

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

### Subgènere *Staphisagria*

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

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

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

MÜLLER (1883) mantenia que *D. staphisagria* era pol·linitzat per *Bombus*, però no va especificar per quines espècies. A partir de les nostres observacions, no sembla que aquests siguin els principals vectors, almenys en les poblacions estudiades.

*D. pictum* mostra un esperó lleugerament més llarg que *D. staphisagria*. En aquesta espècie hem detectat un augment de variabilitat en l'espectre de vectors, així com l'activitat respecte a l'altra espècie del mateix subgènere. Amb tot, l'activitat és relativament inferior si es compara amb d'altres *Delphineae*, sobretot les perennes. *Bombus terrestris* i *Bombus pasquorum* són, probablement, els pol·linitzadors més efectius, i ambdós tenen un comportament legal i esternotribic. Esporàdicament han estat visitades per *Xylocopa violacea*, que també han mostrat un comportament legítim. Fins i tot, és visitat, amb relativa freqüència, per *Macroglossum stellatarum*. Els dípters, majoritàriament els sirfids, són robadors de pol·len, i els coleòpters i heteròpters, accidentals o, fins i tot, depredadors florals, com *Oxythirea funesta*. En cap de les dues espècies d'aquest subgènere hem detectat robadors de nèctar i flors perforades, segurament perquè l'esperó és massa curt.

### Subgènere *Delphinium*

Les espècies anuals, en general, ocupen ecologies força ruderals o arvenses (marges de camins, camps en guaret i rostolls, talussos i dunes, entre d'altres) i altituds molt més baixes i, fins i tot, arran de mar, com *D. obcordatum*. Aquest fet es reflecteix clarament en la fauna. En aquest tipus d'hàbitats, hem censat poques espècies de *Bombus* —només *Bombus terrestris* i *Bombus pasquorum*— i la seva freqüència com a visitants disminueix sensiblement (cf. figura 4.4.). En canvi, apareixen d'altres himenòpters, amb un cos i probòscide similar que aconsegueixen els requisits necessaris per pol·linitzar aquest tipus de flors, com és el cas del gènere *Amegilla*, molt freqüent en les poblacions nord-africanes. Les dades de *D. verdunense* són especialment completes perquè hem efectuat més hores de seguiment que les espècies nord-africanes, atesa la llunyania de les localitats. Amb tot, hem detectat una menor activitat d'insectes respecte a les espècies perennes.

En *D. verdunense* els pol·linitzadors principals són *Amegilla fasciata* (més freqüent en la població de l'Alt Penedès) i *Bombus terrestris* i *Bombus pasquorum* (en la del Baix Empordà). Les petites abelletes dels gèneres *Lassioglossum*, *Halictus* o *Nomia*, sovint entren dins la corol·la i poden arribar fins al nectari, gràcies a les seves reduïdes dimensions. En d'altres ocasions es queden pul·lulant per la zona dels estams, cosa que pot produir alguna autogàmia accidental. Cal destacar una gran diversitat de lepidòpters diürns com a visitants florals, a part de l'esfingid *Macroglossum stellatarum*.

En els censos de *D. gracile*, vam detectar un efecte força important dels robadors de nèctar, especialment d'*Alastor atropos*. No vam observar cap pol·linitzador gran, excepte alguna *Xylocopa violacea*, que esporàdicament robava i *Bombylius* sp. Els visitants més freqüents els dies dels censos foren abelletes de dimensions molt reduïdes, que poden pol·linitzar de manera més accidental. BLANCHÉ (com. pers.), però, ha observat *Bombus cf. terrestris* en poblacions de Palència i Saragossa de *D. gracile* en anys anteriors.

Pel que fa a les espècies nord-africanes, *D. balansae* és pol·linitzat majoritàriament per himenòpters del gènere *Amegilla*. Malauradament no hem pogut determinar a nivell d'espècie aquests exemplars africans, però manifesten una mida ostensiblement major que les espècies europees (*Amegilla fasciata*). *D. balansae* també és visitat amb relativa freqüència per petites abelletes i, més esporàdicament, per *Macroglossum stellatarum*. *D. obcordatum* és pol·linitzat per *Bombus terrestris* i *Amegilla* sp., encara que també és visitat per *Bombylius* sp. i altres lepidòpters diürns. *D. favargerii* és pol·linitzat fonamentalment per *Amegilla* sp., tot i que també rep visites d'alguns lepidòpters diürns i sirfids.

### *Consolida*

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

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

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

Les referències bibliogràfiques sobre els pol.linitzadors d'aquest gènere són molt escasses i majoritàriament s'han reportat de *C. regalis*. MÜLLER (1883) descriu com a vectors pol.linitzadors de *Delphinium consolida* (= *C. regalis*) a *Bombus hortorum*, *Bombus agrorum* F., *Bombus fragans* Kyrby, *Bombus senilis* Smith, *Anthophora aequalis* Pz., *Anthophora retusa* L. i *Anthophora pilipes*. També descriu com a visitants florals alguns lepidòpters com ara *Satyrus* sp. o *Hesperia* sp., però opina que la seva efectivitat és baixa ja que sembla que pràcticament no contactin el cos amb les anteres o els estigmes. Aquest autor manté que *C. ajacis* és pol.linitzada per abellots, però no precisa per quines espècies. Mentre que LEPPIK (1964) reporta els abellots com a únics pol.linitzadors d'aquest gènere, SVENSSON & WIGREN (1986) detecten per *C. regalis* un ampli ventall de pol.linitzadors, principalment abellots (*Bombus terrestris*, *Bombus hortorum* i *Bombus lapidarius*), abelles (*Apis mellifera*, *Anthidium* sp. i *Megachile* sp.) però també lepidòpters i dípters (sirfids). HONG DE-YUAN (1986) descriu com a pol.linitzadors de *C. regalis*, *Aconitella stenocarpa* i *Aconitella scleroclada* abellots de probòscide llarga: *Bombus agrorum* (que només visita flors amb els esperons drets, mai corbats, és a dir, només *Consolida*) i *B. hortorum* (que visita flors amb esperons dels dos tipus, per tant, consòlides i aconitel·les).

#### 4.4.2. POL.LINITZACIÓ I EVOLUCIÓ EN DELPHINEAE

L'espectre de visitants florals i de pol.linitzadors depèn fonamentalment de dos factors: de la fauna disponible de la zona —com ja hem dit, les espècies americanes, per exemple, poden ser pol.linitzades per colibrís— i de la morfologia floral, és a dir, de l'efecte dels atractius i recompenses sobre els vectors. En els nostres tàxons, hem detectat una major diversitat de *Bombus* en els cursos de les espècies alpines i subalpines, que disminueix considerablement en zones altitudinalment més baixes. En els tàxons anuals prenen importància altres himenòpters com el gènere *Amegilla*, força notable en les poblacions nord-



africanes. Tot i que aquestes plantes s'hagin adaptat a ser pol.linitzades per un determinat grup d'insectes —el gènere *Bombus*—, en colonitzar nous ambients la fauna varia i les flors s'hauran d'adaptar als nous visitants florals. Aquests canvis en la seva morfologia, però, també poden ser deguts a variacions de les noves condicions ecològiques.

Morfològicament, les flors dels gèneres *Delphinium* i *Consolida* estan millor adaptades que les dels acònits a les visites dels lepidòpters. Aquest grup d'insectes cerca flors de formes simples, fàcilment accessibles i relativament horitzontals (DAFNI, com. pers.). Els acònits presenten els nectaris més amagats i d'accés més difícil, que obligarien els lepidòpters a corbar les seves llargues espiritrompes per arribar-hi. Aquesta adaptació, però, no sembla que beneficï sensiblement la planta, puix que els lepidòpters són pol.linitzadors menys efectius que els himenòpters, atès que la quantitat de pol.len que dipositen és menor (C.M. HERREKA, 1987c).

Els pètals laterals, junt amb les marques i colors que sovint presenten els lòbuls superiors dels pètals nectarífers, semblen tenir una funció de superfície d'aterratge per als insectes i com a possibles indicadores de l'entrada al nèctar. Si n'analitzem la morfologia, el color i la disposició en els nostres tàxons, podem entreveure una tendència evolutiva (cf. capítol 2) a reduir-los fins a desaparèixer en les consòlides, cosa que ens condueix a pensar que no tenen un paper fonamental en la pol.linització. Si assumim que el subgènere *Delphinastrum* és el més primitiu, *D. montanum* és l'espècie que presenta els pètals laterals més diferents de la resta del periant (marró brunenc amb pilositat blanca i groga), la resta de perennes (subgènere *Oligophyllon*) són concolores, però la pilositat blanquinosa les fa més destacables, com si fossin guies de nèctar. En les anuals ha desaparegut la pilositat, però aquestes peces adopten formes, mides i disposicions ben diverses, sense influir substancialment en el comportament dels vectors. En el subgènere *Staphylagria*, on altres caràcters ens mostren que han seguit un model evolutiu diferent, aquestes peces han incrementat la seva superfície, però també n'ha desaparegut la pilositat. Els pètals laterals podrien tenir d'altres funcions relacionades amb requeriments ecològics com, per exemple, protecció de la pluja o de la sequera o facilitació de la maduració del pol.len (MALYUTIN, 1969).

Si considerem l'Himàlaia com a centre primari de diversitat de la tribu, la zona on s'emmarca aquesta memòria és un extrem de l'àrea de distribució d'aquesta. Les espècies poden haver-hi arribat per mitjà de grans vies, lligades a estratègies pol.linitzadores diferents:

- Els tàxons que ocupen ambients més alpins (*Aconitum*, *D. montanum*) provenen d'elements eurosiberians i circumboreals. Són perennes i presumptament els més antics, ja que presenten els caràcters més primitius. Sembla que conserven més el tipus de pol.linitzadors que s'adapta millor al "disseny" floral, possiblement perquè les condicions ecològiques són més similars al lloc on es van originar o diferenciar aquests tàxons que no pas les altres.

- La resta de perennes i les anuals, presumptament més evolucionades (TRIFONOVA, 1990), vindrien per una altra via, de més baixa latitud, a partir d'elements iranoturànians, i es distribuïrien per tota la regió Mediterrània s.l. (BLANCHÉ, 1990). Aquests tàxons s'han

adaptat a colonitzar indrets amb ecologies ben diverses, més tèrmiques, on la fauna també és variable, adoptant morfologies, colors, formes i, fins i tot, estratègies diferents: passar de perenne a anual, reduir la mida de la flor, la vistositat d'algunes peces, reduir la mida de les granes, incrementar la ramificació i la producció de flors (cf. capítol 2), així com incrementar el període d'exposició de les flors als vectors pol·linitzadors, entre d'altres. Això els ha permès una adaptació a uns ambients més diversos (ruderals i colonitzadores). En aquest sentit, com que la fauna també és diferent (hi ha menys abellots) sembla que algunes peces no siguin tant necessàries i, fins i tot, desapareguin. En aquest sentit, en algunes espècies els colors de les peces florals esdevenen més pàlids, menys vistosos com *D. balansae* o *D. favargerii*.

- El subgènere *Staphisagria*, restringit a la Mediterrània, ha seguit un model evolutiu ben diferent: ha escurçat l'esperó, les flors són més regulars i l'activitat de pol·linitzadors és més baixa. Ha incrementat la mida de les granes i presenta percentatges d'autogàmia més alts (cf. capítol 5).

#### 4.4.3. MODEL DE VOL

Un altre aspecte que influeix en la pol·linització, a part del comportament dels vectors sobre la flor, és la direccionalitat del vol al llarg de la inflorescència. Segons el grau de ramificació, cal diferenciar essencialment dos grans tipus d'inflorescències en la tribu en aquesta regió (cf. apartat 2.2.), que repercutirà en el comportament dels pol·linitzadors: els tàxons que presenten un raïm principal més o menys llarg amb cap o poques branques laterals —majoritàriament els perennes—, i els que estan molt més ramificats i pràcticament no s'hi identifica cap raïm principal (paniculiformes).

En el primer tipus, les flors, disposades helicoidalment, s'obren de manera seqüencial de baix a dalt. Si considerem el fet que són proteràndriques, en el cas que el model de vol dels vectors sigui ascendent —com majoritàriament hem detectat—, es maximitza l'eficàcia de l'al·logàmia o reproducció encruada. Aquest patró ascendent (cf. figura 4.7.) ja ha estat descrit per diversos autors (PYKE, 1978a, 1978b, 1979, 1982a; HEINRICH, 1979; ZIMMERMAN, 1979; WADDINGTON & HEINRICH, 1979; WADDINGTON, 1979, 1981, 1983; WYATT, 1982). PYKE (1978b) va demostrar que el moviment recol·lector en inflorescències verticals com les d'*Aconitum* i *Delphinium* responen a uns models matemàtics, basats en la teoria de l'òptima recol·lecció, que poden predir la direccionalitat a partir d'una sèrie de regles que maximitzen el guany d'energia neta. PLEASANTS (1989a) va estimar les diferents probabilitats que un abellot arribi a una zona determinada de la inflorescència i, una vegada aquí, es dirigeixi a flors situades per sobre o per sota. S'estima en un 65 % la probabilitat que un abellot visiti una altra flor de la mateixa inflorescència (PLEASANTS & ZIMMERMAN, 1990). Aquest comportament recol·lector sistemàtic en inflorescències verticals és un mecanisme que redueix la revisió de flors recentment visitades i, per tant, buidades (HEINRICH, 1979), encara que també pot provocar que només es visitin les flors amb més recompensa (MARDEN, 1984) que són les inferiors (cf. apartat 2.3.2.). S'ha demostrat una correlació positiva entre l'edat de la

flor i el volum de nèctar produït (PYKE, 1979a, 1978b; WADDINGTON, 1981). Per tant, les flors inferiors són les que presenten major recompensa, que disminueix al llarg de la inflorescència. En canvi, la concentració del nèctar no sembla estar correlacionada amb el grau de desenvolupament floral (PYKE, 1978a; HEINRICH, 1979). La quantitat de recompensa pot influir en el model de vol dels vectors: quan és alta, es produeix una tendència a visitar poques flors i reduir la direccionalitat, cosa que minimitza el flux de pol·len, mentre que baixes recompenses provoquen l'efecte contrari (WADDINGTON, 1981). Altrament, aquest patró de vol també s'ha descrit en altres plantes amb inflorescències verticals proteràndriques, pol·linitzades per abellots com *Cynoglossum officinale* L. (MANNING, 1956), *Digitalis* sp. (BEST & BIERZYCHUDEK, 1982), *Acanthus mollis* L. (WYATT, 1982) o *Epilobium* sp. (SCHMID-HEMPEL & SPEISER, 1988).

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

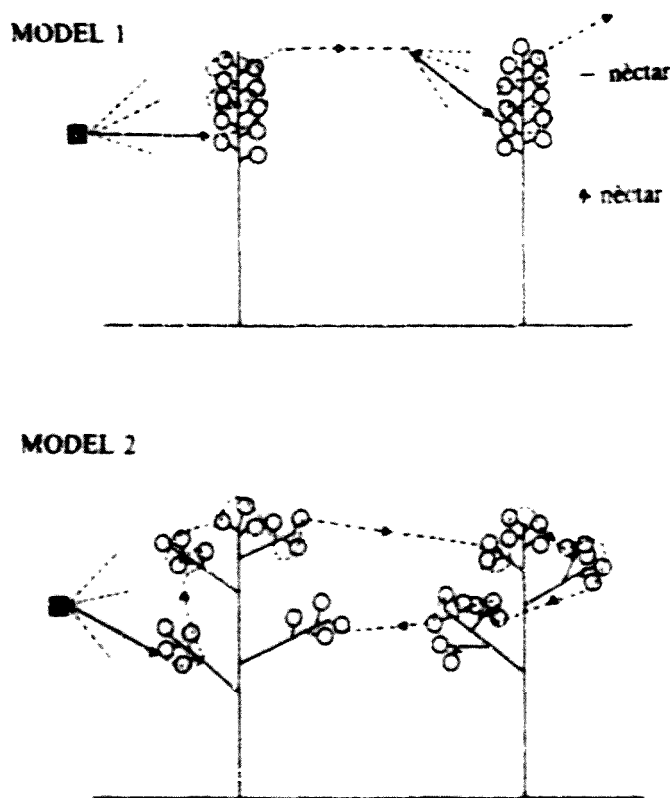


Figura 4.7. Esquema dels models de vol dels pol·linitzadors, segons el grau de ramificació a la tribu *Delphineae*.

Els tàxons amb inflorescència paniculiforme, que inclou pràcticament tots els tàxons anuals i també espècies perennes mediterrànies (BLANCHÉ, 1991), presenten l'eclosió de les flors de manera molt més aleatòria. Les visites solen ser ascendents en els raïms individuals, però els vectors visiten altres flors d'altres raïms de la mateixa planta, cosa que afavoreix clarament la geitonogàmia, i conseqüentment, redueix el flux gènic (model 2 de la figura 4.7.). Aquests resultats estan d'acord amb l'estudi dels sistemes reproductius del capítol 5.

#### 4.4.4. PREDACIÓ

En les poblacions estudiades, hem detectat moltes llavors depredades d'acònits (potser de forma més acusada en l'espècie *A. napellus*) i en *D. montanum*, especialment a la vall d'Eina. El causant, que malauradament ens ha estat impossible d'identificar a nivell genèric donada la dificultat de determinar en estat larval, és una eruga d'un dípter que barrina les granes, malmetent-les totalment, cosa que fa davallar sensiblement la seva producció al camp, amb la conseqüent repercussió que pot representar en l'èxit reproductiu d'aquests tàxons. En el cas de *D. montanum*, aquest fet té un interès especial, ja que es tracta d'una espècie endèmica amb un nombre d'individus molt limitat i la predació sobre les granes pot afectar la viabilitat de l'espècie. En aquest sentit, LOISEL *et al.* (1995) reporten baixes importants causades per la larva d'un noctúid *Mamestra cappa*, en el programa de protecció de l'endemisme *D. pictum* subsp. *requieni*.

En *A. napellus* hem observat freqüentment erugues i larves de dípters que es mengen els nectaris i en ocasions poden afectar els carpels. En algunes ocasions, s'han detectat grans quantitats de formigues, sobretot en la població d'*A. lycoctonum* de la vall del Nera, que probablement són lladres de nèctar (HERRERA *et al.*, 1984; BEATTIE, 1985), reduint considerablement la recompensa que ofereixen aquestes flors als pol·linitzadors legítims. INOUE (1980a) diferencià entre *robadors* (*robbers*), els que aconseguen la recompensa il·legalment danyant la flor, i *lladres* (*thieves*), els que prenen el nèctar i/o pol·len sense danyar la flor, però no pol·linitzen. Alguns robadors primaris (com *Bombus wurfleini* o *Bombus terrestris*) arriben a malmetre molt les flors i, en ocasions, les inutilitzen, però en aquest cas no es tracta de predació. Aquest fenomen es molt més freqüent en *A. lycoctonum*, però també ho hem observat en *D. bolosii* o en *D. gracile*.

A l'hivernacle, hem detectat predació deguda a cargols en plàntules, especialment en *D. staphisagria*, que va causar importants baixes. En alguna ocasió, s'han produït atacs parasitaris d'aranya roja en plantes adultes que es trobaven en plena floració, produint una mena de teranyina que malmetia les flors i reduïa considerablement la producció de granes. Hem observat que afectava més a les espècies perennes que a les anuals. Pel que fa als *Delphinium* ornamentals, que sovint són més sensibles o propensos a malalties que les espècies silvestres, poden ser afectats per cargols, llimacs, cucs (*Pratylenchus pratensis*), erugues (*Polychristia moneta*) o fongs (mildiu) (EDWARDS, 1981).

Cal destacar com a cas més espectacular de depredació en els nostres tàxons, la que realitzen els isards sobre *D. montanum* a la població dels Cortils al Cadí (SIMON *et al.*, 1995), no detectada, en canvi, en la població de la vall d'Eina on també conviuen isards i *Delphinium*. Tot i que a la zona també hi pasturen vaques o cavalls, creiem que els veritables predadors són els isards perquè els exemplars menjats sovint es troben en mig de la tartera, en indrets poc accessibles per qualsevol altre tipus d'animal. Consumeixen majoritàriament les summitats florides, però poden arribar a pasturar també les fulles, deixant simplement la base de les tiges. Aquesta depredació l'hem observat tots els anys que hi hem realitzat treball de camp (1993-95). L'estiu de l'any 1994 es va estimar la mida de la població en uns 900 individus, que produeixen com a terme mitjà 19,2 flors (cf. taula 2.4.). Si la producció mitjana de granes per flor és de 33,75 (cf. taula 5.25.), la producció de granes teòriques serà de 601.425 i les no depredades calculades per extrapolació a partir del nombre de flors no menjades d'una mostra és de 18.500, que correspon al 3 % de la producció total de granes, que es pot visualitzar en la figura 4.8., produint-se un descens dramàtic de les diàspores produïdes sexualment. Si, a més, afegim que les taxes de germinació són força baixes (cf. capítol 3), aquesta depredació pot posar en perill la supervivència de la població. No obstant això, el fet de ser perenne li reporta un avantatge important respecte a les anuals, ja que el rizoma no queda afectat i pot rebrotar l'any següent. També li queda com a recurs la reproducció vegetativa, però en ambdós casos es produirà un cert empobriment genètic que a la llarga pot repercutir en la perpetuació d'aquesta població. No obstant això, els resultats dels isoenzims mostren una gran variabilitat (cf. capítol 7).

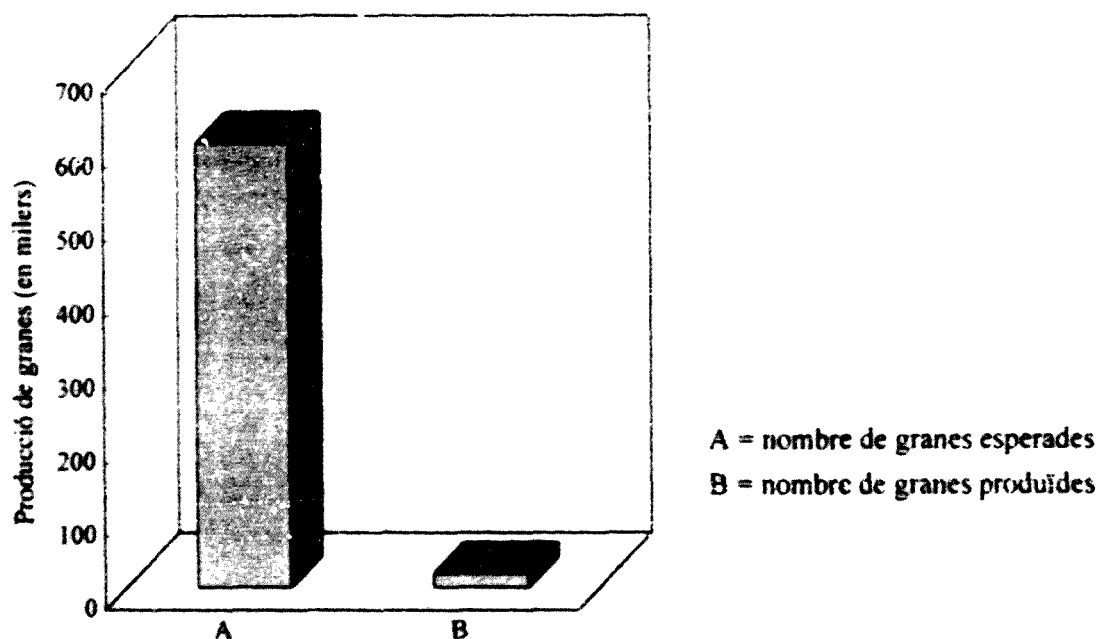


Figura 4.8. Estimació de la producció de granes en *D. montanum* del Cadí, l'estiu de 1994.

Aquest *Delphinium* és força tòxic, ja que conté alcaloides diterpènics (FUENTE & REINA, 1990), que poden produir greus intoxicacions als isards. D'altra banda, pel fet de tractar-se d'un endemisme dels Pirineus Orientals amb una àrea de distribució molt restringida, creiem que s'haurien de prendre mesures de protecció. Aquest fenomen pot plantejar, però, el problema d'haver de protegir la planta i l'animal. Nosaltres proposariem la necessitat d'un pla de monitorització de la interacció planta-animal i d'un major control del nombre d'individus d'aquestes dues espècies protegides. En determinades zones de muntanya dels Estats Units, s'ha estudiat l'efecte tòxic i mort que provoquen certes espècies perennes de *Delphinium* sobre el bestiar de pastura, fonamentalment vaquí (OLSEN, 1978; CRONIN *et al.*, 1976; CRONIN & NIELSEN, 1978; PFISTER *et al.*, 1988a, 1988b; OLSEN & SISSON, 1991), que ha ocasionat importants pèrdues econòmiques (NIELSEN & CRONIN, 1977). S'han assajat herbicides específics per a eliminar aquestes plantes i evitar-ne el seu creixement i propagació (TORELL & HAAS, 1963; CRONIN, 1974; CRONIN *et al.*, 1977; MICKELSEN *et al.*, 1990; RALPHS *et al.*, 1990, 1992; TURNER *et al.*, 1990; BUNDERSON *et al.*, 1995).

## 5. SISTEMES DE REPRODUCCIÓ

### 5.1. LA RELACIÓ P/O

#### 5.1.1. INTRODUCCIÓ

La proporció entre la producció pol.línica i la de primordis seminals, representada per la relació P/O, és un paràmetre indicatiu del sistema de reproducció d'un tàxon considerat, tal com va demostrar CRUDEN (1976, 1977) a partir de l'anàlisi comparativa de 80 espècies diferents. Valors baixos d'aquesta relació s'atribueixen a plantes cleistògames o autògames, en les quals, les pèrdues de pol.len són mínimes, mentre que valors alts denoten plantes al·logames o xenògames. CRUDEN (1977) va proposar uns determinats intervals de valors que oscil·len entre 4 i 6.000 per a cadascun dels sistemes reproductius, reflectits en la taula 5.2. (vegeu resultats). Un gran nombre d'estudis han intentat confirmar la validesa d'aquesta relació (LORD, 1980; CAMPBELL *et al.*, 1986; PRESTON, 1986; PLITMANN & LEVIN, 1990; MIONE & ANDERSON, 1992; ORTEGA & DEvesa, 1993b; GALLARDO *et al.*, 1994).

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

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

Encara que la relació P/O reflecteix el sistema reproductiu, cada cas s'ha d'estudiar en relació a la seva síndrome de pol.linització específica (DAFNI, 1992). En la pol.linització entomòfila, una part del pol.len pot ser consumida directament o indirectament pels insectes i, per tant, la planta, per tal d'assegurar la reproducció, n'haurà de produir més quantitat.

Malgrat això, la producció de pol·len (i, per tant, la relació P/O) és molt més elevada en flors anemòfiles, on la pol·linització és a l'atzar, molt menys precisa i on es produeixen pèrdues molt més altes (POHL, 1937). Amb tot, sembla que cada gènere tingui un interval particular de valors de P/O per a l'autogàmia i l'al·logàmia. Seria potser més correcte valorar aquest paràmetre dins un gran grup, com ara la família, que intentar comparar taxons molt diferents. En aquest sentit, en ocasions s'han dat a terme estudis comparatius dels sistemes reproductius dins grans grups taxonòmics com ara, en *Brassicaceae* (PRESTON, 1986) o en *Polemoniaceae* (PLITMANN & LEVIN, 1990).

El nostre objectiu d'aquest primer apartat ha estat el de valorar la producció d'estams, de pol·len, de primordis seminals i la relació P/O de les espècies de la tribu *Delphineae* que conformen aquest estudi (a nivell poblacional). D'aquesta manera, obtindrem unes primeres dades comparatives i predictives dels sistemes reproductius i de cap a on van les tendències evolutives relacionades amb la reproducció en les *Delphineae*. També s'ha intentat relacionar el P/O amb d'altres factors com ara el pes de les granes o els valors d'autogàmia i al·logàmia, mesurades a partir del percentatge de granes desenvolupades dels encreuaments assajats (cf. apartat 5.2.), per tal de comprovar la validesa d'aquesta relació. No hi ha dades de P/O en *Delphineae* a la bibliografia consultada.

### 5.1.2. MATERIAL I MÈTODES

#### MATERIAL

El material vegetal emprat per al càlcul de la relació P/O han estat poncelles ben desenvolupades, però amb els estams no dehiscent, ja que les pèrdues de pol·len podrien produir resultats erronis. Sempre que ha estat possible, s'han recol·lectat directament del camp en les poblacions originals, tot i que en algun cas de poblacions més allunyades, s'han pres les mostres de l'hivernacle, provinents de recol·leccions anteriors. S'ha procurat prendre flors que pertanyin a individus diferents, per tal d'obtenir una major representativitat de la variabilitat intrapoblacional. Com que sovint aquest tipus de mesures no es realitza immediatament, hem fixat les flors amb alcohol de 70° i les hem mantingut a temperatura ambiental fins al moment del seu processament. En aquestes condicions, es conserven en bon estat força temps i no s'obren les anteres.

#### METODOLOGIA

Per a l'estudi de la relació P/O, s'han seguit les pautes de VALDÉS & MEJÍAS (1988), BONET (1991) i DAFNI (1992) amb lleugeres modificacions. Se seleccionen deu poncelles de cadascuna de les poblacions considerades. Amb l'ajut d'unes pinces, es desmunta la flor i es compta el nombre d'estams.

Per obtenir el nombre de grans de pol·len per antera, atès que sovint es tracta d'un nombre força elevat, es procedeix a realitzar una dilució. Es pren, a l'atzar, un estam madur



no dehiscent, i quan se li ha eliminat el filament, s'introdueix dins d'un tub eppendorff. Es cobreix amb 200  $\mu$ l d'aigua destil·lada a la qual, prèviament, s'ha afegit una gota de detergent per tal d'evitar que els grans de pol·len s'adhereixin a les parets del recipient. L'antera s'esquinça mecànicament amb l'ajut d'unes pinces i es procura buidar tot el seu contingut que queda è dispers pel líquid, però amb molta tendència a precipitar. A vegades, l'aplicació de calor sobre l'antera (si és prou madura) abans d'afegir l'aigua, afavoreix la dehiscència pol·línica (MÁRQUEZ, com. pers.); s'agita enèrgicament amb la finalitat de mantenir els grans de pol·len en suspensió i, ràpidament, es prenen 5  $\mu$ l amb una micropipeta, que és una quantitat ideal l'àrea del cobreobjectes sense que sobri líquid. L'elecció d'aquesta dilució ens permet comptar un centenar de grans de pol·len.

Alguns autors tenyeixen els grans de pol·len amb safranina (MEJIAS, 1992) o amb blau d'anilina o blau de lactofenol (CRUDEN, 1977; PLITMANN & LEVIN 1990; NIETO, 1991) per tal de veure'ls millor, alhora que aprofiten per mesurar-ne la fertilitat. Sense tenyir, però, ja es veuen prou bé. Es diposita la gota sobre el portaobjectes i lentament es deixa caure un cobreobjectes, tot procurant que no entri aire, ja que les bombolles poden dificultar la visualització dels grans de pol·len. Mitjançant un rastreig complet de la preparació amb un microscopi a 100 augments, es compten tots els grans de pol·len.

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

Per a l'obtenció del nombre de primordis seminals, es prenen tots els carpels de cadascuna de les poncelles en què s'han comptat el nombre d'estams i la producció pol·línica. Amb un estereoscopi binocular a 40 augments i amb l'ajut d'unes pinces o agulles entomològiques es dissectiona l'ovari. La tasca resulta molt més senzilla si el tall es realitza just per la sutura ventral. Es compta el contingut de primordis de cada carpel i se suma, en cas de presentar-ne més d'un. La relació P/O, com hem indicat anteriorment, s'obté de la divisió de la producció pol·línica total entre el nombre de primordis seminals. Hem fet els càlculs per a cada flor i, posteriorment, hem obtingut la mitjana dels deu valors individuals.

### 5.1.3. RESULTATS I DISCUSSIÓ

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

Taula 5.2. ESTUDI DE LA RELACIÓ P/O EN LA TRIBU DELPHINEAE A LA MEDITERRÀNIA OCCIDENTAL.

TAXON	N D'ESTAMS (interval) m ± ES	N D'OVLUS (interval) m ± ES	POLLEN / ANTERA (interval) m ± ES	POLLEN / FLOR (interval) m ± ES	RELACIÓ P/O (interval) m ± ES	S. REP.	N FOLLICLES
<i>A. lycocotum</i> (LYC1)	27,9 ± 0,6 (25 - 31)	28,5 ± 1,4 (23 - 37)	5,039 ± 205 (4.133 - 6.307)	139.865 ± 4.573 (114.000 - 160.853)	3.004,3 ± 250,0 (3.351 - 5.839,5)	XF	3
<i>A. lycocotum</i> (LYC2)	28,4 ± 0,4 (27 - 30)	22,3 ± 0,8 (19 - 27)	4,357 ± 178 (3.507 - 5.107)	123.741 ± 5.228 (94.680 - 143.067)	5.611,9 ± 302,8 (4.303,5 - 7.494,7)	XF	3
<i>A. emibora</i> (ANT1)	40,4 ± 1,1 (35 - 47)	62,4 ± 3,0 (52 - 82)	6,493 ± 301 (4.733 - 7.387)	261.017 ± 11.337 (184.600 - 301.840)	4.247,7 ± 229,7 (3.182,7 - 5.295,4)	XF	5
<i>A. emibora</i> (ANT2)	32,0 ± 0,6 (49 - 54)	50,2 ± 3,1 (40 - 72)	5,724 ± 318 (4.333 - 7.227)	297.921 ± 17.354 (233.240 - 370.080)	6.044,8 ± 376,3 (4.519,4 - 8.224,0)	XO	5
<i>A. napellus</i> (NAP1)	36,5 ± 1,0 (30 - 40)	53,2 ± 2,4 (44 - 67)	5,543 ± 285 (3.707 - 6.733)	201.197 ± 11.542 (140.853 - 269.333)	3.850,9 ± 257,1 (2.707,2 - 4.896,7)	XF	3(4-5)
<i>A. napellus</i> (NAP2)	35,8 ± 1,7 (30 - 44)	60,8 ± 2,3 (51 - 75)	5,393 ± 301 (3.813 - 6.947)	191.385 ± 11.377 (137.200 - 245.387)	3.230,4 ± 278,5 (2.080,0 - 4.718,9)	XF	3(4-5)
<i>D. montanum</i> (MON1)	22,3 ± 1,2 (15 - 26)	45,0 ± 2,1 (32 - 54)	3,896 ± 154 (3.267 - 4.760)	87.648 ± 6.443 (50.000 - 112.000)	2.003,3 ± 184,9 (1.024,8 - 2.895,8)	XF	3
<i>D. montanum</i> (MON2)	21,4 ± 0,6 (17 - 24)	41,0 ± 3,0 (30 - 56)	4,000 ± 321 (2.667 - 5.800)	86.151 ± 7.749 (53.493 - 127.600)	2.250,4 ± 277 (973,0 - 3.987,5)	XF	3
<i>D. flazum</i> subsp. <i>flazum</i> (FIS3)	35,7 ± 0,8 (31 - 40)	32,8 ± 1,9 (21 - 41)	3,143 ± 224 (2.313 - 4.933)	311.975 ± 8.167 (88.667 - 177.600)	3.545,7 ± 340,9 (2.273,5 - 5.785,4)	XF	3
<i>D. flazum</i> subsp. <i>vandalum</i> (FIS1)	33,5 ± 0,5 (30 - 35)	34,2 ± 1,5 (27 - 42)	3,308 ± 265 (2.213 - 5.013)	109.992 ± 24.246 (77.467 - 150.400)	3.347,8 ± 340,5 (1.889,4 - 5.570,3)	XF	3
<i>D. bolani</i> (BOL1)	30,3 ± 0,7 (27 - 34)	31,4 ± 2,2 (21 - 41)	4,093 ± 294 (2.812 - 5.804)	121.923 ± 10.221 (75.924 - 179.792)	3.889,3 ± 177,8 (3.180,8 - 4.859,2)	XF	3
<i>D. bolani</i> (BOL2)	36,9 ± 0,7 (35 - 40)	30,9 ± 1,8 (21 - 38)	3,453 ± 188 (3.700 - 5.478)	154.052 ± 22.753 (134.904 - 208.164)	5.427,8 ± 267,4 (3.908,3 - 6.452,9)	XF	3
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>emarginatum</i> (EMA1)	26,7 ± 0,4 (24 - 28)	71,3 ± 1,9 (57 - 79)	3,725 ± 286 (2.453 - 4.867)	99.232 ± 7.533 (63.787 - 128.880)	1.407,9 ± 119,4 (885,0 - 2.049,1)	XF	3
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>nevadense</i> (NEV1)	36,7 ± 0,7 (34 - 40)	32,3 ± 2,8 (20 - 48)	3,781 ± 181 (2.587 - 4.800)	136.439 ± 6.628 (100.880 - 177.600)	4.490,8 ± 298,7 (3.127,3 - 6.532,2)	XF	3
<i>D. sylvaticum</i> (SYL1)	38,1 ± 0,6 (36 - 42)	59,6 ± 1,5 (50 - 67)	5,476 ± 469 (3.707 - 8.160)	208.167 ± 17.377 (133.440 - 301.920)	3.595,9 ± 301,3 (2.261,6 - 5.391,4)	XF	3

S. REP = sistema reproductiu. XF = xenogàmia facultativa. XO = xenogàmia obligada.

Taula 5.2. (cont.) ESTUDI DE LA RELACIÓ P/O EN LA TRIBU DELPHINEAE A LA MEDITERRÀNIA OCCIDENTAL.

TAXON	N D'ESTAMES m ± ES (interval)	N D'OÙLES m ± ES (interval)	PO.LLEN / ANTERA m ± ES (interval)	PO.LLEN / FLOR m ± ES (interval)	RELACIÓ P/O m ± ES (interval)	S. REP.	N POL·LICLES
<i>O. asphinctera</i> (ST31)	40,2 ± 0,2 (39 - 42)	13,8 ± 0,5 (12 - 18)	5,032 ± 196 (4,293 - 6,573)	201,915 ± 6,360 (177,667 - 256,360)	14,676,6 ± 318,0 (12,880,0 - 16,933)	XO	3
<i>D. asphinctera</i> (ST33)	19,1 ± 0,3 (18 - 40)	11,9 ± 0,4 (10 - 14)	4,093 ± 216 (3,293 - 5,787)	159,983 ± 8,230 (125,653 - 219,893)	13,529,8 ± 655,1 (9,174,3 - 15,706,6)	XO	3
<i>D. pictum</i> (PK1)	26,0 ± 0,5 (24 - 28)	21,9 ± 0,9 (18 - 26)	2,602 ± 100 (2,228 - 3,318)	67,308 ± 1,755 (60,156 - 79,632)	3,109,4 ± 115,7 (2,652,0 - 3,912,2)	XF	3
<i>D. pictum</i> (PK2)	28,0 ± 0,7 (24 - 30)	26,5 ± 0,8 (24 - 32)	2,213 ± 78 (1,869 - 2,642)	62,056 ± 2,898 (50,498 - 79,260)	2,351,0 ± 108,2 (2,019,8 - 2,935,5)	XF	3
<i>D. veridunense</i> (VER1)	15,7 ± 0,3 (13 - 16)	20,4 ± 0,4 (19 - 22)	3,883 ± 116 (3,230 - 4,519)	60,776 ± 1,524 (51,680 - 68,992)	2,982,4 ± 69,7 (2,668,9 - 3,285,3)	XF	3
<i>D. veridunense</i> (VER2)	15,9 ± 0,1 (15 - 16)	20,3 ± 0,9 (17 - 25)	3,259 ± 179 (3,080 - 4,982)	59,771 ± 2,871 (49,280 - 79,712)	3,010,0 ± 204,5 (2,056,3 - 3,939,7)	XF	3
<i>D. gracile</i> (GRA1)	15,9 ± 0,1 (15 - 16)	16,2 ± 1,0 (27 - 36)	5,667 ± 312 (3,880 - 6,867)	89,916 ± 6,768 (62,980 - 107,947)	3,016,7 ± 200,7 (2,140,7 - 3,998,0)	XF	3
<i>D. cossantinum</i> (COS1)	16,0 ± 0 (16 - 16)	14,3 ± 1,6 (28 - 47)	3,731 ± 155 (2,813 - 4,427)	59,691 ± 2,479 (45,013 - 70,827)	1,785,1 ± 113,3 (957,7 - 2,360,9)	XF	5
<i>D. balanus</i> (BAL1)	15,9 ± 0,1 (15 - 16)	20,8 ± 1,0 (17 - 29)	6,023 ± 271 (4,933 - 7,867)	95,869 ± 4,549 (74,000 - 125,867)	4,709,7 ± 322,5 (3,295,0 - 6,992,5)	XF	3
<i>D. cobcordatum</i> (CDB1)	15,9 ± 0,1 (15 - 16)	25,9 ± 0,8 (22 - 30)	4,705 ± 307 (2,880 - 5,827)	74,885 ± 5,016 (66,080 - 93,227)	2,912,2 ± 213,4 (1,772,3 - 4,208,4)	XF	3
<i>D. fougere</i> (FAV1)	16 ± 0 (16 - 16)	27,6 ± 0,8 (25 - 31)	5,323 ± 177 (4,427 - 6,213)	85,153 ± 2,834 (70,827 - 99,413)	3,106,3 ± 128,3 (2,574,2 - 3,823,5)	XF	3
<i>C. mauritanica</i> (MAU1)	25,3 ± 0,2 (24 - 26)	11,3 ± 0,5 (8 - 14)	1,492 ± 39 (1,147 - 1,787)	17,720 ± 923 (15,013 - 44,667)	3,409,0 ± 184,6 (2,500,9 - 4,440,0)	XF	1
<i>C. pubescens</i> (PUB1)	19,5 ± 0,3 (17 - 20)	9,9 ± 0,3 (9 - 12)	1,965 ± 171 (1,453 - 3,040)	38,585 ± 3,109 (29,967 - 60,000)	3,935,9 ± 338,5 (3,224,2 - 6,080,0)	XF	1
<i>C. opaca</i> (AJA1)	15,0 ± 0 (15 - 15)	14,3 ± 1,3 (27 - 40)	3,368 ± 205 (2,107 - 4,413)	50,520 ± 1,072 (31,600 - 66,200)	1,491,0 ± 99,2 (929,4 - 1,907,1)	XF	1

S. REP = sistema reproductiu. XF = xenogàmia facultativa. XO = xenogàmia obligada

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

### Producció de primordis seminals

La producció de primordis seminals és un caràcter força variable dins de cada tàxon, fins i tot entre flors de la mateixa planta, que desdii la constància que li atribueixen EPLING & LEWIS (1952). D'aquest aspecte, ens n'hem adonat a partir dels comptatges realitzats per al càlcul de la relació P/O (cf. taula 5.1.), però també a partir de les dades de producció de granes al camp i dels escricuaments assajats a l'hivernacle (cf. taules 5.5. a 5.25.). Això no obstant, aquests valors oscil·len dins d'uns intervals relativament concrets, sobretot si es comparen els diversos tàxons.

En els acònits es produeix una notable diferència entre l'espècie diploide, *A. lycoctonum*, amb una producció molt inferior, pràcticament de la meitat de primordis per flor (uns 30) que les altres dues, que són d'ordre similar (50-60). Cal tenir en compte, però, que *A. anthora* presenta 5 fol·licles, per tant, *A. napellus* és el que produeix més primordis per fol·licle.

En *Delphinium*, la major producció de primordis per flor l'enregistra la sèrie *Pentagyna*. En alguns casos com *D. emarginatum* subsp. *emarginatum* és més alta (uns 70), fins i tot, que en els acònits. En ordre decreixent el seguiria *D. montanum* (40-45) i, finalment, les espècies de la sèrie *Fissa* (30-36), pel que fa a les perennes. La producció més baixa de primordis seminals per fol·licle en tots els tàxons estudiats té lloc en *D. staphisagria* (3-4) i pot estar clarament relacionada amb la mida final de les llavors, les més grans de la tribu, que també es reflecteix en uns primordis comparativament més grans. *D. pictum* presenta granes de mida més petita que *D. staphisagria*, i com que les dimensions del fol·licle són similars, n'hi caben més. L'ordre de producció de primordis per flor en *D. pictum* és semblant a les anuals del subgènere *Delphinium* (20-30), però comparativament tant les granes com els fruits són notablement més grans en *D. pictum*. En el subgènere *Delphinium*, tot i que la mida de les granes és sensiblement inferior a la de les perennes, el nombre de primordis per flor no augmenta en la proporció esperada i, fins i tot, en algunes espècies és inferior, però la mida del fol·licle també és menor. L'augment del nombre de granes per planta en aquest grup, que permetrà assegurar la seva supervivència, és degut, bàsicament, a l'increment en la producció de flors respecte a les perennes (cf. apartat 2.2.), molt lligada a la disponibilitat de recursos.

En les espècies de *Consolida* examinades, la producció de primordis seminals per flor i, consegüentment, de granes potencials, és força minsa atès que també s'ha produït una reducció del nombre de fol·licles de 3-5 a 1. La reducció del nombre de primordis per flor és més acusada en les dues espècies de la secció *Consolida*, que són del mateix ordre, mentre que *C. ajacis* en presenta gairebé el triple; les granes són lleugerament més grosses, però també ho és la flor i el fol·licle (SIMON, 1986). Amb tot, si només es considera el nombre de

primordis per fol·licle, els valors en la secció *Consolida* són lleugerament superiors a les anuals del subgènere *Delphinium*, mentre que en *C. ajacis* l'ordre de producció és similar a *D. emarginatum* subsp. *emarginatum*, que és el més elevat detectat en aquests tàxons. Es tracta, possiblement, d'una altra estratègia que consisteix a concentrar tots els recursos en un sol fol·licle, que en principi, per probabilitat, ha de ser més fàcil de pol·linitzar. A igual nombre de visites, la probabilitat de deixar pol·len suficient per saturar un estigma és més gran que no pas tres. La menor producció de primordis per flor d'aquest gènere pot ser compensada per un increment en la producció de flors, ja que aquestes espècies solen ser força ramificades (cf. apartat 2.2.) i de creixement continu.

### Relació P/O

La taula 5.2. recull els intervals que va proposar CRUDEN (1977) per a cada sistema reproductiu.

Taula 5.2. CORRESPONDÈNCIA ENTRE LA RELACIÓ P/O I EL SISTEMA REPRODUCTIU (segons CRUDEN, 1977).

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

\* mitjana ± error estàndard

La figura 5.1. representa gràficament els valors de la relació P/O per a cadascun dels tàxons estudiats. Segons la classificació de CRUDEN (*loc. cit.*), tots els tàxons del nostre mostrejat serien, en major o menor grau, al·logàms o xenògams facultatius, excepte la població ANT2 i, especialment, les dues de *D. staphisagria*, on aquesta al·logàmia seria clarament obligada. Aquesta última espècie mostra un valor molt elevat de P/O i molt diferent de la resta de tàxons estudiats, provocat en bona part per un major nombre d'estams, una producció de pol·len per antera també molt alta i una extremadament baixa producció de primordis seminals. Sorprenentment, aquesta espècie presenta les taxes d'autogàmia més altes (cf. capítol 5), només superat per *D. pictum*, l'altre representant del subgènere, que mostra una relació P/O inferior, que ja aniria en aquest sentit. Dins de les espècies anuals del subgènere *Delphinium*, *D. balansae*, que és perenne, té una relació P/O més alta que la resta, bàsicament a causa d'un major nombre de grans de pol·len per antera. Podria tractar-se d'un caràcter intermedi entre anuals i perennes. Les relacions P/O més baixes enregistrades corresponen a

les espècies *D. emarginatum*, *D. cossonianum*; *C. ajacis*, a causa, fonamentalment, del gran nombre de primordis seminals que produeixen; tots tres, a més, presenten un nombre d'estams més baix.

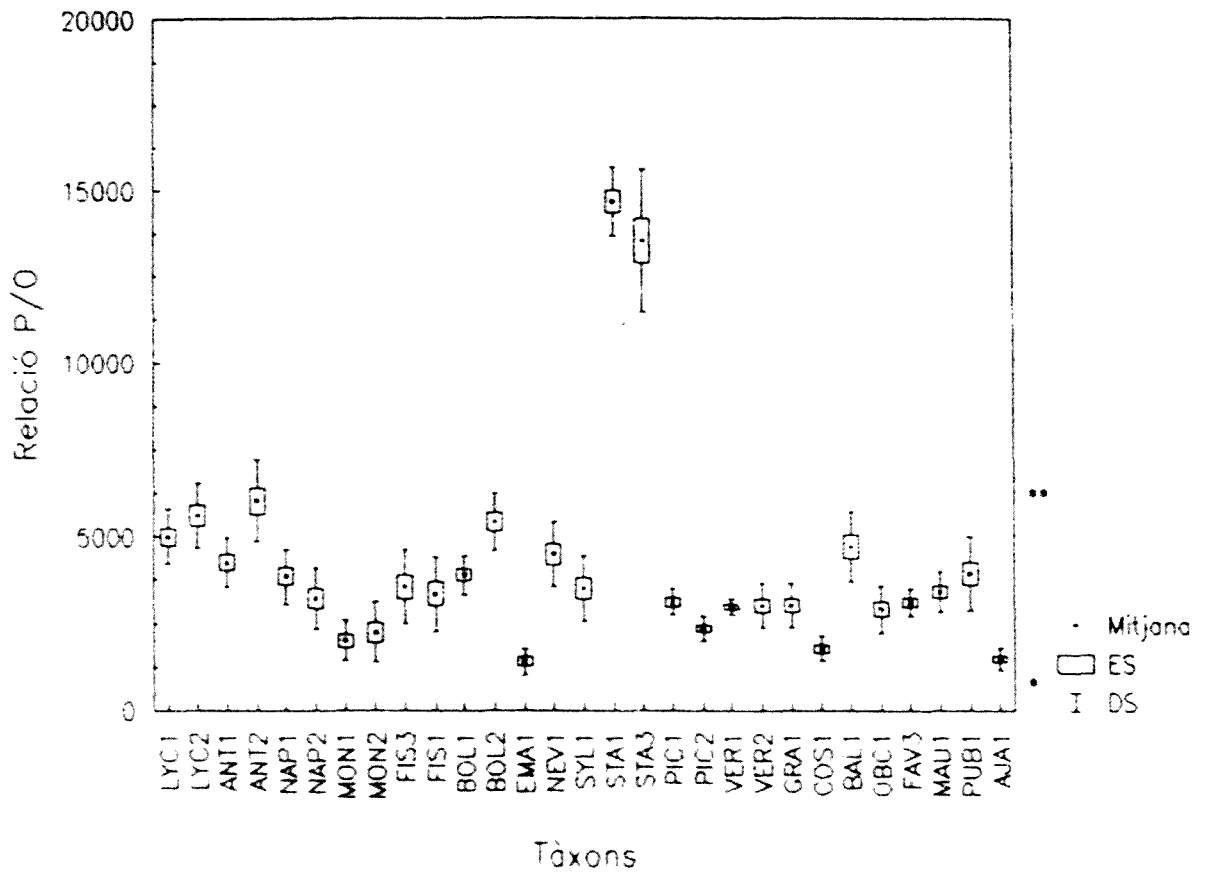


Figura 5.1. Test gràfic de Simpson i Roe per a la relació P/O de la tribu *Delphineae* a la Mediterrània occidental.

Al·logàmia facultativa (tàxons situats per sobre la línia\* i per sota la línia\*\*)  
 Al·logàmia obligada (tàxons per sobre la línia\*\*)

No disposem de valors de P/O d'altres espècies de la tribu, però sí d'alguns membres de la família. Els nostres valors són del mateix ordre que en altres ranunculàcies, també descrites com a xenògames i pol·linitzades per insectes com per exemple *Actaea* (PELLMYR, 1984). En algunes espècies de *Cimicifuga* (PELLMYR, 1985, 1986a, 1986b) s'han trobat valors molt elevats de P/O, de 5 a 13 vegades els que proposa CRUDEN (1977) per al seu sistema reproductor (xenogàmia), mentre que els nivells de nèctar no eren tan alts. PELLMYR (1985) suggereix que aquests elevats valors representen una assignació compensatòria com a resposta adaptativa a la inherent pèrdua de gran quantitat de pol·len en flors pol·linitzades per eficients col·lectors de pol·len com els abellots o bé per robadors de pol·len que no pol·linitzen. No sembla que sigui el cas de *D. staphisagria*, ja que totes les característiques apunten a un increment de les taxes d'autogàmia i en les poblacions del mostratge s'ha detectat una baixa activitat d'insectes (cf. capítol 4).

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

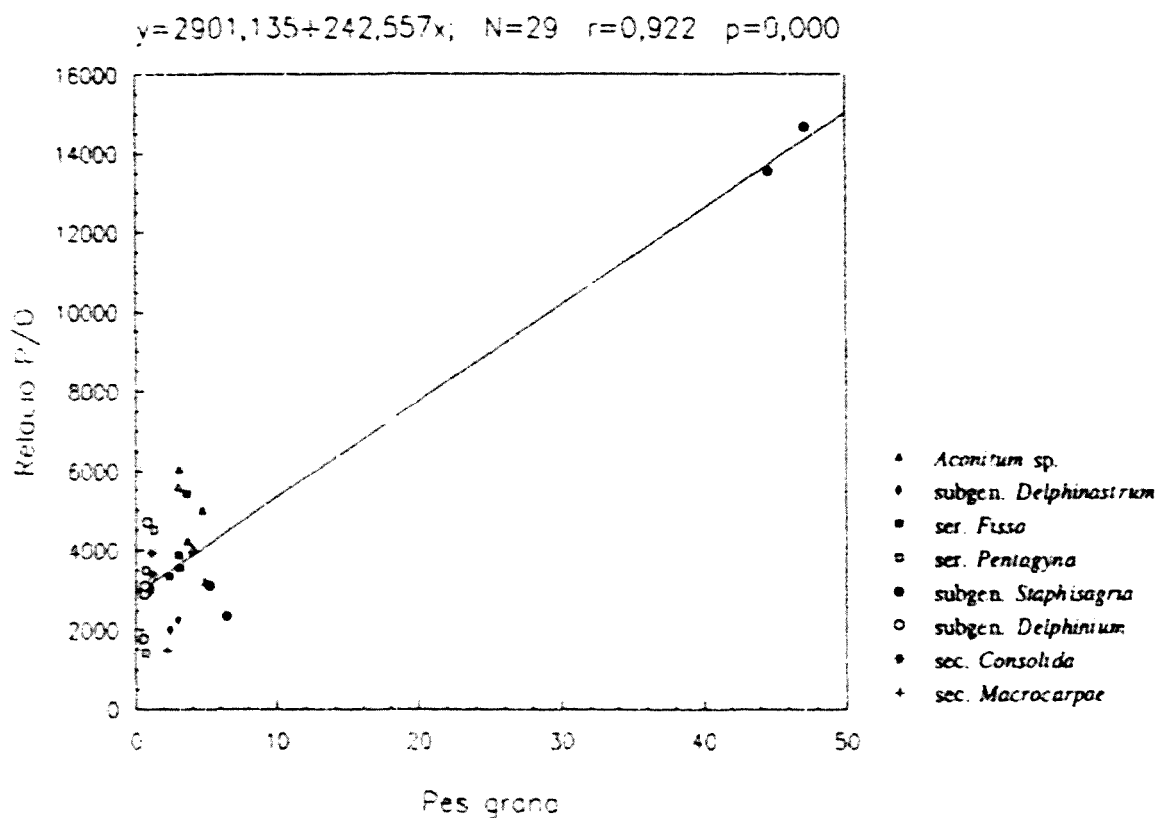


Figura 5.2. Relació entre el pes de les granes i la relació P/O.

Si analitzem la relació entre el pes de les granes (indirectament la mida, encara que les expansions causen petites diferències de densitat) i el nombre de primordis per flor, trobem una correlació baixa i negativa ( $r = -0,324$ ) i no significativa ( $p > 0,05$ ) (cf. figura 5.3.). La tendència esperada seria que, en augmentar el pes i, per tant, la mida de la llavor, el nombre de primordis hauria de disminuir. Aquest cas sí que es dona en *D. staphisagria* i, per tant, es

compleix a grans trets. A escala de detall, hi ha altres factors que també poden influir, com per exemple la mida del fol·licle. En línies generals, sí que observem una major producció de primordis per flor en els tàxons perennes que en els anuals. *A priori* sembla que aquesta relació hauria de ser negativa, ja que els tàxons anuals depenen més de les granes per a la seva supervivència, però en conjunt la planta augmenta la producció de granes incrementant les ramificacions i la producció total de flors, més que no pas el nombre de primordis per flor.

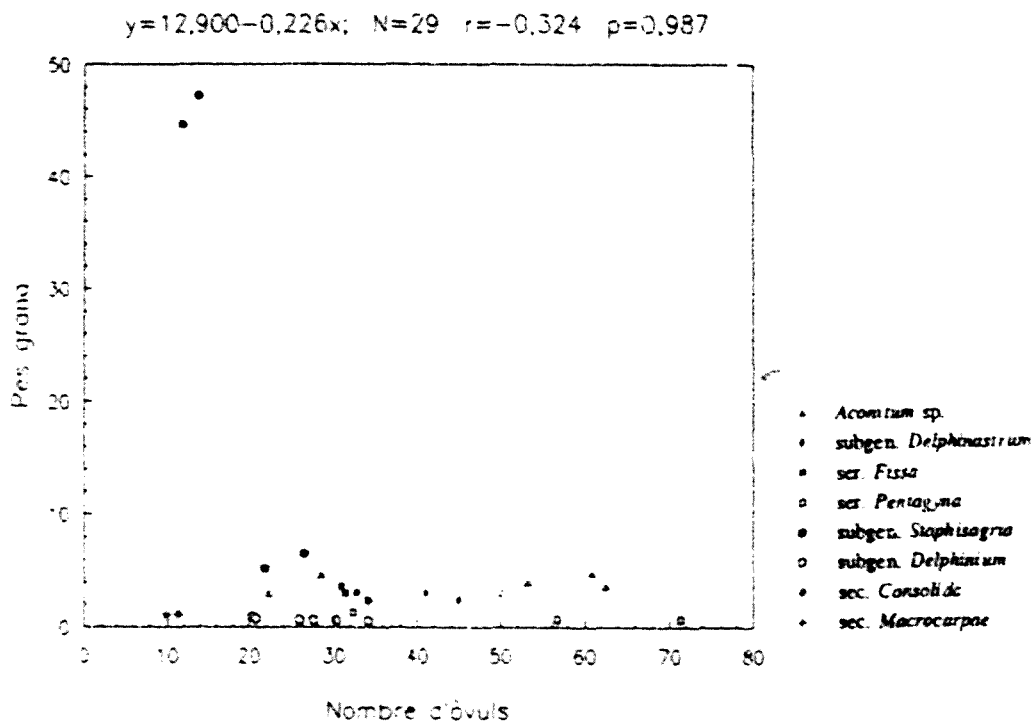


Figura 5.3. Relació entre el pes de les granes i el nombre de primordis seminals per flor.

La relació P/O pot ser insuficient per provar hipòtesis evolutives sobre la reproducció de les plantes, perquè poden influir-hi molts factors (QUELLER, 1984). No obstant això, és un paràmetre relativament fàcil d'obtenir i pot proveir de moltes dades en un període curt de temps, que permetran formular hipòtesis o examinar-ne altres d'alternatives que podran ser provades posteriorment amb dades que continguin més informació; aquesta relació pot ser usada en estudis reproductius si es coneixen les seves limitacions i complicacions (PRESTON, 1986). Per tant, encara que el sistema reproductiu es pugui inferir a partir de la relació P/O, l'estudi dels sistemes reproductius sobre la planta per mitjà d'embossaments i de pol·linitzacions manuals és un mètode més directe que s'ajustarà més a la realitat. En l'apartat 5.2. es discuteix la fiabilitat o validesa de la relació P/O com a indicadora del sistema reproductiu en els nostres tàxons, sobre la base dels resultats obtinguts en els encreuaments assajats.



## 5.2. ENCREUAMENTS EXPERIMENTALS

### 5.2.1. INTRODUCCIÓ

El coneixement dels mecanismes reproductius és essencial per avaluar la dependència de la producció de granes amb el tipus de pol.linització i entendre els mecanismes de flux gènic dins i entre poblacions (BARRETT & ECKERT, 1990). Essencialment, hi ha dos grans tipus de reproducció: sexual (per autogàmia, per al.logàmia o reproducció encreuada, o una mescla d'ambdues) i apomixi o multiplicació asexual (per propagació vegetativa, o bé, per agamospèrmia). FRYXELL (1957) va recopilar la bibliografia publicada sobre aquesta matèria i va presentar informació sobre els sistemes reproductius de més de 1.200 espècies, esquematitzant-los en la següent figura.

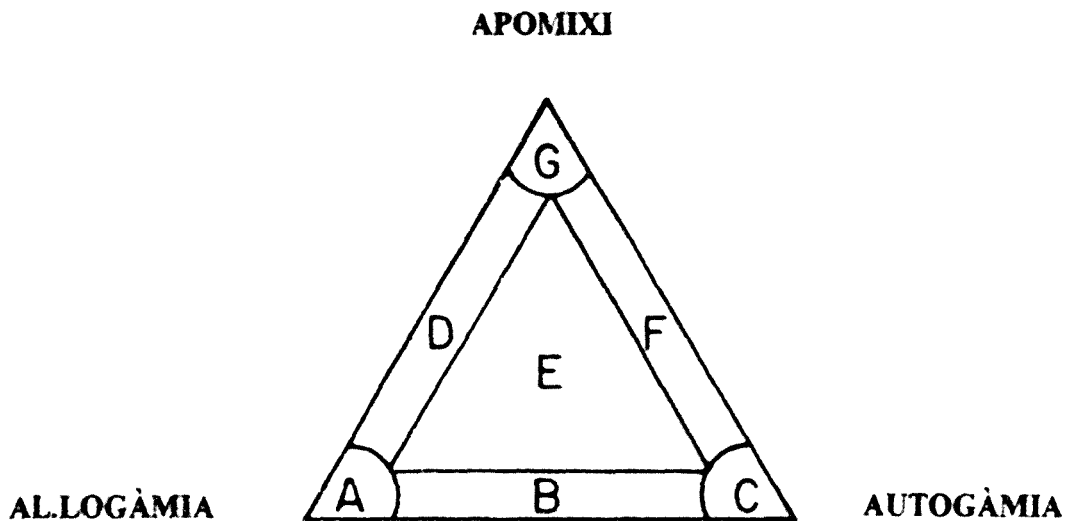


Figura 5.4. Triangle reproductiu (segons FRYXELL, 1957).

A: plantes al.lògames; B: plantes parcialment autògames; C: plantes predominantment autògames; D, E i F: plantes parcialment apomictiques, que se situen més a prop de les categories corresponents quan actuen com a sexuals; G: plantes apomictiques obligades.

L'autogàmia restringeix l'heterozigosi i la migració dels gens a partir del flux de pol.len i provoca una reducció de variació genètica dins de la població i l'augment de variació entre poblacions. En contrast, l'al.logàmia promou el flux gènic, redueix la probabilitat de diferenciació microgeogràfica i la subestructuració poblacional (STACE, 1989; KEARNS & INOUE, 1993). El canvi de predomini d'al.logàmia a autogàmia ha estat un procés recurrent en l'evolució de les plantes amb flor (STEBBINS, 1957; JAIN, 1976; SOLBRIG, 1976; GRANT, 1981). Aquests canvis vénen acompanyats de modificacions en l'arquitectura, la morfologia i la fenologia floral (ORNDUFF, 1969b; WYATT, 1982, 1983; RICHARDS, 1986), així com de la relació P/O (CRUDEN, 1977).

Les plantes disposen de diversos mecanismes que poden afavorir un determinat tipus de reproducció (FRANKEL & GALUN, 1977; URBANSKA, 1984; DAFNI, 1992). En les al·logames són, entre d'altres, la distribució de sexes com la dioècia, mecanismes d'autoincompatibilitat (BATEMAN, 1952; NETTANCOURT, 1977; LEWIS, 1949), hercogàmia i dicogàmia (LLOYD & WEBB, 1986; WEBB & LLOYD, 1986). En les autògames, la distància entre les anteres i l'estigma tendeix a ser mínima i el cas més extrem és la cleistogàmia, en què la flor és fecundada sense eclosionar.

Les flors de la tribu *Delphineae* (cf. capítol 2) manifesten hercogàmia (separació espacial dels òrgans sexuals) i proteràndria (un cas de dicogàmia, separació temporal, en què maduren inicialment els estams i posteriorment el pistil). Són mecanismes encaminats clarament a evitar l'autogàmia o potenciar l'al·logàmia. De fet, si fossin complets, les flors actuarien funcionalment com a unisexuals. Cal remarcar, però, que tot i que la proteràndria és més comuna en les flors entomòfiles, quan no és completa, el risc d'autofecundació és major que la protoginia (separació temporal dels òrgans sexuals, en què madura primer el pistil i posteriorment els estams) perquè pot quedar pol·len quan l'estigma esdevé receptiu (ROBERTSON & LLOYD, 1991). Ambdós sistemes, hercogàmia i proteràndria, solen anar paral·lels (KEVAN, 1984), com s'esdevé en el nostre cas, i la maduració de les parts florals té tendència a ser ascendent i de fora a dins, a l'inrevés que en la protoginia.

En aquest capítol ens hem proposat intentar conèixer la base de les estratègies reproductives, els sistemes d'incompatibilitat genètica i les seves conseqüències evolutives dins la tribu. Tot això és essencial per a una correcta interpretació de la morfologia floral —on recau, en bona part, el pes taxonòmic d'aquest grup— i la seva pol·linització. Els objectius concrets han estat:

- a) Valorar la partenogènesi
- b) Comparar l'autogàmia envers l'al·logàmia.
- c) Analitzar l'existència de barreres genètiques com ara l'autoincompatibilitat, la incompatibilitat interespecífica i els diversos tipus d'aïllament: (geogràfic, fenològic, etc.), i relacionar-ho amb la dotació cromosòmica (cf. capítol 6).
- d) Comparar el comportament reproductiu entre els diversos grups: diferències entre perennes i anuals, entre plantes filogenèticament properes i a nivell interpoblacional.
- e) Comprovar la validesa de la relació P/O (cf. apartat 5.1.) com a indicadora del sistema reproductiu en aquests tàxons.
- f) Quantificar l'èxit reproductiu al camp.

A part de l'interès purament científic, aquests tipus d'estudis presenten aplicacions pràctiques molt importants entre les quals cal destacar la millora dels conreus, de la producció forestal i, darrerament, a causa de l'increment de l'interès pels aspectes de conservació, la gestió de plantes rares o amenaçades amb la finalitat de mantenir la seva variabilitat genètica (BROWN *et al.*, 1985). Una altra aplicació directa, especialment pel que fa referència a les qüestions d'hibridació, és en el camp de la jardineria, per a l'obtenció de noves races amb finalitats ornamentals. Dins les *Delphineae*, aquest tema s'ha desenvolupat molt a Anglaterra en el gènere *Delphinium* (PHILIPS, 1949; EDWARDS, 1981; HOLCOMB & BEATTIE, 1990;

BASSET, 1990). Al nostre país també es conreen per a la seva comercialització, encara que potser és una planta relativament poc coneguda i apreciada, en part perquè les peces florals cauen amb facilitat, tot i que la duració de la flor es pot perllongar amb tractaments de tiosulfat de plata (CABOT, com. pers.). A la comarca del Maresme es cultiven uns 75.000 peus de *D. elatum* cada any.

## 5.2.2. MATERIAL I MÈTODES

### MATERIAL

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

### METODOLOGIA

La part experimental de l'estudi dels sistemes reproductius es va portar a terme a l'hivernacle del Laboratori de Botànica de la Facultat de Farmàcia de la UB en el període de floració (maig-agost) d'aquestes plantes durant els anys 1992-1995. A vegades, durant aquest període (final de primavera-estiu), s'arriba a temperatures força altes que poden perjudicar el bon desenvolupament de les plantes. El problema que això pot representar es va intentar minimitzar amb la creació de zones ombrejades i, per tant, més fresques dins del recinte.

Les espècies alpines i subalpines —acònits i *D. montanum*— que presenten uns requeriments ecològics molt determinats i es desenvolupen en unes temperatures molt més fresques que les que s'assoleixen a l'estiu a Barcelona, van malviure en condicions experimentals d'hivernacle durant els anys 1992 i 1993. Aquest fet va propiciar que, malauradament, resultés molt difícil portar a terme aquests estudis en aquests tàxons, ja que amb prou feines florien i no arribaven a fructificar. En aquestes circumstàncies, vam decidir fer l'embossament de flors al camp per tal de comprovar si eren o no autògames passives potencials, és a dir, si produïen granes en absència de pol·linitzadors; aquestes experiències van ser dutes a terme durant el 1994 i el 1995.

Sovint cal apuntalar o tutoritzar les tiges floríferes mitjançant una canya o estri similar, ja que formen raïms o panícules que, en ocasions, poden arribar a ser força llargs (fins a 1.5 m en *D. bolosii*). Aquesta operació permet subjectar les tiges per evitar que es balancegin o que es torcin a causa del pes de les bossetes i, a més, facilita les tasques d'embossament.

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

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

En aquest punt, cal indicar la necessitat de controlar perfectament el procés de maduració de l'estigma per procedir a la pol·linització en el moment de receptivitat adequat. En el nostre cas, la morfologia ens permet seguir amb detall aquest procés: els estigmes són molt simples, ja que es tracta d'una prolongació de la sutura ventral del carpel. En totes les espècies revisades (M. BOSCH, 1993), els lòbuls estigmàtics romanen tancats, tant durant l'emergència del carpel com durant la dehiscència dels estams i el seu posterior vinclament. Només al final de la primera fase de la proteràndria, amb tots els estams situats uns mil·límetres per sota de l'estigma, té lloc l'obertura dels lòbuls que se separen apicalment en sentit distal, dibuixant una V. Aquest procés, fàcilment visible amb lupa o, fins i tot, a bell ull, és il·lustrat a la figura 5.5. per a *D. bolosii*.

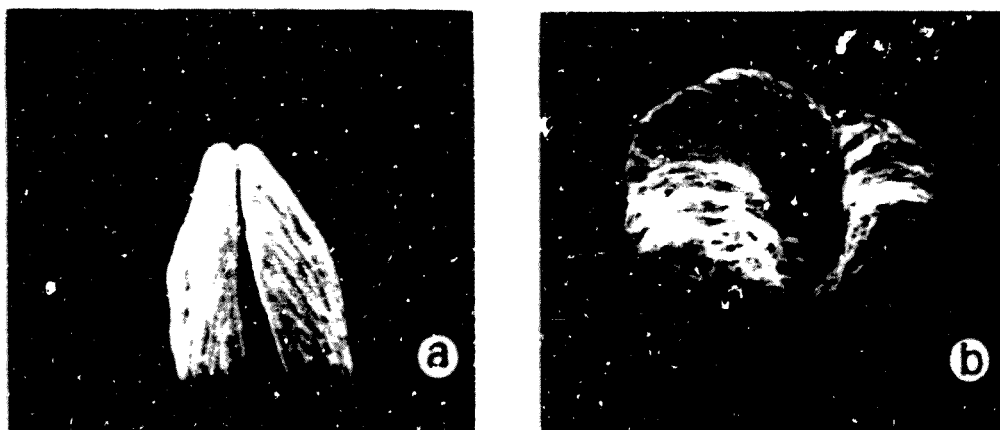


Figura 5.5. Desenvolupament i obertura dels lòbuls estigmàtics en *D. bolosii*.

a) Estigma tancat, b) Estigma obert.

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

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

Taula 5.3. CARACTERÍSTIQUES METODOLÒGIQUES DE L'ESTUDI DELS SISTEMES REPRODUCTIUS.

SISTEMA ASSAJAT	EMASCULACIÓ	EMBOSSAMENT	POLLINITZACIÓ MANUAL	PROCEDÈNCIA DEL POL·LEN
Pol·linització lliure	--	--	--	divers
Partenogènesi	+	+	--	--
Autogàmia passiva	--	+	--	mateixa flor (espontani)
Autogàmia activa	--	+	+	mateixa flor (activament)
Geitonogàmia	+	+	+	diferent flor de la mateixa planta
Pol·linització encreuada intrapoblacional	+	+	+	diferent planta de la mateixa població
Pol·linització encreuada interpoblacional	+	+	+	diferent població de la mateixa espècie
Pol·linització encreuada interespecífica	+	+	+	diferent espècie

S'han assajat els diversos sistemes reproductius per grups taxonòmics, sobretot a l'hora de plantejar els encreuaments interespecífics, atès que la llunyania filogenètica implica *a priori* una major dificultat per encreuar-se. Amb tot, s'han provat algunes combinacions entre espècies més allunyades per tal de copsar, a grans trets, el grau d'incompatibilitat entre elles.

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

Per a la valoració de la fertilitat o l'èxit reproductiu de cadascun dels diferents assaigs de pol·linització, s'ha pres com a paràmetre la producció de granes per flor. S'han comptat el nombre de granes desenvolupades (presumptament viables, segons el seu aspecte morfològic) i s'han referit a la producció total de primordis seminals, expressant-ho en forma de percentatge.

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

Abans d'iniciar els encreuaments, vam dur a terme un control previ de la qualitat del pol.len, mesurant la seva fertilitat mitjançant la tècnica de la tinció amb blau de lactofenol (STANLEY & LITCKENO, 1974). Es pren una antera, es col.loca sobre un portaobjectes, s'esquinça amb unes pinces i s'allibera el pol.len. Seguidament s'afegeix una gota de blau de lactofenol, s'escampa el pol.len, es retiren els fragments d'antera i es tapa amb un cobreobjectes. Hem comptat la proporció de pol.len que havien tenyit el citoplasma en 500 grans triats aleatòriament.

### 5.2.3. RESULTATS

La fertilitat del pol.len ha estat molt alta per a tots els tàxons assajats, superior al 85 % (cf. taula 5.4.). D'aquestes dades, cal ressaltar que les dues espècies disploides —*D. bolosii* i *D. staphisagria*— (cf. capítol 6), manifesten uns valors molt alts, cosa que ens indica que aquesta disploïdia no afecta la producció de pol.len. Aquest índex dóna idea de la proporció de pol.len avortat, però no reflecteix quina proporció de grans arribaran a germinar.

Taula 5.4. CONTROL DE LA FERTILITAT DEL POL.LEN.

TÀXON	FERTILITAT*	TÀXON	FERTILITAT*
<i>D. fissum</i> subsp. <i>fissum</i> (FIS3)	97.0	<i>D. verdunense</i> (VER1)	96.2
<i>D. fissum</i> subsp. <i>fissum</i> (FIS4)	96.8	<i>D. verdunense</i> (VER3)	94.2
<i>D. fissum</i> subsp. <i>sordidum</i> (FIS1)	96.6	<i>D. gracile</i> (GRA1)	92.8
<i>D. fissum</i> subsp. <i>sordidum</i> (FIS2)	97.6	<i>D. cossonianum</i> (COS1)	98.2
<i>D. bolosii</i> (BOL1)	93.6	<i>D. balansae</i> (BAL1)	94.1
<i>D. bolosii</i> (BOL2)	96.4	<i>D. obcordatum</i> (OBC1)	97.2
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>emarginatum</i> (EMA1)	91.8	<i>D. favargerii</i> (FAV3)	97.4
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>nevadense</i> (NEV1)	95.6		
<i>D. sylvaticum</i> (SYL1)	94.2	<i>C. mauritanica</i> (MAU1)	98.1
<i>D. staphisagria</i> (STA1)	97.2	<i>C. pubescens</i> (PUB1)	87.3
<i>D. pictum</i> (PIC1)	97.8	<i>C. ajacis</i> (AJA1)	92.2
<i>D. pictum</i> (PIC2)	88.8		

\* Percentatge de pol.len presumptament viable

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

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

Taula 5.5. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *D. FISSUM* SUBSP. *FISSUM* (FIS3).

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

N = nombre de flors pol.linitzades en cada tractament; n<sub>i</sub> = nombre total de granes produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.



Taula 5.6 PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *D. FISSUM* SUBSP. *FISSUM* (FIS4).

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

N = nombre de flors pol.linitzades en cada tractament; n<sub>i</sub> = nombre total de granes produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.

Taula 5.7. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *D. FISSUM* SUBSP. *SORDIDUM* (FISI).

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

N = nombre de flors pol.linitzades en cada tractament; n<sub>1</sub> = nombre total de granes produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.

Taula 5.8. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *D. FISSUM* SUBSP. *SORDIDUM* (FIS2).

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

N = nombre de flors pol.linitzades en cada tractament, n, = nombre total de granes produïdes de cada tipus; m ± E.S = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor. (%) = percentatge de granes desenvolupades i no desenvolupades, respectivament

Taula 5.9. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *D. BOLOSII* (BOL1).

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

N = nombre de flors pol.linitzades en cada tractament; n<sub>i</sub> = nombre total de granes produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.

Taula 5.10. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *D. BOLOSII* (BOL2).

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

N = nombre de flors pol.linitzades en cada tractament; n<sub>i</sub> = nombre total de granes produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.

Taula 5.1.1. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *D. EMARGINATUM* SUBSP. *EMARGINATUM* (EMA1).

TRACTAMENTS	N	GRANES DESENVOLUPADES		GRANES NO DESENVOLUPADES		PRIMORDIS SEMINALS	
		n <sub>1</sub>	m ± ES (%) Interval	n <sub>2</sub>	m ± ES (%) Interval	n <sub>3</sub>	m ± ES Interval
Pol.linització lliure	53	1.498	10 - 70 28,26 ± 1,81 (47,17)	1.678	10 - 54 31,66 ± 1,41 (52,83)	5.176	42 - 93 59,92 ± 1,26
Autogàmia passiva	36	167	0 - 22 4,64 ± 1,01 (8,43)	1.813	19 - 76 50,36 ± 1,96 (91,57)	1.980	37 - 79 55,00 ± 1,73
Autogàmia activa	24	784	0 - 76 32,67 ± 4,69 (49,43)	802	7 - 59 33,42 ± 3,21 (50,57)	1.586	42 - 88 66,08 ± 2,71
Geitonogàmia	35	1.741	20 - 72 49,76 ± 2,01 (75,17)	575	5 - 32 16,43 ± 1,11 (24,83)	2.316	38 - 81 66,17 ± 1,52
X subsp. <i>emarginatum</i> (EMA1)	40	2.217	19 - 82 55,43 ± 2,52 (79,12)	585	3 - 36 14,63 ± 1,28 (20,88)	2.802	31 - 94 70,05 ± 2,14
X subsp. <i>nevadense</i> (NEV1)	31	1.441	17 - 71 46,48 ± 2,61 (74,05)	505	2 - 42 16,29 ± 2,00 (25,95)	1.946	43 - 76 62,77 ± 1,54
X <i>D. sylvaticum</i> (SYL1)	32	1.665	1 - 78 52,03 ± 4,09 (77,33)	488	2 - 60 15,25 ± 2,28 (22,67)	2.153	31 - 88 67,28 ± 2,51
X <i>D. bolosii</i> (BOL2)	10	501	25 - 62 50,10 ± 3,66 (70,56)	209	5 - 57 20,90 ± 6,01 (29,44)	710	55 - 103 71,00 ± 4,28
X <i>D. fissum</i> (FIS1)	12	514	16 - 60 42,83 ± 4,47 (66,15)	263	4 - 44 21,92 ± 3,68 (33,85)	777	53 - 82 64,75 ± 2,21
X <i>D. pictum</i> (PIC1)	10	5	0 - 2 0,50 ± 0,21 (0,68)	733	68 - 81 73,30 ± 1,22 (99,32)	738	69 - 81 73,80 ± 1,16

N = nombre de flors pol.linitzades en cada tractament, n<sub>1</sub> = nombre total de grans produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les grans obtingudes per flor, (%) = percentatge de grans desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.

Taula 5.12. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *D. EMARGINATUM* SUBSP. *NEVADENSE* (NEV1).

TRACTAMENTS	N	GRANES DESENVOLUPADES		GRANES NO DESENVOLUPADES		PRIMORDIS SEMINALS	
		n,	m ± ES (%)	n,	Interval	n,	Interval
Pol.linització lliure	15	291	19,40 ± 1,40 (59,88)	195	7 - 20	486	23 - 45
Autogàmia passiva	24	11	0,46 ± 0,20 (1,34)	808	24 - 42	819	27 - 42
Autogàmia activa	19	228	12,00 ± 2,51 (31,54)	495	8 - 38	723	30 - 50
Geitonogàmia	19	350	18,42 ± 2,52 (41,57)	492	10 - 42	842	25 - 62
X subsp. <i>nevadense</i> (NEV1)	21	581	27,67 ± 2,33 (69,92)	250	3 - 24	831	26 - 57
X subsp. <i>emarginatum</i> (EMA1)	22	617	28,05 ± 3,50 (72,33)	236	3 - 21	853	21 - 57
X <i>D. sylvaticum</i> (SYL1)	19	475	25,00 ± 2,85 (63,93)	268	6 - 28	743	19 - 63
X <i>D. holoxii</i> (BOL1)	5	59	11,80 ± 5,00 (34,71)	111	4 - 31	170	25 - 41

N = nombre de flors pol.linitzades en cada tractament; n, = nombre total de granes produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.

Taula 5.13. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *D. SYLVATICUM* (SYL1).

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

N = nombre de flors pol.linitzades en cada tractament; n<sub>i</sub> = nombre total de granes produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor. (%) = percentatge de granes desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.



Taula 5.14. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *D. STAPHISAGRIA* (STAI).

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

N = nombre de flors pol.linitzades en cada tractament; n<sub>i</sub> = nombre total de grans produïdes de cada tipus; m ± E.S. = mitjana ± error estàndard de les grans obtingudes per flor; (%) = percentatge de grans desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.

Taula 5.15. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *D. STAPHISAGRIA* (STA2).

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

N = nombre de flors pol·linitzades en cada tractament; n, = nombre total de granes produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor. (%) = percentatge de granes desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.

Taula 5.16. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *D. PICTUM* (PIC1).

TRACTAMENTS	N	GRANES DESENVOLUPADES			GRANES NO DESENVOLUPADES			PRIMORDIS SEMINALS		
		n	Interval	m ± ES (%)	n	Interval	m ± ES (%)	n	Interval	m ± ES
Pol·linització lliure	74	1.753	2 - 39	23,42 ± 1,26 (79,64)	443	0 - 20	5,99 ± 0,51 (20,36)	2.176	13 - 41	29,41 ± 0,99
Autogàmia passiva	54	835	0 - 35	15,43 ± 1,44 (70,47)	349	1 - 16	6,46 ± 0,57 (29,53)	1.182	10 - 40	21,89 ± 1,19
Autogàmia activa	34	1.201	27 - 41	35,32 ± 0,51 (91,89)	106	0 - 18	3,12 ± 0,34 (38,64)	1.307	32 - 45	38,44 ± 0,53
Geitonogàmia	40	432	4 - 19	10,80 ± 0,66 (61,36)	272	1 - 18	6,80 ± 0,61 (38,64)	704	10 - 26	17,60 ± 0,64
<i>X. D. pictum</i> (PIC1)	52	1.062	2 - 35	20,42 ± 1,41 (78,43)	292	0 - 20	5,62 ± 0,63 (21,57)	1.354	11 - 39	26,04 ± 1,05
<i>X. D. pictum</i> (PIC2)	19	271	2 - 20	14,26 ± 0,93 (83,90)	52	0 - 10	2,74 ± 0,56 (16,10)	323	11 - 22	17,00 ± 0,77
<i>X. D. staphisagria</i> (STA1)	50	735	0 - 25	14,70 ± 0,81 (50,41)	723	5 - 28	14,46 ± 0,77 (49,59)	1.458	19 - 43	29,16 ± 0,70
<i>X. D. verduense</i> (VER2)	10	1	- 1	0,10 ± 2,15 (0,46)	217	20 - 24	21,70 ± 2,32 (99,54)	218	20 - 24	21,80 ± 2,42

N = nombre de flors pol·linitzades en cada tractament; n = nombre total de grans produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les grans obtingudes per flor; (%) = percentatge de grans desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.

Taula 5.17. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *D. PICTUM* (PIC2).

TRACTAMENTS	N	GRANES DESENVOLUPADES		GRANES NO DESENVOLUPADES		PRIMORDIS SEMINALS				
		n	Interval	m ± ES (%)	n	Interval	m ± ES			
Pol·linització lliure	95	1.620	2 - 32	17,05 ± 0,72 (80,60)	390	0 - 19	4,11 ± 0,38 (19,40)	2.010	9 - 33	21,16 ± 0,58
Autogàmia passiva	46	608	0 - 27	13,22 ± 0,92 (73,79)	216	0 - 21	4,70 ± 0,66 (26,21)	824	8 - 29	17,91 ± 0,70
Autogàmia activa	14	266	10 - 30	19,00 ± 1,57 (86,93)	40	0 - 8	2,86 ± 0,65 (13,07)	306	12 - 32	21,86 ± 1,50
Geitonogàmia	24	424	2 - 33	17,67 ± 1,54 (77,80)	121	0 - 19	5,04 ± 0,84 (22,20)	545	14 - 33	22,71 ± 1,02
<i>X. D. pictum</i> (PIC2)	44	636	3 - 31	14,45 ± 0,99 (74,30)	220	0 - 17	5,00 ± 0,57 (25,70)	856	8 - 33	19,45 ± 0,88
<i>X. D. pictum</i> (PIC1)	20	243	1 - 25	12,15 ± 1,54 (59,41)	166	1 - 24	8,30 ± 1,47 (40,59)	409	12 - 29	20,45 ± 0,99
<i>X. D. staphyleagynus</i> (STA1)	18	114	0 - 13	6,33 ± 0,82 (27,01)	308	6 - 25	17,11 ± 1,30 (72,99)	422	14 - 33	23,44 ± 1,17
<i>X. D. verdunense</i> (V:K2)	5	0	0 - 0	0,00 ± 0,00 (0)	80	14 - 19	16,00 ± 0,85 (100)	80	14 - 19	16,00 ± 0,85
<i>X. D. bolosii</i> (BOL2)	4	0	0 - 0	0,00 ± 0,00 (0)	59	11 - 19	14,75 ± 1,43 (100)	59	11 - 19	14,75 ± 1,43

N = nombre de flors pol·linitzades en cada tractament; n = nombre total de granes produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.

Taula 5.18. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *D. VERDUNENSE* (VER1).

TRACTAMENTS	N	GRANES DESENVOLUPADES		GRANES NO DESENVOLUPADES		PRIMORDIS SEMINALS				
		n,	Interval	m ± ES (%)	n,	Interval	m ± ES			
Pol.linització lliure	32	470	6 - 24	14,69 ± 0,88 (70,89)	193	0 - 24	6,03 ± 1,04 (29,11)	663	14 - 36	20,72 ± 0,89
Autogàmia passiva	15	111	0 - 24	7,40 ± 1,87 (35,24)	204	3 - 27	13,60 ± 1,74 (64,76)	315	15 - 30	21,00 ± 1,11
Autogàmia activa	15	111	0 - 27	7,40 ± 1,86 (36,27)	195	2 - 21	13,00 ± 1,31 (51,73)	306	14 - 29	20,40 ± 1,14
Geitonogàmia	48	616	3 - 23	12,83 ± 0,76 (74,49)	211	0 - 20	4,40 ± 0,58 (25,51)	827	9 - 27	17,23 ± 0,69
<i>X D. verdunense</i> (VER1)	26	399	6 - 21	15,35 ± 0,72 (82,95)	82	0 - 9	3,15 ± 0,50 (17,05)	481	13 - 24	18,50 ± 0,52
<i>X D. verdunense</i> (VER2)	25	492	13 - 31	19,68 ± 1,54 (81,59)	111	1 - 20	4,44 ± 0,88 (18,41)	603	14 - 33	24,12 ± 0,99
<i>X D. gracile</i> (GRA1)	37	566	4 - 22	15,30 ± 0,51 (69,45)	249	2 - 17	6,73 ± 0,46 (30,55)	815	15 - 31	22,03 ± 0,52
<i>X D. cossonianum</i> (COS1)	31	578	6 - 29	18,65 ± 0,90 (73,35)	210	2 - 17	6,77 ± 0,66 (26,65)	788	21 - 32	25,42 ± 0,47
<i>X D. balansae</i> (BAL1)	19	255	4 - 22	13,42 ± 1,16 (64,39)	141	1 - 24	7,42 ± 1,27 (35,61)	396	12 - 31	20,84 ± 1,07
<i>X D. obtusatum</i> (OBC1)	27	488	12 - 24	18,07 ± 0,51 (75,43)	159	2 - 11	5,89 ± 0,38 (24,57)	647	19 - 32	23,96 ± 0,51
<i>X D. fuvargeri</i> (FAV3)	23	369	7 - 25	16,04 ± 1,00 (73,36)	134	2 - 12	5,83 ± 0,60 (26,64)	503	14 - 31	21,87 ± 0,87

N = nombre de flors pol.linitzades en cada tractament; n, = nombre total de granes produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.

Taula 5.19. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *D. VERDUNENSE* (VER2).

TRACTAMENTS	N	GRANES DESENVOLUPADES		GRANES NO DESENVOLUPADES		PRIMORDIS SEMINALS	
		n <sub>1</sub>	Interval m ± E.S. (%)	n <sub>2</sub>	Interval m ± E.S. (%)	n <sub>3</sub>	Interval m ± E.S.
Pol.linització lliure	29	298	3 - 18 10,28 ± 0,84 (52,01)	275	0 - 24 9,48 ± 1,16 (47,99)	573	12 - 27 19,76 ± 0,77
Autogàmia passiva	15	59	0 - 14 3,95 ± 0,99 (23,60)	191	7 - 20 12,73 ± 0,96 (76,40)	250	11 - 23 16,67 ± 0,86
Autogàmia activa	15	99	3 - 14 7,07 ± 0,83 (37,79)	163	7 - 16 11,64 ± 0,67 (62,21)	262	15 - 26 18,71 ± 0,77
Geitonogàmia	36	373	3 - 20 10,36 ± 0,68 (62,90)	220	0 - 18 6,11 ± 0,89 (37,10)	593	10 - 24 16,47 ± 0,56
<i>X. D. verdunense</i> (VER2)	35	442	4 - 22 12,63 ± 0,76 (71,29)	178	0 - 15 5,09 ± 0,65 (28,71)	620	12 - 25 17,71 ± 0,58
<i>X. D. verdunense</i> (VER1)	20	228	6 - 15 11,40 ± 0,58 (69,72)	99	0 - 14 4,95 ± 0,75 (30,28)	327	10 - 22 16,35 ± 0,68
<i>X. D. pictum</i> (PIC1)	10	1	0 - 1 0,10 ± 0,09 (0,74)	135	10 - 18 13,50 ± 0,75 (99,26)	136	10 - 18 13,06 ± 0,76
<i>X. D. bolastii</i> (BOL2)	10	0	0 - 0 0	155	12 - 20 15,50 ± 0,76 (100,0)	155	12 - 20 15,50 ± 0,76

N = nombre de flors pol.linitzades en cada tractament; n<sub>1</sub> = nombre total de grans produïdes de cada tipus; m ± E.S. = mitjana ± error estàndard de les grans obtingudes per flor; (%) = percentatge de grans desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.

Taula 5.20. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *D. COSSONIANUM* (COSI).

TRACTAMENTS	N	GRANES DESENVOLUPADES		GRANES NO DESENVOLUPADES		PRIMORDIS SEMINALS	
		n <sub>1</sub>	m ± ES (%)	n <sub>2</sub>	m ± ES (%)	n <sub>3</sub>	m ± ES
Pol.linització lliure	34	885	26,03 ± 1,41 (61,46)	555	16,32 ± 1,16 (38,54)	1.440	33 - 56 42,35 ± 1,03
Autogàmia passiva	20	135	6,75 ± 0,93 (23,56)	438	21,90 ± 1,08 (76,44)	573	18 - 35 28,65 ± 0,96
Autogàmia activa	14	316	22,57 ± 1,52 (74,18)	110	7,86 ± 1,23 (25,82)	426	24 - 34 30,43 ± 0,74
Geitonogàmia	21	597	23,88 ± 1,21 (74,16)	208	8,32 ± 0,75 (20,78)	805	24 - 40 32,20 ± 0,87
<i>X D. cossonianum</i> (COSI)	25	728	29,12 ± 1,21 (79,22)	191	7,64 ± 0,93 (20,78)	919	28 - 52 36,76 ± 1,46
<i>X D. verdunense</i> (VERI)	12	243	20,25 ± 1,98 (68,26)	113	9,42 ± 1,13 (31,74)	356	24 - 36 29,67 ± 1,13
<i>X D. balansae</i> (BALI)	13	244	18,77 ± 1,68 (62,56)	146	3,83 ± 1,06 (37,44)	390	24 - 37 30,00 ± 1,17

N = nombre de flors pol.linitzades en cada tractament; n<sub>1</sub> = nombre total de grans produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les grans obtingudes per flor; (%) = percentatge de grans desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.

Taula 5.21. PRODUCCIÓ I/E GRANES EN ELS ENCREUAMENTS EN LA RESTA DEL SUBGÈNERE *DELPHINIUM*.

TRACTAMENTS	N	GRANES DESENVOLUPADES			GRANES NC DESENVOLUPADES			PRIMORDIS SEMINALS		
		n <sub>1</sub>	Interval	m ± ES (%)	n <sub>2</sub>	Interval	m ± ES (%)	n <sub>3</sub>	Interval	m ± ES
<i>D. gracile</i> (GRA1) Pol.linització lliure	59	1.266	11 - 57	21,46 ± 0,77 (83,45)	251	0 - 16	4,25 ± 0,39 (16,55)	1.517	15 - 38	25,71 ± 0,69
Autogàmia passiva	12	86	0 - 22	7,17 ± 2,17 (36,75)	148	3 - 22	12,33 ± 1,82 (63,25)	234	16 - 27	19,50 ± 1,00
X <i>D. verduense</i> (VER1)	50	1.004	4 - 32	20,08 ± 0,90 (77,83)	286	0 - 20	7,72 ± 0,49 (22,17)	1.290	11 - 38	25,80 ± 0,89
X <i>D. fowargeri</i> (FAV3)	10	157	12 - 18	15,70 ± 0,63 (68,26)	73	3 - 14	7,30 ± 1,43 (31,74)	230	15 - 29	23,00 ± 1,36
<i>D. badense</i> (BAL1) Pol.linització lliure	10	134	10 - 17	13,40 ± 0,60 (73,63)	48	2 - 8	4,80 ± 0,51 (26,37)	182	16 - 21	18,20 ± 0,44
Autogàmia passiva	12	45	0 - 8	3,75 ± 0,77 (21,74)	162	5 - 19	13,50 ± 1,29 (78,26)	207	12 - 21	17,25 ± 0,82
<i>D. obcordatum</i> (OBC1) Pol.linització lliure	10	181	16 - 21	18,10 ± 0,54 (75,42)	59	4 - 9	5,90 ± 0,56 (24,58)	240	20 - 27	24,00 ± 0,69
Autogàmia passiva	10	32	0 - 7	3,20 ± 0,80 (15,92)	169	12 - 20	16,90 ± 0,70 (84,08)	201	17 - 24	20,10 ± 0,67
<i>D. fowargeri</i> (FAV3) Pol.linització lliure	49	961	11 - 32	19,61 ± 0,73 (77,00)	287	0 - 15	5,86 ± 0,46 (23,00)	1.248	16 - 35	25,47 ± 0,58
Autogàmia passiva	18	157	0 - 25	8,72 ± 1,90 (35,44)	286	6 - 27	15,89 ± 1,47 (64,56)	443	18 - 34	24,61 ± 1,02
X <i>D. verduense</i> (VER1)	8	153	14 - 24	19,13 ± 1,32 (65,67)	80	7 - 19	10,00 ± 1,36 (34,33)	233	24 - 33	29,13 ± 0,99
X <i>D. cossonianum</i> (COS1)	16	282	5 - 29	17,63 ± 1,58 (65,89)	146	5 - 14	9,13 ± 0,79 (34,11)	428	19 - 35	26,75 ± 1,27
X <i>D. obcordatum</i> (OBC1)	12	204	10 - 31	17,00 ± 1,64 (72,08)	79	2 - 11	6,58 ± 0,78 (27,92)	283	15 - 33	23,58 ± 1,30

N = nombre de flors pol.linitzades en cada tractament; n<sub>1</sub> = nombre total de grans produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les grans obtingudes per flor; % percentatge de grans desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.



Taula 5.22. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *C. MAURITANICA* (MAUI).

TRACTAMENTS	N	GRANES DESENVOLUPADES		GRANES NO DESENVOLUPADES		PRIMORDIS SEMINALS				
		n <sub>i</sub>	Interval	m ± E.S (%)	n <sub>i</sub>	Interval	m ± E.S			
Pollinització lliure	48	502	4 - 17	10,46 ± 0,43 (81,10)	117	0 - 7	2,44 ± 0,24 (18,90)	619	9 - 20	12,90 ± 0,32
Autogàmia passiva	12	19	0 - 5	1,58 ± 0,51 (10,38)	164	8 - 18	13,67 ± 0,91 (89,62)	183	12 - 21	15,25 ± 0,67
Autogàmia activa	10	88	5 - 12	8,80 ± 0,63 (56,77)	67	4 - 10	6,70 ± 0,62 (30,40)	155	11 - 20	15,50 ± 0,71
Geitonogàmia	18	174	3 - 15	9,67 ± 0,77 (69,60)	76	1 - 8	4,22 ± 0,51 (30,40)	250	10 - 19	13,89 ± 0,57
<i>X. C. mauritanica</i> (MAUI)	16	178	5 - 15	11,13 ± 0,64 (77,06)	53	1 - 8	3,31 ± 0,46 (22,94)	231	12 - 18	14,44 ± 0,50
<i>X. C. pubescens</i> (PUBI)	13	70	0 - 13	5,38 ± 1,36 (34,31)	134	5 - 18	10,31 ± 1,29 (65,69)	204	12 - 20	15,69 ± 0,65
<i>X. C. ajacis</i> (AJAI)	10	12	0 - 4	1,20 ± 0,44 (7,69)	144	10 - 17	14,40 ± 0,62 (92,31)	156	13 - 18	15,60 ± 0,43

N = nombre de flors pollinitzades en cada tractament; n<sub>i</sub> = nombre total de granes produïdes de cada tipus; m ± E.S = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.

Taula 5.23. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *C. PUBESCENS* (PUBI).

TRACTAMENTS	N	GRANES DESENVOLUPADES		GRANES NO DESENVOLUPADES		PRIMORDIS SEMINALS	
		n <sub>1</sub>	m ± ES (%) Interval	r <sub>1</sub>	m ± ES (%) Interval	n <sub>2</sub>	m ± ES Interval
Pol.linització lliure	29	208	7,17 ± 0,65 (54,45) 1 - 15	174	6,00 ± 0,50 (45,55) 1 - 12	382	13,17 ± 0,41 9 - 18
Autogàmia passiva	19	51	2,68 ± 0,55 (23,61) 0 - 7	165	8,68 ± 0,67 (76,39) 4 - 14	216	11,37 ± 0,30 9 - 14
Autogàmia activa	10	56	5,60 ± 0,45 (50,45) 3 - 8	55	5,50 ± 0,55 (49,55) 2 - 7	111	11,10 ± 0,50 9 - 14
Geitonogàmia	26	202	7,77 ± 0,58 (56,74) 2 - 13	154	5,92 ± 0,54 (43,26) 2 - 12	356	13,69 ± 0,38 10 - 17
X <i>C. pubescens</i> (PUBI)	22	212	9,64 ± 0,52 (72,85) 6 - 16	79	3,59 ± 0,32 (27,15) 1 - 6	291	12,23 ± 0,45 9 - 17
X <i>C. mauritanica</i> (MAU1)	17	62	3,65 ± 0,70 (34,44) 0 - 9	118	6,94 ± 0,59 (65,59) 4 - 12	180	10,59 ± 0,39 8 - 14
X <i>C. ajacis</i> (AJA1)	20	53	2,65 ± 0,66 (21,37) 0 - 9	195	9,75 ± 0,66 (78,63) 4 - 14	248	12,40 ± 0,44 9 - 17

N = nombre de flors pol.linitzades en cada tractament, n<sub>1</sub> = nombre total de granes produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de graner desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.

Taula 5.24. PRODUCCIÓ DE GRANES EN ELS ENCREUAMENTS DE *C. AJACIS* (AJAJ).

TRACTA/IENTS	N	GRANES DESENVOLUPADES			GRANES NO DESENVOLUPADES			PRIMORDIS SEMINALS		
		n <sub>i</sub>	Interval	m ± ES (%)	n <sub>i</sub>	Interval	m ± ES (%)	n <sub>i</sub>	Interval	m ± ES
Pol.linització lliure	35	590	5 - 33	16,86 ± 0,99 (59,36)	404	3 - 34	11,54 ± 1,44 (40,64)	994	15 - 47	28,40 ± 1,39
Autogàmia passiva	34	93	0 - 19	2,74 ± 0,84 (8,74)	971	15 - 37	28,56 ± 0,84 (91,26)	1.064	23 - 44	31,29 ± 0,85
Autogàmia activa	25	432	0 - 47	17,28 ± 2,63 (44,04)	549	7 - 38	21,96 ± 1,75 (55,96)	981	22 - 57	39,24 ± 1,83
Geitonogàmia	60	1.155	4 - 41	19,25 ± 1,06 (58,45)	821	4 - 26	13,68 ± 0,73 (41,55)	1.976	17 - 56	32,93 ± 1,17
X <i>C. ajacis</i> (AJAJ)	74	1.899	6 - 57	25,66 ± 1,23 (68,98)	854	3 - 34	11,54 ± 0,71 (31,02)	2.753	12 - 63	37,20 ± 1,06
X <i>C. mauritanica</i> (MAUI)	15	23	0 - 7	1,53 ± 0,50 (5,37)	405	17 - 32	27,00 ± 1,12 (94,63)	428	22 - 34	28,53 ± 0,86
X <i>C. pubescens</i> (PUBI)	29	29	0 - 12	1,00 ± 0,53 (4,27)	650	10 - 34	22,41 ± 1,01 (95,73)	679	17 - 34	23,41 ± 0,86

N = nombre de flors pol.linitzades en cada tractament; n<sub>i</sub> = nombre total de granes produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; (%) = percentatge de granes desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.

Taula 5.25. PRODUCCIÓ DE GRANES/FLOR AL CAMP EN LA TRIBU DELPHINEAE.

POBLACIONS	GRANES DESENVOLUPADES			GRANES NO DESENVOLUPADES			FRIMORDIS SEMINALS			N fol.
	N	n <sub>i</sub>	m ± ES (%)	n <sub>i</sub>	Interval	m ± ES (%)	n <sub>i</sub>	Interval	m ± ES	
<i>A. lycocotum</i> (LYC1)	41	1.203	29,34 ± 0,73 (86,98)	180	19 - 41	4,39 ± 0,33 (13,02)	1.383	24 - 44	33,73 ± 0,77	3
<i>A. lycocotum</i> (LYC2)	38	978	25,74 ± 0,82 (83,95)	187	15 - 35	4,92 ± 0,38 (16,05)	1.165	21 - 38	30,66 ± 0,69	3
<i>A. anthora</i> (ANT1)	58	3.160	54,48 ± 1,87 (87,58)	448	24 - 80	7,72 ± 0,63 (12,42)	3.608	34 - 87	68,00 ± 1,60	5
<i>A. anthora</i> (ANT2)	77	3.577	46,45 ± 1,26 (81,02)	838	24 - 91	10,88 ± 0,70 (18,98)	4.415	38 - 93	57,34 ± 1,08	5
<i>A. napellus</i> (NAP1)	54	2.455	45,46 ± 1,30 (87,68)	345	26 - 73	6,39 ± 0,64 (12,32)	2.800	37 - 77	51,85 ± 1,21	3(4-5)
<i>A. napellus</i> (NAP2)	48	2.013	41,94 ± 2,02 (77,57)	582	21 - 100	12,13 ± 1,15 (22,43)	2.595	25 - 113	54,06 ± 2,07	3(4-5)
<i>D. montanum</i> (MON1)	45	1.953	43,40 ± 1,00 (85,21)	339	26 - 56	7,53 ± 0,77 (14,79)	2.292	39 - 62	50,93 ± 0,65	3
<i>D. montanum</i> (MON2)	20	675	33,75 ± 1,82 (81,33)	155	1 - 54	7,75 ± 0,95 (18,67)	830	33 - 57	41,50 ± 1,51	3
<i>D. bolosii</i> (BOL1)	63	1.508	23,94 ± 1,09 (69,56)	660	10 - 42	10,48 ± 0,51 (30,44)	2.168	17 - 51	34,41 ± 1,01	3
<i>D. bolosii</i> (BOL2)	43	1.256	29,21 ± 1,17 (79,75)	319	7 - 44	7,42 ± 0,61 (20,25)	1.575	21 - 48	36,63 ± 0,92	3

N = nombre de flors de la mostra; n<sub>i</sub> = nombre total de granes produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes de cada tipus per flor; (%) = percentatge de granes desenvolupades i no desenvolupades, respectivament N fol. = nombre de fol·licles.

Taula 5.25. (cont.) PRODUCCIÓ DE GRANES/FLOR AL CAMP EN LA TRIBU DELPHINEAE.

POBLACIONS	GRANES DESENVOLUPADES			GRANES NO DESENVOLUPADES			PRIMORDIS SEMINALS			N fol.
	N	n <sub>i</sub>	m ± ES (%)	n <sub>i</sub>	Interval	m ± ES (%)	n <sub>i</sub>	Interval	m ± ES	
<i>D. staphisagria</i> (STA1)	30	276	9,20 ± 0,38 (88,75)	35	0 - 5	1,17 ± 0,25 (11,25)	311	7 - 13	10,37 ± 0,30	3
<i>D. staphisagria</i> (STA2)	54	446	8,26 ± 0,30 (87,80)	62	0 - 5	1,15 ± 0,16 (12,20)	508	5 - 17	9,41 ± 0,30	3
<i>D. staphisagria</i> (STA3)	53	456	8,60 ± 0,34 (70,2)	187	1 - 8	3,53 ± 0,24 (29,08)	643	6 - 18	12,13 ± 0,38	3
<i>D. pictum</i> (PIC1)	30	694	23,13 ± 0,68 (76,77)	210	1 - 12	7,00 ± 0,42 (23,23)	904	26 - 35	29,16 ± 1,11	3
<i>D. pictum</i> (PIC2)	16	377	23,56 ± 1,40 (69,95)	169	4 - 20	10,56 ± 0,95 (30,95)	546	28 - 42	34,13 ± 1,07	3
<i>D. verduense</i> (VER1)	46	943	20,50 ± 0,72 (87,31)	137	0 - 14	2,98 ± 0,40 (12,69)	1.080	16 - 29	23,48 ± 0,52	3
<i>D. verduense</i> (VER2)	24	336	14,00 ± 0,74 (86,15)	54	0 - 5	2,25 ± 0,25 (13,85)	390	12 - 19	16,25 ± 0,41	3
<i>D. gracile</i> (GRA1)	32	655	20,47 ± 0,93 (81,37)	150	1 - 16	4,69 ± 0,54 (18,63)	805	17 - 32	25,16 ± 0,71	3
<i>D. cassonianum</i> (COS1)	29	690	23,79 ± 0,93 (88,92)	86	0 - 11	2,97 ± 0,49 (11,08)	776	19 - 37	26,76 ± 0,81	5
<i>D. balansae</i> (BAL1)	14	137	9,57 ± 1,04 (70,90)	55	0 - 12	3,93 ± 1,02 (29,10)	189	11 - 17	13,50 ± 0,50	3
<i>D. obcordatum</i> (OBC1)	28	768	27,43 ± 0,81 (96,97)	24	0 - 6	0,86 ± 0,28 (3,03)	792	20 - 39	28,29 ± 0,71	3
<i>D. fowargeri</i> (FAV3)	25	696	27,84 ± 1,15 (90,63)	72	0 - 5	2,88 ± 0,32 (9,38)	768	20 - 44	30,72 ± 1,09	3
<i>C. maritima</i> (MAU1)	26	350	13,46 ± 0,50 (87,50)	50	0 - 7	1,92 ± 0,35 (12,50)	400	16 - 25	15,38 ± 0,57	1
<i>C. pubescens</i> (PUB1)	56	620	11,07 ± 0,29 (85,87)	102	0 - 6	1,82 ± 0,20 (14,13)	722	8 - 17	12,89 ± 0,30	1
<i>C. ajacis</i> (AJA1)	69	2.211	32,04 ± 1,07 (89,66)	255	0 - 12	3,70 ± 0,31 (10,34)	2.466	21 - 53	35,74 ± 0,91	1

N = nombre de flors de la mostra, n<sub>i</sub> = nombre total de granes produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes de cada tipus per flors; (%) = percentatge de granes desenvolupades i no desenvolupades, respectivament. N fol. = nombre de fol·licles.

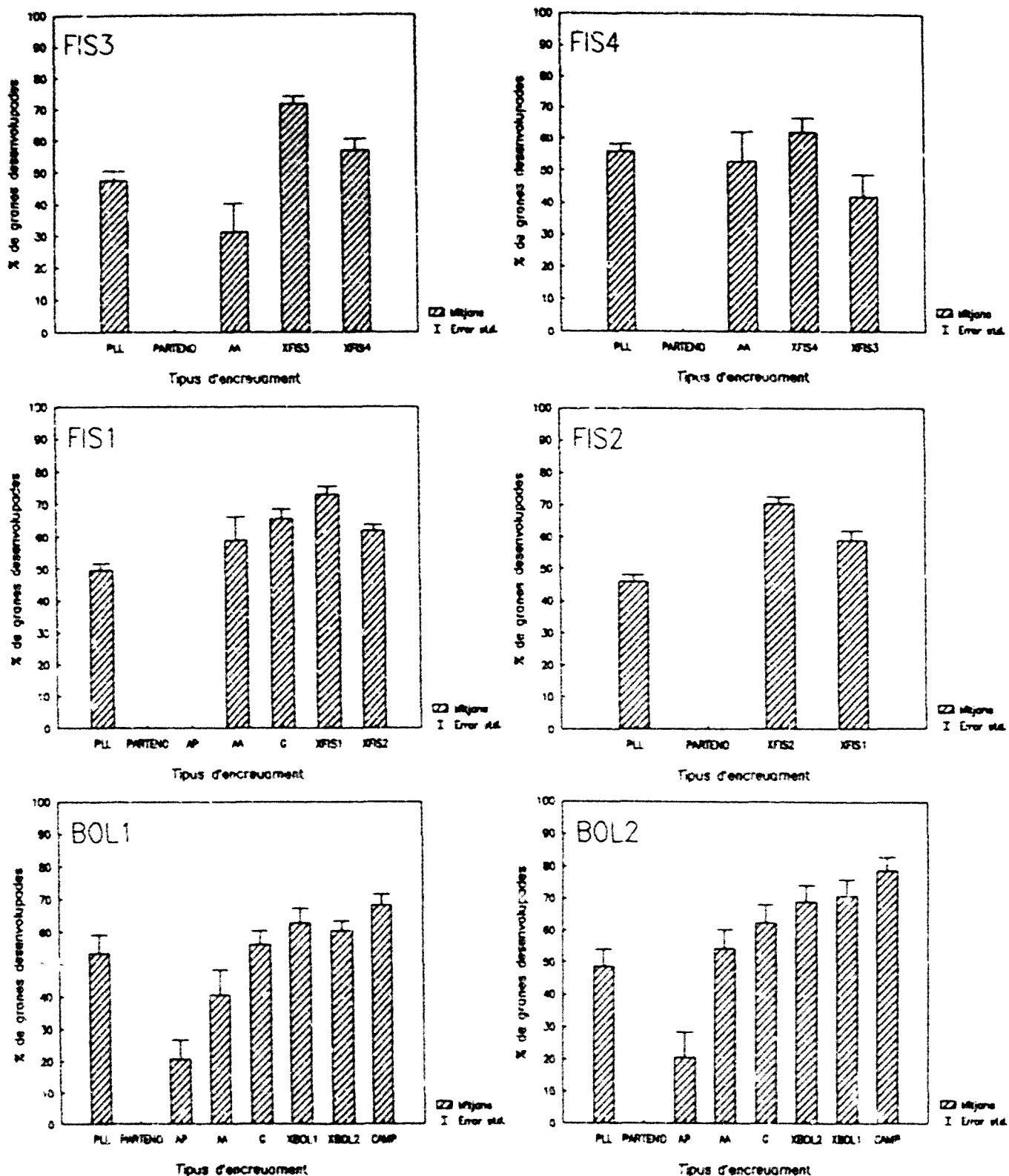


Figura 5.6.a. Estudi dels sistemes reproductius per mitjà de la producció de granes en la sèrie *Fissa*.

PLL: pol.linització lliure en condicions d'hivernacle; PARTENO: partenogènesi; AP: autogàmia passiva; AA: autogàmia activa; G: geitonogàmia; XCODI: pol.linització encreuada amb la població que indica el codi, que actua com a donadora de pol.len i CAMP: pol.linització lliure en condicions naturals.

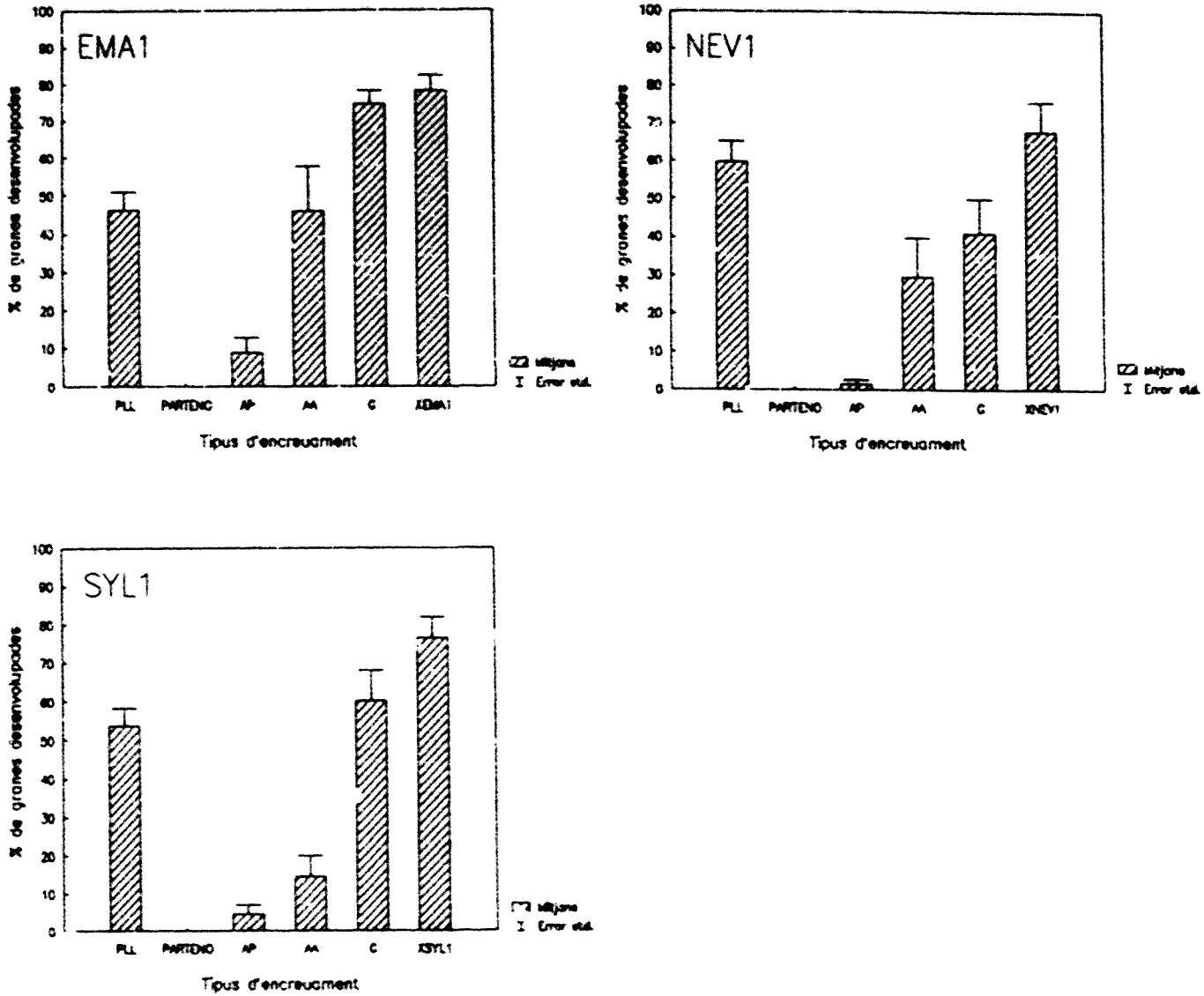


Figura 5.6.b. Estudi dels sistemes reproductius per mitjà de la producció de granes en el sèrie *Pentagyna*.

PLL: pol.linització lliure en condicions d'hivernacle; PARTENO: partenogènesi; AP: autogàmia passiva; AA: autogàmia activa; G: geitonogàmia; XCODI: pol.linització encruada amb la població que indica el codi, que actua com a donadora de pol.len i CAMP: pol.linització lliure en condicions naturals.

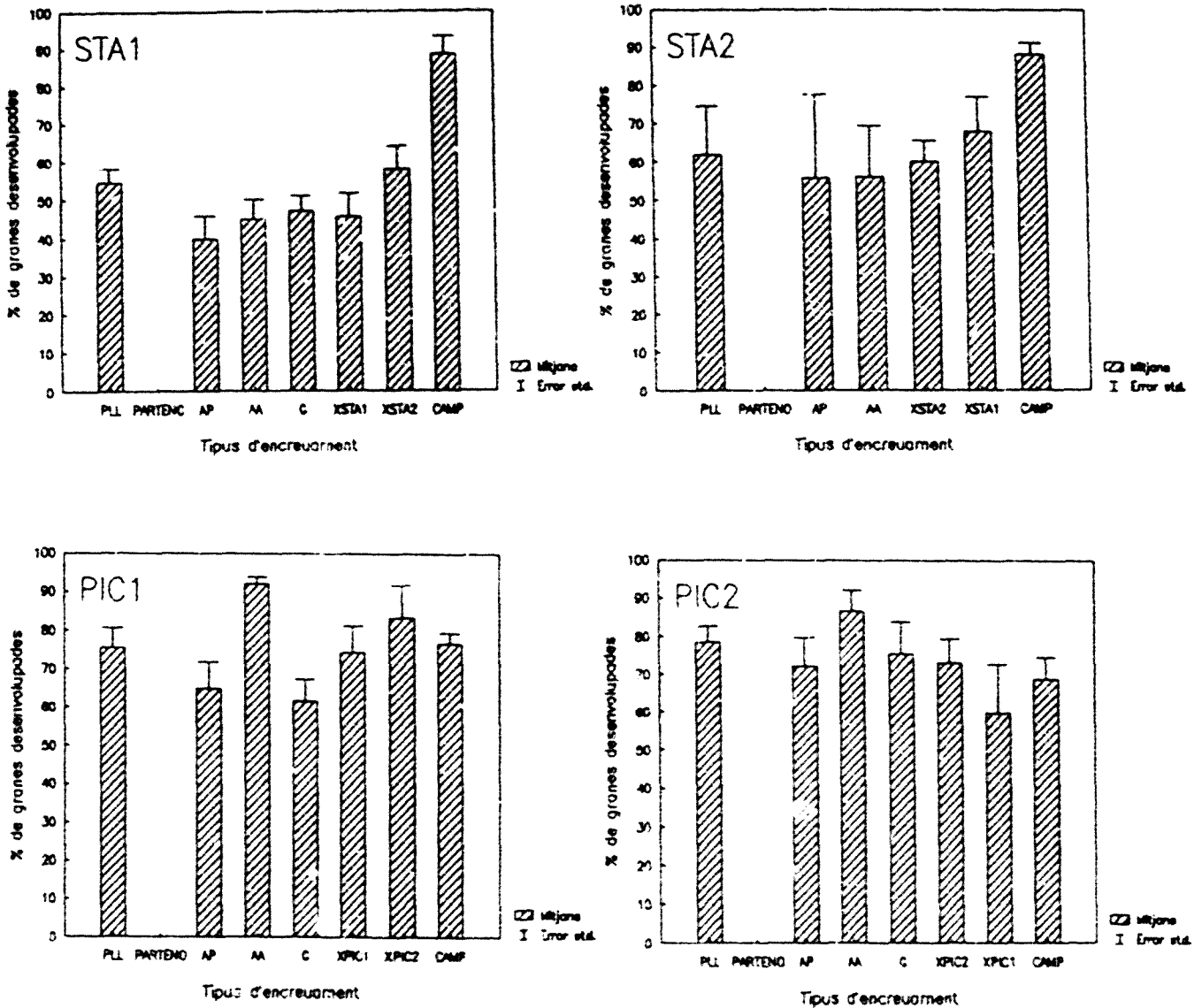


Figura 5.6.c. Estudi dels sistemes reproductius per mitjà de la producció de grans en el subgènere *Staphisagria*.

PLL: pol.linització lliure en condicions d'hivernacle; PARTENO: partenogènesi; AP: autogàmia passiva; AA: autogàmia activa; G: geitonogàmia; XCODI: pol.linització encreuada amb la població que indica el codi, que actua com a donadora de pol.len i CAMP: pol.linització lliure en condicions naturals.



SISTEMES DE REPRODUCCIÓ

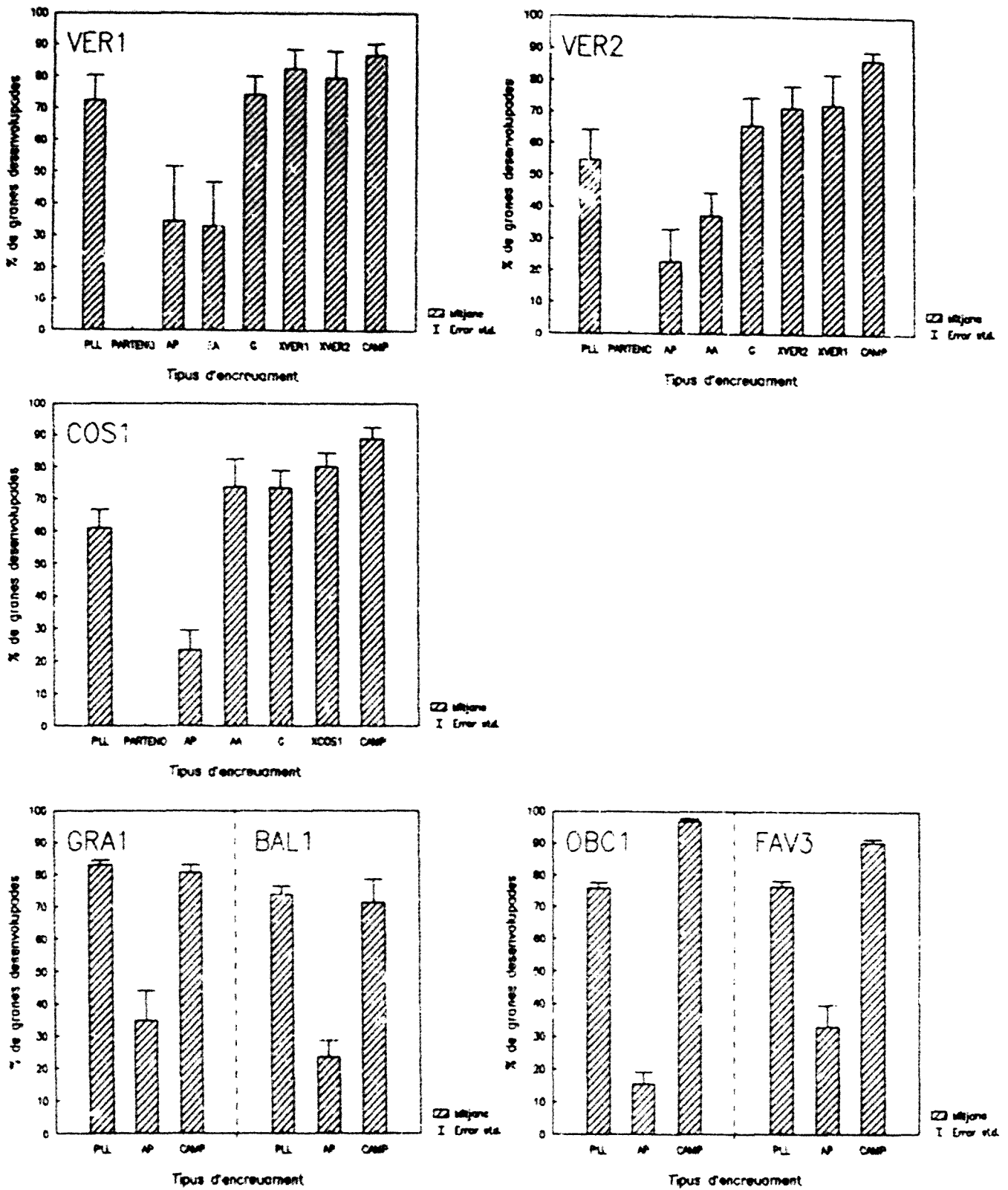


Figura 5.6.d. Estudi dels sistemes reproductius per mitjà de la producció de granes en el subgènere *Delphinium*.

PLL: pol.linització lliure en condicions d'hivernacle; PARTENO: partenogènesi; AP: autogàmia passiva; AA: autogàmia activa; G: geitonogàmia; XCODI: pol.linització encreuada amb la població que indica el codi, que actua com a donadora de pol.len i CAMP: pol.linització lliure en condicions naturals.

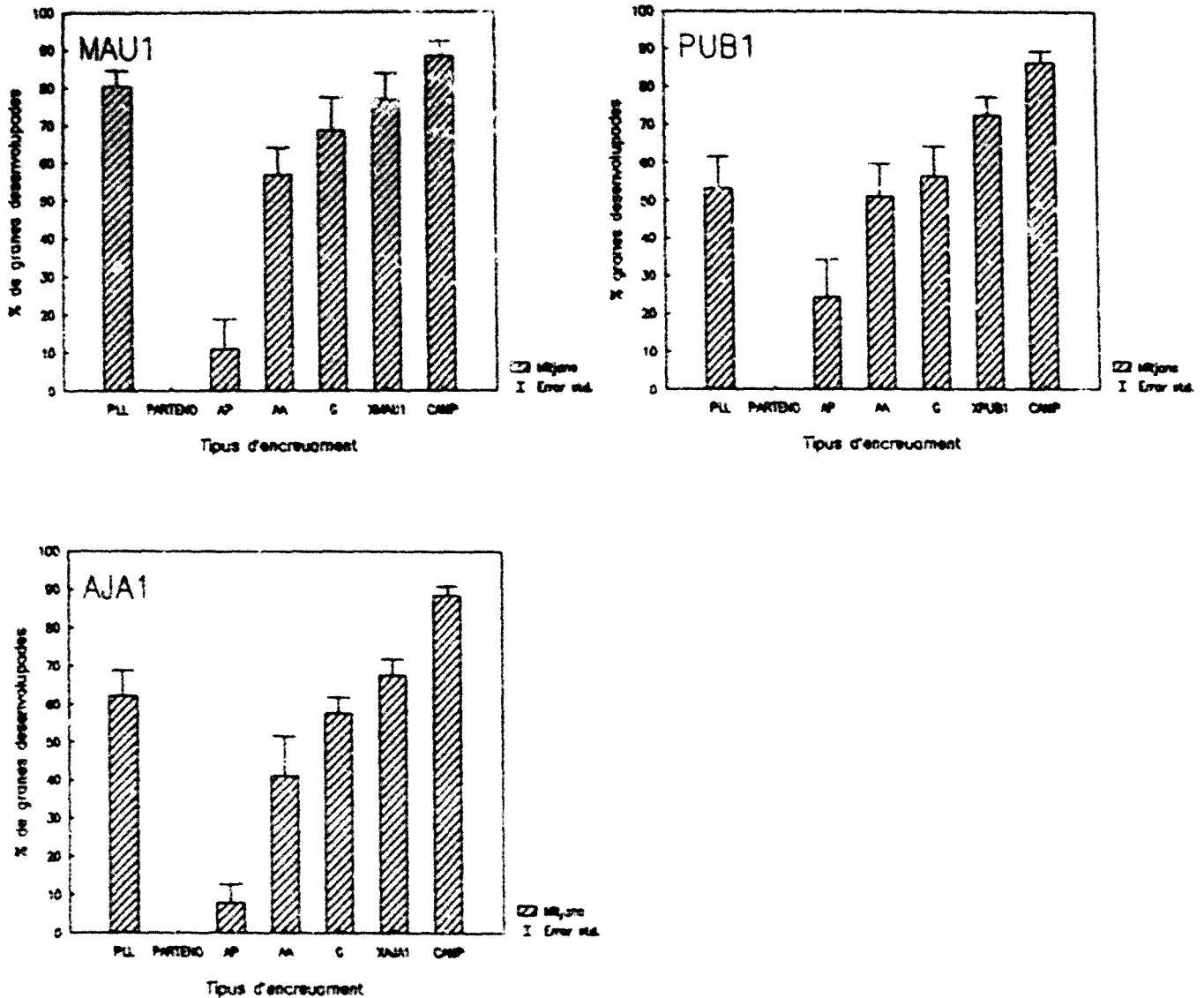


Figura 5.6.e. Estudi dels sistemes reproductius per mitjà de la producció de granes en *Consolida*.

PLL: pol·linització lliure en condicions d'hivernacle; PARTENO: partenogènesi; AP: autogàmia passiva; AA: autogàmia activa; G: geitonogàmia; XCODI: pol·linització encreuada amb la població que indica el codi, que actua com a donadora de pol·len i CAMP: pol·linització lliure en condicions naturals.

Per comparar els percentatges mitjans de llavors desenvolupades obtinguts per a cada sistema reproductiu dins d'un mateix tàxon i provar la seva significació ( $p < 0,05$ ), vam utilitzar el test de Kruskal-Wallis (KRUSKAL & WALLIS, 1952), atès que la majoria de resultats no s'adaptaven a un comportament normal o paramètric. Aquest test ve a ser l'equivalent no paramètric d'una ANOVA. La taula 5.26. recull els valors de significació ( $p$ ) de les diferències entre les mitjanes, obtinguts a partir d'aquest test, comparant, dins de cada tàxon, els diversos sistemes reproductius de manera global (primera fila) i per parelles.

Taula 5.26. SIGNIFICACIÓ DELS SISTEMES REPRODUCTIUS SEGONS EL TEST DE KRUSKAL-WALLIS.

TRACTAMENT	BOL1	BOL2	EMAI	NEV1	SYL1	STA1	STA2	PIC1	FIC2	VER1	VER2	COS1	MAU1	PUB1	AJA1
Tots (*)	0,000 (314)	0,000 (207)	0,000 (184)	0,000 (98)	0,000 (190)	0,000 (215)	0,000 (88)	0,000 (284)	0,027 (239)	0,000 (182)	0,000 (53)	0,000 (147)	0,000 (130)	0,000 (162)	0,000 (297)
PLL-AP	0,000 (103)	0,000 (76)	0,000 (89)	0,000 (39)	0,000 (91)	0,001 (93)	0,041 (46)	0,129 (105)	0,037 (105)	0,000 (47)	0,001 (44)	0,000 (54)	0,000 (60)	0,000 (48)	0,000 (69)
PLL-AA	0,015 (87)	0,136 (63)	0,334 (77)	0,001 (34)	0,000 (91)	0,004 (81)	0,006 (13)	0,000 (108)	0,209 (160)	0,000 (47)	0,047 (43)	0,021 (48)	0,000 (58)	0,000 (57)	0,003 (60)
PLL-G	0,000 (125)	0,001 (87)	0,030 (83)	0,004 (34)	0,116 (94)	0,009 (90)	--	0,000 (114)	0,201 (119)	0,000 (40)	0,170 (63)	0,004 (59)	0,014 (66)	0,000 (51)	0,000 (97)
PLL-PI	0,000 (90)	0,000 (81)	0,000 (93)	0,112 (66)	0,000 (97)	0,332 (83)	0,713 (15)	0,017 (139)	0,126 (139)	0,002 (58)	0,010 (64)	0,000 (59)	0,000 (59)	0,001 (51)	0,000 (104)
PLL-CAMP	0,000 (113)	0,000 (90)	--	--	--	0,000 (78)	0,001 (59)	0,000 (100)	0,004 (111)	0,011 (78)	0,000 (53)	0,000 (63)	0,031 (74)	0,000 (85)	0,000 (104)
AP-AA	0,002 (90)	0,000 (43)	0,000 (60)	0,000 (43)	0,000 (60)	0,012 (78)	0,713 (19)	0,000 (88)	0,000 (60)	0,333 (60)	0,000 (59)	0,000 (34)	0,000 (22)	0,003 (29)	0,000 (59)
AP-G	0,000 (126)	0,000 (69)	0,000 (71)	0,000 (43)	0,000 (61)	0,270 (87)	--	0,000 (94)	0,117 (140)	0,000 (63)	0,000 (51)	0,000 (43)	0,000 (30)	0,000 (45)	0,000 (94)
AP-PI	0,000 (91)	0,000 (63)	0,000 (76)	0,000 (45)	0,000 (66)	0,213 (82)	0,775 (19)	0,011 (101)	0,339 (90)	0,000 (41)	0,000 (50)	0,000 (45)	0,000 (28)	0,000 (41)	0,000 (108)
AP-CAMP	0,000 (116)	0,000 (72)	--	--	--	0,000 (75)	0,001 (63)	0,000 (94)	0,195 (82)	0,000 (61)	0,000 (39)	0,000 (39)	0,000 (38)	0,000 (75)	0,000 (103)
AA-G	0,001 (110)	0,001 (94)	0,000 (59)	0,047 (38)	0,000 (63)	0,461 (75)	--	0,000 (74)	0,052 (11)	0,000 (63)	0,001 (50)	0,000 (99)	0,000 (20)	0,000 (32)	0,007 (85)
AA-PI	0,000 (75)	0,001 (48)	0,000 (64)	0,000 (0)	0,000 (56)	0,78 (76)	0,651 (20)	0,000 (86)	0,039 (58)	0,000 (41)	0,000 (49)	0,000 (97)	0,001 (26)	0,000 (32)	0,000 (99)
AA-CAMP	0,000 (100)	0,000 (57)	--	--	--	0,000 (63)	0,000 (64)	0,000 (64)	0,001 (30)	0,000 (61)	0,000 (38)	0,000 (43)	0,000 (36)	0,000 (66)	0,000 (94)
G-PI	0,106 (111)	0,007 (74)	0,115 (75)	0,000 (0)	0,001 (69)	0,926 (79)	--	0,000 (92)	0,350 (68)	0,106 (74)	0,454 (71)	0,061 (60)	0,220 (34)	0,002 (48)	0,000 (134)
G-CAMP	0,000 (136)	0,000 (83)	--	--	--	0,000 (72)	--	0,001 (70)	0,000 (40)	0,000 (94)	0,005 (60)	0,000 (54)	0,001 (44)	0,000 (82)	0,000 (129)
PI-CAMP	0,028 (101)	0,004 (77)	--	--	--	0,000 (67)	0,000 (64)	0,134 (80)	0,239 (60)	0,259 (73)	0,005 (59)	0,003 (54)	0,008 (42)	0,000 (78)	0,000 (43)
PI-PIR	0,000 (136)	0,406 (80)	--	--	--	0,013 (68)	0,103 (16)	0,217 (71)	0,454 (51)	0,001 (65)	--	--	--	--	--

Valors de p. és significats quan p < 0,05. (valors no ombrrejats) (entre parèntesis, nombre de casos)

(\*) Comparació de tots els encruaments entre si

PLL: pol·linització lliure en condicions d'hivernacle; AP: autogàmia activa; AA: autogàmia passiva; AA: autogàmia activa; PI: pol·linització intrapoblacional; PIR: pol·linització interpoblacional; CAMP: pol·linització lliure en condicions de camp

D'aquestes dades es desprèn que el subgènere *Staphisagria* és el grup en què les mitjanes de producció de granes dels diversos sistemes reproductius són més similars. Pel que fa al tractament, les parelles que mostren una major semblança en la majoria de tàxons són la geitonogàmia amb pol.linització encreuada intrapoblacional, aquesta darrera amb la pol.linització lliure a l'hivernacle i la pol.linització intrapoblacional amb la interpoblacional.

A la taula 5.27. s'indiquen els valors de significació de les comparacions interpoblacionals intraespecífiques de les taxes de producció de granes dels diversos sistemes reproductius assajats. A partir d'aquestes dades observem que en la majoria de tractaments la producció de granes és molt similar.

Taula 5.27. SIGNIFICACIÓ DELS SISTEMES REPRODUCTIUS SEGONS EL TEST DE KRUSKAL-WALLIS (COMPARACIÓ INTERPOBLACIONAL).

TRACTAMENT	BOL1-BOL2	STA1-STA2	PIC1-PIC2	VER1-VER2
Pol.linització lliure (hivernacle)	0,156 (97)	0,240 (53)	0,383 (169)	0,005 (61)
Autogàmia passiva	0,949 (82)	0,085 (54)	0,083 (100)	0,546 (30)
Autogàmia activa	0,047 (51)	0,074 (43)	0,093 (48)	0,498 (29)
Geitonogàmia	0,185 (113)	--	0,004 (64)	0,214 (84)
Pol.linització intrapoblacional	0,023 (72)	0,020 (47)	0,510 (96)	0,038 (61)
Pol.linització lliure (camp)	0,000 (106)	0,590 (84)	0,018 (46)	0,267 (70)

Valors de p. són significatius quan  $p < 0,05$ . (valors no ombrejats) (entre parèntesis, nombre de casos)

Tots aquests resultats (cf. taules 5.5.-5.27.) ens permeten postular que les espècies estudiades són fortament al·lògames, encara que presenten cert grau d'autogàmia, fet més notori en el subgènere *Staphisagria*.

La taula 5.28. indica els resultats dels embossaments efectuats al camp, en els quals només *A. lycocotum* ha produït granes desenvolupades pel que fa a les espècies d'ambient muntanyenc. També vam realitzar el mateix tipus d'experiència amb *D. bolosii* (BOL1), per tal de disposar d'un punt de referència respecte a les dades d'autogàmia obtingudes en condicions experimentals d'hivernacle. Les diferències entre el camp i l'hivernacle no han estat significatives ( $H = 0,705$ ;  $p = 0,401$ ; g.l. = 1;  $n = 108$ ).

Taula 5.28. PRODUCCIÓ DE GRANES EN LES PROVES D'EMBOSSAMENT AL CAMP.

TRACTAMENTS	N	GRANES DESENVOLUPADES		GRANES NO DESENVOLUPADES		PRIMORDIS SEMINALS				
		n,	Interval	m ± ES (%)	n,	Interval	m ± ES			
<i>A. lycotatum</i> (LYC1)	38	313	0 - 20	8,24 ± 0,94 (31,43)	683	4 - 40	17,97 ± 1,33 (68,57)	996	17 - 40	26,21 ± 0,86
<i>A. anthora</i> (ANT1)	44	0	0	0	2.745	52 - 82	62,42 ± 3,00 (100)	2745	52 - 82	62,42 ± 3,00
<i>A. anthora</i> (ANT2)	20	0	0	0	1.004	40 - 72	50,27 ± 3,12 (100)	1.004	40 - 72	50,27 ± 3,12
<i>A. napellus</i> (NAP1)	76	0	0	0	4.044	44 - 67	53,24 ± 2,46 (100)	4.044	44 - 67	53,24 ± 2,46
<i>D. montanum</i> (MON1)	90	0	0	0	4.050	32 - 54	45,06 ± 2,16 (100)	4.050	32 - 54	45,06 ± 2,16
<i>D. holostii</i> (BOL1)	55	267	1 - 16	4,85 ± 0,48 (19,21)	1.123	6 - 31	20,42 ± 0,78 (80,79)	1.390	14 - 35	25,37 ± 0,67

N = nombre de flors embossades; n, = nombre total de granes produïdes de cada tipus; m ± ES = mitjana ± error estàndard de les granes obtingudes per flor; % percentatge de granes desenvolupades i no desenvolupades, respectivament.

Les figures 5.7. i 5.8. mostren tots els encreuaments interpoblacionals i interespecífics en el gènere *Delphinium* i en *Consolida*, respectivament, que s'ha assajat en aquesta memòria. El diferent gruix de les línies reflecteix el percentatge de granes desenvolupades en cada cas. Els valors detallats es troben a les taules compreses entre la 5.5. i la 5.24. i a les figures compreses entre la 5.11. i la 5.13. (vegeu apartat 5.2.4.2.). El sentit de la fletxa indica quin tàxon ha actuat de donador de pol·len i quin de receptor, sent el que té la punta de la fletxa més propera el receptor. Molts d'ells s'han assajat en les dues direccions.

Aquests resultats indiquen que les espècies filogenèticament properes —segons l'esquema taxonòmic posat a l'inici de la tesi— s'encreuen amb més facilitat (com a mínim produeixen més granes desenvolupades), mentre que en les més allunyades, la producció de granes és notablement inferior i, en alguns, casos nul·la. A nivell de gènere, la producció de granes a partir dels encreuaments interespecífics és més elevada en el gènere *Delphinium* que en *Consolida*.

També s'han estudiat, en la mesura de les nostres possibilitats, la viabilitat dels híbrids obtinguts, a través d'assaigs de germinació de la F1, i l'anàlisi dels sistemes reproductius (cf. taules 5.29. i 5.30.). A primer cop d'ull observem que dins dels tàxons perennes, la sèrie *Pentagyna* germina molt millor que la sèrie *Fissa*. Sorprenentment, han germinat millor alguns híbrids que encreuaments realitzats dins del mateix tàxon, especialment en *D. holozii*.

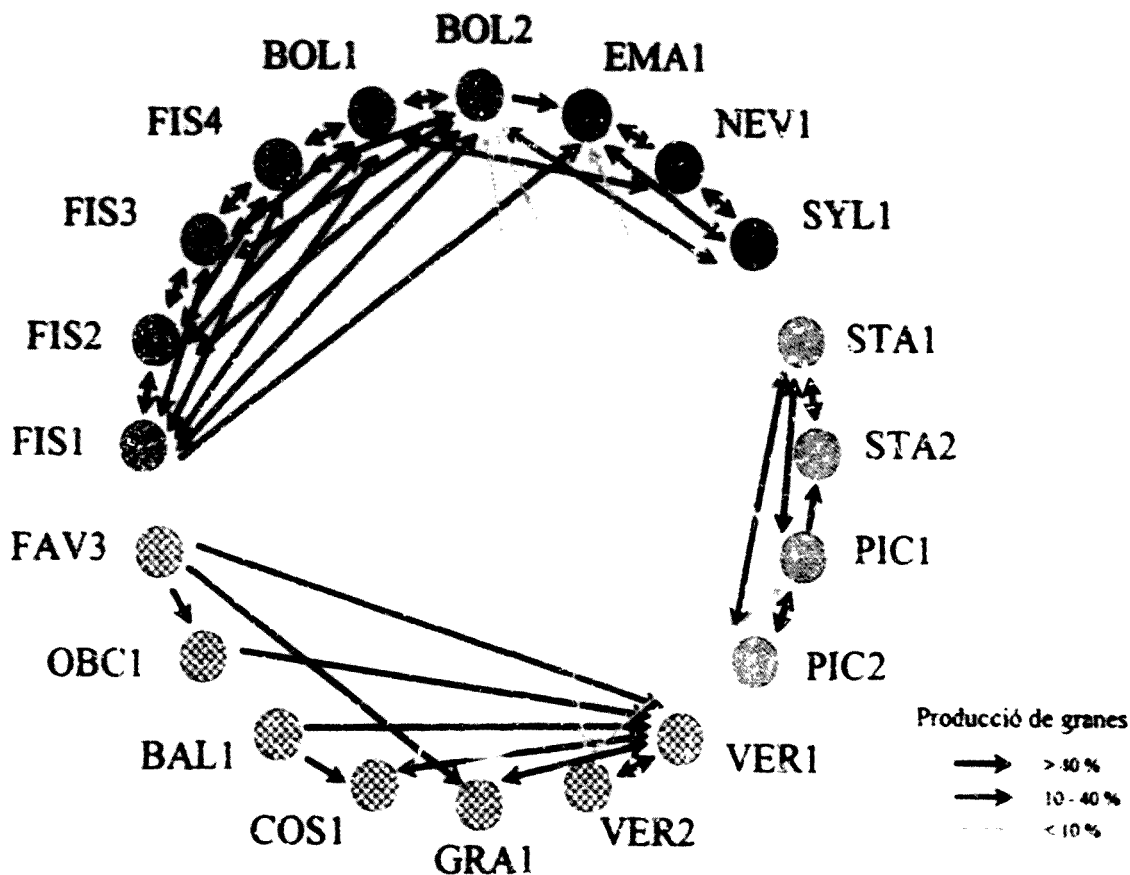


Figura 5.7. Representació gràfica dels encreuaments interpoblacionals i interespecífics assajats en *Delphinium*.

(Les fletxes indiquen el tàxon donador i el receptor: ♂ → ♀).

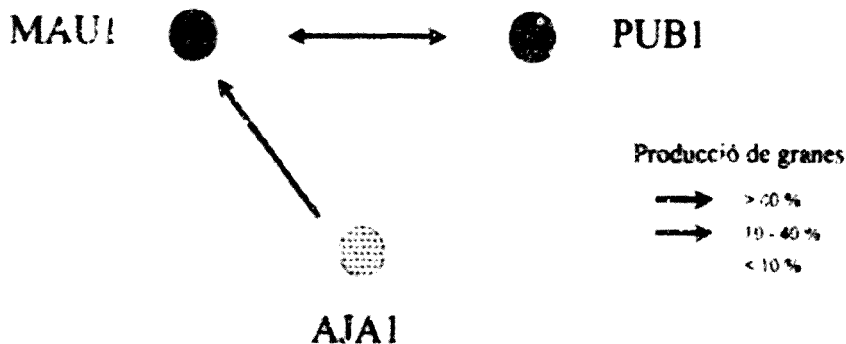


Figura 5.8. Representació gràfica dels encreuaments intrespecífics assajats en *Consolida*.

(Les fletxes indiquen el tàxon donador i el receptor: ♂ → ♀).

Taula 5.29. TAXES DE GERMINACIÓ DELS SISTEMES REPRODUCTIUS ASSAJATS.

Taxons (Població)	Tractaments	Data sembra	N granes sembrades	Germinació (%)	Mortalitat* cotlledons (%)	Eclosió* tardana (%)
<i>D. bolosii</i> (BOL1)	Autogàmia	3/2/95	98	0	--	--
	Geitonogàmia	3/2/95	98	0	--	--
	P. intrapoblacional	7/1/95	98	0	--	--
	P. interpoblacional	7/1/95	98	0	--	--
<i>D. bolosii</i> (BOL2)	Autogàmia	3/2/95	98	0	--	--
	Geitonogàmia	3/2/95	98	0	--	--
	P. intrapoblacional	7/1/95	98	0	--	--
	P. interpoblacional	7/1/95	98	0	--	--
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>emarginatum</i> (EMA1)	Autogàmia	3/2/95	112	48 (42.8%)	22.9	2.0
	Geitonogàmia	3/2/95	112	32 (28.6%)	0	3.1
	P. intrapoblacional	3/2/95	112	69 (61.6%)	1.4	0
<i>D. emarginatum</i> subsp. <i>nevadense</i> (NEV1)	Autogàmia	3/2/95	112	23 (20.5%)	4.3	0
	Geitonogàmia	3/2/95	112	32 (28.6%)	15.5	0
<i>D. sylvaticum</i> (SYL1)	Autogàmia	3/2/95	112	54 (48.2%)	15.6	3.7
	P. intrapoblacional	3/2/95	112	8 (7.1%)	0	0
<i>D. sylvaticum</i> (SYL1)	Autogàmia	3/2/95	112	54 (48.2%)	15.6	3.7
	P. intrapoblacional	3/2/95	112	57 (50.9%)	8.7	5.2

(Totes les granes provenen dels encreuaments efectuats durant la primavera-estiu de l'any 1994)

\* Aquests termes estan descrits a l'apartat 3.2

Taula 5.30. TAXES DE GERMINACIÓ DELS HÍBRIDS ESTUDIATS.

Taxons encruats	Data sembra	N granes sembrades	Germinació (%)	Mortalitat* cotlledons (%)	Eclosió* tardana (%)
<i>D. bolosii</i> X <i>D. fissum</i> subsp. <i>fissum</i>	18/11/94	392	21 (5.4%)	0	0
<i>D. bolosii</i> X <i>D. fissum</i> subsp. <i>cordidum</i>	18/11/94	245	1 (0.4%)	0	0
<i>D. fissum</i> subsp. <i>fissum</i> X <i>D. bolosii</i>	18/11/94	98	2 (1.0%)	0	0
<i>D. fissum</i> subsp. <i>sordidum</i> X <i>D. bolosii</i>	18/11/94	98	0 (0%)	--	--
<i>D. emarginatum</i> X <i>D. sylvaticum</i>	27/10/94	140	98 (70%)	10.2	7.1
<i>D. sylvaticum</i> X <i>D. emarginatum</i>	27/10/94	140	43 (30.7%)	2.3	6.9
<i>D. emarginatum</i> X <i>D. nevadense</i>	27/10/94	140	49 (35%)	4	12.2
<i>D. nevadense</i> X <i>D. emarginatum</i>	27/10/94	140	102 (72.8%)	1.9	1
<i>D. sylvaticum</i> X <i>D. nevadense</i>	27/10/94	146	48 (34.3%)	0	4.1
<i>D. nevadense</i> X <i>D. sylvaticum</i>	27/10/94	140	65 (46.4%)	1.5	1.5
<i>D. pictum</i> X <i>D. staphisagria</i>	27/10/94	42	2 (4.7%)	50	0
<i>D. staphisagria</i> X <i>D. pictum</i>	27/10/94	42	0	--	--

(Totes les granes provenen dels encreuaments efectuats durant la primavera-estiu de l'any 1994)

\* Aquests termes estan descrits a l'apartat 3.2



## 5.2.4. DISCUSSIÓ

### 5.2.4.1. SISTEMES REPRODUCTIUS

#### PARTENOGENÈSI

En totes les espècies assajades mai hem detectat que es produeixin fenòmens de partenogènesi o producció de granes sense la intervenció del pol·len (agamospèrmia). Aquest tipus de fenòmens no són esperables en els tàxons anuals, però tampoc han tingut lloc en els perennes. Per tant, la reproducció asexual d'aquests tàxons es redueix únicament a la propagació vegetativa (*cf.* apartat 3.4.1.); normalment per fragmentació del rizoma o rel i per la formació de nous rebrots, propietat força emprada en jardineria, especialment per a la reproducció de varietats millorades (EDWARDS, 1981; BASSETT, 1992). En algunes espècies, particularment les endèmiques que poden estar amenaçades, la multiplicació vegetativa pot tenir la seva transcendència com a mecanisme alternatiu a la reproducció sexual per diàspores que n'asseguri la perpetuació. Un exemple prou evident d'aquest fet és la població de *D. montanum* del Cadí, en què els isards es mengen les flors, minvant notòriament el potencial reproductor sexual (*cf.* apartat 4.4.4.). En aquest sentit, si l'agamospèrmia tingués lloc, tampoc seria una defensa contra els isards.

L'agamospèrmia és freqüent en els pteridòfits, inexistent en les gimnospermes i limitada en les angiospermes (RICHARDS, 1986). Dins d'aquestes darreres, NYGREN (1967) reporta que en presenten un 15 % de les famílies (34 en total). El 75 % de les espècies agamospermes pertanyen a tres famílies: compostes (*Taraxacum*, *Hieracium*, *Antennaria*, entre d'altres), rosàcies (*Rubus*, *Crataegus*, *Potentilla*, etc.) i gramínies. En les ranunculàcies, aquest fenomen és poc comú, però se n'ha descrit algun cas en el gènere *Ranunculus* (NYGREN, *loc. cit.*). Dins el conjunt de les *Delphinieae* no tenim notícia de cap cas d'agamospèrmia; a part de la raresa d'aquest fenomen en aquests tàxons, és probable que hagi estat molt poc estudiada.

#### POL·LINITZACIÓ LLIURE (AL CAMP I A L'HIVERNACLE)

La pol·linització lliure a l'hivernacle, que serveix de control de la producció de granes en condicions experimentals, ha donat valors marcadament més baixos que la pol·linització lliure a les poblacions naturals en tots els tàxons, excepte en *D. pictum*, *D. gracile* i *D. balansae*. No obstant això, en aquestes 3 espècies les diferències són petites. Aquest fet és força previsible si tenim en compte que la incidència de pol·linitzadors a l'hivernacle ha estat notablement inferior que al camp. En la majoria de casos, els controls d'hivernacle també han donat valors més baixos que els experiments d'al·logàmia, en què la pol·linització és forçada (en molts d'ells, però, les diferències no són significatives, *cf.* taula 5.26.). La disminució del nombre de visites comporta un nombre de pol·linitzacions efectives més baix, que no pas quan dipositem pol·len artificialment fins a la saturació de l'estigma. Aquest valor diferent entre el camp i l'hivernacle dona suport a la idea de certa dependència dels vectors i que es tracta

de plantes fonamentalment al·logames. Altres autors també han detectat una menor producció de granes dels controls respecte a les experiències d'al·logàmia en altres espècies al·logames (BARRET & HELENURM, 1987; JORDANO, 1990).

La producció de granes desenvolupades al camp (cf. taula 5.25.) ha esdevingut molt elevada en tots els tàxons, superior al 80 % dels primordis seminals disponibles en la majoria de casos. Aquesta producció sempre ha resultat més alta o igual (cf. taula 5.26.) que l'al·logàmia experimental (PI), en què la pol·linització és manual. Aquest fet indica que l'activitat dels pol·linitzadors no limita la producció de granes, sinó que els factors limitants són els mateixos recursos (incloent les condicions ambientals). Una conseqüència directa d'aquests resultats és la gran eficàcia dels pol·linitzadors, que amb llurs visites poden saturar l'estigma. Una possible explicació d'aquest increment de l'efectivitat pol·linitzadora és que al camp les flors solen rebre un nombre més elevat de visites, mentre que a l'hivernacle el dipòsit de pol·len sobre l'estigma només s'ha fet una vegada. En la bibliografia consultada també s'ha reportat la mateixa tendència en altres *Delphineae*, com per exemple *D. nelsonii*, en què la producció de granes per pol·linització manual en condicions experimentals davallà un 30 % respecte a la producció de pol·linització oberta al camp (BIERZYCHUDEZ, 1981). En aquest sentit, s'ha comprovat experimentalment en *A. columbianum* que si s'arranquen les fulles, la producció de granes es redueix notablement perquè s'afecta la producció d'energia (MOE & PLEASANTS, 1991). Tot i això, és molt freqüent en les *Delphineae* que a mesura que esdevé la floració i fructificació s'assequin o es panseixin progressivament les fulles basals, hipotèticament per concentrar tota l'energia en la floració i fructificació, segons el que hem observat.

Si comparem la producció de primordis seminals totals —les granes desenvolupades més els primordis no desenvolupats— en condicions naturals (cf. taula 5.25.), respecte als obtinguts a l'hivernacle (cf. taules 5.5. o 5.24.), observem que es troben dins dels mateixos intervals de variació, cosa que ens indica que els resultats obtinguts en condicions experimentals són extrapolables. Per tant, les condicions de l'hivernacle, amb més recursos disponibles, no sembla que tinguin un efecte directe amb una major producció de primordis. Això implica que el nombre de primordis és un caràcter fixat, no determinat per l'ambient.

#### AUTOGÀMIA ENVERS L'AL·LOGÀMIA

En tots els tàxons estudiats l'al·logàmia és el sistema reproductiu predominant, ja que l'èxit és superior. De fet, la morfologia floral complexa, les elevades recompenses, els valors de la relació P/O, el tipus de pol·linització i els mecanismes de proteràndria i hercogàmia van encaminats en aquesta direcció. Tot i això, són plantes parcialment autocompatibles (produeixen granes forçant l'autogàmia) i que presenten certa autogàmia espontània, variable segons el tàxon. En general, l'autogàmia és més gran en el subgènere *Staphisagria* mentre que la sèrie *Pentogyna* mostrarà els valors més petits. Per tant, aquesta al·logàmia o xenogàmia és facultativa en els tàxons assajats en condicions d'hivernacle. Les dades d'embossament al camp indiquen que alguns acònits i *D. montanum* presenten una al·logàmia molt més estricta.

És ben coneguda la reducció de la producció de llavors per autogàmia motivada per reaccions d'autoincompatibilitat (NETTANCOURT, 1977; RICHARDS, 1986; SEAVEY & BAWA, 1986) o per depauperació genètica deguda a la mateixa endogàmia (WIENS *et al.*, 1987). Genèticament, les plantes autògames i apomíctiques són iguals que els parentals i, en les apomíctiques s'estalvien el que s'anomena cost meiótic (SOLBRIG, 1976). En les al·logames, la meitat de la dotació prové del pare i l'altra, de la mare, cosa que implica que la descendència serà diferent dels parentals (dependrà del grau en què s'assemblin). No obstant això, aquest augment de la variabilitat implica un cost energètic: en les plantes entomòfiles hauran d'adaptar formes, colors, olors, produir recompenses, entre d'altres. A més, cal tenir flors en el mateix estadi fenològic i un agent que transporti el pol·len. Aquest cost de l'al·logàmia, però, serà àmpliament compensat pel benefici que reporta un increment de variació, especialment en plantes que viuen en unes condicions mediambientals variables en l'espai i el temps, ja que permetrà una major adaptabilitat i supervivència (SOLBRIG, *loc. cit.*). Tot i això, en ocasions l'autogàmia pot suposar un avantatge perquè permet fixar genotips altament adaptats a un hàbitat concret (RICHARDS, 1986).

Dins les *Delphineae* disposem de relativament poques dades d'autogàmia per saber la incidència d'aquest sistema reproductiu. En *Delphinium* perennes americans, MACIOR (1975, 1978a) obté uns potencials d'autofecundació molt baixos en *D. tricornis* Mich., d'un 0-0,8 % de fructificació. Aquest autor, en vista als resultats, assegura una dependència absoluta de les flors als vectors pol·linitzadors per reproduir-se ZIMMERMAN (1983b) també detecta una disminució del nombre de granes produïdes per autogàmia en *D. nelsonii* Greene. BAUER (1983) observa certa autogàmia espontània en *D. bicolor* Nutt. i obté una fructificació del 15 %, però en pol·linització oberta obté un valor relativament baix (un 46 %), que atribueix a una mida de la població insuficient per mantenir l'interès dels pol·linitzadors i un esperó de dimensions notables, només accessible per determinats abellots de probòscide molt llarga.

Un cas remarcable d'autogàmia és el d'*Aconitella teheranica* provocada per l'absència de dicogàmia i hercogàmia (HONG DE-YUAN, 1986). D'una banda, els estams i el pistil maduren sincrònicament i, de l'altra, no té lloc el moviment d'estams, que es mantenen erectes i poden contactar amb l'estigma. A part, la corolla queda força tancada, cosa que denota certa tendència a la cleistogàmia. En canvi, *C. regalis*, *A. stenocarpa* i *A. scleroclada* no van produir granes per autogàmia espontània, però sí per geitonogàmia, fet que denota un cert grau d'autocompatibilitat (HONG DE-YUAN, *loc. cit.*).

Els canvis de predomini d'un determinat sistema reproductiu, especialment en el sentit al·logàmia-autogàmia, han estat freqüents al llarg de l'evolució de les plantes amb flor (STEBBINS, 1957; JAIN, 1976; SOLBRIG, 1976; GRANT, 1981). En gèneres en els quals coexisteixen els dos tipus de reproducció es creu que l'autogàmia és una condició derivada que li confereix unes característiques adaptatives i ecològiques especials, que provocaran una ràpida divergència dels seus progenitors xenògams (ORNDUFF, 1969b). El subgènere *Staphisagria* podria estar en l'inici d'aquest camí, ja que mostra unes tendències evolutives molt diferents de la resta de *Delphineae*, com a mínim dins el nostre marc d'estudi.

L'increment de l'autogàmia i la baixa autoincompatibilitat que es detecta en molts d'aquests tàxons, pot ser una estratègia que permeti assegurar la reproducció i perpetuïtat de les poblacions a manca d'insectes, encara que això suposi un empobriment genètic. Aquest mecanisme alternatiu pot esdevenir especialment important en les espècies colonitzadores de nous hàbitats —com podrien ser les anuals a la Mediterrània— en què les condicions ecològiques, climàtiques i faunístiques poden ser molt variables, especialment, la manca de pol.linitzadors. Aquest augment de l'autogàmia pot anar lligat a la tendència a la simplificació floral d'aquestes espècies. Una altra possible hipòtesi és que aquestes espècies per si mateixes siguin autocompatibles i amb certa tendència a l'autogàmia o que aquest sigui un sistema habitual en aquestes espècies. Totes les especialitzacions o adaptacions de la corolla a la pol.linització per insectes, mecanismes de proteràndria i hercogàmia, etc. anirien dirigits a evitar-hi. Amb tot, cal tenir present que les plantes estan sotmeses a factors molt diversos (SOLBRIG, 1970) i que és difícil simplificar els comportaments reproductius.

### GEITONOGÀMIA

Generalment, en les *Delphineae* assajades, les taxes de geitonogàmia són lleugerament més baixes que les d'allogàmia intrapoblacional o xenogàmia, però sovint aquestes diferències no són significatives (cf. taula 5.26.). En canvi, en la majoria de casos, la diferència entre la geitonogàmia i l'autogàmia activa és més marcada (i encara més, si es compara amb l'autogàmia passiva o espontània, on a part també intervenen els mecanismes de dicogàmia i hercogàmia). A la vista d'aquests resultats, sembla que la planta disposa de mecanismes que li permeten reconèixer el pol.len provinent de la mateixa flor de pol.lens d'altres flors de la mateixa planta. Probablement, les proteïnes de la seva coberta són diferents (MÁRQUEZ, com. pers.). Tot i això, alguns autors (RICHARDS, 1986) consideren la geitonogàmia més propera a l'autogàmia i, de fet, genèticament els grans de pol.len portaran informació molt semblant (recombinada del mateix pare). També podrien intervenir qüestions de maduresa del pol.len. En l'autogàmia, els mecanismes de proteràndria produeixen una maduració asincrònica dels òrgans sexuals, que pot provocar que el pol.len estigui passat quan l'estigma esdevé receptiu. En el cas de la geitonogàmia es pot seleccionar el punt òptim de maduresa.

El fet que les diferències entre geitonogàmia i allogàmia siguin molt petites, ens obre un interrogant sobre la funció d'aquesta allogàmia. Una possible hipòtesi seria que fossin plantes genèticament tan properes que no hi hagués efecte d'individu diferent o com a conseqüència de la panmixi (encreuaments a l'atzar) poblacional no es diferenciessin genèticament.

Aquest tipus de sistema reproductiu és afavorit pel model de vot dels pol.linitzadors (cf. apartat 4.4.3.) en espècies en què ha incrementat el grau de ramificació, com és el cas del subgènere *Delphinium* o de *Consolida*. Les taxes de geitonogàmia en aquestes espècies són molt altes, cosa que vol dir un ajustament molt bo a la realitat.

## ANÀLISI PER GRUPS TAXONÒMICS

Els diversos grups taxonòmics mostren, en aquesta tribu, patrons de comportament reproductiu o tendències semblants dins del grup i diferents dels altres grups, que probablement han contribuït a la diferenciació del grup dins la tribu i tenen una especial rellevància en la sistemàtica de les *Delphineae*, com a mínim a la Mediterrània occidental. Aquests models reproductius donen suport a la idea que l'evolució dins d'aquesta tribu ha tingut lloc per grups, que probablement es corresponen a onades migratòries que tingueren lloc en diferents períodes.

**Sèrie Fissa**

*D. bolosii* és clarament al·logam, tot i que presenta certa autogàmia espontània de l'ordre d'un 20 %. Hem observat experimentalment que l'hercogàmia no és perfecta i que es produeixen ocasionalment contactes entre els estams, encara carregats de pol·len, i l'estigma. L'elevat nombre d'estams pot afavorir aquests contactes. El fet que l'autogàmia activa o forçada també sigui significativament elevada, més del doble, que la passiva o espontània indica nivells d'autoincompatibilitat baixos en aquesta espècie. *D. fissum* presenta un comportament reproductor similar.

Cal ressenyar que la població d'Ulldemolins (BOL2), s'encreua lleugerament millor interpoblacionalment que intrapoblacionalment, encara que les diferències no són significatives. Aquest fet podria estar relacionat amb certa depressió genètica, produïda per la mida de la població (al voltant d'un centenar d'individus). No obstant això, els encreuaments interpoblacionals no tenen lloc a la natura, ja que les dues poblacions estan aïllades geogràficament (separades uns 100 km).

**Sèrie *Pentagyna***

En els tres taxons del mostratge, l'autogàmia passiva o espontània ha estat molt baixa, però no nul·la (1-8 %). El fet que autogàmia activa o forçada sigui significativament molt més elevada indica que els mecanismes de proteràndria i hercogàmia són més accentuats i més efectius que en altres espècies. Rara vegada es posen en contacte l'estigma i les anteres. Hem observat de manera empírica que pràcticament no es produeixen contactes. L'autogàmia activa és marcadament més baixa que l'al·logàmia en els tres taxons, però molt més acusada en *D. sylvaticum*. Aquest fet es tradueix en un grau important d'autoincompatibilitat, especialment pel pol·len de la mateixa flor, ja que el pol·len de la mateixa planta —geitonogàmia— dona resultats sensiblement més alts. Tot i això, les poques granes formades per autogàmia han germinat generalment millor que les produïdes per geitonogàmia (cf. taula 5.30.). Amb tot, el millor mecanisme és clarament l'al·logàmia que també es fa palès amb les taxes de germinació.

Aquest és el grup estudiat amb menys anomalies cromosòmiques (tots els seus membres són cuploides). És un grup mediterrani, ben adaptat i mostra un comportament semblant als dels *Delphinium* perennes americans (MACIÓR, 1975, 1978a; WASER & PRICE, 1991a, 1991b).

### Subgènere *Staphisagria*

Aquest subgènere presenta les taxes d'autogàmia espontània més elevades de totes les espècies estudiades en aquesta memòria i les reportades per les referències bibliogràfiques anteriorment citades de tot el gènere *Delphinium*. Els valors oscil·len entre un 40-58 % en *D. staphisagria* i prop d'un 70 % en *D. pictum* (cf. taules 5.14 a 5.17.). Aquest increment de l'autogàmia és degut al fet que són autocompatibles, però essencialment perquè els mecanismes d'hercogàmia i dicogàmia són del tot incomplets: el moviment d'estams és massa lent i, quan emergeix el pistil i l'estigma esdevé receptiu, encara queden estams dehiscent erectes, que posen en contacte les seves anteres amb la superfície estigmàtica, com es pot veure en la figura 5.9. A més, l'elevat nombre d'estams —especialment en *D. staphisagria* (cf. taula 5.1.)—, pot afavorir aquests contactes estam-estigma, per probabilitat que alguns encara no s'hagin vinclat. Tot i això, pensem que el seu ritme de moviment influeix més que no pas el nombre, ja que en altres tàxons com la sèrie *Pentagyna* o els acònits, els mecanismes d'hercogàmia són molt efectius i el nombre d'estams és igualment alt. L'autogàmia activa també és molt elevada, especialment en *D. pictum* que assoleix valors propers al 90%, cosa que denota que aquest subgènere és molt autocompatible.

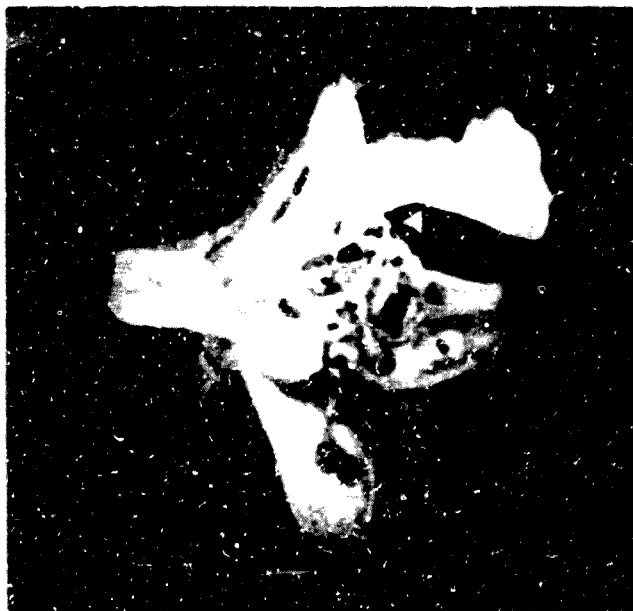


Figura 5.9. Contactes estam-estigma en una flor de *D. pictum*.

Tot i l'augment de les taxes d'autogàmia, el subgènere pot ser considerat al·logam facultatiu (les mitjanes de les taxes d'al·logàmia són un xic més altes) però està a la frontera



de l'autogàmia, ja que les diferències entre les taxes d'ambdós sistemes reproductius són molt petites i estadísticament no significatives.

Aquest increment de l'autogàmia possiblement està relacionada amb una pèrdua de zigomorfia de la flor, notablement marcada en *D. staphisagria*, amb una important reducció de la mida de l'esperó, una major similitud entre els sèpals laterals, els inferiors i el lòbul superior de l'esperó i una flor més oberta i simètrica (cf. figura 2.1.h.). Aquesta tendència morfològica pot comportar hipotèticament certa pèrdua d'atractivitat de la flor pels insectes, sobretot lateralment. Essencialment, però, té lloc una pèrdua d'especificitat, atès que el nèctar estarà més accessible, probablement perquè ja no depèn tant dels vectors per a la seva reproducció o a l'inrevés. Aquest fet lligaria amb la baixa activitat d'insectes detectada a les poblacions estudiades, sobretot en *D. staphisagria* (cf. capítol 4). La hipòtesi més plausible és que aquestes plantes han desenvolupat l'autogàmia com una estratègia o adaptació a uns ambients inestables, canvians, sovint xèrics, nitròfils o subnitròfils, on sovint la fauna, sobretot de *Bombus* específics és escassa o té poques probabilitats de trobar-la-hi. Aquesta menor dependència dels insectes pot ser la causa o l'efecte dels canvis de la morfologia floral, com l'escurçament de l'esperó que comporta una menor especificitat de les visites i, per tant, una menor eficàcia del mecanisme general.

En les dues poblacions assajades de *D. staphisagria*, la producció de granes per autogàmia i al·logàmia estan molt equiparades (les diferències no són significatives segons el test de Kruskal-Wallis, cf. taula 5.26.), però les taxes de producció de llavors dels encreuaments interpoblacionals són significativament més altes. Una possible explicació d'aquest fenomen és que les granes que han generat els individus encreuats provinguin de pocs individus, entre els quals es produeix certa depressió genètica motivada per la semblança dels genotips, que empitjora els encreuaments intrapoblacionals. Les primeres dades isoenzimàtiques (que no han estat incloses en aquest treball) semblen revelar una gran fixació, però caldrà dur a terme una major recerca.

En *D. staphisagria* es produeix una diferència notable entre la producció de granes desenvolupades al camp i a l'hivernacle. No hem trobat, però, diferències significatives en el nombre total de primordis seminals. Pot haver tingut lloc una selecció de l'estadi femení, és a dir, la fertilització no ha estat a l'atzar (STEPHENSON & BERTIN, 1983; WASER & PRICE, 1991a; WASER *et al.*, 1987). Les granes d'aquesta espècie són extremadament grosses, les més grans del gènere (que podria estar relacionat amb el seu caràcter dispoloide, cf. capítol 6) i tarden força temps en créixer i madurar. En aquestes circumstàncies, la planta concentra els recursos a desenvolupar-ne poques (un o dues per fol·licle) i a assegurar-les, abans que desenvolupar-ne moltes que al final no siguin viables per manca de recursos. A més, a causa de la baixa producció global de primordis, cada primordi no desenvolupat accentua ràpidament les diferències en els percentatges de granes desenvolupades. A partir d'aquests resultats observem que l'efecte "camp" és molt marcat en aquesta espècie tant pel comportament dels pol·linitzadors, que poden transportar pol·len entre individus força distants (encara que hem detectat una activitat força baixa), com per altres factors extrínsecs a la planta. El grau de nitrofilia sembla especialment important en aquesta espècie, fet que pot ser limitador en



condicions estàndard d'hivernacle. Probablement requereixen una aportació de nitrogen considerable per a la formació de les granes. *D. pictum* sembla requerir un grau de nitrofilia menor, i probablement per aquest motiu no hem detectat tanta diferència entre la producció de camp i a l'hivernacle.

*D. pictum* és molt més autògam que *D. staphisagria*, fins i tot és l'única espècie en què la producció de granes al camp és igual o inferior a la del control d'hivernacle, cosa que indica una menor dependència dels pol.linitzadors. Que els resultats de les experiències de pol.linització interpoblacional resultin més baixes que les d'intrapoblacional en la població PIC2, i les autogàmies tan elevades, sembla indicar certa depressió genètica, que podria ser conseqüència del caràcter paleoendèmic de *D. pictum* (ABOUAYA, 1983; VERLAQUE *et al.*, 1991; BLANCHÉ, 1991; LOISEL *et al.*, 1995), reclòs a les illes Balears, Sardenya, Còrsega i Ièras, que sovint s'organitza en colònies inestables i fugaces (GUYOT & MURACCIOLE, 1995). Les primeres dades d'electroforesi d'isoenzims d'aquesta espècie indiquen una gran fixació genètica, encara que no han estat incloses en aquest treball. En *D. staphisagria* aquest tipus d'estratègia reproductiva sembla que ha resultat més exitosa, ja que presenta una àrea de distribució molt més àmplia per tota la regió Mediterrània —des de les illes Canàries fins a Turquia (BLANCHÉ, 1991; PAWLOWSKY, 1993)—, encara que poden haver influït d'altres factors, com ara la mateixa acció de l'home. Tot i això, les poblacions també són força inestables, amb una tendència a créixer en indrets bastant alterats per l'home. A Mallorca, per exemple, estan a punt de donar-la per desapareguda (J. ORELL JAQUOTOT, com. pers.). A la França, s'ha reconegut com a amenaçada (OLIVIER *et al.*, 1995) i a l'illa de Còrsega es troba gestionada una única població sota una olivera nitrificada perquè és un indret on s'estaquen els cavalls (OLIVIER, com. pers.).

Totes les dades de què disposem semblen indicar que *D. staphisagria* és el final de la cadena evolutiva del subgènere: té l'esperó més curt, les granes són més grans i en nombre més reduït i és un dispoloide (*cf.* capítol 6). No obstant això, la seva àmplia distribució respecte a la de *D. pictum* obre un interrogant sobre el seu possible origen. Una hipòtesi és que derivi directament de *D. pictum* que, a causa de possibles problemes reproductius o d'altres causes de tipus ecològic, climàtic, etc., ha tingut menys èxit i ha adquirit un caràcter més endèmic, mentre que *D. staphisagria* s'ha estès molt més. Aquest fet indicaria que l'estratègia de concentrar els recursos en poques granes ha funcionat prou bé. Amb tot, cal tenir present que els usos medicinals atribuïts des de molt antic a les granes de *D. staphisagria* (FONT QUER, 1979; BOULOS, 1983), podrien haver influït a incrementar la seva extensió per introducció antròpica.

### Subgènere *Delphinium*

En aquest grup hem estudiat amb detall tots els sistemes reproductius en *D. verdunense* com a espècie model peninsular i *D. cossonianum* com a exemple d'espècie nord-africana i les taxes d'autogàmia en la resta de tàxons. Les taxes d'autogàmia passiva són més baixes que en l'anterior subgènere, però arriben a produir granes en absència de pol.linitzadors (de l'ordre

d'un 25-35 %) i podria esdevenir una alternativa disponible a manca de pol.linitzadors. En *D. verdunense*, l'autogàmia activa no difereix significativament de la passiva, cosa que indica certa autoincompatibilitat a nivell floral, mentre que la geitonogàmia dona millors resultats. L'increment notable de la ramificació d'aquesta espècie (cf. apartat 2.2.) pot afavorir l'activitat dels pol.linitzadors que potencien aquest sistema reproductiu. Amò tot, el sistema predominant és la pol.linització encreuada (la intra i la interoblacional són molt similars).

*D. cossonianum* presenta un patró reproductiu una mica diferent. Mentre que l'autogàmia passiva és d'ordre similar a les altres anuals del seu grup, l'autogàmia activa ha resultat ser semblant a la geitonogàmia i la xenogàmia (les diferències no són significatives). Això indica que estem davant d'una espècie totalment autocompatible, però en què els mecanismes florals que potencien l'allogàmia són força efectius, ja que l'autogàmia passiva és notablement més baixa. Aquest tàxon, d'altra banda, mostra altres característiques que també sobresurten de la línia general del subgènere. D'una banda, té quatre cinc carpels en lloc dels tres habituals i, d'altra, la inflorescència és un raïm menys ramificat (recorda el model de raïm únic de les perennes, cf. apartat 2.2.). Aquest model d'inflorescència permetrà potenciar les visites sistemàtiques ascendents dels vectors (cf. apartat 4.4.3.) i afavorirà la pol.linització encreuada.

### **Consolida**

Les tres espècies estudiades (*C. mauritanica*, *C. pubescens* i *C. ajacis*) manifesten un patró de comportament reproductiu molt semblant. Són clarament al·logames, tot i que la geitonogàmia és força elevada. Com el grup anterior, el tipus d'inflorescència molt més ramificada (cf. apartat 2.2.) pot afavorir que els vectors potenciïn aquest darrer sistema reproductiu, no tant en *C. ajacis*, que té una estructura menys paniculiforme. L'autogàmia passiva és força baixa, mentre que l'activa s'incrementa notòriament, cosa que es tradueix en el fet que els mecanismes de prevenció de l'autogàmia són força efectius. *C. regalis* s'ha descrit com a autoincompatible (SVENSSON & WRIGEN, 1986) o autocompatible però en què l'autogàmia passiva no produï granes (HONG DE-YUAN, 1986).

### **PROVES D'EMBOSSAMENT AL CAMP**

#### **Gènere *Aconitum* i *D. montanum***

Dels quatre tàxons d'alta muntanya assajats —tres espècies d'acònit i *D. montanum*— l'únic que ha produït granes desenvolupades sense la intervenció dels pol.linitzadors ha estat *A. lycoctonum*, però en un percentatge molt inferior que la pol.linització lliure, cosa que ens porta a pensar que es tracta d'una espècie fonamentalment al·logama; *A. napellus*, *A. anthora* i *D. montanum* serien al·logames estrictes. En aquest sentit, JANKUN (1974) per a *D. elatum*, espècie molt aïll a *D. montanum*, també la va descriure com a estrictament al·logama. Aquest fet indica una gran dependència dels insectes per la seva pol.linització efectiva.

Dels tres acònits, *A. lycotomum* és l'espècie més visitada per robadors de nèctar (cf. capítol 4) probablement a causa d'una limitació de l'accés als nectaris, provocat per un casc més allargat i una entrada molt més estreta que les altres dues espècies. Per tant, en aquest tàxon, la pol.linització és més difícil i el desenvolupament de l'autogàmia li permet assegurar un mínim de producció de granes i, conseqüentment, la perpetuació de l'espècie. En aquest cas, el nombre d'estams no influeix en les taxes d'autogàmia ja que el més autògam és el que posseeix marcadament menys estams. A la bibliografia es reporta el cas de producció de fruits madurs en proves d'embossament al camp en *A. senanense* Nakai (YUMOTO, 1986), però no diu res sobre la proporció de granes desenvolupades. En *A. yesonense* Nakai (YASAKA *et al.*, 1994), l'embossament produeix un 5,3 % de fructificació per autogàmia espontània, mentre que l'al.logàmia dona un 52,4 % i la pol.linització lliure més d'un 70 %.

#### VALIDESA DE LA RELACIÓ P/O COM A INDICADORA DEL SISTEMA REPRODUCTIU

A partir dels resultats de la relació P/O per als tàxons estudiats (cf. apartat 5.1.) i dels percentatges de granes obtinguts en els encreuaments assajats, hem confeccionat els dos gràfics de la figura 5.10., un per a l'autogàmia passiva i l'altre per a l'al.logàmia (intrapoblacional). En el primer, hem ordenat els tàxons de manera decreixent segons el percentatge de granes obtinguts per autogàmia i en el segon, que correspon a l'al.logàmia, per ordre creixent de la producció de granes. Així, en ambdós casos, els valors corresponents de la relació P/O teòricament haurien d'augmentar de manera progressiva si s'acomplissin els postulats de CRUDEN (1977).

Segons els valors de la relació P/O d'aquests tàxons (cf. figura 5.1.), tots esdevindrien al.lògams facultatius, excepte la població ANT2 i especialment *D. staphisagria*, que serien al.lògams obligats sobre la base de la classificació proposada per CRUDEN (*loc. cit.*). A la vista d'aquests gràfics, aquesta interpretació és certa, ja que els valors d'al.logàmia són clarament majors que els d'autogàmia. Ara bé, la correlació entre aquests tres paràmetres (autogàmia, al.logàmia i relació P/O) ja no és tan clara.

La correlació negativa descrita per CRUDEN (*loc. cit.*) entre la relació P/O i l'autogàmia, no existeix matemàticament en els tàxons estudiats, si els considerem en el seu conjunt ( $y=2973,8+48,5x$ ;  $r = 0,285$ ;  $p = 0,237$ ;  $n = 19$ ). Dins d'alguns grups més reduïts, filogenèticament més propers, si que s'acompleix, com té lloc en la sèrie *Pentagyna* o en el subgènere *Staphisagria*, però no en tots els grups.

D'altra banda, les taxes d'autogàmia i d'al.logàmia no són valors complementaris, és a dir, no sumen el cent per cent de la producció de granes. Això és degut al fet que en l'al.logàmia, la pol.linització és forçada i l'únic tipus de factor que influirà en la producció de granes serà la capacitat del mateix pol.len per fecundar l'òvul, incloent-hi tots els mecanismes d'incompatibilitat, capacitat de germinació del pol.len i desenvolupament del tub pol.línic. Per tant, aquestes taxes d'al.logàmia només reflecteixen el grau de compatibilitat amb pòl.lens d'altres plantes de la mateixa població. En canvi, en l'autogàmia, a part dels

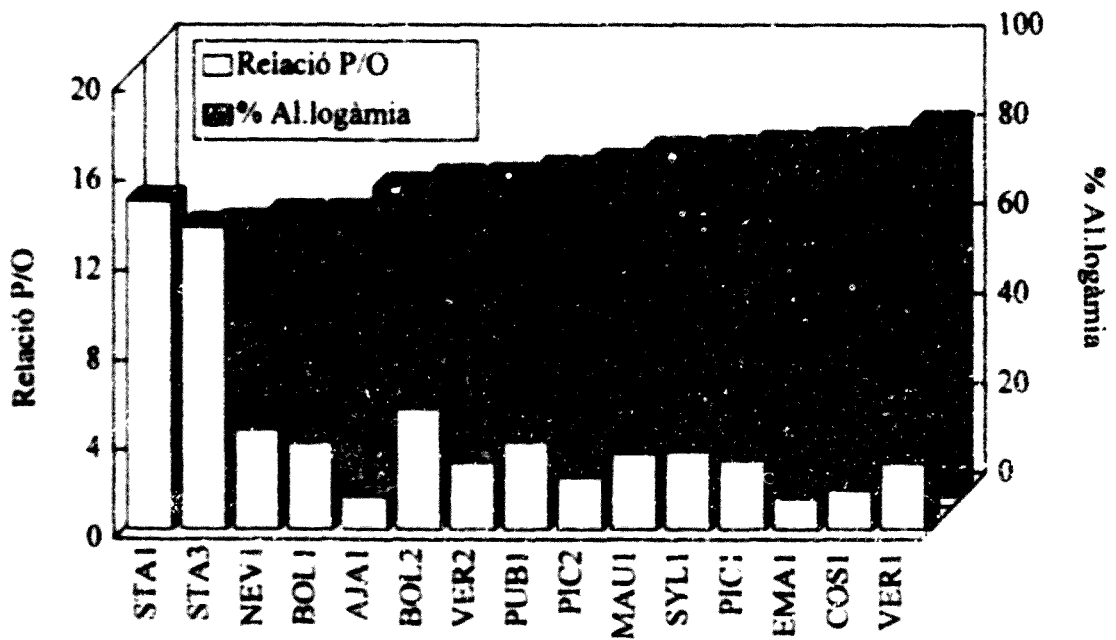
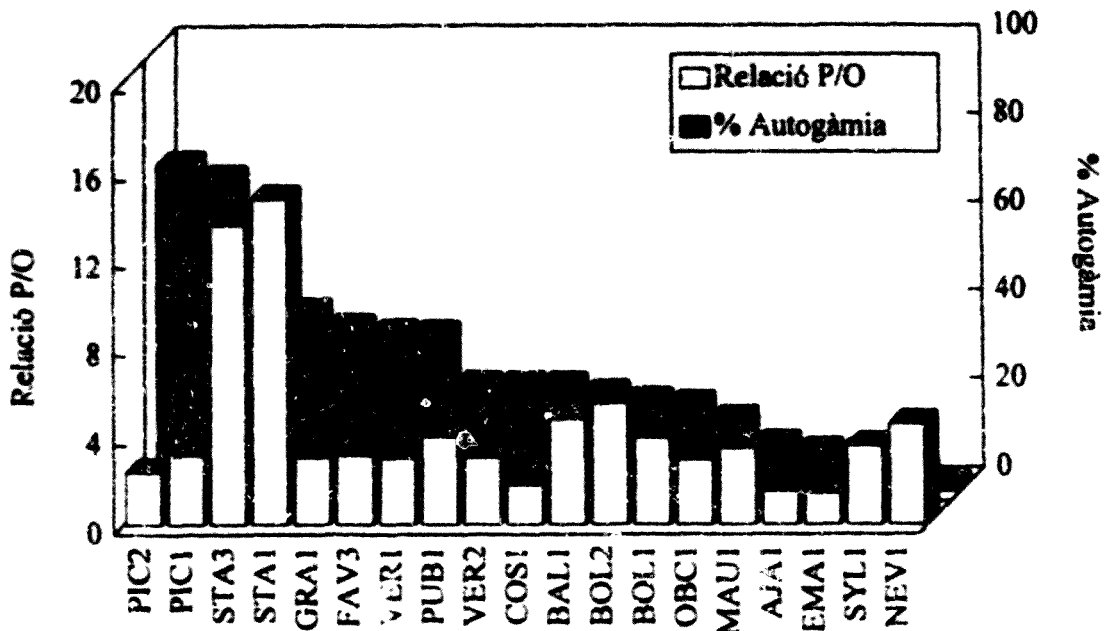


Figura 5.10. Relació entre el sistema reproductiu i la relació P/O dels tàxons assajats.

aspectes del mateix pol·len (en aquest cas poden haver-hi més barreres, a causa dels fenòmens d'autoincompatibilitat), també influiran els mecanismes de què disposa la flor per evitar o potenciar l'autogàmia, evitant o afavorint el contacte de les antereres amb l'estigma.

Les taxes d'autogàmia passiva que hem obtingut pels diversos tàxons estudiats són més variables que les d'al·logàmia, cosa que fa pensar que els mecanismes anteriorment citats poden ser parcials o poc efectius en alguns tàxons. La proteràndria és marcada en totes les estirps que hem estudiat, mentre que l'hercogàmia és parcial en algunes d'aquestes. Aquest mecanisme és força acusat en el subgènere *Staphisagria*, que enregistra les taxes d'autogàmia més elevades i, això no obstant, l'espècie *D. staphisagria* és la que ostenta el valor de P/O més alt i amb molta diferència respecte als altres tàxons, que no compleixen gens les prediccions de la relació P/O.

D'altra banda, a partir dels embossaments realitzats al camp, *A. lycocotum* ha resultat ser més autògam que els altres dos acònits. Aquest fet tampoc es veu reflectit en la relació P/O, que manifesta per aquesta espècie, valors relativament més alts.

L'al·logàmia és molt alta per a totes les espècies assajades i compleix a grans trets el que proposava CRUDEN (1977), però la correlació amb la relació P/O és just a l'inrevés, significativa, però negativa ( $y = 79,945 - 0,002x$ ;  $r = -0,806$ ;  $p = 0,002$ ;  $n = 15$ ), probablement perquè *D. staphisagria* hi té un pes important i esbiaixa notablement els resultats.

De tots els trets mesurables de la flor, potser la relació P/O és la que reflecteix o proporciona una major intuïció del sistema reproductiu. No obstant això, hi ha d'altres factors que també influeixen i que cal tenir ben presents com ara la compatibilitat pol·len-pistil, la sincronia de l'antesi i la receptivitat de l'estigma, el grau de proximitat entre les antereres i l'estigma (hercogàmia) i de separació temporal d'ambdós (dicogàmia) i que en gran mesura és producte de la repartició de les funcions sexuals (CHARNOV, 1979, 1982; CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1981; QUELLER, 1984). Per aquest motiu, el treball de CRUDEN (1977) fou severament criticat, ja que suggeria que la producció de pol·len era l'únic factor que assegurava la fecundació de l'òvul. La relació P/O també pot variar amb la posició de la flor a la inflorescència (PRESTON, 1986), durant la floració o per factors mediambientals (DAFNI, 1992). En aquest sentit, NIESENBAUM (1992) va trobar diferències significatives entre plantes situades al sol i a l'ombra. D'altra banda, la relació P/O no és estrictament equivalent a la repartició de recursos. Cal també considerar la quantitat d'energia que inverteix la planta per a la formació del gra de pol·len i dels primordis seminals (GALLARDO *et al.*, 1994).

En definitiva, aquesta relació dóna una idea intuïtiva del sistema reproductiu, però sempre a grans trets, i aquests valors teòrics no sempre s'ajusten amb els reals, com també van observar GALLARDO *et al.* (*loc. cit.*) en el gènere *Astragalus* L. Per a la seva correcta interpretació, cal tenir molt present tots els factors que hi poden influir (QUELLER, 1984; PRESTON, 1986), i assegurar-se amb els encreuaments en condicions controlades, que sempre són més fiables.