



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

3. CICLES BIOLÒGICS

3.1. GENERALITATS

Les *Delphineae* són plantes herbàcies anuals, biennals o perennes (PAWLOWSKI, 1993; TAMURA, 1995) (cf. taula 3.1.). Tot el gènere *Aconitum* —a excepció d'*A. gymnandrum* Maxim., l'única espècie anual que viu a l'Himàlaia oriental (STAPF, 1907; LAUENER & TAMURA, 1978)— i la major part del gènere *Delphinium* (subgèneres *Delphinastrum* i *Oligophyllum*) són perennes, mentre que la resta del gènere (subgèneres *Staphisagria* i *Delphinium*), junt amb tot *Consolida* i *Aconitella*, són anuals. El caràcter anual és un tret que s'ha considerat filogenèticament més evolucionat (TRIFONOVA, 1990) i s'ha utilitzat per separar grups taxonòmics. Ara bé, cal fer uns petits matisos. D'una banda, el subgènere *Delphinium* conté una espècie perenne *D. balansae* i, de l'altra, les espècies del subgènere *Staphisagria* s'han descrit com a biennals (TAMURA, 1995).

Taula 3.1. PERCENTATGE D'ESPÈCIES SEGONS ELS TIPUS DE CICLE EN DELPHINEAE.

Gèneres	Anual	Biennal	Perenne
<i>Aconitum</i>	0,3	0	99,7
<i>Delphinium</i>	7,6	0,6	91,8
<i>Consolida</i>	100	0	0
<i>Aconitella</i>	100	0	0

(Estimació de la proporció d'espècies segons el criteri de TAMURA (1995), encara que aquest autor no considera la segregació del gènere *Aconitella*).

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

3.2. GERMINACIÓ

3.2.1. INTRODUCCIÓ

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

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

ANTECEDENTS EN LA TRIBU

L'estudi de la germinació i desenvolupament de les granes és un aspecte relativament poc conegut dins les *Delphineae*. Dins del gènere *Aconitum*, les escasses referències bibliogràfiques que hem trobat sobre la seva germinació i creixement són treballs molt recents i relacionats amb l'ús medicinal i ornamental d'aquestes plantes (NAUTIYAL & KAUSHIK, 1988; DONG & LI, 1992; RAWAT *et al.*, 1992; POZDOVA & BALMASOVA, 1994; KATSUKI *et al.*, 1994).

Potser el gènere en el qual ha estat més tractat aquest tema és en *Delphinium*, però, bàsicament per a les espècies ornamentals. A Anglaterra, un país amb gran tradició en jardineria i en el conreu de *Delphinium* amb finalitats ornamentals, la germinació ha estat

àmpliament estudiada en el grup de *D. elatum* i els seus híbrids i varietats de cultiu, així com en altres espècies com *D. grandiflorum* L., *D. nudicaule* o *D. cardinale*, entre d'altres (cf. *Delphinium Society Year Books*, 1986-1995; EDWARDS, 1981; HOLCOMB & BEATTIE, 1990). Fins i tot, existeix la *Delphinium Society* (BASSET, 1990), una associació d'especialistes d'encreuaments de *Delphinium*, d'intercanvi de granes, d'informació, de registres de noves varietats, etc. Les dades de les espècies silvestres són menys abundants. Alguns treballs tracten de les temperatures òptimes d'emmagatzematge i germinació (HARRINGTON, 1921; BARTON, 1932, 1935; THOMPSON, 1968; CARPENTER & BOUCHER, 1992), dormància (BASKIN & CLAUDE, 1968; BASKIN & BASKIN, 1974, 1994), germinació en anuals (BARBER, 1980), treballs comparatius (HOFFMAN, 1985), o l'ús de la biotecnologia per a la conservació i germinació de granes, en un projecte de recuperació de plantes silvestres amenaçades, entre les quals hi havia *D. exaltatum* Ait., una planta rara de l'estat d'Ohio (WOOLF, 1990).

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

3.2.2. MATERIAL I MÈTODES

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

Per a una correcta recol·lecció i per eliminar fonts d'error en l'estimació de la capacitat germinativa de les granes, cal tenir en compte que hagin assolit el grau de maduresa externa adient. Per tant, és recomanable recollir-les quan els fol·licles són dehiscents (si encara no s'han dispersat les granes) o, en tot cas, quan estan molt a punt d'obrir-se. Els fol·licles madurs es reconeixen perquè prenen una coloració groc pàl·lid, semblant al color de la palla.

Un altre aspecte que cal tenir molt present per evitar la pèrdua de poder germinatiu és la conservació del material fins al moment de la sembra. EDWARDS (1981) apunta que sovint l'èxit de la germinació de les llavors de *Delphinium* ornamentals depèn del seu emmagatzematge. Cal mantenir-les al refrigerador (no al congelador), ja que el fred les preserva i, fins i tot, poden aguantar força anys, mentre que la calor les deteriora considerablement. BASSET (*in litt.*) corrobora aquesta idea i creu que amb tres setmanes de refrigeració a 4°C, ja n'hi ha prou per obtenir percentatges de germinació de l'ordre del 80-90

%. CARPENTER & BOUCHER (1992) consideren que, a part de la temperatura de conservació, la humitat relativa també influeix en la germinació de les granes de *Delphinium x cultorum*. Aquestes toleren baixes temperatures, però no per sota dels 0°C, encara que alguns cultivars responen de manera diferent. Segons aquests darrers autors, les condicions òptimes són 5°C i una humitat relativa del 30-50 %, per aconseguir una germinació amb taxes més altes, més ràpida i més uniforme. THOMPSON (1968), en vuit espècies perennes de *Delphinium*, sosté que cal guardar les granes a temperatura ambiental i sotmetre-les a un tractament de fred (a 2°C) tres o quatre setmanes abans de la sembra. SMRECIU *et al.* (1988), en proves de germinació de 41 espècies herbàcies perennes d'altres gèneres, conserva les granes a 3-6°C.

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

No hem dut a terme cap tipus de pretractament (excepte algunes proves d'escarificació en placa de Petri), ni la utilització de cap fitohormona perquè volíem estudiar la germinació en condicions naturals. No obstant això, se'n poden realitzar diversos tal com descriuen AYERBE & CERESUELA (1982), que van assajar la germinació en 340 espècies endèmiques de la península Ibèrica, Balears i Nord-àfrica, indicant-ne en cada cas les condicions òptimes.

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

GERMINACIÓ EN PLACA DE PETRI

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

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

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

GERMINACIÓ EN GERMINADORS

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

Per dur a terme un millor control de la quantitat de granes germinades i poder efectuar un seguiment en el temps de l'aparició dels cotilèdons i del desenvolupament de la primera fulla, s'han emprat germinadors de plàstic negre (cosa que afavoreix la retenció de calor) i perforats per la base (per a un millor drenatge de l'aigua). Per potenciar la retenció d'humitat i calor, factors molt importants en l'estimulació de la germinació de les granes, es recomana soterrar parcialment els germinadors i tapar-los amb un protector de plàstic durant les tres o quatre primeres setmanes. Durant l'etapa inicial s'han de mantenir ben humits i, per això, el reg ha estat freqüent i per aspersió, ja que les plàntules són estructures molt fràgils. Quan tenen 3-5 fulles, es poden traspasar a testos (de 13 a 17 cm de diàmetre, segons l'espècie).

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

GERMINACIÓ PROVES DE CAMP

Les proves de camp s'han dut a terme amb les plantes d'alta muntanya: els 3 acònits de la vall d'Eina i les dues localitats de *D. montanum*. La data d'inici de la sembra fou el 20 d'octubre de 1993 a la vall d'Eina i el 12 d'octubre de 1993 al Cadí. Es van col·locar les granes (que havien estat recollides al mateix estiu o a principis de tardor) dins de germinadors de plàstic, que es van omplir amb la mateixa terra de la localitat, a diferents profunditats i

algunes es van dispersar pels voltants. L'observació dels resultats es va realitzar de manera puntual, atesa la llunyania de les poblacions, el 19 de maig de 1994 a la vall d'Eina i el 5 de juny de 1994 pel Cadí, poc després de la fosa de neu. Desconeixem si altres plàntules germinaren amb anterioritat i no sobrevisqueren i també desconeixem la germinació de noves plàntules en dates posteriors.

3.2.3. RESULTATS

A les taules 3.2., 3.3. i 3.4. es detallen els resultats de les taxes de germinació obtingudes en placa de Petri (tant al laboratori, com a l'hivernacle), en germinadors i en les proves de camp, respectivament. A la taula 3.4. també s'indica el percentatge de mortalitat dels cotilèdons durant el primer mes i el percentatge de granes que van sofrir el fenomen que hem anomenat *eclosió tardana dels cotilèdons*. De vegades, algunes granes tot just germinades només desenvolupen la radícula mentre que els cotilèdons resten entre tres i set dies amagats dins la testa, que costa que es desprengui i pot dificultar el bon desenvolupament de la plàntula. En la majoria d'ocasions, però, la mateixa empenta d'aquestes petites fulletes acaba vencent la resistència que oposa la coberta. Ho hem detectat de forma més acusada en *D. staphisagria*, *D. pictum* i *D. verdunense*. En els dos primers, la coberta és més gruixuda i, probablement, costa més de trencar-se.

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

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

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

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

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

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

Taula 3.2. RESUM DELS DIVERSOS ASSAIGS DE GERMINACIÓ EN PLACA DE PETRI.

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

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

Taula 3.2. (cont.) RESUM DELS DIVERSOS ASSAIGS DE GERMINACIÓ EN PLACA DE PETRI.

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

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

Taula 3.3. RESULTATS DE LES TAXES DE GERMINACIÓ EN GERMINADORS.

Espècie	Procedència, any de recollida	Cicle vital	Data sembra	N grans sembrades	Germinació N (%)	% Mortalitat cotil·ledons	% Eclousió tardana
<i>A. lycocotum</i>	(LYC1), 1993	perenne	26/10/93	60	0 (0 %)	—	—
<i>A. anthora</i>	(ANT1), 1993	perenne	26/10/93	60	0 (0 %)	—	—
<i>A. napellus</i>	(NAP1), 1993	perenne	26/10/93	60	0 (0 %)	—	—
<i>D. montanum</i>	(MON1), 1993	perenne	24/11/93	90	6 (6,6 %)	0	0
	(MON1), 1994	perenne	13/9/94	126	6 (4,8 %)	66,6	0
<i>D. elatum</i>	jardí botànic Upsala, 1988	perenne	20/12/93	35	27 (77,1 %)	18,5	14,6
	jardí botànic Upsala, 1988	perenne	20/10/94	126	56 (44,4 %)	3,5	0
<i>D. ornamentals</i>	Delphinium Society, 1993	perenne	24/11/94	60	40 (66,6 %)	5	0
<i>D. bolasi</i>	(BOL1), 1993	perenne	30/11/93	60	0 (0 %)	—	—
	(BOL1), 1994	perenne	20/10/94	126	3 (2,3 %)	0	33
	(BOL2), 1993	perenne	30/11/93	60	0 (0 %)	—	—
	(BOL2), 1994	perenne	20/10/94	126	26 (20,6 %)	3,8	0
<i>D. emarginatum</i>	(EMA1), 1992	perenne	30/11/93	30	4 (13,2 %)	0	0
<i>D. sylvaticum</i>	(SYL1), 1992	perenne	24/11/93	108	27 (25 %)	7,4	11,1
<i>D. staphisagria</i>	(STA1), 1993	anual-biennal	24/11/93	108	16 (14,8 %)	12,5	18,7
	(STA1), 1994	anual-biennal	13/9/94	126	18 (14,2 %)	0	9,1
	(STA1), 1994	anual-biennal	13/12/94	60	22 (36,6 %)	0	11,1
	(STA2), 1994	anual-biennal	13/9/94	126	7 (5,5 %)	0	0
	(STA3), 1995	anual-biennal	28/5/95	180	9 (5 %)	33,3	0
<i>D. pictum</i>	(PIC1), 1991	anual-biennal	20/1/92	144	125 (86,8 %)	6,4	1,6
	(PIC1), 1991	anual-biennal	24/11/93	60	29 (48,3 %)	3,4	0
	(PIC1), 1991	anual-biennal	13/9/94	126	80 (63,5 %)	7,5	3,7
	(PIC1), 1990	anual-biennal	24/11/93	60	0 (0 %)	—	—
	(PIC2), 1991	anual-biennal	20/1/92	186	139 (74,7 %)	7,2	2,2
	(PIC2), 1995	anual-biennal	24/11/93	96	36 (37,5 %)	0	2,7
	(PIC2), 1994	anual-biennal	20/10/94	126	65 (51,5 %)	1,5	9,2
<i>D. verdunense</i>	(VER1), 1991	anual	20/1/92	171	121 (70,8 %)	8,3	1,6
	(VER1), 1992	anual	24/11/93	30	0 (0 %)	—	—
	(VER1), 1993	anual	24/11/93	72	48 (66,6 %)	29,1	2
	(VER1), 1994	anual	13/9/94	126	64 (50,7 %)	7,8	3,1
	(VER2), 1991	anual	20/1/92	174	102 (58,6 %)	17,6	5,9
	St Boi de Iluçanès, 1992	anual	24/11/93	30	0 (0 %)	—	—
	(VER3), 1995	anual	24/11/93	36	22 (61,1 %)	13,6	0
	(VER3), 1994	anual	13/9/94	126	62 (49,2 %)	3,2	1,6
<i>D. gracile</i>	(GRA1), 1994	anual	13/9/94	126	28 (22,2 %)	7,1	0
	(GRA1), 1994	anual	20/10/94	126	84 (66,6 %)	1,2	2,4
	(GRA3), 1994	anual	14/12/94	42	27 (64,2 %)	0	0
	(GRA2), 1994	anual	14/12/94	42	31 (73,8 %)	0	0
<i>D. cossonianum</i>	(COS1), 1989	anual	20/12/93	330	0 (0 %)	—	—
	(COS1), 1994	anual	13/9/94	126	31 (24,6 %)	6,4	0
	(COS1), 1994	anual	18/11/94	84	24 (28,5 %)	0	0
<i>D. halansae</i>	(BAL1), 1994	perenne	13/9/94	126	42 (33 %)	0	2,3
<i>D. obcordatum</i>	(OBC1), 1994	anual	13/9/94	126	40 (31,7 %)	7,5	0
<i>D. macropetalum</i>	(MAC1), 1994	anual	13/9/94	126	13 (10,3 %)	30,7	0
<i>D. favargerii</i>	(FAV1), 1994	anual	13/12/94	126	83 (65,8 %)	2,4	0
	(FAV2), 1994	anual	13/9/94	126	31 (24,6 %)	0	0
	(FAV2), 1994	anual	13/12/94	63	47 (74,6 %)	4,2	0
	(FAV3), 1994	anual	13/9/94	176	22 (12,4 %)	4,5	4,5
	(FAV3), 1994	anual	13/12/94	63	50 (79,3 %)	2,0	0
<i>C. mauritanica</i>	(MAU1), 1994	anual	20/10/94	189	11 (5,8 %)	0	0
	(MAU1), 1994	anual	13/12/94	126	44 (34,9 %)	0	5,5
	(MAU2), 1994	anual	20/10/94	63	5 (7,9 %)	0	0
	(MAU2), 1994	anual	20/10/94	126	19 (14,2 %)	0	0
	(MAU2), 1994	anual	13/12/94	126	47 (37,3 %)	0	4,2
<i>C. pubescens</i>	(PUB1), 1994	anual	13/9/94	126	67 (53,1 %)	8,9	5,9
<i>C. ajacis</i>	(AJA1), 1993	anual	24/11/93	108	62 (57,4 %)	4,8	0
	(AJA1), 1993	anual	20/10/94	126	50 (39,6 %)	0	4
	(AJA1), 1994	anual	20/10/94	252	68 (26,5 %)	1,4	4,4

Taula 3.4. RESULTATS DELS ASSAIGS DE GERMINACIÓ AL CAMP.

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

* el segon nombre significa el nombre de plàntules que van germinar fora dels germinadors, ja que en vam afegir algunes directament sobre el terreny. En una visita a les poblacions al cap d'un any (el 1995) es van observar que havien germinat algunes granes l'any següent: 8 i 12 plàntules en dos germinadors de *D. montanum* del Cadi (MON2).

Pel que fa al subgènere *Delphinium*, *D. verdunense*, *D. gracile* i *D. fuvargeri* són els que presenten, en general, majors percentatges de germinació. De les *Consolida* assajades, germinen millor *C. pubescens* i *C. ajacis* que *C. mauritanica*, però llurs taxes són d'ordre similar a les altres anuals, i també semblants als resultats reportats per S. ENSSON & WIGREN (1986) en *C. regalis*.

En les granes recol·lectades en anys anteriors al de sembra, es detecta una pèrdua de poder germinatiu que en alguns casos pot esdevenir del 100 % d'un any per l'altre com té lloc, per exemple, en dues poblacions de *D. verdunense*, de Castelló de Tor (VER3) i de Sant Boi de Lluçanès (cf. taula 3.3.). No obstant això, *D. pictum* de Bóquer (PIC1) s'ha conservat força temps potser pel fet de presentar unes granes més grans i endurides, que fa que l'embrió es conservi en millors condicions. Aquestes dades no es poden tenir com a irrefutables ja que pot influir també, com indicàvem anteriorment, la conservació tal com s'ha demostrat en algunes granes de *D. pictum* no guardades a la nevera que han perdut el poder germinatiu de manera notable. BLANCHÉ (1991) manté que la pèrdua de poder germinatiu pot ser degut a l'enranciment d'olis que contenen aquestes granes.

En la taula 3.5. es detallen els dies en què té lloc l'emergència dels cotilèdons, l'aparició de la primera fulla i l'eclosió de la primera flor a partir de la sembra d'alguns tàxons en què ha germinat un nombre de plàntules suficient per realitzar un seguiment en el temps. Aquests diferents comportaments de les espècies es poden visualitzar a les corbes dels gràfics de la figura 3.1. (vegeu apartat 3.3.). Només hem inclòs un gràfic per espècie, perquè les diferències interpoblacionals són petites.

Taula 3.5. ESTUDI DE LA GERMINACIÓ I DESENVOLUPAMENT AL LLARG DEL TEMPS.

TÀXONS (codi població, data sembra)	GERMINACIÓ			PRIMERA FULLA			PRIMERA FLOR		
	N	(interval)	m ± ES	N	(interval)	m ± ES	N	(interval)	m ± ES
<i>D. montanum</i> (MON1, 13/9/94)	6	(25 - 269)	145,83 ± 44,75	6	(48 - 294)	170,83 ± 44,64	--	--	--
<i>D. bolosii</i> (BOL2, 20/10/94)	26	(106 - 123)	114,35 ± 1,00	26	(130 - 156)	144,58 ± 1,14	--	--	--
<i>D. sylvaticum</i> (SYL1, 24/11/93)	27	(34 - 83)	48,41 ± 2,01	27	(71 - 101)	85,15 ± 1,32	--	--	--
<i>D. staphisagria</i> (STA1, 24/11/93)	16	(34 - 73)	53,63 ± 2,91	16	(55 - 96)	75,81 ± 3,11	16	(186 - 203)	193,68 ± 1,17
<i>D. staphisagria</i> (STA1, 13/9/94)	18	(32 - 99)	64,32 ± 4,86	18	(45 - 103)	71,05 ± 3,16	18	(231 - 260)	248,45 ± 1,91
<i>D. staphisagria</i> (STA1, 13/12/94)	22	(56 - 100)	77,11 ± 2,27	22	(76 - 113)	95,89 ± 2,04	22	(172 - 218)	194,33 ± 4,04
<i>D. pictum</i> (PIC1, 20/1/92)	125	(28 - 53)	35,03 ± 0,39	118	(49 - 77)	59,98 ± 0,64	50	(145 - 190)	172,30 ± 1,09
<i>D. pictum</i> (PIC1, 24/11/93)	29	(36 - 53)	40,86 ± 0,40	29	(62 - 88)	70,34 ± 1,57	--	--	--
<i>D. pictum</i> (PIC1, 13/9/94)	80	(20 - 51)	35,80 ± 0,55	80	(35 - 71)	42,90 ± 0,67	39	(236 - 261)	246,26 ± 0,90
<i>D. pictum</i> (PIC2, 20/1/92)	139	(28 - 59)	41,17 ± 0,47	129	(51 - 85)	68,12 ± 0,73	35	(168 - 207)	187,02 ± 1,15
<i>D. pictum</i> (PIC2, 24/11/93)	36	(31 - 57)	38,13 ± 1,16	30	(54 - 79)	65,53 ± 1,14	--	--	--
<i>D. verdunense</i> (VER1, 20/1/992)	121	(21 - 56)	29,83 ± 0,66	116	(35 - 83)	47,83 ± 0,85	26	(159 - 204)	177,35 ± 2,68
<i>D. verdunense</i> (VER2, 20/1/92)	102	(21 - 49)	28,66 ± 0,59	95	(35 - 59)	42,90 ± 0,56	50	(147 - 195)	164,52 ± 1,84
<i>D. verdunense</i> (VER3, 24/11/93)	22	(22 - 53)	28,90 ± 1,54	21	(36 - 79)	44,48 ± 2,01	--	--	--
<i>D. gracile</i> (GRA1, 20/10/94)	84	(12 - 23)	15,29 ± 0,26	82	(22 - 34)	25,73 ± 0,27	69	(196 - 239)	212,16 ± 1,03
<i>D. cosubianum</i> (COS, 13/9/94)	31	(10 - 32)	18,68 ± 1,29	29	(24 - 42)	28,00 ± 1,52	29	(192 - 226)	206,97 ± 1,78
<i>D. balansae</i> (BAL1, 13/9/94)	42	(14 - 80)	30,90 ± 1,83	42	(26 - 101)	43,33 ± 2,15	25	(244 - 292)	270,60 ± 2,64
<i>C. obcordatum</i> (OBC1, 13/9/94)	40	(14 - 31)	18,88 ± 0,78	37	(22 - 44)	28,32 ± 0,89	23	(232 - 271)	250,83 ± 1,83
<i>D. favargeri</i> (FAV2, 13/9/94)	31	(13 - 31)	17,84 ± 1,05	31	(20 - 39)	26,23 ± 1,08	31	(211 - 267)	246,19 ± 2,72
<i>D. favargeri</i> (FAV3, 13/9/94)	22	(14 - 31)	21,05 ± 1,50	21	(22 - 40)	30,38 ± 1,54	22	(229 - 260)	249,75 ± 1,62
<i>C. mauritanica</i> (MAU1, 13/12/94)	44	(21 - 49)	30,32 ± 1,07	43	(43 - 58)	48,23 ± 0,71	25	(109 - 184)	158,79 ± 2,23
<i>C. mauritanica</i> (MAU2, 13/12/94)	47	(20 - 55)	28,45 ± 0,94	47	(40 - 70)	47,40 ± 0,87	45	(112 - 186)	160,21 ± 1,84
<i>C. pubescens</i> (PUB1, 13/9/94)	67	(12 - 57)	17,35 ± 1,08	54	(22 - 65)	30,33 ± 1,10	54	(201 - 263)	240,89 ± 1,99
<i>C. apactis</i> (AJA1, 24/11/93)	62	(19 - 42)	24,21 ± 0,44	61	(34 - 52)	41,95 ± 0,53	59	(133 - 168)	151,38 ± 0,91

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

Quant al període de germinació, s'observa una tendència de les espècies perennes (les poques que han germinat) a ser molt més lentes que les anuals, entre les quals, la sèrie *Pentagyna* és la que fa el desenvolupament més ràpid i en una major proporció, cosa que denota que es tracta d'un grup vigorós, força ben adaptat a les condicions mediterrànies. *D. bolosii* triga gairebé tres mesos a germinar. *D. montanum*, com ja hem indicat anteriorment, presenta un segon pic de germinació, que correspon a l'època de desglaç de la neu en les poblacions naturals. Ei subgènere *Staphisagria*, respecte al subgènere *Delphinium*, presenta un període de germinació més llarg, clarament major en *D. staphisagria* (50-70 dies) que en *D. pictum* (35-40 dies), i aquest, al seu torn, més gran que la resta d'anuals (15-30 dies), sent *D. verdunense* i *D. balansae* els més lents, mentre que la resta de *Delphinium* anuals presenten pics de germinació molt accentuats. Dins les anuals del gènere *Delphinium* hi ha una correlació força clara entre el període de germinació i la mida de la grana. Les *Consolida* tenen un comportament similar a les anuals del subgènere *Delphinium*. *C. pubescens* és molt més ràpida a germinar que les altres dues espècies assajades, amb un període de 10-20 dies, que coincideix amb els resultats reportats per SVENSSON & WIGREN (1986) en *C. regalis*. Segons aquests autors, com més velles són les granes, tendeixen a germinar més ràpid.

3.2.4. DISCUSSIÓ

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

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

Tant pel que fa a les taxes de germinació com pel que fa al desenvolupament en el temps, s'evidencia un comportament força diferent entre els tàxons anuals i perennes. De fet, sembla lògic pensar que les espècies anuals, la supervivència i perpetuació de les quals depèn exclusivament de la grana, germinen molt millor que les perennes i de forma més ràpida, ja que han de completar el cicle en un any, mentre que les altres, car algunes ho aconsegueixen, no sempre floreixen el primer any. En *D. virescens* Nutt., espècie perenne americana, per exemple, han de passar diversos anys per assolir la floració (BASKIN & BASKIN, 1974), com alguns acònits de cicle molt llarg (RAWAT *et al.*, 1992). Però a part d'aquesta necessitat vital de germinació de les anuals, l'ecologia de la major part d'aquestes —plantes ruderals i arvenses, considerades males herbes de camps de conreu i rostolls, erms, talussos— les del Marroc —que colonitzen indrets encara més estèpics, amb unes condicions de temperatura i dèficit hídric molt més extrems i acusats— o en el subgènere *Staphisagria* —que requereix un grau de nitrofilia important—, pressuposa una gran capacitat germinativa per colonitzar i vèncer la competència amb d'altres espècies o les condicions ambientals. Tanmateix, alguns tàxons nord-americans han estat molt perseguits amb herbicides pels problemes que causaven al bestiar (TORELL & HAAS, 1963; CRONIN & NIELSEN, 1972, 1978; CRONIN, 1974; CRONIN *et al.*, 1976, 1977; RALPHS & TURNER, 1989; MICKELSEN *et al.*, 1990; RALPHS *et al.*, 1990, 1992; TURNER *et al.*, 1992; BUNDERSON *et al.*, 1995). Les espècies de distribució àmplia i elevada adaptabilitat a condicions ecològiques diferents com *C. ajacis* tenen un creixement i desenvolupament millor que les espècies de distribució restringida a hàbitats més secs (TRIFONOVA, 1986). El subgènere *Staphisagria*, tot i que creix en indrets força nitròfils i alterats, a causa de les condicions canviants, sovint presenta metapoblacions inestables i

fugaces, fet encara més accentuat en *D. pictum*, que és endèmic i pot esdevenir un gran problema per a la seva conservació (GUYOT & MURACCIOLE, 1995)

Aquesta dicotomia entre anuals i perennes ja va ser intuïda per BLANCHÉ (1991) en espècies del gènere *Delphinium*, en les quals germinaven millor les anuals (*D. verdunense* o *D. pictum*) que les perennes, coincidint amb les observacions d'EDWARDS (1981). En la mateixa línia, EPLING & LEWIS (1952) van demostrar la baixa capacitat germinativa d'alguns tàxons que pertanyien a la secció *Delphinastrum* (tots perennes), ja que durant sis anys d'experiments només van aconseguir fer germinar 76 individus de 331.000 granes. Altres autors, però, assolixen percentatges més alts en perennes, per exemple, JANKUN (1968) parla d'un 74 % en *D. grandiflorum* o CRONIN & NIELSEN (1978), que obtenen un 70-90 % de germinació en *D. barbeyi*, encara que només en sobreviu un 28 %. THOMPSON (1968) obté resultats ben diversos depenent de les condicions. SMRECIU *et al.* (1988) demostra en altres espècies perennes que poden presentar taxes força altes, encara que en algunes d'aquestes havia aplicat diversos pretractaments. El desenvolupament també és marcadament més lent en les perennes, ja que no sempre assolixen la floració. També s'evidencia aquesta tendència en *D. balansae*, tot i pertànyer al subgènere *Delphinium*.

Els acònits assajats, en general, ens han donat taxes de germinació molt baixes, coincidint amb els resultats d'ANGOSTO *et al.* (1990) per *A. nevadense* (= *A. burnatii*, molt proper filogenèticament a *A. napellus*). Però això pot dependre, en gran mesura, del tàxon o de les condicions. NAUTIYAL & KAUSHIK (1988) troben taxes elevadíssimes de més del 92% en *A. heterophyllum*, que viu a 3.600 m i nosaltres vam observar una elevada germinació al camp, amb nombroses plàntules, en una població de ias Honfrias (Salamanca) d'*A. napellus* subsp. *castellanicum*. Les plantes d'alta muntanya probablement requereixen tractaments de fred (AYERBE & CERESUELA, 1982), encara que en *A. japonicum* (KATSUKI *et al.*, 1994) les gibberel·lines són més efectives per trencar la dormància que el fred. BASKIN & BASKIN (1994) demostren que les baixes temperatures són necessàries per estimular el creixement de l'embrió en *D. virescens*. SVENSSON & WRIGEN (1986) també ho afirmen per *C. regalis*.

Moltes espècies perennes i en bona part les d'alta muntanya, presenten l'anomenat fenomen de la dormància (BASKIN & CLAUDE, 1968; BASKIN & BASKIN, 1974, 1994), deguda, fonamentalment, al lent desenvolupament de l'embrió. Aquest fet és de vital importància per tal d'evitar germinacions fora de temps, que resultarien del tot inviables en les condicions adverses dels ambients alpins i subalpins, principalment perquè estan coberts de neu. Així, és fàcil entreveure com el total desenvolupament de l'embrió coincideix en el temps amb el període més desfavorable, de tal manera que l'embrió no és totalment viable fins que les condicions ambientals són òptimes. Aquest fet podria explicar un comportament tant diferent entre les plantes d'alta muntanya i les de zones altitudinalment més baixes.

Aquests fenòmens de dormància, que es podrien catalogar com una dispersió en el temps, d'una banda, permeten mantenir la capacitat de germinació. D'altra banda, també poden ser una possible estratègia per escapar de la competència d'altres espècies. Per exemple, *D. pictum* subsp. *requieni* de les leras acumula les granes al banc de granes (*seed-bank*) per

germinar quan apareix una clariana, les quals es produeixen de manera natural després d'un incendi (LOISEL *et al.*, 1995). La supervivència d'aquestes granes s'ha estimat en uns 100 anys. Aquesta propietat s'ha utilitzat per gestionar l'endemisme.

A la vista dels resultats, les condicions semblen força importants en aquest grup de plantes per assolir un bon èxit germinatiu. Recapitulant, d'una banda, és fonamental una correcta conservació, millor en fred (a 4°C), però no congelades. D'altra banda, germinen millor si són del mateix any, ja que, amb el temps, el poder germinatiu minva progressivament (CRONIN & NIELSEN, 1978; SVENSSON & WIGREN, 1986; TRIFONOVA, 1986). En algunes ocasions, hem comprovat empíricament que les dates d'inici de la sembra també poden influir en els resultats. El període òptim és la tardor, quan ha disminuït la calor de l'estiu, però les taxes de germinació són més elevades si transcorre un període de temps —a causa de la dormància o perquè l'embrió no està del tot madur— d'uns cinc o sis mesos després de la seva recol·lecció, idea que comparteixen THOMPSON (1968), BASKIN & BASKIN (1974, 1994) i TRIFONOVA (1986) (vegeu els resultats de les dues sèmres de *D. staphisagria*, *D. gracile*, *D. cossonianum* i *D. favargerii* a la taula 3.3.), mentre que EL-GAMASSY & NADA (1974) opinen que el millor mes per a les espècies anuals és l'agost.

Pel que fa a la temperatura de germinació, tot i que pot variar lleument segons el tàxon, sembla que hi ha consens entre els diversos autors en l'existència d'unes temperatures òptimes que oscil·len en un interval de 8 a 15°C o alternants (HARRINGTON, 1921; BARTON, 1932, 1935; BASKIN & BASKIN, 1974, 1994; EDWARDS, 1981; TRIFONOVA, 1986; CARPENTER & BOUCHER, 1992; KATSUKI *et al.*, 1994), i a temperatures superiors als 25°C pràcticament no germinen. Quant a les condicions de llum i foscor, hem trobat referències contradictòries: segons HOFFMAN (1985) germinen millor en foscor que en llum, NAUTIYAL & KAUSHIK (1988) opinen tot el contrari, mentre que CARPENTER & BOUCHER (1992) mantenen que aquest factor no influeix. Aquests autors van assajar amb diferents espècies de *Delphineae*, cosa que ens porta a concloure que cada tàxon requereix les seves pròpies condicions. En les nostres proves en placa de Petri no hem notat grans diferències respecte a aquesta variable, i a l'hivernacle estaven soterrades i sotmeses a les variacions cíclics pròpies del dia.

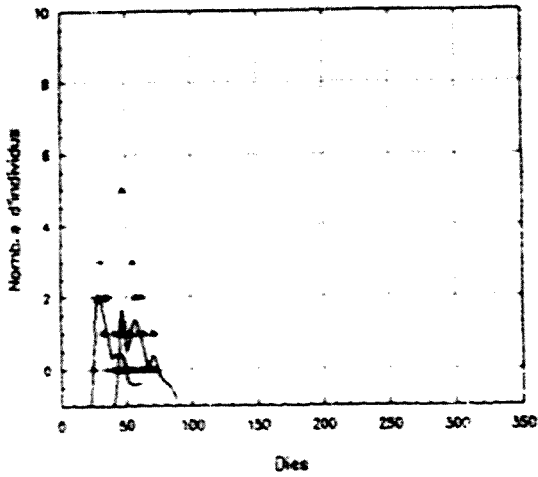
En les espècies que hem assajat, hem trobat una diferència prou remarcable entre els resultats de les taxes de germinació en placa de Petri i en els germinadors a l'hivernacle, podríem aventurar algunes hipòtesis per explicar l'efecte de la terra, com ara la presència de microorganismes en el sòl que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

3.3. DESENVOLUPAMENT

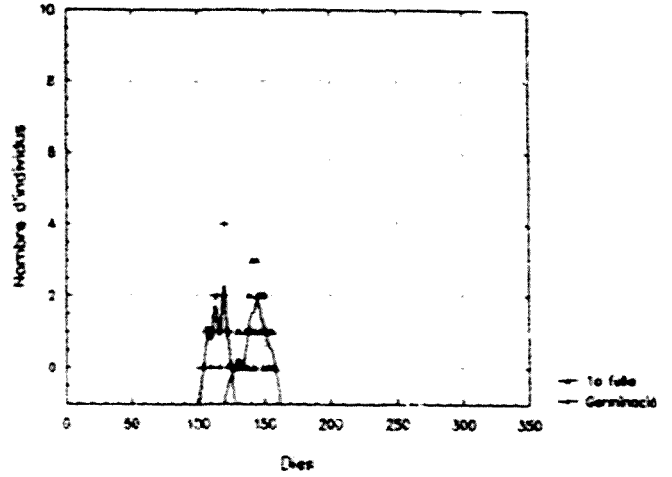
A partir de les granes germinades es va realitzar un seguiment en el temps de les plàntules, controlant l'emissió de la primera fulla, el ritme de formació de la roseta i l'antesi de la primera flor. Les dades es troben a la taula 3.5. i els gràfics de la figura 3.1.

SUBGÈNERES *OLIGOPHYLLON* I *DELPHINASTRUM* (PERENNES)

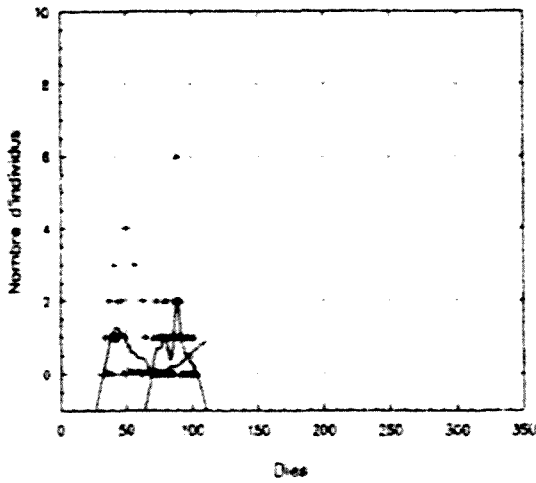
a) *D. elatum*



b) *D. bolosii*

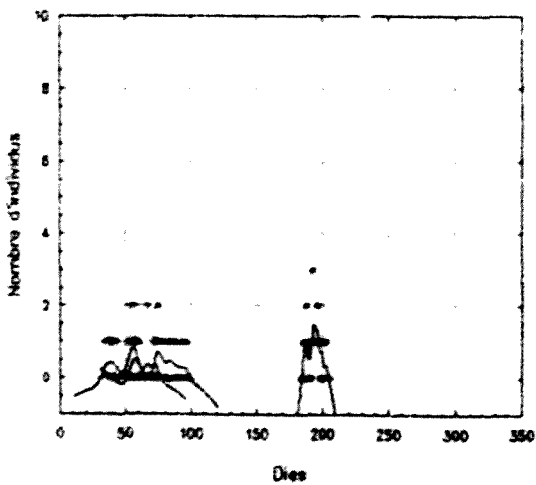


c) *D. sylvaticum*



SUBGÈNERE *STAPHISAGRIA* (ANUALS / BIENNALS)

d) *D. staphisagria*



e) *D. pictum*

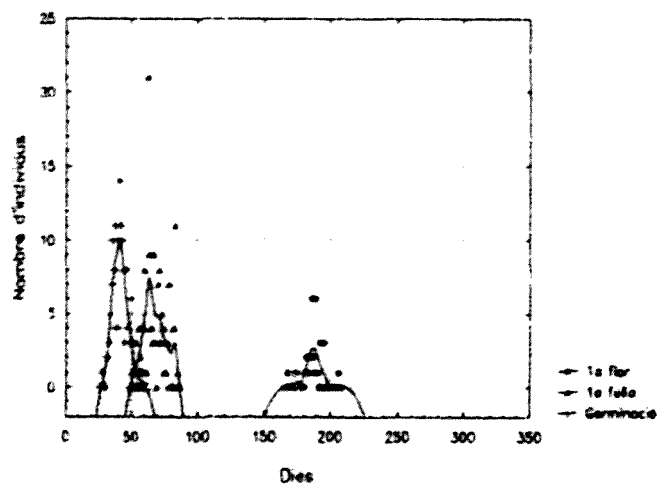
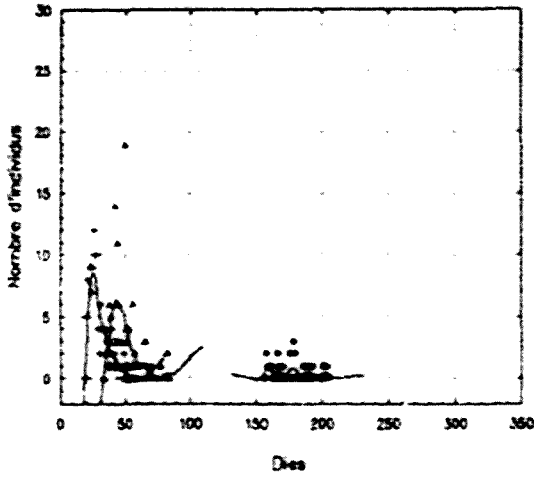


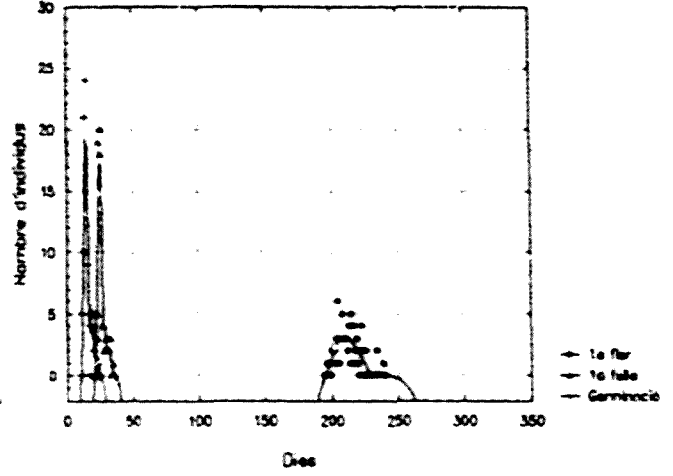
Figura 3.1. Germinació i desenvolupament en la tribu *Delphineae*.

SUBGÈNERE *DELPHINIUM* (ANUALS)

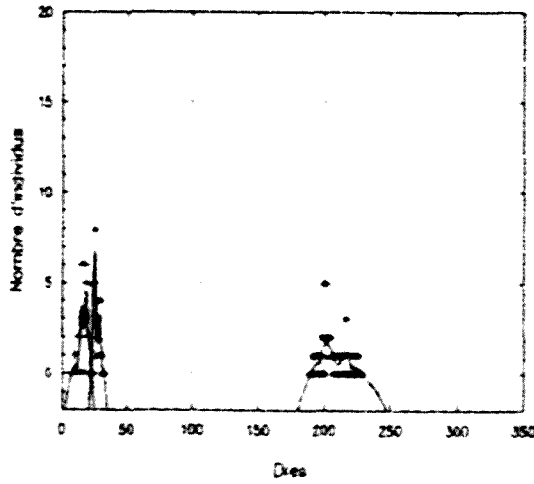
f) *D. verdunense*



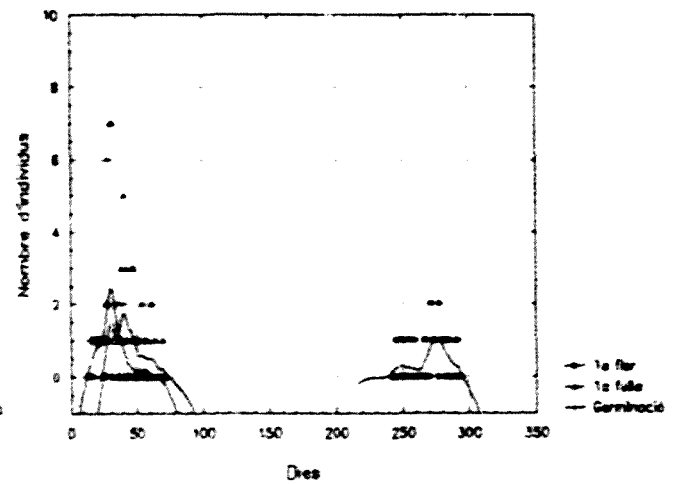
g) *D. gracile*



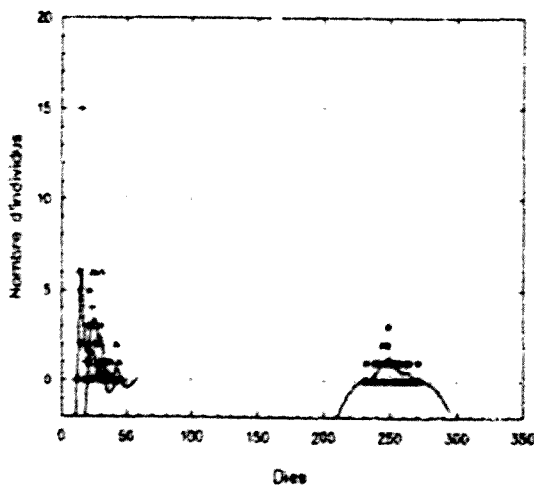
h) *D. cossonianum*



i) *D. balansae*



j) *D. obcordatum*



k) *D. favargeri*

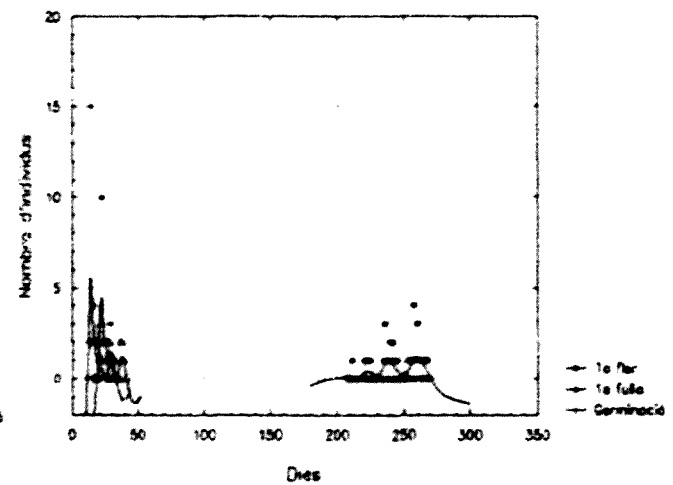


Figura 3.1. (cont.) Germinació i desenvolupament en la tribu *Delphineae*.

CONSOLIDA

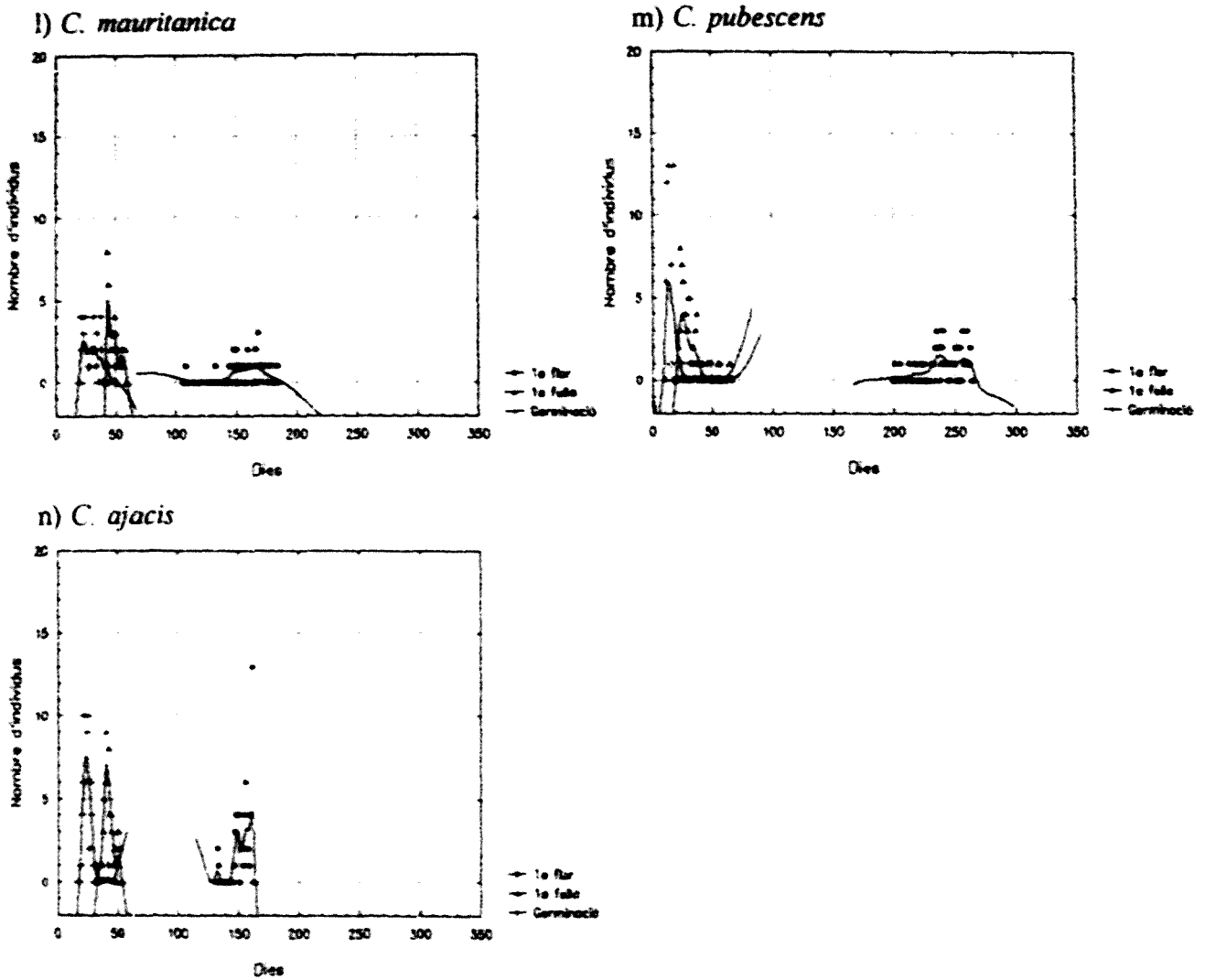


Figura 3.1. (cont.) Germinació i desenvolupament en la tribu *Delphineae*.

Pel que fa a l'aparició de la primera fulla, una vegada han emergit els cotilèdons, se segueix evidenciant una clara dicotomia quant al ritme entre els tàxons perenns i els anuals, sent els primers molt més lents. Dins dels tàxons anuals, el subgènere *Staphisagria* triga més temps a emetre la primera fulla que no pas el subgènere *Delphinium*, perquè la plàntula és notablement més gran. En aquest cas, però, *D. pictum* tarda per promig més dies que *D. staphisagria* a emetre la primera fulla una vegada ha germinat, encara que, en conjunt, comptant des del dia de sembra, són més ràpids. Per tant, en *D. staphisagria* es produeix un major encavalcament de les dues corbes (cf. figura 3.1.d.). Aquest fet té la seva importància, com més endavant argumentarem; un fenomen similar té lloc en *D. balansae*, respecte a d'altres espècies anuals del seu grup (cf. figura 3.1.i.). Les consòlides presenten un comportament similar a les espècies anuals del subgènere *Delphinium*.

En les espècies estudiades, el desenvolupament de les rosetes de fulles basals és també més lent en les espècies perennes i no sempre culminarà en una tija florífera el primer any. Dins dels tàxons anuals el subgènere *Staphisagria*, desenvolupa la roseta amb una major lentitud que les altres espècies, condicionat probablement per la mida de les fulles i el port, molt més grans. Dins del subgènere *Delphinium*, les espècies marroquines *D. obcordatum*, *D. favargerii* i *D. macropetalum* es desenvolupen molt ràpid i produeixen moltes fulles, donant lloc a rosetes basals molt ufanoses (de fet, els exemplars trobats al camp eren força grans i molt ramificats). Les espècies peninsulars *D. verdunense* i *D. gracile* tenen un ritme semblant entre elles i és més lent que les espècies nord-africanes esmentades, que també es fa palès amb unes rosetes de fulles que són comparativament més petites. Probablement aquestes diferències siguin degudes al fet que les espècies nord-africanes viuen al camp en unes condicions molt més extremes i dures que les peninsulars. Quan les condicions són favorables i disposen d'abundants nutrients es desenvolupen amb molta més força. *D. balarsae* i *D. cossonianum* són encara més lents, tot i que poden arribar a produir rosetes força espesses. Dins les consòlides, *C. ajacis* produeix rosetes més grans i espesses que les altres dues, però també el port de la planta sol ser més gran, i el ritme és semblant a *D. verdunense* o *D. gracile*. Amb tot, cal tenir present que aquests tàxons presenten una gran plasticitat de mides, depenent de la disponibilitat dels recursos.

3.4. DESCRIPCIÓ DEL CICLE ANYAL

ESPÈCIES ANUALS

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

Les espècies del subgènere *Staphisagria* tradicionalment s'han descrit com a biennals (MAIRE, 1964; DAVIS, 1965; ABOUCAYA, 1983; VERLAQUE *et al.*, 1991; BLANCHÉ, 1991; PAWLOWSKI, 1993; GUYOT & MURACCIOLE, 1995; LOISEL *et al.*, 1995; TAMURA, 1995). En les nostres experiències sempre s'han comportat com a anuals estrictes, germinant, florint i realitzant tot el cicle en un any, tant els individus conreats a l'hivernacle en condicions experimentals, com els observats al camp. Alguns d'ells, en plena floració, encara conservaven les fulles cotiledonars, sobretot en *D. staphisagria*. BLANCHÉ (1991) referma aquesta idea amb la troballa de cotilèdons en alguns plecs d'herbari florits. En cas de ser biennals, ho deuen ser de manera facultativa, tot i que mai hem detectat aquest comportament.

ESPÈCIES PERENNES

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

El cicle anual de les *Delphineae* perennes, una vegada han germinat i s'han establert, consta de dues etapes: una de repòs o de latència (que pot durar de tres a vuit mesos) i una de creixement vegetatiu i reproductiu. En la primera, el rizoma es manté soterrat i actua com a magatzem de substàncies de reserva, per tal de passar el període de condicions desfavorables. En el cas de les plantes d'alta muntanya, durant aquesta etapa solen estar cobertes de neu, que les protegeix o aïlla tèrmicament davant de fortes baixades de temperatura, que poden influir en el posterior rebrotament i floració (KUCHENREUTHER, 1990; INOUE & MCGUIRE, 1991). En la segona etapa (de nou a quatre mesos) té lloc el creixement vegetatiu i la fase de desenvolupament reproductiu (floració, fructificació i dispersió de granes). Com que els brots en repòs resten per sota de la superfície, cal considerar que es comporten com a geòfits, tal com van descriure TAMURA *et al.* (1977) i TAMURA (1995).

Quan és l'època de desglaç en les plantes d'alta muntanya, i força més aviat en les espècies de zones més baixes, es produeix un desenvolupament del rizoma. Rebrotava una roseta de fulles basals que, en principi, si les condicions són adients, emetrà una tija florífera. Si ha tingut lloc reproducció vegetativa (per multiplicació o fragmentació del rizoma), el nombre de tiges pot incrementar. És força característic de totes les *Delphineae* perennes, com també s'esdevenia en les anuals, que, quan comencen a florir, s'asseguen progressivament les fulles inferiors, segurament perquè la planta "concentra" l'energia i els recursos en el desenvolupament floral. Finalment, una vegada s'ha produït tota la fase reproductiva, es mor la part aèria i torna a entrar en etapa de repòs.

Hem observat en la sèrie *Fixsa* i, especialment, en *D. bolosii* —en què hem pogut realitzar un major seguiment— que no totes les rosetes de fulles acabaran emetent la corresponent tija floral, sinó que les fulles s'asseguen i el rizoma resta latent fins a l'any

següent o més. Aquest fet, relacionat amb condicions ambientals adverses, és probablement un estalvi energètic i depèn, en gran part, de les substàncies de reserva que hagi emmagatzemat la planta prèviament. Es tracta d'espècies molt sensibles a la sequera. Segons les condicions mediambientals poden pansir les fulles, deturar el creixement i no emetre tiges o, si estan florides, poden mantenir l'estructura però no acaben fructificant (adopten una consistència papiràcia). Amb tot, el rizoma no s'afecta i el proper any pot rebrotar de nou, fenomen que hem comprovat experimentalment tant en plantes conreades a l'hivernacle com en el camp. Observacions similars van efectuar LEWIS & EPLING (1959) en *D. gypsophyllum* Ewan. Durant diversos anys en què les condicions foren més extremes semblava que havien desaparegut, però finalment van rebrotar i els rizomes més vells van sobreviure millor.

3.4.1. REPRODUCCIÓ VEGETATIVA

Els òrgans subterranis de reserva, que poden estar més o menys tuberificats segons el tàxon, són l'única part que sobreviurà en l'etapa de latència en les *Delphineae* perennes. A vegades, espontàniament es poden multiplicar i desprendre's donant lloc a nous individus (MARKOWSKY, 1972; BRINK, 1980; RAWAT *et al.*, 1992). En la majoria d'espècies perennes que conformen aquest treball, les taxes de germinació són força baixes (*cf.* apartat 3.2.) i, per tant, la reproducció vegetativa ha de fer, suposadament, un paper molt important en la conservació o en l'increment de la població.

L'arrel dels acònits ha estat un caràcter taxonòmic molt emprat en la sistemàtica del gènere (TAMURA, 1995). En la secció *Lycotonomum* és una arrel rizomatosa, mentre que en el subgènere *Aconitum* és força tuberificada i napiforme, però no rizomatosa. La majoria d'acònits, tot i ser perennes, semblen comportar-se com a "biennals" (STAPP, 1905; RAWAT *et al.*, 1992; DONG & LI, 1990, 1992). A l'estiu, cada arrel mare produeix una tija aèria simple i diferencia una nova gemma que donarà lloc a una arrel col.lateral. A la tardor —final de l'estació de creixement— la tija i arrel inicial moren i només roman l'arrel col.lateral que hiverna. A la següent primavera rebrota, produint, al seu torn, una tija florífera i una nova arrel col.lateral. El vigor d'una planta individual és manté d'estació en estació (BRINK, 1980). Ocasionalment, una planta pot produir petites arrels junt amb l'arrel col.lateral gran, però han de passar diversos anys fins que una d'aquestes petites arrels assoleixi la mida adient per produir una tija florífera. A part d'aquestes petites arrels, la reproducció vegetativa es limita a un reemplaçament de plantes en la majoria de poblacions, però que esdevé molt important per al seu manteniment. El nombre de tiges aèries està en relació amb el nombre d'arrels produïdes, ja que cadascuna només produeix una tija (RAWAT *et al.*, 1992).

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

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

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

3.5. FLORACIÓ

FLORACIÓ EN LA INFLORESCÈNCIA

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

DESENVOLUPAMENT FLORAL

El desenvolupament dels òrgans sexuals de la flor és proteràndric (mecanisme que intenta evitar l'autogàmia, cf. capítol 5). Quan els estams maduren i es tornen dehiscent, s'eleven per situar-se just per sota dels pètals laterals en el gènere *Delphinium*, per sota els sèpals en *Aconitum* o per sota els lòbuls dels nectaris en *Consolida*. Amb el temps, realitzen un moviment descendent, allunyant-se de la zona on posteriorment emergirà el pistil, que madurarà progressivament (aquesta separació espacial dels òrgans sexuals s'anomena *hercogàmia*). A mesura que es pol·linitzen els pistils, quan han esdevingut receptius, les peces florals (pètals i sèpals) cauen ràpidament al cap d'un o dos dies, havent acomplert la seva tasca d'atracció per als pol·linitzadors. Si no arriba pol·len al pistil, l'estigma intenta

incrementar al màxim la seva superfície, que acabarà degenerant. Les peces florals, en aquest cas, no cauen fins al cap de molts dies.

3.5.1. FENOLOGIA DE LA FLORACIÓ

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

En línies generals, observem que l'altitud endarrereix la fenologia d'aquestes espècies, especialment en l'alta muntanya, a causa que les condicions són més extremes i sovint estan cobertes de neu fins ben entrada la primavera. El rebrotament i desenvolupament vegetatiu s'inicia més tard que en les espècies que viuen en terres més baixes. El període de condicions favorables és més curt i té lloc a l'estiu, quan probablement es produeixen els pics de màxima activitat dels abellots, principals pol·linitzadors d'aquestes plantes (*cf.* capítol 4). D'altra banda, l'increment de latitud, en alguns casos, pot produir l'efecte contrari; moltes espècies nord-africanes com ara *D. macropetalum* o *D. cossonianum* tenen una floració més primaveral en relació als altres membres peninsulars de la tribu. Però cal tenir present que els factors geogràfics, ecològics o climàtics no són els únics que determinen la fenologia de les plantes. Algunes d'elles viuen simpàtricament i mostren ritmes ben diferenciats, molt importants com a mecanismes d'aïllament reproductiu (*cf.* apartat 5.2.4.2.).

Atès que fer un seguiment fenològic de tants tàxons és complicat per una qüestió de limitació del temps i la llunyania de moltes poblacions, hem dut a terme alguns seguiments més concrets al camp i algunes proves en condicions d'hivernacle, durant els anys 1992-1995.

SEGUIMENT DE CAMP

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

Un exemple d'espècies simpàtriques, sotmeses a les mateixes condicions ambientals i ecològiques té lloc a la vall d'Eina (Alta Cerdanya), en què conviuen de costat 4 espècies de *Delphineae*. La figura 3.2. representa el diagrama de la floració i fructificació d'aquests tàxons, construït sobre la base de les nombroses visites a les poblacions. Les tres espècies d'*Aconitum* presenten una fenologia floral un xic diferent, tot i que en alguns moments els períodes de floració poden sobreposar-se i, per tant, l'aïllament fenològic no és complet. A.

lycoctonum és el més primerenc, seguit d'*A. napellus* i el més tardà és *A. anthora*. *D. montanum*, donada l'altitud en què habita (1.980 m), és el *Delphinium* que mostra la floració més tardana dels tàxons estudiats i s'assembla força a la dels acònits. S'inicia en la mateixa època que *A. napellus*. Alguns dies arriben a coincidir les quatre espècies en flor. Les barreres entre aquests tàxons hauran de ser d'un altre tipus (cf. capítol 5), molt possiblement genètiques, ja que les petites diferències ecològiques no són suficients perquè actuin de barrera.

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

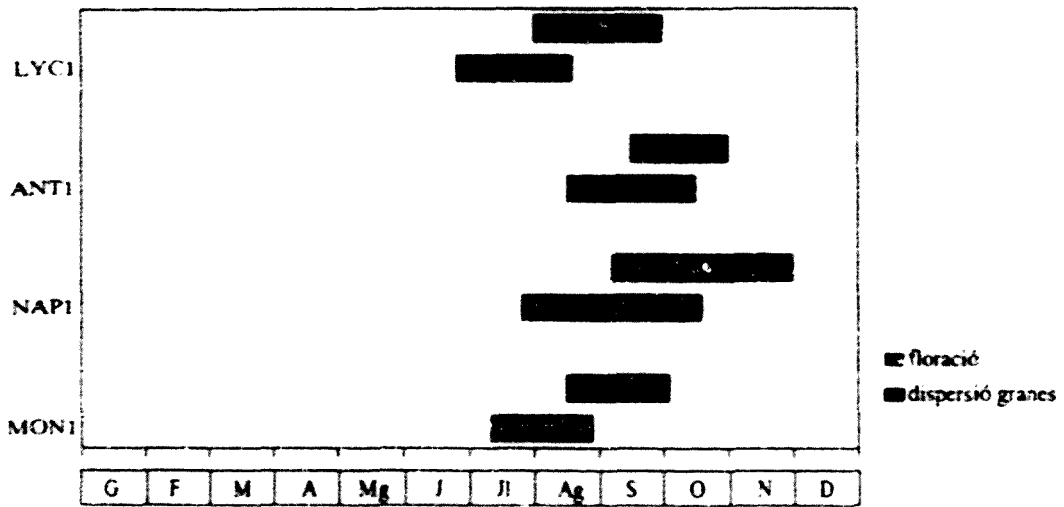


Figura 3.2. Floració i fructificació de les *Delphineae* de la vall d'Eina.

Seguiment 2: *D. bolosii*

En *D. bolosii* hem pogut realitzar un seguiment més constant de les dues úniques poblacions conegudes. La floració és força curta i dura tres o quatre setmanes (de principi de juny a principi de juliol). La fructificació i dispersió de les granes dura al voltant d'un mes i mig (cf. figura 3.3.). A partir de les observacions de camp, podem constatar que la població de la Noguera (BOL1) comença a florir una setmana abans que la d'Ulldemolins (BOL2). En condicions d'hivernacle, les floracions s'han avançat respecte al camp, probablement perquè les condicions climatològiques de Barcelona són més suaus, però se segueix mantenint aquesta diferència d'una setmana entre ambdues poblacions, per tant, tot i que s'aclimatin, conserven un cert ritme intern.

Aquesta floració en un període tan curt i en pic és deguda, d'una banda, al tipus d'inflorescència: un raïm principal, amb nombroses flors, amb cap o molt poques branques laterals que mai emeten noves flors (el ritme de floració és, com a terme mitjà, de 4-6 flors eclosionades per dia). De l'altra, el fet que la majoria d'individus floreixen gairebé simultàniament. Podria tractar-se d'una estratègia per potenciar l'efecte taca i augmentar la vistositat per als pol·linitzadors. En aquest sentit, és ressenyable que en aquesta espècie hem detectat un ampli espectre de visitants florals (cf. capítol 4).

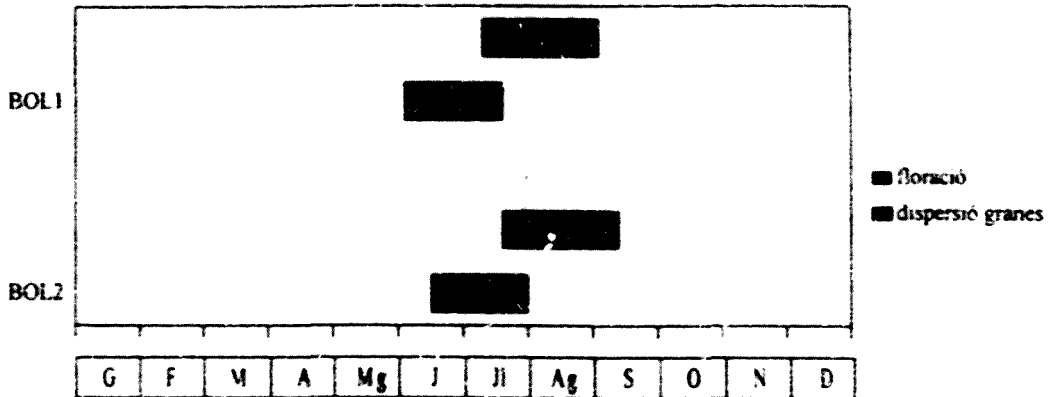


Figura 3.3. Floració i fructificació de les dues poblacions de *D. bolosii*.

D'altra banda, són plantes especialment sensibles a la calor i a la sequera. A l'estiu de l'any 1994, extraordinàriament sec (es va arribar en diverses ocasions a temperatures de 40°C a l'ombra), es podia fàcilment diferenciar la influència d'aquest factor, ja que a partir d'un punt determinat de la tija, tots els fol·licles superiors estaven avortats, i aquest fenomen es repetia en molts individus. Ja per sí mateixes, aquestes plantes tendeixen a situar-se en llocs arcecerats i protegits: a la Noguera, només els trobem a l'obaga, la zona més protegida i humida, i a Ulldemolins cerquen la protecció entre la bardissa (aquesta tendència també la observem en l'ecologia de les poblacions estudiades de *D. fissum*). Aquesta floració tan ràpida permet reproduir-se abans que arribi la calor forta dels mesos de juliol i agost.

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

SEGUIMENT A L'HIVERNACLE

En referència a l'eclosió de la primera flor (cf. taula 3.5. i figura 3.1.), dels tàxons perennes, pràcticament no en podem dir res, perquè gairebé no han florit el primer any,

excepte *D. balansae*, en què ha florit un 59,5 % dels individus germinats. Els tàxons anuals floreixen entre 6 i 8 mesos després de la sembra. Hem de tenir present, però, que els resultats de la floració en condicions d'hivernacle no sempre es poden extrapolar amb els que tenen lloc al camp; depenen, en gran part, de les dates de sembra i de les condicions ambientals, tot i que sembla que mantenen un cert ritme intern. Així doncs, hem estudiat alguns casos en què la data de sembra ha estat la mateixa per comparar el seu comportament en igualtat de condicions.

Seguiment 3: Subgènere *Staphisagria*

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

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



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

Seguiment 4: Subgènere *Delphinium* i *Consolida*

El subgènere *Delphinium*, així com *Consolida*, manifesta una floració força esglaonada i llarga. A més, el tipus de ramificació i l'increment del nombre de flors per individu respecte les perennes (poden emetre noves flors) provoca que la floració individual sigui comparativament més llarga, augmentant, d'aquesta manera, l'exposició als vectors pol·linitzadors. A partir de les observacions de camp de les poblacions estudiades *D. cossonianum* i *D. macropetalum* són els més primerencs. *D. obcordatum* i *D. favargerii* tenen un ritme similar, i de les espècies nord-africanes, *D. balansae* és el més tardà. Les espècies peninsulars —*D. gracile* i *D. verdunense*—, presenten ritmes de floració molt similars i són molt més tardanes. Amb aquestes dades podem entreveure que les espècies de latituds més baixes (les nord-africanes) són més primerenques, probablement les condicions favorables s'assoleixen abans.

Dins d'aquest subgènere van realitzar una experiència similar al grup anterior, comparant el desenvolupament i floració de diverses espècies sembrades el mateix dia, el 13 de setembre de 1994 (cf. figura 3.5.). Dels resultats obtinguts, cal ressenyar que *D. cossonianum* fou el més primerenc, coincidint amb les observacions de camp i *D. balansae* fou el més tardà. A més, aquesta darrera espècie manifesta un ritme notablement molt més lent que la resta, atribuïble amb tota seguretat al seu caràcter perenne.

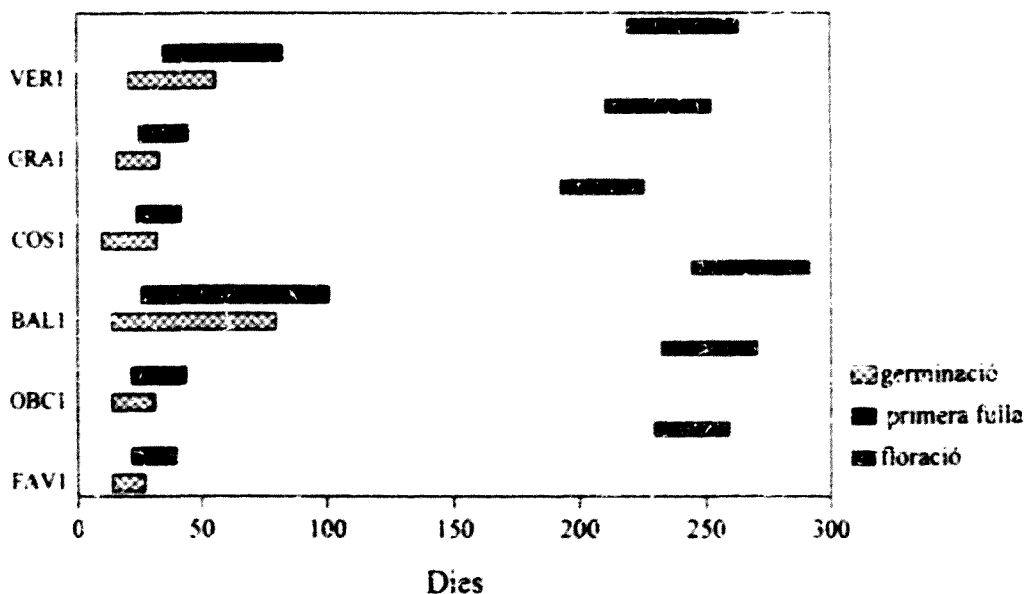


Figura 3.5. Desenvolupament i floració de les anuals del subgènere *Delphinium* en condicions d'hivernacle (data de sembra: 13/9/94).

Sèrie *Pentagyna*

En la sèrie *Pentagyna*, atesa la llunyania de les poblacions, només tenim dades d'hivernacle i bibliogràfiques, però en tot cas, totes han estat sotmeses a les mateixes condicions. *D. emarginatum* subsp. *emarginatum* i *D. pentagynum* són més primerencs en la floració (en condicions experimentals han florit des de mitjan maig fins a principi de juny), seguits de *D. sylvaticum* (durant el juny) i, per últim, *D. emarginatum* subsp. *nevadense* (final de juny-principi de juliol) clarament molt més tardà, probablement perquè les poblacions habiten en uns ambients submediterranis a més altitud (1.200 m) que la resta, d'una ecologia marcadament mediterrània. Aquestes diferències entre els dos tàxons de Tunísia (EMA1 i SYL1) també es van detectar en condicions de camp (BLANCHÉ, com. pers.).

Consolida

En *Consolida* és destacable que *C. mauritanica* i *C. ajacis* han florit més ràpid en condicions experimentals que *C. pubescens* (cf. taula 3.5.) que, fins i tot, ha estat sembrada amb anterioritat, mentre que la floració al camp d'aquesta darrera espècie és la més primerenca.

3.6. DISPERSIÓ DE LES GRANES

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

Els fruits de totes les *Delphineae* estudiades posseeixen un mecanisme de postcarpotropisme, és a dir, quan s'han fecundat els carpels —que formen un angle aproximat de 45° respecte de la tija— i han perdut les peces florals, efectuen un moviment ascendent per col·locar-se pràcticament paral·lels a la tija i verticals respecte del sòl. Les tiges florides, sovint molt llargues en algunes espècies (en *D. bolosii*, per exemple, pot arribar fàcilment al metre i mig), poden caure o torçar-se a causa del vent, la pluja, el trepig d'un animal o qualsevol altre factor ambiental; els fruits modificaran la seva posició per tal de mantenir-se sempre verticals respecte del sòl com s'il·lustra a la figura 3.6. Aquest mecanisme, que també s'ha descrit en altres plantes com *Pinguicula longifolia* (GARCIA, 1993), possibilita que la dispersió de les granes sigui molt més gradual.

Quan s'esdevé la maduració del fol·licle, s'asseca i aquesta pèrdua d'hidratació ocasiona l'obertura de la sutura ventral. En aquest moment, les granes morfològicament desenvolupades estaran poc adherides i sortiran amb facilitat. L'alliberació, però, és gradual (EPLING & LEWIS, 1952), atès que els fol·licles, sempre verticals respecte del sòl per aquest

postcarpotropisme, mai estan oberts del tot. En algunes ocasions, les canyes seques de plantes situades en llocs prou arrecerats o protegits poden contenir granes que no s'hagin dispersat (més freqüent en *D. staphisagria*, ja que la mida de les llavors en dificulta l'alliberació). Sovint, les granes malformades o depreudades no es dispersen bé.



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

El període de maduració de les granes dins del fol·licle a partir de la pol·linització del pistil està en clara relació amb la mida de la llavor. Com a terme general, les granes de la major part de *Deiphinaeae* del mostratge d'aquesta memòria tarden un mes a desenvolupar-se i dispersar-se des de la pol·linització. *D. staphisagria*, que presenta les granes significativament més grans, triga dos mesos llargues. Per contra, les anuals del subgènere *Delphinium*, amb les granes més petites, el temps és lleugerament inferior al mes (uns 20-25 dies). En el moment de la dispersió, les granes estan externament ben desenvolupades, però internament no són del tot madures, ja que en general, els embrions de les ranunculàcies (TAMURA & MIZUMOTO, 1972; TAMURA, 1995) i en particular, els d'aquesta tribu (THOMPSON, 1968; TRIFONOVA, 1986; DONG & LI, 1992; BASKIN & BASKIN, 1994) completen el seu creixement i diferenciació morfològica amb certa lentitud. Per tant, es poden distingir dues fases de la maduració seminal, predispersió i postdispersió, que poden estar relacionades amb les estratègies de *seed-bank*. En el cas de *D. staphisagria*, el fet que la floració al camp s'avanci un mes i en tardi dos a madurar farà que coincideixi amb *D. pictum* en el moment de la dispersió.

postcarpotropisme en esta etapa de vida. En algunas ocasiones, los carpos secos de plantas situadas en los espacios abiertos, pueden ser atraídos por el viento y dispersados otros kilómetros del sitio de su nacimiento. Los carpos de las plantas de metales, sobre todo, los carnosos multicaules, contienen aceites y resinas.



Fig. 1. Postcarpotropismo de los folículos en *D. barosa*.

El postcarpotropismo en las plantas de metales se manifiesta en forma de un tipo de dispersión que puede ser considerada como un tipo de dispersión anemófila. Este tipo de dispersión se manifiesta en las plantas de metales de la zona de estudio, en las que los carpos secos de las plantas se desprenden y son atraídos por el viento, dispersándose a grandes distancias del sitio de su nacimiento. Este tipo de dispersión se manifiesta en las plantas de metales de la zona de estudio, en las que los carpos secos de las plantas se desprenden y son atraídos por el viento, dispersándose a grandes distancias del sitio de su nacimiento. Este tipo de dispersión se manifiesta en las plantas de metales de la zona de estudio, en las que los carpos secos de las plantas se desprenden y son atraídos por el viento, dispersándose a grandes distancias del sitio de su nacimiento.

Este tipo de dispersión se manifiesta en las plantas de metales de la zona de estudio, en las que los carpos secos de las plantas se desprenden y son atraídos por el viento, dispersándose a grandes distancias del sitio de su nacimiento. Este tipo de dispersión se manifiesta en las plantas de metales de la zona de estudio, en las que los carpos secos de las plantas se desprenden y son atraídos por el viento, dispersándose a grandes distancias del sitio de su nacimiento. Este tipo de dispersión se manifiesta en las plantas de metales de la zona de estudio, en las que los carpos secos de las plantas se desprenden y son atraídos por el viento, dispersándose a grandes distancias del sitio de su nacimiento. Este tipo de dispersión se manifiesta en las plantas de metales de la zona de estudio, en las que los carpos secos de las plantas se desprenden y son atraídos por el viento, dispersándose a grandes distancias del sitio de su nacimiento.

CARACTERÍSTIQUES MORFOLÒGIQUES DE LES GRANES

Dins les *Delphineae* hi ha una gran diversitat morfològica de llavors, que sovint s'ha emprat com a caràcter taxonòmic de primer ordre per a la diferenciació infragenèrica (GÁYER, 1909a, 1909b; SEITZ, 1969; MALYUTIN, 1973, 1987; TRIFONOVA, 1984a, 1984b, 1990).

El gènere *Aconitum* presenta granes subpiramidals, de secció triangular, amb ales longitudinals més o menys desenvolupades, que tendeixen a evolucionar cap a formes subcòniques de secció circular. Aquest canvi és ocasionat per la reducció de les ales longitudinals i l'aparició d'anells transversals a causa de l'opressió de les cèl·lules epidèrmiques o a l'expansió d'aquestes cèl·lules (MOLERO & PUIG, 1990). Aquesta tendència evolutiva sembla provocada per canvis morfològics funcionals per tal d'adaptar-se als diversos hàbitats (CAPPELLETTI & POLDINI, 1984). El grup més primitiu pel que fa a aquest caràcter sembla *A. anthora*, que habita en indrets o hàbitats xerotèrmics oberts, amb escassa vegetació. Les seves llavors són grans, llises i amb tres ales amples que poden facilitar el transport pel vent. En contrast, en *A. lycoctonum*, que ocupa localitats més higròfiles i protegides, les granes adopten formes més subcòniques i aerodinàmiques. Desapareixen les ales longitudinals que són substituïdes per lamel·les transversals que s'insereixen helicoïdalment, cosa que provoca un augment de la superfície i una reducció de la densitat, i incrementa, conseqüentment, la flotabilitat i facilitat de dispersió. *A. napellus* ocupa una posició intermèdia i les ales longitudinals de les seves granes pràcticament han desaparegut. A la vall d'Eina (Alta Cerdanya), on conviuen les tres espècies de costat, ja s'intueixen aquestes tendències pel que fa a la seva ecologia ja que *A. lycoctonum* se situa més a prop de l'aigua, *A. anthora* creix al prat i als vessants de la vall, en zones més obertes, i *A. napellus* ocupa una posició intermèdia entre els altres dos acònits.

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

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

A la figura 3.7. podem apreciar els principals tipus de morfologies seminals dels tàxons objecte d'estudi en aquesta memòria.

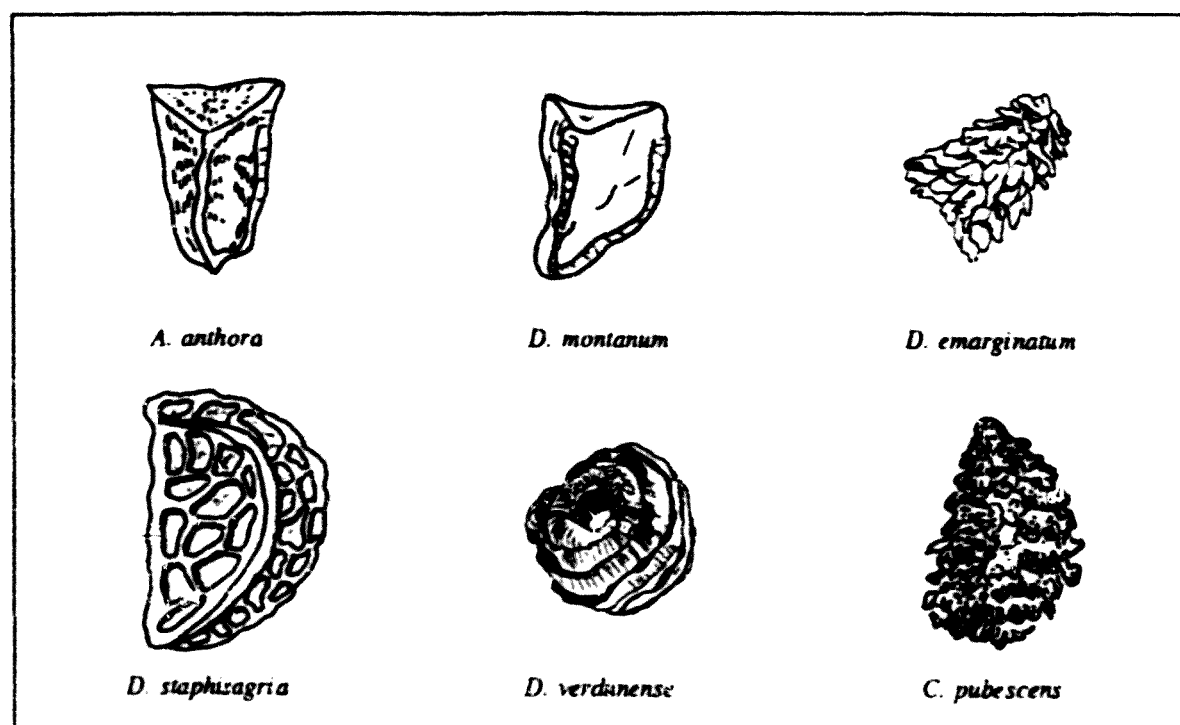


Figura 3.7. Tipus de granes en la tribu *Delphineae* a la Mediterrània occidental.

DISPOSICIÓ DINS DEL FOLLICLE

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

El subgènere *Staphisagria* presenta les granes totalment encaixades entre elles, capiculades, per economitzar al màxim l'espai, especialment en *D. staphisagria*. Aquesta disposició i la mida gran, provoquen una dificultat addicional per sortir del fol·licle i probablement no s'allunyan molt dels seus progenitors. El sistema de dispersió és barocòric, és a dir, per gravetat (LOISEL *et al.*, 1995).

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

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

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

MECANISMES DE DISPERSIÓ

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

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

1a fase

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

b) Boleoanemocòria: mecanisme important de dispersió d'aquest grup, especialment en les espècies que presenten tiges força llargues, que són la majoria de perennes. Cal, però, el trepig d'algun animal o un cop de vent per promoure aquest efecte "catapulta", que pot

impulsar les granes i desplaçar-les fins a 5 m (CRONIN & NIELSEN, 1978; BLANCHÉ, *loc. cit.*). Les turbulències de l'aire les poden transportar a distàncies més grans, sobretot en espècies de granes més lleugeres (que ja seria la segona fase).

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

d) Barocòria: té lloc en les espècies amb les granes de majors dimensions, com és el subgènere *D. staphisagria*. Aquest mecanisme afavoreix que les granes no s'alluryn gaire dels progenitors.

2a fase

a) Anemocòria: l'ornamentació de les granes d'aquests tàxons (presència d'ales, esquames, expansions laminars o anells membranosos laterals) sembla indicar una certa adaptació a una dispersió pel vent (CAPPELLETTI & POLDINI, 1984; BLANCHÉ, 1990, 1991). Algunes granes de tàxons d'ambient subalpi poden rodolar per damunt la neu o el glaç, que oferirà menys resistència, impulsades per aquest agent.

b) Zoocòria: TURNBULL *et al.* (1983) apunten l'existència de dispersió de granes per mitjà de formigues (mirmecocòria) en *Delphineae* a les muntanyes Rocalloses, però com un element secundari de dispersió. No s'han descrit altres fenòmens de zoocòria en aquesta tribu. Tanmateix, algunes espècies amb expansions laminars o esquames com la sèrie *Pentagyna*, podrien fàcilment enganxar-se als pèls d'animals (epizoocòria).

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

4. BIOLOGIA DE LA POL·LINITZACIÓ

4.1. INTRODUCCIÓ

Un capítol important en qualsevol treball de biologia de la reproducció, molt valuós per a una bona interpretació dels sistemes reproductius, és la part que estudia la pol·linització, és a dir, el mecanisme de transferència del pol·len de les anteres fins a l'estigma. Un dels tipus més freqüents en les flors hermafrodites és l'entomofília. En molts casos, s'ha establert una evolució paral·lela entre les plantes i llurs pol·linitzadors (LØKEN, 1981). Aquesta adaptació, coneguda com a *coevolució* (MACIOR, 1971, 1974; FAEGRI & PIJL, 1979; KEVAN & BAKER, 1983), té com a principal finalitat optimitzar al màxim el procés de recollida del pol·len i/o nèctar per part d'aquests vectors i, des del punt de vista de les plantes, aprofitar la seva mobilitat per tal d'assegurar la reproducció encruada (al·logàmia). Aquesta marcada interdependència i adaptació mútua —que s'ha catalogat de mutualisme (J. BOSCH, 1986)— en alguns tàxons ha assolit nivells sorprenentment alts.

Les flors de les espècies que conformen la tribu *Delphineae* han evolucionat, dins la família, cap a una marcada zigomorfia (cf. capítol 2) i semblen especialment adaptades a la pol·linització per insectes (MÜLLER, 1883). Presenten nombrosos estams que permeten el nodriment dels antòfils, produeixen nèctar en elevades quantitats en nectaris amagats que obliguen els insectes a realitzar determinats moviments i, per últim, hi ha una proteràndria i una hercogàmia marcades, que eviten, dins del possible, l'autogàmia. De fet, s'ajusten a l'anomenada *síndrome de pol·linització per abellots* (MÜLLER, *loc. cit.*; KRONFELD, 1890; KNUTH, 1906-09; PIJL, 1960; BAKER & HURD, 1968; MACIOR, 1975; FAEGRI & PIJL, 1979; BRINK, 1980; WASER, 1982; PESSON & LOUVEAUX, 1984; WASER & PRICE, 1990). Els trets que caracteritzen les flors amb aquesta síndrome són, segons FAEGRI & PIJL (1979):

- flors zigomòrfiques
- colors vius, generalment grogues o blaves
- amb gran efecte de profunditat; tant els òrgans sexuals com el nèctar estan amagats
- sovint amb guies de nèctar
- mecànicament resistents
- amb estructures adequades per a l'aterratge dels abellots

Els abellots, amb un cos prou robust per poder separar les peces florals (sèpals i/o pètals laterals) i poder introduir el cap i part del cos dins la flor, i amb una probòscide suficientment llarga per atènyer el nèctar, són els vectors idonis (tot i que no els únics) per pol.linitzar aquestes plantes. Amb tot, algunes espècies americanes també són pol.linitzades per colibrís (GRANT & GRANT, 1966, 1968; SCHLISING & TURPIN, 1971; MACIOR, 1975; WARNOCK, 1981; GUERRANT, 1982a, 1982b; WASER & PRICE, 1990; INOUE *et al.*, 1991a, 1991b; KOTLIAR, 1992).

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

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

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

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

4.2. MATERIAL I MÈTODES

4.2.1. DESCRIPCIÓ DE LES POBLACIONS DEL MOSTRATGE

A continuació presentem una breu descripció de les poblacions en què s'ha dut a terme el treball de camp, indicant en cada cas, la localitat —expressada en forma de codi segons la taula 1.1., en la qual es detallen les dades bàsiques—, una petita descripció de l'ecologia i una breu llista de les plantes que vam trobar en floració simultàniament, presumptes competidores, que donaran una idea del tipus de vegetació acompanyant. El criteri taxonòmic i nomenclatural seguit per anomenar aquestes espècies ha estat el de la *Flora manual dels Països Catalans* (BOLÒS *et al.*, 1990). Les dates d'observació, així com el nombre d'hores de censos de cada població, figuren a les taules 4.1. fins a 4.22.

A. lycocotum (LYC1)

Ecologia: formacions megafòrbiques (*Adenostylin*).

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

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

A. lycocotum (LYC2)

Ecologia: formacions megafòrbiques.

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

Observacions: població força nombrosa, els individus s'agrupen bastant entre si i formen taques diferenciades.

A. anthora (ANT1)

Ecologia: formacions megafòrbiques (*Adenostylin*).

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

Observacions: individus de port petit, molt dispersos, en tot el prat.

A. anthora (ANT2)

Ecologia: pastures (*Mesobromion*).

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

Observacions: individus més grans i més ramificats que la població ANT1, relativament agrupats.

A. napellus (NAP1)

Ecologia: formacions megafòrbiques (*Adenostylin*).

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

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

A. napellus (NAP2)

Ecologia: formacions megafòrbiques (*Adenostylin*).

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

Observacions: individus relativament agrupats, ocupant una extensió de prat, però absent a la tartera.

D. montanum (MON1)

Ecologia: herbassar megafòrbic (*Adenostylin*).

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

Observacions: població força abundant, situada al prat i al vessant de la muntanya, individus en rodals.

D. montanum (MON2)

Ecologia: pendents de tartera (*Iberidion spathulatae*) i prat megafòrbic (*Adenostylin*).

A la tartera: *Thymus serpyllum* L., *Cerastium alpinum* L., *Saxifraga moschata* Wulfen in Jacq., *Galium cometerhizon* Lap., *Crepis pygmaea* L., *Linaria alpina* (L.) Mill., *Biscutella laevigata* L. subsp. *pyrenaica* (Huet) Nyman, *Potentilla nivalis* Lap. Al prat: *Carduus carlinoides* Gouan, *Galium verum* L., *Aconitum napellus* L., *Eryngium bourgatii* Gouan, *Taraxacum* sp., *Cirsium acaule* (L.) Scop., *Paronychia kapela* (Hacq.) Kerner subsp. *serpyllifolia* (Chaix) Graebn.

Observacions: la major part d'individus estan situats al bell mig de la tartera, amb un pendent considerable. Constitueixen l'espècie dominant, amb molt escassa vegetació acompanyant, agrupats en rodals, i la resta al prat. Hem estimat uns 900 rodals, cadascun dels quals creiem que pertany al mateix individu.

D. bolosii (BOL1)

Ecologia: boixeda subnitròfila enriquida amb espècies termòfiles, a peu de roqueres calcàries sobre el riu Segre (domini climàtic del *Quercetion pubescentis-petrae*).

Coronilla emerus L., *Buxus sempervirens* L., *Taraxacum* sp., *Filipendula vulgaris* Moench., *Jasminum fructicans* L., *Sarcocapnos eneaphylla* (L.) DC., *Geranium rotundifolium* L., *Geranium columbinum* L., *Ranonda myconi* (L.) Reichenb., *Antirrhinum molle* L., *Silene* sp., *Medicago humilina* L., *Convolvulus lanuginosus* Desr., *Oxalis grandiflora* (L.) Hoffm., *Campanula rapunculus* L., *Tordylium maximum* L.

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

D. bolosii (BOL2)

Ecologia: fons de barranc, sobre esquistos, entre la bardissa de *Pruno-Rubion ulmifolii* (domini climàtic del *Quercetum rotundifoliae*).

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

Observacions: població petita (un centenar d'individus), els individus estan situats entre els esbarzers que desenvolupen una important funció protectora.

D. staphisagria (STA1)

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

Anagris foetida L., *Euphorbia squamigera* Loisel., *Galactites tormentosa* Moench., *Paliurus spinosus* (L.) Cass., *Ballota nigra* subsp. *foetida* (Vis.) Hayek., *Leontodon* sp., *Lavandula multifida* L., *Psoralea bituminosa* L., *Lavatera maritima* Gouan., *Nigella* sp., *Asparagus acutifolius* L., *Erodium laciniatum* (Cav.) Willd. subsp. *pulverulentum* (Cav.) Batt. in Batt. & Trab.

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

D. staphisagria (STA3)

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

Convolvulus althaeoides L., *Daucus carota* L., *Ononis natix* L., *Allium ursell-praxum* L., *Papaver rhoeas* L., *Teucrium* sp., *Helichrysum stoechas* (L.) Moench., *Ceratonia siliqua* L., *Opuntia maxima* Mill.

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

D. pictum (PIC3)

Ecologia: clariana del *Cyclamini-Quercetum ilicis*

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

Observacions: grups d'individus més o menys aïllats, hem estudiat dues taques de 5 i 32 exemplars (la major part de la població se situava al marge d'una carretera, la qual en ser eixamplada, van ser arrencats)

D. verdunense (VER1)

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

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

Observacions: taca estudiada d'uns 35 individus dins un camp segat, la resta d'individus apareixen molt dispersos i separats entre si.

D. verdunense (VER2)

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

Diploaxion erucoides (L.) DC., *Chenopodium rubrum* L., *Coryza bonariensis* (L.) Cronq., *Amaranthus retroflexus* L., *Reseda phyteuma* L., *Lycopsis arvensis* L., *Calendula arvensis* L., *Mercurialis annua* L.

Observacions: taca d'uns 15 individus enmig d'un camp en guaret.

D. gracile (GRA1)

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

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

Observacions: individus força dispersos entre si.

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

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

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

Observacions: individus molt ramificats dispersos.

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

Ecologia: dunes fixades, amb *Acacia* sp. (*Crucianellum maritima* s.l.).

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

Observacions: població nombrosa, formant taques força extenses.

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

Ecologia: claranes de comunitats de *Chamaerops humilis* L.

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

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

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

Ecologia: arvense, marges de camps de cigroneres (*Rudero-Secalietales* s.l.)

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

Observacions: individus força dispersos entre si.

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

Ecologia: claranes d'*Agropyron hyeion*

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

Observacions: població relativament gran, formant taques força abundants.

***C. ajacis* (AJA1)**

Ecologia: ruderal, marges de camins (domini climàtic del *Quercetum ilicis-galloprovinciale*).

Papaver rhoeas L., *Anagallis arvensis* L., *Reseda phyteuma* L., *Anihemis arvensis* L., *Euphorbia segetalis* L.

Observacions: població molt petita i aïllada, probablement subespontània.

4.2.2. METODOLOGIA

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

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

Els insectes han estat determinats per companys del Departament d'Invertebrats de la Facultat de Biologia de la Universitat de Barcelona (J. Bosch i N. Vicens), i en el cas dels grups més conflictius, pels especialistes corresponents (*Bombinae* i *Eumenidae* per L. Castro, *Lepidoptera* per J. Dantart, *Syrphidae* per M. Á. Marcos, *Coleoptera* per X. Vázquez i *Heteroptera* per M. Goula). Per a alguns dípters, només s'ha arribat al nivell de família, perquè la seva presència era accidental i irrellevant. Els testimonis corresponents a totes les espècies capturades han estat dipositats al Laboratori de Botànica de la Facultat de Farmàcia de Barcelona.

Per fer-se una idea qualitativa de l'especificitat de les visites (comportament oligolèctic o polilèctic dels insectes), s'ha analitzat el contingut pol·línic que porten els pol·linitzadors adherit a diverses parts del cos, especialment els que en portaven en major quantitat. En molts himenòpters, especialment en la família *Apidae* (*Bombus*, *Apis*, etc.) és freqüent la presència de corbícules a les tibies posteriors (JANDER, 1976; ROBERTS & VALLESPIR, 1978; MICHENER *et al.*, 1978), que no són més que masses de pol·len aglutinades mitjançant la pròpia saliva de l'antòfil. Les preparacions es realitzen dipositant una mostra de pol·len sobre un portaobjectes, que es disgrega amb tampó fosfat 0.1 M per obtenir una repartició homogènia. S'escalfa lleument per evaporar part del tampó i es mescla amb glicerina fucsina líquida a 60°C. Es tapa amb un cobreobjectes i es deixa refredar i solidificar. Els pòl·lens s'observen a 400 o 1.000 augments i es comparen, si cal, amb una palinoteca de referència.

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

varien entre les reïnes, els mascles i les obreres (RANTA & LUNDBERG, 1980; HARDER, 1982). Hem treballat amb les d'aquestes darreres, perquè són les visitants més freqüents.

4.3. RESULTATS

Hem realitzat un total de 217 hores d'observació en 22 poblacions, durant els anys 1992-1995, en què s'han comptabilitzat un total de 2.876 insectes. En algunes poblacions més allunyades, la distància ha estat un factor limitador i, per això, s'ha pogut fer menys treball de camp, mentre que les poblacions més properes al centre de recerca s'han estudiat més intensament.

El gràfic de la figura 4.1. resumeix, en forma de percentatges, la freqüència de visites totals (figura 4.1.a.) i la freqüència de visites legals (figura 4.1.b.) dels diversos tipus d'insectes agrupats per ordres que s'han comptabilitzat sobre les flors de les espècies objecte d'estudi. A partir de l'observació de la figura 4.1.a., s'evidencia un ampli espectre de visitants florals, més variat en el gènere *Delphinium*, sent els himenòpters el grup visitant més abundant en els tres gèneres, seguit dels dípters en *Aconitum*, *D. montanum* i *Consolida*, i peis lepidòpters en la resta de *Delphinium*. Les visites d'heteròpters i els coleòpters són molt esporàdiques.

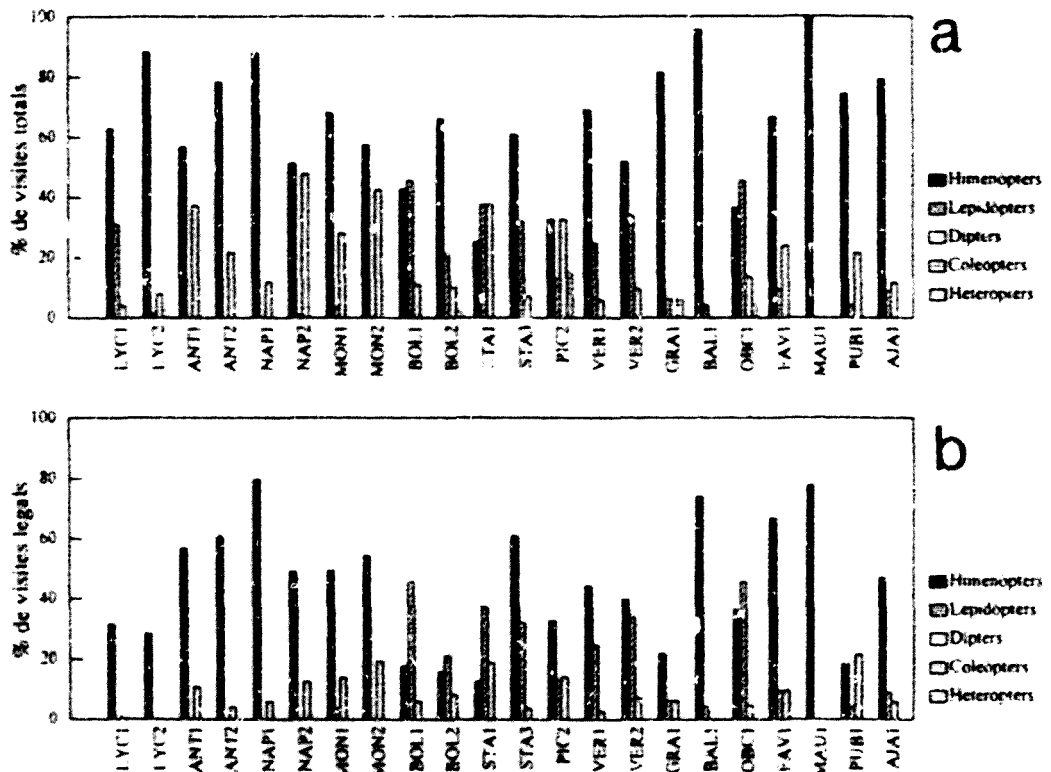


Figura 4.1. Freqüència de visites totals (a) i legals (b) per ordres d'insectes.

A grans trets, hem detectat dos patrons de comportament diferent dels visitants florals: els anomenats legals o legítims, és a dir, que entren dins la flor per la gorja, i robadors de nèctar, que s'emporten la recompensa sense pol·linitzar. Dins d'aquests darrers, hi ha dos tipus: els robadors primaris, que perforen el casc o l'esperó per assolir el nèctar més fàcilment, i els robadors secundaris, que aprofiten les perforacions produïdes pels visitants anteriors (LØKEN, 1949; INOUE, 1980a, 1983). La incidència de robadors és major en *A. lycoctonum* respecte a les dues altres espècies d'acònit. També hem detectat la presència de robadors en *D. montanum*, *D. bolosii* i *D. gracile*.

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

La figura 4.2. indica l'activitat dels insectes —expressada en nombre de visites per hora— de cadascuna de les poblacions del mostratge. El nombre situat damunt de cada barra és el total d'insectes censats. A excepció de la població de *D. montanum* del Cadí (MON2), les espècies perennes mostren una activitat clarament major que les anuals. En aquesta població ho atribuïm a les condicions climatològiques desfavorables dels dies en què vam realitzar els censos. És destacable que en el subgènere *Staphisagria*, el grup que presenta un esperó més curt i, per tant, esperablement més inespecífic pel que fa a les visites, ha registrat els valors d'activitat més baixos, com més endavant comentarem.

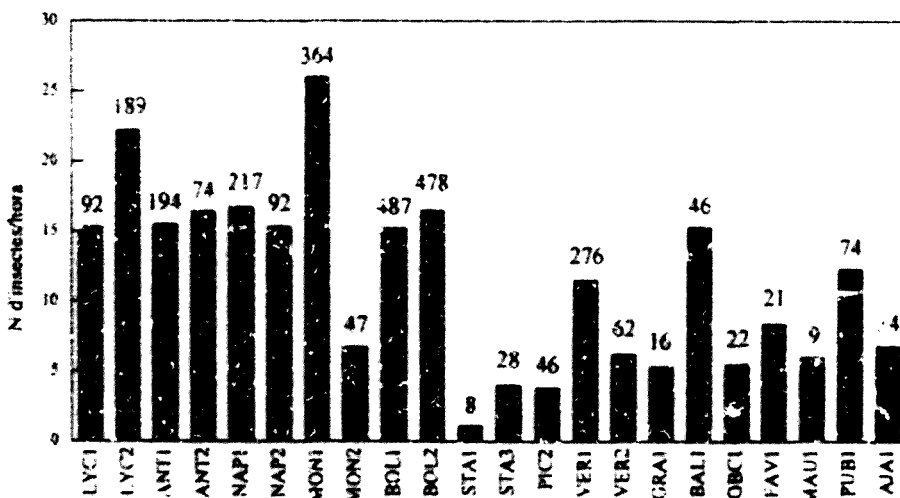


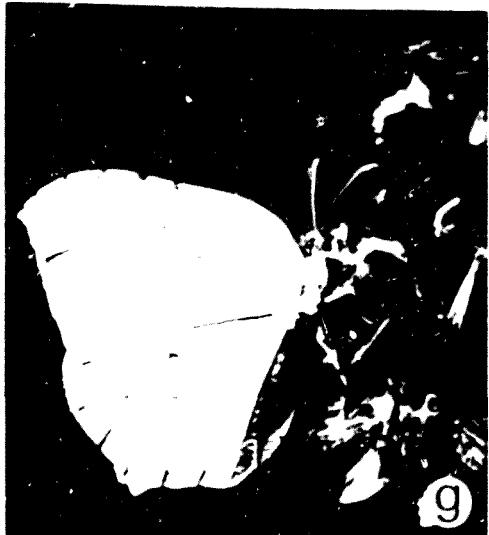
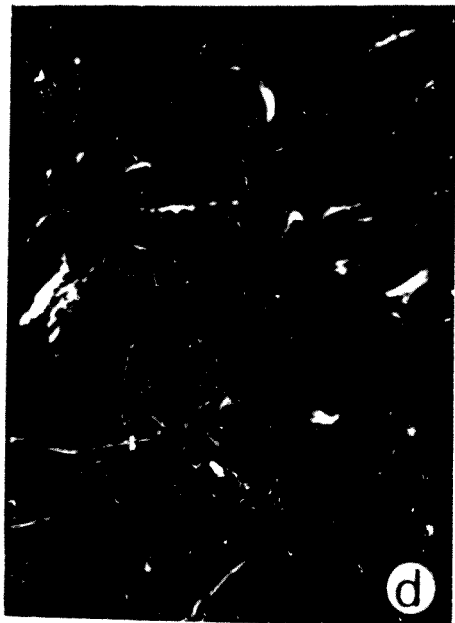
Figura 4.2. Activitat dels insectes de cada població.

Les taules compreses entre la 4.1. i la 4.22. corresponen als llistats de freqüències dels visitants florals (pol.linitzadors potencials) de cadascuna de les poblacions estudiades, indicant en cada cas llur comportament sobre la flor: si és legal (L), robador primari (R), robador secundari (r), accidental (A) o depredador (D), i el tipus de recompensa que cerca: pol.len (P) o nèctar (N). A més d'aquestes taules, presentem una taula resum (taula 4.23.), amb els principals pol.linitzadors i robadors de totes les poblacions.

Figura 4.3. Fotografies d'alguns visitants florals i pol·linitzadors en la tribu *Delphineae*:

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





Taula 4.1. VISITANTS I POLLINITZADORS POTENCIALS D'A. LYCOCTONUM (LYC1)

ESPÈCIE	Nombre de registres: 92	%	COMPORAMENT
HYMENOPTERA		62,9	
Apidae			
<i>Bombus wurfleini</i> Radoszkowski subsp. <i>pyrenaeicus</i> Vogt		31,5	R (N + P*)
<i>Bombus gerstaeckeri</i> Morawitz		22,8	L (N + P)
<i>Bombus hortorum hortorum</i> L.		8,6	L (N + P)
LEPIDOPTERA		31,0	
Notulidae			
<i>Agrocola</i> Hübner		30,0	r (N)
<i>Cerapteryx graminis</i> L.		1,0	r (N)
DIPTERA		4,0	
Syrphidae			
<i>Eristalis jurgorum</i> Egger		1,0	L (P)
<i>Syrphus ribesii</i> L.		1,0	L (P)
Muscidae			
		1,0	A
Asilidae			
		1,0	A
HETEROPTERA		2,1	
Miridae			
<i>Lygus rugulipennis</i> Poppius		2,1	A

Dates dels censos: 6/7/8-VIII-1993

Total hores de censos: 6

* recompensa ocasional

Taula 4.2. VISITANTS I POLLINITZADORS POTENCIALS D'A. LYCOCTONUM (LYC2).

ESPÈCIE	Nombre de registres: 189	%	COMPORAMENT
HYMENOPTERA		88,2	
Apidae			
<i>Bombus wurfleini</i> Radoszkowski subsp. <i>pyrenaeicus</i> Vogt		59,8	R (N + P*)
<i>Bombus hortorum hortorum</i> L.		21,6	L i R** (N + P)
<i>Bombus gerstaeckeri</i> Morawitz		6,3	L (N + P)
<i>Bombus pasquorum rufocitrinus</i> L.		0,5	L (N + P)
LEPIDOPTERA		1,5	
Notulidae			
<i>Hyppocomeuta ebonymelus</i> L.		1,5	r (N)
DIPTERA		7,9	
Muscidae			
		7,9	A
COLEOPTERA		2,4	
Cerambycidae			
<i>Alosterna tabacicolor</i> Deg.		1,5	A i D
Nitulidae			
		0,9	A

Dates dels censos: 27/29-VIII-1994

Total hores de censos: 8,5

* recompensa ocasional // ** esporàdicament com a robadors

Taula 4.3. VISITANTS I POL.LINITZADORS POTENCIALS D'A. ANTHORA (ANT1).

ESPÈCIE	Nombre de registres: 194	%	COMPORAMENT
HYMENOPTERA		56,7	
Apidae			
<i>Bombus hortorum hortorum</i> L.		46,4	L (N + P)
<i>Bombus wurfleini</i> Radoszkowski subsp. <i>pyrenaicus</i> Vogt		5,7	L (N + P)
<i>Psithyrus sylvestris</i> Lep.		3,1	L (N + P)
<i>Bombus mesomelas mesomelas</i> Gerst.		1,5	L (N + P)
DIPTERA		37,1	
Syrphidae			
<i>Sphaerophoria scripta</i> L.		8,2	L (P)
<i>Syrphus ribesii</i> L.		7,2	L (P)
<i>Metasyrphus latifasciatus</i> Macquart		5,2	L (P)
<i>Eristalis tenax</i> L.		1,0	L (P)
Muscidae		15,5	A
COLEOPTERA		0,5	
Cartharidae		0,5	A
HETEROPTERA		5,7	
Miridae			
<i>Lygus rugulipennis</i> Poppius		5,7	A
Dates dels censos: 6/7/8-VIII-1993 20/22-VIII-1993 20-VIII-1994		Total hores de censos. 12,5	

Taula 4.4. VISITANTS I POL.LINITZADORS POTENCIALS D'A. ANTHORA (ANT2).

ESPÈCIE	Nombre de registres: 74	%	COMPORAMENT
HYMENOPTERA		78,3	
Apidae			
<i>Bombus hortorum hortorum</i> L.		45,9	L (N + P)
<i>Bombus wurfleini</i> Radoszkowski subsp. <i>pyrenaicus</i> Vogt		13,5	R (N + P*)
<i>Bombus humilis</i> Scopoli subsp. <i>quasimuscorum</i> Vogt		9,5	L (N + P)
<i>Bombus mesomelas mesomelas</i> Gerst.		4,1	L (N + P)
<i>Bombus pasquorum rufocitrimus</i> L.		1,3	L (N + P)
Vespidae			
<i>Polistes dominulus</i> Christ.		2,7	A (P)
DIPTERA		21,7	
Syrphidae			
<i>Syrphus ribesii</i> L.		6,9	L (P)
<i>Metasyrphus lumiger</i> Meigen		1,3	L (P)
Muscidae		13,5	A
Dates dels censos: 29/30/31-VIII-1994		Total hores de censos: 4,5	

* recompensa ocasional

Taula 4.5. VISITANTS I POLLINITZADORS POTENCIALS D'A. NAFELLUS (NAP1).

ESPECIE	Nombre de registres: 217	%	COMPORAMENT
HYMENOPTERA		88,1	
Apidae			
<i>Bombus hortorum hortorum</i> L.		72,8	L (N + P)
<i>Bombus wurfleini</i> Radoszkowski subsp. <i>pyrenaicus</i> Vogt		8,0	L (N + P)**
<i>Bombus mesomelas mesomelas</i> Gerst.		5,2	L (N + P)
<i>Bombus ruderarius ruderarius</i> Müller		1,6	L (N + P)
<i>Bombus gerstoeckeri</i> Morawitz		0,5	L (N + P)
DIPTERA		11,9	
Syrphidae			
<i>Platycyberus manicatus</i> Meigen		5,1	L (P)
<i>Platycyberus albimanus</i> Fabricius		4,1	L (P)
<i>Metasyrphus lumiger</i> Meigen		0,9	L (P)
<i>Eristalis tenax</i> L.		0,9	L (P)
<i>Piziza festiva</i> Meigen		0,9	L (P)
Dates dels censos: 2-VIII-1993		Total hores de censos: 13	
6/7/8-VIII-1993			
20/22-VIII-1993			

** esporàdicament com a robador

Taula 4.6. VISITANTS I POLLINITZADORS POTENCIALS D'A. NAPELLUS (NAP2).

ESPECIE	Nombre de registres: 92	%	COMPORAMENT
HYMENOPTERA		51,2	
Apidae			
<i>Bombus wurfleini</i> Radoszkowski subsp. <i>pyrenaicus</i> Vogt		30,5	L (N + P)
<i>Bombus hortorum hortorum</i> L.		18,5	L (N + P)
Vespidae			
<i>Vespa norvegica</i> Fabricius		2,2	L (P)
LEPIDOPTERA		1,1	
Sphingidae			
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.		1,1	L (N)
DIPTERA		47,7	
Syrphidae			
<i>Metasyrphus lumiger</i> Meigen		13,0	L (P)
<i>Sphaerophoria scripta</i> L.		11,9	L (P)
Muscidae			
		22,8	A
Dates dels censos: 14/15-VIII-1993		Total hores de censos: 6	
13-VIII-1993			

Taula 4.7. VISITANTS I POLLINITZADORS POTENCIALS DE *D. MONTANUM* (MON1).

ESPÈCIE	Nombre de registres: 364	%	COMPORTAMENT
HYMENOPTERA		68,1	
Apidae			
<i>Bombus hortorum hortorum</i> L.		49,3	L (N + P)
<i>Bombus wroblewsi</i> Radoszkowski subsp. <i>pyrenaicus</i> Vogt		18,1	R (N + P*)
Vespidae			
<i>Polistes</i> sp.		0,7	A
LEPIDOPTERA		3,5	
Notulidae			
<i>Ceraapteryx graminis</i> L.		1,4	L (N)
<i>Euchalcia variabilis</i> Piller		0,7	L (N)
Sphingidae			
<i>Macroglossum steliatarum</i> L.		1,4	L (N)
DIPTERA		28,1	
Syrphidae			
<i>Sphaerophoria scripta</i> L.		14,6	L (P)
<i>Platycyrtus manicatus</i> Meigen		5,0	L (P)
<i>Parasyrphus vittiger</i> Zetterstãndt		4,1	L (F)
<i>Eristalis tenax</i> L.		4,1	L (P)
Asilidae		0,3	A
COLEOPTERA		0,3	
Cantharidae		0,3	A i D
Dates dels censos: 2-VIII-1993		Total hores de censos: 14	
6/7/8-VIII-1993			
20/22-VIII-1993			

* recompensa ocasional

Taula 4.8. VISITANTS I POLLINITZADORS POTENCIALS DE *D. MONTANUM* (MON2).

ESPÈCIE	Nombre de registres: 47	%	COMPORTAMENT
HYMENOPTERA		57,5	
Apidae			
<i>Bombus hortorum hortorum</i> L.		51,1	L (N + P)
Halictidae			
<i>Lassioglossum</i> sp.		6,4	L (P)
DIPTERA		42,5	
Syrphidae			
<i>Eristalis tenax</i> L.		23,4	L (P)
<i>Metasyrphus lumiger</i> Meigen		8,5	L (P)
<i>Sphaerophoria scripta</i> L.		6,4	L (P)
Callophoridae		4,2	A
Dates dels censos: 22-VII-1993		Total hores de censos: 7	
28-VII-1993			
14/15-VIII-1993			

Taula 4.9. VISITANTS I POLLINITZADORS POTENCIALS DE *D. BOLOSII* (BOL1).

ESPECIE	Nombre de registres: 487	%	COMPORTAMENT
HYMENOPTERA		42,6	
Apidae			
	<i>Bombus terrestris terrestris</i> Krüger	15,4	R (N + P*)
	<i>Bombus terrestris ferrugineus</i> Schm.		
	<i>Bombus pasquorum rufocitrinus</i> L.	1,0	L (N + P)
Anthophoridae			
	<i>Anthophora dispar</i> Lep.	1,8	L (N + P)
	<i>Ceratina dentiventris</i> Gers.	0,2	L (P)
	<i>Xylocopa violacea</i> L.	12,1	L (N + P)
Megachilidae			
	<i>Osmia submicans</i> Morawitz	1,2	L (N + P)
Scoliidae			
	<i>Scolia flavifrons</i> Fabricius	0,4	L (N + P)
Eumenidae			
	<i>Alastor atropos</i> Lep.	8,2	r (N)
Halictidae			
	<i>Lassioglossum</i> sp.	2,3	L (P)
LEPIDOPTERA		45,6	
Papilionidae			
	<i>Papilio machaon</i> L.	0,8	L (N)
Nymphalidae			
	<i>Cynthia cardui</i> L.	0,2	L (N)
Hesperiidae			
	<i>Thymelicus sylvestris</i> Poda	1,6	L (N)
Lycaenidae			
	<i>Polyommatus icarus</i> Rottemburg	0,4	L (N)
Satyridae			
	<i>Pyronia bathseba</i> Fabricius	0,4	L (N)
	<i>Melanargia lachesis</i> Pübner	0,4	L (N)
Pieridae			
	<i>Gonopteryx rhamni</i> L.	3,7	L (N)
	<i>Gonopteryx cleopatra</i> L.	3,7	L (N)
	<i>Pieris brassicae</i> L.	1,2	L (N)
	<i>Artogeia rapae</i> L.	1,2	L (N)
	<i>Artogeia napi</i> L.	0,4	L (N)
	<i>Euchloris ausonia</i> Hübner	0,2	L (N)
	<i>Colias croceus</i> Geoffroy	0,6	L (N)
Sphingidae			
	<i>Macroglossum stellatarum</i> L.	30,8	L (N)
DIPTERA		11,0	
Syrphidae			
	<i>Mellicavea auricollis</i> Meigen	8,4	L (P)
	<i>Sphaerophoria scripta</i> L.		
	<i>Eupodes corollae</i> Fabricius		
	<i>Episyrphus balteatus</i> De Geer		
	<i>Eristalis tenax</i> L.	1,6	L (P)
Bombyliidae			
	<i>Bombylius</i> sp.	1,0	L (N)
COLEOPTERA		0,2	
Scarabaeidae			
	<i>Oxythirea funesta</i> L.	0,2	D
HETEROPTERA		0,6	
Pentatomidae			
	<i>Graphosoma lineatum italicum</i> Müller	0,4	A
Rhopalidae			
	<i>Chorosoma schillingi</i> Schummel	0,2	A
Dates dels censos: 20/21/22-VI-1992		27-VI-1993	Total hores de censos: 32
4/5-VII-1992		22-VI-1995	

Taula 4.10. VISITANTS I POL·LINITZADORS POTENCIALS DE *D. BOLOSII* (BOL2).

ESPÈCIE	Nombre de registres: 478	%	COMPORTAMENT
HYMENOPTERA		66,1	
Apidae			
<i>Bombus terrestris terrestris</i> Krüger		4,2	R (N + P*)
<i>Bombus terrestris ferrugineus</i> Schm.			
<i>Bombus pasquorum rufocitrinus</i> L.		1,5	L (N + P)
Eumenidae			
<i>Alastor atropos</i> Lep.		31,2	r (N)
Halictidae			
<i>Lassioglossum</i> sp.		26,7	L (P)
<i>Halictus</i> sp.		2,0	L (P)
LEPIDOPTERA		21,2	
Papilionidae			
<i>Papilio machaon</i> L.		0,2	L (N)
Hesperiidae			
<i>Thymelicus sylvestris</i> Poda.		1,5	L (N)
Satyridae			
<i>Brintesia circe</i> Fabricius		0,8	L (N)
<i>Melanargia lachesis</i> Hübner		0,4	L (N)
Pieridae			
<i>Gonapteryx cleopatra</i> L.		5,5	L (N)
<i>Gonapteryx rhamni</i> L.		5,0	L (N)
<i>Colias croceus</i> Geoffroy		0,4	L (N)
Sphingidae			
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.		7,4	L (N)
DIPTERA		10,4	
Syrphidae			
<i>Episyrphus balteatus</i> De Gee:		2,5	L (P)
<i>Eristalis tenax</i> L.		0,4	L (P)
Bombyliidae			
<i>Bombylius</i> sp.		5,7	L (N)
<i>Anthrax</i> sp.		1,0	A (P)
Calliphoridae			
<i>Brachycera</i> sp.		0,4	A
Therevidae		0,4	A
COLEOPTERA		1,9	
Meloidae			
<i>Mylabris</i> sp.		1,9	D (P)
HETEROPTERA		0,4	
Coreidae			
<i>Coreus marginatus</i> L.		0,4	D (P)

Dates dels censos: 27/28/29-VI-1992
 9-VII-1992
 30-VI-1993

Total hores de censos: 29

Taula 4.11. VISITANTS I POLLINITZADORS POTENCIALS DE *D. STAPHISAGRIA* (STA1).

ESPECIE	Nombre de registres: 8	%	COMPORAMENT
HYMENOPTERA		25,0	
Halictidae			
<i>Lassioglossum</i> sp.		25	L (P)
LEPIDOPTERA		37,5	
Sphingidae			
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.		37,5	L (N)
DIPTERA		37,5	
Syrphidae		37,5	L (P)
Dates dels censos: 25/27-V-1994		Total hores de censos: 7	

Taula 4.12. VISITANTS I POLLINITZADORS POTENCIALS DE *D. STAPHISAGRIA* (STA3).

ESPECIE	Nombre de registres: 28	%	COMPORAMENT
HYMENOPTERA		60,8	
Anthophoridae			
<i>Amegilla fasciata</i> Vill.		17,9	L (N + P)
Megachile			
<i>Opius</i> sp.		28,6	L (P)
<i>Megachile rotunda</i> Fabricius		14,3	L (N + P)
LEPIDOPTERA		32,1	
Sphingidae			
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.		32,1	L (N)
DIPTERA		7,1	
Syrphidae			
<i>Sphaerophoria scripta</i> L.		7,1	L (P)
Dates dels censos: 26/28-V-1995		Total hores de censos: 7	

Taula 4.13. VISITANTS I POL·LINITZADORS POTENCIALS DE *D. PICTUM* (PIC2).

ESPÈCIE	Nombre de regist.es: 46	%	COMPORTAMENT
HYMENOPTERA		32,6	
Apidae			
	<i>Bombus terrestris ferrugineus</i> Schm.	10,7	L (N + P)
	<i>Bombus pasquorum rufocitrimus</i> L.	6,5	L (N + P)
	<i>Apis mellifera</i> L.	6,5	L (P)
Megachilidae			
	<i>Anthidium dentatum</i> Latr.	6,5	L (P)
Xylocopidae			
	<i>Xylocopa violacea</i> L.	2,2	L (N + P)
LEPIDOPTERA		13,0	
Sphingidae			
	<i>Macroglossum stellatarum</i> L.	13,0	L (N)
DIPTERA		32,6	
Syrphidae			
	<i>Mellicurva auricollis</i> Meigen	21,7	L (P)
	<i>Eristalis tenax</i> L.	6,5	L (P)
Calliphoridae			
		4,4	L (P)
COLEOPTERA		15,2	
Oedemeridae			
	<i>Oedemera barbara</i> Fabricius	8,7	D (P)
Scerzbeidae			
	<i>Oxythrea funesta</i> L.	6,5	D (P)
HETEROPTERA		6,6	
Pentatomidae			
	<i>Carpocoris mediterraneus atlanticus</i> Tamanini	4,4	A
	<i>Graphosoma lineatum italicum</i> Müller	2,2	A

Dates dels censos: 9/10-VI-1992

Total hores de censos: 12

Taula 4.14. VISITANTS I POL·LINITZADORS POTENCIALS DE *D. VERDUNENSE* (VER1).

ESPÈCIE	Nombre de registres: 276	%	COMPORAMENT
HYMENOPTERA		69,1	
Apidae			
<i>Bombus pasquorum rafocitrinus</i> L.		1,4	L (N + P)
<i>Apis mellifera</i> L.		0,4	L (P)
Vespidae			
<i>Polistes dominulus</i> Christ.		2,1	A (P)
Eumenidae			
<i>Alastor atropos</i> Lep.		4,3	r (N)
Halictidae			
<i>Nomia</i> sp.		10,5	L (P)
<i>Lassioglossum</i> sp.		18,4	L (P)
<i>Halictus</i> sp.		9,0	L (P)
Anthophoridae			
<i>Amegilla fasciata</i> Vill.		20,0	L (N + P)
<i>Ceratina dentiventris</i> Gers.		2,5	L (P)
LEPIDOPTERA		24,7	
Papilionidae			
<i>Papilio machaon</i> L.		2,5	L (N)
Nymphalidae			
<i>Mellicta detione</i> L.		1,0	L (N)
<i>Cynthia cardui</i> L.		0,7	L (N)
Lycaenidae			
<i>Lycaena phlaeas</i> L.		2,2	L (N)
<i>Polyommatus icarus</i> Rottemburg		1,4	L (N)
Fieridae			
<i>Artogeia rapae</i> L.		4,0	L (N)
<i>Colias croceus</i> Geoffroy		2,5	L (N)
<i>Gonopteryx rhamni</i> L.		2,5	L (N)
<i>Pontia daplidice</i> Hübner		2,2	L (N)
<i>Gonopteryx cleopatra</i> L.		1,4	L (N)
Sphingidae			
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.		4,3	L (N)
DIPTERA		5,8	
Syrphidae			
<i>Sphaerophoria scripta</i> L.		4,7	L (P)
<i>Platycyberus uibimans</i> Fabricius			
<i>Eristalis arbortorum</i> Egger			
<i>Paragus (Pandasyophthalmus)</i> sp.		0,7	
Asilidae			
		0,4	A
COLEOPTERA		0,4	
Chrysomelidae			
<i>Clytra</i> sp.		0,4	A
Dates dels censos: 18/19-VII-1992		Total hores de censos: 24	
1/2/5/8-VIII-1992			
25-VII-1993			
19-VIII-1993			

Taula 4.15. VISITANTS I POL·LINITZADORS POTENCIALS DE *D. VERDUNENSE* (VER2).

ESPÈCIE	Nombre de registres: 62	%	COMPORAMENT
HYMENOPTERA		51,7	
Apidae			
<i>Bombus terrestris</i> L.		13,9	L (N + P)
<i>Bombus pasquorum rufocitrinus</i> L.		9,7	L (N + P)
<i>Apis mellifera</i> L.		1,6	L (N + P)
Anthophoridae			
<i>Amegilla fasciata</i> Vill.		1,6	L (N + P)
Vespidae			
<i>Polistes omissus</i> Wesm.		3,2	L (P)
Halictidae			
<i>Halictus</i> sp.		14,6	L (P)
<i>Lasioglossum</i> sp.		4,8	L (P)
Andrenidae			
<i>Andrena</i> sp.		3,2	L (P)
LEPIDOPTERA		33,9	
Papilionidae			
<i>Papilio machaon</i> L.		9,8	L (N)
Lycaenidae			
<i>Polyommatus icarus</i> Rottemburg		4,8	L (N)
Pieridae			
<i>Artogeia rapae</i> L.		4,8	L (N)
<i>Pieris brassicae</i> L.		3,2	L (N)
<i>Colias croceus</i> Geoffroy		1,6	L (N)
<i>Gonopteryx cleopatra</i> L.		1,6	L (N)
Sphingidae			
<i>Macroglossum stellatarum</i> L.		6,5	L (N)
Geometridae			
<i>Lythria purpuraria</i> L.		1,6	L (N)
DIPTERA		9,6	
Syrphidae			
		4,8	L (P)
Bombyliidae			
<i>Bombylius</i> sp.		4,8	L (N)
HETEROPTERA		4,8	
Rhopalidae			
<i>Chorosoma schillingi</i> Schummel		1,6	A
Pentatomidae			
<i>Eurydema ventrale</i> Kolonati		3,2	A

Dates dels censos: 21-VIII-1992
26-VIII-1992
20/21-VIII-1993

Total hores de censos: 10

Taula 4.16. VISITANTS I POL·LINITZADORS POTENCIALS DE *D. GRACILE* (GRA1).

ESPÈCIE	Nombre de registres: 16	%	COMPORAMENT
HYMENOPTERA		81,4	
Anthophoridae <i>Xylocopa violacea</i> L.		6,2	R (P)
Eumenidae <i>Alastor atropos</i> Lep.		31,4	r (N)
Halictidae <i>Lassioglossum</i> sp.		43,8	L (P)
Altres espècies no identificades		6,2	L (P)
LEPIDOPTERA		6,2	
Lycaenidae <i>Polyommatus bellargus</i> Rottemburg		6,2	L (N)
DIPTERA		6,2	
Bombylidae <i>Bombylius</i> sp.		6,2	L (N)
COLEOPTERA		6,2	
Melyridae <i>Dasytes</i> sp.		6,2	A
Dates dels censos: 29-VI-1994		Total hores de censos: 3	

Taula 4.17. VISITANTS I POL·LINITZADORS POTENCIALS DE *D. BALANSAE* (BAL1).

ESPÈCIE	Nombre de registres: 46	%	COMPORAMENT
HYMENOPTERA		95,7	
Anthophoridae <i>Amegilla</i> sp.		52,2	L (N + P)
Halictidae <i>Lassioglossum</i> sp. altres NI		43,5	L (P) L (P)
LEPIDOPTERA		4,3	
Sphingidae <i>Macroglossum stellatarum</i> L.		4,3	L (N)
Dates dels censos: 21-VI-1994		Total hores de censos: 3	

Taula 4.18. VISITANTS I POL·LINITZADORS POTENCIALS DE *D. OBCORDATUM* (OBC1).

ESPÈCIE	Nombre de registres: 22	%	COMPORAMENT
HYMENOPTERA		36,4	
Apidae			
<i>Bombus terrestris terrestris</i> Krüger		18,2	L (N + P)
Anthophoridae			
<i>Amegilla</i> sp.		18,2	L (N + P)
LEPIDOPTERA		45,5	
Lycaenidae			
<i>Polyommatus icarus</i> Rottemburg.		18,2	L (N)
Sphingidae			
<i>Marroglossum stellatarum</i> L.		27,3	L (N)
DIPTERA		13,6	
Bombylidae			
<i>Bombylius</i> sp.		4,5	L (N)
Asilidae		9,1	A
COLEOPTERA		4,5	
Melyridae			
<i>Melyris</i> sp.		4,5	A

Dates dels censos: 14/15-VI-1994

Total hores de censos: 4

Taula 4.19. VISITANTS I POL·LINITZADORS POTENCIALS DE *D. FAVARGERI* (FAV1).

ESPÈCIE	Nombre de registres: 21	%	COMPORAMENT
HYMENOPTERA		66,7	
Anthophoridae			
<i>Amegilla</i> sp.		66,7	L (N + P)
LEPIDOPTERA		9,5	
Pieridae			
<i>Pieris brassicae</i> L.		9,5	L (N)
DIPTERA		23,8	
Syrphidae		19,0	L (P)
Muscidae		4,8	A

Dates dels censos: 18-VI-1994

Total hores de censos: 2,5

Taula 4.20. VISITANTS I POLLINITZADORS POTENCIALS DE *C. MAURITANICA* (MAU1).

ESPECIE	Nombre de registres: 9	%	COMPORAMENT
HYMENOPTERA		100,0	
Apidae	<i>Bombus terrestris terrestris</i> Krüger	55,6	L (N + P)
Halictidae	<i>Lassioglossum</i> sp.	44,4	L (P)

Dates dels censos: 21-VI-1994

Total hores de censos: 1,5

Taula 4.21. VISITANTS I POLLINITZADORS POTENCIALS DE *C. PUBESCENS* (PUB1).

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

Dates dels censos: 3-VI-1994
24-V-1995

Total hores de censos: 6

Taula 4.22. VISITANTS I POLLINITZADORS POTENCIALS DE *C. AJACIS* (AJA1).

ESPECIE	Nombre de registres: 34	%	COMPORAMENT
HYMENOPTERA		79,3	
Apidae	<i>Bombus terrestris terrestris</i> Krüger	5,9	L (N + P)
Anthophoridae	<i>Amegilla fasciata</i> Vill.	26,4	L (N + P)
	<i>Xylocopa violacea</i> L.	8,8	R (N)
Vespidae	<i>Polistes dominulus</i> Christ.	8,8	L (P)
Halictidae	<i>Lassioglossum</i> sp.	29,4	L (P)
LEPIDOPTERA		8,9	
Netulidae	<i>Autographa gamma</i> L.	5,9	L (N)
Pieridae	<i>Colias croceus</i> Geoffroy	3,0	L (N)
DIPTERA		11,8	
Syrphidae		11,8	R (P)

Dates dels censos: 29-V-1994
4-VI-1994
12-VI-1994

Total hores de censos: 5

Taula 4.23. POL·LINITZADORS I ROBADORS OBSERVATS EN CADA POBLACIÓ.

POL·LINITZADORS	ACONITUM					DELPHINIUM										CONSOLIDIDA							
	LYC1	LYC2	ANTI	ANTI2	NAP1	NAP2	MUNI	MUN2	BOL1	BOL2	STAI	STAI3	PIC2	VER1	VER2	GRAT	BALI	ORCI1	FAVI	MAUI	PUBI	AJAI	
HYMENOPTERA																							
Apidae																							
<i>Bombus hortorum</i>	+	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Bombus wurflerini</i>	RR	RR	+	RR	+	++	++	RR															
<i>Bombus gerstaeckeri</i>	++	+																					
<i>Bombus terrestris</i>										RR	R	+	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	+
<i>Bombus pasquorum</i>										+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Bombus humilis</i>																							
<i>Bombus mexomelas</i>																							
<i>Bombus ruderarius</i>																							
<i>Psithyrus sylvesteris</i>																							
Anthophoridae																							
<i>Amegilla</i> sp.																							
<i>Anthophora dispar</i>																							
<i>Xylocopa violacea</i>																							
Megachilidae																							
<i>Oplitis</i> sp.																							
<i>Megachile rotunda</i>																							
Halticidae																							
<i>Lasioglossum</i> sp.																							
<i>Halicter</i> sp.																							
Eumenidae																							
<i>Alastur atropos</i>																							
LEPIDOPTERA																							
<i>Macroglossum stellatarum</i>																							
ALTRES	RR	R																					
<i>Bombus</i> sp.																							
Syrphidae																							

R = robadors (< 10 % de visites). RR = robadors (> 10 % de visites). + = pol·linitzadors (< 10 % de visites), ++ = pol·linitzadors (> 10 % de visites).

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

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

La figura 4.5. és la representació gràfica de les mitjanes de les llargades dels nectaris per espècie enfront de les mitjanes de les mesures de les probòscides dels respectius vectors (fonamentalment himenòpters i *Bombylius*). Podem observar que els robadors se situen a la part dreta i inferior del gràfic, majoritàriament per sota de la línia discontinua, en una zona on les llargades dels nectaris són superiors a les probòscides dels insectes visitants. Aquest fet ens fa pensar que el comportament dels antòfils com a robadors de nèctar pot estar relacionat amb una limitació de l'aparell bucal dels robadors, que no poden atènyer el nèctar per la via legal. No obstant això, no s'ha trobat correlació entre les probòscides i les llargades dels nectaris de les corresponents flors visitades ($y = -0,02x + 8,08$; $r = -0,03$; $p = 0,84$; $n = 48$), ni tan sols eliminant els robadors ($y = 0,04x + 8,11$; $r = 0,15$; $p = 0,34$; $n = 36$). Aquest fet pot ser degut d'una banda, perquè estem valorant tàxons diferents, que ocupen ecologies diferents i en què l'espectre depèn molt de la fauna disponible i, per tant, hi ha més d'una variable en joc. Assajant-ho per a grups més petits i propers, segueix sense correlacionar-se, encara que en algun cas "r i p" milloren, com per exemple, si només considerem els acònits i els abellots ($y = 0,42x + 1,47$; $r = 0,50$; $p = 0,081$; $n = 14$). BRINK (1980) sí que va trobar certa correlació entre aquests dos paràmetres en diverses poblacions d'*A. columbianum*.

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

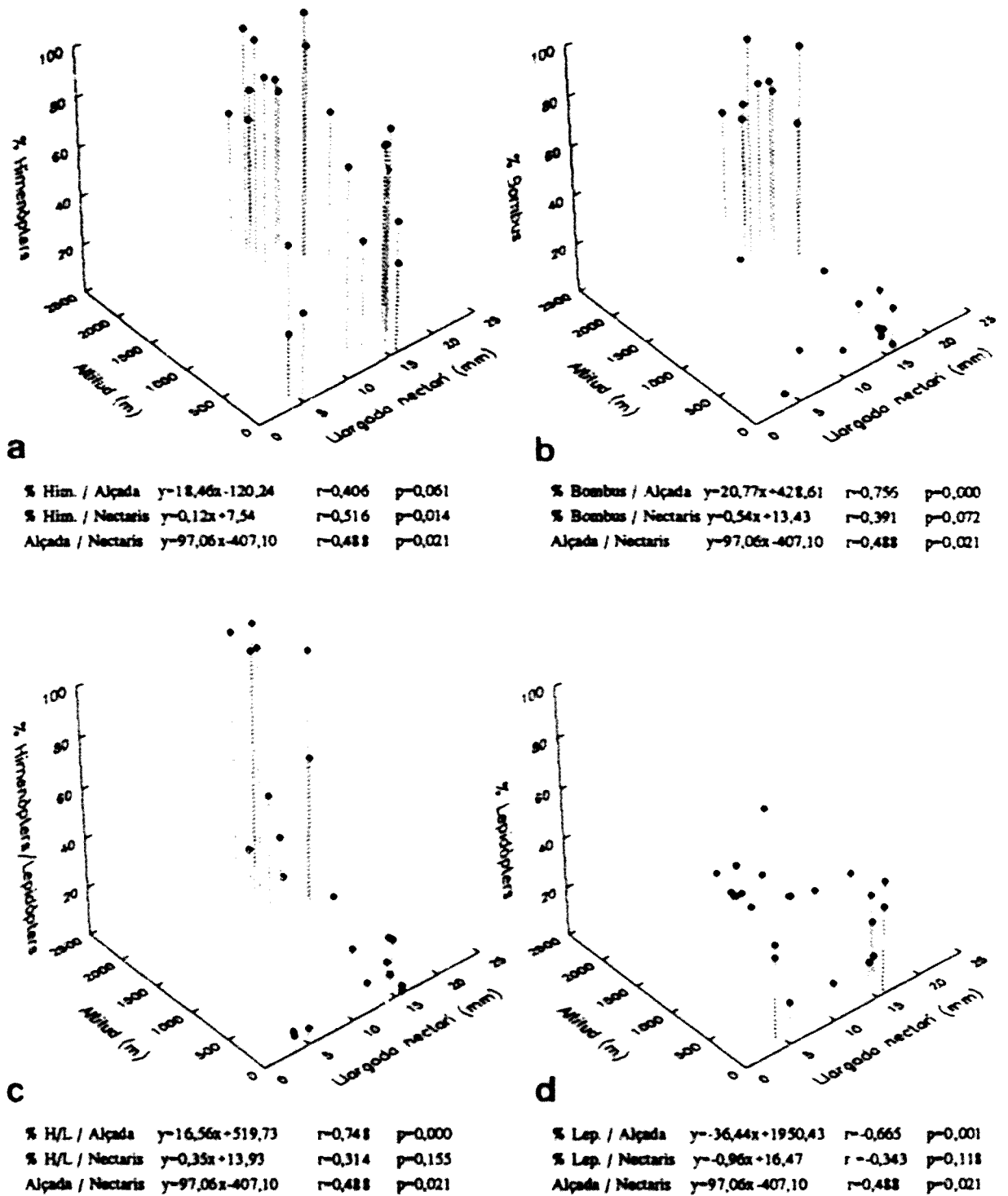


Figura 4.4. Relació entre l'altitud, la longitud dels nectaris i el percentatge de visites de: a) himenòpters, b) *Bombus*, c) proporció d'himenòpters respecte lepidòpters i d) lepidòpters, de cadascuna de les poblacions mostrejades.

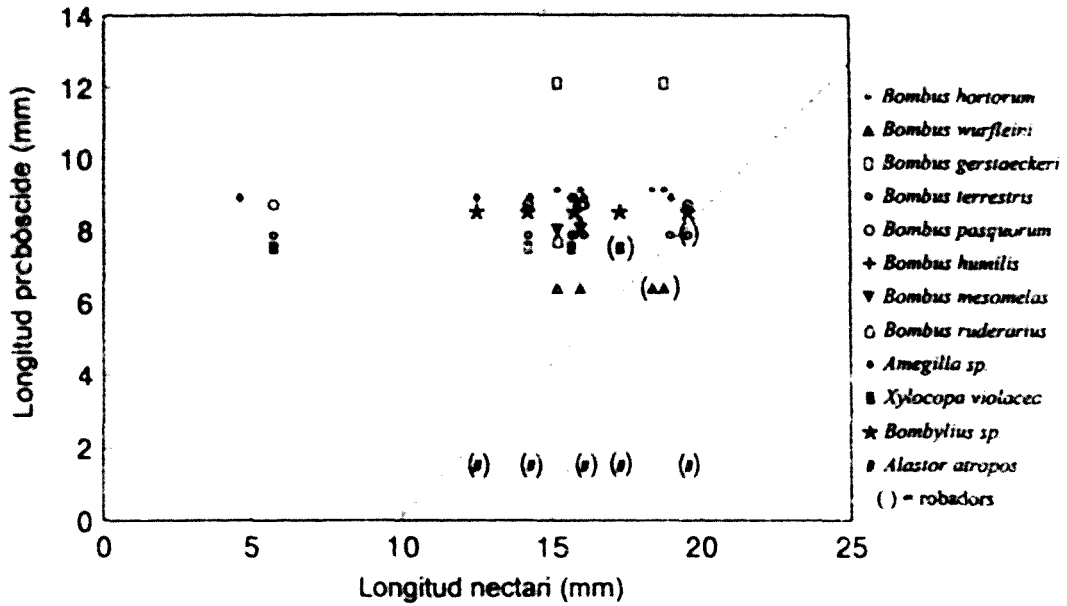


Figura 4.5. Relació entre les llargades dels nectaris i les probòscides dels vectors.

La taula 4.24. reflecteix la composició pol.línica qualitativa de les càrregues dels antòfils analitzats. La major part han estat abellots que contenien corbícules a les extremitats, atès que són els que transporten pol.len amb més quantitat i que recol.lecten de manera activa. La resta d'insectes transporten quantitats menors de pol.len, adherides per diverses parts del cos, sobretot a la regió ventral. A partir d'aquests resultats podem intuir que el pol.len de les *Delphineae* objecte d'estudi és la font majoritària de la seva alimentació en la major part d'aquests, mesclat amb petites quantitats d'altres pòl.lens de plantes veïnes. Aquests antòfils presenten, doncs, un cert grau d'especificitat, més acusat en *Bombus gerstaeckeri* com més endavant comentarem. La gran similitud entre els pòl.lens dels tres acònits (PUIG, 1987; PUIG & MOLERO, 1988) no ens ha permès discriminar a nivell específic, però hauria estat interessant haver-ho aconseguit en els vectors de poblacions d'espècies simpàtriques, com a la vall d'Eina, ja que hem observat abellots que visiten successivament espècies diferents. Pel que fa als robadors com *Bombus wurfleini*, ens ha semblat força curiós que en alguns casos portessin corbícules a les potes, en les quals a vegades també hi havia pol.len de *Delphineae*; LØKEN (1949) ja va detectar aquest fenomen per aquest abellot en *A. septentrionale*. Un altre exemple d'aquest fet ja va ser descrit per MACIOR (1966) en *Aquilegia L.*, on les reines de *Bombus* que perforen els esperons per assolir el nèctar sovint recol.lecten el pol.len pel camí correcte.

Taula 4.24. COMPOSICIÓ DEL CONTINGUT POL·LÍNIC DELS ANTÒFILS.

ANTÒFIL	TÀXON	PART DEL COS	TIPUS DE POL·LEN *	
<i>Bombus hortorum</i>	LYC1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>	
	LYC1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Epilobium angustifolium</i> / <i>Silene</i> sp.	
	LYC1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>	
	LYC1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Epilobium angustifolium</i> / <i>Senecio pyrenaicum</i>	
	ANT1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Trifolium</i> sp.	
	ANT1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Rhinanthus mediterraneus</i>	
	ANT1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Cirsium acaulis</i> / <i>Epilobium angustifolium</i>	
	ANT1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Cirsium acaulis</i> / <i>Epilobium angustifolium</i>	
	ANT1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Cirsium acaulis</i>	
	ANT1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>	
	ANT1	(corbícules incipients)	<i>Aconitum</i>	
	ANT2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>	
	ANT2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>	
	ANT2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Cirsium acaulis</i>	
	NAP1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>	
	NAP1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>	
	NAP1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Trifolium</i> sp.	
	MON1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / <i>Rhinanthus mediterraneus</i>	
	MON1	potes (molt poc)	<i>Delphinium</i> / <i>Rhinanthus mediterraneus</i>	
	MON1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i>	
	MON1	potes, cap i probòscide	<i>Delphinium</i> / <i>Rhinanthus mediterraneus</i>	
	MON1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / <i>Rhinanthus mediterraneus</i>	
	MON1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / <i>Rhinanthus mediterraneus</i> / <i>Armeria</i> sp.	
	MON1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / <i>Rhinanthus mediterraneus</i> / <i>Trifolium</i> sp.	
	MON2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / <i>Cirsium acaulis</i> / tipus <i>Centaurea</i>	
	MON2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i>	
MON2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i>		
<i>Bombus wurfleni</i>	LYC2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Hypericum maculatum</i>	
	LYC2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Epilobium angustifolium</i> / <i>Cirsium acaulis</i>	
	ANT1	(corbícules incipients)	<i>Aconitum</i> / <i>Armeria</i> sp.	
	NAP1	potes (corbícules)	<i>Rosaceae</i> / <i>Aconitum</i>	
	NAP1	potes (corbícules)	<i>Rosaceae</i> / <i>Aconitum</i>	
	NAP1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>	
	NAP2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Cirsium acaulis</i>	
	NAP2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Cirsium acaulis</i>	
	NAP2	potes (corbícules)	<i>Fabaceae</i> tipus <i>Trifolium</i> / tipus <i>Plantago</i> / <i>Aconitum</i>	
	NAP2	potes (corbícules)	<i>Fabaceae</i> tipus <i>Trifolium</i> / <i>Aconitum</i> / tipus <i>Plantago</i>	
	NAP2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Cirsium acaulis</i>	
	NAP2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Cirsium acaulis</i> / tipus <i>Plantago</i> / <i>Trifolium</i>	
	MON1	potes (corbícules)	<i>Rhinanthus mediterraneus</i> / <i>Delphinium</i>	
	MON1	potes (corbícules)	<i>Rhinanthus mediterraneus</i> / <i>Delphinium</i>	
	MON2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i>	
	MON2	potes (corbícules)	<i>Fabaceae</i> tipus <i>Trifolium</i> / <i>Delphinium</i>	
	MON2	potes (corbícules)	<i>Fabaceae</i> tipus <i>Trifolium</i> / <i>Delphinium</i>	
	<i>Bombus gerstaeckeri</i>	LYC1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>
		LYC1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Cirsium acaulis</i>
		LYC1	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Valeriana montana</i>
LYC1		potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Cariophyllaceae</i> tipus <i>Silene</i>	
LYC1		potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Cirsium acaulis</i>	
LYC2		potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>	
NAP1		potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>	
NAP1		potes (corbícules)	<i>Aconitum</i>	
<i>Bombus terrestris</i>	BOL1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / <i>Apiaceae</i> / <i>Ranunculus</i> sp.	
	BOL2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / <i>Rubus</i> sp. / <i>Asteraceae</i> tipus <i>Cardus</i>	
	BOL2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i>	

* els tipus pol·línics estan citats en ordre decreixent d'abundància (|| = majoritari; | = abundant; | = poc; || - esporàdic).

Taula 4.24. (cont.) COMPOSICIÓ DEL CONTINGUT POL·LÍNIC DELS ANTÒFELS.

ANTÒFIL	TÀXON	PART DEL COS	TIPUS DE POL·LEN *
<i>Bombus pasquorum</i>	BOL2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / <i>Psoralea bituminosa</i> ↓
	BOL2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / <i>Psoralea bituminosa</i> ↓
	BOL2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / Asteraceae tipus <i>Carduus</i>
	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / Asteraceae ↓ / <i>Ranunculus</i> sp ↓ / <i>Trifolium</i> sp.
	VER2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / Fabaceae tipus <i>Trifolium</i> ↓
	VER2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / Fabaceae tipus <i>Melilotus</i> ↓ / <i>Centaurea</i> sp ↓
	VER2	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i>
<i>Bombus humilis</i>	ANT2	potes (corbícules)	<i>Cirsium aculeis</i> / <i>Aconitum</i> ↓ / <i>Trifolium</i> sp ↓
<i>Bombus mesomelas</i>	ANT2	potes (corbícules)	<i>Aconitum</i> / <i>Cirsium</i> ↓
<i>Amegilla fasciata</i>	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / <i>Rosmarinus</i> ↓ / <i>Echium</i> sp ↓ / <i>Carduus</i> sp
	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / <i>Rosmarinus</i> ↓ / <i>Salvia</i> sp ↓ / <i>Echium</i> sp ↓
	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↓ / <i>Echium vulgare</i> ↓
	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↓ / <i>Echium vulgare</i> ↓
	VER1	(corbícules incipients)	<i>Delphinium</i> / Asteraceae tipus <i>Centaurea</i> ↓
	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / Asteraceae tipus <i>Centaurea</i> ↓
	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / Asteraceae tipus <i>Centaurea</i> ↓
	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / Asteraceae tipus <i>Centaurea</i> ↓
	VER1	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / Apiaceae ↓ / <i>Echium</i> sp ↓
	STA3	potes (corbícules)	Fabaceae tipus <i>Lotus</i> / <i>Delphinium</i> ↓ / <i>Rosmarinus</i> ↓ / <i>Scabiosa</i> ↓
	STA3	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↓ / Fabaceae / <i>Rosmarinus</i> ↓ / <i>Scabiosa</i>
	STA3	potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> ↓ / Fabaceae / <i>Scabiosa</i> ↓ / <i>Helichrysum</i>
	AJA1	potes (corbícules)	<i>Consolida</i> ↓ / <i>Coronilla emerus</i> ↓ / <i>Rosmarinus</i> ↓ / <i>Cistus</i> sp ↓
	<i>Amegilla</i> sp	BAL1	potes (corbícules)
BAL1		potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / <i>Picris hispanica</i> ↓ / <i>Trifolium</i> sp ↓
BAL1		potes (corbícules)	<i>Delphinium</i>
BAL1		potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / Rosaceae tipus <i>Potentilla</i> ↓
BAL1		potes i probòscides	<i>Delphinium</i> / <i>Helianthemum</i> sp ↓
OBC1		potes (corbícules)	<i>Delphinium</i> / Asteraceae ↓
FAV		potes (corbícules)	<i>Delphinium</i>
FAV		potes (corbícules)	<i>Delphinium</i>
<i>Xylocopa violacea</i>	BOL1	(corbícules incipients)	<i>Delphinium</i>
<i>Megachile rotunda</i>	STA3	abdomen ventral	<i>Delphinium</i> / <i>Scabiosa</i> ↓ / <i>Helichrysum</i> ↓ / Fabaceae
	STA3	abdomen ventral	Fabaceae / <i>Delphinium</i> ↓ / <i>Scabiosa</i> ↓ / <i>Helichrysum</i>
<i>Lassioglossum</i> sp	BOL1	potes i tòrax ventral	<i>Delphinium</i> / <i>Carduus</i> ↓ / <i>Papaver</i> ↓ / Fabaceae tipus <i>Trifolium</i>
	BOL1	potes (molt poc)	<i>Delphinium</i> / Asteraceae tipus <i>Sonchus</i> ↓
	BOL1	potes i tòrax ventral	Fabaceae tipus <i>Trifolium</i> ↓ / <i>Reseda</i> sp ↓ / <i>Carduus</i> sp
	BOL1	potes i tòrax ventral	<i>Delphinium</i> / Asteraceae tipus <i>Sonchus</i> ↓
	BOL2	potes, tòrax i abdomen	<i>Rubus</i>
	BOL2	potes i tòrax ventral	Brassicaceae ↓ / Asteraceae tipus <i>Sonchus</i> ↓
	BOL2	potes i tòrax ventral	Scabiosa / <i>Cirsium</i> sp ↓ / <i>Delphinium</i> ↓
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Hypericum perforatum</i>
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i>
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i>
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i>
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i> / <i>Rubus</i> sp ↓
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i> / <i>Rubus</i> sp ↓
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i> / <i>Ranunculus</i> sp.
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i>
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i> / Brassicaceae ↓
	BOL2	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i> / Asteraceae tipus <i>Sonchus</i> ↓ / <i>Liliaceae</i>
VER2	potes i abdomen ventral	Asteraceae (tipus <i>Senecio</i>) ↓ / Apiaceae ↓ / <i>Delphinium</i> ↓	
<i>Nomia</i> sp	VER1	potes i abdomen ventral	<i>Delphinium</i> / Fabaceae tipus <i>Ulex</i> ↓
<i>Alastor atropos</i>	BOL2	tòrax ventral i dorsal	<i>Campanula</i> ↓ / <i>Onobrychis</i> ↓
	BOL2	tòrax ventral i dorsal	<i>Campanula</i> ↓ / <i>Onobrychis</i> ↓

* els tipus pol·línics estan citats en ordre decreixent d'abundància (|| = majoritari, ↓ = abundant, ↓ = poc, || = esporàdic)

4.4. DISCUSSIÓ

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

4.4.1. ANÀLISI DELS VECTORS PER GRUPS DE DELPHINEAE

Aconitum i *D. montanum*

A grans trets podem dir que en les espècies d'alta muntanya —com és el cas dels acònits i de *D. montanum*— el grup d'insectes visitant i pol·linitzador més important quantitativament són els himenòpters i, especialment, el gènere *Bombus*. També s'han censat dípters, majoritàriament sírfids, però sempre molt menys abundants. Aquest espectre reflecteix un tipus de fauna que s'ha adaptat a unes condicions climàtiques i d'altitud més fredes, ja que hem detectat una major diversitat d'abel·lots en els ambients alpins i subalpins (cf. figura 4.4.), que disminueix marcadament en zones altitudinalment més baixes. D'altra banda, tot i que els pol·linitzadors d'una població determinada estan estretament lligats a la fauna de la zona, no és l'únic factor que influeix, ja que, a la vall d'Eina, on creixen de costat quatre espècies de *Delphineae*, encara que els insectes són els mateixos, hem observat comportaments i freqüències diferents per a cada tàxon.

Dels tres acònits estudiats, a nivell específic, cal destacar la morfologia d'*A. lycoctonum* com a tret remarcable que pot fer un paper important en la pol·linització, com més endavant argumentarem. Aquest fet es veu reflectit en el comportament recollector dels *Bombus*:

- *Bombus gerstaeckeri* (força robust i d'una mida corporal major que els altres *Bombus* censats) només s'ha observat com a pol·linitzador legal habitual en les 2 poblacions d'*A. lycoctonum*, i esporàdicament s'ha censat sobre flors d'*A. napellus* (de la vall d'Eina) també de manera legal.

- *Bombus hortorum* (de proòscide llarga) visita les flors d'*A. lycoctonum* de forma legal i rara vegada roba, com ja va detectar PITTIONI (1937). En *A. napellus* —coincidint amb les observacions de PESSON & LOUVEAUX (1984) i SOWING (1989)— i *A. anthora* presenta el mateix comportament (legal) i és el que visita aquests dos acònits amb major freqüència, excepte la població d'*A. napellus* del Cadí. Tot i el seu caràcter generalista envers altres del

seu grup molt més específics, prefereix flors amb corol·les llargues (LØKEN, 1949; BRIAN, 1957; MJELDE, 1983; ROUSSEAU, 1994) i és un pol·linitzador efectiu.

- *Bombus wurfleini* (de probòscide curta) es comporta com a robador de nèctar en *A. lycoctomum*, coincidint amb les observacions de PITTIONI (1937), ROUSSEAU (1994) i CASTRO (com. pers.). En *A. napellus*, no obstant això, l'hem observat bàsicament com a legal i també en *A. anthora*, excepte en la població ANT2, on actuava com a robador.

- *Bombus mesomelas* és un abellot petit que visita amb poca freqüència *A. napellus* de la vall d'Eina i les dues poblacions d'*A. anthora*. Actua sempre com a legal i té un comportament nototríbic, ja que entra dins la flor a l'inrevés, és a dir, amb la zona ventral superiorment (LØKEN, 1981; FREE, 1993). És l'única espècie d'abellot en què hem detectat aquest comportament.

- S'han censat altres espècies de *Bombus*, molt menys freqüents (*Bombus ruderarius*, *Bombus humilis*, *Bombus pascuorum*) i un *Psithyrus*, abellot paràsit dels nius dels *Bombus* (PRYS & CORBET, 1987) sobre *A. napeilus* i *A. anthora*, sempre legals.

En *D. montanum*, *Bombus hortorum* és el pol·linitzador legal principal i més freqüent (coincidint amb les observacions de MÜLLER (1883) per a *D. elatum*, filogenèticament molt proper, que també era visitat per *Anthophora philipes* Fabricius que no hem detectat en *D. montanum*). *Bombus wurfleini* només apareix en la població de la vall d'Eina i sempre actua com a robador de nèctar. També és visitat per altres lepidòpters i dípters, però un nombre molt menor. *D. viridescens* Leiberg amb una flor de color bru, semblant a *D. montanum*, també només és visitat per abellots (VARNEY, 1979).

La figura 4.6. representa la freqüència de visites de les principals espècies de *Bombus* dels taxons d'ambients subalpins nostrejats en aquesta Memòria:

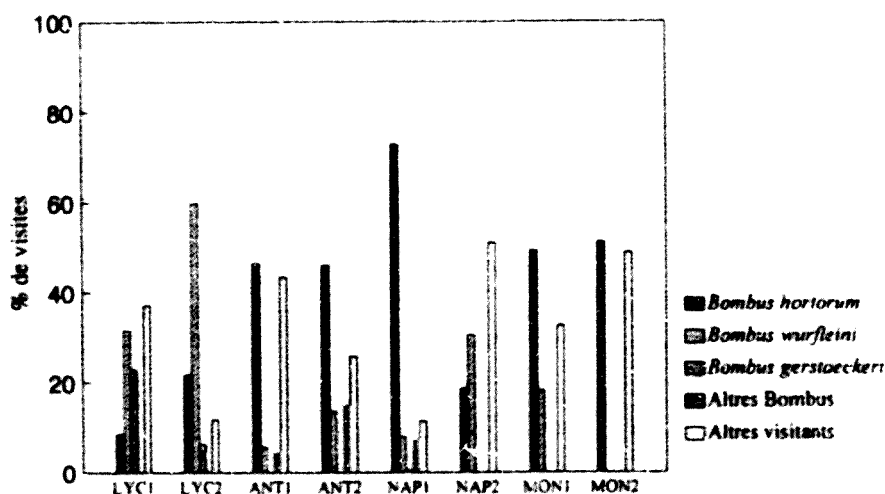


Figura 4.6. Percentatge de visites dels *Bombus* en les espècies d'ambient subalpi.

MÜLLER (1883), en els seus catàlegs de pol·linitzadors, ja va intuir una diferència de mides entre els nectaris d'*A. napellus* i *A. lycoctonum*, cosa que implicava que aquest darrer requeria, per assolir el nèctar, insectes amb una probòscide més llarga, com ara *Bombus opulentus* Gerst. (= *Bombus gerstaeckeri*, LÖKEN, 1949), coincidint amb les nostres observacions. AURIVILLIUS (1887) i WERTH (1940) també mantenen que la llargada de les probòscides determinen la manera de recollir dels abellots que visiten les flors d'*A. lycoctonum*. De fet, aquest acònit presenta un casc més llarg i estret que *A. napellus* i *A. anthora*, que el tenen més curt i ample (cf. capítol 2.). Aquesta major amplitud permet que els abellots penetrin tot el cos dins el casc i no sembla que la llargada del nectari sigui un inconvenient o una limitació a l'hora d'assolir el nèctar, encara que s'han descrit diversos patrons de conducta sobre les flors dels abellots que visiten espècies d'*Aconitum* (LÖKEN, 1949, 1981; FREE, 1993). En canvi, en *A. lycoctonum*, l'entrada és molt més estreta i l'abella només pot introduir-hi el cap, cosa que implica que no tots els borinots hi tindran accés, i probablement per aquest motiu, la presència de robadors és més alta. ROUSSEAU (1994) suggereix que aquest fet provoca una menor efectivitat pol·linitzadora en *Bombus gerstaeckeri*, ja que presenta una probòscide prou llarga per arribar al nectari, sense haver d'entrar gaire dins la flor i pràcticament sense tocar els estams. Fins i tot el considera "un robador de nèctar via legal". A partir de les nostres observacions, pensem que si que és un pol·linitzador efectiu i, a més, les anàlisis de pol·len, demostren que en porta i que en col·lecta activament.

A. lycoctonum ha seguit, doncs, un model evolutiu diferent que els altres dos acònits pel fet d'haver perllongat el casc (podríem especular com una hipotètica forma de transició cap a l'esperó dels *Delphinium*). Aquest model que ha permès una adaptació més específica —per a *Bombus gerstaeckeri*—, no sembla que li reporti un gran benefici a la planta, ja que ha augmentat la incidència dels robadors a les poblacions estudiades i, en canvi, si que afavoreix un determinat tipus de pol·linitzadors enfront d'altres, més inespecífics (BRINK, 1980). Probablement perquè la pol·linització és més selectiva o més difícil, adopta altres estratègies per tal d'assegurar-ne la reproducció. Són més autògames potencials respecte als altres dos acònits, com van demostrar les proves d'embossament al camp (cf. apartat 5.24.).

Pel que fa als robadors de nèctar, diversos autors (AURIVILLIUS, 1887; WERTH, 1940; LÖKEN, 1949; ALFORD, 1975; KOEMAN-KWAK, 1973; PEKKARINEN, 1979, 1984; PESSON & LOUVEAUX, 1984) han diferenciat dos grans grups d'abellots segons la constitució i mida del seu aparell bucal. D'una banda, els de probòscide curta, on s'inclourien: *Bombus terrestris*, *Bombus wurfleini*, *Bombus lucorum* i, de l'altra, els de probòscide llarga: *Bombus hortorum*, *Bombus gerstaeckeri*, *Bombus pasquorum*, *Bombus consobrinus*, entre d'altres. Aquestes diferències provoquen un comportament recollidor molt diferent en flors on el nèctar està amagat, essent el primer grup majoritàriament de robadors de nèctar (INOUE, 1980a, 1983), puix que les dimensions de la probòscide sovint no són suficients per atènyer el nèctar, mentre que el segon grup presenten un comportament recollidor legal. Dins dels robadors, LÖKEN (1949, 1981) descriu dues maneres de perforar: els que només foraden el casc utilitzant exclusivament la llengua com *Bombus lucorum* i els que foraden el casc i el nectari usant les mandíbules dentades, com *Bombus wurfleini*, que a més ho aconsegueix amb certa rapidesa. SOWING (1989) observà també un comportament diferent d'ambdós grups en relació a la mida

de la taca visitada en *A. napellus*. Els abellots de probòscide curta (que actuen com a robadors) tendeixen a visitar taques més grans, perquè en les petites són poc eficients, ja que en foradar la corol·la són més lents que els de probòscide llarga (legais). En canvi, en taques grosses es produeixen un gran nombre de flors foradades que poden tornar a ser visitades una altra vegada molt més fàcilment, i en aquest cas, una probòscide llarga no resulta més avantatjosa.

La qüestió de si aquest comportament del robatori de nèctar és instintiu o adquirit ha estat força discutida (KUGLER, 1943; BRIAN, 1954a, 1954b, 1957; MACIÖR, 1966; ALFORD, 1975; MORSE, 1982; INOUE, 1983; HIGASHI *et al.*, 1988). Segons CASTRO (com. pers.) la perforació i l'entrada il·legal són innates i queden dins la gamma de procediments instintius de què disposen els àpids per explotar les flors. L'aplicació d'un patró de conducta depèn de les circumstàncies de cada situació, a les quals l'individu reacciona inicialment per instint i després, progressivament, per la seva experiència; la perfecció en l'execució del patró de conducta, però, depèn bàsicament de la memòria i, per tant, de l'aprenentatge (PRYS & CORBET, 1987). Cada individu recol·lector disposa d'un ampli ventall de rutines i moviments innats que li permeten extreure aliment de flors d'estructures i mides molt variades. En cada cas, haurà de realitzar moviments diferents i si no pot atènyer el nèctar seguirà una "via il·legal". Mitjançant la repetició de la conducta, l'automatitza i li dona velocitat, i n'associa la mida (anirà directament a perforar o a aprofitar els forats fets per altres àpids). PEKKARINEN (1984) defensa que hi ha certa flexibilitat en aquesta conducta, fins i tot, a nivell d'individu. Aquesta idea de comportament innat es referma en l'especialització estructural de l'aparell bucal de les espècies del subgènere *Alpigenobombus* (*Bombus wurfleini*) que són els lladres per autonomàsia (LIE-PETERSEN, 1906; WERTH, 1940; LÖKEN, 1949; ALFORD, 1975; MJELDE, 1983; RASMONT, 1988), amb mandíbules dissenyades per perforar corol·les.

Tot i que en els nostres tàxons no l'hem trobat, sembla que hi ha una relació entre la llargada de les probòscides i la profunditat de les corol·les visitades (PESSON & LOUVEAUX, 1984). Els abellots de probòscide llarga prefereixen corol·les tubulars més llargues que els altres (INOUE, 1980b; LÖKEN, 1981). No obstant això, l'ús exclusiu d'aquest criteri (defensat per KNUTH, 1906-09; HULKKONEN, 1928; BRIAN, 1957; HEINRICH, 1976; PEKKARINEN, 1979; RANTA & LUNDBERG, 1980) sembla excessivament simplificat i no és suficient per explicar la preferència dels borinots pels diferents tipus de flors. Influeixen, per tant, d'altres factors com ara la morfologia floral, el color o l'olor, entre d'altres (PYKE, 1982b; PEKKARINEN, 1984; HARDER, 1985; TERÄS, 1976, 1985; RASMONT, 1988). INOUE (1980b) va trobar una correlació positiva entre les llargades de les probòscides i la despesa de temps en visitar les flors.

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

- *Bombus consobrinus* per *A. septentrionale* Koelle (LØKEN, 1949, 1950, 1960; PEKKARINEN, 1978, 1979; MJELDE, 1983; PESSON & LOUVEAUX, 1984; RASMONT, 1988).
- *Bombus gerstaeckeri* per *A. lycoctonum* (principalment) i *A. napellus* (LØKEN, 1960, 1973; ORNOSA, 1984; CASTRO, 1988; RASMONT, 1988). Segons ORNOSA (*loc. cit.*) les femelles s'han relacionat amb *A. lycoctonum* i els mascles amb *A. napellus*.
- *Bombus reinigiellus* per *A. nevadense* (CASTRO, 1988).

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

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

Les càrregues pol.líniques dels antòfils eren majoritàriament de *Delphineae*. Tot i així, si es comparen les plantes trobades (*cf.* taula 4.24.) amb els llistats d'espècies florides simultàniament, presumptes competidores, podrem observar que algunes espècies no apareixen (però sí eren presents a la població), en zones més allunyades. Quan vam realitzar els llistats, només vam tenir en compte les plantes molt properes, per tant aquestes dades indiquen que els vols dels abellots poden ser força llargs. És destacable com a planta competidora *Epilobium angustifolium*, que té una estructura d'inflorescència vertical molt semblant a la dels acònits i el model de vol serà anàleg (*cf.* apartat 4.4.3.).

Un altre aspecte a considerar és l'efecte "taca": *A. lycoctonum* i *A. napellus*, es disposen agrupats en taques vistoses (sovint prop de l'aigua), però són individus diferents, mentre que *A. anthora*, de mida força reduïda a la vall d'Eina, apareix molt més dispers, la coloració de la corol·la groga més verdosa el fa passar més desapercebut i això pot veure's reflectit en una relativa menor activitat dels vectors en aquesta darrera espècie. A la població de la vall d'Aran, alguns individus eren força més grans i ramificats, i l'activitat dels insectes lleugerament major. *D. montanum* es constitueix formant rodals; les nombroses flors de les diverses tiges són un clar reclam per als vectors. Hem observat una major activitat a la vall d'Eina, però probablement sigui deguda a les condicions meteorològiques més adverses durant

les observacions al Cadí. En general, la franja horària de major activitat es concentra en les hores centrals del dia, tot i que els abellots treballen des de primeres hores del matí fins que es fa fosc, encara que l'activitat va minvant progressivament cap al vespre. Hem detectat una menor activitat els dies tapats o ventosos i, per tant, les condicions climàtiques poden influir com ja va detectar LØKEN (1949).

El color (blau o groc) no sembla important perquè els abellots visiten indistintament flors d'un i altre tipus, fins i tot, a la vall d'Eina, en què els 3 acònits estan de costat —entre els acònits hi ha un cert aïllament fenològic, però no és complet i coincideixen parcialment en el temps—, hem observat que el mateix abellot podia visitar successivament flors d'espècies diferents. Altres referències, però, demostren que són capaços de discriminar individus albins dels normals en *Delphinium* (WASER & PRICE, 1981, 1983) i, fins i tot, formes alterades (MACIOR, 1975).

Els sirfids inspeccionen molt les flors, però realitzen pocs contactes i breus, a part que no presenten un cos prou corpulent ni un aparell bucal adequat per arribar als nectaris i assolir el nèctar. També han estat descrits com a visitants d'*A. senanense* Nakai (YUMOTO, 1986). Consumeixen pol·len i se'ls podria considerar robadors de pol·len, perquè la seva eficàcia pol·linitzadora és molt baixa. Tanmateix, en d'altres plantes com *Scrophularia* sp. s'han descrit com els pol·linitzadors més importants (ORTEGA & DEVESA, 1993a).

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

No s'han detectat pol·linitzadors nocturns.

D. bolosii

Un primer fet que destaca en ambdues poblacions d'aquesta espècie és que presenta un espectre de visitants florals i pol·linitzadors molt més variat que els acònits i que *D. montanum*. Possiblement és degut a una fauna local més variada, ja que ocupa un estatge altitudinalment inferior, amb unes condicions ecològiques i climàtiques menys extremes, tot i que també cal tenir present l'efecte de la morfologia floral com a atractiu sobre els pol·linitzadors. Aquest espectre té cert paral·lelisme amb el d'algunes espècies americanes, en les quals s'ha descrit un gran ventall de visitants florals (MACIOR, 1975; WASER, 1982). En les dues poblacions de *D. bolosii* en què hem pogut realitzar censos en més d'un any diferent, hem detectat petites fluctuacions d'alguns vectors, probablement degudes a variacions climàtiques (temperatura, sequera o pluja) o faunístiques.

Dels himenòpters censats, *Bombus terrestris* (de probòscide curta) actua majoritàriament com a robador de nèctar (primari o secundari), tot i que esporàdicament s'ha

observat algun exemplar que actuava legalment a la població del Priorat (BOL2). *Bombus pasquorum* (de probòscide més llarga) visita molt menys freqüentment *D. bolosii*, però sempre ha tingut un comportament legal i esternotrífic. *Xylocopa violacea* també ha actuat com a legal i només ha estat censada en la població de la Noguera (BOL1). Altres himenòpters aïllats, només censats en la població BOL1 i amb una mida corporal similar a la dels abellots, són *Scolia flavifrons*, *Anthophora dispar* i *Osmia submicans*. Tots aquests entren de forma legal i també podrien actuar com a pol.linitzadors. *Alastor atropos* és un petit eumènid, que visita amb alta freqüència aquestes flors. Sempre l'hem observat com a robador secundari, ja que el seu aparell bucal és reduït i feble. Hi ha una sèrie d'abelletes petites dels gèneres *Lassioglossum* sp., *Halictus* sp. o *Nomia* sp. que pul.lulen força estona per la zona dels estams i porten molt pol.len adherit a la zona ventral. Tot i la marcada hercogàmia que presenten aquestes flors, aquests petits himenòpters amb llurs moviments poden afavorir l'autogàmia, posant en contacte alguna antera o pol.len amb la superfície estigmàtica. En altres *Delphinium* americans també s'han descrit com a visitants florals petites abelles solitàries (MACTOR, 1975; WASER, 1982). POWELL & JONES (1983) descriu en *D. parryi* A. Gray, pol.linitzat principalment *Bombus*, que els anys en què són menys abundants, s'incrementa notablement la visita d'aquests petits himenòpters, encara que la seva eficàcia pol.linitzadora no ha estat documentada. La població d'Ulldemolins està envoltada per *Rubus canescens*, que floreix en el mateix període que *D. bolosii* i és visitat constantment per molts individus d'*Apis mellifera*. Mai vam observar que cap exemplar visités *D. bolosii*.

Hem detectat una gran diversitat de papallones diürnes que visiten ambdues poblacions, destacant com a més freqüent el gènere *Gonopteryx* (*G. cleopatra* i *G. rhamnii*), a part de *Macroglossum stellatarum*, molt freqüent en la població de la Noguera. Aquest darrer, un esfingid anomenat *esfinx colibrí* pel seu característic moviment d'ales que recorda el vol d'aquest ocell americà, és una arna d'hàbits diürns. Visiten les flors en ple vol, introduint la seva llarga espiritrompa (d'uns 26-28 mm) dins els nectaris, però no contacta el cos ni el cap amb la flor. Presumiblement la seva eficàcia pol.linitzadora és molt baixa, tot i que hem trobat alguns grans de pol.len adherits a la seva espiritrompa, fenomen observat en d'altres esfingids (KISLEV *et al.*, 1972; MILLER, 1981; LÖKEN, 1981; NILSSON, 1988). En tot cas, aquesta baixa eficàcia pot veure's afavorida per les seves constants i repetides visites. Un cas similar s'esdevé en *D. nelsonii* amb la pol.linització per colibris, que dipositen menys quantitat de pol.len però ho compensen incrementant el nombre de visites respecte als abellots (WASER & PRICE, 1990). L'alt nombre de visites de *Macroglossum stellatarum* està clarament relacionat amb els elevats requeriments energètics que necessiten per bellugar les ales, que els porta a succionar nèctar contínuament. Són capaços de certa termoregulació (HEINRICH, 1975), que els permet viure en ambients d'alta muntanya, però és molt menys freqüent en aquests hàbitats, tot i que l'hem censat esporàdicament sobre algunes espècies d'altitud, com *D. montanum*. Les visites són relativament curtes (1-3 segons) depenent de la quantitat de nèctar disponible, i tot i que semblin una mica a l'atzar, s'observa certa tendència a pujar en la inflorescència, en línia recta, fent zig-zag o, en ocasions, helicoidalment (solen visitar flors saltades, però en un nombre força elevat). De fet, es tracta d'una de les espècies que ha estat censada en la majoria de poblacions del gènere *Delphinium* que mostren ecologies ben diferents. Aquest lepidòpter té una àrea de distribució molt àmplia (DAFNI, com. pers.). És

poc específic quant a les espècies vegetals visitades, ja que està descrit com a pol.linitzador sobre altres espècies, normalment amb una corol·la en forma de tub o similar. Citem a tall d'exemple algunes *Lamiaceae* i *Echium* sp. (MÜLLER, 1883), *Narcissus* sp. (PÉREZ, 1985), *Lonicera* sp. (JORDANO, 1990), *Petrocoptis* sp. (GARCÍA, 1993; NAVARRO *et al.*, 1993), *Jasminum* sp. (VICENS, com. pers.) i en els nostres mostratges l'hem observat en *Saponaria* sp. i en *Carduus carlinoides*.

La resta de lepidòpters tenen un comportament similar, només cerquen nèctar. A causa de la seva llarga espiritrompa, necessiten flors amb una determinada estructura, més o menys tubular, per poder xuclar-ne el contingut (les flors de *Delphineae* reuneixen aquestes condicions). El poder de pol.linització d'aquests insectes ha estat objecte de discussió. Mentre que alguns autors (WICKLUND *et al.*, 1979, 1982; LAZRI & BARROWS, 1984) els consideren lladres de nèctar, ja que la espiritrompa i les potes tan llargues dificulten el contacte del cos amb els estams, d'altres (LEVIN & BERUBE, 1971; COURTNEY *et al.*, 1982) han demostrat la seva eficàcia pol.linitzadora. En tot cas, de ben segur, que en les nostres espècies és més baixa que els himenòpters, especialment *Bombus* i afins, amb un cos més robust.

Pel que fa referència als dípters, *Bombylius* sp. és pol.linitzador potencial ja que entra dins la flor de manera legal i té un aparell picador-xuclador de longitud considerable que li permet arribar als nectaris i xuclar aquesta substància ensucrada. L'estructura corporal més lleugera que els *Bombus* provocarà certa reducció de la seva eficàcia pol.linitzadora. En aquest sentit, MACIOR (1975) opina que aquest gènere no arriba a pol.linitzar perquè no separa els pètals laterals. Els sirfids només consumeixen pol·len i no pol.linitzen o, en tot cas, ho fan de manera purament accidental. A vegades només inspeccionen les flors amb el seu vol tan característic.

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

Cal remarcar, en aquesta espècie, l'efecte dels robadors —sobretot *Bombus terrestris* o *Alastor atropos*— que malmeten força les flors i probablement un percentatge es fa malbé, amb la conseqüent disminució de la producció de granes. Per contra, HAWKINGS (1961) sostenia la teoria que els robadors promouen la pol.linització encruada en *Trifolium*, ja que en disminuir la producció de nèctar, obligaven els pol.linitzadors legals a visitar més flors per aconseguir la mateixa recompensa. Amb tot, la proporció de robadors és variable d'un any per l'altre. D'altra banda, no hi ha tants pol.linitzadors legítims. OTTOSÉN (1987) va observar en *Lonicera periclymenum* que el buit de pol.linitzadors òptims causava una invasió de pol.linitzadors oportunistes que disminuïen la producció de granes a causa d'una disminució de l'efectivitat de la pol.linització generalista. Aquest fet pot reduir la dispersió genètica per una reducció del flux gènic, una menor adaptació, i a la llarga pot afavorir el desenvolupament de plantes competidores. En el nostre cas, tot i l'ampli espectre de vectors i l'efecte dels robadors, la producció de granes al camp és relativament alta, però les baixes taxes de germinació, la gran sensibilitat a la sequera i als factors mediambientals i els resultats d'electroforesi semblen indicar una possible depressió per autoencruament.