

Recursos florals, insectes pol·linitzadors i èxit reproductiu femení en l'espècie ginodioica *Thymus vulgaris*

Anna Escolà-Llorens,^{1,3} Helena Barril-Graells,²
Ana Martín,² Clara Primante,² Anselm Rodrigo^{1,2}
i Jordi Bosch²

¹Departament de Biologia Animal, de Biologia
Vegetal i d'Ecologia de la UAB, BABVE

²Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions
Forestals, CREAF

³Departament de Farmacologia, de Terapèutica i
de Toxicologia de la UAB

Resum

L'espècie ginodioica *Thymus vulgaris* (Lamiaceae) presenta un dimorfisme sexual en el qual les flors d'individus femella són més petites i produeixen menys recompensa per als pol·linitzadors que els hermafrodites. Nosaltres comparem l'atractivitat de cara als pol·linitzadors i l'èxit reproductiu femení entre els dos morfs. Sorprenentment, tot i que l'individu femella inverteix menys en reclam floral, obté un espectre de pol·linitzadors i taxes de visites semblants a l'hermafrodita. Gran part dels pol·linitzadors són poc fidels als morfs, fet que permet a les flors femella igualar l'èxit reproductiu femení de les flors hermafrodites. Aquests resultats es discuteixen en el context de les dues hipòtesis que expliquen el manteniment de femelles en les poblacions ginodioiques: la hipòtesi de la depressió per endogàmia i la de la compensació.

Paraules clau

Thymus vulgaris, ginodioècia, reclam floral, taxes de visita, fidelitat, èxit reproductiu femení

Resumen

Recursos florales, insectos polinizadores y éxito reproductivo femenino en la especie ginodioica *Thymus vulgaris*

La especie ginodioica *Thymus vulgaris* (Lamiaceae) presenta un dimorfismo sexual en el que las flores de los individuos hembra son más pequeñas y producen menos recompensa para los polinizadores que los hermafroditas. Nosotros comparamos la atractividad hacia los polinizadores y el éxito reproductivo femenino entre los dos morfos. Sorprendentemente, aunque los individuos hembra invierten menos en reclamo floral, obtienen un espectro de polinizadores y tasas de visitas parecidas al hermafrodita. La mayoría de los polinizadores son poco fieles a los morfos, hecho que permite a las flores hembra igualar el éxito reproductivo femenino de las flores hermafroditas. Estos resultados se discuten en el contexto de las dos hipótesis que explican el mantenimiento de hembras en las poblaciones ginodioicas: la hipótesis de la depresión por endogamia y la de la compensación.

Palabras clave

Thymus vulgaris, ginodioecia, reclamo floral, tasas de visitas, fidelidad, éxito reproductivo femenino

Abstract

Floral Resources, Pollinating Insects and Female Reproductive Success in the Gynodioecious Species *Thymus vulgaris*

The gynodioecious species *Thymus vulgaris* (Lamiaceae) presents a sexual dimorphism in which the flowers of female plants are smaller and produce a smaller reward for pollinators than hermaphrodites. We compared the attractiveness to pollinators and the female reproductive success of both morphs. Surprisingly, while female plants invest less in floral attraction, they obtain a spectrum of pollinators and rates of visits similar to hermaphrodites. Most pollinators are not very faithful to the morphs, a fact that allows female flowers to match the female reproductive success of hermaphrodite flowers. These results are discussed in the context of two hypotheses that explain the maintenance of females in gynodioecious populations: the hypothesis of depression by endogamy, and the hypothesis of compensation.

Keywords

Thymus vulgaris, gynodioecy, floral attraction, rates of visits, faithfulness, female reproductive success

Introducció

La ginodioècia és un sistema sexual en el qual una espècie presenta individus hermafrodites i femelles que coexisteixen en una mateixa població. Aquest sistema és present en 71 famílies i més de 500 espècies de plantes i representa un 0,6% de les angiospermes (Dem'yanova, 1985). És freqüent sobretot en les labiades (o lamíacies), i concretament dins el gènere *Thymus* (Morales, 1986). La diferència bàsica entre hermafrodites i femelles és que aquestes últimes han perdut la capacitat de desenvolupar la funció masculina.

Darwin (1877) ja va reconèixer la importància evolutiva de la ginodioècia quan va postular que les femelles tenen desavantatge respecte dels hermafrodites, ja que, com que no produeixen pol·len, només poden contribuir genèticament en la generació següent via òvuls. A més, el dimorfisme sexual fa que les femelles siguin menys atractives per als pol·linitzadors (Bell, 1985) –només ofereixen nèctar, mentre que els hermafrodites també ofereixen pol·len– i, a més, solen tenir la flor més petita que els hermafrodites (Eckhart, 1999). En diverses espècies ginodioiques, els hermafrodites tenien la taxa de visita de pol·linitzadors més alta que les femelles (Bell, 1985; Eckhart, 1999). A causa d'aquest desavantatge, es considera que ha d'existir algun mecanisme que faci que la selecció natural no elimini les femelles de les poblacions (Cuevas i Abarca, 2006). En aquest sentit, s'han proposat dues hipòtesis: d'una banda, la depressió per endogàmia, que proposa que les femelles tenen avantatge reproductiu en cas de depressió per endogàmia, ja que mentre els hermafrodites poden autofecundar-se o bé rebre pol·len d'altres hermafrodites, les femelles necessiten, per força, el pol·len provinent d'un hermafrodita, cosa que fa indispensable la fecundació creuada (Charlesworth i Charlesworth, 1987; Cuevas i Abarca, 2006); de l'altra, la hipòtesi de la compensació, que postula que les femelles inverteixen l'energia que no dediquen a produir pol·len en la funció femenina a produir més llavors i de més qualitat que els hermafrodites (Darwin, 1877; Richards, 1986). Altres compensacions possibles serien que els individus femella tinguessin una vida més llarga (Van Damme i Van Delden, 1984), que el pol·len s'hi adherís més i que l'estigma fos receptiu (Shykoff *et al.*, 2003), o bé que tinguessin una vida floral més llarga (Pettersson, 1992). D'aquesta manera,

les femelles igualarien o superarien la *fitness* dels hermafrodites i podrien mantenir-se dins la població.

L'èxit reproductiu de cada morf depèn enormement de la pol·linització, ja que aquesta és la responsable del transport de pol·len entre individus. La freqüència de visites que rep cada morf indica la quantitat de pol·len que arriba a l'estigma (quantitat important per a la funció femenina) i la quantitat de pol·len que una planta exporta (quantitat important per a la funció masculina). La freqüència de visites i la fidelitat que els pol·linitzadors presentin per a cada morf es poden veure condicionades per la proporció d'individus que hi ha de cada morf, per la seva distribució a l'espai o per la capacitat que tinguin les flors per atreure els pol·linitzadors. Aquest reclam varia en funció de la mida de la flor i dels recursos que ofereix, entre altres factors. El tipus de recurs que la planta ofereix pot determinar la composició d'espècies pol·linitzadores que rebrà, ja que hi ha espècies que només recol·lecten nèctar, unes altres que només recol·lecten pol·len i unes altres que recol·lecten tots dos recursos (Proctor *et al.*, 1996).

En aquest treball, estudiem els patrons de visites d'insectes pol·linitzadors de l'espècie ginodioica *Thymus vulgaris*. *T. vulgaris* és un bon model per a aquest estudi, ja que té un gran nombre i diversitat de pol·linitzadors. Els objectius principals de l'estudi són comparar l'atractivitat de cara als pol·linitzadors entre els dos morfs i comparar l'èxit reproductiu femení entre aquests. Per això, ens hem plantejat les preguntes següents: 1) Hi ha diferències en la distribució espacial i temporal, l'oferta de recursos florals, la morfologia i la vida floral entre tots dos morfs? 2) Presenten els dos morfs el mateix espectre de pol·linitzadors? 3) Reben taxes de visita similars? 4) Fins a quin punt els pol·linitzadors són fidels a un determinat morf o alternen les seves visites entre morfs? 5) Hi ha diferències entre tots dos morfs en l'èxit reproductiu femení?

Thymus vulgaris L. és una planta llenyosa perenne de vida curta. És present en matollars des de l'est de la península Ibèrica fins al nord d'Itàlia. Les flors hermafrodites es poden autofecundar, tot i que són proteràndriques (les anteres maduren abans que surti el pistil i que l'estigma sigui receptiu). En canvi, les femelles no tenen anteres funcionals. Les flors femelles són més petites que les hermafrodites. La proporció de femelles en les poblacions estudiades al sud

de França oscil·la entre un 5% i un 98%, amb la mitjana situada en el 60% d'individus femelles (Dommée *et al.*, 1978).

Materials i mètodes

Àrea d'estudi i període

L'estudi es va dur a terme en un matollar mediterrani dins el Parc del Garraf dominat per *Quercus coccifera*, *Pistacia lentiscus*, *Rosmarinus officinalis* i *T. vulgaris*, a 340 msnm i a 1.700 m de la línia de costa entre els mesos de març i juny, i es va cobrir tot el període de floració de *T. vulgaris* durant els anys 2008 i 2009.

Densitat i distribució espacial i temporal dels individus dels dos morfs

Per estimar la densitat d'individus de cada morf (individus/m²), vam establir catorze àrees (50 m² i 245 m²), on es van comptar els individus hermafrodites i femelles en el moment de màxima floració del *T. vulgaris* l'any 2009. Vam calcular la densitat de flors de cada morf multiplicant el nombre de flors en el pic de floració per individu per la densitat d'individus obtinguda en les catorze àrees.

Per conèixer la distància entre individus del mateix morf o de morfs diferents –més proximitat pot implicar un grau més alt de fidelitat dels pol·linitzadors–, vam escollir 65 individus her-

mafrodites i vam mesurar la distància dels seus veïns hermafrodita i femella més propers. La diferència entre la densitat d'individus i les distàncies entre els veïns hermafrodites i femelles es van testar amb una T d'Student, i es va aparellar les distàncies en funció de l'individu hermafrodita a partir del qual es prenen.

Per tal de conèixer la distribució temporal dels dos morfs, durant els anys 2008 i 2009 cada setmana vam quantificar el nombre de flors que tenien els individus de cada morf en sis transsectes de 50 m².

Reclam floral

Vam comptar la quantitat de flors obertes que presenta cada individu en el pic de floració, que va resultar en 25 individus hermafrodites i 30 femelles. Com que la mida floral també pot ser un reclam important, perquè les flors grans acostumen a produir més pol·len i nèctar que les petites (Gómez *et al.*, 2008), vam mesurar el pes fresc de la corol·la en mil·ligrams de dues flors per individu de deu individus hermafrodites i femelles. També vam mesurar tres longituds florals (l'amplada màxima de la corol·la, la longitud màxima de la corol·la i la profunditat de la corol·la) en mil·límetres d'una flor en quinze individus hermafrodites i femelles (figura 1).

La quantitat i la qualitat del nèctar i el pol·len poden afectar la quantitat de flors que un pol·linitzador visiti, i també el fet que després visiti el mateix morf o no el visiti. Durant el mes d'abril de 2008, vam triar setze individus hermafrodites



Figura 1. Mesures preses de la morfologia floral en els dos morfs. (1) Amplada màxima de la corol·la, (2) longitud màxima de la corol·la i (3) profunditat de la corol·la.

i onze femelles i els vam embossar flors que estiguessin a punt d'obrir-se. L'endemà vam mesurar el volum del nèctar acumulat en cada flor embossada utilitzant micropipetes Drummond de 0,25 µl. Per mesurar la concentració de sucre present en el nèctar, vam fer servir refractòmetres de camp (Eclipse, Bellingham & Stanley), seguint la fórmula proposada per Dafni (1992). En tots els casos, vam analitzar les diferències entre morfcs per a totes les variables del reclam amb el test T d'Student.

Vida floral

El temps que el pistil és receptiu pot determinar la quantitat de pol·len efectiu que pot arribar a fecundar els òvuls d'una flor. Així doncs, vam fer un seguiment de la vida floral de deu individus de cada morf i, en el pic de floració de cada un, vam escollir dues branques, i de cada branca, dues flors. De les dues branques, en vam embossar una (E) per evitar que no fos pol·linitzada, mentre que l'altra no la vam embossar (NE). Vam considerar que el pistil era receptiu des que s'obria fins que presentava algun punt de necrosi a l'estigma (figura 2). Vam analitzar les diferències entre morfcs en els dies que el pistil era receptiu amb un ANOVA del factor morf considerant els tractaments E i NE com a mesures repetides.

Pol·linitzadors

Al llarg de tot el període de floració de l'any 2008 (setze setmanes), amb una freqüència de dos o tres dies per setmana, vam fer un total de 172 censos de quatre minuts a individus hermafrodites i 111, a individus femelles, en un total de divuit hores. A partir dels censos, obteníem l'espectre de pol·linitzadors de cada morf (freqüèn-

cia de contactes de cada espècie de pol·linitzador) i la taxa de contactes (nombre de contactes per individu i minut). També vam calcular la taxa de contactes tenint en compte les flors que produeixen els dos morfcs (nombre de contactes per 1.000 flors i minut). Vam analitzar la diferència entre morfcs en la taxa de contactes, tant per individu i minut com per 1.000 flors i minut, amb la prova de Mann-Whitney, ja que les dades no es distribuïen normalment.

En el pic de floració de *T. vulgaris* de l'any 2009, vam fer 208 seguiments (9 hores d'observació) dels recorreguts i el nombre de flors visitades en cada contacte dels sis principals pol·linitzadors de *T. vulgaris* d'aquell any: tres abelles (*Apis mellifera*, *Bombus terrestris*, *Lasioglossum* spp.), dos dípters (*Eupeodes corollae*, *Chrysotoxum* spp.) i una papallona (*Cynthia cardui*). Vam analitzar les sèries de visites d'entre quatre i quaranta individus visitats. Per analitzar la diferència entre morfcs i entre espècies en el nombre de flors visitades en cada contacte, vam fer la prova de Mann-Whitney. Per estimar la fidelitat de cada espècie de pol·linitzador en tots dos morfcs, vam calcular la freqüència de vols homomorfcs i heteromorfcs després de visitar un determinat morf (grau de fidelitat). Per a cada espècie de pol·linitzador per separat, vam analitzar el grau de fidelitat mitjançant una χ^2 .

Èxit reproductiu femení

Durant l'any 2009, vam quantificar l'èxit reproductiu femení (producció de fruits i llavors). Vam marcar cinc individus de cada morf i, de cada un, vam triar dues inflorescències amb ponceles. Vam aplicar a les flors obertes d'una de les inflorescències el tractament de la pol·linització lliure reforçada i vam pol·linitzar manualment les flors fregant un estam amb pol·len d'un hermafrodita donador sobre el pistil. En canvi, a l'altra

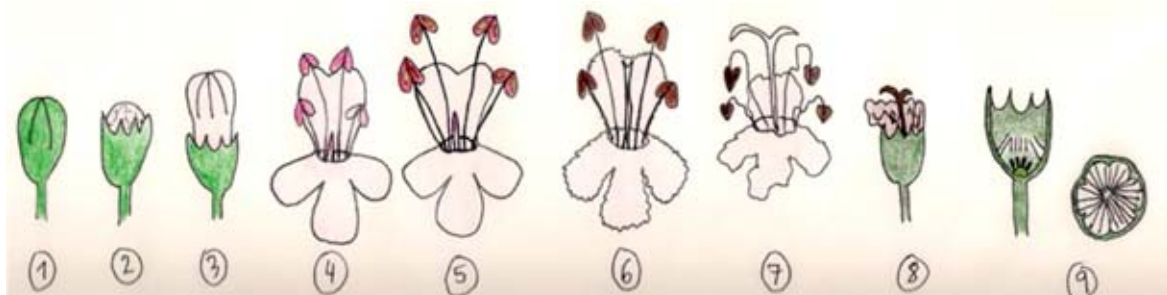


Figura 2. Esquema de la vida floral d'una flor de *T. vulgaris* hermafrodita.

inflorescència, no li vam aplicar cap tractament (pol·linització lliure).

Posteriorment, vam recollir els fruits, vam quantificar les llavors per fruit i vam diferenciar si estaven ben formades (desenvolupades) o no. A continuació, vam analitzar les diferències entre morfs en el percentatge de flors que van convertir-se en fruits (percentatge de fructificació) en cada individu, el nombre de llavors per fruit, el nombre de llavors desenvolupades per fruit i el pes fresc mitjà de les llavors desenvolupades de cada inflorescència amb un ANOVA, i vam considerar els tractaments de pol·linització (reforçada o lliure) com a mesures repetides.

Així, hem observat la mateixa densitat d'individus hermafrodites i femelles (taula 1); en canvi, hem trobat els veïns hermafrodites i femelles més propers a un individu hermafrodita a distàncies similars, mentre que l'individu més proper a un individu femella sol ser una altra femella (taula 2). A més, hem comprovat que les distàncies entre veïns més propers de diferent morf eren iguals quan les mesuràvem a partir d'individus hermafrodites i a partir d'individus femelles (T d'Student = -1.291, P = 0.199, g.l = 128). Així doncs, veiem que les femelles tendeixen a agrupar-se entre si més que no pas els hermafrodites.

Reclam floral

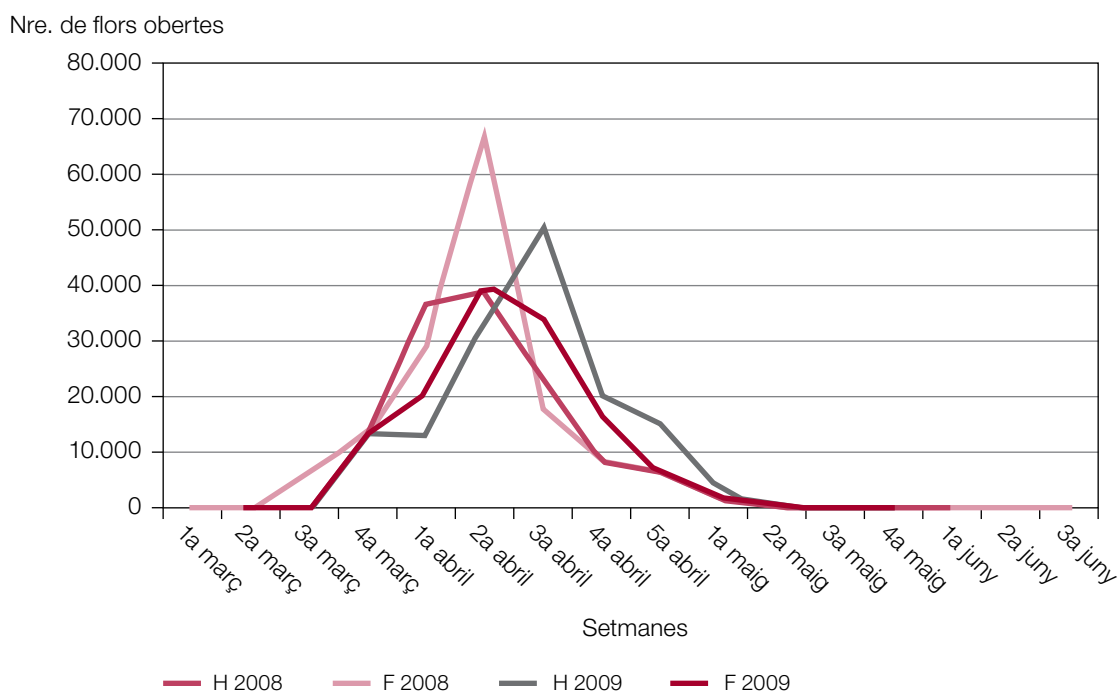
Els hermafrodites tenen un reclam visual més alt, ja que presenten gairebé el doble de flors per individu que les femelles (taula 1) i una densitat de flors superior (192,1 flors/m² i 142,9 flors/m² per hermafrodites i femelles, respectivament). A més, també tenen les flors més grans que les femelles. Tots dos tipus de flor ofereixen el mateix volum de nèctar per flor (taula 1), fet que implica una oferta més alta de recursos dels hermafrodites, ja que cada individu produeix més flors, a part que també ofereixen més pol·len.

Resultats

Densitat i distribució espacial i temporal dels individus dels dos morfs

Hem observat una gran coincidència entre els dos morfs en el temps de floració, tant en la durada com en el pic (figura 3), la qual cosa vol dir que la floració de les femelles s'ajusta molt bé a la disponibilitat de pol·len.

Figura 3. El nombre de flors obertes al llarg del període de floració d'individus hermafrodites (H) i d'individus femella (F) de *T. vulgaris* durant el anys 2008 i 2009



Taula 1. Comparació de caràcters florals entre individus hermafrodites i femelles de *T. vulgaris* a partir de dades preses els anys 2008 i 2009

Caràcter floral	Hermafrodites (Mitjana ± Desv.)	Femelles (Mitjana ± Desv.)	Test	Estadístic	P	g.l.
Densitat d'individus (Nre. individus/m²)	0,28 ± 0,18	0,38 ± 0,27	T d'Student	t = 0,852	0,402	26
Nombre de flors per individu (Nre. flors/ individu)	686 ± 1.236	376 ± 659	T d'Student	t = 2,062	0,044	53
Pes floral (mg)	2,2 ± 0,51	1,2 ± 0,27	T d'Student	t = 5,538	< 0,001	18
Amplada de la corol·la (mm)	5,2 ± 0,52	4,2 ± 0,75	T d'Student	t = 4,14	< 0,001	28
Longitud de la corol·la (mm)	6,6 ± 0,70	5,4 ± 0,80	T d'Student	t = 4,25	< 0,001	28
Profunditat de la corol·la (mm)	4,2 ± 0,53	4,0 ± 0,56	T d'Student	t = 2,912	0,007	28
Volum de nèctar en 100 flors (µl/100 flors)	4,7 ± 4,0	3,0 ± 2,0	T d'Student	t = 0,734	0,470	24
Quantitat de sucre al nèctar en 100 flors (mg/ 100 flors)	5,5 ± 3,6	4,4 ± 1,5	T d'Student	t = 0,761	0,455	23

Taula 2. Distàncies mitjanes (cm) entre veïns més propers d'individus hermafrodites i femelles de *T. vulgaris*, mostrejats el 2009. Des d'un hermafrodita a un altre hermafrodita (HH) i a una femella (HF). Des d'una femella a una altra femella (FF) i a un hermafrodita (FH)

	Mitjana ± desv.	t	P	g.l.
HH	63,4 ± 91,1	1,881	0,065	128
HF	52,1 ± 72,4			
FF	31,1 ± 35,2	-3,187	0,002	128
FH	73,0 ± 98,6			

Vida floral

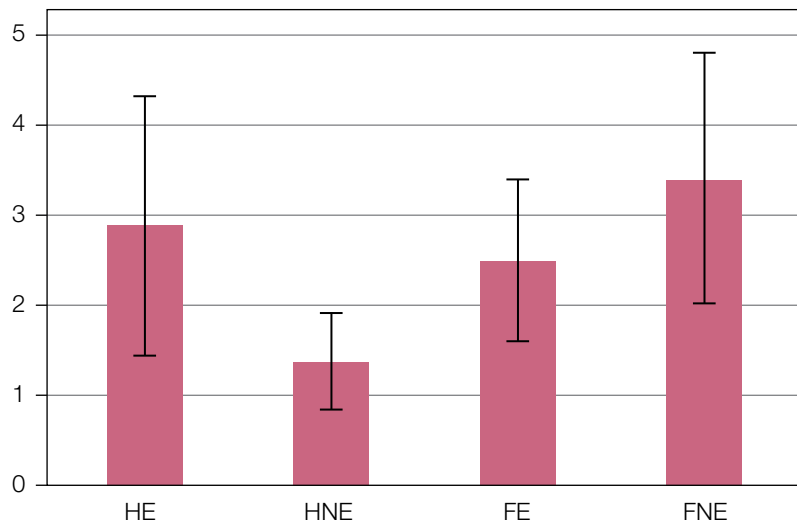
No vam trobar diferències en els dies que les flors mantenien el pistil receptiu entre morfs ($F = 3,07$; $P = 0,09$; g.l = 1) ni entre tractaments ($F = 0,69$; $P = 0,41$; g.l = 1). Tot i això, sí que hi ha una interacció significativa d'aquests dos factors ($F = 5,32$; $P = 0,03$; g.l = 1). En les flors hermafrodites, l'embossament tendia a allargar la vida floral, mentre que en les femelles passava tot el contrari (figura 4).

Pol·linitzadors

Pel que fa a l'espectre de pol·linitzadors censat durant l'any 2008, vam censar 257 pol·linitzadors pertanyents a 36 espècies diferents en els hermafrodites i 146 pol·linitzadors de 30 espècies diferents en les femelles. Els més freqüents, *B. terrestris*, *A. mellifera*, *Lasioglossum griseolum* i *Hylaeus* spp., són altament coincidents en els dos morfs. Tanmateix, la distribució de la freqüència de contactes de les diferents espècies de pol·linitzador és més equitativa en les feme-

Figura 4. Dies que el pistil roman receptiu en funció del morf (hermafrodita, H, o femella, F) i el tractament rebut (embossat, E, o no embossat, NE) de *T. vulgaris* a partir de dades recollides durant el 2009

Dies que el pistil roman receptiu



lles que no pas en els hermafrodites, ja que *B. terrestris* recull bona part de les interaccions en hermafrodites.

Vam agrupar els pol·linitzadors censats en diversos grups funcionals: *A. mellifera*, *Bombus terrestris*, abelles grans (es tracta d'abelles que no són ni *B. terrestris* ni *A. mellifera* i que mesuren més de 7 mm), abelles petites (la resta

d'abelles), dípters, formigues, coleòpters, vespes i papallones. Si analitzem els espectres de visita segons els grups funcionals, veiem que els que visiten principalment els hermafrodites són, en ordre decreixent, *B. terrestris*, abelles petites, *A. mellifera* i dípters (taula 3). Aquests grups funcionals també visiten majoritàriament les femelles. Ara bé, les abelles petites són les

Taula 3. Espectre dels grups funcionals de pol·linitzadors que visiten els hermafrodites i les femelles. Es mostra la freqüència relativa (%) amb la qual cada grup funcional o espècie contacta amb un individu hermafrodita (H) o un individu femella (F)

Grup funcional	n	H (%)	n	F (%)
<i>Bombus terrestris</i>	87	34,4	17	12,4
Abelles petites	54	21,3	45	32,8
<i>Apis mellifera</i>	45	17,8	29	21,2
Dípters	37	14,6	31	22,6
Formigues	9	3,6	5	3,6
Coleòpters	6	2,4	1	0,7
Abelles grans	7	2,8	7	5,1
Vespes	5	2,0	1	0,7
Papallones	3	1,2	1	0,7

que recullen més interaccions, seguides pels dípters, *A. mellifera* i, finalment, *B. terrestris*. Quan excloem de l'anàlisi *B. terrestris*, que mostra una tendència molt marcada a visitar un tipus de morf, veiem que els dos espectres són similars ($\chi^2 = 5,742$; $P = 0,570$; g.l = 7).

Si comparem la taxa de contactes per individu i minut entre tots dos morfs, veiem que els hermafrodites reben més pol·linitzadors que les femelles (mitjana $\pm$ desviació estàndard en H: 0,46 contactes/ind*min $\pm$ 0,33 i en F: 0,42 contactes/ind*min $\pm$ 0,37, U Mann-Whitney = 8.433,5; $P = 0,024$; g.l = 171-114). Tanmateix, cal no oblidar que els hermafrodites presenten més flors per individu que les femelles. Si calculem la taxa de visites en contactes per 1.000 flors i minut, la diferència entre morfs desapareix (mitjana $\pm$ desviació estàndard en H: 1,1 contactes/1.000 flors*min $\pm$ 3,1 i en F: 1,6 contactes/1.000 flors*min $\pm$ 4,7; U Mann-Whitney = 8.790; $P = 0,79$, g.l = 169-106).

Comportament dels pol·linitzadors

L'any 2009 vam analitzar el nombre de flors visitades en cada contacte per a les sis espècies més abundants (taula 4) i vam observar que *B. terrestris* i *A. mellifera* són les espècies que més flors visiten en cada contacte. *Lasioglossum* spp. visita més flors quan contacta amb un hermafrodita i *E. corollae* en visita més quan contacta amb una femella. *A. mellifera*, *B. terrestris*, *C. cardui* i *Chrysotoxum* spp. no visiten més flors d'un morf que de l'altre.

Pel que fa a les seqüències de vols entre plantes, les sis espècies són molt fidels a *T. vulgaris* (el 96,70% dels 674 vols eren homoespecífics). El grau de fidelitat a cadascun dels dos morfs es mostra en la taula 5. Quan volen des d'un hermafrodita, *B. terrestris*, *E. corollae* i *C. cardui* es dirigeixen a un altre hermafrodita, mentre que *A. mellifera* i *Chrysotoxum* spp. volen indistintament a hermafrodites i femelles. D'altra banda, quan volen des d'una femella, *E. corollae* i *A. mellifera* es dirigeixen a una altra femella, mentre que *B. terrestris*, *C. cardui* i *Chrysotoxum* spp. no són fidels a les femelles (taula 5). Així doncs, veiem que el conjunt de pol·linitzadors no tenen una preferència clara per un morf en concret.

Èxit reproductiu femení

Tant pel tractament de pol·linització reforçada com de pol·linització lliure, tots dos morfs presenten un nivell de fructificació molt alt i similar en tots els aspectes (taula 6). Els fruits dels dos morfs contenen entre dues i tres llavors per fruit, al voltant d'una llavor per fruit i un pes fresc semblant (taula 6).

Discussió

Els resultats obtinguts mostren que les flors femelles igualen l'èxit reproductiu femení dels hermafrodites. A més, també hem observat que l'èxit reproductiu femení de les flors de tots dos

Taula 4. Nombre de flors visitades en cada contacte de les diferents espècies de pol·linitzadors als individus hermafrodites (H) i femelles (F) de *T. vulgaris* l'any 2009. Es mostra la mitjana $\pm$ desviació estàndard. També consten les dades de l'anàlisi estadística utilitzada (U de Mann-Whitney), el valor de significació (P) i els graus de llibretat (g.l.)

Espècie de pol·linitzador	Grup funcional	H	F	U	P	g.l.
<i>Bombus terrestris</i>	<i>Bombus terrestris</i>	21,9 $\pm$ 30,5	24,5 $\pm$ 38,1	3.565,5	0,746	113,65
<i>Apis mellifera</i>	<i>Apis mellifera</i>	18,8 $\pm$ 34,0	16,9 $\pm$ 26,3	13.356,5	0,921	143,188
<i>Lasioglossum</i> spp.	Abelles petites	11,3 $\pm$ 15,2	3,8 $\pm$ 4,3	223	0,045	18,37
<i>Eupeodes corollae</i>	Dípters	1,9 $\pm$ 1,0	6,0 $\pm$ 8,8	607	0,002	29,68
<i>Cynthia cardui</i>	Papallones	15,9 $\pm$ 28,8	2,9 $\pm$ 2,7	258	0,061	89,36
<i>Chrysotoxum</i> spp.	Dípters	3,0 $\pm$ 4,7	6,7 $\pm$ 17,9	501,5	0,25	27,44

Taula 5. Frequència de vols entre individus de *T. vulgaris* que van fer els insectes pol·linitzadors l'any 2009 des d'un individu hermafrodita (H) i des d'un individu femella (F) a cadascun d'aquests morfs. També consten les dades de l'anàlisi estadística utilitzada (χ^2), el valor de significació (P) i els graus de llibertat (g.l.)

Espècie de pol·linitzador	Vols des d'H		χ^2	P	g.l.
	Homomorf	Heteromorf			
<i>Bombus terrestris</i>	59	29	10,227	0,001	1
<i>Eupeodes corollae</i>	16	5	5,762	0,016	1
<i>Cynthia cardui</i>	49	15	18,063	< 0,001	1
<i>Apis mellifera</i>	65	55	0,833	0,361	1
<i>Chrysotoxum</i> spp.	10	13	0,391	0,532	1
<i>Lasioglossum</i> spp.	7	3	–	–	–

Espècie de pol·linitzador	Vols des de F		χ^2	P	g.l.
	Homomorf	Heteromorf			
<i>Bombus terrestris</i>	28	26	0,019	0,891	1
<i>Eupeodes corollae</i>	45	8	24,923	< 0,001	1
<i>Cynthia cardui</i>	8	12	1,316	0,251	1
<i>Apis mellifera</i>	107	52	18,456	< 0,001	1
<i>Chrysotoxum</i> spp.	23	12	2,941	0,086	1
<i>Lasioglossum</i> spp.	24	3	–	–	–

Taula 6. Variables relacionades amb l'èxit reproductiu femení de l'espècie *T. vulgaris* al 2009 segons el morf (hermafrodita, H, o femella, F) i segons el tractament rebut (pol·linització reforçada, R, o pol·linització lliure, L). La mida mostral és de cinc individus per a cada morf i tractament. Es mostra la mitjana $\pm$ desviació estàndard

	H		F	
	R	L	R	L
Percentatge fructificació ((Nre. fruits / Nre. de flors)*100)	91,0 $\pm$ 12,4	100 $\pm$ 0	86,7 $\pm$ 21,7	90,0 $\pm$ 22,4
Nre. llavors / fruit	2,9 $\pm$ 1,1	2,7 $\pm$ 0,5	2,7 $\pm$ 1,0	2,3 $\pm$ 1,1
Nre. llavors desenvolupades / fruit	1,1 $\pm$ 1,0	1,2 $\pm$ 0,6	1,2 $\pm$ 0,6	1,0 $\pm$ 0,8
Pes fresc / llavor desenvolupada	0,11 $\pm$ 0,12	0,13 $\pm$ 0,12	0,15 $\pm$ 0,08	0,20 $\pm$ 0,14

morfs no es veu limitat per la deposició de pol·len en els estigmes, ja que tots dos morfs obtenen el mateix èxit reproductiu femení a nivell de flor amb la pol·linització reforçada que amb la pol·linització lliure.

Segons Bell (1985), com més biomassa floral hi ha, més probabilitats té la flor de fructificar. D'altra banda, altres estudis sobre *T. vulgaris* (Dommée *et al.*, 1978) han exposat que les flors femelles d'aquesta espècie fan fins a vuit vegades més llavors que els hermafrodites. Tanmateix, el nostre estudi no corrobora cap dels dos resultats, ja que les flors de tots dos morfs tenen la mateixa capacitat per produir llavors desenvolupades, i de la mateixa mida, tot i que la femella té menys biomassa floral.

Només si es considera l'activitat d'*A. mellifera*, trobem una taxa alta de visites per flor tant per a hermafrodites com per a femelles (quinze visites i vuit visites al dia, respectivament). A més a més, com que les flors dels dos morfs tenen el pistil receptiu més d'un dia i també reben visites d'altres pol·linitzadors, en cap cas el pol·len rebut per cada flor seria un factor limitant per assolir el màxim èxit reproductiu femení. El fet que hi hagi tantes llavors no desenvolupades (més de la meitat de les llavors produïdes) reforça la conclusió que hi ha hagut prou pol·linització, però que han faltat altres recursos, com ara nutrients o aigua.

Els hermafrodites fan gairebé el doble de flors per individu que les femelles. Aquest resultat divergeix de l'obtingut per Assouad *et al.* (1978) amb *T. vulgaris*, que va constatar que tots dos morfs presentaven un nombre de flors per individu semblant. Altres treballs realitzats amb diferents espècies ginodioiques també van determinar que tots dos morfs tenien un nombre de flors per individu semblant o superior (Cros *et al.*, 2003; Orellana *et al.*, 2005). Com que les femelles havien d'invertir menys de la meitat en biomassa floral que els hermafrodites, segons la hipòtesi de la compensació, podien traspasar aquesta energia no gastada a altres funcions, com, per exemple, produir més fruits, més llavors o llavors més grans (més viables) (Darwin, 1877; Richards, 1986; Shykoff *et al.*, 2003); però això no passa en el nostre cas. Així doncs, la densitat de flors hermafrodites és més elevada que la de les femelles i, a més, les seves flors són més vistoses, ja que són més grans. El fet que els hermafrodites ofereixin pol·len, però no pas les femelles, també podria afavorir que alguns pol·linitzadors se

sentin més satisfets amb els hermafrodites, ja que aquests últims poden oferir recompensa als insectes que busquen nèctar, als que busquen pol·len i als que busquen totes dues coses. Finalment, els hermafrodites i les femelles mantenen el pistil receptiu la mateixa quantitat de dies.

En aquest estudi sembla que la hipòtesi de la compensació no s'acompleix, perquè com ja hem comentat anteriorment, les femelles tenen prou visites per rebre la càrrega pol·línica necessària per assolir l'èxit reproductiu femení màxim possible en cada flor i igualar el dels hermafrodites, de manera que les femelles no necessiten compensar aquesta suposada manca de pol·len pel fet de tenir menys reclam.

En canvi, en els pol·linitzadors els dos morfs compten amb un ampli espectre d'espècies pol·linitzadores, com també s'ha documentat en altres espècies del gènere *Thymus* (Orellana *et al.*, 2005). També hem pogut observar que els hermafrodites i les femelles reben les visites d'un nombre semblant d'espècies pol·linitzadores i que tenen un espectre de pol·linitzadors molt similar, amb l'única excepció de *Bombus terrestris*, que és el visitant principal dels hermafrodites, però no pas de les femelles. Aquest fet propicia la transferència de pol·len dels hermafrodites a les femelles.

Tot i que els individus hermafrodites tenen la mateixa taxa de contactes que les femelles, com que tenen el doble de flors, reben més pol·linitzadors. Altres treballs mostren que les flors més vistoses solen rebre un nombre de contactes per individu més elevat (Thompson, 2001; Orellana *et al.*, 2005). El nombre de flors que les principals espècies pol·linitzadores del *T. vulgaris* visiten en cada contacte és semblant en tots dos morfs, llevat de dues espècies: *E. corollae*, que visita més flors quan visita una femella, i *Lasioglossum* spp., que en visita més quan visita un hermafrodita. Tots els individus *Lasioglossum* spp. que visiten *T. vulgaris* són femelles, de manera que recol·lecten pol·len a més de nèctar. Així doncs, és lògic que visitin més estona individus hermafrodites.

No hem pogut establir cap mecanisme que expliqui per què les femelles, tot i que inverteixen menys en reclam floral, reben la mateixa quantitat de pol·linitzadors per cada 1.000 flors i minut i també la mateixa quantitat de visites en cada contacte que els hermafrodites. Per tant, caldria comparar entre morfs altres possibles

tipus de reclam floral, com, per exemple, les fragàncies (Ashman *et al.*, 2005), que pot ser un factor determinant en el comportament dels pol·linitzadors a l'hora de visitar espècies amb dimorfisme sexual.

Com molts autors apunten, la diferent distribució espacial dels dos morfs podria influir el comportament dels pol·linitzadors (Cruzan *et al.*, 1988; Eckhart, 1999), variar el flux genètic entre morfs i afectar d'aquesta manera el seu èxit reproductiu (Sih i Baltus, 1987; Kunin, 1993). En el nostre estudi, la densitat dels dos morfs no hauria d'afectar el comportament dels pol·linitzadors, ja que la proporció entre hermafrodites i femelles és força equilibrada i mostra uns resultats molt semblants als obtinguts per Dommée *et al.* (1978) en poblacions de *T. vulgaris* del sud de França. Veiem que les femelles estan més agrupades entre si que els hermafrodites, però, contràriament al que apunten alguns autors (Herrera, 1987; Kunin, 1993), no considerem que aquest fet faci que els pol·linitzadors siguin més fidels a les femelles, com veurem més endavant.

Hem trobat un grau de fidelitat alt dels pol·linitzadors a nivell específic, comportament característic de molts pol·linitzadors (Menzel i Erber, 1978). Aquest fet és important a l'hora d'assegurar que la majoria del pol·len dipositat en els estigmes dels dos morfs és conspecific. Pel que fa al morf, la fidelitat seria positiva per als hermafrodites, perquè els visitarien pol·linitzadors carregats de pol·len de l'anterior hermafrodita visitat. En canvi, seria desavantajosa per a les femelles, perquè a mesura que el pol·linitzador anés encadenant femelles, aniria perdent pol·len i no en carregaria. En el nostre estudi, hem pogut constatar que els pol·linitzadors no són gaire fidels al morf, ja que entre el 20% i el 43% dels vols enregistrats són heteromorfs, fet que permet la transferència de pol·len dels hermafrodites a les femelles. Tanmateix, hi ha diferències entre les cinc espècies de pol·linitzador censades, tres de les quals (*B. terrestris*, *E. corollae* i *C. cardui*) mostren un grau de fidelitat significatiu als hermafrodites i dues (*E. corollae* i *A. mellifera*), a les femelles. *Chrysotoxum* spp. no és fidel a cap dels dos morfs.

Així doncs, podem concloure que els individus femelles de *T. vulgaris* aconseguixen una taxa de visites i un èxit reproductiu per flor semblant als hermafrodites, tot i que inverteixen menys en reclam floral. Tot i això, la hipòtesi de

la compensació no s'acompleix, atès que les femelles reben una taxa de visites similar a les hermafrodites, de manera que reben una càrrega pol·línica suficient per aconseguir igualar l'èxit reproductiu femení de les flors hermafrodites. De fet, hem observat que cap dels dos morfs veu el seu èxit reproductiu femení limitat per la deposició de pol·len. A més, la vida floral de la femella tampoc no ha estat més llarga que la dels hermafrodites. La hipòtesi de la depressió per endogàmia tampoc no s'acompliria, perquè sembla que les llavors produïdes per hermafrodites tenen un pes fresc semblant a les produïdes per les femelles.

Malgrat tot, pel que fa a l'individu, veiem que els hermafrodites produeixen el doble de llavors que les femelles, ja que els individus hermafrodites presenten el doble de flors. A més, cal recordar que els hermafrodites també exporten pol·len (èxit reproductiu masculí), de manera que els seus gens passaran a la generació següent mitjançant les seves pròpies llavors, però també mitjançant les llavors de les femelles.

En futurs treballs seria molt interessant estudiar la viabilitat de les llavors, perquè ens donaria una idea de l'energia que inverteix cada morf en la producció de llavors fèrtils. Segons la fertilitat de les llavors produïdes pels dos morfs, podríem acceptar o refusar la hipòtesi de la depressió per endogàmia, tot i que els nostres resultats sobre el pes fresc de les llavors deixen entreveure que la hipòtesi no es compliria.

Agraïments

Vull agrair al Parc del Garraf de la Diputació de Barcelona les facilitats per dur a terme aquest projecte.

També a Sergio Osorio, Alba Guarch, Alba Vidal, Pol Cucurull i Víctor Flo les dades que han compartit amb mi.

Bibliografia

ASHMAN, T.L.; BRADBURN, M.; COLE, D.H.; BLANEY, B.H.; RAGUSO, R.A. (2005): «The scent of a male: the role of floral volatiles in pollination of a gender dimorphic plant». *Ecology*, núm. 86; p. 2.099-2.105.

ASSOUAD, M.W.; DOMMÉE, B.; LUMARET, R.; VALDEYRON, G. (1978): «Reproductive capacities in the sexual forms of gynodioecious species *Thy-*

mus vulgaris L.». *Biol. J. Linnaean Soc.*, núm. 77; p. 29-39.

BELL, G. (1985): «On function of flowers». *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci.*, núm. 224; p. 223-265.

CHARLESWORTH, D.; CHARLESWORTH, B. (1987): «Inbreeding depression and its evolutionary consequences». *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, núm. 18; p. 237-268.

CROS, V.; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, J.J.; FRANCO, J.A.; VICENTE, M.J.; CARREÑO, S.; CONESA, E. (2003): «Comparative study of seed production in hermaphrodite and female *Silene vulgaris* plants, a gynodioecious species». *Acta Hort. (SHS)*, núm. 598; p. 149-152.

CRUZAN, M.B.; NEAL, P.R.; WILSON, M.F. (1988): «Floral display in *Phyla incisa*: consequences for male and female reproductive success». *Evolution*, núm. 42; p. 505-515.

CUEVAS, E.; ABARCA, C.A. (2006): «Origen, mantenimiento y evolución del ginodioicismo». *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, núm. 78; p. 33-42.

VAN DAMME, J.M.M.; VAN DELDEN, W. (1984): «Gynodioecy in *Plantago lanceolata* L. IV. Fitness components of sex types in different life cycle stages». *Evolution*, núm. 38; p. 1.326-1.336.

DARWIN, C.R. (1877): «The different forms of flowers on plants of the same species». Editat per J. Murray. University of Chicago Press.

DEM'YANOVA, A.E. (1985): «Distribution of gynodioecy in flowering plants». *Botaicheskii Zhurnal*, núm. 70; p. 1.289-1.301.

DOMMÉE, B.; ASSOUD, M.W.; VALDEYRON, G. (1978): Natural selection and gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. *Bot. J. Linnaean Soc.*, núm. 77; p. 17-28.

ECKHART, V.M. (1999): «Sexual dimorphism in flowers and inflorescences. A Gender and sexual dimorphism in flowering plants». M.A. Geber, T.E Dawson i L.F. Delph (ed.). Berlín: Springer-Verlag; p. 123-148.

GÓMEZ, J.M.; BOSCH, J.; PERFECTTI, F.; FERNÁNDEZ, J.D.; ABDELAZIZ, M.; CAMACHO, J.P.M. (2008): «Spatial variation in selection on corolla

shape in a generalist plant is promoted by the preference patterns of its local pollinators». *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, núm. 275; p. 2.241-2.249.

HERRERA, C.M. (1987): «Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage». *Oikos*, núm. 50; p. 79-90.

KUNIN, W.E. (1993): «Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior effects on seed-set». *Ecology*, núm. 74; p. 2.145-2.160.

MENZEL, R.; ERBER, I. (1978): «Learning and memory in bees». *Scient. Am.*, núm. 239; p. 102-110.

MORALES, R. (1986): «Taxonomía de los géneros *Thymus* (excluida la sección *Serpyllum*) y *Thymbra* en la Península Ibérica. Monografías del Real Jardín Botánico». *Ruizia*, núm. 3; p. 1-324.

ORELLANA, M.R.; ROVIRA, A.M.; BANCHÉ, C.; BOSCH, M. (2005): «Pollination and reproductive success in the gynodioecious endemic *Thymus loscosii*». *Can. J. Bot.*, núm. 83; p. 183-193.

PETTERSON, M.W. (1992): «Advantages of being a specialist female in gynodioecious *Silene vulgaris* S.L. (Caryophyllaceae)». *Am. J. Bot.*, núm. 79; p. 1.389-1.395.

PROCTOR, M.; YEO, P.; LACK, A. (1996): «The Natural History of Pollination». *Timber Press*. Portland, Oregon.

RICHARDS, A. (1986): *Plant Breeding Systems*. Cambridge: *Cambridge University Press*.

SHYKOFF, J.; KOLOKOTRONIS, S.; COLLIN, C.L.; LÓPEZ-VILLAVICENCIO, M. (2003): «Effects of male sterility on reproductive traits in gynodioecious plants: a meta-analysis». *Oecologia*, núm. 135; p. 1-9.

SIHIH; BALTUS, M. (1978): «Patch size, pollination behavior and pollinator limitation in catnip». *Ecology*, núm. 68; p. 1.679-1.690.

THOMPSON, J.D. (2001): «How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral design in a generalist pollination system?». *Oecologia*, núm. 126; p. 386-394.