)				fil	=A(b)	=A(m)	=A(ap)
	=a(b)	=a(m)	=a(ap)	>a				
E0	0%	0%	50%	50%	0%	0%	0%	95%
E1	2%	34%	45%	19%	1%	28%	62%	9%
E2	3%	42%	35%	20%	6%	47%	38%	9%
E3	8%	34%	38%	20%	19%	63%	18%	0%
E4	8%	38%	17%	37%	21%	62%	17%	0%
E5a	22%	49%	17%	12%	47%	41%	11%	2%
E5b	19%	31%	35%	15%	45%	44%	10%	1%
E6	17%	40%	33%	10%	35%	61%	5%	0%

Tabla 1.- Posición del estigma en relación a las anteras de los estambres cortos (a) y las anteras de los estambres largos (A); b = base de las anteras; m = mitad; ap = ápice; fil= filamento estaminal. La zona amarilla representa la posición del estigma que alcanza a las anteras en % (b+m +ap).

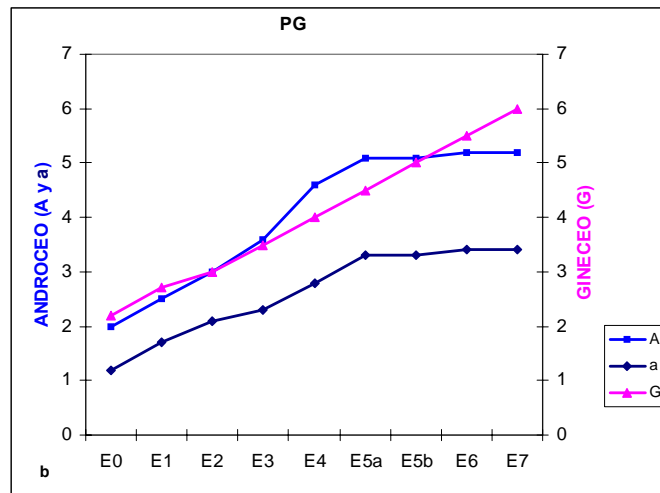
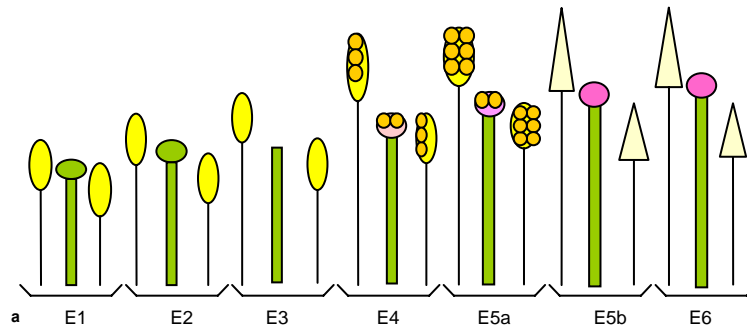
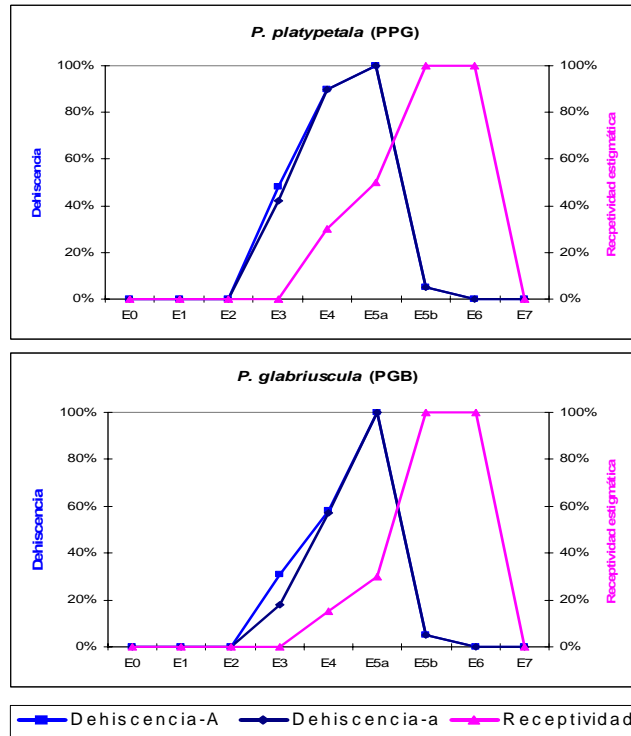


Figura 18.- Crecimiento del androceo y gineceo en *P. glabriuscula* (PG) según los estadios fenológicos (E1-E6): a. Esquema de la posición del estigma en relación a las anteras; b. Gráfica de crecimiento del androceo (filamentos estaminales) y del gineceo según su longitud en mm.

PG	posición del estigma en relación a las anteras de los estambres cortos (a) y largos (A)							
	=a(b)	=a(m)	=a(ap)	>a	fil	=A(b)	=A(m)	=A(ap)
E0	0%	15%	62%	23%	0%	8%	77%	15%
E1	3%	12%	44%	41%	4%	24%	59%	13%
E2	4%	6%	25%	65%	15%	43%	32%	10%
E3	0%	22%	22%	56%	29%	52%	18%	1%
E4	0%	28%	43%	29%	39%	23%	38%	0%
E5a	5%	12%	37%	46%	51%	32%	17%	0%
E5b	3%	4%	24%	68%	43%	26%	27%	5%
E6	0%	7%	34%	59%	56%	29%	15%	0%

Tabla 2.- Posición del estigma en relación a las anteras de los estambres cortos (a) y las anteras de los estambres largos (A); b = base de las anteras; m = mitad; ap = ápice; fil= filamento estaminal. La zona amarilla representa la posición del estigma que alcanza a las anteras en % (b+m+ap).

a. Dicogamia, madurez del androceo y gineceo



b. Longevidad de la flor. Dicogamia y estadios

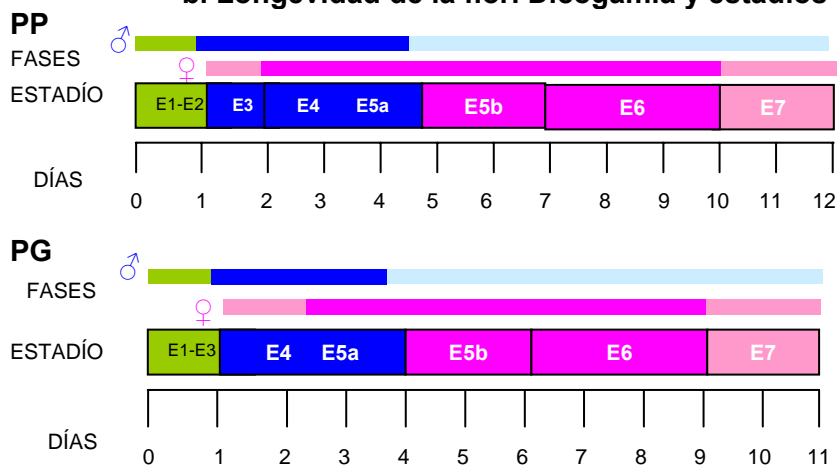


Figura 19.- Fenología floral de *P. platypetala* (PP) y *P. glabriuscula* (PG): a. Dicogamia y madurez del androceo y gineceo, dehiscencia de anteras y receptividad estigmática expresado en porcentajes. b. Longevidad de la flor, duración de las fases masculina y femenina.

se observan tubos polínicos en el ovario que de forma generalizada pueden alcanzar los óvulos (Figs. 15 y 19a). La duración del estadio puede estar entre dos y cuatro días en ambas especies (Fig. 19b).

Estadio 7. Flor Marchita con pérdida de verticilos:

En la flor se van cayendo paulatinamente los sépalos y pétalos, hasta que al final del estadio se observa exclusivamente el gineceo (Fig. 16).

En el gineceo de ambas especies se observa el estilo de color verdoso, casi lampiño en PG y peloso en PP, mientras que el ovario presenta un color verde-blanquecino cubierto de pelo en toda su superficie principalmente en PP (Fig. 16). En el estigma, que se muestra con menos polen, se hace más patente el color violeta en su superficie y en ambas especies suele superar ampliamente el ápice de las astas o cuernos (o procesos del ovario) (Fig. 16). La longitud total del gineceo suele variar desde unos 4-8 mm en PP y de 4-6mm en PG (Figs. 16, 17 y 18) dependiendo fundamentalmente del número de óvulos en el ovario que puede ser mayor en PP.

La duración del estadio en ambas especies es entre 1-3 días (Fig. 19b).

En resumen: en *P. platypetala* se observa siempre un adelanto de las fases masculina y femenina, con respecto a *P. glabriuscula*. El crecimiento del androceo se estabiliza y culmina en el estadio E5a aunque en PP continúa hasta el E5b.

El crecimiento del gineceo es gradual a lo largo de todos los estadios fenológicos aunque se hace visible en ambas especies a partir del E5 (Figs. 17, 18 y 19). El gineceo, mientras que en PP el estigma presenta una posición constante (siempre enfrentado a ellas) en relación a los dos tipos de anteras durante todos los estadios de la flor, en PG se observa, sin embargo, una disposición variable de manera que hasta el E4 el estigma comienza a situarse en las anteras largas o permanecer en el filamento estaminal (ya que también este crece) hasta el E5a donde mayoritariamente se encuentra al mismo nivel, coincidiendo con el momento de la dehiscencia generalizada de las anteras.

Las dos especies presentan dicogamia incompleta en la modalidad de protandria con un ligero solapamiento entre la fase masculina y femenina observándose un ligero desfase fenológico de *P. platypetala* en relación al de *P. glabriuscula* iniciado en el E3 con la dehiscencia de las anteras. Mientras en *P. platypetala* la dehiscencia de las anteras o fase masculina está casi generalizada en el E4, en *P. glabriuscula* no se generaliza hasta el estadio E5.

En la fase femenina que puede durar 3-4 días, también se han observado diferencias entre las dos especies estudiadas. En *P. platypetala* el estigma comienza a ser receptivo en el E4 pero no es hasta el E5a donde se observan los tubos polínicos a lo largo del gineceo, y por tanto, donde se considera la fase femenina generalizada. Sin embargo en *P. glabriuscula* comienza la receptividad en el E5a pero es en el E5b donde verdaderamente se alcanza plenamente la fase femenina, coincidiendo en este estadio ambas especies con los cambios característicos de coloración en el androceo y gineceo.

Asimismo se han observado variaciones de longevidad floral entre ambas especies durante la misma estación, y dentro de cada especie según las diferentes variables climáticas o estacionales, acortándose en los meses estivales.

Así, *P. platypetala*, presenta un periodo entre 8-10 días en los meses de abril y mayo acortándose a unos 5-8 días en los meses de julio y agosto y *P. glabriuscula*, con una longevidad de 6-10 días en abril-mayo y 4-6 días en julio-agosto.

Las flores de *Parolinia* se encuentran asociadas en una inflorescencia en racimo con crecimiento acrópeto, donde pueden coexistir flores en fase femenina (basales) y fase masculina (apicales). La dicogamia es pues asincrónica en la misma inflorescencia o rama florífera, de manera que no se evita la geitonogamia o fecundación entre las flores que la conforman, aunque no debe tener mayor incidencia dado el bajo número de flores que conforman el racimo.

(iii) Fenología del fruto

La silicua de *Parolinia*, como la de otras Matthioleae- Brassicaceae está constituida por dos valvas divididas transversalmente en septos, separadas por un tabique central denominado replo donde se encuentran el estilo y estigma lignificados. Como procesos del ovario, se manifiestan unas astas o cuernos cuyos ápices varían en ambas especies. Mientras que PP muestra ápices complejos subdivididos en apéndices y protuberancias, en PG son simples y no bifurcados SCHULZ, 1936; NIETO FELINER, 1986; KUNKEL, 1970; MONTELONGO *et al.*, 2003). La formación del fruto comienza a partir del Estadio 7 de flor marchita, donde habiéndose perdido ya los verticilos del periantio y androceo, queda exclusivamente el gineceo, donde se observarán los cambios propios del proceso de maduración de los frutos y semillas (Figs. 20 y 21):

Estadio 8. Gineceo sin verticilos:

Se observa que en los gineceos ha tenido lugar un ligero crecimiento del ovario y de las astas o cuernos (procesos del ovario) que se suelen encontrar generalmente en la base del estigma, a veces incluso superarlo (PP) o ni siquiera alcanzarlo (PG). La longitud total del gineceo es de 0.47-0.80 cm en PP y 0.40-0.70 cm en PG.

La duración de este estadio se ha estimado en unos 4-5 días en PP y 3-4 días en PG (Fig. 23).

Estadio 9. Gineceo con las astas al mismo nivel del estigma:

Continúa el crecimiento en el gineceo en el ovario y cuernos y el estigma se observa al mismo nivel de las astas o cuernos (Figs. 20 y 21). La longitud del gineceo aumenta a unos 0.51-0.90 cm en PP y 0.46-1.10 cm en PG.

La duración se estima en unos 3-4 días para PP y 4-5 días para PG (Fig. 23)

Estadio 10. Frutos con las astas superando al estigma:

Las astas o cuernos superan el ápice del estigma en las dos especies y se acelera progresivamente el crecimiento de cuernos y ovario (Figs. 20 y 21). La longitud del gineceo es de unos 0.70-1.05 cm en PP y 0.46-1.25 cm en PG.

La duración se estima en aproximadamente de 10-15 días (Fig. 23).

Estadio 11. Fruto verde:

El ovario y las astas de las silicuas alcanzan el tamaño definitivo del fruto maduro (PP con 0.82-3.23 cm y PG con 0.59-2.86 cm) presentando un color verde

P.platypetala. Desarrollo del fruto

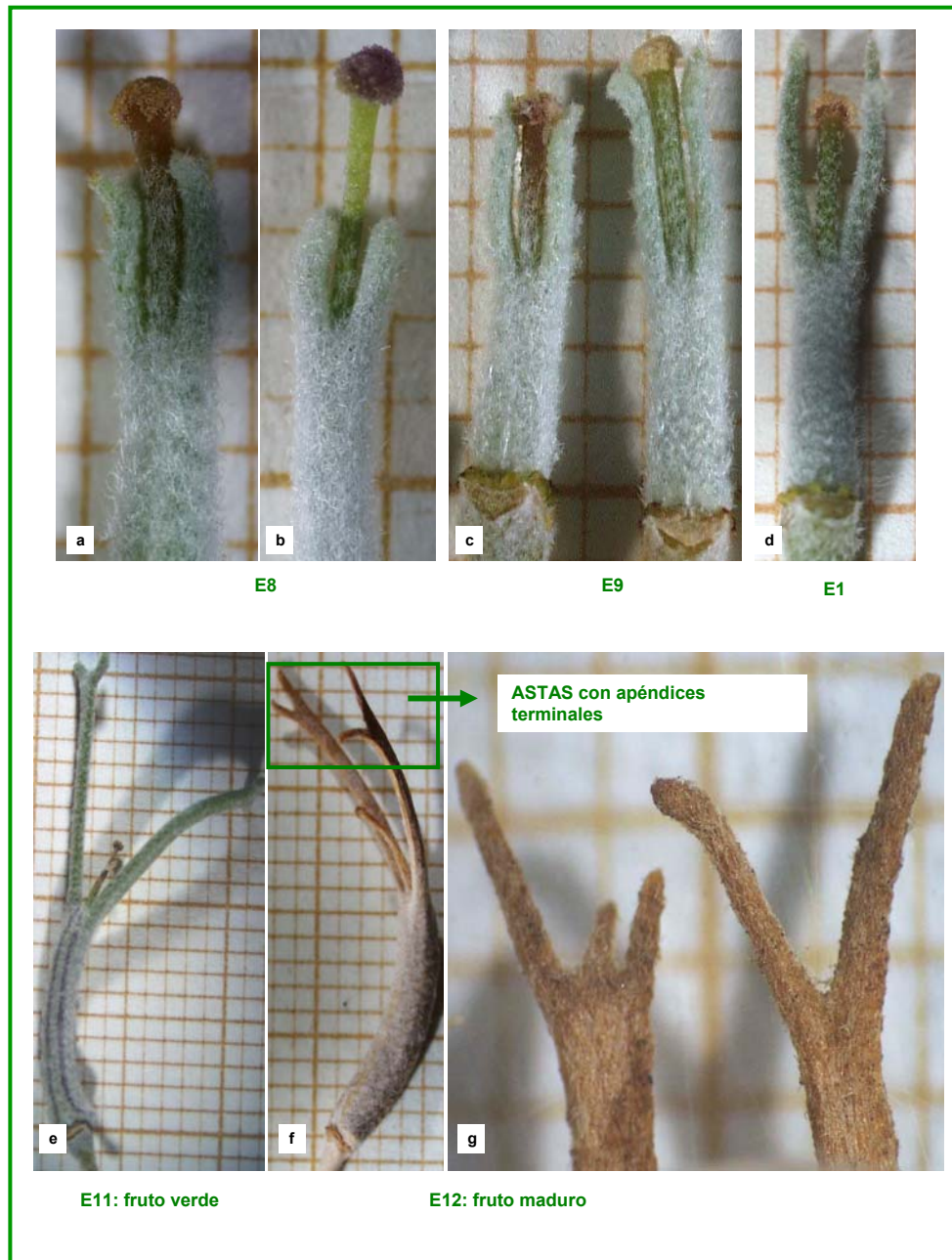


Figura 20.- Estadíos fenológicos del fruto en *P.platypetala*. (PP). E8: gineceo sin verticilos sobrepasando todavía a las astas o cuernos (a, b); E9: gineceo con astas al mismo nivel del estigma (c); E10: gineceo con astas que ya superan al estigma (d); E11: fruto verde (e) E12: fruto maduro ya lignificado (f) y apéndices terminales de las astas o cuernos (g).

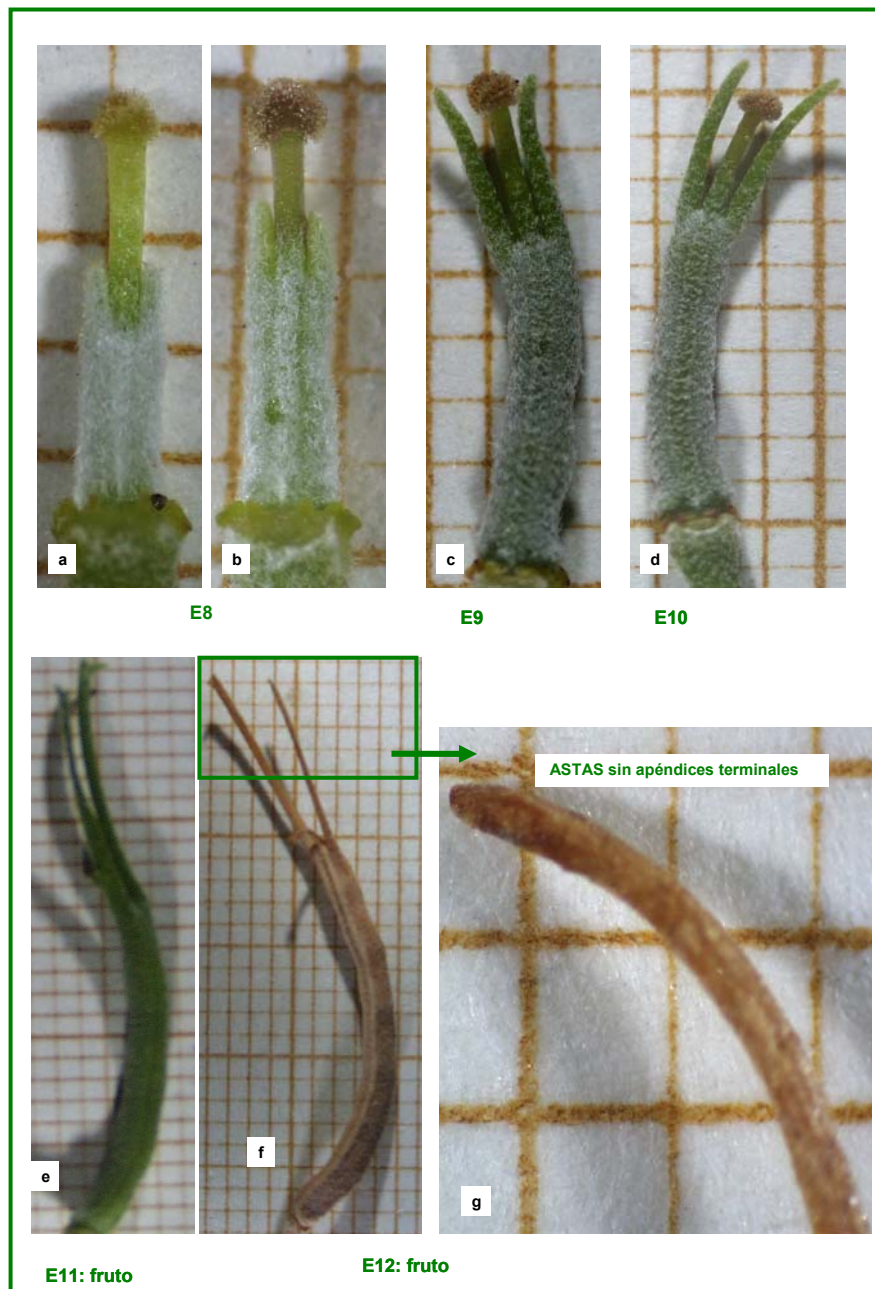
P. glabriuscula. Desarrollo del fruto

Figura 21.- Estadíos fenológicos del fruto en *P. glabriuscula* (PG). E8: gineceo sin verticilos sobrepasando todavía a las astas o cuernos (a, b); E9: gineceo con astas al mismo nivel del estigma (c); E10: gineceo con astas que ya superan al estigma (d); E11: fruto verde (e) E12: fruto maduro ya lignificado (f) sin apéndices terminales en las astas o cuernos (g).

DESARROLLO Y MADURACIÓN DE SEMILLAS

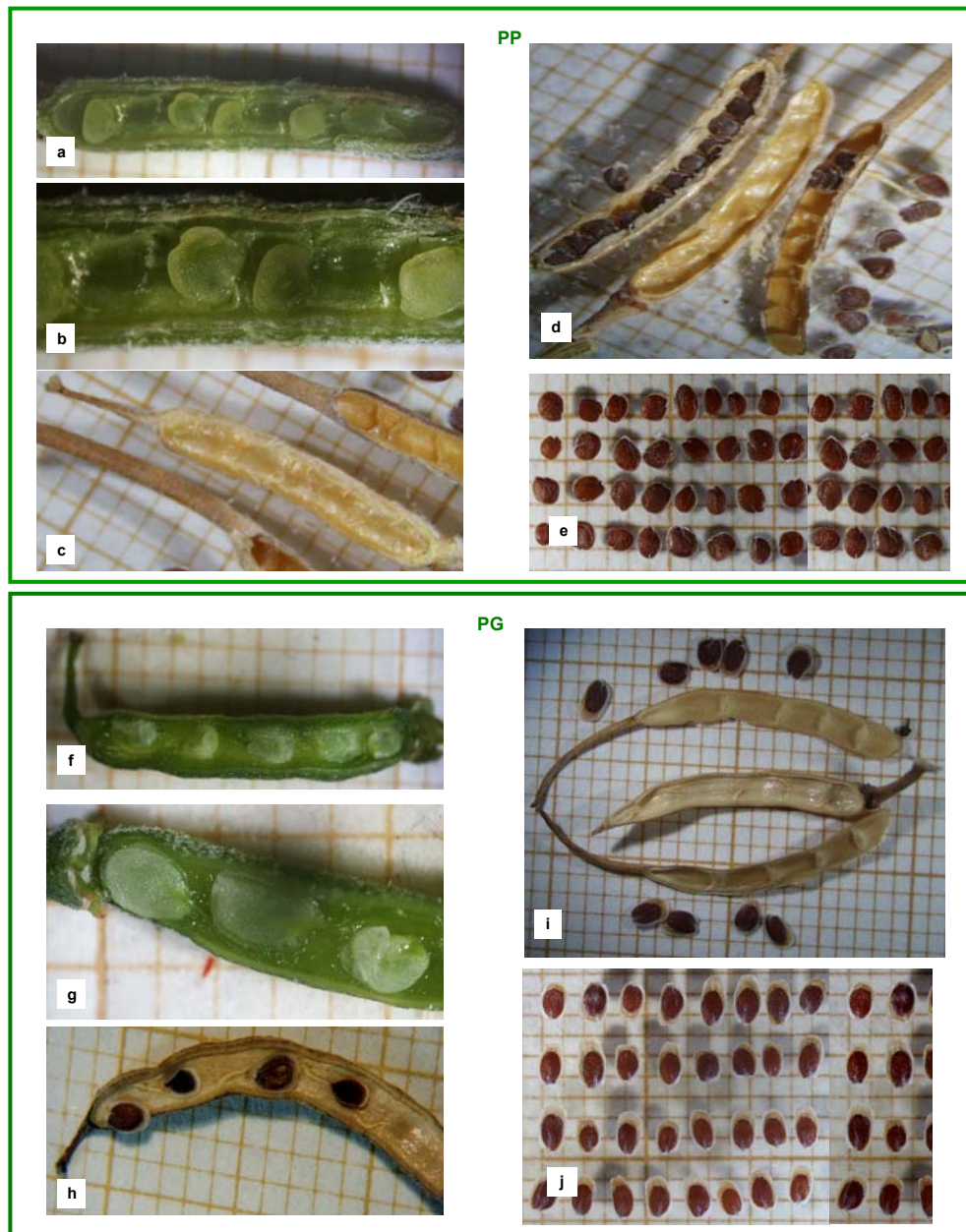


Figura 22.- *P. platypetala* (PP) y *P. glabriuscula* (PG). Desarrollo y maduración de las semillas procedentes de óvulos anátropos (a, b, f y g). Fruto maduro abierto con semillas maduras (c, d, h, i), valvas con septos (c, d, i) y replos con semillas (h) y sin semillas (c, d, i). Semillas maduras aladas (e, j).

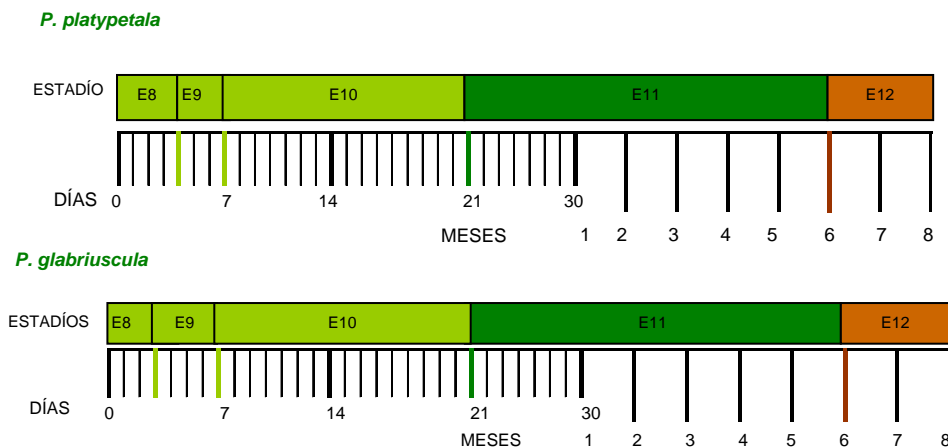


Figura 23.- Desarrollo del fruto. Duración de los estadios fenológicos y maduración del fruto

oscuro en las dos especies. Continúa la pérdida de pelo y se puede observar franjas longitudinales en el ovario que corresponden a la unión de las valvas con el replo en PP, mientras que en PG son inapreciables.

En el interior del ovario de ambas especies, se observan las semillas que proceden de óvulos anátropos frecuentes en la familia (NIETO FELINER, 1986) y que se insertan de forma alterna en el replo (Fig. 22). Al final de este estadio, comienza un amarillamiento y lignificación gradual de los cuernos y posteriormente del ovario.

La duración se estima en unos 4-5 meses para ambas especies (Fig. 23).

Estadio 12. Fruto maduro y lignificación:

No se observa crecimiento apreciable pero sí un manifiesto cambio de color tanto en el ovario como en el estilo y estigma, que todavía persisten y se lignifican alcanzando la gama de los tostados.

Las semillas aladas se disponen en dos filas uniseriadas (una por valva) unidas por el funículo al replo (Fig. 22). Asimismo se observa pérdida de pilosidad en las dos especies pero siempre los frutos son más glabros en PG y más tomentosos en PP. Posteriormente las valvas se abren de forma explosiva y los replos persisten en la planta una vez ocurrida la dehiscencia, dispersándose las semillas fundamentalmente por el viento.

Los frutos están agrupados en una infrutescencia que se ha identificado como un racimo (FONT QUER, 1993) que en otras especies del género se puede complicar y se convierten en panículas más o menos complejas, pero siempre con el racimo como unidad básica de infrutescencia. En PG donde los individuos son más corpulentos que en PP, las infrutescencias tienen mayor número de frutos, de tal manera que en PG, una infrutescencia puede representar las dos floraciones del año, mientras que en PP lo más normal es que represente uno de los picos de floración.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

(i) Fenología estacional y ciclo vital

En ambas especies el ciclo vital es complejo y está relacionado directamente con las lluvias. Se ha observado dos picos de floración al año, otoño y primavera, íntimamente relacionados con el régimen de lluvias y una parada vegetativa en verano, en la que se pueden observar yemas latentes y frutos verdes y maduros.

En las especies de *Parolinia*, que no pierden sus hojas, la formación de nuevos primordios foliares no comienza hasta el inicio de las flores. Durante la parada vegetativa, se destacan las minúsculas "yemas latentes" del ápice de la infrutescencia y centro de los primordios foliares, como mecanismo de floración inmediato, que, con las primeras lluvias de otoño continúan su desarrollo hasta yema y botón floral, con lo cuál, la planta puede desarrollar flores en un periodo mucho más corto del que se produciría en caso de no existir. A diferencia de *Parolinia* en otros endemismos de Gran Canaria, como es el caso de alguna especie de *Argyranthemum* (OLANGUA CORRAL *et al.*, 2004), durante la parada vegetativa los individuos pierden todas sus hojas y el inicio del nuevo ciclo anual, comienza con la formación de primordios foliares.

Igual que *Parolinia*, en otros endemismos canarios como *Neochamaelea pulverulenta* (Cneoraceae), *Rumex lunaria* (Polygonaceae), *Maythenus canariensis* (Celastraceae), *Echium decaisnei* (Boraginaceae), etc., se puede observar también un segundo pico de floración no siempre con la misma intensidad que el primero, pero también está relacionado íntimamente con el régimen de lluvias (PÉREZ DE PAZ, 2002; PÉREZ DE PAZ & FEBLES, sin publicar).

(ii) Fenología floral

1°. *Desarrollo de la flor*: para caracterizar el desarrollo de la flor de *Parolinia* se han establecido 8 estadios básicos: E0 yema, E1 botón cerrado, E2 botón abierto, E3 flor con pétalos no expandidos (fase masculina en PP), E4 flor con pétalos expandidos y androceo expuesto (fase masculina), E5 flor con gineceo expuesto (fase femenina), E6 flor marchita, E7 flor marchita con pérdida de verticilos y/o solo gineceo.

Estos 8 estadios quedan enmarcados en los cuatro establecidos para dos Brassicaceae, *Brassica juncea* y *Sinapis alba* (MASIEROWSKA, 2003): a) yema, pétalos no expandidos; b) corola abierta, inicio de la dehiscencia de anteras; c) corola plenamente expandida, exposición plena de polen; d) corola completamente abierta, después de la exposición del polen. Asimismo los estadios de *Parolinia* coinciden en general con los nueve establecidos para otra Brassicaceae, *Streptanthus tortuosus* (PRESTON, 1991), aunque en ellos el desarrollo de los estambres no es continuo y se encuentra separado en estadios distintos (de acuerdo a su morfología y estructura según tres pares desiguales) que coincidiría también con *Parolinia* en el ligero desfase de dehiscencia de las anteras cortas o laterales en relación a las largas o medias.

2°. *Síndromes florales de polinización*: a lo largo de los estadios fenológicos de las dos especies de *Parolinia*, la flor se puede manifestar de diferente manera, que se ha interpretado como síndromes de polinización diferentes en los que la

selección ha actuado favoreciendo el reclamo y disponibilidad del polen a los insectos de acuerdo con LLOYD & WEBB (1986).

- Al igual que en otros géneros de la familia, los pétalos pueden presentarse a) dispuestos en forma de cruz griega o b) en aspa o cruz de San Andrés (CLEMENTE MUÑOZ & HERNÁNDEZ BERMEJO, 1978). En *Parolinia* los dos tipos de disposición de los pétalos configuran dos tipos de flor (Fig. 10-13): a) flor con los pétalos en cruz que rodean un orificio circular y b) flor con los pétalos en aspa que pueden delimitar, primero dos orificios que en un estadio más avanzado de la flor confluyen en un solo orificio alargado.

- Asimismo, se pueden encontrar según estadios, dos tipos de flor: a) un tipo que permite ver fácilmente el androceo frecuente en PG y b) otro tipo, donde el androceo apenas se vislumbra ya que no alcanza el nivel del orificio y se ha denominado profundo, frecuente en PP. Esto parece estar asociado a la longitud del cáliz más corto en el primer tipo de flor y más largo en el segundo tipo (profundo), sin descartar la longitud de los filamentos estaminales que habría que considerar y evaluar pero que con los datos actuales parecen influir de forma secundaria.

En muchas especies y concretamente en el género *Erysimum* (NIETO FELINER, 1991) se ha relacionado además de los pétalos como reclamo floral, la talla de las anteras como reflejo de la producción de polen. En este caso las anteras y polen también podrían constituir síndromes de polinización en el género *Parolinia* ya que se ha observado presentación secundaria de polen en estadios tempranos donde no hay receptividad estigmática.

La presentación secundaria de polen es un síndrome de polinización que se ha observado en algunos grupos vegetales en el que el estigma actúa como órgano suministrador de polen distinto a las anteras (LADD, 1994; HOWELL *et al.*, 1993; O'BRIEN, 1996) y que en la mayoría de los casos se ha relacionado con taxones alógamos donde se evita la auto-fertilización por dicogamia (protandria) y por mecanismos de auto-incompatibilidad, estrategias asimismo compartidas por el género *Parolinia*. De todas formas en este género los recursos del androceo también van a estar relacionados a los sistemas de cruzamiento (FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2006) mediante el ratio polen: óvulo de CRUDEN (1977).

3º. *Dicogamia*: las dos especies presentan dicogamia incompleta en la modalidad de protandria, con un ligero solapamiento entre la fase masculina y femenina observándose un ligero desfase en el desarrollo de la flor de *P. platypetala* en relación al de *P. glabriuscula* iniciado en el E3 con la dehiscencia de las anteras. Mientras en *P. platypetala* la dehiscencia de las anteras o fase masculina está casi generalizada en el E4, en *P. glabriuscula* no se generaliza hasta el estadio E5.

En la fase femenina que puede durar 3-4 días, también existe desfase y diferencias entre las dos especies estudiadas. En *P. platypetala* el estigma comienza a ser receptivo en el E4 es en el E5a donde se observan los tubos polínicos a lo largo del gineceo y por tanto la fase femenina generalizada. Sin embargo en *P. glabriuscula* comienza la receptividad en el E5a pero es en el E5b donde verdaderamente se alcanza plenamente en ambas especies con cambios de coloración en el androceo y gineceo.

NIETO FELINER (1991), también detectó protandria en especies de *Erysimum* y en *E. albescens* endemismo de la isla de Gran Canaria, PÉREZ DE PAZ & FEBLES (sin publicar) también han detectado protandria acompañada de cambio de color de los pétalos (de blanco torna a violeta). También presentan protandria, las especies macaronésicas de Cabo Verde del género *Diplotaxis* (RUSTAN, 1996). En relación a la fase femenina PRESTON (1991) también observa crecimiento del gineceo en *Streptanthus* a medida que va desarrollándose la flor y NIETO FELINER (1991) aprecia crecimiento pero en los pétalos del género *Erysimum*.

La dicogamia en *Parolinia* es asincrónica en la misma inflorescencia o rama florífera, de manera que no se evita la geitonogamia o fecundación entre las flores que la conforman, aunque no debe tener mayor incidencia dado el bajo número de flores que conforman el racimo. Como en la mayoría de las especies protándricas, no se evita la interferencia entre el androceo y el gineceo ni la interfloral en la inflorescencia (WYATT, 1982; LLOYD & WEBB, 1986; RICHARDS, 1986 y 1997; MEDAN, 1994).

4º. La longevidad floral en ambas especies de *Parolinia* está fijada genéticamente aunque influida por las condiciones climáticas, alargándose en periodos fríos y húmedos o acortándose en periodos más cálidos y secos, al igual que en especies de Genisteae (RODRIGUEZ RIAÑO *et al.*, 1999) que comprobaron que el ciclo de la flor estaba correlacionado negativamente con la temperatura, aunque hay autores que también asocian los cambios en la senescencia de la flor a las visitas de polinizadores que por lo visto la aceleran (PRESTON, 1991). En las angiospermas, la longevidad floral parece estar asociada al grupo taxonómico, sistema de cruzamiento, ecología o hábitat y tipo de polinizador, siendo además una característica importante que influye en la cantidad de polen recibido y diseminado por una planta, y por lo tanto, importante para su eficacia reproductiva (SCHOEN & ASHMAN, 1995).

(iii) Fenología del fruto

El fruto recién formado sufre una serie de cambios morfológicos referidos tanto a longitud del ovario como de las astas o cuernos, existiendo una relación de altura entre ambos que ha servido para definir los estadios fenológicos de las silicuas.

Asimismo, otros cambios morfológicos, como el color y la pérdida de tomento, van encaminados por un lado a la diferenciación de ambas especies (mayor pilosidad en *P. platypetala* que en *P. glabriuscula*) y por otro al proceso de maduración del mismo. En ambas especies las silicuas tardan en madurar 6 meses, pudiendo persistir en la planta hasta la siguiente floración.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer al Gobierno de Canarias (Proyecto PI1998/034) y Cabildo de Gran Canaria sus respectivas financiaciones que han hecho posible esta investigación. Asimismo se agradece la inestimable colaboración de los compañeros del Jardín Botánico implicados en el cultivo y cuidado de estas

especies, Banco de Semillas, Biblioteca y Herbario y en general a todos los compañeros del Jardín Botánico Canario.

REFERENCIAS

- BORGEN, L., 1987.- *Lobularia* (Cruciferae). A biosystematic study with special reference to the Macaronesian region. *Opera Bot.* 91: 1-96
- BRAMWELL, D., 1970.- A revision of the Genus *Parolinia* Webb (Cruciferae) in the Canary Islands. *Bot. Notiser* 123:394-400.
- BROCHMANN, C., 1993.- Reproductive strategies of diploid and polyploid populations of arctic *Draba* (Brassicaceae). *Plant Systematics and Evolution* 185: 55-83
- CLEMENTE MUÑOZ, M. & J.E. HERNÁNDEZ BERMEJO, 1978.- La corola en la Tribu Brassiceae. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles*.35: 297-334.
- CRUDEN, R.W., 1977.- Pollen-Ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31:32-46.
- DAFNI, A., 1992.- *Pollination ecology*. A practical approach. Ed. IRL Press. Oxford: 1-245
- EVANS, M. E. K., R. W. DOLAN, E. S. MENGES, and D. R. GORDON, 2000.- Genetic diversity and reproductive biology in *Warea carteri* (Brassicaceae), a narrowly endemic Florida scrub annual. *American Journal of Botany* 87, no. 3: 372-81.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O., J. PÉREZ DE PAZ, R. FEBLES, and J. CAUJAPÉ- CASTELLS, 2004.- Diversidad genética en *Parolinia*: *P. glabriuscula* y *P. platypetala* (Brassicaceae:Matthioleae). *Botánica Macaronésica* 25: 147-64.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O., VILCHES, B. & C. ORTEGA, 2003.- *Parolinia glabriuscula* y *P. platypetala*. En: *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España*. BAÑARES, A., BLANCA, G., GÜEMES, J., MORENO, J.C. & S. ORTIZ (eds.). Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid: 428-433.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O., J. PÉREZ DE PAZ, R. FEBLES & J. CAUJAPÉ-CASTELLS, 2006.- Duplicaciones y diversidad genética de *Parolinia ornata* (Brassicaceae: Matthioleae) endemismo de Gran Canaria en relación a dos congéneres más restringidos y otros taxones isleños y continentales. *Botánica Macaronésica* 26: 19-54.
- FONT QUER, P., 1993.- Diccionario de Botánica. Ed. Labor S.A.
- GIBBS, P. E., 1986.- Do homomorphic and heteromorphic self-incompatibility systems have the same sporophytic mechanism? *Plant Systematics and Evolution* 154: 285-323.
- GIBBS, P. E., 1988.- Self- Incompatibility mechanisms in flowering plants: some complications and clarifications. *Lagascalia* 15, no. Extra: 17-28.
- HOWELL, G.J., SLATER, A.T. & R.B. KNOW, 1993.- Secondary pollen presentation in Angiosperms and its biological significance. *Australian Journal of Botany* 41 (4-5): 417-438
- KEARNS, C.A. & D.W. INOUE, 1993.- *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado. Colorado
- KUNKEL, G., 1970.- Dos nuevas especies de *Parolinia* (Brassicaceae) de Gran Canaria. *Cuad. Bot. Canar.* 23/24: 61-68.
- LADD, P. G., 1994.- Pollen Presenters in the flowering Plants -form and function. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 115 (98): 165-95.
- LLOYD, D.G. & WEBB, C.J., 1986.- The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 135-162.
- MASIEROWSKA, M.L., 2003.- Floral nectaries and nectar production in brown mustard (*Brassica juncea*) and white mustard (*Sinapis alba*) (Brassicaceae). *Plant Systematics and Evolution* 238(1-4): 97-107

- MEDAN, D., 1994.- Reproductive biology of *Frangula alnus* (Rhamnaceae) in southern Spain. *Plant Systematics and Evolution*. 193: 173-86.
- MONTELONGO, V., D. BRAMWELL & O. FERNÁNDEZ-PALACIOS (2003).- *Parolinia glabriuscula* (Brassicaceae), una nueva especie para Gran Canaria (Islas Canarias, España). *Bot. Macaronésica* 24: 67-72
- MUÑOZ, A., and J. A. DEVESA ALCARAZ, 1987.- Contribución al conocimiento de la biología floral del género *Lavandula* L. II. *Lavandula stoechas* L. subsp. *stoechas*. *Anales Jardín Botánico De Madrid* 44, no. 1: 63-78.
- NIETO FELINER, G., 1986.- Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares: Cruciferae-Monotropaceae. in *Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Primera ed., S. et al. Castroviejo Vol. IV. Madrid: FARESO S.A.
- , 1991.- Breeding systems and related floral traits in several *Erysimum* (Cruciferae). *Can.J.Botany* 69: 2515-2521.
- O'BRIEN, S.P., 1996.- Timetable of Stigmatic Receptivity and Development and Pollen Tube Growth in *Chamelaucium uncinatum* (Myrtaceae). *Australian Journal of Botany* 44 (6): 649-659
- OLANGUA CORRAL, M., R. FEBLES, and J. PÉREZ DE PAZ., 2004.- Fenología estacional y del capítulo de la Sección *Monoptera* (Sch. Bip.) Humph. de *Argyranthemum* Webb ex Sch. Bip. (Asteraceae: Anthemidae) endémica de Gran Canaria. *Botánica Macaronésica* 25: 127-41.
- OLWOKUDEJO, J.D. & V.H. HEYWOOD, 1984.- Cytotaxonomy and breeding system of the genus *Biscutella* (Cruciferae). *Pl. Syst. Evol.* 145 (3): 291-309
- PÉREZ DE PAZ, J., 2002.- La biología reproductiva. Importancia y tipos de estudios. in *"Biología de la conservación de plantas amenazadas"*. 1º ed., A. BAÑARES-BAUDET, 71-132. Madrid: Organismo Autónomo Parques Nacionales.
- PRESTON, R. E., 1991.- The intrafloral phenology of *Streptanthus tortuosus* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 78, no. 8: 1044-53.
- RICHARDS, A. J., 1986.- *Plant Breeding Systems*. London: Chapman & Hall.
- , 1997.- *Plant Breeding Systems*. London: Chapman & Hall.
- RODRIGUEZ-RIAÑO, T, ORTEGA-OLIVENCIA, A.& J.A. DEVESA ALCARAZ, 1999.- Reproductive phenology in three Genisteae (Fabaceae) shrub species of the W Mediterranean Region. *Nordic Journal of Botany* 19: 345-354
- RUSTAN, O.H., 1996.- Revision of the genus *Diplotaxis* (Brassicaceae) in the Cape Verde Islands, W Africa. *Nordic Journal of Botany* 16(1):19-50
- SCHOEN, D.J. & T.-L., ASHMAN, 1995.- The evolution of floral longevity: resource allocation to maintenance versus construction of repeated parts in modular organisms. *Evolution* 49 (1): 131-139
- SCHULZ, O.E., 1936.- In: Die Natürlichen Pflanzenfamilien A. ENGLER & H. HARMS (1960) 2ª Edición, Duncker & Humblot/Berlin
- VEGA, R. D., 1992.- *La Meteorología en las Islas Canarias*. Santa Cruz de Tenerife.
- WYATT, R., 1982.- Inflorescence architecture: how flower number, arrangement and phenology affect pollination and fruit-set. *American Journal of Botany* 69, no. 4: 585-94.