

INSTITUT D'ESTUDIS CATALANS

ARXIU DE LES SECCIONS DE CIÈNCIES, CXX
SECCIÓ DE CIÈNCIES BIOLÒGIQUES

MARIA BOSCH I DANIEL

BIOLOGIA DE LA REPRODUCCIÓ
DE LA TRIBU *DELPHINIEAE*
A LA MEDITERRÀNIA OCCIDENTAL

PREMI ARTUR BOFILL I POCH 1997

BARCELONA

1999

INSTITUT D'ESTUDIS CATALANS
ARXIU DE LES SECCIONS DE CIÈNCIES, CXX
SECCIÓ DE CIÈNCIES BIOLÒGIQUES



MARIA BOSCH I DANIEL
PREMI ARTUR BOFILL I POCH 1997

**BIOLOGIA DE LA REPRODUCCIÓ
DE LA TRIBU *DELPHINIEAE*
A LA MEDITERRÀNIA OCCIDENTAL**

BIOLOGIA DE LA REPRODUCCIÓ
DE LA TRIBU *DELPHINIEAE*
A LA MEDITERRÀNIA OCCIDENTAL

This One



7U10-JJE-JRN2

INSTITUT D'ESTUDIS CATALANS

ARXIU DE LES SECCIONS DE CIÈNCIES, CXX
SECCIÓ DE CIÈNCIES BIOLÒGIQUES

MARIA BOSCH I DANIEL

BIOLOGIA DE LA REPRODUCCIÓ
DE LA TRIBU *DELPHINIEAE*
A LA MEDITERRÀNIA OCCIDENTAL

PREMI ARTUR BOFILL I POCH 1997

BARCELONA

1999

Biblioteca de Catalunya. Dades CIP

Bosch i Daniel, Maria

Biologia de la reproducció de la tribu Delphinieae a la Mediterrània occidental. — (Arxius de les seccions de ciències ; 120)

Text en català, resum en anglès. — Bibliografia

ISBN 84-7283-451-4

I. Institut d'Estudis Catalans. Secció de Ciències Biològiques

II. Títol III. Col·lecció: Arxius de les seccions de ciències ; 120

1. Ranunculàcies — Mediterrània Occidental — Reproducció

582.675.1:581.16(262.1)

Les il·lustracions que apareixen en aquesta obra són de l'autora

© Maria Bosch i Daniel

© 1999, Institut d'Estudis Catalans, per a aquesta edició

Carrer del Carme, 47. 08001 Barcelona

Primera edició: juny de 1999

Tiratge: 600 exemplars

Compost per ATM producció, SL

Gran Via de Carles III, 86, Torre Est. Local 11. Edificis Trade. 08036 Barcelona

Imprès a Limpergraf, SL

Polígon industrial Can Salvatella. Carrer de Mogoda, 29-31. 08210 Barberà del Vallès

ISBN: 84-7283-451-4

Dipòsit Legal: B. 22401-1999

Són rigorosament prohibides, sense l'autorització escrita dels titulars del *copyright*, la reproducció total o parcial d'aquesta obra per qualsevol procediment, incloent-hi la reprografia i el tractament informàtic, i la distribució d'exemplars mitjançant lloguer o préstec públics, les quals infraccions resten sotmeses a les sancions establertes per la llei.

A proposta de la ponència formada pels senyors Joan Domènech Ros i Aragonès, Joaquim Gosálbez i Noguera i Josep Vigo i Bonada, membres de la secció de Ciències Biològiques, l'Institut d'Estudis Catalans, en sessió plenària tinguda el dia 7 d'abril de 1997, acordà per unanimitat de concedir el Premi Artur Bofill i Poch a Maria Bosch i Daniel pel seu treball *Estudis sobre biologia de la reproducció de la tribu Delphinieae Warming (Ranunculaceae) a la Mediterrània occidental*.

Així mateix, la Secció de Ciències Biològiques, en la sessió del dia 8 de juny de 1998, prengué l'acord de publicar la dita obra, la qual, amb el títol *Biologia de la reproducció de la tribu Delphinieae a la Mediterrània occidental*, és editada a cura del senyor Josep Vigo i Bonada.

En record d'en Parxi i dels meus avis

TAULA

PRÒLEG	13
AGRAÏMENTS	15
PRESENTACIÓ	19
1. INTRODUCCIÓ	23
1.1. Antecedents	23
1.1.1. Biologia de la reproducció	23
1.1.2. Biologia de la reproducció a la península Ibèrica	24
1.1.3. Coneixements de biologia de la reproducció en <i>Delphinieae</i>	25
1.2. Pla de treball	27
1.2.1. Objectius i metodologia	27
1.2.2. Descripció del material estudiat	30
2. MORFOLOGIA FLORAL	37
2.1. La flor	37
2.1.1. Generalitats	37
2.1.2. Estructura i morfologia floral	38
2.1.3. Variabilitat floral	42
2.1.4. El color	44
2.1.5. Funcionalitat floral	51
2.2. La inflorescència	52
2.2.1. Producció de flors i de ramificacions	52
2.3. Recompenses	61
2.3.1. El pol·len	61
2.3.2. El nèctar	66

3. CICLES BIOLÒGICS	87
3.1. Generalitats	87
3.2. Germinació	88
3.2.1. Introducció	88
3.2.2. Material i mètodes	89
3.2.3. Resultats	92
3.2.4. Discussió	101
3.3. Desenvolupament	104
3.4. Descripció del cicle anyal	108
3.4.1. Reproducció vegetativa	110
3.5. Floració	111
3.5.1. Fenologia de la floració	112
3.6. Dispersió de granes	118
4. BIOLOGIA DE LA POLLINITZACIÓ	125
4.1. Introducció	125
4.2. Material i mètodes	126
4.2.1. Descripció de les poblacions del mostratge	126
4.2.2. Metodologia	133
4.3. Resultats	135
4.4. Discussió	156
4.4.1. Anàlisi dels vectors per grups de <i>Delphinieae</i>	156
4.4.2. Pollinització i evolució en <i>Delphinieae</i>	171
4.4.3. Model de vol	173
4.4.4. Predació	175
5. SISTEMES DE REPRODUCCIÓ	179
5.1. La relació P/O	179
5.1.1. Introducció	179
5.1.2. Material i mètodes	180
5.1.3. Resultats i discussió	182
5.2. Encreuaments experimentals	189
5.2.1. Introducció	189
5.2.2. Material i mètodes	191
5.2.3. Resultats	195
5.2.4. Discussió	226
5.2.4.1. Sistemes reproductius	226
5.2.4.2. Mecanismes d'aïllament reproductiu	241

6. ESTUDIS CITOGÈNÈTICS	251
6.1. Introducció	251
6.1.1. Coneixements citogenètics previs en les <i>Delphinieae</i>	252
6.2. Material i mètodes	258
6.2.1. Material	258
6.2.2. Metodologia	258
6.2.3. Paràmetres i índexs mesurats	260
6.3. Resultats	262
6.4. Discussió	264
6.4.1. Consideracions generals	264
6.4.2. Anàlisi per grups	285
6.4.3. Efecte del nombre cromosòmic en la reproducció	292
7. ELECTROFORESI D'ISOENZIMS	295
7.1. Introducció	295
7.2. Material i mètodes	298
7.2.1. Material	298
7.2.2. Metodologia	299
7.2.3. Paràmetres mesurats	302
7.3. Resultats	305
7.3.1. Anàlisi dels sistemes enzimàtics	305
7.3.2. Paràmetres poblacionals i variabilitat genètica	312
7.3.3. Paràmetres reproductius	316
7.4. Discussió	316
7.4.1. Variabilitat genètica	316
7.4.2. Implicacions reproductives	323
7.4.3. Consideracions per grups	325
8. CONCLUSIONS	329
9. BIBLIOGRAFIA	335
ABSTRACT	371

PRÒLEG

La imatge tòpica del científic és la d'una persona enderiada en una parcel·la molt concreta del coneixement, obsessionada per esbrinar moltes coses sobre un tema molt específic, i desentesa de la resta de matèries i fets que preocupen, no solament el comú dels mortals sinó també altres científics. Aquesta és una caricatura molt grollera, ja ho sé; però no em negareu que el concepte que té del científic la gent «normal» (si m'ho deixeu dir) va cap ací.

Cal tenir presents, però, tres fets, comprovables, que invaliden poc o molt aquesta concepció banalitzada de l'home, i la dona, científics. Primerament, que el camp de la ciència és tan vast que qualsevol tema, per minúscul que pugui semblar a primer cop d'ull, pot encloure un gavadal d'aspectes concrets i de detalls que en facin un veritable trencaclosques, desxifrabable només amb molts anys i molta paciència. Segonament, que cada matèria d'estudi porta aparellada una xarxa tan complexa de relacions amb tantes d'altres que, si hom en comença d'estirar el fil, n'arriba a sortir un cabdell considerable, amb les més insospitades connexions. I en tercer lloc, que qualssevol observacions científiques esdevenen, tard o d'hora, importants per a la societat humana.

Fulleja, lector, aquest llibre que tens a les mans, i estic segur que gairebé em donarà la raó. Aquí trobaràs exposats els plantejaments, les recerques i els resultats d'un estudi sobre les delfínees, un grup de plantes interessant en els aspectes farmacològic, toxicològic i hortícol. L'autora n'ha volgut esbrinar la biologia de la reproducció. De les flors, com a òrgans reproductors, n'han estat analitzades curosament la forma i la funció (coloracions, morfologia de pètals i nectaris, producció de pol·len, nèctar...) i la manera com s'agrupen en inflorescències. D'aquí ha calgut passar a l'estudi dels insectes pol·linitzadors (quins són, com actuen...) i al desenvolupament de la planta (germinació, florida, dispersió de les granes...). I encara han estat estudiats els sistemes reproductors (tipus d'encreuaments, hibridació...), la dotació cromosòmica de cada planta i els sistemes isoenzimàtics per tal d'esbrinar la variabilitat genètica dins el grup.

No cal dir que tots aquests estudis han comportat mesurar, calcular paràmetres, visitar moltes poblacions naturals sovint allunyades les unes de les altres, observar pacientment durant hores i hores els insectes pol·linitzadors, cultivar plantes en hivernacle i fer-hi manipulacions, preparar material i observar-lo al microscopi, fer anàlisis electroforètiques, aplicar programes informàtics...; també demanar ajut a d'altres persones (alumnes interns, genètics, entomòlegs, informàtics...) i a diverses institucions científiques. I, més que res, organitzar la feina i els experiments, valorar, deduir... rumiar.

Aquest ingent treball ha permès aclarir molts aspectes referents a les relacions entre plantes, insectes i ambient; a l'estratègia reproductora de les delfínees, i als processos evolutius que s'hi han donat.

L'autora forma part del grup de recerca de biosistemàtica de la Facultat de Farmàcia de la Universitat de Barcelona, que porta a cap estudis d'aquesta mena, entre els quals els adreçats a les ranunculàcies, família de plantes a què pertany la tribu de les delfínees, estesa sobretot per l'hemisferi boreal. Els representants mediterranis d'aquesta tribu no havien estat gaire estudiats encara; i a d'altres territoris hom els havia dedicat solament recerques molt concretes, bé que de vegades molt aprofundides. Aquest treball té, doncs, el mèrit afegit d'abordar la tribu sencera en un territori extens (les terres mediterrànies occidentals, de Portugal als Alps i a Tunísia), prou ampli perquè l'estudi pugui dur a conclusions generalitzables i permeti esbrinar les grans línies filogenètiques i evolutives del grup.

La Secció de Ciències Biològiques de l'Institut d'Estudis Catalans, sota la recomanació de la ponència que va jutjar aquest treball, va decidir de publicar-lo, de la qual cosa, com a curador de l'edició, em congratulo. Espero —esperem— que moltes altres persones el trobin interessant i útil.

JOSEP VIGO

AGRAÏMENTS

Una vegada conclosa la redacció de la memòria, etapa comparable a l'arribada al cim després d'una dura ascensió, només em resta expressar el meu profund agraïment a un seguit de persones que, bé amb el seu ajut directe en les tasques de recerca, bé amb el seu interès i encoratjament, han fet possible la realització d'aquesta tesi.

Primerament, als meus directors per haver dipositat en mi llur confiança. Al Dr. Cèsar Blanché vull agrair-li sincerament tot l'entusiasme, l'optimisme, la gran disponibilitat en la seva carregada agenda (com ho és la d'un vicedegà adjunt i secretari d'un congrés) i el suport que m'ha donat en tot moment. Voldria reconèixer també la seva vàlua com a mestre, les discussions enriquidores i la polidesa en moltes qüestions de contingut i formals, que voldria que es veiessin reflectides en aquest treball. Al Dr. Joan Simon, per tot l'ajut informàtic, bibliogràfic, de redacció i de disseny, entre d'altres, com també pels seus constants consells logístics i de planificació. A part de la tasca de director, sempre ha estat un bon amic i m'ha ajudat a tirar endavant en els moments més durs. D'ambdós, em serà difícil oblidar els inicis de la posada a punt de la tècnica d'electroforesi d'isoenzims i les sortides de camp. Conservo un record molt especial de la campanya del Marroc, en la qual també van participar el Dr. Julià Molero i la Dra. Anna M. Rovira, és a dir que hi havia tot l'equip de recerca sobre *Delphinieae*. Al Dr. Molero, catedràtic de la Unitat de Botànica i investigador principal del projecte en el qual s'emmarca aquesta tesi, haig d'agrair-li cordialment haver-me acceptat a formar part del seu equip de treball, tots els mitjans que ha posat al meu abast i el seu mestratge científic. A la Dra. Rovira, vull expressar-li el meu agraïment per la seva col·laboració en l'àrdua feina de camp d'aquesta campanya i pels seus ànims.

Al Dr. Jordi Bosch i a en Narcís Vicens, companys entomòlegs del Laboratori de Zoologia d'Invertebrats de la Facultat de Biologia de la UB, em plau agrair-los la seva amabilitat en la determinació d'una part dels insectes capturats en les diver-

ses campanyes, i tota la bibliografia que han posat al meu abast sobre aquest tema. També, juntament amb la Dra. Marina Blas, l'esforç de posar-se en contacte amb altres especialistes, que ens han determinat els grups d'insectes més conflictius: el Dr. Leopoldo Castro, que ha respost sempre amb gran rapidesa i extraordinària amabilitat en la determinació de les espècies del gènere *Bombus* i m'ha facilitat, a més, referències bibliogràfiques molt interessants, la Dra. M^a Ángeles Marcos, en Jordi Dantart, la Dra. Marta Goula i el Dr. Xavier Vázquez.

A en Jesús Márquez, company de penes i neguits en aquests darrers dies de les nostres respectives tesis, que en el seu moment, molt gentilment, va identificar les càrregues de pol·len dels pol·linitzadors. Al Dr. Albert Sala, per les indicacions sobre refractòmetres. A ells i a la Dra. Maruxa Suárez, que m'ha animat constantment, vull regradar els consells sobre diverses qüestions pol·líniques.

Al Dr. Juli Caujapé, per haver-me ensenyat pacientment la tècnica de l'electroforesi d'isoenzims, com també pels seus ànims, consells i suggeriments, les traduccions del rus i la seva amistat. Al Dr. Joan Pedrola, per haver posat a la nostra disposició el laboratori de l'Estació Internacional de Biologia Mediterrània (Blanes) per tal que hi aprenguéss aquesta tècnica. Al Dr. Pere Arús (Director del Departament de Genètica de l'IRTA de Cabriels), impulsor d'aquesta tècnica al nostre país, i a la Dra. Montserrat Aguadé (Catedràtica del Departament de Genètica de la Facultat de Biologia de la UB), per haver-me ajudat en la interpretació dels zimogrames.

Al Dr. Joan Pedrol, de la Universitat de Lleida, per haver-me indicat atentament la població de *Delphinium bolosii* de la Noguera. A en Jeroni Orell Jaquotot, al desaparegut Sr. Jeroni Orell Casasnovas i a la seva família, per la calorosa acollida durant el treball de camp a Mallorca i la localització de les poblacions. Al Museu Balear de Ciències Naturals de Sóller, per haver-me enviat granes de *D. pictum*. Al Dr. Gonzalo Mateo i a en Jaume Soler, de la Universitat de València, per haver-me acompanyat amablement a la població de *D. staphisagria* d'Alacant i enviar-me'n granes. A en Néstor Torres, per la seva gentilesa en haver-me acompanyat a les localitats de *D. staphisagria* d'Eivissa. A la Dra. Empar Carrillo, que em va indicar algunes poblacions d'acònits. Al Dr. Amots Dafni, de la Universitat de Haifa (Israel), pels consells i suggeriments en la interpretació dels resultats de pol·linització. A la Dra. Begoña García, de l'Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC) de Jaca, per haver-me enviat la seva tesi, que ha estat un estímul constant. Als membres de l'Institut Botànic de Barcelona, per haver-me permès consultar la biblioteca i al Dr. Àngel Romo per haver recollit granes de *D. staphisagria* del Marroc. A l'Empar Ardanuy, del Jardí Botànic Mar i Murtra (Blanes), pels seus consells metodològics sobre algunes qüestions d'hivernacle. Al Dr. Resit Ilarslan, de la Universitat d'Ankara, per haver-me facilitat granes d'algunes espècies de *Delphinium* de Turquia. Al Dr. Ramon Fontarnau i la resta de l'equip del Servei de Microscòpia

Electrònica de la Universitat de Barcelona, per les atencions i els consells que m'han dispensat. A l'Albert Masó, pels consells fotogràfics. A en Jordi Garcia Petit, director del Parc Natural del Cadí-Moixeró, per haver-me atorgat el permís corresponent i donar-me facilitats per a poder realitzar les tasques de camp en aquest Parc. Al Prefecte dels Pirineus Orientals, pel permís necessari per a poder treballar a la vall d'Eina. A la Marta Juncadella i la Rut Vidal, del Servei de Llengua Catalana de la Universitat de Barcelona, per l'atenció, l'amabilitat i la gran rapidesa en la revisió del text d'aquesta memòria. Al Dr. Josep Vigo i als correctors de l'IEC, per haver-me ajudat amablement a polir la versió final d'aquest text.

No voldria deixar de fer menció d'un seguit de persones que, de manera totalment desinteressada, han aportat la seva simpatia i el seu granet de sorra, en ocasions treballant gairebé com «esclaus», alleugerint-me en moltes tasques: la Diana Lagarda, la Maria Cosp, la Marta Estrada i la Montse Torrell, a les quals desitjo molts ànims en l'inici de les seves respectives tesis. A la Montse vull agrair-li, especialment, el seu caràcter alegre, la seva bona disposició i tot l'ajut que m'ha ofert en aquests darrers dies.

A la Marta Margelí, per haver-me ajudat en mil petites coses, pel seu suport moral i per haver-me convidat sovint a dormir al seu pis de Barcelona i a unes delicioses amanides. Al Dr. Pep Vicens, sempre ben disposat a donar un cop de mà, per haver-me orientat en nombroses ocasions i, sobretot, per haver tingut la paciència de llegir i revisar el manuscrit.

També voldria manifestar el meu agraïment a la resta de components de la Unitat de Botànica (o que n'havien format part), pel bon tracte que sempre n'he rebut; el contacte i les vivències diàries els han convertit per a mi en una segona família. Al Dr. Joan Vallès i al Dr. Carles Benedí, dues persones amb un gran rigor científic, que m'han aclarit moltes qüestions lingüístiques, bibliogràfiques o nomenclaturals; a la Dra. M. Antònia Ribera, a la Dra. Amèlia Gómez i a la Dra. M. Carme Barceló, que sempre han tingut una paraula d'ànim; a la Dra. Mariona Hernández, pel seu característic bon humor; al Dr. Juan Antonio Seoane i al Dr. Joan Martín, pel seu interès en el meu treball; a en Jordi Rull, per haver-me animat en ser dels darrers a marxar del laboratori; a la M. Àngels Bonet, la inseparable companya dels cursos de doctorat; a l'Elisabet Ballester, sempre ben disposada a resoldre tots els maldecaps burocràtics; a l'Ester Clavero, per haver-me tingut sempre a punt un somriure; a en David Porta, sovint preocupat pel meu estat anímic, a la Pilar Fernández, pels seus ànims i, junt amb l'Antonio Cárdenas i la Rosa Aparicio, per haver col·laborat en diverses tasques; a l'Ester Ferrer, la Cristina Casas, la Maria Bigordà, la Marta Farreras, la Reinilda Duré, la Mar Giménez, l'Emma Dobón, la Marian Oliva, la Merche Sánchez, la Dolors Raja, en Joan Muntané, l'Antoni Agelet, en Vidal Merino, la Trini Sánchez, la Modesta Gil, l'Àngel Molina i en Màrius Mumbrú.

Diverses persones, a part dels companys del laboratori, m'han acompanyat al camp: la Mireia Pagès i en Josep Lluís Roman, l'Anna Salvadó, la Conxita Montoya, en Francesc Montoya, la Rosa Rojas i la petita Gisela. A tots ells, em plau agrair-los les bones estones que em van fer passar. També voldria fer esment d'alguns amics i familiars (assumint el risc que em pugui oblidar algú) que han mostrat interès per la meva feina i m'han donat suport durant aquest temps: Mar Grasa, Pep Martín, Eva Castellanos, Anna Sala, Rosa Mari Sánchez, Pilar Daniel, Montse Sellés, Maria Gisbert, Consol Bozzo, Cristina Lario, Jordi Gibert, Marina i Enric Caujapé, Roser Castells, Béla Jozan, Quim Suñer, Ester Gelabartó i Begonia Milo.

Als meus germans, i en especial a en Lluís, en Quim i l'Anna, per haver-me fet companyia en diverses sortides de camp junt amb la meva mare, qui probablement ha patit més de prop l'acabament d'aquesta tesi. A ella, vull agrair-li la seva comprensió, el suport, l'ajut i el fet de tenir-me sempre a punt un plat calent quan arribava tard de Barcelona.

Tot i que no és gaire habitual, voldria dedicar les darreres línies a fer un petit record d'unes persones entranyables que, malauradament, van desaparèixer durant el període de temps que va durar la realització d'aquesta memòria: els meus avis, Josep i Anita, que van saber transmetre'm, entre moltes altres coses, la seva estimació per les plantes; i en Patxi, una persona difícil d'oblidar.

La realització d'aquest treball ha estat possible gràcies a la concessió d'una beca del Pla de Formació d'Investigadors de la Generalitat de Catalunya, que formava part del projecte de recerca «Estudios biosistemáticos en *Delphinieae* (*Ranunculaceae*) de la región Mediterránea Occidental» (DGICYT PB-91/268).

PRESENTACIÓ

La tribu *Delphinieae* Warming, que pertany a la família *Ranunculaceae* Juss., està integrada pels gèneres *Aconitum* L., *Delphinium* L., *Consolida* (DC.) Gray i *Aconitella* Spach, que engloben, segons els nostres càlculs, un total de 830 espècies distribuïdes, bàsicament, per les zones temperades i fredes de l'hemisferi boreal (Maire, 1964; Greuter *et al.*, 1989; Jalas i Suominen, 1989; Tamura, 1995). Els gèneres *Consolida* i *Aconitella* havien estat inclosos dins de *Delphinium* (Candolle, 1817; Pränzl, 1894; Huth, 1895), però presenten diferències prou manifestes per a considerar-ne la segregació com a gèneres independents, plenament acceptada actualment (Gray, 1821; Wang, 1962; Davis, 1965; Munz, 1967*a*, 1967*b*; Soják, 1969; Keener, 1976; Simon, 1986; Trifonova, 1990; Chater, 1993).

El gènere *Aconitum*, que inclou mesòfits perennes —amb l'única excepció del subgènere monoespecífic *Gymnaconitum* (Stapf) Rapaics—, distribuït per Àsia, Europa i Amèrica, és el que presenta caràcters més primitius. D'aquest, a través d'unes formes intermèdies desconegudes, devia derivar el gènere *Delphinium*, de distribució també força àmplia, gairebé per tot l'hemisferi nord, que conté tàxons perennes i anuals. D'aquests últims, probablement en derivaren *Consolida* i *Aconitella*, amb tots els tàxons anuals, i amb la màxima representació a la Mediterrània oriental (Trifonova, 1990).

Es tracta d'un grup de plantes amb un gran interès aplicat en diversos camps:

— En fitoquímica, ja que contenen alcaloides norditerpènics d'estructura força complexa (Wang, 1981; Benn i Jacyno, 1983; Pelletier i Page, 1986; Fuente i Reina, 1990, entre d'altres), originats per rutes biosintètiques molt originals i de distribució sistemàtica molt restringida.

— En toxicologia, atès que els alcaloides diterpènics que contenen causen neurotoxicitat en mamífers superiors en els canals de sodi i produeixen un període de decaïment agut que acaba amb paràlisi respiratòria i mort per asfíxia si la dosi és suficient (Benn i Jacyno, 1983; Feldkamp *et al.*, 1991; Chan, 1994). Aquesta toxi-

citat ha provocat importants problemes econòmics a la ramaderia, sobretot als Estats Units (Olsen, 1978; Cronin i Nielsen, 1978; Nielsen i Ralphs, 1988; Pfister *et al.*, 1988*a*, 1988*b*; Olsen *et al.*, 1990; Olsen i Sisson, 1991), i Simon *et al.* (1995) han reportat possibles causes d'intoxicació en animals salvatges als Prepirineus. De fet, *A. napellus* L. és la planta més tòxica de la nostra flora, només superat en tot el món per un altre acònit, l'*A. ferox* Wall. de l'Himàlaia. És tanta la seva toxicitat que, fins i tot, s'han detectat intoxicacions produïdes pel pol·len contingut en la mel (Saito *et al.*, 1980). Antigament s'havia usat com a verí (Font Quer, 1979).

— En farmacologia, ja que són agents citotòxics amb activitat antimetabòlica. Alguns acònits s'utilitzen actualment en preparats homeopàtics antineuràlgics i anticongestius (Benzager-Beauquesne *et al.*, 1986). D'altres gèneres presenten usos medicinals tradicionals; per exemple, les granes de *D. staphisagria* L., usades com a purgants, emètiques, per a eliminar els polls o antineuràlgiques (Font Quer, 1979) i al nord d'Àfrica, fins i tot, com a afrodisíacs (Boulos, 1983), o *D. pictum* Willd., emprat com a antiparasitari (Ballero i Fresu, 1992). També s'han utilitzat en alguns preparats homeopàtics (Khöler, 1995). Les *Consolida*, el nom de les quals deriva de la creença popular que podien soldar o consolidar ferides, s'han emprat com a sedants casolans i per a l'obtenció de tints (Rivera i Obón, 1991), especialment l'espècie *C. regalis* Gray.

— En horticultura ornamental (Bailey, 1939; Philips, 1949; Edwards, 1981; Holcomb i Beattie, 1990), de gran tradició en països com Anglaterra, sobretot el gènere *Delphinium* que, fins i tot, ha generat un organisme, la *Delphinium Society* amb publicació pròpia, per gestionar aspectes molt diversos com són ara programes d'encreuaments i hibridacions, intercanvi de granes, llistes de cultivars, tècniques per a la seva cura i manteniment, entre d'altres (Basset, 1990). També s'han emprat alguns acònits com a plantes ornamentals (Munz, 1945; Martin, 1981), i *C. ajacis* (L.) Schur. com a flor seca i grana de flor de temporada. Actualment l'IRTA de Cabriels (Generalitat de Catalunya) té en marxa un programa de selecció i millora d'espècies autòctones d'interès en horticultura que inclou espècies de *Delphinium* (Cabot, com. pers.).

— En la conservació, atès que algunes espècies d'àrees molt restringides, com *D. montanum* DC. in Lam. & DC. o *D. bolosii* C. Blanché & Molero, poden estar en perill d'extinció o estan amenaçades segons els criteris de la UICN. Diverses espècies estan legalment protegides, com per exemple *D. montanum*, a Catalunya [PEIN, Generalitat de Catalunya, DOGC 1.3.1993, art. 21], o oficialment reconegudes com a amenaçades: *D. bolosii*, a Espanya (Gómez-Campo, 1987) i *D. verduense* Balb., *D. staphisagria*, *D. pictum* Willd. subsp. *pictum* i *D. pictum* subsp. *requieni* (DC.) C. Blanché & Molero, a França (Olivier *et al.*, 1995), entre d'altres. Aquesta darrera subespècie forma part de la llista de l'annex I del patrimoni nacional francès (Olivier *et al.*, *loc. cit.*).

A la Mediterrània occidental —prenent com a límits orientals els Alps i Tunísia—, on s'emmarca aquesta memòria, trobem representades una trentena d'espècies (Maire, 1964; Greuter *et al.*, 1989; Tutin *et al.*, 1993) corresponents als gèneres *Aconitum*, *Delphinium* i *Consolida*. Cal remarcar que aproximadament el 70 % d'aquests tàxons són endèmics d'aquesta àrea. Si es considera la serralada de l'Himàlaia com a possible centre primari de diversitat de la tribu (Blanché, 1990, 1991), aquestes espècies ocupen la posició occidental més extrema en els continents eurasiàtic i africà. Aquests dos fets, l'elevat nombre d'endemismes, d'una banda, i el possible efecte d'extrem d'àrea, de l'altra, ens porten a pensar que aquests tàxons poden haver sofert processos de diferenciació i evolució particulars, en els quals, llurs mecanismes de reproducció poden haver fet un paper força important o haver-se vist afectats de manera específica per la mateixa evolució.

Darrerament, la biologia de la reproducció ha anat adquirint un paper cada vegada més important dins dels estudis biosistemàtics i evolutius (Ornduff, 1969*b*; Kevan, 1984; Webb, 1984). Aquests estudis són molt interessants per diversos motius. D'una banda, la relació planta-insecte és un dels millors exemples de coevolució, i de l'altra, les flors i els pol·linitzadors donen les bases per a estudis de selecció fenotípica i èxit reproductiu. Altres temes d'interès són l'estudi del comportament òptim de recollecció dels pol·linitzadors, l'estudi de l'estructura genètica de la població, la selecció sexual, la localització del sexe, el flux genètic, les qüestions de veïnatge, l'ecologia de la comunitat, la conservació i restauració de paisatges (molt important en el cas de les espècies endèmiques amenaçades) o l'agricultura alternativa, entre molts d'altres.

El recull i l'ordenació de tota la informació prèvia dins la tribu objecte d'estudi ens ha permès observar una forta desigualtat entre el grau de coneixement dels aspectes macro- i micromorfològics, taxonòmics, citogenètics o corològics (poden servir, a tall d'exemple, els treballs de Lewitsky, 1931; Gregory, 1941; Tamura, 1962, 1967, 1995; Malyutin, 1973, 1987; Al-Kelidar i Richards, 1981; Blanché i Romo, 1990; Blanché, 1991, entre d'altres) i el relatiu al de la biologia de la reproducció. El grau de coneixement també sembla irregular depenent de les zones. Així, a grans trets, s'observa que els tàxons més ben estudiats des d'aquest punt de vista corresponen a alguns que es troben a Amèrica del Nord, mentre que a Europa i Àsia els treballs són més escassos o, fins i tot, nuls en algunes regions. A més, en ocasions, aquests treballs es limiten a aprofundir en la investigació de poques espècies, com és el cas de *D. nelsonii* Greene (= *D. nuttallianum* Pritz., Weber i Wittmann, 1996) als Estats Units (Waser i Price, 1981, 1983, 1985*a*, 1985*b*, 1990, 1991, 1994; Zimmerman, 1983*b*; Cibula i Zimmerman, 1984; Kohn i Waser, 1985; Waser i Fulgate, 1986; Waser, 1987, 1988; Waser *et al.*, 1987; Waser i Mitchell, 1990; Inouye i McGuire, 1990, 1991), des d'una perspectiva que cerca més estudiar la planta com a model que fer-ho en el marc del conjunt d'espècies emparentades amb ella.

Aquesta memòria pretén dur a terme, doncs, una primera prospecció de la reproducció de la tribu en un àmbit geogràfic en què aquest tipus d'estudis són escassos, procurant abastar la màxima representació taxonòmica i des d'una òptica pluridisciplinària. Bona part de les investigacions correspon a treball de camp, com en el cas la biologia de la pollinització, i una altra, no menys important, ha tingut lloc en condicions experimentals d'hivernacle i correspon a la determinació dels sistemes reproductius sobre la base dels encreuaments artificials promoguts. El coneixement citogenètic de cadascuna de les poblacions estudiades (a partir d'estudis anteriors o propis) ha permès cercar possibles interferències entre anomalies cromosòmiques i sistemes reproductius i alhora ha fet possible correlacionar barreres reproductives amb aquest tipus de dades. La incorporació de tècniques isoenzimàtiques als estudis de biologia reproductiva són cada dia més importants. Permet re-fermar molts dels resultats obtinguts amb els que ens aporta aquesta tècnica sobre la base de la seva diversitat genètica, i creiem que donarà més força a les hipòtesis evolutives que suggerim al final de la memòria.

L'anàlisi d'aquestes dades, juntament amb totes les reportades anteriorment en aquesta mateixa àrea geogràfica (Blanché i Molero, 1986; Molero i Blanché, 1986; Simon, 1986; Puig, 1987; Blanché, 1990, 1991, entre d'altres), ens permetrà postular hipòtesis sobre el paper que fan els caràcters reproductius i les possibles estratègies adaptatives en l'evolució dels gèneres i de les espècies. Ens permetrà també analitzar els patrons de diversitat genètica a escala inter- i intrapoblacional i farà possible establir hipòtesis que expressin les relacions naturals entre els diversos tàxons.

Hem de dir, finalment, que essent conscients que aquesta memòria tan sols representa una petita contribució al coneixement de la biologia reproductiva de la tribu, ens agradaria que fos un bon punt de partida i obrís noves perspectives d'investigació per a futures recerques en aquest camp i en aquest grup de tàxons tan ben especialitzats, aparentment, quant als seus mecanismes reproductors.

1. INTRODUCCIÓ

1.1. ANTECEDENTS

1.1.1. BIOLOGIA DE LA REPRODUCCIÓ

Tot i que els primers antecedents de la biologia de la reproducció dels vegetals es remunten al 1500 aC (Roberts, 1929), no és fins a l'època de Grew (1682) o Camerarius (1694) que es reconeix la sexualitat de les plantes i les funcions de cada òrgan i es comencen a fer les primeres experiències de pol·linització. Karl von Linné (1735), pare de la taxonomia botànica actual, proposà un sistema de classificació de les plantes basat en la seva morfologia floral, cosa que implica un profund coneixement d'aquestes estructures reproductives. Entre els grans pioners, podem considerar Kölreuter (1761), que realitzà hibridacions a gran escala amb propòsits científics i estudià la pol·linització i els seus diversos tipus (autogàmia, entomofília i anemofília), i Sprengel (1793) que estudià sistemàticament les relacions planta-insecte, en prop de cinc-centes espècies.

Darwin (1859, 1862), amb la seva teoria de la selecció natural, va marcar una nova fita, sobretot pel que fa al coneixement dels mecanismes d'adaptació i evolució flor-antòfil. En aquest sentit, la seva influència va estimular la recerca de les relacions planta-animal. Així, Hildebrand (1867) i Delpino (1868) classificaren les adaptacions florals; Müller (1883), Robertson (1889, 1929) i Knuth (1906-1909) van elaborar catàlegs de les flors i els seus respectius visitants i pol·linitzadors potencials.

A principi de segle es produí un estancament d'aquest tipus d'estudis, ja que els botànics es dedicaren més a la taxonomia, la florística o la corologia, i no es va reprendre fins als anys seixanta. Alguns autors (Pijl, 1960, 1961; Baker i Hurd, 1968; Proctor, 1978; Faegri i Pijl, 1979) van establir el concepte de *síndrome*, és a dir, el conjunt de símptomes o trets que presenten les flors en relació amb la pol·li-

nització. Cal ressenyar, per la seva valuosa contribució, els treballs de Proctor i Yeo (1973), Richards (1978), Eickwort i Ginsberg (1980), Thomson (1982), Kevan i Baker (1983), Real (1983), Meeuse i Morris (1984), Barth (1985), Willesteim (1987), Free (1993) i els de coevolució de Macior (1971, 1974). Apareixen estudis sobre els atraients florals, com el color (Kevan, 1978, 1979, 1983; Scogin, 1983) o les olors (Williams, 1983), l'evolució de la morfologia floral i de la inflorescència (Leppik, 1977; Wyatt, 1982; Weberling, 1989) o les recompenses: el pol·len i el nèctar (Fahn, 1949; Percival, 1961; Baker i Baker, 1975, 1983; Bolten *et al.*, 1979; Bentley i Elias, 1983; Southwick, 1990).

Els estudis dels sistemes reproductius, iniciats en temps de Darwin (1876), foren continuats per Grant (1949), Bateman (1952), Stebbins (1957), Fryxell (1957), Crowe (1964), Solbrig (1976), Frankel i Galun (1977), Bawa i Beach (1981) i Richards (1986), entre d'altres. El desenvolupament de noves tècniques moleculars, com l'electroforesi d'isoenzims, ha proporcionat marcadors que donen evidències directes sobre els tipus de reproducció i llurs conseqüències genètiques (Soltis i Soltis, 1989; Brown *et al.*, 1990).

Darrerament han aparegut tractats sobre les diverses tècniques que conformen aquesta part de la biologia (Jones i Little, 1983; Dafni, 1992; Kearns i Inouye, 1993), que n'han permès la difusió i n'han fet un camp de creixent interès entre els botànics dels nostres dies.

1.1.2. BIOLOGIA DE LA REPRODUCCIÓ A LA PENÍNSULA IBÉRICA

Pel que fa a la reproducció d'espermàtòfits, a l'Estat espanyol les línies de recerca en aquest camp han tingut un desenvolupament molt recent. Els treballs són relativament escassos, probablement perquè la majoria de botànics s'han dedicat més a les descripcions florístiques de comunitats, a l'exploració de territoris poc coneguts o a la resolució de problemes taxonòmics i, en part, perquè els estudis sobre biologia reproductiva es troben en un terreny interdisciplinari, a mig camí entre la botànica, la fisiologia, la genètica i l'ecologia. Només darrerament s'han anat ocupant aquests buits amb recerques provinents de la botànica, tot i que ja feia uns quants anys que s'hi investigava des de la zoologia (Richards, 1986). Els estudis de biologia de la reproducció s'iniciaren, fonamentalment, entorn de la Universitat de Sevilla, tot i que després s'han estès a d'altres centres. S'han fet diversos estudis sobre patrons fenològics de floració i fructificació, disseminació de granes, sistemes reproductius i pol·linització de les plantes dels matollars del sud de la Península (J. Herrera, 1982, 1985a, 1986, 1987, 1988, 1992; C. M. Herrera, 1984; Arroyo, 1988a, 1988b, 1990; Talavera *et al.*, 1988) i recerca d'aspectes relacionats amb el nèctar (C. M. Herrera *et al.*, 1984; J. Herrera, 1985b, 1989; Guitián *et al.*, 1995).

De vegades, els estudis s'han centrat en espècies concretes, com algunes de les que pertanyen als gèneres *Lavandula* L. (Devesa *et al.*, 1985; Muñoz i Devesa, 1987; C. M. Herrera, 1987*b*, 1987*c*; J. Herrera, 1987, 1991), *Lonicera* L. (Jordano, 1990), *Erysimum* L. (Nieto, 1991), *Crataegus* L. i *Prunus* L. (Guitián i Fuentes, 1992; Guitián *et al.*, 1992), *Echium* L. (Guitián *et al.*, 1993), *Scrophularia* L. (Ortega i Devesa, 1993*a*, 1993*b*) o *Asphodelus* L. (Díaz Lifante, 1993; Díaz Lifante i Valdés, 1995), entre d'altres.

Darrerament, a causa de l'increment de l'interès per les qüestions que envolten els problemes de conservació del patrimoni natural, s'han promogut estudis reproductius d'espècies sud-peninsulars endèmiques o d'àrea molt restringida com *Atropa baetica* Willk. (C.M. Herrera, 1987*a*), *Viola cazorlensis* Gandoger (C. M. Herrera, 1988, 1989), *Lonicera arborea* Boiss. i *L. splendida* Boiss. (Jordano, 1990) i *Abies pinsapo* Boiss. (Arista *et al.*, 1992; Arista, 1994; Arista i Talavera, 1995), o d'alguns endemismes dels Pirineus com és ara *Pinguicula longifolia* Ramond ex DC., *Borderea pyrenaica* Miégeville o *Petrocoptis* A. Braun (Guitián i Sánchez, 1992; García *et al.*, 1992; Navarro *et al.*, 1993; Guitián *et al.*, 1994), sobretot des de l'Institut Pirenaico de Ecología (CSIC) de Jaca (García, 1993).

Al nostre país, a banda dels estudis realitzats des de l'òptica palinològica al nostre departament (Sala *et al.*, 1992; Suárez-Cervera *et al.*, 1994; Márquez *et al.*, 1994; Rubinstein *et al.*, 1995) i a la Universitat Autònoma de Barcelona, cal destacar els treballs de Bonet (1991) i J. Bosch (1986), com a precedent immediat, que recorren a la col·laboració botànic-zoòleg per a l'estudi de la biologia floral d'una brolla mediterrània. També s'han dut a terme estudis de pol·linització en hivernacles i d'arbres fruiters, amb un caire més entomològic (J. Bosch *et al.*, 1992; J. Bosch, 1992, 1994; J. Bosch i Blas, 1994) i estudis de dispersió de granes en *Euphorbia* L. (Baiges *et al.*, 1991; Gómez *et al.*, 1994; Gómez i Espadaler, 1995).

1.1.3. CONEIXEMENTS SOBRE BIOLOGIA DE LA REPRODUCCIÓ EN *DELPHINIEAE*

Les primeres dades de què disposem sobre la pol·linització en les *Delphinieae* han estat reportades en forma de catàlegs d'insectes pol·linitzadors d'alguna de les nostres espècies, duts a terme, principalment, per Müller (1883), Knuth (1906-09), Robertson (1889, 1929), Clements i Long (1923) i Grant i Grant (1968).

Pel que fa al gènere *Aconitum*, cal esmentar els treballs d'Aurivillius (1887), Kronfeld (1890), Lie-petersen (1906), Werth (1940), Delmas (1976) o Pekkarinen (1979, 1984). Løken (1949, 1950, 1960) realitzà un estudi força exhaustiu dels abellots del nord d'Europa pol·linitzadors d'*A. septentrionale* Koelle, continuat per Pekkarinen (1978) i Mjelde (1983). Brink (1980) estudià la pol·linització i la variabilitat dels nectaris en *A. columbianum* Nutt.

A partir dels anys setanta, els estudis sobre reproducció han tingut un gran desenvolupament als Estats Units. S'ha aprofundit molt en el coneixement reproductiu d'unes quantes espècies del gènere *Delphinium*: *D. nudicaule* Torr. & Gray, *D. virescens* Nutt., *D. carolinianum* Walt., *D. barbeyi* Huth, *D. tricorné* Mich. i *D. nelsonii* Greene, especialment aquesta darrera, investigada, per la seva abundor i facilitat d'accés, per diversos equips de recerca del Rocky Mountain Biological Laboratory (Colorado).

Alguns treballs, com el de Macior (1975), fan una primera aproximació als vectors pol·linitzadors, analitzant el comportament dels insectes, les càrregues de pol·len, el color de les flors, la correlació entre la longitud de l'esperó i la probòscide de l'antòfil, etc. En aquest sentit, Pesson i Louveaux (1984) consideren els abellots del gènere *Bombus* com els més eficients i potser els únics pol·linitzadors d'*Aconitum*, *Delphinium* i *Aquilegia*. Fins i tot, assenyalen la coincidència que es dona en la distribució mundial dels gèneres *Aconitum* i *Bombus*. Warnock (1981) publica una breu llista dels pol·linitzadors de *D. carolinianum*. D'altres autors analitzen l'eficiència i l'eficàcia d'aquesta pol·linització (Waser i Price, 1990), l'òptim comportament recollector (Inouye, 1978; Zimmerman, 1979; Hodges i Wolf, 1981; Hodges, 1985a, 1985b; Pleasants, 1989b; Laverty, 1994), l'efecte de la densitat de plantes en el comportament dels abellots (Cibula i Zimmerman, 1984), la influència de la mida de la inflorescència (Pleasants, 1989a; Pleasants i Zimmerman, 1990), el model de vol o el comportament dels insectes al llarg de la inflorescència, en relació amb aspectes energètics (Epling i Lewis, 1952; Pyke, 1978a, 1978b, 1979, 1980, 1982; Zimmerman, 1979; Waser, 1982), la importància del color en la pol·linització (Malyutin, 1969; Waser i Price, 1981, 1983; Warnock, 1981, 1987), els efectes de les guies de nèctar (Waser i Price, 1985b), la relació entre la longitud de les probòscides i la longitud de les corol·les (Inouye, 1980b), els fenòmens de neotènia (Guerrant, 1982a, 1982b), les variacions en la producció de nèctar a conseqüència de manipulacions experimentals (Zimmerman, 1983a, 1983b) o la distribució dels recursos de nèctar i quin efecte produeix sobre els antòfils (Pleasants i Zimmerman, 1979; Brink i Wet, 1980; Morse, 1980; Pyke, 1981; Pleasants, 1981; Zimmerman, 1981, 1982, 1988; Brink, 1982; Cibula i Zimmerman, 1987; Sowing, 1989; Waser i Mitchell, 1990).

D'altres estudis tracten sobre la relació entre la dispersió del pol·len i els vectors (Schlising i Turpin, 1971; Waddington, 1981, 1983; Waser, 1988; Harder, 1989, 1990), el flux genètic i la distància òptima d'encreuament (Price i Waser, 1979; Waser *et al.*, 1987; Waser i Price, 1991b, 1993, 1994) o les adaptacions ecològiques (Waser i Price, 1985a). Altres treballs analitzen la competència entre espècies de plantes pels serveis dels pol·linitzadors (Pleasants, 1980; Kohn i Waser, 1985; Pleasants i Waser, 1985; Waser i Fulgate, 1986) o els efectes de la floració seqüencial i les seves conseqüències (Waser, 1978; Waser i Real, 1979). També s'han dut a

terme recerques de tipus fenològic, com ara la influència del gruix de neu (Inouye i McGuire, 1990, 1991) o d'altres variables ambientals (Inouye, 1991) en el ritme i l'abundància de la floració i la relació entre l'abundància floral amb els censos de colibrís (Inouye *et al.*, 1991), i s'ha demostrat que aquests ocells són també pol·linitzadors de *Delphinium* (Waser i Price, 1990). L'estudi de la biologia de la reproducció des d'una òptica conservacionista s'ha dut a terme en alguns *Delphinium* endèmics dels Estats Units (Varney, 1979).

Una altra gran línia de recerca ha estat centrada en el paper de la hibridació, sobretot en *Delphinium* (Wilde, 1931; Ruys, 1933 —amb l'obtenció del primer *Delphinium* vermell—; Mehlquist, 1953; Gage, 1953; Samuelson, 1957; Legro, 1961, 1962), vinculada, més aviat, a projectes de millora en plantes ornamentals (Steichen, 1959; Basset, 1990). Àdhuc s'han dut a terme estudis sobre híbrids naturals en *Delphinium* (Lewis i Epling, 1946, 1959; Santana, 1975; Warnock, 1983, 1989) i en *Aconitum* (Kartashova i Malakhova, 1973; Krazkova i Szweykowski, 1976; Zielinsky, 1982a, 1982b). A part, Jankun (1973, 1974) ha investigat el desenvolupament de l'endosperma híbrid en el grup de *D. elatum* L. i l'evolució de les granes procedents d'encreuaments entre espècies de diferents nivells de ploïdia. El mateix autor (Jankun, 1975) va portar a terme estudis citoembrionals en híbrids de *Delphinium* infectats amb virus.

Pel que fa a les *Delphinieae* anuals, de moment només disposem de dues referències. D'una banda, el treball, essencialment citogenètic de Hong De-Yuan (1986), que estudia alguns aspectes de la biologia de la reproducció de cinc espècies de *Consolida*, algunes de les quals, en realitat, s'haurien d'adscriure al gènere *Aconitella*. De l'altra, el treball de Svensson i Wrigen (1986), que versa sobre diferents aspectes reproductius de *C. regalis* Gray.

Com es pot comprovar, es disposa d'un coneixement exhaustiu sobre els processos de biologia reproductiva en unes poques espècies de *Delphinieae*, al costat d'un buit immens pel que fa a la gran majoria de les més de vuit-centes espècies que la componen. La Mediterrània occidental és una zona més d'aquest gran buit; no es tenia cap referència sobre les seves espècies a l'hora d'iniciar aquest treball. Els resultats del primer any d'investigació, en tres espècies de *Delphinium*, es van presentar en forma de tesi de llicenciatura (M. Bosch, 1993).

1.2. PLA DE TREBALL

1.2.1. OBJECTIUS I METODOLOGIA

Una vegada acabada la part de revisió taxonòmica de les espècies de les *Delphinieae* en el nostre àmbit geogràfic (Molero i Blanché, 1986; Blanché i

Molero, 1986; Simon, 1986; Puig, 1987; Blanché, 1990, 1991, entre d'altres), malgrat que mai no es pugui considerar conclosa del tot, ens hem proposat d'aprofundir en l'estudi d'aquest grup de plantes des del punt de vista de la seva història natural. Atès el buit de coneixements sobre biologia de la reproducció d'aquests tàxons a la zona estudiada, ens ha semblat més interessant i enriquidor donar una visió de conjunt de la tribu, encara que alguns aspectes puguin semblar poc aprofundits, que no pas centrar-nos en uns quants tàxons. Tot i que la tendència general en l'enfocament de recerques d'aquest tipus és limitar-se a estudiar exhaustivament un nombre de tàxons reduït, de vegades emprats únicament com a models experimentals (treballs americans). L'altre extrem el tenim en els estudis comparatius entre tàxons molt diversos. En aquest cas, la variable que roman constant és el lloc o la formació vegetal, i, conseqüentment, l'ecologia, la fauna, les condicions ambientals, etc., seran molt similars; per exemple, l'estudi d'una brolla mediterrània (Bonet, 1991) o dels matollars sud-peninsulars (J. Herrera, 1985*a*; Arroyo, 1988*b*).

En el nostre estudi, la variable constant és la tribu; per tant, el nexa d'unió entre les espècies és el fet d'estar emparentades filogenèticament. Aquest aspecte possibilita, al nostre entendre, les comparacions entre entitats amb un cert grau de parentiu, permetent una visió sintètica i global dels mecanismes reproductius en l'àmbit biològic de la tribu *Delphinieae*. Tot i que hem delimitat el marc d'estudi a la Mediterrània occidental, atès que el nombre de tàxons que integren la tribu és molt elevat, aquestes espècies ocupen indrets i hàbitats força diferents, amb uns requeriments i unes condicions molt diversos. En algun cas, però, alguns gèneres i espècies poden ésser simpàtrics (per exemple, a la vall d'Eina, als Pirineus orientals, hi conviuen quatre espècies). Aquest fet també ens sembla destacable perquè permet comparar tàxons més allunyats filogenèticament però dins d'un mateix hàbitat, tot intentant quantificar la importància dels aspectes ambientals en el seu comportament reproductor. L'obtenció d'aquests resultats preliminars permetran detectar aspectes d'interès, amb vista a futures investigacions.

Els plantejaments metodològics han gaudit, inicialment, d'una atenció especial, ja que aquesta memòria ha suposat l'inici d'un nou camp de recerca al nostre Laboratori, emmarcat dins la línia de la biosistemàtica. Aquest fet sempre implica un esforç addicional a l'hora d'aprendre o posar a punt tècniques (com, per exemple, l'electroforesi d'isoenzims) o cercar bibliografia. Cal destacar, encara, la dificultat del treball amb planta viva. Precisament perquè és un material més dinàmic que els clàssics plecs d'herbari, no podem oblidar les petites dificultats a l'hora de manipular-lo, de tenir-ne cura i d'aconseguir que floreixi i fructifiqui. Es tracta d'un material sovint delicat que no sempre s'adapta amb facilitat a les condicions ambientals dels nostres camps experimentals de la ciutat de Barcelona, problema que s'accentua en el cas de plantes d'alta muntanya. D'altra banda, el fet de dependre

del seu cicle biològic ens obliga a una acurada organització de la feina, ajustant l'experimentació als ritmes de floració.

Hem treballat paral·lelament en tres àmbits diferents:

- al camp, en les poblacions naturals;
- a l'hivernacle, per controlar i estandarditzar les condicions;
- al laboratori, fonamentalment per a les tècniques d'electroforesi i de citogenètica.

Un primer pas a l'hora d'iniciar la investigació és l'obtenció del material, és a dir, cercar les poblacions de mostratge i aconseguir granes (fonamental en els tàxons anuals) o individus trasplantats a testos (en perennes), per dur a terme les tasques d'hivernacle i de laboratori. Quan s'estudia un grup natural, la distribució sovint és heterogènia i les poblacions poden estar molt allunyades les unes de les altres. A l'hora de triar-les, hem procurat que fossin les més properes al centre de recerca i que, a la vegada, reunissin la màxima representativitat taxonòmica. Cal tenir present en aquest tipus de dades que les condicions meteorològiques són molt diverses, impossibles de controlar o estandarditzar, i que poden influir en l'activitat dels pol·linitzadors, la producció de nèctar, etc., i causar fluctuacions dels resultats diferents de les pròpies d'un hipotètic comportament «patró» de les espècies.

Així, doncs, l'objectiu principal d'aquesta memòria ha estat fer una primera aproximació a la reproducció de la tribu *Delphinieae* a la Mediterrània occidental, d'una manera pluridisciplinària, analitzant els aspectes que descrivim breument a continuació i que corresponen a cadascun dels capítols en què s'estructura aquest treball:

a) Morfologia floral

- Anàlisi de la morfologia floral des d'un punt de vista comparatiu entre els diversos tàxons, tot intentant establir possibles adaptacions de les peces florals a la pol·linització entomòfila i les tendències evolutives de la flor i de la inflorescència (producció de flors i ramificacions).
- Recompenses florals: producció de pol·len i nèctar.

b) Cicles biològics

- Estudi de les taxes de germinació i desenvolupament, descripció del cicle biològic, fenologia, reproducció vegetativa i dispersió de granes.

c) Biologia de la pol·linització

- Identificació dels visitants florals, freqüència de visites (censos), comportament sobre la flor, models de vol, relació llargada nectaris-probòscides, anàlisi del contingut pol·línic (indicadors qualitatius de l'especificitat dels vectors).

d) Sistemes reproductius

- Càlcul de la relació P/O (possible indicador dels sistemes reproductius).
- Sistemes de reproducció en condicions controlades per mitjà d'encreuaments artificials: valors de partenogènesi, d'autogàmia (espontània i activa), de geitonogàmia i d'al·logàmia (intra- i interpoblacional) a partir de la producció de granes i, en alguns casos, mitjançant proves de germinació.
- Embossaments al camp (en les plantes d'ambient muntanyenc), per a valorar l'autogàmia passiva o la capacitat reproductiva en absència de vectors.
- Èxit reproductiu al camp mitjançant la producció de granes en condicions naturals (patrons comparatius dels resultats obtinguts a l'hivernacle).
- Estudi dels mecanismes d'aïllament (hibridacions).

Altres indicadors usats com a controls:

e) Estudis citogenètics

- Control de les poblacions i detecció de possibles anomalies cromosòmiques amb vista a la interpretació dels encreuaments interespecífics.

f) Electroforesi d'isoenzims

- Obtenció de dades de diversitat genètica i descobriment de les possibles conseqüències reproductives.

1.2.2. DESCRIPCIÓ DEL MATERIAL ESTUDIAT

Abans d'iniciar la descripció dels tàxons considerats en aquest treball, cal fer notar que, dels estudis duts a terme per nosaltres, se'n poden desprendre algunes conclusions sobre la proximitat biològica de certes espècies. Refermarem o posarem en dubte algunes propostes taxonòmiques, tot i sabent que sovint els límits entre els tàxons són difícils d'establir d'una manera objectiva.

Hem delimitat aquest estudi a algunes espècies de la tribu *Delphinieae* que tenen tota o una part de llur àrea de distribució a la Mediterrània occidental, entesa aquesta en un sentit lleugerament més ampli que el de la *Flora occidentalis* postulat per Font i Quer (Font Civit, 1988), prenent com a límits orientals els Alps, Còrsega-Sicília i Tunísia i incloent-hi la regió macaronèsica. A continuació presentem una descripció de la situació taxonòmica de les espècies de la tribu distribuïdes per la zona on s'emmarca la nostra memòria. Per a destriar quines hi pertanyen, ens hem basat en el *Med-Checklist* (Greuter *et al.*, 1989), en la segona edició de *Flora Europaea* (Tutin *et al.*, 1993) i en la *Flore de l'Afrique du Nord* (Maire, 1964).

El criteri seguit a l'hora de denominar les diverses espècies és el de *Flora Iberica* (*Aconitum* i *Consolida*: Molero i Blanché, 1986; *Delphinium*: Blanché i Molero, 1986), per a les plantes presents a la península Ibèrica, i el de Greuter *et al.* (1989) per a la resta de tàxons, amb les modificacions que la recerca taxonòmica del nostre grup de treball hi ha anat introduint. Per fer la referència correcta dels noms dels autors i les seves corresponents abreviatures, hem consultat l'obra de Brumitt i Powell (1992).

Per a la classificació supraespecífica del gènere *Aconitum*, hem seguit els treballs de Seitz (1969) per al grup dels acònits de flor blava, i els de Tamura i Lauener (1979) per als de flor groga.

Per a la determinació dels grans subgèneres i les seccions del gènere *Delphinium*, hem seguit el darrer esquema proposat per Malyutin (1987), que és l'acceptat per la majoria d'especialistes. Per assignar el nom correcte a les espècies hem pres, fonamentalment, el criteri de *Flora Iberica*, tot i que, en el cas de les anuals, hem seguit Blanché *et al.* (1990; 1997b) i Blanché (1991) amb petites modificacions.

Pel que fa a l'esquema infragenèric de *Consolida*, gènere inclòs durant molt de temps dins de *Delphinium*, hem seguit el criteri de Blanché *et al.* (1987) i Trifonova (1990). Cal remarcar que aquesta estructuració infragenèrica és, a hores d'ara, força incipient, basada en la classificació de Huth (1895) i discutida per Trifonova (*loc. cit.*), però encara, actualment, poc aclarida. A la Mediterrània occidental no hi ha cap representant del gènere *Aconitella*.

En l'esquema taxonòmic (pàgs. 32 i 33), hem consignat amb negreta tots els tàxons dels quals hem tractat algun aspecte relatiu a la biologia de la reproducció.

La tria de les espècies i les poblacions incloses en aquest treball s'ha basat, principalment, en criteris geogràfics de proximitat, tot cercant, a la vegada, la màxima representativitat taxonòmica. La idea inicial era escollir poques espècies i estudiar a fons i per igual tots els diferents aspectes que s'han tractat en aquesta memòria. A mesura que avançava la investigació, però, van sorgir noves idees, que ens van conduir a considerar més convenient i potser, fins i tot, més enriquidor incrementar el nombre d'espècies i donar una pinzellada més global de la tribu, malgrat que els resultats no fossin tan uniformes. Per exemple, les plantes d'alta muntanya (el gènere *Aconitum* o *D. montanum*), amb uns requeriments climàtics més estrictes, malvivien en les condicions experimentals de Barcelona i, per això, no vam poder estudiar els seus sistemes de reproducció en condicions controlades. Altrament, en les poblacions molt allunyades geogràficament, de vegades no poguérem dur a terme treball de camp o bé, per raons econòmiques, el vam haver de reduir notablement, però sí que poguérem dur a terme treball d'hivernacle o de laboratori.

Cal destacar l'elevat percentatge d'endemicitat d'aquestes espècies. Dins la família *Ranunculaceae*, que conté 55 gèneres i unes 2.200 espècies, prop de 20 gèneres (el 36,4 %) i 1.200 espècies (54 %) són endèmiques de les regions florístiques o les províncies establertes per Takhtajan (1978) (Ziman i Keener, 1989). Les es-

Esquema taxonòmic de les espècies de la tribu *Delphinieae* a la Mediterrània occidental [en negreta, espècies estudiades en aquesta memòria].

Gènere *Aconitum* L.

Subgènere *Paraconitum* Rapaics

Secció *Lycotconum* DC.

Sèrie *Lycotconia* Tamura & Lauener

***A. lycotconum* L.**

Subgènere *Aconitum*

Secció *Anthora* DC.

***A. anthora* L.**

Secció *Aconitum*

Subsecció *Aconitum*

***A. napellus* L.**

A. burnatii Gayer

A. variegatum L.

Gènere *Delphinium* L.

Subgènere *Delphinastrum* (DC.) Peterm.

Secció *Delphinastrum* DC.

Subsecció *Elatoidea* Pawl.

Sèrie *Elata* Pawl.

D. elatum L.

Sèrie *Montana* Pawl.

***D. montanum* DC. in Lam. & DC.**

D. dubium (Rouy & Foucaud) Pawl.

Subgènere *Oligophyllum* Dimitrova

Secció *Oligophyllum*

Subsecció *Squamata* Pawl.

Sèrie *Fissa* Pawl.

***D. fissum* Waldst. & Kit.**

subsp. ***fissum***

subsp. ***sordidum*** (Cuatrec.) Amich, E. Rico & J. Sánchez

***D. bolosii* C. Blanché & Molero**

Sèrie *Pentagyna* Pawl.

D. pentagynum Lam.

***D. emarginatum* C. Presl.**

subsp. ***emarginatum***

subsp. ***nevadense*** (Kunze) C. Blanché & Molero

***D. sylvaticum* Pomel**

Subgènere *Staphisagria* (DC.) Peterm.

Secció *Staphisagria*

Subsecció *Staphisagria*

D. staphisagria L.

D. pictum Willd.

subsp. *pictum*

subsp. *requieni* (DC.) C. Blanché & Molero

Subgènere *Delphinium*

Secció *Delphinium*

Subsecció *Delphinium*

Sèrie *Delphinium*

D. peregrinum L.

Sèrie *Halterata* Pawl.

D. halteratum Sm. in Sibth. & Sm.

D. verdunense Balb.

D. gracile DC.

Sèrie *Cossoniana* C. Blanché, Molero & Simon P. (*)

D. cossonianum Batt.

D. maderense C. Blanché

Sèrie *Balansae* C. Blanché, Molero & Simon P.

D. balansae Boiss. & Reut.

Sèrie *Macropetalae* C. Blanché, Molero & Simon P.

D. macropetalum DC.

D. obcordatum DC.

D. favargerii C. Blanché, Molero & Simon P. (**)

Gènere *Consolida* (DC.) Gray

Subgènere *Consolida*

Secció *Consolida*

Sèrie *Consolida*

C. regalis (L.) Gray

Sèrie *Pubescentes* C. Blanché, Molero & Simon P.

C. mauritanica (Coss.) Munz

C. pubescens (DC.) Soó

Secció *Macrocarpae* (Huth ex N. Busch) Kem.-Nath.

C. ajacis (L.) Schur.

C. orientalis Schröd.

(*) sèrie i (**) espècie nova (Blanché *et al.*, 1997b).

pècies que estan dins del marc geogràfic en què hem delimitat aquesta memòria presenten un grau d'endemicitat respecte a aquesta àrea força alt, que estimem en un 70 %. Algunes creixen en àrees força restringides i, en alguns casos, es tracta de poblacions molt reduïdes que poden presentar seriosos problemes de conservació. És el cas, per exemple, de *D. montanum*, que viu en una petita àrea dels Pirineus orientals, de *D. bolosii*, endèmic de Catalunya, o de *D. pictum*, present únicament a Mallorca, Sardenya i Còrsega. Altres endemismes són: *D. fissum* subsp. *sordidum*, limitat a punts aïllats de l'oest de la península Ibèrica, *D. emarginatum* subsp. *nevadense*, exclusiu de Sierra Nevada, *D. cossonianum*, restringit al Marroc, o *D. maderense*, endèmic de les Açores. Per contra, altres tàxons presenten una àrea de distribució molt àmplia que s'estén per tot Europa, com per exemple *A. napellus*, *A. anthora*, *A. lycoctonum* o *C. ajacis*, o per tota la mediterrània, com és el cas de *D. staphisagria* (Jalas i Suominen, 1989; Tutin *et al.*, 1993). Aquesta elevada endemicitat podria ser explicada per un efecte d'extrem d'àrea, si considerem que el centre d'especiació primari de la tribu és a la serralada de l'Himàlaia (més concretament, la regió oriental d'aquest sistema muntanyós i l'oest de la Xina), ja que és on es concentra el més gran percentatge d'espècies amb un grau d'antiguitat més alt (Blanché, 1990). De fet, la majoria d'espècies perennes viuen a Àsia i Amèrica del Nord, mentre que les anuals es concentren a la regió mediterrània.

A la taula 1.1 figuren totes les espècies amb les corresponents localitats en què n'hem recollit mostres, i indiquem en cada cas el codi que els hem atorgat per a identificar-les en el text, la localitat, les coordenades UTM, l'altitud, l'hàbitat, el plec testimoni, la data i el nom dels recol·lectors. Les línies horitzontals separen els diferents subgèneres. En el cas de les poblacions en què s'ha dut a terme l'estudi de la biologia de la pol·linització (vegeu el capítol 4), hi hem afegit una descripció més detallada de la seva ecologia i altres dades que ens ha semblat rellevant de destacar (vegeu l'apartat 4.2.1). La situació geogràfica d'aquests tàxons es mostra en el mapa de la figura 1.1.

TAULA 1.1. Referències de les poblacions estudiades.

Espècie	Codi	Localitat	UTM	Altitud	Hàbitat	Testimoni	Data	Recol·lector
<i>A. lycaetnum</i>	LYC1	Ga: Pirineus Orientals; vall d'Eina, Orri de Baix	31T DH20	1.980 m	marge de rierol	BCF-40103	18/7/94	J. Simon i M. Bosch
	LYC2	Hs: Lleida; Vall d'Aran; vall del riu Nere	31T CH22	1.600 m	formacions megaforbiques	BCF-40102	27/7/94	J. Simon i M. Bosch
<i>A. anthora</i>	ANT1	Ga: Pirineus Orientals; vall d'Eina, Orri de Baix	31T DH20	1.980 m	formacions megaforbiques	BCF-40110	20/8/94	M. Bosch
	ANT2	Hs: Lleida; Vall d'Aran; Llauset	31T CH41	1.750 m	formacions megaforbiques	BCF-40108	30/8/94	J. Simon i M. Bosch
<i>A. napellus</i>	NAP1	Ga: Pirineus Orientals; vall d'Eina, Orri de Baix	31T DH20	1.980 m	formacions megaforbiques	BCF-40106	18/7/94	J. Simon i M. Bosch
	NAP2	Hs: Lleida; Cadí; coma dels Cortils	31T CG98	2.350 m	prat	BCF-40107	14/8/94	M. Bosch
<i>D. montanum</i>	MON1	Ga: Pirineus Orientals; vall d'Eina, Orri de Baix	31T DH20	1.980 m	formacions megaforbiques	BCF-40100	18/7/94	J. Simon i M. Bosch
	MON2	Hs: Lleida; Cadí; coma dels Cortils	31T CG98	2.350 m	tartera	BCF-40099	2/8/93	J. Simon i M. Bosch
<i>D. fusum</i> subsp. <i>sordidum</i>	FIS3	Ga: Alps Maritims; Saint Dalmas de Tende	31U FP58	1.050 m	herbassar i rocam	BCF- s/n	7/93	J. Simon i M. Bosch
	FIS4	Ga: Alps Maritims; Saint Valier de Thiey	31U CG02	600 m	alzinar aclarit	BCF- s/n	7/93	J. Simon i M. Bosch
	FIS1	Hs: Salamanca; Villarino de los Aires	29T QF17	670 m	herbassars	BCF-31421	20/4/82	C. Blanché i J. Seoane
	FIS2	Hs: Salamanca; Las Honfrías	29T TK59	1.100 m	roureda aclarida	BCF- s/n	18/7/84	C. Blanché i J. Vallès
<i>D. bolosii</i>	BOL1	Hs: Lleida; la Noguera; Rubió de Baix	31T CG34	290 m	cingle res sobre el riu	BCF-40087	5/7/92	M. Bosch
	BOL2	Hs: Tarragona; Priorat; Ulldemolins	31T CF27	600 m	bardissa, petit barranc	BCF-40088	9/7/92	M. Bosch
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>nevadense</i>	EMA1	Tn: Capbon; Ain Okror; Djebbel Korbous	32S PF47	100 m	clariana de màquia	BCF-40410	29/5/92	J. Molero i J. Vicens
	NEV1	Hs: Granada; Sierra Nevada; Vereda de la Estrella	30S VG61	1.200 m	bardissa	BCF- s/n	5/92	J. Molero-Mesa
<i>D. sylvaricum</i>	SYL1	Tn: Tabarka cap a Nefza	32S MF89	400 m	marge de sureda	BCF-40101	28/5/92	C. Blanché, J. Molero i J. Vicens
<i>D. staphisagria</i>	STA1	Hs: Alacant; la Marina Alta; Pedreguer	31S BC49	150 m	cingle calcari subnitròfil	BCF-39392	26/5/94	C. Blanché i M. Bosch
	STA2	Ma: Rif Occidental; Talambote	30S TD99	100 m	pastura pedregosa	BCF-40457	6/7/94	A. Romo
	STA3	Bl: Eivissa; Benarràs	31T CD62	160 m	herbassar nitròfil	BCF-40443	28/5/95	J. Simon i M. Bosch
<i>D. pictum</i>	PIC1	Bl: Mallorca; Cala Bóquer	31T EF01	100 m	peu de cingle i roqueres	BCF-40096	27/5/93	M. Bosch
	PIC2	Bl: Mallorca; vora Cala Tuent	31T DE81	100 m	clariana del <i>Cyclamini-Q.</i>	BCF-40097	27/5/93	M. Bosch
<i>D. verdunense</i>	VER1	Hs: Barcelona; Alt Penedès; Sant Llorenç d'Hortons	31T DF09	196 m	sebrats	BCF-40092	10/7/93	M. Bosch
	VER2	Hs: Girona; Baix Empordà; Canapost	31T EG04	50 m	sebrats	BCF-41006	15/9/91	C. Blanché
	VER3	Hs: Lleida; Alta Ribagorça; Castelló de Tor	31T CH10	1.100 m	sebrats	BCF-40094	26/7/94	C. Blanché
	GRA1	Hs: Ossa; Baix Cinca; vedat de Fraga	31T BF69	300 m	marge de camí i talussos	BCF-40453	29/6/94	M. Bosch
<i>D. gracile</i>	GRA2	Hs: Alacant; la Marina Alta; Teula, Benimarco	31S BC48	100 m	marges de camps	BCF-40090	10/9/94	J. Soler
	GRA3	Hs: Alacant; la Marina Alta; Teula, Benimeic	31S BC48	200 m	marges de camps	BCF-40089	22/10/94	J. Soler
	COS1	Ma: Fes; Douyet cap a N-Zala-des-Béni-Ammar	30S TC97	500 m	marges de camps	BCF-39595	23/6/94	C. Blanché et al.*
<i>D. balanusae</i>	BAL1	Ma: Meknès; Atlas Mitjà; Tihmadit	30S TB57	1.930 m	pendents herbosos	BCF-39592	21/6/94	C. Blanché et al.*
<i>D. macrostylum</i>	MAC1	Ma: Agadir; 62 km cap al sud	29R MP31	5 m	dunes	BCF-40458	17/6/94	C. Blanché et al.*
<i>D. obcordatum</i>	OBC1	Ma: Tetuan; Asilah, pont Mohamed V	30S TE24	5 m	dunes fixades	BCF-39575	15/6/94	C. Blanché et al.*
<i>D. javagieri</i>	FAV1	Ma: Marràqueix; Tizi N'Test cap a Asni	29R NQ62	1.060 m	brolla estèpica	BCF-39581	18/6/94	C. Blanché et al.*
	FAV2	Ma: Agadir; pujant a Tizi N'Test des de Tafinegoult	29R NA75	1.300 m	comunitats de margalló	BCF-39578	18/6/94	C. Blanché et al.*
	FAV3	Ma: Essaïra; al km 13, cap a Ounara	29R MQ38	300 m	marges de camp i cunetes	BCF-39580	16/6/94	C. Blanché et al.*
<i>C. mauritanica</i>	MAU1	Ma: Kenifra; Arhbalou cap a Ait-Mouli	30S TB72	1.650 m	sebrats	BCF-39589	20/6/94	C. Blanché et al.*
	MAU2	Ma: Tanout-on-Fillah cap a Arbalou-n-Serdane	30S TB50	1.820 m	camp de cigrons	BCF-39588	20/6/94	C. Blanché et al.*
<i>C. pubescens</i>	PUB1	Hs: Ossa; Baix Cinca; vedat de Fraga	31T BF69	300 m	clarianes d'esparrar	BCF-39598	3/6/94	C. Blanché i J. Simon
<i>C. ajacis</i>	AJA1	Hs: Barcelona; Alt Penedès; Sant Llorenç d'Hortons	31T DF09	196 m	llocs ruderals	BCF-40091	4/7/93	M. Bosch

Blanché et al.* = C. Blanché, M. Bosch, J. Molero, A. Rovira i J. Simon.

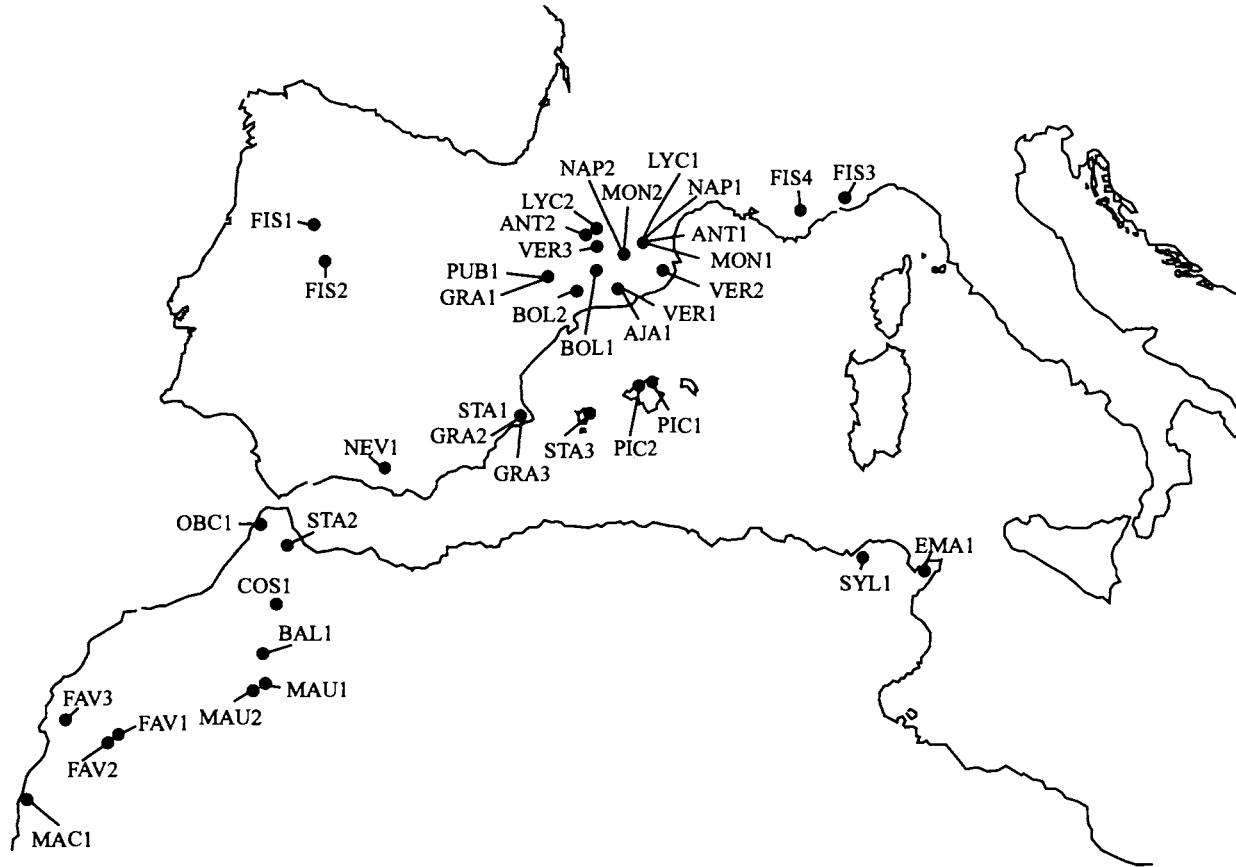


FIGURA 1.1. Situació geogràfica de les poblacions estudiades (codis segons la taula 1.1).

2. MORFOLOGIA FLORAL

2.1. LA FLOR

2.1.1. GENERALITATS

Dins les *Ranunculaceae* hi ha una gran varietat d'estructures florals. De fet, segons Leppik (1964), aquesta és la família que conté una major diversitat de formes florals dins les dicotiledònies. Sembla plenament acceptat que en aquesta família cada gènere ha evolucionat de manera divergent pel que fa a l'eficàcia dels mecanismes de pol·linització. Així, la vistositat de les flors està assegurada pels pètals en *Ranunculus* L., pels sèpals en *Caltha* L., *Trollius* L., *Helleborus* L., *Nigella* L. i *Adonis* L., per ambdós tipus de peces en *Aquilegia* L. i en *Delphinieae*, pels tèpals en *Clematis* L. i *Anemone* L. i pels estams en *Thalictrum* L., *Actaea* L. o *Cimicifuga* Wernisch. (Müller, 1883; Tamura, 1995). Aquesta gran varietat d'especialitzacions representen un assaig biològic per a assolir el mecanisme reproductiu més perfeccionat (Tamura, 1964). En aquest sentit, Leppik (*loc. cit.*) i Pellmyr (1984) opinen que les flors han evolucionat paral·lelament amb els pol·linitzadors i que l'estudi de la pol·linització ajudarà a entendre les possibles vies evolutives d'aquestes angiospermes pertanyents a les primitives magnòlides.

Les ranunculàcies han sofert una forta adaptació a les condicions ambientals, desenvolupant noves estructures i diversificant-se, fet que els ha permès de conquerir diferents territoris i un gran nombre d'hàbitats (Tamura, 1992). La tribu *Delphinieae* presenta flors zigomorfes, caràcter considerat evolutivament avançat dins la família (Leppik, 1964), bé que conserva la disposició acíclica dels estams i els carpels, que denota un cert grau d'antiguitat. Leppik (*loc. cit.*), que va dur a terme una àmplia revisió de la morfologia floral i les tendències evolutives dins les *Ranunculaceae*, va classificar les flors d'aquesta família en diversos tipus: actinomorfe (flors de simetria radial), pleomorfe (flors de simetria radial amb reducció

del nombre de peces), estereomorfes (flors de simetria radial proveïdes d'apèndix) i zigomorfes (flors amb un sol pla de simetria). Segons aquest autor, només *Aconitum* pertany al darrer grup, mentre que *Delphinium* i *Consolida* són flors estereomorfes, igual que *Aquilegia*.

El periant de la tribu *Delphinieae* està format per dos verticils molt similars en consistència i en color que adopten una morfologia petaloide. Sovint s'han utilitzat diversos noms per a designar les mateixes peces, cosa que ha provocat algunes confusions. Tanmateix, per tal de facilitar-ne la comprensió, hem mantingut el terme corol·la per a designar un periant format per pètals i/o sèpals petaloides (Tamura, 1995): 5 sèpals en *Aconitum*, 5 sèpals i 4 pètals en *Delphinium* i 5 sèpals i 2 pètals en *Consolida*. Per anomenar les diverses peces florals de cada verticil, hem adoptat els termes proposats per Blanché (1991), basats en l'aproximació ontogenètica de Benzing (1970) i en les monografies de Pawlowski (1963) i Davis (1965).

Hem observat en alguns individus de *D. sylvaticum* que el nombre de peces florals (sèpals i pètals) es podia duplicar o triplicar de manera natural, tant en condicions de camp com experimentals. En les espècies ornamentals, aquest fenomen és força freqüent i en molts casos pot ser atribuïble al caràcter poliploide de moltes d'aquestes espècies. En ocasions, aquest augment s'ha induït de manera artificial per tal d'augmentar la vistositat de les flors. Aquesta facilitat per a incrementar el nombre de peces denota la proximitat d'aquestes plantes amb les altres magnòlides, en les quals el nombre d'elements florals és molt elevat.

2.1.2. ESTRUCTURA I MORFOLOGIA FLORAL

Gènere *Aconitum*

El gènere *Aconitum* presenta 5 sèpals: 2 d'inferiors relativament estrets, 2 de laterals sensiblement més amples i 1 en forma de casc, que és curt en *A. napellus* i *A. anthora*, i més allargat en *A. lycoctonum* (vegeu les figures 2.1.a, 2.1.b i 2.1.c). Les mesures de cadascuna de les peces estan recollides a la taula 2.2. L'entrada a l'interior de la flor és més ampla en els acònits de casc curt i marcadament més estreta en *A. lycoctonum*, tret que resultarà transcendent en les visites dels pol·linitzadors (vegeu el capítol 4), puix que en aquesta darrera l'accés serà restringit. Totes tres espècies mostren tofes de pèls a la cara interna dels sèpals laterals, més abundants en *A. lycoctonum*. La pilositat més abundant pot tenir una funció indicadora de l'entrada cap als nectaris en l'espècie en què, precisament, l'accés és més limitat i difícil. Aquesta limitació es produeix per reducció del diàmetre virtual de l'entrada de la flor, cosa que també té lloc en algunes *Apocynaceae*, com ara *Nerium* L., o en algunes *Boraginaceae*. Aquests pèls també poden tenir cert

paper protector dels òrgans sexuals o retenir i facilitar el transvasament de pol·len de l'antera al vector.

Cada flor presenta un parell de nectaris pedicel·lats, mal·leiformes (en forma de martell), amagats dins del casc i morfològicament diferents en les tres espècies. La longitud dels nectaris és indicada a la taula 2.1. La part superior del nectari correspon al limbe. La part posterior pren forma de bossa o esperó i és on té lloc la secreció i acumulació del nèctar. La part anterior s'obre sota d'uns llavis, on els pol·linitzadors introduiran la probòscide per tal d'assolir el nèctar (figura 2.2). A la cara interior del pedicel hi ha una petita ranura o solc que té una funció de guia cap al nèctar. En *A. columbianum* s'han detectat unes línies més fosques que es diferencien de la resta del casc, en ser il·luminades amb llum del sol (Brink, 1980). En les nostres espècies, els nectaris prenen la mateixa coloració que la resta de les peces periàntiques. No obstant això, *A. anthora* pot presentar taques negres a l'esperó que deuen funcionar com a reclam per als pol·linitzadors, ja que sovint es veuen per transparència, per sota la pàl·lida coloració dels sèpals.

La morfologia dels nectaris és un dels caràcters diagnòstics més usats en la sistematika d'aquest gènere (Tamura, 1995). La tendència evolutiva proposada per Leppik (1964), que es fonamenta en l'increment del grau de curvatura de l'esperó nectarífer, és, dins les nostres espècies: *A. napellus* → *A. anthora* → *A. lycoctonum*. Kosuge i Tamura (1988) van establir una classificació dels nectaris d'*Aconitum* en sis tipus, segons la presència o absència de la part tubular a la base del limbe, la presència d'apèndixs a la superfície interior del limbe i la forma i posició d'aquests apèndixs. Segons aquests autors, el sentit evolutiu deu ser ben diferent: *A. lycoctonum* (tipus I) → *A. anthora* (tipus IV) → *A. napellus* (tipus V). A la figura 2.2 hem representat els nectaris de les tres espècies presents a la Mediterrània occidental.

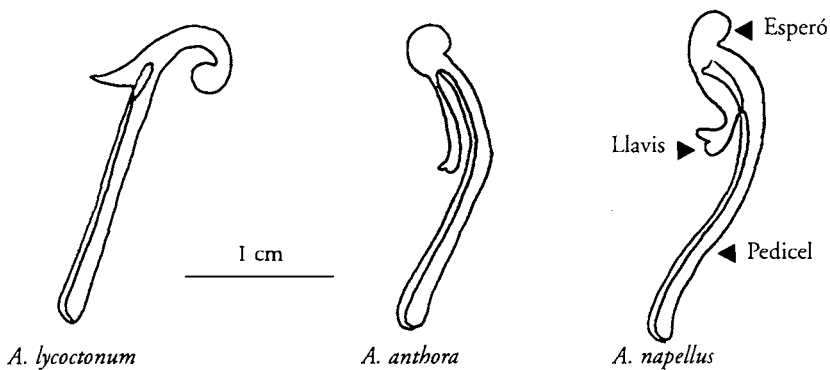


FIGURA 2.2. Morfologia dels nectaris en *Aconitum*.

Gènere *Delphinium*

Les flors de *Delphinium* estan constituïdes per un periant petaloide amb 5 sèpals —2 de laterals, 2 d'inferiors i 1 que s'allarga formant un esperó— i 4 pètals. Generalment, els sèpals laterals i els inferiors mostren una amplada i una longitud relativament semblants, tot i que els sèpals inferiors solen ser més aguts i estrets, i els laterals tendeixen a tenir els àpexs obtusos. El contorn dels sèpals és el·líptic o obovat. Les mesures de les peces florals s'indiquen a la taula 2.2. Cal destacar que el subgènere *Staphisagria* mostra una flor més regular i els sèpals són marcadament més amples.

Pel que fa als pètals, és l'únic gènere de la tribu que en presenta 2 de laterals, els quals s'han utilitzat com a bons indicadors taxonòmics (Blanché, 1991; Pawlowski, 1993) entre espècies a causa de la seva gran diversitat de formes i disposicions. La figura 2.3 és una representació de la variabilitat de formes i mides dels tàxons estudiats en aquest treball. Cal destacar com a tret remarcable l'absència de cilis en les espècies anuals, per contrast amb les perennes.

Els 2 pètals superiors, representats a la figura 2.4, estan inclosos dins l'esperó i són cònics a l'extrem distal, per on secreten abundant nèctar (vegeu l'apartat 2.3.2). El punt de secreció o nectari pròpiament dit, però, no se situa a l'extrem distal, sinó en una regió més proximal, molt vascularitzada, dins la part cònica que actuarà com a reservori (figura 2.5). Quan la producció de nèctar és elevada, vessa del pètal superior i ocupa l'espai comprès entre l'extrem cònic i l'entrada de la flor.

Sovint aquests pètals són més curts que l'esperó (vegeu la taula 2.1). La part proximal del pètal superior sobresurt cap al rostre de la flor, formant un lòbul superior i un lòbul lateral per a cada peça (figura 2.5). En el lòbul superior d'algunes espècies, hi ha marques o línies de colors que són, presumiblement, guies de nèctar: per exemple, línies en *D. bolosii* o en *D. cossonianum* (figura 2.1.*r*), o taques, més blaves en *D. emarginatum* subsp. *emarginatum* (figura 2.1.*f*) o, a l'inrevés, més violades en la subespècie *nevadense* (figura 2.1.*g*). Els lòbuls laterals estan ben desenvolupats i eixamplats en el subgènere *Delphinium* mentre que a la resta del gènere pràcticament no es manifesten. Els dibuixos de la figura 2.4 representen els pètals superiors dels tàxons estudiats.

L'esperó fa una funció de protecció dels nectaris, probablement de la pluja, perquè no s'aigualeixi el nèctar, o de la sequera, a fi d'evitar una evaporació excessiva. A part, també pot tenir un paper important en l'atracció dels insectes, especialment en visió lateral (Dafni, com. pers.). Hem detectat la presència d'esperons bífids en *D. pictum* (figura 2.1.*i*), com ja van assenyalar Aboucaya (1983) i Blanché (1991), però aquest tret no es pot utilitzar com a caràcter taxonòmic perquè és força inconstant. Reproductivament, tampoc no hem observat que tinguin cap significació especial.



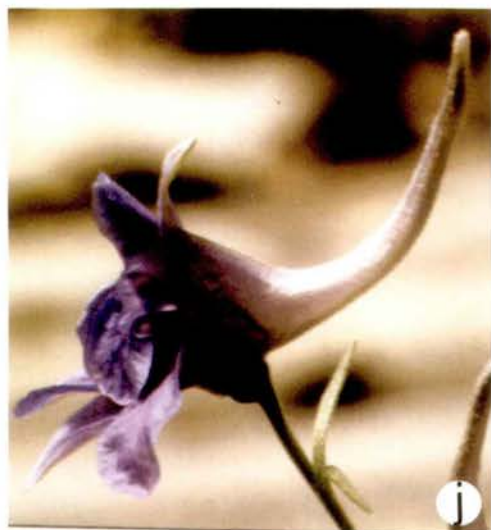
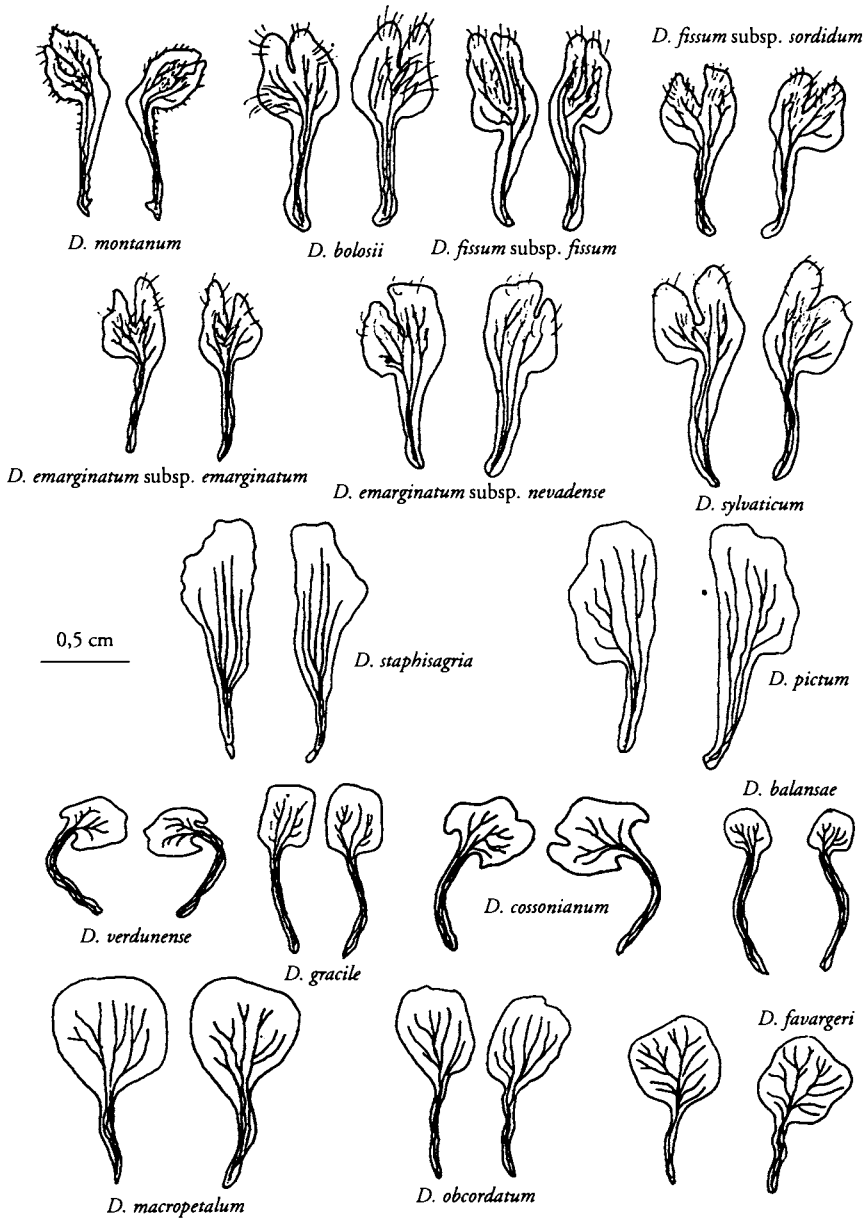
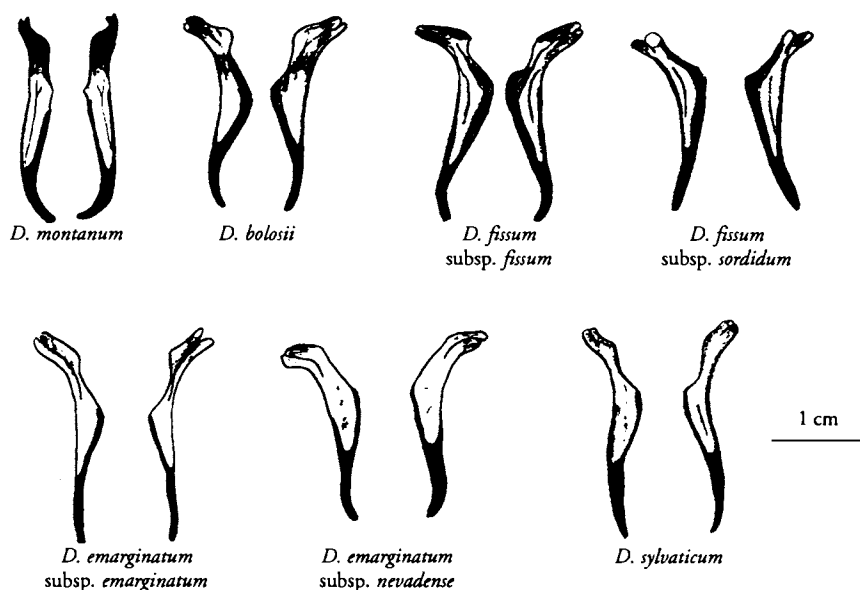




FIGURA 2.1. Corol·les de les espècies de la tribu *Delphinieae* estudiades:

- a) *A. lycoctonum*.
- b) *A. anthora*.
- c) *A. napellus*.
- d) *D. montanum*.
- e) *D. bolosii*.
- f) *D. emarginatum* subsp. *emarginatum*.
- g) *D. sylvaticum*.
- h) *D. staphisagria*.
- i) *D. pictum*.
- j) *D. verdunense*.
- k) *D. gracile*.
- l) *D. balansae*.
- m) *D. obcordatum*.
- n) *D. favargerii*.
- o) *C. mauritanica*.
- p) *C. pubescens*.
- q) *D. emarginatum* subsp. *nevadense*.
- r) *D. cossonianum*.
- s) *C. ajacis*.

FIGURA 2.3. Pètals laterals en el gènere *Delphinium*.

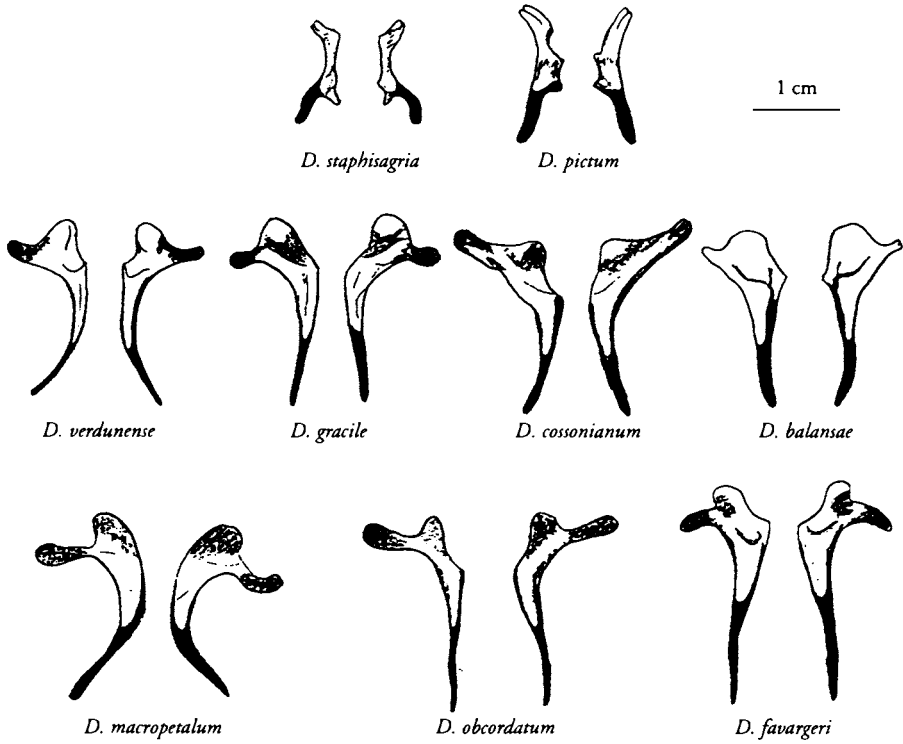
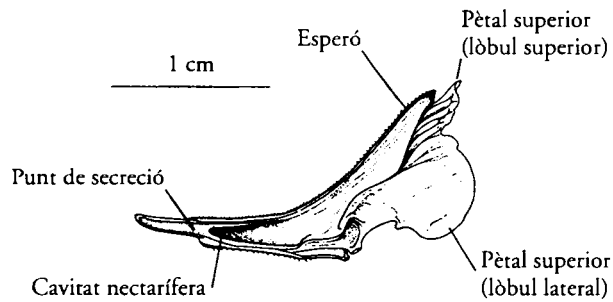
FIGURA 2.4. Pètals superiors en *Delphinium* perennes.

Gènere *Consolida*

El periant de les *Consolida* és molt semblant al dels *Delphinium* —per aquest motiu durant molt de temps es va considerar que pertanyien al mateix gènere—, però manifesta diferències prou remarcables. D'una banda, li manquen els pètals laterals i, de l'altra, els dos pètals superiors estan soldats formant una sola peça, inserida en part dins l'esperó. Secundàriament, també s'observa un increment de la superfície dels lòbuls laterals d'aquests pètals, que possiblement fan la funció dels pètals laterals de *Delphinium*. Aquest notable increment dels lòbuls laterals, que es pot apreciar a la figura 2.6, junt amb la pèrdua dels pètals laterals, ens fa pensar que el subgènere *Delphinium* és el nexa d'unió entre les *Consolida* i la resta de *Delphinium*, ja que manifesta caràcters morfològics, estructurals i funcionals intermedis.

2.1.3. VARIABILITAT FLORAL

La taula 2.1 recull les mesures de la longitud dels nectaris d'*Aconitum* i de la llargada de l'esperó extern i del pètal nectarífer intern de *Delphinium* i *Consolida*.

FIGURA 2.4. (continuació) Pètals superiors en *Delphinium* anuals.FIGURA 2.5. Detall del pètal superior de *D. verdunense* (Blanché, 1991).

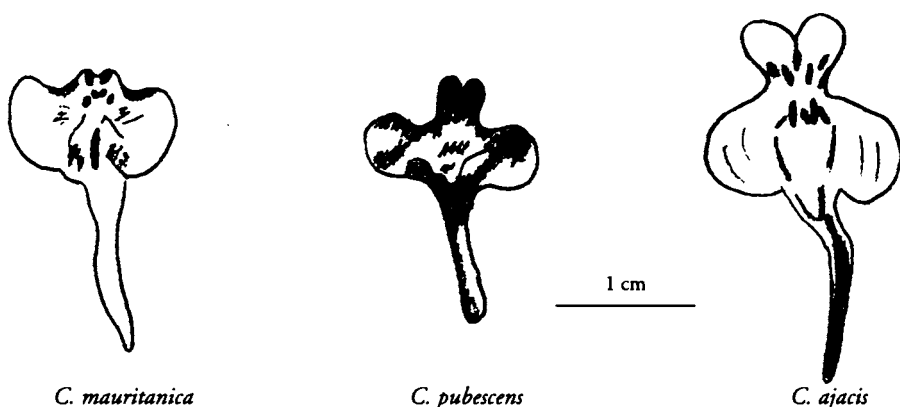


FIGURA 2.6. Pètals superiors en les espècies de *Consolida* estudiades.

A partir de les dades obtingudes, cal destacar el gran escurçament que té lloc en el subgènere *Staphisagria*. D'altra banda, també veiem que per aquest caràcter no s'observa dicotomia entre les espècies perennes i les anuals. Aquestes darreres presenten flors més petites, però els esperons proporcionalment són més llargs. Aquestes mesures permeten estudiar la possible relació entre la llargada dels nectaris i la de les probòscides dels pol·linitzadors (vegeu el capítol 4).

A la taula 2.2 indiquem les dimensions de les peces florals a totes les espècies estudiades. Hem mesurat la longitud total de la flor (considerada des de la punta de l'esperó o casc fins a l'extrem del sèpal inferior), la longitud dels sèpals laterals i dels inferiors, la mida de l'entrada a la flor, és a dir, l'alçada del lòbul del pètal superior i el lòbul lateral d'aquest pètal. En *Delphinium*, a més, hem pres mesures de la longitud total i parcial i de l'amplada del pètal lateral; també indiquem la presència de pilositat, la forma i l'angle que fan aquestes peces entre elles.

2.1.4. EL COLOR

El color, considerat un atraient secundari (Faegri i Pijl, 1979), possiblement té un paper fonamental en l'atracció dels insectes en aquesta tribu, en la qual els sèpals han esdevingut petaloides, augmentant així, la vistositat de les flors. Són colors generalment brillants, vius, que ressalten força per contrast amb el color verd de les estructures vegetatives. De fet, la longitud d'ona del verd és invisible per als pol·li-

TAULA 2.1. Longitud dels nectaris d'*Aconitum*, dels pètals superiors i esperons de *Delphinium* i *Consolida*.

Tàxon	Esperó extern m ± ES (interval)	Esperó intern m ± ES (interval)	Tàxon	Esperó extern m ± ES (interval)	Esperó intern m ± ES (interval)
<i>A. lycoctonum</i> *	—	18,8 ± 0,20 (17 - 21)	<i>D. pictum</i>	6,77 ± 0,20 (5 - 9)	6,37 ± 0,13 (5 - 7)
<i>A. anthora</i> *	—	15,22 ± 0,11 (14 - 16)	<i>D. verdunense</i>	16,10 ± 0,14 (15 - 18)	15,33 ± 0,12 (14 - 17)
<i>A. napellus</i> *	—	15,90 ± 0,20 (14 - 18)	<i>D. gracile</i>	17,27 ± 0,40 (15 - 22)	15,93 ± 0,20 (15 - 20)
<i>D. montanum</i>	18,42 ± 0,18 (17 - 21)	16,30 ± 0,21 (15 - 19)	<i>D. cossonianum</i>	15,30 ± 0,11 (14 - 16)	14,48 ± 0,11 (13 - 16)
<i>D. bolosii</i>	19,57 ± 0,34 (14 - 24)	15,00 ± 0,15 (14 - 16)	<i>D. balansae</i>	14,30 ± 0,13 (13 - 16)	14,05 ± 0,12 (13 - 15)
<i>D. fissum</i> subsp. <i>fissum</i>	16,07 ± 0,21 (14 - 18)	15,55 ± 0,16 (14 - 17)	<i>D. obcordatum</i>	15,77 ± 0,21 (14 - 18)	15,48 ± 0,23 (14 - 18)
<i>D. fissum</i> subsp. <i>sordidum</i>	16,75 ± 0,14 (14 - 19)	15,65 ± 0,11 (14 - 16)	<i>D. macropetalum</i>	11,27 ± 0,12 (10 - 13)	10,95 ± 0,12 (10 - 12)
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>emarginatum</i>	15,03 ± 0,31 (11 - 20)	14,33 ± 0,21 (11 - 16)	<i>D. favargeri</i>	19,03 ± 0,43 (15 - 23)	17,40 ± 0,25 (15 - 20)
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>nevadense</i>	17,27 ± 0,29 (15 - 20)	15,73 ± 0,17 (15 - 18)	<i>C. mauritanica</i>	18,98 ± 0,23 (16 - 21)	16,95 ± 0,12 (16 - 18)
<i>D. sylvaticum</i>	15,65 ± 0,19 (13 - 17)	14,87 ± 0,15 (13 - 17)	<i>C. pubescens</i>	12,50 ± 0,25 (10 - 15)	11,53 ± 0,21 (10 - 14)
<i>D. staphisagria</i>	4,60 ± 0,11 (4 - 6)	5,87 ± 0,14 (5 - 7)	<i>C. ajacis</i>	15,67 ± 0,17 (14 - 17)	15,32 ± 0,17 (13 - 17)

Les mesures són expressades en mm. La quantitat de la mostra ha estat de 30 flors per tàxon.

* En el cas d'*Aconitum*, només hem mesurat la mida del nectari.

nitzadors (Faegri i Pijl, *loc. cit.*). Els colors predominants de les *Delphinieae* són les gammes de blaus, violats, porpres i rosats, menys freqüentment, grocs i blancs i, excepcionalment, el color bru, com a *D. viridescens* (Richter *et al.*, 1994) o als pètals laterals de la secció *Elata*. En les espècies ornamentals s'han aconseguit híbrids amb una gran varietat de colors i tonalitats i, fins i tot, alguns exemplars vermells (Ruys, 1933; Samuelson, 1960; Basset, 1990). A la bibliografia hem trobat referències de dos *Delphinium* silvestres vermells, *D. cardinale* Hooker i *D. nudicaule*, i alguns de color groc, com ara *D. zalil* Aitch. & Hemsl., *D. ochroleucum* Stev. ex DC., *D. gar-ganicum* Reich., *D. biternatum* Huth i certes subespècies de *D. fissum* (Legro, 1961; Nevski, 1974; Tamura, 1995), colors molt poc habituals dins el gènere. També hi ha algunes espècies del gènere *Consolida* grogues.

TAULA 2.2. Dimensions de les peces florals en la tribu *Delphinieae* a la Mediterrània occidental.

Tàxon	Longitud total flor	Long. sèpals laterals	Long. sèpals inferiors	Alçada del lòbul del pètal sup.	Lòbul lateral del pètal sup.	Pètals laterals						Disposició del casc o esperó
						Long. total	Long. parcial	Amplada	Pilositat	Forma	Angle	
<i>A. lycostonum</i>	32,87 ± 0,30 (30 - 36)	10,47 ± 0,10 (10 - 12)	10,26 ± 0,10 (9 - 12)	11,91 ± 0,24 (10 - 14)	—	—	—	—	—	—	—	ascendent
<i>A. anthora</i>	24,67 ± 0,21 (22 - 27)	11,06 ± 0,12 (10 - 12)	10,83 ± 0,09 (10 - 12)	15,30 ± 0,15 (14 - 18)	—	—	—	—	—	—	—	ascendent
<i>A. napellus</i>	25,96 ± 0,30 (24 - 30)	15,80 ± 0,14 (15 - 18)	14,80 ± 0,15 (14 - 16)	16,50 ± 0,20 (14 - 19)	—	—	—	—	—	—	—	ascendent
<i>D. montanum</i>	29,50 ± 0,16 (28 - 31)	15,90 ± 0,17 (14 - 18)	16,40 ± 0,15 (15 - 18)	4,90 ± 0,09 (4 - 6)	< 0,5	10,80 ± 0,11 (10 - 12)	4,80 ± 0,11 (4 - 6)	3,30 ± 0,08 (3 - 4)	sí	oblong i bifid	180°	descendent
<i>D. fissum</i> subsp. <i>fissum</i>	27,80 ± 0,19 (26 - 30)	12,90 ± 0,14 (12 - 14)	12,67 ± 0,10 (12 - 14)	4,47 ± 0,09 (4 - 5)	< 0,5	11,20 ± 0,13 (10 - 12)	5,38 ± 0,10 (4 - 6)	3,88 ± 0,05 (3 - 4)	sí	oblong i bifid	180°	ascendent
<i>D. fissum</i> subsp. <i>sordidum</i>	27,20 ± 0,33 (24 - 31)	11,53 ± 0,22 (10 - 14)	11,28 ± 0,20 (10 - 13)	4,28 ± 0,07 (4 - 5)	< 0,5	9,58 ± 0,13 (9 - 11)	4,40 ± 0,09 (4 - 5)	4,12 ± 0,05 (4 - 5)	sí	quadriforme i bifid	180°	ascendent
<i>D. bolosii</i>	33,00 ± 0,39 (28 - 39)	14,12 ± 0,14 (12 - 15)	13,93 ± 0,13 (12 - 15)	4,72 ± 0,08 (4 - 5,5)	< 0,5	11,07 ± 0,09 (10 - 12)	5,22 ± 0,07 (5 - 6)	4,63 ± 0,08 (4 - 5)	sí	quadriforme i bifid	180°	ascendent
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>emarginatum</i>	31,50 ± 0,45 (28 - 35)	14,62 ± 0,18 (12,5 - 17)	14,50 ± 0,23 (12 - 17)	5,07 ± 0,05 (5 - 6)	< 0,5	12,37 ± 0,20 (10 - 16)	5,73 ± 0,44 (4,5 - 6,5)	4,10 ± 0,07 (3 - 5)	sí	el·líptic i bifid	180°	ascendent
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>nevadense</i>	29,83 ± 0,21 (28 - 32)	15,35 ± 0,14 (14 - 17)	15,02 ± 0,13 (14 - 17)	5,02 ± 0,08 (4 - 6)	< 0,5	11,62 ± 0,21 (10 - 14)	5,43 ± 0,10 (5 - 6,5)	4,72 ± 0,08 (4 - 5)	sí	el·líptic i bifid	180°	ascendent
<i>D. sylvaticum</i>	29,23 ± 0,28 (27 - 33)	14,55 ± 0,12 (13 - 16)	14,05 ± 0,11 (13 - 16)	5,60 ± 0,10 (5 - 7)	< 0,5	12,00 ± 0,17 (11 - 14)	5,42 ± 0,12 (4 - 7)	4,22 ± 0,08 (4 - 5,5)	sí	el·líptic i bifid	180°	descendent

En cada cas indiquem la mitjana ± l'error estàndard (m ± ES) i l'interval de les mesures (expressades en mm). La quantitat de la mostra és de 30 flors per a cada tàxon (d'una sola població).

TAULA 2.2. Dimensions de les peces florals en la tribu *Delphinieae* a la Mediterrània occidental. (Continuació.)

Tàxon	Longitud total flor	Long. sèpals laterals	Long. sèpals inferiors	Alçada del lòbul del pètal sup.	Lòbul lateral del pètal sup.	Pètals laterals						Disposició del casc o esperó
						Long. total	Long. parcial	Amplada	Pilositat	Forma	Angle	
<i>D. staphisagria</i>	21,23 ± 0,24 (18 - 23)	14,35 ± 0,14 (13 - 16)	14,15 ± 0,18 (12 - 17)	12,85 ± 0,11 (12 - 14)	< 0,5	15,33 ± 0,18 (14 - 18)	7,20 ± 0,07 (7 - 8)	5,05 ± 0,08 (4 - 6)	no	ovat	180°	horitzontal
<i>D. pictum</i>	18,50 ± 0,21 (17 - 21)	11,22 ± 0,11 (10 - 12,5)	11,22 ± 0,10 (10 - 12)	8,35 ± 0,09 (7,5 - 9,5)	< 0,5	14,78 ± 0,13 (14 - 16)	8,45 ± 0,11 (7,5 - 9,5)	5,85 ± 0,09 (5 - 6,5)	no	obovat	180°	horitzontal
<i>D. verdunense</i>	24,80 ± 0,27 (21 - 28)	9,05 ± 0,20 (7 - 12)	8,52 ± 0,17 (7 - 11)	8,08 ± 0,10 (7 - 9,5)	1,68 ± 0,06 (1 - 2)	8,77 ± 0,19 (7 - 11)	2,53 ± 0,08 (2 - 3)	3,35 ± 0,08 (2,5 - 4)	no	cordiforme	45°	ascendent
<i>D. gracile</i>	26,40 ± 0,38 (24 - 31)	8,82 ± 0,15 (7,5 - 10)	8,27 ± 0,14 (7 - 10)	8,37 ± 0,43 (8 - 9)	2,40 ± 0,08 (1 - 3)	10,67 ± 0,60 (10 - 12)	3,93 ± 0,07 (3 - 5)	3,05 ± 0,05 (2 - 4)	no	oblong	45°	ascendent
<i>D. cossonianum</i>	26,80 ± 0,46 (20 - 31)	11,18 ± 0,23 (9 - 14)	10,83 ± 0,25 (8 - 13)	9,15 ± 0,24 (7 - 13,5)	2,02 ± 0,11 (0,5 - 3)	10,07 ± 0,11 (8 - 11)	3,20 ± 0,06 (3 - 4)	4,03 ± 0,09 (3 - 5)	no	cordiforme	45°	ascendent
<i>D. balansae</i>	22,73 ± 0,25 (20 - 25)	8,43 ± 0,12 (7 - 10)	8,10 ± 0,10 (7 - 9)	6,60 ± 0,08 (6 - 7)	2,72 ± 0,08 (2 - 3,5)	9,23 ± 0,14 (8 - 10)	2,73 ± 0,07 (2 - 3,5)	2,02 ± 0,02 (2 - 2,5)	no	oblong	45°	ascendent
<i>D. obcordatum</i>	24,12 ± 0,27 (21 - 27)	9,48 ± 0,14 (8 - 11)	9,15 ± 0,17 (8 - 11)	8,88 ± 0,09 (7,5 - 10)	2,66 ± 0,06 (2 - 3)	10,87 ± 0,12 (10 - 12)	5,23 ± 0,10 (4 - 7)	4,95 ± 0,16 (4 - 7)	no	suborbicular	180°	ascendent
<i>D. macropetalum</i>	21,03 ± 0,24 (19 - 24)	9,05 ± 0,14 (8 - 11)	8,35 ± 0,11 (7,5 - 10)	8,23 ± 0,07 (7,5 - 9)	2,27 ± 0,07 (2 - 3)	10,67 ± 0,14 (10 - 12)	6,07 ± 0,11 (5 - 7)	6,48 ± 0,12 (5 - 8)	no	suborbicular	180°	ascendent
<i>D. favargerii</i>	28,13 ± 0,30 (25 - 31)	8,68 ± 0,77 (7 - 11)	8,33 ± 0,13 (7 - 10)	9,03 ± 0,13 (8 - 10)	2,03 ± 0,06 (1,5 - 2,5)	12,35 ± 0,18 (10 - 14)	5,97 ± 0,12 (5 - 7)	5,50 ± 0,16 (4 - 8)	no	suborbicular	180°	ascendent
<i>C. mauritanica</i>	28,50 ± 0,34 (23 - 32)	10,74 ± 0,18 (8 - 13)	10,43 ± 0,20 (7 - 12,5)	9,40 ± 0,70 (8 - 11)	2,60 ± 0,07 (2 - 3,5)	—	—	—	—	—	—	ascendent
<i>C. pubescens</i>	21,97 ± 0,28 (19 - 25)	8,23 ± 0,17 (7 - 10)	7,90 ± 0,20 (6 - 10)	8,35 ± 0,12 (7 - 10)	3,00 ± 0,08 (2 - 4)	—	—	—	—	—	—	ascendent
<i>C. ajacis</i>	33,40 ± 0,47 (28 - 41)	17,82 ± 0,31 (15 - 23)	17,35 ± 0,31 (14 - 23)	16,35 ± 0,30 (12 - 22)	4,30 ± 0,09 (3 - 5,5)	—	—	—	—	—	—	ascendent

En cada cas indiquem la mitjana ± l'error estàndard (m ± ES) i l'interval de les mesures (expressades en mm). La quantitat de la mostra és de 30 flors per a cada tàxon (d'una sola població).

En línies generals, les coloracions blaves, violades i rosades són degudes als antocians, mentre que les coloracions grogues o vermelles són causades per flavones i carotenoides (Faegri i Pijl, 1979) o glicòsids de quercetina (Warnock, 1981). El color porpra de les flors de *Delphinium* és degut a la delfinidina, per hidroxilació de la cianidina, pigment que dona les coloracions magenta (Rodríguez, 1989). Alguns copigments, com les flavones i els flavonoides, formen complexos amb les antocianidines i fan virar les coloracions cap a tonalitats blaves més pures. En *Consolida* sembla que predominen les coloracions més rosades o vinoses. *C. ajacis* presenta flors blaves, rosa o variegades. Dawson (1955, 1959) reporta l'existència d'un gen inestable, fàcilment mutant a gens més estables, que dona flors rosa i blaves.

En algunes espècies estudiades hem detectat fenòmens d'albinisme: en *D. montanum* del Cadí, en *D. bolosii* d'Ulldemolins, en *D. verdunense* a l'Alt Penedès, en *C. mauritanica* del Marroc i en nombroses poblacions de *C. ajacis*, però amb una freqüència molt baixa. Genèticament és del tot previsible, si tenim en compte que l'albinisme és degut a un gen recessiu i, conseqüentment, les freqüències esperables a partir de les proporcions mendelianes són baixes; la selecció, a més, sol anar en contra dels albins (Waser i Price, 1981). Però a part d'aquesta consideració, també podria influir-hi el comportament dels pol·linitzadors. Les formes albines de *D. nelsonii* són també rares, però, tot i així, els principals vectors de pol·len (abellots i colibrís) d'aquesta estirp de les muntanyes Rocalloses són capaços de discriminar ambdues formes i mostren una clara preferència per les flors normals, si més no, en condicions experimentals (Waser i Price, 1981, 1983, 1985b). La raresa dels albins també pot ser explicada, doncs, per un baix nombre de visites per part dels pol·linitzadors que provocarà una important davallada de la producció de granes (Rodríguez, 1989).

Hem intentat descriure les coloracions de les peces florals dels tàxons objecte d'estudi. La subjectivitat de l'observador a l'hora d'apreciar tonalitats i intensitats de colors pot ser minimitzada si les comparem amb uns patrons establerts i definits. Tampoc no disposem d'una àmplia terminologia per a discriminar els matisos corresponents a les gammes cromàtiques. Així, doncs, la manera més objectiva és indicar el color d'acord amb un sistema estandarditzat i un codi de referència. A aquest efecte, hem aplicat el criteri del *Methuen Handbook of Colour* (Kornerup i Wanscher, 1978). El codi, corresponent a un color determinat, està format per tres camps que indiquen tres magnituds: el *hue* o color en sentit col·loquial (làmina), el to (filera) i la intensitat (columna). Aquest sistema conté taules de conversió a d'altres sistemes de colors. Les observacions s'han dut a terme sempre en material fresc; són indicades a la taula 2.3.

Aquesta característica morfològica ha estat poc emprada taxonòmicament. No obstant això, la constància d'aquest caràcter ha permès separar *D. emarginatum* subsp. *nevadense* de *D. pentagynum* (Blanché, 1991).

TAULA 2.3. Color de les peces periàntiques en la tribu *Delphinieae*.*

Espècies	Codi	Color
<i>A. lycoctonum</i>	1 A4	Groc pàl·lid
<i>A. anthora</i>	1 A7	Groc verdós
<i>A. napellus</i>	18 C8	Violat blavós
<i>D. montanum</i>	21 A(4-5)	Blau clar, blau cel
<i>D. bolosii</i>	18 D4	Violat grisenc
<i>D. fissum</i> subsp. <i>fissum</i>	18 D(6-7)	Violat blavós
<i>D. fissum</i> subsp. <i>sordidum</i>	19 E(6-7)	Blau violat
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>emarginatum</i>	18 (B-C)8	Violat blavós
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>nevadense</i>	21 (A-B)(7-8)	Blau viu
<i>D. sylvaticum</i>	17 (D-E)8	Violat fosc
<i>D. staphisagria</i>	16 C6; 19 E7	Violat somort; blau fosc
<i>D. pictum</i>	19 A(1-3)	Violat pàl·lid, blanquinós
<i>D. verdunense</i>	18 (B-C)(6-7); 19 B7	Violat blavós; blau violat
<i>D. gracile</i>	19 B(5-7); 20 B(5-7)	Blau violat, violat grisenc; blau grisenc
<i>D. cossonianum</i>	17 B8	Violat
<i>D. balansae</i>	18 A2; 3 A5	Blanc violat; groc pàl·lid
<i>D. obcordatum</i>	16 (C-D-E)8	Violat fosc
<i>D. favargerii</i>	19 A(3-4); 3 A3	Violat pàl·lid; groc pàl·lid
<i>C. mauritanica</i>	15 (C-D)7	Porpra
<i>C. pubescens</i>	16 (D-E)(7-8)	Violat fosc, violat somort
<i>C. ajacis</i>	14 (A-B)(3-4); 19 (A-B)8	Rosa; blau violat

* (codi segons Kornerup i Wanscher, 1978)

Hem detectat petites diferències entre els colors al camp i a l'hivernacle en algunes espècies (*D. staphisagria*, *D. pictum*, *C. mauritanica* i *C. pubescens*), que esdevenien més rosades i pàl·lides en condicions experimentals, però no les hem observat en altres tàxons.

La coloració de les peces florals no és uniforme dins d'una població. L'espècie en què hem detectat més variació ha estat *D. bolosii*, tret que pot estar lligat al seu caràcter dispoloide i que insinua una inestabilitat genètica més alta (vegeu el capítol 6). En aquest sentit, Warnock (1981, 1987) també va trobar una gran variació de tonalitats dels sèpals, i una més alta constància del color dels pètals, en diverses poblacions del complex de *D. carolinianum* Walt., cosa que no es correlacionava amb d'altres caràcters morfològics. Les variacions es produïen d'un any per l'altre i aquest autor les va relacionar amb característiques ambientals com el tipus de sòl, el règim de pluges, la humitat o les radiacions solars. Les anàlisis cromatogràfiques van demostrar que totes les flors tenien els mateixos pigments, però en diferents proporcions, cosa que ocasionava la variació. Els colors més blaus eren deguts a un increment dels antocians.

Dins de l'àrea d'estudi, hem trobat un cert patró de variació nord-sud, en el sentit d'un predomini dels colors més clars en les localitats més insolades i més meridionals. Per exemple, les poblacions de *D. gracile* de la depressió de l'Ebre i de l'àrea de transició a la conca del Duero presenten una coloració més blava que les plantes d'Andalusia, que són molt més clares. Passa el mateix en *D. favargerii*, *C. mauritanica* i *C. pubescens*, a l'extrem sud de la seva àrea aquesta darrera és representada per una forma d'esperons molt llargs d'un blanc rosat molt clar, descrita com a varietat *distilliflorum* Cosson, que s'estén fins al predesert de Tunísia. De fet, en les angiospermes mediterrànies, els colors blaus i violats són poc abundants, de l'ordre d'un 3-5 % (Arroyo, 1988b; Dafni i O'Toole, 1994); en canvi, són més freqüents en les espècies d'hàbitat alpi i subalpi, on presumiblement es va originar la tribu. En aquest sentit, el fet que les tonalitats d'algunes espècies esdevinguin més pàl·lides (*D. favargerii* o *D. balansae*), especialment les marroquines, podria estar relacionat amb una ecologia molt més mediterrània.

D'altra banda, tampoc no hi ha uniformitat de color dins d'una mateixa flor. Els pètals superiors de *Delphinium* i *Consolida* mostren una coloració més clara que les altres peces, que probablement actuen com a guies. Macior (1975), que va estudiar el color del periant de *D. tricorné* Mich. mitjançant espectrofotometria de reflectància i fotografia ultraviolada, va detectar l'existència de diferències evidents en la repartició de pigments entre els pètals laterals i la resta de peces florals, que podrien ser una guia del camí que han de seguir els insectes per trobar el nèctar. Una altra evidència de la funcionalitat d'aquestes guies és que les espècies albes, en què pràcticament no hi ha contrast entre el centre de la flor i les peces del voltant per a indicar el camí cap al nèctar, els animals tarden més temps a visitar la flor (Waser i Price, 1981, 1983, 1985b). Possiblement per aquest motiu són menys visitades i, com dèiem abans, aquests han après a diferenciar-les de les flors normals.

S'ha escrit que els diversos grups de pol·linitzadors se senten atrets per uns colors determinats (Proctor i Yeo, 1973; Kevan, 1978; Faegri i Pijl, 1979; Rodríguez, 1989). Això és degut al fet que cada grup d'insectes posseeix un espectre de visió diferent i que el seu grau de sensibilitat també és variable. Per als colors blaus i violats, predominants en aquesta tribu, els pol·linitzadors més sensibles són les abelles i els abellots, els ocells i les papallones, que ja corresponen amb l'espectre de visitants florals detectats en aquestes espècies (vegeu el capítol 4). Segons les nostres observacions de camp, els abellots visiten indistintament les flors grogues i les blaves dels acònits en les poblacions en què aquestes espècies conviu.

A part del paper de reclam, Malyutin (1969) atribueix al color altres funcions. Sosté que els pigments florals serveixen per a captar l'energia tèrmica del sol i contribueixen a fer madurar els estams. Segons aquest autor, els insectes visiten les flors atrets més aviat per l'olor del nèctar.

2.1.5. FUNCIONALITAT FLORAL

A partir de l'observació de les flors i de l'anàlisi de les seves peces, podem assegurar que totes les corol·les de les *Delphinieae* són clarament zigomorfes, amb un sol pla de simetria, i desmentir l'opinió de Leppik (1964), que classificà les corol·les de *Delphinium* i *Consolida* com a estereomorfes, al costat de les aquilègies. Potser *D. staphisagria* (figura 2.1.h) fa una flor un xic més regular, però la presència de l'esperó continua definint un únic pla de simetria.

Bona part de les ranunculàcies presenten les recompenses —pol·len i nèctar— (vegeu l'apartat 2.3) fàcilment accessibles en flors simples i regulars, cosa que suposa un avantatge, perquè assegura l'abundor de visites. No obstant això, aquests vectors amb llurs moviments poden afavorir l'autogàmia o no arribar a pol·linitzar. La zigomorfia de les flors de les *Delphinieae*, junt amb el fet que el nèctar hi està més amagat, comporta que no tots els insectes hi tinguin accés (només els que posseeixin una probòscide prou llarga), i que es redueixin les possibilitats de visites. Aquest increment de l'especificitat pot potenciar la pol·linització encreuada i augmentar l'efectivitat pol·linitzadora.

En els tàxons estudiats, les corol·les són relativament obertes, però els òrgans sexuals no sempre són visibles i les recompenses també resten amagades. Els esperons o nectaris són generalment ascendents, en alguns casos, horitzontals (subgènere *Staphisagria*) i, més rarament, orientats cap a baix (*D. montanum* o *D. sylvaticum*), cosa que pot tenir implicacions en el mode de pol·linització (vegeu el capítol 4), bé que la disposició d'aquestes peces depèn en part de la curvatura del receptacle. En algunes espècies americanes de *Delphinium*, com ara *D. nudicaule*, s'han descrit fenòmens de neotènia (Guerrant, 1982a, 1982b), és a dir, precocitat de les flors, conservant aparença de flors joves, molt poc obertes. Aquest fet pot indicar una més bona adaptació a la pol·linització per colibrís. En els tàxons considerats en aquest treball no hem detectat aquest tipus de fenòmens, tot i que alguna espècie, com ara *D. fissum*, mostrava flors un xic més tancades.

Les guies florals van ser descobertes per Sprengel (1793) i poden ser olfactives, estructurals o visuals. La seva funció és orientar el vector a l'hora de buscar la recompensa. Les més freqüents són les de nèctar (Manning, 1956) i són típiques de les flors que presenten les recompenses amagades com les de la tribu *Delphinieae*. El cas més espectacular de guies de nèctar en els nostres tàxons es dona en *C. ajacis*, que presenta unes ratlles de color fosc en el lòbul superior del nectari, formant un dibuix que recorda les lletres gregues AIAI (figura 2.1.s). En aquestes línies es va inspirar Linné per batejar-la amb l'epítet específic *ajacis*. Aquestes marques també s'observen en *C. mauritanica*, però són d'una mida més reduïda, mentre que en *C. pubescens* no existeixen. A part de línies o marques, en alguns tàxons aquest lòbul mostra diferències de color en esguard de les altres peces. En *Aconitum* són els

mateixos nectaris els que fan aquesta funció de guia per als pol·linitzadors, ja que aquests poden inserir la seva llengua en el solc que té aquest òrgan i fer-la lliscar fins a la part superior nectarífera (Kronfeld, 1890).

Els pètals laterals de *Delphinium*, que probablement tenen una funció de camp d'aterratge per als vectors, també són indicadors de l'entrada de la flor cap al nèctar. En alguns tàxons, com per exemple *D. staphisagria*, s'observen unes línies molt marcades o, en d'altres, una abundant pilositat. Aquestes peces han evolucionat vers la reducció i la pèrdua de vistositat en les *Delphinieae* de la Mediterrània occidental. La variació va des de discolores en relació amb les altres peces, en *D. montanum*, a concolores en la resta d'espècies. També té lloc una pèrdua de pilositat en les plantes anuals, per comparació amb les perennes. Els pètals laterals adquireixen diferents formes, mides i angles d'inserció, diversificació que culmina en les consòlides, en què manquen del tot. L'evolució dels pètals laterals, i l'increment progressiu del lòbul del pètal superior, es pot apreciar a les figures 2.1.q, 2.1.r i 2.1.s. Aquest procés porta a una simplificació de l'estructura floral, i sembla indicar que aquells pètals tenen una funció ben poc específica en els mecanismes reproductius; poden fer altres funcions, com ara, la protecció dels òrgans sexuals.

En el cas de *D. montanum* (figura 2.1.d), les tonalitats brunes dels pètals laterals, junt amb la presència d'una pilositat blanquinosa al marge i més grogosa a la superfície a causa de pèls glandulars, recorden la síndrome de les *bee-flowers* (Dafni, com. pers.), flors que adopten aspectes que simulen l'insecte, en aquest cas àpids (abelles o abellots). Salvant les distàncies, seria un cas semblant al de les conegudes abelleres (*Ophrys* L.). Aquest caràcter, adoptat com a diagnòstic de la subsecció *Elatoidea*, no es retroba en cap altre grup de *Delphinium*.

2.2. LA INFLORESCÈNCIA

2.2.1. PRODUCCIÓ DE FLORS I DE RAMIFICACIONS

Mentre que la majoria de ranunculàcies presenten un eix florífer determinat o definit (Tamura, 1964, 1995), en les *Delphinieae* —i també en la tribu *Cimicifugeae* Torr. et Gray— el model d'inflorescència és indeterminat, és a dir, el nombre de flors no és fix (Troll, 1964; Takhtajan, 1991). Aquests tipus d'inflorescències, majoritàriament en raïm o en panícula, han estat considerats filogenèticament més evolucionats (Stebbins, 1974; Weberling, 1989) i comporten certs avantatges adaptatius:

a) Possibiliten la producció de menys quantitat de material reproductiu per unitat de temps, cosa que pot afavorir la colonització d'indrets secs amb recursos constants però limitats o amb una predictibilitat de les precipitacions baixa.

b) En espècies entomòfiles, permeten una seqüència lenta d'eclosió de les flors, de manera que hi hagi poques flors obertes al mateix moment en un individu, i reduir així les possibilitats d'autofecundació.

c) Permeten allargar el període de floració, i augmenten així les probabilitats d'encreuaments entre individus diferents.

d) Fan possible una regulació del nombre de flors segons la longitud de l'estació favorable i de la quantitat de recursos.

Resultats

A la taula 2.4 es detallen els valors de producció de flors i ramificacions dels tàxons estudiats en aquesta memòria. Els paràmetres mesurats han estat: la producció total de flors per individu, el nombre de flors de la tija principal, el nombre de flors per ramificació primària (sense tenir en compte les flors de la tija principal), el nombre de flors per ramificació d'últim grau, el grau de ramificació, el nombre de raïms simples, el nombre de raïms primaris i la procedència del material.

Els exemplars emprats per a quantificar la producció de flors i ramificacions hem procurat, sempre que ha estat possible, que provenguessin del camp. En algunes poblacions més allunyades geogràficament, en què això no ha estat possible, hem fet servir material conreat a l'hivernacle. Sovint hem comprovat que les diferències entre els dos tipus de material eren petites. Les mostres sempre han estat preses aleatòriament. Hem rebutjat mesurar paràmetres d'aquest tipus en material d'herbari, ja que cal tenir present que els resultats solen ser esbiaixats, atès que pot haver-hi certa tendència a recol·lectar exemplars de la mida aproximada del plec.

Discussió

A l'hora d'avaluar la producció floral total cal tenir en compte l'existència de dos tipus d'inflorescències: les limitades, amb un eix principal marcat, que són la majoria dels tàxons perennes i algunes anuals, i les il·limitades, la resta d'anuals. En aquestes darreres, la ramificació és simpòdica i de creixement continu, amb freqüents emissions de noves flors. En ocasions, poden fer segones florides fora del període habitual, depenent de les condicions climàtiques. Per aquest motiu, resulta molt més difícil quantificar la producció de flors total. Cal tenir present, doncs, que aquestes mesures s'han obtingut en un moment determinat i que en aquest segon tipus d'inflorescències la producció floral final podria incrementar-se.

A primer cop d'ull, observem una diferència important entre la inflorescència de les espècies perennes i la de les anuals; en aquestes darreres és molt ramosa, fet

TAULA 2.4. Producció de flor i ramificacions en la tribu *Delphinieae*.

Tàxon	N	Nre. total de flors m ± ES (interval)	Nre. flors tija pral. m ± ES (interval)	Nre. flors/raim primari m ± ES (interval)	Nre. flors/ram. última m ± ES (interval)	Grau de ramificació m ± ES (interval)	Nre. raïms simples m ± ES (interval)	Nre. raïms primaris m ± ES (interval)	Material*
<i>A. lycoctonum</i> (LYC1)	38	48,8 ± 3,9 (14 - 131)	31,4 ± 1,6 (14 - 58)	9,1 ± 0,6 (2 - 30)	4,2 ± 0,5 (3 - 6)	0,8 ± 0,1 (0 - 2)	3,0 ± 0,4 (1 - 10)	1,9 ± 0,3 (0 - 9)	C
<i>A. lycoctonum</i> (LYC2)	65	56,4 ± 3,3 (11 - 157)	24,0 ± 0,7 (9 - 44)	8,9 ± 0,3 (1 - 31)	5,1 ± 0,3 (2 - 8)	1,1 ± 0,1 (0 - 2)	5,0 ± 0,3 (1 - 12)	3,7 ± 0,2 (0 - 11)	C
<i>A. anthora</i> (ANT1)	79	9,3 ± 0,7 (2 - 28)	5,7 ± 0,3 (2 - 12)	2,6 ± 0,1 (1 - 5)	—	0,6 ± 0,1 (0 - 1)	2,4 ± 0,2 (1 - 7)	1,4 ± 0,2 (0 - 6)	C
<i>A. anthora</i> (ANT2)	79	13,2 ± 1,2 (2 - 53)	5,9 ± 0,3 (2 - 17)	2,7 ± 0,1 (1 - 6)	2,1 ± 0,1 (2 - 3)	0,9 ± 0,1 (0 - 2)	3,8 ± 0,3 (1 - 14)	2,6 ± 0,3 (0 - 10)	C
<i>A. napellus</i> (NAP1)	58	33,3 ± 2,9 (9 - 106)	20,6 ± 1,0 (8 - 42)	5,5 ± 0,2 (2 - 13)	4,0 ± 0,0 (4 - 4)	0,7 ± 0,1 (0 - 2)	3,3 ± 0,3 (1 - 11)	2,3 ± 0,3 (0 - 10)	C
<i>A. napellus</i> (NAP2)	48	30,6 ± 3,3 (9 - 139)	19,6 ± 1,0 (9 - 37)	5,4 ± 0,2 (3 - 10)	2,6 ± 0,2 (2 - 3)	0,5 ± 0,1 (0 - 2)	3,2 ± 0,5 (1 - 16)	2,1 ± 0,5 (0 - 15)	C
<i>D. montanum</i> (MON1)	69	19,8 ± 1,5 (2 - 61)	14,9 ± 1,0 (2 - 39)	3,2 ± 0,1 (1 - 8)	2,2 ± 0,3 (1 - 3)	0,6 ± 0,1 (0 - 2)	2,6 ± 0,3 (1 - 9)	1,5 ± 0,2 (0 - 7)	C
<i>D. montanum</i> (MON2)	86	15,2 ± 0,8 (5 - 46)	13,1 ± 0,6 (5 - 34)	4,8 ± 0,2 (2 - 10)	—	0,4 ± 0,1 (0 - 1)	1,6 ± 0,2 (1 - 21)	0,4 ± 0,1 (0 - 2)	C
<i>D. fissum</i> subsp. <i>fissum</i> (FIS3)	18	31,9 ± 3,3 (14 - 72)	30,2 ± 2,7 (14 - 54)	7,0 ± 0,8 (2 - 10)	—	0,2 ± 0,1 (0 - 1)	1,2 ± 0,1 (1 - 3)	0,2 ± 0,1 (0 - 2)	H
<i>D. fissum</i> subsp. <i>fissum</i> (FIS4)	29	28,8 ± 2,0 (15 - 54)	28,5 ± 2,0 (15 - 54)	8,0 ± 0,0 (8)	—	0,0 ± 0,0 (0 - 1)	1,0 ± 0,2 (1 - 2)	0 ± 0 (0 - 1)	H
<i>D. fissum</i> subsp. <i>sordidum</i> (FIS1)	18	34,2 ± 2,8 (17 - 52)	33,1 ± 2,7 (17 - 52)	9,5 ± 0,9 (4 - 15)	—	0,6 ± 0,1 (0 - 1)	1,7 ± 0,2 (1 - 3)	0,7 ± 0,2 (0 - 2)	H
<i>D. fissum</i> subsp. <i>sordidum</i> (FIS2)	6	42,3 ± 6,4 (19 - 68)	35,2 ± 4,4 (19 - 52)	10,8 ± 1,3 (7 - 16)	—	0,7 ± 0,2 (0 - 1)	1,7 ± 0,2 (1 - 2)	0,7 ± 0,2 (0 - 1)	H
<i>D. bolosii</i> (BOL1)	102	44,3 ± 2,8 (12 - 158)	34,1 ± 1,2 (9 - 64)	12,7 ± 0,9 (1 - 36)	—	0,5 ± 0,1 (0 - 1)	1,8 ± 0,1 (1 - 5)	0,8 ± 0,1 (0 - 4)	C-H
<i>D. bolosii</i> (BOL2)	74	39,3 ± 2,3 (14 - 101)	34,7 ± 1,6 (14 - 74)	11,2 ± 1,4 (2 - 34)	—	0,4 ± 0,1 (0 - 1)	1,4 ± 0,1 (1 - 4)	0,4 ± 0,1 (0 - 3)	C-H
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>emarginatum</i> (EMA1)	14	38,4 ± 7,0 (9 - 101)	7,0 ± 0,5 (4 - 11)	7,0 ± 0,5 (1 - 21)	2,8 ± 0,1 (1 - 4)	1,8 ± 0,1 (1 - 2)	9,7 ± 1,9 (2 - 30)	4,4 ± 0,5 (1 - 8)	H
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>nevadense</i> (NEV1)	10	47,0 ± 7,6 (14 - 90)	11,9 ± 0,9 (6 - 16)	8,2 ± 0,6 (2 - 18)	3,9 ± 0,2 (1 - 6)	1,6 ± 0,2 (1 - 2)	8,5 ± 1,4 (3 - 16)	4,4 ± 0,5 (2 - 7)	H
<i>D. sylvaticum</i> (SYL1)	22	56,4 ± 12,5 (9 - 252)	14,8 ± 1,3 (3 - 29)	9,1 ± 0,3 (4 - 19)	3,1 ± 0,3 (2 - 5)	1,0 ± 0,1 (0 - 2)	6,0 ± 1,2 (1 - 27)	4,6 ± 1,1 (0 - 24)	H

* Procedència del material: C = camp; H = hivernacle.

TAULA 2.4. Producció de flor i ramificacions en la tribu *Delphinieae*. (Continuació.)

Tàxon	N	Nre. total de flors m ± ES (interval)	Nre. flors tija pral. m ± ES (interval)	Nre. flors/raïm primari m ± ES (interval)	Nre. flors/ram. última m ± ES (interval)	Grau de ramificació m ± ES (interval)	Nre. raïms simples m ± ES (interval)	Nre. raïms primaris m ± ES (interval)	Material*
<i>D. staphisagria</i> (STA1)	104	16,1 ± 0,9 (2 - 49)	11,1 ± 0,4 (2 - 21)	2,7 ± 0,1 (1 - 13)	–	0,7 ± 0,1 (0 - 1)	2,7 ± 0,2 (1 - 7)	1,8 ± 0,2 (0 - 6)	C-H
<i>D. staphisagria</i> (STA3)	107	10,3 ± 0,9 (2 - 49)	8,4 ± 0,5 (2 - 26)	4,4 ± 0,3 (2 - 12)	–	0,3 ± 0 (0 - 2)	1,4 ± 0,1 (1 - 5)	0,4 ± 0,1 (0 - 4)	C
<i>D. pictum</i> (PIC1)	37	25,0 ± 1,8 (7 - 58)	20,2 ± 1,0 (7 - 34)	3,2 ± 0,2 (1 - 9)	–	0,8 ± 0,1 (0 - 1)	2,5 ± 0,2 (1 - 6)	1,5 ± 0,2 (0 - 5)	H
<i>D. pictum</i> (PIC2)	15	17,5 ± 2,1 (6 - 34)	13,7 ± 1,4 (6 - 25)	2,9 ± 0,4 (1 - 7)	–	0,9 ± 0,1 (0 - 1)	2,6 ± 0,4 (1 - 7)	1,5 ± 0,3 (0 - 5)	H
<i>D. verdunense</i> (VER1)	36	76,0 ± 10,8 (12 - 314)	14,9 ± 0,9 (5 - 26)	10,8 ± 0,6 (1 - 54)	4,0 ± 0,1 (1 - 10)	1,9 ± 0,1 (1 - 3)	11,2 ± 1,6 (2 - 42)	5,7 ± 0,6 (1 - 17)	H
<i>D. gracile</i> (GRA1)	37	13,1 ± 1,9 (2 - 63)	6,0 ± 0,7 (1 - 20)	4,8 ± 0,5 (1 - 19)	2,8 ± 0,4 (1 - 8)	1,1 ± 0,1 (0 - 2)	3,1 ± 0,3 (1 - 11)	1,5 ± 0,2 (0 - 4)	C
<i>D. cossonianum</i> (COS1)	56	43,4 ± 3,2 (7 - 113)	32,8 ± 1,7 (7 - 60)	10,5 ± 0,7 (3 - 25)	–	0,4 ± 0,1 (0 - 1)	2,0 ± 0,2 (1 - 8)	1,0 ± 0,2 (0 - 7)	C-H
<i>D. balansae</i> (BAL1)	16	107,6 ± 37,6 (21 - 554)	6,8 ± 0,6 (4 - 12)	12,4 ± 0,8 (3 - 40)	4,0 ± 0,2 (1 - 8)	2,4 ± 0,2 (2 - 4)	27,9 ± 11,5 (6 - 191)	8,9 ± 2,7 (3 - 49)	C-H
<i>D. obcordatum</i> (OBC1)	14	58,4 ± 8,2 (24 - 142)	4,4 ± 0,5 (2 - 8)	6,2 ± 0,4 (1 - 22)	2,0 ± 0,0 (1 - 8)	2,0 ± 0,0 (2)	27,9 ± 4,0 (11 - 67)	9,1 ± 1,1 (4 - 19)	C-H
<i>D. favargerii</i> (FAV1)	35	4,9 ± 0,5 (1 - 14)	2,4 ± 0,1 (1 - 5)	2,4 ± 0,1 (1 - 4)	–	0,7 ± 0,1 (0 - 1)	2,1 ± 0,2 (1 - 4)	1,1 ± 0,2 (0 - 3)	C
<i>D. favargerii</i> (FAV3)	54	61,4 ± 8,5 (4 - 426)	8,2 ± 0,5 (2 - 20)	5,9 ± 0,3 (1 - 49)	2,2 ± 0,1 (1 - 6)	2,2 ± 0,1 (1 - 7)	23,2 ± 4,1 (2 - 203)	9,8 ± 0,9 (1 - 28)	C-H
<i>C. mauritanica</i> (MAU1)	29	60,3 ± 9,4 (7 - 214)	7,1 ± 0,5 (3 - 14)	8,9 ± 0,4 (1 - 28)	2,7 ± 0,2 (1 - 7)	2,3 ± 0,1 (1 - 4)	18,2 ± 2,7 (3 - 60)	6,8 ± 0,4 (3 - 12)	C-H
<i>C. pubescens</i> (PUB1)	59	44,2 ± 4,9 (5 - 156)	7,5 ± 0,4 (2 - 17)	7,2 ± 0,3 (2 - 23)	3,3 ± 0,1 (1 - 8)	1,7 ± 0,1 (0 - 3)	9,6 ± 1,0 (1 - 31)	4,6 ± 0,4 (0 - 13)	C-H
<i>C. ajacis</i> (AJA1)	42	79,1 ± 4,5 (16 - 141)	9,9 ± 0,3 (4 - 13)	12,0 ± 0,3 (5 - 23)	7,9 ± 0,1 (4 - 11)	1,8 ± 0,1 (1 - 2)	9,5 ± 0,5 (2 - 17)	5,8 ± 0,3 (1 - 9)	C-H

* Procedència del material: C = camp; H = hivernacle.

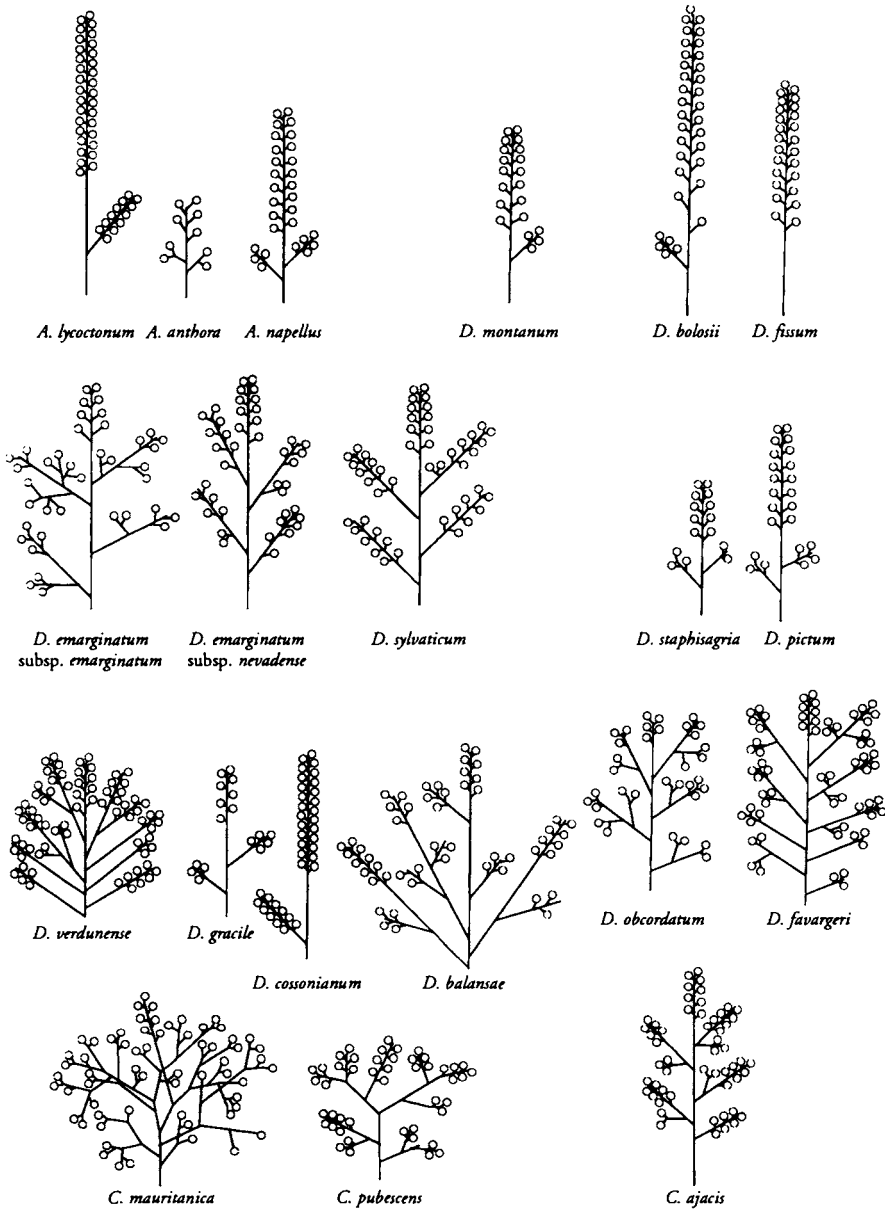
que pot tenir una important repercussió en la biologia de la reproducció, especialment en el comportament dels pol·linitzadors (vegeu l'apartat 4.4.3). A grans trets, es passa d'una inflorescència racemosa amb un eix principal molt marcat, amb poques ramificacions laterals, o cap, en la majoria d'espècies perennes, a un altre tipus d'inflorescència paniculada molt més ramificada, en què perd importància l'eix principal i augmenta el nombre de ramificacions laterals i de flors (figura 2.7). Wyatt (1982) i Takhtajan (1991) suggereixen que l'aparició de raïms axil·lars és un caràcter filogenèticament evolucionat. En algunes estirps anuals es produeix un allargament del període de floració, en funció també de les condicions climàtiques i ecològiques, i de la disponibilitat de recursos. Aquest allargament és degut, d'una banda, a l'estructura més complexa i al més gran nombre de raïms simples, que eclosionen successivament de manera més lenta, i de l'altra, a la possibilitat, que abans apuntàvem, d'emetre noves flors en tiges que ja havien florit abans.

Pel que fa a aquest darrer aspecte, hem detectat, en condicions experimentals, una gran plasticitat en l'emissió de noves flors en *D. favargerii* i en *C. ajacis*, força relacionada amb la disponibilitat de nutrients. En el cas d'existir flors emasculades i embossades (vegeu el capítol 5) que no havien produït granes, era molt freqüent que la planta formés un nou botó floral i destinés els recursos a desenvolupar la nova flor, que probablement no hauria emès si la primera hagués fructificat amb èxit. D'altra banda, les pluges irregulars de la regió Mediterrània poden afavorir aquestes floracions extemporànies (Guitián i Guitián, 1990; Sanchís *et al.*, 1992). Hem observat individus de *D. verdunense*, que ja havien dispersat les primeres granes, florits en ple mes d'octubre o novembre després de precipitacions tardorals abundants. *D. obcordatum*, que viu a les sorres de les platges de Màlaga, pot florir en ple hivern si plou.

A la figura 2.7 hem representat la inflorescència tipus per a cada tàxon del mostratge, a partir dels valors obtinguts del càlcul de producció de flors i ramificacions (vegeu la taula 2.4). Cal tenir present que a la natura hi ha una gran variabilitat i plasticitat pel que fa a aquest caràcter, molt relacionat amb els recursos i les condicions ecològiques, cosa que fa que la representació indiqui la mitjana, però no la variabilitat. En els tàxons anuals probablement hem esbiaixat els resultats a l'alça, perquè molts individus provenien de l'hivernacle, on solen estar més irrigats (cosa que ens ha permès, però, il·lustrar més bé el tipus de ramificació).

Anàlisi per tàxons

Els acònits presenten una inflorescència amb una tija principal marcada i algunes ramificacions laterals, no sempre presents. De les tres espècies estudiades, *A. lycoctonum* és, de llarg, el que té més nombre de flors, sovint disposades de ma-

FIGURA 2.7. Models d'inflorescència en les espècies *Delphinieae* de la Mediterrània occidental.

nera molt compacta. El segueix *A. napellus* i, finalment, *A. anthora*, de port marcadament més petit, reflectit també en una producció floral més baixa; tot i això, en la població de Viella (ANT2) vam detectar alguns individus molt més grossos i ramificats. Els individus de les dues primeres espècies tenen molta tendència a disposar-se agrupats —fenomen que hem anomenat *efecte taca*—, mentre que els d'*A. anthora* solen créixer més dispersos. Si, a més, hi afegim que la inflorescència d'aquesta última espècie és més reduïda, és clar que pot passar més inadvertida en termes relatius per als pol·linitzadors (vegeu el capítol 4).

La inflorescència de *D. montanum* és també un raïm simple, bé que a vegades mostra alguns raïms axil·lars. Sovint aquesta espècie incrementa la seva vistositat perquè les tiges floríferes s'agrupen i formen rodals —en què hem comptabilitzat fins a 40 branques florides—, independents entre ells, que presumptament pertanyen al mateix individu; de manera que cada branca és un *ramet* o una unitat fisiològica independent, segons la terminologia de Richards (1986), encara que genèticament pertanyi al mateix individu (*genet*).

Les espècies de la sèrie *Fissa* presenten una sola tija florífera principal en forma de raïm, que pot arribar a ser força llarga —pot assolir fàcilment el metre i mig en *D. bolosii*—, amb molt pocs raïms laterals o cap. Són eixos compactes, amb pedicels curts i nombroses flors. *D. bolosii* té inflorescències lleugerament més grosses i amb més producció de flors, fet que presumiblement podria atribuir-se al seu caràcter dispoloide (vegeu el capítol 6). Les inflorescències d'aquesta espècie són una mica més laxes que les de *D. fissum*, bé que hem observat que la densitat floral és un caràcter força variable entre individus en aquest grup. Hem comprovat també que la subespècie tipus de *D. fissum* té certa tendència a presentar menys flors i de distribució més laxa que la subespècie *sordidum*, però sovint aquestes diferències són petites i poc significatives.

Les inflorescències de la sèrie *Pentagyna* són d'estructura racemiforme, més obertes, però sovint presenten nombrosos raïms axil·lars inferiors que els confereixen una aparença molt més paniculada que en els altres tàxons perennes. Segons Blanché (1991), aquest fet denota el caràcter més evolucionat d'aquest grup, en la mateixa línia que altres trets com ara la morfologia de les granes. La inflorescència de *D. sylvaticum* és força ramosa, però manté clarament la tija principal; quan els recursos li són abundants, pot arribar a incrementar molt les ramificacions axil·lars (n'hem comptabilitzat fins a 29, vegeu la taula 2.4). A *D. emarginatum* subsp. *emarginatum* la inflorescència es ramifica molt, de manera força laxa, amb uns pedicels sovint molt llargs. *D. emarginatum* subsp. *nevadense* s'assembla més en aquest aspecte a *D. sylvaticum*.

El subgènere *Staphisagria*, tot i estar format per espècies anuals (vegeu el capítol 3), manifesta més afinitats amb les espècies perennes que amb el subgènere *Delphinium*. Fa un raïm principal amb algunes branques laterals poc nombroses o

sense cap branca. *D. pictum* produeix, en general, un nombre més elevat de flors que *D. staphisagria*, bé que en la població d'Eivissa (STA3) vam trobar alguns individus força llargs i ramificats, en clara relació amb la disponibilitat de nutrients, ja que creixien en indrets molt nitrificats, entremig d'*Opuntia maxima* Miller. En algunes formes cultivades d'alguns jardins botànics (per exemple a Zuric) la inflorescència pot assolir 2 m d'alçada (Blanché, com. pers.).

En el subgènere *Delphinium* té lloc un important increment de la ramificació. Es tracta d'inflorescències paniculades molt obertes, ramificades sovint des de la base de la tija. La majoria de branques amb fulles són rematades per un raïm terminal i aquests nombrosos raïms axil·lars, al seu torn, estan dividits en unitats menors. Blanché (1991) intueix una reducció de la mida total en els tàxons sotmesos a condicions més extremes, com *D. obcordatum* o *D. gracile*. En les observacions de camp hem detectat que les espècies nord-africanes que, en principi, viuen en ambients més calorosos que les peninsulars, presenten alguns individus molt ramificats i fructífers. Entre els tàxons estudiats, caldria destacar la inflorescència de *D. cossonianum*, que recorda l'estructura de les inflorescències dels tàxons perennes, puix que presenta un eix marcat amb nombroses flors, disposades de manera molt compacta i amb algun raïm lateral espars (figura 2.7).

En les *Consolida* estudiades, es manté aquest model més obert de ramificació i, fins i tot, es fa molt més complex. S'hi poden diferenciar dos grups, que corresponen a les dues seccions taxonòmiques, com ja va reportar Simon (1986). La secció *Macrocarpae* presenta un eix principal ben definit, mentre que, en la secció *Consolida*, aquest eix és poc diferenciable. La ramificació és subdivaricada o dicotòmica, i sovint comença a la base de la tija, fent entramats que en ocasions poden arribar a ser força complexos. En el grup de *C. axilliflora* (DC.) Schröd. i *C. raveyi* (Boiss.) Schröd., molt més oriental, la inflorescència és força particular, ja que els pedicels s'han reduït tant que pràcticament és una espiga. Aquest fet pot tenir implicacions reproductives, com ara una disminució de l'atractivitat per als insectes.

Malyutin (1973) proposà un esquema evolutiu de *Delphinium*, abastant tàxons de tot l'àmbit mundial del gènere, basant-se, entre d'altres coses, en l'estructura de la inflorescència. L'evolució aniria en el sentit de:

CIMES ► CIMES RACEMIFORMES ► RAÏMS PERFECTES

Takhtajan (1991) va apuntar la mateixa tendència en *Aconitum* i *Consolida*. Per entendre aquesta sèrie, cal reprendre el significat de *cima* (Troll, 1964). Quan la inflorescència esdevé un veritable raïm, té lloc la pèrdua de la flor terminal. A vegades pot semblar que aparegui una flor terminal en algunes espècies amb veritables raïms, com *C. orientalis*, però en realitat es tracta d'una flor més alta, morfològicament lateral, ja que surt de l'axil·la de la bràctea i normalment té dues bractèoles

(Takhtajan, *loc. cit.*). Troll (*loc. cit.*) assenyala la presència d'un rudiment o vestigi de la flor terminal en *D. elatum*. Segons aquesta sèrie, sembla que l'estadi evolutiu final sigui el raïm perfecte, model que es correspondria amb alguns tàxons perennes estudiats (*D. montanum*, *D. bolosii*, *D. fissum*), els quals dins l'àmbit d'aquest treball són les espècies presumptament més antigues (Blanché, 1991). Atesa la situació de la regió estudiada, un extrem força allunyat del centre d'especiació de la tribu, no hi hem detectat tanta diversitat d'estructures. A més, els tàxons d'aquesta zona són presumptivament més evolucionats, especialment els d'hàbit anual, cosa que també es reflecteix en el tipus de ramificació, com una estratègia per a adaptar-se a unes noves condicions ecològiques i ambientals, més avançat que el que proposà Malyutin (1973).

Com a conclusions destacades, direm que les espècies perennes tenen un tipus d'inflorescència que possibilita un creixement ràpid, especialment adaptat a climes amb període de condicions favorables curt (Stebbins, 1974), com pot ser el de l'estatge alpi o subalpi. La inflorescència de les anuals, per contra, permet incrementar el període d'exposició de les flors als pol·linitzadors, adaptada a climes més mediterranis, on les condicions no són tan estrictes i el període de creixement pot ser més llarg. Aquest tipus d'inflorescència permet una gran producció total de granes i assegura així la perpetuació d'unes espècies que no disposen d'altres mecanismes alternatius de reproducció (com, per exemple, la propagació vegetativa). L'augment de la ramificació en la sèrie *Pentagyna*, tot i incloure espècies perennes, podria estar relacionat amb la seva àrea de distribució, molt més mediterrània i, per tant, de condicions ambientals més favorables.

La inflorescència potencia l'eficàcia dels atractius florals, fonamentalment color i olor, per als pol·linitzadors (Kevan, 1984). En aquest sentit, té un paper molt important en la pol·linització, ja que la seva disposició i la seva mida poden influir significativament en el patró de comportament dels vectors, tant en el temps com en l'espai (vegeu el capítol 4). S'ha demostrat que quan augmenta la mida de la inflorescència dins d'una espècie, també augmenten el nombre de visites per inflorescència, el nombre de flors visitades per visita i el nombre de visites per flor (Pleasants i Zimmerman, 1990).

Hi ha dos efectes a tenir en compte. D'una banda, la visibilitat lateral de l'individu, que augmenta notablement en la majoria de tàxons anuals i, de l'altra, la visibilitat general de la taca, que depèn de la quantitat d'individus que creixin plegats. En aquest darrer cas, a part dels factors estocàstics, són importants els mecanismes de dispersió de les granes, que permetran escampar més o menys els individus. En aquest sentit, la disposició en rodals de *D. montanum* permet crear subunitats ben diferenciades dins la població gran.

Un altre aspecte que també té importància reproductiva és el nombre de flors. Una conseqüència immediata del seu increment és l'augment de la vistosi-

rat. Aquest paràmetre manifesta una notable variabilitat dins de cada tàxon, depenent en gran mesura de les condicions externes i de l'economia de la planta (Epling i Lewis, 1952). En general, dins l'àmbit d'estudi de la tribu s'entreveu una tendència a la simplificació floral, però, d'altra banda, té lloc un augment de la producció de flors, amb una gran plasticitat segons els recursos disponibles, augment que no es dona en els tàxons perennes. Aquesta capacitat de regulació pot representar una estratègia d'aquestes espècies, moltes d'elles colonitzadores, per a adaptar-se a ambients canviants, en què les condicions poden ser molt variables.

2.3. RECOMPENSES

La flor és un conjunt de fulles modificades que té com a funció principal contenir i protegir els òrgans sexuals de la planta fins al moment de la fecundació i posterior desenvolupament del fruit. Però, a més, exerceix d'altres funcions, fonamentals en la biologia de la pol·linització. En les plantes entomòfiles generalment adopta formes, colors i olors que actuen com a atractius (Faegri i Pijl, 1979) amb la finalitat de captar l'atenció dels vectors pol·linitzadors, imprescindibles per al transport del pol·len des de l'antera fins a l'estigma. A part d'aquests reclams, la flor també pot oferir recompenses nutricionals i energètiques essencials per a l'alimentació de molts insectes, les quals asseguren la continuïtat de les visites, i fan la pol·linització més efectiva. Aquestes recompenses són, principalment, el pol·len i el nèctar, bé que n'hi ha d'altres, com ara exsudats estigmàtics, teixits florals, olis, reïnes o gomes (Simpson i Neff, 1981, 1983; Dafni, 1992). Algunes d'aquestes substàncies o estructures serveixen també als pol·linitzadors com a material per a fer el niu, com ara els tricomes, les reïnes o les ceres, entre d'altres (Simpson i Neff, 1981; Faegri i Pijl, 1979).

2.3.1. EL POL·LEN

Introducció

El pol·len, que té un paper fonamental en la reproducció sexual de la planta com a portador del gàmet masculí, constitueix una font proteica i energètica gràcies al seu contingut en midó i lípids (Harbone, 1982), aprofitada per molts insectes. Es considera que és de consum directe per dípters, coleòpters i alguns lepidòpters primitius (Kevan i Baker, 1983). Els himenòpters sovint el recol·lecten per alimentar les larves i el transporten en forma de masses en unes estructures que

tenen a les potes, anomenades *corbícules* (vegeu l'apartat 4.2). S'han trobat restes d'exines fins i tot en el contingut intestinal de ratpenats (Faegri i Pijl, 1979). Segons Vogel (1978) sembla que hi ha, en algunes plantes, antereres dedicades exclusivament a la producció de pol·len per al consum dels insectes i antereres per a la pollinització de la flor. Paral·lelament, s'ha considerat que la quantitat de pol·len produïda pot estar relacionada amb el sistema reproductiu, com argumentarem en el capítol 5, a través de la relació P/O.

El pol·len de les *Delphinieae* és molt similar quant a formes i mides. És tricolpat, isopolar, de simetria radiada, amb un contorn triangular o arrodonit, segons el tàxon, en secció equatorial, i el·lipsoïdal, en secció meridiana. L'exina, amb la superfície perforada, és equinulada i ornamentada per nanospícules. Les mides pol·líniques dels tàxons objecte d'estudi oscil·len entre 19-49 µm per a l'eix polar, i 15-35 µm per a l'eix equatorial (Martín i Blanché, 1982; Simon, 1986; Puig, 1987; Blanché, 1991).

Material i mètodes

La metodologia emprada per a comptar el nombre d'estams i la producció pol·línica per antera i per flor es descriu a l'apartat 5.1.2, i s'ha utilitzat per a l'estudi de la relació P/O. La quantitat de la mostra emprada ha estat de 10 flors per a cada població estudiada.

Resultats i discussió

Els valors del nombre d'estams i de producció pol·línica per antera i per flor obtinguts estan recollits a la taula 2.5.

Nombre d'estams

El nombre d'estams ha estat un caràcter taxonòmic força emprat tradicionalment en moltes claus per a la determinació de la família de les plantes. Les ranunculàcies es caracteritzen per tenir molts estams, per aquest motiu, probablement, no s'ha atorgat gaire importància a aquest caràcter (Blanché, 1991). L'alt nombre d'estams i la seva disposició acíclica testimonien l'important grau d'antiguitat de la família. En la tribu *Delphinieae*, els estams es disposen en grups o sèries, que en el cas d'*Aconitum* i *Delphinium* solen ser múltiples de 8 (Benzing, 1970), i en *Consolida* i *Aconitella*, sovint múltiples de 5 (Keener, 1976). Els valors trobats no sempre són

TAULA 2.5. Producció d'estams i pollínica en les *Delphinieae* estudiades.

Tàxon	Nre. d'estams m ± ES (interval)	Pollen / Antera m ± ES (interval)	Pollen / Flor m ± ES (interval)
<i>A. lycototum</i> (LYC1)	27,9 ± 0,6 (25 - 31)	5.039 ± 205 (4.133 - 6.307)	139.865 ± 4.573 (114.000 - 160.853)
<i>A. lycototum</i> (LYC2)	28,4 ± 0,4 (27 - 30)	4.357 ± 178 (3.507 - 5.107)	123.741 ± 5.228 (94.680 - 143.067)
<i>A. anthora</i> (ANT1)	40,4 ± 1,1 (35 - 47)	6.493 ± 301 (4.733 - 7.387)	261.017 ± 11.337 (184.600 - 301.840)
<i>A. anthora</i> (ANT2)	52,0 ± 0,6 (49 - 54)	5.724 ± 318 (4.333 - 7.227)	297.921 ± 17.354 (233.240 - 370.080)
<i>A. napellus</i> (NAP1)	36,5 ± 1,0 (30 - 40)	5.543 ± 285 (3.707 - 6.733)	201.197 ± 11.542 (140.853 - 269.333)
<i>A. napellus</i> (NAP2)	35,8 ± 1,7 (30 - 44)	5.393 ± 301 (3.813 - 6.947)	191.385 ± 11.377 (137.200 - 245.387)
<i>D. montanum</i> (MON1)	22,3 ± 1,2 (15 - 26)	3.896 ± 154 (3.267 - 4.760)	87.648 ± 6.443 (50.000 - 112.000)
<i>D. montanum</i> (MON2)	21,4 ± 0,6 (17 - 24)	4.000 ± 321 (2.667 - 5.800)	86.151 ± 7.749 (53.493 - 127.600)
<i>D. fissum</i> subsp. <i>fissum</i> (FIS3)	35,7 ± 0,8 (31 - 40)	3.143 ± 224 (2.333 - 4.933)	111.975 ± 8.167 (88.667 - 177.600)
<i>D. fissum</i> subsp. <i>sordidum</i> (FIS1)	33,5 ± 0,5 (30 - 35)	3.308 ± 265 (2.213 - 5.013)	109.992 ± 24.246 (77.467 - 150.400)
<i>D. bolosii</i> (BOL1)	30,3 ± 0,7 (27 - 34)	4.001 ± 294 (2.812 - 5.804)	121.923 ± 10.221 (75.924 - 179.792)
<i>D. bolosii</i> (BOL2)	36,9 ± 0,7 (35 - 40)	4.453 ± 188 (3.700 - 5.478)	164.052 ± 22.753 (134.964 - 208.164)
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>emarginatum</i> (EMA1)	26,7 ± 0,4 (24 - 28)	3.725 ± 286 (2.453 - 4.867)	99.232 ± 7.533 (63.787 - 128.880)
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>nevadense</i> (NEV1)	36,7 ± 0,7 (34 - 40)	3.781 ± 181 (2.587 - 4.800)	138.439 ± 6.628 (100.880 - 177.600)
<i>D. sylvaticum</i> (SYL1)	38,1 ± 0,6 (36 - 42)	5.476 ± 469 (3.707 - 8.160)	208.167 ± 17.377 (133.440 - 301.920)
<i>D. staphisagria</i> (STA1)	40,2 ± 0,2 (39 - 42)	5.032 ± 196 (4.293 - 6.573)	201.915 ± 6.860 (177.667 - 256.360)
<i>D. staphisagria</i> (STA3)	39,1 ± 0,3 (38 - 40)	4.093 ± 216 (3.293 - 5.787)	159.983 ± 8.230 (125.653 - 219.893)
<i>D. pictum</i> (PIC1)	26,0 ± 0,5 (24 - 28)	2.602 ± 100 (2.228 - 3.318)	67.308 ± 1.755 (60.156 - 79.632)
<i>D. pictum</i> (PIC2)	28,0 ± 0,7 (24 - 30)	2.213 ± 78 (1.869 - 2.642)	62.056 ± 2.898 (50.496 - 79.260)
<i>D. verdunense</i> (VER1)	15,7 ± 0,3 (13 - 16)	3.883 ± 116 (3.230 - 4.519)	60.776 ± 1.524 (51.680 - 68.992)
<i>D. verdunense</i> (VER2)	15,9 ± 0,1 (15 - 16)	3.259 ± 179 (3.080 - 4.982)	59.771 ± 2.871 (49.280 - 79.712)
<i>D. gracile</i> (GRA1)	15,9 ± 0,1 (15 - 16)	5.667 ± 312 (3.880 - 6.867)	89.916 ± 4.768 (62.080 - 107.947)
<i>D. cossonianum</i> (COS1)	16,0 ± 0 (16 - 16)	3.731 ± 155 (2.813 - 4.427)	59.691 ± 2.479 (45.013 - 70.827)
<i>D. balansae</i> (BAL1)	15,9 ± 0,1 (15 - 16)	6.023 ± 271 (4.933 - 7.867)	95.869 ± 4.549 (74.000 - 125.867)
<i>D. obcordatum</i> (OBC1)	15,9 ± 0,1 (15 - 16)	4.705 ± 307 (2.880 - 5.827)	74.885 ± 5.016 (46.080 - 93.227)
<i>D. favargerii</i> (FAV3)	16 ± 0 (16 - 16)	5.323 ± 177 (4.427 - 6.213)	85.163 ± 2.834 (70.827 - 99.413)
<i>C. mauritanica</i> (MAU1)	25,3 ± 0,2 (24 - 26)	1.492 ± 39 (1.347 - 1.787)	37.720 ± 923 (35.013 - 44.667)
<i>C. pubescens</i> (PUB1)	19,5 ± 0,3 (17 - 20)	1.995 ± 171 (1.453 - 3.040)	38.585 ± 3.109 (29.067 - 60.000)
<i>C. ajacis</i> (AJA1)	15,0 ± 0 (15 - 15)	3.368 ± 205 (2.107 - 4.413)	50.520 ± 3.072 (31.600 - 66.200)

els múltiples exactes, ja que alguns estams no es desenvolupen; tot i això, a l'hora de comentar els resultats hem fet constar els nombres múltiples exactes.

En les tres espècies d'*Aconitum* estudiades, el nombre d'estams és elevat i diferent interespecíficament; *A. lycoctonum* és el que en presenta menys (24-32), seguit d'*A. napellus* (32-40) i *A. anthora* (40-48). Aquests resultats van en el sentit de la ploïdia, ja que l'espècie diploide —*A. lycoctonum*— té menys estams que les altres dues espècies, que són tetraploides (vegeu el capítol 6). Brink (1980) va indicar 40 estams per *A. columbianum* i Harder (1990) uns 25-40 estams per *A. delphinifolium* DC. Dins una mateixa població també hem detectat lleugeres variacions, probablement perquè alguns estams no s'arriben a desenvolupar. En general, aquestes variacions són més accentuades com més gran és el nombre d'estams. Aquest alt nombre en comparació amb els altres membres de la tribu examinats denota que *Aconitum* és un gènere més primitiu, si assumim com a tendència la reducció del nombre d'estams.

Aquesta tendència és força evident dins el gènere *Delphinium*; s'hi observa una clara reducció del nombre d'estams en les espècies anuals que pertanyen al subgènere *Delphinium*, considerades filogenèticament més evolucionades, en contrast amb els tàxons perennes. Totes les espècies anuals estudiades del subgènere *Delphinium* tenen 16 estams, i aquest nombre es manté força constant. El subgènere *Staphisagria*, per al qual altres dades ens suggereixen que ha seguit un model evolutiu divergent, difereix força de l'anterior, ja que presenta molts més estams. També hi ha una marcada desigualtat entre les dues espècies que el componen: *D. staphisagria* amb 40 i *D. pictum* amb 24-32.

Pel que fa a les perennes estudiades, tenen un gran nombre d'estams i presenten una variació interespecífica més acusada. *D. montanum* és el que té menys estams (24) però, aquest fet no sembla lligat a la ploïdia (és un tetraploide). Altres caràcters d'aquesta espècie, com la densitat d'estomes o la mida dels grans de pol·len, tampoc no van lligats al nombre de cromosomes (Blanché, 1991). En la sèrie *Fissa* no es donen grans variacions interespecífiques (32-40). En la sèrie *Pentagyna*, cal destacar *D. emarginatum* subsp. *emarginatum*, amb un nombre d'estams clarament inferior, de 24 a 32, en contrast amb els 40 de *D. sylvaticum* i de *D. emarginatum* subsp. *nevadense*. En el gènere *Consolida*, considerat més evolucionat (Trifonova, 1990), també s'observa aquesta tendència a la reducció del nombre d'estams; *C. ajacis* és l'espècie que en té menys (15), seguida de *C. pubescens* (20) i *C. mauritanica* (25).

Aquests resultats semblen confirmar que la tendència evolutiva dins la tribu —com a mínim a la Mediterrània occidental— és la reducció del nombre d'estams. Una conseqüència reproductiva immediata és que es redueixen les possibilitats de contacte estam-estigma, i disminueixen les probabilitats d'autopoll·linització, però també es redueix la recompensa per flor oferta als pol·linitzadors.

Producció pol·línica

Atès l'elevat nombre d'estams i el nombre relativament alt de grans de pol·len per antera, la producció pol·línica total per flor és molt alta en tots els tàxons. Per tant, aquestes espècies poden oferir força recompensa als vectors pol·linitzadors, cosa que ens fa pensar, junt amb d'altres indicis, que s'han pogut adaptar a una pol·linització entomòfila.

Pel que fa a la producció de pol·len per antera (taula 2.5), en línies generals, els acònits són els que en presenten més quantitat i les *Consolida* les que menys, mentre que el gènere *Delphinium* se situaria en un terme mitjà. Per tant, la tendència evolutiva en aquests tàxons sembla que és la reducció de la quantitat de pol·len per antera, la qual sol presentar, en conseqüència, una mida més petita. Com que la reducció del nombre d'estams va en el mateix sentit que la disminució de la producció per antera, aquesta conjunció incrementa notòriament les diferències en la producció pol·línica total entre els gèneres *Aconitum* i *Consolida*, que representen els dos extrems de la tribu en aquesta àrea. En *Delphinium*, els valors de pol·len per antera són relativament constants i no sembla que hi hagi grans diferències entre tàxons anuals i perennes; així i tot, la producció total sí que varia, atès que el nombre d'estams és diferent, generalment inferior en les espècies anuals.

Si ho analitzem amb més detall, la producció pol·línica de l'espècie diploide *A. lycoctonum*, amb uns 130.000 grans de pol·len per flor, és marcadament inferior a la d'altres congèneres tetraploides, a causa que té menys estams i presenta menys pol·len per antera. Entre les altres dues espècies, la producció pol·línica per flor és més alta en *A. anthora* (290.000) que en *A. napellus* (200.000). Aquest resultat pot estar lligat amb el fet que *A. anthora* té 5 fol·licles per flor, cosa que implica que li cal més pol·len, i ho aconsegueix per dues vies: incrementant el nombre d'estams i la producció pol·línica per antera. Les dimensions del gra de pol·len no sembla que siguin determinants, ja que no hi ha diferències substancials entre aquestes tres espècies (Puig, 1987). Pel que fa als tàxons perennes de *Delphinium*, cal destacar que *D. bolosii* (amb 120.000-160.000 grans per flor) presenta notablement més quantitat de pol·len que el seu parent *D. fissum* (amb 110.000 grans), fet que pot estar relacionat amb el seu caràcter dispoloide (vegeu el capítol 6). També és ressenyable la diferència entre *D. sylvaticum* (208.000) i *D. emarginatum* (99.000 en la subespècie *emarginatum*, i 138.000 en la subespècie *nevadense*), tot i que en aquest cas no hi ha diferència en el nombre cromosòmic. Pel que fa als tàxons anuals, cal remarcar la gran diferència entre les dues espècies que integren el subgènere *Staphisagria* (taula 2.5); malgrat que la mida de les anteres és semblant, el gra de pol·len de *D. pictum* és considerablement més gros que el de *D. staphisagria* (Blanché, 1991), cosa que explicaria que aquesta darrera espècie produeixi més del doble de pol·len per antera. També sobresurt l'elevada producció per antera de

D. balansae, l'única espècie perenne del subgènere *Delphinium*. En *Consolida* cal ressaltar la diferència de la producció de pol·len per antera entre *C. ajacis* i les altres dues espècies, que mostren produccions molt més baixes, tot i que les mides del gra de pol·len són molt semblants (Simon, 1986); el que varia és la mida de l'antera i, en general, de la flor, en *C. ajacis* molt més grossa (figura 2.1.5). No obstant això, la producció pol·línica total no difereix pas tant entre les tres espècies de *Consolida*, perquè el nombre d'estams varia inversament a la quantitat de pol·len per antera.

Aquesta alta producció pol·línica és aprofitada, segons les nostres observacions de camp (vegeu el capítol 4), d'una banda, pels abellots, que normalment col·lecten el pol·len i l'acumulen a les potes per transportar-lo fins al niu; d'altra banda, és consumit directament per abelles solitàries, sírfids i, menys sovint, per alguns heteròpters i coleòpters accidentals.

2.3.2. EL NÈCTAR

Introducció

El nèctar és l'altra principal recompensa que ofereixen les flors als pol·linitzadors. Es produeix en unes glàndules especials anomenades *nectaris*, per secreció activa del floema, que modifica la composició original d'aquest fluid. És, principalment, una solució de sucres —monosacàrids (glucosa i fructosa) i disacàrids (sacarosa) com a components majoritaris, tot i que pot contenir també altres tipus de sucres—, aminoàcids, lípids i enzims, sempre en quantitats molt més petites (Percival, 1961; Baker i Baker, 1979, 1982; Kearns i Inouye, 1993). De vegades, però, aquests components minoritaris poden ser essencials per a l'alimentació d'alguns lepidòpters molt determinats (Masó, com. pers.). La composició del nèctar és la responsable de les seves propietats organolèptiques com l'olor o el gust, que poden ser importants a l'hora d'atreure específicament els diversos grups d'insectes (Southwick, 1990). En aquest sentit, és plenament acceptat que el nèctar té un paper primordial en les interaccions planta-pol·linitzador, i així se sol reflectir en una coevolució entre ambdós organismes (Baker i Baker, 1975, 1983; Cruden *et al.*, 1983). Les característiques del nèctar tendeixen a ser similars en plantes pol·linitzades pel mateix grup d'animals (Percival, 1965; Pyke i Waser, 1981; Baker i Baker, 1983). En línies generals, les flors pol·linitzades per abellots o abelles solen tenir un nèctar més concentrat que les espècies pol·linitzades per papallones o ocells, que precisen flors amb un volum de nèctar més elevat però més diluït (Baker, 1975; Bolten i Feinsinger, 1978; Kevan, 1984; Boggs, 1988).

Des d'un punt de vista taxonòmic, l'existència de nectaris i la composició del nèctar també s'han emprat com a dades comparatives per a observar relacions entre plantes (Stuessy, 1990). Hi ha diferències qualitatives i quantitatives en el con-

tingut en sucres del nèctar entre diverses famílies de les angiospermes (Percival, 1961). Recentment, s'ha comprovat que els aminoàcids presents en el nèctar també poden tenir significació taxonòmica (Baker i Baker, 1976, 1986; Gottsberger *et al.*, 1984) i que la composició de sucres pot estar subjecta a convergència amb d'altres caràcters de les angiospermes (Freeman *et al.*, 1984).

El nèctar de les ranunculàcies té una concentració de sucres de les més altes dins les angiospermes (Baker, 1975) i és molt ric en sacarosa (Kevan, 1984). No obstant això, hi ha una gran variació entre les diverses espècies de la família en relació al volum i la concentració d'aquest líquid (Pellmyr, 1995). En la tribu *Delphinieae*, aquests paràmetres han estat mesurats sobretot en espècies americanes; van de 0,5 a 3,0 µl, pel que fa el volum produït per dia, i del 40 al 65 %, en el cas de la concentració (vegeu la taula 2.6). Quant a la composició del nèctar, conté sacarosa, fructosa, glucosa i, en alguns casos, rafinosa i galactosa (Percival, 1961; Watt *et al.*, 1974). També s'ha detectat la presència d'aminoàcids en nèctars d'alguns *Delphinium* (Watt *et al.*, *loc. cit.*; Baker i Baker, 1977). Paral·lelament, s'han dut a terme estudis sobre la distribució dels recursos nectarífers dins d'una població, i s'hi han trobat zones «fredes» —amb poc nèctar— i zones «calentes» —amb molt nèctar— (Pleasants i Zimmerman, 1979; Zimmerman, 1981, 1982; Brink, 1982). D'altra banda, s'han descrit diverses menes de correlacions:

a) Entre la mida del nectari i el volum de nèctar produït en *A. columbianum*, interpoblacionalment (Brink i Wet, 1980).

b) Entre la producció de nèctar i l'edat de la flor en *D. nelsonii* (Pyke, 1978) i *D. virescens* (Waddington, 1981); tenint en compte que les flors en estadi femení ofereixen més recompensa.

c) Entre la disponibilitat o aportament d'aigua i el nèctar produït en *D. nelsonii*; i entre la producció de nèctar i la producció de granes (Zimmerman, 1983b).

d) Entre els individus de *D. nelsonii* pel que fa a la producció de nèctar; amb una autocorrelació espacial (Waser i Mitchell, 1990).

La producció de nèctar és susceptible de petites variacions, degudes tant a factors externs com interns (Fahn, 1949; Kearns i Inouye, 1993). Els factors externs o extrínsecs són ambientals, com ara la temperatura, la radiació solar, el vent, el règim de pluges, la humitat atmosfèrica o la freqüència de buidatge per efecte de les visites (Dafni, 1992). Els factors interns van lligats a la planta mateixa; podem esmentar, entre d'altres, la variació al llarg de la inflorescència, l'edat de la flor o el seu estadi fenològic (♂ o ♀) i el ritme i el moment de secreció, sovint relacionats amb el tipus de pol·linització, diürna o nocturna (Pyke, 1978a; Búrquez i Corbet, 1991). En algunes espècies poden tenir lloc fenòmens de reabsorció del nèctar (Búrquez i Corbet, *loc. cit.*). Ateses aquestes variacions, hem mesurat la producció de nèctar tot procurant estandarditzar, dins del possible, les condicions, perquè els resultats fossin comparables.

TAULA 2.6. Dades precedents sobre la producció de nèctar en *Delphinieae*.

Tàxon	µl de nèctar en 24 h	% de sucre	Referència
<i>A. columbianum</i>	0,7	40,7	Watt <i>et al.</i> (1974)
		45,7	Pyke (1978)
	0,04 - 2,87	45-64	Brink i Wet (1980)
		40-60	Brink (1980)
<i>D. barbeyi</i>	0,5	40,7	Watt <i>et al.</i> (1974)
	2,92	44,5	Pyke (1978)
		46	Pleasants (1981)
		59,3	Pyke i Waser (1981)
<i>D. nelsonii</i>	2,0	54,7	Watt <i>et al.</i> (1974)
		47,4	Pyke (1978)
		63,3	Waser (1978)
	0,15 - 0,44		Zimmerman (1983b)
<i>D. nudicaule</i>		34	Baker (1975)

Material i mètodes

Els paràmetres mesurats han estat el volum i la concentració del nèctar i, a partir d'aquests, calculem la quantitat total de sucres que produeix una flor. Aquest valor permet obtenir l'energia teòrica corresponent, ja que 1 mg de sacarosa equival a 4 cal o 16,8 J (Dafni, 1992).

Atès que hem treballat paral·lelament en dos àmbits diferents, les poblacions naturals i l'hivernacle, hem pres dos tipus de mesures diferents:

- la producció de nèctar en 24 hores, al camp;
- la producció de nèctar al final de la floració, en condicions d'hivernacle.

Les mesures de producció en 24 hores al camp es van prendre, fonamentalment, en les espècies d'alta muntanya que malviven en condicions d'hivernacle (i en les quals no es va poder valorar la producció de nèctar al final de la floració). Tanmateix, es van assajar al camp altres tàxons, en els quals també es va valorar la producció de nèctar en condicions d'hivernacle, per disposar d'alguna referència entre ambdós tipus de mesures. No obstant això, cal tenir present que aquests dos tipus de dades no són comparables perquè les condicions i els objectius són diferents.

Per tal d'evitar l'efecte pertorbador dels pol·linitzadors en la mesura del nèctar produït en 24 hores al camp, hem embossat inflorescències senceres preses a l'atzar, amb bosses de tul que en permeten la transpiració, lligades a la base de les plantes, durant un dia sencer. En aquest tipus de mesures hem tingut en compte la posició

de la flor en la inflorescència i l'estadi fenològic, cosa que ens ha permès valorar, a més, la variació de la producció de nèctar al llarg de la inflorescència.

La producció de nèctar en condicions d'hivernacle s'ha mesurat al final del desenvolupament floral, quan els sèpals i pètals estaven a punt de desprendre's i una vegada s'havia pol·linitzat el pistil. Totes les flors estaven, per tant, en el mateix estadi fenològic. Durant tot aquest període, les flors, triades aleatòriament, han romàs embossades per evitar l'efecte dels insectes, bé que aquesta precaució era potser innecessària ja que la incidència de visitants florals a l'hivernacle ha estat molt minsa. Aquest valor de producció suposadament màxim, atès que la irrigació ha estat també elevada, podria ésser diferent en les poblacions naturals, perquè al camp les flors són buidades pels vectors i això de ben segur que estimula la producció de més nèctar (Gutián *et al.*, 1995).

El volum de nèctar s'ha mesurat mitjançant micropipetes de 5 µl Blaubrand Intramark, amb 5 aforaments d'1 µl cadascun, cosa que ha permès afinar més la lectura. S'introdueixen les micropipetes dins els nectaris, procurant no tocar els estams ja que el pol·len pot obstruir-les. El líquid ascendeix per capil·laritat fins al seu límit de volum, tot i que una lleugera pressió sobre aquelles peces florals pot afavorir-ne l'ascens. Quan les quantitats de nèctar són molt petites, es pot emprar el mètode de la «taca de paper» (Baker, 1979; Erhardt, 1991; Dafni, 1992), que nosaltres no hem utilitzat. La concentració de sucres s'ha mesurat mitjançant un refractòmetre de camp de marca Bellingham i Stanley LTD, que cobreix l'interval 0-50 %, adaptat per a lectures de petites quantitats de nèctar. Quan la concentració era més elevada, es procedia a fer una dilució, afegint una quantitat d'aigua destil·lada coneguda (entre 1-5 µl), mesurada amb micropipeta, a la gota de nèctar dipositada en el refractòmetre. Posteriorment s'efectuaven els càlculs corresponents per tal d'obtenir la concentració real, tenint en compte la dilució realitzada.

En la majoria de refractòmetres, la lectura correspon al percentatge de sacarosa o als equivalents de sacarosa en l'escala BRIX (= pes de sucre / pes de solució a una temperatura donada). La majoria d'autors calculen la quantitat de sucre present en el nèctar multiplicant directament el volum extret de la flor (en µl) pel percentatge (mg sucre / mg solució) llegit al refractòmetre. Aquest mètode introdueix un petit error, perquè confon volum i massa de nèctar, error que s'accentua quan els percentatges són alts (Bolten *et al.*, 1979). Aquest error es pot corregir, com hem fet nosaltres, convertint els mg de sucre / mg de solució en mg de sucre / 100 ml de nèctar (Bolten *et al.*, *loc. cit.*; Cruden i Hermann, 1983), a partir d'unes taules de conversió que donen els valors equivalents en g / l (Weast, 1978; Prys-Jones i Corbet, 1987; Dafni, 1992; Kearns i Inouye, 1993). El gràfic de la figura 2.8, construït a partir dels valors d'aquestes taules de conversió, mostra que la relació entre el percentatge de sucres llegit al refractòmetre en pes / pes (en absisses) i l'equivalent en pes / volum (en ordenades) no és lineal, sinó que es corba lleugerament.

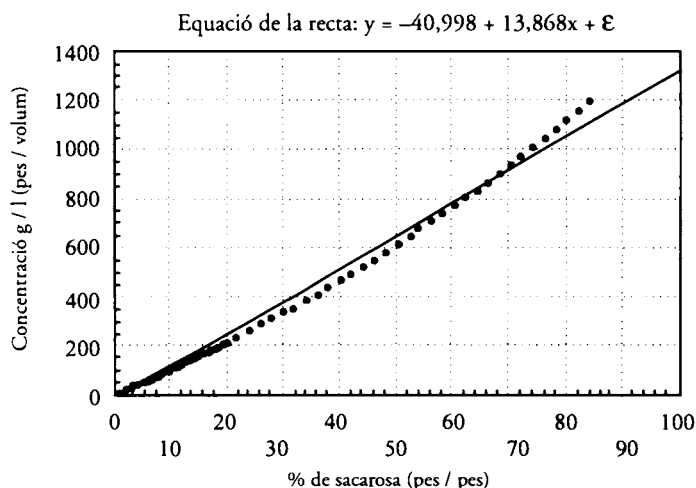


FIGURA 2.8. Relació % (pes / pes) de sucre llegit al refractòmetre i l'equivalent pes / volum (en g / l), gràfic construït a partir de les taules de WEAST (1978).

Resultats i discussió

Les figures 2.9 i 2.10 representen, en forma de test gràfic de Simpson i Roe, el volum, la concentració de sucres en pes / pes (llegit al refractòmetre) i la quantitat total de sucres del nèctar produït en 24 hores, al camp i al final de la floració en condicions d'hivernacle, respectivament.

Per provar la similitud entre totes les mitjanes obtingudes per als tres paràmetres (volum, percentatge de sucres i quantitat de sucre) en aquells dos tipus de mesures, hem realitzat una anàlisi de la variància (ANOVA). El resultat indica que hi ha diferències significatives entre els tàxons per als tres paràmetres estudiats, tant en el cas de la producció diària en condicions naturals, com en la producció total en hivernacle. Únicament en el cas del percentatge de sucre, són força homogenis i la F queda al límit del llindar de significació.

Volum (24 h camp):	F = 63,673	p < 0,001	g.l. = 13 i 739 (*) = 51
% sucre (24 h camp):	F = 16,788	p < 0,00001	g.l. = 13 i 739 (*) = 27
mg sucre (24 h camp):	F = 75,423	p < 0,001	g.l. = 13 i 739 (*) = 52
Volum (hivernacle):	F = 69,322	p < 0,001	g.l. = 19 i 612 (*) = 78
% sucre (hivernacle):	F = 10,486	p < 0,00001	g.l. = 19 i 612 (*) = 18
mg sucre (hivernacle):	F = 52,404	p < 0,001	g.l. = 19 i 612 (*) = 72

Per tal d'analitzar amb més detall cada valor (figures 2.9 i 2.10), hem utilitzat el test *a posteriori* de Scheffé (1959), és a dir, les comparacions per parells de totes les possibles combinacions de mitjanes que segueix la distribució mostral F. L'hem aplicat a les tres variables considerades: volum de nèctar, concentració de sucre llegit al refractòmetre i quantitat de sucre, amb un total de 273 contrastos per a les mesures de camp (91 parells $\times$ 3 paràmetres) i 570 per a les mesures d'hivernacle (190 parells $\times$ 3 paràmetres). Indiquem a dalt (*) el nombre de parells que ha donat diferències significatives en cada cas. Entre els parells de tàxons perennes van aparèixer un 10,6 % de diferències significatives, entre els d'annuals, un 2,0 %, i entre tots els parells possibles perenne-annual, un 22,8 %. Aquests resultats indiquen que la producció de nèctar en les anuals és molt semblant, que és més diferent entre les perennes i que existeix certa dicotomia entre aquests dos grans grups de tàxons. Cal tenir en compte, però, que la quantitat de sucre és el producte del volum per la concentració —a part del factor de correcció del refractòmetre. Per tant, com que les concentracions varien poc (tant en condicions de camp com d'hivernacle), el gràfic de la quantitat de sucre té el mateix perfil que el volum, amb petites modificacions, perquè aquest és el factor que pesa més en ambdós casos.

Producció en 24 h al camp

A la vista dels resultats obtinguts (figura 2.9) en les poblacions en què hem realitzat mesures tant de camp com d'hivernacle (BOL1, BOL2, STA1, VER1 i AJA1), podem assegurar que el volum de nèctar produït en 24 hores al camp és de dues a cinc vegades inferior a la producció al final de la floració a l'hivernacle, cosa que confirma la nostra hipòtesi de partida. D'una banda, l'estat fenològic de les flors mesurades al camp és més variable, però sempre es troben en estadis més joves que les flors tardanes de l'hivernacle. D'altra banda, les condicions fisioecològiques al camp i a l'hivernacle són molt diferents, i l'aportament d'aigua no és el mateix. Les plantes de l'hivernacle, en principi, estan molt més regades que al camp (disposen d'aigua *ad libitum*), amb el conseqüent efecte sobre el possible increment de la producció de nèctar (Zimmerman, 1983b).

En les plantes d'alta muntanya, que viuen en ambients força semblants, les tres espècies d'*Aconitum* estudiades produeixen més volum de nèctar (de 2 a 4 μ l) que *D. montanum* (que no arriba a 1 μ l), mentre que les diferències de concentració de sucres entre aquests tres tàxons no són significatives. Pel que fa al gènere *Aconitum*, les dues poblacions d'*A. anthora* secreten un volum de nèctar estadísticament més gran —d'uns 4 μ l—, seguit d'*A. napellus* de la vall d'Eina (NAP1), amb una secreció diària d'uns 3 μ l, i finalment d'*A. lycoctonum*, amb 2 μ l; mentre que el volum nectarínic de la població del Cadí d'*A. napellus* (NAP2) ha resultat més baix, amb

1,6 µl de mitjana. *D. bolosii* ha produït unes quantitats de nèctar força altes (3,0-4,4 µl), similars a les de les dues poblacions d'*A. anthora*. Cal tenir en compte, però, que en *D. bolosii* els dies del mostratge havia plogut i era núvol, i l'activitat d'insectes era inferior a l'habitual, especialment en la població de Rubió de Baix (BOL1). Aquestes condicions poden haver incrementat lleugerament els valors en esguard d'altres anys molt més secs. Tot i això, és destacable la diferència entre les dues espècies perennes, *D. montanum* i *D. bolosii*; la producció és més alta en aquesta darrera, malgrat que no hi ha tanta diferència entre les llargades dels respectius esperons (taula 2.1). Jordano (1990) va detectar en el gènere *Lonicera* que les espècies de zones més baixes produïen més nèctar que les de muntanya. Aquesta pauta sembla comuna i ha estat descrita en altres gèneres (Cruden *et al.*, 1983). També observem menys volum de recompensa en els tàxons anuals, de l'ordre de 0,5-1 µl menys que els perennes. Aquestes diferències queden confirmades plenament amb els resultats obtinguts a l'hivernacle.

Quant a la concentració de sucres, també observem petites diferències, però sense una tendència determinada entre anuals i perennes. L'interval de valors oscil·la entre el 40 i el 60 %. Pel que fa a la quantitat de sucre total, segueix les mateixes variacions que el volum, atès que les concentracions no són gaire diferents.

Producció al final de la floració a l'hivernacle

Pel que fa al volum de nèctar produït al final de la floració (figura 2.10), a primer cop d'ull observem una clara dicotomia entre els tàxons anuals i els perennes, essent aquests darrers els que en produeixen més. Tot i aquesta marcada diferència, s'observen uns intervals de variació més grans entre les espècies perennes que entre les anuals. No sembla que hi hagi una relació entre la quantitat de nèctar i cada grup taxonòmic. Un exemple d'això és la sèrie *Pentagyna*, que conté el més nectarífer, *D. sylvaticum* (amb 17,7 µl de nèctar de mitjana), i el menys nectarífer, *D. emarginatum* subsp. *emarginatum* (amb 5,6 µl), dels tàxons perennes estudiats. Fins i tot, a nivell de subespècie les diferències són marcades; *D. emarginatum* subsp. *nevadense* és molt més nectarífera que la subespècie *emarginatum*, amb 14,1 µl de mitjana. Dins la sèrie *Fissa*, *D. bolosii* secreta més volum de nèctar (12,0-14,8 µl) que *D. fissum*, fet esperable perquè les flors de *D. bolosii* són lleugerament més grosses (vegeu la taula 2.2). Els individus de *D. fissum* de l'oest peninsular —subsp. *sordidum*— semblen més nectarífers (9,4 µl de mitjana) que els dels Alps Marítims —subsp. *fissum*— (6,3 µl).

Si comparem la producció de nèctar amb la mida dels nectaris (vegeu la taula 2.1), no es veu una correlació clara entre aquests dos paràmetres. Per exemple, les dues espècies amb produccions extremes dins les perennes, és a dir, la que produeix

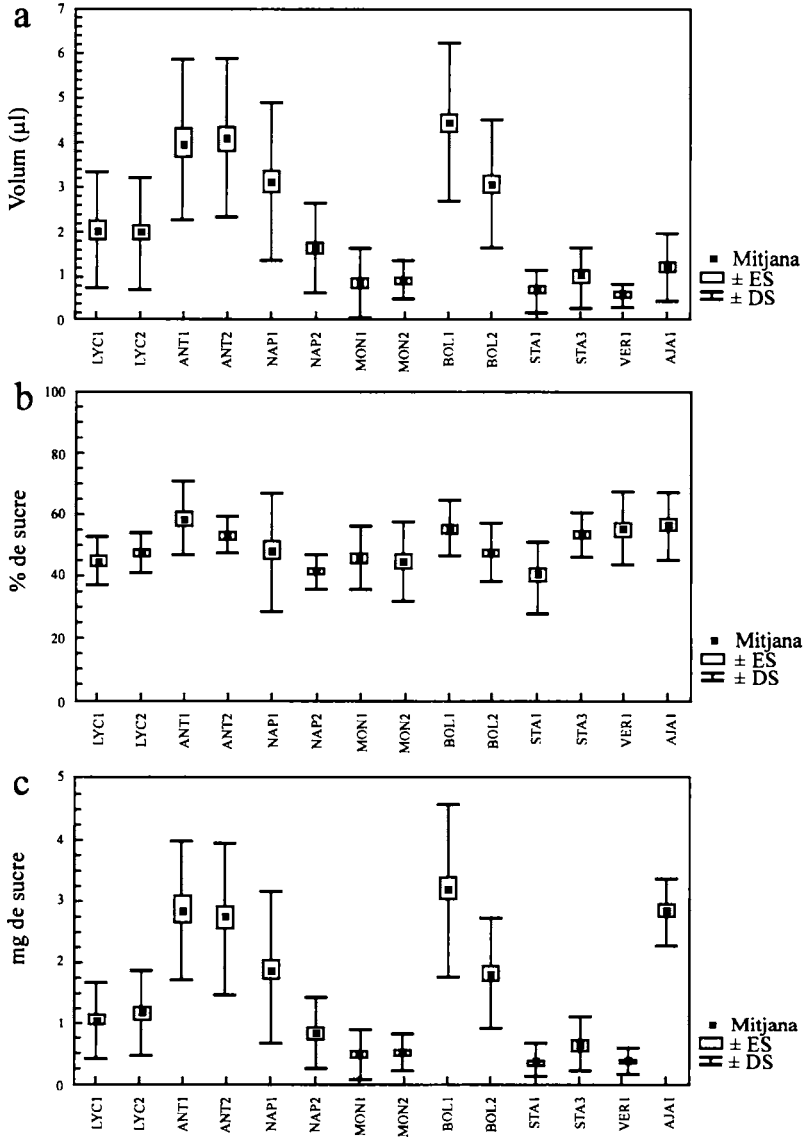


FIGURA 2.9. Test gràfic de Simpson i Roe per a la producció de nèctar per dia en les poblacions naturals: a) volum, b) % de sucres, c) quantitat de sucre.

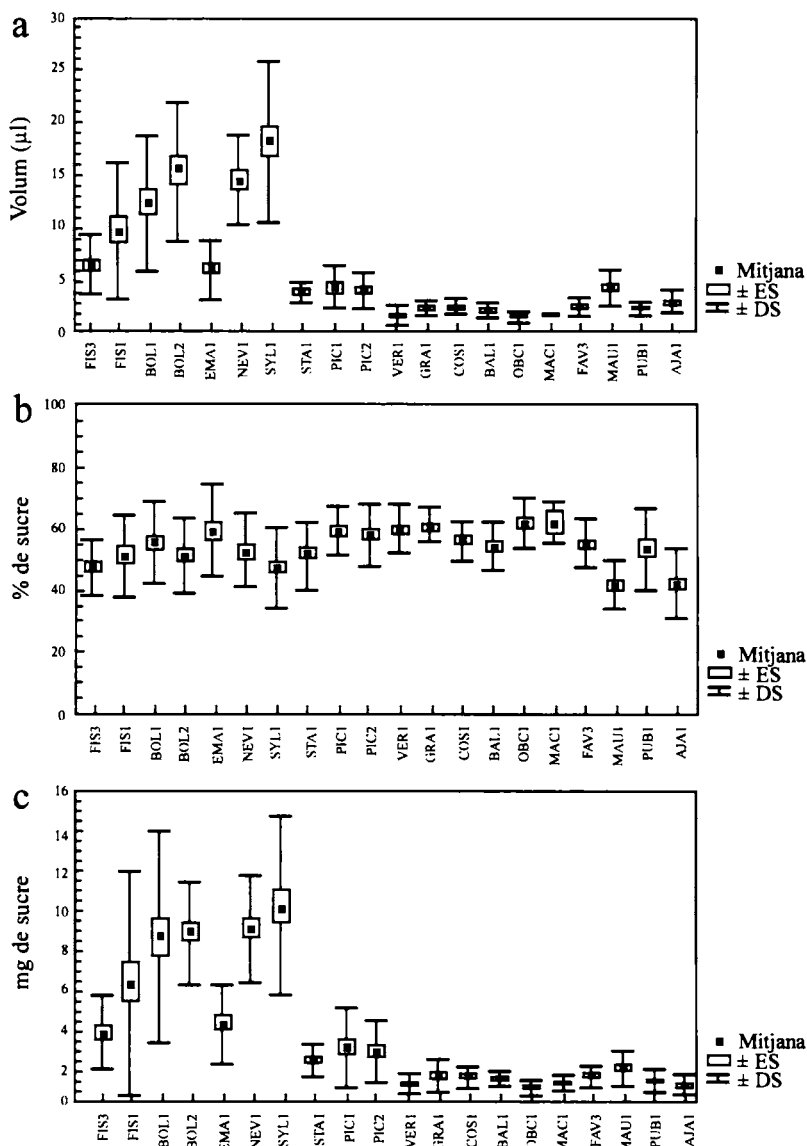


FIGURA 2.10. Test gràfic de Simpson i Roe per a la producció de nèctar al final de la floració en condicions d'hivernacle: a) volum, b) % de sucres, c) quantitat de sucre.

més nèctar i la que en fa menys (*D. sylvaticum* i *D. emarginatum*, respectivament), tenen un esperó nectarífer de longitud semblant. I aquesta manca de correlació s'accentua si comparem anuals amb perennes. Mentre que les diferències de volum són molt acusades, les longituds dels nectaris no varien en la mateixa proporció. El que sí que cal reconèixer és que les flors de les anuals són, generalment, més petites.

Dins les espècies anuals, el volum de nèctar no difereix significativament entre els tàxons estudiats. L'ordre de producció és de 1,0 a 3,7 μ l (figura 2.10). Les espècies del subgènere *Staphisagria*, tot i tenir els esperons més curts, secreten més nèctar (3,4-3,7 μ l) que les anuals del subgènere *Delphinium* (1-2 μ l), però, tot i així, aquestes diferències no són significatives. Les *Consolida* produeixen un volum de nèctar similar al de les anuals del subgènere *Delphinium*, excepte *C. mauritanica*, amb 3,7 μ l, que s'acostaria més al subgènere *Staphisagria*. En aquest cas, les notables diferències en la llargada dels nectaris sí que es reflecteixen proporcionalment en el volum de nèctar secretat, tot i que no es donen diferències significatives, segons el test de Scheffé.

La concentració de nèctar de tots els tàxons assajats a l'hivernacle es mou dins d'un marge de 40-60 %, el mateix que hem obtingut en les mesures de camp; les petites diferències observades no són significatives. Tampoc no sembla haver-hi diferències significatives entre anuals i perennes. El que sí que observem és que els tàxons amb més volum de nèctar, com ara *D. bolosii* i *D. sylvaticum*, el tenen més diluït (figura 2.10) i a l'inrevés (com és el cas de *D. emarginatum* subsp. *emarginatum*). Cal remarcar que el nèctar d'algunes *Consolida* és significativament més diluït. La quantitat de sucre mostra les mateixes tendències que el volum.

Els gràfics de la figura 2.11 presenten la relació entre el volum de nèctar secretat per flor i dia i el pes de sucre en els tàxons assajats al camp. La figura 2.12 mostra la mateixa relació, però aquí es tracta de la producció de nèctar al final de la floració en condicions d'hivernacle. En ambdós casos, cada punt del gràfic correspon a la mesura d'una flor individual. Per a cada població del mostratge indiquem l'equació de les rectes de regressió ajustades (essent x el volum de nèctar, i y el pes de sucre). En tots els casos hi ha una clara dependència lineal ($r > 0,7$) i significativa ($p \ll 0,05$) entre aquests dos paràmetres. El grau d'inclinació de la recta reflecteix la concentració. Com que l'interval de concentracions és força estret, entre 40-60 %, la funció que relaciona aquestes dues variables és relativament semblant a tots els tàxons, bé que els punts puguin estar més o menys dispersos. Cal destacar que el nèctar més diluït (un 41 %) és produït en condicions d'hivernacle per *C. ajacis* i *C. mauritanica*, que mostren una recta més plana que la resta.

A partir d'aquestes dades podem afirmar que les espècies de la tribu *Delphinieae* són molt nectaríferes, especialment les espècies perennes. De fet, han transformat peces florals en estructures especialitzades —els nectaris— específicament per a aquesta funció. Encara que no hem mesurat la biomassa floral, intuïm

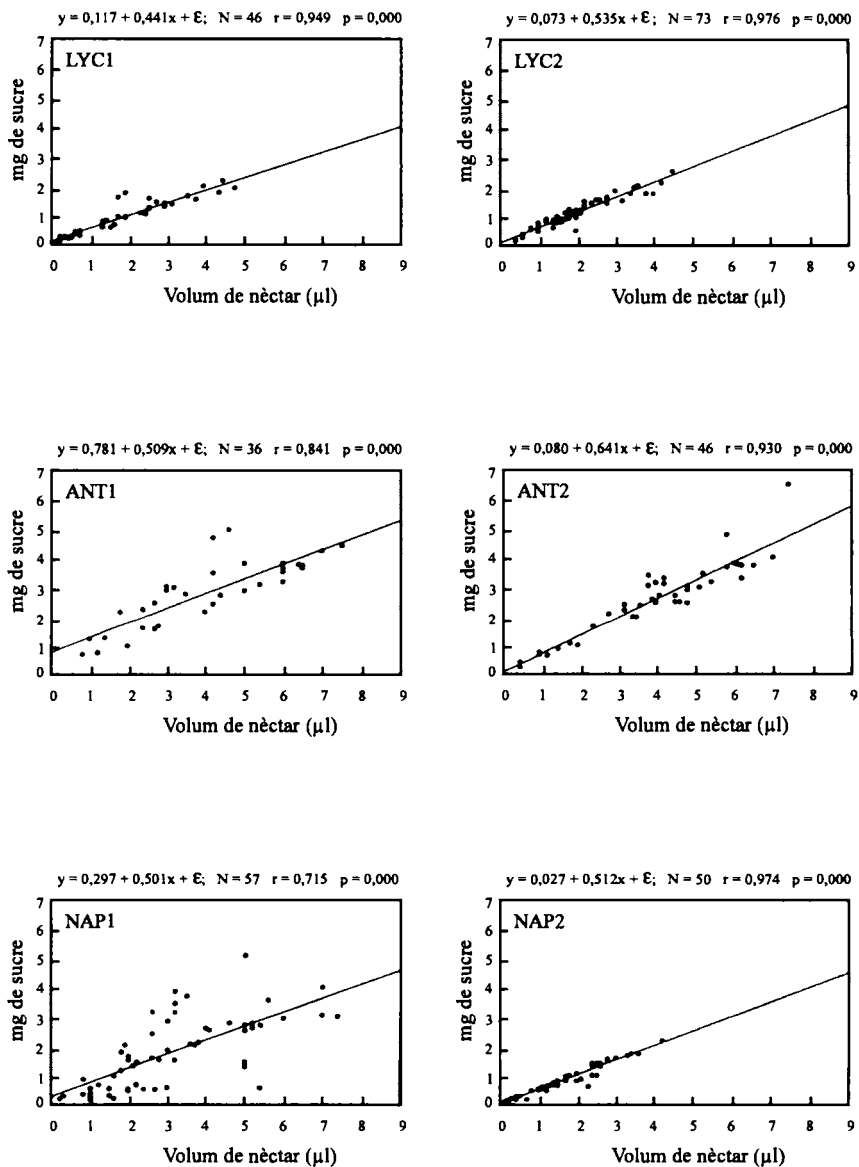


FIGURA 2.11.a. Relació entre el volum de nèctar (en μl) i la quantitat de sucre (en mg) produïts per flor i dia, en les poblacions naturals d'*Aconitum*.

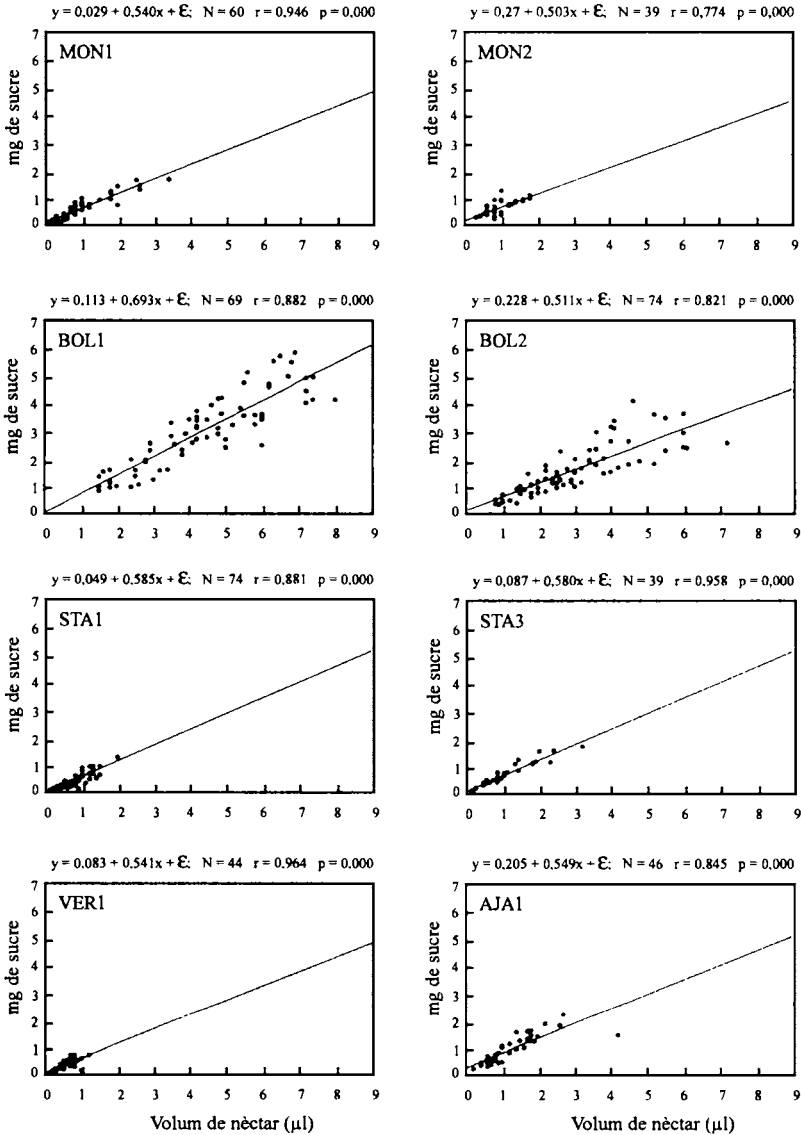


FIGURA 2.11.b. Relació entre el volum de nèctar (en μl) i la quantitat de sucre (en mg) produïts per flor i dia, en les poblacions naturals d'alguns *Delphinium* i *Consolida*.

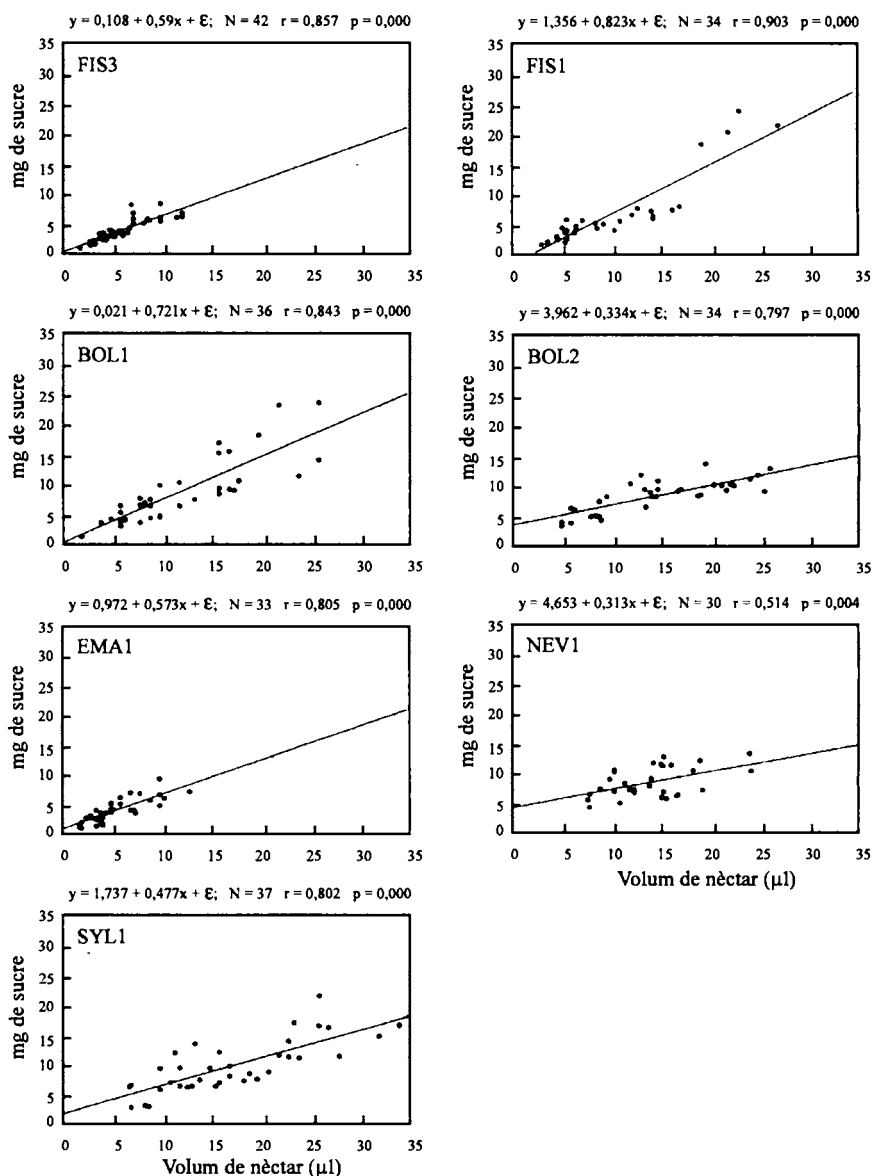


FIGURA 2.12.a. Relació entre el volum de nèctar (en µl) i la quantitat de sucre (en mg) per flor al final de la floració en condicions d'hivernacle en *Delphinieae* perennes.

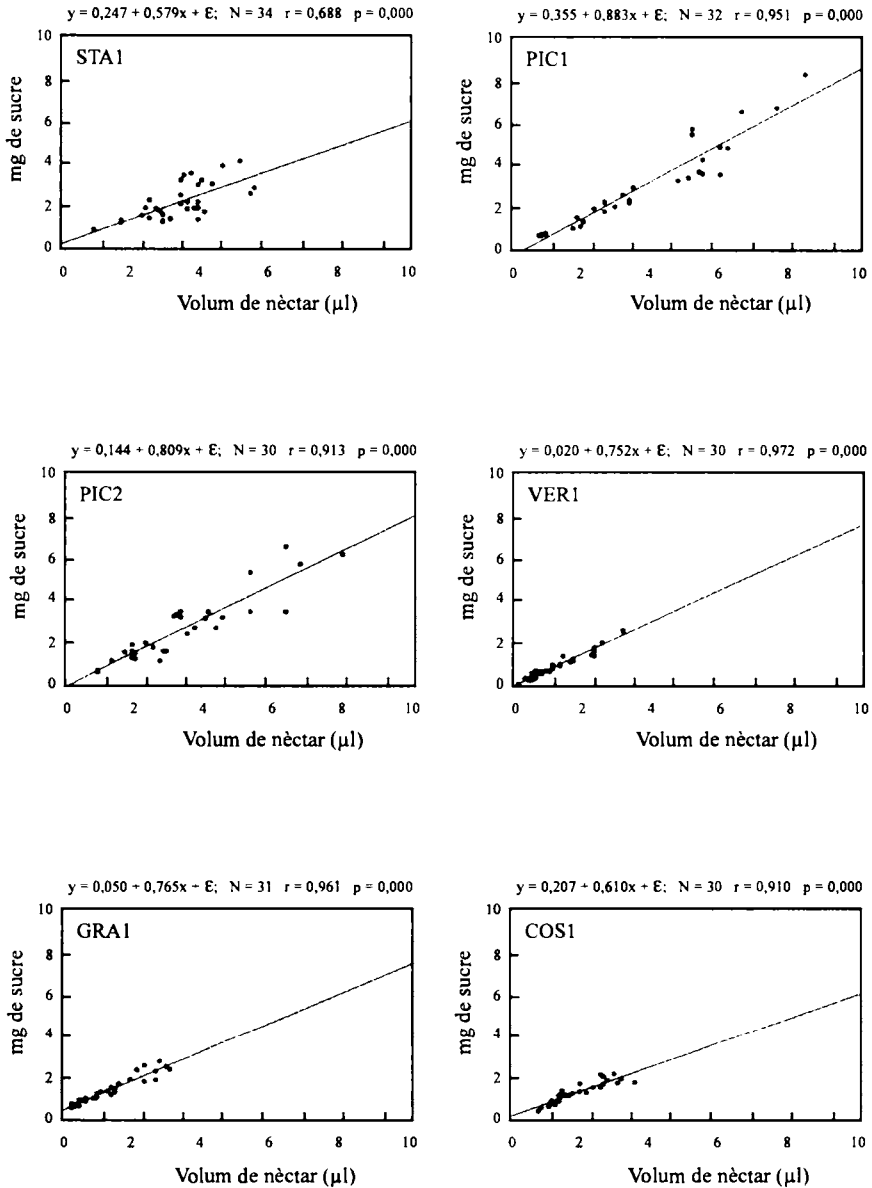


FIGURA 2.12.b. Relació entre el volum de nèctar (en μl) i la quantitat de sucre (en mg) per flor al final de la floració en condicions d'hivernacle en *Delphinieae* anuals.

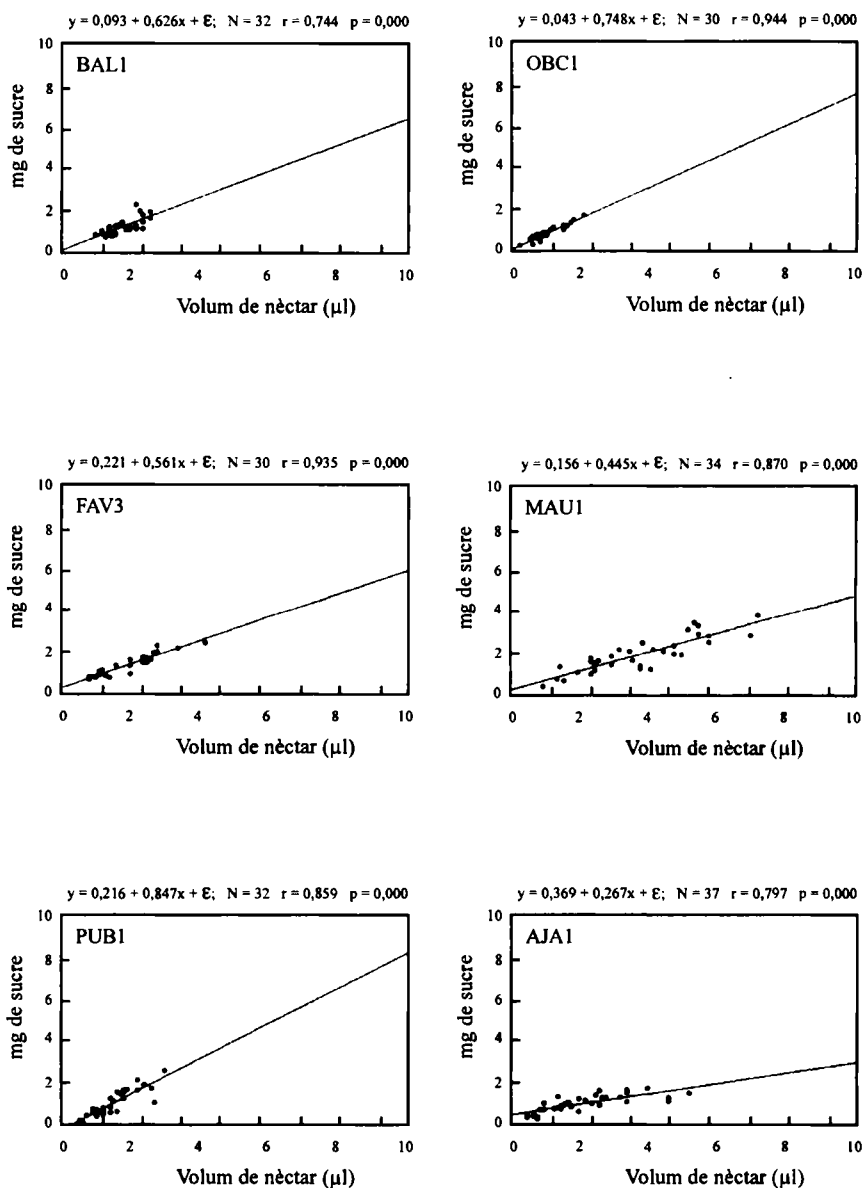


FIGURA 2.12.c. Relació entre el volum de nèctar (en μl) i la quantitat de sucre (en mg) per flor al final de la floració en condicions d'hivernacle en *Delphinieae* anuals.

que el volum de nèctar secretat hi està relacionat, és a dir, que flors més grosses ofereixen més recompensa que les petites, com s'ha descrit ja en nombroses espècies mediterrànies (Herrera, 1985*b*) o, per exemple, en el gènere *Petrocoptis* (García, 1993). Com a mínim, aquesta relació es dona clarament entre els tàxons perennes i anuals; aquests darrers són els que presenten flors més petites i amb menys recompensa, fet observat tant en condicions naturals com experimentals. En les anuals, la producció de pol·len també és notablement inferior i, per tant, hi té lloc una reducció d'ambdós tipus de recompensa. Aquesta disminució del volum de nèctar en les estirps anuals podria ser provocada també per l'augment en la producció de flors (vegeu la taula 2.4), ja que la planta haurà de diversificar més els recursos. No obstant això, en algunes plantes, com per exemple *Melittis* L. (Guitián *et al.*, 1995), s'ha demostrat que la producció de sucre total per planta augmenta com més flors té l'individu. Les *Delphinieae* anuals obligaran els pol·linitzadors a visitar més flors per aconseguir la mateixa recompensa, afavorint així la geitonogàmia o la reproducció encreuada, però amb el risc que els vectors visitin altres plantes amb més recompenses que puguin competir-hi. La detecció de menys activitat d'insectes en les espècies anuals en esguard de les perennes (vegeu el capítol 4) confirma aquesta hipòtesi.

El que no sembla correlacionat en els tàxons del mostratge és la llargada de l'esperó i el volum de nèctar secretat (per als tàxons mesurats en condicions d'hivernacle, la possible correlació entre aquests dos paràmetres és $r = 0,182$; $p = 0,443$; $n = 20$), tot i que aquesta correlació es dona en algun grup concret, com ara el gènere *Consolida*. Això pot tenir a veure amb el fet que l'esperó no solament recull el nèctar, sinó que té també altres funcions, ja detallades a l'apartat 2.1.

En tots els tàxons estudiats la concentració de sucres del nèctar és elevada (40-60 %), considerant el conjunt de les angiospermes (Baker, 1975), i coincideix amb l'interval de valors reportats per a d'altres *Delphinieae* (taula 2.6). Aquesta característica ens fa pensar que els visitants florals i els pol·linitzadors potencials són himenòpters, i especialment abellots, que requereixen concentracions sacaríniques més grans que altres grups d'insectes (Faegri i Pijl, 1979; Kevan, 1984); de totes maneres, en alguns tàxons hem detectat una gran diversitat de visitants florals (vegeu el capítol 4). Cal tenir en compte, però, que concentracions de sucres molt elevades comporten un augment de la viscositat, que pot reduir notablement la ingestió de nèctar per part dels vectors (Harder, 1986). Segons aquest autor, la concentració de sucres maximitza el guany d'energia neta per part de les abelles, sempre que estigui per sota del 50-65 %, i depèn, en gran part, de les condicions específiques del volum de nèctar, de la mida de la inflorescència i del temps de vol entre inflorescències.

El nèctar té dues funcions bàsiques: atreure els pol·linitzadors i perllongar la durada de les visites, factor que indirectament governen la donació i la recepció de

pol·len (Harder i Cruzan, 1990). L'eficàcia del nèctar com a recompensa dependrà de la seva producció, de les condicions ambientals i de la freqüència de visites (Pleasants, 1981). Un altre factor que també hi influeix és la llargada dels nectaris, que afecta el cost energètic, ja que els pol·linitzadors són més lents en el maneig de corol·les profundes, com són les flors de les *Delphinieae* (Harder, 1983, 1986). De fet, els abellots prefereixen flors de mides semblants a la longitud de les seves probòscides (Harder, 1985).

En els tàxons en què hem tingut en compte la posició de la flor pel que fa a la producció de nèctar, és a dir, en què hem pres mesures de camp, s'entreveu una tendència a la reducció de la recompensa de baix a dalt de la inflorescència (figures 2.13 i 2.14). Aquesta disminució afecta fonamentalment el volum (directament relacionat amb la quantitat total de sucre); no l'observem en canvi, en la concentració, motiu pel qual ja no l'hem representada. Aquest patró de secreció ha estat ja descrit en *A. columbianum* (Brink i Wet, 1980). Si incrementéssim el nombre de flors del mostratge probablement aquesta tendència resultaria més evident. Com que les flors maduren en sentit ascendent, podem extrapolar els resultats i afirmar que hi ha una correlació entre la recompensa i l'edat de la flor, correlació ja postulada per Pyke (1978), Brink i Wet (1980) i Waddington (1981) per a *Delphinieae*, i per Fahn (1949) i Cruden (1976) per a d'altres espècies. Aquest tipus de correlació, però, no es dona en totes les plantes (Pleasants, 1983; Guitián *et al.*, 1995). El patró de secreció de nèctar pot tenir importància en el model de vol dels pol·linitzadors (vegeu l'apartat 4.4.3), especialment en les inflorescències en raïm vertical. Si les flors maduren en sentit ascendent i els abellots també les visiten en aquest sentit, convé que les flors inferiors continguin més nèctar per tal que el vector segueixi visitant aquella inflorescència o triï la flor en estadi femení (Zimmerman, 1983a). En aquest respecte, Hodges i Wolf (1981) observen en *D. nelsonii* que els abellots esgoten la recompensa quan n'hi ha poca, però en deixen quan és elevada. Donada la tendència de molts pol·linitzadors a visitar la meitat superior de la inflorescència (Iwasa *et al.*, 1995), la planta haurà de realitzar una inversió neta d'energia en les flors inferiors per tal d'assegurar les visites.

El volum de nèctar que ofereixen les flors pot repercutir clarament en les poblacions de pol·linitzadors. A escala global, la quantitat de recompensa pot influir en la competència entre els pol·linitzadors, i determinar quina espècie visita una planta concreta. A escala individual, el volum de nèctar pot influir en la distància de vol dels vectors o en el nombre de visites (Zimmerman, 1983b). Els abellots, principals pol·linitzadors d'aquesta tribu (vegeu el capítol 4), són oportunistes i apliquen estratègies que maximitzin el guany d'energia neta (Inouye, 1978; Pyke, 1978a, 1978b; Harder, 1986). Recol·lectaran constantment en *Delphinieae* només si aquestes espècies són una font relativament lucrativa en comparació amb les altres plantes (Brink i Wet, 1980). No obstant això, l'òptima producció de nèctar no

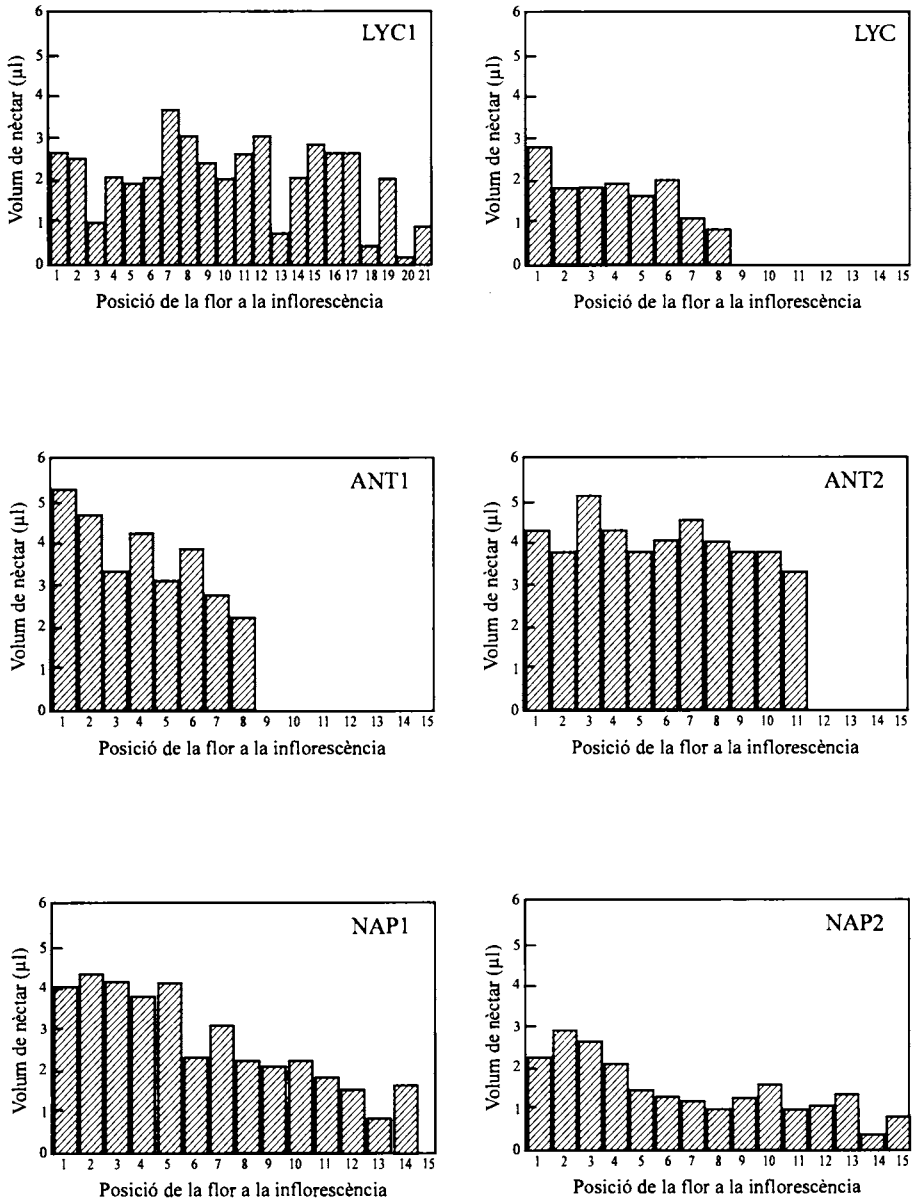
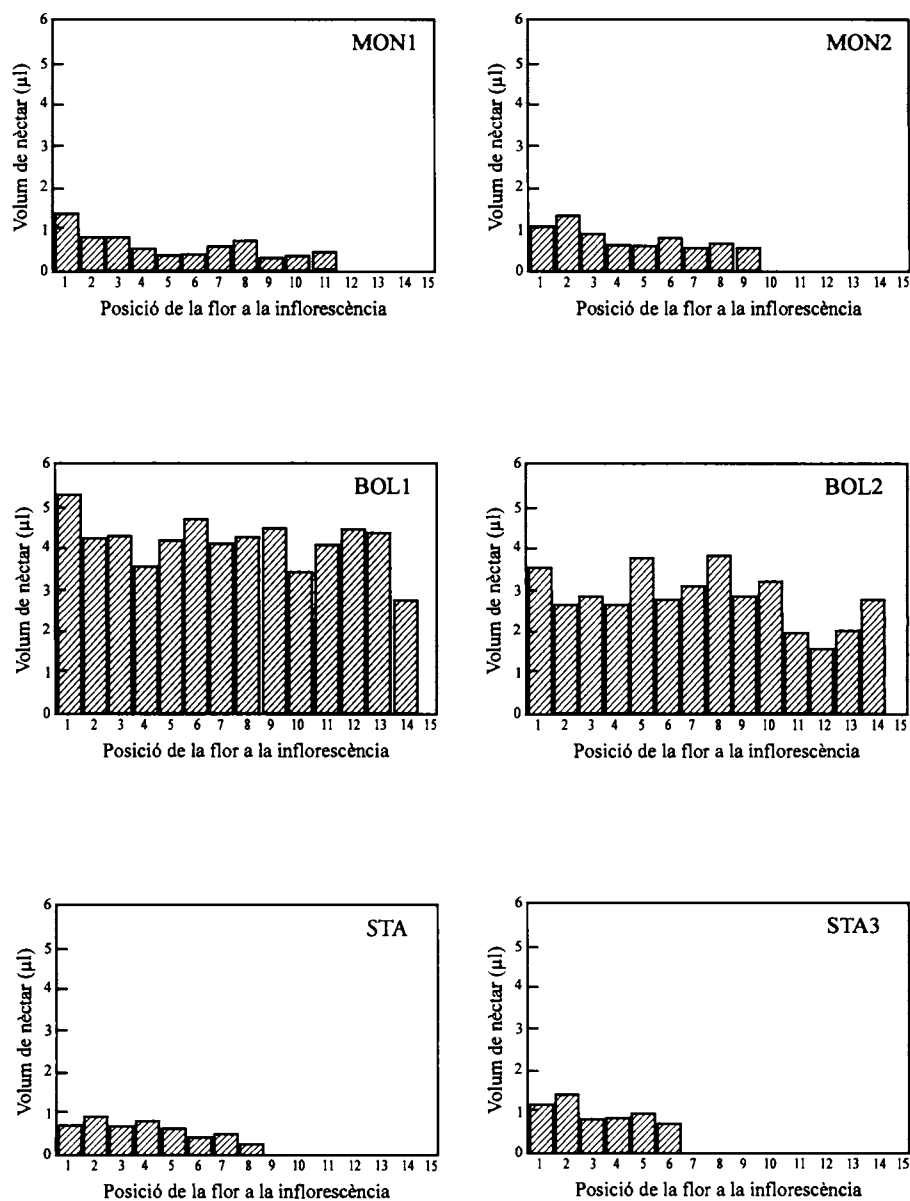


FIGURA 2.13. Variació del volum de nèctar (µl) al llarg de la inflorescència en *Aconitum*.

FIGURA 2.14. Variació del volum de nèctar (µl) al llarg de la inflorescència en *Delphinium*.

ha de ser necessàriament la màxima. D'una banda, perquè l'energia que la planta inverteix en la producció de nèctar no pot ser desviada cap a d'altres funcions. D'altra banda, perquè si hi ha una distància òptima d'encreuament, com passa en *D. nelsonii* (Price i Waser, 1979; Waser i Price, 1991*b*, 1994), i el volum de recompensa afecta la distància de vol dels vectors —com més nèctar, més curts són els vols—, aquesta recompensa haurà de tenir uns valors que facin possible aquesta distància d'encreuament.

En algunes poblacions hem notat diferències notables de producció de nèctar d'una planta a una altra. L'existència de mosaics en la distribució del nèctar, és a dir, d'unes clapes o taques de plantes fredes (amb molt poca recompensa) i altres de calentes (amb molta recompensa), descrita en algunes espècies americanes (Pleasant i Zimmerman, 1979; Zimmerman, 1981, 1982; Brink, 1982), és deguda més aviat al comportament dels abellots que a les plantes mateixes. Aquests visiten assíduament les taques més riques en nèctar, fet que provoca la creació de veïnats més o menys isolats genèticament entre ells, ja que els vectors limitaran el flux de pol·len i, conseqüentment, el flux gènic a unes zones determinades. Aquesta hipòtesi pot ésser comprovada mitjançant tècniques moleculars, com ara l'electroforesi d'isoenzims (vegeu el capítol 7).

Com a conclusió d'aquest apartat, hem de remarcar que en les *Delphinieae* l'especialització en la producció de nèctar, l'elevada quantitat que en fan i l'estructura floral encaminada a estimular que els pol·linitzadors el cerquin fan pensar que aquesta és la recompensa principal. Tot i així, el pol·len és produït en abundància i serveix també com a recompensa, malgrat que pot afavorir els pol·linitzadors menys específics (vegeu el capítol 4).

3. CICLES BIOLÒGICS

3.1. GENERALITATS

Les *Delphinieae* són plantes herbàcies anuals, biennals o perennes (Pawlowski, 1993; Tamura, 1995) (taula 3.1). Tot el gènere *Aconitum* —a excepció d'*A. gym-nandrum* Maxim., l'única espècie anual que viu a l'Himàlaia oriental (Stapf, 1907; Lauener i Tamura, 1978)— i la major part del gènere *Delphinium* (subgèneres *Delphinastrum* i *Oligophyllon*) són perennes, mentre que la resta de plantes de gènere (subgèneres *Staphisagria* i *Delphinium*), junt amb tot *Consolida* i *Aconitella*, són anuals. El caràcter anual és un tret que s'ha considerat filogenèticament evolucionat (Trifonova, 1990) i s'ha utilitzat per a separar grups taxonòmics. Ara bé, cal matisar, d'una banda, que el subgènere *Delphinium* conté una espècie perenne, *D. balansae*, i de l'altra, que les espècies del subgènere *Staphisagria* han estat descrites com a biennals (Tamura, 1995).

TAULA 3.1. Percentatge d'espècies segons els tipus de cicle en *Delphinieae*.

Gènere	Espècie		
	anual	biennal	perenne
<i>Aconitum</i>	0,3	0	99,7
<i>Delphinium</i>	7,6	0,6	91,8
<i>Consolida</i>	100	0	0
<i>Aconitella</i>	100	0	0

L'estimació de la proporció d'espècies s'ha fet seguint el criteri de Tamura (1995), bé que aquest autor no considera la segregació del gènere *Aconitella*.

Amb el terme *cicle biològic* entenem tot el desenvolupament vital d'una planta, des que neix fins que es mor. Per tant, inclou tot el procés de germinació de les granes, el creixement vegetatiu i la fase reproductiva (floració, fructificació i dispersió de les granes), i en els tàxons perennes, a més, l'estadi de latència, el rebrotament i els mecanismes de propagació vegetativa. Hem intentat analitzar aquests diversos aspectes en les *Delphinieae*.

3.2. GERMINACIÓ

3.2.1. INTRODUCCIÓ

L'estudi de la germinació ha gaudit d'un interès especial motivat per diverses raons. En primer lloc, perquè el grau de coneixement de les taxes de germinació és força desigual en aquesta tribu, ja que disposem de força dades de les espècies ornamentals, però molt poques de les silvestres. En segon lloc, perquè considerem que aquest paràmetre té transcendència en la recerca sobre biologia de la reproducció, atès que representa el millor índex sobre l'èxit o fracàs de tot el procés reproductiu. En aquest sentit, pot esdevenir una eina força efectiva en l'estudi dels sistemes reproductius, puix que permet valorar la viabilitat de les granes obtingudes en els encreuaments (Gage, 1953; Lewis i Epling, 1959; Legro, 1961). Per tant, suposa un pas més enllà de la simple quantificació de la producció de granes (vegeu el capítol 5). El cas més rellevant o que pot tenir més interès és el dels encreuaments interespecífics, en què la germinació de les granes híbrides ens permet l'obtenció de material i la possibilitat d'efectuar, en un futur, un seguiment de les generacions filials.

D'altra banda, és molt convenient cercar les condicions òptimes de germinació dels tàxons a estudiar amb la finalitat d'obtenir material per a posteriors recerques (sistemes de reproducció, citogenètica, electroforesi d'isoenzims, entre d'altres). Aquest aspecte és fonamental per a les estirps anuals, atès que el trasplantament d'individus directament del camp té menys èxit, puix que les arrels són massa febles i no el resisteixen. En canvi, la majoria d'espècies perennes s'han obtingut per trasplantament (normalment el poder germinatiu és més baix, el seu cicle biològic més lent i no sempre arriben a florir el primer any).

Antecedents en la tribu

L'estudi de la germinació i el desenvolupament de les granes és un aspecte relativament poc conegut dins les *Delphinieae*. Dins del gènere *Aconitum*, les escasses referències bibliogràfiques que n'hem trobat són treballs molt recents i relacionats amb

l'ús medicinal i ornamental d'aquestes plantes (Nautiyal i Kaushik, 1988; Dong i Li, 1992; Rawat *et al.*, 1992; Pozdova i Balmasova, 1994; Katsuki *et al.*, 1994).

Potser el gènere en el qual ha estat més tractat aquest aspecte és *Delphinium*, però bàsicament per a les espècies ornamentals. A Anglaterra, un país amb una gran tradició en jardineria i en el conreu de *Delphinium* amb finalitats ornamentals, la germinació ha estat àmpliament estudiada en el grup de *D. elatum* i els seus híbrids i varietats de cultiu, i també en altres espècies, com *D. grandiflorum* L., *D. nudicaule* o *D. cardinale*, entre d'altres (Delphinium Society Year Books, 1986-1995; Edwards, 1981; Holcomb i Beattie, 1990). Fins i tot, existeix la *Delphinium Society* (Basset, 1990), una associació d'especialistes d'encreuaments de *Delphinium*, d'intercanvi de granes, d'informació, de registres de noves varietats, etc. Les dades de les espècies silvestres són menys abundants. Hi ha treballs que tracten de les temperatures òptimes d'emmagatzematge i germinació (Harrington, 1921; Barton, 1932, 1935; Thompson, 1968; Carpenter i Boucher, 1992), de la dormància (Baskin i Claude, 1968; Baskin i Baskin, 1974, 1994), de la germinació en anuals (Barber, 1980), d'anàlisis comparatives (Hoffman, 1985) o de l'ús de la biotecnologia per a la conservació i la germinació de granes de plantes silvestres amenaçades, entre les quals *D. exaltatum* Ait., una planta rara de l'estat d'Ohio (Woolf, 1990).

En els dos gèneres restants, la recerca sobre la germinació de *Consolida* és escassa, i pràcticament inexistent en *Aconitella*. Trifonova (1986) apunta que les granes d'algunes consòlides es desenvolupen amb dificultat i que requereixen condicions de temperatura molt precises. Harrington (1921) i Barton (1932, 1935) semblen coincidir que les granes de *Delphinium* anuals (incloses les *Consolida*) són molt sensibles a les elevades temperatures. Svensson i Wrigen (1986) estudien diversos aspectes de la germinació en *C. regalis*.

3.2.2. MATERIAL I MÈTODES

Les granes emprades per a la realització de les diverses proves de germinació provenen de poblacions naturals i han estat recol·lectades directament del camp, durant els mesos d'estiu o a principi de tardor, segons la fenologia de cada espècie, entre el 1991 i el 1994, en les localitats ressenyades al capítol 1. Com hem indicat anteriorment, el material vegetal obtingut s'ha utilitzat per a dur a terme estudis posteriors. També s'han assajat algunes granes produïdes en els encreuaments, especialment els interespecífics, per estudiar la viabilitat dels híbrids (vegeu el capítol 5).

Per a una correcta recol·lecció i per eliminar fonts d'error en l'estimació de la capacitat germinativa de les granes, cal parar compte que hagin assolit el grau de maduresa externa adient. Per tant, és recomanable recollir-les quan els fol·licles fan dehiscència (si encara no s'han dispersat les granes) o, en tot cas, quan estan molt a

punt d'obrir-se. Els fol·licles madurs es reconeixen perquè prenen una coloració groga pàl·lida, semblant al color de la palla.

Un altre aspecte que cal tenir molt present per a evitar la pèrdua de poder germinatiu és la conservació del material fins al moment de la sembra. Edwards (1981) apunta que sovint l'èxit de la germinació de les llavors dels *Delphinium* ornamentals depèn del seu emmagatzematge. Cal mantenir-les al refrigerador (no al congelador), ja que el fred les preserva i, fins i tot, poden aguantar força anys, mentre que la calor les deteriora considerablement. Basset (*in litt.*) corrobora aquesta idea i creu que tres setmanes de refrigeració a 4 °C basten per a obtenir percentatges de germinació del 80 al 90 %. Carpenter i Boucher (1992) consideren que, a part de la temperatura de conservació, la humitat relativa també influeix en la germinació de les granes de *Delphinium x cultorum*. Aquestes toleren baixes temperatures, però no per sota dels 0 °C, bé que alguns cultivars responen de manera diferent. Segons aquests darrers autors, les condicions òptimes són 5 °C i una humitat relativa del 30 al 50 %, si es vol aconseguir una taxa més alta de germinació i que aquesta sigui més ràpida i més uniforme. Thompson (1968), per a vuit espècies perennes de *Delphinium*, sosté que cal guardar les granes a temperatura ambiental i sotmetre-les a un tractament de fred (a 2 °C) tres o quatre setmanes abans de la sembra. Smreciu *et al.* (1988), en proves de germinació de 41 espècies herbàcies perennes d'altres gèneres, conserven les granes a 3-6 °C.

Seguint totes aquestes recomanacions, hem introduït les granes en sobres de paper o en flascons de vidre i les hem col·locades al refrigerador (a una temperatura de 4 °C) fins al moment del seu ús. Cal guardar-les ben seques (amb un dessecant com el silicagel, per a evitar la humitat) i netes (sense restes de fol·licle) per tal de minimitzar les contaminacions fúngiques, que en farien davallar sensiblement la capacitat germinativa.

No hem dut a terme cap tipus de pretractament (excepte algunes proves d'escarificació en placa de Petri), ni hem utilitzat cap fitohormona, perquè volíem estudiar la germinació en condicions naturals. No obstant això, es poden aplicar diversos pretractaments tal com descriuen Ayerbe i Ceresuela (1982), que van assajar la germinació de 340 espècies endèmiques de la península Ibèrica, Balears i Àfrica del nord, i n'indicaren en cada cas les condicions òptimes.

Hem dut a terme diversos assajos en placa de Petri (tant al laboratori com a l'hivernacle, variant les condicions de llum i temperatura) i en germinadors (a l'hivernacle). En les plantes d'alta muntanya —acònits i *D. montanum*—, atès que les taxes de germinació en aquestes dues proves han estat molt baixes (taules 3.2 i 3.3), vam assajar la germinació al camp; així, les granes han estat sotmeses a les mateixes condicions de temperatura i hem pogut valorar aquest factor ja que, tal com indiquen Ayerbe i Ceresuela (*loc. cit.*) per a d'altres tàxons d'altitud, és molt probable que requereixin tractaments de fred.

Germinació en placa de Petri

Per preparar la germinació en placa de Petri, hem seguit el protocol descrit per Oliva (1990). Atès que la germinació de les espècies estudiades sol ser relativament llarga, té molta importància la prevenció de possibles contaminacions fúngiques (esterilització del material emprat i de l'aigua, treball prop de la flama, etc.). Sovint, però, són les mateixes granes les que porten espores de microorganismes (principalment fongs) adherides a la seva coberta, i per això és recomanable rentar-les amb aigua destil·lada, tot just abans de la sembra.

El paper de filtre, que fa de suport de les granes, s'impregna d'aigua prèviament bullida, procurant que no hi hagi un excés de sobrenedant. S'hi col·loquen les granes repartides homogèniament per la superfície i se segella la placa de Petri amb parafilm, per mantenir la humitat i evitar l'entrada d'espores.

Totes les granes han estat sembrades el mateix any de la recol·lecció. En els tàxons en què s'han assajat 30 granes, 15 han estat sotmeses a una escarificació mecànica (trencament de la testa pel punt on surt la radícula) per tal d'afavorir-ne la germinació. A la taula 3.2 es detallen les espècies i les proves que es van assajar, tot modificant-ne les condicions. L'experiment es va controlar fins a 180 dies després de la sembra.

Germinació en germinadors

Les proves en germinadors s'han realitzat a l'hivernacle del laboratori de Botànica de la Facultat de Farmàcia de Barcelona. Les espècies i poblacions assajades estan referenciades a la taula 3.3, on també s'indiquen l'any de recol·lecció, les dates d'inici de sembra i el nombre total de granes sembrades. Tot i que Edwards (1981) diu que poden haver-hi dos tipus de sembra —tardor o primavera—, hem optat per dur-la a terme sempre a la tardor o, com a màxim, al principi d'hivern, per tal d'assegurar que a la primavera següent les plàntules estiguin prou desenvolupades per a florir i, així, disposar de material per a d'altres estudis. Hem comprovat empíricament que el fet d'avançar la sembra pot influir un xic en la posterior floració. Aquesta propietat és aprofitada en el conreu dels *Delphinium* ornamentals del Maresme, ja que els agricultors poden controlar força el període de floració a partir de la data de sembra (Cabot, com. pers.).

Per a dur a terme un control més acurat de la quantitat de granes germinades i poder efectuar un seguiment en el temps de l'aparició dels cotilèdons i del desenvolupament de la primera fulla, hem emprat germinadors de plàstic negre (cosa que afavoreix la retenció de calor) i perforats a la base (per a més bon drenatge de l'aigua). Per potenciar la retenció d'humitat i calor, factors molt importants en l'esti-

mulació de la germinació de les granes, recomanem soterrar parcialment els germinadors i tapar-los amb un protector de plàstic durant les tres o quatre primeres setmanes. Durant l'etapa inicial s'han de mantenir ben humits i, per això, el reg ha estat freqüent i per aspersió, ja que les plàntules són estructures molt fràgils. Quan aquestes tenen 3-5 fulles, es poden traspassar a testos (de 13 a 17 cm de diàmetre, segons l'espècie).

Les corbes de desenvolupament en el temps s'han obtingut mitjançant el programa informàtic CSS. L'ajustament dels punts s'ha dut a terme per mitjà del sistema de mínims quadrats (*least squares*) amb un coeficient d'inflexibilitat (*stiffness coefficient*), calculat empíricament del 0,1; aquest paràmetre, comprès entre 0 i 1, determina el grau en què la corba ajustada depèn de les configuracions locals dels valors analitzats.

Germinació en proves de camp

Les proves de camp s'han dut a terme amb les plantes d'alta muntanya: els tres acònits de la vall d'Eina i les dues poblacions de *D. montanum*. La data d'inici de la sembra fou el 20 d'octubre de 1993 a la vall d'Eina i el 12 d'octubre de 1993 al Cadí. Vam col·locar les granes (que havien estat recollides el mateix estiu o al principi de tardor) dins de germinadors de plàstic omplerts amb la mateixa terra de la localitat, a diferents profunditats, i algunes les dispersàrem pels voltants. L'observació dels resultats es va realitzar de manera puntual, atesa la llunyania de les poblacions, el 19 de maig de 1994 a la vall d'Eina i el 5 de juny de 1994 al Cadí, poc després de la fosa de la neu. Desconeixem si van néixer altres plàntules amb anterioritat i no sobrevisqueren i si hi hagué germinació de noves granes en dates posteriors.

3.2.3. RESULTATS

A les taules 3.2, 3.3 i 3.4 es detallen els resultats de les taxes de germinació obtingudes en placa de Petri (tant al laboratori, com a l'hivernacle), en germinadors i en les proves de camp, respectivament. A la taula 3.4 també indiquem el percentatge de mortalitat dels cotilèdons durant el primer mes i el percentatge de granes que van presentar el fenomen que hem anomenat *eclosió tardana dels cotilèdons*. De vegades, algunes granes tot just germinades només desenvolupen la radícula, mentre que els cotilèdons resten entre tres i set dies amagats dins la testa, que difícilment es desprèn i pot dificultar el bon desenvolupament de la plàntula. En la majoria d'ocasions, però, la mateixa empena d'aquestes petites

fulletes acaba vencent la resistència que oposa la coberta. Ho hem detectat de forma especialment acusada en *D. staphisagria*, *D. pictum* i *D. verdunense*. En els dos primers tàxons, la coberta és més gruixuda i, probablement, costa més de trencar-se.

A primer cop d'ull, podem observar que les taxes de germinació en placa de Petri són sensiblement inferiors als resultats obtinguts en germinadors. El període de germinació és força llarg —com a mínim, al voltant d'un mes (taules 3.2 i 3.5)— cosa que incrementa les probabilitats de contaminacions fúngiques, contaminacions que possiblement faran minvar el poder germinatiu de les granes. Hem constatat empíricament que les llavors de les plaques amb terra es contaminen molt menys, fet que atribuïm a una competència més acusada amb els microorganismes presents a la terra.

En placa de Petri, les espècies anuals han germinat més bé que les perennes, però, tot i així, els percentatges són clarament més baixos que els obtinguts en germinadors. Tanmateix, no sembla que hi hagi un tractament de llum o de temperatura preferencial, i l'escarificació no sembla ser tampoc un factor determinant. Pel que fa a les diverses proves dutes a terme en les tres espècies del gènere *Aconitum*, no ha germinat cap grana, ni en placa de Petri ni en els germinadors; en canvi, sí que en van germinar en les proves de camp, cosa que ens fa pensar que aquestes llavors requereixen un tractament previ de fred mantingut. *D. montanum* ha tingut un comportament diferent. Malgrat que germina més bé en terra que en placa de Petri, en ambdós casos els percentatges no difereixen gaire i són força similars als obtinguts en les proves de camp. Hem detectat certa dormància en *D. montanum*, que probablement també té lloc en els acònits. Tot i que algunes granes germinen en el període habitual (al voltant d'un mes a partir de la sembra), moltes ho fan tres o quatre mesos més tard, cap a l'època del desglaç de la neu. Aquest fenomen ja ha estat descrit en algunes espècies americanes com *D. barbeyi* i *D. nelsonii* (Cronin i Nielsen, 1978; Waser i Price, 1985a; Baskin i Baskin, 1994) i, fins i tot, en *C. regalis* (Svensson i Wigren, 1986).

També cal remarcar que en visitar l'any següent les localitats on havíem realitzat les proves de camp, alguns germinadors contenien plàntules germinades de poc, especialment de *D. montanum*. Aquest fet indica que la dormància de les granes pot durar com a mínim un any. El banc de granes que queda al sòl, doncs, pot tenir transcendència per a perpetuar la població, especialment en espècies endèmiques que poden presentar problemes de conservació (vegeu l'apartat 4.4.4).

Les taxes obtingudes en germinadors també evidencien una clara diferència entre els tàxons anuals i els perennes, i són força baixes en aquests darrers. No obstant això, algunes llavors ornamentals del grup de *D. elatum* germinen més bé, potser perquè són granes de varietats seleccionades, probablement tractades i millorades.

TAULA 3.2. Resum dels diversos assaigs de germinació en placa de Petri.

Espècie	Procedència	Caràcter	N	% de germinació	m ± ES	Data de sembra	Condicions
<i>D. verdunense</i>	(VER1)	anual	10	1 (10 %)	21,0 ± 0	18/10/91	(Lab.) temperatura ambiental-fosc
<i>D. verdunense</i>	(VER2)	anual	10	0	—	18/10/91	(Lab.) temperatura ambiental-fosc
<i>D. pictum</i>	(PIC1)	anual-biennal	10	0	—	18/10/91	(Lab.) temperatura ambiental-fosc
<i>D. bolosii</i>	(BOL1)	perenne	10	0	—	18/10/91	(Lab.) temperatura ambiental-fosc
<i>D. verdunense</i>	(VER1)	anual	10	1 (10 %)	48,0 ± 0	3/12/91	(Lab.) tractament calor, un mes a 30 °C
<i>D. verdunense</i>	(VER2)	anual	10	0	—	3/12/91	(Lab.) tractament calor, un mes a 30 °C
<i>D. pictum</i>	(PIC1)	anual-biennal	20	4 (20 %)	54,0 ± 3,5	3/12/91	(Lab.) tractament calor, un mes a 30 °C
<i>D. verdunense</i>	(VER1)	anual	10	3 (30 %)	35,3 ± 4,0	10/2/92	(Lab.) tractament cíclic: nit nevera-fosc i dia T amb.-llum)
<i>D. pictum</i>	(PIC1)	anual-biennal	10	0	—	10/2/92	(Lab.) tractament cíclic: nit nevera-fosc i dia T amb.-llum)
<i>D. verdunense</i>	(VER1)	anual	10	1 (10 %)	30,0 ± 0	10/2/92	(Hiv.) placa sense soterrar
<i>D. pictum</i>	(PIC1)	anual	10	0	—	10/2/92	(Hiv.) placa sense soterrar
<i>A. anthora</i>	Andorra	perenne	30	0	—	16/3/93	(Lab.) temperatura ambiental-llum
<i>A. anthora</i>	Andorra	perenne	30	0	—	16/3/93	(Lab.) temperatura ambiental-fosc
<i>A. anthora</i>	Andorra	perenne	30	0	—	16/3/93	(Lab.) tractament cíclic: nit nevera-fosc i dia T amb.-llum)
<i>A. anthora</i>	Andorra	perenne	30	0	—	16/3/93	(Lab.) placa amb terra
<i>A. anthora</i>	Andorra	perenne	30	0	—	16/3/93	(Lab.) temperatura de 10 °C-fosc
<i>A. anthora</i>	Andorra	perenne	30	0	—	16/3/93	(Hiv.) placa sense soterrar
<i>A. anthora</i>	Andorra	perenne	30	0	—	16/3/93	(Hiv.) placa soterrada
<i>A. anthora</i>	Andorra	perenne	30	0	—	16/3/93	(Hiv.) placa amb terra
<i>A. anthora</i>	Andorra	perenne	30	0	—	16/3/93	(Hiv.) en germinadors

N = nombre de grans sembrades; m ± ES = mitjana ± error estàndard dels dies en què es produeix la germinació; Lab. = laboratori, Hiv. = hivernacle.

TAULA 3.2. Resum dels diversos assaigs de germinació en placa de Petri. (Continuació.)

Espècie	Procedència	Caràcter	N	% de germinació	m ± ES	Data de sembra	Condicions
<i>A. lycoctonum</i>	(LYC1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Lab.) temperatura ambiental-llum
<i>A. lycoctonum</i>	(LYC1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Lab.) temperatura ambiental-foscor
<i>A. lycoctonum</i>	(LYC1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Lab.) temperatura ambiental-placa amb terra
<i>A. lycoctonum</i>	(LYC1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Hiv.) placa sense soterrar
<i>A. lycoctonum</i>	(LYC1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Hiv.) placa soterrada
<i>A. lycoctonum</i>	(LYC1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Hiv.) en germinadors
<i>A. anthora</i>	(ANT1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Lab.) temperatura ambiental-llum
<i>A. anthora</i>	(ANT1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Lab.) temperatura ambiental-foscor
<i>A. anthora</i>	(ANT1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Lab.) temperatura ambiental-placa amb terra
<i>A. anthora</i>	(ANT1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Hiv.) placa sense soterrar
<i>A. anthora</i>	(ANT1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Hiv.) placa soterrada
<i>A. anthora</i>	(ANT1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Hiv.) en germinadors
<i>A. napellus</i>	(NAP1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Lab.) temperatura ambiental-llum
<i>A. napellus</i>	(NAP1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Lab.) temperatura ambiental-foscor
<i>A. napellus</i>	(NAP1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Lab.) temperatura ambiental-placa amb terra
<i>A. napellus</i>	(NAP1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Hiv.) placa sense soterrar
<i>A. napellus</i>	(NAP1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Hiv.) placa soterrada
<i>A. napellus</i>	(NAP1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Hiv.) en germinadors
<i>D. montanum</i>	(MON1)	perenne	30	6 (20 %)	202,6 ± 21,6	26/10/93	(Lab.) temperatura ambiental-llum
<i>D. montanum</i>	(MON1)	perenne	30	2 (6,6 %)	172,0 ± 4,0	26/10/93	(Lab.) temperatura ambiental-foscor
<i>D. montanum</i>	(MON1)	perenne	30	5 (16,6 %)	159,6 ± 51,6	26/10/93	(Lab.) temperatura ambiental-placa amb terra
<i>D. montanum</i>	(MON1)	perenne	30	0	—	26/10/93	(Hiv.) placa sense soterrar
<i>D. montanum</i>	(MON1)	perenne	30	1 (3,3 %)	166,0 ± 0	26/10/93	(Hiv.) placa soterrada
<i>D. montanum</i>	(MON1)	perenne	30	5 (16,6 %)	191,3 ± 7,8	26/10/93	(Hiv.) en germinadors

N = nombre de granes sembrades; m ± ES = mitjana ± error estàndard dels dies en què es produeix la germinació; Lab. = laboratori, Hiv. = hivernacle.

TAULA 3.3. Resultats de les taxes de germinació en germinadors.

Espècie	Procedència, any de recol·lecció	Cicle vital	Data de sembra	Nre. de granes seminades	Germinació N (%)	% de mortalitat dels cotilèdons	% d'eclosió tardana
<i>A. lycoctonum</i>	(LYC1), 1993	perenne	26/10/93	60	0 (0 %)	—	—
<i>A. anthora</i>	(ANT1), 1993	perenne	26/10/93	60	0 (0 %)	—	—
<i>A. napellus</i>	(NAP1), 1993	perenne	26/10/93	60	0 (0 %)	—	—
<i>D. montanum</i>	(MON1), 1993	perenne	24/11/93	90	6 (6,6 %)	0	0
	(MON1), 1994	perenne	13/9/94	126	6 (4,8 %)	66,6	0
<i>D. elatum</i>	jardí botànic Upsala, 1988	perenne	20/12/93	35	27 (77,1 %)	18,5	14,8
	jardí botànic Upsala, 1988	perenne	20/10/94	126	56 (44,4 %)	3,5	0
<i>D. ornamentals</i>	<i>Delphinium Society</i> , 1993	perenne	24/11/94	60	40 (66,6 %)	5	0
<i>D. bolosii</i>	(BOL1), 1993	perenne	30/11/93	60	0 (0 %)	—	—
	(BOL1), 1994	perenne	20/10/94	126	3 (2,3 %)	0	33
	(BOL2), 1993	perenne	30/11/93	60	0 (0 %)	—	—
	(BOL2), 1994	perenne	20/10/94	126	26 (20,6 %)	3,8	0
<i>D. emarginatum</i>	(EMA1), 1992	perenne	30/11/93	30	4 (13,2 %)	0	0
<i>D. sylvaticum</i>	(SYL1), 1992	perenne	24/11/93	108	27 (25 %)	7,4	11,1
<i>D. staphisagria</i>	(STA1), 1993	anual-biennal	24/11/93	108	16 (14,8 %)	12,5	18,7
	(STA1), 1994	anual-biennal	13/9/94	126	18 (14,2 %)	0	9,1
	(STA1), 1994	anual-biennal	13/12/94	60	22 (36,6 %)	0	11,1
	(STA2), 1994	anual-biennal	13/9/94	126	7 (5,5 %)	0	0
	(STA3), 1995	anual-biennal	28/5/95	180	9 (5 %)	33,3	0
<i>D. pictum</i>	(PIC1), 1991	anual-biennal	20/1/92	144	125 (86,8 %)	6,4	1,6
	(PIC1), 1991	anual-biennal	24/11/93	60	29 (48,3 %)	3,4	0
	(PIC1), 1991	anual-biennal	13/9/94	126	80 (63,5 %)	7,5	3,7
	(PIC1), 1990	anual-biennal	24/11/93	60	0 (0 %)	—	—
	(PIC2), 1991	anual-biennal	20/1/92	186	139 (74,7 %)	7,2	2,2
	(PIC2), 1993	anual-biennal	24/11/93	96	36 (37,5 %)	0	2,7
	(PIC2), 1994	anual-biennal	20/10/94	126	65 (51,5 %)	1,5	9,2
<i>D. verdunense</i>	(VER1), 1991	anual	20/1/92	171	121 (70,8 %)	8,3	1,6
	(VER1), 1992	anual	24/11/93	30	0 (0 %)	—	—
	(VER1), 1993	anual	24/11/93	72	48 (66,6 %)	29,1	2
	(VER1), 1994	anual	13/9/94	126	64 (50,7 %)	7,8	3,1
	(VER2), 1991	anual	20/1/92	174	102 (58,6 %)	17,6	5,9

TAULA 3.3. Resultats de les taxes de germinació en germinadors. (Continuació.)

Espècie	Procedència, any de recollecció	Cicle vital	Data de sembra	Nre. de granes semmbrades	Germinació N (%)	% de mortalitat dels cotil·ledons	% d'eclosió tardana
<i>D. verdunense</i> (continuació)	St Boi de Lluçanès, 1992	anual	24/11/93	30	0 (0 %)	—	—
	(VER3), 1993	anual	24/11/93	36	22 (61,1 %)	13,6	0
	(VER3), 1994	anual	13/9/94	126	62 (49,2 %)	3,2	1,6
<i>D. gracile</i>	(GRA1), 1994	anual	13/9/94	126	28 (22,2 %)	7,1	0
	(GRA1), 1994	anual	20/10/94	126	84 (66,6 %)	1,2	2,4
	(GRA3), 1994	anual	14/12/94	42	27 (64,2 %)	0	0
	(GRA2), 1994	anual	14/12/94	42	31 (73,8 %)	0	0
<i>D. cossonianum</i>	(COS1), 1989	anual	20/12/93	330	0 (0 %)	—	—
	(COS1), 1994	anual	13/9/94	126	31 (24,6 %)	6,4	0
	(COS1), 1994	anual	18/11/94	84	24 (28,5 %)	0	0
<i>D. balansae</i>	(BAL1), 1994	perenne	13/9/94	126	42 (33 %)	0	2,3
<i>D. obcordatum</i>	(OBC1), 1994	anual	13/9/94	126	40 (31,7 %)	7,5	0
<i>D. macropetalum</i>	(MAC1), 1994	anual	13/9/94	126	13 (10,3 %)	30,7	0
<i>D. favargerii</i>	(FAV1), 1994	anual	13/12/94	126	83 (65,8 %)	2,4	0
	(FAV2), 1994	anual	13/9/94	126	31 (24,6 %)	0	0
	(FAV2), 1994	anual	13/12/94	63	47 (74,6 %)	4,2	0
	(FAV3), 1994	anual	13/9/94	126	22 (17,4 %)	4,5	4,5
	(FAV3), 1994	anual	13/12/94	63	50 (79,3 %)	2,0	0
<i>C. mauritanica</i>	(MAU1), 1994	anual	20/10/94	189	11 (5,8 %)	0	0
	(MAU1), 1994	anual	13/12/94	126	44 (34,9 %)	0	4,5
	(MAU2), 1994	anual	20/10/94	63	5 (7,9 %)	0	0
	(MAU2), 1994	anual	20/10/94	126	18 (14,2 %)	0	0
	(MAU2), 1994	anual	13/12/94	126	47 (37,3 %)	0	4,2
<i>C. pubescens</i>	(PUB1), 1994	anual	13/9/94	126	67 (53,1 %)	8,9	5,9
<i>C. ajacis</i>	(AJA1), 1993	anual	24/11/93	108	62 (57,4 %)	4,8	0
	(AJA1), 1993	anual	20/10/94	126	50 (39,6 %)	0	4
	(AJA1), 1994	anual	20/10/94	252	68 (26,5 %)	1,4	4,4

En els *Delphinium* anuals, cal diferenciar els dos subgèneres *Staphisagria* i *Delphinium*, que tenen mides de llavor i de fulles cotiledonars molt diferents, reflectides en la mida de l'embrió i en la quantitat de substància de reserva. En el primer subgènere, *D. pictum* ha germinat molt més bé que *D. staphisagria*, possiblement perquè a aquest darrer li deu costar més de trencar la coberta, força engruixida (Kirolova, 1988), tot i que quan emergeixen els cotilèdons (de mides molt grans, de 3-3,5 cm de llargada), ho fan amb molta força; o bé perquè el desenvolupament també és més lent.

Hem observat que llavors de *D. staphisagria* que han romàs a terra de l'any anterior han germinat bé l'any següent, cosa que ens fa pensar en una dormància considerable en aquesta espècie. En la població d'Eivissa (STA3), visitada en plena floració a final de maig, vam trobar, dins els fol·licles semioberts de les canyes seques de l'any anterior, llavors que encara no s'havien dispersat, a causa, probablement, de la seva mida i de la situació de les plantes en indrets força arrecerats i protegits del vent. El banc de llavors conté granes de més d'un any diferent, fàcilment observables al sòl gràcies al seu gigantisme; algunes llavors eren mortes, perquè només conservaven la testa. En altres *Delphinieae*, sobretot en *Aconitum* i en *D. montanum*, les granes que resten al fol·licle i no es dispersen és perquè no s'han desenvolupat bé o estan depredades, sovint per larves d'un dípter que les barrina (vegeu l'apartat 4.4.4). En el cas esmentat de *D. staphisagria* no estaven depredades i presentaven un bon aspecte morfològic. Vam realitzar proves de germinació amb tots dos tipus de granes, les que romanien en la planta i les del sòl, fent dos lots de 30 granes cadascun; un el vam mantenir una setmana al refrigerador a 4 °C després de la recol·lecció, i l'altre, una nit al congelador (a -18 °C). Les granes del sòl van germinar més bé (11,6 %) que les no dispersades (3,3 %), i encara més les que vam mantenir al refrigerador. Aquestes granes havien estat sembrades fora d'època (juny) i, per aquest motiu, els percentatges de germinació van ésser molt baixos. Al final de setembre, van germinar més granes (35 % de les del sòl i 41,6 % de les no dispersades).

Pel que fa al subgènere *Delphinium*, *D. verdunense*, *D. gracile* i *D. favargerii* són els tàxons que presenten, en general, percentatges de germinació més alts. De les *Consolida* assajades, germinen més bé *C. pubescens* i *C. ajacis* que *C. mauritanica*, però llurs taxes són d'ordre similar a les altres anuals, i també semblants als resultats reportats per Svensson i Wigren (1986) per a *C. regalis*.

En les granes recol·lectades en anys anteriors al de sembra, es detecta una pèrdua de poder germinatiu que en alguns casos pot arribar al 100 % d'un any per l'altre, com passa, per exemple, en dues poblacions de *D. verdunense*, de Castelló de Tor (VER3) i de Sant Boi de Lluçanès, respectivament (taula 3.3). No obstant això, *D. pictum* de Bóquer (PIC1) ha resistit força temps, potser perquè té granes més grosses i endurides, i això fa que l'embrió es conservi en més

TAULA 3.4. Resultats dels assaigs de germinació al camp.

Tàxon (codi de població)	Nre. de granes sembrades	Germinació (%) *	Data de sembra	Data d'observació	Condicions (observacions)
<i>A. lycoctonum</i> (LYC1)	60	12 (20 %)+15	20/10/93	19/5/94	vora de camí
	60	0	20/10/93	19/5/94	marge de riu
<i>A. anthora</i> (ANT1)	60	4 (6,6 %)	20/10/93	19/5/94	prat
	60	8 (13,3 %)	20/10/93	19/5/94	prat
<i>A. napellus</i> (NAP1)	60	30 (50 %)	20/10/93	19/5/94	vora de camí
	60	2 (3,2 %)	20/10/93	19/5/94	marge de riu
<i>A. napellus</i> (NAP2)	60	51 (85 %)	12/10/93	5/6/94	prat, a poca altitud
<i>D. montanum</i> (MON1)	60	4 (6,6 %)+1	20/10/93	19/5/94	vessant
	60	0	20/10/93	19/5/94	prat
<i>D. montanum</i> (MON2)**	60	1 (1,6 %)	12/10/93	5/6/94	tartera
	60	7 (12,6 %)	12/10/93	5/6/94	prat
	60	2 (3,2 %)	12/10/93	5/6/94	prat
	60	0	12/10/93	5/6/94	tartera

* El segon número correspon al nombre de plàntules que van germinar fora dels germinadors, ja que en vam sembrar algunes directament sobre el terreny.

** En una visita a les poblacions al cap d'un any (el 1995) vam observar que havien germinat algunes granes: 8 i 12 plàntules, en dos germinadors, de *D. montanum* del Cadí (MON2).

bones condicions. Aquestes dades no es poden tenir com a irrefutables, ja que pot influir-hi també, com indicàvem anteriorment, la conservació, tal com s'ha demostrat en algunes granes de *D. pictum* no guardades a la nevera que van perdre el poder germinatiu de manera notable. Blanché (1991) manté que la pèrdua de poder germinatiu pot ser deguda a l'enranciment dels olis que aquestes granes contenen.

A la taula 3.5 detallem els dies en què té lloc l'emergència dels cotilèdons, l'aparició de la primera fulla i l'eclosió de la primera flor a partir de la sembra, en el cas dels tàxons en què han germinat prou llavors per a permetre un seguiment en el temps. Els diferents comportaments de les espècies es fan palesos en les corbes dels gràfics de la figura 3.1 (vegeu l'apartat 3.3). Només hem inclòs un gràfic per espècie, perquè les diferències interpoblacionals són petites.

Quant al període de germinació, s'observa una tendència de les espècies perennes (les poques que han germinat) a ser molt més lentes que les anuals; entre aquestes darreres, la sèrie *Pentagyna* és la que té un desenvolupament més ràpid i en més gran proporció, cosa que denota que es tracta d'un grup vigorós, força ben adaptat a les condicions mediterrànies. *D. bolosii* triga gairebé tres mesos a germinar. *D. montanum*, com ja hem indicat anteriorment, presenta un segon pic de germinació, que correspon a l'època de fosa de la neu en les poblacions naturals.

TAULA 3.5. Estudi de la germinació i el desenvolupament al llarg del temps.

Taxon (codi de població, data de sembra)	Germinació			Primera fulla			Primera flor		
	N	(interval)	m ± ES	N	(interval)	m ± ES	N	(interval)	m ± ES
<i>D. montanum</i> (MON1, 13/9/94)	6	(25 - 269)	145,83 ± 44,75	6	(48 - 294)	170,83 ± 44,64	-	-	-
<i>D. bolosii</i> (BOL2, 20/10/94)	26	(106 - 123)	114,35 ± 1,00	26	(130 - 156)	144,58 ± 1,14	-	-	-
<i>D. sylvaticum</i> (SYL1, 24/11/93)	27	(34 - 83)	48,41 ± 2,01	27	(71 - 101)	85,15 ± 1,32	-	-	-
<i>D. staphisagria</i> (STA1, 24/11/93)	16	(34 - 73)	53,63 ± 2,91	16	(55 - 96)	75,81 ± 3,11	16	(186 - 203)	193,68 ± 1,17
<i>D. staphisagria</i> (STA1, 13/9/94)	18	(32 - 99)	64,32 ± 4,86	18	(45 - 103)	71,05 ± 3,16	18	(231 - 260)	248,45 ± 1,91
<i>D. staphisagria</i> (STA1, 13/12/94)	22	(56 - 100)	77,11 ± 2,27	22	(76 - 113)	95,89 ± 2,04	22	(172 - 218)	194,33 ± 4,04
<i>D. pictum</i> (PIC1, 20/1/92)	125	(28 - 53)	35,03 ± 0,39	118	(49 - 77)	59,98 ± 0,64	50	(145 - 190)	172,30 ± 1,09
<i>D. pictum</i> (PIC1, 24/11/93)	29	(36 - 53)	40,86 ± 0,40	29	(62 - 88)	70,34 ± 1,57	-	-	-
<i>D. pictum</i> (PIC1, 13/9/94)	80	(20 - 51)	35,80 ± 0,55	80	(35 - 71)	42,90 ± 0,67	39	(236 - 261)	246,26 ± 0,90
<i>D. pictum</i> (PIC2, 20/1/92)	139	(28 - 59)	41,17 ± 0,47	129	(51 - 85)	68,12 ± 0,73	35	(168 - 207)	187,02 ± 1,15
<i>D. pictum</i> (PIC2, 24/11/93)	36	(31 - 57)	38,13 ± 1,16	30	(54 - 79)	63,53 ± 1,14	-	-	-
<i>D. verdunense</i> (VER1, 20/1/992)	121	(21 - 56)	29,83 ± 0,66	116	(35 - 83)	47,83 ± 0,85	26	(159 - 204)	177,35 ± 2,68
<i>D. verdunense</i> (VER2, 20/1/92)	102	(21 - 49)	28,66 ± 0,59	95	(35 - 59)	42,90 ± 0,56	50	(147 - 195)	164,52 ± 1,84
<i>D. verdunense</i> (VER3, 24/11/93)	22	(22 - 53)	28,90 ± 1,54	21	(36 - 79)	44,48 ± 2,01	-	-	-
<i>D. gracile</i> (GRA1, 20/10/94)	84	(12 - 23)	15,29 ± 0,26	82	(22 - 34)	25,73 ± 0,27	69	(196 - 239)	212,16 ± 1,03
<i>D. cossonianum</i> (COS, 13/9/94)	31	(10 - 32)	18,68 ± 1,29	29	(24 - 42)	28,00 ± 1,52	29	(192 - 226)	206,97 ± 1,78
<i>D. balansae</i> (BAL1, 13/9/94)	42	(14 - 80)	30,90 ± 1,83	42	(26 - 101)	43,33 ± 2,15	25	(244 - 292)	270,60 ± 2,64
<i>D. obcordatum</i> (OBC1, 13/9/94)	40	(14 - 31)	18,88 ± 0,78	37	(22 - 44)	28,32 ± 0,89	23	(232 - 271)	250,83 ± 1,83
<i>D. favargerii</i> (FAV2, 13/9/94)	31	(13 - 31)	17,84 ± 1,05	31	(20 - 39)	26,23 ± 1,08	31	(211 - 267)	246,19 ± 2,72
<i>D. favargerii</i> (FAV3, 13/9/94)	22	(14 - 31)	21,05 ± 1,50	21	(22 - 40)	30,38 ± 1,54	22	(229 - 260)	249,75 ± 1,62
<i>C. mauritanica</i> (MAU1, 13/12/94)	44	(21 - 49)	30,32 ± 1,07	43	(43 - 58)	48,23 ± 0,71	29	(109 - 184)	158,79 ± 2,23
<i>C. mauritanica</i> (MAU2, 13/12/94)	47	(20 - 55)	28,45 ± 0,94	47	(40 - 70)	47,40 ± 0,87	45	(112 - 186)	160,21 ± 1,84
<i>C. pubescens</i> (PUB1, 13/9/94)	67	(12 - 57)	17,35 ± 1,08	54	(22 - 65)	30,33 ± 1,10	54	(201 - 263)	240,89 ± 1,99
<i>C. ajacis</i> (AJA1, 24/11/93)	62	(19 - 42)	24,21 ± 0,44	61	(34 - 52)	41,95 ± 0,53	59	(133 - 168)	154,38 ± 0,91

N = nombre d'individus; m ± ES = mitjana ± error estàndard dels dies en què té lloc cada fenomen.

El subgènere *Staphisagria*, en esguard del subgènere *Delphinium*, té un període de germinació més llarg, clarament superior en *D. staphisagria* (50-70 dies) que en *D. pictum* (35-40 dies), i en aquest, al seu torn, superior que en la resta d' anuals (15-30 dies); *D. verdunense* i *D. balansae* són els més lents, mentre que la resta de *Delphinium* anuals presenten pics de germinació molt accentuats. Dins les anuals del gènere *Delphinium* hi ha una correlació força clara entre el període de germinació i la mida de la grana. Les *Consolida* tenen un comportament similar a les anuals del subgènere *Delphinium*. *C. pubescens* és molt més ràpida a germinar que les altres dues espècies assajades, amb un període de 10-20 dies, coincidint amb l'indicat per Svensson i Wigren (1986) per a *C. regalis*. Segons aquests autors, com més velles són les granes, més ràpidament germinen.

3.2.4. DISCUSSIÓ

En el procés de germinació hi ha dos aspectes de cabdal importància. D'una banda, les característiques morfofisiològiques de l'embrió, i de l'altra, la coberta de la grana. Quant al primer factor, el període de germinació relativament llarg (des de la sembra) d'aquestes espècies, com a terme mitjà aproximadament un mes —i malgrat que hi ha fortes oscil·lacions, depenent de cada tàxon—, sembla indicar certa manca de maduresa de les granes (vegeu l'apartat 3.6). Vam fer alguns talls histològics de les granes, en què vam observar que els embrions de les nostres espècies perennes eren més petits i menys desenvolupats que els de les espècies anuals, anàlogament a les observacions de Tamura i Mizumoto (1972).

Quant al segon aspecte, la tendència evolutiva de les llavors de les *Delphinieae*, apuntada per Trifonova (1990), consisteix en una disminució del gruix de la testa, provocada per una reducció de la mida de les cèl·lules, que és contrarestatada per un engruiximent de les parets de les cèl·lules epidèrmiques i un canvi de la seva disposició (de tangencial a radial). En el conjunt de les *Delphinieae*, això significa una progressiva disminució de les dimensions de la grana i un increment en l'ornamentació de l'episperma. Sembla que aquest canvi ha de comportar un estalvi energètic prou important i pot significar un increment de les taxes de germinació. El subgènere *Staphisagria*, però, ha seguit un model ben diferent, incrementant notablement les dimensions de la llavor i amb un episperma més rugós i reticulat, menys ornamentat (Kirolova, 1988).

Tant pel que fa a les taxes de germinació com al desenvolupament en el temps, s'evidencia un comportament força diferent en els tàxons anuals i en els perennes. De fet, sembla lògic pensar que les espècies anuals, la supervivència i perpetuació de les quals depèn exclusivament de la grana, germinen molt més bé que les perennes i més ràpidament, ja que han de completar el cicle en un any, mentre que les altres, tot i

que algunes ho aconsegueixen, no sempre floreixen el primer any. *D. virescens* Nutt., espècie perenne americana, per exemple, requereix diversos anys per a assolir la floració (Baskin i Baskin, 1974), com alguns acònits de cicle molt llarg (Rawat *et al.*, 1992). Però a part de la necessitat vital de germinar fàcilment pel fet d'ésser anuals, moltes d'aquestes plantes tenen una ecologia que també els hi obliga. La major part són plantes ruderals o arvenses, considerades males herbes de conreus i rostolls, erms i talussos; les del Marroc colonitzen indrets estèpics, amb unes condicions de temperatura i dèficit hídric molt extremes i les del subgènere *Staphisagria* requereixen un grau de nitrofilia important; això fa necessària una gran capacitat germinativa per a ocupar l'espai competint amb d'altres espècies o per a vèncer les condicions ambientals. Tot i aquestes dificultats, alguns tàxons nord-americans han estat molt perseguits amb herbicides pels problemes que causaven al bestiar (Torell i Haas, 1963; Cronin i Nielsen, 1972, 1978; Cronin, 1974; Cronin *et al.*, 1976, 1977; Ralphs i Turner, 1989; Mickelsen *et al.*, 1990; Ralphs *et al.*, 1990, 1992; Turner *et al.*, 1992; Bunderson *et al.*, 1995). Les espècies de distribució àmplia i gran adaptabilitat a condicions ecològiques diferents, com *C. ajacis*, tenen un creixement i un desenvolupament més bons que les espècies restringides a hàbitats més secs (Trifonova, 1986). El subgènere *Staphisagria*, tot i que creix en indrets força nitrificats i alterats, sovint presenta, a causa de les condicions ambientals canviants, metapoblacions inestables i fugaces; fet encara més accentuat en *D. pictum*, que és endèmic i que, per tant, pot veure greument compromesa la seva conservació (Guyot i Muracciole, 1995).

Aquesta dicotomia ja va ser intuïda per Blanché (1991) en espècies del gènere *Delphinium*, dins el qual germinaven més bé les anuals (*D. verdunense* o *D. pictum*) que les perennes, en concordança amb les observacions d'Edwards (1981). En la mateixa línia, Epling i Lewis (1952) van demostrar la baixa capacitat germinativa d'alguns tàxons que pertanyen a la secció *Delphinastrum* (tots perennes); durant sis anys d'experiments només van aconseguir fer germinar 76 granes de 331.000. Altres autors, però, assoleixen percentatges més alts en perennes. Per exemple, Jankun (1968), que parla d'un 74 % en *D. grandiflorum*, o Cronin i Nielsen (1978), que obtenen un 70-90 % de germinació en *D. barbeyi*, bé que només sobreviu un 28 % de les plantes. Thompson (1968) obté resultats molt diversos depenent de les condicions. Smreciu *et al.* (1988) demostren que altres espècies perennes poden presentar taxes de germinació força altes, bé que algunes havien estat sotmeses a diversos pretractaments. El desenvolupament també és marcadament més lent en les perennes, que no sempre assoleixen la floració. També s'evidencia aquesta tendència en *D. balansae*, tot i pertànyer al subgènere *Delphinium*.

Els acònits assajats ens han donat, en general, taxes de germinació molt baixes, coincidents amb els resultats d'Angosto *et al.* (1990) per a *A. nevadense* (= *A. burnatii*, molt proper filogenèticament a *A. napellus*). Però això pot dependre, en gran mesura, del tàxon o de les condicions. Nautiyal i Kaushik (1988)

troben taxes de més del 92 % en *A. heterophyllum*, que viu a 3.600 m, i nosaltres vam observar una elevada germinació al camp, amb nombroses plàntules, en una població de Las Honfrías (Salamanca) d'*A. napellus* subsp. *castellanum*. Les plantes d'alta muntanya probablement requereixen tractaments amb baixes temperatures (Ayerbe i Ceresuela, 1982), bé que en *A. japonicum* (Katsuki *et al.*, 1994) les gibberel·lines són més efectives que el fred per a trencar la dormància. Baskin i Baskin (1994) demostren que les baixes temperatures són necessàries per a estimular el creixement de l'embrió en *D. virescens*, i Svensson i Wrigen (1986) també ho afirmen per a *C. regalis*.

Moltes espècies perennes, i en bona part les d'alta muntanya, presenten l'anomenat fenomen de la dormància (Baskin i Claude, 1968; Baskin i Baskin, 1974, 1994), deguda, fonamentalment, al lent desenvolupament de l'embrió. Aquest fet és de vital importància per a evitar germinacions fora de temps, que resultarien fatals en les condicions adverses dels ambients alpins i subalpins, principalment perquè hi ha una coberta de neu. Així, és fàcil entreveure que el total desenvolupament de l'embrió coincideix en el temps amb el període més desfavorable, de tal manera que la llavor no és totalment viable fins que les condicions ambientals són òptimes. Aquest fet podria explicar un comportament tant diferent entre les plantes d'alta muntanya i les de terra baixa.

Els fenòmens de dormància, que es podrien interpretar com una dispersió en el temps, permeten mantenir la capacitat de germinació. D'altra banda, també poden ser una possible estratègia per a escapar de la competència d'altres espècies. Per exemple, *D. pictum* subsp. *requieni* de les Ieras acumula les granes al banc del sòl (*seed-bank*) i només germina quan apareix una clariana, com passa de manera natural després d'un incendi (Loisel *et al.*, 1995). La supervivència d'aquestes granes s'ha estimat en uns cent anys. Aquesta propietat s'ha utilitzat per a gestionar l'endemisme.

A la vista dels resultats, les condicions externes semblen força importants en aquest grup de plantes per a assolir un bon èxit germinatiu. Recapitulant, d'una banda, és fonamental una correcta conservació, millor en fred (a 4 °C), però no congelades. D'altra banda, germinen més bé si són del mateix any, ja que, amb el temps, el poder germinatiu minva progressivament (Cronin i Nielsen, 1978; Svensson i Wigren, 1986; Trifonova, 1986). En algunes ocasions, hem comprovat empíricament que les dates d'inici de la sembra també poden influir en els resultats. El període òptim és la tardor, quan ha disminuït la calor de l'estiu, però les taxes de germinació són més elevades si transcorre un període de temps —a causa de la dormància o perquè l'embrió no està del tot madur— d'uns cinc o sis mesos després de la seva recol·lecció, opinió que comparteixen Thompson (1968), Baskin i Baskin (1974, 1994) i Trifonova (1986) (vegeu els resultats de les dues sèmbras de *D. staphisagria*, *D. gracile*, *D. cossonianum* i *D. favargerii* a la

taula 3.3), mentre que El-Gamassy i Nada (1974) opinen que el millor mes per a les espècies anuals és l'agost.

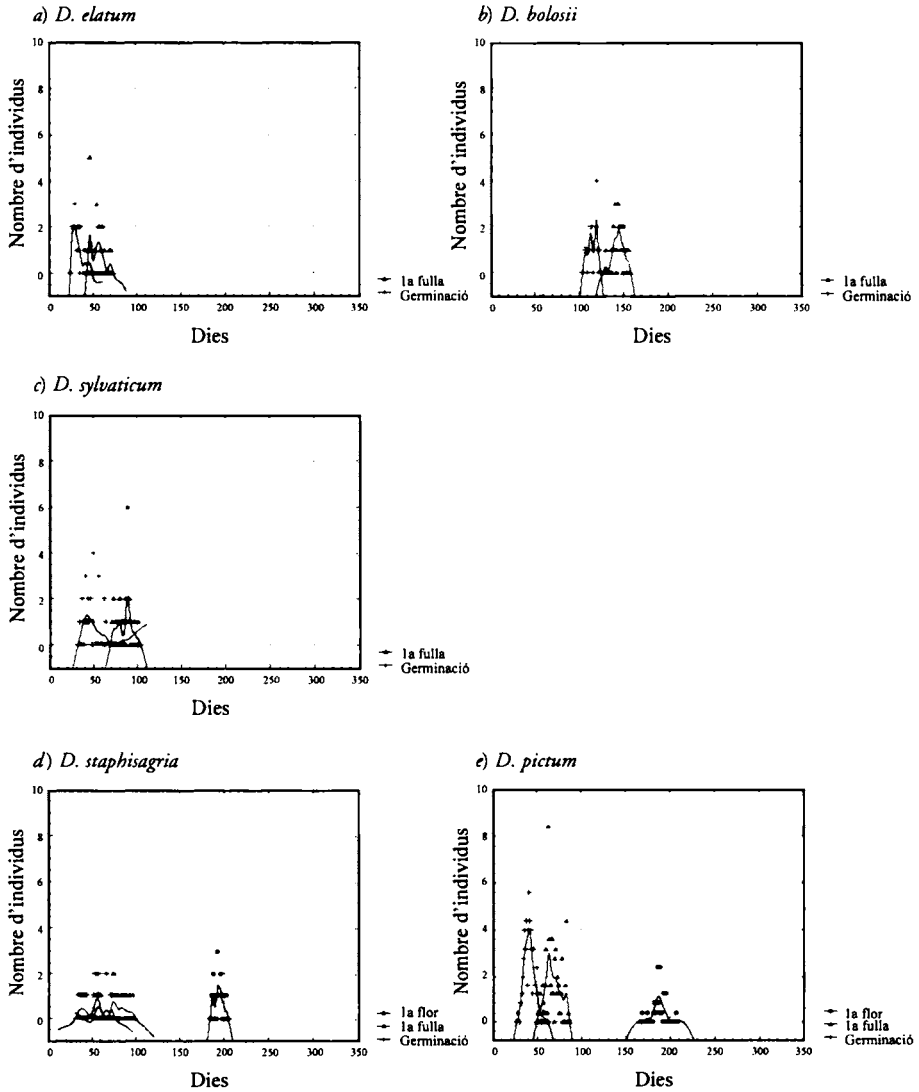
Pel que fa a la temperatura de germinació, tot i que pot variar lleument segons el tàxon, sembla que els diversos autors consideren que les temperatures òptimes van de 8 a 15 °C o alternants (Harrington, 1921; Barton, 1932, 1935; Baskin i Baskin, 1974, 1994; Edwards, 1981; Trifonova, 1986; Carpenter i Boucher, 1992; Katsuki *et al.*, 1994), i que a temperatures superiors als 25 °C les llavors pràcticament no germinen. Quant a les condicions de llum i foscor, hem trobat referències contradictòries; segons Hoffman (1985), les granes germinen més bé a la foscor que a la llum, Nautiyal i Kaushik (1988) opinen tot el contrari, mentre que Carpenter i Boucher (1992) mantenen que aquest factor no hi influeix gens. Aquests autors van assajar amb diferents espècies de *Delphinieae*, cosa que ens porta a concloure que cada tàxon requereix unes condicions particulars. En les nostres proves en placa de Petri no hem notat grans diferències pel que fa a aquesta variable, i a l'hivernacle les granes estaven soterrades i sotmeses a les variacions diàries naturals.

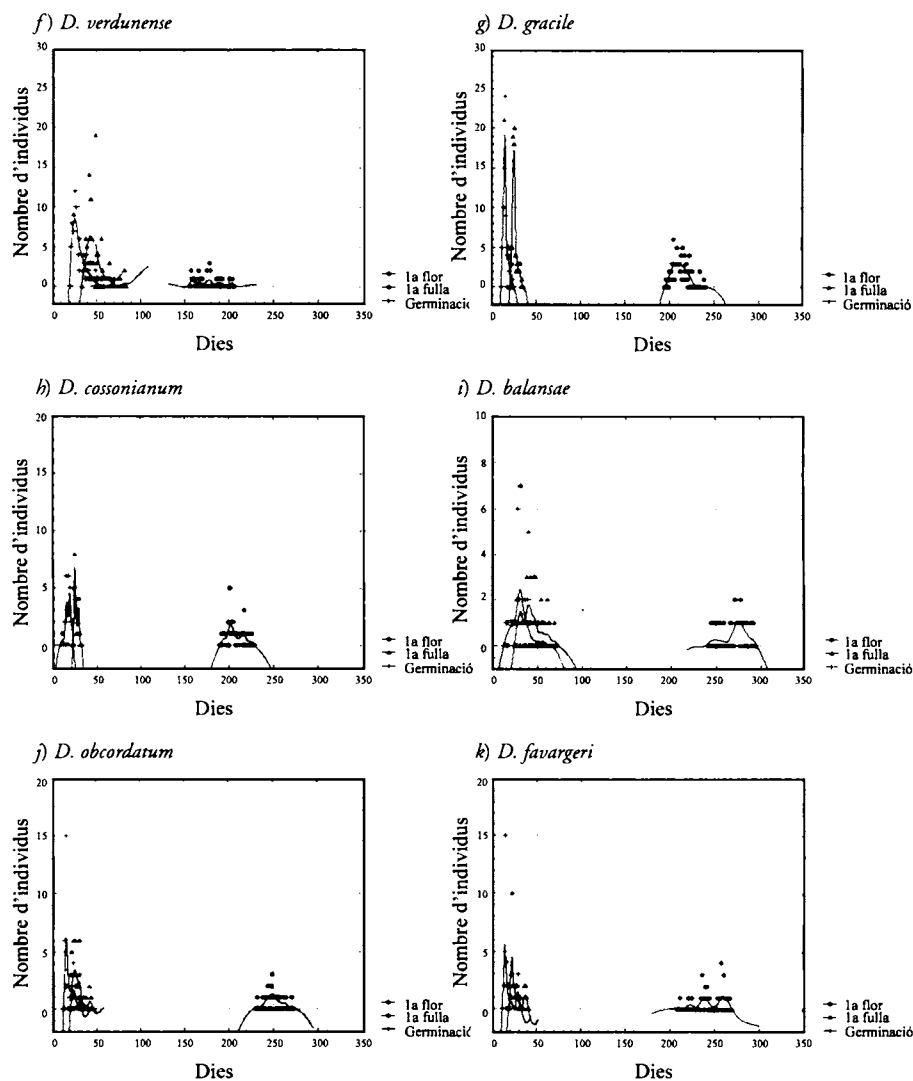
En les espècies que hem assajat, hem trobat una diferència prou remarcable entre els resultats de les taxes de germinació en placa de Petri i en els germinadors a l'hivernacle; per a explicar-la podríem aventurar algunes hipòtesis, com ara que el sòl conté microorganismes que ajuden a trencar la coberta i també precursors d'hormones, o que té un efecte filtrant de les radiacions (Peñuelas, com. pers.).

3.3. DESENVOLUPAMENT

A partir de les granes germinades es va fer un seguiment en el temps de les plàntules, controlant l'emissió de la primera fulla, el ritme de formació de la roseta i l'antesi de la primera flor. Les dades es troben a la taula 3.5 i als gràfics de la figura 3.1.

Pel que fa a l'aparició de la primera fulla, una vegada han emergit els cotilèdons, se segueix evidenciant una clara dicotomia quant al ritme entre els tàxons perennes i els anuals; els primers són molt més lents. Dins dels tàxons anuals, les espècies del subgènere *Staphisagria* triguen més a emetre la primera fulla que les del subgènere *Delphinium*, perquè la plàntula és notablement més gran. En aquest cas, però, *D. pictum* tarda, de mitjana, més dies que *D. staphisagria* a emetre la primera fulla una vegada ha germinat, bé que, comptant des del dia de sembra va més ràpid. Per tant, en *D. staphisagria* les dues corbes s'encavalquen més (figura 3.1.d), fet que té la seva importància, com més endavant argumentarem. Un fenomen similar té lloc en *D. balansae*, en esguard d'altres espècies anuals del grup (figura 3.1.i). Les consòlides presenten un comportament semblant a les espècies anuals del subgènere *Delphinium*.

FIGURA 3.1. Germinació i desenvolupament en la tribu *Delphinieae*.

FIGURA 3.1. Germinació i desenvolupament en la tribu *Delphinieae*. (Continuació.)

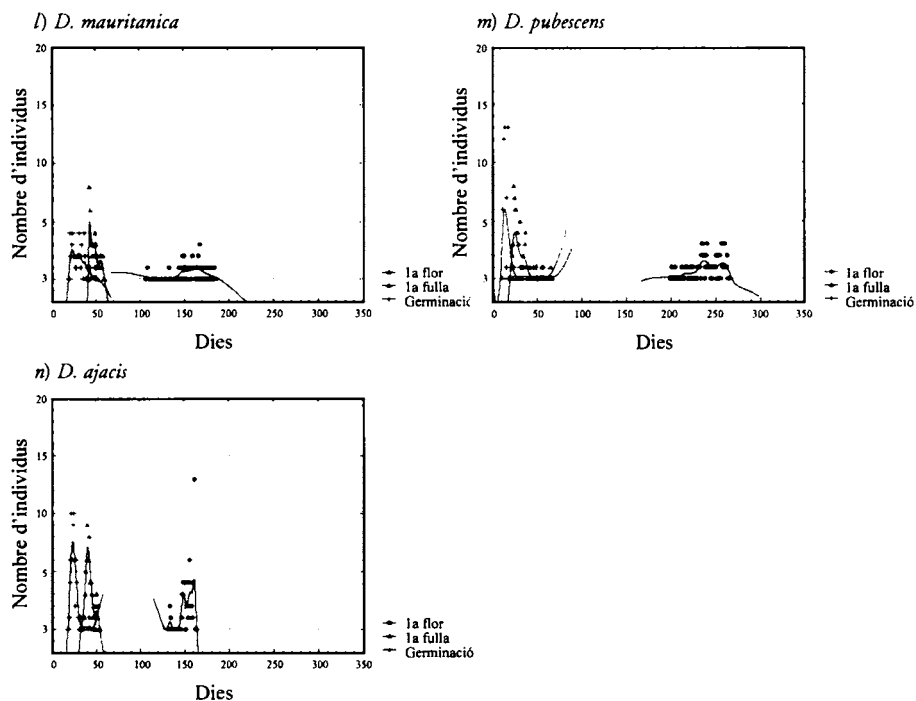


FIGURA 3.1. Germinació i desenvolupament en la tribu *Delphinieae*. (Continuació.)

Dins les espècies estudiades, el desenvolupament de les rosetes de fulles basals és també més lent en les espècies perennes i no sempre culminen en una tija florífera el primer any. Dins dels tàxons anuals, els del subgènere *Staphisagria* desenvolupen la roseta amb més lentitud que les altres espècies, a causa probablement que la mida de les fulles i el port són molt més grans. Dins del subgènere *Delphinium*, les espècies marroquines *D. obcordatum*, *D. favargerii* i *D. macropetalum* es desenvolupen molt ràpidament, produeixen moltes fulles i donen lloc a rosetes basals molt ufanoses (de fet, els exemplars trobats al camp eren força grossos i molt ramificats). Les espècies peninsulars *D. verdunense* i *D. gracile* tenen un ritme comparable, més lent que les espècies nord-africanes esmentades, i això es fa palès també amb les seves rosetes de fulles, comparativament més petites. Probablement aquestes diferències són degudes al fet que les espècies nord-africanes viuen en unes condicions molt més extremes que les pe-

ninsulars; quan les condicions són favorables i disposen d'abundants nutrients es desenvolupen amb molta més força. *D. balansae* i *D. cossonianum* són encara més lents, tot i que poden arribar a produir rosetes força denses. Dins les con-sòlides, *C. ajacis* produeix rosetes més grans i espesses que les altres dues, però també el seu port sol ser més gran, i el ritme és semblant a *D. verdunense* o *D. gracile*. Amb tot, cal tenir present que aquests tàxons presenten una gran plasticitat de mides, depenent de la disponibilitat dels recursos.

3.4. DESCRIPCIÓ DEL CICLE ANYAL

Espècies anuals

En els tàxons anuals, o teròfits, el cicle vital coincideix amb l'anyal. Les llavors romanen a terra des del final d'estiu o el principi de tardor, una vegada han madurat els fol·licles i ha tingut lloc la dispersió. Germinen majoritàriament a la primavera, quan les condicions ambientals els són favorables. Moltes, per tant, mostren una estratègia de *seed-bank*. Desenvolupen amb certa rapidesa una roseta de fulles. Es produeix, després, un cert deturament i romanen en aquest estadi força temps (bé que l'emissió de fulles pot ser continuada), durant el qual acumulen substàncies per al desenvolupament posterior. Emeten finalment una tija florífera més o menys ramificada, depenent de cada tàxon (vegeu l'apartat 2.2) i dels recursos disponibles, que anirà eclosionant gradualment. A mesura que s'esdevé la floració, les fulles basals s'assequen i es desprenen; la tija, amb el temps, adquireix un aspecte de canya seca. En general, el període de floració de les espècies anuals és més llarg i esglaonat que el de les perennes (figures 3.1), està estretament relacionat amb el grau de ramificació, i fa possible un període més llarg d'exposició de les flors als pol·linitzadors. Com ja hem indicat anteriorment, sovint té lloc l'emissió de noves flors, cosa que permet l'existència, en un moment donat, de poncelles, flors descloses i fol·licles madurs en el mateix peu i que incrementarà la producció final de granes per individu. Aquest fenomen, força habitual en el subgènere *Delphinium*, l'hem detectat molt aïlladament en el subgènere *Staphisagria*, que mostra, en general, un comportament més similar al de les espècies perennes. A la tardor, si les pluges són abundants i les condicions adequades, poden tenir lloc segones florides. Posteriorment, les plantes fructifiquen i dispersaran les granes, i es tornarà a reiniciar el cicle.

Les espècies del subgènere *Staphisagria* han estat descrites tradicionalment com a biennals (Maire, 1964; Davis, 1965; Aboucaya, 1983; Verlaque *et al.*, 1991; Blanché, 1991; Pawlowski, 1993; Guyot i Muracciole, 1995; Loisel *et al.*, 1995; Tamura, 1995). En les nostres experiències sempre s'han comportat com a anuals

estrictes, germinant, florint i realitzant tot el cicle en un any, tant els individus conreats a l'hivernacle en condicions experimentals, com els observats al camp. Alguns d'ells estant en plena floració conservaven encara les fulles cotiledonars, sobretot *D. staphisagria*. Blanché (1991) observa també cotilèdons en alguns plecs d'herbari florits. En cas de ser biennals, aquestes plantes ho deuen ser de manera facultativa, tot i que mai no hi hem detectat aquest comportament.

Espècies perennes

El cicle biològic de les perennes també s'inicia amb la germinació de les granes, moltes de les quals presenten fenòmens de dormància acusats. Emeten una roseta de fulles que el primer any no sol prosperar ni produeix tiges floríferes, ja que el seu desenvolupament és molt més lent. Probablement la planta tendeix a invertir els esforços en acumular substàncies de reserva per a realitzar el cicle amb èxit en properes temporades.

El cicle anyal de les *Delphinieae* perennes, una vegada han germinat i s'han establert, consta de dues etapes: una de repòs o de latència (que pot durar de tres a vuit mesos) i una de creixement vegetatiu i reproductiu. En la primera, el rizoma es manté soterrat i actua com a magatzem de substàncies de reserva, per tal de superar el període de condicions desfavorables. Les plantes d'alta muntanya, durant aquesta etapa, solen estar cobertes de neu, que les aïlla tèrmicament i les protegeix de les fortes baixades de temperatura que podrien influir en el rebrotament i la floració posteriors (Kuchenreuther, 1990; Inouye i McGuire, 1991). En la segona etapa (de nou a quatre mesos) té lloc el creixement vegetatiu i el desenvolupament reproductiu (floració, fructificació i dispersió de granes). Com que els brots en repòs resten sota terra, cal considerar que la planta es comporta com a geòfit, tal com van descriure Tamura *et al.* (1977) i Tamura (1995).

A l'època del desglaç en les plantes d'alta muntanya, i força més aviat en les espècies de zones baixes, es desenvolupa el rizoma. Brota una roseta de fulles basals que, en principi, si les condicions són adients, emetrà una tija florífera. Si ha tingut lloc reproducció vegetativa (per multiplicació o fragmentació del rizoma), el nombre de tiges pot incrementar-se. És força característic de totes les *Delphinieae* perennes, com s'esdevé també en les anuals, que, en començar a florir, se'ls assequin progressivament les fulles inferiors, segurament perquè la planta «concentra» l'energia i els recursos en el desenvolupament floral. Finalment, una vegada s'ha produït tota la fase reproductiva, la part aèria mor i la planta torna a entrar en etapa de repòs.

Hem observat en la sèrie *Fissa* i, especialment, en *D. bolosii* —en la qual hem pogut realitzar un seguiment més perllongat— que no totes les rosetes de fulles aca-

ben emetent la corresponent tija floral; de vegades, les fulles s'assequen i el rizoma resta latent fins a l'any següent o fins més enllà. Aquest fet, relacionat amb condicions ambientals adverses, representa probablement un estalvi energètic i depèn, en gran part, de les substàncies de reserva que hagi emmagatzemat la planta prèviament. Es tracta d'espècies molt sensibles a la sequera. Segons les condicions ambientals poden pansir-se'ls les fulles, deturar el creixement i no emetre tiges o bé, si estan florides, poden mantenir l'estructura sense arribar a fructificar (prenen una consistència papiràcia). Amb tot, el rizoma no es veu afectat i el proper any pot rebrotar de nou, fenomen que hem comprovat experimentalment tant en plantes conreades a l'hivernacle com en el camp. Observacions similars van efectuar Lewis i Epling (1959) en *D. gypsophyllum* Ewan. Durant diversos anys en què les condicions foren més extremes semblava que les plantes havien desaparegut, però finalment van rebrotar; els rizomes més vells van sobreviure més bé.

3.4.1. REPRODUCCIÓ VEGETATIVA

Els òrgans subterranis de reserva, que poden estar més o menys tuberificats segons el tàxon, són l'única part que sobreviurà durant l'etapa de latència en les *Delphinieae* perennes. A vegades, es poden multiplicar espontàniament, fragmentar-se i donar lloc a nous individus (Markowsky, 1972; Brink, 1980; Rawat *et al.*, 1992). En la majoria d'espècies perennes estudiades, les taxes de germinació són força baixes (vegeu l'apartat 3.2) i, per tant, la reproducció vegetativa ha de fer, suposadament, un paper molt important en la conservació o en l'increment de la població.

L'arrel dels acònits ha estat un caràcter taxonòmic molt emprat en la sistemàtica del gènere (Tamura, 1995). En la secció *Lycotconum* és una arrel rizomatosa, mentre que en el subgènere *Aconitum* és força tuberificada i napiforme, però no rizomatosa. La majoria d'acònits, tot i ser perennes, semblen comportar-se com a «biennals» (Stapf, 1905; Rawat *et al.*, 1992; Dong i Li, 1990, 1992). A l'estiu, cada arrel mare produeix una tija aèria simple i diferencia una nova gemma que donarà lloc a una arrel col·lateral. A la tardor —final de l'estació de creixement— la tija i l'arrel inicial moren i només roman l'arrel col·lateral que hiverna. A la primavera següent, aquesta arrel rebrota i produeix una tija florífera i una nova arrel col·lateral. El vigor d'una planta individual és manté d'estació en estació (Brink, 1980). Ocasionalment, una planta pot produir petites arrels a més de l'arrel col·lateral grossa, però han de passar diversos anys fins que una d'aquestes assoleixi la mida adient per a produir una tija florífera. A part d'aquestes petites arrels, la reproducció vegetativa es limita a un reemplaçament d'individus en la majoria de poblacions, reemplaçament que esdevé molt important per al manteniment de la població.

El nombre de tiges aèries està en relació amb el nombre d'arrels produïdes, ja que cadascuna només produeix una tija (Rawat *et al.*, 1992).

Brink (1980) descriu per a algunes poblacions d'*A. columbianum* uns òrgans de propagació vegetativa addicionals, que anomena *bulbil·les*. Neixen a les axil·les de les fulles de les tiges aèries, cauen, creixen i donen lloc a noves plantes. Aquest mateix autor fa notar, però, l'eventualitat d'aquest fet, ja que hi ha poblacions que en presenten i d'altres que no, característica que es manté en condicions experimentals. Aquest tipus de propagació no l'hem detectat en cap dels tàxons estudiats.

La població de Las Honfrías (Salamanca) d'*A. napellus* subsp. *castellanum*, en què vam observar una elevada germinació al camp (hi havia nombroses plàntules), també presentà un índex de reproducció vegetativa molt alt en els testos a l'hivernacle, cosa que ens fa pensar en una població marcadament en expansió. També hem detectat, en condicions d'hivernacle, una reproducció vegetativa molt activa en *A. anthora*, amb producció de moltes petites arrels engruixides a partir de la inicial.

Hem comprovat experimentalment que els individus ornamentals perennes del grup de *D. elatum* poden reproduir-se fàcilment per esqueixos o *cuttings* (Edwards, 1981; Basset, 1992), tallant i sembrant l'ull que apareix a la base de la tija quan s'inicia el rebrotament. En *D. bolosii*, si es fragmenten verticalment alguns rizomes prou engruixits que presentin dues gemmes apicals, s'aconsegueix obtenir dos individus. Aquest fet ha estat aprofitat per a propagar vegetativament individus de poblacions amenaçades (sense malmetre les poblacions naturals), tramesos al Conservatoire Botanique National de Brest, on tenen cura de la conservació *ex situ* de plantes en perill. En les poblacions naturals, el rizoma forma expansions que poden acabar desprenent-se i donar lloc a nous individus. En la sèrie *Pentagyna*, el fenomen de propagació vegetativa també és molt factible, puix que sovint d'un sol rizoma poden aparèixer nombroses tiges floríferes en anys successius.

3.5. FLORACIÓ

Floració en la inflorescència

En els tàxons perennes i en el subgènere *Staphisagria*, l'antesi té lloc de manera ascendent i gradual al llarg de la inflorescència, cosa que afavoreix l'al·logàmia (vegeu l'apartat 4.4.3). Floreix primer el raïm principal i després els laterals (si n'hi ha). En la resta d'espècies anuals, molt més ramificades, l'antesi és molt més aleatòria i les flors eclosionen progressivament per raïms d'últim grau de ramificació. El ritme d'eclosió de les flors és, com a terme mitjà, de 4-5 flors per dia.

Desenvolupament floral

El desenvolupament dels òrgans sexuals de la flor és proteràndric (mecanisme que intenta evitar l'autogàmia; vegeu el capítol 5). Quan els estams maduren i es fan dehiscent, s'estiren fins a situar-se just per sota dels pètals laterals, en el gènere *Delphinium*, per sota dels sèpals, en *Aconitum*, o per sota dels lòbuls dels nectaris, en *Consolida*. Després realitzen un moviment descendent i s'allunyen de la zona on posteriorment emergirà el pistil, que madurarà progressivament (aquesta separació espacial dels òrgans sexuals s'anomena *hercogàmia*). Un cop els pistils, que han esdevingut receptius, han estat pol·linitzats, les peces florals (pètals i sèpals) cauen al cap d'un o dos dies, havent acomplert la seva tasca d'atracció dels pol·linitzadors. Si no arriba pol·len al pistil, l'estigma intenta incrementar al màxim la seva superfície, que acabarà degenerant. Les peces florals, en aquest cas, no cauen fins al cap de molts dies.

3.5.1. FENOLOGIA DE LA FLORACIÓ

A partir de les observacions de camp, les dades experimentals i les dades que reporta la bibliografia (Maire, 1964; Blanché i Molero, 1986; Molero i Blanché, 1986; Blanché, 1991; Tutin *et al.*, 1993) podem confirmar que les espècies de la tribu *Delphinieae* a la Mediterrània occidental floreixen al final de la primavera o durant l'estiu. Probablement s'han adaptat als períodes de més activitat dels vectors pol·linitzadors. No coneixem cap cas de floració exclusivament hivernal, bé que algunes espècies anuals poden tenir, com hem indicat repetidament, segones florides fora del període habitual, o que d'altres tàxons poden allargar la floració fins ben entrada la tardor (com en *A. napellus*), depenent de les condicions meteorològiques. Els mesos de floració s'indiquen a la taula 4.23.

En línies generals, observem que l'altitud endarrereix el desenvolupament de les plantes, especialment les de l'alta muntanya, perquè les condicions són més extremes i sovint el sòl és cobert de neu fins ben entrada la primavera. El rebrotament i el desenvolupament vegetatiu s'inicien més tard que en les espècies que viuen a terra baixa. El període favorable és més curt i s'esdevé a l'estiu, quan probablement es produeixen els pics de màxima activitat dels abellots, principals pol·linitzadors d'aquestes plantes (vegeu el capítol 4). D'altra banda, l'increment de latitud, en alguns casos, pot produir l'efecte contrari; moltes espècies nord-africanes com ara *D. macropetalum* o *D. cossonianum* tenen una floració més primerenca en esguard dels altres membres peninsulars de la tribu. Però cal tenir present que els factors geogràfics, ecològics o climàtics no són els únics que determinen la fenologia de les plantes. Algunes viuen simpàtricament i mostren rit-

mes ben diferenciats, molt importants com a mecanismes d'aïllament reproductiu (vegeu l'apartat 5.2.4.2).

Atès que fer un seguiment fenològic de tants tàxons és complicat per qüestions de limitació de temps i de llunyania de moltes poblacions, n'hem fet alguns més concrets al camp, i algunes proves en condicions d'hivernacle, durant els anys 1992-1995.

Seguiment de camp

Seguiment 1: *Aconitum* i *D. montanum*

Un exemple d'espècies simpàtriques, sotmeses a les mateixes condicions ambientals i ecològiques, es presenta a la vall d'Eina (alta Cerdanya), en què conviuen de costat quatre espècies de *Delphinieae*. La figura 3.2 mostra el diagrama de la floració i la fructificació d'aquests tàxons, construït sobre la base de nombroses visites a les poblacions. Les tres espècies d'*Aconitum* presenten una fenologia floral un xic diferent, tot i que en alguns moments els períodes de floració poden sobreposar-se i, per tant, l'aïllament fenològic no és complet. *A. lycoctonum* és el més primerenc, seguit d'*A. napellus*, i el més tardà és *A. anthora*. *D. montanum*, donada l'altitud a què habita (1.980 m), és, dels tàxons de *Delphinium* estudiats, el que mostra la floració més tardana, força coincident amb la dels acònits. S'inicia a la mateixa època que *A. napellus*. Alguns dies arriben a coincidir totes quatre espècies en flor. Les barreres entre aquests tàxons deuen ser (vegeu el capítol 5), molt possiblement, genètiques, ja que les petites diferències ecològiques no són suficients perquè actuïn de barrera.

D'altra banda, cal remarcar l'existència de dos models de fenologia floral: *A. napellus*, que té una floració molt esglaonada i pot romandre en flor fins a final de tardor o principi d'hivern, i la resta de tàxons, que presenten una floració més curta. Aquest allargament de la floració, que permet un temps d'exposició més llarg als pol·linitzadors, a vegades no reporta cap avantatge, perquè les primeres neus cobreixen els individus.

Seguiment 2: *D. bolosii*

En *D. bolosii* hem pogut fer un seguiment més constant de les dues úniques poblacions conegudes. La floració és força curta, ja que dura tres o quatre setmanes (de principi de juny a principi de juliol). La fructificació i dispersió de les granes dura al voltant d'un mes i mig (figura 3.3). Mitjançant les observacions de camp, hem constatat que la població de la Noguera (BOL1) comença a florir una setma-

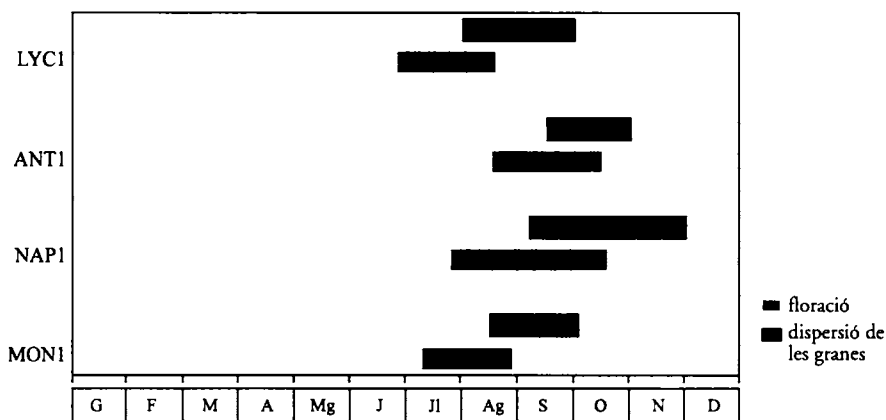


FIGURA 3.2. Floració i fructificació de les *Delphinieae* de la vall d'Eina.

na abans que la d'Ulldemolins (BOL2). En condicions d'hivernacle, les floracions es van avançar respecte al camp, probablement perquè les condicions climatològiques de Barcelona són més suaus, però se segueix mantenint aquesta diferència d'una setmana entre ambdues poblacions; per tant, tot i que les plantes s'aclimatin, conserven un cert ritme intern.

Aquesta floració en un període tan curt i en pic és deguda, d'una banda, al tipus d'inflorescència: un raïm principal, amb nombroses flors, amb molt poques branques laterals, o cap, que mai no emeten noves flors (el ritme de floració és, com a terme mitjà, de 4-6 flors eclosionades per dia). De l'altra, al fet que la majoria d'individus floreixen gairebé simultàniament. Podria tractar-se d'una estratègia per a potenciar l'efecte taca i augmentar la vistositat per als pol·linitzadors. En aquest sentit, és ressenyable que en aquesta espècie hem detectat un ampli espectre de visitants florals (vegeu el capítol 4).

A més, aquestes plantes són especialment sensibles a la calor i a la sequera. L'estiu de l'any 1994, extraordinàriament sec i càlid (es va arribar en diverses ocasions a temperatures de 40 °C a l'ombra), es va poder diferenciar fàcilment la influència d'aquest factor, ja que en amunt d'un punt determinat de la tija tots els fol·licles estaven avortats, i aquest fenomen es repetia en molts individus. Ja de natural, aquestes plantes tendeixen a situar-se en llocs arrecerats i protegits: a la Noguera,

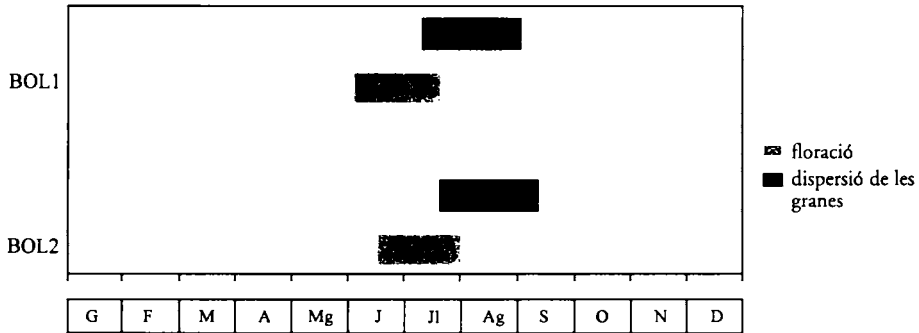


FIGURA 3.3. Floració i fructificació de les dues poblacions de *D. bolosii*.

només les trobem a l'obaga, la zona més protegida i humida, i a Ulldemolins cerquen protecció enmig de la bardissa (tendència que també observem en les poblacions estudiades de *D. fissum*). La floració ràpida permet a la planta de reproduir-se abans que arribi la calor forta dels mesos de juliol i agost.

Les dades d'hivernacle (totes les poblacions han estat sotmeses a les mateixes condicions) demostren que *D. bolosii* floreix més aviat que *D. fissum*. En general, les poblacions dels Alps Marítims (FIS3 i FIS4) —la subsp. *fissum*— floreixen més aviat que les de Salamanca (FIS1 i FIS2) —la subsp. *sordidum*— i, al seu torn, la població de Las Honfrías (FIS2) s'endarrereix més que la de Villarino, probablement perquè viu a més altitud.

Seguiment a l'hivernacle

Quant a l'eclosió de la primera flor (taula 3.5 i figura 3.1), pràcticament no podem dir res dels tàxons perennes, perquè gairebé no van florir el primer any, excepte *D. balansae*, en què va florir un 59,5 % dels individus germinats. Els tàxons anuals floreixen entre 6 i 8 mesos després de la sembra. Hem de tenir present, però, que els resultats de la floració en condicions d'hivernacle no sempre es poden ex-

trapolar a les poblacions del camp; depenen, en gran part, de les dates de sembra i de les condicions ambientals, tot i que sembla que mantenen un cert ritme intern. Així doncs, hem estudiat alguns casos en què la data de sembra ha estat la mateixa, per tal de comparar el seu comportament en igualtat de condicions.

Seguiment 3: Subgènere *Staphisagria*

En les poblacions naturals, la floració de *D. staphisagria* s'avança aproximadament un mes a la de *D. pictum*, fet que havia suggerit l'existència de barreres fenològiques en el cas de Mallorca, on aquestes dues espècies viuen simpàtricament (Blanché, 1990, 1991). Si tenim en compte que les granes de *D. staphisagria* es desenvolupen més lentament i tarden molt més a madurar, a dispersar-se i a germinar a causa de la seva mida i, en canvi, la floració s'avança, l'única explicació possible és que deuen compensar aquella lentitud completant les altres fases de manera més ràpida.

Vam estudiar el comportament i desenvolupament paral·lel d'aquestes plantes sembrant granes d'ambdues espècies en la mateixa data (13 de setembre de 1994). Tot i que *D. staphisagria* va mostrar un període de germinació i un desenvolupament inicial més lent que *D. pictum*, van acabar florint a la mateixa època, com podem apreciar a la figura 3.4, cosa que confirma la tendència d'aquella a completar el cicle més ràpidament. En el procés d'emissió de la primera fulla, ja es detecta aquesta tendència.

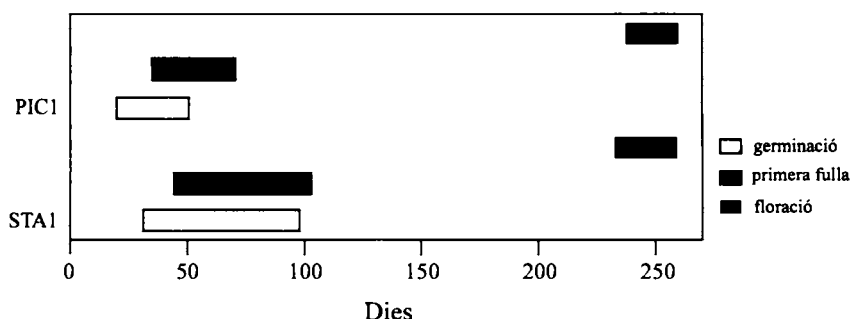


FIGURA 3.4. Desenvolupament i floració de *D. pictum* i *D. staphisagria* en condicions d'hivernacle (data de sembra: 13/9/94).

Seguiment 4: Subgènere *Delphinium*

El subgènere *Delphinium* i el gènere *Consolida* tenen una floració força esglaonada i llarga. A més, el tipus de ramificació i l'increment del nombre de flors per individu en comparació amb les perennes (poden emetre noves flors) provoca que la floració individual sigui comparativament més llarga i augmenti, d'aquesta manera, l'exposició als pol·linitzadors. Les observacions de camp demostren que *D. cossonianum* i *D. macropetalum* són els més primerencs. *D. obcordatum* i *D. fava-geri* tenen un ritme similar i, de les espècies nord-africanes, *D. balansae* és el més tardà. Les espècies peninsulars —*D. gracile* i *D. verdunense*— presenten ritmes de floració molt semblants i són molt més tardanes. Podem entreveure, doncs, que les espècies de latituds més baixes (les nord-africanes) són més primerenques, probablement perquè les condicions favorables s'assoleixen abans.

En aquest subgènere vam realitzar una experiència anàloga a la del grup anterior, comparant el desenvolupament i la floració de diverses espècies sembrades el mateix dia, el 13 de setembre de 1994 (figura 3.5). Dels resultats obtinguts, cal ressenyar que *D. cossonianum* fou el més primerenc, coincidint amb les observacions de camp,

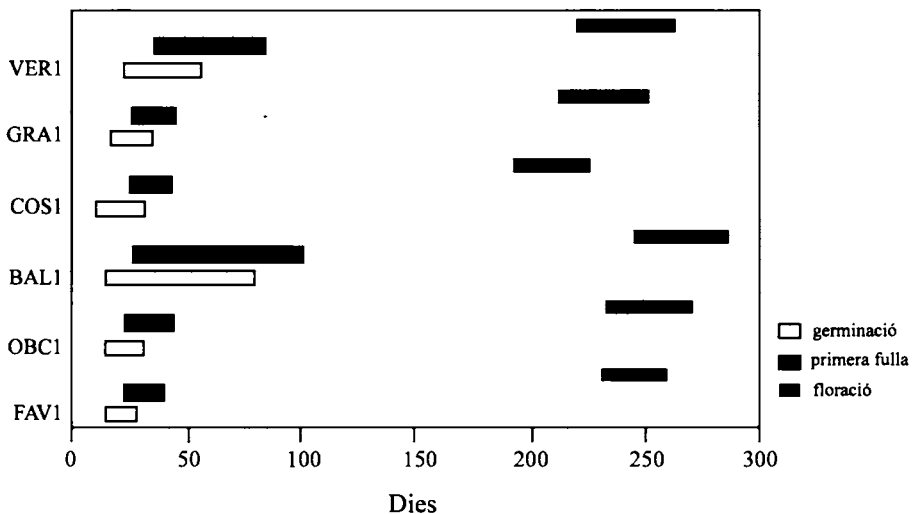


FIGURA 3.5. Desenvolupament i floració de les anuals del subgènere *Delphinium* en condicions d'hivernacle (data de sembra: 13/9/94).

i *D. balansae*, el més tardà. A més, aquesta darrera espècie té un ritme notablement més lent que les altres, atribuïble amb tota seguretat al seu caràcter perenne.

Sèrie *Pentagyna*

Per a la sèrie *Pentagyna*, atesa la llunyania de les poblacions, només tenim dades d'hivernacle i bibliogràfiques; però totes les plantes cultivades van estar sotmeses a les mateixes condicions. *D. emarginatum* subsp. *emarginatum* i *D. pentagynum* són de floració més primerenca (en condicions experimentals van florir des de mitjan maig fins a principi de juny), seguits de *D. sylvaticum* (durant el juny) i, per últim, *D. emarginatum* subsp. *nevadense* (final de juny principi de juliol), clarament molt més tardà, probablement perquè viu en ambients submediterranis i a més altitud (1.200 m) que els altres, marcadament mediterranis. Les diferències entre els dos tàxons de Tunísia (EMA1 i SYL1) es van detectar també en condicions de camp (Blanché, com. pers.).

Gènere *Consolida*

En *Consolida* és destacable que, en condicions experimentals, *C. mauritanica* i *C. ajacis* van florir més aviat que *C. pubescens* (taula 3.5), la qual, fins i tot, havia estat sembrada abans; mentre que la floració al camp d'aquesta darrera espècie és la més primerenca.

3.6. DISPERSIÓ DE LES GRANES

Anàlogament a les síndromes de pol·linització, hi ha sistemes de dispersió que formen part del procés reproductiu i que són els responsables que les granes restin a prop o viatgin lluny dels parentals, amb la conseqüent expansió de la població (Pijl, 1972; Stuessy, 1990). Hi ha diversos vectors de les diàspores: la planta mateixa (autocòria), els animals (zoocòria), el vent (anemocòria) o l'aigua (hidrocòria), només per citar els més importants.

Els fruits de totes les *Delphinieae* estudiades presenten un mecanisme de postcarpotropisme: quan s'han fecundat els carpels —que formen un angle aproximat de 45° respecte de la tija— i han caigut les peces florals, aquells efectuen un moviment ascendent per col·locar-se pràcticament paral·lels a la tija i verticals respecte del sòl. Les tiges florides, sovint molt llargues en algunes espècies (en *D. bolosii*, per exemple, arriben fàcilment al metre i mig), poden caure o torçar-se a causa del vent,

la pluja, el trepig d'un animal o qualsevol altre factor ambiental; si això passa, els fruits modifiquen la seva posició per tal de mantenir-se sempre verticals respecte del sòl, com s'il·lustra a la figura 3.6. Aquest mecanisme, que també s'ha descrit en altres plantes com *Pinguicula longifolia* (García, 1993), fa possible que la dispersió de les granes sigui molt més gradual.

Quan el fol·licle madura, perd aigua, i això ocasiona l'obertura de la sutura ventral. En aquest moment, les granes morfològicament desenvolupades estan poc adherides i surten amb facilitat. L'alliberació, però, és gradual (Epling i Lewis, 1952), atès que els fol·licles, sempre verticals respecte del sòl, mai no estan oberts del tot. De vegades, les canyes seques de plantes situades en llocs prou arrecerats o protegits poden contenir granes que no s'hagin dispersat (cas freqüent en *D. staphisagria*, ja que la mida de les llavors en dificulta l'alliberament). Sovint, les granes malformades o depredades no es dispersen bé.

El temps de maduració de les granes dins del fol·licle, comptat a partir de la pol·linització del pistil, està en clara relació amb la mida d'aquelles. Com a terme general, les granes de la major part de *Delphinieae* estudiades tarden un mes a desenvolupar-se i dispersar-se. *D. staphisagria*, que té les granes significativa-

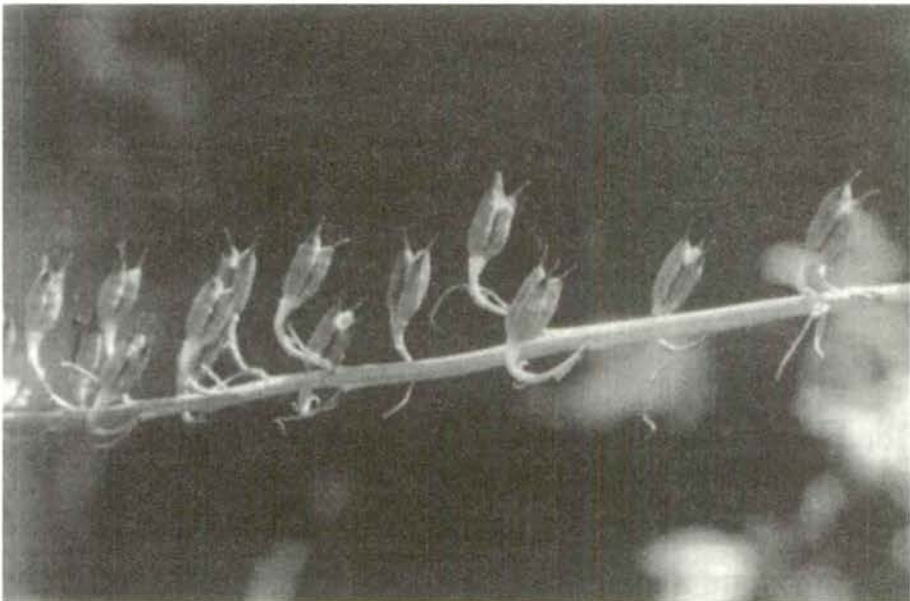


FIGURA 3.6. Postcarpotropisme dels fol·licles en *D. bolosii*.

ment més grosses, triga dos mesos llargs. Per contra, en les anuals del subgènere *Delphinium*, de granes més petites, el temps és lleugerament inferior al mes (uns 20-25 dies). En el moment de la dispersió, les granes estan externament ben desenvolupades, però internament no són del tot madures, ja que en general els embrions de les ranunculàcies (Tamura i Mizumoto, 1972; Tamura, 1995) i, en particular, els d'aquesta tribu (Thompson, 1968; Trifonova, 1986; Dong i Li, 1992; Baskin i Baskin, 1994) completen el seu creixement i la diferenciació morfològica amb certa lentitud. Es poden distingir, doncs, dues fases en la maduració seminal, predispersió i postdispersió, relacionades probablement amb les estratègies de *seed-bank*. En el cas de *D. staphisagria*, el fet que la floració al camp s'avanci un mes i en tardi dos a madurar farà que coincideixi amb *D. pictum* en el moment de la dispersió.

Característiques morfològiques de les granes

Dins les *Delphinieae* hi ha una gran diversitat morfològica de llavors, sovint emprada com a caràcter taxonòmic de primer ordre per a la diferenciació infragènica (Gáyer, 1909a, 1909b; Seitz, 1969; Malyutin, 1973, 1987; Trifonova, 1984a, 1984b, 1990).

El gènere *Aconitum* presenta granes subpiramidals, de secció triangular, amb ales longitudinals més o menys desenvolupades, que tendeixen a evolucionar cap a formes subcòniques de secció circular. Aquest canvi és degut a la reducció de les ales longitudinals i l'aparició d'anells transversals a causa de l'opressió o l'expansió de les cèl·lules epidèrmiques (Molero i Puig, 1990). Aquesta tendència evolutiva sembla provocada per canvis morfològics funcionals per tal d'adaptar-se als diversos hàbitats (Cappelletti i Poldini, 1984). El grup més primitiu pel que fa a aquest caràcter sembla *A. anthora*, que habita en indrets secs i calents i amb escassa vegetació. Les seves llavors són grosses, llises i amb tres ales amples que en faciliten el transport pel vent. En contrast, en *A. lycoctonum*, que ocupa localitats més frescals i protegides, les granes adopten formes més subcòniques i aerodinàmiques. Les ales longitudinals són substituïdes per lamel·les transversals inserides helicoidalment, cosa que provoca un augment de la superfície de la llavor i una reducció de la densitat, i incrementa, conseqüentment, la flotabilitat i la facilitat de dispersió. *A. napellus* ocupa una posició intermèdia i les ales longitudinals de les seves granes pràcticament han desaparegut. A la vall d'Eina (alta Cerdanya), on conviuen aquestes tres espècies, ja s'intueixen aquestes tendències ecològiques, ja que *A. lycoctonum* se situa més a prop de l'aigua, *A. anthora* creix als prats i als vessants de la vall, en zones més obertes, i *A. napellus* ocupa una posició intermèdia.

En *Delphinium*, la diversitat seminal és més gran. Huth (1895) va establir una classificació de les llavors sobre la base de la secció i l'ornamentació. Blanché (1991), per als tàxons ibèrics i baleàrics, classifica les granes segons la forma en quatre tipus: subpiramidals (subgènere *Delphinastrum*), acampanades (subgènere *Oligophyllon*), sectoesferoïdals (subgènere *Staphisagria*) i subgloboses (subgènere *Delphinium*). Les llavors subpiramidals són llises i presenten als angles unes petites expansions en forma d'ales. Són les més similars a les dels acònits, semblen les més primitives i corresponen també a tàxons d'ambients alpins (*D. montanum*). Les granes acampanades estan recobertes d'esquames lliures disposades helicoidalment, que, en la sèrie *Fissa*, són amples i poc nombroses, i en la sèrie *Pentagyna*, més primes i abundants. Aquest segon tipus de granes posseeix una petita cavitat umbilical protegida per les esquames inferiors. Les granes sectoesferoïdals del subgènere *Staphisagria*, amb una ornamentació reticulada, no tenen forma definida, bé que recorden vagament els grills d'una taronja, puix que es disposen imbricades dins del fol·licle. S'acomoden a una disposició particular en cada fruit individual. Són les llavors de dimensions més grans de tota la tribu, almenys a la Mediterrània occidental. En el subgènere *Delphinium*, les granes són subgloboses i les més petites de totes. Estan recobertes per esquames soldades i la cavitat umbilical és molt més profunda que en les granes acampanades.

En *Consolida*, les granes presenten forma subpiramidal o subtetràgonal, amb una petita cavitat umbilical (Simon, 1986). Pel que fa a l'ornamentació, s'hi diferencien dos grans grups que corresponen a les dues seccions taxonòmiques: granes amb esquames fortament imbricades (*C. mauritanica* i *C. pubescens*) i granes amb lamel·les patents, més o menys contínues (*C. ajacis*).

A la figura 3.7 podem apreciar els principals tipus de morfologia seminal dels tàxons estudiats.

Disposició dins del fol·licle

Un altre factor que pot estar força relacionat amb la dispersió és la disposició de les granes dins del fol·licle.

El subgènere *Staphisagria* presenta les granes totalment encaixades entre elles, capiculades, per economitjar al màxim l'espai, especialment en *D. staphisagria*. Aquesta disposició i la seva mida gran fan que les granes trobin dificultats addicionals per a sortir del fol·licle i que sovint no s'allunyin gaire de la planta mare. El sistema de dispersió és barocòric, és a dir, per gravetat (Loisel *et al.*, 1995).

La forma subpiramidal de les granes dels acònits i de *D. montanum* també afavoreix una disposició més o menys encaixada (Molero i Puig, 1990). La presència d'ales fa pensar en una dispersió anemocora.

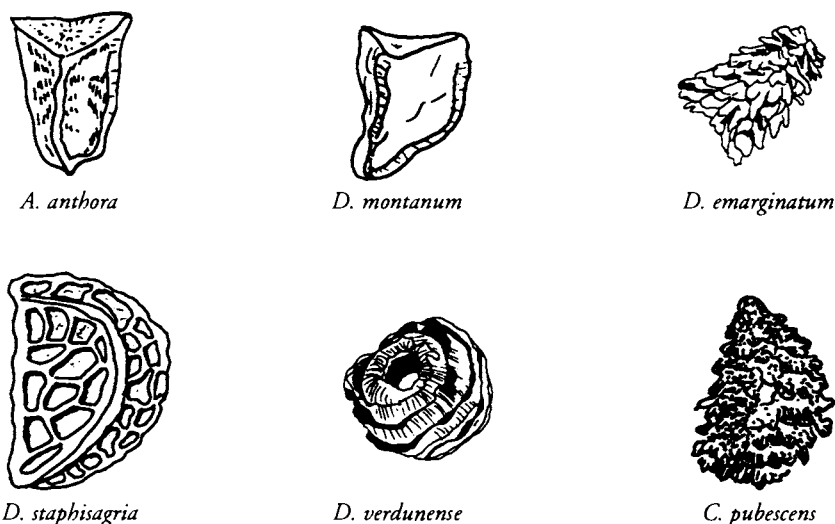


FIGURA 3.7. Tipus de granes en la tribu *Delphinieae* a la Mediterrània occidental.

La forma semiesfèrica o subglobosa de les granes del subgènere *Delphinium* impedeix la disposició encaixada i fa que quedin més lliures dins del fol·licle. Són més petites, lleugeres i fàcils de llançar a distàncies més grans, a part que les lamel·les o esquames poden afavorir el transport anemocòric. La cavitat umbilical els confereix flotabilitat a l'aire i/o a l'aigua, ja que les fa menys denses. La seva forma arrodonida els permet allunyar-se dels parentals per rodolament, possiblement impulsades per diversos agents ambientals (el vent, la pluja, un pendent, etc.). Sovint les espècies anuals creixen als marges de camins, perquè és on se solen acumular, arrossegades per la pluja (Blanché, com. pers.).

En la sèrie *Pentagyna*, amb un nombre molt elevat de granes per fol·licle (vegeu l'apartat 5.1), les nombroses esquames de les llavors produeixen un efecte semblant al d'una molla; les granes guanyen elasticitat (afavorida pel seu poc pes), i poden sortir disparades i assolir distàncies més grans. Les granes de la sèrie *Fissa* també presenten esquames, però com que aquestes són més grans i menys abundants, l'efecte d'elasticitat és notablement més petit. Podria ser, potser, una estratègia dins d'aquest grup, ja que sembla que la reducció de la mida de les esquames i l'increment del seu nombre és un caràcter més evolucionat (Blanché, 1991). L'increment de les esquames pot tenir, a més, altres funcions, com ara facilitar la separació dins del fol·licle o afavorir la retenció d'aigua en el moment de la germinació.

Mecanismes de dispersió

Tot i que no hi ha cap estudi monogràfic dels mecanismes de dispersió en *Delphinieae* a la Mediterrània occidental, a partir de les observacions dutes a terme podem postular, com a hipòtesi, diverses estratègies de dispersió en l'espai.

D'entrada, caldria diferenciar dues fases, la primera que seria la sortida de les granes del fol·licle, i la segona, l'allunyament posterior.

1a fase

a) Anemocòria: l'alliberament de les granes és gradual i continu per agitació eòlica, si el vent no és gaire fort, cosa que afavoreix que les granes quedin relativament prop de la planta mare.

b) Boleoanemocòria: mecanisme important de dispersió d'aquest grup, especialment en les espècies que fan tiges força llargues, com són la majoria de les perennes. Cal, però, el trepig d'algun animal o un cop de vent per promoure aquest efecte «catapulta», que pot impulsar les granes i llançar-les fins a 5 m (Cronin i Nielsen, 1978; Blanché, *loc. cit.*). Les turbulències de l'aire les poden transportar a distàncies més grans, sobretot les més lleugeres (que ja seria la segona fase).

c) Dispersió mecànica: degudes a l'efecte molla, en llavors que presenten nombroses esquames (sèrie *Pentagyna* i sèrie *Fissa*). L'elasticitat les pot impulsar a distàncies considerables.

d) Barocòria: té lloc en les espècies amb les granes de dimensions més grans, com són les del subgènere *D. staphisagria*. Aquest mecanisme afavoreix que les granes no s'allunyin gaire dels progenitors.

2a fase

a) Anemocòria: l'ornamentació de les granes d'aquests tàxons (presència d'ales, esquames, expansions laminars o anells membranosos laterals) sembla indicar una certa adaptació a la dispersió pel vent (Cappelletti i Poldini, 1984; Blanché, 1990, 1991). Algunes granes de tàxons d'ambient subalpí poden rodolar per damunt la neu o el glaç, que ofereix poca resistència, impulsades per aquest agent.

b) Zoocòria: Turnbull *et al.* (1983) apunten la dispersió de les granes per mitjà de formigues (mirmecocòria) en *Delphinieae* de les muntanyes Rocalloses, però com un sistema secundari de disseminació. No s'han descrit altres fenòmens de zoo-

còria en aquesta tribu. Tanmateix, algunes espècies amb expansions laminars o esquames com la sèrie *Pentagyna*, podrien fàcilment enganxar-se als pèls d'animals (epizoocòria).

c) Hidrocòria: alguns tàxons que creixen prop de rierols (per exemple, *A. lycotonum* o *A. napellus*) poden aprofitar el corrent d'aigua com a medi de dispersió, ja que les granes suren. Moltes granes d'espècies anuals són arrossegades per les pluges i sovint s'acumulen als marges de camins.

4. BIOLOGIA DE LA POLLINITZACIÓ

4.1. INTRODUCCIÓ

Un aspecte important en qualsevol treball de biologia de la reproducció, molt valuós per a una bona interpretació dels sistemes reproductius, és l'estudi de la pol·linització, és a dir, el procediment de transferència del pol·len des de les anteres a l'estigma. Un dels tipus de pol·linització més freqüents en les flors hermafrodites és l'entomofília. En molts casos, s'ha demostrat una evolució paral·lela entre les plantes i llurs pol·linitzadors (Løken, 1981). Aquesta adaptació, coneguda com a *coevolució* (Macior, 1971, 1974; Faegri i Pijl, 1979; Kevan i Baker, 1983), té com a principal finalitat optimitzar al màxim el procés de recollida del pol·len i/o el nèctar per part dels vectors, i, des del punt de vista de les plantes, aprofitar la mobilitat dels pol·linitzadors per a assegurar la reproducció encruada (al·logàmia). Aquesta marcada interdependència i adaptació mútua —que s'ha qualificat de mutualisme (J. Bosch, 1986)— ha assolit graus sorprenentment alts en alguns tàxons.

Les flors de les espècies de la tribu *Delphinieae* han evolucionat, dins la família, cap a una marcada zigomorfia (vegeu el capítol 2) i semblen especialment adaptades a la pol·linització per insectes (Müller, 1883). Tenen nombrosos estams, que permeten el nodriment dels antòfils, produeixen nèctar en gran quantitat, en nectaris amagats que obliguen els insectes a realitzar determinats moviments i, per últim, presenten proteràndria i una hercogàmia força marcada, les quals eviten o dificulten l'autogàmia. De fet, s'ajusten a l'anomenada *síndrome de pol·linització per abellots* (Müller, *loc. cit.*; Kronfeld, 1890; Knuth, 1906-09; Pijl, 1960; Baker i Hurd, 1968; Macior, 1975; Faegri i Pijl, 1979; Brink, 1980; Waser, 1982; Pesson i Louveaux, 1984; Waser i Price, 1990). Els trets que caracteritzen les flors amb aquesta síndrome són, segons Faegri i Pijl (1979):

- simetria zigomorfa;
- colors vius, generalment grocs o blaus;
- gran efecte de profunditat; tant els òrgans sexuals com el nèctar estan amagats;
- sovint guies de nèctar;
- resistència mecànica;
- estructures adequades per a l'aterratge dels insectes.

Els abellots, prou robusts per a poder separar les peces florals (sèpals i/o pètals laterals) i introduir el cap i part del cos dins la flor, i amb una probòscide prou llarga per a atènyer el nèctar, són els vectors idonis (tot i que no els únics) per a pol·linitzar aquestes plantes. Amb tot, algunes espècies americanes també són pol·linitzades per colibrís (Grant i Grant, 1966, 1968; Schlising i Turpin, 1971; Macior, 1975; Warnock, 1981; Guerrant, 1982*a*, 1982*b*; Waser i Price, 1990; Inouye *et al.*, 1991; Kotliar, 1992).

El coneixement dels pol·linitzadors i llur comportament i model de vol té un interès afegit, ja que en ésser els responsables del transport del pol·len, possibiliten el flux gènic i afecten l'organització de la variació genètica dins la població, cosa que dona lloc als anomenats *veïnatges genètics* (Wright, 1969).

Atès que l'estructura floral força complexa i especialitzada d'aquests tàxons suggereix una acusada entomofília i una dependència dels insectes, ens hem proposat els següents objectius:

- a) Estudiar quins vectors realitzen la pol·linització i quantificar-ne la freqüència.
- b) Analitzar el comportament dels vectors sobre la flor i la inflorescència.
- c) Esbrinar si hi ha correlació entre la longitud de les probòscides i els nectaris.
- d) Estudiar el grau d'especialització mitjançant l'anàlisi del material pol·línic que els insectes porten adherit al cos.
- e) Considerar l'existència de mutualisme específic.
- f) Valorar l'eficàcia de la pol·linització.

Tot això, sempre des d'una perspectiva comparativa entre els tàxons, ens permetrà descobrir tendències evolutives de les *Delphinieae* a la Mediterrània occidental i quin paper ha pogut fer-hi la morfologia floral, atès que condiciona l'activitat dels pol·linitzadors.

4.2. MATERIAL I MÈTODES

4.2.1. DESCRIPCIÓ DE LES POBLACIONS DEL MOSTRATGE

A continuació presentem una breu descripció de les poblacions en què s'ha dut a terme el treball de camp, indicant en cada cas la localitat —expressada en forma

de codi segons la taula 1.1, en la qual es detallen les dades bàsiques—, una petita descripció de l'ecologia i una breu llista de les plantes que vam trobar en floració simultàniament, presumptes competidores, que donarà una idea del tipus de vegetació acompanyant. El criteri taxonòmic i nomenclatural seguit per a designar aquestes espècies ha estat el de la *Flora manual dels Països Catalans* (Bolòs *et al.*, 1990). Les dates d'observació, com també el nombre d'hores de censos de cada població, figuren a les taules 4.1 i següents fins a la 4.22.

***A. lycoctonum* (LYC1)**

ECOLOGIA: formacions megafòrbiques (*Adenostylion*).

ESPÈCIES: *Achillea ptarmica* L., *Aconitum napellus* L., *Juniperus communis* L., *Linaria repens* (L.) Mill., *Senecio pyrenaicus* L. in Loebl., *Valeriana montana* L. subsp. *tripteris* (L.) Rouy.

OBSERVACIONS: individus abundants i força propers entre ells, formant taques allunyades les unes de les altres, prop de l'aigua i, a voltes, entre els *Juniperus*.

***A. lycoctonum* (LYC2)**

ECOLOGIA: formacions megafòrbiques.

ESPÈCIES: *Angelica sylvestris* L., *Astrantia major* L., *Carduus defloratus* L. subsp. *argemone* (Pourr. ex Lam.) O. Bolòs & J. Vigo, *Centaurea nigra* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim, *Galium verum* L., *Geranium phaeum* L., *Hypericum maculatum* Crantz, *Knautia dipsacifolia* Kreutzer, *Narthecium ossifragum* (L.) Huds., *Rumex pseudoalpinus* Höfft, *Succisa pratensis* Moench, *Trifolium repens* L., *Urtica dioica* L., *Veratrum album* L., *Viola cornuta* L.

OBSERVACIONS: població força nombrosa amb els individus bastant agrupats i formant taques diferenciables.

***A. anthora* (ANT1)**

ECOLOGIA: formacions megafòrbiques (*Adenostylion*).

ESPÈCIES: *Aconitum napellus* L., *Armeria maritima* Willd., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic., *Cirsium acaule* (L.) Scop., *Delphinium montanum* DC. in Lam., *Eryngium bourgatii* Gouan, *Euphorbia cyparissias* L., *Galium verum* L., *Polygonum alpinum* All., *Rumex longifolius* DC. in Lam. & DC.

OBSERVACIONS: individus de port petit, molt dispersos, per tot un prat.

A. anthora (ANT2)

ECOLOGIA: pastures (*Mesobromion*).

ESPÈCIES: *Achillea millefolium* L., *Aconitum napellus* L., *Carlina acanthifolia* All., *Cirsium acaule* (L.) Scop., *Eryngium bourgatii* Gouan, *Euphorbia cyparissias* L., *Galium verum* L., *Horminum pyrenaicum* L., *Merendera montana* (L.) Lange, *Origanum vulgare* L., *Satureja vulgaris* (L.) Fritsch, *Thymus serpyllum* L., *Veratrum album* L.

OBSERVACIONS: individus més grossos i més ramificats que els de la població ANT1, i relativament agrupats.

A. napellus (NAP1)

ECOLOGIA: formacions megafòrbiques (*Adenostylien*).

ESPÈCIES: *Achillea ptarmica* L., *Aconitum anthora* L., *Aconitum lycoctonum* L., *Delphinium montanum* DC. in Lam., *Eryngium bourgatii* Gouan, *Juniperus communis* L., *Linaria repens* (L.) Mill., *Polygonum alpinum* All., *Rumex longifolius* DC. in Lam. & DC., *Senecio pyrenaicus* L. in Loeffl., *Valeriana montana* L. subsp. *tripteris* (L.) Rouy

OBSERVACIONS: individus agrupats formant taques, molt abundants per tot un prat i prop de l'aigua.

A. napellus (NAP2)

ECOLOGIA: formacions megafòrbiques (*Adenostylien*).

ESPÈCIES: *Carduus carlinoides* Gouan, *Cirsium acaule* (L.) Scop., *Delphinium montanum* DC. in Lam., *Eryngium bourgatii* Gouan, *Galium verum* L., *Paronychia kapela* (Hacq.) Kerner subsp. *serpyllifolia* (Chaix) Graebn.

OBSERVACIONS: individus relativament agrupats, ocupant força extensió de prat, però absents d'una tartera veïna.

D. montanum (MON1)

ECOLOGIA: herbassar megafòrbic (*Adenostylien*).

ESPÈCIES: *Aconitum anthora* L., *Aconitum napellus* L., *Adenostyles alliariae* (Gouan) A. Kerner, *Armeria maritima* Willd., *Astragalus penduliflorus* Lam., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic, *Cirsium acaule* (L.) Scop., *Euphorbia cyparissias* L., *Galium verum* L., *Meum athamanticum* Jacq., *Rhinanthus mediterraneus* (Sterneck) Senn., *Sideritis hyssopifolia* L., *Trifolium repens* L., *Veratrum album* L.

OBSERVACIONS: població força abundant, situada en un prat i en un vessant de muntanya, amb individus en rodals.

***D. montanum* (MON2)**

ECOLOGIA: pendents de tartera (*Iberidion spathulatae*) i prat megafòrbic (*Adenostylion*).

ESPÈCIES: a la tartera, *Biscutella laevigata* L. subsp. *pyrenaica* (Huet) Nyman, *Cerastium alpinum* L., *Crepis pygmaea* L., *Galium cometerhizon* Lap., *Linaria alpina* (L.) Mill., *Potentilla nivalis* Lap., *Saxifraga moschata* Wulfen in Jacq., *Thymus serpyllum* L.

ESPÈCIES: al prat, *Aconitum napellus* L., *Carduus carlinoides* Gouan, *Cirsium acaule* (L.) Scop., *Eryngium bourgatii* Gouan, *Galium verum* L., *Paronychia kapela* (Hacq.) Kerner subsp. *serpyllifolia* (Chaix) Graebn., *Taraxacum* sp.

OBSERVACIONS: la major part d'individus situats al bell mig d'una tartera, de pendent considerable. Constitueixen l'espècie dominant, amb molt poca vegetació acompanyant, agrupats en rodals, i la resta en un prat. Vam estimar uns 900 rodals, cadascun dels quals creiem que pertanyia al mateix individu.

***D. bolosii* (BOL1)**

ECOLOGIA: boixeda subnitrofila enriquida amb espècies termòfiles, a peu de roques calcàries sobre el riu Segre (domini climàtic del *Quercenion pubescentis-sessiliflorae*).

ESPÈCIES: *Antirrhinum molle* L., *Buxus sempervirens* L., *Campanula rapunculus* L., *Convolvulus lanuginosus* Desr., *Coronilla emerus* L., *Filipendula vulgaris* Moench., *Geranium columbinum* L., *Geranium rotundifolium* L., *Jasminum fruticans* L., *Medicago lupulina* L., *Orlaya grandiflora* (L.) Hoffm., *Ramonda myconi* (L.) Reichenb., *Sarcocapnos eneaphylla* (L.) DC., *Silene* sp., *Taraxacum* sp., *Tordylium maximum* L.

OBSERVACIONS: població relativament nombrosa (1.300); els individus estan repartits pel vessant nord en dues terrasses, en canvi no hem detectat cap individu a l'altre vessant, més solana.

***D. bolosii* (BOL2)**

ECOLOGIA: fons de barranc, sobre esquistos, entremig de la bardissa de *Prunus Rubion ulmifolii* (domini climàtic del *Quercetum rotundifoliae*).

ESPÈCIES: *Biscutella laevigata* L., *Bryonia cretica* L. subsp. *dioica* (Jacq.), *Galium* sp., *Globularia vulgaris* L., *Hypericum perforatum* L., *Medicago sativa* L., *Melilotus neapolitana* Ten., *Psoralea bituminosa* L., *Rosa canina* L., *Rubus canescens* DC., *Sanguisorba minor* Scop., *Saponaria ocymoides* L., *Sedum* sp., *Taraxacum* sp., *Tragopogon dubius* Scop.

OBSERVACIONS: població petita (un centenar d'individus); els individus creixen entre els esbarzers, que fan una important funció protectora.

***D. staphisagria* (STA1)**

ECOLOGIA: peu de cinglera subnitròfila calcària (comunitat assimilable al *Balloto hirsutae-Lavateretum maritimae*).

ESPÈCIES: *Anagyris foetida* L., *Asparagus acutifolius* L., *Ballota nigra* subsp. *foetida* (Vis.) Hayek, *Erodium laciniatum* (Cav.) Willd. subsp. *pulverulentum* (Cav.) Batt. in Batt. & Trab., *Euphorbia squamigera* Loisel, *Galactites tomentosa* Moench, *Lavandula multifida* L., *Lavatera maritima* Gouan, *Leontodon* sp., *Nigella* sp., *Pallenis spinosa* (L.) Cass., *Psoralea bituminosa* L.

OBSERVACIONS: al voltant d'uns 500 individus, agrupats en tres o quatre grans taques, i alguns més de dispersos.

***D. staphisagria* (STA3)**

ECOLOGIA: herbassar nitròfil, sota un garrofer (*Hordeion leporini*).

ESPÈCIES: *Allium ampeloprasum* L., *Ceratonlia siliqua* L., *Convolvulus althaeoides* L., *Daucus carota* L., *Helichrysum stoechas* (L.) Moench, *Ononis natrix* L., *Opuntia maxima* Mill., *Papaver rhoeas* L., *Teucrium* sp.

OBSERVACIONS: aquestes plantes sovint apareixen al costat de cases semiabandonades, en indrets molt nitrificats, mesclats amb *Opuntia maxima*, com si haguessin estat antigament conreades, probablement, per a ús medicinal.

***D. pictum* (PIC2)**

ECOLOGIA: clariana del *Cyclamini-Quercetum ilicis*.

ESPÈCIES: *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds., *Centranthus calcitrapae* (L.) Dufresne, *Geranium purpureum* Vill., *Euphorbia characias* L., *Euphorbia pithyusa* L., *Scrophularia nodosa* L., *Sibthorpia balearica* Knoch, *Taraxacum* sp.

OBSERVACIONS: grups d'individus més o menys aïllats; hem estudiat dues taques de 5 i 32 exemplars, respectivament. La major part de la plantes es trobava al marge d'una carretera, i en ser aquesta eixamplada, van ser arrencades.

***D. verdunense* (VER1)**

ECOLOGIA: camp d'ordi segat, envoltat de vinya (*Diplotaxion erucoidis*, domini climàtic del *Quercetum ilicis-galloprouvinciale*).

ESPÈCIES: *Anagallis arvensis* L., *Anthemis arvensis* L., *Calendula arvensis* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Convolvulus arvensis* L., *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Diplotaxis erucoides* (L.) DC., *Erucastrum nasturtifolium* (Poir.) O.E. Schulz, *Euphorbia segetalis* L., *Foeniculum vulgare* Mill., *Heliotropium europaeum* L., *Melilotus alba* Medic., *Papaver rhoeas* L., *Polygonum aviculare* L., *Reseda phyteuma* L., *Sinapis arvensis* L., *Sedum sedifforme* (Jacq.) Pau, *Sonchus* sp., *Sorghum halepense* (L.) Pers., *Verbena officinalis* L., *Xanthium strumarium* L.

OBSERVACIONS: taca estudiada d'uns 35 individus dins un camp segat; la resta d'individus apareixien molt dispersos i separats entre ells.

***D. verdunense* (VER2)**

ECOLOGIA: camp del *Secalio cerealis* en guaret, envoltat de *Pruno-Rubion* (domini climàtic del *Quercetum ilicis-galloprouvinciale*).

ESPÈCIES: *Amaranthus retroflexus* L., *Calendula arvensis* L., *Chenopodium rubrum* L., *Conyza bonaerensis* (L.) Cronq., *Diplotaxis erucoides* (L.) DC., *Lycopsis arvensis* L., *Mercurialis annua* L., *Reseda phyteuma* L.

OBSERVACIONS: taca d'uns 15 individus enmig d'un guaret.

***D. gracile* (GRA1)**

ECOLOGIA: marges de camí, talussos (*Secalio*).

ESPÈCIES: *Centaurea solstitialis* L., *Eryngium campestre* L., *Limonium* sp., *Marrubium vulgare* L., *Onopordum nervosum* Boiss., *Sideritis* sp.

OBSERVACIONS: individus força dispersos.

***D. balansae* (BAL1)**

ECOLOGIA: prat orientat al nord-est formant pendents herbosos força nitròfils, sobre terres arenoses calcàries.

ESPÈCIES: *Armeria* sp., *Catananche* sp., *Dianthus* sp., *Eryngium campestre* L., *Erysimum grandiflorum* Desf., *Euphorbia nicaeensis* All., *Galium rotundifolium* L., *Inula helenoides* DC. in Lam., *Isatis tinctoria* L., *Knautia arvensis* (L.) Coult. subsp. *subscaposa* (Boiss. i Reut.) Maire, *Mantisalca salmantica* (L.) Briq. & Cavill., *Nonnea* sp., *Picris hispanica* (Willd.) P. D. Sell, *Reseda luteola* L., *Rumex* sp., *Salvia glutinosa* L., *Thymelea pubescens* (L.) Meissn. in DC.

OBSERVACIONS: individus molt ramificats, dispersos.

***D. obcordatum* (OBC1)**

ECOLOGIA: dunes fixades, amb *Acacia* sp. (*Crucianelletum maritimae* s.l.).

ESPÈCIES: *Crucianella maritima* L., *Jasione* sp., *Lotus corniculatus* L., *Matthiola* sp., *Scolymus hispanicus* L., *Scrophularia* sp.

OBSERVACIONS: població nombrosa, formant taques força extenses.

***D. favargeri* (FAV1)**

ECOLOGIA: clarianes de comunitats de *Chamaerops humilis* L.

ESPÈCIES: *Artemisia herba-alba* Asso, *Atractylis humilis* L., *Chamaerops humilis* L., *Lavandula dentata* L., *Satureja fruticosa* (L.) Briq., *Thymus* sp.

OBSERVACIONS: individus de port molt petit i poc ramificats, força dispersos.

***C. mauritanica* (MAU1)**

ECOLOGIA: marges de camps de cigroneres (*Ruderali-Secalietalia* s.l.).

ESPÈCIES: *Cynara humilis* L., *Nigella arvensis* L., *Ononis spinosa* L., *Fumaria parviflora* L., *Papaver rhoeas* L., *Scolymus hispanicus* L.

OBSERVACIONS: individus força dispersos.

***C. pubescens* (PUB1)**

ECOLOGIA: clarianes d'*Agropyro-Lygeion*.

ESPÈCIES: *Centaurea solstitialis* L., *Echium plantagineum* L., *Erucastrum nasturtifolium* (Poir.) O. E. Schulz, *Galactites tomentosa* Moench, *Malva aegyptia* L., *Nigella damascena* L., *Pallenis spinosa* (L.) Cass., *Papaver rhoeas* L., *Phlomis lychnitis* L., *Reseda lutea* L., *Salvia officinalis* L. subsp. *lavandulifolia* (Vahl) Gams, *Santolina chamaecyparissus* L.

OBSERVACIONS: població relativament gran, formant taques força extenses.

C. ajacis (AJA1)

ECOLOGIA: marges de camins (domini climàtic del *Quercetum ilicis*).

ESPÈCIES: *Anagallis arvensis* L., *Anthemis arvensis* L., *Euphorbia segetalis* L., *Papaver rhoeas* L., *Reseda phyteuma* L.

OBSERVACIONS: població molt petita i aïllada, probablement subespontània.

4.2.2. METODOLOGIA

Per dur a terme l'estudi dels visitants florals i els pol·linitzadors de les *Delphinieae* objecte d'estudi i la quantificació de la freqüència de visites, n'hem realitzat censos de 15 a 30 minuts, repetits diverses vegades al llarg del dia. En els intervals entre períodes de cens hem observat el seu comportament sobre la flor, per poder diferenciar els veritables vectors pol·linitzadors dels robadors (de pol·len o nèctar), els accidentals i els depredadors. Hem comprovat com i per on aterren a la flor, per on entren, quins moviments realitzen, quant de temps hi romanen, quantes flors visiten, el model de vol en la inflorescència i quina és la nova planta que visiten. Per obtenir testimonis gràfics, el comportament dels insectes ha estat fotografiat amb una càmera Nikon 601 M (objectiu MicroNikkor 105 1:28) i/o enregistrat amb vídeo (càmera Sony Handycam 8 mm).

En una segona fase, capturàvem alguns exemplars (com a mínim un representant de cada espècie) amb un caçapapallones per a la seva posterior identificació. L'hàbit dels pol·linitzadors de visitar les inflorescències en sentit ascendent en facilita la captura. L'insecte caçat s'introduïa dins d'un flascó de vidre que contenia encenalls de suro impregnats d'acetat d'etil, els vapors del qual maten i conserven en bon estat l'animal. Posteriorment es muntava amb agulles entomològiques i s'etiquetava, seguint els consells de M. Blas (UB).

Els insectes han estat determinats per companys del Departament d'Invertebrats de la Facultat de Biologia de la Universitat de Barcelona (J. Bosch i N. Vicens), i en el cas dels grups més conflictius, pels especialistes corresponents

(*Bombinae* i *Eumenidae* per L. Castro, *Lepidoptera* per J. Dantart, *Syrphidae* per M. Á. Marcos, *Coleoptera* per X. Vázquez i *Heteroptera* per M. Goula). D'alguns dípters, només n'hem determinat la família, perquè la seva presència era accidental i irrellevant. Els testimonis de totes les espècies capturades han estat dipositats al Laboratori de Botànica de la Facultat de Farmàcia de Barcelona.

Per fer-nos una idea qualitativa de l'especificitat de les visites (comportament oligolèctic o polilèctic dels insectes), hem analitzat el material pol·línic que els pollinitzadors portaven adherit a diverses parts del cos, especialment dels que en portaven en més quantitat. Molts himenòpters, especialment de la família *Apidae* (*Bombus*, *Apis*, etc.) tenen corbícules a les tíbies posteriors (Jander, 1976; Roberts i Vallespir, 1978; Michener *et al.*, 1978), concavitats on adhereixen masses de pol·len aglutinades mitjançant la pròpia saliva de l'antòfil. Les preparacions es realitzen dipositant una mostra de pol·len sobre un portaobjectes, que es disgrega amb tampó fosfat 0,1 M per obtenir-ne una repartició homogènia. S'escalfa lleument per evaporar part del tampó i es mescla amb glicerogelatina fucsina líquida a 60 °C. Es tapa amb un cobreobjectes i es deixa refredar i solidificar. Els pòl·lens s'observen a 400 o 1.000 augments i es comparen, si cal, amb una palinoteca de referència.

Hem pres mesures de la longitud dels nectaris, en *Aconitum*, o de l'esperó nectarífer intern, en *Delphinium* i *Consolida* (taula 2.1) i de les llargades de les probòscides (*prementum* + *glossa*) dels pollinitzadors que recol·lecten nèctar, per valorar si hi ha correlació entre aquestes i aquells. Aquest aspecte és molt important en el cas dels robadors, perquè permet copsar si realment llur comportament és ocasionat perquè, situats a la flor de manera normal, no arriben a atènyer el nèctar. Cal tenir en compte, però, que la mesura a considerar en l'insecte hauria de ser el que Macior (1978b) va anomenar la *llargada efectiva total*, ja que aquest pot introduir part del cap i del tòrax dins la flor si l'amplada de la corol·la ho permet i, d'altra banda, l'acumulació de nèctar al nectari pot escurçar notablement les distàncies i, per tant, la longitud mínima de la trompa (Inouye, 1980b). Atès que aquestes petites variacions són difícils de quantificar, hem pres totes les mesures de la mateixa manera, tal com hem indicat, per tal d'estandarditzar-les. Només hem considerat els himenòpters i *Bombylius*, i no els lepidòpters, ni els sírfids, ni les petites abelles solitàries. Els lepidòpters presenten unes espirítrompes molt més llargues que els nectaris o esperons i, com que la longitud de la trompa no els limita, haurien distorsionat els resultats. Els sírfids i les petites abelles solitàries no han estat considerades perquè només cerquen pol·len i no nèctar. També cal tenir present que les mesures de les probòscides dels abellots varien entre les reines, els mascles i les obreres (Ranta i Lundberg, 1980; Harder, 1982). Hem treballat amb les d'aquestes darreres, perquè són les visitants més freqüents.

4.3. RESULTATS

Hem realitzat un total de 217 hores d'observació en 22 poblacions, durant el període 1992-1995, en què hem comptabilitzat un total de 2.876 insectes. En algunes poblacions més allunyades, la distància ha estat un factor limitador i, per això, no hem pogut fer tant treball de camp, mentre que les poblacions més properes al centre de recerca han estat estudiades més intensament.

El gràfic de la figura 4.1 resumeix, en forma de percentatges, la freqüència de visites totals (figura 4.1.a) i la freqüència de visites legals (figura 4.1.b) dels diversos tipus d'insectes, agrupats per ordres, comptabilitzades sobre les flors de les espècies objecte d'estudi. L'examen de la figura 4.1.a posa en evidència un ampli espectre de visitants florals, més variat en el gènere *Delphinium*; els himenòpters són els visitants més assidus en els tres gèneres, seguits dels dípters en *Aconitum*, *D. montanum* i *Consolida*, i dels lepidòpters, en la resta de *Delphinium*. Les visites d'heteròpters i coleòpters són molt esporàdiques.

A grans trets, hem detectat dos patrons de comportament diferent dels visitants florals: els anomenats legals o legítims, és a dir, que entren dins la flor per la gorja, i els robadors de nèctar, que s'emporten la recompensa sense pollinitzar. D'aquests darrers, n'hi ha de dos tipus: els robadors primaris, que perforen el casc

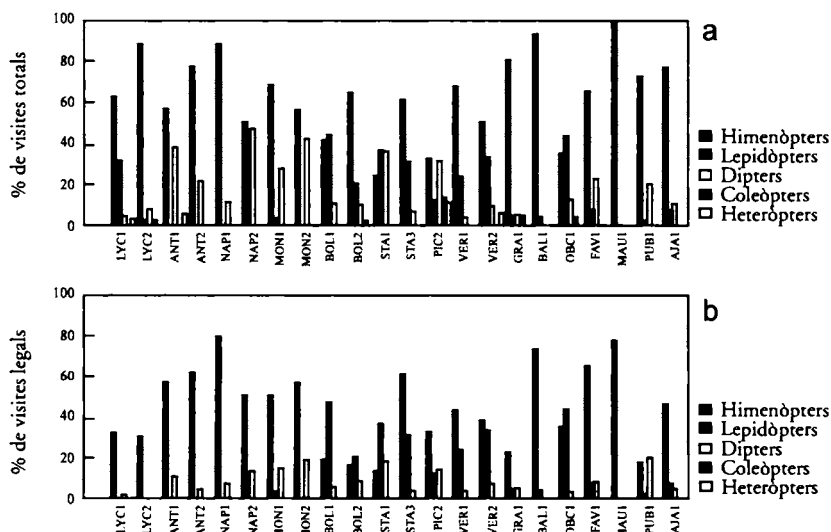


FIGURA 4.1. Freqüència de visites totals (a) i legals (b) per ordres d'insectes.

o l'esperó per assolir el nèctar més fàcilment, i els robadors secundaris, que aprofiten les perforacions produïdes pels visitants anteriors (Løken, 1949; Inouye, 1980a, 1983). La incidència de robadors és més gran en *A. lycoctonum* que en les altres dues espècies d'acònit. També hem detectat la presència de robadors en *D. montanum*, *D. bolosii* i *D. gracile*.

Pel que fa a les visites legals (figura 4.1.b), els himenòpters són també el grup majoritari, bé que en un nombre més baix, a causa de la presència de robadors en aquest grup. Els lepidòpters visiten majoritàriament les flors de manera legal, excepte en *A. lycoctonum*, on actuen com a robadors secundaris. En els dípters, especialment a causa dels sírfids, també es redueix la proporció de visites legals, perquè no sempre arriben a contactar bé amb la flor i semblen més aviat accidentals. Els heteròpters i els coleòpters són clarament accidentals (en el sentit de poca efectivitat pol·linitzadora i, per això, no els hem considerat legals). En alguna ocasió, fins i tot, eren depredadors florals.

La figura 4.2 indica l'activitat dels insectes —expressada en nombre de visites per hora— a cadascuna de les poblacions del mostratge. El número situat damunt de cada barra indica el total d'insectes censats. A excepció de la població de *D. montanum* del Cadí (MON2), les espècies perennes provoquen clarament més activitat que les anuals; aquella excepció l'atribuïm a les condicions climatològiques desfa-

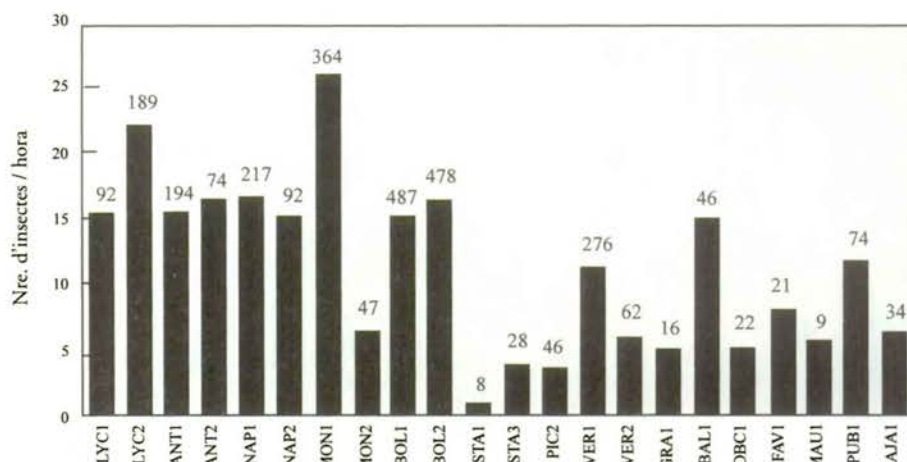


FIGURA 4.2. Activitat dels insectes a cada població.



FIGURA 4.3. Fotografies d'alguns visitants florals i pol.linitzadors en la tribu *Delphinieae*.

- a) *Bombus gerstaeckeri* sobre *A. lycoctonum* (LYC2).
- b) *Bombus wurfleini* robant nèctar en *A. lycoctonum* (LYC2).
- c) *Bombus wurfleini* entrant legalment en *A. anthora* (ANT1).
- d) *Bombus hortorum* entrant legalment en *D. montanum* (MON1).
- e) *Xylocopa violacea* sobre *D. bolosii* (BOL1).
- f) *Amegilla* sp. aproximant-se a *D. balansae* (BAL1).
- g) *Gonopteryx cleopatra* sobre *D. bolosii* (BOL2).
- h) *Macroglossum stellatarum* sobre *D. bolosii* (BOL1).
- i) *Bombylius* sp. sobre *C. pubescens* (PUB1).

vorables dels dies en què vam realitzar els censos. És destacable que les plantes del subgènere *Staphisagria*, que presenten l'esperó més curt de tots i, per tant, semblarien més inespecífiques pel que fa a les visites, han enregistrat els valors d'activitat més baixos, com més endavant comentarem.

Les taules 4.1 i següents, fins a la 4.22, presenten les freqüències dels visitants florals (pol·linitzadors potencials) en cadascuna de les poblacions estudiades i indiquen en cada cas llur comportament sobre la flor: si són legals (L), robadors primaris (R), robadors secundaris (r), accidentals (A) o depredadors (D), i el tipus de recompensa que cerquen: pol·len (P) o nèctar (N). A més d'aquestes taules, presentem una taula resum (taula 4.23), amb els principals pol·linitzadors i robadors de totes les poblacions.

Els gràfics tridimensionals de la figura 4.4 relacionen l'altitud sobre el nivell del mar, la llargada dels nectaris i el percentatge de visites de diferents grups d'insectes: himenòpters (4.4.a), *Bombus* (4.4.b), proporció entre himenòpters i lepidòpters (4.4.c) i lepidòpters (4.4.d) a cadascuna de les poblacions estudiades. Per valorar el grau de correlació entre les diverses variables analitzades per parells, hem indicat les rectes ajustades i els coeficients corresponents. Considerem els resultats significatius quan $p < 0,05$. Les variables que es correlacionen més significativament i en grau més alt són l'altitud amb la freqüència de visites de *Bombus* i l'altitud amb la proporció entre himenòpters i lepidòpters. En ambdós casos la correlació és positiva, mentre que la freqüència de visites de lepidòpters també està significativament correlacionada amb l'altitud, però de manera negativa. La longitud del nectari i la freqüència de visites dels diversos grups d'insectes considerats no estan correlacionades significativament, excepte molt poc en el cas dels himenòpters. L'altitud i la longitud dels nectaris estan lleument correlacionats, però no hi veiem cap raó ecològica clara. En general, però, s'observa que les plantes d'alta muntanya (acònits i *D. montanum*) tenen els nectaris o esperons interns un xic més llargs que la majoria d'espècies del mostratge que habiten a altituds inferiors (taula 2.1).

La figura 4.5 és la representació gràfica de les longituds mitjanes dels nectaris de cada espècie en relació amb les mitjanes de la llargada de les probòscides dels respectius vectors (fonamentalment himenòpters i *Bombylius*). Podem observar que els robadors se situen a la part dreta i inferior del gràfic, majoritàriament per sota de la línia discontinua, en una zona en què la llargada dels nectaris és superior a la de les probòscides dels insectes visitants. Aquest fet ens fa pensar que el comportament dels antòfils com a robadors de nèctar pot estar relacionat amb una limitació del seu aparell bucal, no prou llarg per a atènyer el nèctar per la via legal. No obstant això, no hem trobat correlació entre les probòscides i la llargada dels nectaris de les flors visitades ($y = -0,02x + 8,08$; $r = -0,03$; $p = 0,84$; $n = 48$), ni tan sols eliminant els robadors ($y = 0,04x + 8,11$; $r = 0,15$; $p = 0,34$; $n = 36$). Això pot explicar-se, d'una banda, perquè valorem tàxons diferents, amb requisits ecològics també diferents,

TAULA 4.1. Visitants i pol·linitzadors potencials d'*A. lycoctonum* (LYC1).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	62,9	
Apidae		
<i>Bombus wurfleini</i> Radoszkowski subsp. <i>pyrenaicus</i> Vogt	31,5	R (N + P*)
<i>Bombus gerstaeckeri</i> Morawitz	22,8	L (N + P)
<i>Bombus hortorum hortorum</i> L.	8,6	L (N + P)
LEPIDOPTERA	31,0	
Notulidae		
<i>Agrocola</i> Hübner	30,0	r (N)
<i>Cerapteryx graminis</i> L.	1,0	r (N)
DIPTERA	4,0	
Syrphidae		
<i>Eristalis jurgorum</i> Egger	1,0	L (P)
<i>Syrphus ribesii</i> L.	1,0	L (P)
Muscidae	1,0	A
Asilidae	1,0	A
HETEROPTERA	2,1	
Miridae		
<i>Lygus rugulipennis</i> Poppius	2,1	A

Nombre de registres: 92. Dates dels censos: 6/7/8-VIII-1993. Total d'hores de censos: 6.

*Recompensa ocasional. Vegeu el text.

TAULA 4.2. Visitants i pol·linitzadors potencials d'*A. lycoctonum* (LYC2).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	88,2	
Apidae		
<i>Bombus wurfleini</i> Radoszkowski subsp. <i>pyrenaicus</i> Vogt	59,8	R (N + P*)
<i>Bombus hortorum hortorum</i> L.	21,6	L i R** (N + P)
<i>Bombus gerstaeckeri</i> Morawitz	6,3	L (N + P)
<i>Bombus pasquorum rufocitrinus</i> L.	0,5	L (N + P)
LEPIDOPTERA	1,5	
Notulidae		
<i>Hyponomeuta ebonymelus</i> L.	1,5	r (N)
DIPTERA	7,9	
Muscidae	7,9	A
COLEOPTERA	2,4	
Cerambycidae		
<i>Alosterna tabacicolor</i> Deg.	1,5	A i D
Nitulidae	0,9	A

Nombre de registres: 189. Dates dels censos: 27/29-VIII-1994. Total d'hores de censos: 8,5.

*Recompensa ocasional. **Esporàdicament com a robadors. Vegeu el text.

TAULA 4.3. Visitants i poll·linitzadors potencials d'*A. anthora* (ANT1).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	56,7	
Apidae		
<i>Bombus hortorum hortorum</i> L.	46,4	L (N + P)
<i>Bombus wurfleini</i> Radoszkowski subsp. <i>pyrenaicus</i> Vogt	5,7	L (N + P)
<i>Psithyrus sylvestris</i> Lep.	3,1	L (N + P)
<i>Bombus mesomelas mesomelas</i> Gerst.	1,5	L (N + P)
DIPTERA	37,1	
Syrphidae		
<i>Sphaerophoria scripta</i> L.	8,2	L (P)
<i>Syrphus ribesii</i> L.	7,2	L (P)
<i>Metasyrphus latifasciatus</i> Macquart	5,2	L (P)
<i>Eristalis tenax</i> L.	1,0	L (P)
Muscidae	15,5	A
COLEOPTERA	0,5	
Cantharidae	0,5	A
HETEROPTERA	5,7	
Miridae		
<i>Lygus rugulipennis</i> Poppius	5,7	A

Nombre de registres: 194. Dates dels censos: 6/7/8-VIII-1993; 20/22-VIII-1993; 20-VIII-1994.
 Total d'hores de censos: 12,5. Vegeu el text.

TAULA 4.4. Visitants i poll·linitzadors potencials d'*A. anthora* (ANT2).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	78,3	
Apidae		
<i>Bombus hortorum hortorum</i> L.	45,9	L (N + P)
<i>Bombus wurfleini</i> Radoszkowski subsp. <i>pyrenaicus</i> Vogt	13,5	R (N + P*)
<i>Bombus humilis</i> Scopoli subsp. <i>quasimuscorum</i> Vogt	9,5	L (N + P)
<i>Bombus mesomelas mesomelas</i> Gerst.	4,1	L (N + P)
<i>Bombus pasquorum rufocitrinus</i> L.	1,3	L (N + P)
Vespidae		
<i>Polistes dominulus</i> Christ.	2,7	A (P)
DIPTERA	21,7	
Syrphidae		
<i>Syrphus ribesii</i> L.	6,9	L (P)
<i>Metasyrphus lumiger</i> Meigen	1,3	L (P)
Muscidae	13,5	A

Nombre de registres: 74. Dates dels censos: 29/30/31-VIII-1994. Total d'hores de censos: 4,5.

*Recompensa ocasional. Vegeu el text.

TAULA 4.5. Visitants i pollinitzadors potencials d'*A. napellus* (NAP1).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	88,1	
Apidae		
<i>Bombus hortorum hortorum</i> L.	72,8	L (N + P)
<i>Bombus wurfleini</i> Radoszkowski subsp. <i>pyrenaicus</i> Vogt	8,0	L (N + P)**
<i>Bombus mesomelas mesomelas</i> Gerst.	5,2	L (N + P)
<i>Bombus ruderarius ruderarius</i> Müller	1,6	L (N + P)
<i>Bombus gerstaeckeri</i> Morawitz	0,5	L (N + P)
DIPTERA	11,9	
Syrphidae		
<i>Platycheirus manicatus</i> Meigen	5,1	L (P)
<i>Platycheirus albimanus</i> Fabricius	4,1	L (P)
<i>Metasyrphus lumiger</i> Meigen	0,9	L (P)
<i>Eristalis tenax</i> L.	0,9	L (P)
<i>Piziza festiva</i> Meigen	0,9	L (P)

Nombre de registres: 217. Dates dels censos: 2-VIII-1993; 6/7/8-VIII-1993; 20/22-VIII-1993.

Total d'hores de censos: 13. **Esporàdicament com a robador. Vegeu el text.

TAULA 4.6. Visitants i pollinitzadors potencials d'*A. napellus* (NAP2).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	51,2	
Apidae		
<i>Bombus wurfleini</i> Radoszkowski subsp. <i>pyrenaicus</i> Vogt	30,5	L (N + P)**
<i>Bombus hortorum hortorum</i> L.	18,5	L (N + P)
Vespidae		
<i>Vespula norvergica</i> Fabricius	2,2	L (P)
LEPIDOPTERA	1,1	
Sphingidae		
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.	1,1	L (N)
DIPTERA	47,7	
Syrphidae		
<i>Metasyrphus lumiger</i> Meigen	13,0	L (P)
<i>Sphaerophoria scripta</i> L.	11,9	L (P)
Muscidae	22,8	A

Nombre de registres: 92. Dates dels censos: 14/15-VIII-1993; 13-VIII-1993. Total d'hores de censos: 6. **Esporàdicament com a robador. Vegeu el text.

TAULA 4.7. Visitants i pol·linitzadors potencials de *D. montanum* (MON1).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	68,1	
Apidae		
<i>Bombus hortorum hortorum</i> L.	49,3	L (N + P)
<i>Bombus wurfleini</i> Radoszkowski subsp. <i>pyrenaicus</i> Vogt	18,1	R (N + P*)
Vespidae		
<i>Polistes</i> sp.	0,7	A
LEPIDOPTERA	3,5	
Notulidae		
<i>Cerapteryx graminis</i> L.	1,4	L (N)
<i>Euchalcia variabilis</i> Piller	0,7	L (N)
Sphingidae		
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.	1,4	L (N)
DIPTERA	28,1	
Syrphidae		
<i>Sphaerophoria scripta</i> L.	14,6	L (P)
<i>Platycheirus manicatus</i> Meigen	5,0	L (P)
<i>Parasyrphus vittiger</i> Zetterstandt	4,1	L (P)
<i>Eristalis tenax</i> L.	4,1	L (P)
Asilidae	0,3	A
COLEOPTERA	0,3	
Cantharidae	0,3	A i D

Nombre de registres: 364. Dates dels censos: 2-VIII-1993; 6/7/8-VIII-1993; 20/22-VIII-1993.
 Total d'hores de censos: 14. *Recompensa ocasional. Vegeu el text.

TAULA 4.8. Visitants i pol·linitzadors potencials de *D. montanum* (MON2).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	57,5	
Apidae		
<i>Bombus hortorum hortorum</i> L.	51,1	L (N + P)
Halictidae		
<i>Lassioglossum</i> sp.	6,4	L (P)
DIPTERA	42,5	
Syrphidae		
<i>Eristalis tenax</i> L.	23,4	L (P)
<i>Metasyrphus lumiger</i> Meigen	8,5	L (P)
<i>Sphaerophoria scripta</i> L.	6,4	L (P)
Callophoridae	4,2	A

Nombre de registres: 47. Dates dels censos: 22-VII-1993; 28-VII-1993; 14/15-VIII-1993.
 Total d'hores de censos: 7. Vegeu el text.

TAULA 4.9. Visitants i pol·linitzadors potencials de *D. bolosii* (BOL1).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	42,6	
Apidae		
<i>Bombus terrestris terrestris</i> Krüger	15,4	R (N + P*)
<i>Bombus terrestris ferrugineus</i> Schm.		
<i>Bombus pasquorum rufocitrinus</i> L.	1,0	L (N + P)
Anthophoridae		
<i>Xylocopa violacea</i> L.	12,1	L (N + P)
<i>Anthophora dispar</i> Lep.	1,8	L (N + P)
<i>Ceratina dentiventris</i> Gerst.	0,2	L (P)
Megachilidae		
<i>Osmia submicans</i> Morawitz	1,2	L (N + P)
Scoliidae		
<i>Scolia flavifrons</i> Fabricius	0,4	L (N + P)
Eumenidae		
<i>Alastor atropos</i> Lep.	8,2	r (N)
Halictidae		
<i>Lassioglossum</i> sp.	2,3	L (P)
LEPIDOPTERA	45,6	
Papilionidae		
<i>Papilio machaon</i> L.	0,8	L (N)
Nymphalidae		
<i>Cynthia cardui</i> L.	0,2	L (N)
Hesperiidae		
<i>Thymelicus sylvestris</i> Poda	1,6	L (N)
Lycaenidae		
<i>Polyommatus icarus</i> Rottemburg	0,4	L (N)
Satyridae		
<i>Pyronia bathseba</i> Fabricius	0,4	L (N)
<i>Melanargia lachesis</i> Hübner	0,4	L (N)
Pieridae		
<i>Gonopteryx rhamni</i> L.	3,7	L (N)
<i>Gonopteryx cleopatra</i> L.	3,7	L (N)
<i>Pieris brassicae</i> L.	1,2	L (N)
<i>Artogeia rapae</i> L.	1,2	L (N)
<i>Colias croceus</i> Geoffroy	0,6	L (N)
<i>Artogeia napi</i> L.	0,4	L (N)
<i>Euchloe ausonia</i> Hübner	0,2	L (N)
Sphingidae		
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.	30,8	L (N)

TAULA 4.9. Visitants i pollinitzadors potencials de *D. bolosii* (BOL1). (Continuació.)

Espècie	%	Comportament
DIPTERA	11,0	
Syrphidae	8,4	L (P)
<i>Mellicavea auricollis</i> Meigen		
<i>Sphaerophoria scripta</i> L.		
<i>Eupodes corollae</i> Fabricius		
<i>Episyrphus balteatus</i> De Geer		
<i>Eristalis tenax</i> L.	1,6	L (P)
Bombylidae		
<i>Bombylius</i> sp.	1,0	L (N)
COLEOPTERA	0,2	
Scarabaeidae		
<i>Oxythirea funesta</i> L.	0,2	D
HETEROPTERA	0,6	
Pentatomidae		
<i>Graphosoma lineatum italicum</i> Müller	0,4	A
Rhopalidae		
<i>Chorosoma schillingi</i> Schummel	0,2	A

Nombre de registres: 487. Dates dels censos: 20/21/22-VI-1992; 4/5-VII-1992; 27-VI-1993; 22-VI-1995. Total d'hores de censos: 32. *Recompensa ocasional. Vegeu el text.

TAULA 4.10. Visitants i pollinitzadors potencials de *D. bolosii* (BOL2).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	66,1	
Apidae		
<i>Bombus terrestris terrestris</i> Krüger	4,2	R (N + P*)
<i>Bombus terrestris ferrugineus</i> Schm.		
<i>Bombus pasquorum rufocitrinus</i> L.	1,5	L (N + P)
Eumenidae		
<i>Alastor atropos</i> Lep.	31,2	r (N)
Halictidae		
<i>Lassioglossum</i> sp.	26,7	L (P)
<i>Halictus</i> sp.	2,0	L (P)
LEPIDOPTERA	21,2	
Papilionidae		
<i>Papilio machaon</i> L.	0,2	L (N)
Hesperiidae		
<i>Thymelicus sylvestris</i> Poda.	1,5	L (N)
Satyridae		
<i>Brintesia circe</i> Fabricius	0,8	L (N)
<i>Melanargia lachesis</i> Hübner	0,4	L (N)
Pieridae		
<i>Gonopteryx cleopatra</i> L.	5,5	L (N)
<i>Gonopteryx rhamni</i> L.	5,0	L (N)
<i>Colias croceus</i> Geoffroy	0,4	L (N)
Sphingidae		
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.	7,4	L (N)
DIPTERA	10,4	
Syrphidae		
<i>Episyrphus balteatus</i> De Geer	2,5	L (P)
<i>Eristalis tenax</i> L.	0,4	L (P)
Bombyliidae		
<i>Bombylius</i> sp.	5,7	L (N)
<i>Anthrax</i> sp.	1,0	A (P)
Calliphoridae		
<i>Brachycera</i> sp.	0,4	A
Therevidae	0,4	A
COLEOPTERA	1,9	
Meloidae		
<i>Mylabris</i> sp.	1,9	D (P)
HETEROPTERA	0,4	
Coreidae		
<i>Coreus marginatus</i> L.	0,4	D (P)

Nombre de registres: 478. Dates dels censos: 27/28/29-VI-1992; 9-VII-1992; 30-VI-1993.

Total d'hores de censos: 29. *Recompensa ocasional. Vegeu el text.

TAULA 4.11. Visitants i pol·linitzadors potencials de *D. staphisagria* (STA1).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	25,0	
Halictidae		
<i>Lassioglossum</i> sp.	25	L (P)
LEPIDOPTERA	37,5	
Sphingidae		
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.	37,5	L (N)
DIPTERA	37,5	
Syrphidae	37,5	L (P)

Nombre de registres: 8. Dates dels censos: 25/27-V-1994. Total d'hores de censos: 7.
Vegeu el text.

TAULA 4.12. Visitants i pol·linitzadors potencials de *D. staphisagria* (STA3).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	60,8	
Anthophoridae		
<i>Amegilla fasciata</i> Vill.	17,9	L (N + P)
Megachile		
<i>Oplitis</i> sp.	28,6	L (P)
<i>Megachile rotunda</i> Fabricius	14,3	L (N + P)
LEPIDOPTERA	32,1	
Sphingidae		
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.	32,1	L (N)
DIPTERA	7,1	
Syrphidae		
<i>Sphaerophoria scripta</i> L.	7,1	L (P)

Nombre de registres: 28. Dates dels censos: 26/28-V-1995. Total d'hores de censos: 7.
Vegeu el text.

TAULA 4.13. Visitants i pollinitzadors potencials de *D. pictum* (PIC2).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	32,6	
Apidae		
<i>Bombus terrestris ferrugineus</i> Schm.	10,7	L (N + P)
<i>Bombus pasquorum rufocitrinus</i> L.	6,5	L (N + P)
<i>Apis mellifera</i> L.	6,5	L (P)
Megachillidae		
<i>Anthidium dentatum</i> Latr.	6,5	L (P)
Anthophoridae		
<i>Xylocopa violacea</i> L.	2,2	L (N + P)
LEPIDOPTERA	13,0	
Sphingidae		
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.	13,0	L (N)
DIPTERA	32,6	
Syrphidae		
<i>Mellicavea auricollis</i> Meigen	21,7	L (P)
<i>Eristalis tenax</i> L.	6,5	L (P)
Calliphoridae	4,4	L (P)
COLEOPTERA	15,2	
Oedemeridae		
<i>Oedemera barbara</i> Fabricius	8,7	D (P)
Scarabeidae		
<i>Oxythirea funesta</i> L.	6,5	D
HETEROPTERA	6,6	
Pentatomidae		
<i>Carcoporis mediterraneus atlanticus</i> Tamanini	4,4	A
<i>Graphosoma lineatum italicum</i> Müller	2,2	A

Nombre de registres: 46. Dates dels censos: 9/10-VI-1992. Total d'hores de censos: 12.
Vegeu el text.

TAULA 4.14. Visitants i pollinitzadors potencials de *D. verdunense* (VER1).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	69,1	
Apidae		
<i>Bombus pasquorum rufocitrinus</i> L.	1,4	L (N + P)
<i>Apis mellifera</i> L.	0,4	L (P)
Vespidae		
<i>Polistes dominulus</i> Christ.	2,1	A (P)
Eumenidae		
<i>Alastor atropos</i> Lep.	4,3	r (N)
Halictidae		
<i>Lassioglossum</i> sp.	18,4	L (P)
<i>Nomia</i> sp.	10,5	L (P)
<i>Halictus</i> sp.	9,0	L (P)
Anthophoridae		
<i>Amegilla fasciata</i> Vill.	20,0	L (N + P)
<i>Ceratina dentiventris</i> Gerst.	2,5	L (P)
LEPIDOPTERA	24,7	
Papilionidae		
<i>Papilio machaon</i> L.	2,5	L (N)
Nymphalidae		
<i>Mellicta deione</i> L.	1,0	L (N)
<i>Cynthia cardui</i> L.	0,7	L (N)
Lycaenidae		
<i>Lycaena phlaeas</i> L.	2,2	L (N)
<i>Polyommatus icarus</i> Rottemburg	1,4	L (N)
Pieridae		
<i>Artogeia rapae</i> L.	4,0	L (N)
<i>Colias croceus</i> Geofroy	2,5	L (N)
<i>Gonopteryx rhamni</i> L.	2,5	L (N)
<i>Pontia daplidice</i> Hübner	2,2	L (N)
<i>Gonopteryx cleopatra</i> L.	1,4	L (N)
Sphingidae		
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.	4,3	L (N)
DIPTERA	5,8	
Syrphidae		
<i>Sphaerophoria scripta</i> L.	4,7	L (P)
<i>Platycyrtus albimanus</i> Fabricius		
<i>Eristalis arbortorum</i> Egger		
<i>Paragus (Pandasyophthalmus)</i> sp.	0,7	
Asilidae	0,4	A
COLEOPTERA	0,4	
Chrysomelidae		
<i>Clytra</i> sp.	0,4	A

Nombre de registres: 276. Dates dels censos: 18/19-VII-1992; 1/2/5/8-VIII-1992; 25-VII-1993; 19-VIII-1993. Total d'hores de censos: 24. Vegeu el text.

TAULA 4.15. Visitants i pollinitzadors potencials de *D. verdunense* (VER2).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	51,7	
Apidae		
<i>Bombus terrestris</i> L.	13,9	L (N + P)
<i>Bombus pasquorum rufocitrinus</i> L.	9,7	L (N + P)
<i>Apis mellifera</i> L.	1,6	L (N + P)
Anthophoridae		
<i>Amegilla fasciata</i> Vill.	1,6	L (N + P)
Vespidae		
<i>Polistes omissus</i> Weranch	3,2	L (P)
Halictidae		
<i>Halictus</i> sp.	14,6	L (P)
<i>Lassioglossum</i> sp.	4,8	L (P)
Andrenidae		
<i>Andrena</i> sp.	3,2	L (P)
LEPIDOPTERA	33,9	
Papilionidae		
<i>Papilio machaon</i> L.	9,8	L (N)
Lycaenidae		
<i>Polyommatus icarus</i> Rottemburg	4,8	L (N)
Pieridae		
<i>Artogeia rapae</i> L.	4,8	L (N)
<i>Pieris brassicae</i> L.	3,2	L (N)
<i>Colias croceus</i> Geoffroy	1,6	L (N)
<i>Gonopteryx cleopatra</i> L.	1,6	L (N)
Sphingidae		
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.	6,5	L (N)
Geometridae		
<i>Lythria purpuraria</i> L.	1,6	L (N)
DIPTERA	9,6	
Syrphidae	4,8	L (P)
Bombyliidae		
<i>Bombylius</i> sp.	4,8	L (N)
HETEROPTERA	4,8	
Rhopalidae		
<i>Chorosoma schillingi</i> Schummel	1,6	A
Pentatomidae		
<i>Eurydema ventrale</i> Kolenati	3,2	A

Nombre de registres: 62. Dates dels censos: 21-VIII-1992; 26-VIII-1992; 20/21-VIII-1993.

Total d'hores de censos: 10. Vegeu el text.

TAULA 4.16. Visitants i pol·linitzadors potencials de *D. gracile* (GRA1).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	81,4	
Anthophoridae		
<i>Xylocopa violacea</i> L.	6,2	R (P)
Eumenidae		
<i>Alastor atropos</i> Lep.	31,4	r (N)
Halictidae		
<i>Lassioglossum</i> sp.	43,8	L (P)
Altres espècies no identificades	6,2	L (P)
LEPIDOPTERA	6,2	
Lycaenidae		
<i>Polyommatus bellargus</i> Rottemburg	6,2	L (N)
DIPTERA	6,2	
Bombylidae		
<i>Bombylius</i> sp.	6,2	L (N)
COLEOPTERA	6,2	
Melyridae		
<i>Dasytes</i> sp.	6,2	A

Nombre de registres: 16. Dates dels censos: 29-VI-1994. Total d'hores de censos: 3.
Vegeu el text.

TAULA 4.17. Visitants i pol·linitzadors potencials de *D. balansae* (BAL1).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	95,7	
Anthophoridae		
<i>Amegilla</i> sp.	52,2	L (N + P)
Halictidae		
<i>Lassioglossum</i> sp.	43,5	L (P)
LEPIDOPTERA	4,3	
Sphingidae		
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.	4,3	L (N)

Nombre de registres: 46. Dates dels censos: 21-VI-1994. Total d'hores de censos: 3.
Vegeu el text.

TAULA 4.18. Visitants i pollinitzadors potencials de *D. obcordatum* (OBC1).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	36,4	
Apidae		
<i>Bombus terrestris terrestris</i> Krüger	18,2	L (N + P)
Anthophoridae		
<i>Amegilla</i> sp.	18,2	L (N + P)
LEPIDOPTERA	45,5	
Lycaenidae		
<i>Polyommatus icarus</i> Rottemburg.	18,2	L (N)
Sphingidae		
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.	27,3	L (N)
DIPTERA	13,6	
Bombylidae		
<i>Bombylius</i> sp.	4,5	L (N)
Asilidae	9,1	A
COLEOPTERA	4,5	
Melyridae		
<i>Melyris</i> sp.	4,5	A

Nombre de registres: 22. Dates dels censos: 14/15-VI-1994. Total d'hores de censos: 4.
Vegeu el text.

TAULA 4.19. Visitants i pollinitzadors potencials de *D. favargerii* (FAV1).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	66,7	
Anthophoridae		
<i>Amegilla</i> sp.	66,7	L (N + P)
LEPIDOPTERA	9,5	
Pieridae		
<i>Pieris brassicae</i> L.	9,5	L (N)
DIPTERA	23,8	
Syrphidae	19,0	L (P)
Muscidae	4,8	A

Nombre de registres: 21. Dates dels censos: 18-VI-1994. Total d'hores de censos: 2,5.
Vegeu el text.

TAULA 4.20. Visitants i poll·linitzadors potencials de *C. mauritanica* (MAU1).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	100,0	
Apidae		
<i>Bombus terrestris terrestris</i> Krüger	55,6	L (N + P)
Halictidae		
<i>Lassioglossum</i> sp.	44,4	L (P)

Nombre de registres: 9. Dates dels censos: 21-VI-1994. Total d'hores de censos: 1,5.
Vegeu el text.

TAULA 4.21. Visitants i poll·linitzadors potencials de *C. pubescens* (PUB1).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	74,4	
Anthophoridae		
<i>Amegilla fasciata</i> Vill.	12,2	L (N + P)
Eumenidae		
<i>Alastor atropos</i> Lep.	54,0	r (N)
Halictidae		
<i>Lassioglossum</i> sp.	4,1	L (P)
Abella solitària legal	4,1	L (P)
LEPIDOPTERA	4,1	
Pieridae		
<i>Artogeia rapae</i> L.	4,1	L (N)
DIPTERA	21,5	
Bombyliidae		
<i>Bombylius</i> sp.	21,5	L (N)

Nombre de registres: 74. Dates dels censos: 3-VI-1994; 24-V-1995. Total d'hores de censos: 6.
Vegeu el text.

TAULA 4.22. Visitants i pollinitzadors potencials de *C. ajacis* (AJA1).

Espècie	%	Comportament
HYMENOPTERA	79,3	
Apidae		
<i>Bombus terrestris terrestris</i> Krüger	5,9	L (N + P)
Anthophoridae		
<i>Amegilla fasciata</i> Vill.	26,4	L (N + P)
<i>Xylocopa violacea</i> L.	8,8	R (N)
Vespidae		
<i>Polistes dominulus</i> Christ.	8,8	L (P)
Halictidae		
<i>Lassioglossum</i> sp.	29,4	L (P)
LEPIDOPTERA	8,9	
Notulidae		
<i>Autographa gamma</i> L.	5,9	L (N)
Pieridae		
<i>Colias croceus</i> Geoffroy	3,0	L (N)
DIPTERA	11,8	
Syrphidae	11,8	R (P)

Nombre de registres: 34. Dates dels censos: 29-V-1994; 4-VI-1994; 12-VI-1994. Total d'hores de censos: 5. Vegeu el text.

TAULA 4.23. Pollinitzadors i robadors observats en cada població.

Pollinizadors	Aconitum						Delphinium										Consolida					
	LYC1	LYC2	ANT1	ANT2	NAP1	NAP2	MON1	MON2	BOL1	BOL2	STA1	STA3	PIC2	VER1	VER2	GRA1	BAL1	OBC1	FAV1	MAU1	PUB1	AJA1
HYMENOPTERA																						
Apidae																						
Bombus hortorum	+	++	++	++	++	++	++	++														
Bombus wurfleini	RR	RR	+	RR	+	++	RR															
Bombus gerstaeckeri	++	+			+																	
Bombus terrestris									RR	R				++		++		++		++		+
Bombus pasquorum		+		+					+	+				+	+	+						
Bombus humilis				+																		
Bombus mesomelas			+	+	+																	
Bombus ruderarius					+																	
Psithyrus sylvestris			+																			
Anthophoridae																						
Amegilla sp.												++		++	+		++	++	++		++	++
Anthophora dispar									+													
Xylocopa violacea									++				+			R						R
Megachilidae																						
Oplis sp.												++										
Megachile rotunda												++										
Halictidae																						
Lasioglossum sp.									+	++	++			++	+	++	++			++	+	++
Halictus sp.										+				+	++							
Eumenidae																						
Alastor atropos									R	RR				+		RR					RR	
LEPIDOPTERA																						
Macroglossum stellatarum							+		++	+	++	++	++	+	+		+	++				
Altres	RR	R					+		++	++				++	++	+		+		+	+	+
DIPTERA																						
Bombylius sp.									+	+					+	+		+			++	
Syrphidae	+		++	+	++	+	++	++	+	+	++	+	++	+	+				++			++

R = robadors (< 10 % de visites), RR = robadors (> 10 % de visites) ; + = pollinitzadors (< 10 % de visites), ++ = pollinitzadors (> 10 % de visites).

Altitud (en m)	1980	1600	1980	1750	1980	2350		1980	2350	290	600	150	160	100	196	50	300	1930	5	1300		1650	300	196
Floració (mesos)	Jl-A	Jl-A	Jl-S	Jl-S	Jl-A	Jl-A		Jl-A	Jl-A	J	J	Mg-J	Mg-J	J	Jl-A	Jl-A	Jl-A	J-Jl	J-Jl	J-Jl		J-Jl	Mg-J	J-Jl

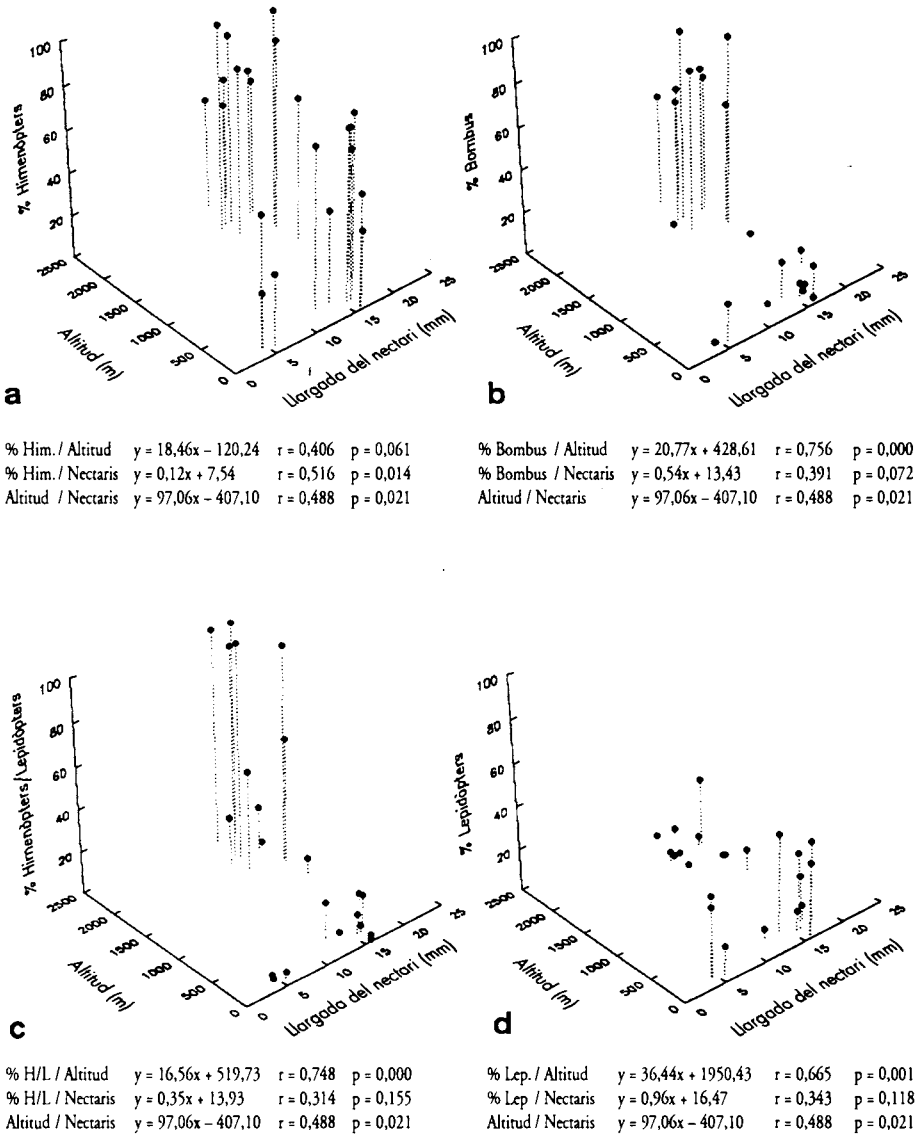


FIGURA 4.4. Relació entre l'altitud, la longitud dels nectaris i el percentatge de visites de: a) himenòpters, b) Bombus, c) proporció entre himenòpters i lepidòpters i d) lepidòpters a cadascuna de les poblacions mostrejades.

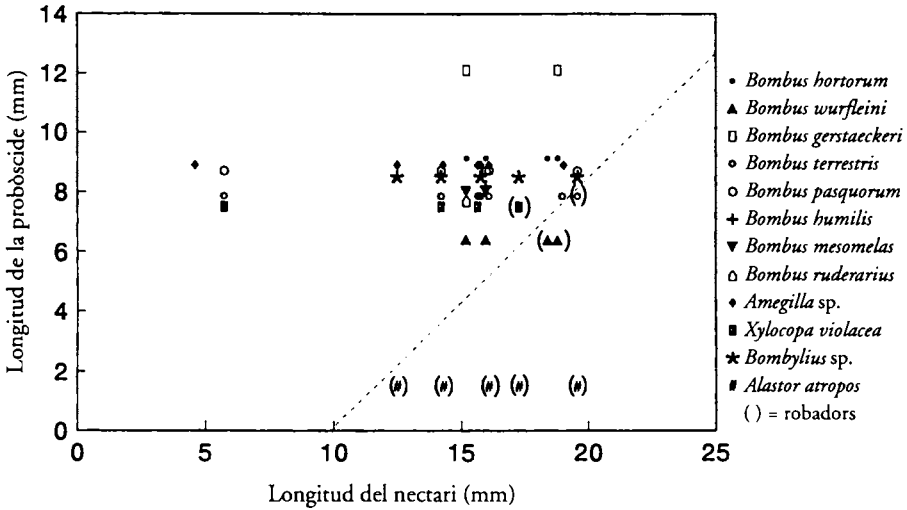


FIGURA 4.5. Relació entre les llargades dels nectaris i de les probòscides dels vectors.

i perquè l'espectre de pol·linitzadors depèn molt de la fauna disponible i, per tant, hi ha més d'una variable en joc. Assajant-ho per a grups més petits i propers, tampoc no existeix correlació, bé que en algun cas «r» i «p» milloren, com per exemple, si només considerem els acònits i els abellots ($y = 0,42x + 1,47$; $r = 0,50$; $p = 0,081$; $n = 14$). Brink (1980) sí que va trobar certa correlació entre aquests dos paràmetres en diverses poblacions d'*A. columbianum*.

D'altra banda, com ja comentàvem en l'apartat de material i mètodes, tot i que aquestes plantes guarden el nèctar amagat perquè no tots els insectes hi tinguin accés, el grau d'obertura o amplitud de la corol·la no limita l'entrada de manera tan dràstica: diferents insectes poden penetrar-hi més o menys, ficant-hi part del cap o tot el cos. En conseqüència, la longitud de la probòscide no és l'únic factor limitador de les visites. La quantitat de nèctar disponible també pot alterar la correlació entre probòscide i nectari, perquè, si aquest és ple de nèctar, s'escurça la distància que separa l'aliment de l'insecte. Els vectors que tenen la probòscide llarga tant poden llibar en nectaris curts com en llargs; per tant, no hi ha d'haver necessàriament correlació. Els robadors de probòscide curta poden robar en flors amb nectaris llargs.

La taula 4.24 reflecteix la composició pol·línica qualitativa de les càrregues dels antòfils analitzats. La major part han estat abellots que tenien corbícules a les potes, atès que són els que transporten pol·len amb més quantitat i el recol·lecten de

manera més activa. La resta d'insectes transporten quantitats més petites de pol·len, adherit a diverses parts del cos, sobretot a la regió ventral. D'aquests resultats podem induir que el pol·len de les *Delphinieae* objecte d'estudi és la font d'alimentació principal per a la major part d'aquests insectes, mesclat amb petites quantitats d'altres pòl·lens de plantes veïnes. Aquests antòfils presenten, doncs, un cert grau d'especificitat, més acusat en *Bombus gerstaeckeri*, com comentarem més endavant. La gran similitud entre el pol·len dels tres acònits (Puig, 1987; Puig i Molero, 1988) no ens ha permès discriminar-lo a nivell específic; hauria estat interessant haver-ho aconseguit en el cas dels pol·linitzadors d'espècies simpàtriques, com les de la vall d'Eina, ja que hi hem observat abellots que visitaven successivament espècies diferents. Pel que fa als robadors com *Bombus wurfleini*, ens ha semblat força curiós que en alguns casos portessin masses pol·líniques a les potes, en les quals a vegades també hi havia pol·len de *Delphinieae*; Løken (1949) ja va detectar aquest fenomen en el mateix abellot en el cas d'*A. septentrionale*. Un altre exemple va ser descrit per Macior (1966) en *Aquilegia*, en què les reines de *Bombus* que perforen els esperons per assolir el nèctar sovint recol·lecten el pol·len pel camí correcte.

4.4. DISCUSSIÓ

Les flors d'aquesta tribu presenten un moviment d'estams clarament relacionat amb la prevenció de l'autogàmia, i encaminat també a facilitar l'adherència del pol·len als vectors pol·linitzadors. Quan la flor eclosiona, els estams se situen a la seva base, i a mesura que assoleixen la maduració i la dehiscència s'eleven, fins a situar-se estratègicament just per sota dels pètals laterals, en *Delphinium*, protegits pels sèpals, en *Aconitum*, o protegits pels lòbuls dels nectaris, en *Consolida*. D'aquesta manera, el pol·len s'adhereix a la part ventral del cos dels insectes, quan aquests s'introdueixen dins l'esperó o el casc per cercar el nèctar. Aquest comportament es coneix amb el nom d'*esternotribic*, i és el que hem observat gairebé sempre. Quan el pol·len s'adhereix al dors de l'insecte, parlem de *comportament nototribic* (Macior, 1967; Faegri i Pijl, 1979), detectat només en *Bombus mesomelas*.

4.4.1. ANÀLISI DELS VECTORS PER GRUPS DE *DELPHINIEAE*

Gènere *Aconitum* i *D. montanum*

A grans trets podem dir que en les espècies d'alta muntanya —com és el cas dels acònits i de *D. montanum*— el grup d'insectes visitant i pol·linitzador més

TAULA 4.24. Composició de la càrrega pol·línica dels antòfils.

Antòfil	Tàxon	Part del cos	Tipus de pol·len*
<i>Bombus hortorum</i>	LYC1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>
	LYC1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Epilobium angustifolium</i> ↓ / <i>Silene</i> sp. ↓↓
	LYC1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>
	LYC1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Epilobium angustifolium</i> ↓ / <i>Senecio pyrenaicum</i> ↓
	ANT1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Trifolium</i> sp. ↓
	ANT1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Rhinanthus mediterraneus</i> ↓
	ANT1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Cirsium acaule</i> ↓ / <i>Epilobium angustifolium</i> ↓↓
	ANT1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Cirsium acaule</i> ↓ / <i>Epilobium angustifolium</i> ↓
	ANT1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Cirsium acaule</i> ↓
	ANT1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>
	ANT1	(corbícules incipients)	<i>Aconitum</i>
	ANT2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>
	ANT2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>
	ANT2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Cirsium acaule</i> ↓
	NAP1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>
	NAP1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>
	NAP1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Trifolium</i> sp. ↓
	MON1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Rhinanthus mediterraneus</i> ↑
	MON1	potes (molt poc)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Rhinanthus mediterraneus</i> ↓
	MON1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i>
	MON1	potes, cap i probòscide	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Rhinanthus mediterraneus</i> ↓
	MON1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Rhinanthus mediterraneus</i> ↓
	MON1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Rhinanthus mediterraneus</i> ↑ / <i>Armeria</i> sp. ↓↓
	MON1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Rhinanthus mediterraneus</i> ↑ / <i>Trifolium</i> sp. ↓↓
	MON2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Cirsium acaule</i> ↓ / tipus <i>Centaurea</i> ↓
	MON2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i>
	MON2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i>
<i>Bombus wurfleini</i>	LYC2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Hypericum maculatum</i> ↓
	LYC2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Epilobium angustifolium</i> ↓ / <i>Cirsium acaule</i> ↓
	ANT1	(corbícules incipients)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Armeria</i> sp. ↓
	NAP1	potes (corbícules)	<i>Rosaceae</i> ↑↑ / <i>Aconitum</i> ↑
	NAP1	potes (corbícules)	<i>Rosaceae</i> ↑↑ / <i>Aconitum</i> ↑
	NAP1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>
	NAP2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Cirsium acaule</i> ↓↓
	NAP2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Cirsium acaule</i> ↓
	NAP2	potes (corbícules)	<i>Fabaceae</i> tipus <i>Trifolium</i> ↑ / tipus <i>Plantago</i> ↑ / <i>Aconitum</i> ↓
	NAP2	potes (corbícules)	<i>Fabaceae</i> tipus <i>Trifolium</i> ↑↑ / <i>Aconitum</i> ↑ / tipus <i>Plantago</i> ↓
	NAP2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Cirsium acaule</i> ↓
	NAP2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Cirsium acaule</i> ↑ / tipus <i>Plantago</i> ↓ / <i>Trifolium</i> ↓
	MON1	potes (corbícules)	<i>Rhinanthus mediterraneus</i> ↑↑ / <i>Delphinium</i> ↑
	MON1	potes (corbícules)	<i>Rhinanthus mediterraneus</i> ↑↑ <i>Delphinium</i> ↑
	MON2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑
	MON2	potes (corbícules)	<i>Fabaceae</i> tipus <i>Trifolium</i> ↑ / <i>Delphinium</i> ↓
	MON2	potes (corbícules)	<i>Fabaceae</i> tipus <i>Trifolium</i> ↑ / <i>Delphinium</i> ↓

* Els tipus pol·línics estan citats en ordre decreixent d'abundància (↑↑ = majoritari; ↑ = abundant; ↓ = poc; ↓↓ = esporàdic).

TAULA 4.24. Composició de la càrrega pol·línica dels antòfils. (Continuació.)

Antòfil	Tàxon	Part del cos	Tipus de pol·len*
<i>Bombus gerstaeckeri</i>	LYC1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>
	LYC1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Cirsium acaule</i> ↓↓
	LYC1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Valeriana montana</i> ↓↓
	LYC1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Cariophyllaceae</i> tipus <i>Silene</i> ↓↓
	LYC1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Cirsium acaule</i> ↓↓
	LYC2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>
	NAP1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>
	NAP1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>
<i>Bombus terrestris</i>	BOL1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑ / <i>Apiaceae</i> ↑ / <i>Ranunculus</i> sp. ↓
	BOL2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Rubus</i> sp. ↑ / <i>Asteraceae</i> tipus <i>Carduus</i> ↓↓
	BOL2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i>
<i>Bombus pasquorum</i>	BOL2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Psoralea bituminosa</i> ↓
	BOL2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Psoralea bituminosa</i> ↓
	BOL2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Asteraceae</i> tipus <i>Carduus</i> ↓↓
	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Asteraceae</i> ↓ / <i>Ranunculus</i> sp. ↓ / <i>Trifolium</i> sp. ↓↓
	VER2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Fabaceae</i> tipus <i>Trifolium</i> ↑
	VER2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Fabaceae</i> tipus <i>Melilotus</i> ↑ / <i>Centaurea</i> sp. ↓
	VER2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i>
<i>Bombus humilis</i>	ANT2	potes (corbícules)	<i>Cirsium acaule</i> ↑↑ / <i>Aconitum</i> ↑ / <i>Trifolium</i> sp. ↓
<i>Bombus mesomelas</i>	ANT2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> ↑↑ / <i>Cirsium</i> ↓
<i>Amegilla fasciata</i>	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Rosmarinus</i> ↑ / <i>Echium</i> sp. ↑ / <i>Carduus</i> sp. ↓↓
	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Rosmarinus</i> ↑ / <i>Salvia</i> sp. ↑ / <i>Echium</i> sp. ↓
	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑ / <i>Echium vulgare</i> ↑
	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑ / <i>Echium vulgare</i> ↑
	VER1	(corbícules incipients)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Asteraceae</i> tipus <i>Centaurea</i> ↑
	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Asteraceae</i> tipus <i>Centaurea</i> ↑
	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Asteraceae</i> tipus <i>Centaurea</i> ↓
	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Asteraceae</i> tipus <i>Centaurea</i> ↑
	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Apiaceae</i> ↑ / <i>Echium</i> sp. ↓
	STA3	potes (corbícules)	<i>Fabaceae</i> tipus <i>Lorus</i> ↑↑ / <i>Delphinium</i> ↓ / <i>Rosmarinus</i> ↓ / <i>Scabiosa</i> ↓
	STA3	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↓ / <i>Fabaceae</i> ↑↑ / <i>Rosmarinus</i> ↓ / <i>Scabiosa</i> ↓↓
	STA3	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / <i>Fabaceae</i> ↑↑ / <i>Scabiosa</i> ↓ / <i>Helichrysum</i> ↓↓
	AJA1	potes (corbícules)	<i>Consolida</i> ↑ / <i>Coronilla emerus</i> ↑ / <i>Rosmarinus</i> ↓ / <i>Cistus</i> sp. ↓
	BAL1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑ / <i>Dianthus</i> ↓ / <i>Asteraceae</i> <i>tubiflora</i> ↓↓
<i>Amegilla</i> sp.	BAL1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Picris hispanica</i> ↓ / <i>Trifolium</i> sp. ↓↓
	BAL1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i>
	BAL1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Rosaceae</i> tipus <i>Potentilla</i> ↓↓
	BAL1	potes i probòscides	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Helianthemum</i> sp. ↓
	OBC1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Asteraceae</i> ↓↓
	FAV1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i>
	FAV1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i>

* Els tipus pol·línics estan citats en ordre decreixent d'abundància (↑↑ = majoritari; ↑ = abundant; ↓ = poc; ↓↓ = esporàdic).

TAULA 4.24. Composició de la càrrega pol·línica dels antòfils. (Continuació.)

Antòfil	Tàxon	Part del cos	Tipus de pol·len*
<i>Xylocopa violacea</i>	BOL1	(corbícules incipients)	<i>Delphinium</i>
<i>Megachile rotunda</i>	STA3	abdomen ventral	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Scabiosa</i> ↓ / <i>Helichrysum</i> ↓ / <i>Fabaceae</i> ↓↓
	STA3	abdomen ventral	<i>Fabaceae</i> ↑↑ / <i>Delphinium</i> ↑ / <i>Scabiosa</i> ↓ / <i>Helichrysum</i> ↓↓
<i>Lasioglossum</i> sp.	BOL1	potes i tòrax ventral	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Carduus</i> ↓ / <i>Papaver</i> ↓ / <i>Fabaceae</i> tipus <i>Trifolium</i> ↓↓
	BOL1	potes (molt poc)	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Asteraceae</i> tipus <i>Sonchus</i> ↓
	BOL1	potes i tòrax ventral	<i>Fabaceae</i> tipus <i>Trifolium</i> ↑ / <i>Reseda</i> sp. ↓ / <i>Carduus</i> sp. ↓↓
	BOL1	potes i tòrax ventral	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Asteraceae</i> tipus <i>Sonchus</i> ↓
	BOL2	potes, tòrax i abdomen (menys)	<i>Rubus</i>
	BOL2	potes i tòrax ventral	<i>Brassicaceae</i> ↑ / <i>Asteraceae</i> tipus <i>Sonchus</i> ↑
	BOL2	potes i tòrax ventral	<i>Scabiosa</i> ↑↑ / <i>Cirsium</i> sp. ↑ / <i>Delphinium</i> ↓
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Hypericum perforatum</i>
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i>
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i>
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Rubus</i> sp. ↓↓
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Rubus</i> sp. ↓↓
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Ranunculus</i> sp.
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i>
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Brassicaceae</i> ↑
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Asteraceae</i> tipus <i>Sonchus</i> ↑ / <i>Liliaceae</i> ↓↓
	VER2	potes i abdomen ventral	<i>Asteraceae</i> (tipus <i>Senecio</i>) ↑ / <i>Apiaceae</i> ↑ / <i>Delphinium</i> ↓
<i>Nomia</i> sp.	VER1	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i> ↑↑ / <i>Fabaceae</i> tipus <i>Ulex</i> ↓
<i>Alastor atropos</i>	BOL2	tòrax ventral i dorsal	<i>Campanula</i> ↑ / <i>Onobrychis</i> ↓
	BOL2	tòrax ventral i dorsal	<i>Campanula</i> ↑ / <i>Onobrychis</i> ↓

* Els tipus pol·línics estan citats en ordre decreixent d'abundància (↑↑ = majoritari; ↑ = abundant; ↓ = poc; ↓↓ = esporàdic).

important quantitativament són els himenòpters i, especialment, el gènere *Bombus*. També s'han censat dípters, majoritàriament sírfids, però sempre molt menys abundants. Aquest espectre reflecteix un tipus de fauna adaptada a climes més freds, ja que en els ambients alpins i subalpins hem detectat força diversitat d'abellots (figura 4.4), diversitat que disminueix marcadament en passar a zones més baixes. D'altra banda, tot i que els pol·linitzadors d'una població determinada estan condicionats per la fauna de la zona, aquest no és l'únic factor decisiu, ja que, a la vall d'Eina, on creixen de costat quatre espècies de *Delphinieae*, tot i que els insectes són els mateixos, els seus comportaments i freqüències han estat diferents per a cada espècie.

Dins dels tres acònits estudiats, cal destacar la morfologia d'*A. lycoctonum*, la qual pot fer un paper important en la pol·linització, com més endavant argumentarem. Aquest fet es veu reflectit en el comportament recol·lector dels *Bombus*:

- *Bombus gerstaeckeri* (força robust i de cos més gros que els altres *Bombus* censats) només s'ha observat com a pol·linitzador legal habitual en les dues poblacions d'*A. lycoctonum*, i esporàdicament s'ha censat sobre flors d'*A. napellus* (de la vall d'Eina), també de manera legal.
- *Bombus hortorum* (de probòscide llarga) visita les flors d'*A. lycoctonum* de forma legal i rara vegada roba, com ja va detectar Pittioni (1937). En *A. napellus* —coincidint amb les observacions de Pesson i Louveaux (1984) i Sowing (1989)— i en *A. anthora* aquest insecte presenta el mateix comportament (legal) i és el que visita aquests dos acònits amb més freqüència, excepte en la població d'*A. napellus* del Cadí. Tot i el seu caràcter generalista en esguard d'altres del seu grup, molt més específics, prefereix flors de corol·les llargues (Løken, 1949; Brian, 1957; Mjelde, 1983; Rousseau, 1994) i és un pol·linitzador efectiu.
- *Bombus wurfleini* (de probòscide curta) es comporta com a robador de nèctar en *A. lycoctonum*, coincidint amb les observacions de Pittioni (1937), Rousseau (1994) i Castro (com. pers.). En *A. napellus*, no obstant això, l'hem observat bàsicament com a legal i també en *A. anthora*, excepte en la població ANT2, on actuava com a robador.
- *Bombus mesomelas* és un abellot petit que visita amb poca freqüència *A. napellus* de la vall d'Eina i les dues poblacions d'*A. anthora*. Actua sempre com a legal i té un comportament nototríbic, ja que entra dins la flor a l'inrevés, és a dir, de panxa enlaire (Løken, 1981; Free, 1993). És l'única espècie d'abellot en què hem detectat aquest comportament.
- S'han censat altres espècies de *Bombus*, molt menys freqüents (*Bombus ruderarius*, *Bombus humilis*, *Bombus pascuorum*) i un *Psithyrus*, abellot paràsit dels nius dels *Bombus* (Prŷs i Corbet, 1987), sobre *A. napellus* i *A. anthora*, sempre legals.

En *D. montanum*, *Bombus hortorum* és el pol·linitzador legal principal i el més freqüent (coincidint amb les observacions de Müller (1883) per a *D. elatum*, planta filogenèticament molt propera, que també era visitada per *Anthophora philipes* Fabricius, no detectada en *D. montanum*). *Bombus wurfleini* només apareix en la població de la vall d'Eina i sempre actua com a robador de nèctar. Aquest *Delphinium* també és visitat per altres lepidòpters i per dípters, però en nombre molt més petit. *D. viridescens* Leiberg, amb la flor de color bru, semblant a *D. montanum*, també només és visitat per abellots (Varney, 1979).

La figura 4.6 representa la freqüència de visites de les principals espècies de *Bombus* en els tàxons subalpins mostrejats:

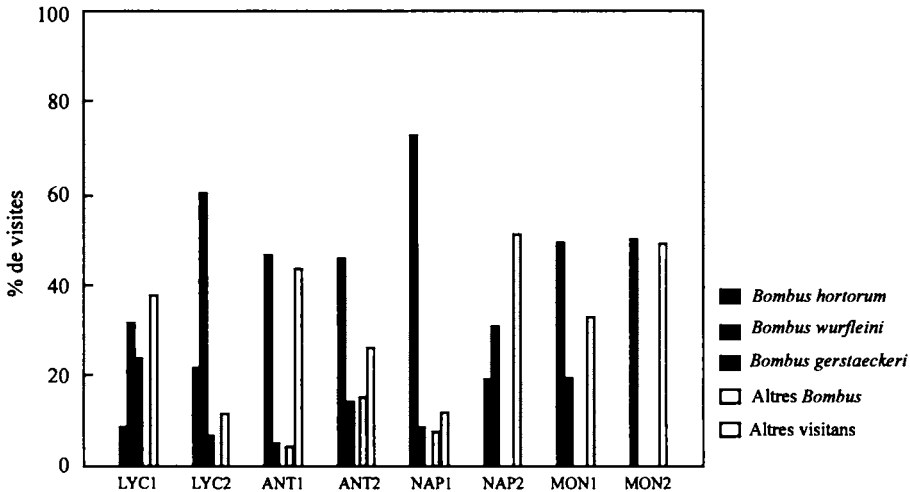


FIGURA 4.6. Percentatge de visites dels *Bombus* en les espècies d'ambient subalpí.

Müller (1883), en els seus catàlegs de pol·linitzadors, ja va intuir una diferència de mides entre els nectaris d'*A. napellus* i *A. lycoctonum*, cosa que implicava que aquest darrer requerís, per a assolir el nèctar, insectes amb una probòscide més llarga, com ara *Bombus opulentus* Gerst. (= *Bombus gerstaeckeri*, Løken, 1949), coincidint amb les nostres observacions. Aurivillius (1887) i Werth (1940) també mantenen que la llargada de les probòscides determinen la manera de recol·lectar dels abellots que visiten les flors d'*A. lycoctonum*. De fet, aquest acònit presenta un casc més llarg i estret que *A. napellus* i *A. anthora* (vegeu el capítol 2). Aquests darrers tenen un casc curt i ample, que permet que els abellots hi fiquin tot el cos, sense que la llargada del nectari sigui un inconvenient o una limitació per a assolir el nèctar, bé que s'han descrit diversos patrons de conducta dels abellots que visiten espècies d'*Aconitum* (Løken, 1949, 1981; Free, 1993). En *A. lycoctonum*, en canvi, l'entrada del casc és molt més estreta i l'insecte només pot introduir-hi el cap, cosa que implica que no tots els borinots hi tindran accés; probablement per aquest motiu la presència de robadors és més alta. Rousseau (1994) suggereix que aquest fet provoca que *Bombus gerstaeckeri* sigui un pol·linitzador poc eficaç, ja que té una probòscide prou llarga per a arribar al nectari sense haver d'entrar gaire dins la flor i pràcticament sense tocar els estams; fins i tot el considera «un robador de nèctar per via legal». A partir de les

nostres observacions, pensem que sí que és un pollinitzador efectiu i, a més, les anàlisis de pol·len demostren que en porta i que en col·lecta activament.

A. lycoctonum ha seguit, doncs, un model evolutiu diferent que els altres dos acònits; podríem especular que ha perllongat el casc en una mena de procés de convergència amb l'esperó dels *Delphinium*. Aquest model que ha permès una adaptació més específica —entre l'acònit i *Bombus gerstaeckeri*—, no sembla que reporti un gran benefici a la planta, ja que ha augmentat la incidència dels robadors en les poblacions estudiades i ha afavorit un determinat tipus de pol·linitzadors en detriment d'altres, de més inespecífics (Brink, 1980). Probablement perquè la pol·linització és més selectiva o més dificultosa, aquesta espècie adopta altres estratègies per tal d'assegurar-se la reproducció; és potencialment més autògama que els altres dos acònits, com van demostrar les proves d'embossament al camp (vegeu l'apartat 5.24).

Pel que fa als robadors de nèctar, diversos autors (Aurivillius, 1887; Werth, 1940; Løken, 1949; Alford, 1975; Koeman-Kwak, 1973; Pekkarinen, 1979, 1984; Pesson i Louveaux, 1984) han diferenciat dos grans grups d'abellots segons la constitució i la mida del seu aparell bucal. D'una banda, els de probòscide curta, entre els quals s'inclouen *Bombus terrestris*, *Bombus wurfleini* i *Bombus lucorum*; i de l'altra, els de probòscide llarga, *Bombus hortorum*, *Bombus gerstaeckeri*, *Bombus pasquorum* i *Bombus consobrinus*, entre d'altres. Aquestes diferències provoquen un comportament recol·lector molt diferent en flors on el nèctar està amagat; el primer grup comprèn majoritàriament robadors de nèctar (Inouye, 1980a, 1983), puix que les dimensions de la seva probòscide sovint no els permet d'atènyer el nèctar, mentre que el segon grup presenta un comportament recol·lector legal. Dins dels robadors, Løken (1949, 1981) descriu dues maneres de perforar: els que només foraden el casc, utilitzant exclusivament la llengua, com *Bombus lucorum*, i els que foraden el casc i el nectari, usant les mandíbules dentades, com *Bombus wurfleini*, que a més ho aconsegueix amb certa rapidesa. Sowing (1989) observà també un comportament diferent d'aquells dos grups quant a la mida de la taca d' *A. napellus* visitada. Els abellots de probòscide curta (que actuen com a robadors) tendeixen a visitar taques més grans, perquè en les petites són poc eficients, ja que són més lents a foradar la corol·la que els de probòscide llarga (legals). En taques grosses es veuen un gran nombre de flors foradades, que poden tornar a ser visitades molt més fàcilment, i en aquest cas una probòscide llarga no resulta pas més avantatjosa.

La qüestió de si aquest robatori de nèctar és instintiu o adquirit ha estat força discutida (Kugler, 1943; Brian, 1954a, 1954b, 1957; Macior, 1966; Alford, 1975; Morse, 1982; Inouye, 1983; Higashi *et al.*, 1988). Segons Castro (com. pers.) la perforació i l'entrada il·legal són innates i pertanyen a la gamma de procediments instintius de què disposen els àpids per a explotar les flors. L'aplicació d'un patró de conducta depèn de les circumstàncies de cada situació, a les quals l'individu reacciona inicialment per instint i després, progressivament, per la seva experiència; la per-

fecció en l'execució del patró de conducta, però, depèn bàsicament de la memòria i, per tant, de l'aprenentatge (Prýs i Corbet, 1987). Cada individu recol·lector disposa d'un ampli ventall de rutines i moviments innats que li permeten extreure aliment de flors d'estructures i mides molt variades. En cada cas haurà de realitzar moviments diferents i si no pot atènyer el nèctar seguirà una «via il·legal». Mitjançant la repetició de la conducta, l'automatitza i la fa més àgil, i hi associa la mida de la flor (anirà directament a perforar o a aprofitar els forats fets per altres àpids). Pekkarinen (1984) defensa que hi ha certa flexibilitat en aquesta conducta, fins i tot, individualment. Aquesta idea de comportament innat troba suport en l'especialització estructural de l'aparell bucal de les espècies del subgènere *Alpigenobombus* (*Bombus wurfleini*), que són els lladres per antonomàsia (Lie-Petersen, 1906; Werth, 1940; Løken, 1949; Alford, 1975; Mjelde, 1983; Rasmont, 1988), amb mandíbules dissenyades per a perforar corol·les.

Tot i que en els nostres tàxons no ho hem trobat, sembla que hi ha relació entre la llargada de les probòscides i la profunditat de les corol·les visitades (Pesson i Louveaux, 1984). Els abellots de probòscide llarga prefereixen corol·les tubuloses més llargues que els altres (Inouye, 1980*b*; Løken, 1981). No obstant això, l'aplicació exclusiva d'aquest criteri (defensada per Knuth, 1906-09; Hultkonen, 1928; Brian, 1957; Heinrich, 1976; Pekkarinen, 1979; Ranta i Lundberg, 1980) sembla excessivament simplificadora i no és suficient per a explicar la preferència dels borinots pels diferents tipus de flors. Hi influeixen, per tant, d'altres factors com ara la morfologia floral, el color o l'olor, entre d'altres (Pyke, 1982*b*; Pekkarinen, 1984; Harder, 1985; Teräs, 1976, 1985; Rasmont, 1988). Inouye (1980*b*) va trobar una correlació positiva entre les llargades de les probòscides i la despesa de temps a visitar les flors.

Quant a l'especificitat dels abellots, la majoria són politròfics, és a dir, que s'alimenten de nèctar i/o pol·len de moltes flors diferents (Pesson i Louveaux, 1984). Dins el grup dels *Megabombus*, però, s'han detectat tres casos d'estenofàgia o dependència de poques espècies vegetals, sempre del gènere *Aconitum* (Delmas, 1976). Són:

- *Bombus consobrinus* per a *A. septentrionale* Koelle (Løken, 1949, 1950, 1960; Pekkarinen, 1978, 1979; Mjelde, 1983; Pesson i Louveaux, 1984; Rasmont, 1988).
- *Bombus gerstaeckeri* per a *A. lycoctonum* (principalment) i *A. napellus* (Løken, 1960, 1973; Ornos, 1984; Castro, 1988; Rasmont, 1988). Segons Ornos (*loc. cit.*) les femelles depenen d'*A. lycoctonum* i els mascles d'*A. napellus*.
- *Bombus reinigiellus* per a *A. nevadense* (Castro, 1988).

D'aquestes tres espècies de *Bombus*, les dues primeres són molt properes filogenèticament i presenten una distribució al·lopàtrica (Rasmont, 1988). En canvi,

Bombus reinigiellus és una espècie endèmica molt propera de *Bombus hortorum*, considerat molt generalista o politròfic. La dependència no és, però, recíproca, atès que *A. septentrionale* i *A. lycoctonum* són visitats per altres abellots, com ara *Bombus hortorum*, i *A. nevadense*, per *Bombus terrestris* i *Bombus pascuorum* (Castro, 1988). La relació entre *Bombus reinigiellus* i *A. nevadense* és força remarcable, ja que es tracta de la interdependència entre dos endemismes de Sierra Nevada. Tot i que *Bombus reinigiellus* pot visitar *Digitalis purpurea* L., l'existència de l'abellot depèn de l'abundància de l'acònit. Tant és així que aquest *Bombus* ha sabut sincronitzar el període de vol amb el pic de floració màxim d'aquesta espècie (Castro, *loc. cit.*). Els resultats de les anàlisis pol·líniques en els nostres tàxons corroboren aquesta major especificitat en *Bombus gerstaeckeri* que en *Bombus hortorum*.

Els abellots optimitzen les visites a partir de proves i errors. Inicialment visiten moltes flors, però gradualment es van especialitzant en poques espècies o en una de sola (Oster i Heinrich, 1976). A través de visites esporàdiques a d'altres espècies, els borinots són capaços de modificar la seva selecció dels recursos (Laverty, 1994).

Les càrregues pol·líniques dels antòfils provenien majoritàriament de *Delphinieae*. A banda d'això, si comparem la relació d'espècies reconegudes en aquestes càrregues (taula 4.24) amb les llistes de plantes florides simultàniament, presumptes competidores, podem observar que algunes no hi apareixen, però sí que eren presents en zones més allunyades. Quan vam fer les llistes, només vam tenir en compte les plantes molt properes; això vol dir que els vols dels abellots poden ser força llargs. És destacable com a planta competidora *Epilobium angustifolium*, que té una estructura d'inflorescència vertical molt semblant a la dels acònits i el model de vol dels insectes hi serà anàleg (vegeu l'apartat 4.4.3).

Un altre aspecte a considerar és l'efecte «taca». A la vall d'Eina, *A. lycoctonum* i *A. napellus* s'agrupen en taques vistoses (sovint prop de l'aigua), formades per individus diferents. Per contra *A. anthora*, de mida força reduïda, hi apareix molt més dispers; la seva corol·la d'un groc verdós el fa passar més desapercebut i això es veu reflectit en una activitat relativament més baixa dels pol·linitzadors. A la població de la vall d'Aran, alguns individus d'aquest acònit eren força més grossos i ramificats, i l'activitat dels insectes lleugerament més important.

D. montanum forma rodals; les nombroses flors i les diverses inflorescències són un clar reclam per als vectors. Hi hem observat més activitat dels pol·linitzadors a la vall d'Eina que al Cadí, però això pot ser degut a les condicions meteorològiques més adverses durant les nostres observacions en aquesta darrera localitat. En general, el període de màxima activitat correspon a les hores centrals del dia, tot i que els abellots treballen des de bon matí fins que es fa fosc, bé que la seva activitat va minvant progressivament cap al vespre. Hem detectat menys activitat dels vectors els dies tapats o ventosos; per tant, és segur que les condicions climàtiques els afecten, com ja va observar Løken (1949).

El color (blau o groc) no sembla important, ja que els abellots visiten indistintament flors d'un i altre tipus. A la vall d'Eina, on tots tres acònits estan de costat —presenten un cert aïllament fenològic, incomplet perquè coincideixen parcialment en el temps—, hem observat, fins i tot, que el mateix abellot podia visitar successivament flors d'espècies diferents. Altres referències, però, demostren que aquests insectes són capaços de discriminar els individus albins dels normals en *Delphinium* (Waser i Price, 1981, 1983) i, fins i tot, les formes alterades (Macior, 1975).

Els sírfids inspeccionen molt les flors, però fan pocs contactes i breus, a part que no tenen un cos prou corpulent ni un aparell bucal adequat per arribar als nectaris i aconseguir el nèctar. Han estat descrits també com a visitants d'*A. senanense* Nakai (Yumoto, 1986). Consumeixen pol·len i se'ls en podria considerar robadors, perquè la seva eficàcia pollinitzadora és molt baixa. Tanmateix, en d'altres plantes com *Scrophularia* sp. han estat considerats els pollinitzadors més importants (Ortega i Devesa, 1993a).

En *A. lycoctonum* de la vall d'Eina, van aparèixer durant el dia, amb certa freqüència, unes papallones nocturnes del gènere *Agrocola* que prenién el nèctar il·legalment; eren robadores secundàries, ja que aprofitaven assíduament els forats produïts pels *Bombus*. Aquest comportament és rar en els lepidòpters.

No vam detectar pollinitzadors nocturns.

D. bolosii

Un primer fet que destaca en les dues poblacions d'aquesta espècie és que atrauen un espectre de visitants florals i pollinitzadors molt més variat que els acònits i que *D. montanum*. Possiblement és degut a la més gran diversitat de la fauna local, ja que aquesta planta es fa en zones més baixes, sota unes condicions ecològiques i climàtiques menys extremes; tot i que també cal tenir present l'efecte de la morfologia floral com a reclam per als pollinitzadors. Aquest ampli espectre té un cert paral·lelisme amb el d'algunes espècies americanes, en les quals s'ha descrit també un gran ventall de visitants florals (Macior, 1975; Waser, 1982). En les dues poblacions de *D. bolosii* en què hem pogut realitzar censos en més d'un any diferent, hem detectat petites fluctuacions d'alguns vectors, probablement degudes a variacions climàtiques (temperatura, sequera o pluja) o faunístiques.

Dels himenòpters censats, *Bombus terrestris* (de probòscide curta) actua majoritàriament com a robador de nèctar (primari o secundari), tot i que esporàdicament hem observat algun exemplar que actuava legalment a la població del Priorat (BOL2). *Bombus pasquorum* (de probòscide més llarga) visita molt menys sovint *D. bolosii*, però sempre ha tingut un comportament legal i esternotrífic. *Xylocopa violacea* tam-

bé ha actuat com a legal, bé que només ha estat censada en la població de la Noguera (BOL1). Altres himenòpters aïllats, només censats en la població BOL1, de mida corporal similar a la dels abellots, són *Scolia flavifrons*, *Anthophora dispar* i *Osmia submicans*. Tots tres entren de forma legal i, per tant, també podrien actuar com a pollinitzadors. *Alastor atropos* és un petit eumènid que visita amb molta freqüència aquestes flors. Sempre l'hem observat com a robador secundari, ja que el seu aparell bucal és reduït i feble. Hi ha una sèrie d'abelletes petites dels gèneres *Lassioglossum* sp., *Halictus* sp. i *Nomia* sp. que pul-lulen força estona per la zona dels estams i porten molt pol·len adherit a la zona ventral. Tot i la marcada hercogàmia que presenten les flors, aquests petits himenòpters amb llurs moviments poden afavorir l'autogàmia, posant en contacte alguna antera o el pol·len amb la superfície estigmàtica. En alguns *Delphinium* americans també s'han descrit com a visitants florals petites abelles solitàries (Macior, 1975; Waser, 1982). Powell i Jones (1983) diuen, referint-se a *D. parryi* A. Gray, pollinitzat principalment per *Bombus*, que els anys en què les plantes són menys abundants, s'incrementa notablement la visita d'aquells petits himenòpters, tot i que la seva eficàcia pollinitzadora no ha estat documentada. La població de *D. bolosii* d'Ulldemolins està envoltada per *Rubus canescens*, que floreix en el mateix període i és visitat constantment per molts individus d'*Apis mellifera*. Mai no vam observar que cap exemplar visités *D. bolosii*.

Hem observat una gran diversitat de papallones diürnes que visiten ambdues poblacions de *D. bolosii*. Destaca com a més important el gènere *Gonopteryx* (*G. cleopatra* i *G. rhamnii*), a part de *Macroglossum stellatarum*, molt freqüent en la població de la Noguera. Aquest darrer, un esfingid anomenat *esfinx colibrí* (popularment, bufaforats o borinot) pel seu característic moviment d'ales que recorda el vol d'aquest ocell americà, és d'hàbits diürns. Visita les flors en ple vol, introduint la seva llarga espiritrompa (d'uns 26-28 mm) dins els nectaris, però no toca la flor amb el cos ni amb el cap. Presumiblement, la seva eficàcia pollinitzadora és molt baixa, tot i que hem trobat alguns grans de pol·len adherits a la seva espiritrompa, fenomen observat en d'altres esfingids (Kislev *et al.*, 1972; Miller, 1981; Løken, 1981; Nilsson, 1988). En tot cas, aquesta mica d'eficàcia pot veure's afavorida per les seves constants i repetides visites. Un cas similar s'esdevé en *D. nelsonii* amb la pollinització per colibrís, els quals disposen menys quantitat de pol·len que els abellots, però hi fan moltes més visites (Waser i Price, 1990). L'alt nombre de visites de *Macroglossum stellatarum* està clarament relacionat amb els seus elevats requeriments energètics per a bellugar les ales, cosa que el porta a succionar nèctar contínuament. Aquests lepidòpters són capaços d'una certa termoregulació (Heinrich, 1975), que els permet de viure a l'alta muntanya; en aquests hàbitats són, però, molt menys freqüents, tot i que n'hem censat esporàdicament sobre algunes espècies subalpines, com *D. montanum*. Les visites són relativament curtes (1-3 segons) depenent de la quantitat de nèctar disponible, i tot i que semblen una mica a l'atzar,

tendeixen a progressar de baix a dalt de la inflorescència; l'insecte puja en línia recta, fent ziga-zaga o, de vegades, helicoïdalment. Sol visitar flors de manera saltada, però en un nombre força elevat. De fet, aquesta espècie ha estat censada en la majoria de poblacions del gènere *Delphinium*, tot i la diversitat ecològica d'aquestes plantes. El bufaforats té una àrea de distribució molt àmplia (Dafni, com. pers.). És poc específic quant a les espècies vegetals visitades, ja que ha estat citat com a pol·linitzador d'altres moltes plantes, normalment de corol·la tubulosa, entre les quals, algunes *Lamiaceae* i *Echium* sp. (Müller, 1883), *Narcissus* sp. (Pérez, 1985), *Lonicera* sp. (Jordano, 1990), *Petrocoptis* sp. (García, 1993; Navarro *et al.*, 1993), *Jasminum* sp. (Vicens, com. pers.). En els nostres mostratges l'hem observat en *Saponaria* sp. i en *Carduus carlinoides*.

La resta de lepidòpters tenen un comportament semblant: només cerquen nèctar. A causa de la seva llarga espirítrompa, necessiten flors d'estructura més o menys tubulosa per a poder xuclar-ne el contingut (les flors de les *Delphinieae* reuneixen aquestes condicions). El paper d'aquests insectes ha estat objecte de discussió. Mentre que alguns autors (Wicklund *et al.*, 1979, 1982; Lazri i Barrows, 1984) els consideren lladres de nèctar, ja que l'espirítrompa i les potes tan llargues dificulten el contacte del cos amb els estams, d'altres (Levin i Berube, 1971; Courtney *et al.*, 1982) han demostrat la seva eficàcia pol·linitzadora. En tot cas, de ben segur que en les nostres espècies aquesta eficàcia és més baixa que la dels himenòpters, especialment *Bombus* i afins, de cos més robust.

Pel que fa als dípters, *Bombylius* sp. és pol·linitzador potencial, ja que entra dins la flor de manera legal i té un aparell picador-xuclador de longitud considerable que li permet arribar als nectaris i xuclar-ne el nèctar. La seva estructura corporal, més lleugera que la dels *Bombus*, provoca certa reducció de l'eficàcia pol·linitzadora. En aquest sentit, Macior (1975) opina que els insectes d'aquest gènere no arriben a pol·linitzar, perquè no separen els pètals laterals. Els sírfids només consumeixen pol·len i no pol·linitzen o, en tot cas, ho fan de manera purament accidental. A vegades només inspeccionen les flors amb el seu vol tan característic.

Els heteròpters i els coleòpters són accidentals, excepte *Mylabris* sp. que fou observat depredant peces florals i pol·len a la població d'Ulldemolins.

Cal remarcar l'efecte dels robadors —sobretot *Bombus terrestris* i *Alastor atropos*— que malmeten força les flors d'aquest *Delphinium* i probablement en destrueixen bastants, amb la conseqüent disminució de la producció de granes. Hawkings (1961) sostenia, per contra, que els robadors afavoreixen la pol·linització encreuada en *Trifolium*, ja que en reduir la quantitat de nèctar, obliguen els pol·linitzadors legals a visitar més flors per aconseguir la mateixa recompensa. En el nostre cas, la proporció de robatoris és variable d'un any per l'altre. D'altra banda, no hi ha pas gaires pol·linitzadors legítims. Ottosen (1987) va observar en *Lonicera periclymenum* que la manca de pol·linitzadors òptims propiciava una invasió de

pol·linitzadors oportunistes, que feien disminuir la producció de granes a causa de l'escassa efectivitat de la pol·linització generalista. Aquest fet pot limitar la dispersió genètica per una reducció del flux gènic, i pot menar a una mala adaptació de l'espècie i, a la llarga, afavorir el desenvolupament de plantes competidores. En el nostre cas, tot i l'ampli espectre de vectors i l'efecte dels robadors, la producció de granes al camp és relativament alta, però les baixes taxes de germinació, la gran sensibilitat de la planta a la sequera i als factors ambientals i els resultats d'electroforesi són indicis d'una possible depressió per autoencreuament.

Subgènere *Staphisagria*

D. staphisagria és l'espècie de *Delphinieae* amb l'esperó més curt (Tamura, 1995). Vam suposar, inicialment, que aquest tret morfològic reduiria l'especificitat dels visitants, perquè el nèctar estava més disponible i no calia una probòscide tan llarga per a assolir-lo. Els nostres resultats, però, no semblen donar suport a aquesta hipòtesi.

La població de Pedreguer (la Marina Alta), durant els dies en què vam dur a terme censos, pràcticament no va ser visitada per insectes, fora d'algun *Macroglossum stellatarum* o alguna petita abella, que no van fer-hi, però, cap pol·linització efectiva. En general, hi havia poca activitat d'insectes. Indivídues de *Galactites tomentosa* propers eren visitats sovint per abelles del gènere *Apis*, però mai no vam observar que visitessin *D. staphisagria*. No obstant això, la producció de granes d'aquesta població (vegeu l'apartat 5.2) va ser molt elevada. Aquest fet ens va induir a plantejar-nos la importància de l'autogàmia en aquesta espècie. Empíricament hem detectat que es dona un cert encavalcament estigma-estam, de manera que l'hercogàmia només és parcial i, per tant, poc efectiva. Els resultats de l'estudi dels sistemes reproductius d'aquesta espècie en condicions controlades corroboren aquesta tendència, que encara és més accentuada en *D. pictum* (vegeu el capítol 5).

En la població d'Eivissa vam censar més pol·linitzadors, tot i que l'activitat també era força baixa. El visitant més freqüent fou *Macroglossum stellatarum*, que també va realitzar el major nombre de visites; però, com hem indicat anteriorment, l'eficàcia pol·linitzadora és molt baixa. *Amegilla fasciata* i *Megachile rotunda* són els vectors que van actuar com a pol·linitzadors legítims. Aquestes dues espècies porten força pol·len adherit al cos, a les tíbies en forma de glomèruls, en el cas d'*Amegilla*, i a la part ventral, en *Megachile*. L'anàlisi d'aquest pol·len demostra que aquests insectes són vectors menys específics que la resta d'antòfils d'altres tàxons.

Müller (1883) mantenia que *D. staphisagria* era pol·linitzat per *Bombus*, sense concretar-ne les espècies. A partir de les nostres observacions, no sembla que aquests siguin els principals vectors, almenys en les poblacions estudiades.

D. pictum té un esperó lleugerament més llarg que *D. staphisagria*. El seu espectre de vectors és més ampli, com també ho és l'activitat dels pol·linitzadors. Amb tot, aquesta encara hi és relativament baixa en comparació de la que té lloc en altres *Delphinieae*, sobretot les perennes. *Bombus terrestris* i *Bombus pasquorum* són, probablement, els pol·linitzadors més efectius, i ambdós tenen un comportament legal i esternotrífic. Esporàdicament les seves flors han estat visitades per *Xylocopa violacea*, que també ha mostrat un comportament legítim. Fins i tot, hi acut, amb relativa freqüència, *Macroglossum stellatarum*. Els dípters, majoritàriament sírfids, són robadors de pol·len; els coleòpters i heteròpters, accidentals o, fins i tot, depredadors florals, com *Oxythirea funesta*. En cap de les dues espècies d'aquest subgènere hem detectat robadors de nèctar ni flors perforades, segurament perquè l'esperó és massa curt.

Subgènere *Delphinium*

Les espècies anuals viuen, en general, en hàbitats ruderals o arvenses (marges de camins, guarets i rostolls, talussos i dunes, entre d'altres) i a baixa altitud o, fins i tot, arran de mar, com *D. obcordatum*. Això es reflecteix clarament en la fauna que les visita. En aquest tipus d'hàbitats, hem censat poques espècies de *Bombus* —només *Bombus terrestris* i *Bombus pasquorum*—, i la seva freqüència com a visitants era molt baixa (figura 4.4). En canvi, hi apareixen d'altres himenòpters, amb un cos i una probòscide similars, aptes per a pol·linitzar aquest tipus de flors, com, per exemple, els del gènere *Amegilla*, molt freqüents en les poblacions nord-africanes. Les dades relatives a *D. verdunense* són especialment completes perquè hi hem dedicat més hores de seguiment que a les espècies nord-africanes, atesa la llunyania de les localitats. Amb tot, hi hem detectat una activitat d'insectes més baixa que a les espècies perennes.

Els pol·linitzadors principals de *D. verdunense* són *Amegilla fasciata* (freqüent sobretot a la població de l'Alt Penedès) i *Bombus terrestris* i *Bombus pasquorum* (a la del Baix Empordà). Les abelletes dels gèneres *Lassioglossum*, *Halictus* i *Nomia* sovint es fiquen dins la corol·la i arriben fins al nectari, gràcies a les seves reduïdes dimensions. En d'altres ocasions es queden pul·lulant per la zona dels estams, i accidentalment poden produir alguna autopol·linització. Cal destacar també com a visitants florals una gran diversitat de lepidòpters diürns, a part de l'esfíngid *Macroglossum stellatarum*.

En *D. gracile*, vam detectar un efecte força important dels robadors de nèctar, especialment d'*Alastor atropos*. No vam observar cap pol·linitzador gros, excepte alguna *Xylocopa violacea*, que esporàdicament robava, i *Bombylius* sp. Els visitants més freqüents els dies dels censos foren abelletes de dimensions molt reduïdes, que podien pol·linitzar de manera accidental. Però Blanché (com. pers.)

havia observat en anys anteriors *Bombus cf. terrestris* en poblacions de *D. gracile* de Palència i Saragossa.

Pel que fa a les espècies nord-africanes, *D. balansae* és pol·linitzat majoritàriament per himenòpters del gènere *Amegilla*. Malauradament no els hem pogut determinar com a espècie, però són ostensiblement més grossos que les espècies europees (*Amegilla fasciata*). *D. balansae* també és visitat amb relativa freqüència per petites abelletes i, més esporàdicament, per *Macroglossum stellatarum*. *D. obcordatum* és pol·linitzat per *Bombus terrestris* i *Amegilla* sp., bé que també és visitat per *Bombylius* sp. i altres lepidòpters diürns. *D. favargeri* és pol·linitzat fonamentalment per *Amegilla* sp., tot i que també rep visites d'alguns lepidòpters diürns i sírfids.

Gènere *Consolida*

C. mauritanica és pol·linitzada principalment per *Bombus terrestris*, que té un comportament legal i esternotríbic. També és visitada per petites abelles del gènere *Lassioglossum*.

C. pubescens és visitada fonamentalment per *Amegilla fasciata* i *Bombylius* sp., que són els pol·linitzadors principals, i per *Alastor atropos*. Normalment actuen com a robadors secundaris de nèctar, encara que el nombre d'esperons perforats detectat els dies d'observació va resultar força baix. Desconeixem qui són els robadors primaris. Esporàdicament la planta és visitada per algun lepidòpter diürn.

C. ajacis és pol·linitzada per *Amegilla fasciata* i *Bombus terrestris*, de forma legal, mentre que *Xylocopa violacea* va ser observada com a robadora de nèctar (normalment primària, tot i que a vegades aprofitava forats ja fets) amb una freqüència de visites molt baixa. També és visitada per abelletes petites del gènere *Lassioglossum* que cerquen pol·len i es belluguen força estona per la zona dels estams, cosa que, com hem indicat anteriorment, pot provocar alguna autopol·linització accidental. Aquesta és l'espècie del mostratge en què hem detectat una flaire floral, presumptament produïda pel nèctar, més penetrant. I l'única en què hem observat un pol·linitzador crepuscular, *Autographa gamma*. L'olor intensa, sobretot al capvespre, és molt típica d'espècies amb pol·linització crepuscular i nocturna per lepidòpters (esfíngids i noctúids), com per exemple *Dianthus superbus* L. (Erhardt, 1991).

Les dades bibliogràfiques sobre els pol·linitzadors d'aquest gènere són molt escasses i fan referència majoritàriament a *C. regalis*. Müller (1883) descriu com a vectors pol·linitzadors de *Delphinium consolida* (= *C. regalis*) *Bombus hortorum*, *Bombus agrorum* F., *Bombus fragans* Kyrby, *Bombus senilis* Smith, *Anthophora aequalis* Pz., *Anthophora retusa* L. i *Anthophora pilipes*. També descriu com a visitants florals alguns lepidòpters, com ara *Satyrus* sp. o *Hesperia* sp., però opina que la seva efectivitat és baixa, car sembla que el seu cos pràcticament no contacta amb les anteres ni els es-

tigmes. Aquest autor manté que *C. ajacis* és pol·linitzada per abellots, però no precisa per quines espècies. Mentre Leppik (1964) esmenta els abellots com a únics pol·linitzadors d'aquest gènere, Svensson i Wigren (1986) detecten per a *C. regalis* un ampli ventall de vectors, principalment abellots (*Bombus terrestris*, *Bombus hortorum* i *Bombus lapidarius*) i abelles (*Apis mellifera*, *Anthidium* sp. i *Megachile* sp.), però també lepidòpters i dípters (sífids). Hong De-Yuan (1986) descriu com a pol·linitzadors de *C. regalis*, *Aconitella stenocarpa* i *Aconitella scleroclada*, abellots de probòscide llarga: *Bombus agrorum* (que només visita flors amb els esperons drets, mai les d'esperons corbats, és a dir, només *Consolida*) i *B. hortorum* (que visita flors amb esperons de tots dos tipus, per tant, consòlides i aconitel·les).

4.4.2. POL·LINITZACIÓ I EVOLUCIÓ EN *DELPHINIEAE*

L'espectre de visitants florals i de pol·linitzadors depèn fonamentalment de dos factors: de la fauna disponible de la zona —com ja hem dit, les espècies americanes, per exemple, poden ser pol·linitzades per colibrís— i de la morfologia floral, és a dir, de l'efecte dels atraients i les recompenses sobre els vectors. En els nostres tàxons, hem detectat la major diversitat de *Bombus* en els censos de les espècies alpines i subalpines, diversitat que disminueix considerablement en passar a zones més baixes. En els tàxons anuals prenen importància altres himenòpters com els del gènere *Amegilla*, força notable en les poblacions nord-africanes. Tot i que aquestes plantes s'hagin adaptat a ser pol·linitzades per un determinat grup d'insectes —el gènere *Bombus*—, en colonitzar nous ambients la fauna varia i les flors es deuen haver adaptat als nous visitants florals; també podria ser, però, que els canvis en la morfologia de les flors fossin induïts per les noves condicions ecològiques.

Morfològicament, les flors dels gèneres *Delphinium* i *Consolida* estan més ben adaptades que les dels acònits a les visites dels lepidòpters. Aquest grup d'insectes cerca flors de formes simples, fàcilment accessibles i relativament horitzontals (Dafni, com. pers.). Els acònits tenen els nectaris més amagats i d'accés més difícil, que obligarien els lepidòpters a corbar les seves llargues espirítrompes per a arribar-hi. Aquesta adaptació no deuria ser gaire beneficiosa per a la planta, car els lepidòpters són pol·linitzadors menys efectius que els himenòpters, atès que la quantitat de pol·len que dipositen és més petita (C. M. Herrera, 1987 c).

Els pètals laterals semblen servir com a superfície d'aterratge per als insectes i, junt amb les marques i colors que sovint presenten els lòbuls superiors dels pètals nectarífers, com a possibles indicadors de l'entrada al nèctar. Però, si n'analitzem la morfologia, el color i la disposició en els nostres tàxons, podem entreveure-hi una tendència evolutiva (vegeu el capítol 2) a reduir-se fins a desaparèixer en les consòlides, cosa que ens condueix a pensar que no tenen un paper fonamental en la pol·li-

nització. *D. montanum* (pertanyent al subgènere *Delphinastrum*, considerat el més primitiu) és l'espècie que presenta els pètals laterals més diferents de la resta del periant (marró brunenc amb pilositat blanca i groga); a la resta de perennes (subgènere *Oligophyllon*) aquestes peces són concolores amb els altres pètals, però la pilositat blanquinosa les fa més destacables, com si fossin guies de nèctar. En les anuals han perdut pilositat, però adopten formes, mides i disposicions ben diverses, sense que això influeixi substancialment en el comportament dels vectors. En el subgènere *Staphisagria*, que —com demostren altres caràcters— ha seguit un model evolutiu diferent, els pètals laterals han incrementat la seva superfície, però també n'ha desaparegut la pilositat. Aquests pètals podrien tenir, doncs, d'altres funcions relacionades amb requeriments ecològics com, per exemple, la protecció de la pluja o de la sequera o la facilitació de la maduració del pol·len (Malyutin, 1969).

Si considerem l'Himàlaia com a centre primari de diversitat de la tribu, la zona abastada per aquesta memòria representa un extrem de l'àrea distribució dels tàxons. Les diferents espècies poden haver-hi arribat per mitjà de grans vies, lligades a estratègies pol·linitzadores diferents:

- Els tàxons d'alta muntanya (*Aconitum*, *D. montanum*) provenen d'elements eurosiberians i circumboreals. Són perennes i presumptament els més antics, ja que presenten els caràcters més primitius. Conserven el tipus de pol·linitzadors més ben adaptat al «disseny» floral, possiblement perquè les condicions ecològiques dels seus hàbitats són més similars a les del lloc on es van originar o diferenciar.
- La resta de perennes i les anuals, presumptament més evolucionades (Trifonova, 1990), haurien vingut per una altra via, a més baixa latitud, a partir d'elements iranoturànians, i s'haurien distribuït per tota la regió Mediterrània en sentit ampli (Blanché, 1990). Aquests tàxons han colonitzat indrets més càlids, de condicions ecològiques ben diverses, on la fauna també és diversa, i han adoptat estructures, colors, formes i, fins i tot, estratègies diferents: passar de perennes a anuals, reduir la mida de la flor, la vistositat d'algunes peces i la mida de les granes, incrementar la ramificació i la producció de flors (vegeu el capítol 2), com també incrementar el període d'exposició de les flors als vectors pol·linitzadors, entre d'altres. Això els ha permès una adaptació a ambients més diversos (i s'han fet ruderals i colonitzadores). Com que la fauna també hi és diferent (hi ha menys abellots) sembla que algunes peces florals no siguin tant necessàries per la qual cosa s'han reduït o, fins i tot, han desaparegut. En algunes espècies els colors de la flor esdevenen més pàl·lids, menys vistosos, com a *D. balansae* o *D. favargerii*.
- El subgènere *Staphisagria*, restringit a la Mediterrània, ha seguit un model evolutiu ben diferent: ha escurçat l'esperó, les flors s'han fet més re-

gulars i l'activitat de pol·linitzadors hi ha esdevingut més baixa. Ha incrementat la mida de les granes i presenta percentatges d'autogàmia més alts (vegeu el capítol 5).

4.4.3. MODEL DE VOL

Un altre aspecte que influeix en la pollinització, a part del comportament dels vectors sobre la flor, és la direccionalitat del vol al llarg de la inflorescència. Segons el grau de ramificació, cal diferenciar essencialment —en aquestes plantes i en la zona estudiada— dos grans tipus d'inflorescències (vegeu l'apartat 2.2), condicionants del comportament dels pol·linitzadors: un raïm principal més o menys llarg amb poques branques laterals o cap —majoritàriament als tàxons perennes—, i una inflorescència molt més ramificada paniculiforme en què pràcticament no s'hi identifica cap raïm principal.

En el primer tipus, les flors, disposades helicoïdalment, s'obren de manera seqüencial de baix a dalt. Si tenim en compte que són proteràndriques, en el cas que el model de vol dels vectors sigui ascendent —com generalment passa—, es maximitza l'eficàcia de l'al·logàmia o reproducció encreuada. Aquest patró ascendent (figura 4.7) ja ha estat descrit per diversos autors (Pyke, 1978*a*, 1978*b*, 1979, 1982*a*; Heinrich, 1979; Zimmerman, 1979; Waddington i Heinrich, 1979; Waddington, 1979, 1981, 1983; Wyatt, 1982). Pyke (1978*b*) va demostrar que el moviment recollector en inflorescències verticals, com les d'*Aconitum* i *Delphinium*, respon a uns models matemàtics (basats en la teoria de l'òptima recol·lecció) que prediuen la direccionalitat en el supòsit del màxim guany d'energia neta. Pleasants (1989*a*) va calcular les probabilitats que un abellot arribi a una zona determinada de la inflorescència i, una vegada aquí, es dirigeixi a flors situades per sobre o per sota. S'estima en un 65 % la probabilitat que un abellot visiti una altra flor de la mateixa inflorescència (Pleasants i Zimmerman, 1990). Aquest comportament recollector sistemàtic en inflorescències verticals redueix la possibilitat de retornar a flors ja visitades i, per tant, buidades (Heinrich, 1979), tot i que també pot provocar que només es visitin les flors amb més recompensa (Marden, 1984), que són les inferiors (vegeu l'apartat 2.3.2). S'ha demostrat que hi ha una correlació positiva entre l'edat de la flor i el volum de nèctar produït (Pyke, 1978*a*, 1978*b*; Waddington, 1981). Per tant, les flors inferiors són les que ofereixen més recompensa, i aquesta disminueix al llarg de la inflorescència. En canvi, la concentració del nèctar no sembla estar correlacionada amb el grau de desenvolupament floral (Pyke, 1978*a*; Heinrich, 1979). La quantitat de recompensa pot influir en el model de vol dels vectors: quan és alta, hi ha tendència a visitar poques flors i reduir la direccionalitat, cosa que minimitza el flux de pol·len, mentre que baixes recompenses provoquen l'efecte contrari (Waddington, 1981). D'altra banda,

aquest patró de vol també s'ha descrit en altres plantes d'inflorescències verticals proteràndriques, pol·linitzades per abellots, com *Cynoglossum officinale* L. (Manning, 1956), *Digitalis* sp. (Best i Bierzychudek, 1982), *Acanthus mollis* L. (Wyatt, 1982) o *Epilobium* sp. (Schmid-Hempel i Speiser, 1988).

El model de vol (model 1 de la figura 4.7) que acabem de descriure és força respectat pels abellots, bé que rara vegada visiten totes les flors d'una mateixa inflorescència. A vegades segueixen una línia recta imaginària ascendent, mentre que en d'altres ocasions descriuen un moviment helicoidal. Els lepidòpters, sobretot *Macroglossum stellatarum* que realitza un gran nombre de visites, tot i que semblen tenir tendència a pujar, fan moviments més aleatoris, cosa que pot incrementar les taxes de geitonogàmia.

En els tàxons amb inflorescència paniculiforme, que són pràcticament tots els anuals i alguns de perennes mediterranis (Blanché, 1991), l'eclosió de les flors és molt més aleatòria. Les visites solen ser ascendents en els raïms individuals, però en acabat els vectors passen a d'altres raïms de la mateixa planta, cosa que afavoreix clarament la geitonogàmia, i conseqüentment, redueix el flux genètic (model 2 de la figura 4.7). Aquests resultats estan d'acord amb l'estudi dels sistemes reproductius (vegeu el capítol 5).

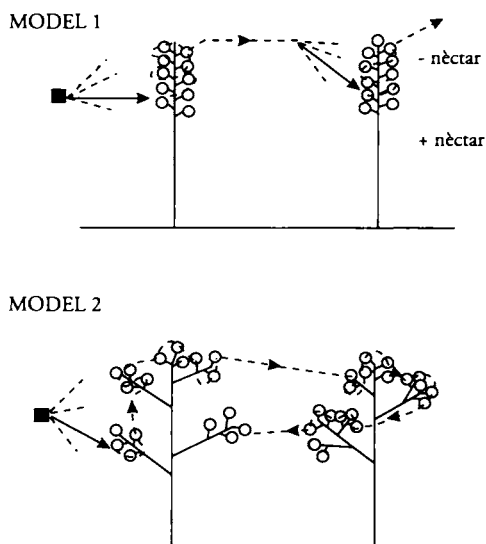


Figura 4.7. Esquema dels models de vol dels pol·linitzadors, segons el grau de ramificació de la inflorescència a la tribu Delphinieae.

4.4.4. PREDACIÓ

En les poblacions estudiades, hem detectat moltes llavors depredades en els acònits (potser de forma més acusada en l'espècie *A. napellus*) i en *D. montanum*, especialment a la vall d'Eina. El causant, que malauradament ens ha estat impossible d'identificar des d'un punt de vista genèric, atesa la dificultat de determinar-lo en estat larval, és una eruga d'un dípter que barrina les granes, malmetent-les totalment. Això fa davallar sensiblement la producció de les plantes al camp, amb la conseqüent repercussió en el seu èxit reproductiu. En el cas de *D. montanum*, aquest fet té un interès especial, ja que es tracta d'una planta endèmica amb un nombre d'individus molt limitat i la predació de les granes pot afectar la viabilitat de l'espècie. Loisel *et al.* (1995) reporten, anàlogament importants fracassos causats per la larva d'un noctúid *Mamestra cappa*, en el programa de protecció de l'endemisme *D. pictum* subsp. *requieni*.

En *A. napellus* hem observat sovint eruges i larves de dípters que es mengen els nectaris i de vegades poden afectar els carpels. En algunes ocasions, hem detectat grans quantitats de formigues, sobretot en la població d'*A. lycoctonum* de la vall del Nere, que probablement roben nèctar (Herrera *et al.*, 1984; Beattie, 1985) i redueixen considerablement la recompensa que ofereixen les flors als pol·linitzadors legítims. Inouye (1980a) diferencià entre *robadors* (*robbers*), els que aconseguixen la recompensa il·legalment danyant la flor, i *lladres* (*thieves*), els que prenen el nèctar i/o el pol·len sense danyar la flor, però no la pol·linitzen. Alguns robadors primaris (com *Bombus wurfleini* o *Bombus terrestris*) arriben a malmetre molt les flors i, de vegades, les inutilitzen, però en aquest cas no es tracta de predació. Aquest fenomen és molt més freqüent en *A. lycoctonum*, però també l'hem observat en *D. bolosii* i en *D. gracile*.

A l'hivernacle, hem detectat predació de plàntules deguda a cargols, especialment en *D. staphisagria*, que va causar importants baixes. En alguna ocasió, les plantes adultes en plena florida han estat atacades per l'aranya roja, la qual ha produït una mena de teranyina que malmetia les flors i reduïa considerablement la producció de granes. Hem observat que afectava més les espècies perennes que les anuals. Pel que fa als *Delphinium* ornamentals, que sovint són més sensibles o propensos a malalties que les espècies silvestres, poden ser afectats per cargols, llimacs, cucs (*Pratylenchus pratensis*), eruges (*Polychrisia moneta*) i fongs (míldiu) (Edwards, 1981).

En els nostres tàxons cal destacar com a cas més espectacular de predació la que realitzen els isards sobre *D. montanum* a la població de la coma dels Cortils, al Cadí (Simon *et al.*, 1995), no detectada, en canvi, en la població de la vall d'Eina, on també conviuen isards i *Delphinium*. Tot i que a la zona també pasturen vaques i eugues, creiem que els veritables predadors són els isards, perquè els exemplars menjats sovint es troben enmig de la tartera, en indrets poc accessibles per a qualsevol altre mena d'a-

nimal. Consumeixen sobretot les summitats florides, però poden arribar a pasturar també les fulles, i deixar simplement la base de les tiges. Aquesta predació l'hem observada cada any que hi hem realitzat treball de camp (1993-95). L'estiu de l'any 1994 vam estimar la mida de la població en uns 900 individus; cadascun produeix per terme mitjà 19,2 flors (taula 2.4). Si la producció mitjana de granes per flor és de 33,75 (taula 5.25), la producció total teòrica havia de ser de 601.425; les granes no depredades, calculades per extrapolació a partir del nombre de flors no menjades d'una mostra, va ser només de 18.500, és a dir, el 3 % de la producció total (figura 4.8), de manera que es va produir una dràstica disminució de les diàspores produïdes sexualment. Si, a més, hi afegim que les taxes de germinació són força baixes (vegeu el capítol 3), aquesta depredació pot posar en perill la supervivència de la població. No obstant això, el fet que la planta sigui perenne comporta un avantatge important en esguard de les anuals, ja que el rizoma no queda afectat i pot rebrotar l'any següent. La planta també té el recurs de la reproducció vegetativa. Sigui com vulgui, es produirà un cert empobriment genètic que a la llarga pot repercutir en la perpetuació de la població. Els resultats de l'anàlisi dels isoenzims demostren, però, que la població del Cadí té una gran variabilitat (vegeu el capítol 7).

Aquest *Delphinium* és força metzinós, ja que conté alcaloides diterpènics (Fuente i Reina, 1990), que poden produir greus intoxicacions als isards. En deter-

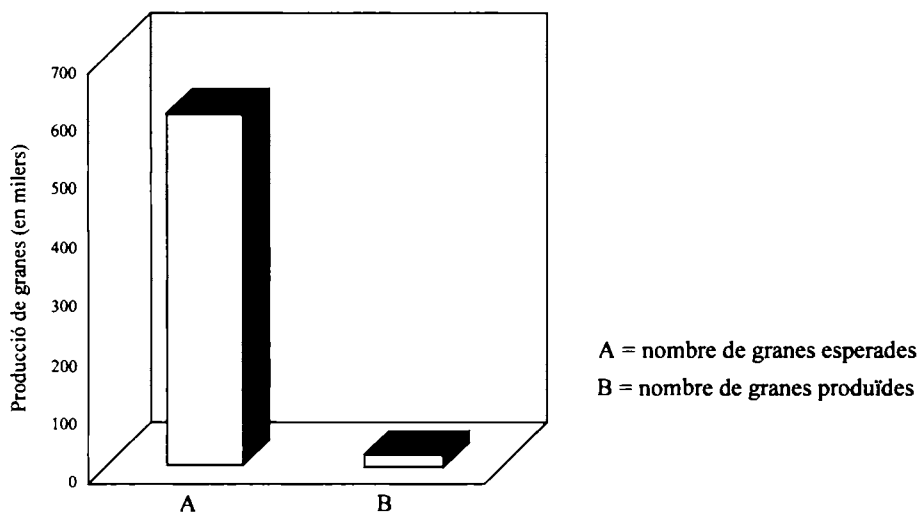


Figura 4.8. Estimació de la producció de granes en *D. montanum* del Cadí, l'estiu de 1994.

minades zones de muntanya dels Estats Units, s'ha estudiat l'efecte tòxic o mortal de certes espècies perennes de *Delphinium* en el bestiar de pastura, fonamentalment el vaquí (Olsen, 1978; Cronin *et al.*, 1976; Cronin i Nielsen, 1978; Pfister *et al.*, 1988a, 1988b; Olsen i Sisson, 1991), que ha ocasionat importants pèrdues econòmiques (Nielsen i Cronin, 1977). S'han assajat herbicides específics per a eliminar aquestes plantes i evitar-ne el creixement i la propagació (Torell i Haas, 1963; Cronin, 1974; Cronin *et al.*, 1977; Mickelsen *et al.*, 1990; Ralphs *et al.*, 1990, 1992; Turner *et al.*, 1990; Bunderson *et al.*, 1995). *D. montanum* és, però, un endemisme dels Pirineus orientals, amb una àrea de distribució molt restringida i, per tant, creiem que s'haurien de prendre mesures de protecció de la planta. Això pot plantejar, de retruc, el problema de com protegir a la vegada la planta i l'animal. Nosaltres proposaríem un pla de monitorització de la interacció planta-animal i un control acurat del nombre d'individus d'aquestes espècies, totes dues protegides.

5. SISTEMES DE REPRODUCCIÓ

5.1. LA RELACIÓ P/O

5.1.1. INTRODUCCIÓ

La proporció entre la producció pol·línica i la de primordis seminals, expressada com a P/O, és un paràmetre indicatiu del sistema de reproducció d'un tàxon, tal com va demostrar Cruden (1976, 1977) a partir de l'anàlisi comparativa de vuitanta espècies diferents. Valors baixos d'aquesta relació s'atribueixen a plantes clistògames o autògames, en les quals les pèrdues de pol·len són mínimes, mentre que valors alts denoten plantes al·lògames o xenògames. Cruden (1977) va proposar uns determinats intervals de valors que oscil·len entre 4.000 i 6.000 per a cadascun dels sistemes reproductius, reflectits a la taula 5.1 (vegeu els resultats). Un gran nombre d'estudis ha intentat confirmar la validesa d'aquesta relació (Lord, 1980; Campbell *et al.*, 1986; Preston, 1986; Plitmann i Levin, 1990; Mione i Anderson, 1992; Ortega i Devesa, 1993b; Gallardo *et al.*, 1994).

La relació P/O, com d'altres paràmetres biològics, es regeix pel principi de la màxima eficiència amb la mínima despesa. La planta tendeix a minimitzar la producció de pol·len d'una banda, però, d'altra banda, en produeix un excés suficient per a assegurar taxes màximes de fecundació (Queller, 1984).

A part de la correlació negativa entre P/O i l'autogàmia, també s'ha observat que aquesta relació està correlacionada amb la massa de pol·len transferit, la mida del gra de pol·len (atribuïble als requeriments fisiològics de la interacció pol·len-pistil després de la pol·linització) i la proporció entre l'àrea estigmàtica i la superfície del pol·len transportat pels pol·linitzadors (Cruden i Miller-Ward, 1981). Igualment sembla estar relacionada amb les dimensions de les llavors i amb la proporció de sexes (Charnov, 1982).

Encara que la relació P/O reflecteixi el sistema reproductiu, cada cas s'ha d'estudiar d'acord amb la seva síndrome de pol·linització específica (Dafni, 1992). En la pol·linització entomòfila, una part del pol·len pot ser consumida directament o indirectament pels insectes i, per tant, la planta, per tal d'assegurar la reproducció, n'haurà de produir més quantitat. De totes maneres, la producció de pol·len (i, per tant, la relació P/O) és molt més elevada en les flors anemòfiles, en les quals la pol·linització és a l'atzar, molt menys precisa i sofreix pèrdues molt més altes (Pohl, 1937). Amb tot, sembla que cada gènere tingui intervals particulars de valors de P/O per a l'autogàmia i per a l'al·logàmia. Seria potser més correcte valorar aquest paràmetre dins un gran grup, com ara la família, que intentar comparar tàxons molt diferents. En aquest sentit, en ocasions s'han dut a terme estudis comparatius dels sistemes reproductius dins grans grups taxonòmics, com ara *Brassicaceae* (Preston, 1986) o *Polemoniaceae* (Plitmann i Levin, 1990).

El nostre primer objectiu ha estat el de valorar la producció d'estams, de pol·len i de primordis seminals i la relació P/O de les espècies de la tribu *Delphinieae* (a escala poblacional). D'aquesta manera, obtindrem unes primeres dades comparatives i predictives dels sistemes reproductius i de les tendències evolutives relacionades amb la reproducció en aquest grup. També hem intentat relacionar el quocient P/O amb diversos factors com ara el pes de les granes o l'autogàmia i l'al·logàmia, aquestes darreres deduïdes del percentatge de granes obtingudes a partir dels encreuaments assajats (vegeu l'apartat 5.2). No hi ha dades de P/O en *Delphinieae* a la bibliografia consultada.

5.1.2. MATERIAL I MÈTODES

Material

El material vegetal emprat per al càlcul de la relació P/O han estat poncelles ben desenvolupades, però amb els estams encara no dehiscent, ja que les pèrdues de pol·len podrien produir resultats erronis. Sempre que ha estat possible, hem fet les recol·leccions directament al camp en les poblacions originals, tot i que en el cas de poblacions molt llunyanes, de vegades hem pres les mostres de plantes d'hivernacle, provinents de recol·leccions anteriors. Hem procurat collir flors que pertanyen a individus diferents, per tal d'obtenir una més bona representació de la variabilitat intrapoblacional. Com que sovint les mesures no es prenen immediatament, hem fixat les flors amb alcohol de 70° i les hem mantingut a temperatura am-

biental fins al moment del processament. En aquestes condicions, es conserven en bon estat força temps i no se'ls obren les anteres.

Metodologia

Per a l'estudi de la relació P/O, hem seguit les pautes de Valdés i Mejías (1988), Bonet (1991) i Dafni (1992), amb lleugeres modificacions. Seleccionàvem deu poncelles de cadascuna de les poblacions considerades, i amb l'ajut d'unes pinces, desmuntàvem la flor i en comptàvem el nombre d'estams.

Per calcular el nombre de grans de pol·len per antera, sovint força elevat, es fa una dilució. Es pren, a l'atzar, un estam madur no dehiscent, i un cop eliminat el filament, s'introdueix dins d'un tub eppendorff. Es cobreix amb 200 µl d'aigua destil·lada a la qual, prèviament, hem afegit una gota de detergent per tal d'evitar que els grans de pol·len s'adhereixin a les parets del recipient. S'esquinça l'antera mecànicament amb l'ajut d'unes pinces i es procura buidar-ne tot el contingut, que quedarà dispers pel líquid, però amb molta tendència a precipitar. A vegades, escalfar l'antera (si és prou madura) abans d'afegir l'aigua afavoreix la dehiscència pol·línica (Márquez, com. pers.). S'agita el líquid enèrgicament amb la finalitat de mantenir els grans de pol·len en suspensió i, ràpidament, se'n prenen amb una micropipeta 5 µl, quantitat adient per a ocupar l'àrea del cobre-objectes sense que en sobri gens. Això ens permet comptar un centenar de grans de pol·len.

Alguns autors tenyeixen els grans de pol·len amb safranina (Mejías, 1992), blau d'anilina o blau de lactofenol (Cruden, 1977; Plitmann i Levin 1990; Nieto, 1991) per tal de fer-los més visibles, i mesurar-ne alhora la fertilitat. Sense tenyir, però, ja es veuen prou bé. Un cop muntada la preparació i posada a la platina d'un microscopi (a 100 augments), es compten tots els grans de pol·len mitjançant un rastreig complet.

Hem pres tres mesures per antera i n'hem calculat la mitjana. El resultat es multiplica pel factor de dilució (en aquest cas, 40) i obtenim així el nombre de grans de pol·len per antera; si multipliquem aquest valor pel nombre d'estams, obtindrem la producció pol·línica total de la flor.

Per al càlcul del nombre de primordis seminals, es prenen tots els carpels de cadascuna de les poncelles en què s'han comptat el nombre d'estams i la producció pol·línica. Amb un estereoscopi binocular a 40 augments i amb l'ajut d'unes pinces o agulles entomològiques es disseca l'ovari. La tasca resulta molt més senzilla si el tall es fa just per la sutura ventral. Es compta el nombre de primordis de cada carpel o del conjunt de carpels, en cas que n'hi hagi més d'un per flor. La relació P/O, com hem indicat anteriorment, s'obté de dividir la producció pol·línica total pel

nombre de primordis seminals. Hem fet els càlculs per a cada flor i, després, hem obtingut la mitjana dels deu valors individuals.

5.1.3. RESULTATS I DISCUSSIÓ

La taula 5.2 recull totes les dades emprades per al càlcul de la relació P/O: nombre d'estams, nombre de primordis seminals, producció pol·línica per antera i per flor i, finalment, la relació P/O i tipus de sistema reproductiu, segons la classificació de Cruden (1977) (taula 5.1), de les diverses poblacions del mostratge.

La producció d'estams i la producció pol·línica han estat comentades a l'apartat de recompenses (apartat 2.3.1).

Producció de primordis seminals

La producció de primordis seminals és un paràmetre força variable dins de cada tàxon, fins i tot entre flors de la mateixa planta, lluny de la constància que li atribueixen Epling i Lewis (1952). Ens n'hem adonat a través dels comptatges realitzats per al càlcul de la relació P/O (taula 5.2), però també a partir de les dades de producció de granes al camp i dels encreuaments assajats a l'hivernacle (taules 5.5 a 5.25). Això no obstant, aquests valors oscil·len dins d'uns intervals relativament concrets, sobretot si es comparen els diversos tàxons.

En els acònits hi ha una notable diferència entre l'espècie diploide, *A. lycoctonum*, i les altres dues. Aquella té pràcticament la meitat de primordis per flor (uns 30) que les altres (50-60 en tots dos casos). Cal tenir en compte, però, que *A. anthora* fa 5 fol·licles; per tant, *A. napellus* és el que produeix més primordis per fol·licle.

En *Delphinium*, la major producció de primordis per flor correspon a la sèrie *Pentagyna*. En alguns casos, com en *D. emarginatum* subsp. *emarginatum*, és més alta (uns 70), fins i tot, que en els acònits. En ordre decreixent trobem *D. montanum* (40-45) i, finalment, les espècies de la sèrie *Fissa* (30-36), pel que fa als tàxons perennes. La producció més baixa de primordis seminals per fol·licle es dona a *D. staphisagria* (3-4) i pot estar relacionada amb la mida final de les llavors, les més grosses de la tribu, reflectida també en uns primordis comparativament més voluminosos. *D. pictum* té granes de mida més petita que *D. staphisagria*, i com que les dimensions del fol·licle són similars, n'hi caben més. La producció de primordis per flor en *D. pictum* és semblant a la de les anuals del subgènere *Delphinium* (20-30), però comparativament tant les granes com els fruits són notablement més grossos. En el subgènere *Delphinium*, tot i que la mida de les granes és sensiblement inferior a la de les perennes, el nombre de primordis per flor no augmenta en la pro-

porció esperada i, fins i tot, en algunes espècies és més baix, però el fol·licle també és més petit. L'augment del nombre de granes per planta en aquest grup, que permetrà assegurar la seva supervivència, és degut, bàsicament, a l'increment de la producció de flors en esguard de les perennes (vegeu l'apartat 2.2), molt lligada a la disponibilitat de recursos.

En les espècies de *Consolida* examinades, la producció de primordis seminals per flor i, conseqüentment, de granes potencials, és força baixa atès que també s'ha produït una reducció del nombre de fol·licles, de 3-5 a 1. El nombre de primordis per flor és particularment baix en les dues espècies de la secció *Consolida*, mentre que *C. ajacis* en presenta gairebé el triple; les granes són lleugerament més grosses, però també ho és la flor i el fol·licle (Simon, 1986). Amb tot, si considerem només el nombre de primordis per fol·licle, els valors en la secció *Consolida* són lleugerament superiors als de les anuals del subgènere *Delphinium*, mentre que en *C. ajacis* la producció és similar a *D. emarginatum* subsp. *emarginatum*, la més elevada detectada dins d'aquests tàxons. Es tracta, possiblement, d'una altra estratègia, consistent a concentrar tots els recursos en un sol fol·licle, en principi, més fàcil de pol·linitzar. A igual nombre de visites, la probabilitat de deixar pol·len suficient per a saturar un estigma és més alta que la de pol·linitzar-ne tres. La baixa producció de primordis per flor en aquest gènere pot ser compensada per un increment en la producció de flors, ja que aquestes espècies solen fer inflorescències força ramificades (vegeu l'apartat 2.2) i de creixement continuat.

Relació P/O

La taula 5.1 recull els intervals que va proposar Cruden (1977) per a cada sistema reproductiu.

TAULA 5.1. Correspondència entre la relació P/O i el sistema reproductiu.*

Sistema reproductiu	P/O**
Clistogàmia	4,7 ± 0,7
Autogàmia obligada	27,7 ± 3,1
Autogàmia facultativa	168,5 ± 22,1
Xenogàmia facultativa	796,6 ± 87,7
Xenogàmia obligada	5859,2 ± 936,5

* Segons Cruden, 1977

** Mitjana ± error estàndard

TAULA 5.2. Estudi de la relació P/O en la tribu *Delphinieae* a la Mediterrània occidental.

Tàxon	Nre. d'estams m ± ES (interval)	Nre. d'òvuls m ± ES (interval)	Pollen / Antera m ± ES (interval)	Pollen / Flor m ± ES (interval)	Relació P/O m ± ES (interval)	S. rep.	Nre. Fol·licles
<i>A. lycoctonum</i> (LYC1)	27,9 ± 0,6 (25 - 31)	28,5 ± 1,4 (23 - 37)	5.039 ± 205 (4.133 - 6.307)	139.865 ± 4.573 (114.000 - 160.853)	5.004,3 ± 250,0 (3.351 - 5.839,5)	XF	3
<i>A. lycoctonum</i> (LYC2)	28,4 ± 0,4 (27 - 30)	22,3 ± 0,8 (19 - 27)	4.357 ± 178 (3.507 - 5.107)	123.741 ± 5.228 (94.680 - 143.067)	5.611,9 ± 302,8 (4.303,6 - 7.494,7)	XF	3
<i>A. anthora</i> (ANT1)	40,4 ± 1,1 (35 - 47)	62,4 ± 3,0 (52 - 82)	6.493 ± 301 (4.733 - 7.387)	261.017 ± 11.337 (184.600 - 301.840)	4.247,7 ± 229,6 (3.182,7 - 5.295,4)	XF	5
<i>A. anthora</i> (ANT2)	52,0 ± 0,6 (49 - 54)	50,2 ± 3,1 (40 - 72)	5.724 ± 318 (4.333 - 7.227)	297.921 ± 17.354 (233.240 - 370.080)	6.044,8 ± 376,3 (4.519,4 - 8.224,0)	XO	5
<i>A. napellus</i> (NAP1)	36,5 ± 1,0 (30 - 40)	53,2 ± 2,4 (44 - 67)	5.543 ± 285 (3.707 - 6.733)	201.197 ± 11.542 (140.853 - 269.333)	3.850,9 ± 247,1 (2.707,2 - 4.896,7)	XF	3(4-5)
<i>A. napellus</i> (NAP2)	35,8 ± 1,7 (30 - 44)	60,8 ± 2,3 (51 - 75)	5.393 ± 301 (3.813 - 6.947)	191.385 ± 11.377 (137.200 - 245.387)	3.230,4 ± 278,5 (2.080,0 - 4.718,9)	XF	3(4-5)
<i>D. montanum</i> (MON1)	22,3 ± 1,2 (15 - 26)	45,0 ± 2,1 (32 - 54)	3.896 ± 154 (3.267 - 4.760)	87.648 ± 6.443 (50.000 - 112.000)	2.003,3 ± 184,9 (1.024,8 - 2.895,8)	XF	3
<i>D. montanum</i> (MON2)	21,4 ± 0,6 (17 - 24)	41,0 ± 3,0 (30 - 56)	4.000 ± 321 (2.667 - 5.800)	86.151 ± 7.749 (53.493 - 127.600)	2.250,4 ± 277 (973,0 - 3.987,5)	XF	3
<i>D. fissum</i> subsp. <i>fissum</i> (FIS3)	35,7 ± 0,8 (31 - 40)	32,8 ± 1,9 (21 - 41)	3.143 ± 224 (2.333 - 4.933)	111.975 ± 8.167 (88.667 - 177.600)	3.545,7 ± 340,9 (2.273,5 - 5.785,4)	XF	3
<i>D. fissum</i> subsp. <i>sordidum</i> (FIS1)	33,5 ± 0,5 (30 - 35)	34,2 ± 1,5 (27 - 42)	3.308 ± 265 (2.213 - 5.013)	109.992 ± 24.246 (77.467 - 150.400)	3.347,8 ± 340,5 (1.889,4 - 5.570,3)	XF	3
<i>D. bolosii</i> (BOL1)	30,3 ± 0,7 (27 - 34)	31,4 ± 2,2 (21 - 41)	4.001 ± 294 (2.812 - 5.804)	121.923 ± 10.221 (75.924 - 179.792)	3.889,3 ± 177,8 (3.180,8 - 4.859,2)	XF	3
<i>D. bolosii</i> (BOL2)	36,9 ± 0,7 (35 - 40)	30,9 ± 1,8 (21 - 38)	4.453 ± 188 (3.700 - 5.478)	164.052 ± 22.753 (134.964 - 208.164)	5.427,8 ± 267,4 (3.908,3 - 6.452,9)	XF	3
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>emarginatum</i> (EMA1)	26,7 ± 0,4 (24 - 28)	71,3 ± 1,9 (57 - 79)	3.725 ± 286 (2.453 - 4.867)	99.232 ± 7.533 (63.787 - 128.880)	1.407,9 ± 119,4 (885,9 - 2.049,1)	XF	3
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>nevadense</i> (NEV1)	36,7 ± 0,7 (34 - 40)	32,3 ± 2,8 (20 - 48)	3.781 ± 181 (2.587 - 4.800)	138.439 ± 6.628 (100.880 - 177.600)	4.490,8 ± 298,7 (3.127,3 - 6.532,2)	XF	3
<i>D. sylvaticum</i> (SYL1)	38,1 ± 0,6 (36 - 42)	59,6 ± 1,5 (50 - 67)	5.476 ± 469 (3.707 - 8.160)	208.167 ± 17.377 (133.440 - 301.920)	3.505,9 ± 301,3 (2.261,6 - 5.391,4)	XF	3

S. rep. = sistema reproductiu; XF = xenogàmia facultativa; XO = xenogàmia obligada.

TAULA 5.2. Estudi de la relació P/O en la tribu *Delphinieae* a la Mediterrània occidental. (Continuació.)

Tàxon	Nre. d'estams m ± ES (interval)	Nre. d'òvuls m ± ES (interval)	Pollen / Antera m ± ES (interval)	Pollen / Flor m ± ES (interval)	Relació P/O m ± ES (interval)	S. rep.	Nre. Fol·licles
<i>D. staphisagria</i> (STA1)	40,2 ± 0,2 (39 - 42)	13,8 ± 0,5 (12 - 18)	5.032 ± 196 (4.293 - 6.573)	201.915 ± 6.860 (177.667 - 256.360)	14.676,6 ± 318,0 (12.880,0 - 16.933)	XO	3
<i>D. staphisagria</i> (STA3)	39,1 ± 0,3 (38 - 40)	11,9 ± 0,4 (10 - 14)	4.093 ± 216 (3.293 - 5787)	159.983 ± 8.230 (125.653 - 219.893)	13.529,8 ± 655,1 (9.174,3 - 15.706,6)	XO	3
<i>D. pictum</i> (PIC1)	26,0 ± 0,5 (24 - 28)	21,9 ± 0,9 (18 - 26)	2.602 ± 100 (2.228 - 3.318)	67.308 ± 1.755 (60.156 - 79.632)	3.109,4 ± 118,7 (2.652,0 - 3.912,2)	XF	3
<i>D. pictum</i> (PIC2)	28,0 ± 0,7 (24 - 30)	26,5 ± 0,8 (24 - 32)	2.213 ± 78 (1.869 - 2.642)	62.056 ± 2.898 (50.496 - 79.260)	2.351,0 ± 108,2 (2.019,8 - 2.935,5)	XF	3
<i>D. verdunense</i> (VER1)	15,7 ± 0,3 (13 - 16)	20,4 ± 0,4 (19 - 22)	3.883 ± 116 (3.230 - 4.519)	60.776 ± 1.524 (51.680 - 68.992)	2.982,4 ± 69,7 (2.668,9 - 3.285,3)	XF	3
<i>D. verdunense</i> (VER2)	15,9 ± 0,1 (15 - 16)	20,3 ± 0,9 (17 - 25)	3.259 ± 179 (3.080 - 4.982)	59.771 ± 2.871 (49.280 - 79.712)	3.010,0 ± 204,5 (2.056,3 - 3.939,7)	XF	3
<i>D. gracile</i> (GRA1)	15,9 ± 0,1 (15 - 16)	30,2 ± 1,0 (27 - 36)	5.667 ± 312 (3.880 - 6.867)	89.916 ± 4.768 (62.080 - 107.947)	3.016,7 ± 200,7 (2.140,7 - 3.998,0)	XF	3
<i>D. cossonianum</i> (COS1)	16,0 ± 0 (16 - 16)	34,3 ± 1,6 (28 - 47)	3.731 ± 155 (2.813 - 4.427)	59.691 ± 2.479 (45.013 - 70.827)	1.785,1 ± 113,3 (957,7 - 2.360,9)	XF	5
<i>D. balansae</i> (BAL1)	15,9 ± 0,1 (15 - 16)	20,8 ± 1,0 (17 - 29)	6.023 ± 271 (4.933 - 7.867)	95.869 ± 4.549 (74.000 - 125.867)	4.709,7 ± 322,5 (3.295,0 - 6.992,5)	XF	3
<i>D. obcordatum</i> (OBC1)	15,9 ± 0,1 (15 - 16)	25,9 ± 0,8 (22 - 30)	4.705 ± 307 (2.880 - 5.827)	74.885 ± 5.016 (46.080 - 93.227)	2.912,2 ± 213,4 (1.772,3 - 4.208,4)	XF	3
<i>D. favargerii</i> (FAV3)	16 ± 0 (16 - 16)	27,6 ± 0,8 (25 - 31)	5.323 ± 177 (4.427 - 6.213)	85.163 ± 2.834 (70.827 - 99.413)	3.106,3 ± 128,3 (2.574,2 - 3.823,5)	XF	3
<i>C. mauritanica</i> (MAU1)	25,3 ± 0,2 (24 - 26)	11,3 ± 0,5 (8 - 14)	1.492 ± 39 (1.347 - 1.787)	37.720 ± 923 (35.013 - 44.667)	3.409,0 ± 184,6 (2.500,9 - 4.440,0)	XF	1
<i>C. pubescens</i> (PUB1)	19,5 ± 0,3 (17 - 20)	9,9 ± 0,3 (9 - 12)	1.995 ± 171 (1.453 - 3.040)	38.585 ± 3.109 (29.067 - 60.000)	3.935,9 ± 338,5 (3.224,2 - 6.080,0)	XF	1
<i>C. ajacis</i> (AJA1)	15,0 ± 0 (15 - 15)	34,3 ± 1,3 (27 - 40)	3.368 ± 205 (2.107 - 4.413)	50.520 ± 3.072 (31.600 - 66.200)	1.491,0 ± 99,2 (929,4 - 1.907,1)	XF	1

S. rep. = sistema reproductiu; XF = xenogàmia facultativa; XO = xenogàmia obligada.

La figura 5.1 representa gràficament els valors de la relació P/O per a cadascun dels tàxons estudiats. Segons la classificació de Cruden (*loc. cit.*), tots els tàxons del nostre mostratge serien, en grau més o menys alt, al·lògams o xenògams facultatius, excepte la població ANT2 i, especialment, les dues de *D. staphisagria*, en què aquesta al·logàmia seria clarament obligada. Aquesta última espècie mostra un valor molt elevat de P/O i molt diferent del de la resta de tàxons estudiats, provocat en bona part per un nombre d'estams més alt, una producció de pol·len per antera també molt alta i una producció de primordis seminals extremament baixa. Sorprenentment, aquesta espècie presenta les taxes d'autogàmia més altes (vegeu el capítol 5), només superades per *D. pictum*, l'altre representant del subgènere, que mostra una relació P/O més baixa, que ja aniria en el sentit proposat per Cruden. Dins del subgènere *Delphinium*, *D. balansae*, l'únic representant perenne, presenta una relació P/O més alta que la resta, bàsicament perquè té més grans de pol·len per antera. Podria representar una situació intermèdia entre anuals i perennes. Les relacions P/O més baixes enregistrades corresponen a les espècies *D. emarginatum*, *D. cossonianum* i *C. ajacis*, a causa, fonamentalment, del gran nombre de primordis seminals; a més, totes tres tenen menys estams.

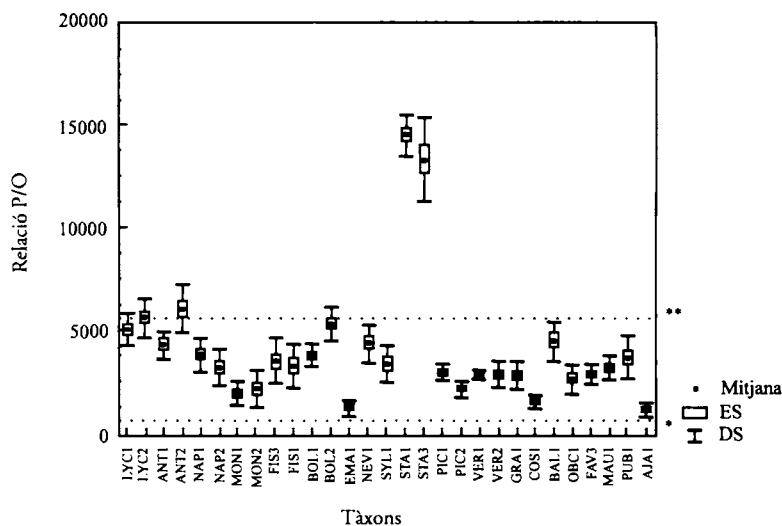


Figura 5.1. Test gràfic de Simpson i Roe per a la relació P/O en la tribu *Delphinieae* a la Mediterrània occidental.

Al·logàmia facultativa = tàxons situats per sobre la línia * i per sota la línia **.

Al·logàmia obligada = tàxons per sobre la línia **.

No coneixem valors de P/O d'altres espècies de la tribu, però sí d'alguns altres membres de la família. Els nostres valors són del mateix ordre que els d'altres ranunculàcies, també descrites com a xenògames i pol·linitzades per insectes, com per exemple *Actaea* (Pellmyr, 1984). En algunes espècies de *Cimicifuga* (Pellmyr, 1985, 1986a, 1986b) s'han trobat valors molt alts de P/O, de 5 a 13 vegades els que proposa Cruden (1977) per a llur sistema reproductor (xenogàmia), i per contra una producció de nèctar no gaire alta. Pellmyr (1985) suggereix que aquests elevats valors representen una resposta adaptativa, adreçada a compensar les grans pèrdues de pol·len causades per eficients col·lectors, com els abellots, o per robadors de pol·len que no pol·linitzen. No sembla aquest el cas de *D. staphisagria*, car les seves característiques apunten totes a un increment de les taxes d'autogàmia i, d'altra banda, en les poblacions del mostratge s'ha detectat una baixa activitat d'insectes (vegeu el capítol 4).

Hem intentat esbrinar si hi ha alguna mena de relació entre el pes de les granes —directament relacionat amb la mida de la llavor— i la relació P/O. Charnov (1982) va interpretar la correlació entre la relació P/O i el grau d'al·logàmia en termes d'òptima assignació dels recursos a les funcions masculines i femenines; atès que la mida, igual que la quantitat, també és un component de l'èxit, el seu model prediu que les espècies amb granes més grosses haurien de tenir un P/O més alt. Preston (1986) ho va demostrar en crucíferes i Ortega *et al.* (1995) en diverses espècies de *Vicia*. En el conjunt de les *Delphinieae* estudiades hem trobat que aquesta correlació és molt elevada ($r = 0,922$) i significativa ($p < 0,05$) (figura 5.2), però cal tenir molt present que la gran diferència en el pes de les granes entre *D. staphisagria* i els altres tàxons esbiaixa considerablement els resultats. Analitzant-la per grups filogenèticament més propers (subgèneres o sèries), aquesta correlació no s'acompleix tant.

Si analitzem la relació entre el pes de les granes (indirectament, la mida, encara que les expansions que presenten causen petites diferències de densitat) i el nombre de primordis per flor, trobem una correlació baixa i negativa ($r = -0,324$) i no significativa ($p > 0,05$) (figura 5.3). La tendència esperada seria que, en augmentar el pes i, per tant, la mida de la llavor, el nombre de primordis disminuís. Aquest cas sí que es dona en *D. staphisagria* i, per tant, es compleix a grans trets. A escala més petita, hi ha altres factors que també poden influir-hi, com per exemple la mida del fol·licle. En línies generals, observem més producció de primordis per flor en els tàxons perennes que en els anuals. *A priori* sembla que aquesta relació hauria de ser negativa, ja que els tàxons anuals depenen més de les granes per a la seva supervivència, però la planta augmenta la producció de llavors incrementant les ramificacions i el nombre de flors, més que no pas el nombre de primordis per flor.

La relació P/O pot ser insuficient per a provar hipòtesis evolutives sobre la reproducció de les plantes, perquè poden influir-hi molts factors (Queller, 1984). No

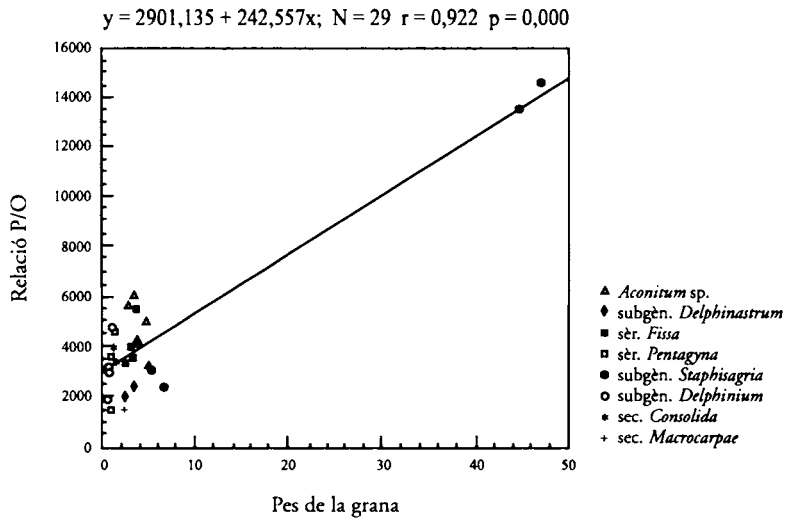


FIGURA 5.2. Relació entre el pes de les granes i el quocient P/O.

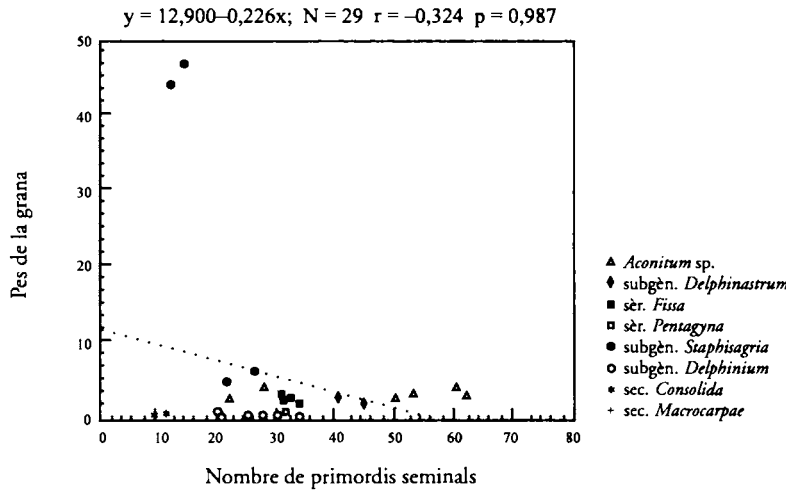


FIGURA 5.3. Relació entre el pes de les granes i el nombre de primordis seminals per flor.

obstant això, és un paràmetre relativament fàcil d'obtenir i forneix moltes dades en un període curt de temps; aquestes dades permetran formular hipòtesis o proposar-ne altres d'alternatives, que hauran de ser provades posteriorment amb més informació. La relació P/O pot ser emprada, doncs, en estudis reproductius, sempre que es tinguin presents les seves limitacions (Preston, 1986). Tot i que el sistema reproductiu es pugui inferir a partir de la relació P/O, el seu estudi en la planta mateixa per mitjà d'embossaments i de pollinitzacions manuals és un mètode més directe que s'ajusta més a la realitat. A l'apartat 5.2 discutim la validesa de la relació P/O com a indicadora del sistema reproductiu en els nostres tàxons, sobre la base dels resultats obtinguts en els encreuaments assajats.

5.2. ENCREUAMENTS EXPERIMENTALS

5.2.1. INTRODUCCIÓ

El coneixement dels mecanismes reproductius és essencial per a avaluar la dependència entre la producció de granes i el tipus de pollinització, i per a entendre els mecanismes de flux genètic dins i entre poblacions (Barrett i Eckert, 1990). Essencialment, hi ha dos grans tipus de reproducció: sexual (per autogàmia, per al·logàmia o reproducció encreuada, o per una mescla d'ambdues) i apomixi o multiplicació asexual (per propagació vegetativa o per agamospèrmia). Fryxell (1957) va recopilar la bibliografia publicada sobre aquesta matèria i va presentar informació sobre els sistemes reproductius de més de 1.200 espècies, que esquematitzem en la figura 5.4.

L'autogàmia restringeix l'heterozigosi i la migració dels gens a través del flux de pol·len i porta a una reducció de la variabilitat genètica dins de la població i a l'augment d'aquesta variació entre poblacions. Per contra, l'al·logàmia afavoreix el flux genètic i redueix la probabilitat de diferenciació microgeogràfica i la subestructuració poblacional (Stace, 1989; Kearns i Inouye, 1993). El canvi de predomini d'al·logàmia a autogàmia ha estat un procés recurrent en l'evolució de les plantes amb flor (Stebbins, 1957; Jain, 1976; Solbrig, 1976; Grant, 1981). Aquest canvi és acompanyat de modificacions en l'arquitectura, la morfologia i la fenologia floral (Ornduff, 1969*b*; Wyatt, 1982, 1983; Richards, 1986), com també en la relació P/O (Cruden, 1977).

Les plantes disposen de diversos recursos per a afavorir un determinat tipus de reproducció (Frankel i Galun, 1977; Urbanska, 1984; Dafni, 1992). En les al·logames són, entre d'altres, la distribució de sexes com la dioècia, els mecanismes d'autoincompatibilitat (Bateman, 1952; Nettancourt, 1977; Lewis, 1949), l'hercogàmia i la dicogàmia (Lloyd i Webb, 1986; Webb i Lloyd, 1986). Les autògames

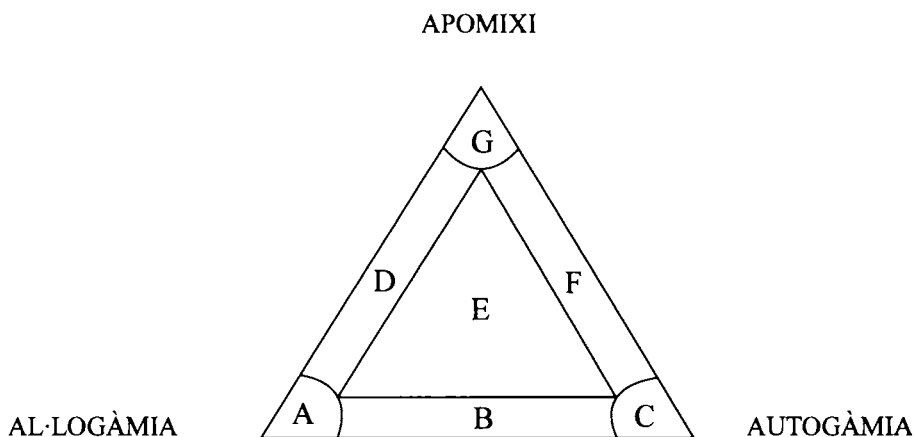


FIGURA 5.4. Triangle reproductiu (segons Fryxell, 1957). A: plantes al·lògames; B: plantes parcialment autògames; C: plantes predominantment autògames; D, E i F: plantes parcialment apomíctiques, que se situen més a prop de les categories corresponents quan actuen com a sexuals; G: plantes apomíctiques obligades.

poden reduir al mínim la separació entre les anteres i l'estigma i, en cas extrem produir flors clistògames, que es fecunden sense obrir-se.

Les flors de la tribu *Delphinieae* (vegeu el capítol 2) presenten hercogàmia (separació espacial dels òrgans sexuals) i proteràndria (un cas de dicogàmia, en què maduren primer els estams i després el pistil). Són mitjans encaminats clarament a evitar l'autogàmia o a potenciar l'al·logàmia. De fet, si fossin totalment efectius, les flors actuarien funcionalment com a unisexuals. Cal remarcar, però, que tot i que la proteràndria és més comuna en les flors entomòfiles, si no és completa, hi ha més risc d'autofecundació que en el cas de la protogínia (maduració primer del pistil i més tard dels estams) perquè pot quedar encara pol·len quan l'estigma esdevé receptiu (Robertson i Lloyd, 1991). Ambdós sistemes, hercogàmia i proteràndria, solen anar paral·lels (Kevan, 1984), com s'esdevé en el nostre cas; d'altra banda, la maduració de les parts florals té tendència a ser ascendent i de fora a dins, a l'inrevés que en la protogínia.

Ens hem proposat descobrir la base de les estratègies reproductives, els sistemes d'incompatibilitat genètica i les seves conseqüències evolutives dins la tribu.

Tot això és essencial per a una correcta interpretació de la morfologia floral —fonament, en bona part, del pes taxonòmic d'aquest grup— i la pol·linització. Els objectius concrets han estat:

- a) Valorar la partenogènesi.
- b) Comparar l'autogàmia amb l'al·logàmia.
- c) Esbrinar si hi ha barreres genètiques, com autoincompatibilitat, incompatibilitat interespecífica o diversos tipus d'aïllament (geogràfic, fenològic, etc.), i relacionar-les amb la dotació cromosòmica (vegeu el capítol 6).
- d) Comparar el comportament reproductiu entre plantes perennes i anuals, entre plantes filogenèticament properes i entre poblacions.
- e) Comprovar la validesa de la relació P/O (vegeu l'apartat 5.1) com a indicadora del sistema reproductiu en aquests tàxons.
- f) Quantificar l'èxit reproductiu al camp.

A part de l'interès purament científic, aquests tipus d'estudis tenen aplicacions pràctiques molt importants, entre les quals cal destacar la millora dels conreus i de la producció forestal i, darrerament, a causa de l'increment de l'interès pels aspectes de conservació, la gestió de plantes rares o amenaçades amb la finalitat de mantenir la seva variabilitat genètica (Brown *et al.*, 1985). Una altra aplicació directa, derivada sobretot de les experiències d'hibridació, concerneix el camp de la jardineria, per a l'obtenció de noves races ornamentals. Dins les *Delphinieae*, aquest aspecte s'ha desenvolupat molt a Anglaterra en el gènere *Delphinium* (Philips, 1949; Edwards, 1981; Holcomb i Beattie, 1990; Basset, 1990). Al nostre país els *Delphinium* també es conreen per comercialitzar-los, però són plantes poc apreciades, potser perquè les peces florals els cauen amb facilitat, tot i que la seva durada es pot perllongar amb tractaments de tiosulfat de plata (Cabot, com. pers.). A la comarca del Maresme es cultiven uns 75.000 peus de *D. elatum* cada any.

5.2.2. MATERIAL I MÈTODES

Material

Com ja hem indicat anteriorment, el material vegetal emprat per a l'estudi dels sistemes reproductius en condicions experimentals s'ha obtingut per dues vies diferents segons el cicle vital de la planta. En les anuals, per germinació i posterior trasplantament de les plàntules a testos; en les perennes, atès que llurs taxes de germinació són molt més baixes i no sempre floreixen el primer any, per trasplantament d'individus desenvolupats —normalment en estadi vegetatiu— directament del camp.

Metodologia

La part experimental es va portar a terme a l'hivernacle del laboratori de Botànica de la Facultat de Farmàcia de la UB, en el període de floració (maig-agost) d'aquestes plantes, des de l'any 1992 al 1995. A vegades, durant aquest període s'arriba a temperatures força altes que podrien perjudicar el bon desenvolupament de les plantes. Vam intentar minimitzar aquest problema amb la creació de zones ombrejades, i per tant, més fresques, dins del recinte.

Les espècies d'alta muntanya —acònits i *D. montanum*— que tenen uns requeriments ecològics molt determinats i es desenvolupen a temperatures molt més fresques que les normals a l'estiu a Barcelona, van malviure en condicions experimentals d'hivernacle durant els anys 1992 i 1993. Això va fer que resultés impossible de portar a terme aquests estudis en aquestes circumstàncies ja que les plantes amb prou feines florien i no arribaven a fructificar. Per tant, vam decidir fer l'embossament de flors al camp per tal de comprovar si eren o no autògames passives potencials, és a dir, si produïen granes en absència de pol·linitzadors; aquestes experiències van ser dutes a terme durant el 1994 i el 1995.

Sovint cal apuntalar les tiges floríferes mitjançant una canya o un estri semblant, ja que les inflorescències poden arribar a ser força llargues (fins a 1,5 m en *D. bolosii*); amb això s'evita que les tiges es balancegin o que es torcin a causa del pes de les bossetes i, a més, facilita les tasques d'embossament.

La taula 5.3 resumeix esquemàticament les característiques metodològiques dels diferents sistemes reproductius assajats. En aquest tipus d'experiències és fonamental controlar totalment l'origen del pol·len que cobrirà la superfície estigmàtica, per a la qual cosa sovint cal emascular la flor, és a dir, eliminar o inutilitzar la part masculina. La tribu *Delphinieae*, que fa flors d'una mida adient per a treballar amb comoditat, permet l'emasculació manual per escissió mecànica de les anteres just abans que es produeixi la dehiscència. Cal realitzar aquesta operació amb molta cura, arrencant l'antera o tallant amb unes pinces la part superior del filament estaminal, mirant de no afectar accidentalment els carpels incipients. El fet de treballar amb flors proteràndriques suposa un avantatge a l'hora de dur a terme aquesta operació, ja que disposarem d'un marge de temps força ampli abans que els estigmes siguin madurs.

Quan les flors han estat emasculades, cal esperar un quant temps (al voltant d'una setmana) perquè es desenvolupi el pistil i l'estigma esdevingui receptiu. Durant aquest temps les flors han de romandre embossades —amb bossetes de tul o de paper fi— amb la finalitat d'evitar pol·linitzacions forànies accidentals pel vent o pels insectes.

En aquest punt, cal indicar la necessitat de controlar perfectament el procés de maduració de l'estigma per a procedir a la pol·linització en el moment adequat. En

TAULA 5.3. Característiques metodològiques de l'estudi dels sistemes reproductius.

Sistema assajat	Emasculació	Embossament	Polinització manual	Procedència del pol·len
Pol·linització lliure	—	—	—	divers
Partenogènesi	+	+	—	—
Autogàmia passiva	—	+	—	la mateixa flor (espontàniament)
Autogàmia activa	—	+	+	la mateixa flor (activament)
Geitonogàmia	+	+	+	una altra flor de la mateixa planta
Pol·linització encreuada intrapoblacional	+	+	+	una altra planta de la mateixa població
Pol·linització encreuada interpoblacional	+	+	+	una altra població de la mateixa espècie
Pol·linització encreuada interespecífica	+	+	+	una altra espècie

el nostre cas, la morfologia dels estigmes ens permet seguir amb detall aquest procés ja que constitueixen una prolongació de la sutura ventral del carpel. En totes les espècies revisades (M. Bosch, 1993), els lòbuls estigmàtics romanen tancats, tant durant l'emergència del carpel com durant la dehiscència dels estams i el seu vincament posterior. Només quan tots els estams estan situats uns quants mil·límetres per sota de l'estigma, té lloc l'obertura dels lòbuls estigmàtics, que se separen de dalt a baix, dibuixant una V. Aquest procés, fàcilment visible amb lupa o, fins i tot, a bell ull, és il·lustrat a la figura 5.5 per a *D. bolosii*.

La pol·linització manual consisteix a triar la flor donadora i, amb unes pinces ben netes, arrencar-li diversos estams dehiscentats carregats de pol·len, el qual es disposa sobre la superfície estigmàtica de la flor receptora fins a saturar-la. Es torna a embossar aquesta flor fins que tingui lloc la fructificació i la formació de granes. A vegades pot suposar un problema aconseguir donadors i receptors en el mateix estadi, sobretot si es tracta d'espècies diferents, que a voltes tenen un desenvolupament poc coincident, tot i que a l'hivernacle s'uniformitzen força les condicions.

Hem assajat els diversos sistemes reproductius per grups taxonòmics, sobretot els encreuaments interespecífics, atès que la distància filogenètica implica *a priori* més dificultat per a hibridació. Amb tot, hem provat alguns encreuaments entre espècies més allunyades per tal de copsar, a grans trets, el grau d'incompatibilitat entre elles.

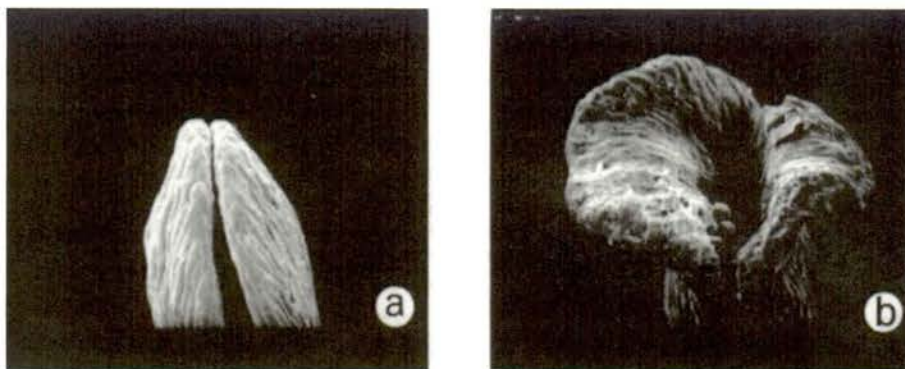


Figura 5.5. Desenvolupament i obertura dels lòbuls estigmàtics en *D. bolosii*.

a) Estigma tancat, b) Estigma obert.

[Fotografies realitzades al Servei de Microscòpia Electrònica de la UB].

Vam realitzar les experiències de camp embossant inflorescències senceres en estat de poncella amb bosses de tul, més transpirables que les de paper, i vam recollir les granes produïdes aproximadament un mes i mig més tard, depenent de l'espècie.

Per a la valoració de la fertilitat (l'èxit reproductiu) de cadascun dels diferents assaigs de pol·linització, hem pres com a paràmetre la producció de granes per flor. Hem comptat el nombre de granes desenvolupades (presumptament viables, segons el seu aspecte morfològic) i les hem relacionades amb la producció total de primordis seminals; i ho expressem en forma de percentatge.

Amb la finalitat de tenir un punt de referència de la producció de granes en els diversos encreuaments assajats a l'hivernacle i establir uns patrons comparatius, vam dur a terme l'estudi d'aquesta producció al camp, en condicions naturals. Cal tenir en compte que a l'hivernacle la presència de pol·linitzadors és notablement inferior i que les condicions ecofisiològiques també hi poden ser diferents.

Abans d'iniciar els encreuaments, vam dur a terme un control previ de la qualitat del pol·len, valorant la seva fertilitat mitjançant la tècnica de la tinció amb blau de lactofenol (Stanley i Linskeno, 1974). Es pren una antera, es col·loca sobre un portaobjectes i s'esquinça amb unes pinces per tal que s'alliberi el pol·len. Seguidament s'hi afegeix una gota de blau de lactofenol, s'escampa el pol·len, es retiren els fragments d'antera i es cobreix amb un cobreobjectes. Hem calculat la proporció de pol·len amb el citoplasma tenyit, en 500 grans triats aleatòriament.

5.2.3. RESULTATS

La fertilitat del pol·len ha resultat molt alta a tots els tàxons assajats, superior al 85 % (taula 5.4). Cal fer notar que les dues espècies disploides —*D. bolosii* i *D. staphisagria*— (vegeu el capítol 6) presenten uns valors molt alts, cosa que ens indica que la disploidia no afecta la producció de pol·len. Aquest índex dóna idea de la proporció de pol·len avortat, però no reflecteix quina proporció de grans arribarà a germinar.

Hem assajat els diferents tractaments en un total de 4.208 flors a l'hivernacle i hem estudiat la producció de granes en 1.019 flors al camp. Les taules compreses entre la 5.5 i la 5.24 mostren les dades, agrupades per poblacions, de la producció mitjana de granes desenvolupades i no desenvolupades i el total de primordis seminals produïts per flor segons els diversos tipus de sistemes reproductius assajats en condicions d'hivernacle. Els tàxons que figuren a l'encapçalament de cada taula han actuat sempre com a receptors del pol·len. Atès que dins les *Delphinieae* hi ha una gran variabilitat en la producció de primordis seminals en totes les estirps (vegeu l'apartat 5.1), per tal que els resultats fossin comparables i estandarditzar-los, hem calculat els percentatges corresponents. Per determinar la producció de granes en condicions de camp, hem fet recomptes de llavors desenvolupades en flors no manipulades (taula 5.25). Els percentatges de granes desenvolupades obtinguts per a cada sistema reproductiu, sense comptar els encreuaments interespecífics, es poden veure en els diagrames de barres de les figures compreses entre la 5.6.a i la 5.6.e.

No hem detectat fenòmens de partenogènesi (hem assajat de deu a quinze flors per població) i, per això, ja no hem inclòs els resultats a les taules.

TAULA 5.4. Control de la fertilitat del pol·len.

Tàxon	Fertilitat*	Tàxon	Fertilitat*
<i>D. fissum</i> subsp. <i>fissum</i> (FIS3)	97,0	<i>D. pictum</i> (PIC1)	97,8
<i>D. fissum</i> subsp. <i>fissum</i> (FIS4)	96,8	<i>D. pictum</i> (PIC2)	88,8
<i>D. fissum</i> subsp. <i>sordidum</i> (FIS1)	96,6	<i>D. verdunense</i> (VER1)	96,2
<i>D. fissum</i> subsp. <i>sordidum</i> (FIS2)	97,6	<i>D. verdunense</i> (VER3)	94,2
<i>D. bolosii</i> (BOL1)	93,6	<i>D. gracile</i> (GRA1)	92,8
<i>D. bolosii</i> (BOL2)	96,4	<i>D. cossonianum</i> (COS1)	98,2
<i>D. emarginatum</i>		<i>D. balansae</i> (BAL1)	94,1
subsp. <i>emarginatum</i> (EMA1)	91,8	<i>D. obcordatum</i> (OBC1)	97,2
<i>D. emarginatum</i>		<i>D. favargerii</i> (FAV3)	97,4
subsp. <i>nevadense</i> (NEV1)	95,6	<i>C. mauritanica</i> (MAU1)	98,1
<i>D. sylvaticum</i> (SYL1)	94,2	<i>C. pubescens</i> (PUB1)	87,3
<i>D. staphisagria</i> (STA1)	97,2	<i>C. ajacis</i> (AJA1)	92,2

* Percentatge de pol·len presumptament viable.

TAULA 5.5. Producció de granes en els encreuaments de *D. fissum* subsp. *fissum* (FIS3).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pol·linització lliure	12	142	8 - 17	11,83 ± 0,74 (46,71)	162	8 - 20	13,50 ± 1,20 (53,29)	304	21 - 32	25,33 ± 1,11
Autogàmia passiva	3	22	4 - 10	7,33 ± 1,44 (28,95)	54	9 - 25	18,00 ± 3,86 (71,05)	76	19 - 33	25,33 ± 3,34
X <i>D. fissum</i> (FIS3)	14	279	15 - 29	19,93 ± 1,02 (72,09)	108	3 - 11	7,71 ± 0,52 (27,91)	387	24 - 35	27,64 ± 0,73
X <i>D. fissum</i> (FIS1)	11	180	9 - 27	16,36 ± 1,60 (52,17)	165	8 - 21	15,00 ± 1,25 (47,83)	345	26 - 38	31,36 ± 1,05
X <i>D. fissum</i> (FIS2)	12	196	11 - 22	16,33 ± 0,97 (58,51)	139	7 - 17	11,58 ± 0,98 (41,49)	335	24 - 32	27,92 ± 0,69
X <i>D. fissum</i> (FIS4)	13	208	7 - 30	16,00 ± 1,67 (58,10)	150	7 - 19	11,54 ± 0,81 (41,90)	358	21 - 41	27,54 ± 1,39
X <i>D. bolosii</i> (BOL1)	26	475	0 - 30	18,27 ± 1,63 (61,77)	294	4 - 26	11,31 ± 1,14 (38,23)	769	19 - 42	29,58 ± 1,15
X <i>D. bolosii</i> (BOL2)	21	275	2 - 28	13,10 ± 1,62 (43,17)	362	6 - 32	17,24 ± 1,63 (56,83)	637	19 - 42	30,33 ± 1,38

N = nombre de flors pol·linitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.6. Producció de granes en els encreuaments de *D. fissum* subsp. *fissum* (FIS4).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pollinització lliure	10	159	13 - 21	15,90 ± 0,71 (55,59)	127	9 - 17	12,70 ± 0,89 (44,41)	286	24 - 32	28,60 ± 0,89
Autogàmia activa	3	39	7 - 22	13,00 ± 3,74 (54,93)	32	8 - 15	10,67 ± 1,78 (45,07)	71	18 - 31	23,67 ± 3,14
X <i>D. fissum</i> (FIS4)	12	186	10 - 24	15,50 ± 1,41 (62,84)	110	4 - 16	9,17 ± 1,10 (37,16)	296	19 - 30	24,67 ± 0,95
X <i>D. fissum</i> (FIS1)	14	269	9 - 30	19,21 ± 1,65 (68,97)	121	4 - 17	8,64 ± 1,10 (31,03)	390	19 - 35	27,86 ± 1,02
X <i>D. fissum</i> (FIS2)	12	231	11 - 29	19,25 ± 1,58 (64,89)	125	4 - 19	10,42 ± 1,20 (35,11)	356	24 - 36	29,67 ± 0,95
X <i>D. fissum</i> (FIS3)	9	90	3 - 23	10,00 ± 2,31 (45,23)	109	6 - 20	12,11 ± 1,29 (54,77)	199	16 - 30	22,11 ± 1,58
X <i>D. bolosii</i> (BOL1)	13	154	6 - 19	11,85 ± 1,20 (48,43)	164	6 - 24	12,62 ± 1,50 (51,57)	318	14 - 30	24,46 ± 1,14
X <i>D. bolosii</i> (BOL2)	17	141	0 - 18	8,29 ± 1,29 (42,73)	189	5 - 19	11,12 ± 1,13 (57,27)	330	15 - 24	19,41 ± 0,63

N = nombre de flors pollinitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.7. Producció de granes en els encreuaments de *D. fissum* subsp. *sordidum* (FIS1).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pol·linització lliure	18	296	8 - 25	16,44 ± 1,20 (50,51)	290	10 - 21	16,11 ± 0,68 (49,49)	586	20 - 40	32,56 ± 1,37
Autogàmia passiva	4	0	0 - 0	0	125	29 - 34	31,25 ± 0,96 (100,00)	125	29 - 34	31,25 ± 0,96
Autogàmia activa	7	135	7 - 35	19,29 ± 3,41 (60,27)	89	4 - 20	12,71 ± 2,04 (39,73)	224	21 - 44	32,00 ± 2,90
Geitonogàmia	8	196	17 - 30	24,50 ± 1,26 (65,55)	103	8 - 19	12,88 ± 1,12 (34,45)	299	34 - 40	37,38 ± 0,61
X <i>D. fissum</i> (FIS1)	11	240	16 - 27	21,82 ± 1,11 (72,73)	90	4 - 16	8,18 ± 0,99 (27,27)	330	22 - 38	30,00 ± 1,55
X <i>D. fissum</i> (FIS2)	13	301	16 - 30	23,15 ± 1,21 (61,93)	185	10 - 18	14,23 ± 0,76 (38,07)	486	28 - 44	37,38 ± 1,45
X <i>D. fissum</i> (FIS3)	13	167	8 - 22	12,85 ± 1,05 (43,72)	215	10 - 26	16,54 ± 1,18 (56,28)	382	25 - 36	29,38 ± 0,96
X <i>D. fissum</i> (FIS4)	7	101	9 - 18	14,43 ± 1,23 (45,29)	122	15 - 21	17,43 ± 0,88 (54,71)	223	27 - 35	31,86 ± 1,08
X <i>D. bolosii</i> (BOL1)	20	344	6 - 35	17,20 ± 1,79 (56,30)	267	7 - 24	13,35 ± 0,88 (43,70)	611	20 - 44	30,55 ± 1,77
X <i>D. bolosii</i> (BOL2)	10	185	15 - 22	18,50 ± 0,67 (57,28)	138	9 - 17	13,80 ± 0,69 (42,72)	323	28 - 36	32,30 ± 0,87

N = nombre de flors pol·linitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obrintges per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.8. Producció de granes en els encreuaments de *D. fissum* subsp. *sordidum* (FIS2).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pol·linització lliure	6	80	9 - 17	13,33 ± 1,17 (46,51)	92	14 - 17	15,33 ± 0,51 (53,49)	172	23 - 34	28,67 ± 1,43
X <i>D. fissum</i> (FIS2)	11	208	14 - 25	18,91 ± 0,92 (70,75)	86	5 - 11	7,82 ± 0,48 (29,25)	294	22 - 33	26,73 ± 0,79
X <i>D. fissum</i> (FIS1)	14	239	9 - 27	17,07 ± 1,32 (59,31)	164	7 - 20	11,71 ± 0,96 (40,69)	403	22 - 35	25,75 ± 1,44
X <i>D. fissum</i> (FIS3)	4	90	7 - 30	22,50 ± 4,53 (56,96)	68	11 - 30	17,00 ± 2,36 (43,04)	158	37 - 42	39,50 ± 1,03
X <i>D. fissum</i> (FIS4)	11	177	11 - 24	16,09 ± 1,04 (56,19)	138	4 - 18	12,55 ± 1,30 (43,81)	315	20 - 35	28,64 ± 1,59
X <i>D. bolosii</i> (BOL1)	10	121	7 - 16	12,10 ± 0,96 (47,45)	134	7 - 17	13,40 ± 0,91 (52,55)	255	21 - 31	25,50 ± 1,02
X <i>D. bolosii</i> (BOL2)	8	90	6 - 17	11,25 ± 1,30 (46,39)	104	10 - 16	13,00 ± 0,71 (53,61)	194	17 - 33	24,25 ± 1,59

N = nombre de flors pol·linitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.9. Producció de granes en els encreuaments de *D. bolosii* (BOL1).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pol·linització lliure	50	691	2 - 27	13,82 ± 0,87 (54,71)	572	3 - 20	11,44 ± 0,64 (45,29)	1.263	12 - 37	25,26 ± 0,71
Autogàmia passiva	53	237	0 - 18	4,47 ± 0,63 (19,30)	991	2 - 33	18,70 ± 0,95 (80,70)	1.228	15 - 36	23,17 ± 0,60
Autogàmia activa	37	429	0 - 24	11,59 ± 1,15 (40,70)	625	5 - 31	16,89 ± 1,16 (59,30)	1.054	16 - 34	28,49 ± 0,65
Geitonogàmia	73	1.200	1 - 32	16,44 ± 0,96 (59,23)	826	4 - 21	11,32 ± 0,43 (40,77)	2.026	13 - 41	27,75 ± 0,82
X <i>D. bolosii</i> (BOL1)	38	593	5 - 38	15,61 ± 1,25 (57,52)	438	2 - 24	11,53 ± 0,90 (42,48)	1.031	15 - 42	27,13 ± 1,20
X <i>D. bolosii</i> (BOL2)	98	1.748	4 - 31	17,84 ± 0,58 (60,37)	1.138	2 - 24	11,51 ± 0,47 (39,22)	2.876	16 - 45	29,35 ± 0,52
X <i>D. fissum</i> (FIS1)	26	445	6 - 33	17,12 ± 1,38 (57,64)	327	5 - 24	12,58 ± 1,07 (42,36)	772	15 - 43	29,69 ± 1,88
X <i>D. fissum</i> (FIS2)	10	104	6 - 18	10,40 ± 1,07 (45,02)	127	8 - 18	12,70 ± 0,91 (54,98)	231	18 - 34	23,10 ± 1,62
X <i>D. fissum</i> (FIS3)	39	583	1 - 27	14,95 ± 0,92 (58,65)	411	3 - 24	10,54 ± 0,71 (41,35)	994	17 - 34	25,49 ± 0,68
X <i>D. fissum</i> (FIS4)	36	623	2 - 34	20,34 ± 1,28 (63,77)	354	2 - 20	9,83 ± 0,85 (36,23)	977	17 - 41	27,14 ± 0,99

N = nombre de flors pol·linitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.10. Producció de granes en els encreuaments de *D. bolosii* (BOL2).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pollinització lliure	47	571	3 - 28	12,15 ± 0,85 (49,57)	581	2 - 20	12,36 ± 0,67 (50,43)	1.152	15 - 34	24,51 ± 0,76
Autogàmia passiva	29	126	0 - 18	4,34 ± 0,81 (20,13)	500	2 - 30	17,24 ± 1,04 (79,87)	626	16 - 30	21,59 ± 0,64
Autogàmia activa	14	225	8 - 24	16,07 ± 0,98 (54,35)	189	8 - 19	13,50 ± 0,90 (45,65)	414	26 - 39	29,57 ± 0,86
Geitonogàmia	40	745	3 - 40	18,63 ± 1,37 (63,35)	431	1 - 20	10,78 ± 0,80 (36,65)	1.176	12 - 48	29,40 ± 1,36
X <i>D. bolosii</i> (BOL2)	34	665	5 - 39	19,56 ± 1,31 (70,90)	273	3 - 17	8,03 ± 0,56 (29,10)	938	20 - 45	27,59 ± 1,09
X <i>D. bolosii</i> (BOL1)	46	1.101	2 - 51	23,93 ± 1,58 (73,84)	390	1 - 17	8,48 ± 0,62 (26,16)	1.491	10 - 56	32,41 ± 1,44
X <i>D. fissum</i> (FIS1)	34	677	5 - 40	19,91 ± 1,59 (63,69)	386	2 - 16	11,35 ± 0,74 (36,31)	1.063	19 - 44	31,26 ± 1,07
X <i>D. fissum</i> (FIS2)	16	228	6 - 34	14,25 ± 1,76 (57,87)	166	5 - 18	10,38 ± 1,00 (42,13)	394	17 - 40	24,63 ± 1,57
X <i>D. fissum</i> (FIS3)	17	252	5 - 33	14,82 ± 1,73 (51,01)	242	3 - 24	14,24 ± 1,53 (48,99)	494	19 - 38	29,06 ± 1,39
X <i>D. fissum</i> (FIS4)	24	349	2 - 27	14,54 ± 1,61 (55,05)	285	4 - 31	11,88 ± 1,59 (44,95)	634	12 - 34	26,42 ± 1,38
X <i>D. sylvaticum</i> (SYL1)	8	24	0 - 7	3,00 ± 1,10 (14,12)	146	8 - 27	18,25 ± 2,04 (85,88)	170	14 - 27	21,25 ± 1,50

N = nombre de flors pollinitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.11. Producció de granes en els encreuaments de *D. emarginatum* subsp. *emarginatum* (EMA1).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pollinització lliure	53	1.498	10 - 70	28,26 ± 1,81 (47,17)	1.678	10 - 54	31,66 ± 1,41 (52,83)	3.176	42 - 93	59,92 ± 1,26
Autogàmia passiva	36	167	0 - 22	4,64 ± 1,01 (8,43)	1.813	19 - 76	50,36 ± 1,96 (91,57)	1.980	37 - 79	55,00 ± 1,73
Autogàmia activa	24	784	0 - 76	32,67 ± 4,69 (49,43)	802	7 - 59	33,42 ± 3,21 (50,57)	1.586	42 - 88	66,08 ± 2,71
Geitonogàmia	35	1.741	20 - 72	49,76 ± 2,01 (75,17)	575	5 - 32	16,43 ± 1,11 (24,83)	2.316	38 - 81	66,17 ± 1,52
X subsp. <i>emarginatum</i> (EMA1)	40	2.217	19 - 82	55,43 ± 2,52 (79,12)	585	3 - 36	14,63 ± 1,28 (20,88)	2.802	31 - 94	70,05 ± 2,14
X subsp. <i>nevadense</i> (NEV1)	31	1.441	17 - 71	46,48 ± 2,61 (74,05)	505	2 - 42	16,29 ± 2,00 (25,95)	1.946	43 - 76	62,77 ± 1,54
X <i>D. sylvaticum</i> (SYL1)	32	1.665	1 - 78	52,03 ± 4,09 (77,33)	488	2 - 60	15,25 ± 2,28 (22,67)	2.153	31 - 88	67,28 ± 2,51
X <i>D. bolosii</i> (BOL2)	10	501	25 - 62	50,10 ± 3,66 (70,56)	209	5 - 57	20,90 ± 6,01 (29,44)	710	55 - 103	71,00 ± 4,28
X <i>D. fissum</i> (FIS1)	12	514	16 - 60	42,83 ± 4,47 (66,15)	263	4 - 44	21,92 ± 3,68 (33,85)	777	53 - 82	64,75 ± 2,21
X <i>D. pictum</i> (PIC1)	10	5	0 - 2	0,50 ± 0,21 (0,68)	733	68 - 81	73,30 ± 1,22 (99,32)	738	69 - 81	73,80 ± 1,16

N = nombre de flors pol·linitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.12. Producció de granes en els encreuaments de *D. emarginatum* subsp. *nevadense* (NEV1).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pollinització lliure	15	291	10 - 29	19,40 ± 1,40 (59,88)	195	7 - 20	13,00 ± 1,03 (40,12)	486	23 - 45	32,40 ± 1,86
Autogàmia passiva	24	11	0 - 3	0,46 ± 0,20 (1,34)	808	24 - 42	33,67 ± 0,91 (98,66)	819	27 - 42	34,13 ± 0,80
Autogàmia activa	19	228	2 - 42	12,00 ± 2,51 (31,54)	495	8 - 38	26,05 ± 1,84 (68,46)	723	30 - 50	38,05 ± 1,38
Geitonogàmia	19	350	5 - 44	18,42 ± 2,52 (41,57)	492	10 - 42	25,89 ± 2,32 (58,43)	842	25 - 62	44,32 ± 2,75
X subsp. <i>nevadense</i> (NEV1)	21	581	11 - 50	27,67 ± 2,33 (69,92)	250	3 - 24	11,90 ± 1,22 (30,08)	831	26 - 57	39,57 ± 1,60
X subsp. <i>emarginatum</i> (EMA1)	22	617	6 - 50	28,05 ± 3,50 (72,33)	236	3 - 21	10,73 ± 1,06 (27,67)	853	21 - 57	38,77 ± 2,66
X <i>D. sylvaticum</i> (SYL1)	19	475	5 - 46	25,00 ± 2,85 (63,93)	268	6 - 28	14,11 ± 1,51 (36,07)	743	19 - 63	39,11 ± 3,37
X <i>D. bolosii</i> (BOL1)	5	59	0 - 30	11,80 ± 5,00 (34,71)	111	4 - 31	22,20 ± 4,21 (65,29)	170	25 - 41	34,00 ± 2,56

N = nombre de flors pollinitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.13. Producció de granes en els encreuaments de *D. sylvaticum* (SYL1).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pollinització lliure	61	1.765	1 - 57	28,93 ± 1,44 (53,66)	1.524	7 - 49	24,98 ± 1,39 (46,34)	3.289	32 - 71	53,92 ± 1,14
Autogàmia passiva	30	73	0 - 16	2,43 ± 0,64 (4,35)	1.604	34 - 67	53,47 ± 1,49 (95,65)	1.677	42 - 69	55,90 ± 1,28
Autogàmia activa	30	277	0 - 40	9,23 ± 1,77 (15,03)	1.566	19 - 69	52,20 ± 1,67 (84,97)	1.843	59 - 79	61,43 ± 1,08
Geitonogàmia	33	1.285	9 - 82	38,94 ± 3,20 (61,90)	791	1 - 51	23,97 ± 2,15 (38,10)	2.076	40 - 83	62,91 ± 1,69
X <i>D. sylvaticum</i> (SYL1)	36	1.658	15 - 83	46,06 ± 2,50 (77,40)	484	1 - 36	13,44 ± 1,42 (22,60)	2.142	37 - 85	59,50 ± 1,82
X subsp. <i>emarginatum</i> (EMA1)	45	1.912	4 - 75	42,49 ± 2,75 (66,74)	953	6 - 55	21,18 ± 2,00 (33,26)	2.865	37 - 87	63,67 ± 1,41
X subsp. <i>nevadense</i> (NEV1)	34	1.532	14 - 80	45,06 ± 3,09 (63,20)	892	4 - 52	26,24 ± 2,22 (36,80)	2.424	54 - 90	71,29 ± 1,28
X <i>D. bolosii</i> (BOL2)	10	220	0 - 47	22,00 ± 4,78 (37,87)	361	6 - 60	36,10 ± 17,09 (62,13)	581	46 - 74	58,10 ± 3,00

N = nombre de flors pollinitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.14. Producció de granes en els encreuaments de *D. staphisagria* (STA1).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pol·linització lliure	48	272	2 - 11	5,67 ± 0,31 (54,95)	223	2 - 9	4,65 ± 0,26 (45,05)	495	6 - 16	10,31 ± 0,42
Autogàmia passiva	45	196	0 - 8	4,36 ± 0,36 (40,16)	292	3 - 12	6,49 ± 0,36 (59,84)	488	7 - 17	10,84 ± 0,29
Autogàmia activa	33	149	2 - 8	4,52 ± 0,31 (44,88)	183	2 - 10	5,55 ± 0,36 (55,12)	332	5 - 15	10,06 ± 0,42
Geitonogàmia	31	226	2 - 11	5,38 ± 0,38 (47,78)	247	2 - 11	5,88 ± 0,34 (52,22)	473	6 - 17	11,26 ± 0,53
X <i>D. staphisagria</i> (STA1)	37	201	1 - 10	5,43 ± 0,39 (45,27)	243	3 - 13	6,57 ± 0,46 (54,73)	444	7 - 18	12,00 ± 0,44
X <i>D. staphisagria</i> (STA2)	31	201	2 - 15	6,48 ± 0,54 (60,18)	133	1 - 8	4,29 ± 0,27 (39,82)	334	6 - 17	10,77 ± 0,47
X <i>D. pictum</i> (PIC1,PIC2)	51	235	0 - 11	4,61 ± 0,37 (41,08)	337	1 - 12	6,61 ± 0,30 (58,92)	572	7 - 17	11,22 ± 0,35

N = nombre de flors pol·linitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.15. Producció de granes en els encreuaments de *D. staphisagria* (STA2).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pol·linització lliure	5	28	3 - 8	5,6 ± 0,83 (63,64)	16	2 - 4	3,20 ± 0,33 (36,36)	44	7 - 10	8,80 ± 0,66
Autogàmia passiva	9	53	0 - 10	5,89 ± 1,19 (58,24)	38	1 - 9	4,22 ± 0,90 (41,76)	91	8 - 12	10,11 ± 0,46
Autogàmia activa	10	72	2 - 11	7,20 ± 1,00 (58,54)	51	3 - 9	5,10 ± 0,54 (41,46)	123	9 - 15	12,30 ± 0,58
X <i>D. staphisagria</i> (STA2)	10	65	4 - 9	6,05 ± 0,51 (60,75)	42	3 - 5	4,20 ± 0,24 (39,25)	107	9 - 14	10,70 ± 0,53
X <i>D. staphisagria</i> (STA1)	6	46	5 - 9	7,67 ± 0,61 (67,65)	22	2 - 6	3,67 ± 0,56 (32,35)	68	10 - 15	11,33 ± 0,73
X <i>D. pictum</i> (PIC1)	12	61	1 - 10	5,08 ± 0,91 (48,41)	65	1 - 8	5,42 ± 0,67 (51,59)	126	8 - 13	10,50 ± 0,46

N = nombre de flors pol·linitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.16. Producció de granes en els encreuaments de *D. pictum* (PIC1).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pollinització lliure	74	1.733	2 - 39	23,42 ± 1,26 (79,64)	443	0 - 20	5,99 ± 0,51 (20,36)	2.176	13 - 41	29,41 ± 0,99
Autogàmia passiva	54	833	0 - 35	15,43 ± 1,44 (70,47)	349	1 - 16	6,46 ± 0,57 (29,53)	1.182	10 - 40	21,89 ± 1,19
Autogàmia activa	34	1.201	27 - 41	35,32 ± 0,51 (91,89)	106	0 - 18	3,12 ± 0,34 (38,64)	1.307	32 - 45	38,44 ± 0,53
Geitonogàmia	40	432	4 - 19	10,80 ± 0,66 (61,36)	272	1 - 18	6,80 ± 0,61 (38,64)	704	10 - 26	17,60 ± 0,64
X <i>D. pictum</i> (PIC1)	52	1.062	2 - 35	20,42 ± 1,41 (78,43)	292	0 - 20	5,62 ± 0,63 (21,57)	1.354	11 - 39	26,04 ± 1,05
X <i>D. pictum</i> (PIC2)	19	271	2 - 20	14,26 ± 0,93 (83,90)	52	0 - 10	2,74 ± 0,56 (16,10)	323	11 - 22	17,00 ± 0,77
X <i>D. staphisagria</i> (STA1)	50	735	0 - 25	14,70 ± 0,81 (50,41)	723	5 - 28	14,46 ± 0,77 (49,59)	1.458	19 - 43	29,16 ± 0,70
X <i>D. verdunense</i> (VER2)	10	1	0 - 1	0,10 ± 2,15 (0,46)	217	20 - 24	21,70 ± 2,32 (99,54)	218	20 - 24	21,80 ± 2,42

N = nombre de flors pollinitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.17. Producció de granes en els encreuaments de *D. pictum* (PIC2).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pol·linització lliure	95	1.620	2 - 32	17,05 ± 0,72 (80,60)	390	0 - 19	4,11 ± 0,38 (19,40)	2.010	9 - 33	21,16 ± 0,58
Autogàmia passiva	46	608	0 - 27	13,22 ± 0,92 (73,79)	216	0 - 21	4,70 ± 0,66 (26,21)	824	8 - 29	17,91 ± 0,70
Autogàmia activa	14	266	10 - 30	19,00 ± 1,57 (86,93)	40	0 - 8	2,86 ± 0,65 (13,07)	306	12 - 32	21,86 ± 1,50
Geitonogàmia	24	424	2 - 33	17,67 ± 1,54 (77,80)	121	0 - 19	5,04 ± 0,84 (22,20)	545	14 - 33	22,71 ± 1,02
X <i>D. pictum</i> (PIC2)	44	636	3 - 31	14,45 ± 0,99 (74,30)	220	0 - 17	5,00 ± 0,57 (25,70)	856	8 - 33	19,45 ± 0,88
X <i>D. pictum</i> (PIC1)	20	243	1 - 25	12,15 ± 1,54 (59,41)	166	1 - 24	8,30 ± 1,47 (40,59)	409	12 - 29	20,45 ± 0,99
X <i>D. staphisagria</i> (STA1)	18	114	0 - 13	6,33 ± 0,82 (27,01)	308	6 - 25	17,11 ± 1,30 (72,99)	422	14 - 33	23,44 ± 1,17
X <i>D. verdunense</i> (VER2)	5	0	0 - 0	0,00 ± 0,00 (0)	80	14 - 19	16,00 ± 0,85 (100)	80	14 - 19	16,00 ± 0,85
X <i>D. bolosii</i> (BOL2)	4	0	0 - 0	0,00 ± 0,00 (0)	59	11 - 19	14,75 ± 1,43 (100)	59	11 - 19	14,75 ± 1,43

N = nombre de flors pol·linitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.18. Producció de granes en els encreuaments de *D. verdunense* (VER1).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _i	Interval	m ± ES (%)	n _i	Interval	m ± ES (%)	n _i	Interval	m ± ES
Pollinització lliure	32	470	6 - 24	14,69 ± 0,88 (70,89)	193	0 - 24	6,03 ± 1,04 (29,11)	663	14 - 36	20,72 ± 0,89
Autogàmia passiva	15	111	0 - 24	7,40 ± 1,87 (35,24)	204	3 - 27	13,60 ± 1,74 (64,76)	315	15 - 30	21,00 ± 1,11
Autogàmia activa	15	111	0 - 27	7,40 ± 1,86 (36,27)	195	2 - 21	13,00 ± 1,31 (63,73)	306	14 - 29	20,40 ± 1,14
Geitonogàmia	48	616	3 - 23	12,83 ± 0,76 (74,49)	211	0 - 20	4,40 ± 0,58 (25,51)	827	9 - 27	17,23 ± 0,69
X <i>D. verdunense</i> (VER1)	26	399	6 - 21	15,35 ± 0,72 (82,95)	82	0 - 9	3,15 ± 0,50 (17,05)	481	13 - 24	18,50 ± 0,52
X <i>D. verdunense</i> (VER2)	25	492	13 - 31	19,68 ± 1,54 (81,59)	111	1 - 20	4,44 ± 0,88 (18,41)	603	14 - 33	24,12 ± 0,99
X <i>D. gracile</i> (GRA1)	37	566	4 - 22	15,30 ± 0,51 (69,45)	249	2 - 17	6,73 ± 0,46 (30,55)	815	15 - 31	22,03 ± 0,52
X <i>D. cossonianum</i> (COS1)	31	578	6 - 29	18,65 ± 0,90 (73,35)	210	2 - 17	6,77 ± 0,66 (26,65)	788	21 - 32	25,42 ± 0,47
X <i>D. balansae</i> (BAL1)	19	255	4 - 22	13,42 ± 1,16 (64,39)	141	1 - 24	7,42 ± 1,27 (35,61)	396	12 - 31	20,84 ± 1,07
X <i>D. obcordatum</i> (OBC1)	27	488	12 - 24	18,07 ± 0,51 (75,43)	159	2 - 11	5,89 ± 0,38 (24,57)	647	19 - 32	23,96 ± 0,51
X <i>D. favargerii</i> (FAV1)	23	369	7 - 25	16,04 ± 1,00 (73,36)	134	2 - 12	5,83 ± 0,60 (26,64)	503	14 - 31	21,87 ± 0,87

N = nombre de flors pollinitzades en cada tractament; n_i = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.19. Producció de granes en els encreuaments de *D. verdunense* (VER2).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pollinització lliure	29	298	3 - 18	10,28 ± 0,84 (52,01)	275	0 - 24	9,48 ± 1,16 (47,99)	573	12 - 27	19,76 ± 0,77
Autogàmia passiva	15	59	0 - 14	3,93 ± 0,99 (23,60)	191	7 - 20	12,73 ± 0,96 (76,40)	250	11 - 23	16,67 ± 0,86
Autogàmia activa	15	99	3 - 14	7,07 ± 0,83 (37,79)	163	7 - 16	11,64 ± 0,67 (62,21)	262	15 - 26	18,71 ± 0,77
Geitonogàmia	36	373	3 - 20	10,36 ± 0,68 (62,90)	220	0 - 18	6,11 ± 0,89 (37,10)	593	10 - 24	16,47 ± 0,56
X <i>D. verdunense</i> (VER2)	35	442	4 - 22	12,63 ± 0,76 (71,29)	178	0 - 15	5,09 ± 0,65 (28,71)	620	12 - 25	17,71 ± 0,58
X <i>D. verdunense</i> (VER1)	20	228	6 - 15	11,40 ± 0,58 (69,72)	99	0 - 14	4,95 ± 0,95 (30,28)	327	10 - 22	16,35 ± 0,68
X <i>D. pictum</i> (PIC1)	10	1	0 - 1	0,10 ± 0,09 (0,74)	135	10 - 18	13,50 ± 0,75 (99,26)	136	10 - 18	13,06 ± 0,76
X <i>D. bolosii</i> (BOL2)	10	0	0 - 0	0	155	12 - 20	15,50 ± 0,76 (100,0)	155	12 - 20	15,50 ± 0,76

N = nombre de flors pollinitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.20. Producció de granes en els encreuaments de *D. cossonianum* (COS1).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pol·linització lliure	34	885	9 - 45	26,03 ± 1,41 (61,46)	555	2 - 32	16,32 ± 1,16 (38,54)	1.440	33 - 56	42,35 ± 1,03
Autogàmia passiva	20	135	2 - 15	6,75 ± 0,93 (23,56)	438	12 - 30	21,90 ± 1,08 (76,44)	573	18 - 35	28,65 ± 0,96
Autogàmia activa	14	316	12 - 30	22,57 ± 1,52 (74,18)	110	3 - 17	7,86 ± 1,23 (25,82)	426	24 - 34	30,43 ± 0,74
Geitonogàmia	21	597	12 - 36	23,88 ± 1,21 (74,16)	208	2 - 16	8,32 ± 0,75 (20,78)	805	24 - 40	32,20 ± 0,87
X <i>D. cossonianum</i> (COS1)	25	728	22 - 47	29,12 ± 1,21 (79,22)	191	2 - 19	7,64 ± 0,93 (20,78)	919	28 - 52	36,76 ± 1,46
X <i>D. verdunense</i> (VER1)	12	243	10 - 30	20,25 ± 1,98 (68,26)	113	4 - 15	9,42 ± 1,13 (31,74)	356	24 - 36	29,67 ± 1,13
X <i>D. balansae</i> (BAL1)	13	244	11 - 29	18,77 ± 1,68 (62,56)	146	4 - 20	3,83 ± 1,06 (37,44)	390	24 - 37	30,00 ± 1,17

N = nombre de flors pol·linitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.21. Producció de granes en els encreuaments en la resta del subgènere *Delphinium*.

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _i	Interval	m ± ES (%)	n _i	Interval	m ± ES (%)	n _i	Interval	m ± ES
<i>D. gracile</i> (GRA1)										
Pollinització lliure	59	1.266	11 - 37	21,46 ± 0,77 (83,45)	251	0 - 16	4,25 ± 0,39 (16,55)	1.517	15 - 38	25,71 ± 0,69
Autogàmia passiva	12	86	0 - 22	7,17 ± 2,17 (36,75)	148	3 - 22	12,33 ± 1,82 (63,25)	234	16 - 27	19,50 ± 1,00
X <i>D. verdunense</i> (VER1)	50	1.004	4 - 32	20,08 ± 0,90 (77,83)	286	0 - 20	5,72 ± 0,49 (22,17)	1.290	11 - 38	25,80 ± 0,89
X <i>D. favargerii</i> (FAV3)	10	157	12 - 18	15,70 ± 0,63 (68,26)	73	3 - 14	7,30 ± 1,43 (31,74)	230	15 - 29	23,00 ± 1,36
<i>D. balansae</i> (BAL1)										
Pollinització lliure	10	134	10 - 17	13,40 ± 0,60 (73,63)	48	2 - 8	4,80 ± 0,51 (26,37)	182	16 - 21	18,20 ± 0,44
Autogàmia passiva	12	45	0 - 8	3,75 ± 0,77 (21,74)	162	5 - 19	13,50 ± 1,29 (78,26)	207	12 - 21	17,25 ± 0,82
<i>D. obcordatum</i> (OBC1)										
Pollinització lliure	10	181	16 - 21	18,10 ± 0,54 (75,42)	59	4 - 9	5,90 ± 0,56 (24,58)	240	20 - 27	24,00 ± 0,69
Autogàmia passiva	10	32	0 - 7	3,20 ± 0,80 (15,92)	169	12 - 20	16,90 ± 0,70 (84,08)	201	17 - 24	20,10 ± 0,67
<i>D. favargerii</i> (FAV3)										
Pollinització lliure	49	961	11 - 32	19,61 ± 0,73 (77,00)	287	0 - 15	5,86 ± 0,46 (23,00)	1.248	16 - 35	25,47 ± 0,58
Autogàmia passiva	18	157	0 - 25	8,72 ± 1,90 (35,44)	286	6 - 27	15,89 ± 1,47 (64,56)	443	18 - 34	24,61 ± 1,02
X <i>D. verdunense</i> (VER1)	8	153	14 - 24	19,13 ± 1,32 (65,67)	80	7 - 19	10,00 ± 1,36 (34,33)	233	24 - 33	29,13 ± 0,99
X <i>D. cossonianum</i> (COS1)	16	282	5 - 29	17,63 ± 1,58 (65,89)	146	5 - 14	9,13 ± 0,79 (34,11)	428	19 - 35	26,75 ± 1,27
X <i>D. obcordatum</i> (OBC1)	12	204	10 - 31	17,00 ± 1,64 (72,08)	79	2 - 11	6,58 ± 0,78 (27,92)	283	15 - 33	23,58 ± 1,30

N = nombre de flors pollinitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.22. Producció de granes en els encreuaments de *C. mauritanica* (MAU1).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pollinització lliure	48	502	4 - 17	10,46 ± 0,43 (81,10)	117	0 - 7	2,44 ± 0,24 (18,90)	619	9 - 20	12,90 ± 0,32
Autogàmia passiva	12	19	0 - 5	1,58 ± 0,51 (10,38)	164	8 - 18	13,67 ± 0,91 (89,62)	183	12 - 21	15,25 ± 0,67
Autogàmia activa	10	88	5 - 12	8,80 ± 0,63 (56,77)	67	4 - 10	6,70 ± 0,62 (30,40)	155	11 - 20	15,50 ± 0,71
Geitonogàmia	18	174	3 - 15	9,67 ± 0,77 (69,60)	76	1 - 8	4,22 ± 0,51 (30,40)	250	10 - 19	13,89 ± 0,57
X <i>C. mauritanica</i> (MAU1)	16	178	5 - 15	11,13 ± 0,64 (77,06)	53	1 - 8	3,31 ± 0,46 (22,94)	231	12 - 18	14,44 ± 0,50
X <i>C. pubescens</i> (PUB1)	13	70	0 - 13	5,38 ± 1,36 (34,31)	134	5 - 18	10,31 ± 1,29 (65,69)	204	12 - 20	15,69 ± 0,65
X <i>C. ajacis</i> (AJA1)	10	12	0 - 4	1,20 ± 0,44 (7,69)	144	10 - 17	14,40 ± 0,62 (92,31)	156	13 - 18	15,60 ± 0,43

N = nombre de flors pollinitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obringudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.23. Producció de granes en els encreuaments de *C. pubescens* (PUB1).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pollinització lliure	29	208	1 - 15	7,17 ± 0,65 (54,45)	174	1 - 12	6,00 ± 0,50 (45,55)	382	9 - 18	13,17 ± 0,41
Autogàmia passiva	19	51	0 - 7	2,68 ± 0,55 (23,61)	165	4 - 14	8,68 ± 0,67 (76,39)	216	9 - 14	11,37 ± 0,30
Autogàmia activa	10	56	3 - 8	5,60 ± 0,45 (50,45)	55	2 - 7	5,50 ± 0,55 (49,55)	111	9 - 14	11,10 ± 0,50
Geitonogàmia	26	202	2 - 13	7,77 ± 0,58 (56,74)	154	2 - 12	5,92 ± 0,54 (43,26)	356	10 - 17	13,69 ± 0,38
X <i>C. pubescens</i> (PUB1)	22	212	6 - 16	9,64 ± 0,52 (72,85)	79	1 - 6	3,59 ± 0,32 (27,15)	291	9 - 17	13,23 ± 0,45
X <i>C. mauritanica</i> (MAU1)	17	62	0 - 9	3,65 ± 0,70 (34,44)	118	4 - 12	6,94 ± 0,59 (65,59)	180	8 - 14	10,59 ± 0,39
X <i>C. ajacis</i> (AJA1)	20	53	0 - 9	2,65 ± 0,66 (21,37)	195	4 - 14	9,75 ± 0,66 (78,63)	248	9 - 17	12,40 ± 0,44

N = nombre de flors pollinitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.24. Producció de granes en els encreuaments de *C. ajacis* (AJA1).

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
Pollinització lliure	35	590	5 - 33	16,86 ± 0,99 (59,36)	404	3 - 34	11,54 ± 1,44 (40,64)	994	15 - 47	28,40 ± 1,39
Autogàmia passiva	34	93	0 - 19	2,74 ± 0,84 (8,74)	971	15 - 37	28,56 ± 0,84 (91,26)	1.064	23 - 44	31,29 ± 0,85
Autogàmia activa	25	432	0 - 47	17,28 ± 2,63 (44,04)	549	7 - 38	21,96 ± 1,75 (55,96)	981	22 - 57	39,24 ± 1,83
Geitonogàmia	60	1.155	4 - 41	19,25 ± 1,06 (58,45)	821	4 - 26	13,68 ± 0,73 (41,55)	1.976	17 - 56	32,93 ± 1,17
X <i>C. ajacis</i> (AJA1)	74	1.899	6 - 57	25,66 ± 1,23 (68,98)	854	3 - 34	11,54 ± 0,71 (31,02)	2.753	12 - 63	37,20 ± 1,06
X <i>C. mauritanica</i> (MAU1)	15	23	0 - 7	1,53 ± 0,50 (5,37)	405	17 - 32	27,00 ± 1,12 (94,63)	428	22 - 34	28,53 ± 0,86
X <i>C. pubescens</i> (PUB1)	29	29	0 - 12	1,00 ± 0,53 (4,27)	650	10 - 34	22,41 ± 1,01 (95,73)	679	17 - 34	23,41 ± 0,86

N = nombre de flors pollinitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.25. Producció de granes/flor al camp de la tribu *Delphinieae*.

Població	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals			Nre. de fol.
		n _i	Interval	m ± ES (%)	n _i	Interval	m ± ES (%)	n _i	Interval	m ± ES	
<i>A. lycotomum</i> (LYC1)	41	1.203	19 - 41	29,34 ± 0,73 (86,98)	180	0 - 9	4,39 ± 0,33 (13,02)	1.383	24 - 44	33,73 ± 0,77	3
<i>A. lycotomum</i> (LYC2)	38	978	15 - 35	25,74 ± 0,82 (83,95)	187	2 - 11	4,92 ± 0,38 (16,05)	1.165	21 - 38	30,66 ± 0,69	3
<i>A. anthora</i> (ANT1)	58	3.160	24 - 80	54,48 ± 1,87 (87,58)	448	2 - 24	7,72 ± 0,63 (12,42)	3.608	34 - 87	68,00 ± 1,60	5
<i>A. anthora</i> (ANT2)	77	3.577	24 - 91	46,45 ± 1,26 (81,02)	838	1 - 31	10,88 ± 0,70 (18,98)	4.415	38 - 93	57,34 ± 1,08	5
<i>A. napellus</i> (NAP1)	54	2.455	26 - 73	45,46 ± 1,30 (87,68)	345	1 - 23	6,39 ± 0,64 (12,32)	2.800	37 - 77	51,85 ± 1,21	3(4-5)
<i>A. napellus</i> (NAP2)	48	2.013	21 - 100	41,94 ± 2,02 (77,57)	582	3 - 35	12,13 ± 1,15 (22,43)	2.595	25 - 113	54,06 ± 2,07	3(4-5)
<i>D. montanum</i> (MON1)	45	1.953	26 - 56	43,40 ± 1,00 (85,21)	339	0 - 22	7,53 ± 0,77 (14,79)	2.292	39 - 62	50,93 ± 0,65	3
<i>D. montanum</i> (MON2)	20	675	21 - 54	33,75 ± 1,82 (81,33)	155	3 - 16	7,75 ± 0,95 (18,67)	830	33 - 57	41,50 ± 1,51	3
<i>D. bolosii</i> (BOL1)	63	1.508	10 - 42	23,94 ± 1,09 (69,56)	660	3 - 21	10,48 ± 0,51 (30,44)	2.168	17 - 51	34,41 ± 1,01	3
<i>D. bolosii</i> (BOL2)	43	1.256	7 - 44	29,21 ± 1,17 (79,75)	319	0 - 15	7,42 ± 0,61 (20,25)	1.575	21 - 48	36,63 ± 0,92	3
<i>D. staphisagria</i> (STA1)	30	276	5 - 13	9,20 ± 0,38 (88,75)	35	0 - 5	1,17 ± 0,25 (11,25)	311	7 - 13	10,37 ± 0,30	3
<i>D. staphisagria</i> (STA2)	54	446	4 - 14	8,26 ± 0,30 (87,80)	62	0 - 5	1,15 ± 0,16 (12,20)	508	5 - 17	9,41 ± 0,30	3
<i>D. staphisagria</i> (STA3)	53	456	4 - 13	8,60 ± 0,34 (70,92)	187	1 - 8	3,53 ± 0,24 (29,08)	643	6 - 18	12,13 ± 0,38	3

N = nombre de flors pol·linitzades en cada tractament; n_i = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

TAULA 5.25. Producció en granes/flor al camp de la tribu *Delphinieae*. (Continuació.)

Població	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals			Nre. de fol.
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES	
<i>D. pictum</i> (PIC1)	30	694	17 - 32	23,13 ± 0,68 (76,77)	210	1 - 12	7,00 ± 0,42 (23,23)	904	26 - 35	29,16 ± 1,11	3
<i>D. pictum</i> (PIC2)	16	377	14 - 36	23,56 ± 1,40 (69,05)	169	4 - 20	10,56 ± 0,95 (30,95)	546	28 - 42	34,13 ± 1,07	3
<i>D. verdunense</i> (VER1)	46	943	10 - 28	20,50 ± 0,72 (87,31)	137	0 - 14	2,98 ± 0,40 (12,69)	1.080	16 - 29	23,48 ± 0,52	3
<i>D. verdunense</i> (VER2)	24	336	10 - 17	14,00 ± 0,34 (86,15)	54	0 - 5	2,25 ± 0,25 (13,85)	390	12 - 19	16,25 ± 0,41	3
<i>D. gracile</i> (GRA1)	32	655	10 - 29	20,47 ± 0,93 (81,37)	150	1 - 16	4,69 ± 0,54 (18,63)	805	17 - 32	25,16 ± 0,71	3
<i>D. cossonianum</i> (COS1)	29	690	15 - 34	23,79 ± 0,93 (88,92)	86	0 - 11	2,97 ± 0,49 (11,08)	776	19 - 37	26,76 ± 0,81	5
<i>D. balansae</i> (BAL1)	14	134	3 - 16	9,57 ± 1,04 (70,90)	55	0 - 12	3,93 ± 1,02 (29,10)	189	11 - 17	13,50 ± 0,50	3
<i>D. obcordatum</i> (OBC1)	28	768	19 - 39	27,43 ± 0,81 (96,97)	24	0 - 6	0,86 ± 0,28 (3,03)	792	20 - 39	28,29 ± 0,71	3
<i>D. favargerii</i> (FAV3)	25	696	16 - 40	27,84 ± 1,15 (90,63)	72	0 - 5	2,88 ± 0,32 (9,38)	768	20 - 44	30,72 ± 1,09	3
<i>C. mauritanica</i> (MAU1)	26	350	9 - 18	13,46 ± 0,50 (87,50)	50	0 - 7	1,92 ± 0,35 (12,50)	400	10 - 23	15,38 ± 0,57	1
<i>C. pubescens</i> (PUB1)	56	620	7 - 15	11,07 ± 0,29 (85,87)	102	0 - 6	1,82 ± 0,20 (14,13)	722	8 - 17	12,89 ± 0,30	1
<i>C. ajacis</i> (AJA1)	69	2.211	12 - 50	32,04 ± 1,07 (89,66)	255	0 - 12	3,70 ± 0,31 (10,34)	2.466	21 - 53	35,74 ± 0,91	1

N = nombre de flors pollinitzades en cada tractament; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

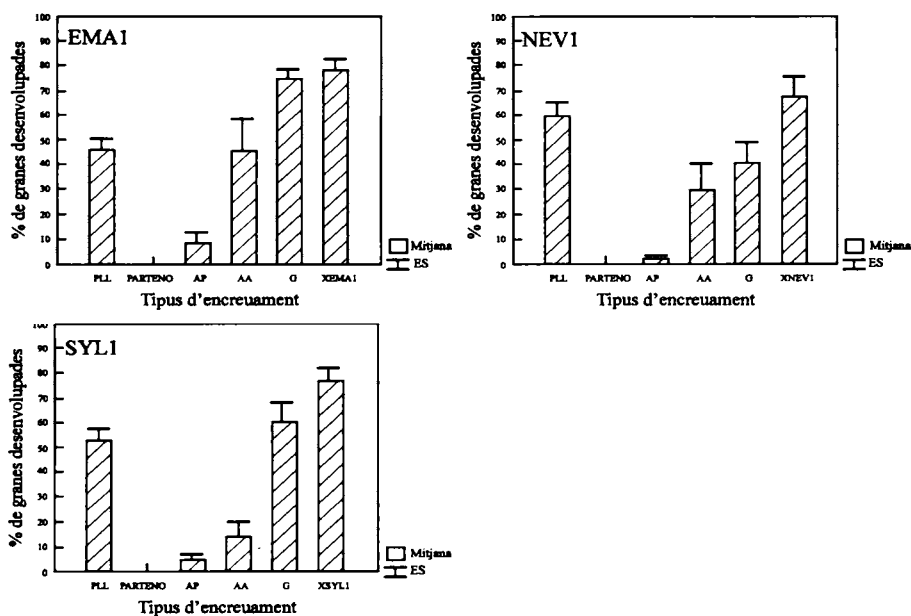


FIGURA 5.6.b. Estudi dels sistemes reproductius per mitjà de la producció de granes en la sèrie *Pentagyna*.

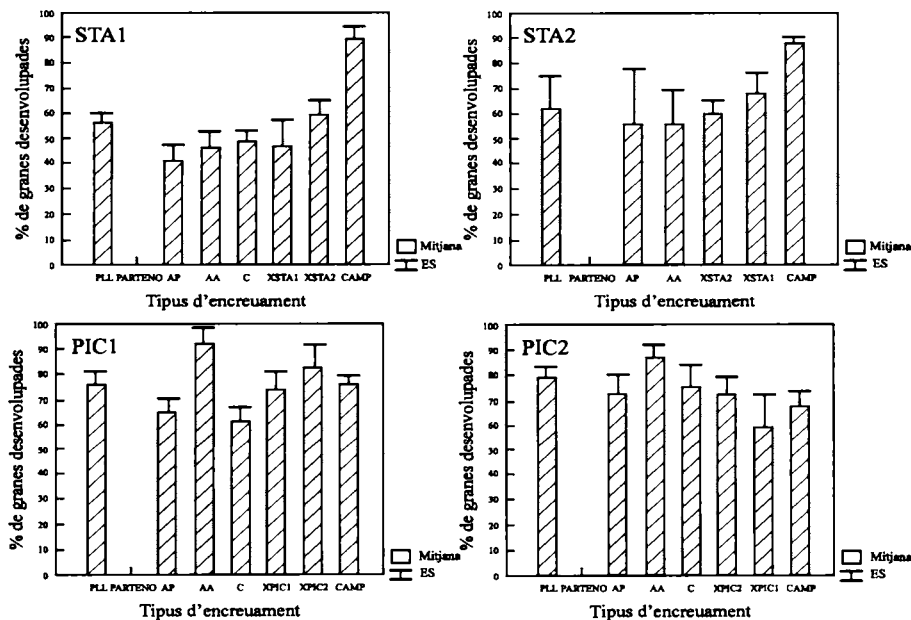


FIGURA 5.6.c. Estudi dels sistemes reproductius per mitjà de la producció de granes en el subgènere *Staphisagria*.

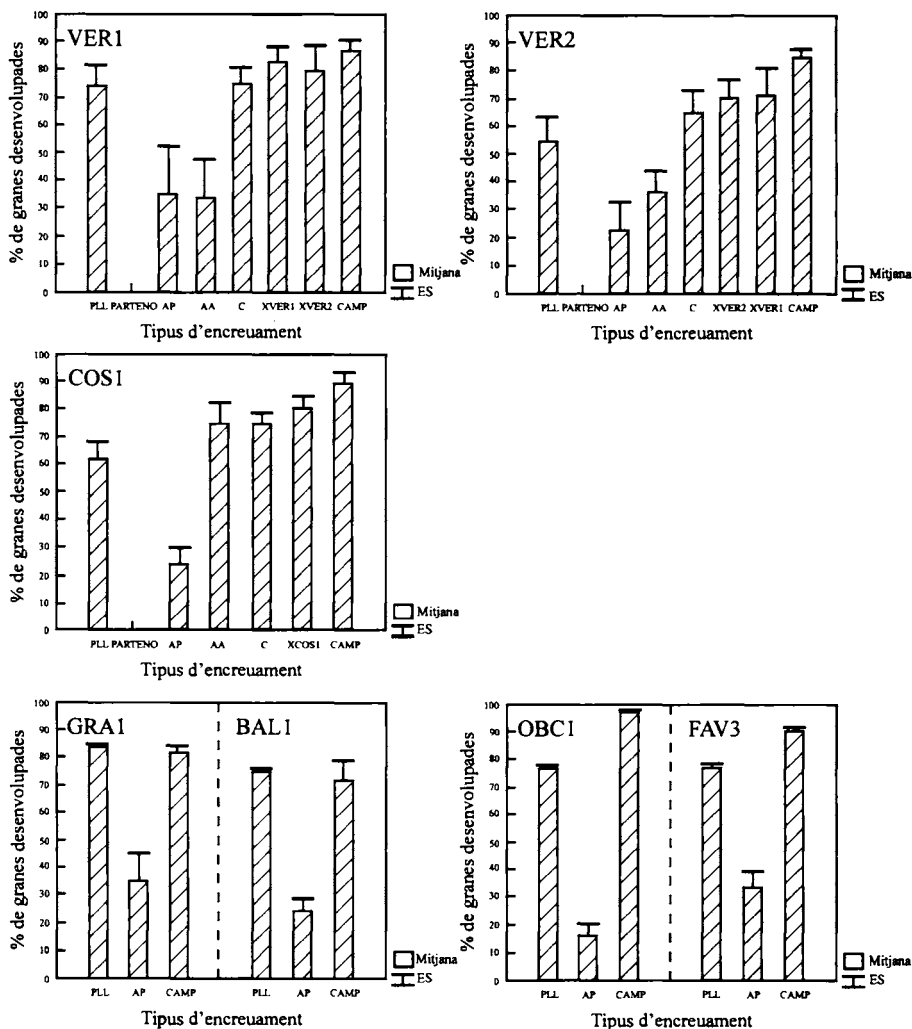


FIGURA 5.6.d. Estudi dels sistemes reproductius per mitjà de la producció de granes en el subgènere *Delphinium*.

Per comparar els percentatges mitjans de llavors desenvolupades en cada sistema reproductiu dins d'un mateix tàxon i provar la seva significació ($p < 0,05$), vam utilitzar el test de Kruskal-Wallis (Kruskal i Wallis, 1952), atès que la majoria de resultats no s'adaptaven a un comportament normal o paramètric. Aquest test

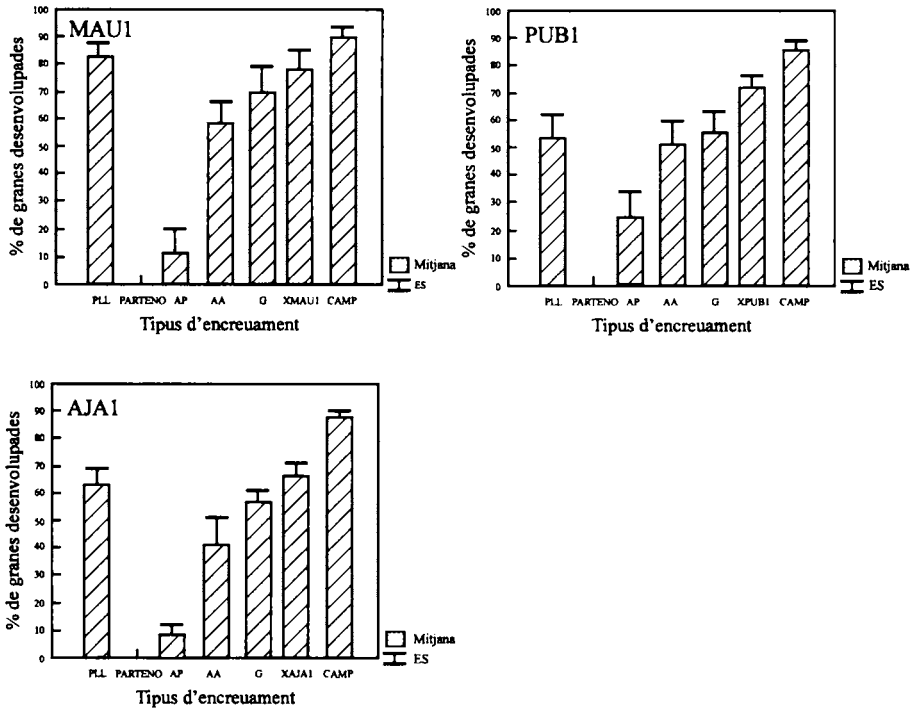


FIGURA 5.6.e. Estudi dels sistemes reproductius per mitjà de la producció de granes en *Consolida*.

ve a ser l'equivalent no paramètric d'una ANOVA. La taula 5.26 recull els valors de significació (p) de les diferències entre les mitjanes, obtinguts a partir d'aquest test, comparant, dins de cada tàxon, els diversos sistemes reproductius de manera global (primera fila) i per parells.

D'aquests resultats es desprèn que el subgènere *Staphisagria* és el grup en què les mitjanes de producció de granes dels diversos sistemes reproductius són més semblants. Pel que fa a tractaments, els parells que mostren més semblança en la majoria de tàxons són la geitonogàmia amb la pol·linització encreuada intrapoblacional, aquesta darrera amb la pol·linització lliure a l'hivernacle i la pol·linització intrapoblacional amb la interpoblacional.

A la taula 5.27 presentem els valors de significació de les comparacions interpoblacionals intraespecífiques segons els diversos sistemes reproductius assajats. Aquestes dades mostren que en la majoria de tractaments la producció de granes és molt semblant.

TAULA 5.26. Significació dels sistemes reproductius segons el test de Kruskal-Wallis.

Tractament	BOL1	BOL2	EMA1	NEV1	SYL1	STA1	STA2	PIC1	PIC2	VER1	VER2	COS1	MAU1	PUB1	AJA1
Tots (*)	0,000 (314)	0,000 (207)	0,000 (188)	0,000 (98)	0,000 (190)	0,000 (235)	0,000 (88)	0,000 (284)	0,027 (239)	0,000 (182)	0,000 (53)	0,000 (147)	0,000 (130)	0,000 (162)	0,000 (297)
PLL-AP	0,000 (103)	0,000 (76)	0,000 (89)	0,000 (39)	0,000 (91)	0,001 (93)	0,841 (14)	0,120 (128)	0,237 (141)	0,000 (47)	0,001 (44)	0,000 (54)	0,000 (60)	0,000 (48)	0,000 (69)
PLL-AA	0,015 (87)	0,136 (61)	0,856 (72)	0,001 (34)	0,000 (91)	0,004 (81)	0,806 (15)	0,000 (108)	0,269 (109)	0,000 (47)	0,047 (43)	0,021 (48)	0,000 (58)	0,530 (39)	0,003 (60)
PLL-G	0,520 (123)	0,001 (87)	0,000 (88)	0,004 (34)	0,116 (94)	0,009 (90)	– (90)	0,000 (114)	0,261 (119)	0,694 (80)	0,120 (65)	0,004 (59)	0,014 (66)	0,649 (55)	0,102 (95)
PLL-PI	0,058 (88)	0,000 (81)	0,000 (93)	0,112 (36)	0,000 (97)	0,332 (85)	0,713 (15)	0,917 (126)	0,120 (139)	0,092 (58)	0,010 (64)	0,000 (59)	0,241 (64)	0,001 (51)	0,169 (109)
PLL-CAMP	0,000 (113)	0,000 (90)	– (90)	– (90)	– (90)	0,000 (78)	0,001 (59)	0,098 (114)	0,004 (111)	0,011 (78)	0,000 (53)	0,000 (63)	0,031 (74)	0,000 (85)	0,000 (104)
AP-AA	0,002 (90)	0,000 (43)	0,000 (60)	0,000 (43)	0,000 (60)	0,472 (78)	0,713 (19)	0,000 (88)	0,080 (60)	0,933 (30)	0,066 (29)	0,000 (34)	0,000 (22)	0,003 (29)	0,000 (59)
AP-G	0,000 (126)	0,000 (69)	0,000 (71)	0,000 (43)	0,000 (63)	0,270 (87)	– (87)	0,220 (94)	0,819 (70)	0,000 (63)	0,000 (51)	0,000 (45)	0,000 (30)	0,000 (45)	0,000 (94)
AP-PI	0,000 (91)	0,000 (63)	0,000 (76)	0,000 (45)	0,000 (66)	0,255 (82)	0,775 (19)	0,021 (106)	0,859 (90)	0,000 (41)	0,000 (50)	0,000 (45)	0,000 (28)	0,000 (41)	0,000 (108)
AP-CAMP	0,000 (116)	0,000 (72)	– (72)	– (72)	– (72)	0,000 (75)	0,001 (63)	0,223 (84)	0,195 (62)	0,000 (61)	0,000 (39)	0,000 (39)	0,000 (38)	0,000 (75)	0,000 (103)
AA-G	0,001 (110)	0,081 (54)	0,000 (59)	0,047 (38)	0,000 (63)	0,461 (75)	– (75)	0,000 (74)	0,052 (38)	0,000 (63)	0,001 (50)	0,861 (39)	0,061 (28)	0,191 (36)	0,007 (85)
AA-PI	0,000 (75)	0,001 (48)	0,000 (64)	0,000 (40)	0,000 (66)	0,787 (70)	0,650 (20)	0,000 (86)	0,039 (58)	0,000 (41)	0,000 (49)	0,388 (39)	0,001 (26)	0,000 (32)	0,000 (99)
AA-CAMP	0,000 (100)	0,000 (57)	– (57)	– (57)	– (57)	0,000 (63)	0,000 (64)	0,000 (64)	0,001 (30)	0,000 (61)	0,000 (38)	0,002 (43)	0,000 (36)	0,000 (66)	0,000 (94)
G-PI	0,186 (111)	0,807 (74)	0,115 (75)	0,000 (40)	0,001 (69)	0,926 (79)	– (79)	0,000 (92)	0,550 (68)	0,106 (74)	0,454 (71)	0,061 (50)	0,220 (34)	0,002 (48)	0,000 (134)
G-CAMP	0,000 (136)	0,000 (83)	– (83)	– (83)	– (83)	0,000 (72)	– (72)	0,001 (70)	0,060 (40)	0,000 (94)	0,005 (60)	0,000 (54)	0,001 (44)	0,000 (82)	0,000 (129)
PI-CAMP	0,028 (101)	0,004 (101)	– (101)	– (101)	– (77)	0,000 (67)	0,000 (64)	0,134 (82)	0,259 (60)	0,259 (72)	0,005 (59)	0,003 (54)	0,008 (42)	0,000 (78)	0,000 (43)
PI-PIR	0,609 (136)	0,486 (80)	– (80)	– (80)	– (80)	0,013 (68)	0,102 (16)	0,237 (71)	0,856 (51)	0,881 (55)	– (55)	– (55)	– (55)	– (55)	– (55)

Els valors són significatius quan $p < 0,05$ (no ombrejats). Entre parèntesis, nombre de casos.

(*) Comparació de tots els encreuaments entre ells. PLL: pol·linització lliure en condicions d'hivernacle; AP: autogàmia passiva; AA: autogàmia activa; G: geitonogàmia; PI: pol·linització intrapoblacional; PIR: pol·linització interpoblacional; CAMP: pol·linització lliure en condicions de camp.

TAULA 5.27. Significació dels sistemes reproductius segons el test de Kruskal-Wallis (comparació interpoblacional).

Tractament	BOL1-BOL2	STA1-STA2	PIC1-PIC2	VER1-VER2
Pol·linització lliure (hivernacle)	0,156 (97)	0,240 (53)	0,383 (169)	0,005 (61)
Autogàmia passiva	0,949 (82)	0,085 (54)	0,093 (100)	0,546 (30)
Autogàmia activa	0,047 (51)	0,074 (43)	0,093 (48)	0,498 (29)
Geitonogàmia	0,185 (113)	-	0,004 (64)	0,214 (84)
Pol·linització intrapoblacional	0,023 (64)	0,020 (47)	0,510 (96)	0,038 (61)
Pol·linització lliure (camp)	0,000 (106)	0,590 (84)	0,018 (46)	0,267 (70)

Els valors són significatius quan $p < 0,05$ (no ombrejats). Entre parèntesis, nombre de casos.

Tots aquests resultats (taules 5.5-5.27) autoritzen a postular que les espècies estudiades són fortament allògames, bé que presenten cert grau d'autogàmia (fet més notori en el subgènere *Staphisagria*).

La taula 5.28 recull els resultats dels embossaments efectuats al camp. Entre les espècies de muntanya, només *A. lycoctonum* ha produït granes desenvolupades. Vam realitzar també el mateix tipus d'experiment amb *D. bolosii* (BOL1), per tal de disposar d'un punt de referència amb les dades d'autogàmia obtingudes en condicions experimentals d'hivernacle. Les diferències entre el camp i l'hivernacle no han estat significatives ($H = 0,705$; $p = 0,401$; g. l. = 1; $n = 108$).

Les figures 5.7 i 5.8 mostren tots els encreuaments interpoblacionals i interespecífics en els gèneres *Delphinium* i *Consolida*, respectivament. El gruix de les línies reflecteix el percentatge de granes desenvolupades en cada cas. Els valors concrets es troben a les taules compreses entre la 5.5 i la 5.24 i a les figures compreses entre la 5.11 i la 5.13 (vegeu l'apartat 5.2.4.2). El sentit de la fletxa indica quin tàxon ha actuat de donador de pol·len i quin de receptor. Molts dels encreuaments han estat assajats en totes dues direccions.

Aquests resultats indiquen que les espècies filogenèticament properes —segons l'esquema taxonòmic proposat a l'inici de la tesi— s'encreuen amb més facilitat (com a mínim, produeixen més granes desenvolupades), mentre que en les més allunyades, la producció de granes és notablement inferior i, en alguns, casos nul·la. Pel que fa al gènere, la producció de granes a partir dels encreuaments interespecífics és més elevada en el gènere *Delphinium* que en *Consolida*.

TAULA 5.28. Producció de granes en les proves d'embossament al camp.

Tractament	N	Granes desenvolupades			Granes no desenvolupades			Primordis seminals		
		n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES (%)	n _t	Interval	m ± ES
<i>A. lycoctonum</i> (LYC1)	38	313	0 - 20	8,24 ± 0,94 (31,43)	683	4 - 40	17,97 ± 1,33 (68,57)	996	17 - 40	26,21 ± 0,86
<i>A. anthora</i> (ANT1)	44	0	0	0	2.745	52 - 82	62,42 ± 3,00 (100)	2745	52 - 82	62,42 ± 3,00
<i>A. anthora</i> (ANT2)	20	0	0	0	1.004	40 - 72	50,27 ± 3,12 (100)	1.004	40 - 72	50,27 ± 3,12
<i>A. napellus</i> (NAP1)	76	0	0	0	4.044	44 - 67	53,24 ± 2,46 (100)	4.044	44 - 67	53,24 ± 2,46
<i>D. montanum</i> (MON1)	90	0	0	0	4.050	32 - 54	45,06 ± 2,16 (100)	4.050	32 - 54	45,06 ± 2,16
<i>D. bolosii</i> (BOL1)	55	267	1 - 16	4,85 ± 0,48 (19,21)	1.123	6 - 31	20,42 ± 0,78 (80,79)	1.390	14 - 35	25,37 ± 0,67

N = nombre de flors embossades; n_t = nombre total de granes produïdes; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes.

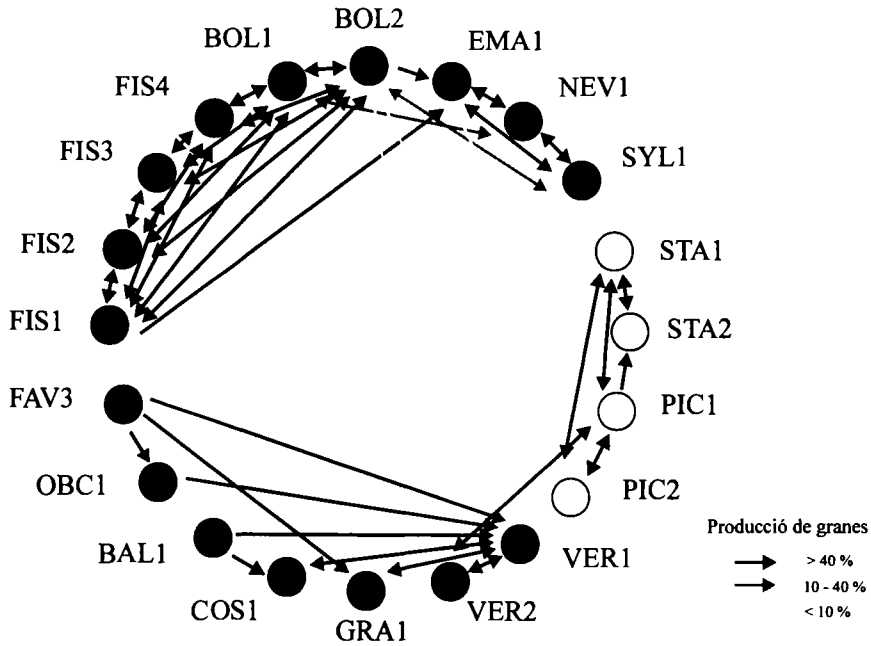


FIGURA 5.7. Representació gràfica dels encreuaments interpoblacionals i interespecífics assajats en *Delphinium*. (Les fletxes indiquen el tàxon donador i el receptor: ♂ → ♀.)

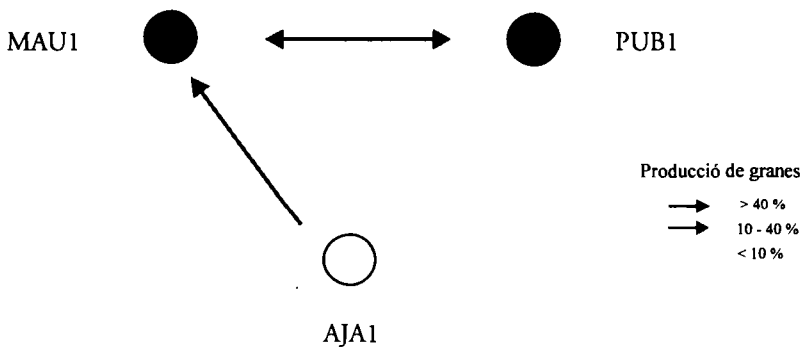


FIGURA 5.8. Representació gràfica dels encreuaments interespecífics assajats en *Consolida*. (Les fletxes indiquen el tàxon donador i el receptor: ♂ → ♀.)

També hem estudiat, en la mesura de les nostres possibilitats, la viabilitat dels híbrids obtinguts, mitjançant assaigs de germinació de la F1 i anàlisi dels sistemes reproductius (taules 5.29 i 5.30). A primer cop d'ull observem que, dins dels tàxons perennes, els de la sèrie *Pentagyna* germinen més bé que els de la sèrie *Fissa*. Sorprenentment, han germinat més bé alguns híbrids interespecífics que els assajats dins d'un mateix tàxon, especialment en *D. bolosii*.

5.2.4. DISCUSSIÓ

5.2.4.1. Sistemes reproductius

Partenogènesi

En totes les espècies assajades mai no hem detectat que es produeixin fenòmens de partenogènesi o de producció de granes sense la intervenció del pol·len (agamospèrmia). Aquest tipus de fenòmens no són esperables en els tàxons anuals, però tampoc no han tingut lloc en els perennes. Per tant, la reproducció asexual d'aquests tàxons es redueix a la propagació vegetativa (vegeu l'apartat 3.4.1), normalment per fragmentació del rizoma o de la rel o per la formació de nous rebrots, propietat força emprada en jardineria, especialment per a la reproducció de varietats millorades (Edwards, 1981; Bassett, 1992). En algunes espècies, particularment les endèmiques o amenaçades, la multiplicació vegetativa pot tenir transcendència com a mecanisme alternatiu a la reproducció sexual per diàspores. Un exemple prou evident és la població de *D. montanum* del Cadí, en què els isards es mengen les flors i fan minvar notablement el potencial reproductor sexual (vegeu l'apartat 4.4.4). En aquest cas, l'agamospèrmia no seria tampoc una defensa contra els isards.

L'agamospèrmia és freqüent en els pteridòfits, inexistent en les gimnospermes i força limitada en les angiospermes (Richards, 1986). Dins d'aquestes darreres, Nygren (1967) reporta que en presenten un 15 % de les famílies (34 en total). El 75 % de les espècies agamospermes pertanyen a tres famílies: compostes (*Taraxacum*, *Hieracium*, *Antennaria*, entre d'altres), rosàcies (*Rubus*, *Crataegus*, *Potentilla*, etc.) i gramínies. En les ranunculàcies, aquest fenomen és poc comú, però se n'ha descrit algun cas en el gènere *Ranunculus* (Nygren, *loc. cit.*). Dins el conjunt de les *Delphinieae* no tenim notícia de cap cas d'agamospèrmia. A part de la raresa d'aquest fenomen en aquests tàxons, és probable que hi hagi estat molt poc estudiada.

Pollinització lliure (al camp i a l'hivernacle)

La pollinització lliure a l'hivernacle, que serveix de control de la producció de granes en condicions experimentals, ha donat valors marcadament més baixos que la

TAULA 5.29. Taxes de germinació dels sistemes reproductius assajats.

Tàxon (Població)	Tractament	Data de sembra	Nre. de granes sembrades	Germinació (%)	% de mortalitat dels cotilèdons*	% d'eclosió tardana*
<i>D. bolosii</i> (BOL1)	Autogàmia	3/2/95	98	0	—	—
	Geitonogàmia	3/2/95	98	0	—	—
	P. intrapoblacional	7/1/95	98	0	—	—
	P. interpoblacional	7/1/95	98	0	—	—
<i>D. bolosii</i> (BOL2)	Autogàmia	3/2/95	98	0	—	—
	Geitonogàmia	3/2/95	98	0	—	—
	P. intrapoblacional	7/1/95	98	0	—	—
	P. interpoblacional	7/1/95	98	0	—	—
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>emarginatum</i> (EMA1)	Autogàmia	3/2/95	112	48 (42,8%)	22,9	2,0
	Geitonogàmia	3/2/95	112	32 (28,6%)	0	3,1
	P. intrapoblacional	3/2/95	112	69 (61,6 %)	1,4	0
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>nevadense</i> (NEV1)	Autogàmia	3/2/95	112	23 (20,5%)	4,3	0
	Geitonogàmia	3/2/95	112	32 (28,6%)	15,6	0
	P. intrapoblacional	3/2/95	112	42 (37,5%)	0	0
<i>D. sylvaticum</i> (SYL1)	Autogàmia	3/2/95	112	54 (48,2%)	16,6	3,7
	Geitonogàmia	3/2/95	112	8 (7,1%)	0	0
	P. intrapoblacional	3/2/95	112	57 (50,9%)	8,7	5,2

Totes les granes provenen dels encreuaments efectuats durant la primavera i l'estiu de l'any 1994.

* Aquests termes són descrits a l'apartat 3.2.

Taula 5.30. Taxes de germinació dels híbrids estudiats.

Tàxons encreuats	Data de sembra	Nre. de granes sembrades	Germinació (%)	% de mortalitat dels cotilèdons*	% d'eclosió tardana*
<i>D. bolosii</i> X <i>D. fissum</i> subsp. <i>fissum</i>	18/11/94	392	21 (5,4%)	0	0
<i>D. bolosii</i> X <i>D. fissum</i> subsp. <i>sordidum</i>	18/11/94	245	1 (0,4%)	0	0
<i>D. fissum</i> subsp. <i>fissum</i> X <i>D. bolosii</i>	18/11/94	98	2 (1,0%)	0	0
<i>D. fissum</i> subsp. <i>sordidum</i> X <i>D. bolosii</i>	18/11/94	98	0 (0%)	–	–
<i>D. emarginatum</i> X <i>D. sylvaticum</i>	27/10/94	140	98 (70%)	10,2	7,1
<i>D. sylvaticum</i> X <i>D. emarginatum</i>	27/10/94	140	43 (30,7%)	2,3	6,9
<i>D. emarginatum</i> X <i>D. nevadense</i>	27/10/94	140	49 (35%)	4	12,2
<i>D. nevadense</i> X <i>D. emarginatum</i>	27/10/94	140	102 (72,8%)	1,9	1
<i>D. sylvaticum</i> X <i>D. nevadense</i>	27/10/94	140	48 (34,3%)	0	4,1
<i>D. nevadense</i> X <i>D. sylvaticum</i>	27/10/94	140	65 (46,4%)	1,5	1,5
<i>D. pictum</i> X <i>D. staphisagria</i>	27/10/94	42	2 (4,7%)	50	0
<i>D. staphisagria</i> X <i>D. pictum</i>	27/10/94	42	0	–	–

Totes les granes provenen dels encreuaments efectuats durant la primavera i l'estiu de l'any 1994.

* Aquests termes són descrits a l'apartat 3.2.

pollinització lliure a les poblacions naturals, en tots els tàxons, excepte en *D. pictum*, *D. gracile* i *D. balansae*. No obstant això, en aquestes tres espècies les diferències són petites. Aquest fet era força previsible si tenim en compte que la incidència de pollinitzadors a l'hivernacle ha estat notablement inferior que al camp. En la majoria de casos, els controls d'hivernacle també han donat valors més baixos que els experiments d'al·logàmia, en què la pollinització és forçada; en molts casos, però, les diferències no són significatives (taula 5.26). La disminució de les visites comporta un nombre de pollinitzacions efectives més baix que si dipositem artificialment pol·len sobre l'estigma fins a la saturació. Aquestes diferències entre els experiments al camp i en hivernacle fan suposar que es tracta de plantes fonamentalment al·lògames, poc o molt dependents dels vectors. Altres autors també han detectat menys producció de granes en els controls que en les experiències d'al·logàmia, en altres espècies al·lògames (Barret i Helenurm, 1987; Jordano, 1990).

La producció de granes desenvolupades al camp (taula 5.25) ha resultat molt elevada en tots els tàxons, superior al 80 % dels primordis seminals disponibles en la majoria de casos, i sempre més alta o igual (taula 5.26) que en el cas de l'al·logàmia experimental (PI), en què la pollinització és manual. Aquest fet indica que l'activitat dels pollinitzadors no limita la producció de granes, sinó que els factors limitants són els mateixos recursos (incloent-hi les condicions ambientals); i demostra la gran eficàcia dels pollinitzadors, que amb llurs visites poden saturar l'estigma. Una possible explicació d'aquesta efectivitat pollinitzadora és que al camp les flors solen rebre un nombre força gran de visites, mentre que a l'hivernacle el dipòsit de pol·len sobre l'estigma només s'ha fet una vegada. La bibliografia consultada també assenyalava la mateixa tendència en altres *Delphinieae*, com per exemple *D. nelsonii*, en què la producció de granes per pollinització manual en condicions experimentals davallà un 30 % en esguard de la producció per pollinització oberta al camp (Bierzzychudez, 1981). En aquest mateix sentit, s'ha comprovat experimentalment, en *A. columbianum*, que si s'arrenquen les fulles, la producció de granes es redueix notablement perquè s'afecta la producció d'energia (Moe i Pleasants, 1991). Tot i això, és molt freqüent que a les *Delphinieae*, a mesura que s'esdevé la floració i la fructificació, se'ls assequin o se'ls marceixin progressivament les fulles basals, segurament perquè concentren tota l'energia en la floració i la fructificació, segons el que hem observat.

Si comparem la producció de primordis seminals totals —les granes desenvolupades més els primordis no desenvolupats— en condicions naturals (taula 5.25), i a l'hivernacle (taules 5.5 a 5.24), observem que es troben dins dels mateixos intervals de variació, i això vol dir que els resultats obtinguts en condicions experimentals són extrapolables. Per tant, les condicions de l'hivernacle, amb més recursos disponibles, no sembla que tinguin un efecte directe en la producció de primordis, perquè el nombre de primordis deu ser un caràcter fixat, no determinat per l'ambient.

Autogàmia i al·logàmia

En tots els tàxons estudiats l'al·logàmia és el sistema reproductiu predominant, ja que el seu èxit és superior. De fet, la morfologia floral complexa, les elevades recompenses, els valors de la relació P/O, el tipus de pol·linització i els mecanismes de proteràndria i hercogàmia van encaminats en aquesta direcció. Tot i això, es tracta de plantes parcialment autocompatibles (produeixen granes forçant l'autogàmia) i amb una certa autogàmia espontània, variable segons els tàxons. En general, l'autogàmia és més important en el subgènere *Staphisagria*, mentre que a la sèrie *Pentagyna* dona els valors més petits. Per tant, l'al·logàmia o xenogàmia és facultativa en els tàxons assajats en condicions d'hivernacle. Les dades d'embossament al camp indiquen que alguns acònits i *D. montanum* presenten una al·logàmia molt més estricta.

És ben coneguda la reducció de la producció de llavors en l'autogàmia, a causa de reaccions d'autoincompatibilitat (Nettancourt, 1977; Richards, 1986; Seavey i Bawa, 1986) o per depauperació genètica derivada de l'endogàmia mateixa (Wiens *et al.*, 1987). Genèticament, les plantes autògames i les apomíctiques són iguals que els seus parentals; aquestes darreres s'estalvien, a més, el que s'anomena *cost meiótic* (Solbrig, 1976). En les al·lògames, la meitat de la dotació cromosòmica prové del pare i l'altra, de la mare, cosa que implica que seran diferents dels parentals (depenent del grau en què aquests s'assemblin). No obstant això, l'augment de la variabilitat implica un cost energètic: les plantes entomòfiles hauran d'adaptar formes, colors i olors, i produir recompenses, entre d'altres. A més, caldrà que tinguin flors en el mateix estadi fenològic i que disposin d'un agent que transporti el pol·len. Aquest cost de l'al·logàmia, però, serà àmpliament compensat pel benefici que reporta l'increment de variació, especialment en plantes que viuen sota condicions ambientals variables en l'espai i el temps, ja que permetrà més adaptabilitat i afavorirà la supervivència (Solbrig, *loc. cit.*). Tot i això, l'autogàmia pot suposar de vegades un avantatge, perquè permet fixar genotips altament adaptats a un hàbitat concret (Richards, 1986).

Pel que fa a les *Delphinieae*, no disposem de prou dades referents a l'autogàmia per a conèixer la incidència d'aquest sistema reproductiu. En *Delphinium* perennes americans, Macior (1975, 1978a) obtingué uns potencials d'autofecundació molt baixos; en *D. tricorne* Mich., un 0-0,8 % de fructificació. A la vista d'aquests resultats, afirma que aquestes plantes depenen absolutament dels vectors pol·linitzadors per a reproduir-se. Zimmerman (1983b) també detecta una disminució del nombre de granes produïdes per autogàmia en *D. nelsonii* Greene. Bauer (1983) observava certa autogàmia espontània en *D. bicolor* Nutt. i obté una fructificació del 15 %; però en pol·linització oberta aquest valor és també relativament baix (un 46 %), fet que atribueix a l'escassa mida de la població, insuficient per a mantenir l'interès dels

pol·linitzadors, i a un esperó de dimensions notables, només accessible a determinats abellots de probòscide molt llarga.

Un cas remarcable d'autogàmia és el d'*Aconitella teheranica*, provocada per la inexistència de dicogàmia i d'hercogàmia (Hong De-Yuan, 1986). D'una banda, els estams i el pistil maduren sincrònicament i, de l'altra, els estams es mantenen erectes i poden contactar amb l'estigma. A més, la corol·la queda força tancada, cosa que denota certa tendència a la clistogàmia. En canvi, *C. regalis*, *A. stenocarpa* i *A. scleroclada* no produeixen granes per autogàmia espontània, però sí per geitonogàmia, fet que denota un cert grau d'autocompatibilitat (Hong De-Yuan, *loc. cit.*).

Els canvis de predomini d'un determinat sistema reproductiu, especialment en el sentit al·logàmia-autogàmia, han estat freqüents al llarg de l'evolució de les plantes amb flor (Stebbins, 1957; Jain, 1976; Solbrig, 1976; Grant, 1981). En gèneres en què coexisteixen tots dos tipus de reproducció, es creu que l'autogàmia és una condició derivada que confereix a aquests tàxons unes característiques adaptatives i ecològiques especials, que els menaran a una ràpida divergència dels seus progenitors xenògams (Ornduff, 1969b). El subgènere *Staphisagria* podria trobar-se en l'inici d'aquest camí, ja que mostra unes tendències evolutives molt diferents de la resta de *Delphinieae*, si més no en el nostre marc d'estudi.

L'increment de l'autogàmia i la baixa autoincompatibilitat que es detecta en molts d'aquests tàxons pot ser una estratègia que permeti assegurar la reproducció i la perpetuïtat de les poblacions a manca d'insectes, encara que això suposi un empobriment genètic. Aquest recurs alternatiu pot esdevenir especialment important en les espècies colonitzadores de nous hàbitats —com podrien ser les anuals a la Mediterrània— en què les condicions ecològiques, climàtiques i faunístiques poden ser molt diverses, especialment si hi ha manca de pol·linitzadors. L'augment de l'autogàmia pot anar lligat a la tendència a la simplificació floral d'aquestes espècies. Una altra hipòtesi és que aquestes espècies siguin autocompatibles per elles mateixes i tinguin una certa tendència natural a l'autogàmia, o bé que aquest sistema els sigui habitual. Totes les especialitzacions i adaptacions de la corol·la a la pol·linització per insectes, els fenòmens de proteràndria i hercogàmia, anirien dirigits a evitar-la. Amb tot, cal tenir present que les plantes estan sotmeses a influències molt diverses (Solbrig, 1970) i que és difícil simplificar els comportaments reproductius.

Geitonogàmia

Generalment, en les *Delphinieae* assajades les taxes de geitonogàmia són lleugerament més baixes que les d'al·logàmia intrapoblacional o xenogàmia, però sovint aquestes diferències no són significatives (taula 5.26). En canvi, en la majoria de ca-

sos, la diferència entre la geitonogàmia i l'autogàmia activa és més marcada (i encara més, si es compara amb l'autogàmia passiva o espontània, en què intervenen també els mecanismes de dicogàmia i hercogàmia). A la vista dels resultats, sembla que la planta disposa de mecanismes que li permeten reconèixer el pol·len de la mateixa flor i el provinent d'altres flors de la mateixa planta. Probablement, les proreïnes de la coberta pol·línica són diferents (Márquez, com. pers.). Tot i així, alguns autors (Richards, 1986) consideren la geitonogàmia força propera a l'autogàmia, ja que, de fet, els grans de pol·len porten informació genètica molt semblant (recombinada del mateix pare). També podrien intervenir-hi qüestions de maduresa del pol·len. En l'autogàmia, els mecanismes de proteràndria comporten una maduració asincrònica dels òrgans sexuals, i això pot provocar que el pol·len estigui passat quan l'estigma esdevé receptiu. En el cas de la geitonogàmia, es pot seleccionar el punt òptim de maduresa.

El fet que les diferències entre geitonogàmia i al·logàmia siguin molt petites, obre un interrogant sobre la funció d'aquesta darrera. Una hipòtesi seria que es tractés de plantes genèticament tan properes que no hi hagués efecte d'individu diferent o, com a conseqüència de la panmixi (encreuaments a l'atzar) poblacional, que un i altre sistema no es diferenciessin genèticament.

La geitonogàmia és afavorida pel model de vol dels pol·linitzadors (vegeu l'apartat 4.4.3) en espècies amb inflorescències molt ramoses, com és el cas del subgènere *Delphinium* i de *Consolida*. Les taxes de geitonogàmia en aquestes espècies són molt altes, cosa que demostra un ajustament molt bo a la realitat.

Anàlisi per grups taxonòmics

Els diversos grups taxonòmics mostren, en aquesta tribu, patrons de comportament reproductiu o tendències semblants dins del grup, i diferents dels altres grups, patrons que probablement han contribuït a diferenciar-los. Tenen una especial rellevància en la sistemàtica de les *Delphinieae*, com a mínim a la Mediterrània occidental. Aquests models reproductius donen suport a la idea que l'evolució dins d'aquesta tribu ha tingut lloc per grups, probablement corresponents a onades migratòries que s'expandiren en diferents períodes.

Sèrie Fissa

D. bolosii és clarament al·lògam, tot i que presenta certa autogàmia espontània, prop d'un 20 %. Hem observat experimentalment que l'hercogàmia no és perfecta i que es produeixen ocasionalment contactes entre els estams, encara carregats de

pol·len, i l'estigma. El gran nombre d'estams pot afavorir aquests contactes. El fet que l'autogàmia, activa o forçada, també sigui significativament alta, més del doble que la passiva o espontània, indica graus d'autoincompatibilitat baixos en aquesta espècie. *D. fissum* presenta un comportament reproductor semblant.

Cal remarcar que la població d'Ulldemolins (BOL2) s'encreua lleugerament més bé interpoblacionalment que intrapoblacionalment, bé que les diferències no són significatives. Aquest fet podria estar relacionat amb una certa depressió genètica, produïda per la mida de la població (al voltant d'un centenar d'individus). No obstant això, els encreuaments interpoblacionals no tenen lloc a la natura, ja que les dues poblacions estan aïllades geogràficament (separades uns 100 km).

Sèrie *Pentagyna*

En els tres tàxons del mostratge, l'autogàmia passiva o espontània ha estat molt baixa, però no nul·la (1-8 %). El fet que l'autogàmia activa o forçada sigui significativament molt més elevada indica que els mecanismes de proteràndria i hercogàmia hi són més accentuats i més efectius que en altres espècies. Rara vegada es posen en contacte l'estigma i les anteres; hem observat que pràcticament no es produïen contactes. L'autogàmia activa és marcadament més baixa que l'al·logàmia en tots tres tàxons, però molt més acusada en *D. sylvaticum*. Aquest fet es tradueix en un alt grau d'autoincompatibilitat, especialment per al pol·len de la mateixa flor, ja que el de la mateixa planta —geitonogàmia— dona resultats sensiblement més alts. Tot i així, les poques granes formades per autogàmia han germinat generalment més bé que les produïdes per geitonogàmia (taula 5.30). De totes maneres, el millor mecanisme és clarament l'al·logàmia, cosa que es fa palesa també en les taxes de germinació.

Dels grups estudiats, aquest és el que presenta menys anomalies cromosòmiques (tots els seus membres són euploides). És un grup mediterrani, ben adaptat, i mostra un comportament semblant al dels *Delphinium* perennes americans (Macior, 1975, 1978a; Waser i Price, 1991a, 1991b).

Subgènere *Staphisagria*

Aquest subgènere presenta les taxes d'autogàmia espontània més elevades de totes les espècies estudiades i de tot el gènere *Delphinium*, segons les referències bibliogràfiques de què disposem. Els valors oscil·len entre un 40-58 % en *D. staphisagria*, i s'acosten al 70 % en *D. pictum* (taules 5.14 a 5.17). Aquest increment de l'autogàmia s'explica perquè es tracta de plantes autocompatibles, i essencialment

perquè els fenòmens d'hercogàmia i dicogàmia hi són del tot incomplets; el moviment dels estams és massa lent i, quan emergeix el pistil i l'estigma esdevé receptiu, encara n'hi ha de dehiscent i erectes, que posen en contacte les anteres amb la superfície estigmàtica, com es pot veure a la figura 5.9. A més, l'elevat nombre d'estams —especialment en *D. staphisagria* (taula 5.2)—, pot afavorir els contactes estam-estigma, per probabilitat que alguns encara no s'hagin vinclat. Tot i això, pensem que hi té més importància el ritme de moviment dels estams que el seu nombre, ja que en altres tàxons, com els de la sèrie *Pentagyna* o els acònits, els mecanismes d'hercogàmia són molt efectius i el nombre d'estams és també molt alt. L'autogàmia activa també és molt elevada, especialment en *D. pictum*, en què assoleix valors propers al 90 %, cosa que denota que aquest subgènere és molt autocompatible.

Tot i l'augment de les taxes d'autogàmia, el subgènere pot ser considerat al·logam facultatiu (les mitjanes de les taxes d'al·logàmia són un xic més altes), però està a la frontera de l'autogàmia, ja que les diferències entre les taxes d'ambdós sistemes reproductius hi són molt petites i estadísticament no significatives.

L'increment de l'autogàmia està relacionat possiblement amb una pèrdua de la simetria zigomorfa de la flor, especialment en *D. staphisagria*, a conseqüència d'una important reducció de l'esperó, una semblança més acusada entre els sèpals laterals,



FIGURA 5.9. Contactes estam-estigma en una flor de *D. pictum*.

els inferiors i el lòbul superior de l'esperó i una flor més oberta (figura 2.1.h). Aquesta tendència morfològica pot comportar hipotèticament certa pèrdua d'atractiu de la flor per als insectes, sobretot vista lateralment. Essencialment, però, té lloc una pèrdua d'especificitat; el nèctar és més accessible, probablement perquè la planta ja no depèn tant dels vectors per a la seva reproducció, o perquè els insectes ja no depenen tant d'ella. Aquest fet lligaria amb la baixa activitat d'insectes detectada a les poblacions estudiades, sobretot en *D. staphisagria* (vegeu el capítol 4). La hipòtesi més plausible és que aquestes plantes han desenvolupat l'autogàmia com una estratègia d'adaptació a uns ambients inestables, canviants, sovint secs, ruderals o subruderals, on sovint la fauna, sobretot de *Bombus* específics, és escassa o té poques probabilitats de trobar-les. Aquesta escassa dependència dels insectes pot ser la causa o l'efecte dels canvis en la morfologia floral, com l'escurçament de l'esperó, que comporta menys especificitat de les visites i, per tant, menys eficàcia del mecanisme general.

En les dues poblacions assajades de *D. staphisagria*, la producció de granes per autogàmia i per al·logàmia estan molt equiparades (les diferències no són significatives segons el test de Kruskal-Wallis; taula 5.26), però les taxes de producció de llavors en el cas d'encreuaments interpoblacionals són significativament més altes. Una possible explicació d'aquest fet és que les granes que han donat lloc als individus encreuats provenguin de pocs exemplars, sotmesos a una certa depressió genètica motivada per la semblança dels genotips, cosa que empitjora els encreuaments intrapoblacionals. Les primeres dades isoenzimàtiques (no incloses en aquest treball) semblen revelar una gran fixació, però caldrà dur a terme una recerca més aprofundida.

En *D. staphisagria* es dona una diferència notable entre la producció de granes desenvolupades al camp i a l'hivernacle. No hem trobat, però, diferències significatives en el nombre total de primordis seminals. Pot haver-hi tingut lloc una selecció de l'estadi femení, és a dir, que la fecundació no hagi estat a l'atzar (Stephenson i Bertin, 1983; Waser i Price, 1991a; Waser *et al.*, 1987). Les granes d'aquesta espècie són extremament grosses, les més grosses del gènere (cosa que podria estar relacionada amb el seu caràcter dispolide; vegeu el capítol 6) i tarden força a créixer i madurar. En aquestes circumstàncies, la planta concentra els recursos a desenvolupar-ne poques (una o dues per fol·licle), abans que desenvolupar-ne moltes que al final no siguin viables. A més, a causa de la baixa producció de primordis, cada primordi no desenvolupat repercuteix molt en el percentatge de granes desenvolupades. Els resultats indiquen que l'efecte «camp» és molt marcat en aquesta espècie, tant pel comportament dels pol·linitzadors, que poden transportar pol·len entre plantes força distants (tot i que n'hem detectat una activitat força baixa), com per altres factors extrínsecs a la planta. El grau de nitrofilia sembla especialment important en aquesta espècie, fet que pot ser limitant en condicions estàndard d'hivernacle. Probablement li cal una aportació de nitrogen considerable per a la formació de les granes. *D. pictum* sembla requerir-

ne menys, i probablement per aquest motiu no hi hem detectat tanta diferència entre la producció de granes al camp i a l'hivernacle.

D. pictum és molt més autògam que *D. staphisagria*; és l'única espècie en què la producció de granes al camp és igual o inferior a la del control d'hivernacle, cosa que indica menys dependència dels pol·linitzadors. Que els resultats de la pol·linització interpoblacional resultin més baixos que els de l'intrapoblacional, en la població PIC2, i que l'autogàmia sigui tan elevada, sembla indicar certa depressió genètica, conseqüència, potser, del caràcter paleoendèmic de *D. pictum* (Aboucaya, 1983; Verlaque *et al.*, 1991; Blanché, 1991; Loisel *et al.*, 1995), tàxon limitat a les illes Balears, Sardenya, Còrsega i Ieras, i sovint representat per colònies inestables i fugaces (Guyot i Muracciole, 1995). Les primeres dades d'electroforesi d'isoenzims indiquen una gran fixació genètica. En *D. staphisagria* aquest tipus d'estratègia reproductiva sembla que ha tingut més èxit, ja que la planta té una àrea de distribució molt més àmplia —des de les illes Canàries fins a Turquia (Blanché, 1991; Pawlowsky, 1993)—, bé que poden haver-hi influït d'altres factors, com ara l'acció humana. Tot i això, les poblacions també són força inestables, amb una tendència a fer-se en indrets bastant alterats per l'home. A Mallorca, per exemple, sembla a punt de desaparèixer (J. Orell Jaquotot, com. pers.). A França, hom la considera amenaçada (Olivier *et al.*, 1995) i a l'illa de Còrsega se'n conserva una sola població, sota una olivera, en un indret on s'estaquen els cavalls (Olivier, com. pers.).

Totes les dades de què disposem semblen indicar que *D. staphisagria* és el final de la cadena evolutiva del subgènere: té l'esperó més curt, les granes són més grosses i en nombre més reduït i és un dispoloide (vegeu el capítol 6). No obstant això, la seva àmplia distribució en comparació amb la de *D. pictum* obre un interrogant sobre el seu origen. Una hipòtesi és que derivi directament de *D. pictum* que, a causa de problemes reproductius o de tipus ecològic, climàtic, etc., ha tingut menys èxit i ha adquirit un caràcter més endèmic, mentre que *D. staphisagria* s'ha estès molt més. Aquest fet indicaria que l'estratègia de concentrar els recursos en poques granes ha funcionat prou bé. Amb tot, cal tenir present que els usos medicinals atribuïts des de molt antic a les granes de *D. staphisagria* (Font Quer, 1979; Boulos, 1983) podrien haver ajudat a incrementar l'extensió de la planta per dispersió antròpica.

Subgènere *Delphinium*

Dins d'aquest grup, hem estudiat amb detall tots els sistemes reproductius en *D. verdunense*, com a espècie model peninsular, i en *D. cossonianum*, com a exemple d'espècie nord-africana. En la resta de tàxons hem estudiat només les taxes d'autogàmia. Les taxes d'autogàmia passiva són més baixes en aquest subgènere que en l'anterior, però s'arriben a produir granes (entorn d'un 25-35 %) en absència de

pol·linitzadors, de manera que aquest sistema podria esdevenir una alternativa a manca de vectors. En *D. verdunense*, l'autogàmia activa no difereix significativament de la passiva, cosa que indica una certa autoincompatibilitat en l'àmbit floral, mentre que la geitonogàmia dóna més bons resultats. L'abundosa ramificació d'aquesta planta (vegeu l'apartat 2.2) pot afavorir l'activitat dels pol·linitzadors, que potencien aquest sistema reproductiu. Amb tot, el sistema predominant és la pol·linització encreuada (la intra- i la interpoblacional són molt semblants).

D. cossonianum presenta un patró reproductiu una mica diferent. Mentre que l'autogàmia passiva hi és similar a la de les altres anuals del grup, l'autogàmia activa hi ha resultat semblant a la geitonogàmia i a la xenogàmia (les diferències no són significatives). Això indica que es tracta d'una espècie totalment autocompatible, però amb els caràcters que potencien l'al·logàmia força efectius, ja que l'autogàmia passiva hi és notablement més baixa. Aquest tàxon, d'altra banda, mostra altres característiques que el separen també del que és normal en el subgènere. D'una banda, té quatre o cinc carpels en lloc dels tres habituals, i de l'altra, la inflorescència és menys ramificada (recorda el raïm únic de les perennes; vegeu l'apartat 2.2). Aquest model d'inflorescència potencia les visites sistemàtiques ascendents dels vectors (vegeu l'apartat 4.4.3) i afavoreix la pol·linització encreuada.

Gènere *Consolida*

Les tres espècies estudiades (*C. mauritanica*, *C. pubescens* i *C. ajacis*) manifesten un patró de comportament reproductiu molt semblant. Són clarament al·lògames, tot i que la geitonogàmia hi és força elevada. Com en el grup anterior, la seva inflorescència molt més ramificada (vegeu l'apartat 2.2) pot fer que els vectors afavoreixin aquest darrer sistema reproductiu; no tant en *C. ajacis*, que té una inflorescència menys paniculiforme. L'autogàmia passiva hi és força baixa, mentre que l'activa s'incrementa notòriament, i això fa que els sistemes de prevenció de l'autogàmia siguin força efectius. *C. regalis* s'ha descrit com a autoincompatible (Svensson i Wrigen, 1986) o com a autocompatible que no produeix granes per autogàmia passiva (Hong De-Yuan, 1986).

Proves d'embossament al camp

Gènere *Aconitum* i *D. montanum*

Dels quatre tàxons d'alta muntanya assajats —tres espècies d'acònit i *D. montanum*— l'únic que ha produït granes desenvolupades sense la intervenció dels

pol·linitzadors ha estat *A. lycoctonum*, bé que en percentatge molt inferior que en cas de pol·linització lliure. Això ens porta a pensar que es tracta d'una espècie fonamentalment al·lògama; *A. napellus*, *A. anthora* i *D. montanum* serien al·lògames estrictes. Jankun (1974) també va descriure com a estrictament al·lògam *D. elatum*, espècie molt afí a *D. montanum*. Aquestes plantes, doncs, tenen una gran dependència dels insectes per a la seva pol·linització efectiva.

Dels tres acònits, *A. lycoctonum* és l'espècie més visitada per robadors de nèctar (vegeu el capítol 4) probablement a causa d'una limitació de l'accés als nectaris, ja que el casc és més allargat i l'entrada molt més estreta que en les altres dues espècies. D'altra banda, com que en aquest tàxon la pol·linització és més difícil, el desenvolupament de l'autogàmia li permet assegurar un mínim de producció de granes i, conseqüentment, la perpetuació de l'espècie. En aquests acònits, el nombre d'estams no influeix en les taxes d'autogàmia, ja que el tàxon més autògam és el que en posseeix clarament menys. Yumoto (1986) reporta el cas de producció de fruits madurs per part d'*A. senanense* Nakai embossat al camp, però no diu res sobre la proporció de granes desenvolupades. En *A. yesonense* Nakai (Yasaka *et al.*, 1994), l'embossament permet un 5,3 % de fructificació per autogàmia espontània, mentre que l'al·logàmia dona un 52,4 % de fruits i la pol·linització lliure més d'un 70 %.

Validesa de la relació P/O com a indicadora del sistema reproductiu

A partir de la relació P/O en els tàxons estudiats (vegeu l'apartat 5.1) i dels percentatges de granes obtinguts en els encreuaments assajats, hem confeccionat els dos gràfics de la figura 5.10, un per a l'autogàmia passiva i l'altre per a l'al·logàmia (intrapoblacional). En el primer, hem ordenat els tàxons segons els percentatges decreixents de granes obtingudes per autogàmia, i en el segon, que correspon a l'al·logàmia, per ordre creixent de la producció de granes. En ambdós casos, els valors de la relació P/O teòricament haurien d'augmentar de manera progressiva si s'acomplissin els postulats de Cruden (1977).

D'acord amb els valors de la relació P/O (figura 5.1), tots aquests tàxons serien al·lògams facultatius, excepte la població ANT2 i, especialment, *D. staphisagria*, que serien al·lògams obligats segons la classificació proposada per Cruden (*loc. cit.*). En vista dels gràfics, aquesta interpretació és correcta, ja que els valors d'al·logàmia són clarament més alts que els d'autogàmia. Ara bé, la correlació entre aquests tres paràmetres (autogàmia, al·logàmia i relació P/O) ja no és tan clara.

La correlació negativa descrita per Cruden (*loc. cit.*) entre P/O i l'autogàmia no existeix matemàticament en els tàxons estudiats, si els considerem en el seu conjunt ($y = 2973,8 + 48,5x$; $r = 0,285$; $p = 0,237$; $n = 19$). En canvi, en alguns grups

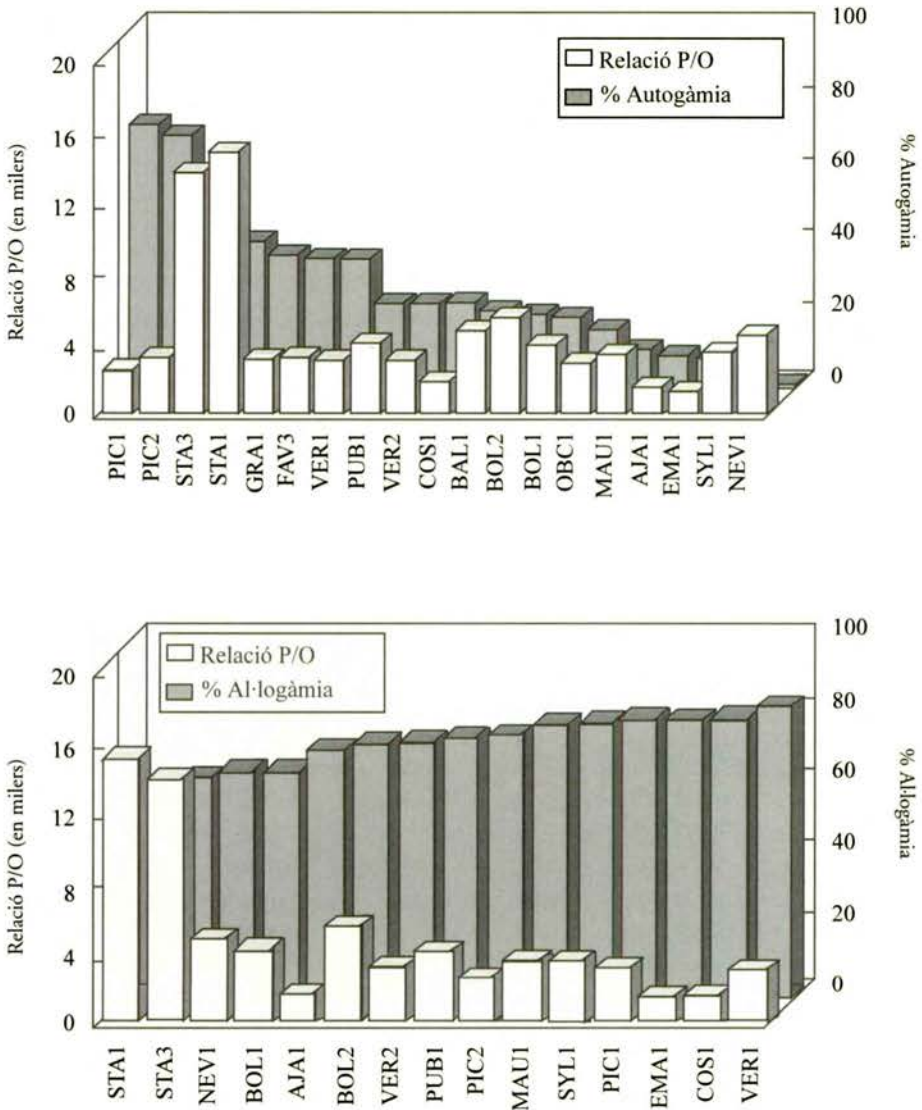


FIGURA 5.10. Relació entre el sistema reproductiu i la relació P/O en els tàxons assajats.

més reduïts, filogenèticament més propers, sí que s'acompleix, com s'esdevé en la sèrie *Pentagyna* i en el subgènere *Staphisagria*.

D'altra banda, les taxes d'autogàmia i d'al·logàmia no són valors complementaris, és a dir, no sumen el cent per cent de la producció de granes. Això és degut al fet que en l'al·logàmia, la pol·linització és forçada, i l'únic factor que influirà en la producció de granes serà la capacitat del mateix pol·len de fecundar el primordi seminal tenint en compte els fenòmens d'incompatibilitat, la capacitat de germinació del pol·len i el desenvolupament del tub pol·línic. Per tant, les taxes d'al·logàmia només reflecteixen el grau de compatibilitat amb pol·len d'altres plantes de la mateixa població. En canvi, en l'autogàmia, a part de les característiques del mateix pol·len (en aquest cas poden haver-hi més barreres, a causa dels fenòmens d'auto-incompatibilitat), també hi tindran influència els recursos de què disposa la flor per a evitar o potenciar l'autogàmia, evitant o afavorint el contacte de les anteres amb l'estigma.

Les taxes d'autogàmia passiva que hem obtingut per als diversos tàxons estudiats són més diverses que les d'al·logàmia, cosa que fa pensar que els sistemes limitadors anteriorment citats poden ser parcials o poc efectius en alguns casos. La proteràndria és marcada en totes les estirps que hem estudiat, mentre que l'hercogàmia és només parcial en algunes. Aquesta darrera és força acusada en el subgènere *Staphisagria*, que enregistra les taxes d'autogàmia més elevades; això no obstant, l'espècie *D. staphisagria* és la que ostenta el valor de P/O més alt i amb molta diferència respecte als altres tàxons, que no compleixen gens les prediccions de la relació P/O.

D'altra banda, a partir dels embossaments realitzats al camp, *A. lycoctonum* ha resultat ser més autògam que els altres dos acònits. Aquest fet tampoc no es veu reflectit en la relació P/O, que dona per a aquesta espècie valors relativament més alts.

L'al·logàmia és molt alta a totes les espècies assajades i compleix a grans trets les propostes de Cruden (1977), però la correlació amb P/O és just a l'inrevés, significativa, però negativa ($y = 79,945 - 0,002x$; $r = -0,806$; $p = 0,002$; $n = 15$), probablement perquè *D. staphisagria* hi té un pes important i esbiaixa notablement els resultats.

De tots els trets mesurables de la flor, potser la relació P/O és la que proporciona més informació sobre el sistema reproductiu. No obstant això, hi ha d'altres factors que també hi influeixen i que cal tenir ben presents, com ara la compatibilitat pol·len-pistil, la sincronia de l'antesi i de la receptivitat de l'estigma, el grau de proximitat entre les anteres i l'estigma (hercogàmia) i la separació temporal de la maduració d'aquests òrgans (dicogàmia), en gran mesura producte de la repartició de les funcions sexuals (Charnov, 1979, 1982; Charlesworth i Charlesworth, 1981; Queller, 1984). Sota aquestes consideracions, el treball de Cruden (1977) fou severament criticat, perquè suggeria que la producció de pol·len era l'únic factor de què depenia la fecundació dels primordis. La relació P/O també pot variar segons

la posició de la flor a la inflorescència (Preston, 1986), al llarg de la floració i per factors ambientals (Dafni, 1992). Així, Niesenbaum (1992) va trobar diferències significatives entre plantes situades al sol i a l'ombra. D'altra banda, la relació P/O no és estrictament proporcional a la repartició de recursos; cal també considerar la quantitat d'energia que inverteix la planta en la formació del gra de pol·len i dels primordis seminals (Gallardo *et al.*, 1994).

En definitiva, aquesta relació dóna una idea intuïtiva del sistema reproductiu, però només a grans trets; els valors teòrics no sempre s'ajusten als reals, com ja van observar Gallardo *et al.* (*loc. cit.*) en el gènere *Astragalus* L. Per a la seva correcta interpretació, cal tenir molt presents tots els factors que hi poden influir (Queller, 1984; Preston, 1986), i confirmar-los mitjançant encreuaments en condicions controlades, sempre més fiables.

5.2.4.2. Mecanismes d'aïllament reproductiu

Pel que fa als híbrids, l'única estimació global que hem trobat a la bibliografia consultada prové de Knobloch (1972) qui en va calcular 23.675 en les angiospermes i 620 en els pteridòfits, bé que molts eren obtinguts de manera artificial (Stace, 1989). A la natura, la freqüència d'híbrids és més baixa, tot i que algunes zones florísticament molt riques, com ara els tròpics, encara han estat poc estudiades. No obstant això, la hibridació no és un fenomen rar o anormal en el món vegetal; el seu potencial sembla gran, si bé es dóna de manera desigual en els diversos grups de plantes. Hi ha, però, diversos mecanismes o barreres naturals que la impedeixen. Els híbrids intergenèrics són molt menys freqüents que els interespecífics i, a escala mundial, s'estimen en uns 2.930 (Stace, *loc. cit.*).

Les barreres o mecanismes d'aïllament permeten que els tàxons mantinguin la seva identitat com a espècies, tot i que sovint és difícil delimitar aquestes entitats de manera objectiva. Les barreres poden ser de diversos tipus, tal com va reconèixer Stace (*loc. cit.*): genètiques, geogràfiques, ecològiques, fenològiques, etològiques (diferent comportament dels vectors pol·linitzadors), mecàniques, derivades del comportament reproductor (predomini de l'autogàmia o de la reproducció vegetativa), de l'aïllament gametofític (el pol·len arriba a l'estigma però no germina), de l'aïllament gamètic (el pol·len germina però no té lloc la fecundació), de la incompatibilitat gamètica (el zigot no es desenvolupa), de la inviabilitat dels híbrids o de la seva esterilitat entre d'altres.

El possible origen híbrid d'algunes espècies de *Delphinieae* ja es va plantejar des de l'època de Linné. Aquest autor (Linné, 1753) creia que *D. hybridum* L. (avui *D. cuneatum* Stev. ex DC.) era un híbrid entre *D. elatum* x *A. napellus* (Chowduri *et al.*, 1958). Actualment no es té notícia de cap híbrid intergenèric dins d'aquesta tribu. Linné, com altres botànics antics, tenia certa tendència a resoldre les qüestions taxo-

nòmiques difícils apel·lant a possibles orígens híbrids, donat que la hibridació desdibuixa els límits entre els tàxons. De fet, són relativament poques les espècies d'origen híbrid reconegut: *D. gypsophylum* Ewan (Lewis i Epling, 1959), *D. belladonna* Hort. ex Bergm. (Lawrence, 1936; Gage, 1953), *D. ruysii* Hort. ex Ruys (Lawrence, *loc. cit.*) i *D. kotulae* Pawl. (Jankun, 1970) podrien ser exemples d'híbrids poc discutits. Cap d'ells, però, és present a l'àrea on s'emmarca aquest estudi. D'altra banda, les formes híbrides i les varietats de cultiu deriven de poques espècies, com poden ser *D. grandiflorum*, *D. elatum*, *D. tatsiense* Franch., *D. cardinale* o *D. nudicaule* (Gage, *loc. cit.*; Basset, 1990), espècies que es manipulen prou bé i que gaudeixen d'una relativa plasticitat, mentre que les altres, o bé no s'han provat o bé s'hibriden més difícilment.

Els resultats dels encreuaments interespecífics (figures 5.7 i 5.8) indiquen que la hibridació en les *Delphinieae* de la Mediterrània occidental funciona força bé entre les espècies filogenèticament properes, fins i tot entre tàxons que presenten nombres cromosòmics diferents (vegeu el capítol 6). Això vol dir, doncs, que les barreres genètiques hi tenen un paper poc important en l'aïllament reproductiu. En aquest mateix sentit, Lewis i Epling (1946, 1959) creuen que la fertilitat interespecífica és força elevada en *Delphinium* i que pot ser la responsable de la creació de nous tàxons a la natura. Warnock (1981, 1989) i Waser *et al.* (1987) opinen que la hibridació en *Delphinieae* té lloc entre individus genèticament molt similars. Segons la nostra recerca, les hibridacions experimentals entre tàxons més allunyats (a partir del subgènere) pràcticament no produeixen granes. També sembla bastant clar que les barreres genètiques són més fortes en el gènere *Consolida* que en *Delphinium*, bé que el primer inclou tàxons filogenèticament més allunyats i nosaltres no hi hem fet tants assaigs.

Sèrie *Fissa*

Els encreuaments interespecífics entre *D. bolosii* i les dues subespècies de *D. fissum*, tot i que són espècies amb nombres cromosòmics diferents, donen uns percentatges de granes desenvolupades força alts, cosa que denota un considerable grau de parentiu entre elles (taula 5.31). No hem observat que *D. bolosii* tendeixi a encreuar-se més bé amb una subespècie que amb l'altra.

Els híbrids entre *D. bolosii* i *D. fissum* mostren unes taxes de germinació molt baixes, (taula 5.30) com sol passar en aquest grup (vegeu el capítol 3). Els costa molt de germinar; però, curiosament, han germinat més bé les granes d'alguns híbrids que les obtingudes en els diversos tractaments dels sistemes reproductius dins de cada espècie. Aquest fet confirma la gran proximitat entre aquests dos tàxons, tot i que presenten nombres cromosòmics diferents ($2n = 18$ i $2n = 16$, respectivament). Han germinat més bé els híbrids entre *D. bolosii* i *D. fissum* subsp. *fissum* que no els de *D. bolosii* amb *D. fissum* subsp. *sordidum*. En les poblacions naturals, l'aïllament entre una i altra espè-

TAULA 5.31. Encreuaments interoblacionals i interespecífics entre *D. bolosii* i *D. fissum*.

♂↓♀→	BOL1	BOL2	FIS1	FIS2	FIS3	FIS4
BOL1	62,99	73,84	56,30	47,45	61,77	48,43
BOL2	60,70	70,90	57,28	46,39	43,17	42,73
FIS1	57,64	63,69	72,73	59,31	52,17	68,97
FIS2	45,02	57,87	61,93	70,75	58,51	64,89
FIS3	58,65	51,01	43,72	56,96	72,09	45,23
FIS4	63,77	55,05	45,29	56,19	58,10	62,84

Percentatge de granes desenvolupades produïdes en cada cas.

cie és fonamentalment geogràfic, i aquesta deu ser probablement una de les causes de la diferenciació de *D. bolosii*, a part del nombre cromosòmic. Pel que fa als isoenzims tampoc no hi ha diferències notables entre ambdós tàxons (vegeu el capítol 7).

Sèrie *Pentagyna*

Aquest grup de perennes presenta taxes molt elevades d'encreuament entre espècies filogenèticament properes, i els híbrids produeixen moltes granes viables. És remarcable que les barreres genètiques entre les espècies siguin febles i, en canvi, hi hagi barreres d'autoincompatibilitat molt marcades. És a dir que aquestes plantes accepten més bé el pol·len d'espècies afins que el seu propi pol·len. S'híbriden força bé amb espècies properes, i fins i tot amb *D. bolosii* o *D. fissum* (tot i que poden presentar nombres cromosòmics diferents). En canvi, pràcticament no s'encreuen amb les espècies anuals.

Dins d'aquesta sèrie hem obtingut uns alts percentatges de germinació, tant dels híbrids com dels productes d'alguns dels sistemes reproductius assajats (taules 5.29 i 5.30), tot i tractar-se de plantes perennes. Aquests resultats reflecteixen un alt grau de viabilitat dels híbrids, alguns dels quals han arribat a florir el primer any, dada que corrobora la feblesa de les barreres genètiques interespecífiques en aquest grup.

A la natura, l'aïllament deu ser bàsicament de tipus geogràfic, bé que algunes espècies poden viure en localitats properes. Per exemple, les àrees de distribució de *D. emarginatum* subsp. *emarginatum* var. *africanum* i *D. sylvaticum*, a Tunísia, s'encavalquen un xic, però hi ha aïllament ecològic (*D. emarginatum* es fa a la màquia sobre calcàries, mentre que *D. sylvaticum* creix en suredes acidòfiles montanes relativament humides) i fenològic (quan *D. emarginatum* està en flor, *D. sylvaticum* està en ponceles, situació que també hem observat en condicions d'hivernacle (vegeu l'apartat 3.5). El fet que aquestes plantes siguin més ramificades i mostrin un patró de comporta-

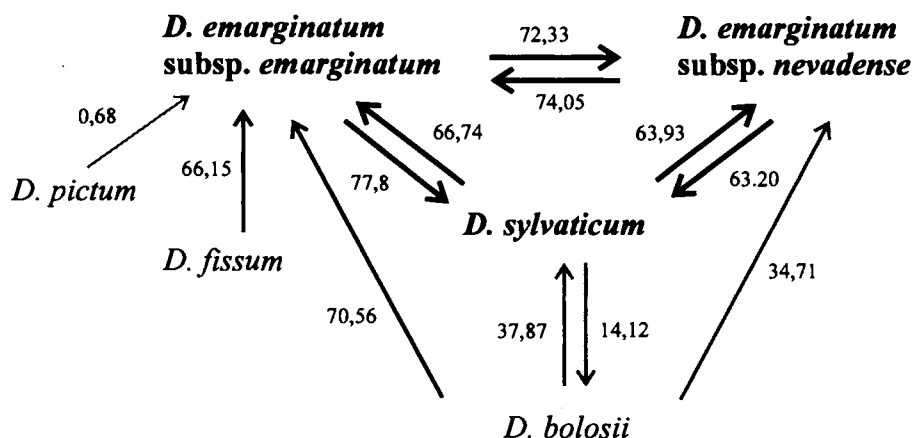


FIGURA 5.11. Encreuaments interespecífics en la sèrie *Pentagyna*.
(Les xifres indiquen el percentatge de grans desenvolupades en cada encreuament).

ment reproductiu més semblant a les anuals del subgènere *Delphinium* fa pensar que s'han adaptat més bé a les condicions ambientals mediterrànies que no pas les plantes de la sèrie *Fissa*, d'origen estèpic. Els alts percentatges de germinació també van en la mateixa línia.

Subgènere *Staphisagria*

El nostre punt de partida eren els resultats d'hibridació entre *D. pictum* i *D. staphisagria* assajats a l'Institut Botànic de Barcelona (Alías i Blanché, inèd.). Tot i el seu nombre cromosòmic diferent, *D. staphisagria* ($2n = 18$) s'encreua amb *D. pictum* ($2n = 16$). La producció de grans és més alta quan *D. staphisagria* és el receptor del pol·len; i això confirma que la transmissió de l'aneuploidia és més eficient per gàmetes femenins. Anàlogament, s'obtenen més bons resultats en els encreuaments interpoblacionals que en els intrapoblacionals, com si aquesta espècie requerrís una aportació de variació genètica externa. En la població de *D. pictum* en què la pollinització encreuada interpoblacional és més efectiva (PIC1), també s'obté més bon resultat en hibridar-la amb *D. staphisagria* (taules 5.16 i 5.17), cosa que dóna suport a la idea de certa depressió genètica de la població PIC2.

Aquestes dades també demostren que hi ha d'haver algun tipus de barreres entre aquestes dues espècies, que poden fer-se o conviure en hàbitats molt propers,

barreres que semblen fonamentalment fenològiques. A les illes Ieras, Requier (en una carta a de Candolle, Blanché, 1991) troba un mes de diferència entre la floració de *D. staphisagria* i la de *D. pictum* subsp. *requieni*. La mateixa diferència ha estat observada a Mallorca, a la localitat de Sa Calobra (Blanché, *loc. cit.*).

La viabilitat de les granes híbrides entre *D. pictum* i *D. staphisagria* ha estat molt baixa, en comparació amb les taxes de germinació de les espècies parentals provinents de les poblacions naturals (vegeu el capítol 3). En aquest cas, les anomalies cromosòmiques en podrien ser les responsables.

Subgènere *Delphinium*

Tots els encreuaments interespecífics que hem assajat dins d'aquest grup han donat una producció de granes molt alta (60-75 %), cosa que fa pensar en una gran proximitat genètica entre tots els tàxons del subgènere, mentre que l'encreuament amb altres subgèneres no ha prosperat. Tot i això, cal destacar que aquest grup presenta més afinitat amb el subgènere *Staphisagria* (s'arriba a produir alguna grana desenvolupada, en els encreuaments en tots dos sentits) que amb els tàxons perennes. La gran similitud dels cariotips (vegeu el capítol 6), reflectida també en una gran semblança morfològica (Blanché *et al.*, 1990; Blanché, 1990, 1991), podria explicar aquesta elevada capacitat d'encreuament. A la natura, les barreres són sobretot de tipus geogràfic o fenològic (taula 5.32). *D. verdunense* es comporta com els tàxons de la sèrie *Pentagyna*, és a dir, hi és més important l'autoincompatibilitat que no pas la incompatibilitat interespecífica.

L'absència de barreres genètiques incrementa la probabilitat de flux genètic entre espècies simpàtriques o situades en àrees contínues. L'existència de formes intermèdies és fàcilment previsible d'acord amb el model d'especiació clinal peripàtrica (White, 1978), com es comprova en el grup *D. verdunense*-*D. gracile* a la península Ibèrica (Blanché, 1991). En el grup *D. macropetalum*-*D. obcordatum* es dona un model semblant. En aquest darrer hem detectat nombroses formes intermèdies, tant al camp com en material d'herbari.

Gènere *Consolida*

Les barreres d'aïllament genètic semblen més fortes en aquest gènere que en *Delphinium*, tot i que les espècies més properes, és a dir, les que pertanyen a la mateixa secció (*C. pubescens* i *C. mauritanica*) s'encreuen més bé entre elles que amb les de seccions diferents (aquelles amb *C. ajacis*). Hong De-Yuan (1986) va obtenir granes viables hibridant dues subespècies de *C. regalis*, i granes que no van germi-

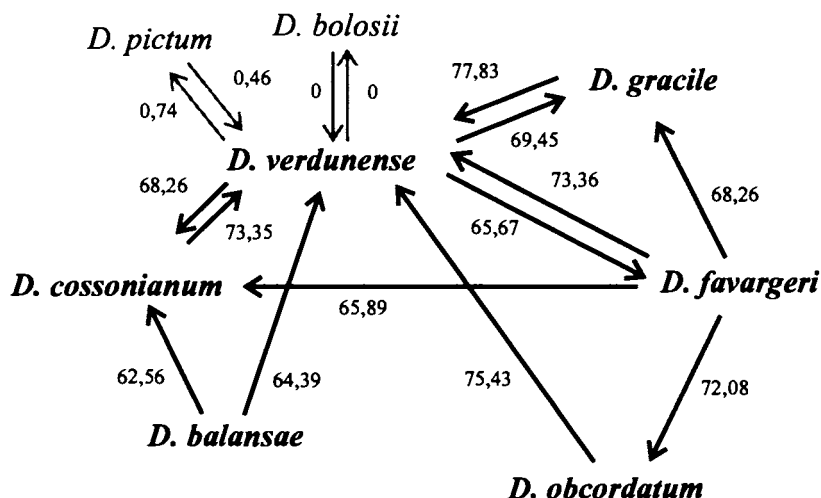


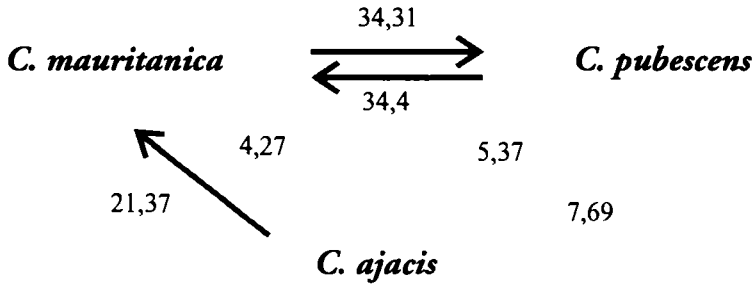
FIGURA 5.12. Encreuaments interespecífics en el subgènere *Delphinium*.
(Les xifres indiquen el percentatge de grans desenvolupades en cada encreuament).

nar encreuant *Aconitella stenocarpa* i *A. scleroclada*. Cal remarcar, però, que aquestes darreres espècies presenten nombres cromosòmics diferents ($2n = 16$ i $2n = 18$). Per tant, les barreres entre plantes amb nombres cromosòmics diferents també semblen més fortes aquí que entre els disploides de *Delphinium* (*D. fissum* × *D. bolosii* o *D. pictum* × *D. staphisagria*), en què sí que han germinat algunes grans.

En aquest gènere s'inverteix el patró de comportament que vèiem a la sèrie *Pentagyna* o al subgènere *Delphinium*, atès que hi existeixen més barreres d'incompatibilitat interespecífica que d'autoincompatibilitat, tot i que el millor sistema és clarament l'al·logàmia. Algunes *Consolida*, com *C. regalis*, han estat descrites, però, com a autoincompatibles (Müller, 1883; Svensson i Wrigen, 1986). Entre això i les dades de Hong De-Yuan (1986), arribem a la conclusió que hi ha models molt diferents en un mateix gènere.

Barreres i mecanismes d'aïllament en Delphinieae a la Mediterrània occidental

Pel que hem vist fins ara, les barreres genètiques entre tàxons filogenèticament propers dins d'aquest grup són bastant febles; per tant, n'hi deu haver d'una altra mena.

FIGURA 5.13. Encreuaments interespecífics en *Consolida*.

(Les xifres indiquen el percentatge de granes desenvolupades en cada encreuament).

Els sistemes d'aïllament reproductiu més freqüents en els tàxons estudiats són bàsicament geogràfics. En algunes espècies simpàtriques hem detectat barreres de tipus fenològic, però no sempre són completes. La taula 5.32 recull informació diversa sobre *Delphinieae* simpàtriques, algunes de les quals presenten aïllament fenològic. És una recopilació de les observacions fetes pel nostre equip, a més d'algunes que reporta la bibliografia i d'altres realitzades per C. Blanché, J. Molero i G. de la Fuente durant una campanya de recol·lecció de material a Turquia.

L'aïllament ecològic és menys freqüent, però també es dona (com per exemple a *D. emarginatum* i *D. sylvaticum* a Tunísia). En canvi, no existeix un aïllament de tipus reproductiu (és a dir, plantes exclusivament autògames o apomíctiques).

D'altra banda, segons la bibliografia consultada, tampoc no sembla que el comportament dels insectes afavoreixi els encreuaments interespecífics en aquesta tribu. Clements i Long (1923) van demostrar que els abellots eren capaços de distingir entre flors normals i flors amb la forma, el color o l'olor alterats. Waser i Price (1981, 1983, 1985b) també van detectar que els abellots eren capaços de discernir entre individus normals i albins. En aquest sentit, la manca d'hibridació entre tres espècies americanes simpàtriques de *Delphinium* —*D. hesperium* Gray, *D. parryi* Gray i *D. variegatum* Torr. et Gray, reproductivament compatibles (Epling, 1947)— va suggerir a Grant (1949) l'existència de cert aïllament etològic en flors adaptades a la

Taula 5.32. Exemples de la fenologia d'espècies simpàtriques en *Delphinieae*.

Localitat, altitud, data	Tàxons (estadi fenològic)	Referència
Hs: Osca, Vedat de Fraga, 300 m, 29/6/94	<i>C. pubescens</i> (fruit) i <i>D. gracile</i> (flor)	Observació pròpia
Hs: Lleida, Rubió de Baix, 290 m, 15/7/95	<i>D. bolosii</i> (fruit) i <i>D. verdunense</i> (flors)	Observació pròpia
Ga: Pirineus orientals, vall d'Eina, 1.980 m, 6/8/93	<i>A. lycoctonum</i> (flors) <i>A. anthora</i> (poncelles)	Observació pròpia
Ma: Fès, 500 m, 23/6/94	<i>D. cossonianum</i> (últimes flors, fruit) i <i>D. favargeri</i> (floració)	Observació pròpia
Ma: Kenifra, 1.650 m, 21/6/94	<i>C. mauritanica</i> (flors) i <i>D. favargeri</i> (poncelles i flors)	Observació pròpia
Bl: Mallorca; Sa Calobra, 100 m, 6/84	<i>D. staphisagria</i> (flors i fruits) i <i>D. pictum</i> (primeres flors)	Blanché, 1990
Hs: Salamanca; Las Honfrías, 1.100 m, 7/84	<i>D. fissum</i> subsp. <i>sordidum</i> (poncelles) i <i>D. gracile</i> (flors)	Blanché, 1990
Ma: Marràqueix; Touama, 5/85	<i>D. pentagynum</i> (flors i fruit) i <i>D. obcordatum</i> (poncelles)	Blanché, 1990
An: Ankara; Çobuk, 1.020 m, 8/6/89	<i>C. paniculata</i> (poncelles petites) i <i>C. hellespontica</i> (Boiss.) Chater (flors)	Campanya de Turquia
An: Malatya; Karapinar, 1.050 m, 14/6/89	<i>Aconitella scleroclada</i> (Boiss.) Soják (poncelles) i <i>C. oliveriana</i> (DC.) Schröd. (flors i fruits)	Campanya de Turquia
An: Adiyaman; Gölbası, 980 m, 15/6/89	<i>C. axilliflora</i> (DC.) Schröd. i <i>C. oliveriana</i> (totes dues, flors i fruits)	Campanya de Turquia
An: Ni de; Pozanti cap a Çamardı, 1.350 m, 17/6/89	<i>C. hellespontica</i> i <i>C. raveyi</i> (Boiss.) Schröd. (totes dues en flor)	Campanya de Turquia
An: Konya; pr. Kizilören, 1.350 m, 18/6/89	<i>C. paniculata</i> (poncelles i flors), <i>C. orientalis</i> Gray (flors i fruits), <i>C. hellespontica</i> (poncelles) i <i>A. stenocarpa</i> (Hossain i Davis) Soják (poncelles)	Campanya de Turquia
USA: Colorado; Gothic, 2.900 m, 14/7/97	<i>D. nelsonii</i> Greene (fruits) i <i>D. barbeyi</i> Huth (poncelles)	Observació pròpia

pollinització per *Bombus*. Per contra, en les nostres espècies, sobretot en *Aconitum*, vam observar que el mateix abellot podia visitar consecutivament flors d'espècies diferents (de colors diferents; vegeu el capítol 4). A la vall d'Eina, on conviuen tres espècies d'acònit, no hem detectat l'existència d'híbrids, probablement perquè les barreres genètiques són prou fortes. En canvi, sí que vam detectar un presumpte híbrid a la vall de Llosars (Osca), que presentava característiques morfològiques intermèdies entre *A. napellus* i *A. lycoctonum*; caldria, però, dur a terme més estudis (citogenètica, isoenzims, etc.) per tal de verificar si ho era o no. Dins d'aquest gènere, de totes maneres, no és rara l'existència d'híbrids naturals (Kartashova i Malakhova, 1973; Krzakowa i Szweykowski, 1976; Zielinsky, 1982*a*, 1982*b*).

6. ESTUDIS CITOGÈNÈTICS

6.1. INTRODUCCIÓ

El notable augment de dades sobre recomptes cromosòmics apareguts en els darrers trenta anys (Ornduff, 1968, 1969; Fedorov, 1969; Moore, 1970, 1971, 1972, 1973, 1974, 1977; Goldblatt, 1981; Moore, 1982; Goldblatt i Johnson, 1983, 1985, 1988, 1990, 1991) demostren que la citogenètica ha assolit una gran importància, tot i que en la majoria d'ocasions s'ha tractat com una ciència auxiliar. Avui, és ben sabut que la citogenètica forneix una sèrie de dades comparatives que permeten postular, entre d'altres, moltes propostes de tipus filogenètic i evolutiu (Lewis, 1957; Stebbins, 1971; Raven, 1975; Moore, 1978; Grant, 1981; Stuessy, 1990). El coneixement, doncs, dels aspectes cariològics és important en diversos camps, com ara la genètica, la sistemàtica o l'evolució, i també en la biologia de la reproducció.

En aquest respecte, la delimitació de les espècies i l'estudi de llurs relacions basades en la taxonomia clàssica han estat verificades o posades en dubte per evidències citogenètiques com ara el recompte cromosòmic, l'anàlisi del cariotip, el percentatge d'encreuaments, la viabilitat dels híbrids i l'aparellament de cromosomes meiótics (Singh, 1993).

Potser la relació més directa de la citogenètica amb la biologia de la reproducció i, més concretament, amb l'estudi dels sistemes reproductius és l'anàlisi de la morfologia cromosòmica, tant dels parentals que intervenen en els encreuaments interespecífics, com de la primera generació híbrida. El nombre de cromosomes i llur homologia determinen el comportament d'aquests en la meiosi, comportament que en part regeix el grau de fertilitat dels híbrids, l'herència dels sistemes reproductius i el model de variació de les poblacions (Stace, 1989).

L'encreuament de plantes, entès com a activitat de manipulació de genotips, requereix tècniques i informació que poden ser proporcionades per la citogenètica (Sybenga, 1993). La informació que forneix aquesta ciència, sigui general o especí-

fica, s'obté a partir del nombre i l'estructura dels cromosomes (cariotip) i del seu comportament durant les divisions somàtiques o generatives, tant del material de partida com de l'intermedi i dels productes resultants (Sybenga, 1983).

El nostre objectiu ha estat, fonamentalment, realitzar un estudi mitòtic dels parentals emprats per a dur a terme les experiències dels sistemes reproductius. En un primer estadi, aquesta recerca permet assegurar si els exemplars usats presenten anomalies genètiques o no, per tal d'arribar a una interpretació correcta de l'èxit o el fracàs de la viabilitat dels encreuaments. Es tracta, doncs, en aquesta primera fase, d'un estudi-control de les poblacions no revisades prèviament des del punt de vista citogenètic. Aquesta tasca, que pot semblar, en un primer moment, rutinària, no ho ha estat gens, ja que ens ha permès detectar anomalies cromosòmiques inèdites en plantes presumptament estudiades, com ara *D. staphisagria*. Hem extrapolat els resultats a escala poblacional, sense repetir-los de manera individual, d'una banda, perquè hauria exigut massa temps (no era l'objectiu de la tesi) i, a més, altres investigacions fetes al nostre laboratori han demostrat que les diferències intrapoblacionals són mínimes i sovint atribuïbles a causes aleatòries, no controlables, derivades de la mateixa tècnica emprada (Blanché *et al.*, 1987, 1990; Margelí, 1995).

A part del recompte cromosòmic, també hem dut a terme una anàlisi detallada del cariotip, i hem elaborat el corresponent idiograma. Els resultats obtinguts han servit per a intentar relacionar la similitud cromosòmica entre poblacions i/o espècies amb l'èxit dels encreuaments interespecífics mesurat a partir de la producció de granes desenvolupades (vegeu el capítol 5).

6.1.1. CONEIXEMENTS CITOGÈNÈTICS PREVIS EN LES *DELPHINIEAE*

La tribu *Delphinieae* comprèn aproximadament unes 670 espècies, d'acord amb el criteri ampli proposat per Tamura (1995). Les referències de la base de dades del nostre equip en recullen unes 830, de les quals, fins al moment actual, han estat objecte de recomptes cromosòmics unes 275, que representen un 33 % dels tàxons (Blanché *et al.*, 1997a). La trentena d'espècies que pertanyen a la nostra àrea d'estudi han estat quasi totes comptades en alguna ocasió. Les taules 6.1, 6.2 i 6.3 presenten tots els recomptes previs d'aquests tàxons, agrupats per gèneres.

Durant força temps, la tribu havia estat considerada molt estable des del punt de vista citogenètic, ja que pràcticament totes les espècies que havien estat sotmeses a un control cariològic presentaven un nombre de base de $x = 8$ (Langlet, 1932; Gregory, 1941; Kurita, 1955, 1956, 1957, 1958, 1965; Al-Kelidar i Richards, 1981; Blanché *et al.* 1987, 1990). A partir dels anys vuitanta s'han trobat esparsament alguns nombres diferents (taula 6.4), freqüents sobretot en els gèneres *Consolida* i *Aconitella*, presumptament més evolucionats (Trifonova, 1990). Del total de

TAULA 6.1. Nombres cromosòmics prèviament coneguts en espècies d'*Aconitum* de la Mediterrània occidental.

Tàxon	n	2n	Autor i any
<i>A. lycoctonum</i>	8	16	Langlet (1927)
		16	Darlington (1932)
		16	Afify (1933)
		16	Schafer i La Cour (1934)
		16	Kurita (1955)
	8	16	Tschermark-Woess (1956)
			Meusel <i>et al.</i> (1965)
		16	Hess <i>et al.</i> (1970)
	8	16	Lovka <i>et al.</i> (1971)
			Mehra i Ramanandan (1972)
		16	Susnik <i>et al.</i> (1972)
		16	Susnik i Lovka (1973)
		16	Küpfer (1974)
		16	Löve i Kjellquist (1974)
		16	Hindakova (1976)
		16	Micieta (1981)
		16	Sopova i Sekovsky (1982)
		16	Puig (1987)
16	Galland (1988)		
24	Delay (1947)		
<i>A. anthora</i>		32	Lewitsky (1931)
		32	Langlet (1932)
		32	Schafer i La Cour (1934)
		32	Seitz <i>et al.</i> (1972)
		32	Susnik i Lovka (1973)
		32	Küpfer (1974)
		32	Murín (1978)
		32	Díez <i>et al.</i> (1984)
		32	Puig (1987)
<i>A. napellus</i>		24	Overton (1893)
		24	Osterwalder (1898)
		24	Darlington (1932)
		32	Langlet (1927)
		32	Darlington (1932)
		32	Schafer i La Cour (1934)
		32	Tischler (1934)
		32	Gregory (1941)
		32	Tschermark-Woess (1956)
		32	Contandriopoulus (1957 <i>a</i> , 1957 <i>b</i>)
		32	Puig (1987)

TAULA 6.2. Nombres cromosòmics prèviament coneguts en espècies de *Delphinium* de la Mediterrània occidental.

Tàxon	n	2n	Autor i any
<i>D. elatum</i>		24	Krasnikov i Schaulo (1986)
		32	30 recomptes, en Molero <i>et al.</i> (inèd.)
<i>D. montanum</i>		32	Jankun (1973)
	16	32	Blanché (1991)
<i>D. dubium</i>		32	Jankun (1973)
<i>D. fissum</i>		16	Tischler (1927)
		16	Wilde (1931)
		16	Sopova i Sekovsky (1981)
		16	Altamura <i>et al.</i> (1984)
		16	Koeva-Todorovska (1985)
		32	Hocquette (1922)
		32	Propach (1940)
<i>D. fissum</i> subsp. <i>sordidum</i>		16	Rico <i>et al.</i> (1981)
	8	16	Blanché (1991)
<i>D. bolosii</i>		18	Blanché i Molero (1983)
	9	18	Blanché (1991)
<i>D. pentagynum</i>	8		Ruíz de Clavijo i Uberta (1982)
	8		Blanché <i>et al.</i> (1985)
		16	Queirós (1990, 1991)
	8	16	Blanché (1991)
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>emarginatum</i>		16	Otonello <i>et al.</i> (1985)
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>nevadense</i>	8		Blanché <i>et al.</i> (1985)
	8	16	Blanché (1991)
<i>D. staphisagria</i>		16	Hocquette (1922)
		16	Lewitsky (1931)
		16	Gregory (1941)
	8		Maire (1964)
	8	16	Blanché (1991)
		32	Langlet (1927)
		32	Gregory (1941)
	16		Maire (1964)
<i>D. pictum</i> subsp. <i>pictum</i>		16	Gregory (1941)
		16	Contandriopoulos i Cardona (1984)
		16	Verlaque <i>et al.</i> (1991)
	8		Blanché (1991)
<i>D. pictum</i> subsp. <i>requieni</i>		16	Kurita (1957)
		16	Al-Kelidar i Richards (1981)
		16	Contandriopoulos i Cardona (1984)
		16	Verlaque <i>et al.</i> (1991)

TAULA 6.2. Nombres cromosòmics prèviament coneguts en espècies de *Delphinium* de la Mediterrània occidental. (Continuació.)

Tàxon	n	2n	Autor i any
<i>D. peregrinum</i>		16	Gregory (1941)
		16	Demiriz (1980)
		16	Koeva-Todorovska (1985)
<i>D. halteratum</i>		16	Campo i Romano (1995)
<i>D. verdunense</i>	8		Tjebbes (1928)
		16	Lewitsky (1931)
	8		Mehra i Ramanandan (1972)
		16	Al-Kelidar i Richards (1981)
	8		Blanché <i>et al.</i> (1985)
		16	Queirós (1990)
<i>D. gracile</i>	8	16	Blanché (1991)
	8		Pastor <i>et al.</i> (1984)
	8		Gallego i Aparicio (1990)
	8	16	Blanché (1991)
<i>D. cossonianum</i>	8	16	Blanché <i>et al.</i> (1990)
<i>D. balansae</i>		16	Quézel (1957)
	8		Galland (1990 <i>in litt.</i>)
	8	16	Blanché <i>et al.</i> (1990)
<i>D. macropetalum</i>	8	16	Blanché <i>et al.</i> (1990)
<i>D. nanum</i>	8		Blanché <i>et al.</i> (1985)
<i>D. obcordatum</i>	8	16	Blanché <i>et al.</i> (1990)
<i>D. favargerii</i>	8	16	Blanché <i>et al.</i> (1990)

recomptes fets dins la tribu (Molero *et al.*, inèd.), sense comptar-hi els que presentem en aquesta memòria, un 58 % correspon al nivell diploide ($2n = 16$), un 37 % al tetraploide ($2n = 32$) i un 2 % a l'hexaploide ($2n = 48$). Entre les espècies de la zona estudiada, els diploides representen un 64 %, els triploides, un 5 % i els tetraploides, un 30 %; no hi ha cap hexaploide i fins al moment només hem detectat un dispoloide, amb $2n = 18$ (*D. bolosii*) (Blanché i Molero, 1983; Blanché, 1991).

Les alteracions del nombre cromosòmic han seguit, dins el conjunt de la tribu, dues vies diferents segons el caràcter anual o perenne dels gèneres. En els tàxons perennes pren molta importància la poliploidia com a via de diversificació, mentre que la dispoloïdia hi ha tingut un paper molt secundari. En els gèneres o subgèneres anuals, la situació s'inverteix; la poliploidia hi és pràcticament nul·la, mentre que adquireix més importància la dispoloïdia com a possible via d'especiació (Giménez, 1995). Dins la dispoloïdia, també s'intueixen dues tendències divergents; mentre que en *Aconitum*

TAULA 6.3. Nombres cromosòmics prèviament coneguts en espècies de *Consolida* de la Mediterrània occidental.

Tàxon	n	2n	Autor i any
<i>C. regalis</i>		16	Hocquette (1922)
		16	Langlet (1927)
		16	Tjebbes (1927, 1928)
		16	Tischler (1927, 1934)
		16	Lewitsky (1931)
		16	Gregory (1941)
		16	Moore (1982)
		16	Kurita (1965)
		16	Bolkhovskikh <i>et al.</i> (1969)
		16	Skalinska & Pogal (1971)
		16	Trifonova (1973)
		16	Hindakova (1974)
		16	Dvorak i Dadakova (1977)
		16	Popova i Ceschmedjeiv (1978)
		16	Dvorak i Grull (1978)
		16	Loon i Snelders (1979)
		16	Al-Kelidar i Richards (1981)
		16	Sopova i Sekovsky (1981)
		16	Hong de-Yuan (1986)
		16	Ertugrul i Beyazoglu (1989)
		16	Giménez (1995)
<i>C. mauritanica</i>	8	16	Blanché <i>et al.</i> (1987)
<i>C. pubescens</i>	8	16	Blanché <i>et al.</i> (1987)
<i>C. ajacis</i>		16	Guignard (1889)
		16	Osterwalder (1898)
		16	Langlet (1927)
		16	Tjebbes (1927, 1928)
		16	Gregory (1941)
		16	Kurita (1955, 1957)
		16	Legro (1961)
	8	16	Basak i Jain (1963)
	8		Maire (1964)
	8		Mehra i Ramanandan (1972)
		16	Koul i Gohil (1973)
		16	Mandal i Basu (1977)
	8		Singh i Jain (1979)
		16	Loon (1980)
	8		Singh (1982)
		16	Subramanian (1985)
	8	16	Blanché <i>et al.</i> (1987)
	8		Bir <i>et al.</i> (1987)

TAULA 6.3. Nombres cromosòmics prèviament coneguts en espècies de *Consolida* de la Mediterrània occidental. (Continuació.)

Tàxon	n	2n	Autor i any
<i>C. ajacis</i> (cont.)	12	24	Bönicke (1911)
			Maire (1964)
<i>C. orientalis</i>	8	24	Mandal i Basu (1978)
		16	Beckman (1928)
		16	Gregory (1941)
			Maire (1964)
		16	Bolkhovskikh <i>et al.</i> (1969)
	8	16	Trifonova (1973)
		16	Koeva-Todorovska i Nenova (1977)
		16	Demiriz (1980)
		16	Al-Kelidar i Richards (1981)
		16	Blanché <i>et al.</i> (1987)
	8	16	Ertugrul i Beyazoglu (1989)
			Baltisberger i Charpin (1989)

TAULA 6.4. Nombres de base i cromosòmics en les *Delphinieae*.**

Gènere	Nombre de base: x	Dotació cromosòmica: 2n
<i>Aconitum</i>	8, 9*, 10*, 13*	16, 18*, 24*, 26*, 30*, 32, 34*, 40*, 46*, 48, 52*, 64*
<i>Delphinium</i>	8, 9*, 10*	16, 18*, 20*, 24*, 32, 48*
<i>Consolida</i>	7*, 8, 9*	14*, 16, 18*, 24*
<i>Aconitella</i>	6*, 8, 9*	12*, 16, 18*

** (segons Molero *et al.*, inèd.) * nombres poc freqüents.

i *Delphinium* la dispoloidia, fins al moment actual, ha estat exclusivament ascendent, *Consolida* i *Aconitella* en presenten tant d'ascendent com de descendent.

Pel que fa a la morfologia dels cromosomes, en general es tracta d'un grup de plantes amb una considerable similitud de cariotips, caracteritzats per una gran asimetria, la majoria pertanyents a les classes 3B i 3C de Stebbins. El cariotip model de les *Delphinieae* està constituït per dues parelles de cromosomes llargs força simètrics (metacèntrics o submetacèntrics) i sis de progressivament més curts, molt més asimètrics (acrocèntrics, subacrocèntrics o telocèntrics) (Langlet, 1932; Gregory, 1941; Kurita, 1955; Stebbins, 1971; Blanché *et al.*, 1987; Trifonova, 1990; Blanché *et al.* 1987, 1990; Blanché, 1991; etc.). Aquests cariotips, en què es distingeixen clarament dos tipus de cromosomes per la seva mida, han estat anomenats *bimodals* (Stebbins, 1971). La tendència evolutiva dins la tribu, apuntada per

Trifonova (1990), és el canvi de nombre cromosòmic, l'augment de la asimetria del cariotip i la reducció de la mida dels cromosomes.

6.2. MATERIAL I MÈTODES

6.2.1. MATERIAL

El material vegetal emprat per a fer els estudis citogenètics ha estat exclusivament meristemes radiculars. Segons el cicle vital de la planta, els meristemes s'han obtingut, bé a partir de plàntules procedents de germinació de granes, en el cas de les espècies anuals (vegeu el capítol 3), bé d'individus trasplantats a testos, recollits en les seves poblacions naturals, en els tàxons perennes. En aquest darrer cas, els individus s'han transportat vius a l'hivernacle en torretes, procurant conservar el pa de terra original. Hem comprovat empíricament que l'estrès hídric (dos o tres dies sense regar), afavoreix notablement l'increment d'arrels joves, susceptibles de presentar divisions mitòtiques.

Els meristemes radiculars han servit per a cercar mitosis somàtiques que, si la qualitat de les plaques obtingudes era l'adient, han permès dur a terme el recompte del nombre cromosòmic i l'estudi detallat del cariotip.

Hem estudiat citogenèticament totes les poblacions consignades a la taula 6.7. Les úniques espècies que no hem considerat, perquè les seves poblacions ja havien estat prèviament revisades, són: *A. lycoctonum*, *A. anthora* i *A. napellus* (Molero *et al.*, 1995), *D. montanum* (Blanché, 1991), *D. fissum* subsp. *sordidum* (Rico *et al.*, 1981; Blanché, 1991), *D. gracile* (Blanché, 1991), *D. cossonianum* (Blanché *et al.*, 1990), *D. balansae* (Blanché *et al.*, 1990) i *C. pubescens* (Blanché *et al.*, 1987).

6.2.2. METODOLOGIA

Presa de mostres i escurçament

Per obtenir les arrels, es tomben els testos amb molta cura per tal de no desmuntar gaire el pa de terra i malmetre la planta. Les puntes d'arrel cal que siguin ben joves i blanques per a assegurar-nos que estiguin en creixement i, conseqüentment, que hi hagi divisions mitòtiques. És recomanable que abans d'iniciar els tractaments les arrels romanguin submergides uns quants minuts en aigua destil·lada per a eliminar les restes de terra que puguin portar. Per tal d'evitar al màxim superposicions i recargolaments entre els cromosomes (especialment llargs en aquesta tribu) i facilitar les tasques de recompte i de confecció del cariotip, hem fet, abans de

la fixació, un pretractament amb un agent antimitòtic amb la finalitat d'escurçar-los. A aquest efecte els hem aplicat 8-hidroxiquinoleïna 0,002 M (Tjio i Levan, 1950) durant dues hores a 4 °C; per eliminar després aquesta substància, es renten les mostres submergint-les en aigua destil·lada durant 5 minuts.

Fixació

Es traspassen les radícules a un recipient amb el *reactiu de Farmer* [mescla d'etanol absolut i àcid acètic glacial (3:1 V/V)] i s'hi mantenen, com a mínim, 24 hores, havent-ho posat al refrigerador. En aquestes condicions, el material es pot conservar durant força temps.

Estovament

La mateixa constitució de l'arrel i els tractaments als quals ha estat sotmesa fan que les mostres sovint restin força endurides i els calgui un estovament, amb dues finalitats. D'una banda, per a facilitar l'aixafament o *squash* i, de l'altra, per a millorar la penetració del colorant. Aquest estovament s'assoleix mitjançant una hidròlisi àcida amb àcid clorhídric 1N, a una temperatura de 60 °C (en una placa calefactora model 156 Selecta), de 5 a 8 minuts. De nou, el procés s'atura submergint les mostres en aigua destil·lada durant uns 5 minuts.

Tinció

La tinció de les radícules es realitza mitjançant la immersió en orceïna acètica al 2 %, a temperatura ambiental. Es deixen en maceració 24 hores (Kawano, 1965) per facilitar la penetració del colorant, tot i que l'acció d'aquest és gairebé immediata.

Preparació i muntatge

Amb l'ajut d'un estereoscopi binocular (Zeiss model DRC) es fragmenten les radícules i se'n selecciona la zona apical, lleugerament per sota de la còfia (que s'elimina) i més amunt de la zona de pèls absorbents. Es munten en un medi d'àcid acètic 45 %-glicerol (9:1), substància que ajudarà a clarificar el citoplasma, es cobreix amb un cobreobjectes i es procedeix a l'aixafament. Si interessa conservar la preparació, se segella amb DPX, procurant que no hi entri aire. En aquestes condicions, les preparacions es poden mantenir, sense pèrdua de les seves característiques, d'un a dos mesos al refrigerador (4 °C).

Observació

Les observacions han estat realitzades mitjançant un microscopi òptic Zeiss, a 100 augments per rastrejar la preparació, i a 1.000 a l'hora de seleccionar les plaques i estudiar-les. Quan hem trobat cinc plaques de bona qualitat, hem procedit a dibuixar-ne la projecció mitjançant un microscopi Zeiss model Axioscop equipat amb una càmera clara, a 2.500 augments, per a poder prendre, posteriorment, les mesures pertinents. De les millors plaques, se n'han pres fotografies a 1.000 augments. Sovint els cromosomes, es disposen en diferents plans i resulta impossible enfocar-los tots alhora, cosa que dificulta extraordinàriament l'obtenció de bones fotografies; en aquests casos, s'han pogut comptar i dibuixar enfocant i desenfocant amb el cargol micromètric. Tots els dibuixos i negatius són conservats al Laboratori de Botànica.

6.2.3. PARÀMETRES I ÍNDEXS MESURATS

Les dimensions dels cromosomes han servit de base per a l'elaboració del cariotip, seguint els consells de Bentzer *et al.* (1971), Löve i Löve (1975) i Favarger (1978). Com és habitual en els treballs citogenètics, hem dibuixat l'idiograma haploide i hi hem indicat la fórmula cromosòmica corresponent, segons la terminologia de Levan *et al.* (1964). Les dades especificades en el cariotip han estat les següents: la mitjana i l'error estàndard de les longituds del braç llarg (L), del braç curt (C) i del total (L + C) de cada parell de cromosomes homòlegs, expressat en μm , la longitud cromosòmica mitjana del cariotip i, si escau, la presència de satèl·lits i de constriccions secundàries.

Un paràmetre que permet també relacionar les dades obtingudes amb altres cariotips és l'índex centromèric (IC), definit per Shindo i Kamemoto (1963) i expressat per la fórmula:

$$\text{IC} = 100 \times C / (L + C)$$

Indica el percentatge que representa el braç curt en relació a la llargada total del cromosoma.

La relació entre la llargada del braç llarg i la del braç curt de cada parell de cromosomes homòlegs (R de Levan) dóna idea de la posició del centròmer. Levan *et al.* (1964) estableixen uns tipus de cromosomes, segons els valors d'aquest índex, com podeu veure a la taula 6.5.

El grau de simetria dels cromosomes i del conjunt del cariotip queda reflectit pels següents índexs:

a) Índexs d'asimetria de Bazzichelli (1967); indiquen el tant per cent de longitud que aporta cada braç al cariotip. Es calculen a partir de les següents fórmules:

$$\% L = 100 (L / \sum L + C)$$

$$\% C = 100 (C / \sum L + C)$$

b) Índex d'asimetria de Stebbins (1971); estableix dotze classes a partir de la relació entre la longitud del cromosoma més llarg i el més curt del cariotip i les freqüències dels quocients dels braços (taula 6.6).

c) Índexs d'asimetria de Romero-Zarco; proposats per Romero (1986), són els dos següents:

$$A_1 = 1 - [\sum (C/L)] n \quad \text{índex d'asimetria intracromosòmica}$$

$$A_2 = S / X \quad \text{índex d'asimetria intercromosòmica}$$

on X expressa la mitjana de la longitud dels cromosomes i S, la desviació estàndard corresponent. A_2 també es coneix com a *coeficient de dispersió de Pearson*. Aquests índexs presenten dos avantatges. D'una banda, permeten la representació gràfica del cariotip en un sistema de coordenades (A_1 i A_2), la qual fa possible la comparació de cariotips, i de l'altra, discriminen més bé que les classes de Stebbins, per a rangs taxonòmics infragenèrics (Romero, 1986; Giménez, 1995).

Taula 6.5. Classificació dels cromosomes segons Levan *et al.* (1964).

R	Classe	Posició del centròmer	Tipus de cromosoma
$R = 1,0$	M	Punt medial	Metacèntric
$1,0 \leq R < 1,7$	m	Regió medial	Metacèntric
$1,7 \leq R < 3,0$	sm	Regió submedial	Submetacèntric
$3,0 \leq R < 7,0$	st	Regió subterminal	Subacrocentric
$7,0 \leq R < 39,0$	t	Regió terminal	Acrocentric
$39,0 \leq R < \infty$	T	Punt terminal	Telocèntric

Taula 6.6. Classes d'asimetria de Stebbins (1971).

Relació entre el cromosoma més llarg i el més curt	% de cromosomes amb $R > 2:1$			
	0	1 - 50	51 - 99	100
$< 2:1$	1A	2A	3A	4A
$2:1 - 4:1$	1B	2B	3B	4B
$> 4:1$	1C	2C	3C	4C

Per agilitzar i facilitar les tasques d'elaboració del cariotip, tot el tractament estadístic bàsic de les dades, la conversió de les mesures, el càlcul dels índexs anteriorment descrits i la representació dels idiogrames haploides s'han portat a terme mitjançant el programari (*software*) d'un full de càlcul Lotus per a Windows, versió 4.1. A partir d'aquest programa, J. Simon ha creat un conjunt de macros, incorporades al full de càlcul model amb les instruccions de programació adients, que permeten automatitzar tots els procediments havent-hi entrat simplement les mesures de cadascun dels braços dels cromosomes; constitueixen el programa Cario (inèd.). Ara bé, un aspecte de gran transcendència, com és l'aparellament dels cromosomes, fonamental per a la correcta elaboració del cariotip, no s'ha deixat al total arbitri de les macros, ja que alguns dels criteris que hi intervenen són difícils d'informatitzar. Si bé hem fet servir les macros, sempre hem efectuat un examen posterior dels aparellaments suggerits per l'ordinador.

6.3. RESULTATS

Hem estudiat el nombre cromosòmic i el cariotip de 18 poblacions, corresponents a 12 espècies diferents. Segons les referències bibliogràfiques de què disposem, *D. sylvaticum* és l'única espècie que no havia estat mai comptada, i tampoc no s'havien estudiat els cariotips de *D. verdunense* i *D. staphisagria*.

A la taula 6.7 indiquem, a fi que puguin comparar-se, els recomptes cromosòmics obtinguts a partir de l'anàlisi de les plaques mitòtiques, la fórmula cromosòmica, la longitud cromosòmica mitjana, la classe de Stebbins, els índexs de Romero-Zarco i el nombre de cromosomes satellitífers.

La dotació cromosòmica de la majoria de tàxons revisats és de $2n = 16$, que confirma plenament $x = 8$ com a nombre de base habitual a la tribu, excepte en les dues poblacions de *D. bolosii* i les tres de *D. staphisagria*, en què hem obtingut en tots els casos $2n = 18$.

Totes les poblacions analitzades presenten un cariotip bimodal, amb un o dos cromosomes llargs (fins a $17 \mu\text{m}$, el més llarg) metacèntrics o submetacèntrics, i la resta, majoritàriament acrocèntrics i gradualment més petits (fins a $3 \mu\text{m}$, el més petit). De fet, podríem agrupar els tàxons estudiats en tres grans grups segons la morfologia del seu cariotip: els de fórmula $2n = 18$ (*D. bolosii* i *D. staphisagria*), amb una parella de cromosomes llargs i vuit de més petits, i els de fórmula de $2n = 16$, repartits en dos grups, uns que només tenen una parella de cromosomes llargs (el subgènere *Delphinium*) i uns altres que en presenten dues i que s'ajusten al cariotip model de la tribu (la resta de tàxons). Els cromosomes són en conjunt força llargs; l'interval de variació de la seva longitud mitjana va de $5,10$ a $9,69 \mu\text{m}$. Els euploides pertanyen a la classe 3B de Stebbins,

TAULA 6.7. Resum de les característiques cromosòmiques dels tàxons estudiats.

Espècie	Població	2n	Fórmula	Long.	St.	A1	A2
<i>D. fissum</i> subsp. <i>fissum</i>	FIS3	16	1m + 1m ^{sat} + 6st	8,46	3B	0,67	0,37
	FIS4	16	1m + 1m ^{sat} + 5st + 1st ^{sat}	7,91	3B	0,64	0,38
<i>D. bolosii</i>	BOL1	18	1sm + 5st + 3st ^{sat}	7,10	3C	0,72	0,33
	BOL2	18	1m + 8st	8,42	3C	0,73	0,36
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>emarginatum</i>	EMA1	16	1m + 3sm + 4st	7,09	3B	0,61	0,39
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>nevadense</i>	NEV1	16	1m + 1sm + 5st + 1st ^{sat}	9,69	3B	0,68	0,41
<i>D. sylvaticum</i>	SYL1	16	1m + 2sm + 4st + 1st ^{sat}	7,71	3B	0,63	0,39
<i>D. staphisagria</i>	STA1	18	1m + 2sm + 6st	6,90	3C	0,69	0,48
	STA2	18	1m ^{sat} + 1sm ^{sat} + 6st + 1t	8,00	3C	0,71	0,51
	STA3	18	1m + 8st	7,60	3C	0,69	0,46
<i>D. pictum</i>	PIC1	16	2m + 1sm + 5st	8,54	3B	0,60	0,36
	PIC2	16	1m ^{sat} + 3sm + 4st	9,22	3B	0,61	0,38
<i>D. verdunense</i>	VER1	16	1sm + 7st	5,29	3B	0,74	0,29
	VER3	16	1sm + 1st + 1st ^{sat}	5,13	3B	0,76	0,27
<i>D. obcordatum</i>	OBC1	16	1sm + 7st	5,75	3B	0,75	0,30
<i>D. favargerii</i>	FAV3	16	1sm + 7st	5,10	3B	0,72	0,30
<i>C. mauritanica</i>	MAU1	16	2m + 5st + 1t	8,21	3B	0,65	0,38
<i>C. ajacis</i>	AJA1	16	1m + 1m ^{sat} + 6st	7,07	3B	0,60	0,47

Long. = Longitud cromosòmica mitjana expressada en µm; St.= Classe de Stebbins; A1 i A2 = índexs d'asimetria de Romero-Zarco; sat.= cromosomes satel·litífers. Per a més aclariments, vegeu el text.

mentre que els disploides amb $2n = 18$ corresponen a la classe 3C. Els índexs de Romero-Zarco oscil·len entre 0,60-0,76 per A_1 i 0,27-0,51 per A_2 .

Són força corrents els cromosomes satel·litífers. Els satèl·lits tenen tendència a presentar-se en els parells de cromosomes llargs, tot i que aquest és un aspecte molt variable a escala interpoblacional. Cal remarcar que aquests elements poden semblar molt inconstants, fins i tot entre plaques d'un mateix individu, ja que moltes vegades es trenquen en el procés d'aixafament i llavors no es detecten. No hem observat cromosomes B ni constriccions secundàries en cap de les poblacions estudiades.

Hem representat els índexs de Romero-Zarco en dos tipus de gràfics de dispersió de punts. El primer, bidimensional (figura 6.1), és un sistema de coordenades en què x correspon a l'índex d'asimetria intracromosòmica (A_1) i y a l'asimetria intercromosòmica (A_2). Aquest gràfic només dóna idea de la asimetria dels cariotips. El segon gràfic (figura 6.2) és tridimensional i relaciona la asimetria amb la longitud total del complement cromosòmic. Tot i que el segon gràfic conté el primer i pot semblar redundant, els presentem tots dos perquè els punts situats a l'espai són més difícils d'agrupar i d'interpretar en un sistema tridimensional. A partir d'aquesta figura es pot observar que els punts corresponents a poblacions de les mateixes espècies o a tàxons propers filogenèticament s'agrupen força bé. Intracromosòmicament, les espècies anuals del subgènere *Delphinium* registren els valors d'asimetria més alts, seguides pels tàxons amb $2n = 18$ i després per la resta. Intercromosòmicament, els valors més elevats es donen en les poblacions de *D. staphisagria*, i els més baixos en el subgènere *Delphinium*, dins el qual es troben, a la vegada, els cromosomes més petits.

Els resultats detallats per a cadascuna de les poblacions estudiades, l'idiograma haploide —representació tipus dels cromosomes en ordre decreixent de longitud total, amb els satèl·lits, si fa al cas—, la fotografia o dibuix d'una placa metafàsica i les dades numèriques, són indicats a les taules compreses entre la 6.8 i la 6.25.

6.4. DISCUSSIÓ

6.4.1. CONSIDERACIONS GENERALS

Els nostres resultats confirmen el nombre de base $x = 8$ com a majoritari en la tribu. Durant molt de temps es va creure que aquest nombre era molt estable (Gregory, 1941; Kurita, 1955; Tamura, 1967, 1995; Al-Kelidar i Richards, 1981), però cal reconèixer, a partir dels recomptes disploides aïllats que han aparegut darrerament (Gagnidze i Zakharyeva, 1977; Hong De-Yuan, 1986; Blanché, 1991; Giménez, 1995), i els que hem obtingut nosaltres, que hi ha com a mínim cinc nombres de base secundaris dins la tribu. A la Mediterrània occidental,

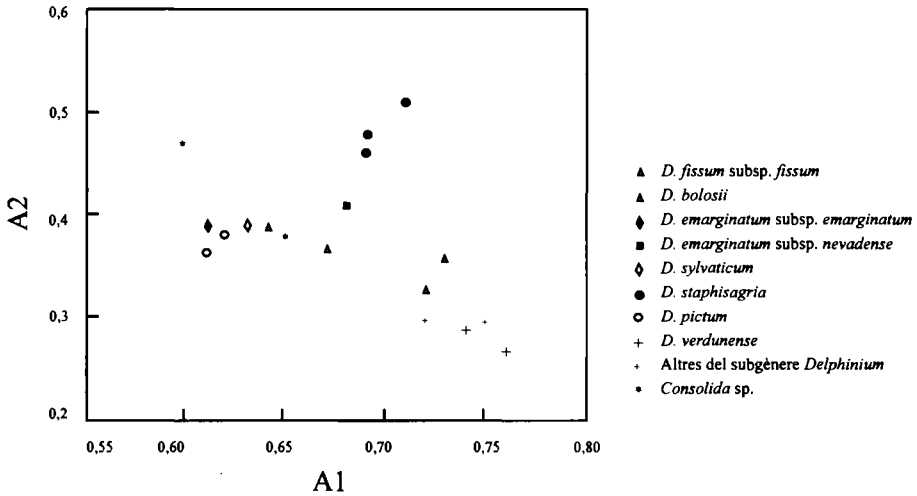


FIGURA 6.1. Representació bidimensional dels índexs de Romero-Zarco (Romero, 1986).

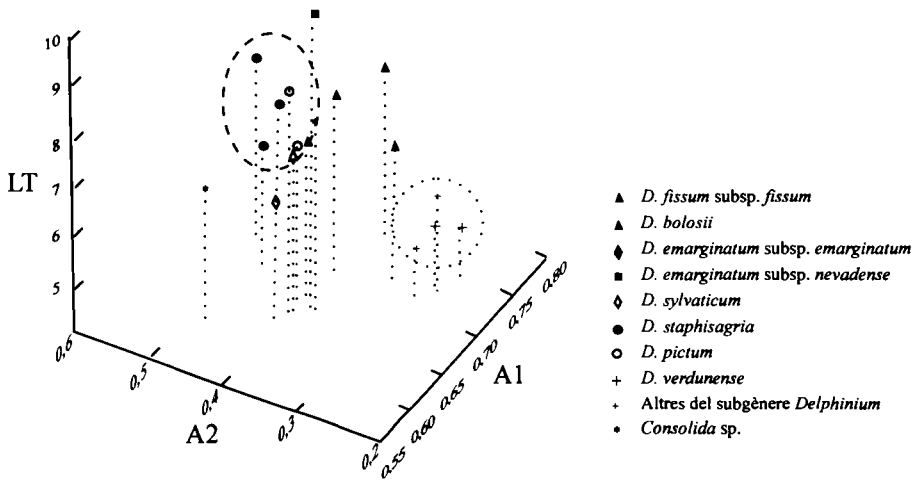
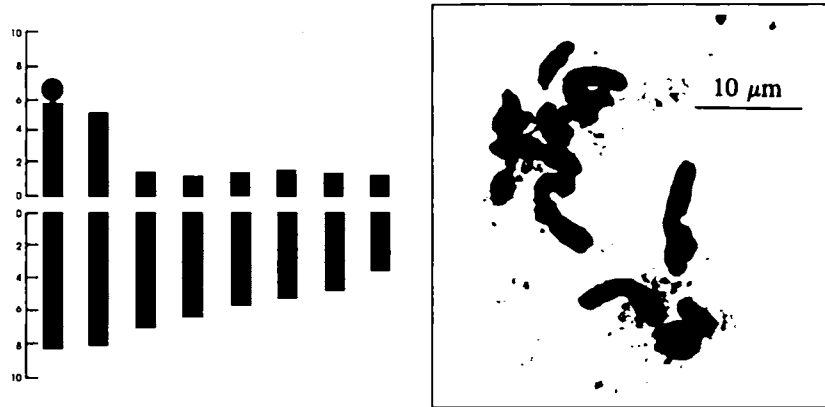


FIGURA 6.2. Representació dels índexs de Romero-Zarco (Romero, 1986), en relació amb la longitud total del complement cromosòmic.

Punts encerclats per --- : subgènere *Staphisagria*

Punts encerclats per : subgènere *Delphinium*

TAULA 6.8. Característiques cromosòmiques de *D. fissum* subsp. *fissum* (FIS3).

Localitat:

Ga; Alps Marítims, Saint Dalmas de Tende

Fórmula cromosòmica:

$$2n = 2x = 16 = 1m + 1m^{sat} + 6st$$

Longitud cromosòmica mitjana:

$$8,46 \pm 1,17 \mu m$$

Classe de Stebbins:

3B

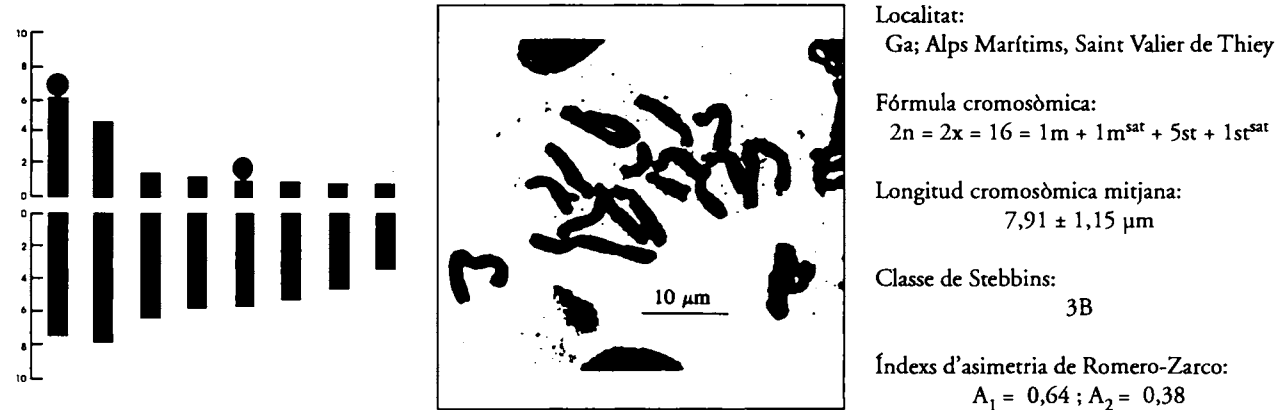
Índexs d'asimetria de Romero-Zarco:

$$A_1 = 0,67 ; A_2 = 0,37$$

Parell núm.	Long. del braç llarg m ± ES	Long. del braç curt m ± ES	Longitud total m ± ES	R = L/C	Tipus de Levan	Índexs de Bazzichelli		IC	Sat.
						L%	C%		
I	8,32 ± 0,22	5,57 ± 0,28	13,89 ± 0,31	1,42	m	12,30	8,23	40,08	C
II	8,09 ± 0,22	5,16 ± 0,20	13,26 ± 0,31	1,57	m	11,96	7,63	38,95	—
III	6,96 ± 0,16	1,33 ± 0,05	8,29 ± 0,17	5,22	st	10,29	1,97	16,08	—
IV	6,38 ± 0,17	1,07 ± 0,06	7,45 ± 0,18	5,95	st	9,43	1,59	14,40	—
V	5,86 ± 0,17	1,22 ± 0,06	7,08 ± 0,16	4,81	st	8,66	1,80	17,21	—
VI	5,39 ± 0,11	1,33 ± 0,04	6,73 ± 0,13	4,04	st	7,97	1,97	19,83	—
VII	4,90 ± 0,13	1,25 ± 0,05	6,15 ± 0,13	3,93	st	7,24	1,84	20,28	—
VIII	3,80 ± 0,06	1,02 ± 0,04	4,81 ± 0,09	3,74	st	5,62	1,50	21,08	—

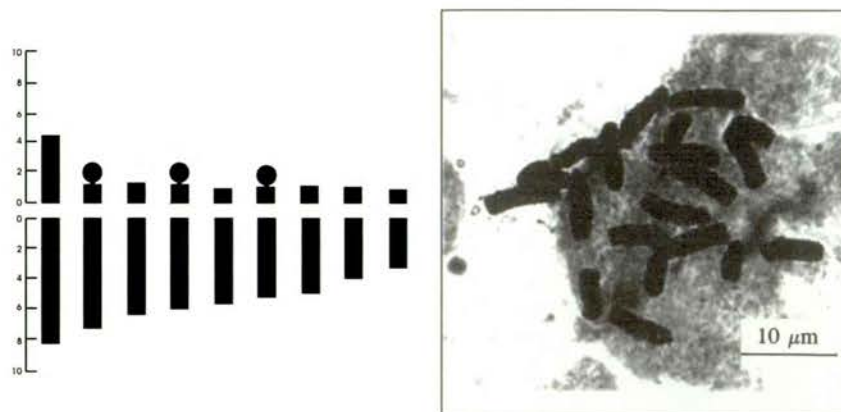
Les mesures són expressades en µm. Vegeu el text.

TAULA 6.9. Característiques cromosòmiques de *D. fissum* subsp. *fissum* (FIS4).



Parell núm.	Long. del braç llarg m ± ES	Long. del braç curt m ± ES	Longitud total m ± ES	R = L/C	Tipus de Levan	Índexs de Bazzichelli		IC	Sat.
						L%	C%		
I	7,37 ± 0,30	6,15 ± 0,32	13,51 ± 0,61	1,20	m	11,64	9,72	45,49	C
II	7,60 ± 0,36	4,64 ± 0,22	12,24 ± 0,56	1,64	m	12,01	7,33	37,91	—
III	6,12 ± 0,33	1,51 ± 0,11	7,63 ± 0,29	4,06	st	9,67	2,38	19,77	—
IV	5,63 ± 0,30	1,45 ± 0,06	7,08 ± 0,31	3,88	st	8,89	2,29	20,49	—
V	5,54 ± 0,23	1,10 ± 0,07	6,64 ± 0,28	5,03	st	8,75	1,74	16,59	C
VI	5,19 ± 0,26	1,13 ± 0,05	6,32 ± 0,29	4,59	st	8,20	1,79	17,89	—
VII	4,44 ± 0,26	1,13 ± 0,05	5,57 ± 0,26	3,92	st	7,01	1,79	20,31	—
VIII	3,31 ± 0,18	0,99 ± 0,05	4,29 ± 0,22	3,35	st	5,22	1,56	22,97	—

Les mesures són expressades en µm. Vegeu el text.

TAULA 6.10. Característiques cromosòmiques de *D. bolosii* (BOL1).

Localitat:

Hs; Lleida, Rubió de Baix

Fórmula cromosòmica:

$$2n = 2x = 18 = 1sm + 5st + 3st^{sat}$$

Longitud cromosòmica mitjana:

$$7,10 \pm 0,82 \mu m$$

Classe de Stebbins:

3C

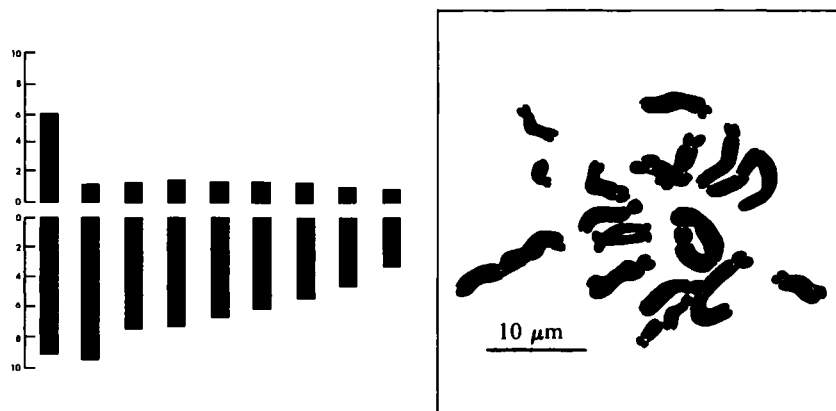
Índexs d'asimetria de Romero-Zarco:

$$A_1 = 0,72 ; A_2 = 0,33$$

Parell núm.	Long. del braç llarg m ± ES	Long. del braç curt m ± ES	Longitud total m ± ES	R = L/C	Típus de Levan	Índexs de Bazzichelli L% C%	IC	Sat.
I	8,18 ± 0,53	4,47 ± 0,27	12,64 ± 0,66	1,83	sm	12,80 6,99	35,32	—
II	7,16 ± 0,39	1,22 ± 0,08	8,38 ± 0,42	5,88	st	11,21 1,91	14,53	C
III	6,24 ± 0,36	1,39 ± 0,07	7,63 ± 0,35	4,48	st	9,76 2,18	18,25	—
IV	5,92 ± 0,24	1,28 ± 0,07	7,19 ± 0,27	4,64	st	9,26 2,00	17,74	C
V	5,48 ± 0,19	1,19 ± 0,05	6,67 ± 0,19	4,61	st	8,58 1,86	17,83	—
VI	5,10 ± 0,26	1,16 ± 0,09	6,26 ± 0,19	4,40	st	7,99 1,82	18,52	C
VII	4,76 ± 0,16	1,22 ± 0,04	5,97 ± 0,19	3,90	st	7,44 1,91	20,39	—
VIII	3,77 ± 0,14	1,22 ± 0,12	4,99 ± 0,18	3,10	st	5,90 1,91	24,42	—
IX	3,13 ± 0,12	1,02 ± 0,07	4,15 ± 0,11	3,09	st	4,90 1,59	24,48	—
			Σ 63,89			Σ 77,85 Σ 22,15		

Les mesures són expressades en µm. Vegeu el text.

TAULA 6.11. Característiques cromosòmiques de *D. bolosii* (BOL2).



Localitat:

Hs; Tarragona, Ulldemolins

Fórmula cromosòmica:

$$2n = 2x = 18 = 1m + 8st$$

Longitud cromosòmica mitjana:

$$8,42 \pm 1,07 \mu m$$

Classe de Stebbins:

3C

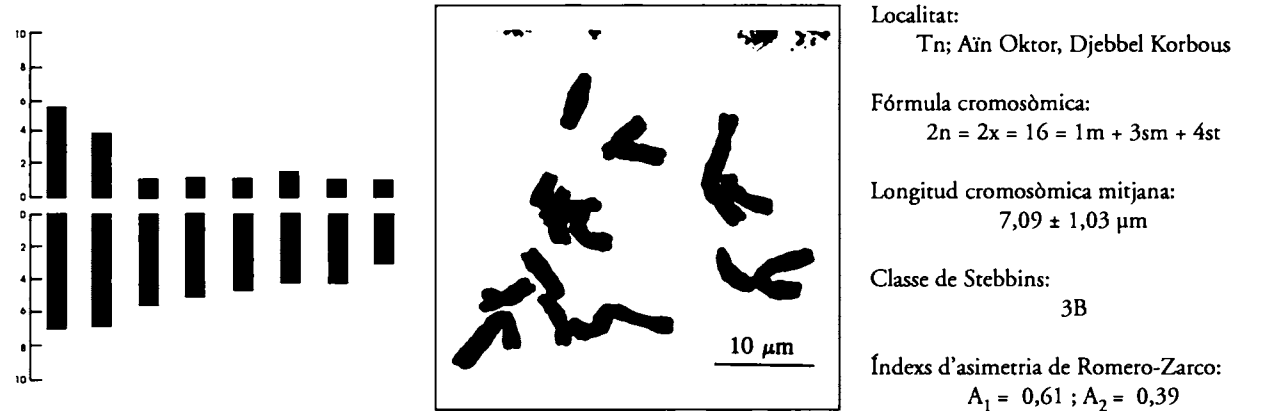
Índexs d'asimetria de Romero-Zarco:

$$A_1 = 0,73 ; A_2 = 0,36$$

Parell núm.	Long. del braç llarg m ± ES	Long. del braç curt m ± ES	Longitud total m ± ES	R = L/C	Tipus de Levan	Índexs de Bazzichelli L% C%	IC	Sat.
I	9,22 ± 0,46	6,00 ± 0,38	15,23 ± 0,68	1,54	m	12,17 7,92	39,43	—
II	9,57 ± 0,41	1,42 ± 0,05	10,99 ± 0,44	6,73	st	12,62 1,87	12,93	—
III	7,40 ± 0,27	1,48 ± 0,17	8,87 ± 0,43	5,00	st	9,76 1,95	16,67	—
IV	7,16 ± 0,43	1,51 ± 0,10	8,67 ± 0,42	4,75	st	9,45 1,99	17,39	—
V	6,67 ± 0,43	1,33 ± 0,05	8,00 ± 0,42	5,00	st	8,80 1,76	16,67	—
VI	6,12 ± 0,41	1,31 ± 0,04	7,42 ± 0,38	4,69	st	8,07 1,72	17,58	—
VII	5,42 ± 0,40	1,31 ± 0,06	6,73 ± 0,42	4,16	st	7,15 1,72	19,40	—
VIII	4,50 ± 0,31	1,13 ± 0,08	5,63 ± 0,35	3,97	st	5,93 1,49	20,10	—
IX	3,34 ± 0,19	0,93 ± 0,05	4,26 ± 0,21	3,59	st	4,40 1,22	21,77	—

Les mesures són expressades en µm. Vegeu el text.

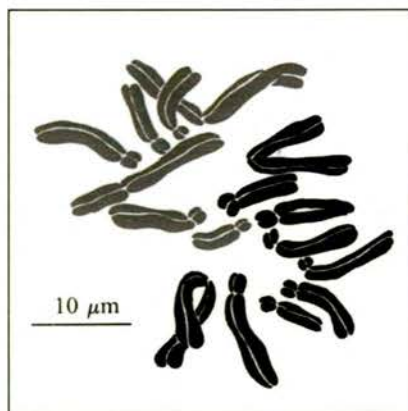
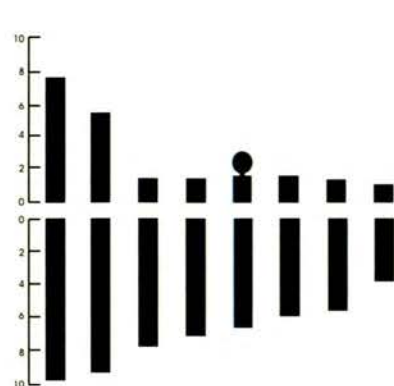
TAULA 6.12. Característiques cromosòmiques de *D. emarginatum* subsp. *emarginatum* (EMA1).



Parell núm.	Long. del braç llarg m ± ES	Long. del braç curt m ± ES	Longitud total m ± ES	R = L/C	Tipus de Levan	Índexs de Bazzichelli		IC	Sat.
						L%	C%		
I	6,89 ± 0,17	5,51 ± 0,14	12,50 ± 0,25	1,27	m	12,32	9,71	44,08	—
II	6,82 ± 0,16	3,86 ± 0,20	10,67 ± 0,31	1,77	sm	12,01	6,80	36,14	—
III	5,60 ± 0,09	1,04 ± 0,04	6,64 ± 0,11	5,36	st	9,87	1,84	15,72	—
IV	4,99 ± 0,03	1,25 ± 0,05	6,24 ± 0,05	4,00	st	8,79	2,20	20,00	—
V	4,61 ± 0,05	1,25 ± 0,04	5,86 ± 0,06	3,70	st	8,13	2,20	21,29	—
VI	4,09 ± 0,08	1,57 ± 0,06	5,66 ± 0,07	2,61	sm	7,21	2,76	27,69	—
VII	4,09 ± 0,15	1,10 ± 0,03	5,19 ± 0,14	3,71	st	7,21	1,94	21,23	—
VIII	2,78 ± 0,08	1,19 ± 0,04	3,97 ± 0,08	2,34	sm	4,91	2,10	29,93	—

Les mesures són expressades en µm. Vegeu el text.

TAULA 6.13. Característiques cromosòmiques de *D. emarginatum* subsp. *nevadense* (NEV1).



Localitat:

Hs; Granada, Vereda de la Estrella

Fórmula cromosòmica:

$$2n = 2x = 16 = 1m + 1sm + 5st + 1st^{sat}$$

Longitud cromosòmica mitjana:

$$9,69 \pm 1,52 \mu m$$

Classe de Stebbins:

3B

Índexs d'asimetria de Romero-Zarco:

$$A_1 = 0,68 ; A_2 = 0,41$$

Parell núm.	Long. del braç llarg m ± ES	Long. del braç curt m ± ES	Longitud total m ± ES	R = L/C	Tipus de Levan	Índexs de Bazzichelli		IC	Sat.
						L%	C%		
I	10,24 ± 0,41	7,42 ± 0,33	17,66 ± 0,61	1,38	m	13,20	9,57	42,04	—
II	9,48 ± 0,29	5,31 ± 0,23	14,79 ± 0,32	1,79	sm	12,23	6,84	35,88	—
III	7,83 ± 0,31	1,36 ± 0,08	9,19 ± 0,37	5,74	st	10,10	1,76	14,83	—
IV	7,19 ± 0,28	1,33 ± 0,06	8,53 ± 0,27	5,39	st	9,27	1,72	15,65	—
V	6,73 ± 0,19	1,39 ± 0,05	8,12 ± 0,21	4,83	st	8,68	1,80	17,14	C
VI	6,06 ± 0,11	1,42 ± 0,06	7,48 ± 0,15	4,27	st	7,82	1,83	18,99	—
VII	5,66 ± 0,21	1,19 ± 0,05	6,84 ± 0,24	4,76	st	7,29	1,53	17,37	—
VIII	3,80 ± 0,14	1,13 ± 0,04	4,93 ± 0,15	3,36	st	4,90	1,46	22,94	—
			Σ 77,55			Σ 73,49	Σ 26,51		

Les mesures són expressades en μm. Vegeu el text.

TAULA 6.14. Característiques cromosòmiques de *D. sylvaticum* (SYL1).

Localitat:

Tn; Tabarka

Fórmula cromosòmica:

$$2n = 2x = 16 = 1m + 2sm + 4st + 1st^{sat}$$

Longitud cromosòmica mitjana:

$$7,71 \pm 1,13 \mu m$$

Classe de Stebbins:

3B

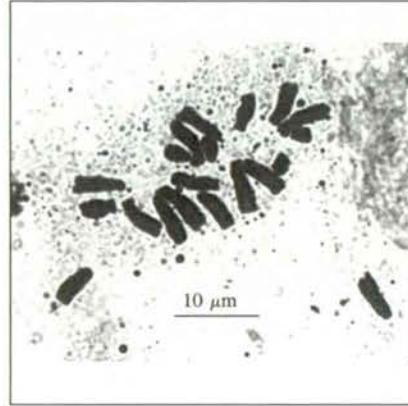
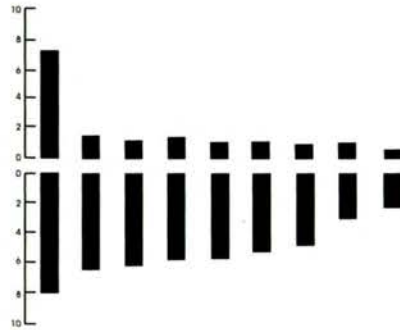
Índexs d'asimetria de Romero-Zarco:

$$A_1 = 0,63 ; A_2 = 0,39$$

Parell núm.	Long. del braç llarg m ± ES	Long. del braç curt m ± ES	Longitud total m ± ES	R = L/C	Tipus de Levan	Índexs de Bazzichelli		IC	Sat.
						L%	C%		
I	7,34 ± 0,19	6,24 ± 0,18	13,57 ± 0,34	1,18	m	11,89	10,10	45,94	—
II	7,45 ± 0,19	4,18 ± 0,28	11,63 ± 0,27	1,78	sm	12,08	6,77	35,91	—
III	6,12 ± 0,16	1,31 ± 0,06	7,42 ± 0,16	4,69	st	9,92	2,11	17,58	C
IV	5,54 ± 0,05	1,25 ± 0,06	6,79 ± 0,09	4,44	st	8,98	2,02	18,38	—
V	5,19 ± 0,07	1,31 ± 0,05	6,50 ± 0,08	3,98	st	8,41	2,11	20,09	—
VI	4,76 ± 0,04	1,36 ± 0,10	6,12 ± 0,11	3,49	st	7,71	2,21	22,27	—
VII	4,26 ± 0,10	1,13 ± 0,04	5,39 ± 0,09	3,77	st	6,91	1,83	20,97	—
VIII	3,19 ± 0,13	1,10 ± 0,05	4,29 ± 0,13	2,89	sm	5,17	1,79	25,68	—
			Σ 61,71			Σ 71,05	Σ 28,95		

Les mesures són expressades en μm. Vegeu el text.

TAULA 6.15. Característiques cromosòmiques de *D. staphisagria* (STA1).



Localitat:

Hs; Alacant, Pedreguer

Fórmula cromosòmica:

$$2n = 2x = 18 = 1m + 2sm + 6st$$

Longitud cromosòmica mitjana:

$$6,90 \pm 1,17 \mu m$$

Classe de Stebbins:

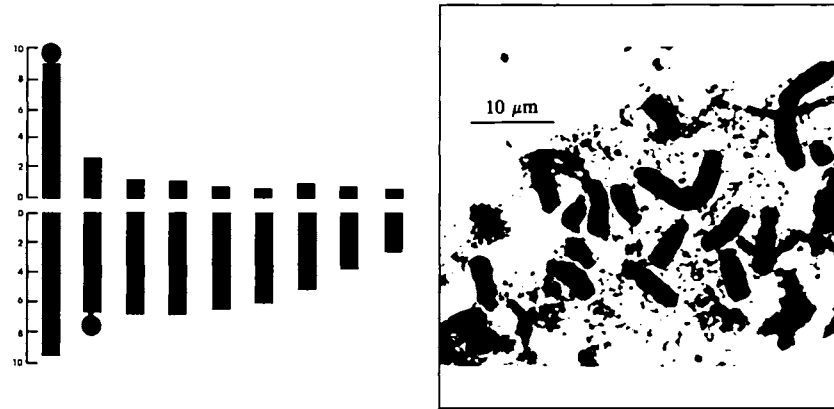
3C

Índexs d'asimetria de Romero-Zarco:

$$A_1 = 0,69 ; A_2 = 0,48$$

Parell núm.	Long. del braç llarg m ± ES	Long. del braç curt m ± ES	Longitud total m ± ES	R = L/C	Tipus de Levan	Índexs de Bazzichelli		IC	Sat.
						L%	C%		
I	8,03 ± 0,33	7,11 ± 0,31	15,14 ± 0,59	1,13	m	12,94	11,44	46,93	—
II	6,50 ± 0,29	1,33 ± 0,07	7,83 ± 0,25	4,87	st	10,46	2,15	17,04	—
III	6,26 ± 0,25	1,04 ± 0,06	7,31 ± 0,28	6,00	st	10,09	1,68	14,29	—
IV	5,66 ± 0,16	1,28 ± 0,09	6,93 ± 0,23	4,43	st	9,11	2,06	18,41	—
V	5,60 ± 0,16	0,99 ± 0,06	6,58 ± 0,22	5,68	st	9,01	1,59	14,98	—
VI	5,05 ± 0,16	1,10 ± 0,04	6,15 ± 0,18	4,58	st	8,13	1,77	17,92	—
VII	4,55 ± 0,25	0,94 ± 0,05	5,51 ± 0,27	4,76	st	7,33	1,54	17,37	—
VIII	2,90 ± 0,15	0,99 ± 0,07	3,89 ± 0,14	2,94	sm	4,67	1,59	25,37	—
IX	2,06 ± 0,08	0,70 ± 0,06	2,76 ± 0,12	2,96	sm	3,32	1,12	25,26	—
			Σ 62,09			Σ 75,06	Σ 24,94		

Les mesures són expressades en μm. Vegeu el text.

TAULA 6.16. Característiques cromosòmiques de *D. staphisagria* (STA2).

Localitat:

Ma; Rif Occidental, pr. Talambote

Fórmula cromosòmica:

$$2n = 2x = 18 = 1m^{sat} + 1sm^{sat} + 6st + 1t$$

Longitud cromosòmica mitjana:

$$8,00 \pm 1,45 \mu m$$

Classe de Stebbins:

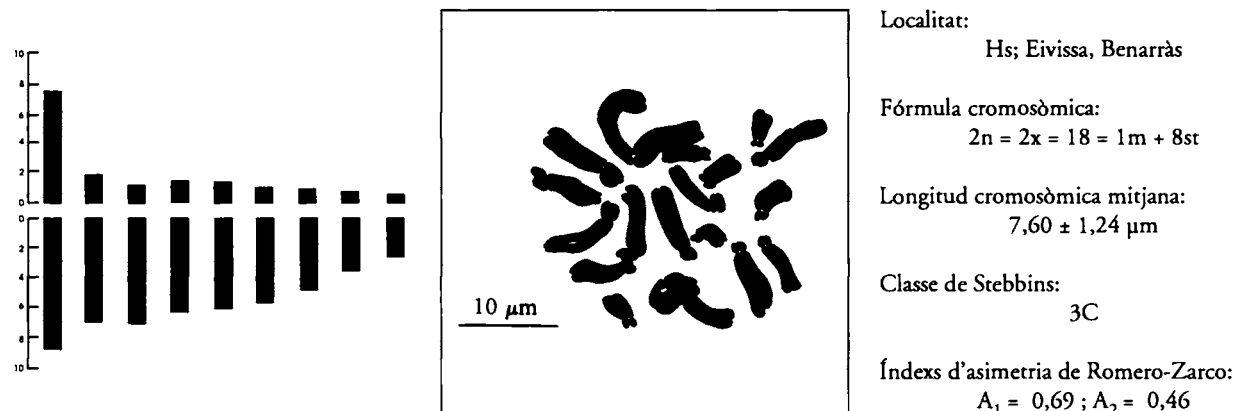
3C

Índexs d'asimetria de Romero-Zarco:

$$A_1 = 0,71 ; A_2 = 0,51$$

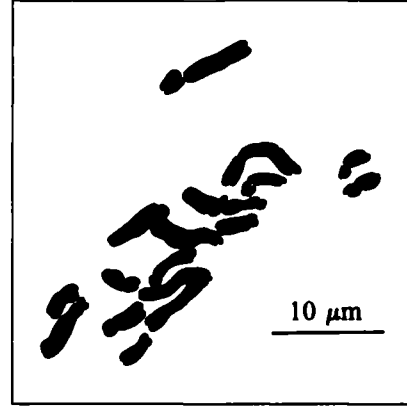
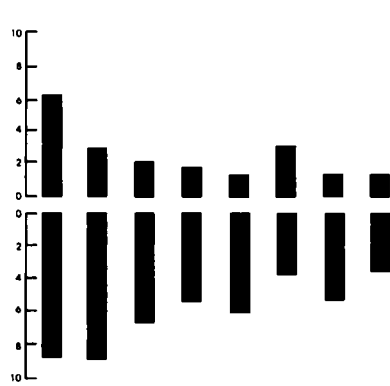
Parell núm.	Long. del braç llarg m ± ES	Long. del braç curt m ± ES	Longitud total m ± ES	R = L/C	Tipus de Levan	Índexs de Bazzichelli L% C%	IC	Sar.
I	9,63 ± 0,45	8,90 ± 0,30	18,53 ± 0,74	1,08	m	13,38 12,37	48,04	C
II	6,67 ± 0,21	2,64 ± 0,09	9,31 ± 0,22	2,53	sm	9,27 3,67	28,35	LI
III	6,93 ± 0,23	1,10 ± 0,05	8,03 ± 0,22	6,29	st	9,63 1,53	13,72	—
IV	6,73 ± 0,17	1,10 ± 0,05	7,83 ± 0,18	6,11	st	9,35 1,53	14,07	—
V	6,41 ± 0,19	0,96 ± 0,05	7,37 ± 0,18	6,70	st	8,90 1,33	12,99	—
VI	6,09 ± 0,17	0,78 ± 0,05	6,87 ± 0,19	7,78	t	8,46 1,09	11,39	—
VII	5,10 ± 0,18	1,07 ± 0,05	6,18 ± 0,18	4,76	st	7,09 1,49	17,37	—
VIII	3,74 ± 0,14	0,87 ± 0,05	4,61 ± 0,13	4,30	st	5,20 1,21	18,87	—
IX	2,55 ± 0,22	0,70 ± 0,07	3,25 ± 0,27	3,67	st	3,55 0,97	21,43	—

Les mesures són expressades en µm. Vegeu el text.

TAULA 6.17. Característiques cromosòmiques de *D. staphisagria* (STA3).

Parell núm.	Long. del braç llarg $m \pm ES$	Long. del braç curt $m \pm ES$	Longitud total $m \pm ES$	R = L/C	Tipus de Levan	Índexs de Bazzichelli L% C%	IC	Sat.
I	$8,76 \pm 0,42$	$7,54 \pm 0,33$	$16,30 \pm 0,74$	1,16	m	12,8 11,02	46,26	—
II	$6,87 \pm 0,20$	$1,89 \pm 0,12$	$8,76 \pm 0,29$	3,65	st	10,04 2,75	21,52	—
III	$6,99 \pm 0,29$	$1,28 \pm 0,09$	$8,27 \pm 0,28$	5,48	st	10,21 1,86	15,44	—
IV	$6,24 \pm 0,23$	$1,54 \pm 0,09$	$7,77 \pm 0,28$	4,06	st	9,11 2,25	19,78	—
V	$5,83 \pm 0,29$	$1,45 \pm 0,07$	$7,28 \pm 0,31$	4,02	st	8,52 2,12	19,92	—
VI	$5,51 \pm 0,32$	$1,19 \pm 0,08$	$6,70 \pm 0,30$	4,63	st	8,05 1,74	17,75	—
VII	$4,64 \pm 0,32$	$1,03 \pm 0,08$	$5,67 \pm 0,38$	4,51	st	6,78 1,50	18,16	—
VIII	$3,39 \pm 0,19$	$0,90 \pm 0,05$	$4,29 \pm 0,23$	3,77	st	4,96 1,31	20,95	—
IX	$2,64 \pm 0,10$	$0,75 \pm 0,04$	$3,39 \pm 0,12$	3,50	st	3,86 1,10	22,22	—

Les mesures són expressades en μm . Vegeu el text.

TAULA 6.18. Característiques cromosòmiques de *D. pictum* (PIC1).

Localitat:

Bl; Mallorca, Cala Bóquer

Fórmula cromosòmica:

$$2n = 2x = 16 = 2m + 1sm + 5st$$

Longitud cromosòmica mitjana:

$$8,54 \pm 1,18 \mu m$$

Classe de Stebbins:

3B

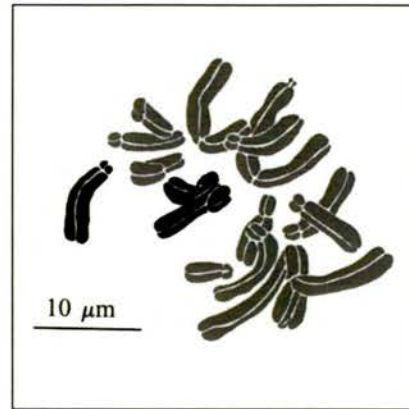
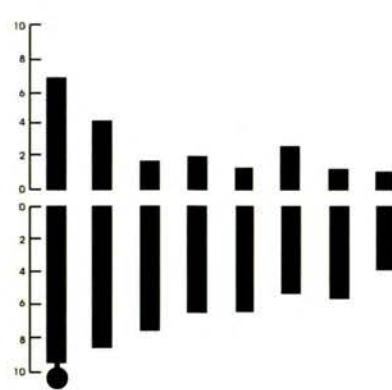
Índexs d'asimetria de Romero-Zarco:

$$A_1 = 0,60 ; A_2 = 0,36$$

Parell núm.	Long. del braç llarg m ± ES	Long. del braç curt m ± ES	Longitud total m ± ES	R = L/C	Tipus de Levan	Índexs de Bazzichelli		IC	Sat.
						L%	C%		
I	8,82 ± 0,55	6,21 ± 0,31	15,02 ± 0,68	1,42	m	12,90	9,08	41,31	—
II	8,93 ± 0,63	2,90 ± 0,18	11,83 ± 0,68	3,08	st	13,07	4,24	24,51	—
III	6,67 ± 0,37	2,12 ± 0,28	8,79 ± 0,54	3,15	st	9,76	3,10	24,09	—
IV	5,48 ± 0,47	1,68 ± 0,15	7,16 ± 0,55	3,26	st	8,02	2,46	23,48	—
V	6,12 ± 0,50	1,25 ± 0,08	7,37 ± 0,48	4,91	st	8,95	1,82	16,93	—
VI	4,83 ± 0,25	3,13 ± 0,26	6,96 ± 0,50	1,76	m	5,60	4,58	45,00	—
VII	5,37 ± 0,39	1,76 ± 0,08	6,53 ± 0,44	2,68	st	7,85	1,70	17,78	—
VIII	3,51 ± 0,29	1,19 ± 0,12	4,70 ± 0,30	2,95	sm	5,13	1,74	25,31	—

Les mesures són expressades en μm. Vegeu el text.

TAULA 6.19. Característiques cromosòmiques de *D. pictum* (PIC2).



Localitat:

Bl; Mallorca, Cala Tuent

Fórmula cromosòmica:

$$2n = 2x = 16 = 1m^{sat} + 2sm + 5st$$

Longitud cromosòmica mitjana:

$$9,22 \pm 1,31 \mu m$$

Classe de Stebbins:

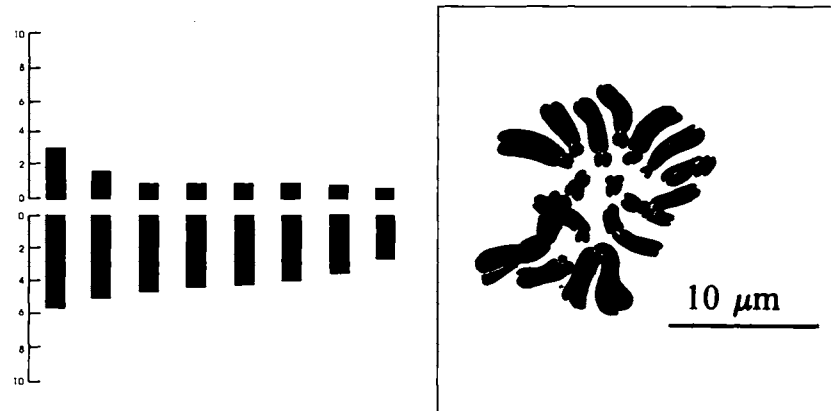
3B

Índexs d'asimetria de Romero-Zarco:

$$A_1 = 0,61 ; A_2 = 0,38$$

Parell núm.	Long. del braç llarg m ± ES	Long. del braç curt m ± ES	Longitud total m ± ES	R = L/C	Tipus de Levan	Índexs de Bazzichelli L% C%	IC	Sat.
I	9,57 ± 0,44	6,84 ± 0,23	16,41 ± 0,58	1,40	m	12,98 9,28	41,70	LI
II	8,53 ± 0,39	4,29 ± 0,45	12,82 ± 0,42	1,99	sm	11,56 5,82	33,48	—
III	7,51 ± 0,31	1,65 ± 0,09	9,16 ± 0,29	4,54	st	10,18 2,24	18,04	—
IV	6,32 ± 0,21	2,06 ± 0,15	8,38 ± 0,28	3,07	st	8,57 2,79	24,57	—
V	6,21 ± 0,30	1,42 ± 0,18	7,63 ± 0,29	4,37	st	8,42 1,93	18,63	—
VI	5,02 ± 0,23	2,76 ± 0,17	7,77 ± 0,21	1,82	sm	6,80 3,74	35,45	—
VII	5,54 ± 0,35	1,25 ± 0,09	6,79 ± 0,33	4,44	st	7,51 1,69	18,38	—
VIII	3,60 ± 0,17	1,19 ± 0,07	4,79 ± 0,18	3,02	st	4,88 1,61	24,85	—
			Σ 73,75			Σ 70,90 Σ 29,10		

Les mesures són expressades en μm. Vegeu el text.

TAULA 6.20. Característiques cromosòmiques de *D. verdunense* (VER1).

Localitat:

Hs; Barcelona, Sant Llorenç d'Hortons

Fórmula cromosòmica:

$$2n = 2x = 16 = 1sm + 7st$$

Longitud cromosòmica mitjana:

$$5,29 \pm 0,58 \mu m$$

Classe de Stebbins:

3B

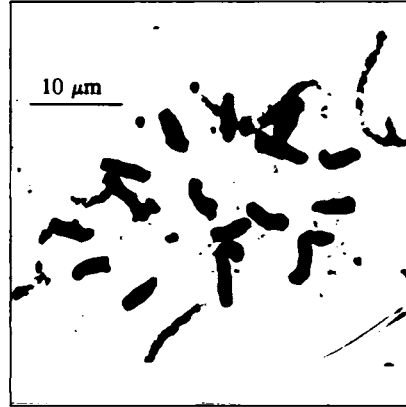
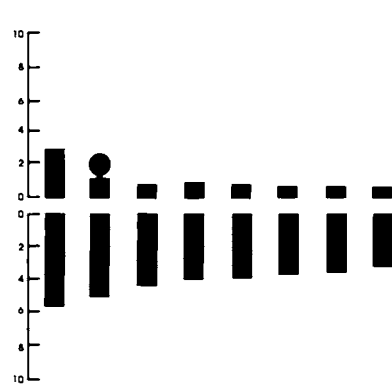
Índexs d'asimetria de Romero-Zarco:

$$A_1 = 0,74 ; A_2 = 0,29$$

Parell núm.	Long. del braç llarg m ± ES	Long. del braç curt m ± ES	Longitud total m ± ES	R = L/C	Tipus de Levan	Índexs de Bazzichelli L% C%	IC	Sat.
I	5,60 ± 0,23	2,90 ± 0,14	8,50 ± 0,26	1,93	sm	13,22 6,85	34,13	—
II	5,13 ± 0,25	1,42 ± 0,09	6,55 ± 0,25	3,61	st	12,12 3,36	21,68	—
III	4,67 ± 0,14	0,75 ± 0,04	5,42 ± 0,15	6,19	st	11,03 1,78	13,90	—
IV	4,32 ± 0,13	0,84 ± 0,04	5,16 ± 0,12	5,14	st	10,21 1,99	16,29	—
V	4,09 ± 0,13	0,78 ± 0,05	4,87 ± 0,13	5,22	st	9,66 1,85	16,07	—
VI	3,77 ± 0,12	0,84 ± 0,06	4,61 ± 0,13	4,48	st	8,90 1,99	18,24	—
VII	3,39 ± 0,15	0,78 ± 0,04	4,18 ± 0,15	4,33	st	8,01 1,85	18,75	—
VIII	2,38 ± 0,30	0,67 ± 0,05	3,05 ± 0,31	3,57	st	5,62 1,58	21,90	—

Les mesures són expressades en µm. Vegeu el text.

TAULA 6.21. Característiques cromosòmiques de *D. verdunense* (VER3).



Localitat:

Hs; Lleida, Castelló de Tor

Fórmula cromosòmica:

$$2n = 2x = 16 = 1sm + 6st + 1st^{sat}$$

Longitud cromosòmica mitjana:

$$5,13 \pm 0,53 \mu m$$

Classe de Stebbins:

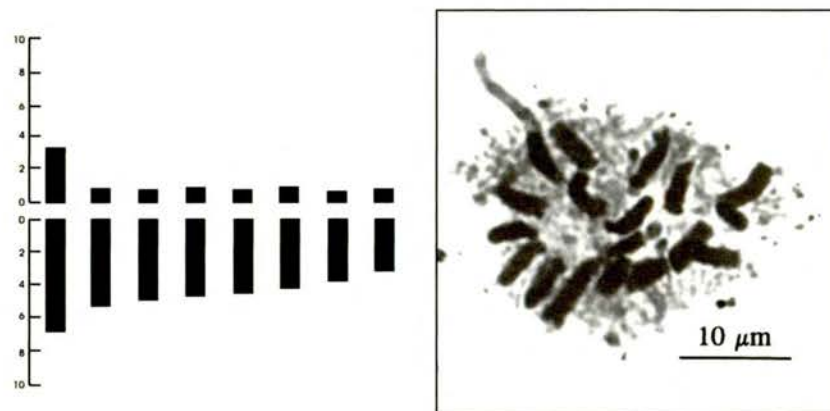
3B

Índexs d'asimetria de Romero-Zarco:

$$A_1 = 0,76 ; A_2 = 0,27$$

Parell núm.	Long. del braç llarg m $\pm$ ES	Long. del braç curt m $\pm$ ES	Longitud total m $\pm$ ES	R = L/C	Tipus de Levan	Índexs de Bazzichelli L% C%	IC	Sat.
I	5,51 $\pm$ 0,18	2,87 $\pm$ 0,06	8,38 $\pm$ 0,16	1,92	sm	13,44 7,00	34,26	—
II	5,02 $\pm$ 0,14	1,10 $\pm$ 0,03	6,12 $\pm$ 0,16	4,55	st	12,23 2,69	18,01	C
III	4,35 $\pm$ 0,08	0,75 $\pm$ 0,04	5,10 $\pm$ 0,07	5,77	st	10,61 1,84	14,77	—
IV	3,94 $\pm$ 0,04	0,84 $\pm$ 0,05	4,79 $\pm$ 0,08	4,69	st	9,62 2,05	17,58	—
V	3,83 $\pm$ 0,08	0,70 $\pm$ 0,04	4,52 $\pm$ 0,09	5,50	st	9,34 1,70	15,38	—
VI	3,60 $\pm$ 0,07	0,64 $\pm$ 0,03	4,23 $\pm$ 0,10	5,64	st	8,77 1,56	15,07	—
VII	3,42 $\pm$ 0,07	0,67 $\pm$ 0,04	4,09 $\pm$ 0,07	5,13	st	8,35 1,63	16,31	—
VIII	3,10 $\pm$ 0,07	0,67 $\pm$ 0,04	3,77 $\pm$ 0,09	4,65	st	7,57 1,63	17,69	—

Les mesures són expressades en μm . Vegeu el text.

TAULA 6.22. Característiques cromosòmiques de *D. obcordatum* (OBC1).

Localitat:

Ma; Tetuan, Asilah

Fórmula cromosòmica:

$$2n = 2x = 16 = 1sm + 7st$$

Longitud cromosòmica mitjana:

$$5,75 \pm 0,66 \mu m$$

Classe de Stebbins:

3B

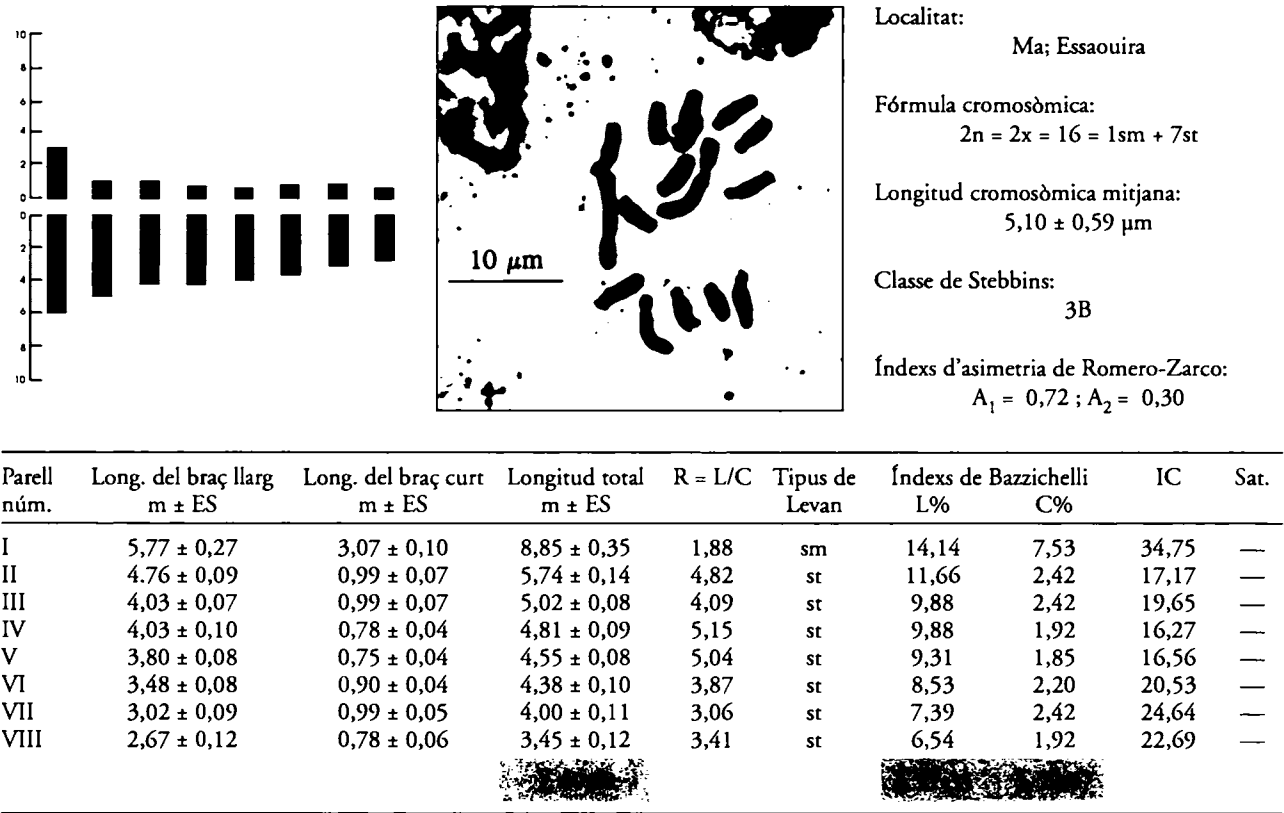
Índexs d'asimetria de Romero-Zarco:

$$A_1 = 0,75 ; A_2 = 0,30$$

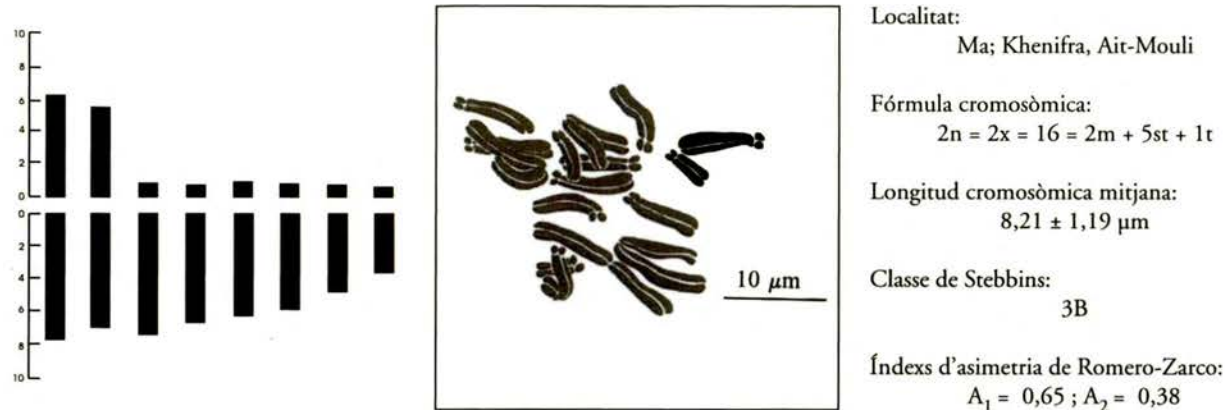
Parell núm.	Long. del braç llarg m ± ES	Long. del braç curt m ± ES	Longitud total m ± ES	R = L/C	Tipus de Levan	Índexs de Bazzichelli		IC	Sat.
						L%	C%		
I	6,79 ± 0,17	3,25 ± 0,11	10,03 ± 0,18	2,09	sm	14,75	7,06	32,37	—
II	5,22 ± 0,15	0,87 ± 0,05	6,09 ± 0,15	6,00	st	11,35	1,89	14,29	—
III	4,81 ± 0,13	0,90 ± 0,04	5,71 ± 0,13	5,35	st	10,47	1,95	15,74	—
IV	4,61 ± 0,11	0,84 ± 0,05	5,45 ± 0,14	5,48	st	10,03	1,83	15,43	—
V	4,35 ± 0,11	0,93 ± 0,03	5,28 ± 0,11	4,69	st	9,46	2,02	17,58	—
VI	4,09 ± 0,10	0,96 ± 0,05	5,05 ± 0,14	4,27	st	8,89	2,08	18,97	—
VII	3,60 ± 0,12	0,81 ± 0,05	4,41 ± 0,14	4,43	st	7,82	1,77	18,42	—
VIII	3,10 ± 0,10	0,87 ± 0,03	3,97 ± 0,12	3,57	st	6,75	1,89	21,90	—
			Σ 45,99			Σ 79,51	Σ 20,49		

Les mesures són expressades en µm. Vegeu el text.

TAULA 6.23. Característiques cromosòmiques de *D. favargeri* (FAV3).

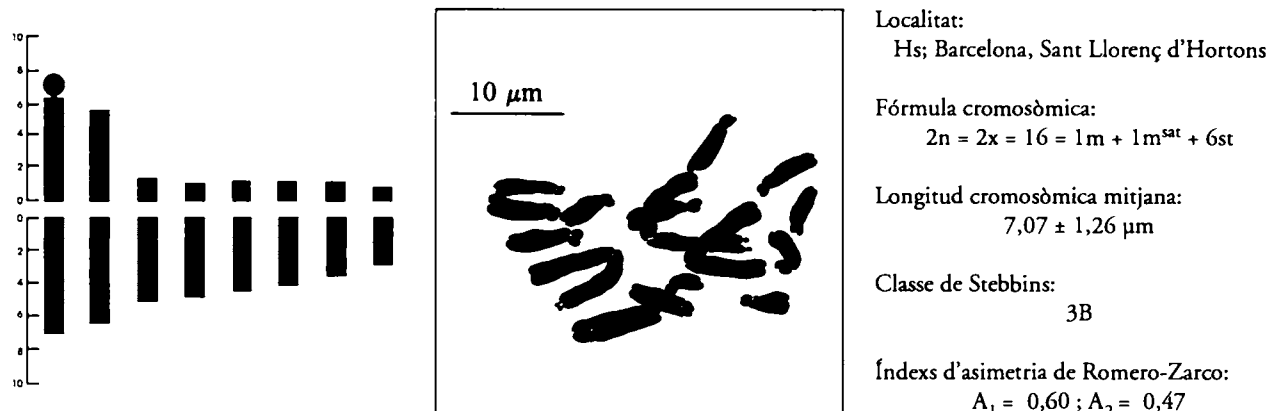


Les mesures són expressades en μm. Vegeu el text.

TAULA 6.24. Característiques cromosòmiques de *C. mauritanica* (MAU1).

Parell núm.	Long. del braç llarg m ± ES	Long. del braç curt m ± ES	Longitud total m ± ES	R = L/C	Tipus de Levan	Índexs de Bazzichelli L% C%	IC	Sat.
I	$7,63 \pm 0,25$	$6,32 \pm 0,27$	$13,95 \pm 0,46$	1,21	m	11,61 9,62	45,32	—
II	$6,90 \pm 0,20$	$5,60 \pm 0,27$	$12,50 \pm 0,40$	1,23	m	10,51 8,52	44,78	—
III	$7,25 \pm 0,21$	$1,02 \pm 0,05$	$8,27 \pm 0,24$	7,14	t	11,04 1,55	12,28	—
IV	$6,53 \pm 0,17$	$0,99 \pm 0,05$	$7,51 \pm 0,14$	6,62	st	9,93 1,50	13,13	—
V	$6,09 \pm 0,16$	$1,07 \pm 0,05$	$7,16 \pm 0,19$	5,68	st	9,27 1,63	14,98	—
VI	$5,60 \pm 0,12$	$1,07 \pm 0,06$	$6,67 \pm 0,12$	5,22	st	8,52 1,63	16,09	—
VII	$4,52 \pm 0,24$	$1,04 \pm 0,05$	$5,57 \pm 0,24$	4,33	st	6,89 1,59	18,75	—
VIII	$3,28 \pm 0,11$	$0,78 \pm 0,05$	$4,06 \pm 0,10$	4,19	st	4,99 1,19	19,29	—
			$\Sigma 65,68$			$\Sigma 72,76$ $\Sigma 27,24$		

Les mesures són expressades en μm . Vegeu el text.

TAULA 6.25. Característiques cromosòmiques de *C. ajacis* (AJA1).

Parell núm.	Long. del braç llarg m ± ES	Long. del braç curt m ± ES	Longitud total m ± ES	R = L/C	Tipus de Levan	Índexs de Bazzichelli L% C%	IC	Sat.
I	7,02 ± 0,18	6,21 ± 0,17	13,22 ± 0,28	1,13	m	12,41 10,97	46,93	C
II	6,53 ± 0,23	5,57 ± 0,13	12,09 ± 0,34	1,17	m	11,54 9,85	46,04	—
III	5,22 ± 0,10	1,25 ± 0,05	6,47 ± 0,12	4,19	st	9,23 2,21	19,28	—
IV	4,90 ± 0,11	0,96 ± 0,04	5,86 ± 0,12	5,12	st	8,67 1,69	16,34	—
V	4,55 ± 0,12	0,96 ± 0,05	5,51 ± 0,10	4,76	st	8,05 1,69	17,37	—
VI	4,15 ± 0,06	0,99 ± 0,04	5,13 ± 0,08	4,21	st	7,33 1,74	19,21	—
VII	3,54 ± 0,11	0,96 ± 0,05	4,50 ± 0,09	3,70	st	6,26 1,69	21,29	—
VIII	2,93 ± 0,12	0,84 ± 0,02	3,77 ± 0,11	3,48	st	5,18 1,49	22,31	—
			$\Sigma 96,55$			$\Sigma 100,00$		

Les mesures són expressades en µm. Vegeu el text.

fins al moment actual només se n'han detectat dos: $x = 8$ i $x = 9$. Tots els dispoloides identificats responen a la dotació $2n = 18$, per tant, es tracta d'una dispoloidia ascendent i, de moment, només detectada en el gènere *Delphinium*. Pel que fa a la poliploidia en aquesta àrea, només té lloc en el gènere *Aconitum* i aïlladament en algunes espècies perennes del gènere *Delphinium* (*D. montanum*, *D. elatum*, *D. dubium* i *D. fissum*). En alguna espècie anual, com *D. staphisagria*, s'han trobat també dos nombres diferents (Langlet, 1927; Gregory, 1941), bé que es tracta de recomptes antics i que l'origen silvestre de les plantes és discutible. En *Consolida*, s'ha fet algun recompte triploide en *C. ajacis*, però cal tenir en compte que aquesta espècie, àmpliament emprada com a ornamental, ha estat molt manipulada per a millorar-la genèticament (Jain i Bose, 1960; Jain *et al.*, 1963; Basak i Jain, 1963; Mandal i Basu, 1977, 1978).

El cariotip bàsic de la tribu és bimodal, normalment amb dues parelles de cromosomes llargs. S'han proposat dues hipòtesis per a explicar la formació d'aquest tipus de cariotip:

— Darlington (1963) suggereix que prové de cariotips simètrics d'origen poliploide. Els cromosomes llargs contindrien gens duplicats que es poden perdre sense que això afecti greument la planta. Els cromosomes més petits es podrien haver format a partir d'aquests fragments despresos. Les primeres dades isoenzimàtiques relatives a aquests tàxons, que han donat alguns zimogrames amb nombroses bandes, com és el cas del 6-PGD, semblen suggerir que alguns gens hi estan duplicats (vegeu el capítol 7).

— Giménez (1995), recollint l'opinió de Lewistky (1931), creu que deriva de cariotips simètrics en els quals poden haver-se esdevingut translocacions i reorganitzacions del complement, de manera que, mentre alguns cromosomes s'han allargat, d'altres s'han escurçat, sense que el complement general es modifiqui. Els alts percentatges de producció de granes, aparentment viables, obtinguts en els encreuaments entre espècies filogenèticament molt properes però amb nombres cromosòmics diferents, com ara entre *D. staphisagria* i *D. pictum*, entre *D. bolosii* i *D. fissum* o, fins i tot, entre *D. bolosii* (sèrie *Fissa*) i membres de la sèrie *Pentagyna*, del mateix subgènere *Oligophyllon* (vegeu el capítol 5), donarien suport a aquesta hipòtesi. En aquest sentit, cal remarcar que en les espècies de la sèrie *Pentagyna* ($2n = 16$) hem obtingut més bons resultats encreuant-les amb *D. bolosii* ($2n = 18$) que amb *D. pictum* ($2n = 16$) (subgènere *Staphisagria*). Per tant, en els nostres tàxons pesen més en la producció de granes dels híbrids la proximitat filogenètica i la similitud cariomorfològica que les diferències de nombre cromosòmic.

Aquest model de cariotip, amb dues parelles de cromosomes llargs, es manté en tots els estudiats excepte en dos casos: en tots els recomptes de $2n = 18$ (*D. bolosii* i *D. staphisagria*) i en el subgènere *Delphinium*, amb $2n = 16$, en els

quals ha desaparegut una d'aquelles parelles. Aquest fet ens permet proposar la hipòtesi que en els disploides estudiats amb $2n = 18$, el nou cromosoma probablement s'ha format per fragmentació del braç curt d'una de les parelles de cromosomes llargs i reorganització posterior del complement, fenomen conegut amb el terme de *translocació robertsoniana* (Robertson, 1916). Els altres disploides amb $2n = 18$ descrits a la tribu tenen el mateix model de cariotip (Hong De-Yuan, 1986; Giménez, 1995). En les anuals del subgènere *Delphinium*, s'observa una acusada tendència a disminuir la quantitat de material genètic, tot reduint la mida dels cromosomes (Blanché *et al.*, 1990). La minva de DNA podria venir de la pèrdua d'un fragment de braç del segon parell de cromosomes, força propens a ruptures. Aquest fet incrementa notòriament la asimetria del cariotip, característica que no s'observa, en canvi, en *Consolida* (Blanché *et al.*, 1987; Giménez, 1995), i que planteja la possibilitat d'un origen diferent d'aquest gènere, no pas a partir del subgènere *Delphinium* com va suggerir Malyutin (1973).

L'evolució del cariotip dins el conjunt de la tribu segueix les dues tendències indicades per Stebbins (1971) i Trifonova (1990): increment de la asimetria i reducció de la mida del cariotip. De fet, dins la subfamília *Helleboroidae*, la tribu *Delphinieae* és la que presenta flors zigomorfes, presumptament més evolucionades, i la que té els cariotips més asimètrics (Tamura, 1995). El parell de cromosomes més variable és el segon, com ja va intuir Blanché (1991) i va confirmar posteriorment Giménez (1995), i pot resultar un bon marcador de l'evolució cariotípica dins la tribu.

6.4.2. ANÀLISI PER GRUPS

Gènere *Aconitum*

De les espècies d'*Aconitum* presents a la Mediterrània occidental, només *A. lycoctonum* és diploide, amb $2n = 16$, mentre que *A. napellus* i *A. anthora* són tetraploides, amb $2n = 32$ cromosomes cadascun. Les nostres poblacions han estat revisades en la seva majoria per Molero *et al.* (1995). Els recomptes obtinguts coincideixen amb els determinats prèviament i no s'han detectat diferències importants en la morfologia del cariotip en esguard de resultats anteriors.

Trifonova (1990) va suggerir que la tribu evolucionava lentament cap a la poliploidia i que, per tant, els tàxons més antics són els que ja l'han assolida; tot i que a escala general aquesta darrera asseveració no ha pogut ser demostrada (Stebbins, 1971). En aquest supòsit, *A. lycoctonum* seria més modern que les altres dues espècies. I si aquesta tendència fos certa, la desigualtat en la proporció de poliploides entre els dos gèneres més amplis de la tribu indicaria que *Delphinium* s'ha diferen-

ciat molt més tard que *Aconitum*, i l'absència de poliploidia en *Consolida* i *Aconitella* les delataria com a molt més evolucionades. El que sí que sembla acceptat per molts autors és que la poliploidia va lligada a la latitud i a l'altitud (Hanelt, 1966; Stebbins, 1971; Ehrendorfer, 1980). Els poliploides semblen més ben adaptats a condicions i climes més extrems, com són els hàbitats alpins, que els seus progenitors diploides. En l'àrea d'estudi, això s'acompleix, ja que pràcticament totes les espècies tetraploides (*A. napellus*, *A. anthora*, *D. montanum*) viuen en aquell tipus d'ambients.

Pel que fa a la biologia de la reproducció, cal ressenyar com a dada interessant que l'única espècie diploide d'*Aconitum* —*A. lycoctonum*— és la que ha presentat taxes d'autogàmia més elevades en les proves d'embossament de flors (vegeu el capítol 5), realitzades per estudiar la capacitat de reproducció en absència d'insectes. De fet, és l'única de les espècies muntanyenques (incloent-hi *D. montanum*, tetraploide) que ha produït granes desenvolupades en aquestes condicions, tot i que cal reconèixer que el seu sistema de reproducció més eficient és l'al·logàmia, si comparem els resultats de l'embossament amb la producció de granes per pol·linització lliure al camp, en què hi han intervingut els insectes (taula 5.25). Amb tot, aquesta feble autogàmia d'*A. lycoctonum* pot ser un recurs per a assegurar la producció de granes a una espècie en què la morfologia floral dificulta la pol·linització, augmentant l'especificitat dels vectors, i en què hem detectat una proporció més alta de lladres de nèctar (vegeu el capítol 4). La manca d'autogàmia en les altres espècies pot ser deguda a una autoincompatibilitat més acusada o a uns fenòmens de proteràndria i hercogàmia més efectius.

Sèrie *Montana*

D. montanum és una espècie tetraploide (Jankun, 1973; Blanché, 1991) amb $2n = 32$, encara que moltes característiques seves, com el nombre d'estams (vegeu l'apartat 2.3.1), la mida del gra de pol·len o la densitat d'estomes (Blanché, 1991) no delatin aquesta condició, és a dir, que no s'hi detecti un increment notori en comparació d'altres espècies diploides properes. Els altres membres de la sèrie *Montana*, *D. oxysepalum* i *D. dubium*, són vicariants endèmics de les grans serralades europees, dels Carpats i dels Alps, respectivament. A partir de l'estudi d'hibridacions i de l'endosperma (Jankun, 1973), sembla que aquests tres tàxons tenen més afinitat entre ells que no pas amb *D. elatum*, cosa que ha fet pensar que comparteixen un avantpassat preglacial comú, que es devia extingir durant el període glacial (Blanché, *loc. cit.*). Aquest avantpassat s'hauria refugiat a diferents muntanyes, que actuant com a illes geogràfiques, haurien permès la triple especiació. Tots tres presenten el mateix nombre cromosòmic, $2n = 32$, que caracteritza prou bé

aquest subgènere en esguard del subgènere *Oligophyllum* i dels tàxons anuals, almenys en aquesta àrea. Aquesta dotació cromosòmica denota, a més, un caràcter primitiu.

Sèrie *Fissa*

D. fissum inclou un conjunt de subespècies amb una àrea de distribució força àmplia (Blanché, 1991). S'estén des de les estepes i les baixes muntanyes d'Àsia central per tot el nord de la regió mediterrània fins a la península Ibèrica, on té la posició més occidental amb la subespècie *sordidum*. Fins al moment actual, tots els recomptes publicats donen $2n = 16$ i $2n = 32$ (taula 6.2), per bé que sovint no precisen el nivell infraespecífic. Les poblacions dels Alps Marítims, descrites com a subespècie *fissum* varietat *narbonense* (Huth) Fiori (Blanché, *loc. cit.*), que no havien estat mai comptades ni se n'havia estudiat el cariotip, presenten un complement de $2n = 16$. Les dues poblacions de la subespècie *sordidum* de l'oest peninsular, molt aïllades entre elles, han estat revisades citogenèticament per Rico *et al.* (1981) i per Blanché (1991); també presenten una dotació cromosòmica de $2n=16$. El cariotip d'aquestes dues subespècies és força similar, amb petites diferències en el braç curt del segon parell, lleugerament més curt en les poblacions franceses, en què també hem detectat la presència de cromosomes satel·litífers.

En el cas de *D. bolosii*, espècie filogenèticament molt propera a *D. fissum*, el nombre cromosòmic d'ambdues poblacions ha donat $2n = 18$, un cas de dispolòidia ascendent per guany de dos cromosomes respecte al nombre habitual de la tribu. Es tracta d'una dispolòidia relativament moderna (si es té en compte la distribució de la sèrie) i molt localitzada. Aquest nombre, rar dins del gènere, només l'hem detectat en una altra espècie, en els tres recomptes de *D. staphisagria* que aportem en aquesta memòria. A la bibliografia només hem trobat un nombre dispoloide diferent, $2n = 20$, per a *D. denudatum* Wallich, pertanyent també al subgènere *Oligophyllum*, però a una secció força més allunyada (Sarkar *et al.*, 1982). Dins la tribu, s'han detectat altres casos de dispolòidia, amb aquest mateix nombre, en els gèneres *Consolida* i *Aconitella* (Hong De-Yuan, 1986; Giménez, 1995).

Pel que fa a la població de la Noguera, inicialment descrita com a *D. fissum* subsp. *fontqueri* Ascaso i Pedrol (Ascaso i Pedrol, 1991), el nombre de $2n = 18$, junt amb altres dades morfològiques, ens va inclinar a situar-la taxonòmicament dins l'espècie *D. bolosii* i separar-la clarament de *D. fissum*; la gran semblança entre els patrons de bandes isoenzimàtiques en ambdues poblacions donen suport a aquesta idea (vegeu el capítol 7).

Els cariotips d'ambdues poblacions són força similars, tot i que cal destacar l'elevada presència de satèl·lits en la població de la Noguera. Actualment encara es

desconeix en bona part el paper que fan aquests fragments de DNA, i si es tracta d'un caràcter residual o recent. En tot cas, és un caràcter cariomorfològic més a tenir en compte. La posició dels satèl·lits permet a Gage (1953) treure conclusions sobre l'evolució del genoma en altres espècies de *Delphinium*. Com ja hem indicat, també hem detectat satèl·lits en les poblacions de *D. fissum* dels Alps Marítims, amb una tendència més clara a situar-se en els parells llargs, mentre que en *D. bolosii* se situen en els parells curts.

Els cariotips obtinguts per a *D. bolosii* concorden prou bé amb els de *D. fissum*, si acceptem la hipòtesi de la fragmentació d'un dels cromosomes, que dona lloc al novè cromosoma, i de la desaparició d'una de les parelles de llargs. Aquests fets podrien relacionar-se amb l'àrea de distribució de la sèrie *Fissa* i la dispersió dels tàxons que hi pertanyen seguint, tal com apunta Blanché (1991), les línies de migració durant la crisi de salinitat del Messinià, proposades per Bocquet *et al.* (1978). *D. bolosii* establiria un pont d'enllaç entre la subespècie *fissum* varietat *narbonense*—que ocupa la zona dels Baixos Alps— i les escasses i distants localitats de la subespècie *sordidum* de l'oest peninsular. Per diverses circumstàncies aquestes plantes podrien haver quedat aïllades geogràficament i haver patit un procés de diferenciació divergent que hagués donat lloc a una reorganització del material genètic. Els resultats dels encreuaments interespecífics donen suport a aquesta idea (vegeu el capítol 5), ja que no sembla que hi hagi barreres d'incompatibilitat genètica entre ambdues espècies, cosa que confirma la seva proximitat filogenètica.

Sèrie *Pentagyna*

Tant *D. sylvaticum* com les dues subespècies de *D. emarginatum* presenten una dotació cromosòmica de $2n = 16$, coincidint amb els escassos recomptes previs i amb l'altra espècie del grup *D. pentagynum*. El nostre és el primer recompte per a *D. sylvaticum*; la subespècie *emarginatum* tampoc no havia estat comptada en plantes africanes (pertanyents a la varietat *africanum* Maire). Els tres tàxons estudiats presenten un cariotip molt similar, amb dues parelles de cromosomes llargs, típic de la majoria de *Delphinium* perennes. L'única diferència significativa és que la subespècie *nevadense* mostra els cromosomes un xic més llargs que els altres dos tàxons, però això podria deure's al fet que s'haguessin escurçat poc durant el pretracament. També hem detectat la presència de cromosomes satel·litífers en *D. sylvaticum* i en la subespècie *nevadense*.

Els resultats dels encreuaments interespecífics (vegeu el capítol 5) demostren que les barreres genètiques són pràcticament nul·les dins aquesta sèrie, fenomen també detectat en d'altres espècies perennes diploides de *Delphinium* (Legro, 1961). Aquest fet pot ser degut a la gran similitud entre els cariotips.

Aquest grup es troba restringit a l'extrem oest de la Mediterrània; ocupa l'àrea iberosicilianomagribina. Si es considera derivat de *D. fissum* —tal com insinua Blanché (1991)— pel fet de tenir el segon parell de cromosomes una mica més curt, fet que els nostres resultats corroboren, ocuparia les posicions més extremes, seguint les línies de migració proposades per Bocquet *et al.* (1978).

Pel que fa al possible origen a partir de *D. fissum*, l'alt nombre de granes produïdes a partir d'hibridacions entre individus d'ambdues sèries, pertanyents al mateix subgènere *Oligophyllon* (vegeu el capítol 5), demostren que, com a mínim, són espècies molt emparentades o properes. Caldria un estudi més aprofundit de les granes (que són un bon caràcter taxonòmic dins aquest grup) per a poder confirmar aquesta hipòtesi, com ja va suggerir Blanché (1991). També caldria realitzar un estudi cariològic i encreuaments amb les espècies africanes tropicals de la subsecció *Macrocentra* secció *Albocoerulea* (*D. leroyi* Franch. i *D. macrocentron* Oliver), proposades per Munz (1967a) com a possibles avantpassats d'aquest grup, per a esbrinar el grau de parentiu entre totes elles i descartar, si fos el cas, aquesta hipòtesi.

Subgènere *Staphisagria*

Les dues poblacions mallorquines de *D. pictum* mostren un complement de $2n = 16$, coincidint amb tots el recomptes anteriors (taula 6.2). Els seus cariotips són morfològicament molt similars, fet esperable *a priori* perquè ambdues poblacions són geogràficament molt properes. Pràcticament només es diferencien per la presència d'un satèl·lit en el braç llarg del primer cromosoma en la població de Cala Tuent (PIC2), no detectat en l'altra població. Cal destacar com a tret remarcable, un augment de la simetria dels dos cariotips en relació amb el model de la tribu, a causa que, a part de les típiques dues parelles de cromosomes llargs, en presenten una tercera (el sisè parell, en ambdós casos) de cromosomes gairebé metacèntrics. Aquest fet ja va ser detectat per Verlaque *et al.* (1991) en el cariotip de *D. pictum* subsp. *pictum* de Mallorca i en el de *D. pictum* subsp. *requieni* de les illes Ieras. En canvi, no es va trobar en les poblacions de *D. pictum* subsp. *pictum* de Còrsega, que mostra un cariotip més asimètric. Trifonova (1990) ja va descriure un increment de la simetria dins aquest subgènere.

L'altra espècie del subgènere és *D. staphisagria*, amb referència a la qual cal remarcar la troballa realment sorprenent d'un nombre cromosòmic nou, $2n = 18$, en tres poblacions relativament allunyades geogràficament. Seria molt interessant poder estudiar altres poblacions per confirmar aquest nombre. Kamari (1995, *in litt.*) ha comptat també 18 cromosomes en una població de Grècia, cosa que referma aquest nombre dispoloide. A la bibliografia, fins al moment actual, només es recu-

llen recomptes euploides de $2n = 16$ i de $2n = 32$ (taula 6.2), per bé que molts són antics i no van acompanyats del cariotip. Els nombres poliploides podrien ser accidentals, ja que es tracta d'una planta força emprada en medicina popular i en jardineria; aquests tetraploides podrien correspondre a formes de jardí, d'origen dubtós. El fet que els nostres recomptes no coincideixin amb els previs podria tenir diverses explicacions. Podria ser que existís certa inestabilitat cromosòmica dins aquest grup. Certes dades com la mida de l'esperó, la mida de les granes, la tendència a l'autogàmia (vegeu el capítol 5), etc., demostren que aquest grup ha seguit un model evolutiu ben diferenciat dins la tribu, i això també pot haver afectat l'organització genòmica. Dins el marc de la tribu, s'ha detectat una notable inestabilitat cromosòmica, especialment del segon parell de cromosomes, en el qual es produeixen sovint ruptures o canvis morfològics, que en aquesta espècie podrien haver tingut més transcendència. D'altra banda, puix que el nombre cromosòmic de la tribu ha estat considerat molt fix, molts autors davant de recomptes dubtosos poden haver optat erròniament pel nombre més habitual.

La dispolòidia, junt amb altres característiques, com la considerable reducció de l'esperó o l'increment de la mida de les llavors, sembla indicar que *D. staphisagria* es troba al final de la cadena evolutiva del subgènere, ja que *D. pictum* manifesta caràcters més intermedis amb la resta d'espècies de *Delphinium*. El clar augment de la asimetria intercromosòmica i intracromosòmica del cariotip de *D. staphisagria* també és un caràcter més avançat, segons Trifonova (1990).

Els cariotips de les tres poblacions estudiades són molt similars, constituïts per un cromosoma molt llarg i molt simètric i vuit de molt més curts i molt asimètrics, més que els cromosomes curts de *D. pictum*. Pertanyen a la classe 3C de Stebbins. Presenten també una gran similitud amb els de *D. bolosii*, probablement perquè l'origen del cromosoma suplementari ha estat semblant, per fissió d'un cromosoma llarg. La població del Marroc (STA2) presenta dos satèl·lits en els dos parells més llargs de cromosomes, mentre que les altres dues poblacions no en tenen. Aquest fet podria estar relacionat amb la relativa proximitat geogràfica entre Alacant (STA1) i Eivissa (STA3) (seguint la mateixa línia orogràfica bètica), però, donada la gran variabilitat d'aquest caràcter i poc coneixement que actualment es té dels satèl·lits, no ens atrevim a fer-ne conjectures.

Subgènere *Delphinium*

Tots els recomptes coneguts (taules 6.2 i 6.7), incloent-hi els corresponents als tàxons que no es troben a la regió estudiada (Blanché, 1990; Blanché *et al.*, 1990; Giménez, 1995), donen $2n = 16$; per tant, es tracta d'un grup estrictament diploide, molt estable quant al nombre cromosòmic. L'absència de nivells de ploïdia més

elevats fa suposar un origen recent del subgènere que, per tant, s'hauria de considerar més evolucionat que els tàxons perennes. En el conjunt de les *Delphinieae*, com ja apuntàvem anteriorment, tampoc no es detecten nivells de ploïdia més alts en els gèneres més avançats: *Consolida* i *Aconitella* (Trifonova, 1990).

L'origen recent del subgènere també es veu confirmat pel fet de presentar el cariotip més asimètric de la tribu, com a mínim a la regió mediterrània (figures 6.1 i 6.2). L'augment de la asimetria —considerat un caràcter evolutiu secundari (Stebbins, 1971)— és degut, fonamentalment, a l'escurçament del braç curt del segon parell de cromosomes, amb la qual cosa només resta una parella de cromosomes llargs, fet que es reflecteix en la fórmula $1m$ (o $1sm$) + $7st$. Aquest escurçament és el tret més característic del subgènere, junt amb una considerable reducció general de la mida dels cromosomes, causada per una pèrdua de DNA que Al-Kelidar i Richards (1981) van estimar en un 30 % en esguard de les espècies perennes i que correspon aproximadament a les diferències de mida observades (taula 6.7). Aquests autors creuen que la pèrdua de material hereditari indica una posició filogenètica derivada, en aquest cas lligada a l'hàbit anual. Aquesta pèrdua es pot produir quan es donen inversions i translocacions de fragments de braços dels cromosomes, sense modificar el nombre de centròmers, cosa que no s'esdevé tant en els tàxons perennes perquè ocupen hàbitats més estables (Blanché *et al.*, 1990).

D'altra banda, els cariotips d'aquest grup són molt uniformes. De vegades, s'hi han detectat, fins i tot, més diferències intraespecífiques que interespecífiques (Blanché *et al.*, 1990). La gran semblança dels cariotips i la manca de barreres genètiques (vegeu el capítol 5) suggereixen que es tracta d'un grup molt homogeni, de diferenciació molt recent, que podria ser considerat com un complex. Maire (1964) el va tractar com un conjunt de tàxons supeditats a *D. peregrinum* L., amb un gran nombre de varietats i formes.

Pel que fa a la biogeografia de la secció *Delphinium*, distribuïda àmpliament per les regions mediterrània i iranoturànica, sembla que presenta dos centres de diversitat (Blanché, 1990). El primari és a la regió mediterrània oriental (Grècia i Turquia), on s'observa un gran nombre d'endemismes, i el secundari, a la regió mediterrània occidental (muntanyes de l'Atlas), on encara resten alguns endemismes, com *D. balansae* o *D. cossonianum*. Blanché *et al.* (1990) interpreten el cariotip de *D. balansae* com a nexa d'unió entre aquest subgènere i altres espècies perennes. *D. balansae* és l'únic representant perenne del subgènere, encara que totes les seves característiques macromorfològiques i micromorfològiques concorden clarament amb les d'una espècie anual. El seu cariotip es troba a mig camí, ja que ha reduït la mida dels cromosomes i la segona parella s'ha començat a escurçar. Aquest fet suggereix que aquesta espècie és l'avantpassat relict del subgènere *Delphinium*.

Gènere *Consolida*

El nombre cromosòmic de les dues espècies estudiades és de $2n = 16$, coincidint amb els recomptes previs (taula 6.3). També hem recollit un recompte de $2n = 12$ (Bönicke, 1911), però no l'hem tingut en compte perquè hi havia hagut confusions nomenclaturals i no teníem una referència clara del material. S'han detectat alguns casos de dispoloidia en aquest gènere, tant ascendent, amb $2n = 18$ (Hong De-Yuan, 1986; Giménez, 1995), com descendent, amb $2n = 14$ (Hong De-Yuan, *loc. cit.*), però cap a la Mediterrània occidental. De fet, a aquesta zona arriben poques espècies; la major diversitat del gènere es troba a la Mediterrània més oriental.

El cariotip mostra les dues parelles de cromosomes llargs, típiques de les *Delphinieae*, sense una reducció de la mida dels cromosomes, al revés que en el subgènere *Delphinium*. Alguns autors han descrit constriccions secundàries en *C. mauritanica* (Blanché *et al.*, 1987), que nosaltres no hem detectat en la població estudiada. Tampoc no hi hem observat la tendència a presentar el quart parell més simètric, assenyalada en diverses poblacions de *C. pubescens* i *C. mauritanica* i aparentment exclusiva de la sèrie *Pubescentes* (Blanché *et al.*, *loc. cit.*; Giménez, 1995).

Pel que fa als resultats dels encreuaments interespecífics assajats (vegeu el capítol 5), les barreres genètiques semblen més fortes en aquest gènere que en *Delphinium*, mentre que les diferències de la morfologia cromosòmica no són tan grans. Tot i aquesta baixa capacitat d'encreuament, les dues espècies, de la mateixa secció i sèrie, s'hibriden més bé (al voltant d'un 30 % de producció de granes) entre elles que amb les més allunyades. Hong De-Yuan (1986) també va trobar una baixa capacitat d'encreuament interespecífic i intergenèric en *Consolida* i *Aconitella*. No obstant això, va obtenir granes desenvolupades, bé que amb baix poder de germinació, hibridant dues *Aconitella* de nombre cromosòmic diferent, *A. sclerochlada* (Boiss.) Soják ($2n = 18$) i *A. stenocarpa* (Hossain & Davis) Soják ($2n = 16$), anàlogament als resultats obtinguts per nosaltres amb *D. bolosii* i *D. fissum*. En canvi, no va obtenir granes desenvolupades dels híbrids entre *A. teheranica* (Boiss.) Soják ($2n = 14$) amb les altres dues aconitel·les, ni amb *C. regalis* ($2n = 16$).

6.4.3. EFECTE DEL NOMBRE CROMOSÒMIC EN LA REPRODUCCIÓ

Les espècies estudiades són citogenèticament normals i equilibrades. A l'efecte de control, no hi hem detectat cap altra anomalia cromosòmica que la consolidació de $x = 9$ com a nombre de base de *D. bolosii* i *D. staphisagria*.

Els encreuaments interpoblacionals assajats (BOL1 $\times$ BOL2; STA1 $\times$ STA2; PIC1 $\times$ PIC2; VER1 $\times$ VER2) (vegeu el capítol 5) han produït percentatges de granes molt alts en tots els casos, semblants als intrapoblacionals (les diferències

no han estat significatives). La gran similitud dels cariotips en les diferents poblacions pot explicar perfectament aquests resultats. Aquests encreuaments, que no solen donar-se a la natura perquè les poblacions estan físicament separades les unes de les altres, indiquen l'escassa divergència i poca diferenciació produïda per l'aïllament.

Pel que fa a les experiències d'hibridació interespecífica (vegeu el capítol 5), la proximitat filogenètica i la similitud cariomorfològica són els factors que pesen més en la producció de granes per part dels híbrids. En canvi, la diferència en els nombres cromosòmics, que sol fer impossible la hibridació, té un paper secundari en els nostres tàxons. Per tant, aquest darrer factor no actua com a barrera genètica —com havien postulat alguns autors (Solbrig, 1970; Stace, 1989)— entre tàxons molt propers de la tribu *Delphinieae*, si més no a la Mediterrània occidental. Aquest fenomen també ha estat detectat en altres tàxons, per exemple en el gènere *Thymus* L. (Morales, 1995) o en un bon nombre de *Carduinae* i de *Centaureinae* (García Jacas, 1996). En les nostres experiències hem assajat encreuaments, amb èxit, entre tàxons euploides i disploides ($2n = 16$ i $2n = 18$). També els encreuaments entre *D. pictum* subsp. *requienii* ($2n = 16$) i *D. staphisagria* ($2n = 18$) van donar llavors híbrides viables (Alfás i Blanché, inèd.), tal com els experiments de Hong De-Yuan (1986) en *Aconitella*. Segons Stace (1989), els híbrids entre espècies amb nombres cromosòmics diferents, solen tenir un nombre cromosòmic intermedi; en les meiosis quedaria un cromosoma desaparellat, que probablement s'acabaria perdent. Vam intentar fer un seguiment citogenètic dels híbrids a fi de comprovar aquesta hipòtesi, però no vam trobar material en divisió. Sigui com sigui, la descendència híbrida tenia una gran vitalitat.

Pel que fa als encreuaments entre espècies amb diferent nivell de ploïdia, tot i que no n'hem assajat cap, la bibliografia reporta alguns casos en què aquesta condició actua com a barrera genètica. Legro (1961) obtingué produccions de granes molt baixes o nul·les encreuant *D. elatum* ($2n = 32$) amb les espècies diploides *D. nudicaule*, *D. cardinale* i *D. zalil* ($2n = 16$), mentre que els resultats foren més bons en els encreuaments entre espècies amb el mateix nivell de ploïdia. Per contra, altres treballs demostren que aquest tipus de barreres són poc importants. Per exemple, se sap que *D. ruysii* Hort. ($2n = 32$) prové de *D. elatum* ($2n = 32$) x *D. nudicaule* ($2n = 16$) (Lawrence, 1936) i que *Delphinium* x *belladonna* ($2n = 48$) és un al·lopoliploide híbrid de *D. grandiflorum* L. ($2n = 16$) x *D. elatum* ($2n = 32$) (Gage, 1953). Jankun (1974) va assajar encreuaments entre *D. grandiflorum* ($2n = 16$), com a donador de pol·len, i *D. elatum* ($2n = 32$) o *D. oxysepalum* ($2n = 32$), com a receptors, i només va aconseguir un 30-35 % de granes; les quals, a més, degeneren o avorten perquè hi ha una tendència a la poliploidització del nucli de l'endosperma i de l'embrió a conseqüència de la hibridació (Jankun, *loc. cit.*). Algunes granes es desenvolupen, però, encara que l'endosperma no sigui viable.

En el gènere *Aconitum* també trobem un exemple d'hibridació entre dues espècies amb diferent nivell de ploïdia: *A. napellus* subsp. *skerisorae* ($2n = 32$) i *A. variegatum* ($2n = 16$), (Zielinsky, 1982a, 1982b). El presumpte híbrid entre *A. lycoctonum* i *A. napellus*, trobat a la localitat de la vall de Llosars (Osca), provindria de parentals amb diferent nivell de ploïdia, però cal una investigació més acurada per assegurar que ho és.

Legro (1961) va intentar encreuar *C. ajacis* ($2n = 16$) amb *D. elatum* ($2n = 32$) sense cap mena d'èxit. En aquest cas, a part del diferent nivell de ploïdia, es tracta de dos tàxons molt allunyats filogenèticament, en què les barreres genètiques deuen ser importants.

Totes aquestes dades tenen una gran transcendència, perquè demostren que les mutacions cromosòmiques estructurals no basten per a explicar l'especiació en aquest grup de plantes, excepte en algun cas, com el de *D. bolosii*. Els fenòmens de selecció són els únics capaços de produir combinacions i recombinacions de diferents gens que impliquin barreres citogenètiques i, conseqüentment, reproductives (Beadle, 1963).

7. ELECTROFORESI D'ISOENZIMS

7.1. INTRODUCCIÓ

L'electroforesi d'isoenzims ha tingut un paper important en diferents disciplines de la biologia i ha permès donar nous enfocaments, entre d'altres, a la sistemàtica (Gottlieb, 1977; Crawford, 1989), als processos evolutius i a les relacions filogenètiques (Gottlieb, 1971; Crawford, 1983) i a la genètica de poblacions (Hamrick, 1989); també s'està convertint en una eina important en el camp de la biologia reproductiva (Ritland i Jain, 1981; Ritland, 1983; Lovett Doust i Lovett Doust, 1988; Brown *et al.*, 1989, 1990).

Aquesta tècnica es fonamenta en l'existència, en tots els éssers vius, d'isoenzims (Markert i Moller, 1959), és a dir, enzims que posseeixen la mateixa funció, puix que actuen sobre el mateix substrat, però que són estructuralment una mica diferents. Això implica que tenen diferent mobilitat electroforètica, propietat descoberta per Hunter i Markert (1957), i poden ser separats històquímicament en un substrat adequat. En els darrers anys s'ha produït una gran expansió de la recerca en aquest camp, que ha comportat una notable consolidació de la tècnica (Soltis *et al.*, 1983; Wendel i Weeden, 1989; Kephart, 1990) i un corpus científic de prou gruix per a la seva interpretació (Soltis i Soltis, 1989; Hamrick i Godt, 1989).

L'aplicació de la tècnica isoenzimàtica a la botànica ha proporcionat un ampli ventall de marcadors genètics que tenen molts avantatges sobre els marcadors morfològics emprats tradicionalment (Brown i Weir, 1983; Hamrick, 1989). Representen una font de dades molt important per a l'anàlisi de la diversitat genètica de les poblacions naturals, i no són influïts pels factors ambientals. Tampoc no depenen de la mida de l'individu ni, en principi, del seu estadi fenològic, ja que molts d'aquests enzims s'expressen durant tot el cicle de la planta. D'altra banda, l'especificitat isoenzimàtica permet atribuir al·lels a *loci* concrets, i això fa

possible la comparació entre individus o poblacions mitjançant pocs *loci*, al·lels que de vegades són molt polimòrfics per a la majoria de poblacions. Les diferències al·lèliques es detecten com a diferències de mobilitat, independentment del paper funcional o del grau de variabilitat de l'enzim. S'expressen codominantment i fan possible el coneixement de les proporcions de segregació mendeliana eludint el problema d'aïllar els parentals i realitzar els encreuaments corresponents. A part, també aporten informació sobre l'origen híbrid, la duplicació dels gens o la poliploidia (Weeden i Wendel, 1989). Amb tot, cal tenir present que la molècula de DNA és molt grossa i que la informació que s'obté de l'electroforesi d'isoenzims correspon a una part del DNA total, proporcionalment molt petita i, per tant, parcial, però no per això menys valuosa. A més, com que el codi genètic és degenerat (diferents triplets de nucleòtids poden codificar el mateix aminoàcid), una mateixa mobilitat electroforètica pot estar associada a variants diferents del gen analitzat. Per aquestes dues raons, les estimacions de variabilitat basades en els isoenzims ho són sempre per defecte.

Els valors de la variabilitat genètica obtinguts a partir d'aquesta tècnica permeten fer comparacions entre tàxons. El darrer recull de dades de diversitat isoenzimàtica de què actualment disposem el portaren a terme Hamrick i Godt (1990) en un total de 449 espècies corresponents a 165 gèneres (dades publicades durant el període 1968-1988).

Pel que fa a la biologia de la reproducció, els isoenzims proporcionen evidències directes sobre el tipus de reproducció i les seves conseqüències genètiques. Una anàlisi profunda dels sistemes reproductius pot donar una estimació de llur transcendència en la determinació de l'estructura de la població i de l'evolució potencial d'aquesta. Temps enrere, hom pensava que les anàlisis genètiques requerien una revisió directa de les seves interferències amb la morfologia i l'anatomia reproductiva. Ara s'ha reconegut que els sistemes reproductius es desenvolupen en un context ecològic i estan subjectes a factors demogràfics i de selecció natural. El tipus de pol·linització, la dinàmica de producció de flors, la densitat de plantes, el ritme de floració i tota l'ordenació en veïnatges dels individus en l'espai interaccionen amb els sistemes reproductius, de manera que la progènie pot haver estat organitzada no gens aleatòriament. Aquests models determinen l'extensió de la selecció i els esdeveniments que condueixen a canvis microevolutius dels sistemes de reproducció (Brown *et al.*, 1989).

Aquest tipus d'estudis es poden realitzar a dues grans escales: l'intrapoblacional i l'interpoblacional. Segons la que considerem, la filosofia és diferent. En els estudis intrapoblacionals, s'obté una informació genètica molt precisa de cada individu, perquè es procura treballar amb el màxim nombre de *loci*, però sempre a costa de la mida de la mostra. En canvi, a escala interpoblacional es consideren pocs *loci* ben seleccionats, però cal maximitzar el nombre d'individus emprats en l'estu-

di (Shaw i Brown, 1982). Sempre es pot completar o validar aquest tipus d'informació amb observacions sobre la història natural de les poblacions com, per exemple, el comportament dels pollinitzadors.

Brown *et al.* (1989) van assenyalar alguns dels aspectes de la biologia de la reproducció que es poden intuir mitjançant aquesta tècnica:

a) Si l'autogàmia és completa o parcial en cada individu.

b) Si l'apomixi és obligada o facultativa, és a dir, si també hi ha reproducció asexual.

c) En plantes entomòfiles, si l'al·logàmia és completa o parcial i si les visites són efectives.

d) Si les granes d'un fruit provenen del mateix parental (estudis de progènie).

e) Si els sistemes reproductius estan correlacionats amb la distribució espacial.

f) Quins són els percentatges d'autogàmia en plantes clistògames o casmògames.

g) Si hi ha autoincompatibilitat críptica o competència gametofítica.

En el conjunt de les *Delphinieae*, segons les referències de què disposem, s'han dut a terme pocs treballs d'electroforesi d'isoenzims. Jensen (1968) realitzà un estudi electroforètic pioner en gels d'acrilamida per separar isoesterases, isopolifenoloxidasas i isoperoxidasas d'*Aconitum paniculatum* Lam. Zielinsky (1982a, 1982b), mitjançant l'electroforesi en gels de midó, i la citogenètica, evidencià hibridacions entre *A. napellus* i *A. variegatum* L., dues espècies amb nombres cromosòmics diferents. Waser (1987) analitzà la variació genètica espacial en una població de *D. nelsonii* Greene. Finalment, Richter *et al.* (1994) estudiaren la variabilitat genètica interpoblacional d'una espècie endèmica nord-americana, *D. viridescens* Leiberg.

En la nostra àrea d'estudi, aquesta tècnica ha estat emprada per a la identificació de varietats comercials, com per exemple de clavells (Messeguer, 1987) o d'ave llaners (Rovira, 1993), o per a dur a terme estudis taxonòmics i evolutius en el gènere *Androcymbium* Willd. (Pedrola, 1993; Caujapé, 1995) i en *Cheilolophus* Cass. (Garnatje, 1995).

El nostre objectiu ha estat doble. D'una banda, posar a punt la tècnica d'electroforesi d'isoenzims al nostre laboratori per a les espècies de la tribu *Delphinieae* (esbrinar quins enzims es resolèn millor en aquests tàxons i en quin tipus de gel, a quin pH, en quines condicions elèctriques, etc.). D'altra banda, i com a primera aproximació, fer una estimació de la variabilitat genètica d'aquestes espècies, estimació que servirà per a reforçar d'altres resultats obtinguts amb altres experiments. Atès l'elevat nombre d'espècies estudiades, ens ha semblat més interessant centrarnos en tres exemples del gènere *Delphinium*: el subgènere *Delphinium* com a anual, citogenèticament uniforme i amb escasses barreres genètiques, i dues espècies perennes, *D. bolosii* (espècie dispoloide) i *D. montanum* (espècie tetraploide), que presenten un interès especial pel fet de ser endèmiques d'àrees molt restringides.

7.2. MATERIAL I MÈTODES

7.2.1. MATERIAL

El material vegetal emprat per a preparar els extractes a analitzar pot ser, en principi, qualsevol teixit que presenti prou activitat enzimàtica. Diversos autors han assajat mostres d'origen ben divers com ara fulles, tiges, puntes d'arrels, llavors, plàntules, pol·len, parts del fruit i, fins i tot, algun espècimen d'herbari (Wendel i Weeden, 1989). Nosaltres només hem assajat fulles joves i llavors. Les granes, malgrat que alguns enzims que contenen, com ara l'ADH, resolten molt bé i són un material molt idoni i còmode perquè ens estalvia tota la problemàtica de mantenir els individus vius, presenten, malauradament, dos inconvenients importants. D'una banda, les d'algunes espècies anuals són massa petites, cosa que fa difícil obtenir prou quantitat de mostra perquè la tinció sigui prou intensa. D'altra banda, l'experiència resulta irreplicable, ja que l'obtenció d'extracte suposa la destrucció de l'individu potencial. També vam realitzar algunes proves amb pol·len, però alguns enzims com l'MDH mostraven zimogrames amb més bandes que els obtinguts a partir de fulles, cosa que dificultava la interpretació, fenomen que ja va descriure Garnatje (1995) en *Cheirolophus*.

Finalment, doncs, hem treballat sobretot amb fragments de fulles provinents de germinació (vegeu el capítol 3) en les espècies anuals, o de recol·lecció directa al camp, en les perennes. Prèviament vam dur a terme diversos assaigs per tal de comprovar que les fulles recollides de 24 a 48 hores abans de l'extracció i mantingudes a temperatura ambiental no perdien l'activitat enzimàtica. La recol·lecció de fulles al camp té l'avantatge de ser un mètode conservatiu, ja que no malmet en absolut la població, cosa molt important en el cas de plantes endèmiques amb problemes de preservació, com són *D. bolosii* o *D. montanum*. A part, és més còmode perquè evita les tasques de trasplantament d'individus del camp a testos. Les granes de les espècies anuals utilitzades en els experiments isoenzimàtics han estat recol·lectades i sembrades aleatòriament, mentre que les fulles de les espècies perennes es van recollir fent un transecte, tot procurant abraçar la màxima variabilitat.

Hem estudiat els isoenzims de dues poblacions de *D. bolosii* (BOL1 i BOL2), dues de *D. montanum* (MON1 i MON2) i quinze d'anuals corresponents a deu espècies del subgènere *Delphinium* (FAV1, FAV2, FAV3, MAC1, OBC1, COS1, BAL1, VER1, VER3, GRA1, GRA2, GRA3, DAV1, PER1 i VIR1), les característiques i la procedència geogràfica de les quals es detallen a la taula 1.1 i a la figura 1.1, respectivament, excepte pel que fa a les tres darreres, referenciades a la taula 7.1. Aquestes corresponen a tres espècies de Turquia, i no pertanyen, per tant, a l'àrea d'estudi. Les hem utilitzades com a grup de referència extern o *outgroup*. Les seves granes ens han estat proporcionades pel Dr. Ilarslan, de la Universitat d'Ankara.

TAULA 7.1. Referències de les poblacions de *Delphinium* turques estudiades.

Tàxon	Codi	Localitat	Data	Plec testimoni	Recol·lector
<i>D. davisii</i> Munz.	DAV1	An: Zonguldak, Güyenören	7-8-84	ANK I-1618	Ilarslan
<i>D. peregrinum</i> L.	PER1	An: Mardin, Bikirkiri	4-7-85	ANK I-1637	Ilarslan
<i>D. virgatum</i> Poir.	VIR1	An: Antalya, Termessos	8-7-87	ANK I-1645	Ilarslan

7.2.2. METODOLOGIA

Elaboració del gel i dels tampons de gel i d'elèctrode

Per a la separació electroforètica de mescles complexes de proteïnes hi ha diversos tipus de suports: gels de midó, de poliacrilamida, d'agarosa i membranes d'acetat de cel·lulosa, tot i que els dos darrers no s'utilitzen per a separar isoenzims. De fet, els gels de midó, desenvolupats per Smithies (1955), són els emprats més usualment per diversos motius: tenen una baixa toxicitat, la seva preparació és senzilla, permeten una càrrega fàcil de mostres i les despeses són relativament baixes, malgrat que els de poliacrilamida presenten un poder de resolució i una flexibilitat superior (Wendel i Weeden, 1989). En el nostre estudi hem utilitzat gels de midó.

Durant un període de proves (sis mesos) hem assajat, de manera força empírica encara que seguint les recomanacions d'altres autors (Soltis *et al.*, 1983; Waser, 1987; Messeguer, 1987; Soltis i Soltis, 1989; Pedrola, 1993; Caujapé, 1995), les diverses combinacions de tampons i gels amb modificacions del pH per trobar els paràmetres adients per a una bona resolució dels enzims. Les condicions òptimes establertes per al nostre material són indicades a la taula 7.2.

Cada gel s'ha preparat a partir de 27 g de midó —quantitat establerta empíricament, que assegura una consistència suficientment bona—, equivalent a una concentració del 10-11 %. La solució de tampó de gel corresponent a cada enzim s'ha elaborat seguint el protocol de la taula 7.2 per un volum final de 250 ml.

Finalment, ha calgut preparar uns 400 ml del tampó d'elèctrode adient al gel utilitzat (taula 7.2), i que s'han repartit entre les cubetes del càtode i de l'ànode.

Extracció, càrrega de mostres i electroforesi

El tampó d'extracció, preparat amb una antelació mínima de dotze hores (taula 7.3), s'ha elaborat seguint les recomanacions de Pedrola (1993) i Caujapé (1995).

Empíricament, hem comprovat que les fulles més joves tenien més activitat enzimàtica que les més velles. És per aquest motiu que hem fet la tria amb aquest cri-

TAULA 7.2. Característiques dels diversos gels.

Enzim	Gel	pH	Tampó de gel	Tampó d'elèctrode	Condicions elèctriques
ACO	Tris-citrat	7,0	3,12 ml d'àcid cítric 0,3 M ajustat a pH 7,0 amb Tris 0,61 M	Àcid bòric 0,3 M ajustat a pH 8,2 amb NaOH	1a fase: 150 V, 40 mA, 0,3 h 2a fase: 300 V, 40 mA, 4 h
6PGD	Morfolina citrat	6,1	Àcid cítric 0,3 M ajustat a pH 6,1 amb morfolina	Àcid cítric 0,3 M ajustat a pH 6,1 amb morfolina	1a fase: 150 V, 20 mA, 0,3 h 2a fase: 200 V, 30 mA, 3,5 h
AAT/GOT PGI	Borat de liti	8,2	Tris 0,33 M, àcid cítric anhidre 0,005 M, àcid bòric 0,03 M, ajustat a pH 8,2 amb LiOH 0,04 M	LiOH 0,039 M, àcid bòric 0,263 M ajustat a pH 8,0 amb LiOH o àcid bòric	1a fase: 150 V, 30 mA, 0,4 h 2a fase: 300 V, 40 mA, 4-5 h
PGM MDH ADH	Histidina-citrat	5,7	L-histidina (base lliure) ajustat a pH 5,7 amb àcid cítric 0,3 M	Tris-citrat 0,1 M ajustat a pH 5,7	1a fase: 150 V, 40 mA, 0,3 h 2a fase: 200 V, 40 mA, 3 h
ME	Tris-citrat	8,2	6,25 ml de Tris 0,61 M ajustat a pH 8,2 amb àcid cítric 0,3 M	Àcid bòric 0,3 M ajustat a pH 8,2 amb NaOH	1a fase: 150 V, 40 mA, 0,3 h 2a fase: 200 V, 40 mA, 4 h

Taula 7.3. Composició del tampó d'extracció.

Per 50 ml de solució Tris 0,05 M i àcid cítric 0,07 M
0,05 g de cisteïna HCl
0,05 g d'àcid ascòrbic
4,0 g de polivinil-pirrolidona (PVP-40)
30 µl de 2-mercaptoetanol

teri, arribant a utilitzar, fins i tot, fulles cotiledonars. Afegim a la mostra un volum de 100-200 µl de tampó d'extracció i homogeneïtzem la mescla amb una mà de morter fins a la total alliberació dels enzims. Aquests enzims són força termolàbils i, en conseqüència, cal agilitzar al màxim tot el procés i realitzar-ho a baixa temperatura. Si convé, es guarden momentàniament les mostres al congelador fins al moment de la càrrega del gel.

Submergim dins de la mostra fragments rectangulars de paper de filtre Whatman núm. 3 d'una mida de 8 × 3 mm, a fi que s'impregnin totalment de l'extracte. Els extractes no emprats es poden conservar durant força temps al congelador a -40 °C, amb l'excepció dels utilitzats per a l'estudi de l'ACO, molt sensible al fred. A temperatura ambiental tots es deterioren ràpidament.

Amb l'ajut d'unes pinces i de paper absorbent, eixuguem els rectangles de paper de filtre per eliminar-ne l'excés d'extracte (amb la qual cosa aconseguim una definició final més bona) i els dipositem verticalment en el gel. En un dels extrems del gel col·loquem un rectangle de paper impregnat d'una solució de blau de bromofenol, que actuarà com a indicador de la mobilitat del front.

Un cop dipositat el gel en la unitat d'electroforesi corresponent, regulem la font d'alimentació (taula 7.2) a una primera fase en què les proteïnes es desprenen dels suports de paper i s'incorporen al gel. Transcorregut aquest període, aturem l'electroforesi, eliminem els rectangles de paper, netegem la zona de tall i fem migrar els enzims en una segona fase sota les condicions elèctriques adients (taula 7.2) en funció dels tipus de tampó.

Tallar del gel i tinció

Una vegada ha finalitzat l'electroforesi, tallem el gel transversalment en llesques d'1 i 1,5 mm de gruix per poder fer el màxim de tincions possibles. Preparem 100 ml de les solucions de tinció segons els enzims que ens interressi revelar, seguint els protocols de la taula 7.4, basats en les recomanacions de Shields *et al.* (1983), Vallejos (1983) i Wendel i Weeden (1989). Hem designat els enzims d'acord amb l'Enzyme Commission (EC) i també el nom emprat habitualment.

Hem comprovat empíricament que en el seu recorregut en el gel, els enzims descriuen una trajectòria curvilínia lleugerament descendent i, per tant, gairebé sempre resulten més adequades les capes inferiors. Tapem la cubeta amb paper de plata per evitar l'evaporació de les solucions de tinció i la col·loquem a l'estufa, a les fosques o a temperatura ambiental segons indiqui el protocol. La deixem incubar un temps mínim de 30 minuts, perquè reaccionin amb el substrat. Posteriorment, la rentem amb aigua de l'aixeta per deturar les reaccions que hi tenen lloc. Finalment, dipositem el zimograma obtingut sobre un vidre blanc per realitzar la fotografia corresponent o dibuixar-ne la interpretació. Totes les fitxes i els negatius obtinguts per nosaltres es conserven al Laboratori de Botànica de la Facultat de Farmàcia.

Dels 17 enzims assajats (ACO, AAT/GOT, ME, MDH, PGM, 6PGD, PGI, ADH, SDH, EST, PRX, CAT, FDH, LDH, LAP, GDH i IDH) només s'han resolt satisfactòriament els vuit primers, i l'ADH exclusivament per a les granes. Les estereses (EST) sortien difuses (alguns autors recomanen eliminar el mercaptoetanol del tampó d'extracció per a aquest enzim), cosa que dificultava l'assignació correcta dels al·lels, la resolució dels enzims GDH, IDH i SDH era massa feble per a poder ser interpretada amb seguretat, i la resta d'enzims (CAT, PRX, LAP, LDH i FDH) no es tenyien gens. A la taula 7.4 només hem inclòs els protocols per a preparar les tincions dels enzims que s'han pogut valorar.

7.2.3. PARÀMETRES MESURATS

A partir de la interpretació dels zimogrames obtenim els genotips individuals, que permeten calcular les freqüències al·lèliques de cada població. Aquestes, a la vegada, s'utilitzen per a determinar els paràmetres poblacionals, descrits per Gottlieb (1981), que possibilitaran la comparació de la variabilitat genètica interpoblacional i interespecífica. Els paràmetres descriptors que hem considerat bàsics per a quantificar la variabilitat genètica, d'acord amb els paràmetres isoenzimàtics de les nostres mostres, són:

a) *Nombre mitjà d'al·lels per locus (A)*: raó entre el nombre total d'al·lels de tots els *loci* d'una població i el nombre de *loci*.

b) *Proporció de gens polimòrfics (P)*: percentatge de *loci* polimòrfics en relació amb el total de *loci* estudiats. En principi, un *locus* és polimòrfic quan presenta més d'un al·lel. En el nostre cas, hem pres el criteri de considerar un *locus* polimòrfic quan la freqüència de l'al·lel més comú és inferior a 0,95, que és el criteri més emprat (Swofford i Selander, 1989).

c) *Heterozigosi observada (Ho)*: quocient entre el nombre d'heterozigots per a un gen determinat en la població i el total de genotips estudiats.

TAULA 7.4. Protocol de tinció.

ACO: E.C.4.2.3.1. ACONITASA

Tris 0,1 M	100 ml
MTT	20 mg
NADP	8 mg
PMS	5 mg
MgCl ₂	5 ml
Àcid cis-aconític	60 mg
IDH	70 U

Cal escalfar la tinció; l'extracte ha de ser extemporani

6PGD: E.C.1.1.1.49 6-FOSFOGLUCONAT DESHIDROGENASA

Tris 0,1 M	100 ml
MTT	20 mg
NADP	8 mg
PMS	6 mg
Àcid fosfogluconic	30 mg

Cal escalfar la solució de tinció

AAT/GOT: E.C.2.6.1.1. ASPARTAT AMINOTRANSFERASA (GLUTAMAT OXALACETAT TRANSAMINASA)

Tampó AAT/GOT	100 ml
Piridoxal	10 mg
Fast Blue	200 mg

(TAMPÓ AAT/GOT: Tris 0,1 M, àcid cetoglutàric, àcid aspàrtic, ajustat a pH 8,0 amb HCl)
La solució de tinció és fotosensible; s'ha de preparar de pressa i col·locar la cubeta de tinció a les fosques

PGI: E.C.5.3.1.9. FOSFOGLUCOISOMERASA

Tris 0,1 M	100 ml
MTT	20 mg
NADP	8 mg
PMS	6 mg
Fructosa-6P	20 mg
G6PDH	30 U

PGM: E.C.5.4.2.2. FOSFOGLUCOMUTASA

Tris 0,1 M	100 ml
MTT	20 mg
NADP	8 mg
PMS	6 mg
MgCl ₂	2 ml
Glucosa-1P	25 mg
G6PDH	30 U

Cal escalfar la solució de tinció

TAULA 7.4. Protocol de tinció. (Continuació.)

MDH: E.C.1.1.1.37 MALAT DESHIDROGENASA		
Tris 0,1 M	75 ml	
MTT	15 mg	
NAD	15 mg	
PMS	4 mg	
Solució malat 0,1 M	25 ml	(ajustada a pH 7,5 amb Na ₂ CO ₃)
ME: E.C.1.1.1.40 ENZIM MÀLIC		
Tris 0,1 M	100 ml	
MTT	10 mg	
NADP	8 mg	
PMS	6 mg	
Àcid màlic	500 mg	
Cal ajustar tota la solució de tinció a pH 8,0 amb NaOH		
ADH: E.C.1.1.1.1. ALCOHOL DESHIDROGENASA		
Tris 0,1 M	100 ml	
MTT	20 mg	
NAD	20 mg	
PMS	4 mg	
Alcohol etílic	5 ml	

d) *Heterozigosi esperada (He)*: paràmetre que es calcula a partir de la fórmula:

$$He = 1 - \sum X_i^2$$

on X_i és la freqüència de l'al·lel i .

Aquests dos últims paràmetres són molt usats per a donar una estimació dels sistemes reproductius (Ritland, 1983; Brown, 1990; Barret i Kohn, 1991). Per comprovar si les diferències detectades entre l'heterozigosi esperada i l'observada poden ser degudes a diferents graus de consanguinitat, vam calcular l'*Índex de fixació de Wright (F)* (Wright, 1933, 1951) per a cadascuna de les poblacions. Aquest índex compara l'heterozigosi esperada i l'observada segons la fórmula:

$$F = (He - Ho) / He$$

F pren valors que oscil·len entre -1 i 1. Els valors positius d'aquest paràmetre indiquen un excés d'homozigots (graus més alts d'autogàmia), mentre que els valors negatius assenyalen un excés d'heterozigots.

A partir dels valors de F es pot calcular el *coeficient de reproducció encreuada o al·logàmia* (t) (Weir, 1990) segons la fórmula:

$$t = (1 - F) / (1 + F)$$

Aquest índex permet estimar el sistema reproductiu. Els valors propers a 1 indiquen aparellaments a l'atzar o panmixi.

Paral·lelament es pot calcular el *coeficient d'autogàmia* (s) (Clegg, 1980), que és la proporció de sistemes reproductius causats per autogàmia, a partir de la següent fórmula:

$$s = 1 - t$$

Generalment, les espècies autògames presenten més diversitat genètica entre poblacions que dins de cada població, contràriament al que s'observa en les al·lògames (Brown, 1979). L'estadística de l'índex de fixació de Wright ens permetrà comparar aquest paràmetre a diferents nivells: F_{IS} representa la desviació de la llei de Hardy-Weinberg dins de cada població, F_{ST} mesura la fixació interpoblacional i F_{IT} és la fixació total, considerant totes les poblacions.

Els valors de tots aquests paràmetres van ser calculats, per a tots els *loci* interpretats, a partir de les freqüències individuals processades mitjançant el programa BIOSYS-1, versió 1.7 (Swofford i Selander, 1989). Alguns càlculs es van haver de realitzar de forma semiautomàtica, perquè el programa BIOSYS no admet casos d'herència tetrasòmica com la que es dona en el PGM-1 (vegeu més endavant). Aquest sistema no ha estat inclòs en els càlculs de F_{IS} , F_{ST} i F_{IT} , com fan també Machon *et al.* (1995).

7.3. RESULTATS

Durant l'etapa de proves vam dur a terme més de 300 experiments, que ens van permetre resoldre amb prou nitidesa per a poder ser interpretats 11 *loci* de 6 enzims per al subgènere *Delphinium*, 13 *loci* de 8 enzims per a *D. bolosii* i 8 *loci* de 5 enzims per a *D. montanum*. Tot seguit els descriurem amb més detall.

7.3.1. ANÀLISI DELS SISTEMES ENZIMÀTICS

Analitzarem breument els patrons de bandes obtinguts per a cadascun dels sistemes enzimàtics resolts en aquest treball. En el cas dels enzims en què hem inter-

pretat més d'un sistema enzimàtic, hem associat un número al sistema, començant per les regions d'activitat situades a les zones del gel corresponents als isoenzims més ràpids en la migració cap a l'ànode, és a dir, als més distants de l'origen de migració. En cadascun d'aquests sistemes, a l'al·lel més ràpid li hem atorgat la lletra *a*, al següent, la *b*, i així successivament.

Vam realitzar homologies i proves comparatives per tal de verificar les mobilitats enzimàtiques. No hem portat a terme, però, una anàlisi de la progènie, és a dir, un programa d'encreuaments controlats per a confirmar la base genètica dels diferents patrons de bandes obtinguts, perquè el temps disponible no abraçava una generació suplementària. De totes maneres, les intensitats de les bandes dels heterozigots s'ajusten a l'assumpció d'herència codominant i el nombre de bandes va ser coherent amb l'esperat a partir del coneixement de l'estructura quaternària (nombre de subunitats) de l'enzim.

Aconitasa (ACO)

En la tinció d'aquest enzim de comportament monomèric, hem detectat dues zones d'activitat, ACO-1 i ACO-2, amb una mobilitat electroforètica molt similar, fins al punt que, en la nostra interpretació, els al·lells dels dos sistemes s'encavalquen parcialment, especialment en el subgènere *Delphinium*, cosa que en dificulta la interpretació. La deducció d'aquest patró ha estat feta a partir de la intensitat de les bandes i tenint en compte que és l'únic model que explica la presència de quatre bandes en la població FAV3 (figura 7.1) i de patrons de dues i tres bandes en el mateix gel en moltes poblacions.



FIGURA 7.1. Zimograma de l'enzim ACO de *D. favargeri* (FAV3).
(Les dues darreres mostres són de *Consolida* i les 2 penúltimes de *D. verdunense*).

En el primer sistema (ACO-1) hem detectat tres al·lels, un dels quals (el *b*) està pràcticament fixat en la majoria de poblacions del subgènere *Delphinium* del mostratge, excepte en la població FAV3 i en l'espècie *D. gracile*. En els tàxons perennes, *D. bolosii* està fixat per l'heterozigot *ab*, i a *D. montanum* l'heterozigot també sembla fixat, bé que en aquesta espècie no hem interpretat l'ACO, perquè en alguns individus no es veia prou bé.

El sistema ACO-2 del subgènere *Delphinium* és un xic més variable, però només manifesta dos al·lels i una gran presència d'homozigots. En *D. bolosii* aquest sistema està fixat per l'al·lel *a*.

Aspartat aminotransaminasa (AAT / GOT)

Aquest enzim mostra un comportament clarament dimèric, ja que apareixen heterozigots amb una banda intermèdia més tenyida (figura 7.2), que segueix la hipòtesi de la codominància, tot i que a vegades la seva intensitat no és ben bé el doble. Aquest enzim presenta dues zones d'activitat: AAT-1 i AAT-2.

El sistema AAT-1, en què hem detectat tres al·lels, està molt fixat per a la majoria de tàxons anuals, excepte per a les espècies *D. favargeri* (figura 7.2) i *D. gracile*. En els tàxons perennes del mostratge s'observa més variabilitat.

El sistema AAT-2 està clarament distant de la zona d'activitat del sistema AAT-1 i, per això, no hi ha hagut interferències de bandes que dificultessin la seva interpretació. No obstant això, no sempre es resolia, o bé apareixia molt feble, i l'escàs contrast del patró de bandes sobre el fons vermellós que adquireix el gel en la tinció d'aquest enzim no en permetia una interpretació segura. Així, doncs, les dades provinents d'aquest *locus* no han estat incloses en els càlculs efectuats.

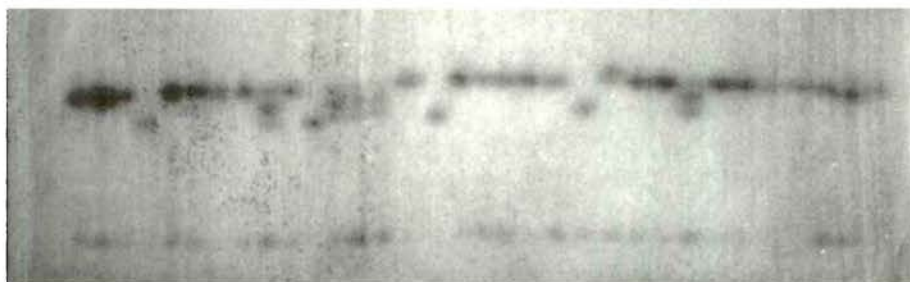


FIGURA 7.2. Zimograma de l'enzim AAT de *D. favargeri* (FAV2).

Enzim màlic (ME)

Només conté una regió d'activitat, bé que en alguns tàxons hem detectat bandes molt febles per sobre d'aquest sistema, comparativament massa tènues per ser considerades com una altra regió d'activitat i, a més, no sempre hi apareixien. Probablement es tracta d'algun artefacte de la tinció.

Aquest enzim està molt fixat en molts tàxons anuals i és més variable en les espècies perennes. Vam identificar-hi un total de cinc al·lels en les espècies anuals, i tres en les perennes. És característica la gran fixació de l'al·lel *c* tant en el subgènere *Delphinium* com en *D. montanum*. Tots els al·lels presenten mobilitats restringides a un segment molt reduït del gel.

Un altre fet destacable associat a l'enzim màlic és que en les espècies anuals mai no hem detectat heterozigots, fenomen que ja va reportar Caujapé (1995) en 33 poblacions del gènere *Androcymbium*. En canvi, en *D. bolosii* i *D. montanum* (figura 7.3), les diferències de gruix entre algunes bandes ens han permès atribuir-hi alguns heterozigots, però ha estat impossible determinar el nombre de subunitats que constitueixen aquest enzim, perquè quedaven massa juntes. A la bibliografia consultada hem llegit que aquest enzim manifesta un comportament tetràmer (Weeden i Wendel, 1989; Kephart, 1990).

Fosfoglucomutasa (PGM)

La tinció d'aquest enzim mostra clarament dues zones d'activitat, PGM-1 i PGM-2, amb un comportament monomèric. En alguns tàxons, però, són tan properes que es fa difícil discriminar on acaba l'una i on comença l'altra. Amb tot, l'especial nitidesa de resolució d'aquest enzim ens va permetre discernir diferències

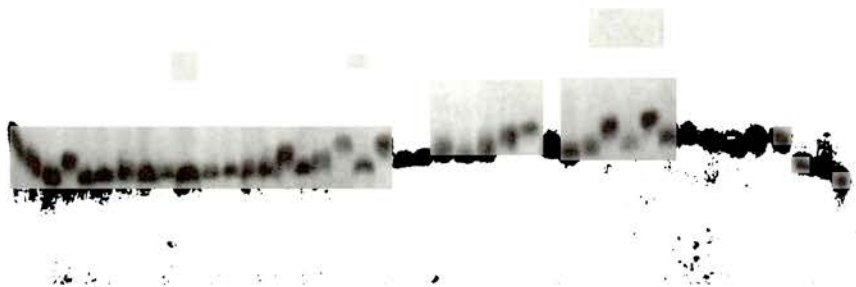


FIGURA 7.3. Zimograma de l'enzim màlic (ME) de *D. montanum* (MON2).

molt petites de mobilitat. Hem detectat 8 al·lels per al PGM-1 i 5 per al PGM-2, en el subgènere *Delphinium*, i un nombre més baix en les espècies perennes.

En el sistema PGM-1, el gran nombre de bandes contrasta amb el d'altres sistemes monomèrics estudiats, com el PGM-2. Això ens fa pensar que l'única interpretació genètica compatible és una segregació tetrasòmica, originada en una duplicació genètica. Aquest fenomen, poc reportat a la bibliografia en tàxons diploides, ha estat donat a conèixer per Machon *et al.* (1995) per a algunes espècies del gènere *Ulmus*. El nostre model de bandes s'adapta perfectament a la interpretació donada per aquests autors. El PGM-2 té, en canvi, un comportament monomèric típic. Aquest comportament diferenciat s'explica perquè la fosfoglucomutasa està controlada per dos gens de distribució subcel·lular diferent: el PGM-1 es troba al cloroplast i el PGM-2, al citosol (Weeden i Gottlieb, 1980; Stuber i Goodman, 1983; Weeden i Wendel, 1989; Kephart, 1990).

En el subgènere *Delphinium*, aquest enzim mostra una gran variabilitat (figura 7.4), mentre que en les dues espècies perennes està molt més fixat. Tot i això, en aquestes darreres els patrons de bandes són diferents. *D. bolosii* presenta una mobilitat dels al·lels del PGM-1 molt semblant a la de les anuals, però els al·lels del sistema PGM-2 d'aquesta perenne són molt més ràpids, amb una mobilitat electroforètica propera al sistema 1 (pràcticament es toquen). En *D. montanum* els al·lels del PGM-2 són sensiblement més lents que en *D. bolosii*.

6-Fosfogluconat deshidrogenasa (6PGD)

El revelatge d'aquest enzim posa de manifest un patró de bandes complex, atribuïble a tres zones d'activitat: 6PGD-1, 6PGD-2 i 6PGD-3. La presència de nombroses bandes, especialment en el sistema 6PGD-2 del subgènere *Delphinium* (tàxons

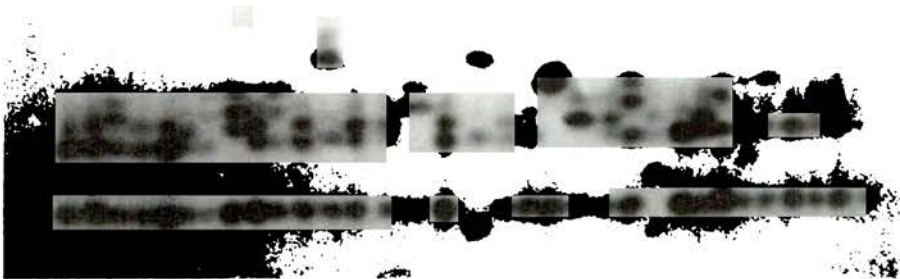


FIGURA 7.4. Zimograma de l'enzim PGM de *D. favargeri* (FAV2).

diploides), suggereix que aquest gen pot estar duplicat, hipòtesi que s'hauria de verificar per mitjà d'anàlisis de progènie. *D. montanum* també manifesta moltes bandes, en aquest cas, però, atribuïbles a la seva dotació cromosòmica tetraploide ($2n = 32$). La complexitat de la interpretació del sistema 6PGD-2, junt amb el fet que semblava força fixat, ens va portar a no considerar-lo en els càlculs posteriors.

Els altres dos sistemes, que sí que han estat interpretats, han permès identificar-hi fins a 3 al·lels diferents en cadascun. Mostren un comportament dimèric, ben palès en la figura 7.5. En les espècies del subgènere *Delphinium* estudiades, els al·lels més freqüents són els *b* d'ambdós sistemes, és a dir, els de mobilitat intermèdia.

Els individus del mostratge de *D. bolosii* presenten un patró de bandes molt fixat. En *D. montanum*, aquest enzim està bastant fixat. El sistema 6PGD-3 només té 1 al·lel, més lent que el dels tàxons anuals.

Malat deshidrogenasa (MDH)

El patró de bandes d'aquest enzim és molt complex, amb duplicacions (Gottlieb, 1982) i encavalcaments que provenen de petites diferències entre els individus. Aquestes irregularitats han estat atribuïdes a canvis en la conformació posttranscripcional de la proteïna (Goodman *et al.*, 1981; Doebley *et al.*, 1986); poden correspondre a artefactes apareguts en el procés d'extracció, a anomalies del gel mateix o a distorsions provocades pel corrent elèctric. També s'hi ha descrit l'aparició de bandes secundàries, produïdes per la formació de complexos amb cofactors o ions (Arulsekaran *et al.*, 1986) o bé de dímers intergènics (Gottlieb, *loc. cit.*). Tot això fa que aquest enzim resulti molt complex i difícil d'interpretar.

En les nostres espècies, hi hem detectat quatre regions d'activitat, que corresponen als sistemes MDH-1, MDH-2, MDH-3 i MDH-4, amb mobilitat electro-

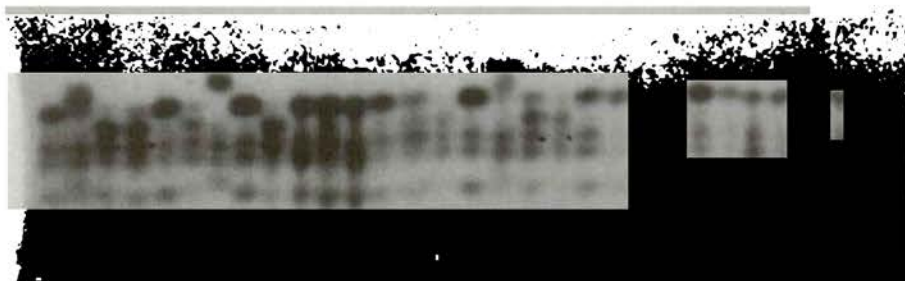


FIGURA 7.5. Zimograma de l'enzim 6-PGD de *D. balansae* (BAL1).

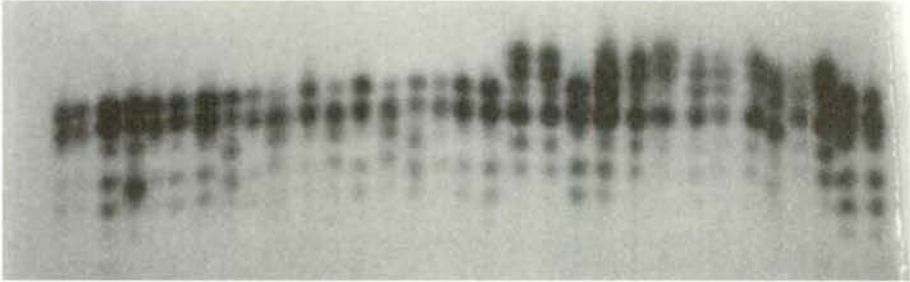


FIGURA 7.6. Zimograma de l'enzim MDH de *D. peregrinum* (PER1) i *D. virgatum* (VIR1).

forètica molt semblant, de manera que no hi ha pràcticament separació entre ells (figura 7.6). D'aquests sistemes, l'MDH-2 no ha estat interpretat, donada la seva complexitat. Els altres contenen 2, 3 i 3 al·lels, respectivament. Els zimogrames de *D. montanum* no han estat interpretats, perquè van resultar molt distorsionats. Tot i així, igual que en el cas de *D. bolosii*, mostra un patró molt fixat.

Fosfoglucoisomerasa (PGI)

La resolució de les bandes d'aquest enzim no ha estat suficient per a discernir quin comportament té. Sembla força fixat en les espècies anuals i més variable en les espècies perennes. En el subgènere *Delphinium* no l'hem interpretat, perquè sovint apareixia poc nítid i lleugerament patinat. A vegades, depenent del tipus de gel (però no sempre el mateix), apareix un sistema enzimàtic molt proper a l'origen de

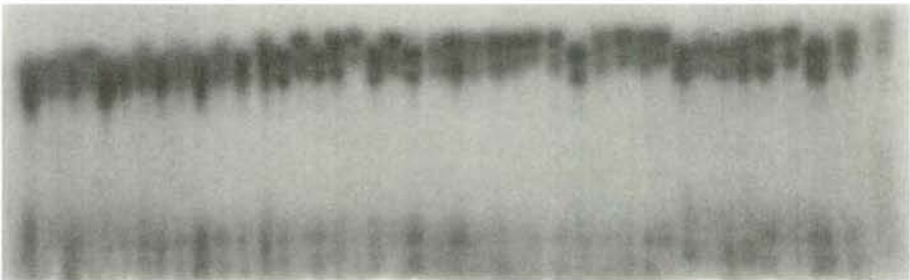


FIGURA 7.7. Zimograma de l'enzim PGI de *D. montanum* (MON2).

migració. En les dues espècies perennes —*D. bolosii* i *D. montanum*— hem identificat dos sistemes, el PGI-1 i el PGI-2, de mobilitat electroforètica molt similar (figura 7.7) en totes dues. Aquests *loci* contenen 2 i 3 al·lels, respectivament.

Alcohol deshidrogenasa (ADH)

Aquest enzim només queda revelat nítidament en mostres provinents de granes. Tot i obtenir-ne una bona resolució, únicament ha estat interpretat en l'espècie *D. bolosii*, en què mostra un elevat grau de fixació (figura 7.8). En les espècies anuals, hi apareixen moltes bandes de difícil interpretació, i en alguns casos, a causa de la poca quantitat de mostra (les granes són molt petites), les bandes resulten massa tènues i, conseqüentment, són difícils de distingir i de poder-los assignar els al·lels corresponents.

7.3.2. PARÀMETRES POBLACIONALS I VARIABILITAT GENÈTICA

A partir de la interpretació dels zimogrames, hem caracteritzat genotípicament cada individu del mostratge i hem obtingut una taula de freqüències al·lèliques per a cada població (taules 7.5 i 7.6). Cal remarcar que l'assignació dels al·lels en les espècies anuals i en les perennes és independent i que, per tant, aquells no es corresponen, tot i que hi ha algunes coincidències. En aquestes taules també consignem la mida de la mostra per població. A partir de les freqüències al·lèliques hem calculat els paràmetres bàsics, descriptors de la variabilitat genètica isoenzimàtica; són representats a les taules 7.7, 7.8 i 7.9.

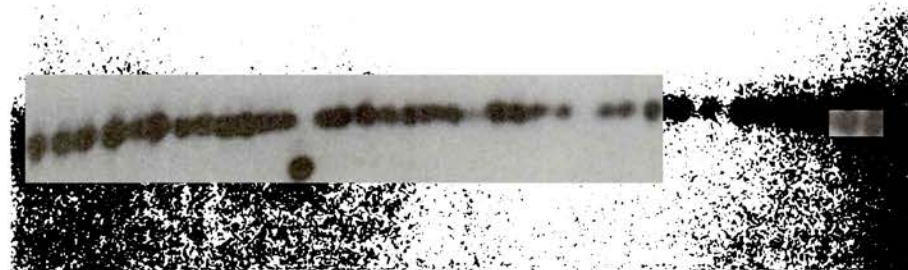


FIGURA 7.8. Zimograma de l'enzim ADH (en granes) de *D. bolosii* (BOL2).

TAULA 7.5. Freqüències al·lèliques en el subgènere *Delphinium*.

Locus	POBLACIONS														
(N)	FAV1 30	FAV2 30	FAV3 30	OBC1 30	MAC1 5	COS1 30	BAL1 30	VER1 29	VER3 30	GRA1 30	GRA2 30	GRA3 28	DAV1 30	PER1 15	VIR1 15
ACO-1															
a	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,050	0,036	0,000	0,000	0,000
b	1,000	1,000	0,950	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,950	0,964	1,000	1,000	1,000
c	0,000	0,000	0,033	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
ACO-2															
a	0,183	0,150	0,067	0,167	0,100	0,000	0,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,083	0,533	0,933
b	0,817	0,850	0,933	0,833	0,900	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,917	0,467	0,067
ME															
a	0,067	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,036	0,000	0,000	0,067
b	0,167	0,000	0,133	0,100	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,107	0,000	0,067	0,067
c	0,767	1,000	0,867	0,900	0,800	0,900	1,000	1,000	0,967	1,000	1,000	0,857	1,000	0,933	0,867
d	0,000	0,000	0,000	0,000	0,200	0,067	0,000	0,000	0,033	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
e	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,033	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
AAT-1 / GOT-1															
a	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,733	0,750	0,696	0,000	0,033	0,000
b	0,883	0,783	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,267	0,250	0,304	1,000	0,833	1,000
c	0,117	0,217	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,133	0,000
PGM-1															
a	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
b	0,167	0,033	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,035	0,000	0,000	0,109	0,000	0,192	0,000	0,000
c	0,033	0,009	0,000	0,033	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,542	0,000	0,000
d	0,042	0,092	0,009	0,000	0,000	0,000	0,000	0,043	0,375	0,000	0,009	0,000	0,059	0,000	0,000
e	0,192	0,167	0,033	0,117	0,000	0,000	0,000	0,250	0,058	0,209	0,200	0,313	0,209	0,267	0,284
f	0,067	0,283	0,259	0,217	0,400	0,159	0,242	0,302	0,042	0,667	0,683	0,688	0,000	0,617	0,500
g	0,484	0,392	0,692	0,558	0,400	0,500	0,750	0,371	0,425	0,042	0,000	0,000	0,000	0,067	0,217
h	0,017	0,009	0,009	0,075	0,200	0,342	0,009	0,000	0,100	0,084	0,000	0,000	0,000	0,050	0,000
PGM-2															
a	0,000	0,017	0,000	0,083	0,000	0,050	0,050	0,000	0,100	0,000	0,000	0,000	0,000	0,233	0,000
b	0,000	0,000	0,000	0,050	0,000	0,000	0,000	0,000	0,083	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,000
c	0,850	0,933	1,000	0,800	1,000	0,867	0,950	1,000	0,817	1,000	0,983	0,982	0,000	0,733	0,333
d	0,083	0,050	0,000	0,033	0,000	0,083	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,018	0,000	0,000	0,067
e	0,067	0,000	0,000	0,033	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	0,033	0,600
6PGD-1															
a	0,033	0,083	0,017	0,067	0,100	0,000	0,083	0,069	0,033	0,000	0,000	0,071	0,133	0,033	0,000
b	0,967	0,917	0,983	0,933	0,900	1,000	0,917	0,931	0,967	1,000	1,000	0,929	0,867	0,967	1,000
6PGD-3															
a	0,117	0,050	0,050	0,167	0,000	0,350	0,083	0,000	0,017	0,050	0,000	0,071	0,233	0,700	0,067
b	0,883	0,800	0,950	0,833	1,000	0,383	0,867	1,000	0,833	0,950	1,000	0,857	0,650	0,100	0,900
c	0,000	0,150	0,000	0,000	0,000	0,267	0,050	0,000	0,150	0,000	0,000	0,071	0,117	0,200	0,033
MDH-1															
a	0,150	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,083	0,000	0,000	0,000	0,000	0,367
b	0,850	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,983	0,917	1,000	1,000	1,000	1,000	0,633
MDH-3															
a	0,000	0,067	0,083	0,000	0,800	0,017	0,000	0,138	0,183	0,350	0,483	0,857	0,000	0,367	0,133
b	1,000	0,933	0,867	0,000	0,000	0,033	0,033	0,224	0,383	0,217	0,250	0,143	0,000	0,133	0,400
c	0,000	0,000	0,050	1,000	0,200	0,950	0,967	0,638	0,433	0,433	0,267	0,000	1,000	0,500	0,467
MDH-4															
a	1,000	0,950	0,883	0,000	0,200	0,033	0,000	0,31	0,250	1,000	1,000	1,000	0,000	0,133	0,067
b	0,000	0,050	0,117	1,000	0,800	0,967	0,917	0,603	0,600	0,000	0,000	0,000	1,000	0,867	0,933
c	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,083	0,086	0,133	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
d	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

(N) = Mida de la mostra per població. Vegeu el text.

TAULA 7.6. Freqüències al·lèliques en *D. bolosii* i *D. montanum*.

<i>Locus</i> (N)	Poblacions		<i>Locus</i> (N)	Poblacions	
	BOL1 36	BOL2 36		MON1 40	MON2 40
ACO-1			ME		
<i>a</i>	0,236	0,500	<i>a</i>	0,000	0,138
<i>b</i>	0,764	0,500	<i>b</i>	0,100	0,162
			<i>c</i>	0,900	0,700
ACO-2			GOT-1		
<i>a</i>	1,000	1,000	<i>a</i>	0,050	0,038
ME			<i>b</i>	0,675	0,650
<i>a</i>	0,694	0,500	<i>c</i>	0,275	0,313
<i>b</i>	0,194	0,375			
<i>c</i>	0,111	0,125	PGM-1		
GOT-1			<i>a</i>	0,019	0,000
<i>a</i>	0,069	0,596	<i>b</i>	0,250	0,238
<i>b</i>	0,931	0,431	<i>c</i>	0,250	0,250
PGM-1			<i>d</i>	0,481	0,512
<i>a</i>	0,250	0,250	PGM-2		
<i>b</i>	0,750	0,750	<i>a</i>	0,000	0,025
			<i>b</i>	0,050	0,138
PGM-2			<i>c</i>	0,950	0,837
<i>a</i>	0,917	1,000	6-PGD-1		
<i>b</i>	0,083	0,000	<i>a</i>	0,750	0,850
6-PGD-1			<i>b</i>	0,075	0,125
<i>a</i>	0,000	0,000	<i>c</i>	0,175	0,025
<i>b</i>	1,000	1,000	6-PGD-3		
6-PGD-3			<i>a</i>	0,938	1,000
<i>a</i>	0,000	0,000	<i>b</i>	0,062	0,000
<i>b</i>	1,000	1,000	PGI-1		
MDH-1			<i>a</i>	0,212	0,613
<i>a</i>	1,000	1,000	<i>b</i>	0,788	0,287
MDH-3			PGI-2		
<i>a</i>	0,056	0,000	<i>a</i>	0,125	0,100
<i>b</i>	0,083	0,028	<i>b</i>	0,875	0,613
<i>c</i>	0,861	0,972	<i>c</i>	0,000	0,287
PGI-1					
<i>a</i>	0,917	0,917			
<i>b</i>	0,083	0,083			
PGI-2					
<i>a</i>	0,917	0,917			
<i>b</i>	0,083	0,083			
ADH					
<i>a</i>	1,000	0,972			
<i>b</i>	0,000	0,028			

(N) = Mida de la mostra per població. Vegeu el text.

TAULA 7.7. Valors dels descriptors bàsics de variabilitat genètica isoenzimàtica en el subgènere *Delphinium*.

Població	N	A	P	Ho	He
<i>D. favargerii</i> (FAV1)	30	2,4 (0,5)	63,6	0,157 (0,064)	0,215 (0,060)
<i>D. favargerii</i> (FAV2)	30	2,5 (0,6)	72,7	0,151 (0,084)	0,196 (0,062)
<i>D. favargerii</i> (FAV3)	30	2,2 (0,3)	63,6	0,112 (0,051)	0,134 (0,040)
<i>D. obcordatum</i> (OBC1)	30	2,1 (0,4)	54,5	0,167 (0,083)	0,166 (0,058)
<i>D. macropetalum</i> (MAC1)	5	1,6 (0,2)	54,5	0,200 (0,089)	0,178 (0,060)
<i>D. cossonianum</i> (COS1)	30	2,0 (0,3)	45,5	0,130 (0,079)	0,168 (0,070)
<i>D. balansae</i> (BAL1)	30	1,7 (0,2)	45,5	0,127 (0,076)	0,098 (0,036)
<i>D. verdunense</i> (VER1)	29	1,8 (0,4)	36,4	0,147 (0,084)	0,172 (0,079)
<i>D. verdunense</i> (VER3)	30	2,5 (0,4)	45,5	0,161 (0,064)	0,238 (0,077)
<i>D. gracile</i> (GRA1)	30	1,7 (0,3)	45,5	0,212 (0,102)	0,162 (0,068)
<i>D. gracile</i> (GRA2)	30	1,7 (0,3)	36,4	0,182 (0,086)	0,147 (0,067)
<i>D. gracile</i> (GRA3)	28	1,9 (0,2)	54,5	0,201 (0,087)	0,168 (0,047)
<i>D. davisii</i> (DAV1)	30	1,6 (0,3)	36,4	0,142 (0,087)	0,138 (0,065)
<i>D. peregrinum</i> (PER1)	15	2,4 (0,3)	72,7	0,242 (0,094)	0,292 (0,064)
<i>D. virgatum</i> (VIR1)	15	2,2 (0,3)	72,7	0,303 (0,119)	0,262 (0,071)

N = mida de la mostra; A = mitjana del nombre d'al·lels per *locus*; P = percentatge de *loci* polimòrfics (criteri del 0,95); Ho = heterozigosi observada; He = heterozigosi esperada. Entre parèntesis, l'error estàndard.

TAULA 7.8. Valors dels descriptors bàsics de variabilitat genètica isoenzimàtica en *D. montanum*.

Població	N	A	P	Ho	He
<i>D. montanum</i> (MON1)	40	2,5 (0,3)	100	0,263 (0,117)	0,307 (0,063)
<i>D. montanum</i> (MON2)	40	2,8 (0,3)	87,5	0,291 (0,122)	0,389 (0,065)

N = mida de la mostra; A = mitjana del nombre d'allels per *locus*; P = percentatge de *loci* polimòrfics (criteri del 0,95); Ho = heterozigosi observada; He = heterozigosi esperada. Entre parèntesis, l'error estàndard.

TAULA 7.9. Valors dels descriptors bàsics de variabilitat genètica isoenzimàtica en *D. bolosii*.

Població	N	A	P	Ho	He
<i>D. bolosii</i> (BOL1)	36	1,8 (0,2)	61,5	0,141 (0,082)	0,157 (0,045)
<i>D. bolosii</i> (BOL2)	36	1,7 (0,2)	53,8	0,173 (0,106)	0,183 (0,064)

N = mida de la mostra; A = mitjana del nombre d'allels per *locus*; P = percentatge de *loci* polimòrfic (criteri del 0,95); Ho = heterozigosi observada; He = heterozigosi esperada. Entre parèntesis, l'error estàndard.

7.3.3. PARÀMETRES REPRODUCTIUS

La taula 7.10 aplega els índexs de fixació de Wright (F) per a cada enzim i el seu valor mitjà per tàxon, com també els coeficients de pol·linització encreuada ($\hat{x}$) i d'autogàmia ($\hat{s}$). La taula 7.11 presenta els valors de F_{IS} , F_{ST} i F_{IT} per a les espècies representades per més d'una població i per al conjunt dels tàxons del subgènere *Delphinium*; valors que reflecteixen el grau de contribució a la variabilitat dels components intrapoblacionals, interpoblacionals i totals, respectivament.

7.4. DISCUSSIÓ

7.4.1. VARIABILITAT GENÈTICA ISOENZIMÀTICA

Els tres grups de tàxons escollits per estudiar la diversitat isoenzimàtica mostren característiques ben diferenciades que influeixen en la seva variabilitat ge-

TAULA 7.10. Índexs de fixació de wright i coeficients de reproducció encreuada i d'autogàmia.

Tàxon	Sistemes enzimàtics															F	t	s
	ACO-1	ACO-2	ME	AAT-1	PGM-1	PGM-2	6PGD-1	6PGD-3	MDH-1	MDH-3	MDH-4	PGI-1	PGI-2	ADH				
FAV1	—	0,221	1,000	-0,132	0,867	0,499	1,000	0,515	-0,176	—	—				0,261	0,586	0,414	
FAV2	—	0,085	—	0,509	0,083	0,736	0,345	0,900	—	1,000	-0,053				0,286	0,555	0,445	
FAV3	-0,040	-0,071	1,000	—	0,067	—	-0,017	0,649	—	0,582	-0,132				0,150	0,739	0,261	
OBC1	—	0,280	1,000	—	-0,333	0,426	-0,071	-0,200	—	—	—				0,080	0,852	0,148	
MAC1	—	-0,111	1,000	—	1,000	—	-0,111	—	—	-0,250	-0,250				-0,026	1,053	-0,053	
COS1	—	—	1,000	—	0,374	0,582	—	0,343	—	0,653	1,000				0,287	0,554	0,446	
BAL1	—	—	—	—	-0,669	-0,053	0,345	0,165	—	-0,034	0,782				0,019	0,963	0,037	
VER1	—	—	—	—	0,321	—	-0,074	—	—	-0,605	0,417				-0,057	1,121	-0,121	
VER3	—	—	1,000	—	0,547	0,051	1,000	0,175	-0,017	0,472	0,702				0,303	0,535	0,465	
GRA1	—	—	—	0,318	-0,594	—	—	0,053	-0,091	-0,245	—				0,086	1,189	-0,189	
GRA2	-0,053	—	—	-0,333	0,183	-0,017	—	—	—	0,210	—				-0,090	1,198	-0,198	
GRA3	-0,037	—	1,000	-0,098	-0,497	-0,018	-0,077	-0,120	—	0,125	—				-0,020	1,042	-0,042	
DAV1	—	-0,091	—	—	-0,392	—	0,712	0,346	—	—	—				-0,020	1,041	0,064	
PER1	—	0,196	1,000	0,767	-0,566	0,016	-0,034	0,710	—	-0,004	1,000				0,255	0,594	0,406	
VIR1	—	1,000	1,000	—	-0,030	-0,017	—	0,277	-0,579	-0,544	1,000				0,139	0,756	0,244	
BOL1	-0,309	—	0,762	-0,075	-1,000	0,273	—	—	—	1,000		1,000	1,000	—	0,204	0,661	0,339	
BOL2	-1,000	—	0,579	-0,530	-1,000	—	—	—	—	1,000		1,000	1,000	1,000	0,158	0,728	0,272	
MON1			0,444	-0,287	-0,555	-0,053	1,000	-0,067				0,477	1,000		0,245	0,607	0,393	
MON2			0,462	-0,463	-0,616	0,015	1,000	—				0,947	0,859		0,276	0,568	0,432	

— Indica els loci monomòrfics. F = Valors mitjans dels índexs de fixació; t = coeficient de reproducció encreuada; s = coeficient d'autogàmia.

TAULA 7.11. Estadística de *F* de tots els *loci* polimòrfics.En 3 poblacions de *D. favargeri*

<i>Locus</i>	F_{IS}	F_{ST}	F_{IT}
ACO-1	-0,040	0,026	-0,013
ACO-2	0,116	0,021	0,135
AAT-1	0,267	0,079	0,325
MDH-1	-0,176	0,105	-0,053
MDH-3	0,725	0,038	0,736
MDH-4	-0,107	0,044	-0,059
ME	1,000	0,070	1,000
6PGD-1	0,467	0,019	0,477
6PGD-3	0,738	0,044	0,750
PGM-2	0,575	0,044	0,594

En 15 poblacions del subgènere *Delphinium*

<i>Locus</i>	F_{IS}	F_{ST}	F_{IT}
ACO-1	-0,044	0,035	-0,007
ACO-2	0,180	0,745	0,791
AAT-1	0,160	0,555	0,626
MDH-1	-0,363	0,235	-0,043
MDH-3	0,113	0,508	0,563
MDH-4	0,456	0,706	0,840
ME	1,000	0,086	1,000
6PGD-1	0,262	0,036	0,288
6PGD-3	0,346	0,289	0,535
PGM-2	0,218	0,499	0,608

En 3 poblacions de *D. gracile*

<i>Locus</i>	F_{IS}	F_{ST}	F_{IT}
ACO-1	-0,046	0,016	-0,029
AAT-1	-0,035	0,003	-0,033
MDH-1	-0,091	0,057	-0,029
MDH-3	0,004	0,136	0,140
ME	1,000	0,080	1,000
6PGD-1	-0,077	0,049	-0,024
6PGD-3	-0,102	0,045	-0,052
PGM-2	-0,018	0,009	-0,009

En 2 poblacions de *D. bolosii*

<i>Locus</i>	F_{IS}	F_{ST}	F_{IT}
ACO-1	-0,710	0,075	-0,582
AAT-1	-0,435	0,287	-0,022
MDH-3	1,000	0,030	1,000
ME	0,660	0,032	0,671
PGI-1	1,000	0,000	1,000
PGI-2	1,000	0,000	1,000
PGM-2	0,273	0,043	0,304
ADH	1,000	0,014	1,000

En 2 poblacions de *D. verdunense*

<i>Locus</i>	F_{IS}	F_{ST}	F_{IT}
MDH-1	-0,017	0,008	-0,008
MDH-3	0,532	0,029	0,546
MDH-4	0,563	0,003	0,564
ME	1,000	0,017	1,000
6PGD-1	0,285	0,007	0,290
6PGD-3	0,175	0,082	0,243
PGM2	0,051	0,074	0,121

En 2 poblacions de *D. montanum*

<i>Locus</i>	F_{IS}	F_{ST}	F_{IT}
AAT-1	-0,376	0,001	-0,375
ME	0,457	0,046	0,482
6PGD-1	1,000	0,026	1,000
6PGD-3	-0,067	0,032	-0,032
PGI-1	0,753	0,165	0,794
PGI-2	0,900	0,092	0,909
PGM2	-0,003	0,027	0,025

Vegeu el text.

nètica. Recapitulant, *D. montanum* és una espècie perenne, tetraploide ($2n = 32$), endèmica, que es fa en ambients subalpins. *D. bolosii* és també perenne i endèmic, amb una mida poblacional més petita que *D. montanum*, i té la particularitat de ser un dispoloide amb $2n = 18$. Es fa en ambients montans, a més baixa altitud. El subgènere *Delphinium* està integrat per espècies anuals (excepte *D. balansae*), diploides —amb una clara reducció de la quantitat de DNA en comparació amb els tàxons perennes (Al-Kelidar i Richards, 1981)—, de distribució, en general, molt més àmplia, d'ecologia arvense, subestèpica, i d'estratègia colonitzadora. Viuen a una altitud notablement inferior que els altres dos tàxons, sovint prop del nivell del mar.

A continuació comentem els aspectes més interessants derivats del nostre estudi isoenzimàtic:

a) El nombre mitjà d'al·lels per *locus* (*A*) és molt alt en *D. montanum* (2,5-2,8) i sensiblement més baix en *D. bolosii* (1,7-1,8). Els alts valors de *D. montanum* es poden atribuir al caràcter poliploide d'aquest tàxon, atès que l'èxit dels poliploides es basa, principalment, en el manteniment de la capacitat d'hibridació; l'efecte mantenidor de l'herència tetrasòmica incrementa automàticament el nombre d'al·lels presents en un *locus* determinat (Stebbins, 1980). Tot i així, només hem detectat duplicacions en els enzims 6-PGD i PGM; és remarcable que el nombre doble de cromosomes no es reflecteixi en els patrons de bandes dels altres enzims estudiats. De fet, com ja hem indicat anteriorment, altres paràmetres, com la mida del gra de pol·len, la densitat d'estomes (Blanché, 1991) o el nombre d'estams, tampoc no denoten aquest increment del material hereditari. De fet, les duplicacions detectades són difícils d'explicar, en termes evolutius.

Caldria remuntar-se a la discussió sobre l'origen autopoliploide i al·lopoliploide del nombre cromosòmic de *D. montanum* ($2n = 32$). L'estudi morfològic del cariotip (Blanché, 1991) revela que no hi ha quartets de cromosomes, cosa que suggereix, o bé una diploïdització molt avançada d'un autotetraploide molt antic, o bé un origen al·lotetraploide, a partir d'espècies inicialment allunyades.

Les dades referents al nombre d'isoenzims tampoc no afavoreixen la hipòtesi autotetraploide, atès que, de les duplicacions esperables en la majoria de sistemes, únicament n'han estat identificades en 6-PGD i PGM. I menys encara el comportament meiótic (Blanché, *loc. cit.*), en què només s'han detectat bivalents, quan era esperable la presència de multivalents.

Cal dir que la duplicació en aquells dos sistemes (PGM i 6-PGD) apareix també en *D. bolosii* ($2n = 18$), cosa que en principi ens va fer pensar que en tots dos tàxons havia tingut lloc la duplicació d'un determinat parell de cromosomes de les dotacions euploides $2n = 16$. És remarcable, però, que aquest fenomen aparegui també en les anuals del subgènere *Delphinium*. Podríem suposar, doncs, que en *D. bolosii*, tot i el seu caràcter dispoloide, els dos cromosomes de més no aporten cap

informació suplementària; i això dóna suport a la hipòtesi que s'haurien format per fragmentació i posterior reorganització del material hereditari (possible translocació robertsoniana; vegeu el capítol 6) i no pas per duplicació cromosòmica.

La interpretació correcta de les duplicacions observades resta, doncs, totalment oberta. Machon *et al.* (1995) analitzen 8 *loci* en *Ulmus minor* aggr., dels quals només 4 són duplicats (PGM, MDH, PRXA-1 i PRXA-2). Com que les plantes estudiades per ells tenen $2n = 28$ cromosomes, atribueixen l'increment del nombre d'isoenzims a al-lopoloidia segmental, o a al-lopoliploidia completa d'un autotetraploide ancestral. Aquest fet que és molt més evident en les plantes amb nombres cromosòmics més alts, com ara *Olea europaea* ($2n = 46$), en la qual Ouazzani *et al.* (1993) detecten duplicacions residuals en l'enzim PGI. Lumaret (1986) reporta en *Dactylis* duplicacions tetraploides que també es troben en els seus diploides ancestrals i que, per tant, han de significar una traça d'origen molt antic. La diversitat d'interpretacions dels diversos sistemes duplicats (PGI, 6-PGD i PGM) detectats en *Clarkia* (vegeu la discussió de Crawford, 1989) fa evident que no hi ha cap explicació única. El que sí que sembla clar és que la duplicació de gens és una característica ubiqua en l'evolució del genoma; històricament ha estat considerada com el mecanisme predominant per a l'evolució cap a noves funcions genètiques (Haldane, 1932; Ohno, 1970). Darrerament, Walsh (1995) ha estudiat aquest fenomen des d'un punt de vista teòric i conclou que, a les poblacions prou grans, la majoria de duplicacions que s'esdevenen poden significar realment noves funcions i no pas pseudogens (o al·lells nuls), com anteriorment s'havia suposat. En el gènere *Delphinium*, la duplicació ha de ser força antiga, ja que està àmpliament estesa en els tàxons analitzats que pertanyen a tres subgèneres diferents, cosa que pot indicar que ens trobem davant d'un grup monofilètic.

Les marcades diferències de variabilitat entre les dues espècies perennes estudiades poden ser atribuïdes també, seguint a Ewens (1972), a la diferent mida de les poblacions, considerablement més petita en *D. bolosii*. Però seria agosarat i massa simplista atribuir les diferències de diversitat només a la mida poblacional. Es podrien també atribuir a colls d'ampolla o a efectes fundadors (Barret i Kohn, 1991). *D. bolosii* dóna uns valors que es troben dins l'interval de variació dels de *D. viridescens* (Richter *et al.*, 1994), un endemisme perenne de les muntanyes Wetnachee dels Estats Units, —de fet, l'única referència de què disposem d'aquests tipus de dades dins la tribu—, mentre que *D. montanum* en difereix notablement, probablement pel seu caràcter tetraploide.

b) La proporció de *loci* polimòrfics (*P*) en les dues espècies perennes també va en el mateix sentit que el valor *A*, cosa que confirma que *D. montanum* presenta una variabilitat marcadament més gran que *D. bolosii*. Amb tot, cal tenir present que en *D. montanum* podria haver-hi un petit esbiaix de les dades, perquè s'han interpretat menys enzims (alguns enzims no interpretats com l'ACO o l'MDH sem-

blaven fixats, cosa que faria davallar un xic aquests valors). En ambdues espècies els valors són superiors als obtinguts per a *D. viridescens* (Richter *et al.*, 1994). Les llavors de *D. montanum* presenten dormància (vegeu el capítol 3), sovint interpretada com a mecanisme de dispersió de variabilitat en el temps; pot arribar a retardar o esmorteir l'efecte d'una possible selecció i permet, donar un alt grau de variabilitat a cada població.

c) En el subgènere *Delphinium*, els valors més alts del nombre mitjà d'al·lels per locus (2,2-2,5) els enregistren *D. favargerii*, *D. verdunense* i *D. peregrinum*. A l'altre extrem hi ha *D. davisii*, espècie endèmica d'àrea restringida, i *D. macropetalum*, planta psammòfila amb una població molt reduïda, en tots dos casos amb un valor d'1,6; en la darrera espècie aquest valor tan baix també pot deure's a la petita mida de la mostra. La majoria de tàxons donen valors superiors a 2. Pel que fa al percentatge de loci polimòrfics, els valors més alts corresponen a *D. favargerii*, espècie molt àmpliament estesa pel Marroc, i a dues espècies turques, *D. peregrinum* i *D. virgatum* (63-72 %), mentre que els valors més baixos els enregistren *D. davisii* i algunes poblacions de *D. gracile* i *D. verdunense*, amb un 36 %.

En general, les espècies peninsulars presenten menys variabilitat que les nord-africanes i les turques. Aquesta baixa variabilitat pot indicar que les espècies europees pateixen una erosió genètica. Són tàxons predominantment arvenses, que sovint han estat perseguits amb herbicides o que viuen en terrenys llaurats immediatament després de la collita per reduir l'efecte de les males herbes. En canvi, les espècies nord-africanes, com ara *D. favargerii*, mostren encara un caràcter expansiu. Les tendències regressives que observem en el nostre material justificarien la inclusió de *D. verdunense* entre les espècies amenaçades a França (Olivier *et al.*, 1995).

d) Hamrick i Godt (1990) van fer un recull de tota la informació publicada sobre diversitat isoenzimàtica —fins al moment actual, el més ampli de què disposem— i van classificar els tàxons segons vuit caràcters: 1) el gran grup taxonòmic, 2) la forma vital, 3) l'abast geogràfic, 4) la distribució regional, 5) el sistema reproductiu, 6) el tipus de dispersió de les granes, 7) el tipus de reproducció (sexual o asexual) i 8) la fenologia. Van analitzar les dades en tres aspectes diferents: l'específic, l'interpoblacional i l'intrapoblacional. Aquest darrer és el que fem servir per a les comparacions. Segons aquests autors, les espècies que presenten un grau de variabilitat intrapoblacional més alt són les de vida llarga, de distribució àmplia, pròpies de la zona boreal temperada, al·lògames, anemòfil·les, amb temps de fecunditat llargs, anemocores i amb característiques de comunitat més complexes.

A escala intrapoblacional, Hamrick i Godt (*loc. cit.*) no van trobar diferències de diversitat isoenzimàtica entre tàxons anuals i perennes (amb valors de prop d'1,4 per a *A* i 30 % per a *P*), però sí que van trobar valors més alts en les espècies perennes llenyoses de vida llarga (1,7 i 50 %, respectivament). En tots els nostres tàxons, els valors obtinguts han estat notablement superiors, fins i tot, alguns més que

en les espècies llenyoses. Tampoc no hi hem detectat una determinada tendència de la variabilitat pel que fa al cicle vital. Entre anuals i perennes seria esperable que les primeres fossin més variables, perquè tenen un cicle vital més curt i incorporen els canvis genòmics més ràpidament. Les perennes, a més, poden produir descendència per via vegetativa, que fixa els genotips; bé que aquesta forma de reproducció també contribueix a conservar la variabilitat, ja que fixa igualment els genotips heterozigots. Si les espècies anuals presenten altes taxes de reproducció encreuada, s'espera que produeixin homozigots. Aquest fenomen és molt més accentuat si s'autofecunden, ja que només la meitat de la descendència d'heterozigots serà heterozigota (sempre que no hi hagi selecció negativa dels homozigots). D'altra banda, les anuals viuen en ambients més heterogenis i variables (moltes són espècies colonitzadores) i els efectes de la selecció poden ser-hi més acusats.

Les espècies d'àrea restringida presenten menys variació que les d'àmplia distribució (Barret i Kohn, 1991). Els valors mitjans trobats per a les espècies endèmiques són $A = 1,4$ i $P = 26,3$ %, mentre que per a les de distribució àmplia són $A = 1,7$ i $P = 43$ % (Hamrick i Godt, 1990). En les nostres espècies els valors són més alts, tot i que en aquest cas sí que té lloc certa relació entre la mida de la població i el grau de variabilitat.

Pel que fa a la distribució regional, les dades reportades (Hamrick i Godt, *loc. cit.*) semblen indicar que hi ha una gradació de la diversitat, la qual es màxima en les espècies boreals temperades i mínima en les tropicals. El tàxon d'alta muntanya (*D. montanum*) mostra més diversitat isoenzimàtica que les altres espècies, de distribució fonamentalment mediterrània, situació que ja va en aquest mateix sentit.

Comparativament, doncs, els nostres resultats superen els valors de variabilitat genètica recollida per aquells autors per a plantes amb les mateixes característiques biològiques. Pel que fa a d'altres gèneres de distribució mediterrània, aquests paràmetres són d'ordre similar en *Androcymbium* (Caujapé, 1995) o *Lobularia* (Borgen, 1995), mentre que en *Cheirolophus* s'han obtingut valors molt més baixos ($A = 1,4$ i $P = 12$ %) (Garnatje, 1995).

e) Sense desmerèixer el valor indicatiu dels paràmetres A i P , l'heterozigosi esperada (H_e) és tal vegada el paràmetre més fiable per a quantificar la variabilitat genètica isoenzimàtica de les poblacions naturals, ja que no depèn de l'arbitrarietat del polimorfisme i és una mesura probabilística que pot ser clarament definida en termes de freqüència gènica.

L'heterozigosi esperada en les dues poblacions de *D. montanum* és molt elevada (0,307-0,389), el doble aproximadament que en *D. bolosii* (0,157-0,183), en què s'acosta més als valors obtinguts en *D. viridescens* (0,048-0,161) (Richter *et al.*, 1994). De fet, les poblacions petites i aïllades sovint presenten una heterozigosi més baixa que les grans, cosa que referma la idea que BOL1 i BOL2 puguin ser pobla-

cions depauperades (Barrett i Kohn, 1991). D'altra banda, les espècies tetraploides solen presentar valors més alts que els respectius diploides (Soltis i Riesenberg, 1986; Machon *et al.*, 1995). En les nostres espècies perennes, l'heterozigosi observada sempre ha estat més baixa que l'esperada; però, mentre que en les dues poblacions de *D. bolosii* les diferències són petites, en *D. montanum* són més marcades. Per tant, tot i que la poliploidia de *D. montanum* faci pensar en una fixació de l'heterozigosi per l'efecte conservador de les combinacions al·lèliques additives en nombrosos gens (Crawford, 1989), el nombre d'homozigots observats hi és molt superior als esperats. La desviació de la llei de Hardy-Weinberg suggereix una diploidització avançada.

L'interval de variació de l'heterozigosi esperada en el subgènere *Delphinium* oscil·la entre 0,098 i 0,292. En la majoria de tàxons, l'heterozigosi observada i l'esperada són força diferents. A diferència de les perennes, en algunes espècies anuals, com *D. gracile*, *D. davisii*, *D. virgatum*, *D. balansae* i *D. macropetalum*, s'observen més heterozigots dels esperats.

Comparant els resultats obtinguts amb els valors d'heterozigosi esperada recollits per Hamrick i Godt (1990), els nostres valors en general són més elevats, especialment els corresponents a *D. montanum*. L'heterozigosi es comporta anàlogament als paràmetres *A* i *P*, en les diverses categories analitzades.

7.4.2. IMPLICACIONS REPRODUCTIVES

Respecte al mecanisme de pol·linització, les nostres dades de variabilitat genètica s'apropen més als valors reportats en les espècies anemòfiles, que presenten més diversitat, mentre que en les entomòfiles (el tipus de pol·linització de les *Delphinieae*) són més baixos (Hamrick i Godt, 1990). Pel que fa al tipus de reproducció, sexual i asexual, aquests autors no troben diferències significatives en la variabilitat intrapoblacional, tot i que la reproducció asexual manté els genotips. D'altra banda, el sistema de dispersió de les granes pel vent sembla produir més variació isoenzimàtica; les expansions i ornamentació de les granes dels nostres tàxons semblen indicar que aquest sistema és força habitual en la tribu (vegeu l'apartat 3.6).

En els tàxons anuals, la majoria dels valors de l'índex de fixació de Wright (*F*) per població (taula 7.10) són propers a zero, cosa que indica un equilibri entre homozigots i heterozigots, excepte en *D. peregrinum* (0,255), *D. favargerii* (0,261-0,286) —les poblacions en què hem detectat més variabilitat isoenzimàtica— i especialment en la població VER3 (0,303), en les quals té lloc un excés d'homozigots. El valor del coeficient *t*, calculat a partir de *F*, dona, en la majoria de casos, valors propers a 1, que indiquen que els aparellaments són a l'atzar i que, per tant, les taxes d'al·logàmia han de ser molt altes. Això es correspon amb les taxes d'al·logàmia ob-

tingudes en els encreuaments controlats, que són entorn del 70-80 % de la producció de granes (vegeu el capítol 5). D'acord amb aquestes dades, podem afirmar, doncs, que aquestes espècies tenen un comportament bàsicament al·lògam. Segons Brown (1990), podem parlar de plantes predominantment al·lògames quan $s < 0,01$.

Les desviacions d'aquest patró general ens poden ajudar a comprendre fenòmens que tenen importància a escala poblacional. Per exemple, els elevats valors del coeficient d'autogàmia (s) trobats en la població VER3 ens fa pensar en un possible efecte fundador (Mayr, 1963), és a dir, en l'establiment d'una nova població que porta només una petita fracció de la variació genètica de la població parental. La població VER3 creix al marge de la carretera, en una zona de terra remoguda i és molt possible que s'hagi originat a partir d'un individu o pocs, que posteriorment s'han anat escampant. La llei de Baker (1955, 1967) postula que, atesa la baixa probabilitat que dos o més propàguls fundin la mateixa població, la majoria de noves colònies en illes deuen provenir d'un sol individu, que ha de tenir prou capacitat d'autofecundació per a arribar a reeixir. Aquest tipus de fenòmens reproductius (reforç de l'autogàmia en poblacions sistemàticament agredides) podrien desembocar, a la llarga, en una dràstica disminució de la diversitat genètica, fenomen conegut com a *inbreeding depression*, també detectat en algunes poblacions de *D. nelsonii* (Waser i Price, 1994). Les baixes taxes de diversitat genètica observades en poblacions europees de *D. verdunense* tindrien aquesta causa i justificarien llur consideració d'amenaçades (Olivier *et al.*, 1995).

Pel que fa a les dues espècies perennes, els seus valors de F són relativament del mateix ordre i es troben dins el marge de variació de *D. viridescens* (Richter *et al.*, 1994). Amb tot, *D. bolosii* manifesta un índex de fixació lleugerament més baix, que es tradueix en una t més alta, i això voldria dir que seria una espècie menys autògama que *D. montanum*. No obstant, aquests valors no corresponen amb els resultats obtinguts prèviament (vegeu el capítol 5), ja que empíricament hem trobat que *D. montanum* es comporta com a al·lògama estricte, mentre que *D. bolosii*, presenta certa autogàmia espontània (entorn d'un 20 % de producció de granes, tant en condicions experimentals com de camp).

En *D. bolosii* hem detectat una freqüència molt elevada de robadors de nèctar, que no solen pol·linitzar perquè visiten les flors externament. Per tant, en principi no deuen influir en la variabilitat genètica de la planta. D'altra banda, en la població de la Noguera (BOL1) vam observar molts exemplars de l'esfingid *Macroglossum stellatarum* (vegeu el capítol 4) que podrien afavorir les taxes d'autogàmia i geitonogàmia, perquè les seves visites són menys sistemàtiques que les dels abellots. Això podria explicar que el valor de s (coeficient d'autogàmia) sigui més alt en la població BOL1. Aquest tipus de pol·linitzadors tenen un comportament anàleg al dels colibrís que visiten les espècies americanes de *Delphinium* (Pyke, 1978a; Waser, 1978; Price i Waser, 1979; Richter *et al.*, 1994).

Les mesures isoenzimàtiques són el resultat de la interacció de múltiples variables que impliquen diferents factors biològics i la història evolutiva del tàxon. Per a discernir la influència d'aquestes interaccions sobre la variabilitat genètica és important determinar l'efecte dels components intrapoblacionals, interpoblacionals i totals. La seva quantificació es pot obtenir a partir de l'estadística de l'índex de fixació de Wright (F_{IS} , F_{ST} i F_{IT}). A la taula 7.11 hi ha representats aquests paràmetres per als tàxons representats per més d'una població.

D. favargerii i *D. verdunense* mostren un patró semblant, en què el component de variabilitat intrapoblacional (0,443 i 0,451) influeix més que l'interpoblacional (0,051 i 0,073). L'elevat valor de F_{IT} (0,466 i 0,471) denota que aquestes espècies tampoc no estan en equilibri, per excés d'homozigots. En *D. gracile*, el component interpoblacional és més alt (0,073) que l'intrapoblacional (0,039), tot i que aquests valors són molt petits i propers. El component total (0,109) és notablement més baix que en les dues espècies anteriors, cosa que indica un major equilibri.

Les dues espècies perennes mostren comportaments ben diferents. *D. montanum* segueix una tendència semblant a *D. favargerii* i *D. verdunense*, però el component interpoblacional hi és proporcionalment més alt. En *D. bolosii*, el component interpoblacional té més pes, però el total és proper a zero i, per tant, hi ha un cert equilibri.

Remarquem, però, que cal considerar totes aquestes dades com una primera estimació, ja que tant la mida de la mostra com el nombre de enzims estudiats són relativament petits.

7.4.3. CONSIDERACIONS PER GRUPS

D. montanum

D. montanum, tot i essent una espècie endèmica, gaudeix d'una important variabilitat genètica que denota una bona salut de les poblacions, bé que se'n coneixen poques (Simon *et al.*, 1995). D'altra banda, és remarcable que la pressió dels isards al Cadí (MON2) no afecti la variabilitat genètica de l'espècie; de moment no es detecten diferències importants entre les dues poblacions estudiades, ni un excés d'heterozigots que delati un increment de la reproducció vegetativa.

D. bolosii

L'escassa variabilitat genètica detectada en *D. bolosii* en comparació amb l'altra espècie perenne pot ser atribuïble, com ja hem indicat, a l'exigua mida de la po-

blació, que produiria una important erosió genètica. En aquest sentit, és remarcable que la població d'Ulldemolins (BOL2), que només té un centenar d'individus, mostri valors inferiors a l'altra (BOL1), que comprèn un miler d'individus. Aquests resultats ja s'intuïen en els encreuaments interpoblacionals, ja que BOL2 s'encreua més bé amb BOL1 que intrapoblacionalment (vegeu el capítol 5). Aquesta baixa variabilitat és un aspecte a tenir en compte en la conservació del tàxon, ja que la supervivència d'espècies a llarg termini depèn del manteniment d'una variabilitat genètica entre poblacions suficient per a adaptar-se a noves pressions de selecció induïdes pels canvis ambientals (Schonewald-Cox, 1983).

En les anàlisis enzimàtiques, les dues úniques poblacions conegudes d'aquesta espècie, mostren patrons de bandes molt semblants, que comparteixen la majoria dels al·lels. En la població de la Noguera hem detectat una petita diferència a escala de subpoblacions en el PGI. Aquesta població està situada en dues terrasses sobre el Segre; els individus de la terrassa superior mostren una banda tenyida a la part inferior del gel que no apareix en els altres.

Subgènere *Delphinium*

L'anàlisi de les dades obtingudes en el subgènere *Delphinium* sembla indicar un alt grau de semblança entre les poblacions. Per verificar aquesta hipòtesi hem calculat la identitat genètica de Nei (1978), que mesura la semblança de les freqüències al·lèliques entre parells de poblacions i es mou en un interval de 0 a 1 (taula 7.12). Els valors obtinguts són relativament alts, amb una mitjana de 0,814 i un interval de variació que oscil·la de 0,522 a 0,998, de manera que confirmen aquesta gran semblança, detectada també a nivell citogenètic (vegeu el capítol 6). La manca de barreres genètiques (vegeu el capítol 5) també dóna suport a aquesta idea. Hi hem detectat, en general, més variabilitat genètica que en les espècies perennes, a causa, potser, del cicle més curt i de l'adaptació a nous ambients.

Totes aquestes dades (citogenètiques, electroforètiques i reproductives) denoten que ens trobem davant d'un grup monofilètic, estable i de diferenciació força recent.

A partir del test de Mantel (1967), que determina si els elements de dues matrius simètriques presenten correlació, hem trobat que la variació genètica (identitat genètica) no estava correlacionada significativament amb la distribució geogràfica ($r = 0,233$) ni amb els caràcters morfològics ($r = 0,181$), tot i que d'entrada ho semblava (Blanché *et al.*, 1997b). En ambdós casos, però, es pot parlar de correlació en el sentit que $r \neq 0$. Aquests resultats negatius poden ser deguts també a la petita mida del mostratge.

A partir dels valors d'identitat genètica hem elaborat un clúster (figura 7.9) que expressa la relació entre els tàxons estudiats.

TAULA 7.12. Matriu de distàncies geogràfiques (per sobre la diagonal) i d'identitat genètica de Nei (per sota) en el subgènere *Delphinium*.

Tàxon	FAV1	FAV2	FAV3	OBC1	MAC1	COS1	BAL1	VER1	VER3	GRA1	GRA2	GRA3	DAV1	PER1	VIR1
FAV1	*****	30	130	540	220	425	365	1460	1490	1350	1100	1100	3750	4510	3610
FAV2	0,990	*****	125	560	200	460	400	1490	1510	1380	1130	1130	3780	4530	3640
FAV3	0,991	0,990	*****	550	190	485	450	1530	1550	1420	1170	1170	3860	4600	3740
OBC1	0,762	0,780	0,814	*****	750	175	265	940	950	820	610	610	3390	4160	3290
MAC1	0,821	0,845	0,878	0,921	*****	650	580	1700	1720	1590	1340	1340	3980	4750	3830
COS1	0,751	0,780	0,804	0,979	0,900	*****	95	1010	1040	910	750	750	3370	4140	3260
BAL1	0,777	0,803	0,835	0,995	0,930	0,980	*****	1100	1130	1010	650	650	3410	4150	3290
VER1	0,802	0,815	0,826	0,890	0,869	0,832	0,870	*****	120	160	360	365	2550	3350	2250
VER3	0,815	0,829	0,833	0,873	0,865	0,827	0,851	0,993	*****	140	420	415	2610	3400	2620
GRA1	0,807	0,819	0,802	0,712	0,755	0,664	0,702	0,886	0,874	*****	315	310	2660	3500	2710
GRA2	0,806	0,822	0,804	0,691	0,762	0,641	0,682	0,875	0,868	0,998	*****	5	2760	3530	2730
GRA3	0,782	0,798	0,781	0,646	0,775	0,607	0,636	0,841	0,841	0,972	0,985	*****	2760	3530	2730
DAV1	0,665	0,678	0,701	0,908	0,803	0,893	0,892	0,759	0,758	0,584	0,565	0,522	*****	830	520
PER1	0,749	0,780	0,779	0,908	0,875	0,933	0,887	0,877	0,896	0,752	0,739	0,739	0,830	*****	890
VIR1	0,746	0,733	0,748	0,856	0,813	0,797	0,819	0,925	0,939	0,769	0,755	0,724	0,852	0,851	****

Les distàncies són expressades en km.

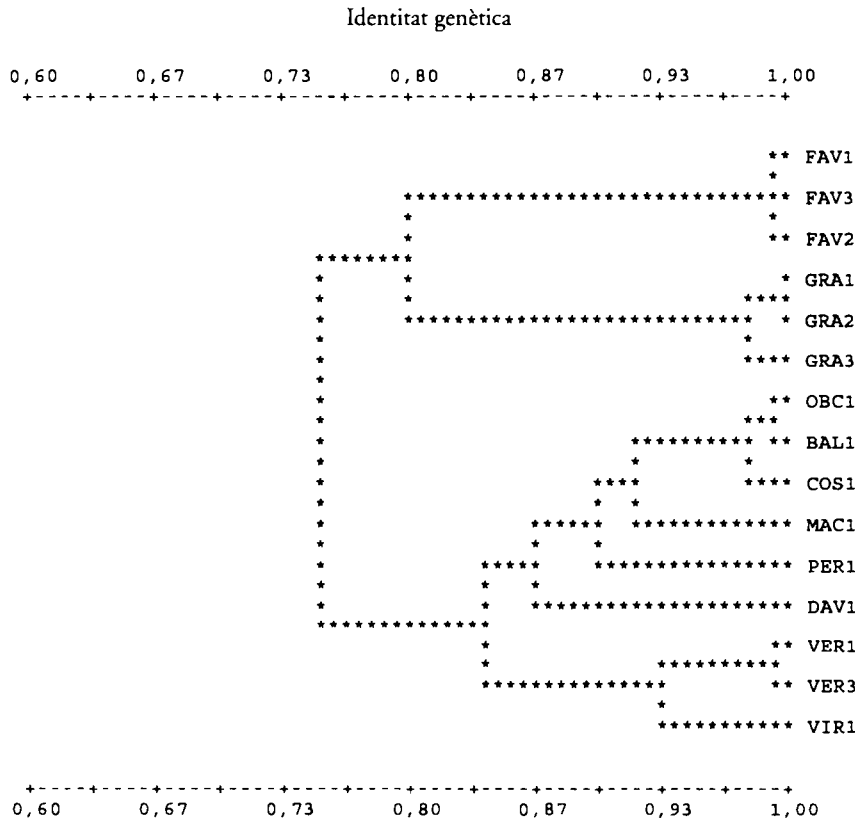


FIGURA 7.9. Anàlisi clúster de la identitat genètica en el subgènere *Delphinium*.
Percentatge de desviació estàndard = 9,307.
Correlació cofenètica = 0,774.

8. CONCLUSIONS

Hem dut a terme una prospecció de la biologia reproductiva de la tribu *Delphinieae* a la Mediterrània occidental, mitjançant l'anàlisi de 21 tàxons, que pertanyen als gèneres *Aconitum*, *Delphinium* i *Consolida*. A continuació, comentem breument les principals conclusions del nostre estudi:

1. Les flors de les *Delphinieae* estan adaptades a la pol·linització per insectes, com ho demostren els símptomes següents:

a) El periant és petaloide i zigomorf.

b) Tenen colors brillants, vius, bàsicament gammes de blaus o violats i, menys sovint, grocs, blancs o rosats, que les fan més visibles.

c) Presenten dicogàmia (proteràndrica) i hercogàmia.

Existeixen dos models diferents d'inflorescències:

a) En les espècies perennes, la inflorescència té una estructura de raïm poc o gens ramificat i compacte, que comporta una floració restringida a un període de temps limitat.

b) En les espècies anuals, la inflorescència és paniculiforme i molt més oberta, amb possibilitat d'emissió de noves flors de manera continuada.

2. Les flors de les espècies estudiades presenten el nèctar amagat i sovint tenen guies de nèctar. Són molt nectaríferes, amb una producció màxima de 6-17 µl de nèctar en les espècies perennes i d'1-3 µl en les anuals, i una concentració de sucres alta, del 40-60 %. La producció de nèctar no està directament relacionada amb la longitud de l'esperó, sinó més aviat amb la biomassa floral.

La distribució del nèctar produït dins de les inflorescències té implicacions importants en el model de vol dels pol·linitzadors. Les flors funcionalment femenines (situades a la base dels raïms) produeixen més nèctar que les flors funcionalment masculines (situades en posicions distals). Això afavoreix l'elecció d'una flor basal per part dels insectes i, atesa l'existència de dicogàmia-hercogàmia, potencia l'al·logàmia.

A més del nèctar, que pot ser considerat la recompensa principal, la gran producció pollínica pot ser utilitzada com a recompensa per als pol·linitzadors menys específics.

3. *Aconitum* i els subgèneres *Delphinastrum* i *Oligophyllum* de *Delphinium* són plantes de cicle perenne que es comporten com a geòfits. Els subgèneres *Staphisagria* i *Delphinium* i el gènere *Consolida* són plantes de cicle anual (teròfits). Les espècies del subgènere *Staphisagria*, considerades tradicionalment com a bienials, s'han comportat sempre com a anuals estrictes.

Les espècies perennes presenten unes taxes de germinació molt més baixes (0-70 %) que les anuals (25-80 %), un ritme de desenvolupament molt més lent i no sempre floreixen el primer any. En tots els tàxons, el període de germinació és força llarg, d'uns 30 dies, aproximadament. Aportem dades sobre el desenvolupament, la fenologia floral, els sistemes de dispersió i la maduració de les granes d'aquests tàxons.

Les espècies perennes poden reproduir-se vegetativament per fragmentació dels òrgans subterranis (arrels i rizomes).

4. La biologia de la pol·linització ha estat estudiada a partir de 217 hores de censos en el seguiment de 22 poblacions. Podem concloure que els himenòpters són els visitants florals més assidus i entre ells hi ha els pol·linitzadors més efectius, principalment abellots del gènere *Bombus*. La major diversitat d'espècies de *Bombus* es dona a les zones d'alta muntanya, en les poblacions d'*Aconitum* i de *D. montanum*, i disminueix marcadament en les poblacions de zones més baixes. En els tàxons anuals, pren més importància el gènere *Amegilla*, de manera molt notable en les poblacions nord-africanes. Els lepidòpters observats només cerquen nèctar i la seva efectivitat com a pol·linitzadors és baixa. L'espècie *Macroglossum stellatarum* l'hem censada com a pol·linitzador en la majoria de poblacions de *Delphinium*. Els lepidòpters no visiten de manera legal les flors d'acònits per limitacions morfològiques, ja que no poden corbar les llargues espirítrompes. La resta d'ordres d'insectes (dípters, coleòpters i heteròpters) poden comportar-se com a pol·linitzadors de manera accidental.

Les diferències en els espectres de visitants florals i de pol·linitzadors semblen degudes més a la fauna disponible que a diferències morfològiques, ja que la gran diversitat de formes florals no repercuteix substancialment en el comportament dels vectors.

Hem detectat fenòmens de robatori de nèctar en poblacions d'*A. lycoctonum*, *D. montanum*, *D. bolosii*, *D. gracile* i *C. ajacis*, a causa, en la majoria de casos, de limitacions de la morfologia floral. Tot i així, no hem trobat correlació entre la llargada dels nectaris i les probòscides dels vectors. L'anàlisi de les càrregues pol·líniques dels insectes capturats demostra que aquests vectors són predominantment oligolèctics, ja que el pol·len de *Delphinieae* hi és majoritari.

5. Per a l'estudi dels sistemes reproductius hem dut a terme més de 4.200 encreuaments, els quals ens han permès concloure que es tracta de plantes fonamentalment al·logames, parcialment autocompatibles. Podem diferenciar-hi diversos models reproductius:

- a) Plantes estrictament al·logames (*A. napellus*, *A. anthora*, *D. montanum*).
- b) Plantes amb taxes d'autogàmia clarament inferiors a les d'al·logàmia (*A. lycoctonum*, sèrie *Fissa*, sèrie *Pentagyna*, subgènere *Delphinium*, *Consolida*).
- c) Plantes amb taxes d'autogàmia molt elevades, properes o superiors a les d'al·logàmia (subgènere *Staphisagria*).

Totes les plantes són autocompatibles. Les elevades taxes d'autogàmia s'expliquen perquè l'hercogàmia no és completa (es produeixen contactes estam-estigma), mentre que la proteràndria és marcada en totes les estirps. No hi hem detectat fenòmens de partenogènesi.

Els valors de la relació P/O obtinguts indiquen que tots els tàxons de *Delphinieae* estudiats són al·logams facultatius, excepte *D. staphisagria*, que s'allunya molt dels valors proposats per Cruden (1977) i que seria al·logam obligat. A grans trets, els valors de P/O donen suport als tipus de sistema reproductiu deduïts dels encreuaments assajats.

6. Del programa d'encreuaments interespecífics duts a terme concloem que:

- a) Les hibridacions entre espècies de *Delphinium* filogenèticament properes han produït granes viables en un percentatge elevat (34-78 %). Això suggereix que les barreres genètiques són molt febles, tant entre les espècies anuals com entre les espècies perennes assajades.
- b) Els encreuaments entre espècies de *Delphinium* que pertanyen a subgèneres diferents han donat percentatges de granes viables molt baixos (0-0,7 %) o nuls.
- c) Les hibridacions entre les espècies de *Consolida* assajades han donat percentatges de granes també baixos (4-34 %). Aquest fet demostra que han seguit un model de diversificació i aïllament interespecífic notablement diferent del de les espècies anuals de *Delphinium*, amb les quals han estat relacionades segons models taxonòmics obsolets.

7. A partir del control citogenètic de 18 poblacions, no hem detectat anomalies ni aberracions cromosòmiques, ni alteracions del cariotip que poguessin comprometre l'èxit del programa d'encreuaments. Hem trobat dos nombres de base: $x = 8$ en la majoria de tàxons (és el nombre predominant de la tribu) i $x = 9$ en *D. bolosii* i *D. staphisagria*. A l'àrea d'estudi, la poliploidia només ha estat detectada en les espècies d'*Aconitum* i en *D. montanum*. Pel que fa al cariotip, podem diferenciar-hi tres grups:

- a) Cariotips que presenten el model tipus de la tribu, amb dues parelles de cromosomes llargs ($2n = 16$).
- b) Cariotips amb una parella de cromosomes llargs ($2n = 16$).
- c) Cariotips amb una parella de cromosomes llargs ($2n = 18$).

Pel que fa als encreuaments interespecífics, no sembla que les diferències de nombres cromosòmics ($2n = 16$ i $2n = 18$) entre tàxons molt propers, pel que fa al subgènere, sigui una barrera genètica important per a la formació d'híbrids.

8. L'estudi electroforètic ha permès resoldre tretze sistemes isoenzimàtics. Hem analitzat la diversitat genètica per mitjà de l'estudi dels paràmetres P (percentatge de *loci* polimòrfics), A (nombre mitjà d'al·lels per *locus*), H_o i H_e (heterozigosi observada i esperada, respectivament). Els grups supervisats han estat:

a) *D. montanum*, que mostra una gran variabilitat genètica intra- i interpoplacional. Els valors de A (2,5-2,8) notablement elevats corresponen la superior diversitat genètica esperable en un tetraploide.

b) *D. bolosii*, que mostra una escassa diversitat (valors de A entre 1,7 i 1,8), probablement a causa de fenòmens d'autofecundació i de la petita mida de les poblacions. L'erosió genètica observada reclama una atenció especial sobre l'estat de conservació d'aquesta espècie.

c) Subgènere *Delphinium*, que permet detectar certa correlació entre la diversitat genètica obtinguda i les distàncies geogràfiques entre poblacions estudiades. Els valors de A oscil·len entre 1,6 i 2,5. La gran similitud isoenzimàtica, que concorda amb les semblances morfològiques i citogenètiques i amb la pràctica absència de barreres reproductives, suggereix que es tracta d'un grup monofilètic, de diferenciació recent i amb una escassa divergència genètica.

Hem calculat també els índexs de fixació de Wright (F) i les taxes d'autogàmia a partir del coeficient s . Aquesta estimació dels sistemes reproductius per mitjà de l'electroforesi d'isoenzims és coincident, a grans trets, amb els resultats dels encreuaments assajats.

9. Dels estudis realitzats es desprenen algunes conclusions de tipus taxonòmic:

9.1. Totes les espècies i poblacions estudiades del subgènere *Staphisagria* s'han comportat sempre com a anuals estrictes. Per tant, el caràcter taxonòmic anual-biennal no pot ser-hi utilitzat, en contra del que proposen alguns autors.

9.2. El tàxon descrit com a *D. fissum* subsp. *fontqueri* ha resultat ser idèntic a *D. bolosii*, vistes les coincidències en el nombre cromosòmic, els trets morfològics bàsics i els patrons de bandes isoenzimàtiques.

9.3. A partir dels encreuaments interespecífics en *Delphinium* i *Consolida* es confirma la proximitat entre les espècies pertanyents al mateix subgènere, i la poca afinitat entre les espècies de subgèneres i seccions diferents. Això demostra que les entitats taxonòmiques supraespecífiques reflecteixen afinitats filogenètiques.

10. El model de diversitat de les *Delphinieae* de la Mediterrània occidental presenta unes característiques pròpies i un percentatge d'endemismes molt elevat (el 70 % de les espècies tenen una àrea restringida). Els fenòmens reproductius han tingut un paper cabdal en el procés de diferenciació. Podem indicar, com a tendències principals, les següents:

10.1. Tendència a la simplificació de la morfologia floral de les espècies anuals mediterrànies, amb una reducció del nombre d'estams, de la producció de pol·len per antera i del nombre de primordis; els pètals laterals perden els cilis en *Delphinium*, i desapareixen del tot en *Consolida*. D'altra banda, té lloc un increment de la producció de flors i de ramificacions, de manera que la inflorescència esdevé més paniculiforme i oberta que en les espècies perennes, i això permet una eclosió més gradual de les flors. També s'hi observa un augment de les taxes d'autogàmia.

10.2. El subgènere *Staphisagria* mostra un conjunt d'estratègies reproductives molt divergents i originals dins les *Delphinieae* mediterrànies, amb un escurçament de l'esperó, una reducció dràstica del nombre de granes, un increment significatiu de la mida d'aquestes i un increment notable de les taxes d'autogàmia.

10.3. Els principals mecanismes d'aïllament reproductiu de les *Delphinieae* són geogràfics, fenològics i, en algun cas, ecològics. L'aïllament genètic hi és molt feble.

9. BIBLIOGRAFIA

- ABOUCAÏA, A. (1983). *Les îles d'Hyères. Comparaisons floristiques avec les Maures et la Corse. Liens phytogéographiques*. [Diplôme d'Études Approfondies]. Universitat d'Ais-Marsella, 3. [Inèdit].
- AFIFY, A. (1933). «Chromosome form and behavior in diploid and tetraploid *Aconitum*». *J. Genet.*, núm. 27 (2), p. 239-318.
- ALFORD, D. V. (1975). *Bumblebees*. Londres: Davis-Poynter.
- ALTAMURA, L.; COLASANTE, M.; D'AMATO, G. (1984). «Numeri cromosomici per la flora italiana, 1022-1036». *Inform. Bot. Ital.*, núm. 16, p. 261-270.
- AL-KELIDAR, R. K.; RICHARDS, A. J. (1981). «Chromosomal indications of evolutionary trends in the genus *Delphinium* L.». *Cytologia*, núm. 46, p. 623-633.
- ANGOSTO, T.; BUENO, M.; DELGADO, M. M.; GALLARDO, M.; SÁNCHEZ-CALLE, M. I.; MATILLA, A. J. (1990). «ABA and polyamine contents of *Aconitum nevadense* seeds and some histological, histochemical, ultrastructural aspects of the coat in relation to its ecology». *Physiol. Pl.*, núm. 79 (2 part2), p. 129.
- ARISTA, M. (1994). «Supervivencia de las plántulas de *Abies pinsapo* Boiss. en su hábitat natural». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 51 (2), p. 193-198.
- ARISTA, M.; TALAVERA, S. (1995). «Producción de piñas y ciclos de cosechas en *Abies pinsapo* Boiss.». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 53 (1), p. 5-12.
- ARISTA, M.; TALAVERA, S.; HERRERA, J. (1992). «Viabilidad y germinación de las semillas de *Abies pinsapo* Boiss.». *Acta Bot. Malacitana*, núm. 17, p. 223-228.
- ARROYO, J. (1988a). «Geographic variation of flowering phenology in twenty-six common shrubs in SW Spain». *Flora*, núm. 184, p. 43-49.
- (1988b). «Atributos florales y fenología de la floración en matorrales del Sur de España». *Lagasalia*, núm. 15 (1), p. 43-78.
- (1990). «Ritmos climáticos y floración en los matorrales del SW de España». *Lagasalia*, núm. 16 (1), p. 25-50.
- ARULSEKAR, S.; PARFITT, D. E.; BERES, W.; HANSCH, P. E. (1986). «Genetic of malate dehydrogenase isozymes in the peach». *J. Hered.*, núm. 77, p. 49-51.
- ASCASO, J.; PEDROL, J. (1991). «De plantis vascularibus præsertim ibericis». *Fontqueria*, núm. 31, p. 135-140.

- AURIVILLIUS, C. (1887). «Über die Blüte und die Befruchtung von *Aconitum lycoctonum* L.». *Bot. Centralbl. Deutschl.*, núm. 29, p. 125-128.
- AYERBE, L.; CERESUELA, J. L. (1982). «Germinación de especies endémicas españolas». *Anales Inst. Nac. Invest. Agrar., Ser. Forestal*, núm. 6, p. 17-41.
- BAIGES, J. C.; ESPADALER, X.; BLANCHÉ, C. (1991). «Seed dispersal by ants in West Mediterranean *Euphorbia* species». *Bot. Chron.*, núm. 10, p. 697-705.
- BAILEY, L. H. (1939). *The garden of Larkspurs*. Nova York: The MacMillan Co.
- BAKER, H. G. (1955). «Self incompatibility and stablishment after longdistance dispersal». *Evolution*, núm. 9, p. 347-349.
- (1967). «Support for Baker's Law as a rule». *Evolution*, núm. 21, p. 853-856.
- (1975). «Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers». *Biotropica*, núm. 7, p. 37-41.
- BAKER, H. G.; BAKER, I. (1975). «Studies of nectar-constitution and plant-pollinator coevolution». A: GILBERT, L. E.; RAVEN, P. H. [eds.], *Coevolution of Animals and Plants*. Austin: Texas University Press, p. 100-140.
- (1977). «Intraspecific constancy of floral nectar amino acid complements». *Bot. Gaz. (London)*, núm. 138 (2), p. 183-191.
- (1979). «Sugar ratios in nectars». *Phytochem. Bull.*, núm. 12, p. 43-45.
- (1982). «Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny». A: NITECKI, M. H. [ed.], *Biochemical aspects of evolutionary biology*. Proceedings of 4th annual spring systematic Symposium. Chicago: University of Chicago Press, p. 131-171.
- (1983). «Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type». A: JONES, C. E.; LITTLE, R. J. [eds.], *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Nova York: Van Nostrand Reinhold Company, p. 117-141.
- (1986). «The occurrence and significance of aminoacids in floral nectar plant». *Pl. Syst. Evol.*, núm. 151, p. 175-186.
- BAKER, H. G.; HURD, P. D. (1968). «Intrafloral ecology». *Ann. Rev. Entomol.*, núm. 13, p. 385-414.
- BAKER, I. (1979). «Methods for the determination of volumes and sugar concentrations from nectar spots on paper». *Phytochem. Bull.*, núm. 12, p. 40-42.
- BAKER, I.; BAKER., H. G. (1976). «Analysis of amino acids in flower nectars of hybrids and their parents, with phylogenetic implications». *New Phytologist*, núm. 76 (1), p. 87-98.
- BALTISBERGER, M.; CHARPIN, A. (1989). «Chromosomenzählungen von Gilbert Boquet». *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel*, núm. 55, p. 246-261.
- BALLERO, M.; FRESU, I. (1992). «Le piante di uso officinale nella barbagia di Seui (Sardegna Centrale)». *Fitoterapia*, núm. 64, p. 141-150.
- BARBER, A. (1980). «Annual *Delphiniums*, the larkspurs and others». *Delphinium Soc. Year Book 1980*, p. 77-82.
- BARRET, S. C. H.; ECKERT, C. G. (1990). «Variation and evolution of mating systems in seed plants». A: KAWANO, S. [ed.], *Biological approaches and evolutionary trends in plants*. Londres: Academic Press, p. 229-254.
- BARRETT, S. C. H.; HELENURM, K. (1987). «The reproductive biology of boreal forest herbs, 1. Breeding systems and Pollination». *Canad. J. Bot.*, núm. 65 (10), p. 2036-2046.

- BARRET, S. C. H.; KOHN, J. R. (1991). «Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: Implications for conservation». A: FALK, D. A.; HOLSINGER, K. E. [eds.], *Genetic and conservation of rare plants*. Nova York: Oxford University Press, p. 3-30.
- BARTH, F. G. (1985). *Insects and flowers. The biology of a partnership*. Princeton, Nova Jersey: Princeton University Press.
- BARTON, L. V. (1932). «Effect of storage on the vitality of *Delphinium* seeds». *Contr. Boyce Thompson Inst. Pl. Res.*, núm. 4, p. 141-153.
- (1935). «Germination of *Delphinium* seeds». *Contr. Boyce Thompson Inst. Pl. Res.*, núm. 7 (4), p. 405-409.
- BASAK, S. L.; JAIN, H. K. (1963). «Autonomous and interrelated formation of chiasma in *Delphinium* chromosomes». *Chromosoma*, núm. 13, p. 577-587.
- BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. (1994). «Deep complex morphophysiological dormancy in seeds of the mesic woodland herb *Delphinium tricorne*». *International J. Pl. Sci.*, núm. 155 (6), p. 738-743.
- BASKIN, J. M.; BASKIN, C. C. (1974). «Some aspects of the autoecology of prairie larkspur (*Delphinium virescens*) in Tennessee cedar glades». *Amer. Midl. Naturalist*, núm. 92 (1), p. 58-71.
- BASKIN, J. M.; CLAUDE, C. (1968). «Germination and dormancy in cedar glade plants, 2. *Delphinium virescens*». *J. Tennessee Acad. Sci.*, núm. 43 (4), p. 115-116.
- BASSETT, D. (1992). «Propagation of *Delphiniums* by taking cuttings». *Delphinium Soc. Year Book 1992*, p. 39-46.
- BASSETT, S. E. (1990). «Modern garden *Delphiniums*». *Collect. Bot. (Barcelona)*, núm. 19, p. 153-160.
- BATEMAN, A. J. (1952). «Self-autoincompatibility systems in angiosperms». *Heredity*, núm. 6, p. 285-310.
- BAUER, P. J. (1983). «Bumblebee pollination relationships on the beartooth plateau tundra of southern Montana». *Amer. J. Bot.*, núm. 70 (1), p. 134-144.
- BAWA, K. S.; BEACH, J. H. (1981). «Evolution of sexual systems in flowering plants». *Ann. Missouri Bot. Gard.*, núm. 68, p. 254-274.
- BAZZICHELLI, G. (1967). «Studi del ciclo del *leucanthemum atratum* (Jacq.) DC. sensu amplo». *Ann. Bot. (Roma)*, núm. 29, p. 835-891.
- BEADLE, G. W. (1963). *Genetics and modern biology*. Filadèlfia: American Philosophical Society.
- BEATTIE, A. J. (1985). *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge: Cambridge University Press.
- BECKMAN, I. (1928). «Kreuzungsuntersuchungen an *Delphinium orientale*». *Hereditas*, núm. 11, p. 107-128.
- BENN, M. H.; JACYNO, J. M. (1983). «The Toxicology and Pharmacology of Diterpenoid Alkaloids». A: PELLETIER, W. [ed.], *Alkaloids Chemical and Biological Perspectives*, núm. 1. Nova York: John Wiley i Sons, p. 153-208.
- BENTLEY, B.; ELIAS, T. (1983). *The biology of nectaries*. Nova York: Columbia University Press.

- BENTZER, B.; BOTHMER, R. V.; ENGSTRAND, L.; GUSTAFSSON, M.; SNOGERUP, S. (1971). «Some sources of error in the determination of arm ratios of chromosomes». *Bot. Not.*, núm. 124, p. 65-74.
- BENZAGER-BEAUQUESNE, L.; PINKAS, M.; TORCK, M. (1986). *Les plantes dans la thérapeutique moderne*. 2a ed. París: Maloine S.A.
- BENZING, L. (1970). «Die Sporentwicklung der Blüte von *Delphinium* Tourn. (*Ranunculaceae*)». *Preslia*, núm. 42, p. 249-255.
- BEST, L. S.; BIERZYCHUDEK, P. (1982). «Pollinator behavior foraging on floxglove (*Digitalis purpurea*): A test of a new model». *Evolution*, núm. 36 (1), p. 70-79.
- BIERZYCHUDEK, P. (1981). «Pollinator limitation of plant reproductive effort». *Amer. Naturalist*, núm. 117, p. 838-840.
- BIR, S. S.; THAKUR, H. K.; CHATHA, G. S. (1987). «Chromosomal studies in certain members of *Ranunculaceae* and *Menispermaceae*». *Proc. Indian Sci. Congr. Assoc.*, núm. 74 (3, VI), p. 184-185.
- BLANCHÉ, C. (1990). «*Delphinium* L. subgen. *Delphinium*: origin and evolutionary trends». *Collect. Bot. (Barcelona)*, núm. 19, p. 75-95.
- (1991). *Revisió biosistemàtica del gènere Delphinium L. a la Península Ibèrica i a les Illes Balears*. (Arxius de la Secció de Ciències; 98). Barcelona: Institut d'Estudis Catalans.
- BLANCHÉ, C.; MOLERO, J. (1983). «*Delphinium bolosii* sp. nova. Étude de sa position systématique dans la sér. *Fissa* B. Pawl.» *Candollea*, núm. 38, p. 709-716.
- (1986). «*Delphinium*». A: CASTROVIEJO, S.; LAÍNZ, M.; LÓPEZ GONZÁLEZ, G.; MONTSERRAT, P.; MUÑOZ GARMENDIA, F.; PAIVA, J.; VILLAR, L. [eds.], *Flora Iberica*. Vol. 1: (*Lycopodiaceae-Papaveraceae*). Madrid: Real Jardín Botánico de Madrid, C.S.I.C., p. 242-251.
- BLANCHÉ, C.; ROMO, A. (eds.). (1990). «Current research on the tribe *Delphinieae* Warming (*Ranunculaceae*)». *Collect. Bot. (Barcelona)*, núm. 19.
- BLANCHÉ, C.; BENEDÍ, C.; VALLÈS, J. (1985). «Chromosome reports. [A: LÖVE, A. [ed.], IOPB chromosome number reports]». *Taxon*, núm. 34, p. 349.
- BLANCHÉ, C.; MOLERO, J.; SIMON, J. (1987). «Données cytotaxonomiques sur les *Consolida* (DC.) S. F. Gray (*Ranunculaceae*) en Méditerranée Occidentale». *Saussurea*, núm. 18, p. 1-10.
- (1990). «Cytotaxonomy of North African species of *Delphinium* L. sect. *Delphinium* (*Ranunculaceae*)». *Collect. Bot. (Barcelona)*, núm. 18, p. 59-74.
- BLANCHÉ, C.; MOLERO, J.; BOSCH, M.; SIMON, J. (1997a). «La dispoloidie dans la tribu *Delphinieae*». *Bocconeia*, núm. 5, p. 535-547.
- BLANCHÉ, C.; MOLERO, J.; ROVIRA, A.; SIMON, J.; BOSCH, M. (1997b). «*Delphinium* L. subgen. *Delphinium* in the Iberian Peninsula and North Africa: A new taxonomic approach». *Lagascalia*, núm. 19 (2), p. 59-82.
- BOCQUET, G.; WILDER, B.; KIEFER, H. (1978). «The messinian model-A new outlook for the floristics and systematics of the Mediterranean area». *Candollea*, núm. 38, p. 269-287.
- BOGGS, C. L. (1988). «Rates of nectar feeding in butterflies: effect of sex, size, age and nectar concentration». *Functional Ecol.*, núm. 2, p. 289-295.
- BOLKHOVSKIKH, Z.; GRIF, V.; MATWEJEVA, T.; ZAKHARYEVA, O. (1969). *Chromosome Numbers of Flowering Plants*. Leningrad: Academy of Science USSR.

- BOLÒS, O.; VIGO, J.; MASALLES, R. M.; NINOT, J. N. (1990). *Flora Manual dels Països Catalans*. Barcelona: Pòrtic.
- BOLTEN, A. B.; FEINSINGER, P. (1978). «Why do hummingbird flowers secrete dilute nectar?». *Biotropica*, núm. 10, p. 307-309.
- BOLTEN, A. B.; FEINSINGER, P.; BAKER, H. G. (1979). «On the calculation of sugar concentration in flower nectar». *Oecol. (Berlin)*, núm. 41, p. 301-304.
- BONET, A. (1991). *Biologia floral d'una brolla calcícola de la serra de Collserola*. [Tesi de llicenciatura]. Barcelona: Universitat de Barcelona. Facultat de Biologia. [Inèdita].
- BORGEN, L. (1995). «Genetic differentiation in endemic *Lobularia (Brassicaceae)* in the Canary Islands». *VIII OPTIMA Meeting*. Sevilla, p. 75. Llibre de resums.
- BÖNICKE, L. (1911). «Zur Kenntnis der Prophasen der heterotypischen Teilung einiger Pollenmutterzellen». *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, núm. 29 (2), p. 59-65.
- BOSCH, J. (1986). *Insectos florícolas y polinización en un matorral de romero*. [Tesi de llicenciatura]. Barcelona: Universitat de Barcelona. Facultat de Biologia. [Inèdita].
- (1992). *Osmia cornuta (Latr.) (Hymenoptera, Megachilidae) como polinizador potencial de almendros*. [Tesi doctoral]. Barcelona: Universitat de Barcelona. Facultat de Biologia. [Inèdita].
- (1994). «The nesting behaviour of the mason bee *Osmia cornuta* (Latr.) with special reference to its pollinating potential (*Hymenoptera, Megachilidae*)». *Apidologie*, núm. 25, p. 84-93.
- BOSCH, J.; BLAS, M. (1994). «Foraging behaviour and pollinating efficiency of *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* on Almond (*Hymenoptera, Megachilidae* and *Apidae*)». *Appl. Entomol. Zool.*, núm. 29 (1), p. 1-9.
- BOSCH, J.; BLAS, M.; LACASA, A. (1992). «*Osmia cornuta (Hymenoptera, Megachilidae)*, un nuevo polinizador para los almendros». *Fruticultura Profesional*, núm. 44, p. 65-71.
- BOSCH, M. (1993). *Contribució al coneixement de la biologia de la reproducció en el gènere Delphinium L. (Ranunculaceae)*. [Tesi de llicenciatura]. Barcelona: Universitat de Barcelona. Facultat de Farmàcia. [Inèdita].
- BOULOS, L. (1983). *Medicinal plants of North Africa*. Algonac, Michigan: Reference Publications.
- BRIAN, A. D. (1954a). «The foraging of Bumblebees. Part I. Foraging behaviour». *Bee World*, núm. 35, p. 61-67.
- (1954b). «The foraging of Bumblebees. Part II. Bumblebees as pollinators». *Bee World*, núm. 35, p. 81-91.
- (1957). «Differences in the flowers visited from species of bumblebees and their causes». *J. Animal Ecol.*, núm. 26, p. 71-98.
- BRINK, D. E. (1980). «Reproduction and variation in *Aconitum columbianum (Ranunculaceae)* with emphasis on California populations». *Amer. J. Bot.*, núm. 67 (3), p. 263-273.
- (1982). «A bonanza-blank pollinator reward schedule in *Delphinium nelsonii (Ranunculaceae)*». *Oecol. (Berlin)*, núm. 52, p. 292-294.
- BRINK, D. E.; DE WET, J. M. J. (1980). «Interpopulation variation in nectar production in *Aconitum columbianum (Ranunculaceae)*». *Oecol. (Berlin)*, núm. 47, p. 160-163.

- BROWN, A. H. D. (1979). «Enzyme polymorphism in plant populations». *Theor. Pop. Biol.*, núm. 15, p.1-42.
- (1990). «Genetic characterization of plant mating systems». A: BROWN, A. H. D.; CLEGG, M. T.; KHALER, A. L.; WEIR, B. S. [eds.], *Plant population genetics, breeding and genetic resources*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, p. 145-162.
- BROWN, A. H. D.; WEIR, B. S. (1983). «Measuring genetic variability in plant populations». A: TANKSLEY, S. D.; ORTON, T. J. [eds.], *Isozymes in Plant Genetics and Breeding*. Amsterdam: Elsevier Science Publishers, p. 219-239.
- BROWN, A. H. D.; BARRET, S. C. H.; MORAN, G. F. (1985). «Mating system estimation in forest trees: models, methods and meanings». A: GREGORIUS, H. R. [ed.], *Population genetics in forestry*. Nova York: Springer Verlag, p. 32-49.
- BROWN, A. H. D.; BURDON, J. J.; JAROSZ, A. M. (1989). «Isozyme analysis of plant mating systems». A: SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S. [eds.], *Isozymes in Plant Biology*. Portland: Dioscorides Press, p. 73-86.
- BROWN, A. H. D., CLEGG, M. T.; KHALER, A. L.; WEIR, B. S. (1990). *Plant population genetics, breeding and genetic resources*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- BRUMITT, R. K.; POWELL, C. E. (1992). *Authors of Plant Names*. Kew: Royal Botanic Gardens.
- BUNDERSON, F. B.; RALPHS, M. H.; EVANS, J. O.; CALL, C. A.; NIELSEN, D. B. (1995). «Carpeted roller application of herbicides for larkspur (*Delphinium* sp.) control». *Weed Technol.*, núm. 9 (2), p. 392-396.
- BÚRQUEZ, A.; CORBET, S. A. (1991). «Do flowers reabsorb nectar?». *Functional Ecol.*, núm. 5 (3), p. 369-379.
- CAMERARIUS, R. J. 1694. «De sexu plantarum epistola». A: MÖBINS, M. [ed.], *Ostwald klassiken der Exacten wissenschaften* 105. Leipzig: Wilhem Engelmann.
- CAMPBELL, C. S.; FAMOUS, N.; ZUCK, M. G. (1986). «Pollination biology of *Primula laurentiana* (Primulaceae) in Maine». *Rhodora*, núm. 88, p. 253-260.
- CAMPO, G.; ROMANO, S. (1995). «Numeri cromosomici per la flora italiana, 1346-1357». *Inform. Bot. Ital.*, núm. 27, p. 26-34.
- CANDOLLE, A., P. DE. (1817). «*Aconitum, Delphinium*». A: CANDOLLE, A., P. DE [ed.], *Regni Vegetabilis Systema Naturale*, núm. 1, París, p. 340-381.
- CAPPELETTI, E.; POLDINI, L. (1984). «Seed morphology in some European Aconites (*Aconitum, Ranunculaceae*)». *Pl. Syst. Evol.*, núm. 145, p. 193-201.
- CARPENTER, W., P.; BOUCHER, J. F. (1992). «Temperature requeriments for the storage and germination of *Delphinium x cultorum* seed». *Hortscience*, núm. 27 (9), p. 989-992.
- CASTRO, L. (1988). «Sobre *Bombus (Megabombus) reinigiellus* (Rasmont, 1983) (Hym., Apidae)». *Bol. Asoc. Esp. Entomol.*, núm.12, p. 281-289.
- CAUJAPÉ, J. (1995). *Aplicació del concepte d'ubiquïtat i navesa al·lèlica a 6 espècies del gènere Androcymbium (Colchicaceae)*. [Tesi doctoral]. Barcelona: Universitat de Barcelona. Facultat de Biologia. [Inèdita].
- CHAN, T. (1994). «Aconitine Poisoning: A global perspective». *Vet. Human Toxicol.*, núm. 36 (4), p. 326-328.
- CHARLESWORTH, D.; CHARLESWORTH, B. (1981). «Allocation of resources to male and female functions in hermaphrodites». *Biol. J. Linnean Soc.*, núm. 15, p. 57-74.

- CHARNOV, E. L. (1979). «Simultaneous hermaphroditism and sexual selection». *Proc. Natl. Acad. Sci.*, núm. 76, p. 2480-2482.
- (1982). *The theory of sex allocation*. Princeton, Nova Jersey: Princeton University Press.
- CHATER, A. O. (1993). «*Consolida* (DC.) S.F. Gray». A: TUTIN, T. G.; BURGESS, N. A.; CHATER, A. O.; EDMONSON, J. R.; HEYWOOD, V. H.; MOORE, D. M.; VALENTINE, D. H.; WALTERS, S. M.; WEBB, D. A. [eds.]. *Flora Europaea*. 2a ed.; Vol. 1: Cambridge: Cambridge University Press, p. 260-262.
- CHOWDURI, P. K.; DAVIS, P. H.; HOSSAIN, M. (1958). «Materials for a Flora of Turkey: III. *Ranunculaceae*. I». *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh*, núm. 22, p. 403-425.
- CIBULA, D. A.; ZIMMERMAN, M. (1984). «The effect of plant density on departure decisions: testing the marginal value theorem using bumblebees and *Delphinium nelsonii*». *Oikos*, núm. 43, p. 154-158.
- (1987). «Bumblebees foraging behavior: Changes in departure decisions as a function of experimental nectar manipulations». *Amer. Midl. Naturalist*, núm. 117, p. 386-394.
- CLEGG, M. T. (1980). «Measuring plant mating systems». *BioScience*, núm. 30 (12), p. 814-818.
- CLEMENTS, F. E.; LONG, F. L. (1923). *Experimental pollination*. Washington DC: Carnegie Inst. Wash. Publ.
- CONTANDRIOPOULOS, J. (1957a). «Contribution à l'étude caryologique des endémiques de la Corse». *Ann. Fac. Sci. Marseille*, núm. 26, p. 51-65.
- (1957b). «Caryologie et localisation des espèces végétales endémiques de la Corse». *Bull. Soc. Bot. France*, núm. 104, p. 53-55.
- CONTANDRIOPOULOS, J.; CARDONA, M. A. (1984). «Caractère original de la flore endémique de Baléares». *Bot. Helv.*, núm. 94 (1), p. 101-132.
- COURTNEY, S., P.; HILL, C. J.; WESTERMAN, A. (1982). «Pollen carried for long distances by butterflies». *Oikos*, núm. 38, p. 260-263.
- CRAWFORD, D. J. (1983). «Phylogenetic and systematic inferences from electrophoretic studies». A: TANKSLEY, S. D.; ORTON, T. J. [eds.]. *Isozymes in Plant Genetics and Breeding*. Amsterdam: Elsevier Science Publishers, p. 257-287.
- (1989). «Enzyme Electrophoresis and Plant Systematics». A: SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S. [eds.]. *Isozymes in Plant Biology*. Portland: Dioscorides Press, p. 146-164.
- CRONIN, E. H. (1974). «Evaluation of some herbicide treatments for controlling tall larkspur». *J. Range Managem.*, núm. 27, p. 219-222.
- CRONIN, E. H.; NIELSEN, D. B. (1972). «Controlling tall larkspur on snowdrift areas in the subalpine zone». *J. Range Managem.*, núm. 25, p. 213-216.
- (1978). «The larkspur and cattle on High Mountain Ranges». A: KEELER, R. F.; VAN KAMPEN, K. R.; JAMES, L. F. [eds.]. *Effects of poisonous plants on livestock*. Nova York: Academic Press, p. 521-533.
- CRONIN, E. H.; BROWNS, J. E.; JOHNSON, A. E. (1977). «Herbicides, nitrogen and control of tall-larkspur under aspen trees». *J. Range Managem.*, núm. 30, p. 420-422.
- CRONIN, E. H.; NIELSEN, D. B.; MADSON, N. (1976). «Cattle losses, tall larkspur and their control». *J. Range Managem.*, núm. 29, p. 364-367.
- CROWE, L. K. (1964). «The evolution of outbreeding in plants, 1. The angiosperms». *Heredity*, núm. 19, p. 435-457.

- CRUDEN, R. W. (1976). «Intraspecific variation in pollen-ovule ratio and nectary secretion». *Ann. Missouri Bot. Gard.*, núm. 63, p. 277-289.
- (1977). «Pollen-ovule ratios: a conservative indicador of breeding systems in flowering plants». *Evolution*, núm. 31, p. 32-46.
- CRUDEN, R. W.; HERMANN, S. M. (1983). «Studying nectar? Some observations on the art». A: BENTLEY, B.; ELÍAS, T. S. [eds.]. *The biology of nectaries*. Nova York: Columbia University Press, p. 223-241.
- CRUDEN, R. W.; MILLER-WARD, S. (1981). «Pollen-ovule ratio, pollen size and the ratio of stigmatic area to the pollen bearing area of the pollinator: an hypothesis». *Evolution*, núm. 35, p. 964-974.
- CRUDEN, R. W.; HERMANN, S. M.; PETERSON, S. (1983). «Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution». A: BENTLEY, B.; ELÍAS, T. S. [eds.]. *The biology of nectaries*. Nova York: Columbia University Press, p. 80-125.
- DAFNI, A. (1992). *Pollination Ecology. A practical approach*. Nova York: Oxford University Press.
- DAFNI, A.; O'TOOLE, C. (1994). «Pollination syndromes in the Mediterranean: generalizations and peculiarities». A: ARIANOUTSOU, A.; GROVES, R. H. [eds.]. *Plant-animal Interactions in Mediterranean Type Ecosystemes*. Amsterdam: Kluwer Academic Publishers, p. 125-135.
- DARLINGTON, C. D. (1932). *Recent advances in cytology*. Londres: J. A. Churchill, p. 1-559.
- (1963). *Chromosome botany and the origins of cultivated plants*. Nova York: Hafner Publishing Co.
- DARWIN, CH. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or preservation of favoured races in struggle for life*. Londres: John Murray.
- (1862). *The various contrivances by which orchids are fertilised by insects*. Londres: John Murray.
- (1876). *The effects of cross- and self-fertilisation in the vegetable kingdom*. Londres: John Murray.
- DAVIS, P. H. (1965). «*Aconitum, Consolida, Delphinium*». A: DAVIS, P. H. [ed.]. *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*, 1. Edinburg: Edinburg University Press, p. 106-134.
- DAWSON, G. W., P. (1955). «The inheritance of variegated flower colour in *Delphinium ajacis*». *Heredity*, núm. 9, p. 409-412.
- (1959). «A mutable gene in *Delphinium ajacis*». *Heredity*, núm. 13, p. 416.
- DELAY, C. (1947). «Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames». *Rev. Cytol. Cytophysiol. Vég.*, núm. 9 (1-4), p. 169-222.
- DELMAS, L. (1976). «Contribution à l'étude de la faune française des *Bombinae*». *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N. S.)*, núm. 12, p. 247-290.
- DELPINO, F. (1868). «Ulteriori osservazione sulla dicogamia nel regno vegetale. 1-2». *Atti Soc. Ital. Sci. Nat.*, núm. 13, p. 11-12.
- DEMIRIZ, H. (1980). «Chromosome reports. [A: LÖVE, A. [ed.]. IOPB chromosome number reports LXVIII]». *Taxon*, núm. 29, p. 362.
- DEVESA, J. A.; ARROYO, J.; HERRERA, J. (1985). «Contribución al conocimiento de la biología floral del género *Lavandula* L.». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 42 (1), p. 165-186.

- DÍAZ LIFANTE, Z. (1993). «Observaciones sobre el comportamiento en la germinación de las semillas de *Asphodelus* L. (*Asphodelaceae*)». *Lagascalia*, núm. 17 (2), p. 329-352.
- DÍAZ LIFANTE, Z.; VALDÉS, B. (1995). «The genus *Asphodelus* L. in W Mediterranean». *VIII OPTIMA Meeting*. Sevilla, p. 16. Llibre de resums.
- DÍEZ, M. J.; PASTOR, J.; FERNÁNDEZ, I. (1984). «Números cromosómicos de plantas occidentales, 297-306». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 41 (1), p. 191-194.
- DOEBLEY, J.; MORDEN, C. W.; SCHERTZ, K. F. (1986). «A gene modifying mitochondrial malate dehydrogenase isozymes in *Sorghum* (*Gramineae*)». *Biochem. Gen.*, núm. 24, p. 813-819.
- DONG, Z. M.; LI, Z. L. (1990). «The developmental anatomy of the monkshood-tuber of *Aconitum kusnezoffii*». *Acta Bot. Sin.*, núm. 32 (1), p. 7-12.
- (1992). «Developmental studies on the seed and seedling of *Aconitum kusnezoffii* Reichb.». *Acta Bot. Sin.*, núm. 34 (11), p. 868-873.
- DVORAK, F.; DADAKOVA, B. (1977). «Chromosome reports. [A: LÖVE, A. [ed.]. IOPB chromosome number reports LVIII]». *Taxon*, núm. 26, p. 557-565.
- DVORAK, F.; GRULL, F. (1978). «Study of the number of chromosomes of angiosperms 7». *Scripta Fac. Sci. Nat. Univ. Purkyanae Brunens*, núm. 8 (1), p. 23-46.
- EDWARDS, C. (1981). *Delphiniums*. Londres: J. M. Dent i Sons.
- EHRENDORFER, F. (1980). «Polyploidy and distribution». A: LEWIS, W. H. [ed.]. *Polyploidy, biological relevance*. Londres: Plenum Press.
- EICKWORT, G. C.; GINSBERG, H. S. (1980). «Foraging and mating behavior in *Apoidea*». *Ann. Rev. Entomol.*, núm. 25, p. 421-446.
- EL-GAMASSY, A. M.; NADA, M. K. A. (1974). «Effect of planting dates on the growth, flowering and seed production of some winter flowering annuals». *Agric. Res. Rev.*, núm. 52 (3), p. 207-255.
- EPLING, C. (1947). «The genetic aspects of natural populations». *Amer. Naturalist*, núm. 81, p. 104-115.
- EPLING, C.; LEWIS, H. (1952). «Increase in the adaptative range of the genus *Delphinium*». *Evolution*, núm. 6, p. 253-267.
- ERHARDT, A. (1991). «Pollination of *Dianthus superbus* L.». *Flora*, núm. 185, p. 99-106.
- ERTUGRUL, K.; BEYAZOGLU, O. (1989). «Chromosome number and morphology of some *Consolida* sp. (DC.) S. F. Gray». *Doga Turk. Bot. Derg.*, núm. 13 (3), p. 538-546.
- EWENS, W. J. (1972). «The sampling theory of selectively neutral alleles». *Theor. Pop. Biol.*, núm. 3, p. 87.
- FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L. (1979). *The Principles of Pollination Ecology*. 3a ed. Oxford: Pergamon Press.
- FAHN, A. (1949). «Studies in the ecology of nectar secretion». *Palestine J. Bot., Jerusalem Ser.*, núm. 4 (4), p. 207-224.
- FAVARGER, C. (1978). «Philosophie des comptages de chromosomes». *Taxon*, núm. 27 (5), p. 441-448.
- FEDOROV, A. (1969). «*Chromosome numbers of flowering plants*». Leningrad: Komarov, V. L. Botanical Institute Academy Science USSR.
- FELDKAMP, A.; KÖSTER, B.; WEBER, H.-P. (1991). «Fatal poisoning by monkshood (*Aconitum napellus*)». *Monatsschr. Kinderheilkd.*, núm. 139, p. 366-367.

- FONT I CIVIT, E. (1988). «El Doctor Font i Quer, Botànic Lleidatà». A: *Miscel·lània homenatge al Dr. Pius Font i Quer*. Lleida: Edicions de l'Institut d'Estudis Ilerdencs, p. 15-18.
- FONT I QUER, P. (1979). *Plantas Medicinales. El Dioscórides renovado*. Barcelona: Labor.
- FRANKEL, R.; GALUN, E. (1977). *Pollination Mechanisms, Reproduction and Plant Breeding*. Berlín: Springer-Verlag.
- FREE, J. B. (1993). *Insect Pollination of Crops*. 2a ed. Nova York: Academic Press.
- FREEMAN, C. E.; REID, W. H.; BECVAR, J. E.; SCOGIN, R. (1984). «Similarity and apparent convergence in the nectar-sugar composition of some hummingbirds-pollinated flowers». *Bot. Gaz. (London)*, núm. 145 (1), p. 132-135.
- FRYXELL, P. A. (1957). «Mode of reproduction in higher plants». *Bot. Rev. (Lancaster)*, núm. 23, p. 135-233.
- FUENTE, G. DE LA; REINA, M. (1990). «Some phytochemical studies of the genera *Aconitum* L., *Delphinium* L. and *Consolida* (DC.) S. F. Gray». *Collect. Bot. (Barcelona)*, núm. 19, p. 129-140.
- GAGE, M. A. (1953). «The cytology, morphology, and systematic relationships of *Delphinium x belladonna* Hort. ex. Bergm.». *Ann. Missouri Bot. Gard.*, núm. 40, p. 113-183.
- GAGNIDZE, R. I.; ZAKHARYEVA, O. I. (1977). «Chorology and karyotype of species *Aconitella hobenackeri* (Boiss.) Soják». *Inform. Acad. Sci. Geogr. SSR. Ser. Biol.*, núm. 3 (5), p. 451-457.
- GALLAND, N. (1988). «Recherche sur l'origine de la Flore orophile du Maroc. Étude cytologique et cytogéographique». *Trav. Inst. Sci. Chérifien, Sér. Gén.*, núm. 35, p. 1-167.
- GALLARDO, R.; DOMÍNGUEZ, E.; MUÑOZ, J. M. (1994). «Pollen-ovule ratio, pollen size and breeding system in *Astragalus* (Fabaceae) subgenus *Epiglottis*: a pollen and seed allocation approach». *Amer. J. Bot.*, núm. 81 (12), p. 1611-1619.
- GALLEGO, M. J.; APARICIO, A. (1990). «Chromosome numbers for the Spanish flora: Numbers 603-617». *Lagascalia*, núm. 15 (2), p. 288-295.
- GARCÍA, M. B. (1993). *Biología reproductiva y ecología de plantas endémicas relictas de los Pirineos*. [Tesi doctoral]. Pamplona: Universidad de Navarra. Facultad de Ciencias. [Inèdita].
- GARCÍA, M. B.; ANTOR, R. J.; VILLAR, L. (1992). «¿Son actinomorfas las flores de *Petrocoptis*? Influencia de la posición floral y polinizadores en su simetría». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 50 (1), p. 116-117.
- GARCÍA JACAS, N.; SUSANNA, A.; ILARSLAN, R. (1996). «Aneuploidy in the *Centaureinae* (Compositae): is $n = 7$ the end of the series?». *Taxon*, núm. 45, p. 39-42.
- GARNATJE, M. T. (1995). *Relació entre el polimorfisme isoenzimàtic i alguns aspectes de l'especiació i de l'evolució en el gènere Cheirolophus*. [Tesi doctoral]. Barcelona: Universitat Autònoma. Facultat de Ciències. [Inèdita].
- GAYER, G. (1909a). «Vorarbeiten zu einer Monographie der europäischen *Aconitum*-Arten, 1». *Magyar Bot. Lapok*, núm. 8, p. 114-206.
- (1909b). «Vorarbeiten zu einer Monographie der europäischen *Aconitum*-Arten, 2». *Magyar Bot. Lapok*, núm. 8, p. 309-329.
- GIMÉNEZ, M. (1995). *Estudios citogenéticos en especies anuales de la tribu Delphinieae en Turquía*. [Tesi de llicenciatura]. Barcelona: Universitat de Barcelona. Facultat de Farmàcia. [Inèdita].

- GOLDBLATT, P. (1981). «Index to plant chromosome numbers 1975-1978». *Monogr. Missouri Bot. Gard.*, núm. 5.
- GOLDBLATT, P.; JOHNSON, D. E. (1983). «Index to plant chromosome numbers 1979-1981». *Monogr. Missouri Bot. Gard.*, núm. 8.
- (1985). «Index to plant chromosome numbers 1982-1983». *Monogr. Missouri Bot. Gard.*, núm. 13.
- (1988). «Index to plant chromosome numbers 1984-1985». *Monogr. Missouri Bot. Gard.*, núm. 23.
- (1990). «Index to plant chromosome numbers 1986-1987». *Monogr. Missouri Bot. Gard.*, núm. 30.
- (1991). «Index to plant chromosome numbers 1988-1989». *Monogr. Missouri Bot. Gard.*, núm. 40.
- GÓMEZ-CAMPO, C. (1987). *Libro rojo de las especies vegetales amenazadas de España peninsular e islas Baleares*. Madrid: Icona.
- GÓMEZ, C.; ESPADALER, X. (1995). «Curva de dispersión de semillas por hormigas en *Euphorbia characias* L. y en *Euphorbia nicaeensis* All. (*Euphorbiaceae*)». *Ecol. Medit., Marseille*, núm. 20, p. 51-59.
- GÓMEZ, C.; SUÑER, D.; ESPADALER, X. (1994). «Formigues dispersants de llavors d'*Euphorbia nicaeensis* All. (*Euphorbiaceae*) en una brolla de romaní i bruc d'hivern a la Vall de Sant Daniel (Girona)». *Sci. Ger.*, núm. 20, p. 51-59.
- GOODMAN, M. M.; NEWTON, K. J.; STUBER, C. W. (1981). «Malate dehydrogenase: Viability of cytosolic null and lethality of mitochondrial nulls in maize». *Proc. Natl. Acad. U.S.A.*, núm. 78, p. 1783-1785.
- GOTTLIEB, L. D. (1971). «Gel electrophoresis: new approach to study of evolution». *BioScience*, núm. 21, p. 939-944.
- (1977). «Electrophoretic evidence and plants systematics». *Ann. Missouri Bot. Gard.*, núm. 64, p. 161-180.
- (1981). «Electrophoretic evidence and plant populations». *Progr. Phytochem.*, núm. 7, p. 1-46.
- (1982). «Conservation and duplication of isozymes in plants». *Science*, núm. 216, p. 373-380.
- GOTTSBERGER, G.; SCHRAUWEN, J.; LINSKENS, H. F. (1984). «Aminoacids and sugars in nectar, and their putative evolutionary significance». *Pl. Syst. Evol.*, núm. 145 (1-2), p. 55-77.
- GRANT, K. A.; GRANT, V. (1968). *Hummingbirds and their flowers*. Nova York: Columbia University Press.
- GRANT, V. (1949). «Pollination Systems as isolating mechanism in Angiosperms». *Evolution*, núm. 3, p. 82-97.
- (1981). *Plant speciation*. 2a ed. Nova York: Columbia University Press.
- GRANT, V.; GRANT, K. A. (1966). «Records of hummingbirds pollinated in the western American Flora 1. Some California plant species». *Aliso*, núm. 6, p. 51-66.
- GRAY, S. F. (1821). *Natural arrangement of British plants*, 2. Londres.
- GREGORY, W. C. (1941). «Phylogenetic and cytological studies in the *Ranunculaceae*». *Trans. Amer. Phil. New Ser.*, núm. 31, p. 443-520.

- GREUTER, W.; BURDET, H. M.; LONG, G. (1989). *Med-Checklist 4* (Lauraceae-Rhamnaceae). Ginebra: Editions des Conservatoire et Jardin botaniques de Genève.
- GREW, N. 1682. *Anatomy of plants*. Londres: Rawlins.
- GUERRANT, E. O. (JR.) (1982a). «Neotenic evolution of a hummingbird-pollinated flower». *BioScience*, núm. 32 (7), p. 613-614.
- (1982b). «Neotenic evolution of *Delphinium nudicaule* (Ranunculaceae): a hummingbird pollinated larkspur». *Evolution*, núm. 36, p. 699-712.
- GUIGNARD, L. (1889). «Étude sur les phénomènes morphologiques de la fécondation». *Bull. Soc. Bot. France*, núm. 36, p. 100-146.
- GUITIÁN, J.; FUENTES, M. (1992). «Reproductive biology of *Crataegus monogyna* in north-western Spain». *Acta Oecol.*, núm. 13, p. 3-11.
- GUITIÁN, J.; GUITIÁN, P. (1990). «Fenología de la floración y fructificación en plantas de un espinal de Bierzo (León, noroeste de España)». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 48 (1), p. 53-61.
- GUITIÁN, J.; SÁNCHEZ, J. M. (1992). «Flowering phenology and fruit set of *Petrocoptis grandiflora* (Caryophyllaceae)». *J. Pl. Sci.*, núm. 153 (2), p. 409-412.
- GUITIÁN, J.; GUITIÁN, P.; NAVARRO, L. (1993). «Tamaño del núcleo de población y polinización en *Echium plantagineum*». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 51 (1), p. 65-72.
- GUITIÁN, P.; NAVARRO, L.; GUITIÁN, J. (1995). «Efecto de la extracción en la producción de néctar en flores de *Melittis melissophyllum* L. (Labiatae)». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 52 (2), p. 163-169.
- GUITIÁN, J.; SÁNCHEZ, J. M.; GUITIÁN, P. (1992). «Niveles de fructificación en *Crataegus monogyna* Jacq., *Prunus malahab* L. y *Prunus spinosa* L. (Rosaceae)». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 50 (2), p. 239-245.
- (1994). «Pollination ecology of *Petrocoptis grandiflora* (Caryophyllaceae), a species endemic to the Northwest Iberian Peninsula». *Bot. J. Linnean Soc.*, núm. 115 (1), p. 19-27.
- GUYOT, I.; MURACCIOLE, M. (1995). «Inventaires and in situ conservation efforts for rare or endangered Corsican plants». *Ecol. Medit., Marseille*, núm. 11 (1/2), p. 231-242.
- HALDANE, J. B. S. (1932). *The Causes of Evolution*. Londres: Longmans Green.
- HAMRICK, J. L. (1989). «Isozymes and the analysis of genetic structure in plant populations». A: SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S. [eds.]. *Isozymes in Plant Biology*. Portland: Dioscorides Press, p. 87-105.
- HAMRICK, J. L.; GODT, M. J. W. (1990). «Allozyme diversity in plant species». A: BROWN, A. H. D.; CLEGG, M. T.; KAHLER, A. L.; WEIR, B. S. [eds.]. *Plant population genetics, breeding and genetic resources*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, p. 43-63.
- HANELT, P. (1966). «Polyploidie-Frequenz und geographische Verbreitung bei höhere Pflanzen». *Biol. Rundschau*, núm. 4, p. 183-196.
- HARBORNE, J. B. (1982). *Introduction to ecological biochemistry*. Londres: Academic Press.
- HARDER, L. D. (1982). «Measurement and estimation of functional proboscis length in bumblebees (Hymenoptera: Apidae)». *Canad. J. Zool.*, núm. 60 (5), p. 1073-1079.
- (1983). «Flower handling efficiency of bumble bees: morphological aspects of probing time». *Oecol. (Berlin)*, núm. 57 (2), p. 274-280.
- (1985). «Morphology as a predictor of flower choice by bumble bees». *Ecology*, núm. 66 (1), p. 198-210.

- (1986). «Effects of nectar concentration and flower depth on flower handling efficiency of bumble bees». *Oecol. (Berlin)*, núm. 69 (2), p. 309-315.
- (1989). «Pollen removal as a fundamental process in pollen dispersal». *Amer. J. Bot.*, núm. 76 (6), p. 75.
- (1990). «Pollen removal by bumble bees and its implications for pollen dispersal». *Ecology*, núm. 71 (3), p. 1110-1125.
- HARDER, L. D.; CRUZAN, M. C. (1990). «An evaluation of the physiological and evolutionary influences of the inflorescence size and flower depth on nectar production». *Functional Ecol.*, núm. 4, p. 559-572.
- HARRINGTON, G. T. (1921). «Optimum temperatures for flower seed germination». *Bot. Gaz. (London)*, núm. 72, p. 357-358.
- HAWKINGS, R., P. (1961). «Observations on the pollination of red clover by bees». *Ann. Appl. Biol.*, núm. 49, p. 55-65.
- HEINRICH, B. (1975). «Bee flowers: a hypothesis on flower variety and blooming times». *Evolution*, núm. 29, p. 325-334.
- (1976). «The foraging specializations of individual bumblebees». *Ecol. Monogr.*, núm. 46, p. 105-128.
- (1979). «Resource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumblebees». *Oecol. (Berlin)*, núm. 40, p. 235-245.
- HERRERA, C. M. (1984). «Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del Sur de España». *Studia Oecol.*, núm. 3, p. 7-34.
- (1987a). «Distribución, ecología y conservación de *Atropa baetica* Willk. (*Solanaceae*) en la Sierra de Cazorla». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 43, p. 387-398.
- (1987b). «Componentes del flujo genético en *Lavandula latifolia* Medicus: Polinización y dispersión de semillas». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 44 (1), p. 49-61.
- (1987c). «Components of pollinator quality: comparative analysis of a diverse insect assemblage». *Oikos*, núm. 50, p. 79-90.
- (1988). «Biología y ecología de *Viola cazorlensis*. I. Variabilidad de los caracteres florales». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 45 (1), p. 233-246.
- (1989). «Biología y ecología de *Viola cazorlensis*. II. Uso de sustratos, reproducción y consumo por los herbívoros». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 47, p. 125-138.
- HERRERA, C. M.; HERRERA, J.; ESPADALER, X. (1984). «Nectar thievery by ants from southern spanish insect-pollinated flowers». *Insectes Sociaux*, núm. 31 (2), p. 142-154.
- HERRERA, J. (1982). *Introducción al estudio de la biología floral del matorral andaluz*. [Tesi de llicenciatura]. Sevilla: Universitat de Sevilla. [Inèdita].
- (1985a). *Biología reproductiva del matorral de Doñana*. [Tesi doctoral]. Sevilla: Universitat de Sevilla. [Inèdita].
- (1985b). «Nectar secretion patterns in Southern Spanish Mediterranean shrublands». *Israel J. Bot.*, núm. 34, p. 47-58.
- (1986). «Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Doñana, south Spain». *Vegetatio*, núm. 68, p. 91-98.
- (1987). «Biología reproductiva de algunas especies del matorral de Doñana». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 44 (2), p. 483-497.

- (1988). «Pollination relationships in southern Spain Mediterranean shrublands». *J. Ecol.*, núm. 76, p. 274-287.
- (1989). «Aminoácidos en el néctar de plantas del Sur de España». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 45 (2), p. 475-482.
- (1991). «Allocation of reproductive resources within and among inflorescences of *Lavandula stoechas* (Lamiaceae)». *Amer. J. Bot.*, núm. 78 (6), p. 789-794.
- (1992). «Flower variation and breeding systems in the *Cistaceae*». *Pl. Syst. Evol.*, núm. 179, p. 245-255.
- HESS, H. E.; LANDOLT, E.; HIRZEL, R. (1970). «*Aconitum*». *Flora der Schweiz*, núm. 2, p. 16-27.
- HIGASHI, S., OHARA, M.; ARAI, H.; MATSUO, K. (1988). «Robber-like pollinators: Overwintered queen bumblebees foraging on *Corydalis ambigua*». *Ecol. Entomol.*, núm. 13 (4), p. 411-418.
- HILDEBRAND, F. H. G. (1867). *Die Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen*. Leipzig: Wilhem Engelmann.
- HINDAKOVA, M. (1974). «In Index of chromosome numbers of Slovakian Flora (Part 4)». *Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae, Bot.*, núm. 23, p. 1-23.
- (1976). «In Index of chromosome numbers of Slovakian Flora (Part 5)». *Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae, Bot.*, núm. 25, p. 1-18.
- HOCQUETTE, M. (1922). «Observations sur le nombre des chromosomes chez quelques Renonculacées». *Compt. Rend. Séances Soc. Biol.*, núm. 87, p. 1301-1302.
- HODGES, C. M. (1985a). «Bumblebee foraging: the threshold departure rule». *Ecology*, núm. 66 (1), p. 179-187.
- (1985b). «Bumblebee foraging: energetic consequences of using a threshold departure rule». *Ecology*, núm. 66 (1), p. 188-197.
- HODGES, C. M.; WOLF, L. L. (1981). «Optimal foraging in bumblebees: why is nectar left behind in flowers?». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, núm. 9, p. 41-44.
- HOFFMAN, G. R. (1985). «Germination of herbaceous plants common to aspen forests of western Colorado». *Bull. Torrey Bot. Club*, núm. 112 (4), p. 409-413.
- HOLCOMB, E. J.; BEATTIE, D. J. (1990). «Potted *Delphinium*». *Grower talks*, núm. 8, p. 14-15.
- HONG DE-YUAN. (1986). «Biosystematic observation on 5 species of *Consolida* (Ranunculaceae)». *Acta Bot. Sin.*, núm. 28 (1), p. 1-10.
- HULKKONEN, O. (1928). «Zur Biologie des südfinnischen Hummeln». *Ann. Univ. Fenn. Abo.*, núm. 3 (1), p. 1-81.
- HUNTER, R. L.; MARKERT, C. L. (1957). «Histochemical demonstration of isozymes separated by zone electrophoresis in starch gels». *Science*, núm. 125, p. 1294-1295.
- HUTH, E. (1895). «Monographie der Gattung *Delphinium*». *Bot. Jahrb. Syst.*, núm. 20, p. 332-499.
- INOUE, D. W. (1978). «Resource partitioning in bumblebees: Experimental studies of foraging behavior». *Ecology*, núm. 59 (4), p. 672-678.
- (1980a). «The terminology of floral larceny». *Ecology*, núm. 61 (5), p. 1251-1253.
- (1980b). «The effect of proboscis length and corolla tube length on patterns and rates of flower visitation by bumblebees». *Oecol. (Berlin)*, núm. 45, p. 197-201.

- (1983). «The ecology of nectar robbing». A: BENTLEY, B.; ELIAS, S. T. [eds.]. *The biology of nectaries*. Nova York: Columbia University Press, p. 153-173.
- (1991). «Quantitative variation in flowering by *Delphinium barbeyi* (Ranunculaceae): environmental determinants and consequences for flower visitors». *Amer. J. Bot.*, núm. 8 (6), p. 57-58.
- INOUE, D. W.; MCGUIRE, A. D. (1990). «Environmental control of the timing and abundance of flowering of *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae) in subalpine meadows of Colorado (USA)». *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, núm. 71 (2), p. 197-198.
- (1991). «Effects of snowpack on timing and abundance of flowering in *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae): implications for climate change». *Amer. J. Bot.*, núm. 78 (7), p. 997-1001.
- INOUE, D. W.; CALDER, W. A.; WASER, N. M. (1991). «The effect of floral abundance on feeder censuses of hummingbirds populations». *The Condor*, núm. 93 (2), p. 279-285.
- IWASA, Y.; JONG, T. J. DE; KLINHAMER, P. G. L. (1995). «Why pollinators visit only a fraction of the open flowers on a plant: The plant's point of view». *J. Evol. Biol.*, núm. 8, p. 439-453.
- JAIN, H. K.; BOSE, A. K. (1960). «Experimentally induced inter-bivalent redistribution of chiasmata in *Delphinium*». *Nature*, núm. 186, p. 260-261.
- JAIN, H. K.; VASUDEVAN, K. N.; BASAK, S. L. (1963). «Experimental production of a new karyotype in *Delphinium*». *Chromosoma*, núm. 14, p. 534-540.
- JAIN, S. K. (1976). «The evolution in the inbreeding in plants». *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, núm. 7, p. 469-495.
- JALAS, J.; SUOMINEN, J. (1989). *Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe*. Helsinki.
- JANDER, R. (1976). «Grooming and pollen manipulation in bees: The nature and evolution of movements involving the foreleg». *Physiol. Entomol.*, núm. 1, p. 179-184.
- JANKUN, A. (1968). «Studies in *Delphinium grandiflorum* L.». *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.*, núm. 11, p. 71-75.
- (1970). «Studies in endosperm development of *Delphinium kolutae* Pawl.». *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.*, núm. 13, p. 51-64.
- (1973). «Further studies in the development of hybrid endosperm in representatives of the genus *Delphinium* L.». *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.*, núm. 16, p. 215-225.
- (1974). «Seed development after crosses of tetraploid and diploid *Delphinium* species». *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.*, núm. 17 (1), p. 45-53.
- (1975). «Cyto-embriological studies in a diseased hybrid of *Delphinium* L.». *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.*, núm. 18, p. 41-56.
- JENSEN, U. (1968). «Serologishe Beiträge zur Systematik der Ranunculaceae». *Bot. Jahrb. Syst.*, núm. 88 (2), p. 204-268.
- JONES, C. E.; LITTLE, R. J. (1983). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Nova York: Van Nostrand Reinhold Company.
- JORDANO, P. (1990). «Biología de la reproducción de tres especies del género *Lonicera* (Caprifoliaceae) en la sierra de Cazorla». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 48 (1), p. 31-52.
- KARTASHOVA, N. N.; MALAKHOVA, L. A. (1973). «Karyological analysis of spontaneous interspecific hybrid of two *Aconitum* species». *Genetika*, núm. 9 (7), p. 167-168.

- KATSUKI, S.; KOJIMA, H.; KAWAGUCHI, K.; FURUYA, T. (1994). «Seed germination of medicinal plants II, germination of aconite seeds». *Nat. Medicines*, núm. 48 (4), p. 233-236.
- KAWANO, S. (1965). «Application of pectinase and cellulase in an orcein squash method». *Bot. Mag. (Tokyo)*, núm. 78, p. 36-42.
- KEARNS, C. A.; INOUE, D. W. (1993). *Techniques for Pollination Biologists*. Niwot, Colorado: University Press of Colorado.
- KEENER, C. S. (1976). «Studies in the *Ranunculaceae* of the southeastern United States. IV, genera with zigomorphic flowers». *Castanea*, núm. 41, p. 12-20.
- KEPHART, S. R. (1990). «Starch gel electrophoresis of plant isozymes: a comparative analysis of techniques». *Amer. J. Bot.*, núm. 77 (5), p. 693-712.
- KEVAN, P. G. (1978). «Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology». A: RICHARDS, A. J. [ed.]. *The pollination flowers by insects*. Londres: Academic Press, p. 51-78.
- (1979). «Vegetation and floral colors using ultraviolet light: interpretational difficulties for functional significance». *Amer. J. Bot.*, núm. 66 (6), p. 749-751.
- (1983). «Floral colours through the insect eye: What they are and what they mean». A: JONES, C. E.; LITTLE, R. J. [eds.]. *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Nova York: Van Nostrand Reinhold Company, p. 5-30.
- (1984). «Pollination by Animals and Angiosperm Biosystematics». A: GRANT, W. F. [ed.]. *Plant Biosystematics*. Toronto: Academic Press, p. 270-292.
- KEVAN, P. G.; BAKER, H. G. (1983). «Insects as flower visitors and pollinators». *Ann. Rev. Entomol.*, núm. 28, p. 407-453.
- KHÖLER, G. (1995). *Manual de homeopatía*. Vol. 1. *Fundamentos y aplicación*. Barcelona: Paidotribo.
- KIROLOVA, D. S. (1988). «Spermoderm structure of *Delphinium* L. sect. *Staphisagria* Huth». *Ukrains' Bot. Žurn.*, núm. 45 (6), p. 53-57.
- KISLEV, M. E.; KRAVIZ, Z.; LORCH, J. (1972). «A study of hawkmoth by a palinological analysis of the proboscis». *Israel J. Bot.*, núm. 21, p. 57-75.
- KNOBLOCH, I. W. (1972). «Intergeneric hybridization in flowering plants». *Taxon*, núm. 21, p. 97-103.
- KNUTH, P. (1906)-09. *Handbook of Flower Pollination*. Oxford: Clarendon Press.
- KOEMAN-KWAK, M. (1973). «The pollination of *Pedicularis palustris* by nectar thieves (short-tongued bumblebees)». *Acta Bot. Neerl.*, núm. 22, p. 608-615.
- KOEVA-TODOROVSKA, J. T. (1985). «Karyological study of genus *Delphinium* L. in Bulgaria». *God. Sofijsk. Univ.*, núm. 79 (2), p. 29-37.
- KOEVA-TODOROVSKA, J. T.; NENOVA, I. (1977). «Karyological study of some *Ranunculaceae* taxa growing in Bulgaria». *God. Sofijsk. Univ.*, núm. 70 (2), p. 35-48.
- KOHN, J. R.; WASER, M. (1985). «The effect of *Delphinium nelsonii* pollen on seed set in *Ipomopsis aggregata*, a competitor for hummingbird pollinator». *Amer. J. Bot.*, núm. 72, p. 1144-1148.
- KÖLREUTER, J. G. (1761). *Vorläufige nachricht von einigen das geschlecht der pflanzen betreffenden versuchen und beobachtung*. Leipzig.
- KORNERUP, A.; WANSCHER, J. H. (1978). *Methuen Handbook of Colour*. 3a ed. Londres: Methuen.

- KOSUGE, K.; TAMURA, M. (1988). «Morphology of the petal in *Aconitum*». *Bot. Mag. (Tokyo)*, núm. 101, p. 223-237.
- KOTLIAR, N. B. (1992). «Hummingbird foraging movements: The influence of patch structure and territorial behavior». *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, núm. 73 (2), p. 237.
- KOUL, A. K.; GOHIL, R. N. (1973). «Cytotaxonomical conspectus of the flora of Kashmir (1). Chromosome numbers of some common plants». *Phyton (Horn)*, núm. 15, p. 57-66.
- KRASNIKOV, A. A.; SCHAULO, D. N. (1986). «Chromosome numbers of some representatives of the families *Apiaceae* and *Ranunculaceae* from the south of Siberia». *Bot. Žurn. (Moscow i Leningrad)*, núm. 71 (1), p. 116-117.
- KRZAKOWA, M.; SZWEYKOWSKI, J. (1976). «A natural hybrid between two different *Aconitum* species (*Ranunculaceae*, *Dicoryledonae*) from the Tatry Mountains». *Bull. Acad. Polon. Sci., Ser. Sci. Biol.*, núm. 25, p. 223-225.
- KRONFELD, M. (1890). «Über die biologischen verhältnisse der *Aconitum*-Blüte». *Bot. Jahrb. Syst.*, núm. 11, p. 1-20.
- KRUSKAL, W. H.; WALLIS, W. A. (1952). «Use of ranks in one criterion variance analysis». *J. Amer. Stat. Assoc.*, núm. 47, p. 583-621.
- KUCHENREUTHER, M. A. (1990). «Population structure and dynamics of the threatened perennial *Aconitum noveboracense*». *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, núm. 71 (2), p. 220-221.
- KUGLER, H. (1943). «Hummeln als Blütenbesucher». *Ergebn. Biol.*, núm. 19, p. 143-323.
- KÜPFER, P. (1974). «Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées». *Boissiera*, núm. 23, p. 3-322.
- KURITA, M. (1955). «Cytological studies in *Ranunculaceae*, III. The karyotypes of several species in *Delphinium*, *Lycotomum* and *Aconitum*». *Bot. Mag. (Tokyo)*, núm. 68, p. 248-251.
- (1956). «Cytological studies in *Ranunculaceae*, IX. Further note on the karyotypes of *Delphinium* and its allied genera». *Jap. J. Genet.*, núm. 31, p. 192-195.
- (1957). «Chromosome studies in *Ranunculaceae*, V. Karyotypes of the subtribe *Delphinieae*». *Rep. Biol. Inst. Ehime Univ.*, núm. 3, p. 1-8.
- (1958). «Chromosome studies in *Ranunculaceae*, VIII. Karyotypes and chromosome numbers of some genera». *Rep. Biol. Inst. Ehime Univ.*, núm. 6, p. 1-14.
- (1965). «Chromosome studies in *Ranunculaceae*, XXIII. Karyotypes and chromosome numbers of some species». *Mem. Ehime Univ. Sect. II. Nat. Sci.*, núm. 5, p. 89-95.
- LANGLET, O. F. (1927). «Beiträge zur Zytologie der Ranunculazeen». *Svensk Bot. Tidskr.*, núm. 21 (1), p. 1-17.
- (1932). «Über Chromosomenverhältnisse und Systematik der *Ranunculaceae*». *Svensk Bot. Tidskr.* 26(4), p. 381-400.
- LAUENER, L. A.; TAMURA, M. (1978). «A synopsis of *Aconitum* subgenus *Paraconitum*, 1». *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh*, núm. 37, p. 113-124.
- LAVERTY, T. M. (1994). «Costs of foraging bumble bees of switching plant species». *Canad. J. Zool.*, núm. 72 (1), p. 43-47.
- LAWRENCE, W. J. C. (1936). «On the origin of new forms in *Delphinium*». *Genetica*, núm. 18, p. 109-115.
- LAZRI, B.; BARROWS, E. M. (1984). «Flower visiting and transport by the imported cabbage butterfly in a highly disturbed urban habitat». *Environ. Entomol.*, núm. 13, p. 574-578.

- LEGRO, R. A. H. (1961). «Species hybrids in *Delphinium*». *Euphytica*, núm. 10 (1), p. 1-23.
- (1962). «Pollination and seed set in *Delphinium*». *Delphinium Soc. Year Book 1962*, p. 73-75.
- LEPPIK, E. E. (1964). «Floral evolution on the *Ranunculaceae*». *Iowa State J. Sci.*, núm. 39, p. 1-101.
- (1977). *Floral evolution in relation to pollination ecology*. Nova Delhi: Today and Tomorrow's Print and Publications.
- LEVAN, A.; FREDGA, K.; SANDBERG, A. (1964). «Nomenclature for centromeric position on chromosomes». *Hereditas*, núm. 52, p. 201-220.
- LEVIN, D. A.; BERUBE, D. E. (1971). «*Phlox* and *Colias*: the efficiency of a pollinator system». *Evolution*, núm. 26, p. 242-250.
- LEWIS, D. (1949). «Incompatibility in flowering plants». *Biol. Rev.*, núm. 24, p. 427-469.
- LEWIS, H. (1957). «Genetics and cytology in relation to taxonomy». *Taxon*, núm. 6, p. 42-46.
- LEWIS, H.; EPLING, C. (1946). «Formation of a diploid species of *Delphinium* by hybridization». *Amer. J. Bot.*, núm. 33, p. 21-22.
- (1959). «*Delphinium gypsophilum*, a diploid species of hybrid origin». *Evolution*, núm. 13 (4), p. 511-525.
- LEWITSKY, G. A. (1931). «The karyotype in systematics (on the base of karyology of the sub-family *Helleboreae*)». *Trudy Prikl. Bot.*, núm. 27 (1), p. 187-240.
- LIE-PETTERSEN, O. J. (1906). «Neue Beiträge zur Biologie der norwegische Hummeln». *Beregn. Mus. Aarb.*, núm. 9, p. 1-42.
- LINNÉ, K. VON. (1735). *Systema Naturae*. Leiden.
- (1753). *Aconitum, Delphinium. Species Plantarum*. 1a ed. Stockholm, p. 530-532.
- LOISEL, R.; MEDAIL, F.; OLIVIER, L.; TROSSEVIN, M. P. (1995). *Excursion to the Island of Porquerolles*. Ieras: Planta Europa Posters Abstracts.
- LØKEN, A. (1949). «Bumble bees in relation to *Aconitum septentrionale* in central Norway (Oyer)». *Nytt Mag. Naturvidensk.*, núm. 87, p. 1-60.
- (1950). «Bumble bees in relation to *Aconitum septentrionale* in Western Norway (Eidfjord)». *Norsk Entomol. Tidsskr.*, núm. 8, p. 1-16.
- (1960). «*Bombus consobrinus* Dahlb., and oligolectic bumble bee». *XIth Int. Congr. Entomol.*, núm. 1, p. 598-603.
- (1973). «Studies on Scandinavian bumble bees (*Hymenoptera, Apidae, Bombus*)». *Norsk Entomol. Tidsskr.*, núm. 20 (1), p. 1-218.
- (1981). «Flower-visiting insects and their importance as pollinators». *Bee World*, núm. 62, p. 130-140.
- LOON, J. C. (1980). «Chromosome reports. [A: LÖVE, A. [ed.], IOPB chromosome number reports LXIX]». *Taxon*, núm. 29 (5/6), p. 718-720.
- LOON, J. C.; SNELDERS, H. M. (1979). «Chromosome reports. [A: LÖVE, A. [ed.], IOPB chromosome number reports LXV]». *Taxon*, núm. 28, p. 632-634.
- LORD, E. M. (1980). «Intra-inflorescence variability in pollen-ovule ratios in the cleistogamous species, *Lamium amplexicaule* (*Labiatae*)». *Amer. J. Bot.* núm. 79, p. 279-287.
- LOVETT-DOUST, J.; LOVETT-DOUST, L. (1988). *Plant Reproductive Ecology. Patterns and strategies*. Nova York: Oxford University Press.

- LÖVE, A.; LÖVE, D. (1975). *Plant Chromosomes*. Vaduz: Cramer.
- LÖVE, A.; KJELLQUIST, E. (1974). «Cytotaxonomy of Spanish plants, III. Dicotyledons: *Salicaceae-Rosaceae*». *Lagascalia*, núm. 4 (1), p. 3-32.
- LOVKA, M.; SUSNIK, F.; LÖVE, A.; LÖVE, D. (1971). «Chromosome reports. [A: LÖVE, A. [ed.], IOPB chromosome number reports XXXIV]». *Taxon*, núm. 20 (5/6), p. 785-797.
- LUMARET, R. (1986). «Doubled duplication of the structural gene for cytosolic phosphoglucose isomerase in the *Dactylis glomerata* L. polyploid complex». *Mol. Biol. Evol.*, núm. 3, p. 499-521.
- LLOYD, D. G.; WEBB, C. J. (1986). «The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms, I. Dicogamy». *New Zealand J. Bot.*, núm. 24, p. 135-162.
- MACIOR, L. W. (1966). «Foraging behaviour of *Bombus* (Hymenoptera: Apidae) in relation of *Aquilegia* pollination». *Amer. J. Bot.*, núm. 53, p. 595-606.
- (1967). «Pollen foraging behaviour of *Bombus* in relation to pollination of nototribic flowers». *Amer. J. Bot.*, núm. 54, p. 359-364.
- (1971). «Co-evolution of plants and animals. Systematic insights from plant-insect interactions». *Taxon*, núm. 20 (1), p. 17-28.
- (1974). «Behavioural aspects and coadaptation between flowers and insect pollinators». *Ann. Missouri Bot. Gard.*, núm. 61, p. 760-769.
- (1975). «The pollination ecology of *Delphinium tricorne* (Ranunculaceae)». *Amer. J. Bot.*, núm. 62 (10), p. 1009-1016.
- (1978a). «Pollination interactions in sympatric *Dicentra* species». *Amer. J. Bot.*, núm. 65 (1), p. 57-62.
- (1978b). «Pollination ecology of vernal angiosperms». *Oikos*, núm. 30, p. 452-460.
- MACHON, N.; LEFRANCH, M.; BILGER, I.; HENRY, J., P. (1995). «Isozymes as an aid to clarify the taxonomy of French elms». *Heredity*, núm. 74, p. 39-47.
- MAIRE, R. (1964). *Aconitum, Delphinium. Flore de l'Afrique du Nord*, núm. 11. París: Lechevalier, p. 49-85.
- MALYUTIN, N. I. (1969). «On the biological significance of the floral pigments». *Bot. Žurn. (Moscow i Leningrad)*, núm. 54 (7), p. 1050-1053.
- (1973). «The phylogeny and the taxonomy of the *Delphinium* L. genus». *Bot. Žurn. (Moscow i Leningrad)*, núm. 58, p. 1710-1722.
- (1987). «The system of the genus *Delphinium* L. based on the morphological features of seeds». *Bot. Žurn. (Moscow i Leningrad)*, núm. 72, p. 683-693.
- MANDAL, S. K.; BASU, R. K. (1977). «Differential radiosensitivity on the tissue level in *Nigella sativa* and *Delphinium ajacis*». *Proc. Indian Sci. Congr. Assoc.*, núm. 64, p. 151.
- (1978). «Cytology of endosperm of *Delphinium ajacis* L.». *J. Cytol. Genet.*, núm. 13, p. 23-25.
- MANNING, A. (1956). «Some aspects of the foraging behaviour of bumblebees». *Behaviour*, núm. 9, p. 164-201.
- MANTEL, N. (1967). «The detection of diase clustering and a generalised regression approach». *Cancer Res.*, núm. 27, p. 209-220.
- MARDEN, J. H. (1984). «Remote perception of floral nectar by bumblebees». *Oecol. (Berlin)*, núm. 64, p. 232-240.

- MARGELÍ, M. (1995). *Estudis citogenètics en el gènere Androcymbium Willd.* [Tesi de llicenciatura]. Barcelona: Universitat de Barcelona. Facultat de Farmàcia. [Inèdita].
- MARKERT, C. L.; MOLLER, F. (1959). «Multiple forms of enzymes: tissue, ontogenic and species specific pattern». *Proc. Natl. Acad. U.S.A.*, núm. 45, p. 753-763.
- MARKOWSKI, R. (1972). «Observations on vegetative reproduction of *Aconitum variegatum* L.». *Badan. Fizjogr. Pol. Zacho, B.*, núm. 25, p. 185-188.
- MÁRQUEZ, J.; BOSCH, J.; VICENS, N. (1994). «Pollen collected by wild and managed populations of the potential orchard pollinator *Osmia cornuta* (Latr.) (Hym., Megachilidae)». *J. Appl. Entomol.*, núm. 117, p. 353-359.
- MARTIN, C. G. (1981). «*Aconitums*». *Garden (London)*, núm. 106 (1), p. 38.
- MARTÍN, J.; BLANCHÉ, C. (1982). «Estudios taxonómicos en el género *Delphinium*: Palinología». A: *Actas del IV Simposio de A.P.L.E.*, p. 201-210.
- MAYR, E. (1963). *Animal species and evolution*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- MEEUSE, B.; MORRIS, S. (1984). *The sex life of flower*. Nova York: Facts on File Publications.
- MEHLQUIST, G. A. L. (1953). «Inheritance in *Delphinium* hybrids between *D. cardinale* Hook. and *D. elatum* L.». *Proc. VII Int. Bot. Congr.* (1950), p. 278-279.
- MEHRA, P. N.; RAMANANDAN, P. (1972). «Cytology of some Himalayan *Ranunculaceae*». *Cytologia*, núm. 37, p. 281-296.
- MEJÍAS, J. A. (1992). «Reproductive biology in the Iberian taxa of genera *Sonchus* and *Aetheorhiza* (Asteraceae: Lactuceae)». *Fl. Medit.*, núm. 2, p. 15-32.
- MESSEGUER, R. (1987). *Genètica de la variació isoenzimàtica al clavell* (*Dianthus caryophyllus* L.): *Aplicació a la identificació de varietats comercials*. [Tesi doctoral]. Barcelona: Universitat Autònoma de Barcelona. Facultat de Ciències. [Inèdita].
- MEUSEL, H.; JAGER, E.; WEINERT, E. (1965). *Vergleichende Chorologie der zentral-europäische Flora*. Jena: Gustv Fischer Verlag.
- MICIETA, K. (1981). «Zytotaxonomische Probleme einiger Pflanzensippen des Javorniky-Gebirges». *Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae, Bot.*, núm. 28, p. 95-104.
- MICKELSEN, L. V.; RAPIDS, M. H.; EVANS, J. O.; TURNER, D. L. (1990). «Herbicide control of duncecap larkspur (*Delphinium occidentale*)». *Weed Sci.*, núm. 38 (2), p. 153-157.
- MICHENER, C. D.; WINSTON, M. L.; JANDER, R. (1978). «Pollen manipulation and related activities and structures in bees of the family *Apidae*». *Univ. Kansas Sci. Bull.*, núm. 51, p. 575-601.
- MILLER, R. B. (1981). «Hawkmoths and the geographic patterns of floral variation in *Aquilegia caerulea*». *Evolution*, núm. 35, p. 763-774.
- MIONE, T.; ANDERSON, G. J. (1992). «Pollen-ovule ratios and breeding systems evolution in *Solanum* section *Basarthurum* (Solanaceae)». *Amer. J. Bot.*, núm. 79, p. 279-287.
- MJELDE, A. (1983). «The foraging strategy of *Bombus consobrinus* (Hymenoptera, *Apidae*)». *Acta Entomol. Fenn.*, núm. 42, p. 51-56.
- MOE, S.; PLEASANTS, J. M. (1991). «Factors affecting male and female function in *Aconitum columbianum*». *Amer. J. Bot.*, núm. 78 (6), p. 65.
- MOLERO, J.; BLANCHÉ, C. (1986). «*Aconitum, Consolida*». A: CASTROVIEJO, S.; LAÍNZ, M.; LÓPEZ GONZÁLEZ, G.; MONTSERRAT, P.; MUÑOZ GARMENDIA, F.; PAIVA, J.; VILLAR, L. [eds.]. *Flora Iberica*. Vol. 1: (*Lycopodiaceae-Papaveraceae*). Madrid: Real Jardín Botánico de Madrid, C.S.I.C., p. 233-242 i 252-255.

- MOLERO, J.; PUIG, A. (1990). «Seed morphology of Iberian species of the genus *Aconitum* L.». *Collect. Bot. (Barcelona)*, núm. 19, p. 111-127.
- MOLERO, J.; ROVIRA, A.; SIMON, J. (1995). «Études caryomorphologiques sur les especes ibériques du genre *Aconitum* L. (*Ranunculaceae*)». *VIII OPTIMA Meeting*. Sevilla.
- MOORE, D. M. (1978). «The chromosomes and plant taxonomy». A: STREET, H. E. [ed.]. *Essays in plant taxonomy*. Londres: Academic Press, p. 39-56.
- (1982). *Flora Europaea. Check-List and chromosome index*. Cambridge: Cambridge University Press.
- MOORE, R. J. (1970). «Index to plant chromosome numbers for 1968». *Regnum Veg.* 68.
- (1971). «Index to plant chromosome numbers for 1969». *Regnum Veg.* 77.
- (1972). «Index to plant chromosome numbers for 1970». *Regnum Veg.* 84.
- (1973). «Index to plant chromosome numbers for 1967-71». *Regnum Veg.* 90.
- (1974). «Index to plant chromosome numbers for 1972». *Regnum Veg.* 91.
- (1977). «Index to plant chromosome numbers for 1973-74». *Regnum Veg.* 96.
- MORALES, R. (1995). «Híbridos de *Thymus* (*Labiatae*) en la Península Ibérica». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 53 (2), p. 213-218.
- MORSE, D. H. (1980). «The effect of nectar abundance on foraging patterns of bumblebees». *Ecol. Entomol.*, núm. 5, p. 53-59.
- (1982). «Behaviour and ecology of bumblebees». A: HERMANN, H. R. [ed.]. *Social Insects*. Nova York: Academic Press. núm. 3, p. 245-322.
- MÜLLER, H. (1883). *The fertilisation of flowers*. Londres: McMillan & Company.
- MUNZ, P. A. (1945). «The cultivated aconites». *Gentes Herb.*, núm. 6, p. 461-506.
- (1967a). «A synopsis of African species of *Delphinium* and *Consolida*». *J. Arnold Arbor.*, núm. 48, p. 30-55.
- (1967b). «A synopsis of the Asian species of *Consolida*». *J. Arnold Arbor.*, núm. 48, p. 159-202.
- MUÑOZ, A.; DEVESA, J. A. (1987). «Contribución al conocimiento de la biología floral del género *Lavandula* L., II. *Lavandula stoechas* L. subsp. *stoechas*». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 44 (1), p. 63-78.
- MURÍN, A. (1978). «In Index of chromosome numbers of Slovakian Flora (Part 6)». *Acta Fac. Rerum. Nat. Univ. Comenianae, Bot.*, núm. 26, p. 1-42.
- NAUTIYAL, M. C.; KAUSHIK, P. (1988). «Germination studies on some high altitude medicinal plant species». *Indigenous Medicinal Pl.*, núm. 1, p. 107-112.
- NAVARRO, L.; GUITIÁN, J.; GUITIÁN, P. (1993). «Reproductive biology of *Petrocoptis grandiflora* Rothm. (*Caryophyllaceae*), a species endemic to Northwest Iberian Peninsula». *Flora*, núm. 188, p. 253-261.
- NEI, M. (1978). «Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals». *Genetics*, núm. 89, p. 583-590.
- NETTANCOURT, D. (1977). *Self-incompatibility in Angiosperms*. Berlín: Springer-Verlag.
- NEVSKI, S. A. (1937). «*Delphinium*». A: KOMAROV, V. L. [ed.]. *Flora of the USSR* Jerusalem, núm. 7, p. 79-143.
- NIELSEN, D. B.; CRONIN, E. H. (1977). «Economics of tall larkspur control». *J. Range Managem.*, núm. 30, p. 434-438.

- NIELSEN, D. B.; RALPHS, M. H. (1988). «Larkspur: economic considerations». A: JAMES, L. F. [ed.]. *The ecology and economic impact of poisonous plants on livestock production*. Boulder: Westview Press.
- NIESENBAUM, R. A. (1992). «Sex ratio, components of reproduction and pollen deposition in *Lindera benzoin* (Lauraceae)». *Amer. J. Bot.*, núm. 79 (5), p. 495-500.
- NIETO, G. (1991). «Breeding systems and related traits in several *Erysimum* (Cruciferae)». *Canad. J. Bot.*, núm. 69, p. 2515-2521.
- NILSSON, L. A. (1988). «The evolution of flowers with deep corolla tubes». *Nature*, núm. 334, p. 147-149.
- NYGREN, A. (1967). «Apomixis in the angiosperms». *Handb. Pflanzenphys.*, núm. 18, p. 551-596.
- OHNO, S. (1970). *Evolution by gene duplication*. Berlín: Springer Verlag.
- OLIVA, M. (1990). *Estudios citogenéticos en el género Artemisia L.* [Tesi de llicenciatura]. Barcelona: Universitat de Barcelona. Facultat de Farmàcia. [Inèdita].
- OLIVIER, L.; GALLAND, J., P.; MAURIN, H. (1995). *Livre rouge de la flore menacée de France*. París: Muséum National d'Histoire Naturelle - Institut d'Écologie et de Gestion de la Biodiversité Service du Patrimoine Naturel.
- OLSEN, J. D. (1978). «Tall larkspur poisoning in cattle and sheep». *J. Amer. Vet. Med. Assoc.*, núm. 173, p. 762-765.
- OLSEN, J. D.; Sisson, V. (1991). «Description of a scale for rating the clinical response of cattle poisoned by larkspur». *Amer. J. Vet. Res.*, núm. 52 (3), p. 488-493.
- OLSEN, J. D.; MANNERS, G. D.; PELLETIER, S. W. (1990). «Poisonous properties of larkspur (*Delphinium* spp.)». *Collect. Bot. (Barcelona)*, núm. 19, p. 141-151.
- ORNDUFF, R. (1968). «Index to plant chromosome numbers for 1966». *Regnum Veg.* 55.
- (1969a). «Index to plant chromosome numbers for 1967». *Regnum Veg.* 59.
- (1969b). «Reproductive biology in relation to systematics». *Taxon*, núm. 18, p. 121-133.
- ORNOSA, C. (1984). *La subfamilia Bombinae de la fauna española*. [Tesis doctoral]. Madrid: Ediciones de la Universidad Complutense.
- ORTEGA, A.; DEVESA, J. A. (1993a). «Floral rewards in some *Scrophularia* species (*Scrophulariaceae*) from the Iberian Peninsula and the Balearic Islands». *Pl. Syst. Evol.*, núm. 184, p. 139-158.
- (1993b). «Sexual reproduction in some *Scrophularia* species (*Scrophulariaceae*) from the Iberian Peninsula and the Balearic Islands». *Pl. Syst. Evol.*, núm. 184, p. 159-174.
- ORTEGA, A.; RAMOS, S.; RODRÍGUEZ, T.; DEVESA, J. A. (1995). «Floral biometry, floral rewards and pollen-ovule ratios in some *Vicia* L. (*Fabaceae*) from Extremadura». *VIII OPTIMA Meeting*. Sevilla, p. 79. Llibre de resums.
- OSTER, G.; HEINRICH, B. (1976). «Why do bumble-bees major? A mathematical model». *Ecol. Monogr.*, núm. 46, p. 129-133.
- OSTERWALDER, A. (1898). «Beiträge zur Embriologie von *Aconitum napellus* L.». *Flora*, núm. 85, p. 254-292.
- OTTONELLO, D.; ROMANO, S.; ALLIATA, N. (1985). «Numeri cromosomici per la flora Italiana, 1037-1048». *Inform. Bot. Ital.*, núm. 17, p. 91-98.
- OTTOSEN, C. O. (1987). «Male bumblebees (*Bombus hortorum* L.) as pollinators of *Lonicera periclymenum* L. in N.E.-Zealand, Denmark». *Flora*, núm. 179 (2), p. 155-161.

- OUAZZANI, N.; LUMARET, R.; VILLEMUR, P.; DI GIUSTO, F. (1993). «Leaf allozyme variation in cultivated and wild olive trees (*Olea europaea* L.)». *J. Hered.*, núm. 84, p. 34-42.
- OVERTON, E. (1893). «On the reduction of chromosomes in the nuclei of plants». *Ann. Bot. (London)*, núm. 7 (25), p. 139-143.
- PASTOR, J.; FERNÁNDEZ, I.; DíEZ, M. J. (1984). «Números cromosómicos para la Flora Española, 303-313». *Lagascalia*, núm. 12 (2), p. 281-284.
- PAWLOWSKI, B. (1963). «Dispositio systematica specierum europaeum generis *Delphinium*». *Fragm. Florist. Geobot.*, núm. 9, p. 429-450.
- (1993). «*Delphinium* L.». A: TUTIN, T. G.; BURGESS, N. A.; CHATER, A. O.; EDMONSON, J. R.; HEYWOOD, V. H.; MOORE, D. M.; VALENTINE, D. H.; WALTERS, S. M.; WEBB, D. A. [eds.]. *Flora Europaea*. 2a ed. Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press, p. 257-260.
- PEDROLA, J. (1993). *Biología poblacional del complex Androcymbium gramineum (Cav.) McBride (Colchicaceae)*. [Tesi doctoral]. València: Universitat de València. Facultat de Biologia. [Inèdita].
- PEKKARINEN, A. (1978). «Munderlarnas längdvariation hos *Bombus consobrinus* i Fennoskandien: et exempel paa anpassning till näringsväxten (*Aconitum septentrionale*)». *Norw. J. Entomol.*, núm. 25, p. 87.
- (1979). «Morphometric, colour and enzyme variation in bumblebees in Fennoscandia and Denmark». *Acta Zool. Fenn.*, núm. 158, p. 1-60.
- (1984). «Resource partitioning and coexistence in bumblebees». *Ann. Entomol. Fenn.*, núm. 50, p. 97-107.
- PELLETIER, S. W.; PAGE, S. W. (1986). «Diterpenoid alkaloids». *Nat. Prod. Rep.*, núm. 3, p. 451-464.
- PELLMYR, O. (1984). «The pollination ecology of *Actaea spicata* (Ranunculaceae)». *Nord. J. Bot.*, núm. 4 (4), p. 443-456.
- (1985). «Pollination ecology of *Cimicifuga arizonica* (Ranunculaceae)». *Bot. Gaz. (London)*, núm. 146 (3), p. 404-412.
- (1986a). «Pollination ecology of two nectariferous *Cimicifuga* sp. (Ranunculaceae) and the evolution of andromonoecy». *Nord. J. Bot.*, núm. 6, p. 129-138.
- (1986b). «The pollination ecology of two nectarless *Cimicifuga* sp. (Ranunculaceae) in North America». *Nord. J. Bot.*, núm. 6, p. 713-723.
- (1995). «Pollination biology». A: HIEPKO, P. [ed.]. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 17(IV). Angiospermae: Ordnung Ranunculales Fam. Ranunculaceae*. Berlín: Duncker i Humblot, p. 160-179.
- PERCIVAL, M. S. (1961). «Types of nectar in Angiosperms». *New Phytologist*, núm. 60, p. 235-281.
- (1965). *Floral Biology*. Oxford: Pergamon Press.
- PÉREZ, J. L. (1985). «Insectos polinizantes en *Narcissus serotinus* L.». *Fontqueria*, núm. 8, p. 5-8.
- PESSON, P.; LOUVEAUX, J. (1984). *Pollinisation et productions végétales*. París: INRA.
- PFISTER, J. A.; RALPHS, M. H.; MANNERS, G. D. (1988a). «Cattle grazing tall larkspur on Utah mountain rangeland (USA)». *J. Range Managem.*, núm. 41 (2), p. 118-122.
- PFISTER, J. A.; MANNERS, G. D.; RALPHS, M. H.; HONG, Z. X.; LANE, M. A. (1988b). «Effects of phenology, site, and rumen fill on tall larkspur consumption by cattle». *J. Range Managem.*, núm. 41 (6), p. 509-514.

- PHILIPS, G. A. (1949). *Delphiniums, Their History and Cultivation*. Londres: Eyre i Spottiswoode.
- PIJL, L. VAN DER. (1960). «Ecological aspects of flower evolution, I. Phyletic evolution». *Evolution*, núm. 14, p. 403-416.
- (1961). «Ecological aspects of flower evolution, II. Zoophilus flower classes». *Evolution*, núm. 15, p. 44-59.
- (1972). *Principles of dispersal in Higher Plants*. Berlín: Springer Verlag.
- PITTIONI, B. (1937). «Bestäubung und Nektarraub beim gelben Eisenhut (*Aconitum vulparia* Reichb.)». *Aus der Heimat, Stuttgart*, núm. 50 (7-8), p. 209-213.
- PLEASANTS, J. M. (1980). «Competition for bumblebee pollinators in Rocky Mountain plant communities». *Ecology*, núm. 61 (6), p. 1446-1459.
- (1981). «Bumblebee response to variation in nectar availability». *Ecology*, núm. 62 (6), p. 1648-1661.
- (1983). «Nectar production patterns in *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae)». *Amer. J. Bot.*, núm. 10, p. 1468-1475.
- (1989a). «Optimal foraging by nectarivores: A test of the marginal-value theorem». *Amer. Naturalist*, núm. 134 (1), p. 51-71.
- (1989b). «Phenotypic and functional gender of a hermaphroditic, protandrous species: Role of inflorescence size». *Amer. J. Bot.*, núm. 76 (6), p. 119.
- PLEASANTS, J. M.; WASER, N. M. (1985). «Bumblebees foraging at a hummingbird flower: reward economics and floral choice». *Amer. Midl. Naturalist*, núm. 114, p. 283-291.
- PLEASANTS, J. M.; ZIMMERMAN, M. (1979). «Patchiness in the dispersion of nectar resources: evidence for hot and cold spots». *Oecol. (Berlin)*, núm. 461, p. 283-288.
- (1990). «The effect of inflorescence size on pollinator visitation of *Delphinium nelsonii* and *Aconitum columbianum*». *Collect. Bot. (Barcelona)*, núm. 19, p. 21-39.
- PLITMANN, U.; LEVIN, D. A. (1990). «Breeding systems in the Polemoniaceae». *Pl. Syst. Evol.*, núm. 170, p. 205-214.
- POHL, F. (1937). «Die Pollenkorngewichte einiger Pflanzen und ihre ökologische Bedeutung». *Beih. Bot. Centralbl.*, núm. 57, p. 112-172.
- POPOVA, M.; CESCHMEDJEV, I. (1978). «Chromosome reports. [A: LÖVE, A. [ed.]. IOPB chromosome number reports LXI]». *Taxon*, núm. 27 (4), p. 375-392.
- POWELL, E. A.; JONES, C. E. (1983). «Floral mutualism in *Lupinus benthamii* (Fabaceae) and *Delphinium parryi* (Ranunculaceae)». A: JONES, C. E.; LITTLE, R. J. [eds.]. *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Nova York: Van Nostrand Reinhold Company, p. 310-329.
- POZDOVA, L. M.; BALMASOVA, M. A. (1994). «Latent period peculiarities in some species of genus *Aconitum* L. in Ranunculaceae». *Biol. Pl.*, núm. 36 (suppl.), p. 119.
- PRÄNTL, K. (1894). «Ranunculaceae». A: ENGLER, A.; PRÄNTL, K. [eds.]. *Die Natürliche Pflanzenfamilien*, núm. 3 (2); Leipzig, p. 43-66.
- PRESTON, R. E. (1986). «Pollen-ovule ratios in the Cruciferae». *Amer. J. Bot.*, núm. 73 (12), p. 1732-1740.
- PRICE, M. V.; WASER, N. M. (1979). «Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsonii*». *Nature*, núm. 277, p. 294-296.

- PROCTOR, M. (1978). «Insect pollination syndromes in an evolutionary and ecosystemic context». A: RICHARDS, A. J. [ed.], *The pollination of flowers by insects*. Londres: Academic Press, p. 105-116.
- PROCTOR, M.; YEO, P. (1973). *The pollination of flowers*. Glasgow: Collins.
- PROPACH, H. (1940). «Einige Chromosomenzahlen von Delphinien». *Gartenbauwissenschaft*, núm. 14, p. 642-650.
- PRÛS-JONES, O.; CORBET, S. A. (1987). *Bumblebees*. Cambridge: Cambridge University Press.
- PUIG, M. A. (1987). *Estudis biosistemàtics en les espècies ibèriques del gènere Aconitum L.* [Tesi de llicenciatura]. Facultat de Farmàcia. Universitat de Barcelona. Barcelona. [Inèdita].
- PUIG, M. A.; MOLERO, J. (1988). «Estudio palinológico de las especies ibéricas del género *Aconitum L.*». A: CIVIS LLOVERA, J.; VALLE HERNÁNDEZ, M. F. [eds.]. *Actas de palinología*. Salamanca: Universitat de Salamanca, p. 141-147.
- PYKE, G. H. (1978a). «Optimal foraging in bumblebees and coevolution with their plants». *Oecol. (Berlin)*, núm. 36 (3), p. 281-294.
- (1978b). «Optimal foraging: movements patterns of bumblebees between inflorescences». *Theor. Pop. Biol.*, núm. 13, p. 72-98.
- (1979). «Optimal foraging in bumblebees: rule of movement between flowers within inflorescences». *Anim. Behav.*, núm. 27, p. 1167-1181.
- (1980). «Optimal foraging in bumblebees: calculation of net rate of energy intake and optimal patch choice». *Theor. Pop. Biol.*, núm. 17 (2), p. 232-246.
- (1981). «Optimal nectar production in a hummingbird pollinated plant». *Theor. Pop. Biol.*, núm. 20, p. 326-341.
- (1982a). «Foraging in bumblebees: rule of departure from an inflorescence». *Canad. J. Zool.*, núm. 60, p. 417-428.
- (1982b). «Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: competition and community structure». *Ecology*, núm. 63, p. 555-573.
- PYKE, G. M.; WASER, N. M. (1981). «The production of the dilute nectar by hummingbird and honeyeater flowers». *Biotropica*, núm. 13 (4), p. 260-270.
- QUEIRÓS, M. (1990). «Notas cariológicas en algunas *Ranunculaceae* portuguesas». *Collect. Bot. (Barcelona)*, núm. 18, p. 45-57.
- (1991). «Chromosome number of the Portuguese flora: 104-115». *Bol. Soc. Brot.*, núm. 64 (2), p. 135-142.
- QUELLER, D. C. (1984). «Pollen-ovule ratios and hermaphroditic sexual allocation strategies». *Evolution*, núm. 38 (5), p. 1148-1151.
- QUÉZEL, P. (1957). «Peuplement végétale des Hautes Montagnes de l'Afrique du Nord». *Encyclop. Biogeogr. Ecol.*, núm. 10 (137), p. 1-463.
- RALPHS, M. H.; TURNER, D. L. (1989). «Difficulty in controlling duncceap larkspur (*Delphinium occidentale*)». *Weed Technol.*, núm. 3, p. 335-339.
- RALPHS, M. H.; EVANS, J. O.; DEWEY, S. A. (1992). «Timing of herbicide applications for control of larkspurs (*Delphinium* spp.)». *Weed Sci.*, núm. 40 (2), p. 264-269.
- RALPHS, M. H.; TURNER, D. A.; MICKELSEN, L. V.; EVANS, J. O.; DEWEY, S. A. (1990). «Herbicides for control of tall larkspur (*Delphinium barbeyi*)». *Weed Sci.*, núm. 38, p. 573-577.

- RANTA, E.; LUNDBERG, H. (1980). «Resource partitioning in bumblebees: the significance of differences in proboscis length». *Oikos*, núm. 35 (3), p. 298-302.
- RASMONT, P. (1988). *Monographie écologique et zoogéographique des bourdons de France et de Belgique*. [Tesi doctoral]. Gembloux: Faculté des Sciences Agronomiques de l'Etat. [Inèdita].
- RAVEN, P. H. (1975). «The bases of angiosperm phylogeny: cytology». *Ann. Missouri Bot. Gard.*, núm. 62, p. 724-764.
- RAWAT, A. S.; PHARSWAN, A. S.; NAUTIYAL, M. C. (1992). «Propagation of *Aconitum atrox* (Bruhl) Muk. (*Ranunculaceae*), a regionally threatened medicinal herb». *Econ. Bot.*, núm. 46 (3), p. 337-338.
- REAL, L. (1983). *Pollination biology*. Orlando, Florida: Academic Press.
- RICO, E.; SÁNCHEZ, J.; AMICH, F. (1981). «Números cromosómicos de plantas occidentales, 100-107». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 38 (1), p. 265-268.
- RICHARDS, A. J. (1978). *The pollination of flowers by insects*. Londres: Academic Press.
- (1986). *Plant breeding systems*. Londres: George Allen i Unwin.
- RICHTER, T. S.; SOLTIS, P. S.; SOLTIS, D. E. (1994). «Genetic variation within and among populations of the narrow endemic, *Delphinium viridescens* (*Ranunculaceae*)». *Amer. J. Bot.*, núm. 81 (8), p. 1070-1076.
- RITLAND, K. (1983). «Estimation of mating systems». A: TANKSLEY, S. D.; ORTON, T. J. [eds.]. *Isozymes in Plant Genetic and Breeding*. Amsterdam: Elsevier Science Publishers, p. 289-302.
- RITLAND, K.; JAIN, S. (1981). «A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequency using n-independent loci». *Heredity*, núm. 47 (1), p. 35-52.
- RIVERA, D.; OBÓN, C. (1991). *La guía INCAFO de las plantas útiles y venenosas (excluyendo las medicinales)*. Madrid: Incafo.
- ROBERTS, H. F. (1929). *Plant hybridation before Mendel*. Princeton, Nova Jersey: Princeton University Press.
- ROBERTS, R. B.; VALLESPÍR, S. R. (1978). «Specialization of hairs bearing pollen and oil on the legs of bees». *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, núm. 71, p. 619-627.
- ROBERTSON, A. W.; LLOYD, D. G. (1991). «Herkogamy, dichogamy and self-pollination in six species of *Myosotis* (*Boraginaceae*)». *Evol. Trends Pl.*, núm. 5 (1), p. 53-63.
- ROBERTSON, C. (1889). «Flowers and insects». *I. Bot. Gaz. (Crawfordsville)*, núm. 14, p. 120-126.
- (1929). *Flowers and insects. List of visitors of 453 flowers*. Carlinville, Illinois.
- ROBERTSON, W. R. B. (1916). «Chromosomes studies, I. Taxonomic relationships show in the chromosomes of *Tettigidae* and *Acrididae*. V/shaped chromosomes and their significance in *Acrididae*, *Locustidae* and *Gryllidae*. chromosomes and variation». *J. Morph.*, núm. 27, p. 179-331.
- RODRÍGUEZ, V. (1989). *Insectos y plantas. Relaciones evolutivas. Sobre Flora y vegetación de Galicia*. II Reunión del grupo Botánico Gallego. Santiago de Compostella, p. 151-204.
- ROMERO, C. (1986). «A new method for estimating karyotype asymmetry». *Taxon*, núm. 25, p. 341-346.
- ROUSSEAU, S. (1994). *Les relations coadaptatives des Aconits (*Ranunculaceae*, *Aconitum* L.) de Belgique et des Pyrénées avec les bourdons pollinisateurs (Hymenoptera, Apidae, Bombinae)*. [Tesi de licenciatura]. Mons: Université de Mons-Hainaut. Faculté des Sciences. [Inèdita].

- ROVIRA, M. (1993). *Genètica de la variabilitat isoenzimàtica en l'avellaner: identificació varietal*. [Tesi doctoral]. Lleida: Universitat de Lleida. [Inèdita].
- RUBINSTEIN, A. L.; MÁRQUEZ, J.; SUÁREZ-CERVERA, M.; BEDINGER, P. A. (1995). «Extensin like glycoproteins in the maize pollen tube wall». *Pl. Cell*, núm. 7 (12), p. 2211-2225.
- RUIZ DE CLAVIJO, E.; UBERA, J. L. (1982). «Números cromosómicos de plantas occidentales, 177-185». *Anales Jard. Bot. Madrid*, núm. 39 (1), p. 193-197.
- RUYS, B. (1933). «The first red *Delphinium*». A: LEONIAN, V. [ed.]. *Delphinium*, p. 35-37. [Opuscle].
- SAITO, Y.; MITSURA, A.; SASAKI, K.; SATAKE, M.; UCHIYAMA, M. (1980). «Detection of poisonous substances in honey which caused intoxication». *Bull. Natl. Inst. Hyg. Sci. (Tokyo)*, núm. 98, p. 32-35.
- SALA, A.; SUÁREZ-CERVERA, M.; SEOANE-CAMBA, J.; MÁRQUEZ, J. (1992). «Ultrastructural modifications in pollen grains stored by honey bees (*Apis mellifera* L.)». *J. Apic. Res.*, núm. 31 (2), p. 53-64.
- SAMUELSON, A. A. (1957). «Wild *Delphiniums* and their hybrids». *Delphinium Soc. Year Book 1957*, p. 101-112.
- (1960). «The wild scarlet-flowered *Delphinium*». *Delphinium Soc. Year Book 1960*, p. 9-19.
- SANCHÍS, E.; PERIS, J. B.; CURRÁS, R. (1992). «Caracterización, fenología e interés apícola del romeral valenciano con pebrella (*Helianthemo-Thymetum piperellae*) en las provincias de Alicante y Valencia». *Bot. Complutensis*, núm. 17, p. 99-115.
- SANTANA, D. O. (1975). *Analysis of a natural Delphinium (Ranunculaceae) hybrid swarm*. [Masters Thesis]. Arcata, California: Humboldt State College. [Inèdita].
- SARKAR, A. K.; DATTA, N.; CHATTERJEE, U.; HAZRA, D. (1982). «Chromosome reports. [A: LÖVE, A. [ed.] IOPB chromosome number reports.]». *Taxon*, núm. 31 (1), p. 576-579.
- SCHAFER, B.; LA COUR, L. (1934). «A chromosome survey of *Aconitum*, I». *Ann. Bot.*, núm. 191 (48), p. 693-713.
- SCHEFFÉ, H. (1959). *The analysis of variance*. Nova York: Wiley.
- SCHLISING, R. A.; TURPIN, R. A. (1971). «Hummingbird dispersal of *Delphinium cardinale* pollen treated with radioactive iodine». *Amer. J. Bot.*, núm. 58, p. 401-406.
- SCHMID-HEMPEL, P.; SPEISER, B. (1988). «Effect of inflorescence size on pollination in *Epilobium angustifolium*». *Oikos*, núm. 53, p. 98-104.
- SCHONEWALD-COX, C. M. (1983). «Conclusions: guidelines to management: a beginning attempt». A: SCHONEWALD-COX, C. M.; CHAMBERS, S. M.; MCBRIDE, B.; THOMAS, W. L. [eds.]. *Genetics and conservation: a reference for managing wild animal and plant populations*. Menlo Park: Benjamin Cummings, p. 414-445.
- SCOGIN, R. (1983). «Visible floral pigments and pollinators». A: JONES, C. E.; LITTLE, R. J. [eds.]. *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Nova York: Van Nostrand Reinhold Company, p. 160-172.
- SEAVEY, S. R.; BAWA, K. S. (1986). «Late-acting self-incompatibility in angiosperms». *Bot. Rev. (Lancaster)*, núm. 52, p. 195-219.
- SEITZ, W. (1969). «Die Taxonomie der *Aconitum napellus* Gruppe in Europa». *Feddes Repert.*, núm. 80 (1), p. 1-76.

- SEITZ, W.; ZINSMEISTER, D.; ABICHT, M. (1972). «Beitrag zur Systematik der Gattung *Aconitum* in Europa». *Bot. Jahrb. Syst.*, núm. 92 (4), p. 490-507.
- SHAW, D. V.; BROWN, A. D. H. (1982). «Optimum number of marker *loci* for estimating outcrossing in plant populations». *Theor. Appl. Genet.*, núm. 61, p. 321-325.
- SHIELDS, C. R.; ORTON, T. J.; STUBER, C. W. (1983). «An outline of general resources needs and procedures for the electrophoretic separation of active isozymes from plant tissue». A: TANKSLEY, S. D. ORTON, T. J. [eds.]. *Isozymes in Plant Genetic and Breeding*. Amsterdam: Elsevier Science Publishers.
- SHINDO, K.; KAMEMOTO, H. (1963). «Karyotype analysis of some sarcanthine orchids». *Amer. J. Bot.*, núm. 50, p. 73-79.
- SIMON, J. (1986). *Revisió biosistemàtica del gènere Consolida S. F. Gray a la Península Ibèrica i Illes Balears*. [Tesi de llicenciatura]. Barcelona: Universitat de Barcelona. Facultat de Farmàcia. [Inèdita].
- SIMON, J.; BOSCH, M.; BLANCHÉ, C.; MOLERO, J. (1995). *Plant vs. animal conservation: A case of a conflict in Natural Park?* Ieras: Planta Europa Posters Abstracts, p. 21.
- SIMPSON, B. B.; NEFF, J. L. (1981). «Floral rewards: alternatives to pollen and nectar». *Ann. Missouri Bot. Gard.*, núm. 68, p. 301-322.
- (1983). «Evolution and diversity of floral rewards». A: JONES, C. E.; LITTLE, R. J. [eds.]. *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Nova York: Van Nostrand Reinhold Company, p. 142-159.
- SINGH, R. J. (1993). *Plant cytogenetics*. Boca Raton, Florida: CRC Press.
- SINGH, U. (1982). «The effect of actinomycin D on chromosome behaviour in *Delphinium*». *Cytologia*, núm. 47, p. 595-602.
- SINGH, T. P.; JAIN, H. K. (1979). «Antimetabolites and chiasma formation in *Delphinium*». *Cytologia*, núm. 44, p. 123-133.
- SKALINSKA, M.; POGAL, E. (1971). «Further studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms. Ninth contribution». *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.*, núm. 14, p. 198-213.
- SMITHIES, O. (1955). «Zone electrophoresis in starch gels: group variation in the serum proteins of normal human adults». *Biochem. J.*, núm. 61, p. 629-641.
- SMRECIU, E. A.; CURRAH, R. S.; TOOP, E. (1988). «Viability and germination of herbaceous perennial species native to southern Alberta grasslands». *Canad. Field-Naturalist*, núm. 102 (1), p. 31-38.
- SOJÁK, J. (1969). «*Aconitella* Spach, eine vergessene Gattung der familie *Ranunculaceae*. *Folia Geobot. Phytotax. Bohem.*, núm. 4 (4), p. 447-449.
- SOLBRIG, O. T. (1970). *Principles and Methods of Plant Biosystematics*. Londres: MacMilan.
- (1976). «On the relative advantages of cross- and self-fertilization». *Ann. Missouri Bot. Gard.*, núm. 63, p. 262-276.
- SOLTIS, D. E.; RIESENBERG, L. H. (1986). «Autopolyploidy in *Tolmiea mezensii* (*Saxifragaceae*): genetic insights from enzyme electrophoresis». *Amer. J. Bot.*, núm. 73 (2), p. 310-318.
- SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S. (1989). *Isozymes in Plant Biology*. Portland: Dioscorides Press.
- SOLTIS, D. E.; HAUFLE, H.; DARROW, D.; GASTONY, J. (1983). «Starch gel electrophoresis offers: a compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers and staining schedules». *Amer. Fern J.*, núm. 73, p. 9-27.

- SOPOVA, M.; SEKOVSKY, Z. (1981). «Chromosome atlas of some Macedonian angiosperms, II». *Ann. Fac. Biol. Univ. Skopje*, núm. 34, p. 65-76.
- (1982). «Chromosome atlas of some Macedonian angiosperms, III». *Ann. Fac. Biol. Univ. Skopje*, núm. 35, p. 145-161.
- SOUTHWICK, E. E. (1990). «Floral nectar». *Amer. Bee J.*, núm. 130 (8), p. 517-519.
- SOWIG, P. (1989). «Effects of flowering plants patch size on species composition of pollinator communities, foraging strategies, and resource partitioning in bumblebees (*Hymenoptera: Apidae*)». *Oecol. (Berlin)*, núm. 78 (4), p. 550-558.
- SPRENGEL, C. K. (1793). *Das entdeckte Geheimniss der Natur in Bau und in der Befruchtung der Blumen*. Berlín: Friedrich Vieweg.
- STACE, C. A. (1989). *Plant Taxonomy and Biosystematics*. 2a ed. Londres: Edward Arnold Ed.
- STANLEY, R. G.; LINSKENO, H. F. (1974). *Pollen Biology, Biochemistry and Management*. Berlín-Heidelberg: Springer Verlag.
- STAPF, O. (1905). «The aconites of India». *Ann. Roy. Bot. Gard. (Calcutta)*, núm. 10, p. 1-197.
- (1907). «*Aconitum gymnanthum*». *Bot. Mag. (Tokyo)*, núm. 133, p. 8113-8114.
- STEBBINS, G. L. (1957). «Self fertilization and population variability in the higher plants». *Amer. Naturalist*, núm. 91, p. 337-354.
- (1971). *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. Londres: Edward Arnold.
- (1974). *Flowering plants: Evolution above the Species level*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- (1980). «Polyploidy in plants: unresolved problems and prospects». A: LEWIS, W. H. [ed.]. *Polyploidy: biological relevance*. Nova York: Plenum Press.
- STEICHEN, H. (1959). «My half-century of *Delphinium* breeding». *Delphinium Soc. Year Book 1959*, p. 9-21.
- STEPHENSON, A. G.; BERTIN, R. I. (1983). «Male competition, female choice and sexual selection in plants». A: REAL, L. [ed.]. *Pollination Biology*. Orlando, Florida: Academic Press, p. 110-151.
- STUBER, C. W.; GOODMAN, M. M. (1983). «Inheritance, intracellular localization and genetic variation of phosphoglucosyltransferase isozymes in maize (*Zea mays* L.)». *Biochem. Gen.*, núm. 21, p. 667-689.
- STUESSY, T. F. (1990). *Plant taxonomy: the systematic evaluation of comparative data*. Nova York: Columbia University Press.
- SUÁREZ-CERVERA, M.; MÁRQUEZ, J.; BOSCH, J.; SEOANE-CAMBA, J. (1994). «An structural study of pollen grains consumed by larvae of *Osmia* bees (*Hymenoptera, Megachilidae*)». *Grana*, núm. 33, p. 191-204.
- SUBRAMANIAN, D. (1985). «Cytotaxonomical studies in south Indian *Ranunculaceae*». *Cytologia*, núm. 50, p. 759-768.
- SUSNIK, E.; LOVKA, M. (1973). «Chromosome reports. [A: LÖVE, A [ed.]. IOPB chromosome number reports XLI]». *Taxon*, núm. 22 (4), p. 462-463.
- SUSNIK, E.; DRUSKOVIC, B.; LÖVE, A.; LÖVE, D. (1972). «Chromosome reports. [A: LÖVE, A. [ed.]. IOPB chromosome numbers reports XXXVI]». *Taxon*, núm. 21, p. 333-346.
- SVENSSON, R.; WIGREN, M. (1986). «History and biology of *Consolida regalis* in Sweden». *Svensk Bot. Tidskr.*, núm. 80 (1), p. 31-53.

- SWOFFORD, D. L.; SELANDER, R. B. (1989). *BIOSYS-1: realase 1.7. A computer program for the analysis of allelic variation in genetics. User's Manual*. Urbana-Champaign: University of Illinois. Department of Genetics and Development.
- SYBENGA, J. (1983). «Genetic manipulation in the plant breeding: somatic versus generative». *Theor. Appl. Genet.*, núm. 66, p. 179-201.
- (1993). *Cytogenetics in plant breeding. Monographs on theoretical and applied genetics*. Berlín: Springer-Verlag.
- TAKHTAJAN, A. L. (1978). *Floristic regions of the world*. Leningrad: Nauka.
- (1991). *Evolutionary trends in flowering plants*. Nova York: Columbia University Press.
- TALAVERA, S.; HERRERA, J.; ARROYO, J.; ORTIZ, P. L.; DEVESA, J. A. (1988). «Estudios de la flora apícola de Andalucía Occidental». *Lagascalia*, núm. 15, p. 567-599.
- TAMURA, M. (1962). «Taxonomical and phylogenetical consideration of the *Ranunculaceae*». *Acta Phytotax. Geobot.*, núm. 20, p. 71-81.
- (1964). «Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*, II». *Sci. Rep. Coll. Gen. Education Osaka Univ.*, núm. 13, p. 141-156.
- (1967). «Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*, VI». *Sci. Rep. Coll. Gen. Education Osaka Univ.*, núm. 16, p. 13-35.
- (1992). «A new classification of the family *Ranunculaceae*, 4». *Acta Phytotax. Geobot.*, núm. 43 (2), p. 139-146.
- (1995). «General part and systematic part». A: HIEPKO, P. [ed.]. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 17(IV) Angiospermae: Ordnung Ranunculales Fam. Ranunculaceae*. Berlín: Duncker i Humblot.
- TAMURA, M.; LAUENER, L. A. (1979). «A synopsis of *Aconitum* subgenus *Lycotconum*, II». *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh*, núm. 37 (3), p. 431-465.
- TAMURA, M.; MIZUMOTO, Y. (1972). «Stages of embryo development in ripe seeds or achenes of the *Ranunculaceae*». *J. Jap. Bot.*, núm. 47 (8), p. 225-237.
- TAMURA, M.; MIZUMOTO, Y.; KUBOTA, H. (1977). «Observations on seedlings of the *Ranunculaceae*». *J. Jap. Bot.*, núm. 52 (10), p. 293-304.
- TERÄS, I. (1976). «Flower visits of bumblebees *Bombus* Latr. (Hymenoptera, Apidae) during one summer». *Ann. Zool. Fenn.*, núm. 13, p. 200-232.
- (1985). «Foodplants and flower visits in southern Finland». *Acta Zool. Fenn.*, núm. 179, p. 1-120.
- THOMPSON, P. A. (1968). «Effects of after-ripening treatments and temperature on the germination of some *Delphinium* species». *Hort. Res.*, núm. 8 (1), p. 62-66.
- THOMSON, J. D. (1982). «Patterns of visitation by animal pollinators». *Oikos*, núm. 39, p. 241-250.
- TISCHLER, G. (1927). «Pflanzliche Chromosomenzahlen». *Tabul. Biol.*, núm. 4, p. 1-83.
- (1934). «Die Bedeutungen der Polyplöide für die Verbräitung der Angiospermen, erläutet an der Arten Schleswing-Holsteins mit Ausblicken auf andere Florengebiete». *Bot. Jahrb. Syst.*, núm. 67, p. 1-36.
- TJEBBES, K. (1927). «The chromosomes of three *Delphinium* species». *Hereditas*, núm. 10 (1-2), p. 160-164.
- (1928). «The chromosome numbers of flowering plants». *Hereditas*, núm. 10 (3), p. 328-332.

- TJIO, J. H.; LEVAN, A. (1950). «The use of oxyquinoleine in chromosome analysis». *Anales Estac. Exp. Aula Dei*, núm. 2, p. 21-64.
- TORELL, P. J.; HAAS, R. H. (1963). «Herbicide control of tall larkspur». *Weeds*, núm. 11, p. 10-13.
- TRIFONOVA, V. I. (1973). «A biosystematic study of Caucasian species of *Consolida* S.F. Gray». *Bot. Žurn. (Moscow i Leningrad)*, núm. 58 (4), p. 505-519.
- (1984a). «Morphology of seeds and anatomical characteristics of the seed-coat in some representatives of the genus *Consolida* (Ranunculaceae)». *Bot. Žurn. (Moscow i Leningrad)*, núm. 69 (9), p. 1199-1209.
- (1984b). «Morphology of seeds and anatomical characteristics of seed-coat in some species of the genera *Aconitella*, *Delphinium* and *Aconitum* (Ranunculaceae)». *Bot. Žurn. (Moscow i Leningrad)*, núm. 69 (10), p. 1336-1341.
- (1986). «Characteristics of seed germination in some members of the genera *Consolida* and *Aconitella* (Ranunculaceae)». *Bot. Žurn. (Moscow i Leningrad)*, núm. 71 (3), p. 375-378.
- (1990). «Comparative biomorphological study of the taxonomy and phylogeny of the genera *Consolida* (DC.) S. F. Gray and *Aconitella* Spach». *Collect. Bot. (Barcelona)*, núm. 19, p. 97-110.
- TROLL, P. W. (1964). *Die Inflorescenzen*. Jena: Gustav Fischer Verlag.
- TSCHERMARK-WOESS, E. (1956). «Notizer über die Reisenkerne und Reischromosomen in den Antipoden von *Aconitum*». *Chromosoma*, núm. 8, p. 114-134.
- TURNBULL, C. L.; BEATTIE, A. J.; HANZAWA, F. M. (1983). «Seed dispersal by ants in the Rocky Mountains». *Southw. Naturalist*, núm. 28, p. 289-293.
- TURNER, D. L.; RALPHS, M. H.; EVANS, J. O. (1992). «Logistic analysis for monitoring and assessing herbicide efficacy». *Weed Technol.*, núm. 6 (2), p. 424-430.
- TUTIN, T. G.; BURGESS, N. A.; CHATER, O. A.; EDMONSON, J. R.; HEYWOOD, V. H.; MOORE, D. M.; VALENTINE, D. H.; WALTERS, S. M.; WEBB, D. A. (1993). *Flora Europaea*. 2a ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- URBANSKA, K. M. (1984). «Plant reproductive strategies». A: GRANT, W. F. [ed.] *Plant Biosystematics*. Toronto: Academic Press, p. 211-228.
- VALDÉS, B.; MEJÍAS, J. A. (1988). «Contribución al estudio de la biología de la reproducción de las especies españolas de *Muscari* (Liliaceae)». *Lagascalia*, núm. 15 (1), p. 95-103.
- VALLEJOS, E. (1983). «Enzyme activity staining». A: TANKESLEY, S. D.; ORTON, T. J. [eds.]. *Isozymes in Plant Genetics and Breeding*. Amsterdam: Elsevier Science Publishers, p. 469-516.
- VARNEY, D. M. (1979). *Reproductive biology of four species of Delphinium endemic to the Wenatchee Mountains*. [Master's Thesis]. Seattle: Universitat de Washington. [Inèdita].
- VERLAQUE, R.; ABOUCAYA, A.; CARDONA, M. A.; CONTANDRIOPOULOS, J. (1991). «Quelques exemples de spéciation insulaire en Méditerranée occidentale». *Bot. Chron.*, núm. 10, p. 137-153.
- VOGEL, S. (1978). «Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers». A: RICHARDS, A. J. [ed.]. *The Pollination of Flowers by Insects*. Londres: Academic Press, p. 89-104.

- WADDINGTON, K. D. (1979). «Quantification of the movement pattern of bees: a novel method». *Amer. Midl. Naturalist*, núm. 101 (2), p. 278-285.
- (1981). «Factors influencing pollen flow in bumblebee-pollinated *Delphinium virescens*». *Oikos*, núm. 37, p. 153-159.
- (1983). «Pollen flow and optimal outcrossing distance». *Amer. Naturalist*, núm. 122 (1), p. 147-151.
- WADDINGTON, K. D.; HEINRICH, B. (1979). «The foraging movements of bumblebees on vertical inflorescences: an experimental analysis». *J. Comp. Physiol.*, núm. 134, p. 113-117.
- WALSH, J. B. (1995). «How often do duplicated genes evolve new functions?». *Genetics*, núm. 139, p. 421-428.
- WANG, F. P. (1981). «A review of chemical studies on the alkaloids from *Aconitum* and *Delphinium*». *Yao Hsueh Pao*, núm. 16, p. 943-959.
- WANG, W. T. (1962). «Critical review of the genus *Delphinium* from the Ranunculaceae Flora of China». *Acta Bot. Sin.*, núm. 10, p. 87-282.
- WARNOCK, M. J. (1981). «Biosystematics of the *Delphinium carolinianum* Complex (*Ranunculaceae*)». *Syst. Bot.*, núm. 6 (1), p. 38-54.
- (1983). «Natural hybridization between *Delphinium treleasei* and *D. carolinianum* (*Ranunculaceae*)». *Amer. J. Bot.*, núm. 70 (5 part 2), p. 134-135.
- (1987). «Color variation in Texas populations of *Delphinium carolinianum* (*Ranunculaceae*)». A: ZIMMER, A.; GREUTTER, W. [ed.]. Abstracts of the General lectures. Symposium papers and posters presented at the XVI International Botanical Congress. Berlín, p. 437.
- (1989). «Analysis of hibridization between *Delphinium barbeyi* (Huth) and *D. occidentale* (Watson) Watson (*Ranunculaceae*)». *Amer. J. Bot.*, núm. 76 (6), p. 281.
- WASER, N. M. (1978). «Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers». *Ecology*, núm. 59 (5), p. 934-944.
- (1982). «A comparison of distances flown by different visitors to flowers of the same species». *Oecol. (Berlin)*, núm. 55, p. 251-257.
- (1987). «Spatial genetic heterogeneity in a population of the montane perennial plant *Delphinium nelsonii*». *Heredity*, núm. 58, p. 249-256.
- (1988). «Comparative pollen and dry transfer by pollinators of *Delphinium nelsonii*». *Functional Ecol.*, núm. 2, p. 41-48.
- WASER, N. M.; FUGATE, M. L. (1986). «Pollen precedence and stigma closure: a mechanism of competition for pollination between *Delphinium nelsonii* and *Ipomopsis aggregata*». *Oecol. (Berlin)*, núm. 70, p. 573-577.
- WASER, N. M.; MITCHELL, R. J. (1990). «Nectar standing crops in *Delphinium nelsonii* flowers: spatial autocorrelation among plants?». *Ecology*, núm. 71 (1), p. 116-123.
- WASER, N. M.; PRICE, M. V. (1981). «Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*». *Evolution*, núm. 35 (2), p. 376-390.
- (1983). «Pollinator behavior and natural selection for flower colour in *Delphinium nelsonii*». *Nature*, núm. 302, p. 422-424.
- (1985a). «Reciprocal transplant experiments with *Delphinium nelsonii* (*Ranunculaceae*): evidence for local adaptation». *Amer. J. Bot.*, núm. 72 (11), p. 1726-1732.

- (1985*b*). «The effect of nectar guides on pollinator preference: Experimental studies with a montane herb». *Oecol. (Berlin)*, núm. 67 (1), p. 121-126.
- (1990). «Pollination efficiency and effectiveness of bumble bees and hummingbirds visiting *Delphinium nelsonii*». *Collect. Bot. (Barcelona)*, núm. 19, p. 9-20.
- (1991*a*). «Female mate choice in montane wildflowers: Outcrossing distance and pollen tube growth». *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, núm. 72 (2), p. 281.
- (1991*b*). «Outcrossing distance effects in *Delphinium nelsonii*: pollen loads, pollen tubes, and seed set». *Ecology*, núm. 72 (1), p. 171-179.
- (1993). «Crossing distance effects on prezygotic performance in plants: an argument for female choice». *Oikos*, núm. 68, p. 303-308.
- (1994). «Crossing-distance effects in *Delphinium nelsonii*: outbreeding and inbreeding depression in progeny fitness». *Evolution*, núm. 48 (3), p. 842-852.
- WASER, N. M.; REAL, R. A. (1979). «Effective mutualism between sequentially flowering plant species». *Nature*, núm. 281, p. 670-672.
- WASER, N. M.; PRICE, M. V.; MONTALVO, A. M.; GRAY, R. N. (1987). «Female mate choice in a perennial herbaceous wildflower, *Delphinium nelsonii*». *Evol. Trends Pl.*, núm. 1 (1), p. 29-33.
- WATT, W. B.; HOCH, P. C.; MILLS, S. G. (1974). «Nectar resource use by *Colias* butterflies». *Oecol. (Berlin)* núm. 14, p. 353-374.
- WEAST, R. C. (1978). *CRC Handbook of chemistry and physics*. Boca Raton, Florida: CRC Press.
- WEBB, C. J. (1984). «Constraints on the evolution of plant breeding systems and their relevance to systematics». A: GRANT, W. F. [ed.]. *Plant biosystematics*. Toronto: Academic Press, p. 249-270.
- WEBB, C. J.; LLOYD, D. G. (1986). «The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms, II. Herkogamy». *New Zealand J. Bot.*, núm. 24, p. 163-178.
- WEBER, W. A.; WITTMANN, R. C. (1996). *Colorado flora: western slope*. Edició revisada. Niwot, Colorado: University Press of Colorado.
- WEBERLING, F. (1989). *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge: Cambridge University Press.
- WEEDEN, N. F.; GOTTLIEB, L. D. (1980). «The genetics of chloroplasts enzymes». *J. Heredity*, núm. 71, p. 692-396.
- WEEDEN, N. F.; WENDEL, F. (1989). «Genetics of plant isozymes». A: SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S. [eds.]. *Isozymes in Plant Biology*. Portland: Dioscorides Press, p. 46-72.
- WEIR, B. S. (1990). *Genetic data analysis: method for discrete population genetic data*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- WENDEL, F.; WEEDEN, N. F. (1989). «Visualization and interpretation of plant isozymes». A: SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S. [eds.]. *Isozymes in Plant Biology*. Portland: Dioscorides Press, p. 5-45.
- WERTH, E. (1940). «Über einige Blütenbiologische Untersuchungen in den Alpen». *Ber. Deutsch Bot. Ges.*, núm. 58, p. 527-546.
- WHITE, M. J. D. (1978). *Models of speciation*. San Francisco: Freeman & Co.
- WICKLUND, C.; ERICKSSON, T.; LUNDBERG, H. (1979). «The wood hite butterfly *Leptidea sinapis* and its nectar potents: a case of mutualism?». *Oikos*, núm. 33, p. 358-362.

- (1982). «On the pollination efficiency of butterflies: a reply to Courtney *et al.*». *Oikos*, núm. 38, p. 263.
- WIENS, D.; WILSON, C. A.; CALVIN, C. L.; FRANK, D.; DAVERN, C. I.; SEAVEY, S. R. (1987). «Reproductive success, spontaneous embryo abortion and genetic load in flowering plants». *Oecol. (Berlin)*, núm. 71, p. 501-509.
- WILDE, E. (1931). «Studies of the genus *Delphinium*». *Cornell Univ. Agric. Exp. Stat. Bull.*, núm. 519, p. 1-106.
- WILLENSTEIN, S. C. (1987). *An evolutionary basis for pollination biology*. E. J. Brill. Leiden: Leiden Botanica Series, núm. 10.
- WILLIAMS, N. H. (1983). «Floral fragrances as cues in animal behavior». A: JONES, C. E.; LITTLE, R. J. [eds.]. *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Nova York: Van Nostrand Reinhold Company, p. 50-72.
- WOOLF, N. B. (1990). «Biotechnologies sow seeds for the future». *BioScience*, núm. 40 (5), p. 346-348.
- WRIGHT, S. (1933). «Inbreeding and homozygosis». *Proc. Natl. Acad. U.S.A.*, núm. 19, p. 411-420.
- (1951). «The genetical structure of populations». *Ann. Eugen.*, núm. 15, p. 323-354.
- (1969). *Evolution and the genetics of populations. II. The theory of gene frequencies*. Chicago: University Chicago Press.
- WYATT, R. (1982). «Inflorescence architecture: how flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit-set». *Amer. J. Bot.*, núm. 69 (4), p. 585-594.
- (1983). «Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems». A: REAL, L. [ed.]. *Pollination Biology*. Londres: Academic Press, p. 51-96.
- YASAKA, M.; SUNAGA, Y.; KAWASAKI, F.; KONNO, Y. (1994). «Effect of forest fragmentation on the fruit set ratio for three perennial herbs». *Jap. J. Bot.*, núm. 44 (1), p. 1-7.
- YUMOTO, T. (1986). «The ecological pollination syndromes of insect-pollinated plants in alpine meadows». *Ecol. Res.*, núm. 1, p. 83-95.
- ZIELINSKY, R. (1982a). «An electrophoretic and cytological study of hybridization between *Aconitum napellus* ssp. *skerisorae* ($2n = 32$) and *A. variegatum* ($2n = 16$), I. Electrophoretic evidence». *Acta Soc. Bot. Poloniae*, núm. 51 (3-4), p. 453-464.
- (1982b). «An electrophoretic and cytological study of hybridization between *Aconitum napellus* ssp. *skerisorae* ($2n = 32$) and *A. variegatum* ($2n = 16$), II. Cytological evidence». *Acta Soc. Bot. Poloniae*, núm. 51 (3-4), p. 465-471.
- ZIMAN, S. N.; KEENER, C. (1989). «A geographical analysis of the family *Ranunculaceae*». *Ann. Missouri Bot. Gard.*, núm. 76, p. 1012-1049.
- ZIMMERMAN, M. (1979). «Optimal foraging: a case for random movement». *Oecol. (Berlin)*, núm. 43, p. 261-267.
- (1981). «Patchiness in the dispersion of nectar resources: probable causes». *Oecol. (Berlin)*, núm. 49, p. 154-157.
- (1982). «The effect of nectar production on neighborhood size». *Oecol. (Berlin)*, núm. 52, p. 104-108.
- (1983a). «Calculating nectar production rates: residual nectar and optimal foraging». *Oecol. (Berlin)*, núm. 58, p. 258-259.

- (1983*b*). «Plant reproduction and optimal foraging: experimental nectar manipulations in *Delphinium nelsonii*». *Oikos*, núm. 41, p. 57-63.
- (1988). «Pollination biology of montane plants: Relationship between rate of nectar production and standing crop». *Amer. Midl. Naturalist*, núm. 120 (1), p. 50-57.

ABSTRACT

The tribe *Delphinieae* Warming (*Ranunculaceae*) is composed of the genera *Aconitum*, *Delphinium*, *Consolida*, and *Aconitella*. This group contains about 830 species distributed primarily in cold and temperate zones of the Northern Hemisphere (Greuter *et al.*, 1989; Tamura, 1995). The genus *Aconitum* and most members of *Delphinium* are perennials and geophytes. The remaining species of *Delphinium*, and the entire genera *Consolida* and *Aconitella* are terophytes. The distribution of these annuals is mainly restricted to the Mediterranean and Irano-Turanian regions.

We based this study on the western Mediterranean area, using the Alps and Tunisia as the eastern boundaries. In this area, 30 species (Maire, 1964; Greuter *et al.*, 1989; Tutin *et al.*, 1993) belonging to the genera *Aconitum*, *Delphinium* and *Consolida* occur. If we consider the Himalayas as the tribe's primary center of diversity (Blanché, 1990, 1991), these taxa occupy the westernmost position in the Euroasiatic and African continents. In addition, 70 % of these species are endemic to the study area. Both the effect of marginal area and the high endemism suggest that these taxa may have undergone differentiation processes, and a particular evolution in which their reproductive mechanisms may have played an important role.

These taxa are well-known taxonomically and biosystematically (e.g. Tamura, 1962, 1967, 1995; Malyutin, 1973, 1987; Al-kelidar i Richards, 1981; Blanché, 1991, among others) but very little is known about the reproductive mechanisms of these taxa in this geographical area. Only a few North American members of this tribe had their pollination ecology thoroughly examined. In addition, these plants have only been studied as model species rather than in a phylogenetic context.

This book offers a first approach to the reproductive biology of the *Delphinieae* tribe in the Mediterranean area from a multidisciplinary perspective, while trying to include the widest taxonomic representation. Our purpose is to understand the

natural history of these taxa and explore their evolutionary trends. The focus of this study has two aspects:

a) pollination ecology through the analysis of the relationship between floral morphology and pollinators.

b) breeding systems and mechanisms of reproductive isolation.

Apart from the standard techniques used in this kind of research, we have also incorporated two complementary techniques. Cytogenetics, enables interspecific crosses to be interpreted. Isozyme electrophoresis provides data on genetic diversity and enables breeding systems to be inferred from the genetic structure of populations.

The 21 taxa surveyed were: *Aconitum lycoctonum*, *A. anthora*, *A. napellus*, *Delphinium montanum*, *D. bolosii*, *D. fissum* subsp. *fissum*, *D. fissum* subsp. *sordidum*, *D. emarginatum* subsp. *emarginatum*, *D. emarginatum* subsp. *nevadense*, *D. sylvaticum*, *D. staphisagria*, *D. pictum*, *D. verdunense*, *D. gracile*, *D. cossonianum*, *D. balansae*, *D. obcordatum*, *D. favargerii*, *Consolida mauritanica*, *C. pubescens* and *C. ajacis*.

Floral morphology (chapter 2)

The floral morphology of *Delphinieae* is adapted to entomophilous pollination. Flowers are large and complex, with a zygomorphic petaloid perianth and bright colors (mostly blue and purple hues and less commonly pink, yellow or white). Frequently, nectar guides are present. The flowers are protandrous and herkogamic, mechanisms to avoid self-pollination.

We detected two inflorescence patterns in the study area (Fig. 2.7). Almost all perennials and the subgen. *Staphisagria* have a simple raceme or are slightly ramified (with few lateral branches). The blooming of this type of inflorescence is time-limited. Annuals and the ser. *Pentagyna* have a more paniculiform inflorescence, permitting the continuous emission of new flowers and a longer blooming period.

Delphinieae produce copious amounts of nectar and pollen that may serve as a reward to pollinators. Nectar, the main reward, is hidden in the nectaries inside the hood (*Aconitum*) or the spur (*Delphinium* and *Consolida*). Maximum nectar production per flower is 6-17 μ l in perennials and 1-3 μ l in annuals, with a high sugar concentration (40-60 %) (Fig. 2.10). Nectar distribution decreases along the inflorescence, favoring the ascendant flight pattern of visitors and outcrossing.

Pollination ecology (chapter 4)

After 217 hours of censuses in 22 populations we concluded that Hymenoptera, especially bumble bees of the genus *Bombus*, were the most frequent visitors and

most effective pollinators. We detected a higher diversity of these bees in the high mountain species (3 *Aconitum* species and *D. montanum*), which decreased with lower height (Table 4.23). In annual species the genus *Amegilla* is an important primary pollinator, especially in North African populations. Lepidoptera were less effective pollinators of these plants. However, we frequently observed *Macroglossum stellatarum* in most *Delphinium* populations. The remaining insect orders censused (Diptera, Heteroptera and Coleoptera) were, generally, rarer and less important pollinators.

Differences among floral visitor spectra in the studied plants are attributed more to the available fauna than to differences in floral morphologies. The high diversity of floral shapes is not substantially reflected in vector behavior.

We detected nectar robbing in *A. lycoctonum*, *D. montanum*, *D. bolosii*, *D. gracile*, and *C. ajacis*, basically due to floral morphology limitation for pollinators. However, the correlation between visitors' proboscis lengths and floral nectary lengths was very low (Fig. 4.5). The analysis of pollen loads on floral visitors demonstrated the oligolectic behavior of these insects, as *Delphinieae* pollen was always predominant (Table 4.24).

Breeding systems (chapter 5)

A breeding system study, involving more than 4,200 hand-pollinations under greenhouse conditions (Tables 5.5 to 5.25, and Fig. 5.6), demonstrated that *Delphinieae* are essentially outcrossing plants, with a certain degree of self-compatibility. The different taxonomic groups have similar reproductive patterns, which may have influenced their differentiation inside the tribe. We distinguished three groups:

- a) Plants strictly outcrossers (*A. napellus*, *A. anthora*, and *D. montanum*).
- b) Plants with low self-pollination rates (*A. lycoctonum*, subgen. *Oligophyllum*, subgen. *Delphinium*, and *Consolida*).
- c) Plants with similar or slightly higher self-pollination rates than outcrossing rates (subgen. *Staphisagria*).

Self-pollination can be interpreted as secondary pollen acquisition to ensure offspring in pollinator-limited situations (Ornduff, 1969b; Richards, 1986). This trait is very important in colonizing plants for which the pollinator fauna available varies a lot. The spontaneous high self-pollination rates in some taxa are due to incomplete herkogamy (there are contacts between stamen-stigma), whereas protandry is strong in all taxa studied.

The results of experimental crossings were in accordance with the expected values of pollen/ovule (P/O) ratio (Cruden, 1977) and estimates of population genetic diversity measured by isozyme electrophoresis (Clegg, 1980).

None of the studied taxa produced seeds by parthenogenesis. Perennial species can reproduce by fragmentation of subterranean parts.

Interspecific crosses of *Delphinium* in the same subgenus set 34 - 78 % seed, showing that there are low genetic barriers between phylogenetically close taxa. However, seed set was very low (0 - 0.07 %) for hybridizations between species from different subgenera. In *Consolida* the results of crosses in the same subgenus were relatively low (4 - 34 %). This indicates different diversification and interspecific isolating patterns in *Consolida* from those in the annual *Delphinium* species, though *Consolida* was related in obsolete taxonomic models.

Cytogenetics (chapter 6)

The cytogenetic examination of 18 populations showed no chromosome anomalies that could compromise the success of crossing programs. The results are summarized in Table 6.7. In the studied area, there are two basic chromosome numbers: $x = 8$ (predominant in the tribe) and $x = 9$ (in *D. bolosii* and *D. staphisagria*, new in this last species). We detected polyploidy only in *A. napellus*, *A. anthora* and *D. montanum*. We differentiated 3 patterns of karyotype in the taxa surveyed:

a) Karyotype with two long chromosome pairs and $2n = 16$ (and derived polyploids): the model of this tribe.

b) Karyotype with one long chromosome pair and $2n = 16$: subgen. *Delphinium*.

c) Karyotype with one long chromosome pair and $2n = 18$: dysploid cases.

Of note for interspecific crosses was that close species with different chromosome numbers ($2n = 16$ and $2n = 18$) hybridized successfully.

Isozyme electrophoresis (chapter 7)

The electrophoretic study revealed 13 isozymatic systems of 8 enzymes (AAT-GOT, ACO, ADH, MDH, ME, 6-PGD, PGM, PGI), and analyzed the genetic diversity from parameters P (percentage of polymorphic loci), A (mean of alleles per locus), H_o and H_e (observed and expected heterozygosity, respectively) in three groups of genus *Delphinium*.

a) *D. montanum* showed high intra- and interpopulation variability ($A = 2.5 - 2.8$), attributable to its polyploid character.

b) *D. bolosii* showed low diversity ($A = 1.7 - 1.8$), due to genetic erosion phenomena such as small population size and inbreeding depression.

c) 15 surveyed populations of subgen. *Delphinium* showed different values of genetic diversity ($A = 1.6 - 2.5$), but in all cases lower than *D. montanum*. Its high isozymatic similarity, in line with its morphological similarity, cytogenetic similarity, and absence of reproductive barriers, suggest that subgen. *Delphinium* is a monophyletic group, with recent origin and little genetic divergence.

We calculated Wright's Fixation Index (F) and self-pollination rates from coefficient s . This estimate of breeding systems, based on the genetic structure of population, coincides with our greenhouse studies of breeding systems.

In addition to the reproductive aspects of the study, some taxonomic conclusions can be inferred from the obtained results:

a) All species and populations studied of subgen. *Staphisagria* were strict annuals, so the annual-biennial taxonomic differentiation can not be used.

b) The taxon previously described as *D. fissum* subsp. *fontqueri* must be redefined as *D. bolosii*, as it has the same chromosome number, similar morphology and similar isozymic pattern bands.

c) The results from interspecific crosses in *Delphinium* and *Consolida* confirm the closeness among species belonging to the same subgenus and the low affinity of species from different subgenera or sections. These results demonstrate that the supraspecific taxonomic entities reflect phylogenetic affinities.

The diversity models of *Delphinieae* have their own characteristics. Reproductive mechanisms play an important part in the differentiation process. The main trends observed were:

a) Floral morphology in the Mediterranean annual species tends towards simplicity. There is a decrease in the number of stamens, reduction of pollen production per anther, decrease in the number of ovules, loss of ciliate hairs on the lateral petals in *Delphinium*, and the disappearance of these floral pieces in *Consolida*. However, there is an increase in the production of flowers and in ramification, creating a more paniculiform inflorescence, which allows a more gradual flower opening.

b) Subgen. *Staphisagria* had a reproductive strategy which diverged sharply from other Mediterranean *Delphinieae* species: shorter spur, drastic decrease of seed set, significant increase in seed size, and a noticeable increase in self-pollination rates.

c) Isolating mechanisms of these taxa are basically geographic, phenologic and ecological. The genetic barriers are scarce.

