



UNIVERSITAT DE BARCELONA
FACULTAT DE FARMÀCIA
LABORATORI DE BOTÀNICA

**Estudis sobre biologia de la reproducció de la tribu *Delphineae*
Warming (*Ranunculaceae*) a la Mediterrània occidental.**

Memòria presentada per Maria Bosch i Daniel per a optar al grau de Doctora en Farmàcia, realitzada sota la direcció dels Drs. Cèsar Blanché i Vergés i Joan Simon i Pallisé, Professor Titular i Professor Associat, respectivament, de la Unitat de Botànica del Departament de Productes Naturals, Biologia Vegetal Sanitària i Edafologia de la Facultat de Farmàcia de la Universitat de Barcelona.

Vist-i-plau
Els Directors

Dr. C. Blanché

Dr. J. Simon

Signat.

Maria Bosch i Daniel
Barcelona, març de 1996

En record d'en Parx i dels meus avis

ÍNDIX

AGRAÏMENTS	1
PRESENTACIÓ	5
1. INTRODUCCIÓ	9
1.1. Antecedents	9
1.1.1. Biologia de la reproducció	9
1.1.2. Biologia de la reproducció a la península Ibèrica	10
1.1.3. Coneixements de biologia de la reproducció en <i>Delphineae</i>	11
1.2. Pla de treball	13
1.2.1. Objectius i metodologia	13
1.2.2. Descripció del material estudiat	15
2. MORFOLOGIA FLORAL	23
2.1. La flor	23
2.1.1. Generalitats	23
2.1.2. Estructura i morfologia floral	31
2.1.3. Variabilitat floral	36
2.1.4. El color	40
2.1.5. Funcionalitat floral	43
2.2. La inflorescència	45
2.2.1. Producció de flors i de ramificacions	45
2.3. Recompenses	53
2.3.1. El pol·len	53
2.3.2. El nèctar	58
3. CICLES BIOLÒGICS	77
3.1. Generalitats	77
3.2. Germinació	78
3.2.1. Introducció	78
3.2.2. Material i mètodes	79
3.2.3. Resultats	82
3.2.4. Discussió	89
3.3. Desenvolupament	91
3.4. Descripció del cicle anual	95
3.4.1. Reproducció vegetativa	97
3.5. Floració	98
3.5.1. Fenologia de la floració	99
3.6. Dispersió de granes	104

4. BIOLOGIA DE LA POLLINITZACIÓ	111
4.1. Introducció	111
4.2. Material i mètodes	112
4.2.1. Descripció de les poblacions del mostratge	112
4.2.2. Metodologia	115
4.3. Resultats	117
4.4. Discussió	142
4.4.1. Anàlisi dels vectors per grups de <i>Delphineae</i>	142
4.4.2. Pollinització i evolució en <i>Delphineae</i>	152
4.4.3. Model de vol	154
4.4.4. Predació	156
5. SISTEMES DE REPRODUCCIÓ	159
5.1. La relació P/O	159
5.1.1. Introducció	159
5.1.2. Material i mètodes	160
5.1.3. Resultats i discussió	161
5.2. Encreuaments experimentals	169
5.2.1. Introducció	169
5.2.2. Material i mètodes	171
5.2.3. Resultats	174
5.2.4. Discussió	209
5.2.4.1. Sistemes reproductius	209
5.2.4.2. Mecanismes d'aïllament reproductiu	221
6. ESTUDIS CITOGENÈTICS	229
6.1. Introducció	229
6.1.1. Estat dels coneixements citogenètics previs a les <i>Delphineae</i>	230
6.2. Material i mètodes	234
6.2.1. Material	234
6.2.2. Metodologia	235
6.2.3. Paràmetres i índexs mesurats	236
6.3. Resultats	238
6.4. Discussió	260
6.4.1. Consideracions generals	260
6.4.2. Anàlisi per grups	261
6.4.3. Efecte del nombre cromosòmic en la reproducció	268
7. ELECTROFORESI D'ISOENZIMS	271
7.1. Introducció	271
7.2. Material i mètodes	273
7.2.1. Material	273
7.2.2. Metodologia	275
7.2.3. Paràmetres mesurats	277
7.3. Resultats	280
7.3.1. Anàlisi dels sistemes enzimàtics	280
7.3.2. Paràmetres poblacionals i variabilitat genètica	287
7.3.3. Paràmetres reproductius	287
7.4. Discussió	294
7.4.1. Variabilitat genètica	294
7.4.2. Implicacions reproductives	298
7.4.3. Consideracions per grups	299
8. CONCLUSIONS	305
9. BIBLIOGRAFIA	311

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 disposat 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 vice-degà adjunt i secretari d'un congrés) i el suport que m'ha demostrat 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 vegessin reflectides en aquest treball. Al Dr. Joan Simon, per tot l'ajut informàtic, bibliogràfic, de redacció i de disseny, entre d'altres, així com 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 posta 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 *Delphineae*. Al Dr. Molero, catedràtic de la Unitat de Botànica i investigador principal del projecte en el qual s'enmarca 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 de part dels insectes capturats en les diverses 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 gentilmente, 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 regradir els consells sobre diverses qüestions pol·líniques.

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

Al Dr. Joan Pedrol, de la Universitat de Lleida, per indicar-me atentament la població de *Delphinium bolosii* de la Noguera. A en Jeroni Orell Jaquotot, al desaparegut Sr. Jeroni Orell Casanovas i 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 Sòller per enviar-me 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. Amos 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'Institut Pirenaico de Ecologia (CSIC) de Jaca, per haver-me enviat la seva tesi que ha estat un estimul 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 Marimutra (Blanes), pels consells metodològics sobre algunes qüestions d'hivernacle. Al Dr. Resit Parslan, 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 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.

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 i tesi. 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 ajudar-me en mil petites coses, pel seu suport moral i per convidar-me 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 orientar-me 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 ha convertit per a mi en una segona família: el Dr. Joan Vallès i el Dr. Carles Benedí, dues persones amb un gran rigor científic que m'han aclarit moltes precisions lingüístiques, bibliogràfiques o nomenclaturals; la Dra. M. Antònia Ribera, la Dra. Amèlia Gómez i la Dra. M. Carme Barceló, que sempre han tingut una paraula d'ànim; la Dra. Mariona Hernández, pel seu característic bon humor; el Dr. Juan Antonio Seoane i el Dr. Joan Martín, pel seu interès en el meu treball; en Jordi Rull, per animar-me en ser dels darrers a marxar del laboratori; la M. Àngels Bonet, la inseparable companya dels cursos de doctorat; l'Elisabet Ballester, sempre ben disposada a resoldre tots els malsdecap burocràtics; l'Ester Clavero, per tenir sempre a punt un somriure; en David Porta, sovint preocupat pel meu estat anímic; la Pilar Fernández, pels seus ànims i, junt amb l'Antonio Cárdenas i la Rosa Aparicio, per haver col·laborat en diverses tasques; l'Ester Ferrer, la Cristina Casas, la Maria Bigordà, la Maria 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'ha 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 Begoña Milo.

Als meus germans i en especial en Lluís, en Quim i l'Anna, per fer-me 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, suport, ajut i el fet de tenir-me sempre a punt un plat calent quan arribava tard de Barcelona.

Tot i que no és molt habitual, voldria dedicar les darreres línies a fer un petit record a persones entranyables que malauradament van desaparèixer durant el període de temps que ha durat 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 *Delphineae* (*Ranunculaceae*) de la región Mediterránea Occidental" (DGICYT PB-91/268).

PRESENTACIÓ

La tribu *Delphineae* 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 & SUOMINEN, 1989; TAMURA, 1995). Sovint, els gèneres *Consolida* i *Aconitella* s'havien inclòs dins de *Delphinium* (CANDOLLE, 1817; PRÄNTL, 1894; HUTH, 1895), però presenten diferències prou manifestes com per considerar-ne la segregació com a gèneres independents plenament acceptada en l'actualitat (GRAY, 1821; WANG, 1962; DAVIS, 1965; MUNZ, 1967a, 1967b; SOJÁK, 1969; KEENER, 1976; SIMON, 1986; TRIFONOVA, 1990; CHATER, 1993).

El gènere *Aconitum*, mesòfit perenne —amb l'única excepció del subgènere monoespecífic *Gymnaconitum* (Stapf) Rapaics— que es distribueix per Àsia, Europa i Amèrica, és el que presenta caràcters més primitius. A partir d'aquest, a través d'unes formes intermèdies desconegudes, hauria derivat 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 derivarien *Consolida* i *Aconitella*, completament anuals, amb la màxima representativitat a la Mediterrània oriental (TRIFONOVA, 1990).

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

- La fitoquímica, ja que presenten alcaloides norditerpènics d'estructura força complexa (WANG, 1981; BENN & JACYNO, 1983; PELLETIER & PAGE, 1986; FUENTE & REINA, 1990, entre d'altres), originats en rutes biosintètiques molt originals, de distribució sistemàtica molt restringida.

- La toxicologia, atès que els alcaloides diterpènics que contenen causen neurotoxicitat en mamífers superiors a nivell dels canals de sodi, produint un període de decaïment agut que acaba amb paràlisi respiratòria i mort per asfíxia si la dosi és suficient (BENN & JACYNO, 1983; FELDKAMP *et al.*, 1991; CHAN, 1994). Aquesta toxicitat ha provocat importants problemes de caire econòmic a la ramaderia, sobretot als Estats Units (OLSEN, 1978; CRONIN

& NIELSEN, 1978; NIELSEN & RALPHS, 1988; PFISTER *et al.*, 1988a, 1988b; OLSEN *et al.*, 1990; OLSEN & SISSON, 1991), i SIMON *et al.* (1995) han reportat possibles causes d'intoxicació en animals salvatges al Prepirineu. De fet, *A. napellus* L. és la planta més tòxica de la nostra flora, només superat a nivell mundial per un altre acònit, l'*A. ferox* Wall. de l'Himàiaia. És tanta la 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).

- La farmacologia, ja que són agents citotòxics amb activitat antimitòtica. Alguns acònits s'utilitzen actualment en preparats homeopàtics antineuràlgics i anticongestius (BENZAGER-BEAUQUESNE *et al.*, 1986). D'altres gèneres presenten usos medicinals tradicionals, com per exemple les granes de *D. staphisagria* L., usades com a purgants, emètiques, per eliminar polls o antineuràlgiques (FONT QUER, 1979) i al nord d'Àfrica, fins i tot, com a afrodisiaques (BOULOS, 1983), o *D. pictum* Willd., emprat com a antiparasitari (BALLERO & 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 & OBÓN, 1991), especialment l'espècie *C. regalis* Gray.

- L'horticultura ornamental (BAILEY, 1939; PHILIPS, 1949; EDWARDS, 1981; HOLCOMB & BEATTIE, 1990), de gran tradició en països com Anglaterra, sobretot en el gènere *Delphinium* que, fins i tot, ha generat un organisme, la *Delphinium Society* amb publicació pròpia, per gestionar aspectes molt diversos com programes d'encreuaments i hibridacions, intercanvi de granes, llistats 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), així com *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.).

- La conservació, atès que algunes espècies d'àrees molt restringides com *D. montanum* DC. in Lam. & DC. o *D. holosii* C. Blanché & Molero, poden estar en perill d'extinció o estan amenaçades segons les categories de la UICN. Diverses espècies estan legalment protegides, com per exemple *D. montanum* a Catalunya [PEIN, Generalitat de Catalunya, DOGC 13, 1993, art. 21], o oficialment reconegudes com a amenaçades: *D. holosii* a Espanya (GÓMEZ-CAMPO, 1987) i *D. verdunense* Balb., *D. staphisagria*, *D. pictum* Willd. subsp. *pictum* i *D. pictum* subsp. *requienii* (DC.) C. Blanché & Molero a França (OLIVIER *et al.*, 1995), entre d'altres. Aquesta darrera subespècie pertany a 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 (cf. 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'Himàiaia 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 àrea de l'altra, ens condueixen a pensar que aquests tàxons poden haver sofert processos de diferenciació i evolució particular, en els quals, llurs mecanismes de reproducció poden haver jugat un paper força important o havent-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, 1969b; KEVAN, 1984; WEBB, 1984). Ja per si mateixos, aquests estudis són molt interessants per diversos motius. D'una banda, la relació planta-insecte és un dels millors exemples de coevolució o, d'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 recol·lecció dels pol·linitzadors, l'estudi de l'estructura genètica de la població, la selecció sexual, la localització del sexe, el flux gènic, 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 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 & RICHARDS, 1981; BLANCHÉ & ROMO, 1990; BLANCHÉ, 1991, entre d'altres) i el referent als de la seva biologia de la reproducció. Aquest grau de coneixement també sembla irregular depenent de les zones. Així, a grans trets, s'observa que els tàxons millor estudiats des d'aquest punt de vista corresponen a alguns que es troben a Nord-amèrica, mentre que a Europa i Àsia els treballs són més escassos o, fins i tot, nuls en algunes regions. A més, en ocasions, aquests es limiten a aprofundir en la investigació de poques espècies, com és el cas de *D. nelsonii* Greene als Estats Units (WASER & PRICE, 1981, 1983, 1985a, 1985b, 1990, 1991, 1994; ZIMMERMAN, 1983b; CIBULA & ZIMMERMAN, 1984; KOHN & WASER, 1985; WASER & FULGATE, 1986; WASER, 1987, 1988; WASER *et al.*, 1987; WASER & MITCHELL, 1990; INOUE & MCGUIRE, 1990, 1991), des d'una perspectiva que cerca més estudiar la planta com a model que estudiar-la 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 on aquest tipus d'estudis són escassos, procurant comprendre la màxima representativitat taxonòmica i des d'una òptica pluridisciplinària. Bona part de les investigacions correspon a treball de camp, com és la biologia de la pol·linització, i una altra, no menys important, té 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 ens possibilitarà correlacionar barreres reproductives amb

aquest tipus de dades. La incorporació de tècniques isoenzimàtiques als estudis de biologia reproductiva són cada dia més importants. Permet la possibilitat d'argumentar 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 al final de la memòria suggerim.

L'anàlisi d'aquestes dades, juntament amb totes les reportades anteriorment en aquesta mateixa àrea geogràfica (BLANCHÉ & MOLERO, 1986; MOLERO & BLANCHÉ, 1986; SIMON, 1986; PUIG, 1987; BLANCHÉ, 1990, 1991, entre d'altres), ens permetrà postular hipòtesis del paper que fan els caràcters reproductius i les possibles estratègies adaptatives en l'evolució dels gèneres i de les espècies, i ens permetrà també analitzar els patrons de diversitat genètica a escala inter i intrapoblacional, i possibilitarà establir hipòtesis que expressin les relacions naturals entre els diversos tàxons.

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

Aquesta memòria, que s'emmarca en la línia de recerca de Biosistemàtica del Laboratori de Botànica de la Facultat de Farmàcia de la Universitat de Barcelona, forma part del projecte "Estudios biosistemáticos en *Delphineae* (*Ranunculaceae*) en la región Mediterránea Occidental" (DGICYT PB-91/268), sota la direcció i coordinació del Dr. Julià Molero, i ha estat subvencionada amb una beca del Pla de Formació d'Investigadors de la Generalitat de Catalunya.

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 es fins a l'època de GREW (1682) o CAMÉRARIUS (1694) que es reconeix la sexualitat de les plantes, les funcions de cada òrgan i es comencen a fer les primeres experiències de pol·linització. Karl von LINNE (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 KÖREUTER (1761), que realitzà hibridacions a gran escala amb propòsits científics i estudia la pol·linització i els diversos tipus (autogàmia, entomofília i anemofília) i SPRENGEL (1793) que estudià sistemàticament les relacions planta-insecte, en prop de 500 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) classifiquen les adaptacions florals; MÜLLER (1883), ROBERTSON (1889, 1929) i KNUTH (1906-09) realitzen catàlegs de les flors i els seus respectius visitants i pol·linitzadors potencials.

A principis de segle es produí un estancament d'aquests tipus d'estudis, ja que els botànics es dedicaren més a la taxonomia, la florística o la corologia, que no es van reprendre fins als anys 60. Alguns autors (PIUL, 1960, 1961; BAKER & HURD, 1968; PROCTOR, 1978; FAEGRI & PIUL, 1979) defineixen el concepte de *síndrome*, és a dir, tipus de flors segons els pol·linitzadors. Cal ressenyar, per la seva valuosa contribució, els treballs de PROCTOR & YEO (1973), RICHARDS (1978), EICKWORT & GINSBERG (1980), THOMSON (1982), KEVAN & BAKER (1983), REAL (1983), MEEUSE & 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 la inflorescència (LEPPIK, 1977; WYATT, 1982; WERERLING, 1989) o les recompenses: el pol·len i nèctar (FAHN, 1949, PERCIVAL, 1961; BAKER & BAKER, 1975, 1983; BOLTEN *et al.*, 1979; BENTLEY & 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 & GALUN (1977), BAWA & 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 el tipus de reproducció i llurs conseqüències genètiques (SOLTIS & SOLTIS, 1989; BROWN *et al.*, 1990).

Darrerament han aparegut tractats sobre les diverses tècniques que conformen aquesta part de la biologia (JONES & LITTLE, 1983; DAFNI, 1992; KEARNS & INOUE, 1993), que n'han permès la difusió, esdevint un camp de creixent interès entre els botànics dels nostres dies.

1.1.2. BIOLOGIA DE LA REPRODUCCIÓ A LA PENÍNSULA IBÈRICA

Pel que fa a la reproducció d'espermatòfits 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 o l'ecologia. Només darrerament s'han anat ocupant aquests buits amb recerques provinents de la botànica, tot i que ja feia alguns anys que es feia amb investigacions 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 que constitueixen els 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). En algunes ocasions, els estudis s'han centrat en espècies concretes com algunes que pertanyen als gèneres *Lavandula* L. (DEVEsa *et al.*, 1985; MUÑOZ & DEVEsa, 1987; C. M. HERRERA, 1987b, 1987c; J. HERRERA, 1987, 1991), *Lonicera* L. (JORDANO, 1990), *Erysimum* L. (NIETO, 1991), *Crataegus* L. i *Prunus* L. (GUITIÁN & FUENTES, 1992; GUITIÁN *et al.*, 1992), *Echium* L. (GUITIÁN *et al.*, 1993), *Scrophularia* L. (ORTEGA & DEVEsa, 1993a, 1993b) o *Asphodelus* L. (DÍAZ LIFANTE, 1993; DÍAZ LIFANTE & 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 endèmiques o d'àrees molt restringides com *Atropa baetica* Willk. (C.M. HERRERA,

1987a), *Viola cazorlensis* Gandoger (C. M. HERRERA, 1988, 1989), *Lonicera arborea* Boiss. i *L. splendida* Boiss. (JORDANO, 1990), *Abies pinsapo* Boiss. (ARISTA *et al.*, 1992; ARISTA, 1994; ARISTA & TALAVERA, 1995), o alguns endemismes dels Pirineus: *Pinguicula longifolia* Ramond ex DC., *Borderea pyrenaica* Miégevillie o *Petrocoptis* A. Braun (GUITIÁN & SÁNCHEZ, 1992; GARCÍA *et al.*, 1992; NAVARRO *et al.*, 1993; GUITIÁN *et al.*, 1994), amb un creixent desenvolupament a l'Institut Pirineu de Ecologia (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; SUAREZ-CERVERA *et al.*, 1994; MÁRQUEZ *et al.*, 1994; RUBINSTEIN *et al.*, en premsa) i a la Universitat Autònoma de Barcelona, cal destacar els treballs de BONET (1991) i J. BOSCH (1986), com a precedent immediat, que combinen el sistema 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 & BLAS, 1994) i estudis de dispersió de granes en *Euphorbia* (BAIGES *et al.*, 1991; GÓMEZ *et al.*, 1994; GÓMEZ & ESPADALER, 1995).

1.1.3. CONEIXEMENTS SOBRE BIOLOGIA DE LA REPRODUCCIÓ EN DELPHINEAE

Les primeres dades de què disposem sobre la pol·linització en les *Delphineae* han estat reportades en forma de catàlegs d'insectes pol·linitzadors sobre alguna de les nostres espècies duts a terme, principalment, per MÜLLER (1883), KNUTH (1906-09), ROBERTSON (1889, 1929), CLEMENTS & LONG (1923) i GRANT & GRANT (1968).

En el gènere *Aconitum*, cal esmentar els treballs d'AURIVILLIUS (1887), KRONFELD (1890), LIE-PETERSEN (1906), WERTH (1940), DELMAS (1976) o PEKKARINEN (1979, 1984). LÖKEN (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 variació dels nectaris en *A. columbianum* Nutt.

A partir dels anys 70, els estudis sobre reproducció han sofert un important desenvolupament als Estats Units. S'ha aprofundit molt en el coneixement reproductiu d'unes poques 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 proximitat per diversos equips de recerca al Rocky Mountain Laboratory (Colorado).

Alguns treballs, com el de MACIOR (1975), tracten d'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 & LOUVEAUX (1984) consideren els abellots del gènere *Bombus* com els més eficients i potser els únics pol·linitzadors d'*Aconitum*, *Delphinium* i *Aquilegia* L. Fins i tot, assenyalen la coincidència que es produeix en l'àrea de distribució mundial entre els

gèneres *Aconitum* i *Bombus*. WARNOCK (1981) reporta un breu llistat dels pol·linitzadors de *D. carolinianum*. D'altres autors analitzen l'eficiència i l'eficàcia d'aquesta pol·linització (WASER & PRICE, 1990), l'òptim comportament recol·lector (INOUE, 1978; ZIMMERMAN, 1979; HODGES & WOLF, 1981; HODGES, 1985a, 1985b; PLEASANTS, 1989b; LAVERTY, 1994), l'efecte de la densitat de plantes en el comportament dels abellots (CIBULA & ZIMMERMAN, 1984), la influència de la mida de la inflorescència (PLEASANTS, 1989a; PLEASANTS & ZIMMERMAN, 1990), el model de vol o el comportament dels insectes al llarg de la inflorescència, relacionat amb aspectes energètics (EPLING & LEWIS, 1952; PYKE, 1978a, 1978b, 1979, 1980, 1982; ZIMMERMAN, 1979; WASER, 1982), la importància del color en la pol·linització (MALYUTIN, 1969; WASER & PRICE, 1981, 1983; WARNOCK, 1981, 1987), els efectes de les guies de nèctar (WASER & PRICE, 1985b), la relació de la longitud de les probòscides amb la longitud de les corol·les (INOUE, 1980b), els fenòmens de neotènia (GUERRANT, 1982a, 1982b), les variacions en la producció de nèctar mitjançant manipulacions experimentals (ZIMMERMAN, 1983a, 1983b) o la distribució dels recursos de nèctar i quin efecte produeix sobre els antòfils (PLEASANTS & ZIMMERMAN, 1979; BRINK & WET, 1980; MORSE, 1980; PYKE, 1981; PLEASANTS, 1981; ZIMMERMAN, 1981, 1982, 1988; BRINK, 1982; CIBULA & ZIMMERMAN, 1987; SOWING, 1989; WASER & MITCHELL, 1990).

D'altres estudis tracten sobre la relació entre la dispersió del pol·len i els vectors (SCHLISING & TURPIN, 1971; WADDINGTON, 1981, 1983; WASER, 1988; HARDER, 1989, 1990), el flux genètic i la distància òptima d'encreuament (PRICE & WASER, 1979; WASER *et al.*, 1987; WASER & PRICE, 1991b, 1993, 1994) o les adaptacions ecològiques (WASER & PRICE, 1985a). Altres treballs analitzen la competència entre espècies de plantes per als serveis dels pol·linitzadors (PLEASANTS, 1980; KOHN & WASER, 1985; PLEASANTS & WASER, 1985; WASER & FULGATE, 1986) o els efectes de la floració seqüencial i llurs conseqüències (WASER, 1978; WASER & REAL, 1979). També s'han dut a terme recerques de tipus fenològic, com ara la influència del gruix de neu en el ritme i abundància de la floració (INOUE & MCGUIRE, 1990, 1991) o d'altres variables mediambientals (INOUE, 1991) i la relació entre l'abundància floral amb els censos de colibrís (INOUE *et al.*, 1991a, 1991b), i s'ha demostrat que aquests ocellis són també pol·linitzadors de *Delphinium* (WASER & 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 & EPLING, 1946, 1959; SANTANA, 1975; WARNOCK, 1983, 1989) i en *Aconitum* (KARTASHOVA & MALAKHOVA, 1973; KRAZKOWA & SZWEYKOWSKI, 1976; ZIELINSKY, 1982a, 1982b). A part, JANKUN (1973, 1974) investiga sobre el desenvolupament de l'endosperma híbrid en el grup de *D. elatum* L., així com 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 citoembriològics en híbrids de *Delphinium* infectats amb virus.

Pel que fa a les *Delphineae* 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 5 espècies de *Consolida*, algunes de les quals en realitat s'haurien d'adscriure al gènere *Aconitella*. De l'altra, el treball de SVENSSON & WRIGEN (1986), que versa sobre diferents aspectes reproductius de *C. regalis* Gray.

Corn es pot comprovar, es disposa d'un coneixement exhaustiu sobre els processos de biologia reproductiva en unes poques espècies de *Delphineae*, al costat d'un buit immens : que fa a la gran majoria de les més de 800 espècies que la componen. La Mediterrània occidental és una zona més d'aquest gran buit, no es tenia cap referència de les seves espècies a l'hora d'iniciar aquest treball. Els resultats del primer any d'investigació, en 3 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 *Delphineae* en el nostre àmbit geogràfic (MOLERO & BLANCHÉ, 1986; BLANCHÉ & MOLERO, 1986; SIMON, 1986; PUIG, 1987; BLANCHÉ, 1990, 1991, entre d'altres), malgrat que mai es pugui considerar conclosa del tot, ens hem proposat aprofundir en l'estudi d'aquest grup de plantes des del punt de vista de la seva història natural. Donat 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 centrar-se en alguns tàxons. Majoritàriament, però, la tendència observada en l'enfocament de recerques d'aquest tipus és limitar-se a estudiar exhaustivament un nombre de tàxons reduït, en ocasions, emprats únicament com a models experimentals (treballs americans). L'altre extrem el tenim quan es fan 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 mediambientals, etc. seran molt similars, per exemple, l'estudi d'una brolla mediterrània (BONET, 1991) o dels matollars sudpeninsulars (HERRERA, 1985a; ARROYO, 1988b).

En el nostre estudi, la variable constant és la tribu, per tant, el nexa d'unió d'aquestes espècies és el fet d'estar emparentades filogenèticament. Aquest aspecte possibilita, al nostre entendre, comparacions entre entitats amb cert grau de parentiu que permeten una visió sintètica i global dels mecanismes reproductius en l'àmbit biològic de la tribu *Delphineae*. Tot i que hem acotat 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 que varien molt. En alguna ocasió, però, alguns gèneres i espècies poden viure simpàtricament (per exemple, a la val de Eina, als Pirineus orientals, on en conviuen 4). Aquest fet també ens sembla destacable perquè permetrà comparar espècies més allunyades filogenèticament però dins d'un mateix hàbitat, tot intentant

quantificar la importància dels aspectes mediambientals 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, àdhuc, 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 aconseguir que floreixi i fructifiqui. Es tracta d'un material sovint delicat que no sempre s'adapta amb facilitat a les condicions mediambientals dels nostres camps experimentals a la ciutat de Barcelona, fenomen que s'accentua quan es tracta de plantes d'alta muntanya. D'altra banda, el fet de dependre del seu cicle biològic ens empeny cap a una acurada organització de la feina ajustant l'experimentació als ritmes de floració.

S'ha treballat paral·lelament en 3 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 mortratge 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 unes de les altres. A l'hora de triar-les, hem procurat que fossin el més properes possible al centre de recerca i que, a la vegada, es donés 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., causant fluctuacions dels resultats diferents de les pròpies d'un hipotètic comportament "patrò" de les espècies.

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

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 a la pol·linització entomòfila i les tendències evolutives a nivell de flor i d'inflorescència (producció de flors i ramificacions).
- Recompenses florals: producció de pol·len i nèctar.

CICLES BIOLÒGICS

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

BIOLOGIA DE LA POLLINITZACIÓ

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

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 valorar l'autogàmia passiva o 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.

- ESTUDIS CITOGENÈTICS, com a control de les poblacions i per a detectar possibles anomalies cromosòmiques per a la interpretació dels encreuaments interespecífics.
- ELECTROFORESI D'ISOENZIMS, per a obtenir dades de diversitat genètica i les possibles conseqüències reproductives.

1.2.2. DESCRIPCIÓ DEL MATERIAL ESTUDIAT

Abans d'iniciar la descripció dels tàxons que conformen aquest treball, cal fer notar que, dels estudis duts a terme en aquesta memòria, se'n poden extreure o desprendre algunes conclusions sobre la proximitat biològica d'algunes espècies. Es refermaran o posaran en dubte alguns problemes taxonòmics que encara estan plantejats, tot i que sabem que sovint els límits entre els tàxons són difícils d'establir d'una manera objectiva.

Aquest estudi, l'hem acotat a algunes espècies de la tribu *Delphineae* que posseeixen tota o part de llur àrea de distribució a la Mediterrània occidental, en un sentit lleugerament més ampli de la *Flora occidentalis* que postulava 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 en la zona on s'emmarca la nostra memòria. Per destriar quines hi pertanyien, ens hem basat en el MedCheck-List (GREUTER *et al.*, 1989), en la 2ª edició de *Flora Europaea* (TUTIN *et al.*, 1993) i en la *Flora del nord d'Àfrica* (MAIRE, 1964).

El criteri seguit a l'hora d'anomenar les diverses espècies és el de *Flora Iberica* (*Aconitum* i *Consolida*: MOLERO & BLANCHÉ, 1986; *Delphinium*: BLANCHÉ & MOLERO, 1986), per a les espècies 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 ha anat introduint. Per fer la referència correcta dels noms dels autors i les seves corresponents abreviatures, s'ha consultat l'obra de BRUMITT & POWELL (1992).

Per a la classificació supraespecífica del gènere *Aconitum*, s'han seguit els treballs de SEITZ (1969) per al grup dels acònits de flor blava i TAMURA & LAUENER (1979) per als de flor groga.

Per a la determinació dels grans subgèneres i 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 de les espècies s'ha pres, fonamentalment, el model de *Flora Iberica*, tot i que, en el cas de les anuals, s'ha seguit BLANCHÉ *et al.* (1990, 1995) i BLANCHÉ (1991) amb petites modificacions.

Pel que fa a l'esquema infragenèric de *Consolida*, gènere inclòs durant molt de temps dins de *Delphinium*, s'ha seguit el criteri de BLANCHÉ *et al.* (1987) i TRIFONOVA (1990). Cal remarcar que aquesta estructuració infragenèrica és, a hores d'ara, encara força incipient, basada en la classificació de HUTH (1895) i discutida per TRIFONOVA (*loc. cit.*), però encara, en l'actualitat, s'ha d'acabar d'aclarir. En la Mediterrània occidental no hi ha cap representant del gènere *Aconitella*.

En l'esquema taxonòmic, hem consignat amb negreta tots aquells tàxons dels quals s'ha tractat algun aspecte de la seva biologia de la reproducció en aquesta memòria.

La tria de les espècies i les poblacions que conformen aquest treball s'ha basat, principalment, en criteris geogràfics de proximitat, tot cercant a la vegada, la màxima representativitat a nivell taxonòmic. 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 per portar a terme 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 es van poder estudiar els sistemes de reproducció en condicions controlades. Altrament, en les poblacions molt allunyades geogràficament, en algunes ocasions no es va poder dur a terme treball de camp o, per raons econòmiques, es va haver de reduir notablement, però si que es va poder 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 i provincies descrites per TAKHTAJAN (1978) (ZIMAN & KEENER, 1989). Les espècies que pertanyen al marc geogràfic en què hem acotat aquesta memòria presenten un grau d'endemicitat respecte a aquesta àrea força alt, que s'estima en un 70 %. Algunes d'aquestes se situen 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 a una petita àrea dels Pirineus orientals, de *D. volosii*, endèmic de Catalunya, o de *D. pictum* present únicament a Mallorca, Sardenya i Còrsega. Altres endèmismes són: *D. fissum* subsp. *sordidum*, endèmic de 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. No obstant això, altres tàxons presenten una àrea de distribució molt àmplia que s'estén per tot Europa, com per exemple *A. napellus*, *A. anthora*, *A. hycotonomum* o *C. ajacis*, o per tota la Mediterrània, com és el cas de *D. staphisagria* (JALAS & SUOMINEN, 1980; TUTIN et al., 1993). Aquesta elevada endemicitat podria ser explicada per un efecte d'extrem d'àrea, si es considera que el centre d'especiació primari de la tribu és a la serralada de l'Himàlaia (més concretament, la regió est d'aquest sistema muntanyós i oest de la Xina), ja que és on es concentra el major 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. es recullen totes les espècies amb les corresponents localitats en què s'han recollit mostres per a aquesta memòria, indicant en cada cas, el codi que els hem atorgat per 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 més gruixudes separen els gèneres i les més primes, els diferents subgèneres. En les poblacions en què s'ha dut a terme l'estudi de la biologia de la pol·linització (cf. capítol 4), hem afegit una descripció més detallada de la seva ecologia i altres dades que ens ha semblat rellevant de destacar (cf. apartat 4.2.1.). La situació geogràfica d'aquests tàxons es mostra en el mapa de la figura 1.1.

ESQUEMA TAXONÒMIC DE LES ESPÈCIES DE LA TRIBU DELPHINEAE A LA MEDITERRÀNIA OCCIDENTAL [en negreta, espècies estudiades en aquesta memòria]

Gènere *Aconitum* L.

Subgènere *Paraconitum* Rapaics

Secció *Lycoctonum* DC.

Sèrie *Lycoctonia* Tamura & Lauener

A. lycoctonum 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 *Elaioidea* Pawl.

Sèrie *Elata* Pawl.

D. elatum L.

Sèrie *Montana* Pawl.

D. montanum DC. in Lam. & DC.

D. dubium (Rouy & Foucaud) Pawl.

Subgènere *Oligophyllon* Dimitrova

Secció *Oligophyllon*

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. *requeni* (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 *Macropetala* C. Blanché, Molero & Simon P.

D. macropetalum DC.

D. obcordatum DC.

D. favargeri 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.*, 1995)

Taula 1 | REFERÈNCIES DE LES POBLACIONS ESTUDIADES.

Espècie	Codi	Localitat	UTM	Altitud	Hàbitat	Testimoni	Data	Recollidor
<i>A. hyacinthinum</i>	LYC1	Cià Pirineus Orientals, vall d'Uina, Ciri de Baix	31T DQ20	1 980 m	marge de rierol	HC F-40103	18/7/94	J. Simon & M. Bosch
	LYC2	Is. Lleida, V. d' Aran, vall del Nera	31T C122	1 600 m	formacions megafitobiquies	HC F-40102	27/7/94	J. Simon & M. Bosch
<i>A. anthura</i>	ANT1	Cià Pirineus Orientals, vall d'Uina, Ciri de Baix	31T DQ27	1 980 m	formacions megafitobiquies	HC F-40110	20/8/94	M. Bosch
	ANT2	Is. Lleida, Vall d' Aran, Llauset	31T C131	1 750 m	formacions megafitobiquies	HC F-40108	30/8/94	J. Simon & M. Bosch
<i>A. napaeiflus</i>	NAP1	Cià Pirineus Orientals, vall d'Uina, Ciri de Baix	31T DQ20	1 920 m	formacions megafitobiquies	HC F-40106	18/7/94	J. Simon & M. Bosch
	NAP2	Is. Lleida (Cadi), Corna Pedregosa, els Cortils	31T C098	2 150 m	prat	HC F-40107	14/8/94	M. Bosch
<i>D. montanum</i>	MO1	Cià Pirineus Orientals, vall d'Uina, Ciri de Baix	31T DQ20	1 980 m	formacions megafitobiquies	HC F-40100	18/7/94	J. Simon & M. Bosch
	MO2	Is. Lleida, Cadi, Corna Pedregosa, els Cortils	31T C098	2 150 m	tartera	HC F-40099	2/8/93	J. Simon & M. Bosch
<i>D. fissum</i>	FIS1	Cià Alps Maritims, St Dalmas de Tende	31U F958	1 050 m	herbassars i ruscans	HC F-50	7/93	J. Simon & M. Bosch
	FIS4	Cià Alps Maritims, St Valer de Thuy	31U C007	600 m	alzinar aclarat	HC F-50	7/93	J. Simon & M. Bosch
subsp. <i>sardichum</i>	FIS1	Is. Salamanca, Villanov de los Aires	29T Q817	670 m	herbassars	HC F-11421	20/8/82	C. Blanché & J. Valls
	FIS2	Is. Salamanca, Las Hornillas	29T FK56	1 100 m	recareda aclarada	HC F-50	18/7/84	C. Blanché & J. Valls
<i>D. bedoto</i>	BD1	Is. Lleida, la Noguera, Rubió de Baix	31T C134	2 900 m	canglons sobre el riu	HC F-40087	5/7/92	M. Bosch
	BD2	Is. Llaragona, Prorral, l'Allem durs	31T C127	650 m	badissa, petit barranc	HC F-40088	9/7/92	M. Bosch
<i>D. emarginatum</i>	EMA1	In Capbarr, Ain Oulou, Djebel Korbous	32S P147	1 000 m	claransa de maquia	HC F-400410	29/5/92	J. Molero & J. Vicens
subsp. <i>nevadense</i>	NEV1	Is. Granadella, Sierra Nevada, Vereda de la Larella	30S VC61	1 200 m	badissa	HC F-50	5/92	J. Molero-Mesa
<i>D. tyboticum</i>	TY1	In Tabarka cap a Neftza	32S M089	400 m	marge de vareda	HC F-40101	28/5/92	C. Blanché, J. Molero & J. Vicens
<i>D. saphiragruo</i>	STA1	Is. Alacant, la Marina Alta, Pedreguer	31S H049	150 m	cingle calcari subnitrofil	HC F-19192	26/5/94	C. Blanché & M. Bosch
	STA2	Is. Rif Occidental, Talmubac	30S H199	1 000 m	pastura pedregosa	HC F-40043	27/8/94	A. Remo
	STA3	Is. Llívia, Heuvas	31T C162	1 600 m	herbassars nitrofil	HC F-40043	26/5/94	J. Simon & M. Bosch
<i>D. pictum</i>	PI1	Is. Mallorca, Cala Biquet	31T H101	1 000 m	petra de cingle i roques	HC F-40296	27/5/93	M. Bosch
	PI2	Is. Mallorca, per Cala Tuent	31T H081	1 000 m	claransa de Cyclanthera	HC F-40097	27/5/93	M. Bosch
<i>D. verdumense</i>	VER1	Is. Barcelona, Alt Penedès, St Llorenç d'Hortens	31T H099	1 96 m	semitrubs	HC F-40092	10/7/93	M. Bosch
	VER2	Is. Girona, Baix Empordà, Camapost	31T C004	50 m	semitrubs	HC F-41006	15/9/93	C. Blanché
	VER3	Is. Lleida, Alta Ribagorça, Castells de Tor	31T C110	1 100 m	semitrubs	HC F-40094	25/7/94	C. Blanché
<i>D. gracile</i>	GRA1	Is. Oca, Baix Cinca, vedat de Fraga	31T H069	300 m	marge de canals i talussos	HC F-40043	29/6/94	M. Bosch
	GRA2	Is. Alacant, la Marina Alta, Teula, Benimarec	31S H048	1 000 m	marges de camps	HC F-40090	10/9/94	J. Soler
	GRA3	Is. Alacant, la Marina Alta, Teula, Benimarec	31S H048	200 m	marges de camps	HC F-40089	22/10/94	J. Soler
<i>D. cassianum</i>	CAS1	Ma Jès, Druyet cap a N, Zola-des-Béts-Armar	30S H197	500 m	marges de camps	HC F-19195	23/6/94	C. Blanché et al.
<i>D. balanus</i>	BAL1	Ma Neknes, Atlas Maja, Tilmaint	30S H157	1 930 m	pendents herbassos	HC F-19195	23/6/94	C. Blanché et al.
<i>D. macrocephalum</i>	MAC1	Ma Agadir, 62 km cap al sud	29R M011	5 m	banys	HC F-40048	17/6/94	C. Blanché et al.
<i>D. obcordatum</i>	OB1	Ma Tetuan, Asilah, fort Mohamed V	30S H124	5 m	banys	HC F-19195	17/6/94	C. Blanché et al.
<i>D. foveigeri</i>	FAV1	Ma Marrakech, Tizi N Test cap a Ain	29R M092	1 060 m	brota estèpica	HC F-19195	18/6/94	C. Blanché et al.
	FAV2	Ma Agadir, punyal Tizi N Test des de l'agult	29R N475	1 300 m	comunitats de murgalló	HC F-19195	18/6/94	C. Blanché et al.
	FAV3	Ma Essaouira, al km 11, cap a Oumara	29R M018	300 m	marges de camp i canals	HC F-19195	18/6/94	C. Blanché et al.
<i>C. mauritanica</i>	MAU1	Ma Kenitra, Arrhabah cap a An-Moudi	30S H072	1 650 m	semitrubs	HC F-19195	20/6/94	C. Blanché et al.
	MAU2	Ma Tananout-on-Ilah cap Arrhabah-n-Serdane	30S H050	1 820 m	camp de cigrans	HC F-19195	20/6/94	C. Blanché et al.
<i>C. pubescens</i>	PUB1	Is. Oca, Baix Cinca, vedat de Fraga	31T H069	300 m	claransa d'espalar	HC F-19195	16/9/94	C. Blanché & J. Simon
<i>C. aquosa</i>	AQA1	Is. Barcelona, Alt Penedès, St Llorenç d'Hortens	31T H099	1 96 m	ruderal	HC F-40091	4/7/93	M. Bosch

Blanché et al. - C. Blanché, M. Bosch, J. Molero, A. Rovira & J. Simon

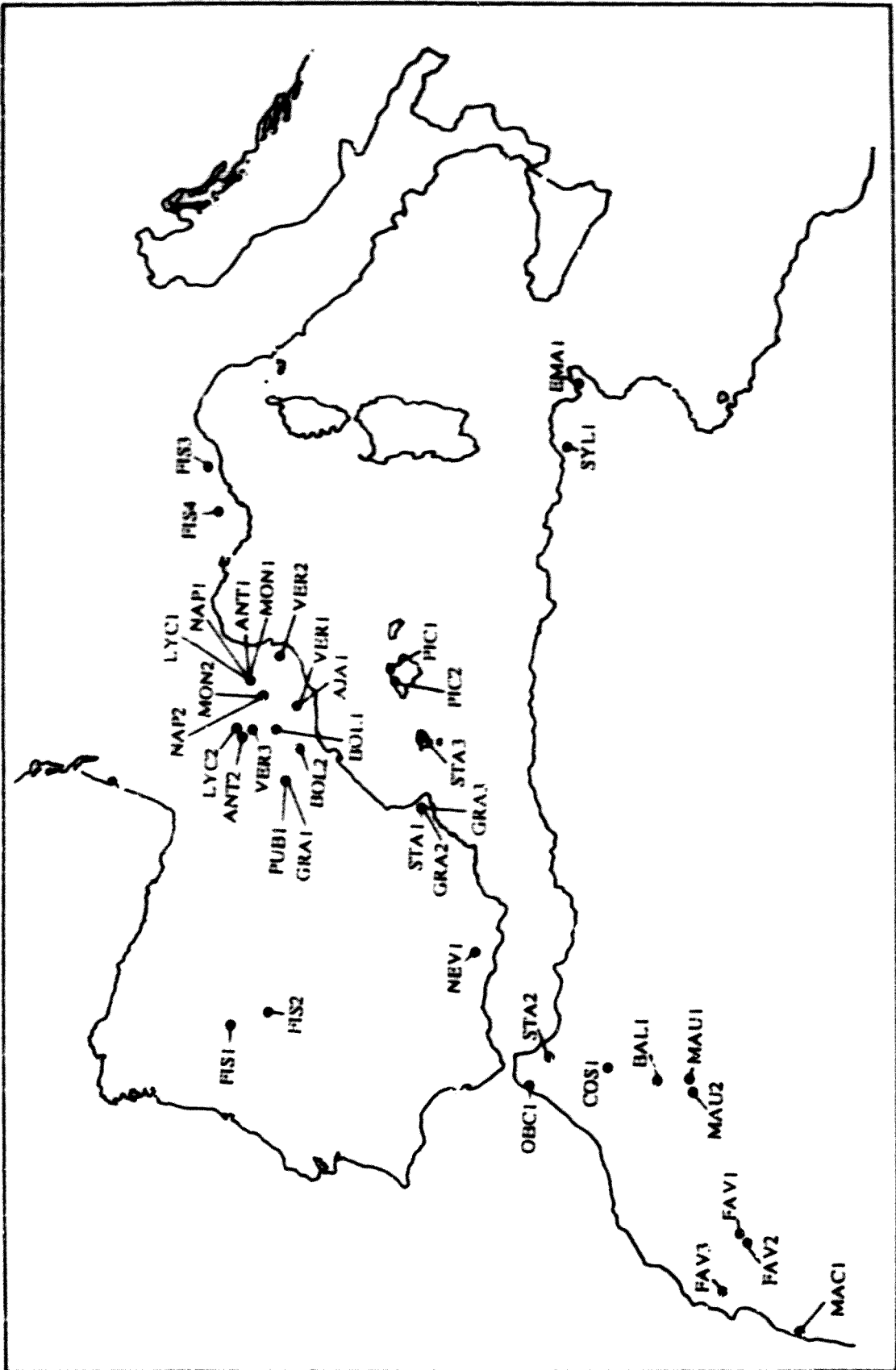


Figura 1.1. Situació geogràfica de les poblacions estudiades (codis segons la taula 1.1.).

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 morfologies 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 en *Aquilegia* i en *Delphineae*, pels tèpals en *Clematis* L. i *Anemone* L., i pels estams en *Thalictrum* L., *Actaea* L. o *Cimicifuga* Wernisch (MULLER, 1883; TAMURA, 1995). Aquesta gran varietat d'especialitzacions és un assaig biològic per tal d'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.

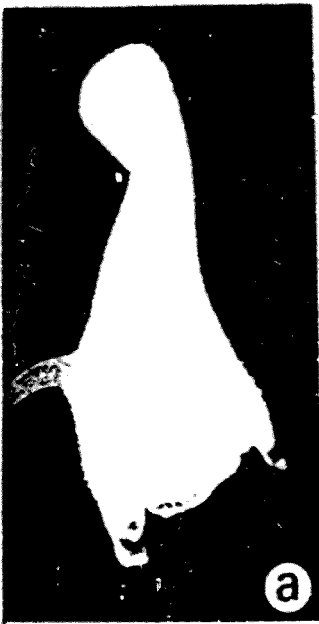
Les ranunculàcies han sofert una forta adaptació a les condicions ambientals, desenvolupant noves estructures i diversificant-se, fet que li ha permès conquerir diferents territoris i un gran nombre d'hàbitats (TAMURA, 1992). La tribu *Delphineae* presenta flors zigomorfs, caràcter considerat evolutivament avançat dins la família (LEPPIK, 1964), encara que conserva la disposició acíclica dels estams i els carpels que denoten encara 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: actinomorfs (flors amb simetria radial), pleomorfs (flors amb simetria radial amb reducció del nombre de peces), estereomorfs (flors amb simetria radial provistes d'apèndix) i zigomorfs (flors amb un sol pla de simetria). Segons aquest autor, només *onitum* pertany al darrer grup, mentre que *Delphinium* i *Consolida* serien flors estereomorfs, com *Aquilegia*.

El periant de la tribu *Delphineae* està format per dos verticils molt similars en consistència i en color que adopten una morfologia petaloide. Sovint s'han atribuït diversos noms per anomenar les mateixes peces, cosa que ha provocat algunes confusions. Tanmateix, per facilitar-ne la comprensió, hem mantingut la terminologia de corolla, formada per pètals i/o sèpals petaloïdes (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 ontogènica 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 plasticitat en incrementar el nombre de peces denota la seva proximitat amb les altres magnòlides, en les quals el nombre d'elements florals és molt elevat.

Figura 2.1. Corol·les de les espècies de la tribu *Delphineae* 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*.



a



d



e



b



f



g



c

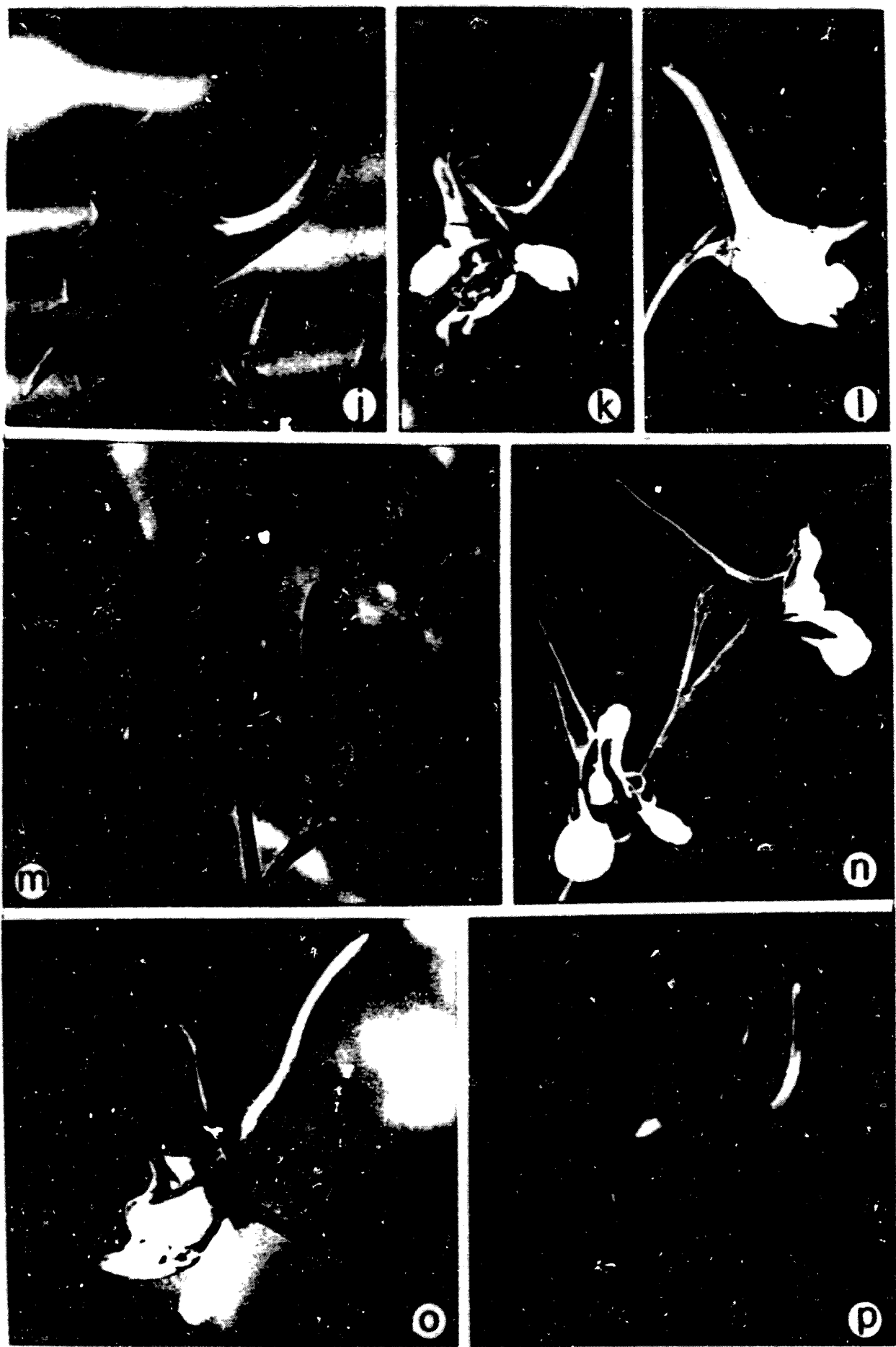


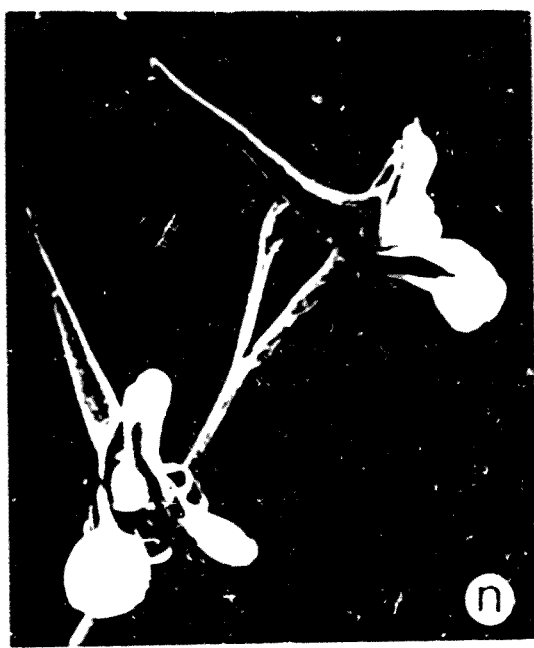
h



i











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 un en forma de casc, que és curt en *A. napellus* i *A. anthora*, i més allargat en *A. lycoctonum* (cf. 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 (cf. capítol 4), puix que en aquesta darrera, l'accés d'aquests serà restringit. Les tres espècies mostren tofes de pèls en la cara interna dels sèpals laterals, més abundants en *A. lycoctonum*. Aquesta pilositat podria 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, com també té lloc en algunes *Apocynaceae*, com ara *Nerium* L. o en algunes *Boraginaceae*. També podrien 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, malleïformes (en forma de martell), amagats dins del casc i morfològicament diferents en les 3 espècies. La longitud dels nectaris és 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 (cf. figura 2.2.). En la cara interior del pedicel hi ha una petita ranura o solc que fa 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 en la part de l'esperó que podria 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 diagnostics més usats en la sistemàtica 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 & 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 en la superfície interior del limbe i la forma i posició d'aquests apèndixs. Segons aquests autors, el sentit evolutiu seria ben diferent: *A. lycoctonum* (tipus I) → *A. anthora* (tipus IV) → *A. napellus* (tipus V). En la figura 2.2. hem representat els nectaris de les tres espècies presents a la Mediterrània occidental.

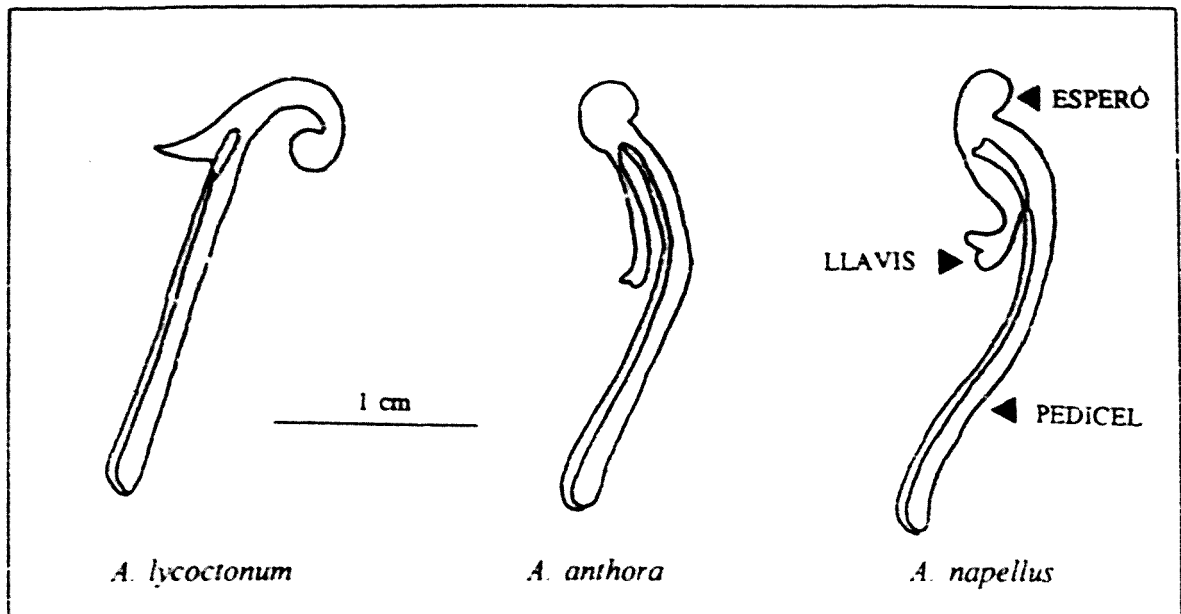


Figura 2.2. Morfologia dels nectaris en *Aconitum*.

Gènere *Delphinium*

Les flors de *Delphinium* estan constituïdes per un periant petaloide amb 5 sèpals —2 laterals, 2 inferiors i el darrer que s'allarga formant un esperó— i 4 pètals. Generalment, els sèpals laterals i inferiors mostren una amplada i longitud relativament semblant, 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 presenta 2 pètals 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 aquesta memòria. Cal destacar com a tret remarcable l'absència de cilis de les espècies anuals respecte de les perennes.

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

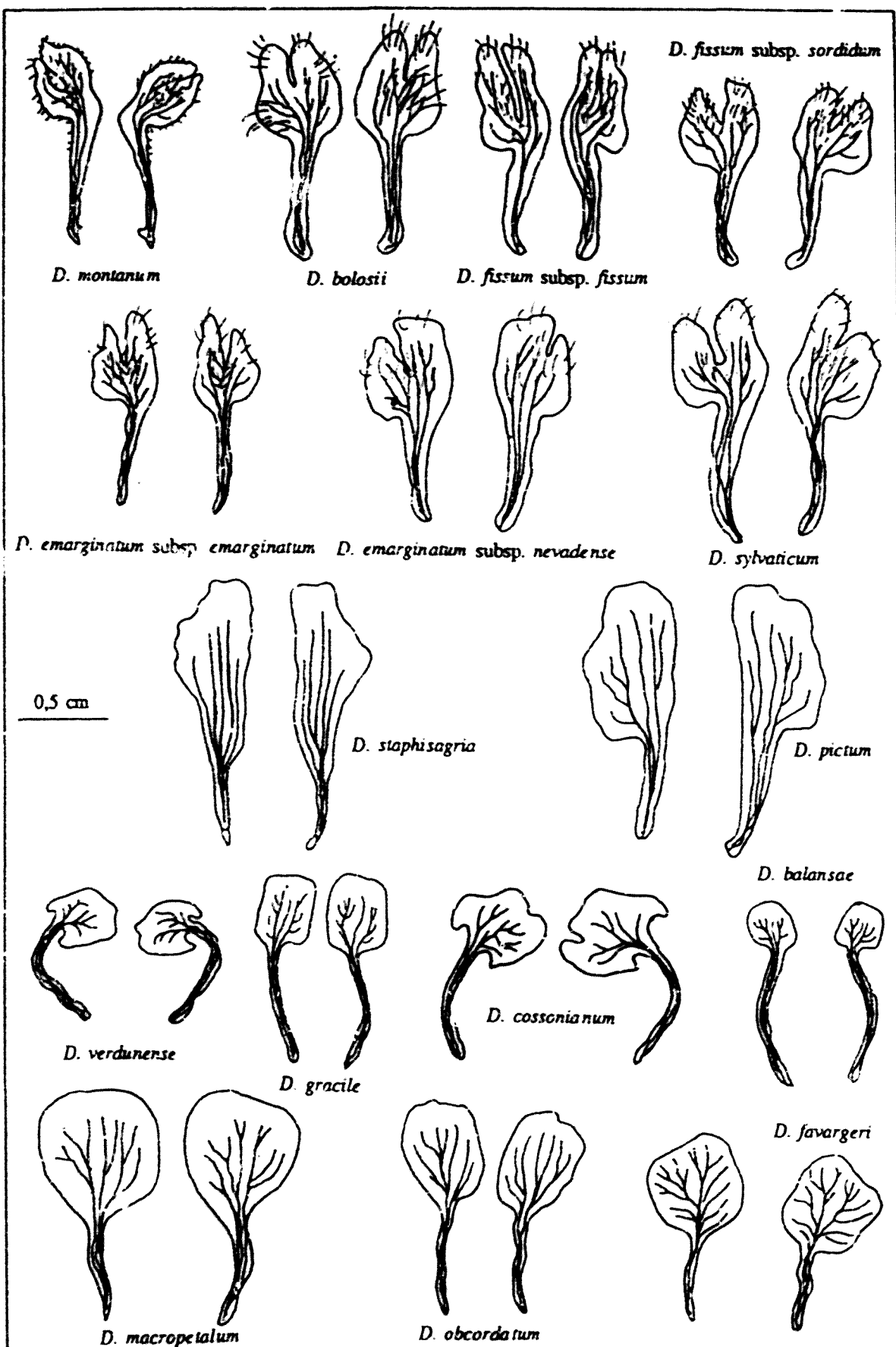


Figura 2.3. Pètals laterals en el gènere *Delphinium*.

Sovint aquests pètals són més curts que la longitud de l'esperó (cf. 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 (cf. 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* (cf. figura 2.1.r.), o taques més blaves en *D. emarginatum* subsp. *emarginatum* (cf. figura 2.1.f.) o a l'inrevés, més violades en l'altra subespècie (cf. figura 2.1.q.). 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, per 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 bifids en *D. pictum* (cf. figura 2.1.i.) com ja van reportar ABOUCAYA (1983) i BLANCHÉ (1991), però aquest tret no es pot usar com a caràcter taxonòmic perquè és un caràcter força inconstant. Reproductivament, tampoc hem observat que tinguin cap significació especial.

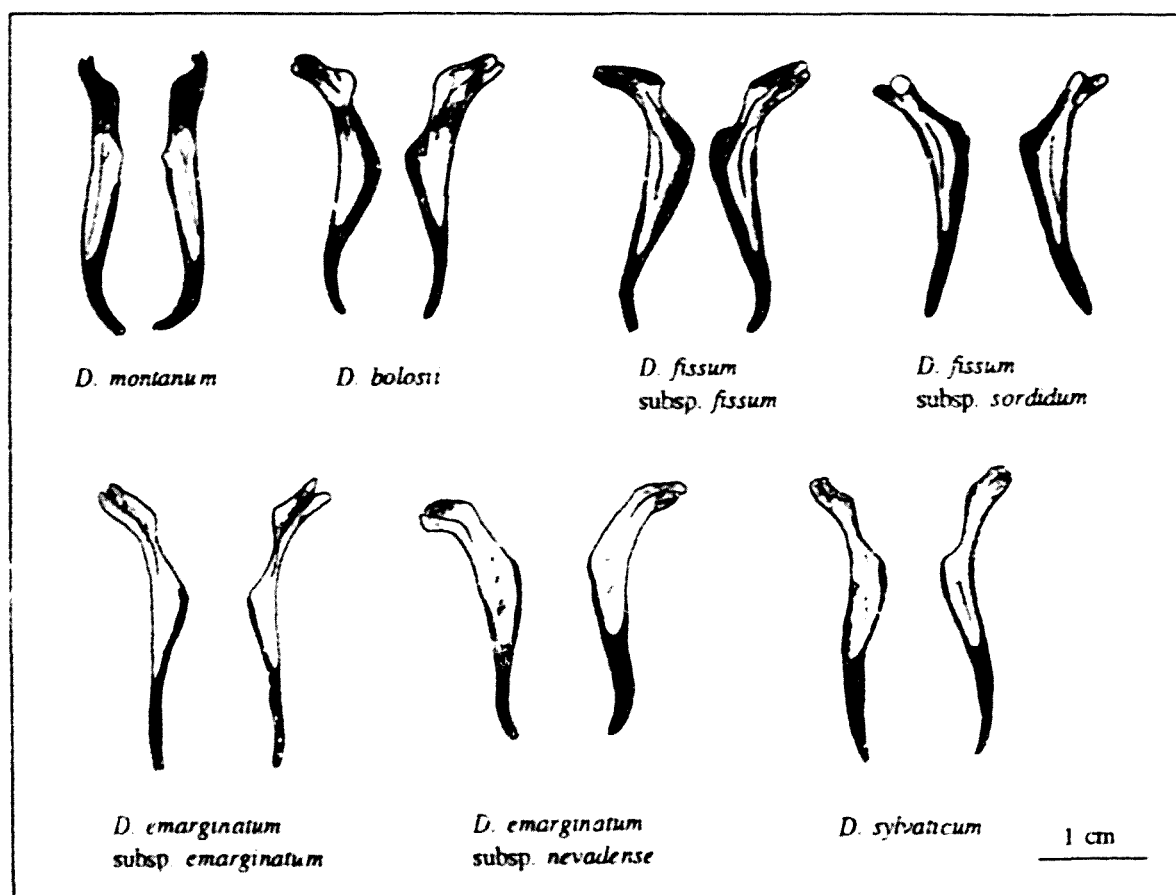


Figura 2.4. Pètals superiors en *Delphinium* perennes.

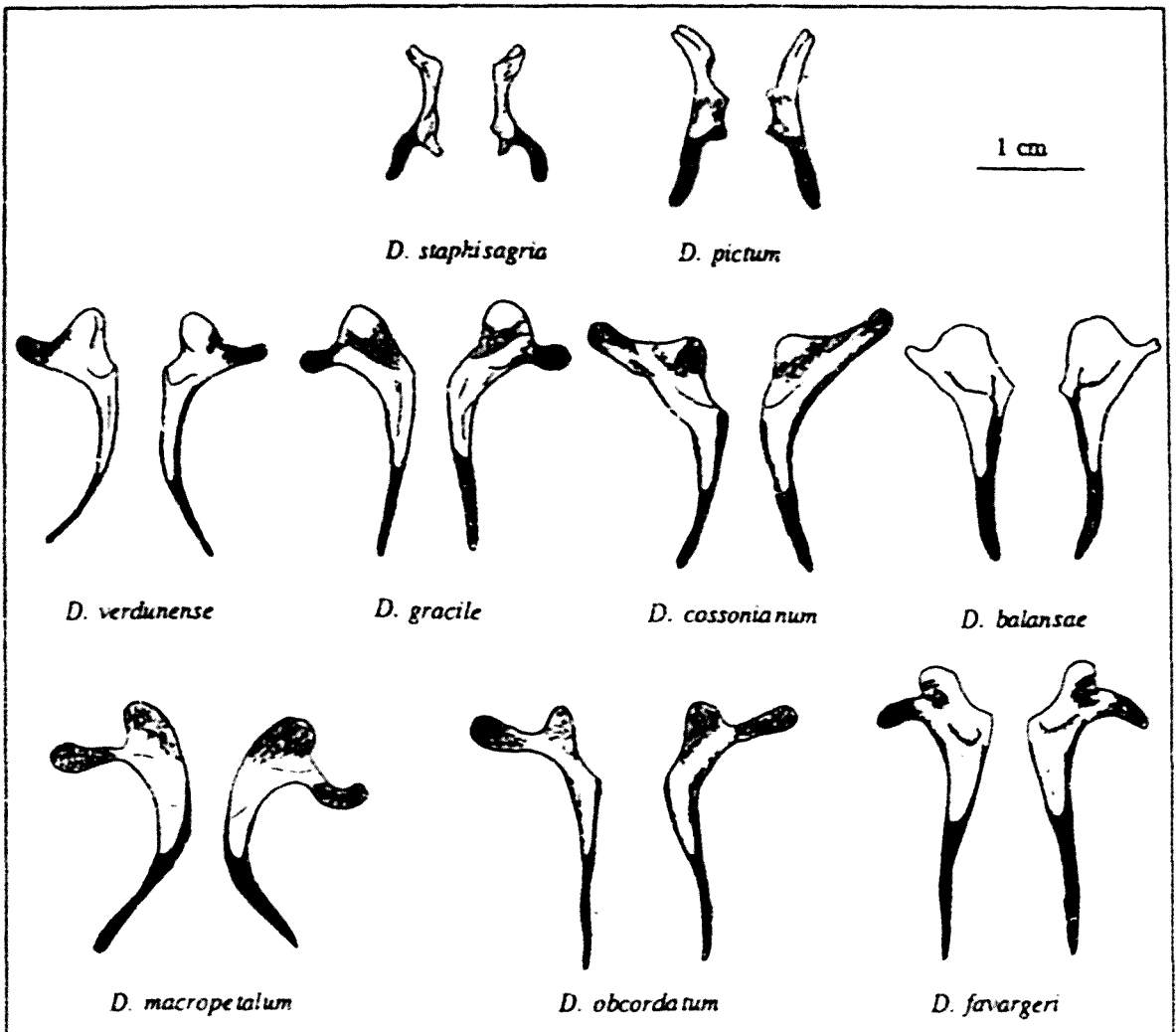


Figura 2.4. (cont.) Pètals superiors en *Delphinium* anuals.

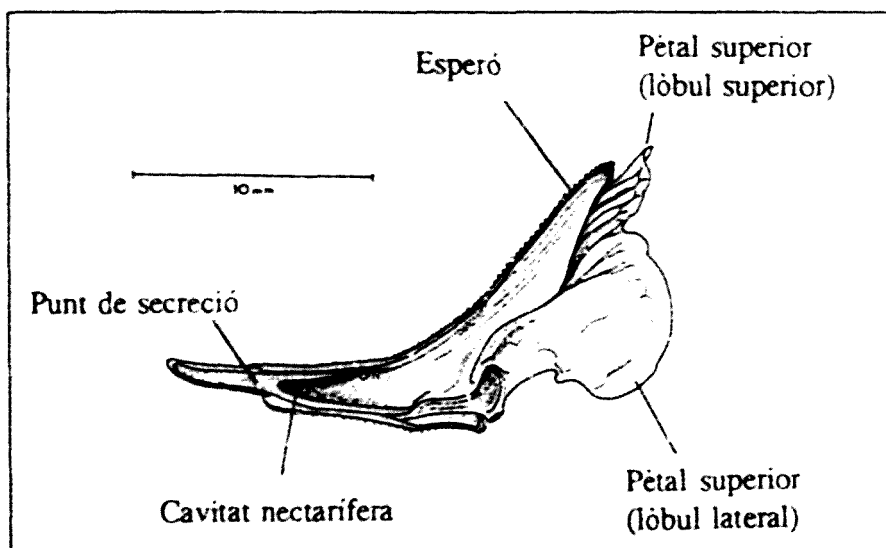


Figura 2.5. Detall del pètel superior de *D. verdunense* (BLANCHÉ, 1991).

Gènere *Consolida*

El periant de les *Consolida* és molt similar al dels *Delphinium* —probablement per aquest motiu durant molt 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 facin la funció dels pètals laterals de *Delphinium*. Aquest notable increment dels lòbuls laterals, que es pot apreciar en la figura 2.6., junt amb la pèrdua dels pètals laterals, ens fa pensar en la possibilitat que el subgènere *Delphinium* sigui el nexa d'unió entre les *Consolida* i la resta de *Delphinium*, ja que manifesta caràcters morfològics, estructurals i funcionals intermedis.

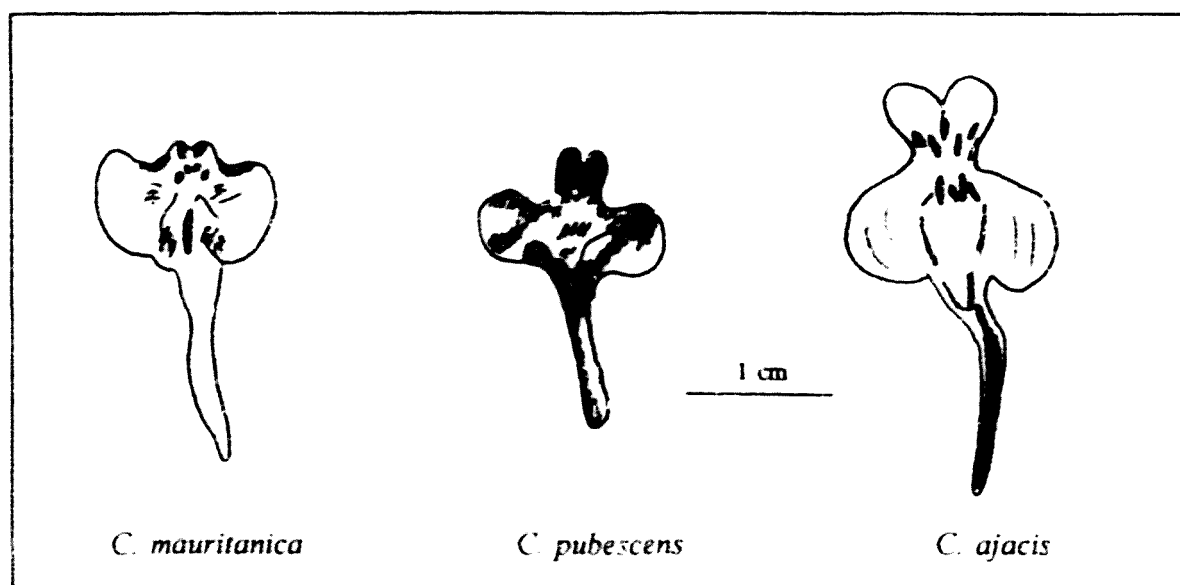


Figura 2.6. Pètals superiors nectarífers en les espècies de *Consolida* estudiades.

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*. A partir de les dades obtingudes, cal destacar el gran escurçament que té lloc en el subgènere *Staphisagria*. D'altra banda, també observem 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 permetran estudiar la possible relació entre la llargada dels nectaris i les probòscides dels pol·linitzadors (cf. capítol 4).

La taula 2.2. reflecteix les dimensions de les peces florals per a totes les espècies estudiades. S'han 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 inferiors, la longitud 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, s'han pres mesures de la longitud total, parcial i l'amplada del pètal lateral; també s'indica la presència de pilositat, la forma i l'angle que formen aquestes peces entre si.

Taula 2.1. LONGITUD DELS NECTARIS D'*ACONITUM*, DELS PÈTALS SUPERIORS I ESPERONS DE *DELPHINIUM* I *CONSOLIDA*.

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

Les mesures s'expressen 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.

Taula 2.2. DIMENSIONS DE LES PECES FLORALS EN LA TRIBU DELPHINEAE A LA MEDITERRÀNIA OCCIDENTAL.

TÀXON	Longitud total flor	Long. sèpals laterals	Long. sèpals inferiors	Alçada del lobul del pètal sup.	Lòbul lateral del pètal sup.	Pètals laterals				Disposició del casc o esporé		
						long. total	long. parcial	amplada	pilositat		forma	angle
<i>A. hyacintum</i>	32,87 ± 0,30 (30 - 36)	10,47 ± 0,10 (10 - 13)	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)	sf	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)	sf	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)	sf	quadriforme i bifid	180°	ascendent
<i>D. holostii</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)	sf	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)	sf	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)	sf	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)	sf	el·líptic i bifid	180°	descendent

En cada cas s'indica m ± ES = mitjana ± error estàndard 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. (cont.) DIMENSIONS DE LES PECES FLORALS EN LA TRIBU DELPHINEAE A LA MEDITERRÀNIA OCCIDENTAL.

TÀXON	Longitud total flor	Long. sèpals laterals	Long. sèpals inferiors	Alçada del lòbul del pétal sup.	Lòbul lateral del pétal 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	oval	180°
<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°
<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°
<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°
<i>D. cossomanum</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°
<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°
<i>D. ubcordatum</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°
<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°
<i>D. fuvargeri</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°
<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 - 21)	17,35 ± 0,31 (14 - 21)	16,35 ± 0,30 (12 - 22)	4,30 ± 0,09 (3 - 5,5)	--	--	--	--	--	ascendent

En cada cas s'indica m ± ES = mitjana + error estàndard 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).

2.1.4. EL COLOR

El color, considerat un atractiu secundari (FAEGRI & PIJL, 1979), possiblement té un paper fonamental en l'atracció dels insectes en aquesta tribu, en la qual els sèpals han esdevingut petaloides, i així han augmentat la vistositat de les flors. Són colors generalment brillants, vius, que ressalten força respecte el color verd de les estructures vegetatives. De fet, la longitud d'ona del verd és invisible per als pol·linitzadors (FAEGRI & PIJL, *loc. cit.*). El color predominant de les *Delphineae* són les gammes de blaus, violats, porpres i rosats, menys freqüentment, grocs i blancs i, excepcionalment, color bru com *D. viridescens* (RICHTER *et al.*, 1994) o els 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. zaili* Aitch. & Hemsl., *D. ochroleucum* Stev. ex DC., *D. garganicum* Reich., *D. biternatum* Huth i algunes subespècies de *D. fissum* (LEGRO, 1961; NEVSKI, 1974; TAMURA, 1995), que són colors molt poc habituals dins el gènere. També hi ha algunes espècies del gènere *Consolida* grogues.

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 & 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 magenties (RODRÍGUEZ, 1989). La presència de copigments com les flavones i flavonoides formen complexos amb les antocianidines que transformen les coloracions cap a tonalitats blaves més pures. En *Consolida* sembla que predomina més les coloracions més rosades o vinoses. *C. ajacis* presenta flors blaves, roses i variegades. DAWSON (1955, 1959) reporta l'existència d'un gen inestable, que fàcilment muta cap a gens més estables, que dona flors roses i blaves.

En algunes espècies estudiades hem detectat fenòmens d'albinisme: en *D. montanum* del Cadí, en *D. holosii* d'Ulldemolins, en *D. verdunense* a l'Alt Penedès, en *C. mauritanica* al Marroc i en nombroses localitats 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 & PRICE, 1981). Però a part d'aquesta consideració, també podria influir el comportament dels pol·linitzadors. Les formes albines de *D. nelsonii* també són rares, però, tot i així, els principals vectors (abellots i colibris) d'aquesta stirp 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 & PRICE, 1981, 1983, 1985b). La raresa dels albins també pot ser explicada, doncs, per un menor nombre de visites que provocaran una important davallada de la producció de grans (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 ho comparem amb uns patrons establerts i definits. Tampoc disposem d'una àmplia terminologia per 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 nombre de codi que serveixi de referència. A tal efecte hem usat el criteri de *Methuen Handbook of Colour* (KORNERUP & WANSCHER, 1978). El codi, que correspon a un color determinat, està format per 3 camps que indiquen tres magnituds: el *hue* o color en sentit col·loquial (la làmina), el to (la filera) i la intensitat (la columna). Aquest sistema conté taules de conversió a d'altres sistemes de colors. Les observacions s'han dut a terme sempre en material fresc i s'indiquen a la taula 2.3.

Taula 2.3. COLOR DE LES PECES PERIÀNTIQUES EN LA TRIBU DELPHINEAE
(codi segons KORNERUP & WANSCHER, 1978).

ESPÈCIE	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 pastel
<i>D. bolosii</i>	18 D4	Violat grisós
<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 D(5-7)	Blau violat; violat grisós; blau grisós
<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

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).

Hem detectat petites diferències entre els colors del camp i de l'hivernacle en algunes espècies (en *D. staphisagria*, *D. pictum*, *C. mauritanica* i *C. pubescens*), que esdevenien més rosades i pàl·lides en condicions experimentals, però no ha tingut lloc en altres tàxons.

La coloració de les peces florals no és uniforme dins d'una població. L'espècie en què hem detectat majors variacions ha estat *D. bolosii*, tret que pot estar lligat al seu caràcter dispoloide, que insinua una major inestabilitat genètica (cf. capítol 6). En aquest sentit, WARNOCK (1981, 1987) també va trobar una gran variació de tonalitats dels sèpals i una major constància dels pètals en diverses poblacions del complex de *D. carolinianum* Walt., que no es correlacionava amb d'altres caràcters morfològics. Aquestes variacions es produïen d'un any per l'altre i aquest autor ho va relacionar amb característiques mediambientals 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 confluència amb el Duero presenten una coloració més blava que les localitats d'Andalusia, que són molt més clares. El mateix té lloc en *D. favargerii*, *C. mauritanica* i *C. pubescens*, on l'extrem sud és representat per una forma d'esperons molt llargs d'un blanc rosat molt clar, descrit 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 & 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 de caràcter molt més mediterrani.

D'altra banda, tampoc hi ha uniformitat de color dins d'una mateixa flor. Els pètals superiors de *Delphinium* i *Consolida* mostren una coloració més clara respecte de les altres peces, que probablement actuen com a guies. MACIOR (1975), que va estudiar el color del periant de *D. tricornis* 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 indicació 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 albines, on pràcticament no hi ha contrast entre el centre de la flor i les peces del voltant per indicar el camí cap al nèctar, els vectors tarden més temps a visitar la flor (WASER & PRICE, 1981, 1983, 1985b). Possiblement per aquest motiu són menys visitades i, com deïem abans, han après a diferenciar-les de les flors normals.

S'ha descrit que els diversos grups de pol·linitzadors se senten atrets per uns colors determinats (PROCTOR & YEO, 1973; KEVAN, 1978; FAEGRI & PILL, 1979; RODRÍGUEZ, 1989). Això és degut al fet que cada grup d'insectes posseeix un espectre de visió diferent i que el grau de sensibilitat també és variable. Per als colors blaus i violats, predominants en aquesta tribu, segons els autors citats, són les abelles i abellots, ocells i papallones, que ja es corresponen amb l'espectre de visitants florals detectats en aquestes espècies (cf. capítol 4). En les nostres observacions de camp, els abellots visitaven indistintament les flors grogues i blaves dels acònits en les poblacions en què conviuen simpàtricament aquestes espècies.

A part del paper d'atraient, MALYUTIN (1969) atribueix al color altres funcions. Sosté la teoria que els pigments florals serveixen per assimilar l'energia tèrmica del sol i contribueixen a 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 *Delphineae* són clarament zigomorfe, amb un sol pla de simetria, i desmentir l'opinió de LEPPIK (1964), que classificà les corol·les de *Delphinium* i *Consolida* com a estereomorfe, com les aquilègies. Potser *D. staphisagria* (cf. figura 2.1.h.) manifesta una flor un xic més regular, però la presència de l'esperó segueix definint un únic pla de simetria.

Bona part de les ranunculàcies presenten les recompenses — pol·len i nèctar — (cf. 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 *Delphineae*, junt amb el fet que el nèctar hi està més amagat, provocarà que no tots els insectes hi tinguin accés (només els que tinguin una probòscide prou llarga), i es reduiran les possibilitats de visites. Aquest increment de l'especificitat pot potenciar la pol·linització encreuada i augmentar l'efectivitat pol·linitzadora (cf. capítol 4).

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 majoritàriament es disposen de manera ascendent, 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 (cf. capítol 4), encara que la disposició depèn en part de la curvatura formada pel receptacle. En algunes espècies americanes de *Delphinium*, com ara *D. nudicaule*, s'han descrit fenòmens de neotènia (GUERRANT, 1982a, 1982b), és a dir, les flors adultes tenen aparença de joves, molt poc obertes. Aquest fet pot indicar una millor 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 mostrava flors un xic més tancades com ara *D. fissum*.

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 *Delphineae*. El cas més espectacular de guies de nèctar en els nostres tàxons és en *C. ajacis*, que manifesta unes ratlles de color fosc en el lòbul superior del nectari, formant unes figures que recorden les lletres gregues AIAI (cf. figura 2.1.s.). Aquestes línies van inspirar Linné per batejar-la amb l'epítet específic "*ajacis*". Aquestes marques també s'observen en *C. mauritanica*, però d'una mida més reduïda, mentre que en *C. pubescens* no hi són presents. A part de línies o marques, alguns tàxons mostren diferències de color d'aquest lòbul respecte de les altres peces. En *Aconitum* són els mateixos nectaris els que realitzen aquesta funció de guia per als vectors, ja que aquests poden inserir la seva llengua en el solc i fer-la lliscar fins a la part superior del nectari (KRONFELD, 1890).

Els pètals laterals de *Delphinium*, que probablement tenen una funció de superfície d'aterratge per als vectors, també són indicadors de l'entrada de la flor cap al nèctar. En alguns tàxons com *D. staphisagria*, per exemple, s'observen unes línies molt marcades o, en d'altres, una abundant pilositat. Aquestes peces han evolucionat cap a una reducció i pèrdua de vistositat en les *Delphineae* de la Mediterrània occidental. La variació oscil·la de discolors en relació a les altres peces en *D. montanum* a concolors en la resta d'espècies. També té lloc una pèrdua de pilositat de les anuals respecte de les perennes. Els pètals laterals adquireixen diferents formes, mides i angles d'inserció, i aquesta diversificació culmina en les consolidades amb una total absència. Aquesta evolució dels pètals laterals i l'increment progressiu del lòbul del pètal superior es pot apreciar en les figures 2.1.q., 2.1.r. i 2.1.s. Aquest fet sembla indicar una simplificació de l'estructura floral amb la conseqüent major inespecificitat quant a la seva funció en els mecanismes reproductius. Poden tenir altres funcions, com ara, la protecció dels òrgans sexuals.

En el cas de *D. montanum* (cf. 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 d'atractivitat de la *bee-flower* (DAFNI, com. pers.), és a dir, flors que adopten morfologies 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 determinat o definit (TAMURA, 1964, 1995), en les *Delphineae* —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 considerades filogenèticament més evolucionades (STEBBINS, 1974; WEBERLING, 1989) i reporten certs avantatges adaptatius:

- a) Possibilita la síntesi d'una menor quantitat de material reproductiu per unitat de temps, cosa que pot afavorir la colonització d'indrets xèrics amb recursos constants però limitats o amb una predictibilitat de les precipitacions baixa.
- b) En espècies entomòfiles, permet una seqüència lenta d'eclosió de les flors, de manera que hi hagi poques flors obertes al mateix moment en un individu, i així redueix les possibilitats d'autofecundació.
- c) Permet allargar el període de floració, i així augmenten les probabilitats d'encreuaments entre individus diferents.
- d) Permet una regulació del nombre de flors segons la longitud de l'estació favorable i dels recursos.

RESULTATS

En 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, l'últim grau de ramificació, el nombre de raïms simples, el nombre de raïms primaris i la procedència del material.

Els exemplars emprats per quantificar la producció de flors i ramificacions s'ha procurat, sempre que ha estat possible, que provengués del camp. En algunes poblacions més allunyades geogràficament, en què no ha estat possible fer-ho en condicions naturals, s'ha usat material conreat a l'hivernacle. Sovint hem comprovat que les diferències entre els dos tipus de material eren petites. Les mostres sempre s'han pres aleatòriament. S'ha rebutjat mesurar paràmetres d'aquest tipus en material d'herbari, ja que cal tenir present que les dades solen estar esbiaixades, atès que pot haver-hi certa tendència a recol·lectar exemplars de la mida aproximada del plec d'herbari.

Taula 2.4. PRODUCCIÓ DE FLORS I RAMIFICACIONS EN LA TRIBU DELPHINEAE.

Tàxons	N	n total de flors	m ± ES (interval)	n flors tija principal	m ± ES (interval)	n flors/ram. primari	m ± ES (interval)	n flors/ram. últim grau ramificació	m ± ES (interval)	n ramis s.v.ples	m ± ES (interval)	n ramis primaris	Pr. material*
<i>A. hyocostatum</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. hyocostatum</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)	78	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	19,2 ± 1,2 (2 - 53)	5,9 ± 0,3 (2 - 17)		2,3 ± 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. neptelus</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. neptelus</i> (NAP2)	48	30,6 ± 2,3 (9 - 119)	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. montium</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)		1,3 ± 0,2 (0 - 7)		C
<i>D. montium</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)		0,9 ± 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)		0,3 ± 0,2 (0 - 1)		H
<i>D. bolasi</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)		6,8 ± 0,1 (0 - 4)		C-H
<i>D. bolasi</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>nevalense</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 ± 0,1 (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. (cont.) PRODUCCIÓ DE FLORS I RAMIFICACIONS EN LA TRIBU DELPHINEAE.

Taxon	N	n total de flors	n flors tija principal	n flors/rals primari	n flors/rals òtima	àltim grau ramificació	n rals sòples	n rals primaris	Pr. material*
		m ± ES (interval)	m ± ES (interval)	m ± ES (interval)	m ± ES (interval)	m ± ES (interval)	m ± ES (interval)	m ± ES (interval)	
<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)	8,8 ± 0,5 (2 - 26)	4,4 ± 0,3 (2 - 12)	---	0,3 ± 0 (0 - 2)	1,4 ± 0,3 (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> (GIRA1)	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. cossomianum</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. balanace</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)	0,1 ± 1,1 (4 - 19)	C-H
<i>D. farsargeri</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. farsargeri</i> (FAV3)	54	61,4 ± 8,5 (4 - 426)	8,2 ± 0,5 (2 - 20)	5,9 ± 0,3 (1 - 40)	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 - 314)	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

* Provençàcia del material: C = camp, H = hivernacle

DISCUSSIÓ

A l'hora de precisar la producció floral total cal tenir en compte l'existència de dos tipus d'inflorescències: les limitades, amb un raïm 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 la producció floral final podria incrementar-se en aquest segon tipus d'inflorescències.

A primer cop d'ull, observem una diferència important entre les espècies perennes i les anuals, incrementant-se notòriament el grau de ramificació en les darreres, fet que pot tenir una important repercussió en la biologia de la reproducció, especialment en el comportament dels pol·linitzadors (cf. apartat 4.4.3.). A grans trets, es passa d'una inflorescència racemosa amb un eix principal molt marcat, amb poques, o cap, ramificacions laterals en la majoria d'espècies perennes, a un altre tipus d'inflorescència paniculada molt més ramificada, on perd importància l'eix principal i augmenta el nombre de ramificacions laterals i de flors (cf. figura 2.7.). WYATT (1982) i TAKHTAJAN (1991) suggereixen que l'aparició de raïms axil·lars és un caràcter filogenèticament més evolucionat. En algunes estirps anuals es produeix un allargament del període de floració, en funció també, de les condicions climàtiques i ecològiques, així com de la disponibilitat de recursos. Aquest allargament és degut, d'una banda, a l'estructura més complexa i un major nombre de raïms simples que eclosionaran 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.

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 algunes flors emasculades i embossades (cf. capítol 5) que no han 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 flor hagués fructificat amb èxit. D'altra banda, les pluges irregulars de la regió Mediterrània poden afavorir aquestes floracions extemporànies (GUITIÁN & GUITIÁN, 1990; SANCHIS *et al.*, 1992). S'han observat individus de *D. verdunense* florits, que ja havien dispersat les primeres granes, 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.

En 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 (cf. 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 millor el tipus de ramificació).

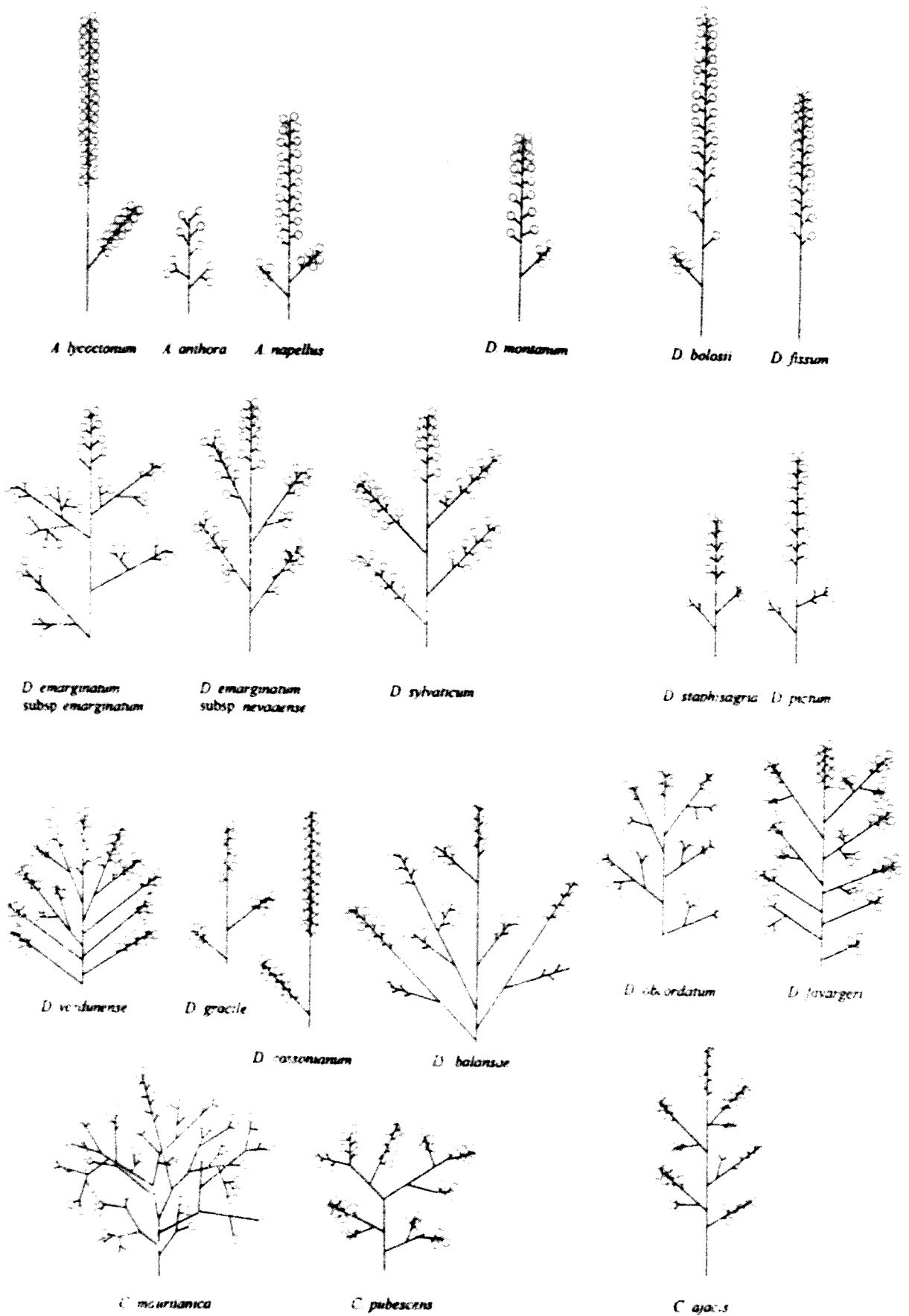


Figura 2.7. Models d'inflorescències en les espècies de *Delphineae* de la Mediterrània occidental.

ANÀLISI PER TAXONS

Els acònits presenten una inflorescència amb una tija principal marcada i algunes ramificacions laterals que no sempre hi són presents. De les 3 espècies estudiades, *A. lycoctonum* és, de llarg, el que té un major nombre de flors, que sovint se situen de manera molt compacta. El segueix *A. napellus* i, finalment *A. anthora*, de port marcadament més petit, que també es reflecteix en una menor producció floral; tot i això, en la població de Viella (ANT2) vam detectar alguns individus molt més grans i ramificats. Els individus de les dues primeres espècies tenen molta tendència a disposar-se agrupats —que hem anomenat com a *efecte taca*—, mentre que els d'*A. anthora* solen trobar-se més dispersos. Si, a més, hi afegim que la inflorescència és més reduïda, aquesta última espècie pot passar més inadvertida en termes relatius per als pol·linitzadors (cf. capítol 4).

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

La sèrie *Fissa* presenta una sola tija principal en forma de raïm, que pot arribar a ser força llarga —pot assolir fàcilment el metre i mig en *D. bolosii*—, amb cap o molt pocs raïms laterals. Són eixos compactes, amb pedicel·les curts i nombroses flors. *D. bolosii* presenta inflorescències lleugerament més grans i amb una major producció de flors, fet que presumiblement podria atribuir-se al seu caràcter diploide (cf. capítol 6). Les inflorescències d'aquesta espècie són una mica més laxes que en *D. fissum*, encara que hem observat que la densitat floral és un caràcter força variable entre individus en aquest grup. Hem observat 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 freqüentment presenten nombrosos raïms axil·lars inferiors que li confereixen una aparença molt més paniculada que els altres taxons perennes. Segons BLANCHÉ (1991), aquest fet denota un caràcter més evolucionat d'aquest grup, en la mateixa línia que altres caràcters com ara la morfologia de les granes. *D. sylvaticum* es ramifica força, 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, cf. taula 2.4.). *D. emarginatum* subsp. *emarginatum* es ramifica molt, de manera força laxa amb uns pedicel·les que sovint són molt llargs. *D. emarginatum* subsp. *nevadense* s'assembla més a l'estructura de *D. sylvaticum*.

El subgènere *Staphisagria*, tot i format per espècies anuals (cf. capítol 3), manifesta més afinitats amb les espècies perennes que amb el subgènere *Delphinium* pel que fa a aquest aspecte. Mostra un raïm principal amb cap o algunes branques laterals poc nombroses. *D.*

pictum gaudeix, en general, d'un nombre més elevat de flors que *D. staphisagria*, encara que en la població d'Eivissa (STA3) vam trobar alguns individus força llargs i ramificats, en clara relació a la disponibilitat de nutrients, ja que se situaven en indrets molt nitrificats, mesclats entre *Opuntia maxima* Miller. En algunes formes cultivades d'alguns jardins botànics (per exemple a Zurich) la inflorescència pot assolir els 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, les espècies nord-africanes que, en principi, viuen en condicions més caloroses que les peninsulars, hem detectat alguns individus molt ramificats i fructífers. Dels tàxons estudiats, caldria destacar-ne la inflorescència de *D. cossonianum*, que recorda l'estructura dels perennes, puix que presenta un eix marcat amb nombroses flors, disposades de manera molt compacta amb algun raïm lateral escadusser (cf. figura 2.7.).

En les *Consolida* estudiades, se segueix mantenint aquest model més obert de ramificació i, fins i tot, es fa molt més complex. Se'n poden diferenciar dos grups, que corresponen a les dues seccions taxonòmiques, com ja va reportar SIMON (1986). La secció *Macrocarpae* manifesta 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, l'estructura de la inflorescència és força particular, ja que han reduït el pedicel de tal manera que pràcticament són espigues. Aquest fet pot tenir implicacions reproductives, com ara una disminució de l'atractivitat per als insectes.

MALYUTIN (1973) proposà un esquema evolutiu dins de *Delphinium*, abastant tàxons de tot l'àmbit mundial del gènere, basant-se entre d'altres, 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*), que dins l'àmbit d'aquest treball són

les espècies presumptament més antigues (BLANCHÉ, 1991). Donada la situació de la regió estudiada, un extrem força allunyat del centre d'especiació de la tribu, no hem detectat tanta diversitat d'estructures. A més, els tàxons d'aquesta zona són presumptament més evolucionats, especialment els d'hàbit anual, cosa que també es reflecteix en el tipus de ramificació, com una estratègia per adaptar-se a unes noves condicions ecològiques i mediambientals, més avançat que el que proposà MALYUTIN (1973).

Com a conclusions desviacades, cal esmentar que les espècies perennes presenten 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, permetrà incrementar el període d'exposició de les flors als vectors, adaptada a climes més mediterranis, on les condicions no són tan estrictes i el període de creixement pot ser més llarg. Aquest tipus d'inflorescències permetrà augmentar la producció total de granes i, així, assegurar la perpetuació d'aquestes espècies, que no disposen d'altres mecanismes alternatius de reproducció (com per exemple, la propagació vegetativa). L'augment de la ramificació de la sèrie *Pentagyna*, tot i ser perenne, 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 atraients de les flors, fonamentalment color i olor, per als pol·linitzadors (KEVAN, 1984). En aquest sentit, la inflorescència tindrà un paper molt important en la pol·linització, ja que la seva disposició i mida poden influir significativament en el patró de comportament dels vectors, tant en el temps com en l'espai (cf. capítol 4). S'ha demostrat que quan augmenta la mida de la inflorescència dins d'una espècie, augmenta el nombre de visites per inflorescència, el nombre de flors visitades per visita i el nombre de visites per flor (PLEASANTS & 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, d'altra, la visibilitat general de la taca, que depèn de la quantitat d'individus que creixin relativament plegats. En aquest darrer cas, a part dels factors estocàstics, són importants els mecanismes de dispersió de les granes, que permetran escampar amb major o menor grau 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 la seva importància reproductiva és el nombre de flors. Una conseqüència immediata del seu increment és l'augment de la vistositat. Aquest paràmetre manifesta una notable variabilitat dins de cada tàxon, que depèn en gran mesura de les condicions externes i de l'economia de la planta (EPLING & 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, que no té lloc en els tàxons perennes. Aquesta capacitat de regulació pot tractar-se d'una estratègia d'aquestes espècies, moltes d'elles colonitzadores, per adaptar-se a uns 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, posseeix d'altres funcions, fonamentals en la biologia de la pol.linització. En les plantes entomòfiles generalment adopta morfologies, colors i olors que actuen com a atraients (FAEGRI & 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 atraients, la flor també pot oferir recompenses nutricionals i energètiques essencials per a l'alimentació de molts insectes, que assegurin la continuïtat de les seves visites, que permeten una pol.linització més efectiva. Aquestes recompenses són, principalment, el pol.len i el nèctar, encara que n'hi ha d'altres com ara exsudats estigmàtics, teixits florals, olis, reïnes o gomes (SIMPSON & NEFF, 1981, 1983; DAFNI, 1992). Algunes d'aquestes substàncies o estructures serveixen també als pol.linitzadors com a material per fer el niu, com ara els tricomes, les reïnes o les ceres, entre d'altres (SIMPSON & NEFF, 1981; FAEGRI & 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 gàmeta masculí, constitueix una font proteica i energètica gràcies al seu contingut en midó i lípids (HARBONE, 1982), que és aprofitada per molts insectes. Es considera que és de consum directe per dípters, coleòpters i alguns lepidòpters primitius (KEVAN & BAKER, 1983). Els himenòpters sovint el recol·lecten per alimentar les larves i el transporten en unes estructures en forma de masses a les potes, anomenades corbícules (cf. apartat 4.2.). Fins i tot, s'han trobat restes d'exines al contingut intestinal de ratpenats (FAEGRI & PIJL, 1979). Segons VOGEL (1978) sembla que hi ha, en algunes espècies, anteres dedicades exclusivament a la producció de pol.len per al consum dels insectes i anteres per a la pol.linització de la flor. Paral·lelament, la quantitat de pol.len produïda s'ha considerat que pot estar relacionada amb el sistema reproductiu, com s'argumenta en el capítol 5, mitjançant la relació P/O.

El pol.len de les *Delphineae* 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 l'ornamentació està formada per nanoespícules. Les mides dels tàxons objecte d'estudi oscil·len entre 19-49 μm per l'eix polar i 15-35 μm per l'eix equatorial (MARTIN & BLANCHÉ, 1982; SIMON, 1986; PUIG, 1987; BLANCHÉ, 1991).

MATERIAL I MÈTODES

La metodologia emprada per comptar el nombre d'estams i la producció pol.línica per antera i per flor s'ha descrit en l'apartat 5.1.2., que 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 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 d'algunes plantes a nivell de família. Les ranunculàcies es caracteritzen per presentar-ne un nombre molt elevat, per aquest motiu, probablement, no se li ha atorgat gaire importància (BLANCHÉ, 1991). L'alt nombre i la disposició acíclica confereixen un important grau d'antiguitat a la família. En la tribu *Delphineae*, 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 els múltiples exactes, ja que alguns estams no es desenvolupen; tot i això, a l'hora de comentar els resultats hem assignat els nombres múltiples exactes.

En les tres espècies d'*Aconitum* estudiades, el nombre d'estams és elevat i diferent interespecíficament, sent *A. lycoctonum* el que en presenta menys (24-32), seguit per *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*— en té menys que les altres dues espècies, que són tetraploides (cf. 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 respecte dels 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*, on s'observa una clara reducció del nombre d'estams en les espècies anuals que pertanyen al subgènere *Delphinium*, considerades filogenèticament més evolucionades, respecte als tàxons perennes. Totes les espècies anuals estudiades del subgènere *Delphinium* presenten 16 estams i aquest és un nombre que es manté força constant. El subgènere *Staphisagria*, del qual altres dades ens suggereixen que ha seguit un model evolutiu divergent, difereix força de l'anterior subgènere, 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.

Taula 2.5. PRODUCCIÓ D'ESTAMS I POL·LÍNICA EN LES *DELPHINEAE* ESTUDIADES.

TAXON	N D'ESTAMS	POL·LEN / ANTERA	POL·LEN / FLOR
	m ± ES (interval)	m ± ES (interval)	m ± ES (interval)
<i>A. lycoctonum</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. lycoctonum</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 ± 11 177 (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)	35,7 ± 0,3 (33 - 36)	3 883 ± 116 (3 230 - 4 519)	60 776 ± 1 524 (51 680 - 68 992)
<i>D. verdunense</i> (VER2)	35,9 ± 0,1 (35 - 36)	3 259 ± 179 (3 080 - 4 982)	59 771 ± 2 871 (49 280 - 79 712)
<i>D. gracile</i> (GRA1)	35,9 ± 0,1 (35 - 36)	5 667 ± 312 (3 880 - 6 867)	89 916 ± 4 768 (62 080 - 107 947)
<i>D. cossonianum</i> (COS1)	36,0 ± 0 (36 - 36)	3 731 ± 155 (2 813 - 4 427)	59 691 ± 2 479 (45 013 - 70 827)
<i>D. balansae</i> (BAL1)	35,9 ± 0,1 (35 - 36)	6 023 ± 271 (4 933 - 7 867)	95 869 ± 4 549 (74 000 - 125 867)
<i>D. obcordatum</i> (OBC1)	35,9 ± 0,1 (35 - 36)	4 705 ± 307 (2 880 - 5 827)	74 885 ± 5 016 (46 080 - 93 227)
<i>D. favageri</i> (FAV3)	36 ± 0 (36 - 36)	5 323 ± 177 (4 427 - 6 213)	85 163 ± 2 834 (70 827 - 99 413)
<i>C. mauritanica</i> (MAU1)	24,3 ± 0,2 (24 - 26)	1 492 ± 79 (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)	35,0 ± 0 (35 - 35)	3 368 ± 205 (2 107 - 4 413)	50 520 ± 3 072 (31 600 - 66 200)

Pel que fa a les perennes estudiades, el nombre d'estams és elevat i té lloc una variació interespecífica major. *D. montanum* és el que en presenta menys (24) i en aquest cas, però, aquest fet no sembla lligat a la ploïdia (aquesta espècie és un tetraploide). En aquest sentit, altres caràcters com la densitat d'estomes o la mida dels grans de pol·len tampoc reflecteixen aquest augment del nombre de cromosomes (BLANCHÉ, 1991). En la sèrie *Fissa* no es produeixen grans variacions interespecífiques (32-40). En la sèrie *Pentagyna*, cal destacar *D. emarginatum* subsp. *emarginatum* amb nombre clarament inferior de 24-32, enfront dels 40 de *D. sylvaticum* o 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 respecte dels altres gèneres, sent *C. ajacis* la que en té menys (15), seguida per *C. pubescens* (20) i *C. mauritanica* (25).

A partir d'aquests resultats sembla confirmar-se 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 reduiran les possibilitats d'encavalcament estam-estigma, i disminuiran les probabilitats d'autopol·linització, però també es reduirà la recompensa per flor que s'ofereix als pol·linitzadors.

Producció pol·línica

Atès l'elevat nombre d'estams i el relativament alt nombre 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 podran oferir força recompensa als vectors pol·linitzadors, cosa que ens fa pensar, junt amb d'altres factors, que s'han pogut adaptar a una pol·linització entomòfila.

Pel que fa a la producció de pol·len per antera (cf. 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, que sol presentar 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, aquestes diferències incrementen notòriament les diferències entre la producció pol·línica total d'ambdós 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 tinguin lloc grans diferències entre anuals i perennes; així i tot, la producció total sí que varia, atès que el nombre d'estams és diferent, sent generalment inferior en les espècies anuals.

Si ho analitzem amb més detall, la producció pol·línica per flor de l'espècie diploide *A. lycoctonum* amb uns 130.000 pòl·lens és marcadament inferior a altres espècies congènere tetraploides, a causa del menor nombre d'estams i perquè presenta menys pol·len per antera. Entre les altres dues espècies, la producció per flor és major en *A. anthora* (amb 290.000) que en *A. napellus* (amb 200.000). Aquest resultat pot estar lligat amb el fet que *A. anthora* exhibeix 5 fol·licles per pol·linitzar, cosa que pot implicar que li calgui més pol·len. Ho

aconsegueix per dues vies: incrementant el nombre d'estams i la producció per antera. Amb tot, les dimensions dels grans de pol·len no sembla que siguin determinants, ja que no hi ha diferències substancials entre aquestes tres espècies (PUIG, 1987). En els tàxons perennes de *Delphinium*, cal destacar que *D. bolosii* (amb 120.000-160.000 pòl·lens per flor) en presenta notablement més quantitat que l'emparentat *D. fissum* (amb 110.000), fet que pot estar relacionat amb el seu caràcter disploide (cf. capítol 6). També és ressenyable la diferència entre *D. sylvaticum* (208.000) respecte a l'espècie *D. emarginatum* (99.000 en la subespècie *emarginatum* i 138.000, en la subespècie *nevadense*), encara 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* (cf. taula 2.5.); tot i que la mida de les anteres és semblant, el gra de pol·len de *D. pictum* és considerablement més gran que en *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* respecte a les altres dues, 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, que en *C. ajacis* és sensiblement molt més gran (cf. figura 2.1.s.). No obstant això, en aquest cas, la producció pol·línica total no difereix 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 (cf. 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, sirfids i, menys freqüentment, 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 o enzims, sempre en quantitats molt més petites (PERCIVAL, 1961; BAKER & BAKER, 1979, 1982; KEARNS & INOUE, 1993). En alguna ocasió, 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 pot ser important 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 important en les interaccions planta-pol·linitzador i se sol reflectir en una coevolució entre ambdós (BAKER & 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 & WASER, 1981; BAKER & BAKER, 1983). En línies generals, les flors pol·linitzades per abellots o abelles solen ser 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; BOITEN & 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 observar relacions entre plantes (STUESSY, 1990). Hi ha diferències qualitatives i quantitatives del contingut en sucres del nèctar entre diverses famílies de les angiospermes (PERCIVAL, 1961). Recentment, s'ha trobat que els aminoàcids presents en el nèctar també poden tenir significació taxonòmica (BAKER & BAKER, 1976, 1986; GOTTSBERGER *et al.*, 1984) i 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 posseeix 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 seu volum i concentració (PELLMYR, 1995). En la tribu *Delphineae*, aquest tipus de dades han estat reportades majoritàriament d'espècies americanes. Es troben en un interval de valors que oscil·la de 0,5-3,0 µl pel que fa el volum produït per dia i una concentració del 40-65 % (cf. taula 2.6.). Pel que fa a la composició, contenen sacarosa, fructosa, glucosa i en alguns casos, rafinosa i galactosa (PERCIVAL, 1961; WATT *et al.*, 1974). També s'han detectat la presència d'aminoàcids en nèctars d'alguns *Delphinium* (WATT *et al.*, loc. cit.; BAKER & BAKER, 1977). Paral·lelament, s'han dut a terme estudis sobre la distribució dels recursos nectarífers dins d'una població, detectant-se zones "fredes" —amb poc nèctar— i "calentes" —amb molt nèctar— (PLEASANTS & ZIMMERMAN, 1979; ZIMMERMAN, 1981, 1982; BRINK, 1982). D'altra banda, s'han descrit diverses correlacions:

- a) Entre la mida del nectari i el volum de nèctar produït en *A. columbianum* interoblacionalment (BRINK & WET, 1980).
- b) Entre la producció de nèctar i l'edat de la flor en *D. nelsonii* (PYKE, 1978) i *D. virescens* (WADDINGTON, 1981), presentant una major recompensa les flors en estadi femení.
- 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) Una autocorrelació espacial entre els individus de *D. nelsonii* respecte de la producció de nèctar (WASER & MITCHELL, 1990).

Taula 2.6. ANTECEDENTS DE PRODUCCIÓ DE NÈCTAR EN *DELPHINEAE*.

Tàxon	μ l 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 & WET (1980)
		40-60	BRINK (1980)
<i>D. barbeyi</i>	0.5	40.7	WATT <i>et al.</i> (1974)
		44.5	PYKE (1978)
	2.92	46	PLEASANTS (1981)
		59.3	PYKE & 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)

La producció de nèctar és susceptible de petites variacions degudes tant a factors externs com interns (FAHN, 1949; KEARNS & INOUE, 1993). D'una banda, els factors externs o extrínsecs són mediambientals, com ara la temperatura, la radiació solar, el vent, el règim de pluges, la humitat ambiental o la freqüència de buidat per les visites (DAFNI, 1992). D'altra banda, els factors interns de la mateixa planta són la variació al llarg de la inflorescència, l'edat de la flor o el seu estadi fenològic (♂ o ♀), el ritme de secreció i l'hora, que sovint està relacionat amb el tipus de pol·linització —diürna o nocturna—, entre d'altres (PYKE, 1978a; BÚRQUEZ & CORBET, 1991). En algunes espècies s'ha descrit que poden tenir lloc fenòmens de reabsorció del nèctar (BÚRQUEZ & 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.

MATERIAL I MÈTODES

Els paràmetres mesurats han estat el volum i la concentració del nèctar i a partir d'aquests, podem calcular 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 realitzar, fonamentalment, per a 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 s'han assajat 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 dels pol·linitzadors en la mesura del nèctar produït en 24 hores al camp i estandarditzar-ho, 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 s'ha 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 obtingut al final del desenvolupament floral, quan els sèpals i pètals estan a punt de desprendre's, una vegada s'ha pol·linitzat el pistil. Totes les flors estan, per tant, en el mateix estadi fenològic. Durant tot aquest període, les flors, triades aleatòriament, han romàs embossades per evitar l'efecte dels insectes, encara que aquesta precaució és addicional i potser innecessària ja que la incidència de visitants florals a l'hivernacle ha estat molt minsa. Aquest valor de producció suposadament màxima, atès que la irrigació ha estat també elevada, podria esdevenir diferent en les poblacions naturals perquè allà les flors són buidades pels vectors i aquest fet de ben segur estimula la producció de més nèctar (GUITIÀN *et al.*, 1995).

El volum de nèctar s'ha mesurat mitjançant micropipetes de 5 μ l Blaubrand Intramark, que presenten 5 aforaments d'1 μ l cadascun, cosa que permet afinar o precisar més la lectura. S'introdueixen dins els nectaris, procurant no tocar els estams ja que el pol·len pot obstruir la micropipeta. El líquid ascendeix per capil·laritat fins al seu límit de volum, tot i que una lleugera pressió sobre aquestes 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 usat. La concentració de sucres s'ha

mesurat mitjançant un refractòmetre de camp de marca Bellingham & Stanley LTD, que cobreix l'interval 0-50 %, adaptat per a lectures de petites quantitats de nèctar. Quan la concentració és més elevada, es procedeix a realitzar una dilució. S'afegeix una quantitat d'aigua destil·lada coneguda (entre 1-5 µl) mesurada amb micropipeta i es mescla amb la gota de nèctar dipositada en el refractòmetre. Posteriorment s'efectuaran els càlculs corresponents per tal d'obtenir la concentració, tenint en compte la dilució realitzada.

En la majoria de refractòmetres, la lectura correspon al percentatge de sacarosa o els 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 mesurat (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 són alts els percentatges (BOLTEN *et al.*, 1979). Es pot corregir, com hem fet en les nostres mesures, convertint els mg de sucre/mg de solució en mg de sucre/100 ml de nèctar (BOLTEN *et al.*, *loc. cit.*; CRUDEN & HERMANN, 1983), a partir d'unes taules de conversió, que donen els valors equivalents en g/l (WEAST, 1978; PRYS-JONES & CORBET, 1987; DAFNI, 1992; KEARNS & INOUE, 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 pes/pes (en abscesses) i l'equivalent pes/volum (en ordenades) no és lineal sinó que es corba lleugerament.

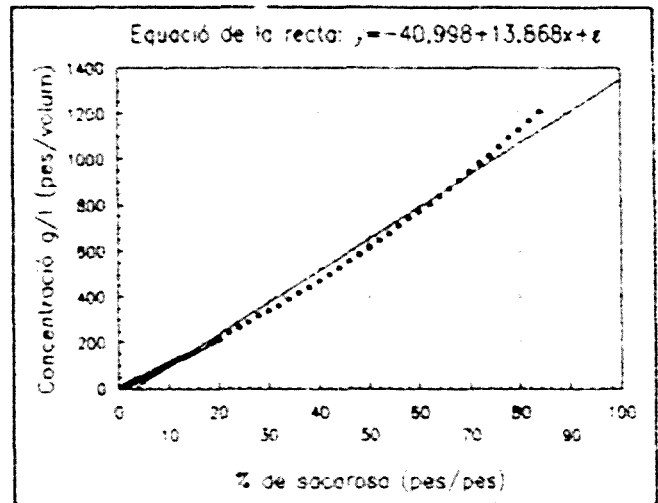


Figura 2.8. Relació % (pes/pes) de sucre llegit al refractòmetre i l'equivalent pes/volum (en g/l), gràfic construït a partir de les taules de WEAST (1978).

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 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 els dos tipus de mesures, hem realitzat una anàlisi de la variància (ANOVA). El resultat obtingut és 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 per a la producció total en hivernacle. Únicament en el cas

del percentatge de sucre, aquests 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 = 16,783	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 analitzar amb més detall cada valor (representats en les figures 2.9. i 2.10.), hem utilitzat el test *a posteriori* de SCHEFFÉ (1959), és a dir, les comparacions per parelles de totes les possibles combinacions de mitjanes que segueix la distribució mostral F. L'hem aplicat a les tres variables: 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 parelles \times 3 paràmetres) i 570 per a les mesures d'hivernacle (190 parelles \times 3 paràmetres). Indiquem a dalt (*) el nombre de parelles que ha donat diferències significatives en cada cas. Entre les parelles de tàxons perennes van aparèixer un 10,6 % de diferències significatives, entre les d'annuals un 2,0 % i entre totes les parelles possibles de tàxons perenne-annual un 22,8 %. Aquests resultats indiquen que la producció de nèctar en les anuals és molt similar, 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 el paràmetre 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 (cf. figura 2.9.), en les poblacions en què hem realitzat mesures tant de camp com d'hivernacle (BOL1, BOL2, STA1, VER1 i AJA1), podem observar 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, confirmant la nostra hipòtesi de partida. D'una banda, l'estat fenològic de les flors mesurades al camp es més variable, però sempre són estadis més joves que les flors tardanes de l'hivernacle. D'altra banda, les condicions fisioecològiques entre el camp i 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 un ambient força similar, 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 entre aquests tres tàxons no són significatives. Pel que fa al gènere *Aconitum*, les dues poblacions d'*A. anthora* secreten un volum estadísticament significatiu més gran —d'uns 4 μ l—, seguit per *A. napellus* de la vall d'Eina (NAP1) amb una secreció diària d'uns 3 μ l i finalment *A. lycoctonum* amb 2 μ l, mentre que el volum de la població del Caci d'*A. napellus* (NAP2) ha resultat menor, amb 1,6 μ l de mitjana. *D. bolosii* ha produït uns valors força elevats (3,0-4,4 μ l), similars als de les dues poblacions d'*A. anthora*. Cal tenir en compte, però, que els dies del mostratge de *D. bolosii* havia plogut i feia núvol, i l'activitat d'insectes era menor de l'habitual, especialment en la població de Rubió de Baix (BOL1). Aquestes condicions poden haver incrementat lleugerament els valors, respecte d'altres anys molt més secs. Tot i això, és destacable la diferència obtinguda entre les dues espècies perennes *D. montanum* i *D. bolosii*, sent més gran en aquesta darrera, malgrat que no hi ha tanta diferència entre les llargades dels esperons (cf. taula 2.1.). JORDANO (1990) va detectar en el gènere *Lonicera* que les espècies de zones altitudinalment 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 un menor volum de recompensa en els tàxons anuals d'ordre de 0,5-1 μ l respecte als perennes. Aquestes diferències es confirmen 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 40-60 %. Pel que fa a la quantitat de sucre total, segueix les mateixes variacions que el volum, donat 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 (cf. figura 2.10.), a primer cop d'ull observem una clara dicotomia entre els tàxons anuals i perennes, sent aquests darrers els que presenten major recompensa nectarífera. Tot i aquesta marcada diferència, s'observen uns intervals de variació majors entre les espècies perennes que entre les anuals. No sembla que hi hagi una relació entre la quantitat de nèctar i un determinat grup taxonòmic. Un exemple d'això és la sèrie *Pentagyna*, que conté el tàxon més nectarífer, *D. sylvaticum* (amb 17,7 μ l de mitjana), i el menys nectarífer, *D. emarginatum* subsp. *emarginatum* (amb 5,6 μ l) de les espècies perennes estudiades. Fins i tot, a nivell de subespècie les diferències són marcades, essent *D. emarginatum* subsp. *nevadense* molt més nectarífera, amb 14,1 μ l de mitjana. Dins la sèrie *Fissa*, *D. bolosii* secreta un major volum de nèctar (12,0-14,8 μ l) que *D. fissum*, fet esperable perquè les flors de *D. bolosii* són lleugerament majors (cf. taula 2.2.). Els individus de *D. fissum* de l'oest peninsular —subsp. *sordidum*— semblen més nectarífers (9,4 μ l de mitjana) que els dels Alps Marítims —subsp. *fissum*— (6,3 μ l).

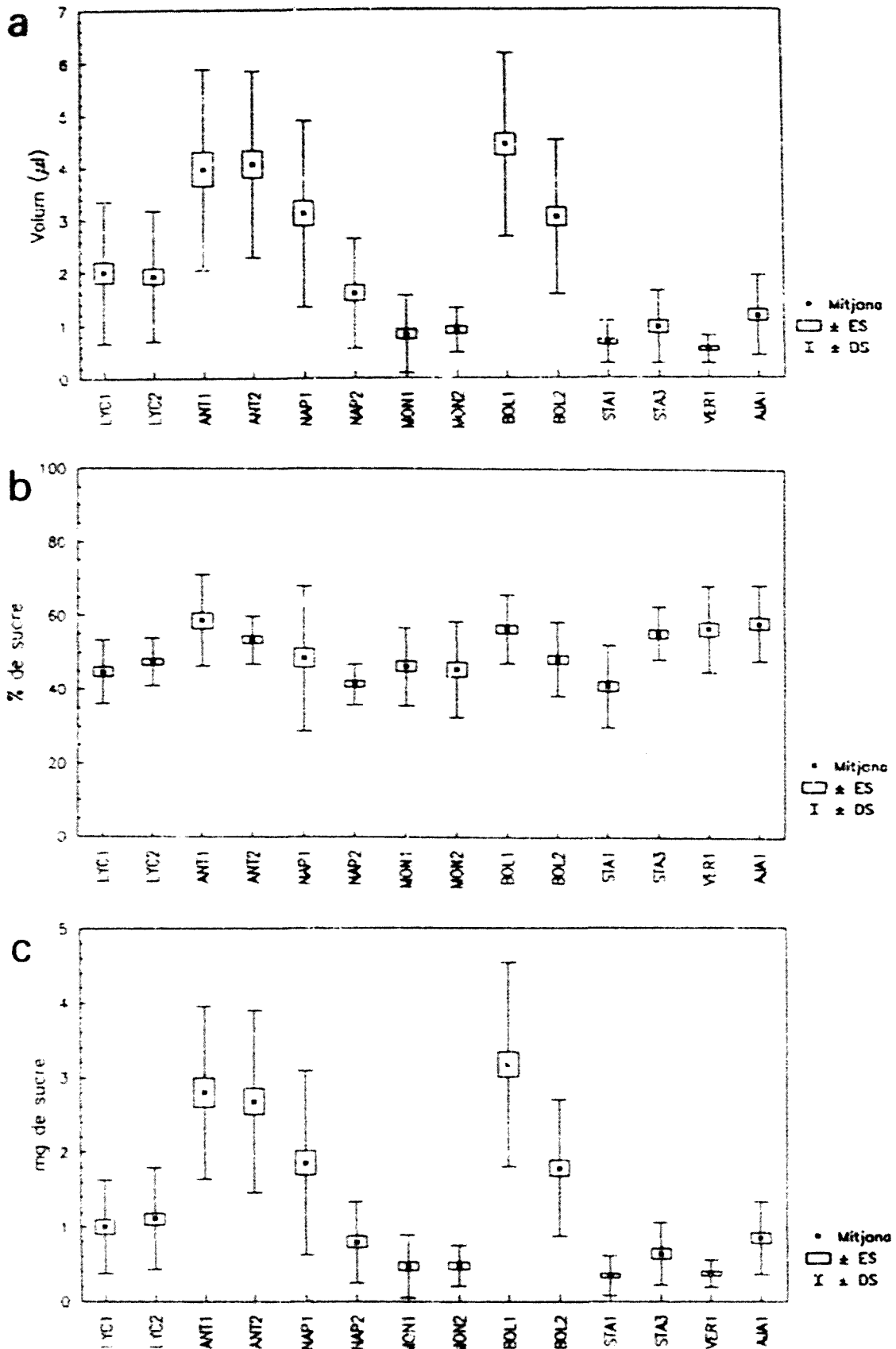


Figura 2.9. Test gràfic de Simpson i Roe per a la producció de nèctar per dia en les poblacions naturals: a) volum, b) % de sucres, c) quantitat de sucre.

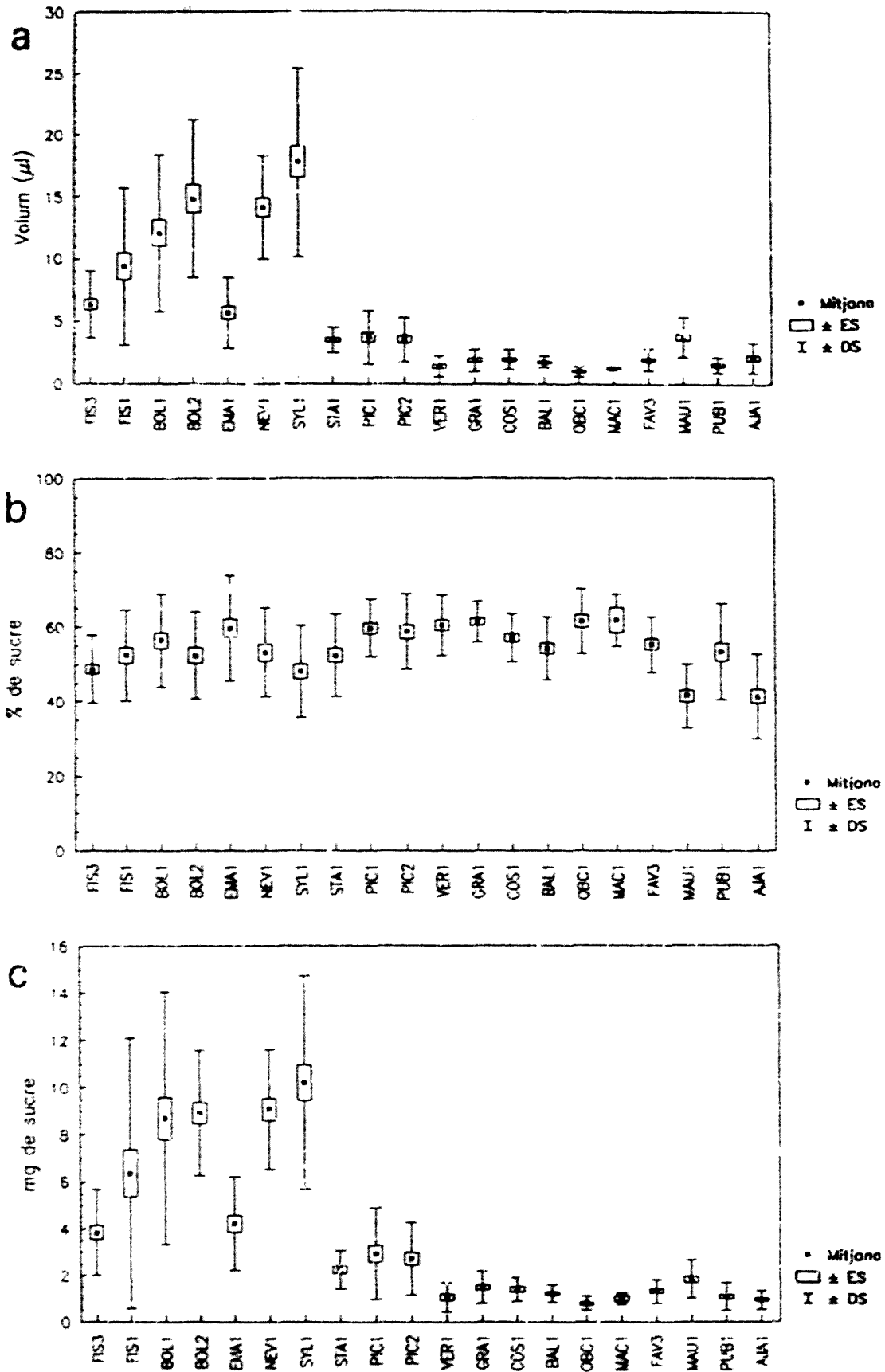


Figura 2.10. Test gràfic de Simpson i Roe per a la producció de nèctar al final de la floració en condicions d'hivernacle: a) volum, b) % de sucres, c) quantitat de sucre.

Si comparem la producció de nèctar amb la mida dels nectaris d'aquests tàxons (cf. taula 2.1.), no hi ha una correlació clara entre els dos paràmetres. Per exemple, les dues espècies amb produccions extremes dins les perennes, és a dir, la que produeix més volum de nèctar i la que menys (*D. sylvaticum* i *D. emarginatum*) mostren una longitud de l'esperó nectarífer semblant. Aquest fet s'accentua si comparem aquests dos paràmetres entre anuals i perennes. Mentre que les diferències de volum són molt acusades, les longituds dels nectaris no varien en la mateixa proporció. El que sí 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 tots els tàxons estudiats. L'ordre de producció és de 1,0 a 3,7 μl (cf. figura 2.10.). El subgènere *Staphisagria*, tot i tenir els esperons més curts, secreten més nèctar (3,4-3,7 μl) que les anuals del subgènere *Delphinium* (1-2 μl), però, tot i així, aquestes diferències no són significatives. Les *Consolida* produeixen un volum de nèctar d'ordre similar a les anuals del subgènere *Delphinium*, excepte *C. mauritanica* amb 3,7 μl , que s'assemblaria més al subgènere *Staphisagria*. En aquest cas, les notables diferències entre les llargades dels nectaris sí que es reflecteixen proporcionalment amb el volum de nèctar secretat, tot i que segueixen sense ser 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 %, que és el mateix que hem obtingut de les mesures de camp. Malgrat que s'observen petites diferències, aquestes no són clarament significatives. Tampoc semblen existir diferències significatives entre anuals i perennes. El que sí observem és que els tàxons amb major volum de nèctar el presenten més diluït (cf. figura 2.10.), com ara *D. bolosii* i *D. sylvaticum*, i a l'inrevés (és el cas de *D. emarginatum* subsp. *emarginatum*). Cal remarcar que el nèctar d'algunes *Consolida* és significativament més diluït. La quantitat de sucre reflecteix les mateixes tendències que hem descrit per al volum.

Els gràfics de la figura 2.11. mostren la relació entre el volum de nèctar secretat per flor i dia i el pes de sucre corresponent dels tàxons assajats al camp. La figura 2.12. mostra la mateixa relació, però en aquesta ocasió es tracta de la producció de nèctar al final de la floració en condicions d'hivernacle. En ambdós casos, cada punt de cada gràfic representa la mesura d'una flor individual. En cada població del mostratge s'indica l'equació de les rectes de regressió ajustades (sent x = volum de nèctar i y = pes de sucre). En tots els casos hi ha una clara dependència lineal ($r > 0.7$) i significativa ($p < 0.05$) 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 entre tots els tàxons, encara que els punts puguin estar més o menys dispersos. En aquest sentit, destacaria el nèctar més diluït (un 41 %) produït en condicions d'hivernacle de *C. ajacis* i *C. mauritanica* que mostren una recta més plana que la resta.

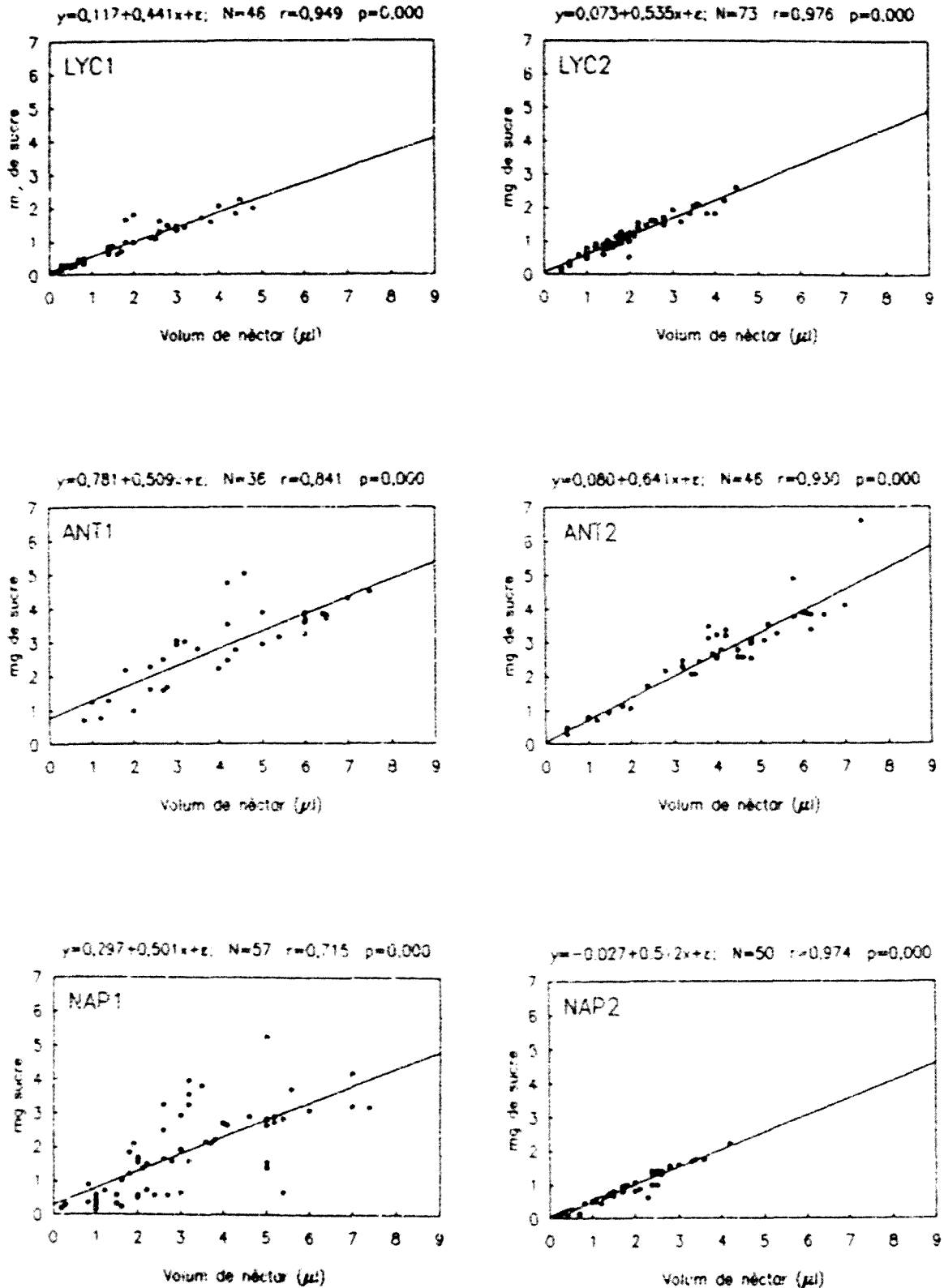


Figura 2.11.a. Relació entre el volum de nèctar (en μ l) i la quantitat de sucre (en mg) produïts per flor i dia, en les poblacions naturals d'*Aconitum*.

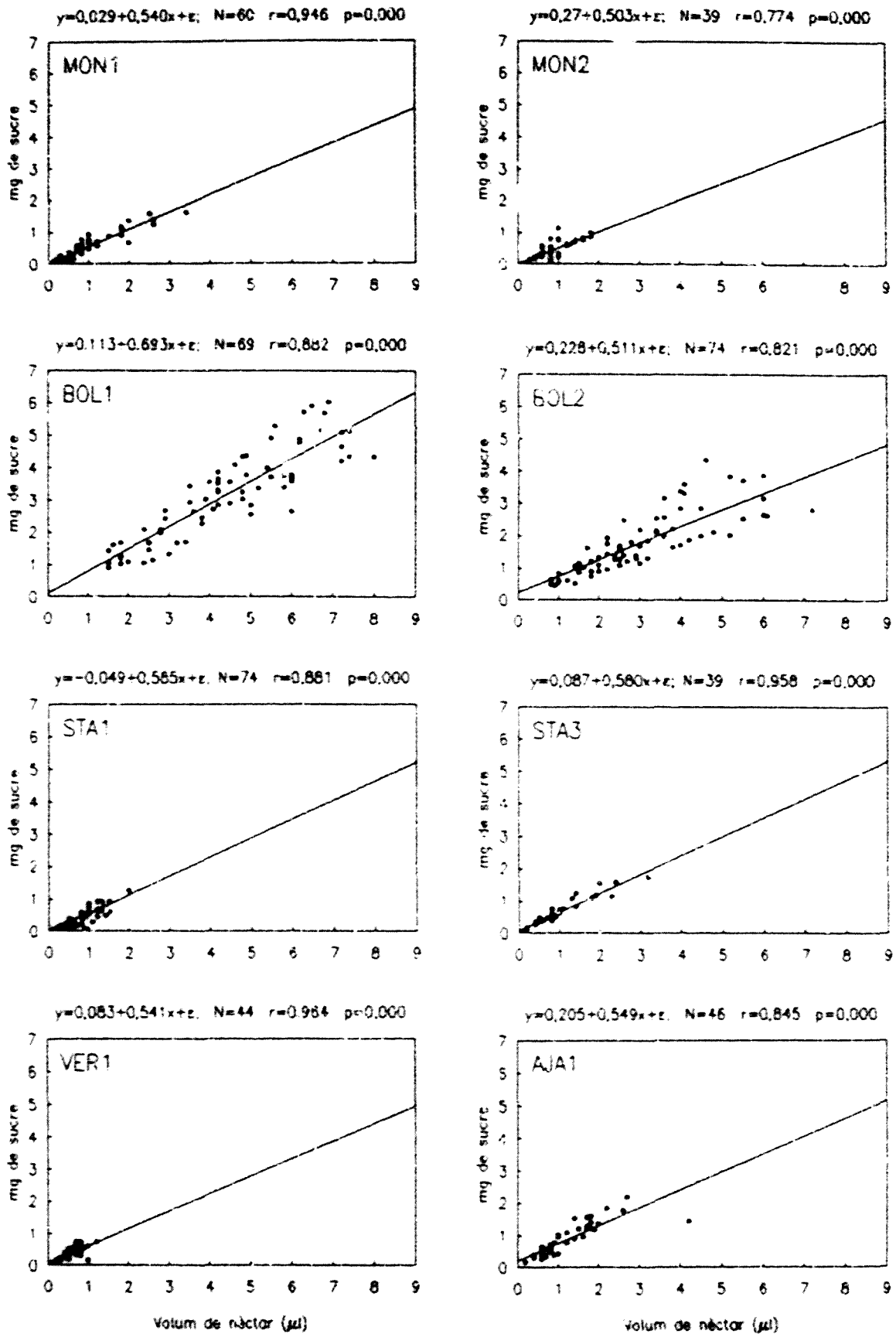


Figura 2.11.b. Relació entre el volum de nèctar (en μ l) i la quantitat de sucre (en mg) produïts per flor i dia, en les poblacions naturals d'alguns *Delphinium* i *Consolida*.

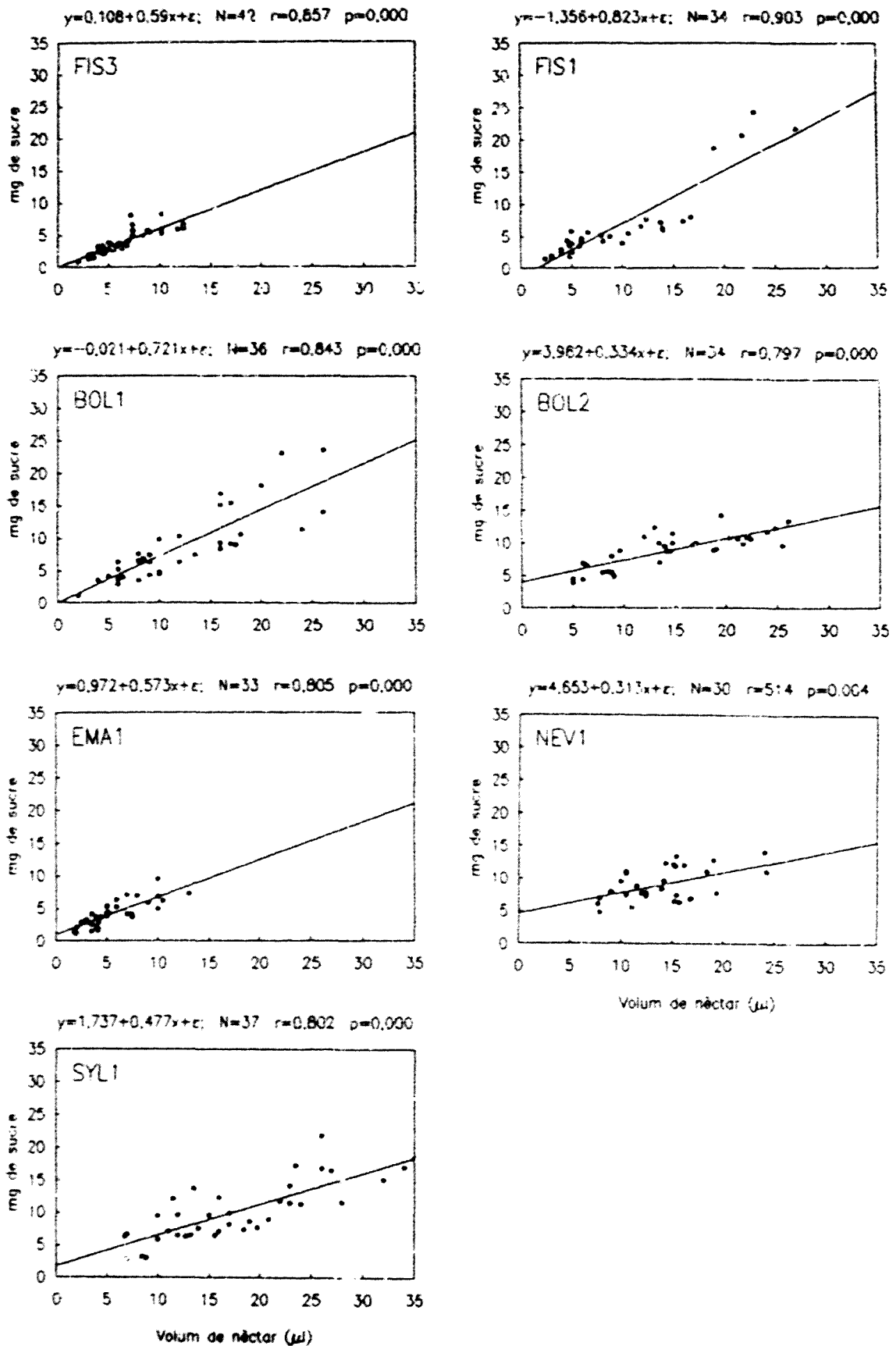


Figura 2.12.a. Relació entre el volum de nèctar (en μl) i la quantitat de sucre (en mg) per flor al final de la floració en condicions d'hivernacle en *Delphinium* perennes.

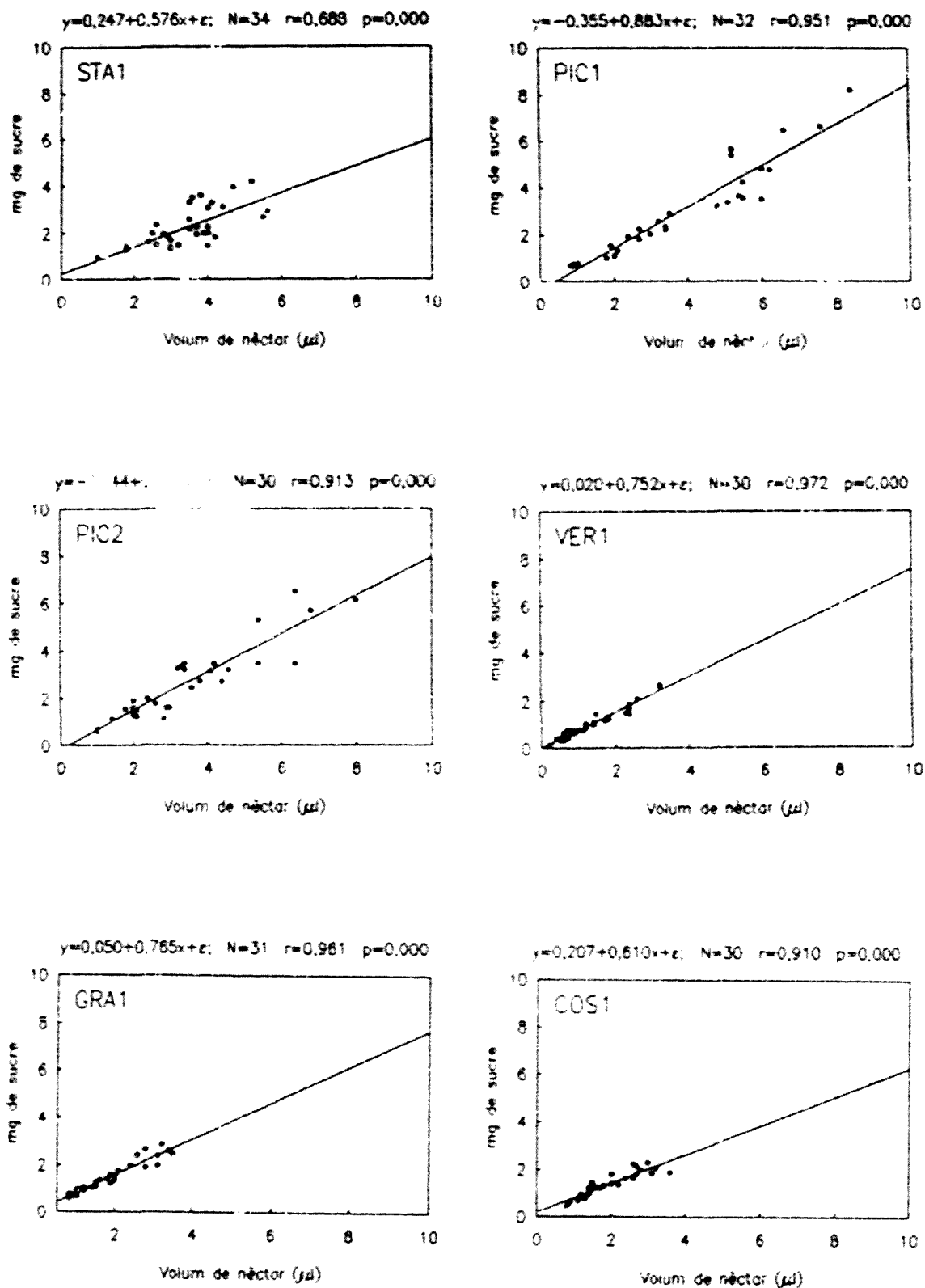


Figura 2.12.b. Relació entre el volum de nèctar (en μ l) i la quantitat de sucre (en mg) per flor al final de la floració en condicions d'hivernacle en *Delphineae* anuals.

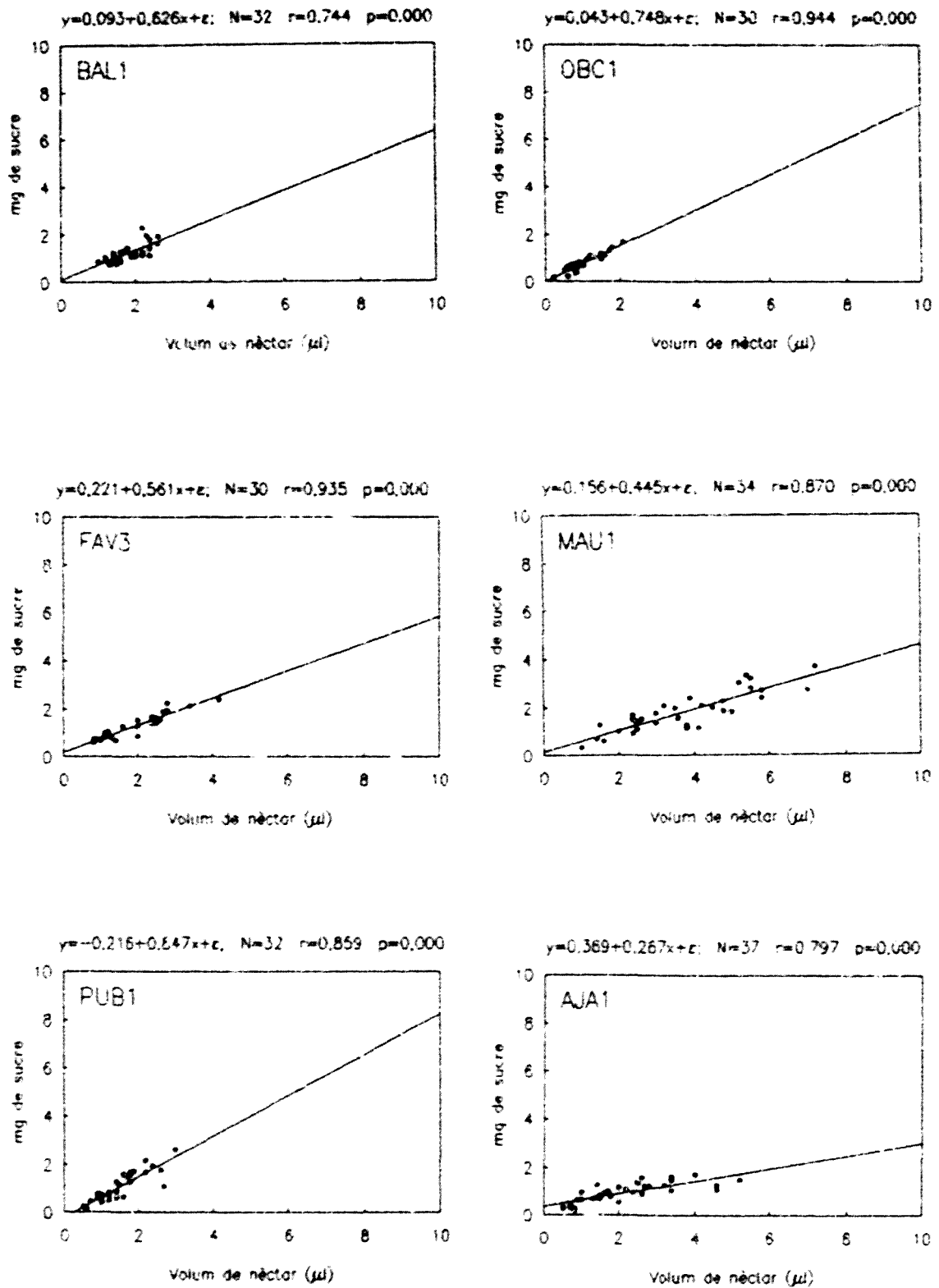


Figura 2.12.c. Relació entre el volum de nèctar (en μl) i la quantitat de sucre (en mg) per flor al final de la floració en condicions d'hivernacle en *Delphineae* anuals.

A partir d'aquestes dades podem afirmar que les espècies de la tribu *Delphineae* 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 que el volum de nèctar secretat hi està relacionat, és a dir, que flors més grans presenten més recompensa que les petites, com s'ha descrit ja en nombroses espècies mediterrànies (HERRERA, 1985b) o, per exemple, en el gènere *Petrocopris* (GARCÍA, 1993). Com a mínim, aquesta relació es manté clarament entre els tàxons perennes i anuals, sent aquests darrers els que presenten flors més petites i amb una menor recompensa, fet observat tant en condicions naturals com experimentals. En les anuals, la producció de pol·len també és notablement inferior i, per tant, té lloc una reducció d'ambdós tipus de recompensa. Aquesta disminució del volum de nèctar en les estirps anuals també podria ser provocada per l'augment en la producció de flors (cf. 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 *Delphineae* anuals obligaran els pol·linitzadors a visitar més flors per aconseguir la mateixa recompensa, afavorint d'alguna manera la geitonogàmia o la reproducció encreuada, amb el risc que els vectors visitin altres plantes amb majors recompenses que puguin competir-hi. La detecció d'una menor activitat d'insectes en les espècies anuals respecte a les perennes (cf. capítol 4) confirma aquesta hipòtesi.

El que no sembla estar correlacionat en els tàxons del mostratge és la llargada de l'esperó i el volum secretat (per als tàxons mesurats en condicions d'hivernacle, la possible correlació entre aquests dos paràmetres és $r = 0.18$, $p = 0.443$; $n = 20$), tot i que si hi ha correlació dins d'algun grup més reduït, com ara dins el gènere *Consolida*. Això pot tenir a veure amb el fet que l'esperó no només és el contenidor de la producció de nèctar, sinó que també presenta altres funcions, ja detallades en l'apartat 2.1.

Tots aquests tàxons presenten una concentració de sucres elevada (40-60 %), dins les angiospermes (BAKER, 1975) coincidint amb l'interval de valors reportats en d'altres *Delphineae* (cf. taula 2.6.). Aquesta característica ens condueix a pensar que els visitants florals i pol·linitzadors potencials són himenòpters, i especialment abellots, que requereixen concentracions més grans que altres grups d'insectes (FAEGRI & PILL, 1979; KEVAN, 1984), tot i això, en alguns tàxons hem detectat una gran diversitat de visitants florals (cf. capítol 4). Cal tenir en compte, però, que concentracions molt elevades provoquen un augment de la viscositat, que pot reduir notablement la proporció d'ingestió de nèctar per part dels vectors (HARDER, 1986). Segons aquest autor, la concentració de sucre maximitza el guany d'energia neta per part de les abelles quan està per sota 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 allargar la duració de les visites, que indirectament governen la donació i recepció del pol·len (HARDER & CRUZAN, 1990). L'eficàcia del nèctar com a recompensa dependrà de la seva producció intrínseca, de

les condicions ambientals i de la freqüència de visites (PLEASANTS, 1981). Un altre factor que també 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 *Delphineae* (HARDER, 1983, 1986). De fet, els abellots prefereixen flors de mides similars a la longitud de les seves probòscides (HARDER, 1985).

En els tàxons en què hem tingut en compte la posició de la flor respecte a la producció de nèctar, és a dir, en els que hem realitzat les mesures de camp, s'entreveu una tendència a la reducció de la recompensa de baix a dalt de la inflorescència (cf. figures 2.13. i 2.14.). Aquesta disminució té lloc fonamentalment pel volum (directament relacionat amb la quantitat total de sucre) i, en canvi, no observem aquesta reducció en la concentració i, per aquest motiu, ja no l'hem representat. Aquest patró de secreció ja ha estat descrit en *A. columbianum* (BRINK & WET, 1980). Si incrementéssim el nombre de flors del mostratge probablement aquesta tendència es veuria més clara. Com que les flors maduren en sentit ascendent, podem extrapol·lar els resultats i dir que hi ha una correlació entre la recompensa i l'edat de la flor, ja postulada per PYKE (1978), BRINK & WET (1980) o WADDINGTON (1981) en *Delphineae*, i FAHN (1949) i CRUDEN (1976) en altres espècies. Aquest tipus de correlació, però, no sempre es dona en totes les plantes (PLEASANTS, 1983; GUITIAN *et al.*, 1995). El patró de secreció de nèctar pot tenir importància en el model de vol dels pol·linitzadors (cf. 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 quantitat de nèctar perquè el vector segueixi visitant aquella inflorescència o triï la flor en estadi femení (ZIMMERMAN, 1983a). En aquest sentit, HODGES & 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 nivell de comunitat, per exemple, la quantitat de recompensa pot influir en el grau de competència entre els pol·linitzadors, així com determinar quina espècie visita una determinada planta. A nivell individual, el volum de nèctar pot influir en la distància de vol dels vectors o el nombre de visites (ZIMMERMAN, 1983b). Els abellots, principals pol·linitzadors d'aquesta tribu (cf. capítol 4) són oportunistes i usen estratègies que maximitzin el guany d'energia neta (INOUE, 1978; PYKE, 1978a, 1978b; HARDER, 1986). Recol·lectaran constantment en *Delphineae* només si aquestes flors són una font relativament lucrativa respecte de les altres plantes (BRINK & WET, 1980). No obstant això, l'òptima producció de nèctar no ha de ser necessàriament la màxima. D'una banda, l'energia que inverteix la planta en la producció de nèctar no pot ser usada per a altres funcions. D'altra banda, si sembla que hi hagi una distància òptima d'encreuament en alguna d'aquestes espècies, com *D. nelsonii* (PRICE & WASER, 1979; WASER & PRICE, 1991b, 1994), i el volum de recompensa afecta la distància de vol dels vectors —com més nèctar, els vols són més curts—, aquesta recompensa haurà de tenir uns valors concrets que possibilitin aquesta distància d'encreuament.

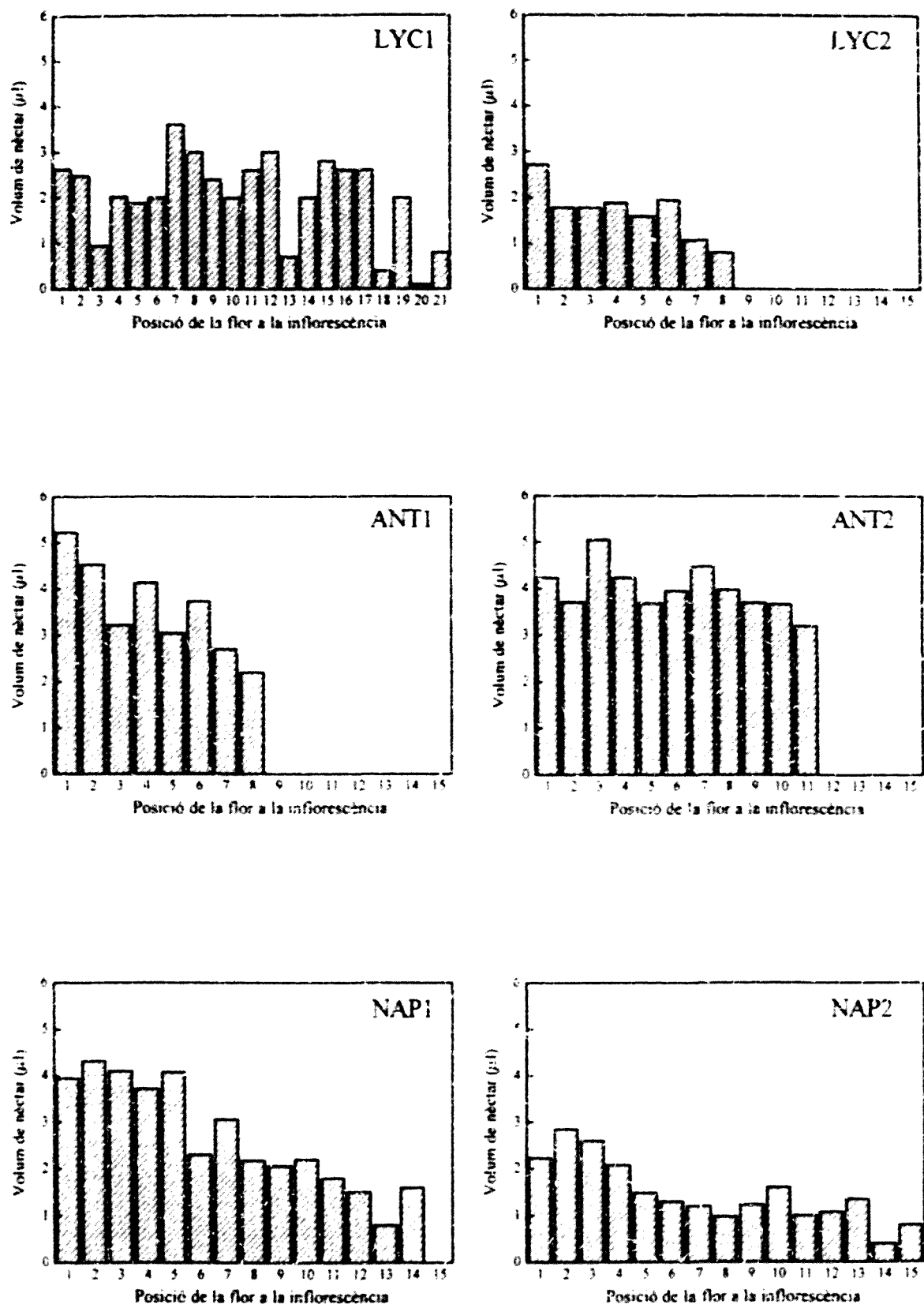


Figura 2.13. Variació del volum de nèctar (µl) al llarg de la inflorescència en *Aconitum*.

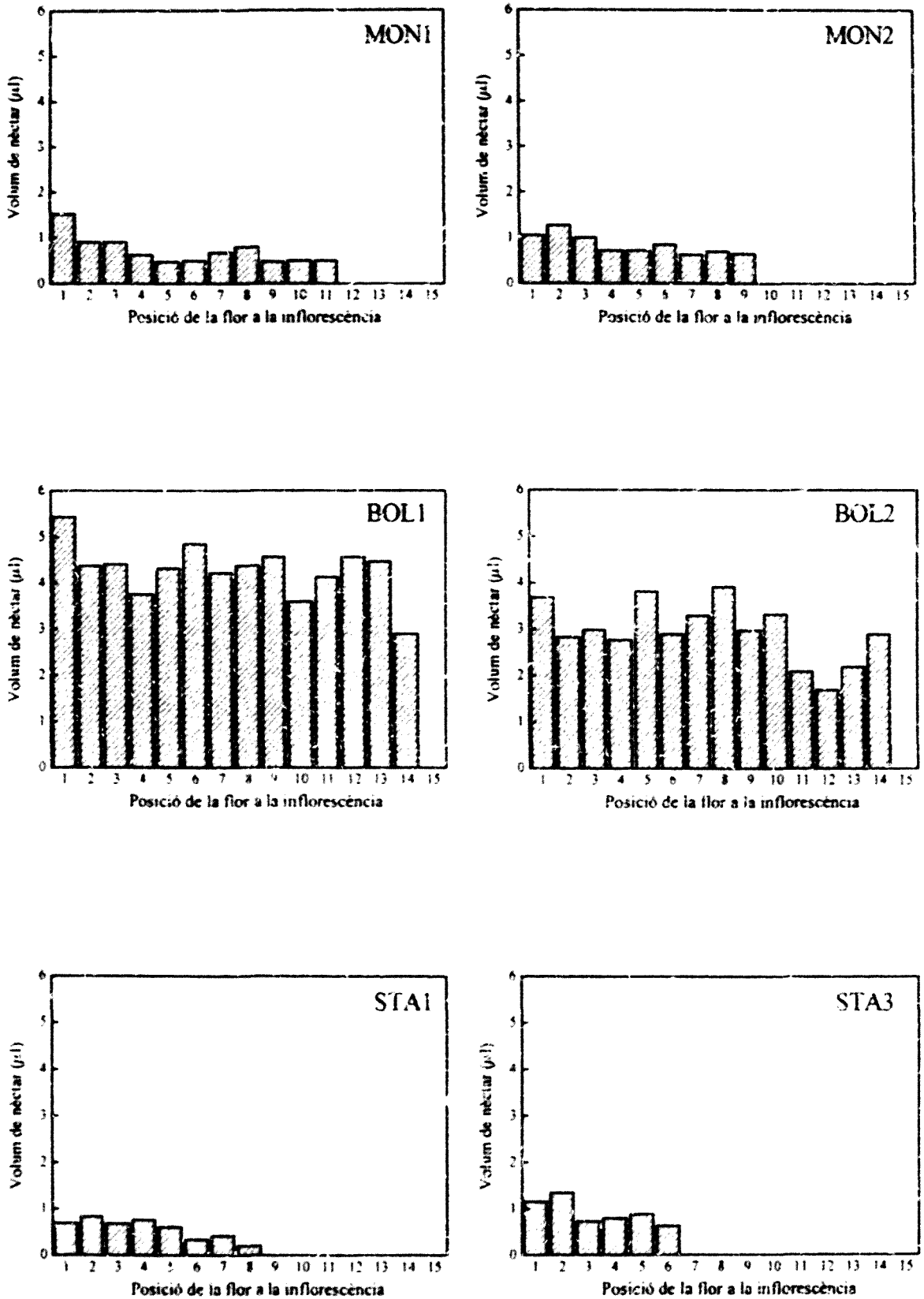


Figura 2.14. Variació del volum de nèctar (μl) al llarg de la inflorescència en *Delphinium*.

En algunes poblacions hem notat diferències notables de producció de nèctar d'una planta a una altra. L'evidència de mosaics en la distribució del nèctar, és a dir, zones o taques de plantes fredes (amb molt poca recompensa) i calentes (amb molta recompensa), que s'ha descrit en algunes espècies americanes (PLEASANTS & ZIMMERMAN, 1979; ZIMMERMAN, 1981, 1982; BRINK, 1982), és més aviat deguda al comportament dels abellots que a les mateixes plantes. Aquests visiten assíduament les taques més riques en nèctar. Aquest fet provoca la creació de veïnats més o menys isolats genèticament entre ells, ja que els vectors reduiran el flux de pol·len i, conseqüentment, el flux gènic a unes zones determinades. Aquesta hipòtesi pot comprovar-se mitjançant tècniques moleculars, com ara l'electroforesi d'isoenzims (cf. capítol 7).

Com a conclusió final d'aquest apartat hem de remarcar que en les *Delphineae*, l'especialització en la producció de nèctar, l'elevada quantitat i el disseny floral encaminat al fet que els vectors cerquin aquesta recompensa fa pensar que és la principal. Tot i així, la producció de pol·len és considerable i també actua com a recompensa, encara que pot afavorir els pol·linitzadors menys específics (cf. capítol 4).