

Revisión del género Agrostis L. (Poa-
ceae) en la Península Ibérica

1ª Parte

Ana Teresa Romero Garúa

ROMERO GARCIA, Ana Teresa

Revisión del género *Agrostis* L. (Poaceae) en la
Península Ibérica / Ana Teresa Romero García. - Gra-
nada: Universidad, Facultad de Ciencias, 1985

2 v. (643) p.: il.; 31 cm

Tesis Universidad de Granada

S.

E.

N.º

I. Universidad de Granada. Facultad de Ciencias, ed.

R.

582.542.1(043)

T 4 115

Prou.T. 5-86

La presente Tesis Doctoral "Revisión del género Agrostis L. en la Península Ibérica realizada por la Lda.D^a Ana Teresa Romero García y dirigida por el Prof.Dr.D.Gabriel Blanca López y Profa.Dra. D^a Concepción Morales Torres, ha sido defendida el día 11 de Septiembre de 1985, obteniendo la calificación de APTO CUM LAUDE por el Tribunal constituido:

Presidente: Prof.Dr.D.Benito Valdés Castrillón

Secretario: Prof.Dr.D.Manuel Ruíz Rejón

Vadales: Prof.Dr.D.Juan Varo Alcalá

Prof.Dr.D.Eugenio Domínguez Vílchez

Prof.Dr.D.Baltasar Cabezudo Artero

UNIVERSIDAD DE GRANADA

FACULTAD DE CIENCIAS

REVISION DEL GENERO AGROSTIS L.
(POACEAE) EN LA PENINSULA IBE-
RICA.

UNIVERSIDAD DE GRANADA	
FACULTAD DE CIENCIAS	
SALIDA	N.º <u>1501</u>
	Fecha <u>9-X-85</u>

BIBLIOTECA UNIVERSITARIA	
GRANADA	
N.º Documento	<u>61494084x</u>
N.º Copia	<u>116198542</u>

Tesis presentada para obter al
grado de Doctora, por la Licen-
ciada ANA TERESA ROMERO GARCIA

DIRECTORES:

PROF. DR. D. GABRIEL BLANCA LOPEZ

PROFA. DRA. D^a CONCEPCION MORALES TORRES

El trabajo de investigación que se expone en la presente Memoria titulada "REVISION DEL GENERO AGROSTIS L. - (POACEAE) EN LA PENINSULA IBERICA" -- que para aspirar al Grado de Doctora en Ciencias presenta la Licenciada D^a Ana Teresa Romero García, ha sido realizado bajo la dirección de los Profesores:

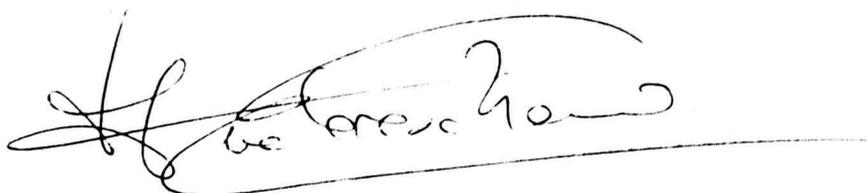
DR.D.GABRIEL BLANCA LOPEZ



DRA.D^a CONCEPCION MORALES TORRES



Licenciada ANA TERESA ROMERO GARCIA
Aspirante al Grado de Doctora.



Quiero expresar mi más sincero agradecimiento al Prof.Dr.D. Gabriel Blanca López y a la Profa.Dra.D^a Concepción Morales Torres por el interés y la ayuda prestada en la realización del presente trabajo.

Al Prof.Dr.D. Juan Varo Alcalá el haberme iniciado en las técnicas de anatomía vegetal, así como su continuo interés durante la realización de la presente Memoria.

Al Dr.M.Kerguélen por su constante colaboración y desinteresada ayuda sin la cual no hubiera sido posible la resolución de numerosos problemas.

Al Dr. Jarvis, Dr. Greuter, Dr. Romero Zarco. y Dr. Scholz que amablemente nos dieron sus opiniones acerca de distintas tipificaciones o problemas nomenclaturales.

Al Rvdo.P. M.Laínz por la revisión de las diagnosis latinas.

A mis compañeros D.Gabriel Montserrat, D^a Dolores Belmonte, D.Daniel Sánchez Mata, D^a Susana Laorga, D.Federico Fernandez y D.Gonzalo Navarro

por su valiosa ayuda al poner a mi-
disposición sus herbarios. Así mismo
quiero agradecer a los Directores y
Conservadores de los distintos Herba-
rios consultados su estimable colabo-
ración.

Al Prof.Dr.D.Manuel Ruíz Rejón
sus consejos e indicaciones sobre la
citogenética de este grupo.

Al Prof.Dr.D.Tomás Díaz sus in-
dicaciones acerca del comportamiento
fitosociológico de algunas de las es-
pecies estudiadas.

A los Profesores Dr.D.José Luis
Ubera y Dr.D.Vicente Crespo por su -
colaboración en la realización de las
microfotografías al M.E.B.

Especialmente quiero agradecer
a D^a Ana Ortega Olivencia que me ha
brindado todo su tiempo, realizando
la iconografía de esta Memoria, así
como el mecanografiado de la misma.
También agradezco a D^a Rosa Mendoza
Castellón y D^a M^a Carmen Quesada --
Ochoa su ayuda en los momentos más
críticos.

A Pedro, por todo.

I N D I C E

INTRODUCCION.....	1
CARACTERES TAXONOMICOS.....	15
ESTUDIO PALINOLOGICO.....	47
Consideraciones previas.....	49
Material y métodos.....	58
Resultados.....	82
Discusión.....	169
ESTUDIO CITOTAXONOMICO.....	175
Consideraciones previas.....	177
Material y métodos.....	190
Resultados.....	207
Discusión.....	270
ESTUDIO ANATOMICO Y EPIDERMICO.....	297
Consideraciones previas.....	299
Material y métodos.....	312
Resultados.....	321
Discusión.....	361
SISTEMATICA.....	371
Género <u>Agrostis</u> L.	371
Clave para las especies.....	394
Clave 1.....	394
Clave 2.....	398
Subgénero <u>Agrostis</u>	402
Sección <u>Agrostis</u>	402
1. <u>A.canina</u>	403

2. <u>A.hesperica</u>	419
3. <u>A.tileni</u>	430
4. <u>A.rupestris</u>	437
5. <u>A.nevadensis</u>	448
6. <u>A.curtisii</u>	455
7. <u>A.alpina</u>	465
8. <u>A.schleicheri</u>	472
9. <u>A.schraderiana</u>	484
Sección <u>Vilfa</u>	494
10. <u>A.stolonifera</u>	495
11. <u>A.capillaris</u>	521
12. <u>A.castellana</u>	532
13. <u>A.x fouilladei</u>	549
Sección <u>Aperopsis</u>	554
14. <u>A.porretii</u>	554
15. <u>A.tenerrima</u>	564
Subgénero <u>Zingrostis</u>	573
16. <u>A.truncatula</u>	573
17. <u>A.reuteri</u>	592
18. <u>A.nebulosa</u>	600
Subgénero <u>Juressi</u>	609
19. <u>A.juressi</u>	609
CONCLUSIONES.....	619
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	623

I N T R O D U C C I O N

En el Reino Vegetal, la familia que guarda relación más directa con la vida humana es sin duda la Gramineae (= Poaceae); los cereales son la base de la alimentación mundial, por otra parte como forrajeras constituyen el elemento esencial en la nutrición del ganado y consecuentemente están ligadas a la producción mundial de carne; así mismo existen numerosas gramíneas utilizadas en la industria, incluso muchos pueblos se desarrollan gracias a las posibilidades infinitas de los bambues. Todo ello lleva a que la profundización en el conocimiento del grupo tenga unas repercusiones económicas, de aquí que sean muchos los trabajos que sobre gramíneas se han llevado a cabo.

Si hacemos un recuento de los conocimientos sistemáticos actuales concernientes a esta familia, podemos apreciar que son enormes los problemas aún planteados existiendo partes de sus líneas de organización desconocidas todavía. Este hecho se debe fundamentalmente a su enorme extensión (600 géneros y más de 7000 especies y un número elevadísimo de táxones infraespecíficos), y a la dificultad de aplicación de criterios taxonómicos clásicos empleados en otras familias que no son buenos en un grupo caracterizado por la notable reducción en las piezas florales

y elevada especialización de su inflorescencia parcial (la espiguilla).

Por todo ello las clasificaciones establecidas para esta familia han evolucionado enormemente, teniendo que acudir a una gama muy extensa de criterios taxonómicos.

El primer trabajo que trata de una manera detallada la sistemática de las Gramíneas se remonta a 1810, obra debida a BROWN donde el autor distingue las dos divisiones principales de la familia: Pooideae y Panicoideae. KUNTH (1833) da una nueva concepción de la familia y su clasificación ha servido de base a las posteriores, distinguiendo las siguientes tribus: Paniceae, Andropogoneae, Rottboellieae, Oryceae, Phalarideae, Chlorideae, Stipeae, Agrostideae, Aveneae, Hordeae, Pappophoreae y Arundineae. Los autores posteriores olvidan la clasificación de BROWN (l.c.) y se preocupan más de la clasificación de las tribus, si bien FRIES (1845) vuelve a utilizarla.

BENTHAM & HOOKER (1883) marcan una nueva etapa en la clasificación de esta familia con la individualización de las Bambuseae. HACKEL (1882) adopta la vía de los anteriores autores haciendo ciertas modificaciones, lo que sirvió de base a las posteriores propuestas de clasificación.

AVDULOV (1931) confronta las clasificaciones propuestas hasta esa fecha y a pesar de la divergencia en la creación de tribus, coincide en la separación de 2 subfamilias, Panicoideae y Festucoideae. El primer grupo bien delimitado y centrado en la tribu Paniceae "gramíneas con espiguillas articulándose bajo las glumas y con flores masculinas o estériles en la base de las espiguillas" mientras que el segundo grupo, peor delimitado, se centra en la tribu Festuceae "gramíneas con espiguillas articuladas por encima de las glumas y con flores estériles o masculinas en la parte superior de las espiguillas".

La dificultad que caracteriza estas clasificaciones muestra que el empleo exclusivo de los caracteres florales e inflorescencia, muy prácticos en otras familias, aquí son insuficientes, lo que ha llevado a la búsqueda de nuevos criterios. Así - los trabajos de AVDULOV (l.c.) marcan una nueva etapa en la comprensión de la familia al considerar un conjunto de caracteres cariológicos, realizando un estudio detallado de las estructuras nucleares y estableciendo un paralelismo entre sus resultados y los caracteres sistemáticos. Por lo tanto hay que considerar la obra de AVDULOV como la búsqueda de una clasificación natural, iniciando no el abandono de los caracteres morfológicos, sino - una superposición de criterios de otra naturaleza.

Ya RASBOLI (1825 in AUQUIER, 1963) fundamentó su clasificación sobre caracteres fisiológicos, DUVAL-JOUVE (1870), - PEE-LABY (1898), etc., realizan trabajos en la anatomía de la familia, HARZ (1880) emplea el grano de almidón, etc...

PRAT (1932,1936) enfoca sus trabajos hacia la búsqueda de una clasificación natural y sus resultados sobre anatomía y epidermis foliar son muy empleados en la delimitación de los -- grupos principales de la familia. Bajo la subfamilia Festucoideae reúne las tribus, Festuceae, Aveneae, Hordeae, Agrostideae y Phalarideae como tribu derivada. Dentro de la tribu Agrostideae incluye los géneros Phleum, Alopecurus, Gastridium, Lagurus, Trisetaria, Maillea, Chaeturus, Polypogon, Calamaqrostis, Agrostis, Cinna, Ammophila, Calamouilfa, Arctagrostis, Phippisia, así como otros géneros de posición sistemática incierta.

El hecho de que diferentes disciplinas den resultados tan concordantes, no puede ser cuestión de casualidad sino por el contrario todo ello ha delimitado las grandes divisiones naturales de la familia, proponiéndose sucesivamente nombres para - nuevas tribus que era preciso separar.

TATEOKA (1957) propone un total de 42 tribus distribuidas en 5 subfamilias, Pharoideae, Arundoideae, Eragrostoideae, Panicoideae y Pooideae; en esta última se incluyen las tribus Festuceae, Monermeae, Triticeae y Agrosteae con los géneros Avena, Arrhenatherum, Helictotrichon, Taisetum, Deschampsia, Holcus, Koeleria, Milium, Beckmannia, Phalaris, Anthoxanthum, Hierochloe, Phleum, Alopecurus, Polypogon, Aira, Cinna, Agrostis y Calamagrostis; faltan algunos géneros que no están presentes en la Flora de Japón; esta clasificación ha sido parcialmente seguida por TUTIN (1980) en "Flora Europaea", dividiendo la familia en 32 tribus; el género Apera (muy próximo a Agrostis) queda incluido en Poeae, mientras que los géneros de Agrostideae pasan a formar parte de la tribu Aveneae; en la tribu Milieae, bajo el género Zingeneria, aparecen Agrostis biebersteiniana Claus y A. pisidica Boiss. con caracteres que las aproximan a Milium como es su lema cartilaginosa en la fructificación que se dispersa con el grano.

A pesar de todas las divergencias existentes entre las distintas clasificaciones, existe concordancia en el reconocimiento de 5 subfamilias (AUQUIER, 1963): subfamilia Festucoideae con las tribus más importantes Festuceae, Hordeae, Aveneae, Agrostideae y Phalarideae; subfamilia Panicoideae con las tribus Panicaceae, Andropogoneae, Maydeae y otras de menor importancia; subfamilia Chloridoideae con Chlorideae, Eragrosteae, Pappophoreae y Zoysieae; subfamilia Bambusoideae, y subfamilia Oryzoideae. En esta revisión se considera el género Agrostis L. incluido en la tribu Agrostideae debida a KUNTH (1815:72; cf. BUTZIN, 1973) que fue elevada a rango de subfamilia Agrostidoideae por KENG & LIOU (1960; cf. BUTZIN, l.c.).

Esta tribu, que incluyó en ocasiones a las Aveneae, está formada por una serie de géneros, cuyo carácter fundamental es la existencia de una flor por espiguilla, la observación en

ocasiones de 2 flores (aunque la segunda abortada) hace que tenga puntos de contacto con la otra tribu mencionada; pero su problemática no se reduce a la delimitación tribal, sino también a la de algunas especies que LINNEO (1753) incluyó en el género - Agrostis L. y que posteriormente han pasado a constituir géneros independientes. Dicho género fue descrito por LINNEO (1737) en el "Genera Plantarum"; sin embargo hay que referir la publicación por razones de fecha de partida a 1753; en él considera 12 especies distribuidas en dos grupos, "Aristatae" y "Muticae".

El nombre Agrostis procede del griego y significa "hierba"; fue usado ya por DIOSCORIDES posiblemente para Cynodon dactylon. De aquí que al estudio de las hierbas gramíneas se denomine "Agrostografía", Agrostología a su ciencia y a sus estudios Agrostólogos. Según BJORKMAN (1960) este género reúne en la actualidad alrededor de 150-200 especies distribuidas en todo el mundo.

Desde que LINNEO (l.c.) describiera dicho género hasta nuestros días, ha variado mucho la concepción del género; así - ADANSON (1763) lo reorganiza creando tres nuevos géneros para - Mibora minima (= Agrostis minima), Apera spica-venti (= Agrostis spica-venti) y Vilfa stolonifera (= Agrostis stolonifera) quedando el resto de las especies linneanas en Agrostis.

LINNEO (1767) describe otras 5 especies más, casi todas americanas. Posteriormente diversos autores añadieron nuevas especies al género; en relación con las especies peninsulares - cabe citar a SCOPOLI (1771), ALLIONI (1785), CURTIS (1787), -- ROTH (1788), HOFFMANN (1800), BROTERO (1804), GAUDIN (1811), - LAPEYROUSE (1813), LAGASCA (1816), MERAT (1831), BOISSIER (1838), BOISSIER & REUTER (1842, 1852), BOISSIER (1845, 1854), HACKEL (1877, 1880), NYMAN (1882), COINCY (1895), HENRIQUES (1905), SENNEN (1926, 1927), MAIRE & WEILLER (1953), FOUILLADE (1932), FOUR

NIER (1946), FONT QUER (1946), SAMPAIO (1946), etc. hasta los más recientes de KERGUELEN (1975, 1976, 1977, 1978), KERGUELEN & VIVANT (1975) y NIETO FELINER & CASTROVIEJO (1983, 1984).

MICHAUX (1803) establece el género Trichodium para el grupo de A.hyemalis, colocado ya con interrogante bajo Cornucopieae por WALTER (1789).

SCHRADER (1806) adopta el nombre genérico de Trichodium para el grupo de A.canina.

ROEMER & SCHULTES (1817) dividen el género en 6 secciones con alrededor de 92 especies. STEUDEL (1821), que ordena alfabéticamente los táxones descritos para Agrostis, pone ya de manifiesto la problemática que empieza a presentar el género. DUMORTIER (1823), TRINIUS (1824) son los que tratan el grupo en el sentido más moderno, aunque incluyen como sección el género Apera.

DUBY (1828), LOISELEUR (1828) y PAUQUY (1831) dividen el género en 3 grupos, a los que el primer autor considera con categoría de sección.

MUTEL (1837) divide Agrostis en dos grupos, uno de los cuales corresponde al género Apera.

TRINIUS (1841) abandona su primera clasificación y ordena las especies de Agrostis en 4 grupos sin rango taxonómico explícito.

COSSON & GERMAIN (1845) dividen el género en 2 secciones: Vilfa y Apera.

REICHENBACH (1850) separa de nuevo a Apera como género independiente y considera una división de Agrostis en secciones muy semejante a la idea actual.

GRISEBACH (in LEDEBOUR, 1853) y DEBEAUX (in GAY, 1853)

reestructura el género en 4 secciones, aunque sus criterios no son coincidentes.

GRENIER & GODRON (1856) y WILLKOMM & LANGE (1870) y -- BOISSIER (1884) consideran 3 secciones: Euaqrostis, Trichodium y Apera.

ASCHERSON & GRAEBNER (1899) reestructuran de nuevo el género en 4 secciones separadas previamente en anuales y perennes.

BUBANI (1901) combina 5 especies de Agrostis bajo el nombre genérico de Aqrestis.

ROUY (1913) divide la tribu Agrostideae en 3 subtribus Milieae, Stipeae y Eragrosteae. Al género Agrostis lo subdivide en 4 subgéneros, 3 secciones y 2 subsecciones.

SCHISCHKIN (1934) considera 4 subgéneros, a su vez divididos algunos de ellos en grupos sin rango taxonómico explícito.

PAUNERO (1947) realiza el estudio de las Agrostis españolas agrupándolas en 2 secciones, Trichodium y Vilfa.

BEETLE (1950) al estudiar las especies norteamericanas del género realiza una subdivisión del grupo que tiende hacia una clasificación más natural; sin embargo, como expone BJORKMAN (1960), tiene serios errores de clasificación al incluir en Vilfa especies que en realidad poseen la palea muy reducida. Este último autor considera que caracteres como ausencia o presencia de palea y tipo de red de "Trichodium" son los únicos importantes en la filogenia del grupo.

WIDEN (1971) estudia el género en Fenoscandia y se basa fundamentalmente en las ideas dadas por BJORKMAN (l.c.) llegando a resultados similares.

La importante conflictividad nomenclatural al haberse

descrito un enorme número de táxones, la falta de datos cariológicos españoles, la inexistencia de una concepción natural del grupo, la ausencia de estudios polínicos, etc. nos han llevado a la realización de la presente Memoria.

Para dicha realización hemos considerado:

1.- El recorrido de la geografía peninsular con el fin de recolectar el mayor número posible de ejemplares, visitando, en su caso, la "localidad clásica" de los táxones descritos para la misma. Se realizaron las correspondientes fijaciones para el estudio posterior de anatomía, citogenética, etc..

2.- El estudio de los especímenes-tipo con el fin de establecer las sinonímias y caracteres diagnósticos, así como de abundante material procedente de los herbarios peninsulares y los de UPS, G, W y MPU.

A continuación indicamos todos los herbarios consultados denominados con las abreviaturas propuestas por HOMGREN, KEU KEN & SCHOFIELD (1981) que además de los anteriormente citados nos han servido para el análisis y búsqueda del material tipo. Para los herbarios que no aparecen en la mencionada obra, se ha elegido una abreviatura colocada entre paréntesis.

- | | |
|-----|---|
| AV | Herbario, Museo Requier, Aviñon. Francia. |
| B | Jardín y Museo Botánicos de Berlín. República Federal de Alemania. |
| BC | Instituto Botánico de Barcelona, Barcelona. España. |
| BCF | Departamento de Botánica, Facultad de Farmacia, Universidad de Barcelona. España. |
| BM | Herbario, Museo Británico de Historia Natural, Londres, Inglaterra. Gran Bretaña. |
| BR | Herbario del Jardín Botánico Nacional de Bélgica, Meise. Bélgica. |

- B-W Herbario de Willdenow, Jardín y Museo Botánicos de Berlín. República Federal de Alemania.
- C Herbario y Museo Botánicos de Copenhague. Dinamarca.
- COI Instituto Botánico de la Universidad de Coimbra. Portugal.
- CORDOBA. Herbario Departamento de Botánica, Facultad de (COR) Ciencias, Córdoba. España.
- DUKE Herbario, Departamento de Botánica, Universidad de Duke, Durham. Carolina del Norte. Estados Unidos.
- E Herbario, Real Jardín Botánico de Edimburgo, Escocia. Gran Bretaña.
- FCO Herbario, Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias, Universidad de Oviedo. España.
- G Herbario, Conservatorio y Jardín botánicos de la ciudad de Ginebra. Suiza.
- GB Herbario, Museo Botánico, Göteborg. Suecia.
- GDA Cátedra de Botánica, Facultad de Farmacia, Universidad de Granada. España.
- GDAC Herbario, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada. España.
- GOET Instituto de Sistemática-Geobotánica de la Universidad de Göttingen. República Federal de Alemania.
- JACA Herbario, Centro de Biología Experimental, C.S. I.C. de Jaca, Huesca. España.
- JAEN Herbario, Colegio Universitario Santo Reino, Jaén. España.
- K Herbario, Real Jardín Botánico de Kew, Inglaterra. Gran Bretaña.
- KR Herbario, Museo de Historia Natural, Karlsruhe. Re

- pública Federal de Alemania.
- L Herbario, Universidad de Leiden. Holanda.
- LAU Herbario, Museo Botánico Cantonal, Lausanne. Su
za.
- LD Museo Botánico, Lund. Suecia.
- LE Herbario del Departamento de Plantas Superiores,
Instituto Botánico Komarov de la Academia de --
las Ciencias de Rusia, Leningrado. URRS.
- LEB Herbario, Departamento de Botánica, Facultad de
Biología, Universidad de León. España.
- LINN Herbario, Sociedad Linneana de Londres, Inglater
ra. Gran Bretaña.
- LY Herbarios, Universidad de Lyon, Departamento de
Biología Vegetal, Villeurbanne. Francia.
- M Herbario, Colección Botánica Nacional, Munich. -
República Federal de Alemania.
- MA Herbario, Jardín Botánico, Madrid. España.
- MAF Herbario de la Facultad de Farmacia de Madrid, -
Departamento de Botánica, Facultad de Farmacia,
Universidad Complutense, Madrid. España.
- MGC Herbario de la Facultad de Ciencias de la Univer
sidad de Málaga, Departamento de Botánica, Málag
a. España.
- MPU Instituto de Botánica, Montpellier. Francia.
- MURCIA Herbario, Departamento de Botánica, Facultad de
(MUC) Ciencias, Universidad de Murcia. España.
- NCY Laboratorio de Botánica, Universidad de Nancy.-
Francia.
- NY Herbario, Jardín Botánico de Nueva York. Esta--
dos Unidos.

- OXF Herbario Fielding-Druce. Departamento de Botánica, Universidad de Oxford. Escuela Botánica, Oxford, Inglaterra. Gran Bretaña.
- P Museo Nacional de Historia Natural, Laboratorio de Fanerogamia, París. Francia.
- P-LA- Colección de Lamarck, Museo Nacional de Historia Natural, Laboratorio de Fanerogamia, París. Francia.
- PR Departamento de Botánica, Museo Nacional, Praga. Checoslovaquia.
- PRC Herbario, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad de Carolina, Instituto Botánico, Praga. - Checoslovaquia.
- RO Herbario del Instituto Botánico de la Universidad de Roma. Italia.
- S Herbario, Museo Sueco de Historia Natural, Estocolmo. Suecia.
- SALAMANCA. Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias, Universidad de Salamanca. España.
- (SA)
- SANT Departamento de Botánica, Facultad de Farmacia, Universidad de Santiago de Compostela, La Coruña. España.
- SEV Departamento de Botánica, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla. España.
- STU Herbario, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Sección de Botánica, Ludwigsburg. República Federal de Alemania.
- TLJ Herbario, Jardín Botánico, Toulouse. Francia.
- TO Museo Botánico del Jardín de Turín, Instituto y Jardín Botánico de la Universidad, Turín. Italia.
- TR Herbario, Museo Tridentino de Ciencias Naturales.

Trento. Italia.

Z Instituto de Botánica Sistemática de la Universi
dad de Zurich. Suiza.

UPS Herbario, Universidad de Uppsala. Suecia.

VALENCIA. Departamento de Botánica, Facultad de Farma-
(VAC) cia, Universidad de Valencia. España.

W Museo de Historia Natural, Departamento de Botáa
nica, Viena. Austria.

Agradecemos a los propietarios, directores y conservadoo
res de todos los herbarios su colaboración y las facilidades ofreo
cidas para la consulta de los mismos.

C A R A C T E R E S T A X O N O M I C O S

Hábito

Las distintas especies de Agrostis presentes en la Península Ibérica pueden ser anuales o perennes. Entre las anuales A.tenerrima y A.pourretii presentan un número variable de brotes intravaginales no llegando a formar céspedes. En las perennes el porte varía desde densamente cespitoso por la presencia de fascículos apretados de hojas como en A.tileni, A.rupestris, A.nevadensis, etc., a céspedes laxos por la existencia de estolones y/o rizomas (A.stolonifera, A.canina, etc.).

Las condiciones ecológicas pueden modificar mucho el hábito de la planta como en A.rupestris, A.nevadensis, A.castellana, A.capillaris, etc., haciéndose sus hojas más tiernas o duras, pasando de planas a conduplicadas, lo que hace variar considerablemente el aspecto de los céspedes.

Renuevos (fig. 1, A-C)

En el género Agrostis se distinguen dos tipos de renuevos:

- a) los intravaginales que se desarrollan dentro de las vainas foliares, pudiendo estar formadas por fascí-

culos de hojas en número variable, que incluso se encuentran rodeadas por restos de vainas foliares (A.tileni, A.curtisii, A.nevadensis, etc.); en ocasiones estos brotes pueden romper las vainas y originar estolones de longitud muy variable (A.stolonifera, A.canina, etc.);

- b) los extravaginales que se originan fuera de las vainas y producen generalmente rizomas.

Mientras la presencia de renuevos intravaginales erguidos está generalizada en todas las especies, los estolones pueden representar un buen carácter taxonómico. Así mismo, la presencia de rizomas ha sido utilizada como un buen carácter diferencial entre determinadas especies, por lo que es necesario -- distinguir unos de otros.

Los estolones, al ser tallos aéreos, presentan vainas foliares, aunque en ocasiones estas se encuentran marchitas o alteradas por su contacto con el sustrato. El rizoma que siempre es subterráneo va provisto de escamas de origen foliar, que varían en tamaño y número. Cuando el rizoma es corto las escamas se encuentran imbricadas, no así cuando este es largo, en cuyo caso los entrenudos son también mayores.

El número de escamas, superior o no a 3, utilizado por numerosos autores (PHILIPSON, 1937; WIDEN, 1971) como un carácter sistemático muy constante, no es válido para algunas especies tales como A.castellana que puede presentar a veces un número variable de escamas.

Entre las especies peninsulares son frecuentes las que poseen ambos tipos de renuevos, estolones y rizomas (A.hesperica, A.capillaris, A.castellana y A.stolonifera); A.canina y A.juressi solo presentan estolones, mientras A.reuteri puede pre-

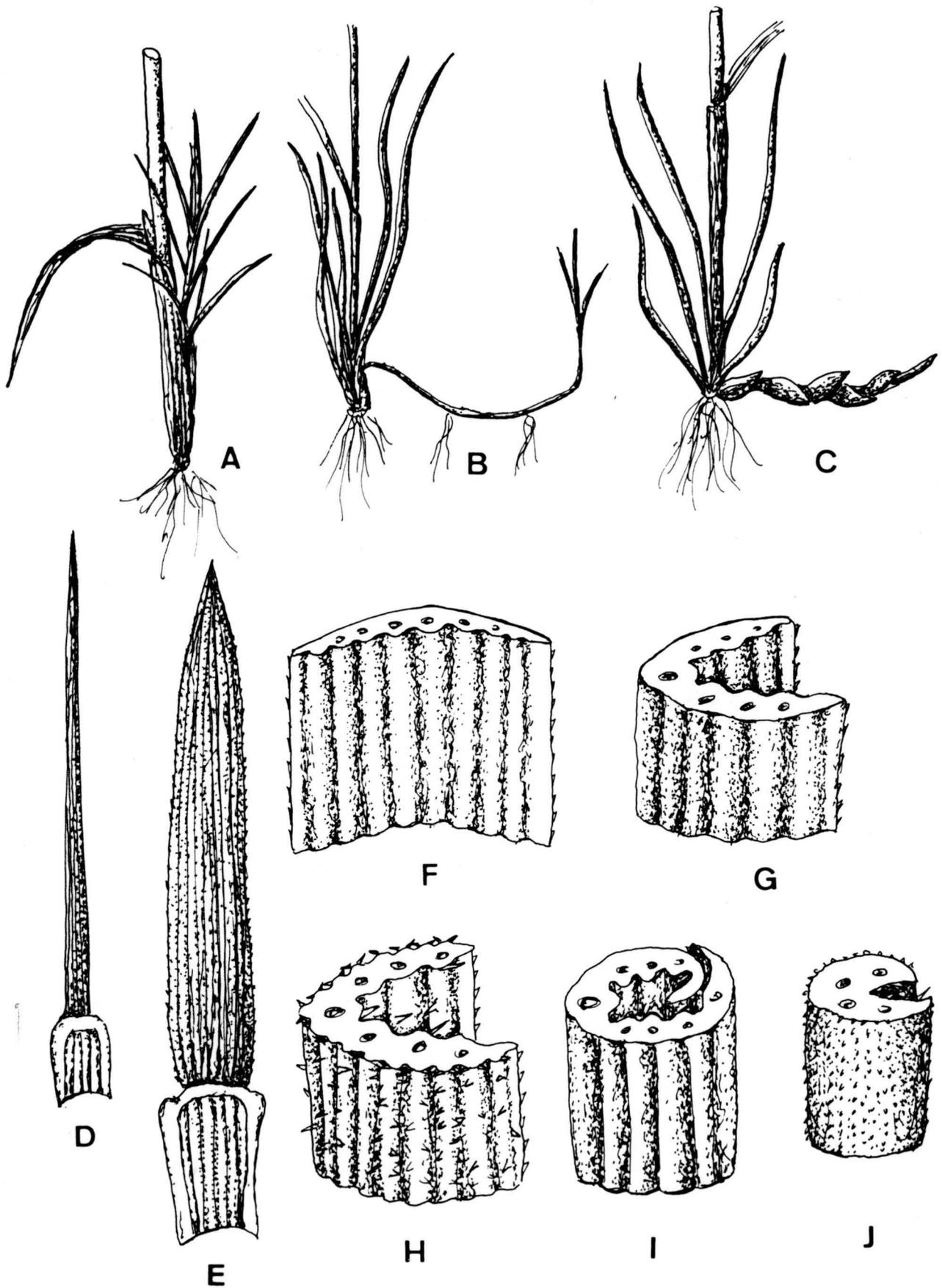


Figura 1.- Tipos de renuevos: A, intravaginales, B, estolones; C, extravaginales. Morfología de la lámina de las hojas, aspecto general: D, E (*A.juressi*); en sección transversa: F, plana; G, conduplicada; H, conduplicada de cara abaxial ondulada; I, convoluta; J, setácea.

sentarlos en raras ocasiones.

Tallos

La longitud del tallo es muy variable oscilando dentro de cada especie según las condiciones ecológicas; sin embargo - pueden establecerse tamaños característicos para ciertas especies, así desde el pequeño tamaño de A.tileni, A.rupestris o A.alpina (hasta 20 cm.) al elevado de ciertos ejemplares de A.reuteri que alcanzan 1'5 m..

El tallo es generalmente erecto, con frecuencia geniculado en la base a nivel del 1º o 2º nudo. Es liso aunque excepcionalmente aparece escábrido en la porción superior, como en A.curtisii.

El número de nudos oscila de 2-5; en A.alpina, A.schleicheri y A.nebulosa de forma constante aparecen solo 2.

Hojas (fig. 1 ,D-J)

Para efectuar las medidas de los distintos órganos foliares, hay que tener en cuenta siempre la posición relativa de la hoja en el tallo: los valores que se indican en las descripciones, corresponden a los realizados en la segunda hoja del tallo (o renuevo) y la penúltima del mismo.

1.- Lámina

De longitud variable, siendo en general más largas las de las hojas basales que las superiores; en A.canina la longitud de la hoja superior puede utilizarse para diferenciarla de A.hesperica. De especial interés resulta la anchura que oscila entre los 0'3 mm. de A.curtisii hasta 10 mm. en A.juressi.

La lámina se va estrechando gradualmente hacia el ápice rematando en ápice agudo; A.juressi representa una importante excepción a esta regla, ya que posee los bordes de la lámina más o menos paralelos y sólo se atenúa en la parte superior.

Al corte transverso la lámina puede presentarse plana (A.capillaris, A.agrostiflora, A.juressi, etc.), conduplicada a convoluta (A.rupestris, A.nevadensis, A.truncatula subsp.truncatula, etc.), o ser setácea como en A.curtissi. Determinadas especies, como A.castellana, pueden presentar hojas planas o conduplicadas dependiendo de su hábitat o estado de desarrollo; en ocasiones, como ocurre en A.stolonifera var.pseudopungens la hoja es constantemente convoluta lo que está relacionado con su hábitat arenoso-salino. Se estudiará en capítulo aparte la anatomía interna de la lámina foliar así como la morfología externa de la epidermis.

La consistencia es variable desde tiernas hasta rígidas en relación a la estructura interna. La presencia de formaciones epidérmicas de tipo acúleos producen aspereza al tacto que va a variar en cada caso según tamaño y abundancia de los mismos.

El color oscila desde el verde brillante de A.capillaris al más corriente verde glauco de A.nevadensis, A.schleicheri, A.tileni, etc..

Los nervios varían en número y generalmente son muy marcados sobre todo en la cara adaxial, siendo la cara abaxial generalmente plana, si bien es también ondulada en A.alpina, A.schleicheri y A.tileni.

2.- Vaina

Muy homogénea en todo el grupo, lisa o papilosa a escasamente escábrida en la cara externa; puede sobrepasar o no --

la longitud de los nudos, no siendo este un buen carácter taxonómico.

3.- Lígula

Muy variable en morfología, desde truncada a aguda, de sigualmente denticulada a lacerada; la superficie externa siempre se presenta escábrida. La longitud, relación longitud/anchura y morfología constituyen caracteres habitualmente utilizados en la separación de algunas especies, así A.castellana tiene lígula más larga que ancha, generalmente aguda, mientras que A.cappillaris la posee más ancha que larga de obtusa a truncada.

La longitud oscila desde 0.2 mm. (A.juressi) hasta 10 mm. en A.reuteri.

En un mismo pie de planta existe una gradación en los caracteres mencionados; la longitud disminuye de arriba abajo - y en el mismo sentido varía la forma desde lanceoladas a oblongas.

Panícula (fig. 2)

A pesar de las modificaciones que sufre la panícula en su aspecto a lo largo del desarrollo floral, resulta un carácter relativamente útil para la separación de determinados grupos de especies.

La morfología de la panícula ha de ser siempre observada antes o después de la antesis, ya que durante ésta la forma resulta muy similar en todas las especies del género.

En términos generales se pueden distinguir 2 grupos de panículas:

a) De contorno lanceolado, oval-lanceolado a piramidal

como ocurre en A.castellana, A.capillaris, A.nevadensis, A.rupestris, etc.. En ocasiones al aplicarse las ramas al raquis aparece contraída y de contorno cilíndrico (A.curtisii, A.tileni, A.stolonifera). Hay que destacar el caso particular de A.juressi que además de cilíndrica y contraída es interrumpida.

En todas ellas los pedúnculos son menores o sobrepasan ligeramente el tamaño de las espiguillas estando en general aplicadas o formando ángulos muy agudos con las ramas.

b) Difusa, anchamente oval, de ramas capilares divaricadas y pedúnculos 2 ó más veces el tamaño de las espiguillas (A.truncatula, A.reuteri, A.tenerrima y A.nebulosa).

Los tamaños de las panículas son muy variables oscilando entre 3 cm. (algunos ejemplares de A.tileni, A.nebulosa, etc.) y 60 cm. en algunos individuos de A.reuteri, que es la especie con mayores tamaños encontrados. El color va desde verde pálido (A.schleicheri, A.stolonifera) a verde-violáceo o púrpura (A.canina, A.rupestris) aunque dentro de un mismo taxon se hallan diferentes gradaciones.

La ornamentación, lugar de inserción de las espiguillas en las ramas y el número de ramas en el nudo inferior de la panícula son caracteres útiles en la separación de algunos táxones.

El número de ramas en el nudo inferior oscila entre 2-12, siendo el término medio de 4-5 ramas; estas pueden disponerse patentes lo que originaría panículas piramidales, o erecto-patentes e incluso erectas y a su vez configurarían las denominadas oblongo-lanceoladas a cilíndricas.

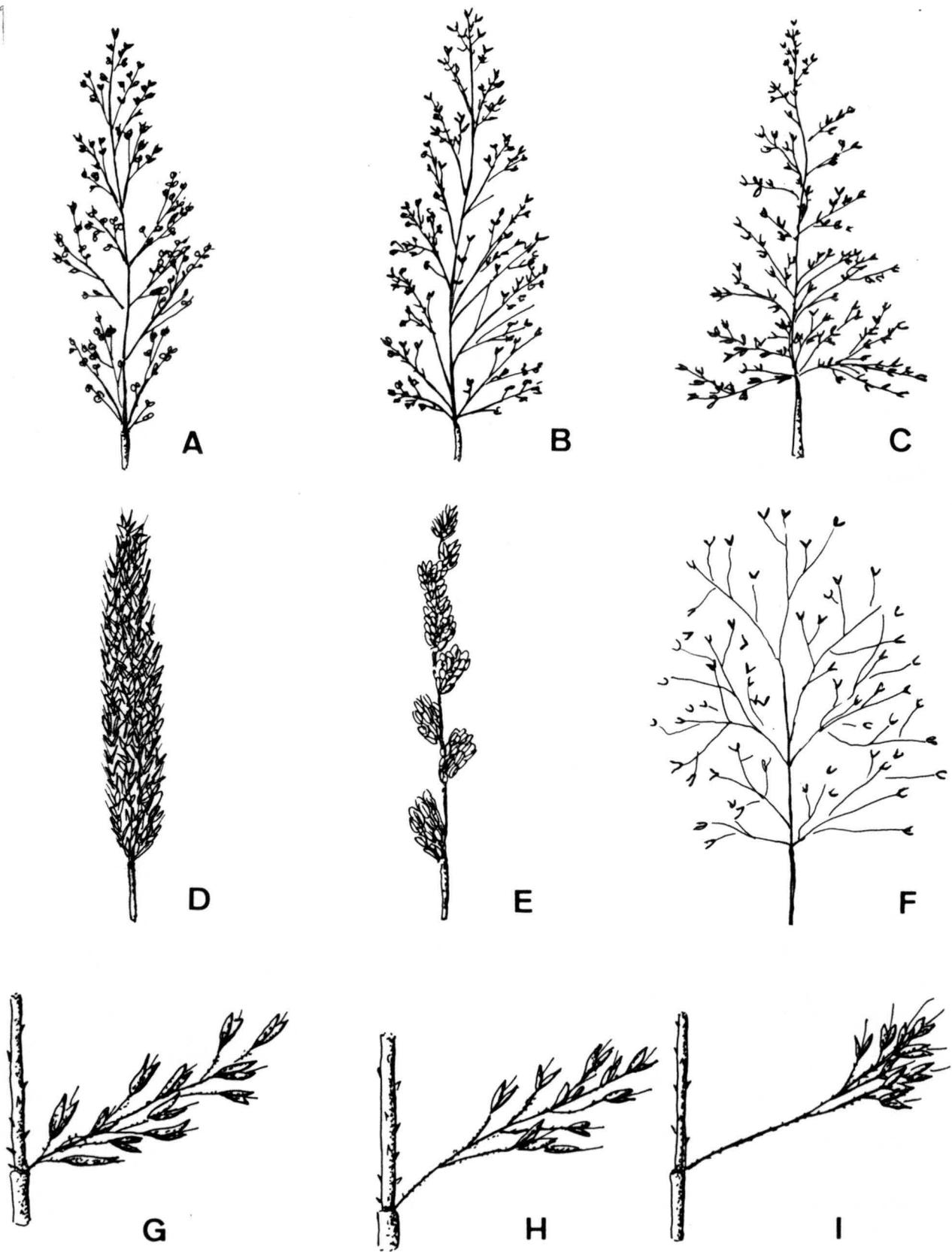


Figura 2.- Morfología de la panícula: A, lanceolada; B, oval-lanceolada; C, piramidal; D, cilíndrica contraída; E, contraída e interrumpida; F, difusa, anchamente oval. Localización de las espiguillas en las ramas: G, desde la base; H, desde la mitad superior; I, en el tercio superior.

La superficie de las ramas puede ser lisa (A.rupestris, A.truncatula) o aparecer provista de aculeos, los cuales pueden encontrarse en proporciones variables: densamente aculeoladas (A.stolonifera, A.canina) a esparcidamente aculeoladas (A.capillaris, A.nebulosa) manteniéndose en general constante para cada especie.

Respecto a la localización de las espiguillas a lo largo de las ramas, resulta un carácter variable que se utiliza para diferenciar ciertas especies; así en A.stolonifera aparecen ya desde la base, en A.capillaris, A.rupestris, etc. solo aparecen en el 1/2-1/3 superior, siendo esta disposición la más generalizada; en A.pourretii y A.nevadensis por el contrario las espiguillas se localizan sólo en el ápice de las ramas a partir del 1/3 superior (fig. 2, G-I).

El pedúnculo de las espiguillas posee forma clavada - existiendo variabilidad entre las distintas especies, por lo que la relación largo/ancho puede ser útil para diferenciar algunos táxones; A.nebulosa, A.truncatula, A.reuteri y A.tenerrima poseen dentro del género los pedúnculos más engrosados mientras que A.rupestris, A.nevadensis, A.canina, etc. los tienen casi cilíndricos.

Espiguillas (fig. 3)

Las espiguillas de las especies del género Agrostis son pequeñas en relación a otros géneros, oscilando su tamaño desde 0.8 cm. en A.tenerrima a 4.5 mm en A.schleicheri; la mayoría de las especies presentan un tamaño de 2-3 mm. (fig. 3, B).

1.- Glumas (fig. 3 ,D-F)

El tamaño coincide con el propio de la espiguilla; en -

general, las dos glumas son casi iguales (A.tileni, A.nevadensis, A.castellana, etc.), iguales (A.juressi) y desiguales (A.curtisii). La forma es muy homogénea siendo lanceolada, con ápice en general agudo, acuminado (A.alpina), ligeramente obtuso (A.tenerrima), obtuso (A.nebulosa y A.juressi), hasta truncado (A.truncatula).

Las glumas se encuentran comprimidas lateralmente presentando una quilla manifiesta a excepción de A.tenerrima y A.juressi que las tienen débilmente comprimidas o las de A.truncatula que presentan el dorso redondeado.

Es normal la presencia de acúleos en el 1/2-1/3 superior de las quillas, a excepción de A.truncatula que posee toda la superficie lisa; en las caras de las glumas aparecen con menos frecuencia pequeños acúleos que se presentan en toda la superficie en A.juressi y A.stolonifera, mientras que A.pouretii, A.rupestris, A.alpina y A.curtisii los presentan solo en la parte superior de las mismas. El borde de las glumas aparece en algunos casos denticulado (A.rupestris, A.nevadensis, A.juressi).

Las glumas son en general uninerviadas; a veces aparecen dos nervios laterales adicionales muy cortos en la gluma superior que son difíciles de observar, por lo que no se han utilizado como carácter taxonómico.

2.- Lema (fig. 3 ,G-J)

El tamaño es en general ligeramente inferior al de las glumas; son excepciones importantes A.nebulosa en la que alcanza 1/3 de la longitud de las mismas, la de A.truncatula solo llega a la mitad y en A.reuteri a los 2/3.

Casi siempre es más o menos linear estrechándose lige-

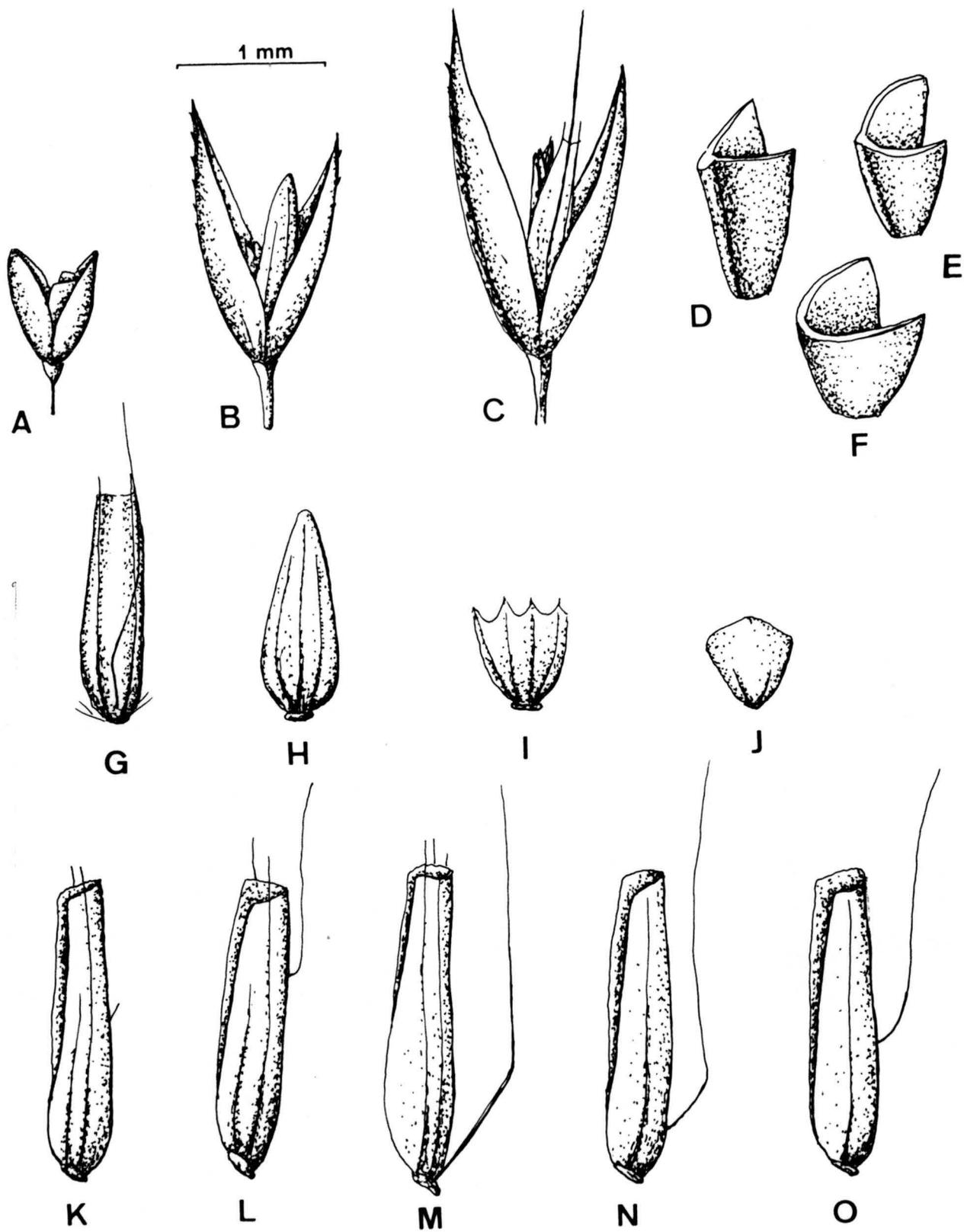


Figura 3.- Tamaño de las espiguillas: A, *A. tenerima*; B, *A. capillaris*; C, *A. schleicheri*. Tipos de glumas según su dorso: D, agullada; E, debilmente agullada; F, redondeada. Forma de la lema: G, linear-lanceolada; H, ovada; I, anchamente oval; J, trapezoidal; Lugar de inserción de la arista en la lema: K, mucrón; L, en el tercio superior; M, en la base; N, tercio inferior; O, mitad.

ramente en el ápice; en A.capillaris es ovada, carácter que la va a diferenciar de A.castellana que es una especie con la que guarda gran parentesco. En A.truncatula anchamente oval y en A.nebulosa trapezoidal.

La consistencia de la lema es membranosa y traslúcida a excepción de A.juressi que la presenta coriácea y clorofílica. El ápice es truncado, pudiendo aparecer denticulado en A.truncatula, A.rupestris, etc., u obtuso en A.capillaris y A.stolonifera.

El número de nervios oscila de 3 a 5 pudiendo prolongarse los laterales en dos setas (A.castellana, A.alpina, A.schleicheri, etc.). El nervio central puede presentar una arísta dorsal.

La superficie puede ser lisa o aparecer pequeñísimos acúleos ("pichres hairs", METCALFE, 1960) en diferente densidad: muy abundantes en A.canina, A.nevadensis, etc., ligeramente abundantes en A.capillaris, A.castellana, etc., y ausentes en A.nebulosa, A.truncatula, etc.. A.castellana puede presentar pelos relativamente largos y aplicados en la superficie externa.

La red de "Trichodium" será discutida ampliamente en el capítulo correspondiente a epidermis.

3.- Arísta (fig. 3, K-O)

Cuando se presenta, su longitud puede ser utilizada para caracterizar diversas especies; así, aparece como un corto mucrón (A.castellana, A.juressi, A.canina, etc.) o sobresaliendo ampliamente en A.pourretii, A.schleicheri, A.nevadensis, etc..

Puede ser recta o geniculada; en A.curtisii la base está fuertemente espiralada.

El punto de inserción resulta importante para separar A.pourretii con arísta que parte de la mitad superior de la lema, frente a A.curtisii, A.alpina, A.schleicheri y A.castellana que la poseen basal; el resto de los táxones aristados la presentan en la 1/2-1/3 inferior de la lema. La ausencia de arísta se mantiene constante en táxones como A.tenerrima, A.truncatula, A.reuteri, A.juressi, A.canina subsp.granatensis y A.stolonifera; sin embargo en otros como A.castellana, A.capillaris, A.hesperica, A.schraderiana, A.nebulosa, puede o no estar presente.

4.- Pálea

Tradicionalmente ha constituido el carácter más relevante para la separación de grupos de especies, sobre todo la relación pálea/lema. Es sólo visible con lupa de alta resolución en muchas especies como A.canina, A.juressi, A.rupestris, A.tileni, etc.; alcanza 1/4-1/3 de la lema en A.schleicheri, 1/2-2/5 en A.capillaris y A.castellana, 1/2-2/3 en A.stolonifera, siendo de igual longitud que la lema en A.reuteri e incluso puede sobrepasarla ligeramente en A.nebulosa.

Es binerviada y su forma oscila de oval a lanceolada, siendo interesante la morfología del ápice que va a variar desde bífido, escotado, dentado o incluso redondeado en A.stolonifera.

5.- Lodículas

Siempre se presentan en número de dos; su morfología es muy homogénea siendo el ápice agudo, salvo en A.juressi en la que se aparecen fuertemente falcadas.

El tamaño oscila entre 0.2-0.7 mm., siendo a veces muy difíciles de observar. En las especies de pálea larga alcanza -

1/2 de la longitud de ésta a excepción de A.nebulosa (solo 1/5) y A.reuteri (1/3). En las de pálea muy corta suele alcanzar el doble de la longitud de la misma.

6. Callo (fig. 4)

Es siempre redondeado y el carácter más sobresaliente es la ausencia o presencia de 2 pincales de pelos a los lados, que están muy desarrollados en A.schraderiana alcanzando más de 1/2 de la longitud de la lema. Dicha pilosidad tiene interés en la separación de A.alpina-A.schleicheri donde la segunda los tiene más desarrollados, A.castellana-A.capillaris, ausente en la última especie, etc.

7.- Anteras

En las especies peninsulares no proporcionan datos de valor taxonómico a excepción de los táxones infraespecíficos de A.rupetris cuya separación se realiza en base a este carácter. En general, el tamaño es aproximadamente la longitud de la lema excepto en A.nebulosa y A.truncatula que la superan ampliamente.

El color es amarillo-violáceo.

8.- Espiguillas anormales

Las espiguillas de Agrostis son unifloras; sin embargo en raras ocasiones aparecen en el seno de una misma especie espiguillas bifloras como en A.tileni y A.curtisii (A.setacea var. biflora presenta incluso más de 2 flores por espiguilla).

En especímenes de A.castellana, A.nevadensis, etc. se han observado glumas con un tamaño muy superior al normal, lo que, de acuerdo con PHILIPSON (1935) y WIDEN (1971), pueden co-

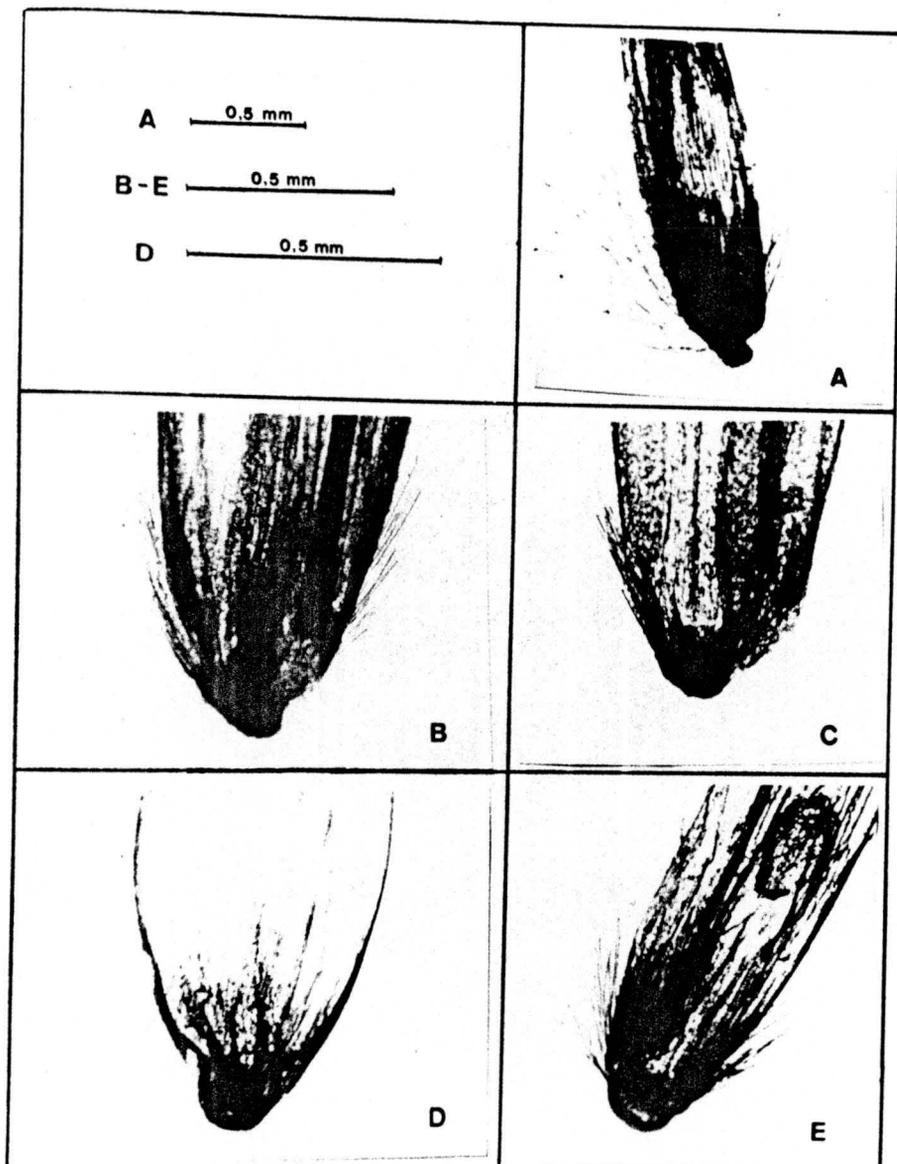


Figura 4.- Lema con callo peloso: A, A.schraderiana; B, A.schleicheri; C, A.alpina; E, A.castellana. Lema con callo glabro: D, A.capillaris.

responder a la infección del parásito Anquillina agrostis (nematodo).

Así mismo se han observado casos aislados de infección por el hongo Tilletia sphaerococca en A.capillaris, así como casos de viviparismo donde la lema y glumas se alargan apareciendo como pequeñas hojas (A.nevadensis, A.capillaris, A.castellana, - etc.). Este último fenómeno que en otras especies es utilizado como carácter sistemático (Poa, Deschampsia) en Agrostis no posee un significado taxonómico estable.

Polen

Los caracteres polínicos, que son muy homogéneos en toda la familia al tratarse de pólenes estenopalinos, pudiendo ayudar a la diferenciación de algunos táxones.

En relación a su tamaño, los valores para P varían de 22.5-41.6 micras, observándose un aumento ligado al nivel de poliploidía como en las dos razas cromosómicas de A.rupestris, en las especies A.alpina (2n=14)-A.schleicheri (2n=42), esta última con el mayor tamaño de todo el género, o el caso de A.rupestris-A.nevadensis, esta última hexaploide.

La razón P/E es 1.00-1.14 por lo que los pólenes varían de esferoidales a prolado-esferoidales, son monoporados, operculados y crasimarginados. El tamaño de poro varía de unos táxones a otros; entre las especies peninsulares; A.juressi con 1.9 micras presenta el valor más bajo, mientras A.schleicheri posee el tamaño mayor con 5.1 micras.

A.juressi no presenta engrosado el reborde del poro, - lo que la diferencia del resto de los táxones estudiados.

La ornamentación exínica puede ser insulada, microgema

da o microgranulada variando en esta última, el número de accidentes por micra cuadrada para cada uno de los táxones.

Por dedicar un capítulo aparte para este carácter no vamos a entrar en más detalles que serán discutidos con posterioridad.

Cariópside

Es de forma elíptica, con superficie lisa a excepción del de A.nebulosa que posee unos engrosamientos transversales y el de A.truncatula que presenta la superficie papilosa.

El tamaño es de aproximadamente 1 mm..

Fenología

El período de floración es diferente según se trate de especies anuales o perennes; las primeras florecen en Mayo y -- principios de Junio mientras que las perennes lo hacen en Junio - Julio incluso en Agosto. Las especies de alta montaña pueden - continuar la floración hasta entrado Septiembre.

Caracteres citotaxonómicos

El número básico de las especies del género Agrostis es $x=7$, estando presentes en los táxones peninsulares los niveles diploides ($2n=14$), tetraploides ($2n=28$) y hexaploides ($2n=42$). Dichos niveles tienen una importancia taxonómica muy relevante, encontrándonos con especies paleopoliploides como A.stolonifera, A.capillaris y A.castellana, así como otras, A.schleicheri, A.hesperica y A.nevadensis que son poliploides relacionadas con especies diploides actuales.

Las especies de Agrostis, independientemente de su nivel de ploidía, poseen en general constricciones secundarias --

que dan origen a satélites de considerables dimensiones, así como a pseudosatélites intercalares.

Según la posición del centrómero o constricción primaria existen cromosomas M, m y sm, donde el centrómero se localiza en el punto medio (M), región mediana (m) y submediana (sm) lo que origina fórmulas cromosómicas diferenciables de unos taxones a otros. En las Agrostis peninsulares la asimetría del cariótipo, que consecuentemente se deriva de dichos tipos cromosómicos, es muy estable siendo de tipo A1, aunque A.nebulosa posee uno de los cariótipos más "asimétricos".

La existencia de cromosomas accesorios es muy destacable en este género; suelen presentar un elevado tamaño y son -- subtelocéntricos o submetacéntricos encontrándose en A.curtisii hasta 4 accesorios subtelocéntricos.

Por último, las especies estudiadas, tanto diploides -- como poliploides, presentan meiosis con formación de bivalentes, lo que supone un amplio proceso de diploidización.

Se dedica un capítulo aparte para el estudio y valor -- de estos caracteres en la taxonomía del género.

Geografía y biogeografía

La historia evolutiva de un taxon va a venir dada en muchas ocasiones por su corología; de ahí el interés que tiene dicha disciplina como auxiliar de la taxonomía.

A pesar de ser el género Agrostis cosmopolita, las especies que alcanzan la Península Ibérica son fundamentalmente -- euroasiáticas y mediterráneas; incluso algunas de ellas son endémicas de la Península o nevado-rifeñas. El área restringida -- puede ser suficiente para diferenciar especies como A.nevadensis, endemismo nevado-rifeño, a la que se ha confundido con A.tileni

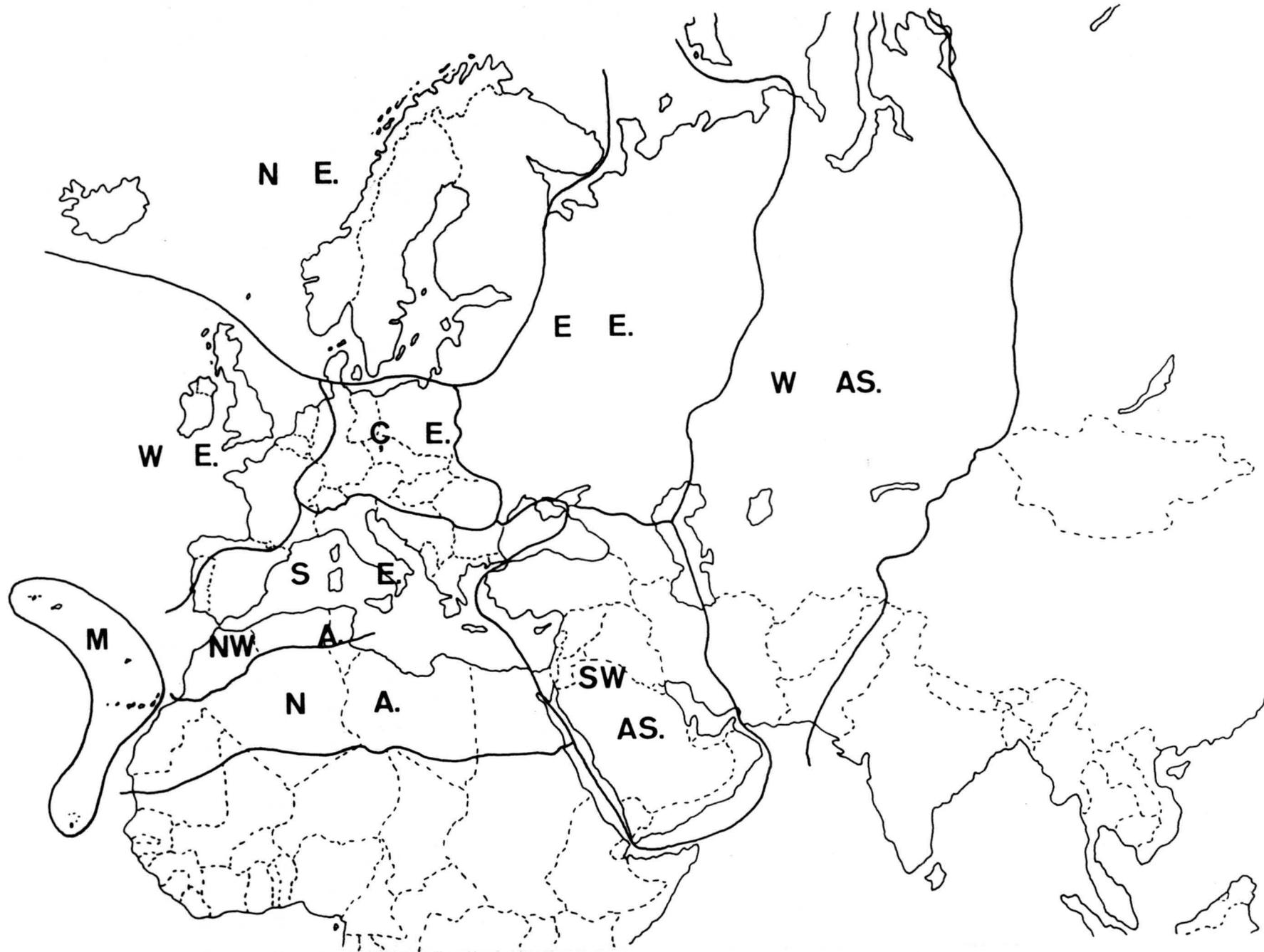
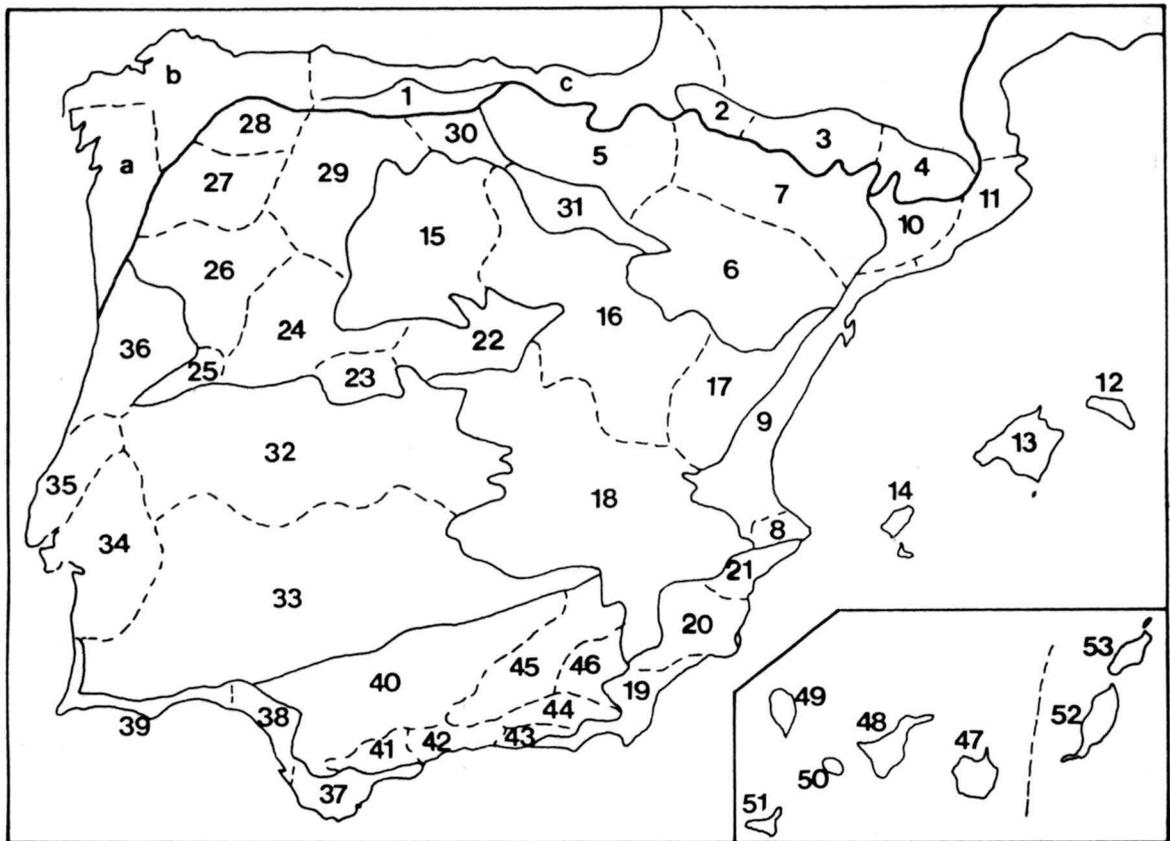


Figura 5.- Sectorización geográfica utilizada en la descripción de las especies.



Figura 6.- Regiones biogeográficas aludidas en la descripción de las especies.



A. Región EUROSIBERIANA - Provincia Atlántica: a. Galaico-portugués. b. Galaico-asturiano, c. Cántabro-euskaldún. Provincia Orocantábrica: 1. Orocantábrico. Provincia Pirenáica: 2. Pirenaico occidental, 3. Pirenaico central, 4. Pirenaico oriental. B. Región MEDITERRANEA - Superprovincia Mediterráneo-iberolevantina (5-21) - Provincia Aragonesa: 5. Riojano-estellés, 6. Bárdenas y Monegros, 7. Montano-aragonés. Provincia Catalano-valenciano-provenzal-balear. 8. Valenciano meridional, 9. Valenciano-tarraconense, 10. Berguedano-penedés, 11. Vallesano-empordanés, 12. Menorquín, 13. Mallorquín, 14. Ibicenco. Provincia Castellano-maestrazgo-mañehga: 15. Castellano duriense, 16. Celtibérico-alcarreño, 17. Maestracense, 18. Manchego. Provincia Murciano-almeriense. 19. Almeriense, 20. Murciano, 21. Alicantino. Superprovincia Mediterráneo-iberoatlántica (22-46) Provincia Carpetano-ibérico-leonesa: 22. Guadarrámico, 23. Bejarano-gredense, 24. Salmantino, 25. Estellense, 26. Lusitano duriense, 27. Orensano-sanabriense, 28. Berciano-ancarense, 29. Maragato-leonés, 30. Campurriano-leonés, 31. Ibérico-soriano. Provincia Luso-extremadurens: 32. Toledano-tagano, 33. Mariánico-monchiquense, 34. Tagano-sadense, 35. Divisorio portugués, 36. Beirense litoral. Provincia Gaditano-onubo-algarviense: 37. Gaditano, 38. Onubense litoral, 39. Algarviense. Provincia Bética: 40. Hispalense, 41. Rondeño, 42. Malacitano-almijarens, 43. Alpujarrógadorense, 44. Nevadense, 45. Subbético, 46. Guadiciano-bacense. C. Región MACARONESICA - Provincia Canaria occidental: 47. Grancanario, 48. Tinerfeño, 49. Palmero, 50. Gomero, 51. Herreño. Provincia Canaria Oriental: 52. Majorero, 53. Lanzaroteño.

Figura 7.- Provincias y sectores corológicos de la Península Ibérica, RIVAS MARTINEZ & al. (1977).

de las montañas del noroeste de la Península; áreas de distribución tan disyunta pueden facilitar en ocasiones la identificación de dichos táxones aún sin utilizar sus caracteres morfológicos. El área de distribución amplia de un taxon va a proporcionar una enorme variabilidad morfológica y génica que posibilitará la especiación en áreas determinadas como en el caso del grupo de A.canina que en nuestra Península originó el taxon tetraploide del norte y noroeste de la misma (A.hesperica) o la boreal A.vinealis.

Para las indicaciones geográficas de las especies hemos utilizado el mapa de la figura 5 , cuya confección se debe al profesor CABEZUDO y para la biogeografía el de la figura 6 .

Por último, en la Península Ibérica hemos seguido la sectorización propuesta por RIVAS MARTINEZ & al.(1977),(fig.7), con las modificaciones de SALVO & CABEZUDO (1984) para Andalucía.

Ecología y fitosociología

El comportamiento ecológico o la posición fitosociológica de un taxon son caracteres que cada vez están siendo más utilizados para comprender el nivel taxonómico de muchos táxones.

Las especies de Agrostis son principalmente silicícolas y componentes de prados en el sentido más amplio; sin embargo existen excepciones importantes como en el caso de A.nebulosa que prefiere un sustrato rico en bases, o A.schleicheri que en muchas de sus poblaciones invade las paredes rezumantes siempre calizas. En la Península Ibérica se presentan igualmente táxones de una elevada amplitud ecológica como es el caso de A.capillaris que vive sobre suelos profundos y húmedos y que como indica WIDEN (1971) puede habitar en cualquier tipo de comunidades al comportarse en muchos casos como arvense.

A pesar de las excepciones, las especies peninsulares de Agrostis presentan un encuadre fitosociológico bien delimitado y son características de niveles sintaxonómicos superiores.

Creemos conveniente realizar un esquema sintaxonómico de las comunidades en las que habitan nuestros táxones con el fin de no cansar al lector repitiendo en cada apartado dichos encuadres.

Clase Molinio-Arrhenatheretea R.Tx. 1937

Orden Arrhenatheretalia Paw. 1928

Orden Agrostietalia castellanæ Rivas Goday 1957

Alianza Agrostion castellanæ Rivas Goday (1957) em.
Rivas Goday & Rivas Martínez 1963

Alianza Agrostion pourretii Rivas Goday 1957

Orden Holoschoenetalia Br.Bl. (1931)1937

Alianza Deschampsion mediae Br.Bl. (1947)1952

Alianza Brizo-Holoschoenion Rivas Goday & Borja 1961

Clase Juncetea trifidii Hadac & Klina 1944

Orden Festucetalia indigestæ Rivas Goday & Rivas Martínez
in Rivas Martínez 1963

Alianza Minuartio-Festucion indigestæ Rivas Martínez
1963

Alianza Thymion serpilloidis Rivas Martínez 1963

Clase Sedo-Scleranthetea Br.Bl. 1955 em. Th.Müller 1961

Orden Sedo-Scleranthetalia Br.Bl. 1955

Alianza Sedion pirenaici R.Tx. 1958

Clase Elyno-Seslerietea Br.Bl. 1948

Orden Seslerietalia variae Br.Bl. in Br.Bl. & Jenny 1926

Clase Scheuchzerio-Caricetea fuscae (Nordhagen, 1936)R.Tx. 1937

Orden Caricetalia fuscae Koch 1926

Alianza Caricion intricatae Quezel 1951

Alianza Caricion canescente-fuscae (V.Koch, 1926)--
Nordhagen 1937

Clase Calluno-Ulicetea Br.Bl. & Tx. 1943

Orden Calluno-Ulicetalia (Quantin 1935) R.Tx. 1937 em. Rivas
Martínez 1979

Alianza Ulicion minoris P.Duving 1944

Alianza Ericion umbellatae Br.Bl., P.Silva, Rozeira
& Fontes ampl. Rivas Martínez 1979

Alianza Calluno-Genistion pilosae P.Duving (1944) 1946

Clase Tuberarietea guttatae Br.Bl. (1940) 1952

Orden Malcomietalia Rivas Goday 1957

Alianza Anthyllido-Malcomion lacerae (Rivas Goday,
1957) Rivas Martínez 1978

Alianza Corynephoru-Malcomion patulae Rivas Goday
1957

Orden Tuberarietalia guttatae Br.Bl. 1940 em. Rivas Martínez
1940 em. Rivas Martínez 1978

Alianza Thero-Airion R.Tx. 1951 em. Rivas Martínez
1978

Clase Stellarietea mediae (Br.Bl. 1931) R.Tx., Lohmeyer & Preising
1950

Orden Brometalia rubenti-tectori Rivas Martínez & Izco 1977

ESTUDIO PALINOLOGICO

CONSIDERACIONES PREVIAS

Son muy pocos los trabajos que sobre el polen de algún género determinado de gramíneas se han realizado hasta la actualidad; sin embargo el polen de las Poaceae si que ha sido analizado con relativa profusión, dado su carácter alergénico, por médicos y especialistas en alergias.

El hecho de que las Poáceas sea una familia típicamente anemógama productora de polen en grandes cantidades que puede permanecer en la atmósfera durante largo tiempo en suspensión, así como la posesión de sustancias activas como ciertas proteínas y glucoproteínas, son caracteres que la hacen responsable de gran parte de las alergias que se producen.

Lo que se conoce como "fiebre del heno" o "polinosis" es un fenómeno de tipo alérgico que se origina por la reacción anafiláctica que producen en el cuerpo humano las proteínas o glucoproteínas que presenta el polen en la intina (KNOX & HESLOP HARRISON, 1969); esta capa contiene, así mismo, celulosa como componente esencial, sustancias pécticas, calosa, otros polisacáridos diferentes a la celulosa y enzimas. Los últimos descubrimientos han puesto de manifiesto que las proteínas se encuen

tran más concentradas bajo las aperturas, apareciendo la intina en estos lugares más estratificada y sería aquí donde se producirían los antígenos alergógenos (KNOX & HESLOP-HARRISON, 1969; KNOX, 1973; cf. DOMINGUEZ & al., 1984).

IZCO, LADERO & SAENZ (1972) realizan un estudio de algunas especies alergógenas e indican la importancia de conocer el vegetal productor del polen, su ecología y corología para presuponer su existencia y la de su polen. Las especies de Poáceas estudiadas por estos autores se reducen a Avena sterilis L., Dactylis glomerata L. var. glomerata, Lolium rigidum Gaud. y Zea mays L..

IZCO & SAENZ (1976) publican una serie de láminas de pólenes alergógenos, donde además de realizar una descripción del grano añaden el nombre vulgar y descripción del taxon, floración, hábitat y distribución. En concreto, estudian las siguientes especies de Poáceas:

Dactylis glomerata L.

Poa pratensis L.

Alopecurus pratensis L.

Anthoxantum odoratum L.

Secale cereale L.

Triticum sativum L.

Hordeum vulgare L.

Avena sativa L.

Lolium rigidum Gaud.

Phleum pratense L.

Holcus lanatus L.

Festuca pratensis Huds.

Cynosurus cristatus L.

Bromus mollis L.

Agrostis alba L.

Zea mays L.

Arrhenatherum elatius (L.) Beauv. ex J. & C. Presl.

SAENZ (1978) expone, además de los caracteres que ya - hemos referido anteriormente para que un polen sea alergénico, que el palinomorfo flote fácilmente en el viento por lo cual su tamaño ha de estar entre 18 y 60 micras aproximadamente, pues - dentro de estas medidas está poco sujeto a la gravedad y se des- plaza fácilmente en la atmósfera. Estudia una serie de táxones pertenecientes a diferentes grupos vegetales; de todas las fa- milias indicadas, dedica un especial interés a las gramíneas al destacar unas 21 especies como productoras de polen alergénico.

DOMINGUEZ, UBERA & GALAN (1984) estudian el polen aler- geno de Córdoba y al referirse a las Gramíneas comentan: "todos los autores coinciden en que esta familia en conjunto es la cau- sante de la mayoría de las polinosis que sufre el hombre".

Los resultados obtenidos por STANLEY & LINSKENS (1974) indican que las especies de un mismo género pueden presentar - distinta capacidad alergógena; así Avena fatua y Poa pratensis producen respuestas alérgicas fuertes, mientras Avena sativa y Poa annua apenas causan polinosis.

Se podrían destacar como las más alergógenas a Dacty- lis glomerata, Lolium rigidum, L. perenne, Phleum pratense y Cy nodon dactylon.

A pesar de la peculiar morfología que presenta el po- len de las Poaceae, el investigador se encuentra con el incon- veniente de su similitud morfológica al ser una familia esteng

palina; sin embargo se pueden encontrar características diferenciales entre las distintas especies que la configuran, así FIRBAS (1937) en base a estos caracteres establece los fundamentos para una clasificación e indica que a menudo es posible distinguir el polen de las gramíneas cultivadas (cereales) de las silvestres. La posibilidad de identificar el polen de las gramíneas no solo entre géneros sino también entre especies se ha demostrado por una investigación del material polínico de Svalöv (Suecia) en diferentes razas de cereales comunes (ERDTMAN, 1969).

Existen otros intentos de clasificación en base al tamaño y forma como la de WOODHOUSE (1935) que no se puede considerar definitiva (PLA DALMAU, 1957) dadas las irregularidades que se observan en los tamaños polínicos de las gramíneas; o la de KOUPRIANOVA (1945) que los clasifica según la forma en: esféricas, ovoidales u elipsoidales.

PLA DALMAU (1957) realiza un estudio de varias especies de esta familia y analiza sus caracteres generales en base a los datos que en esa época se conocían y hace incapié en algunos aspectos. Así, expone que a pesar de que se haya indicado que los granos de polen son más o menos esféricos, no todos presentan esta forma, encontrándose otros que derivan de la forma elíptica e incluso de la ovoidea y considera a estas últimas formas producto de la evolución de las especies, apareciendo especialmente en plantas cultivadas.

Con relación al tamaño, indica la existencia de granos de 22 micras a 100 micras; ya KOUPRIANOVA (1945) opinaba que los granos de polen de las especies silvestres apenas sobrepasan las 35 micras, llegando raramente a las 40, mientras

que las especies cultivadas presentan tamaños de 35 a 60 micras, incluso algunas como el maíz más de 100 micras. Sin embargo -- nuestras experiencias en Agrostis indican la existencia en especies silvestres, de granos de 19 micras hasta 46 micras; lo que sí compartimos es la idea de la influencia de la poliploidía en el tamaño polínico.

Lo que caracteriza a los granos de polen de esta familia es ser monoporados y presentar un reborde anular prominente de origen exínico, este reborde según KOUPRIANOVA (1945) se debe a un robustecimiento de un tercer estrato que llama mesoexina; PLA DALMAU (1957) piensa que no afecta a la sexina ni a la endexina y ERDTMAN (1969) lo interpreta como formado por ectonexina. Este reborde se hace menos perceptible en los pólenes de mayor tamaño.

El interior del poro se encuentra cubierto por una -- membrana incolora donde flota el opérculo, dispuesto en posición central, dejando un margen alrededor. PLA DALMAU (l.c.) -- destaca que en ocasiones el opérculo no es de una sola pieza -- sino por el contrario se halla compuesto por varios corpúsculos.

J. ROWLEY (in ERDTMAN, 1969) pone de manifiesto que la subfamilia más pequeña de Poaceas, las Micrairoideae representada por una rara especie que habita en reducidas áreas de las -- montañas de Queensland (Australia), se diferencia del resto de -- las gramíneas por presentar el margen del poro con una protuberancia hacia el interior del grano en lugar de elevarse en la superficie.

La disposición del poro varía de unos grupos a otros y parece ser que los esféricos tienen el poro en el polo basal

(PLA DALMAU, l.c.), los otros pueden presentarlo en la región basal, lateral o distantes del polo basal; el desplazamiento es otra señal de evolución.

El tamaño del poro es variable y para PLA DALMAU (1957) en las especies silvestres no sobrepasan las 4 micras de diámetro, mientras que en las cultivadas puede llegar a 14. Para KOU PRIANOVA (1945) en las gramíneas silvestres el poro es de 2 micras y en las cultivadas es de 7. Nosotros hemos hallado tamaños ligeramente mayores para las especies silvestres estudiadas, de más de 5 micras.

Con relación a la superficie exínica, ésta es más o menos escábrida, siendo considerados los granos con exina reticulada como muy primitivos, ya que la ornamentación va a dificultar la dispersión de los granos por el viento.

PLA DALMAU (1957) destaca la existencia de granos con superficie escabrosa, tosca, punteada o granuloide y en algunos casos, aparece como algo areolada, siendo causa de estas apariencias la estructura pilada de la endosexina. ERDTMAN (1971) hace referencia al tamaño de la sexina y nexina indicando que ambas son igual de delgadas con la superficie pilada o reticulada y algunas veces tegilada.

PLA DALMAU (1957) estudia 21 especies de gramíneas separándolas en 2 grupos.

1.- Granos de forma prolada o prolado-esferoidal.

Incluye a:

Andropogon hirtum L.

Avena fatua L.

Bromus erectus Huds.

Bromus matritensis L.

Secale cereale L.
Triticum monococcum L.
Triticum vulgare Vill.
Zea mays L.

2.- Granos de forma esferoidal.

Incluye a:

Aegilops ovata L.
Alopecurus pratensis L.
Andropogon contortus L.
Briza maxima L.
Bromus mollis L.
Calamagrostis epigeios Rth.
Digitaria paspaloides L.
Hordeum murinum L.
Lolium temulentum L.
Panicum miliaceum L.
Phleum pratense L.
Poa annua L.
Poa pratensis L.

Así como Triticum monococcum con granos prolado-esferoidales y esferoidales, y Bromus erectus, prolados y esferoidales.

Con relación a las especies del género Agrostis son muy pocos los datos que poseemos, por lo que todas las conclusiones que hemos obtenido han sido en base a nuestras propias observaciones.

PHILIPSON (1937:148) expone una tabla donde analiza los tamaños de los granos de polen para varias especies de este género:

<u>A.setacea</u>	1.8-2.8 micras
<u>A.canina</u>	1.8-2.8 micras
<u>A.tenuis</u>	2.4-3.4 micras
<u>A.gigantea</u>	3.4-4.6 micras
<u>A.stolonifera</u>	3.4-4.6 micras
<u>A.semiverticillata</u>	2.4-3.4 micras

Evidentemente estas medidas son excesivamente pequeñas, por lo que creemos que está basado en un error y habría que -- aumentar en 10 unidades cada una de ellas.

BJORKMAN (1960) solamente hace referencia al taxón A. rupestris, donde expone la relación entre el tamaño polínico y el número cromosómico, de forma que para las 5 poblaciones diploides establece un valor de 21.90 ± 0.29 a 24.20 ± 0.38 , para las dos poblaciones con $2n=21$, 24 de 20 ± 0.34 a 26.17 ± 0.38 y para las 8 poblaciones tetraploides de 26.27 ± 0.27 a 29.37 ± 0.28 . (cada unidad equivale a 1.7 micras). Dichas medidas han sido realizadas con pólenes no-acetolizados.

WIDEN (1971) hace referencia al diámetro de los granos de polen, indicando que un aumento en tamaño va a venir condicionado a un incremento en el número cromosómico de las especies poliploides del género. Además comenta los datos obtenidos por SOKOSLOSKAJA (1955, 1962) que encuentra diferentes diámetros sin que halla solapamiento entre las especies A.canina, A.trinii y A.mertensis, así como para A.alba y A.alba var.gigantea, las cuales representan dos diferentes series poliploides.

Estos datos de SOKOSLOSKAJA (1955, 1962) no están muy de acuerdo con los de PHILIPSON (1937) antes expuestos, ya que este autor no indica diferencia de tamaños entre A.stolonifera y A.gigantea aunque sí marca una diferencia para A.canina y A.

capillaris.

IZCO & SAENZ (1976) entre las especies descritas como alergógenas citan a A.alba L. y describen su polen como esferoidal, algo piriforme, de unas 50 micras de diámetro ecuatorial, monoporado con el poro operculado y rodeado de un engrosamiento anular; tectado, la capa supratectal está formada por pequeñas verrugas compuestas que, aunque compactas, dejan entre sí unos espacios por los que se observan los poros que perforan el tectum. La disposición de las verrugas es rugulada.

En el marco de la presente tesis doctoral ROMERO & BLANCA (1983) mostraron el valor de los caracteres polínicos en la taxonomía de Agrostis; para ello se analizaron 10 táxones y se puso de manifiesto la importancia del tamaño polínico y la ornamentación de la exina (vista a M.E.B.) para separar algunos de los táxones estudiados.

MATERIAL Y METODOS

La metodología seguida ha sido la iniciada en nuestro Departamento por BLANCA (1980).

Para estudiar el polen puede utilizarse material seco guardado en herbario o fresco recogido directamente en el campo en el seno de poblaciones homogéneas de un mismo taxon.

Si se trata de polen fresco, es preciso identificar - la población vegetal que vaya a ser utilizada, guardando ejemplares completos de la planta para ulteriores verificaciones, así como anotando cuidadosamente todos los datos de recolección: número, fecha, localidad, recolector.

La recolección debe hacerse antes de la dehiscencia - de las anteras, siendo conveniente el que coincida inmediatamente antes de la apertura natural de las mismas para garantizar una madurez adecuada de los granos.

En el caso que nos ocupa se procede a la disección de las flores con ayuda de lupa binocular; para separar el polen de los restos vegetales que lo acompañan, se pasa por tamices de mallas variables según el tamaño de los granos.

Si no se estudia el material inmediatamente, se pueden introducir las anteras en frascos con ácido acético glacial, -

en donde pueden guardarse indefinidamente.

El polen puede ser observado en primer lugar al natural, para lo cual se monta sobre un portaobjetos con una gota de xilol y se coloca un cubreobjetos. El xilol es una sustancia mínimo de formante y que por otra parte disuelve bien las sustancias grasas que pueden existir en la superficie del grano. El inconveniente de las preparaciones de este tipo es que no pueden conser varse.

TINCION

El polen al natural puede ser posteriormente teñido. Se tiende, como norma general, a que la tinción embeba y deforme lo menos posible los granos.

Como colorantes aconsejables para teñir granos de polen deben considerarse preferentemente la fucsina básica y el verde de metilo, ambos en soluciones hidroalcohólicas glicerizadas (- glicerina 15 gr., alcohol de 96º, 30 cc., agua destilada, 45 cc. y c.s. de solución saturada de colorante). Decimos que deben con siderarse con preferencia porque colorean muy bien la exina y - la intina queda casi incolora y muy refringente.

Para realizar las coloraciones referidas, basta con depo sitar el polen sobre el porta, agregar una gota de colorante y - colocar el cubre; esperar unos minutos antes de la observación - microscópica.

Si deseamos conservar la preparación teñida con uno de estos colorantes, se puede utilizar una técnica bastante simple que consiste en añadir cantidad suficiente del colorante en so- lución alcohólica a glicerogelatina calentada previamente a unos 50º C (para la preparación de la glicerogelatina véase más ade-

lante). Se toma una gota de glicerogelatina al verde de metilo y se pone sobre un porta, se depositan los granos de polen, se coloca el cubreobjetos y se pasa por la llama; a continuación se bordea la preparación con parafina.

ACETOLISIS

ERDTMAN recomienda el método llamado "acetolisis", mediante el cual la exina queda limpia y los detalles de ornamentación muy nitidos. Este método, además de eliminar estructuras interesantes como la intina, deforma algo los granos de polen; sin embargo, para examinar el material polínico se necesita -- que la preparación esté lo más limpia posible; las materias -- que acompañan al polen, bien sea procedente de herbario o fresco, son generalmente restos vegetales cuya composición principal es la celulosa, que se destruye con el líquido acetolítico. Por esta causa la acetolisis es uno de los mejores métodos de laboratorio para purificar las muestras.

De todas formas, la acetolisis se ha impuesto como método para el estudio de los granos de polen, hasta tal punto -- que se ha acordado que todas las mediciones de los parámetros se realicen en granos de polen acetolizados.

La técnica de la acetolisis según ERDTMAN (1969), tomada de SAENZ DE RIVAS (1978) consiste en:

- 1.- El material polinífero se suspende en ácido acético glacial, se centrifuga y decanta.
- 2.- Se prepara el líquido acetolítico necesario añadiendo lentamente en una probeta una parte de ácido sulfúrico concentrado a nueve partes de anhídrido acético puro. Se añaden 5 ml. de esta mezcla a cada tubo de centrífuga que contiene el material --

polinífero.

- 3.- Se pasan los tubos a un baño de agua y se calienta hasta ebullición; hay que tener la precaución de que el líquido acetolítico no salte sobre el agua del baño, pues el agua caliente lo proyectaría hacia arriba. Remover con varilla de vidrio durante todo el tratamiento. Se dejan 5 minutos después - de que se alcance la ebullición del agua; posteriormente se dejan enfriar y los tubos se llevan a la centrífuga. La velocidad de rotación no es necesario que exceda las 2500 r.p.m.. Después se decanta con precaución, ya que el líquido es corrosivo.
- 4.- Se añaden 5 cc. de agua destilada, se agita, centrifuga y se repite el lavado dos o tres veces.
- 5.- Se añaden unos 3 cc. de mezcla de glicerina y agua a partes iguales. A los 15 minutos se centrifuga, decanta y se mantienen los tubos con el sedimento polinífero boca abajo sobre un papel de filtro de 2 a 24 horas.

Cuando la cantidad de material polinífero era muy pequeña hemos utilizado el siguiente micrométodo de acetolisis - preconizado por AVETISSIAN (1950): las anteras se ponen sobre un porta, se echan unas gotas del líquido acetolítico y se deja unos minutos; el saco polínico se escindiré y con una aguja enmangada podemos retirar los restos de las anteras. Se calienta el porta suavemente a la llama y se controla la coloración marrón mediante lupa binocular; posteriormente se añade una gota de alcohol y con papel de filtro se elimina la orla aceitosa.

En cualquier caso, se procede posteriormente al montaje de los granos de polen en glicerogelatina.

MONTAJE DE LA PREPARACION

La glicerogelatina que hemos utilizado se ha preparado del siguiente modo: 7 gr. de gelatina se cortan en trocitos y se ponen en 42 cc. de agua destilada durante dos horas para permitir que se hinche. A continuación, agitando constantemente, se añaden 50 grs. de glicerina concentrada y 0.5 grs. de fenol cristalizado. Se calienta suavemente durante 15 minutos; se filtra sobre lana de vidrio mojada.

El montaje de las preparaciones para microscopio óptico se realiza de la siguiente manera: se coloca un trocito de gelatina glicerinada al estado sólido sobre un porta bien limpio y desengrasado; con un asa de platino se toma el polen acetolizado del tubo de centrífuga y se deposita sobre el trozo de gelatina. Se coloca un cubre bien limpio sin intentar aplastar y se pasa por la llama dejando que la glicerogelatina se extienda. A continuación se calienta parafina y con una varilla de vidrio se ponen gotas en el borde del cubre hasta que rellene el contenido del mismo; la parafina excedente se elimina con una cuchilla y se limpia con xilol.

Se hicieron 3 preparaciones de este tipo por cada tubo de centrífuga, a las que se etiquetó reseñando: nombre del herbario, familia, género, especie, autor, localidad, fecha de recogida de la planta testigo, recolector y número de registro.

Una vez obtenidas las preparaciones es conveniente esperar algún tiempo, quince días como mínimo, antes de su observación al microscopio óptico, para evitar el ligero cambio de

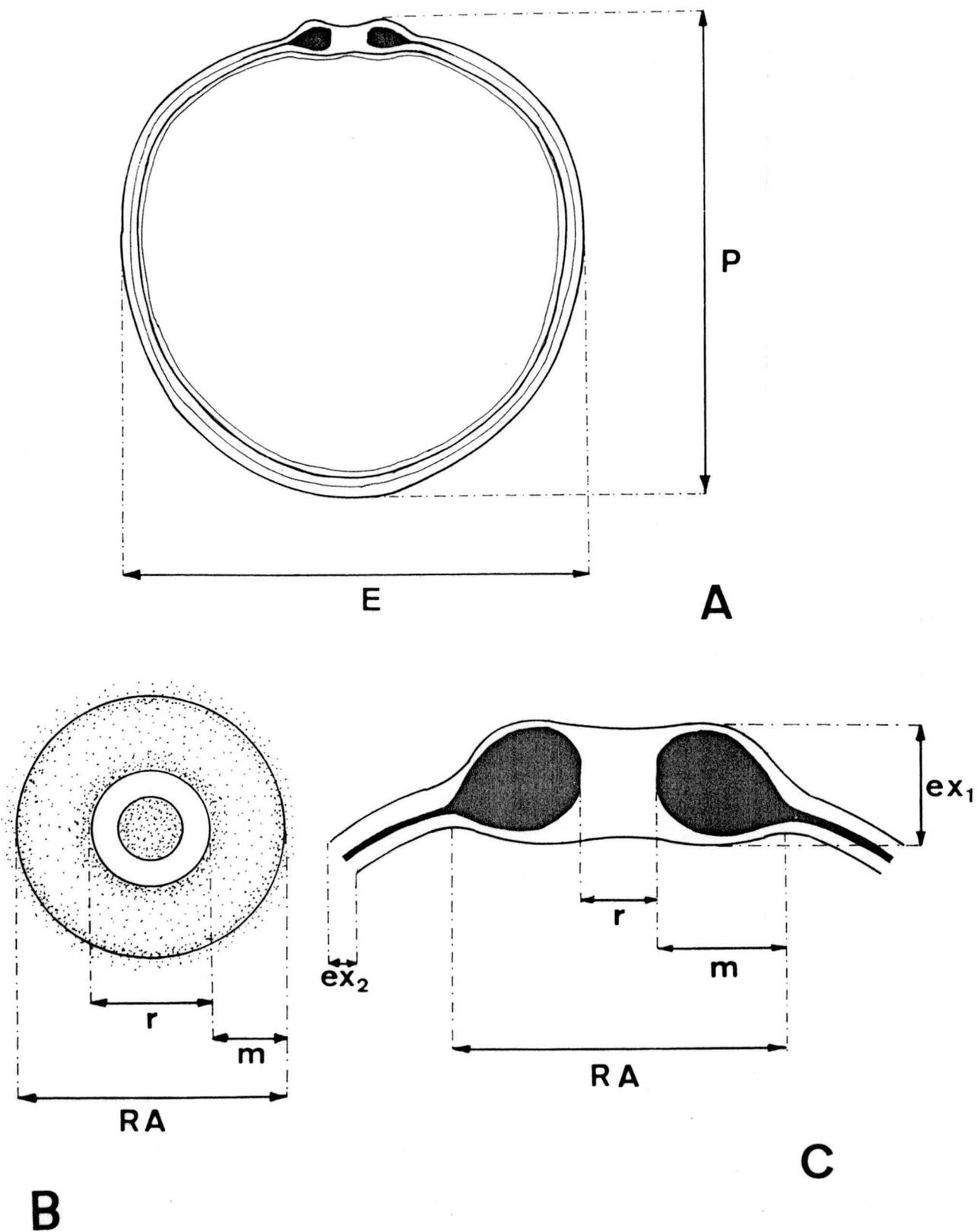


Figura 8.- Parámetros utilizados en la descripción de los pólenes: A, corte óptico del grano; B, zona apertural en visión superficial; C, zona apertural en corte óptico.

de volumen debido a la imbibición en el medio de montaje. Los granos de polen acetolizados se observan con claridad y como - ya hemos dicho, las medidas se han normalizado precisamente sobre este método.

MICROSCOPIA OPTICA

Los caracteres que hemos utilizado para la descripción mediante el microscopio óptico son (fig. 8):

P, longitud polar.

E, anchura ecuatorial

Ambos parámetros se han medido en corte óptico meridiano.

RA, diámetro del conjunto apertural con engrosamiento exínico incluido.

r, diámetro del poro.

m, anchura del reborde marginal de la apertura.

ex₁, grosor de la exina en el reborde marginal de la apertura.

ex₂, grosor de la exina del grano.

El tamaño del opérculo se ha omitido, al no poderse medir en casi ningún caso por desprenderse al ser sometido el polen al proceso acetolítico.

El número de medidas realizadas es de 30 por cada carácter de las cuales se ha obtenido la media y la desviación típica. Para reconocer la homogeneidad de una muestra ha de hallarse la curva de variabilidad de P y E, pues en el caso de que dicha curva presente dos máximos puede ser indicio de que el polen sea heterogéneo, tal vez debido a un origen híbrido.

Así mismo los parámetros característicos P y E se han sometido a un tratamiento numérico-estadístico del que hablaremos más adelante.

MICROSCOPIA ELECTRONICA

Los estudios se han realizado sobre el polen al natural, ya que con el material acetolizado, se producía la ruptura de las paredes polínicas cuando incidían los haces de electrones sobre la muestra.

La técnica utilizada ha sido la siguiente: se coloca directamente el material polínico en el portaobjetos especial del M.E.B. con un adhesivo cualquiera; nosotros hemos utilizado un fixo adherente por ambas caras en unos casos, en otros un fixo especial metalizado adherente por una sola cara y que fijábamos al portaobjetos especial mediante plata coloidal y por último fijando al porta objetos, con plata coloidal, un pequeño cubreobjetos de vidrio sobre el que depositábamos los granos. A continuación se sombrea la muestra con una película de oro en alto vacío y seguidamente se procede a la observación en el M.E.B.

Se han utilizado dos microscopios:

- a) Facultad de Ciencias de la Universidad de Córdoba.
- b) Departamento de Histología de la Facultad de Medicina de Granada.

Es conveniente puntualizar que los parámetros se miden todos al microscopio óptico, debido a que las manipulaciones a que ha de someterse el material para ser metalizado, como es el alto vacío, alteran su forma, excepto los recuentos realizados en las esculturas exínicas (fig.9) que por estar en el límite de resolución del microscopio óptico, han tenido que medirse -

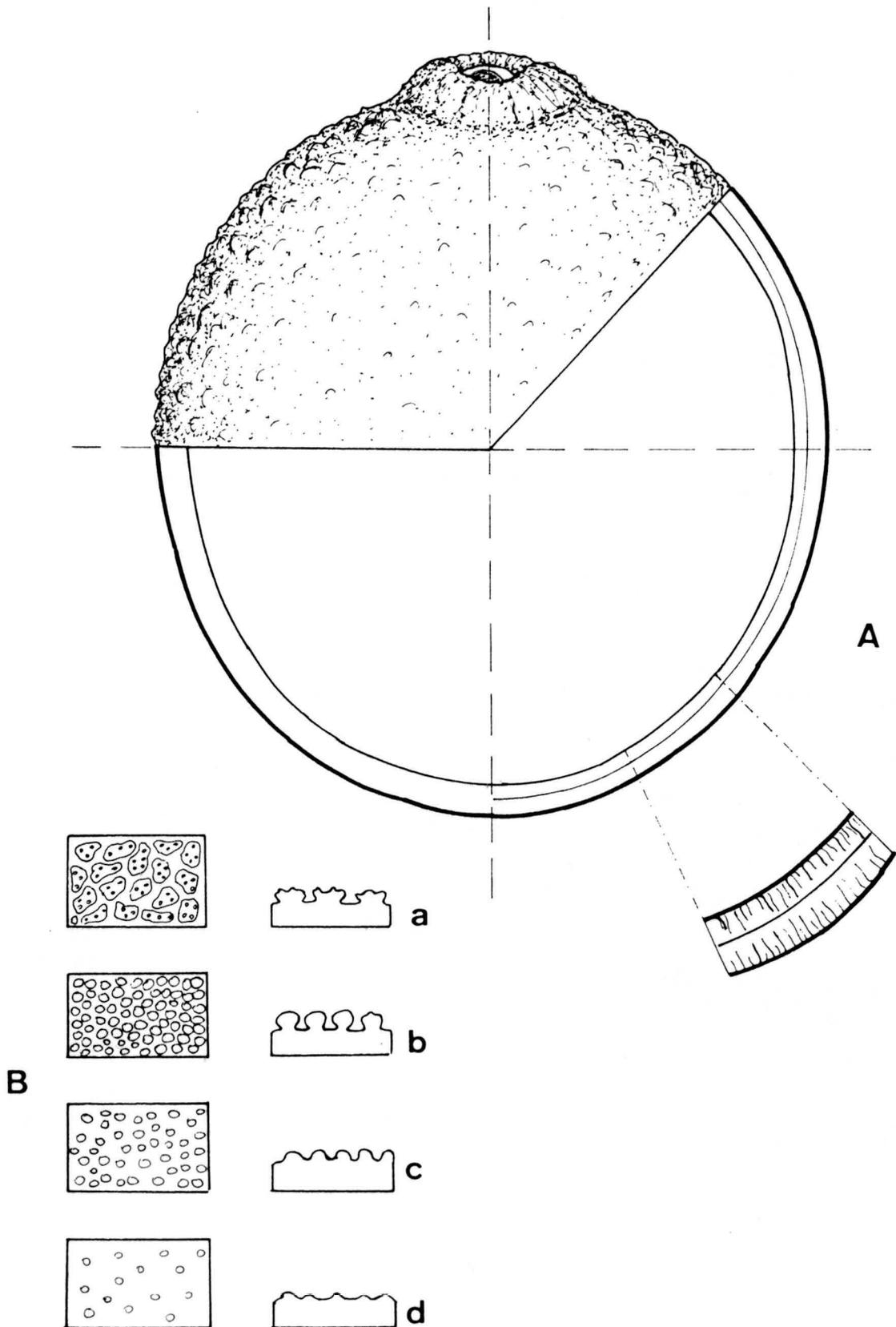


Figura 9.- Polen del género *Agrostis* L. A, aspecto general; B elementos esculturales: a, insulado; b, microgemado; c y d, microgranulado.

en el microscopio electrónico de barrido.

En las cuestiones nomenclaturales para la descripción de los granos de polen nos atenemos, en general, a las propuestas por ERDTMAN (1969), castellanizadas y en parte modificadas por PLA DALMAU (1957) y SAENZ (1976, 1978).

Las poblaciones polínicas se relacionan en la tabla 1 indicándose el número de registro de la planta testigo y el -- herbario en que se encuentra depositado.

TAXONOMIA NUMERICA APLICADA A LA PALINOLOGIA

La Biometría o Biología cuantitativa es la ciencia que trata de la aplicación de los métodos estadísticos y matemáticos al estudio de los fenómenos vitales y en nuestro caso a los caracteres de las plantas.

La Taxonomía Numérica o Taxometría es una ciencia que nació para objetivizar en lo posible la apreciación que realiza el botánico de los distintos caracteres, disminuyendo de esta forma los elementos subjetivos que se pueden involucrar al comparar los diferentes datos. Su objeto no es, por tanto, proporcionar nueva información, sino mejorar la que disponemos. Esta ciencia está basada en las semejanzas que se deducen de los caracteres observados en los táxones que se comparan y opera con un número elevado de caracteres simultáneamente.

Para cada población polínica estudiada (30 granos de polen escogidos de una panícula), se ha realizado un estudio -- estadístico sobre las medidas del eje polar P y del diámetro -- ecuatorial E: la media, la desviación típica y la amplitud de variación han sido estudiadas en las 118 poblaciones polínicas consideradas.

Tabla 1.- Poblaciones polínicas estudiadas.

Taxón	Clave	Herbario	Registro	Localidad
<u>A. canina</u> subsp. <u>canina</u>	CA 1	MA	223637	Cerca de Navacerrada (Avila)
	CAGR 1	GDAC	20927	Siete Lagunas, Sierra Nevada (Granada)
<u>A. canina</u> subsp. <u>granatensis</u>	CAGR 2	GDAC	7532	Bco. Alhorí, Sierra Nevada (Granada)
	CAGR 3	GDAC	7454	Campos de Otero, Sierra Nevada (Granada)
	CAGR 4	GDAC	20928	Bco. de S. Juan, Sierra Nevada (Granada)
	CAGR 5	GDAC	20929	Laguna de Majano, Sierra Nevada (Granada)
<u>A. hesperica</u>	CAHE 1	GDAC	20924	Brins, Santiago de Compostela (La Coruña)
	CAHE 2	GDAC	20925	Truchas, Sierra del Teleno (León)
	CAHE 3	GDAC	20926	Pardieiros (Orense)
<u>A. tileni</u>	TI 1	GDAC	16854	Ponferrada (León)
	TI 2	GDAC	16855	La Baña, Sierra de Cabra (león)
	RU 1	GDAC	16862	Tristaina (Andorra)
	RU 2	GDAC	16863	Prado de Pozas (Avila)
	RU 3	GDAC	16864	Panticosa (Huesca)
<u>A. rupestris</u>	RU 4	GDAC	16865	Valle de Benasque (Huesca)
	RU 5	MAF	25870	Mare de Deu (Gerona-Lérida)
	RU 6	BCF	1118	Col de Nuria (Gerona-Lérida)
	NV 1	GDAC	20958	Laguna Seca, Sierra Nevada (Almería)
	NV 2	GDAC	20959	Laguna Larga, Sierra Nevada (Granada)
	NV 3	GDAC	20960	Laguna Lanjarón, Sierra Nevada (Granada)
<u>A. nevadensis</u>	NV 4	GDAC	20961	Laguneta del Caballo, Sierra Nevada (Granada)
	NV 5	GDAC	20962	Peñones de S. Francisco, Sierra Nevada (Granada)
	NV 6	GDAC	20963	Hoya de la Mora, Sierra Nevada (Granada)
	NV 7	GDAC	20964	Pto. de la Ragua, Sierra Nevada (Granada)
	NV 8	GDAC	20965	Mulhacen, Sierra Nevada (Granada)
	CU 1	GDAC	20943	Pinhar do Marrocos, Coimbra (Beira Litoral)
	CU 2	GDAC	20944	Poiães (Beira Litoral)
<u>A. curtisii</u>	CU 3	GDAC	20945	Sierra do Invernadeiro (Orense)
	CU 4	GDAC	20946	Servoy
	CU 5	MAF	79331	Leonte da Serra do Gerez (Minho)
<u>A. alpina</u>	AL 1	JACA	2014	Bohí (Lérida)
	AL 2	JACA	2030	Collarado (Huesca)
	SC 1	GDAC	16861	Puerto de Belagua (Navarra)
	SC 2	JACA	s/r	Valle de Ansó (Huesca)
	SC 3	JACA	s/r	El Espiguete (Huesca)
	SC 4	JACA	s/r	Vallerde de la Sierra (León)
	SC 5	JACA	s/r	Rendiola (Vizcaya)
<u>A. schleicheri</u>	SC 6	JACA	s/r	Valmareda (Vizcaya)
	SC 7	JACA	2110	Covadonga (Asturias)
	SC 8	JACA	s/r	Zalama (Vizcaya-Cantabria)
	SC 9	GDAC	16859	Pto. de Belagua (Navarra)
	SC 10	JACA	s/r	Valle de Hecho (Huesca)
	SC 11	JACA	2094	Agua Tuerta (Huesca)
	SC 12	GDAC	16858	Pico Cabañas (Jaén)
	SR 1	GDAC	16853	Ibón de Escarpinosa (Huesca)
<u>A. schraderiana</u>	SR 2	JACA	1817	Valle de Benasque (Huesca)
	SR 3	BCF	1017	Valle de la Llosa (Cerdaña)

Tabla 1 (continuación).- Poblaciones polínicas estudiadas.

Taxón	Clave	Herbario	Registro	Localidad
	ST 1	GDAC	20975	Alfaguara (Granada)
	ST 2	GDAC	20976	S. Jerónimo, Sierra Nevada (Granada)
	ST 3	GDAC	20977	Fuente La Ponderosa, Sierra Mágina (Jaén)
	ST 4	GDAC	20978	Fuente del Tejo (Jaén)
<u>A.stolonifera</u>	ST 5	GDAC	20979	Figueira da Foz (Beira Litoral)
	ST 6	GDAC	20980	Montemor-o-Velho (Beira Litoral)
	ST 7	GDAC	20981	Odemira (Portugal)
	ST 8	MAF	80980	De Naharros a Cabrejas Cuenca)
	ST 9	FCO	6593	Valle del Cerrato (Palencia)
	ST 10	FCO	8022	Somiedo (Asturias)
	CP 1	JACA	s/r	Valmaseda (Vizcaya)
	CP 2	JACA	s/r	Abraño (Vizcaya)
	CP 3	JACA	s/r	Gardí (Vizcaya)
<u>A.capillaris</u>	CP 4	GDAC	22100	Los Prados, Sierra de Avión (Pontevedra)
	CP 5	GDAC	16848	Ibón de Escorpinosa (Huesca)
	CP 6	GDAC	16849	Val Ferrera
	CP 7	GDAC	16850	Bco. de las Eras (Huesca)
	CP 8	GDAC	16851	Valle del Roncal (Navarra)
	CP 9	GDAC	16852	Divisoria de la Magdalena (Huesca)
	CP 10	JACA	s/r	Mañaría (Vizcaya)
	CT 1	GDAC	7470	Pto. de la Ragua, Sierra Nevada (Granada)
	CT 2	GDAC	20930	Elbondon (Salamanca)
	CT 3	GDAC	20931	Odenira (Portugal)
	CT 4	GDAC	20932	Montemar-o-Velho (Portugal)
	CT 5	GDAC	20933	Sierra de Mágina (Jaén)
	CT 6	GDAC	20934	Sierra de Navacerrada (Madrid)
<u>A.castellana</u>	CT 7	GDAC	20935	Entre Neira y Aulaga (Huelva)
	CT 8	GDAC	20936	Pto. de Perales (Cáceres)
	CT 9	GDAC	20938	Santa María (León)
	CT 10	GDAC	20940	Puente Viejo (Avila)
	CT 11	GDAC	20941	Pico Cabañas (Jaén)
	CT 12	GDAC	20942	Yelmo de Segura (León)
	CT 13	GDAC	20937	Sierra de Invernadiro (Orense)
	CT 14	GDAC	20939	Barbantes (Orense)
	PO 1	GDAC	20966	Castillo de los Guardas (Huelva)
	PO 2	GDAC	20967	Santiago de Cacem (Portugal)
	PO 3	GDAC	20968	Arroyo de la Plata (Sevilla)
<u>A.pouretii</u>	PO 4	MAF	77767	Villar del Pedroso (Cáceres)
	PO 5	MAF	78653	Entre Tenebrón y Moras Verdes (Salamanca)
	PO 6	MAF	74002	Despeñaperros (Ciudad Real)
	PO 7	MAF	74384	Peña de Francia (Salamanca)
	PO 8	MAF	68465	Sierra de Guadarrama (Madrid)
	PO 9	MAF	17133	Aldeaquemada (Jaén)
<u>A.tenerima</u>	TE 1	GDAC	16856	Coto de Doñana (Huelva)
	TE 2	GDAC	16857	Sierra de Riofrío (Cáceres)

Tabla 1 (continuación).- Poblaciones polínicas estudiadas.

Taxón	Clave	Herbario	Registro	Localidad
	TU 1	GDAC	20947	Puerto de Navacerrada (Madrid)
<u>A. truncatula</u> subsp.	TU 2	GDAC	20948	Serra da Estrella (Beira Alto)
<u>truncatula</u>	TU 3	GDAC	20949	Pto. Perales (Cáceres)
	DU 1	GDAC	20950	Sierra do Invernadeiro (Orense)
	DU 2	JACA	s/r	Lac d'Isabe (Francia)
	DU 3	MAF	9633W	Puerto de San Gloria (Cantábría)
<u>A. truncatula</u> subsp.	DU 4	FCO	6579	Pto. de Ventana (Asturias)
<u>durieui</u>	DU 5	FCO	8012	Somiedo (Asturias)
	DU 6	GDAC	20952	Barbantes a Cerballino (Orense)
	DU 7	GDAC	20953	Pardieiros (Orense)
	RE 1	GDAC	20969	Ayamonte Huelva)
	RE 2	GDAC	20970	Arcos de la Frontera (Cádiz)
<u>A. reuteri</u>	RE 3	GDAC	20971	Yelmo de Segura
	RE 4	GDAC	20972	Río Frio (Granada)
	RE 5	GDAC	20973	Fuente del Hervidero (Granada)
	RE 6	GDAC	20974	Puente Mayorga
	NE 1	GDAC	20954	Yelmo de Segura
	NE 2	GDAC	20955	Naves de S. Pedro (Jaén)
	NE 3	GDAC	20956	Pto. de la Mora (Granada)
<u>A. nebulosa</u>	NE 4	GDAC	20957	Alhama de Granada (Granada)
	NE 5	MAF	22538	Villa Conejos (Madrid)
	NE 6	MAF	100264	Tarancón (Cuenca)
	JU 1	MA	182314	Los Barrios (Cádiz)
<u>A. juressi</u>	JU 2	GDAC	16860	Redondela (Pontevedra)
	JU 3	MA	216949	Entre Maillo y Montsagro (Salamanca)
	JU 4	MA	198302	Zas (La Coruña)

AJUSTE A LA CURVA NORMAL

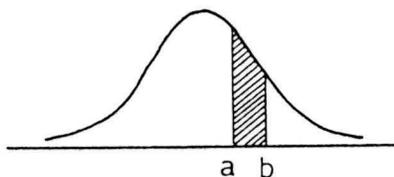
Hay que tener presente que los resultados experimentales proporcionados por muestras de efectivo forzosamente limitado, nunca serán conformes exactamente con las previsiones teóricas como consecuencia de las fluctuaciones fortuitas de la toma de muestras. Es importante averiguar si las divergencias que se observan son debidas al azar, o bien si implican un desacuerdo real entre los hechos y las hipótesis admitidas para establecer las previsiones.

Se dice que una población se dispone según una "curva normal", cuando la curva de frecuencias de las medidas presenta una forma característica en campana, dada por la fórmula:

$$Y=f(x)=\frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{1}{2}(x-\mu)^2/\sigma^2}$$

donde μ = media, σ = desviación típica.

El área total limitada por la curva y el eje X es 1, - de aquí que el eje bajo la curva entre dos ordenadas $X=a$ y $X=b$ donde $a \leq b$, representa la probabilidad de que X se encuentre entre a y b y se denota por $P(a \leq X \leq b)$.



Cuando la variable X viene expresada en unidades de desviación:

$Z=(X-\mu)/\sigma$, la ecuación queda sustituida por la fórmula llamada tipificada:

$$Y=\frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{1}{2}Z^2}$$

Tabla 1.- Poblaciones polínicas estudiadas.

Taxón	Clave	Herbario	Registro	Localidad
<u>A.canina</u> subsp. <u>canina</u>	CA 1	MA	223637	Cerca de Navacerrada (Avila)
	CAGR 1	GDAC	20927	Siete Lagunas, Sierra Nevada (Granada)
<u>A.canina</u> subsp. <u>granatensis</u>	CAGR 2	GDAC	7532	Bco. Alhorí, Sierra Nevada (Granada)
	CAGR 3	GDAC	7454	Campos de Otero, Sierra Nevada (Granada)
	CAGR 4	GDAC	20928	Bco. de S. Juan, Sierra Nevada (Granada)
	CAGR 5	GDAC	20929	Laguna de Majano, Sierra Nevada (Granada)
<u>A.hesperica</u>	CAHE 1	GDAC	20924	Brins, Santiago de Compostela (La Coruña)
	CAHE 2	GDAC	20925	Truchas, Sierra del Teleno (León)
	CAHE 3	GDAC	20926	Pardieiros (Orense)
<u>A.tileni</u>	TI 1	GDAC	16854	Ponferrada (León)
	TI 2	GDAC	16855	La Baña, Sierra de Cabra (león)
	RU 1	GDAC	16862	Tristaina (Andorra)
	RU 2	GDAC	16863	Prado de Pozas (Avila)
	RU 3	GDAC	16864	Panticosa (Huesca)
<u>A.rupestris</u>	RU 4	GDAC	16865	Valle de Benasque (Huesca)
	RU 5	MAF	25870	Mare de Deu (Gerona-Lerida)
	RU 6	BCF	1118	Col de Nuria (Gerona-Lérida)
	NV 1	GDAC	20958	Laguna Seca, Sierra Nevada (Almería)
	NV 2	GDAC	20959	Laguna Larga, Sierra Nevada (Granada)
	NV 3	GDAC	20960	Laguna Lanjarón, Sierra Nevada (Granada)
<u>A.nevadensis</u>	NV 4	GDAC	20961	Laguneta del Caballo, Sierra Nevada (Granada)
	NV 5	GDAC	20962	Peñones de S. Francisco, Sierra Nevada (Granada)
	NV 6	GDAC	20963	Hoya de la Mora, Sierra Nevada (Granada)
	NV 7	GDAC	20964	Pto. de la Ragua, Sierra Nevada (Granada)
	NV 8	GDAC	20965	Mulhacen, Sierra Nevada (Granada)
	CU 1	GDAC	20943	Pinhar do Marrocos, Coimbra (Beira Litoral)
	CU 2	GDAC	20944	Poiares (Beira Litoral)
<u>A.curtisii</u>	CU 3	GDAC	20945	Sierra do Invernadeiro (Orense)
	CU 4	GDAC	20946	Servoy
	CU 5	MAF	79331	Leonte da Serra do Gerez (Minho)
<u>A.alpina</u>	AL 1	JACA	2014	Bohí (Lérida)
	AL 2	JACA	2030	Collarado (Huesca)
	SC 1	GDAC	16861	Puerto de Belagua (Navarra)
	SC 2	JACA	s/r	Valle de Ansó (Huesca)
	SC 3	JACA	s/r	El Espiguete (Huesca)
	SC 4	JACA	s/r	Vallerde de la Sierra (León)
	SC 5	JACA	s/r	Rendiola (Vizcaya)
<u>A.schleicheri</u>	SC 6	JACA	s/r	Valmareda (Vizcaya)
	SC 7	JACA	2110	Covadonga (Asturias)
	SC 8	JACA	s/r	Zalama (Vizcaya-Cantábria)
	SC 9	GDAC	16859	Pto. de Belagua (Navarra)
	SC 10	JACA	s/r	Valle de Hecho (Huesca)
	SC 11	JACA	2094	Agua Tuerta (Huesca)
	SC 12	GDAC	16858	Pico Cabañas (Jaén)
<u>A.schraderiana</u>	SR 1	GDAC	16853	Ibón de Escarpinosa (Huesca)
	SR 2	JACA	1817	Valle de Benasque (Huesca)
	SR 3	BCF	1017	Valle de la Llosa (Cerdaña)

Tabla 1 (continuación).- Poblaciones polínicas estudiadas.

Taxón	Clave	Herbario	Registro	Localidad
<u>A.stolonifera</u>	ST 1	GDAC	20975	Alfaguara (Granada)
	ST 2	GDAC	20976	S. Jerónimo, Sierra Nevada (Granada)
	ST 3	GDAC	20977	Fuente La Ponderosa, Sierra Mágina (Jaén)
	ST 4	GDAC	20978	Fuente del Tejo (Jaén)
	ST 5	GDAC	20979	Figueira da Foz (Beira Litoral)
	ST 6	GDAC	20980	Montemor-o-Velho (Beira Litoral)
	ST 7	GDAC	20981	Odemira (Portugal)
	ST 8	MAF	80980	De Naharros a Cabrejas Cuenca)
	ST 9	FCO	6593	Valle del Cerrato (Palencia)
	ST 10	FCO	8022	Somiedo (Asturias)
<u>A.capillaris</u>	CP 1	JACA	s/r	Valmaseda (Vizcaya)
	CP 2	JACA	s/r	Abraño (Vizcaya)
	CP 3	JACA	s/r	Gardí (Vizcaya)
	CP 4	GDAC	22100	Los Prados, Sierra de Avión (Pontevedra)
	CP 5	GDAC	16848	Ibón de Escorpinosa (Huesca)
	CP 6	GDAC	16849	Val Ferrera
	CP 7	GDAC	16850	Bco. de las Eras (Huesca)
	CP 8	GDAC	16851	Valle del Roncal (Navarra)
	CP 9	GDAC	16852	Divisoria de la Magdalena (Huesca)
	CP 10	JACA	s/r	Mañaría (Vizcaya)
<u>A.castellana</u>	CT 1	GDAC	7470	Pto. de la Ragua, Sierra Nevada (Granada)
	CT 2	GDAC	20930	Elbondon (Salamanca)
	CT 3	GDAC	20931	Odenira (Portugal)
	CT 4	GDAC	20932	Montemar-o-Velho (Portugal)
	CT 5	GDAC	20933	Sierra de Mágina (Jaén)
	CT 6	GDAC	20934	Sierra de Navacerrada (Madrid)
	CT 7	GDAC	20935	Entre Neira y Aulaga (Huelva)
	CT 8	GDAC	20936	Pto. de Perales (Cáceres)
	CT 9	GDAC	20938	Santa María (León)
	CT 10	GDAC	20940	Puente Viejo (Avila)
	CT 11	GDAC	20941	Pico Cabañas (Jaén)
	CT 12	GDAC	20942	Yelmo de Segura (León)
	CT 13	GDAC	20937	Sierra de Invernadiro (Orense)
	CT 14	GDAC	20939	Barbantes (Orense)
<u>A.pouretii</u>	PO 1	GDAC	20966	Castillo de los Guardas (Huelva)
	PO 2	GDAC	20967	Santiago de Cacem (Portugal)
	PO 3	GDAC	20968	Arroyo de la Plata (Sevilla)
	PO 4	MAF	77767	Villar del Pedroso (Cáceres)
	PO 5	MAF	78653	Entre Tenebrón y Moras Verdes (Salamanca)
	PO 6	MAF	74002	Despeñaperros (Ciudad Real)
	PO 7	MAF	74384	Peña de Francia (Salamanca)
	PO 8	MAF	68465	Sierra de Guadarrama (Madrid)
	PO 9	MAF	17133	Aldeaquemada (Jaén)
<u>A.tenerrima</u>	TE 1	GDAC	16856	Coto de Doñana (Huelva)
	TE 2	GDAC	16857	Sierra de Riofrío (Cáceres)

Tabla 1 (continuación).- Poblaciones polínicas estudiadas.

Taxón	Clave	Herbario	Registro	Localidad
	TU 1	GDAC	20947	Puerto de Navacerrada (Madrid)
<u>A. truncatula</u> subsp.	TU 2	GDAC	20948	Serra da Estrella (Beira Alto)
<u>truncatula</u>	TU 3	GDAC	20949	Pto. Perales (Cáceres)
	DU 1	GDAC	20950	Sierra do Invernadeiro (Orense)
	DU 2	JACA	s/r	Lac d'Isabe (Francia)
	DU 3	MAF	96330	Puerto de San Gloria (Cantabria)
<u>A. truncatula</u> subsp.	DU 4	FCO	6579	Pto. de Ventana (Asturias)
<u>durieui</u>	DU 5	FCO	8012	Somiedo (Asturias)
	DU 6	GDAC	20952	Barbantes a Cerballino (Orense)
	DU 7	GDAC	20953	Pardieiros (Orense)
	RE 1	GDAC	20969	Ayamonte Huelva)
	RE 2	GDAC	20970	Arcos de la Frontera (Cádiz)
<u>A. reuteri</u>	RE 3	GDAC	20971	Yelmo de Segura
	RE 4	GDAC	20972	Rio Frio (Granada)
	RE 5	GDAC	20973	Fuente del Hervidero (Granada)
	RE 6	GDAC	20974	Puente Mayorga
	NE 1	GDAC	20954	Yelmo de Segura
	NE 2	GDAC	20955	Naves de S. Pedro (Jaén)
<u>A. nebulosa</u>	NE 3	GDAC	20956	Pto. de la Mora (Granada)
	NE 4	GDAC	20957	Alhama de Granada (Granada)
	NE 5	MAF	22538	Villa Conejos (Madrid)
	NE 6	MAF	100264	Tarancón (Cuenca)
	JU 1	MA	182314	Los Barrios (Cádiz)
<u>A. juressi</u>	JU 2	GDAC	16860	Redondela (Pontevedra)
	JU 3	MA	216949	Entre Maillo y Montsagro (Salamanca)
	JU 4	MA	198302	Zas (La Coruña)

En este caso se dice que Z se distribuye normalmente con media cero y varianza uno.

De esta forma es posible calcular los efectivos teóricos de cada clase de población, mediante esta curva normal tipificada que tiene por media 0 y varianza 1. Cada variable normal puede transformarse en una tipificada Z sin más que considerar el cambio:

$$Z = \frac{X - \mu}{\sigma}$$

Existen tablas numéricas, relativas a la curva Normal tipificada que darán para cada valor de la abcisa Z_1 la probabilidad $P(Z_1)$ de que esta variable esté a la izquierda de Z .

En realidad lo que hacemos para cada caso es considerar la hipótesis H según la cual X sigue una curva Normal \mathcal{N} de media μ y con la varianza σ^2 .

$$X \xrightarrow{H} \mathcal{N}(\mu, \sigma^2)$$

De esta manera la variable tipificada Z para cada valor de Z y según lo expuesto anteriormente va a seguir una curva Normal \mathcal{N} de media 0 y varianza 1.

$$Z = \frac{X - \mu}{\sigma} \longrightarrow \mathcal{N}(0, 1)$$

Por esta razón para un intervalo (X_1, X_2) la probabilidad de que X se encuentre entre X_1 y X_2 viene dada por:

$$\begin{aligned} P(X_1 \leq X \leq X_2) &= P\left(\frac{X_1 - \mu}{\sigma} \leq Z \leq \frac{X_2 - \mu}{\sigma}\right) = \\ &= P(Z_1 \leq Z \leq Z_2) = P(Z \leq Z_2) - P(Z \leq Z_1) = \\ &= P(Z_2) - P(Z_1) \end{aligned}$$

En el caso en que X esté comprendido entre $(-\infty, X_1)$:

$$P(-\infty \leq X \leq X) = P(0 \leq Z \leq Z) = P(Z \leq Z) - P(0) = \\ P(Z_i) - 0 = P(Z_i)$$

Cuando X se encuentre entre (X_n, ∞)

$$P(X_n \leq X \leq \infty) = P(Z_n \leq Z \leq 1) = \\ = P(1) - P(Z \leq Z_n) = 1 - P(Z_n).$$

Una vez calculadas estas posibilidades, obtenemos la frecuencia esperada o teórica e_i de cada intervalo, calculando el producto entre la probabilidad P_i y el número total de datos N .

Para medir la magnitud real de la discrepancia entre los resultados observados y los esperados teóricamente, se usa el test del χ^2 , que es la sumatoria de la desviación cuadrática reducida dada por la fórmula:

$$\chi_o^2 = \sum \frac{(o_i - e_i)^2}{e_i} \quad \begin{array}{l} o_i = \text{frecuencias observadas} \\ e_i = \text{frecuencias teóricas} \end{array}$$

Este valor es tanto más grande cuando la distribución observada se aleja de la distribución teórica. Unas tablas permiten conocer los valores límites χ_t^2 correspondientes a un coeficiente de seguridad o valor de significación dado (el escogido es el más empleado en estudios de este tipo y corresponde al nivel del 5%), habida cuenta del número de términos de la distribución, considerando los llamados "grados de libertad", $K - (1 + m)$ donde m es igual a 2 que son las variables utilizadas μ y σ^2 . Para $\chi_o^2 \geq \chi_t^2$, el resultado contradice la hipótesis de la conformidad; ésta es desechada con un coeficiente de seguridad del 95%; en el caso contrario, $\chi_o^2 \leq \chi_t^2$, el resultado no está en contradicción con la hipótesis.

Ejemplo:

X_i	O_i	(X_{i-1}, X_i)	$\frac{X_i - \mu}{\sigma}$	$P(X_i) - P(X_{i-1})$	P_i	$e_i = P_i \times N$
24	2	$[-\infty, 24]$	-1,77	0.0384	0,0384	1.1
25	2	$(24, 25]$	-1.33	0.0918-0.0384	0.0534	1.6
26	3	$(25, 26]$	-0.88	0.1894-0.0918	0,0976	2.9
27	6	$(26, 27]$	-0.44	0.3300-0.1894	0.1406	4.4
28	6	$(27, 28]$	0	0.5000-0.3300	0.1700	5.1
29	5	$(28, 29]$	0.44	0.6700-0.5000	0.1700	5.1
30	2	$(29, 30]$	0.88	0.8106-0.6700	0.1406	4.2
31	1	$(30, 31]$	1.33	0.9082-0.8106	0.0976	2.9
32	1	$(31, 32]$	1.77	0.9616-0.9082	0.0534	1.6
33	2	$(32, \infty]$	2.21	1 - 0.9616	0.0384	1.1

$$\mu = \text{media} = \frac{\sum X_i}{N} = \frac{\sum X_i}{30} = 28.0$$

$$\sigma^2 = \text{varianza} = \frac{\sum (X_i - \mu)^2}{N} = \frac{\sum (X_i - \mu)^2}{30} = 5.1076, \quad \sigma = 2,26$$

$$X \longrightarrow \mathcal{N}(28.0, 5.1076)$$

$$Z = \frac{X_i - 28.0}{2.26} \longrightarrow \mathcal{N}(0, 1)$$

El test de la χ^2 nos da un valor de $\chi^2_0 = 4.94$ y el teórico sería $\chi^2_t = 14,07 \Rightarrow \chi^2_0 \leq \chi^2_t \Rightarrow$ en este caso existe ajuste a la curva Normal.

Las unidades taxonómicas consideradas son poblaciones polínicas que provienen de espiguillas escogidas al azar de un pie de planta en el seno de una población vegetal del taxon considerado. Siempre que nos ha sido posible, hemos estudiado varias poblaciones pertenecientes a un mismo taxon. Los caracteres

empleados son cuantitativos y se refieren a medidas (variaciones continuas).

TRATAMIENTO NUMERICO DE LA INFORMACION

Diagramas de Simpson y Roe

La comparación de las variaciones de P y E para las poblaciones polínicas se ha realizado gráficamente por el método de SIMPSON Y ROE descrito en BIDAULT (1968). Los resultados obtenidos están en la figura 38 (para los valores de P y E respectivamente). Cada población viene representada por un trazo vertical que indica el intervalo de medidas de P ó de E para esa población. Cada trazo vertical presenta un rectángulo en el que el tramo horizontal señala la media (ordenada); a uno y otro lado de este trazo se señalan los valores

$$\pm 1.96 \frac{\sigma}{\sqrt{N}}$$

(donde σ es la desviación típica y N el efectivo total de la población), que representan el intervalo de confianza de la media. La significación del factor 1.96 es la siguiente: al dividir la curva normal en desviaciones típicas, prácticamente puede incluirse toda el área dentro de 3.5σ a ambos lados de la media y el 95% del área puede incluirse dentro de $\pm 1.96\sigma$ de la media, de este modo las proporciones observadas que caen fuera de $\pm 1.96\sigma$ de una media esperada se presentarán menos del 5% de las veces y al nivel 5% puede rechazarse la hipótesis que daba el valor esperado de la media. Si dos rectángulos que representan los intervalos de confianza alrededor de la media no se solapan, las medias difieren significativamente. Recíprocamente, si los rectángulos se solapan, se admite que las medias no di-

fieren significativamente.

Diagramas de dispersión simbólica

Para representar gráficamente los resultados puede utilizarse un diagrama donde cada población esté representada por un símbolo gráfico particular.

Cada símbolo se situará en el diagrama en una posición precisa definida cuantitativamente por los caracteres utilizados en cada caso, y que vendrán representados en los ejes de coordenadas X e Y. Así mismo pueden utilizarse otros caracteres observados ya sean cualitativos o cuantitativos superponiendo a los símbolos anteriores otros que vendrían a exponer de forma más simple las poblaciones morfológicamente más próximas o más alejadas entre sí.

Diagramas tridimensionales

Son representaciones gráficas de los valores de 3 caracteres ordenados en los tres ejes X, Y, y Z; al añadir un eje más se produce un aumento en las posibilidades de distribución, así como una visión tridimensional de las poblaciones estudiadas y consecuentemente de los táxones.

Cada taxon está representado por un símbolo y lógicamente las poblaciones pertenecientes al mismo taxon llevan todas idéntico signo.

Tabla 2.- Medida de los parámetros estudiados en microscopía óptica.

		P			E			P/E	RA			r			m			ex ₁			ex ₂		
		I.ext	I	σ	I.ext	I	σ		I.ext	I	σ	I.ext	I	σ	I.ext	I	σ	I.ext	I	σ	I.ext	I	σ
CA	4	25-30	27,7	1,51	24-29	26,6	1,50	1,04	7-9	7,7	0,55	2,0-3,0	2,5	0,40	2,0-3,0	2,5	0,40	2,0-3,0	2,8	0,25	1-2	1,6	0,29
CAGR	1	21-33	26,9	2,91	20-30	25,9	2,73	1,04	5-9	7,9	0,72	2,0-3,0	2,7	0,57	1,5-3,0	2,6	0,20	2,0-3,0	2,8	0,38	1-2	1,5	0,20
CAGR	2	24-29	26,9	1,58	23-29	25,7	1,56	1,05	6-8	7,2	0,67	2,0-3,0	2,8	0,31	2,0-2,5	2,2	0,25	2,5-3,0	2,7	0,18	1-2	1,4	0,14
CAGR	3	26-31	28,4	1,35	23-29	26,0	1,20	1,09	7-9	7,6	0,61	2,0-3,0	2,8	0,31	2,0-3,0	2,4	0,27	2,0-3,0	2,7	0,25	1-2	1,6	0,24
CAGR	4	25-30	27,6	1,41	23-27	25,5	1,16	1,08	7-9	7,6	0,89	2,0-4,0	2,7	0,61	2,0-3,0	2,4	0,32	2,5-3,0	2,5	0,24	1-2	1,5	0,60
CAGR	5	25-29	27,2	1,27	24-29	26,4	1,45	1,03	7-8	7,7	0,41	2,0-3,0	2,7	0,41	2,0-3,0	2,4	0,32	2,5-3,0	2,8	0,20	1-2	1,5	0,22
CAHZ	1	29-36	32,5	2,13	26-33	29,9	1,85	1,09	8-9,5	8,9	0,48	3,0-4,0	3,1	0,33	2,5-3,0	2,9	0,15	3,0-3,5	2,9	0,06	1-2	1,8	0,80
CAHZ	2	25-34	29,2	2,10	24-30	27,0	1,76	1,08	7-9	7,9	0,55	2,0-4,0	2,9	0,45	2,5-3,0	2,5	0,15	2,5-3,0	2,9	0,09	1-2	1,4	0,11
CAHZ	3	28-34	30,7	1,56	26-30	27,8	1,21	1,10	8-9	8,2	0,51	3,0-4,0	3,2	0,41	2,5-3,0	2,6	0,21	3,0-4,0	3,1	0,33	1-2	1,9	0,66
TI	1	24-29	26,3	1,26	22-27	24,5	1,50	1,07	7-9	7,7	0,63	2,0-4,0	2,8	0,58	1,5-3,0	2,4	0,43	2,0-3,5	2,9	0,29	1-2	1,2	0,30
TI	2	23-28	25,7	1,00	22-26	24,2	1,14	1,06	7-8	7,1	0,48	2,0-3,0	2,5	0,50	2,0-3,0	2,2	0,36	2,0-3,5	2,7	0,40	1-2	1,5	0,32
RU	1	25-32	29,3	1,77	25-31	27,9	1,65	1,05	7-10	8,1	1,01	2,0-4,0	2,7	0,55	2,0-3,5	2,7	0,46	2,0-3,0	2,7	0,31	1-2	1,5	0,80
RU	2	26-34	29,6	2,10	25-34	29,1	2,50	1,02	9-10	9,0	0,45	3,0-4,0	3,2	0,48	2,0-3,5	2,9	0,23	2,5-3,5	3,0	0,20	1-2	1,8	0,25
RU	3	27-33	29,5	3,48	26-32	29,5	1,66	1,00	8-9	8,3	0,50	2,0-3,0	2,8	0,35	2,0-3,0	2,8	0,23	3,0-3,5	2,9	0,01	1-2	1,6	0,30
RU	4	25-31	29,0	1,38	25-30	27,7	1,41	1,08	8-9	8,3	0,51	2,0-3,0	2,5	0,50	2,0-3,0	2,8	0,13	2,0-3,0	2,8	0,13	1-2	1,8	0,25
RU	5	24-29	26,6	1,43	23-28	25,6	1,43	1,04	7-9	7,9	0,79	2,0-3,0	2,7	0,41	2,0-3,0	2,5	0,39	2,0-3,0	2,6	0,41	1-2	1,4	0,38
RU	6	23-29	26,6	1,52	23-29	25,8	1,71	1,03	6-8	6,6	0,76	3,0-4,0	3,0	0,31	1,5-2,5	1,8	0,33	2,0-2,5	2,1	0,23	1-2	1,2	0,23
NV	1	24-35	29,3	2,78	23-31	27,4	1,93	1,07	8-10	8,7	0,64	2,0-3,0	2,7	0,36	2,5-3,5	3,1	0,24	3,0-4,0	3,0	0,25	1-2	1,6	0,22
NV	2	32-40	35,7	2,03	31-39	34,7	2,02	1,03	9-11	9,7	0,83	3,0-4,0	3,6	0,45	3,0-4,0	3,0	0,32	3,0-4,0	3,0	0,29	1-2	1,7	0,18
NV	3	29-34	31,6	1,61	27-34	30,1	2,13	1,05	8-10	8,5	0,58	3,0-4,0	3,0	0,25	2,5-3,0	2,7	0,24	2,0-3,0	2,4	0,38	1-2	1,3	0,33
NV	4	27-33	29,9	1,61	27-31	28,6	1,13	1,05	8-10	8,4	0,60	3,0-4,0	3,0	0,35	2,5-3,0	2,7	0,25	2,5-3,0	2,7	0,24	1-2	1,7	0,22
NV	5	27-31	29,3	1,09	24-30	27,8	1,40	1,05	8-9	8,3	0,50	2,0-3,0	2,9	0,10	2,5-3,0	2,7	0,25	2,5-3,0	2,7	0,26	1-2	1,8	0,21
NV	6	27-31	29,2	1,19	26-31	28,1	1,46	1,04	8-9	8,3	0,50	2,0-3,0	2,9	0,10	2,5-3,0	2,7	0,24	2,5-3,0	2,7	0,24	1-2	1,7	0,21
NV	7	27-34	30,7	1,98	27-31	28,9	1,11	1,06	9-11	8,9	0,93	3,0-4,0	3,1	0,45	2,5-3,0	2,9	0,28	2,5-3,0	2,9	0,28	1-2	1,7	0,24
NV	8	28-32	29,7	1,16	25-30	28,0	1,20	1,06	9-10	9,0	0,47	2,5-3,0	2,9	0,15	3,0-4,0	3,1	0,23	2,5-3,0	2,8	0,12	1-2	1,4	0,31
CU	1	29-33	31,3	1,20	25-31	28,7	1,55	1,09	8-10	8,6	0,72	3,0-4,0	3,0	0,30	2,0-4,0	2,7	0,65	2,0-3,0	2,5	0,37	1-2	1,5	0,41
CU	2	27-36	30,8	2,10	25-32	28,4	2,01	1,09	8-9,5	8,4	0,53	3,0-4,0	3,5	0,47	2,5-3,0	2,6	0,25	2,0-3,0	2,7	0,29	1-2	1,3	0,44
CU	3	26-31	28,4	1,26	23-27	25,5	0,94	1,11	8-10	8,3	0,62	2,0-3,0	2,8	0,17	2,0-3,5	2,7	0,21	2,5-3,0	2,8	0,16	1-2	1,7	0,24
CU	4	25-33	28,8	1,95	23-30	26,8	1,85	1,08	8-11	9,1	0,85	2,5-3,5	2,9	0,35	2,0-3,5	3,1	0,32	2,0-3,0	2,8	0,33	1-2	1,6	0,27
CU	5	25-32	28,7	1,41	23-28	25,5	1,30	1,13	8-10	8,3	0,63	2,0-3,0	2,7	0,45	2,5-3,5	2,8	0,26	2,5-3,0	2,9	0,17	1-2	1,6	0,24
AL	1	26-31	28,4	1,40	25-30	27,1	1,41	1,05	7-10	8,3	1,11	2,0-4,0	2,8	0,58	2,0-3,5	2,7	0,55	2,0-3,5	2,9	0,23	1-2	1,2	0,20
AL	2	24-30	27,7	1,70	24-29	26,2	1,50	1,06	8-10	8,5	0,55	2,0-4,0	3,0	0,45	2,0-3,5	2,8	0,29	2,0-4,0	3,0	0,46	1-2	1,3	0,30
SC	1	36-44	39,2	1,97	34-42	37,0	2,17	1,06	10-12	10,3	0,72	4,0-5,0	4,4	0,51	3,0-3,5	2,9	0,35	2,5-4,0	3,1	0,48	1-2	1,2	0,22
SC	2	36-43	38,9	1,65	34-41	37,2	2,01	1,05	10-13	10,8	0,97	3,0-5,0	3,8	0,69	3,0-4,0	3,5	0,42	2,5-4,0	3,4	0,47	1-2	1,5	0,26
SC	3	36-43	39,7	1,99	36-42	39,2	1,65	1,01	10-12	10,6	0,73	4,0-5,0	4,4	0,51	2,0-3,5	3,1	0,31	2,5-4,0	3,2	0,45	1-2	1,7	0,31
SC	4	34-42	37,8	1,80	33-39	36,3	1,82	1,04	9-11	9,8	0,71	3,0-5,0	4,2	0,79	2,0-3,5	2,8	0,31	2,5-3,5	3,1	0,23	1-2	1,4	0,32
SC	5	28-35	32,0	2,02	28-35	31,9	1,90	1,00	8-11	8,9	0,89	2,0-4,0	2,9	0,64	2,0-3,5	3,0	0,31	2,0-3,5	3,0	0,27	1-2	1,6	0,20
SC	6	29-37	33,1	1,95	29-36	32,0	1,96	1,03	9-11	9,6	0,85	2,0-4,0	2,8	0,55	3,0-3,5	3,3	0,23	3,0-4,0	3,2	0,47	1-2	1,4	0,24
SC	7	29-37	33,5	2,16	30-36	33,2	1,67	1,01	9-11	10,1	0,68	3,0-4,0	3,6	0,47	3,0-4,0	3,3	0,33	3,0-4,0	3,2	0,47	1-2	1,6	0,20
SC	8	29-35	32,2	1,74	28-35	31,8	1,96	1,01	9-12	9,9	1,00	3,0-5,0	3,7	1,00	2,0-4,0	3,1	0,41	3,0-4,0	3,4	0,51	1-2	1,6	0,24
SC	9	33-39	36,4	1,77	31-38	35,1	1,86	1,04	9-12	10,2	1,04	3,0-6,0	4,6	1,02	2,0-3,5	2,8	0,31	2,0-4,0	3,1	0,52	1-2	1,5	0,26
SC	10	35-42	38,3	1,77	33-40	37,2	1,87	1,03	9-11	9,7	0,79	3,0-6,0	3,8	0,96	2,0-3,5	2,9	0,32	2,0-3,5	3,1	0,42	1-2	1,7	0,21
SC	11	34-40	37,5	1,85	32-39	36,0	1,59	1,04	9-11	9,7	1,02	3,0-5,0	4,0	0,85	2,0-3,5	2,9	0,27	3,0-4,0	3,1	0,23	1-2	1,7	0,23
SC	12	37-46	41,6	2,40	36-46	41,6	2,54	1,00	11-14	12,1	1,14	4,0-8,0	5,1	1,21	3,0-4,5	3,6	0,65	3,0-4,5	3,5	0,55	1-3	1,8	0,33
SR	1	26-37	31,4	2,94	24-34	28,8	2,53	1,09	6-10	7,9	1,20	2,0-4,0	2,7	0,67	2,0-3,0	2,5	0,35	2,0-3,0	2,4	0,49	1-2	1,2	0,24
SR	2	27-34	31,0	1,77	25-33	29,8	1,93	1,04	9-11	9,0	0,88	3,0-4,0	3,3	0,62	2,0-3,0	2,9	0,35	3,0-4,0	3,1	0,41	1-2	1,5	0,32
SR	3	30-35	32,4	1,38	29-33	31,1	1,24	1,04	8-11	9,4	0,79	3,0-4,0	3,5	0,5	2,5-3,5	3,0	0,27	3,0-3,5	3,1	0,25	1-2	1,2	0,24
ST	1	26-31	28,5	1,33	24-28	26,6	1,30	1,07	7-8	7,0	0,41	2,5-3,0	3,0	0,01	2,0-2,5	2,0	0,20	2,5-3,0	2,8	0,21	1-2	1,5	0,13
ST	2	24-29	26,6	1,40	23-28	25,3	1,17	1,05	7-9	8,1	0,65	2,5-3,0	3,0	0,02	2,5-3,0	2,6	0,33	2,5-3,0	3,0	0,01	1-2	1,4	0,18
ST	3	25-31	28,0	1,63	23-30	26,1	1,71	1,07	7-8	6,9	0,31	2,5-3,0	3,0	0,01	2,0-2,5	2,0	0,15	2,5-3,0	2,7	0,26	1-2	1,7	0,22
ST	4	24-29	26,5	1,38	22-28	25,1	1,77	1,06	7-8	7,0	0,41	2,5-3,0	3,0	0,01	2,0-2,5	2,0	0,20	2,0-3,0	2,5	0,25	1-2	1,3	0,19
ST	5	24-29	26,7	1,48	22-27	25,1	1,27	1,06	7-8	7,5	0,41	2,5-3,0	2,8	0,20	2,0-3,0	2,4	0,23	2,5-3,0	2,7	0,18	1-2	1,3	0,19
ST	6	26-34	29,4	2,13	25-32	28,1	1,78	1,05	8-10	9,1	0,67	3,0-4,0	3,4	0,51	2,5-3,5	2,9	0,27	2,5-3,5	2,9	0,21	1-2	1,5	0,33

Tabla 2 (continuación).- Medida de los parámetros estudiados en microscopía óptica.

	P			E			P/E	RA			r			m			ex ₁			ex ₂		
	I.ext.	\bar{x}	σ	I.ext.	\bar{x}	σ		I.ext.	\bar{x}	σ	I.ext.	\bar{x}	σ	I.ext.	\bar{x}	σ	I.ext.	\bar{x}	σ	I.ext.	\bar{x}	σ
ST 7	22-27	24,9	1,34	22-27	24,9	1,24	1,00	6-8	7,2	0,67	2,0-3,0	2,8	0,33	2,0-2,5	2,2	0,24	2,0-3,0	2,6	0,33	1-2	1,2	0,19
ST 8	22-28	25,4	1,61	21-27	24,0	1,26	1,06	7-8	7,4	0,46	2,0-3,0	2,7	0,34	2,0-2,5	2,4	0,16	2,0-3,0	2,5	0,35	1-2	1,2	0,15
ST 9	25-30	27,6	1,35	22-29	25,0	1,72	1,10	7-9	7,9	0,55	2,0-3,0	2,7	0,41	2,5-3,0	2,6	0,23	2,5-3,0	2,8	0,21	1-2	1,3	0,16
ST 10	26-31	28,8	1,40	23-29	26,4	1,87	1,09	7-10	7,8	0,86	2,0-3,0	2,9	0,48	2,0-3,0	2,5	0,36	2,5-3,0	2,8	0,20	1-2	1,6	0,25
CP 1	26-31	28,5	1,47	24-29	26,7	1,29	1,07	6-8	6,9	0,73	2,0-3,0	2,6	0,45	2,0-3,0	2,2	0,30	2,0-3,0	2,1	0,31	1-2	1,4	0,35
CP 2	26-32	29,9	1,48	24-33	28,0	2,26	1,07	6-9	7,6	0,66	3,0-4,0	3,0	0,28	2,0-3,0	2,2	0,30	2,0-2,5	2,2	0,25	1-2	1,3	0,27
CP 3	27-33	29,5	1,57	24-31	26,7	1,71	1,11	7-9	7,7	0,73	2,0-4,0	3,1	0,55	2,0-3,0	2,2	0,37	2,0-3,0	2,2	0,31	1-2	1,2	0,24
CP 4	25-31	28,2	1,50	23-29	26,1	1,43	1,08	7-9	7,5	0,61	2,0-3,0	2,8	0,35	2,0-3,0	2,3	0,28	2,0-2,5	2,1	0,25	1-2	1,2	0,25
CP 5	27-31	29,2	1,22	25-29	27,2	1,22	1,07	8-9	8,3	0,51	2,0-3,0	2,6	0,48	2,0-3,5	2,8	0,25	2,0-3,0	2,6	0,43	1-2	1,2	0,27
CP 6	25-33	29,2	1,90	24-31	27,7	1,86	1,05	7-9	7,8	0,74	2,0-4,0	2,8	0,45	2,0-3,0	2,5	0,37	2,0-2,5	2,1	0,25	1-2	1,3	0,25
CP 7	28-33	30,6	1,33	26-31	28,8	1,20	1,06	7-9	8,3	0,62	2,0-4,0	3,0	0,59	2,0-3,0	2,6	0,25	2,0-3,0	2,4	0,42	1-2	1,3	0,30
CP 8	25-30	27,5	1,08	24-29	26,2	1,05	1,05	7-9	7,8	0,64	2,0-4,0	2,9	0,47	2,0-3,0	2,4	0,35	2,0-3,0	2,4	0,39	1-2	1,2	0,27
CP 9	28-35	31,5	1,50	27-33	29,8	1,23	1,06	7-10	7,7	0,96	2,0-4,0	3,0	0,55	2,0-3,0	2,2	0,47	2,0-3,0	2,1	0,34	1-2	1,2	0,23
CP 10	26-31	28,5	1,38	24-30	27,5	1,50	1,04	7-9	7,7	0,71	2,0-4,0	2,8	0,55	2,0-3,0	2,4	0,32	2,0-3,0	2,3	0,38	1-2	1,2	0,24
CT 1	31-37	33,6	1,70	26-32	29,4	1,35	1,14	8-9	8,2	0,51	2,5-4,0	3,1	0,46	2,5-3,0	2,6	0,23	2,5-3,0	2,8	0,18	1-2	1,5	0,28
CT 2	26-31	28,8	1,49	24-29	27,0	1,40	1,07	8-9	8,3	0,50	3,0-4,0	3,0	0,36	2,5-3,0	2,5	0,32	2,5-3,0	2,7	0,20	1-2	1,5	0,23
CT 3	24-29	26,5	1,53	22-28	24,5	1,46	1,08	8-9	8,0	0,61	2,5-3,0	2,7	0,34	2,0-3,0	2,6	0,28	2,5-3,0	2,7	0,20	1-2	1,5	0,20
CT 4	24-33	28,0	2,09	24-32	27,3	1,75	1,03	8-10	9,0	0,90	3,0-4,0	3,2	0,41	2,5-3,5	3,0	0,31	2,5-3,5	2,9	0,15	1-2	1,6	0,32
CT 5	27-33	30,0	1,76	25-32	28,1	1,72	1,07	8-10	8,8	0,71	3,0-4,0	3,1	0,41	2,5-3,5	2,9	0,41	2,5-3,0	2,9	0,14	1-2	1,8	0,35
CT 6	27-31	29,5	1,04	26-30	28,1	1,17	1,05	8-10	8,8	0,71	2,0-4,0	3,1	0,61	2,5-3,5	2,9	0,27	2,5-4,0	2,9	0,28	1-2	1,6	0,19
CT 7	23-33	28,1	2,40	23-30	26,8	1,91	1,05	7-9	8,1	1,02	2,0-3,0	2,8	0,33	2,0-3,0	2,7	0,33	2,5-3,0	2,8	0,50	1-2	1,3	0,18
CT 8	25-31	28,0	1,84	24-29	26,9	1,32	1,04	8-9	8,4	0,47	2,5-3,0	2,9	0,15	2,5-3,0	2,8	0,20	3,0-3,5	3,0	0,20	1-2	1,5	0,19
CT 9	30-34	32,0	1,21	29-34	31,3	1,44	1,02	9-10	9,2	0,51	3,0-4,0	3,6	0,47	2,5-3,0	2,8	0,20	2,5-3,0	2,9	0,09	1-2	1,8	0,12
CT 10	24-30	26,8	1,51	20-28	24,6	1,85	1,09	7-9	7,9	0,38	2,0-3,0	2,7	0,34	2,5-3,0	2,6	0,23	2,5-3,0	2,8	0,17	1-2	1,2	0,17
CT 11	27-33	30,0	1,70	25-31	27,7	1,36	1,08	7-9	7,4	0,81	2,0-3,0	2,4	0,50	2,5-3,0	2,5	0,28	2,5-3,0	2,8	0,14	1-2	1,6	0,18
CT 12	28-35	31,7	2,00	27-33	29,3	1,52	1,08	7-10	8,1	0,92	2,0-4,0	2,9	0,45	2,0-3,0	2,6	0,33	2,5-3,0	2,8	0,12	1-2	1,6	0,21
CT 13	25-31	27,7	1,51	24-29	26,3	1,46	1,05	8-9	8,3	0,51	2,0-3,0	2,7	0,41	2,5-3,0	2,8	0,21	2,5-3,5	2,9	0,21	1-2	1,4	0,17
CT 14	27-34	30,0	1,92	26-30	28,0	1,11	1,07	7-9	8,0	0,64	2,0-4,0	2,8	0,55	2,0-3,0	2,6	0,34	2,5-3,5	2,8	0,16	1-2	1,3	0,20
PO 1	19-26	22,5	1,64	18-24	21,2	1,63	1,06	5-8	6,7	0,87	1,0-3,0	2,2	0,51	2,0-3,0	2,2	0,30	2,0-3,0	2,4	0,45	1-2	1,1	0,13
PO 2	19-29	24,4	2,40	19-26	22,5	2,01	1,08	5-7	6,3	0,70	2,0-3,0	2,4	0,42	1,5-2,5	2,0	0,27	2,0-3,0	2,3	0,40	1-2	1,1	0,16
PO 3	21-29	25,4	2,23	19-19	23,4	2,54	1,09	6-8	7,3	0,81	2,0-3,5	2,5	0,50	2,0-3,0	2,4	0,20	2,0-3,0	2,3	0,41	1-2	1,2	0,22
PO 4	22-27	24,3	1,44	21-26	23,2	1,46	1,05	6-7	6,3	0,51	2,0-3,0	2,4	0,42	2,0-3,0	2,0	0,37	2,0-3,0	2,5	0,35	1-2	1,2	0,25
PO 5	21-26	24,0	1,40	19-25	22,3	1,79	1,08	4-8	6,1	1,00	2,0-3,0	2,5	0,47	1,0-3,0	1,8	0,30	2,0-3,5	2,3	0,49	1-2	1,1	0,26
PO 6	22-29	25,9	1,83	20-27	24,3	1,86	1,07	6-8	6,6	0,85	2,0-3,0	2,5	0,46	1,0-2,5	2,1	0,36	2,0-3,0	2,4	0,39	1-2	1,2	0,20
PO 7	19-26	23,8	1,74	19-24	22,1	1,53	1,08	6-7,5	6,1	0,61	2,0-3,0	2,3	0,39	1,0-2,5	1,9	0,26	2,0-3,0	2,2	0,37	1-2	1,1	0,14
PO 8	20-26	23,3	1,63	20-25	22,3	1,42	1,05	5-7	6,1	0,55	2,0-3,0	2,6	0,43	1,0-2,0	1,7	0,35	2,0-3,0	2,1	0,23	1-2	1,2	0,14
PO 9	20-29	24,4	1,81	19-29	24,0	2,15	1,02	5-8	6,3	1,10	2,0-3,0	2,7	0,51	1,0-2,5	1,7	0,41	2,0-3,0	2,2	0,32	1-2	1,1	0,18
TE 1	21-27	24,1	1,67	21-27	23,6	1,54	1,02	7-10	8,3	0,73	3,0-4,0	3,0	0,25	2,0-3,0	2,6	0,31	2,0-3,0	2,5	0,47	1-2	1,2	0,24
TE 2	18-24	21,8	1,56	18-25	22,0	1,73	0,99	6-9	7,8	0,91	2,0-3,0	2,4	0,51	2,0-3,0	2,7	0,34	3,0-4,0	3,1	0,41	1-2	1,6	0,16
TU 1	20-27	24,1	1,84	21-26	23,5	1,31	1,03	5-8	6,7	0,72	2,0-3,0	2,5	0,42	1,5-2,5	2,1	0,37	2,0-3,0	2,1	0,32	1-2	1,7	0,31
TU 2	20-26	23,7	1,56	20-25	22,6	1,47	1,05	5-8	6,3	0,80	1,5-3,0	2,1	0,40	1,5-2,5	2,1	0,27	2,0-3,0	2,2	0,39	1-2	1,6	0,33
TU 3	20-27	24,5	1,76	19-26	22,9	1,61	1,07	6-8	6,9	0,87	2,0-3,0	2,4	0,47	2,0-3,0	2,2	0,38	2,0-3,0	2,3	0,40	1-2	1,5	0,34
DU 1	25-31	27,4	1,50	21-29	25,7	1,98	1,07	7-10	8,9	0,89	3,0-4,0	3,2	0,47	2,0-3,0	2,9	0,36	2,5-3,0	2,9	0,12	1-2	1,5	0,16
DU 2	23-31	27,3	1,68	24-29	26,2	1,33	1,04	7-10	8,2	0,81	2,0-3,0	2,7	0,41	2,5-3,5	2,7	0,40	2,5-3,5	3,0	0,24	1-2	1,5	0,19
DU 3	23-28	26,1	1,33	22-27	25,1	1,27	1,04	7-9	7,5	0,79	2,0-3,0	2,2	0,47	2,5-3,0	2,6	0,25	2,5-3,0	2,8	0,21	1-2	1,5	0,30
DU 4	24-30	27,1	1,74	23-28	25,4	1,45	1,07	7-9	7,7	0,71	2,5-4,0	3,0	0,36	2,0-3,0	2,4	0,24	2,5-3,0	2,7	0,24	1-2	1,6	0,23
DU 5	21-28	25,3	1,64	20-25	23,1	1,32	1,10	7-9	7,7	0,71	2,0-3,0	2,5	0,48	2,5-3,0	2,6	0,23	2,5-3,0	2,7	0,23	1-2	1,3	0,27
DU 6	21-26	24,1	1,26	20-25	22,6	1,45	1,07	7-8	7,4	0,50	2,0-3,0	2,6	0,41	2,0-3,0	0,4	0,25	2,0-3,0	2,5	0,36	1-2	1,2	0,22
DU 7	21-27	24,7	1,37	20-25	22,4	1,30	1,10	7-9	7,6	0,61	2,0-3,0	2,6	0,46	2,5-3,0	2,5	0,16	2,0-3,0	2,6	0,32	1-2	1,3	0,29

Tabla 2 (continuación).- Medida de los parámetros estudiados en microscopía óptica.

	P			E			P/E	RA			r			m			ex ₁			ex ₂		
	I.ext	\bar{x}	σ	I.ext	\bar{x}	σ		I.ext	\bar{x}	σ	I.ext	\bar{x}	σ	I.ext	\bar{x}	σ	I.ext	\bar{x}	σ	I.ext	\bar{x}	σ
RE 1	22-27	25,0	1,30	21-25	23,1	1,14	1,08	8-9	8,2	0,51	2,0-3,0	2,7	0,41	2,5-3,0	2,7	0,22	2,5-3,5	2,8	0,22	1-2	1,2	0,21
RE 2	22-27	24,8	1,38	20-26	23,6	1,61	1,05	6-8	6,9	0,71	2,0-3,0	2,4	0,48	2,0-2,5	2,3	0,23	2,0-3,0	2,6	0,40	1-2	1,5	0,30
RE 3	21-26	23,7	1,32	19-24	21,4	1,38	1,11	6-7	6,3	0,58	2,0-2,5	2,3	0,33	1,5-2,5	2,0	0,36	2,0-3,0	2,5	0,29	1-2	1,3	0,19
RE 4	23-28	25,9	1,30	22-27	24,4	1,30	1,06	6-8	7,0	0,61	2,0-3,0	2,8	0,30	2,0-2,5	2,1	0,25	2,0-3,0	2,6	0,34	1-2	1,5	0,28
RE 5	22-28	25,3	1,74	21-27	24,5	1,38	1,03	6-8	7,1	0,81	2,0-3,0	2,5	0,42	2,0-3,0	2,4	0,34	2,5-3,0	2,7	0,23	1-2	1,2	0,28
RE 6	23-29	26,2	1,79	20-26	23,9	1,55	1,10	6-8	6,9	0,85	2,0-3,0	2,7	0,34	1,5-2,5	2,1	0,32	2,5-3,0	2,6	0,23	1-2	1,2	0,15
NE 1	23-29	26,0	1,66	21-26	23,7	1,26	1,10	7-9	7,8	0,83	2,0-3,0	2,7	0,45	2,0-3,0	2,5	0,29	2,0-3,0	2,6	0,41	1-2	1,6	0,41
NE 2	24-30	27,2	1,55	23-28	25,9	1,46	1,05	7,5-9	8,3	0,56	2,5-3,0	2,9	0,17	2,5-3,0	2,7	0,24	2,0-3,0	2,7	0,30	1-2	1,4	0,21
NE 3	23-28	25,2	1,49	20-26	23,2	1,70	1,09	6,5-8	7,5	0,61	2,0-3,0	2,1	0,40	2,5-3,0	2,7	0,24	2,5-3,0	2,5	0,38	1-2	1,2	0,20
NE 4	22-29	25,7	1,74	20-28	24,2	1,72	1,06	6-8	7,1	0,71	2,0-3,0	2,5	0,49	2,0-2,5	2,3	0,21	2,5-3,0	3,0	0,23	1-2	1,7	0,25
NE 5	20-26	23,0	1,71	19-25	21,8	1,56	1,06	6-8	7,1	0,65	2,0-3,0	2,6	0,41	2,0-2,5	2,2	0,22	2,5-3,0	3,0	0,10	1-2	1,6	0,10
NE 6	26-31	28,3	1,39	24-29	26,8	1,30	1,06	8-10	8,5	0,61	2,5-3,0	3,0	0,17	2,5-3,0	2,9	0,27	2,5-3,5	2,9	0,36	1-2	1,2	0,24
JU 1	24-29	26,5	1,44	22-27	24,8	1,04	1,07	5-7	5,7	0,71	2,0-3,0	2,2	0,47	2,0-2,5	1,8	0,25	1,5-2,0	1,8	0,25	1-2	1,1	0,15
JU 2	26-31	28,9	1,47	25-31	27,7	1,48	1,04	5-7	5,8	0,64	2,0-3,0	2,1	0,41	2,0-2,5	1,8	0,20	1,5-2,0	1,8	0,25	1-2	1,2	0,23
JU 3	26-33	28,9	1,80	25-32	28,0	1,83	1,03	5-6	5,4	0,48	2,0-2,5	1,8	0,25	1,5-2,0	1,7	0,25	1,5-2,0	1,8	0,25	1-2	1,1	0,09
JU 4	25-31	27,5	1,72	24-31	26,6	1,90	1,03	6-8	6,5	0,79	2,0-3,0	2,4	0,51	2,0-2,5	2,0	0,20	1,5-2,5	1,8	0,31	1-2	1,1	0,09

RESULTADOS

Para cada uno de los siete parámetros medidos en cada población estudiada se indica el intervalo de la muestra, la media \bar{x} y la desviación típica σ (Tabla 2).

En las figuras 8 y 9, aparecen detallados los caracteres del polen de este género que seguidamente pasamos a describir:

Forma

Pólenes heteropolares, esferoidales a prolado-esferoidales predominando los segundos sobre los primeros, que aparecen con baja frecuencia en la mayoría de las poblaciones.

El cociente P/E varía entre 1,00 y 1,14 por lo que la mayoría de ellos son longiaxos.

Dimensiones

El tamaño de los granos de polen de las 118 poblaciones estudiadas es variable incluso en el seno de la misma población y presenta unos valores medios para P que oscilan entre 22.5 y 41.6 micras, siendo el polen de tamaño menor (10-25 mi-

cras) y mediano (25-50 micras). Los valores medios para E varían entre 21.2 micras y 41.6 micras.

El hecho de la variación de tamaño dentro de una misma población, así como entre poblaciones de un mismo taxon, -- puede deberse a varias razones; entre ellas ecológicas o ambientales, variaciones debidas a poliploidía o hibridación, hechos que en este género son muy importantes y en algunos casos generalizados.

Aperturas

Los granos de polen de las especies de Agròstis, como los de toda la familia, presentan una sola apertura siendo monotremos, anatrems, porados, crasimarginados y operculados (fig. 10, A,B,G,H; 11 A,B) por lo que la notación NPC según ERDTMAN (1969) es 134: N, número de aperturas (una); P, posición de la apertura (polo distal), y C, tipo de apertura (en forma de poro).

El diametro del poro varía de unas especies a otras, así A.juressi presenta el menor tamaño con varios valores medios entre 1,9 y 2,4 micras; otros táxones, aunque alcanzan tamaños mayores, pueden presentar poblaciones con 2,1 micras como A.truncatula subsp.truncatula y A.nebulosa, 2,2 micras en A.truncatula subsp.durieui y A.pourretii o 2,3 micras en A.reuteri, mientras A.schleicheri posee el mayor tamaño con 5,1 micras.

Hemos observado como el tamaño del poro, r, es proporcional al de todo el conjunto apertural, RA.

Exina (fig. 9)

Se presenta muy poco estructurada; sólo se aprecian es

triaciones perpendiculares que afectan tanto a la sexina como a la nexina, las cuales presentan el mismo grosor, siendo muy delgados (fig. 9;10, H).

El reborde marginal anular de la apertura, cuyo origen se expuso en la introducción, varía notablemente entre A.juresi y el resto de las especies de este género; dicha especie - presenta este engrosamiento muy débil e incluso llega a confundirse con el resto de la exina del grano. En las demás especies este reborde anular marginal puede variar en grosor y tamaño, - pero siempre es patente.

En cuanto a la escultura, la utilización del microscopio electrónico de barrido revela la existencia de buenos caracteres diferenciales entre las especies, si bien son difíciles de cuantificar debido a la naturaleza del medio, por encontrarse además en el límite de resolución del microscopio óptico (fig. 10, C-F; 11, C-F).

A pesar de ello hemos podido determinar para cada taxon el número de elementos esculturales en 1 micra cuadrada, - aunque este recuento no ha podido realizarse en todas las poblaciones ante la imposibilidad de disponer de M.E.B. el tiempo necesario para llevarlo a cabo.

De las observaciones realizadas destacamos que A.stolonifera presenta una superficie microgemada (ROMERO & BLANCA, - 1983), aunque para IZCO & SAENZ (1976) que la estudian bajo la denominación de A.alba L. la consideran formada por verrugas - compuestas en disposición rugulada e indican la existencia de unas perforaciones en el tectum; éste último hecho no ha sido visualizado por nosotros. (fig. 10,C).

Para el grupo A.canina (ROMERO & BLANCA, l.c), que com

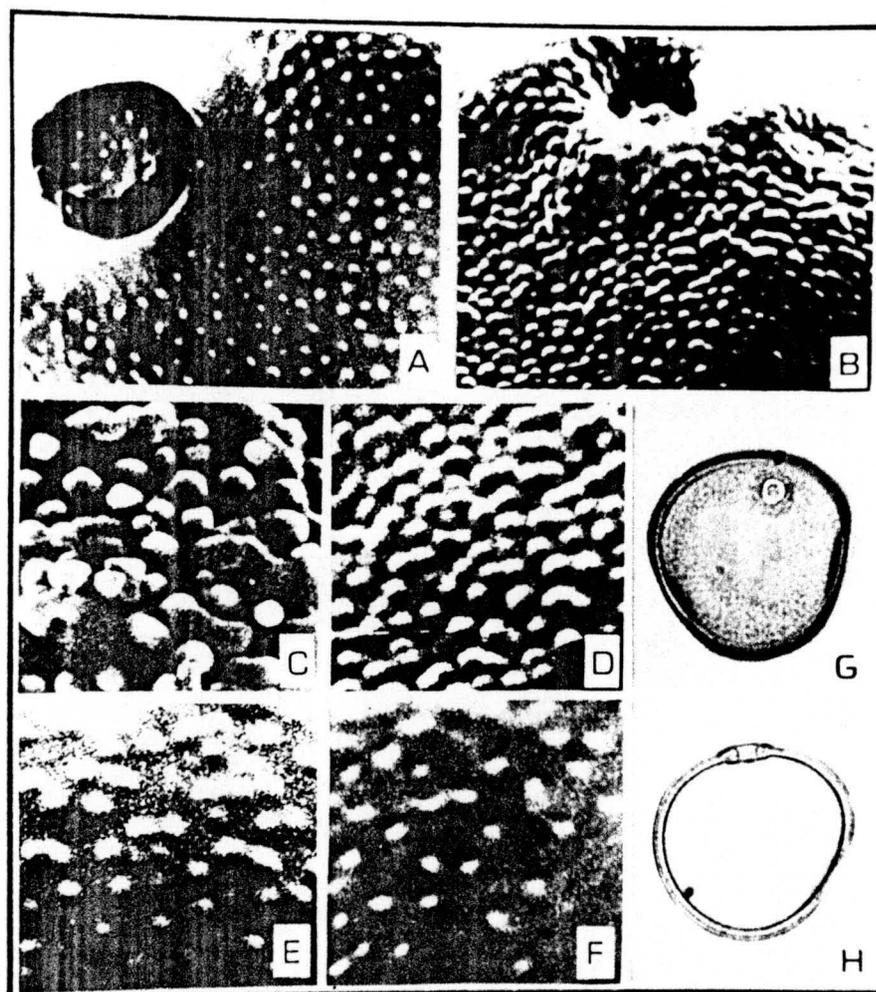
prende a A.canina y A.hesperica, la exina es microgranulada, apareciendo en algunas poblaciones los microgránulos apiñados. Posteriormente al analizar más material referente a este grupo hemos podido diferenciar dos tipos de exina; así A.canina al igual que A.tileni presentan la exina insulada (fig. 11, A y D), -siendo el número de microgránulos que conforman cada ínsula variable, mientras que A.hesperica la posee microgranulada.

El resto de las especies presentan una superficie que va desde microgranulada a microespinulada no pudiéndose precisar donde terminan los gránulos y comienzan las espínulas al tener que emplearse elevados aumentos.

El número de elementos esculturales por micra cuadrada varía ostensiblemente entre A.truncatula subsp.durieui y la subespecie tipo, A.nevadensis-A.rupestris, A.alpina-A.schleicheri; valores similares se encuentran en otros pares de especies emparentadas como A.nebulosa-A.reuteri y A.castellana-A.capillaris (fig. 10).

A continuación exponemos los valores medios aproximados para cada taxon:

<u>A.truncatula</u> subsp. <u>truncatula</u>	~ 17/ μm^2
<u>A.truncatula</u> subsp. <u>durieui</u>	~ 7/ μm^2
<u>A.rupestris</u>	~ 15/ μm^2
<u>A.nevadensis</u>	~ 9/ μm^2
<u>A.nebulosa</u>	~ 6/ μm^2
<u>A.reuteri</u>	~ 8/ μm^2
<u>A.castellana</u>	~ 4/ μm^2
<u>A.capillaris</u>	~ 7/ μm^2
<u>A.alpina</u>	~ 12/ μm^2
<u>A.schleicheri</u>	~ 6-7/ μm^2



A-B 5μ
 C-F 1μ
 G-H 10μ

Figura 10.- Microscopía electrónica de: A, F, A.castellana; B, D, A.truncatula subsp.durieui; C, A.stolonifera; E, A.nebulosa. Microscopía óptica de: G, H, A.stolonifera.

<u>A.schraderiana</u>	$\sim 8/\mu m^2$
<u>A.hesperica</u>	$\sim 8/\mu m^2$
<u>A.pourretii</u>	$\sim 5/\mu m^2$
<u>A.tenerrima</u>	$\sim 6/\mu m^2$
<u>A.juressi</u>	$\sim 7-8/\mu m^2$
<u>A.curtisii</u>	$\sim 6-7/\mu m^2$

Intina

Mediante la acetolisis la intina queda destruída totalmente; por esta razón para su visualización se ha utilizado polen fresco teñido con verde de metilo; la exina así teñida presenta un color verde intenso, mientras que la intina -- aparece más clara y muy refringente.

De forma general la intina es más delgada que la exina.

RESULTADOS DEL ANALISIS ESTADISTICO

Aunque el género Agrostis ha sido dividido en secciones, como ya se ha expuesto anteriormente, hemos querido comprobar si el polen daba algún resultado aparente para separar estos grupos, por lo que se han analizado y comparado los datos de las 18 especies estudiadas; sin embargo, para facilitar la realización de los diagramas de dispersión simbólica y tridimensionales (fig. 39-42), se han dividido las 18 especies en dos grupos considerando para ello la existencia de pálea con un tamaño mayor a $2/5$ de la longitud de la lema (fig. 39, 41) o bien inferior a $1/3$ (fig. 40, 42), aunque sin denominar a -- cada uno de estos grupos como una determinada sección dada la artificialidad que presenta. Sin embargo para cada tipo de diagrama hemos utilizado los mismos tamaños para las unidades consideradas --

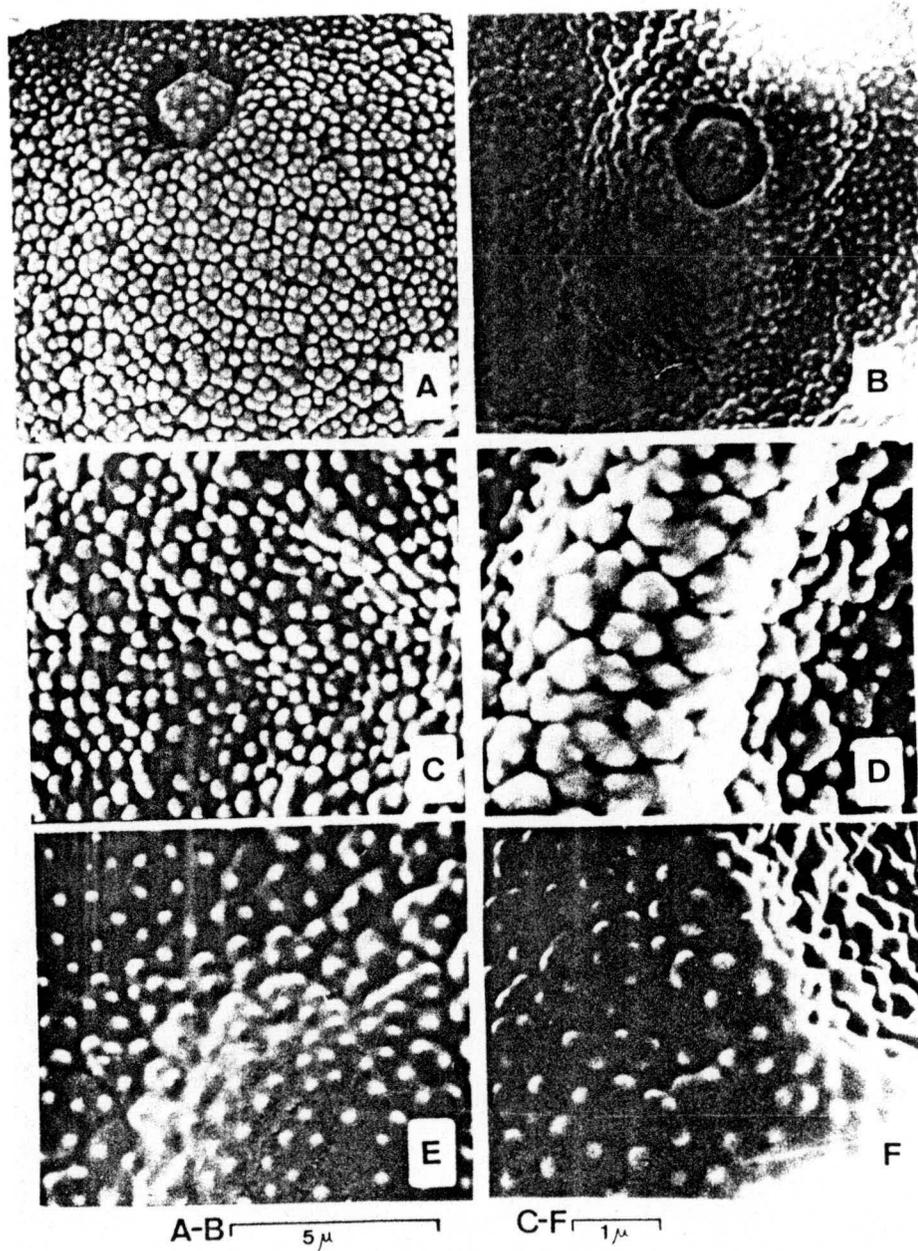


Figura 11.- Microscopía electrónica de: A, D, A.tileni; B, E, A.schraderiana; C, A.rupestris; F, A.tenerrima.

Tabla 3.- Test χ^2 de homogeneidad relativa a P y E.

		P		E	
		$\chi^2_{\text{observada}}$	$\chi^2_{\text{teórica}}$	$\chi^2_{\text{observada}}$	$\chi^2_{\text{teórica}}$
CA	1	5,30	7,81	5,20	7,81
CAGR	1	8,63	18,31	2,49	15,51
CAGR	2	7,51	7,81	8,69	9,49
CAGR	3	6,21	7,81	5,54	9,49
CAGR	4	7,02	7,81	5,55	5,99
CAGR	5	4,76	5,99	4,46	7,81
CAHE	1	2,40	11,07	4,59	11,07
CAHE	2	5,24	14,07	4,06	9,49
CAHE	3	7,55	9,49	5,61	5,99
TI	1	6,52	7,81	5,95	7,81
TI	2	7,81	7,81	2,97	5,99
RU	1	6,76	11,07	5,34	9,49
RU	2	5,38	12,59	5,61	14,07
RU	3	3,95	9,49	5,08	9,49
RU	4	5,55	7,81	4,64	7,81
RU	5	5,23	7,81	5,23	7,81
RU	6	4,83	9,49	7,80	9,49
NV	1	2,30	16,92	3,96	12,59
NV	2	2,49	12,59	3,44	12,59
NV	3	2,61	7,81	3,35	11,07
NV	4	3,29	9,49	5,02	5,99
NV	5	5,92	5,99	5,69	9,49
NV	6	5,45	5,99	4,24	7,81
NV	7	7,69	11,07	5,38	5,99
NV	8	4,77	5,99	6,82	7,81
CU	1	4,23	5,99	4,95	7,81
CU	2	6,85	14,07	4,04	11,07
CU	3	7,72	7,81	3,67	5,99

Tabla 3 (continuación).- Test χ^2 de homogeneidad relativa a P y E.

		P		E	
		χ^2 observada	χ^2 teórica	χ^2 observada	χ^2 teórica
CU	4	12,47	12,59	10,28	11,07
CU	5	5,6	11,07	5,47	7,81
AL	1	5,52	7,81	7,49	7,81
AL	2	5,14	9,49	5,8	7,81
SC	1	4,17	12,59	3,42	12,59
SC	2	3,73	11,07	2,59	11,07
SC	3	4,05	11,07	7,46	9,49
SC	4	10,07	12,59	8,12	9,49
SC	5	2,95	11,07	3,68	11,07
SC	6	3,10	12,59	3,23	11,07
SC	7	3,64	12,59	4,41	9,49
SC	8	5,31	9,49	4,89	11,07
SC	9	2,69	9,49	3,11	11,07
SC	10	1,39	11,07	4,36	11,07
SC	11	3,09	9,49	5,88	11,07
SC	12	6,76	14,07	4,10	15,51
AG	1	12,77	16,92	7,87	15,51
AG	2	1,67	11,07	7,03	12,59
AG	3	5,14	7,81	4,95	5,99
AG	4	17,03	11,07	15,07	12,59
ST	1	7,72	7,81	5,91	7,81
ST	2	7,05	7,81	7,70	7,81
ST	3	4,86	9,49	4,98	11,07
ST	4	5,08	7,81	4,28	9,49
ST	5	4,01	7,81	7,68	7,81
ST	6	5,33	12,59	3,19	11,07
ST	7	4,69	7,81	5,10	7,81
ST	8	7,35	9,49	6,21	9,49
ST	9	5,27	7,81	3,86	9,49
ST	10	5,72	7,81	3,86	11,07

Tabla 3 (continuación).- Test χ^2 de homogeneidad relativa a P y E.

		P		E	
		$\chi^2_{\text{observada}}$	χ^2_{teorica}	$\chi^2_{\text{observada}}$	χ^2_{teorica}
CP	1	6,39	7,81	5,86	7,81
CP	2	6,86	9,49	4,85	14,07
CP	3	6,25	9,49	5,96	11,07
CP	4	3,06	9,49	9,16	9,49
CP	5	3,93	5,99	4,86	5,99
CP	6	3,88	12,59	3,27	11,07
CP	7	3,99	7,81	6,26	7,81
CP	8	4,26	7,81	6,89	7,81
CP	9	4,90	11,07	6,27	9,49
CP	10	3,38	7,81	8,86	11,07
CP	11	12,36	7,81	13,01	9,49
CP	12	7,22	5,99	12,03	7,81
CT	1	3,46	9,49	5,61	9,49
CT	2	3,37	7,81	6,12	7,81
CT	3	4,11	7,81	7,03	9,49
CT	4	4,89	14,07	7,60	12,59
CT	5	4,05	9,49	5,00	11,07
CT	6	5,68	5,99	5,88	5,99
CT	7	12,79	15,51	7,13	11,07
CT	8	2,78	9,49	5,80	7,81
CT	9	5,47	5,99	4,51	7,81
CT	10	4,19	9,49	4,49	9,49
CT	11	4,20	11,07	4,35	9,49
CT	12	7,56	11,07	4,18	5,99
CT	13	5,45	7,81	7,36	7,81

Tabla 3 (continuación).- Test χ^2 de homogeneidad relativa a P y E.

		P		E	
		χ^2 observada	χ^2 teórica	χ^2 observada	χ teórica
PO	1	5,42	11,07	3,81	9,49
PO	2	4,73	15,01	8,66	11,07
PO	3	6,8	12,59	3,47	15,51
PO	4	6,05	7,81	3,89	7,81
PO	5	7,03	7,81	2,70	7,81
PO	6	4,29	11,07	4,81	11,07
PO	7	10,27	11,07	4,32	7,81
PO	8	4,45	9,49	5,43	7,81
PO	9	12,17	14,07	9,52	15,51
TE	1	4,93	9,49	6,44	9,49
TE	2	5,61	9,49	4,65	11,07
TU	1	5,95	12,59	6,61	7,81
TU	2	5,18	9,49	2,68	7,81
TU	3	6,72	11,07	5,56	11,07
DU	1	5,21	9,49	6,35	12,59
DU	2	9,48	12,59	7,12	7,81
DU	3	4,88	7,81	7,23	7,81
DU	4	3,64	9,49	4,86	7,81
DU	5	8,59	11,07	6,55	7,81
DU	6	5,25	7,81	5,66	7,81
DU	7	9,41	9,49	7,26	7,81
DU	8	8,30	7,81	11,99	9,49
RE	1	4,75	7,81	5,10	5,99
RE	2	4,36	7,81	8,17	9,49
RE	3	6,46	7,81	5,54	7,81
RE	4	6,89	7,81	6,77	7,81
RE	5	5,37	9,49	7,91	9,49

Tabla 3 (continuación).- Test χ^2 de homogeneidad relativa a P y E.

		P		E	
		χ^1 observada	χ^2 teórica	χ^2 observada	χ teórica
RE	6	3,68	9,49	7,10	9,49
NE	1	3,43	9,49	6,47	7,81
NE	2	5,05	9,49	5,88	7,81
NE	3	5,40	7,81	7,78	9,49
NE	4	5,62	9,49	5,12	12,59
NE	5	2,54	9,49	6,22	9,49
NE	6	5,42	7,81	4,74	7,81
JU	1	7,19	7,81	4,91	7,81
JU	2	5,03	7,81	6,09	9,49
JU	3	5,29	11,07	2,89	11,07
JU	4	6,72	9,49	7,19	11,07
Total		992,66	38,89	1139,25	38,89

en ambos grupos, por lo que la comparación entre todas las táxones es fácil.

AJUSTE A LA CURVA NORMAL

En la tabla 3 se reflejan los resultados relativos al ajuste de las distribuciones observadas a una normal de Gauss-Laplace para los parámetros P y E en 123 poblaciones. Cuanto más pequeños resultan los valores de la χ^2 observada - esa distribución se aproxima más a la curva normal y, en caso contrario, indica la mayor heterogeneidad de la muestra.

Para la realización de todos los cálculos hemos desechado aquellas poblaciones que no se ajustan a una curva normal y por consiguiente contradicen la hipótesis de conformidad con un coeficiente de seguridad del 95%; estas poblaciones son muy heterogéneas y no se utilizan en el cálculo (AG4, CP11, CP12, CT15, DU8).

Para cada una de las 118 poblaciones restantes se ha representado gráficamente el ajuste de los valores observados y los esperados (Fig. 12 - 35) para los parámetros P y E. De los histogramas realizados se representan en negro los valores teóricos y en blanco los observados.

Así mismo hemos realizado el ajuste a la curva normal de los valores de P y E en el conjunto de las 118 poblaciones estudiadas (fig. 36, 37). En ambos casos los valores del χ^2 observado son mayores que los teóricos, lo que nos indica que el conjunto de las poblaciones es heterogéneo o lo que es lo mismo, no se ajustan a una distribución normal y las diferencias encontradas en los parámetros P y E de las distintas poblaciones consideradas son significativas.

TRATAMIENTO NUMERICO DE LA INFORMACION

Diagramas de Simpson y Roe

En la figura 38 se representa la comparación de los valores medios de P y E para las 118 poblaciones correspondientes a 18 especies (21 táxones) con una ordenación, como la seguida en la presente Memoria, según el tratamiento taxonómico - dado.

En primer lugar, lo primero que se aprecia en dichas figuras, es la gran variabilidad de los parámetros P y E en el seno de las diferentes poblaciones de un mismo taxon; así por ejemplo A.schleicheri (SC1-SC12) o A.capillaris (CP1-CP10), donde su heterogeneidad no puede basarse en diferencia cromosómica alguna como cabría pensar; ésta puede deberse a la propia heterogeneidad de las especies, no ocurriendo así con A.castellana (CT1-CT14) donde se han detectado tetraploides y hexaploides, o A.rupestris (RU1-RU6) donde se observan dos tamaños claros atribuibles a la existencia de diferentes niveles de ploidía (BJORKMAN, 1960; KUPFER, 1974).

Los tamaños de los táxones diploides resultan inferiores al resto, sin embargo es curioso el mayor tamaño de A.curtisii (CU1-CU5), si tenemos en cuenta que se trata también de un diploide. El tamaño mayor para todo el género lo presenta el hexaploide A.schleicheri mientras que A.nevadensis (NV1-NV8) también hexaploide lo posee claramente inferior.

Existe una similitud de tamaño entre táxones muy diferentes como A.truncatula subsp.truncatula y A.reuteri, A.pourreti-A.tenerrima, A.juressi-A.rupestris-A.alpina, etc..

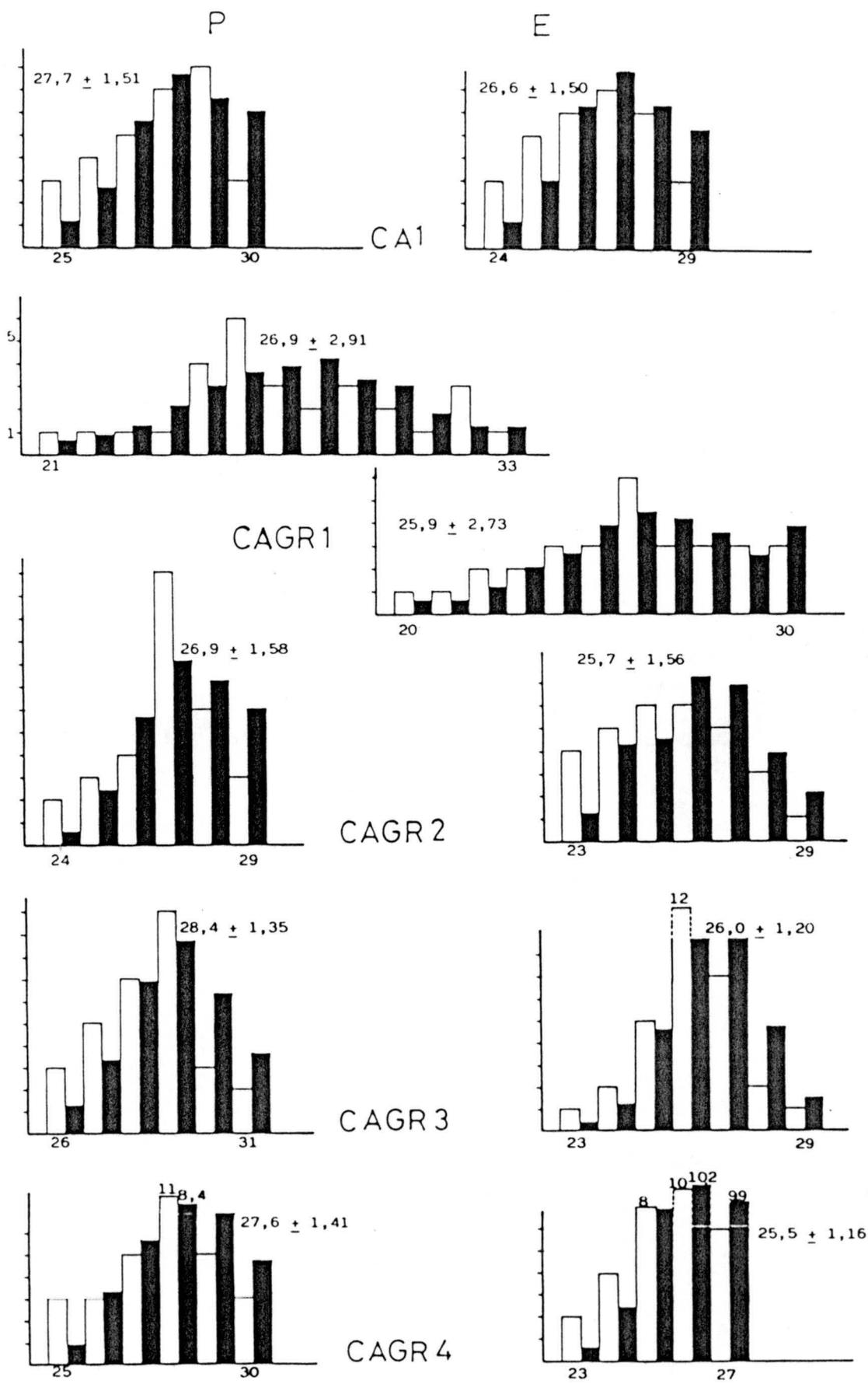


Figura 12.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas CA1-CAGR4.

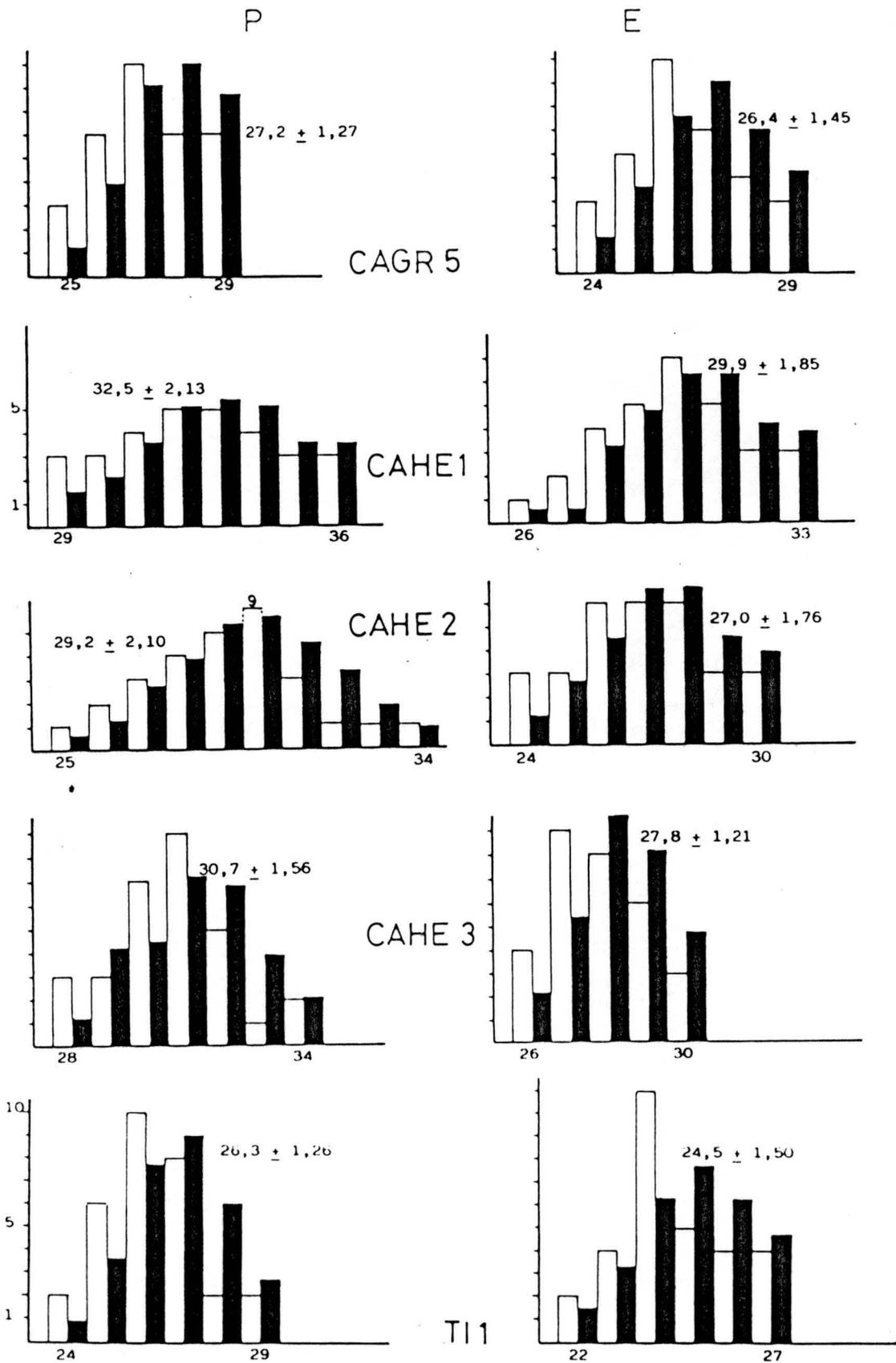


Figura 13.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas CAGR5-TI1.

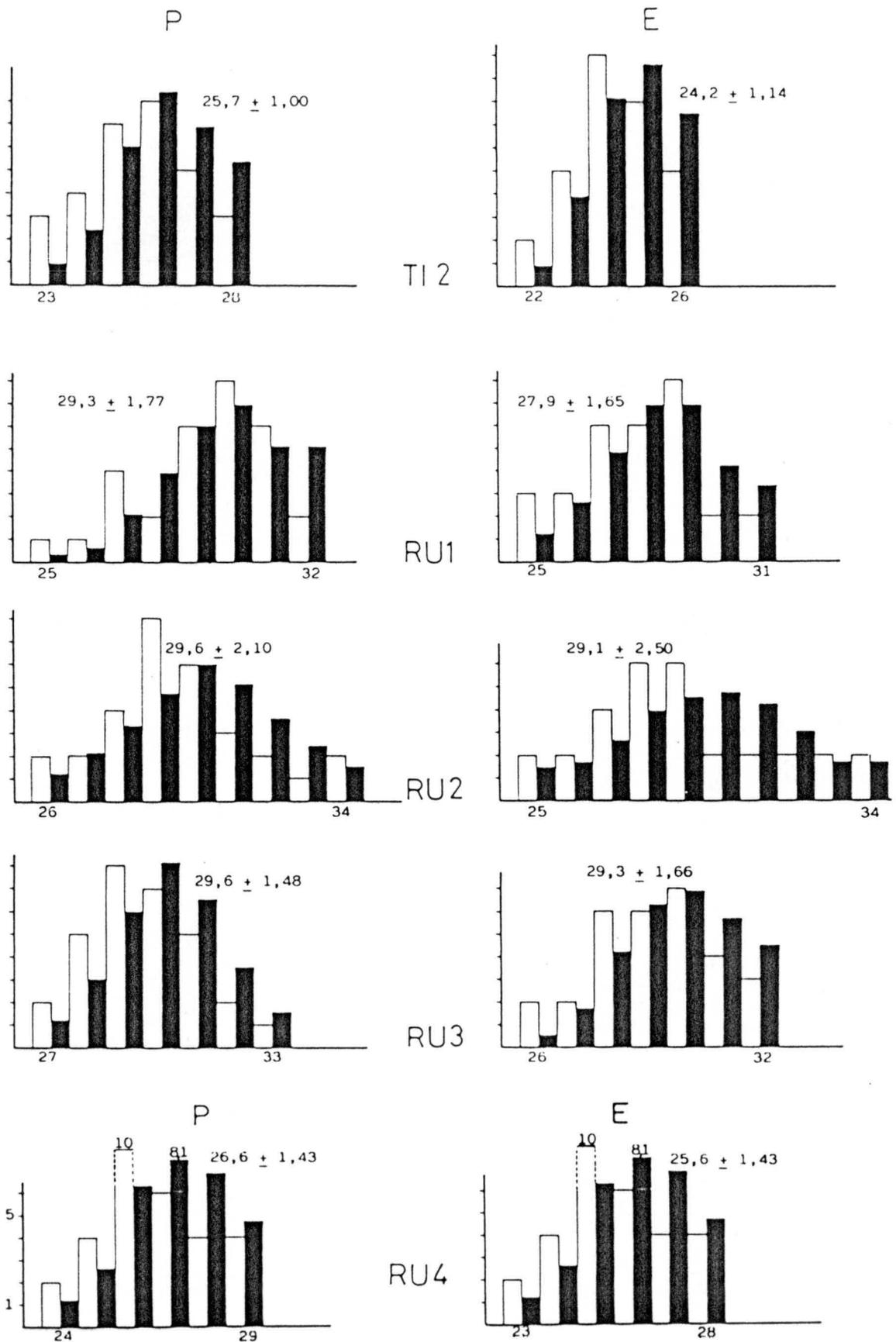


Figura 14.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas TI2-RU4.

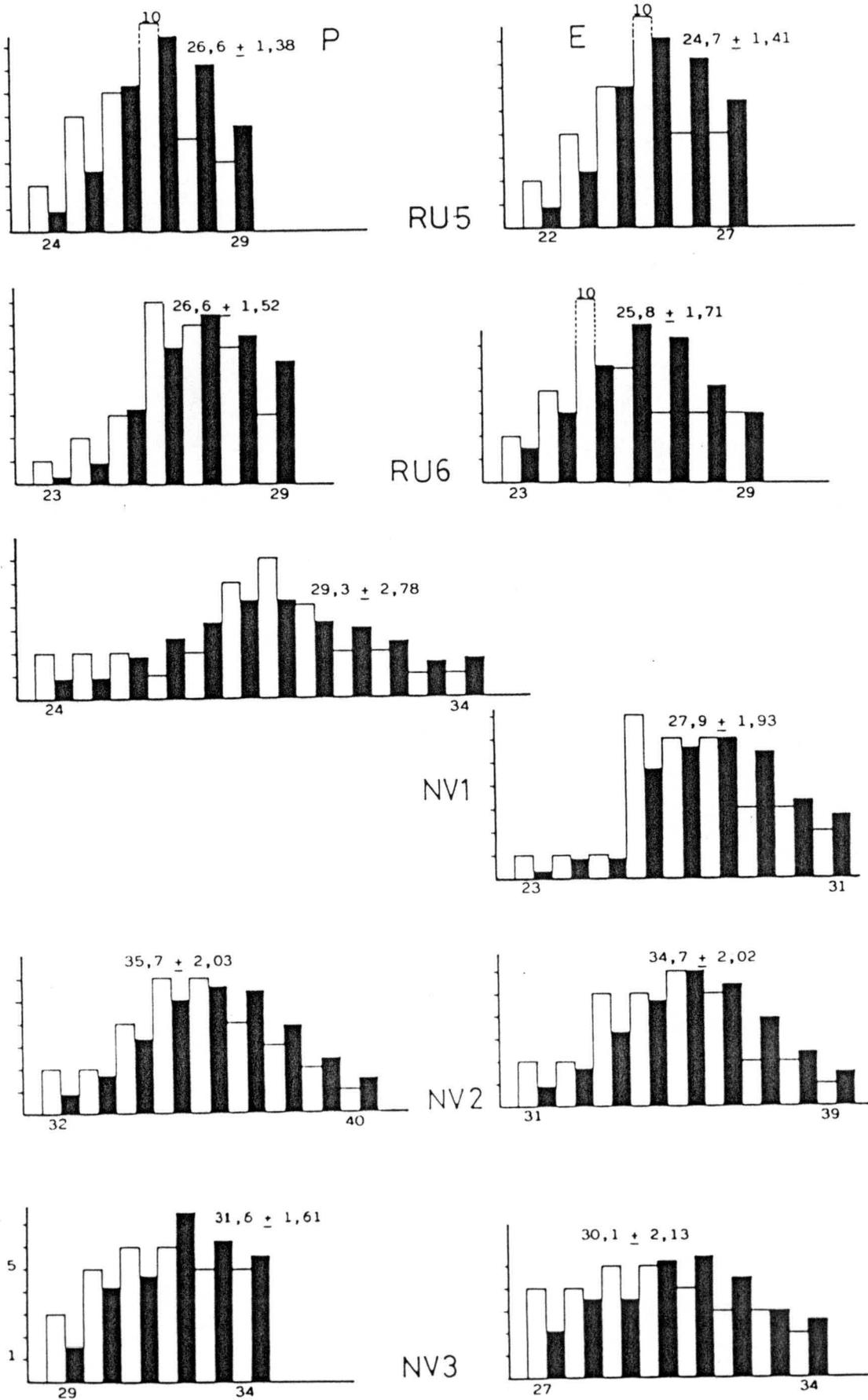
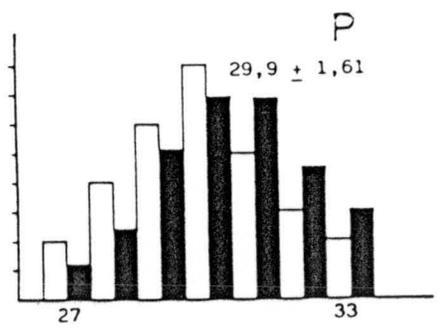
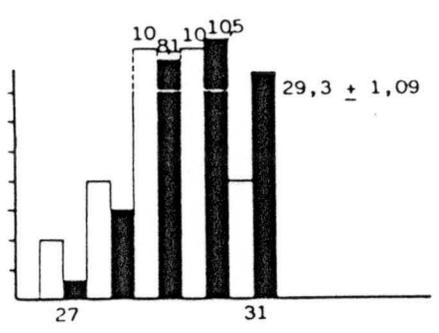
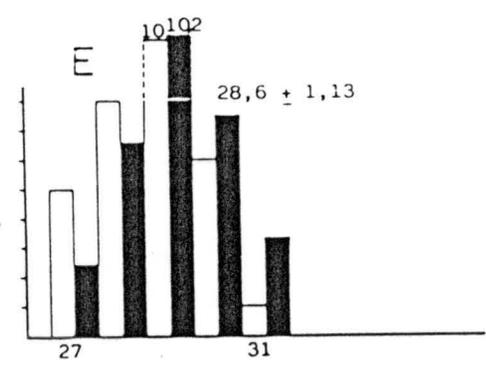


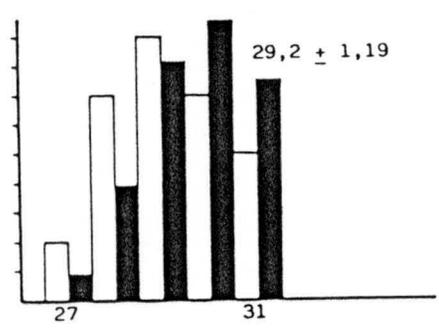
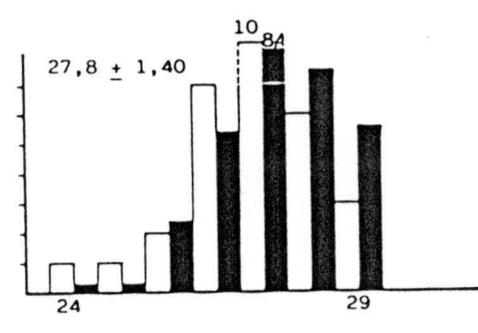
Figura 15.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas RU5-NV3.



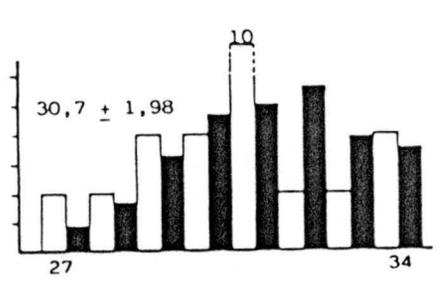
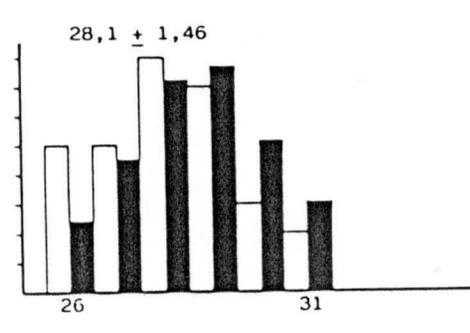
NV4



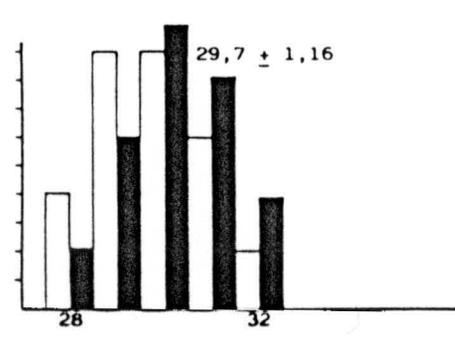
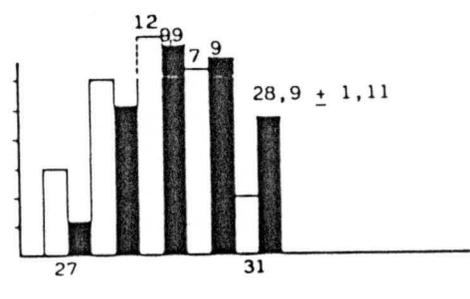
NV5



NV6



NV7



NV8

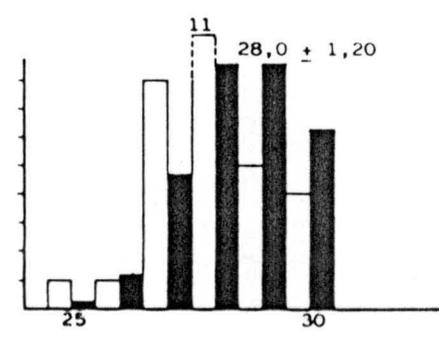


Figura 16.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas NV4-NV8.

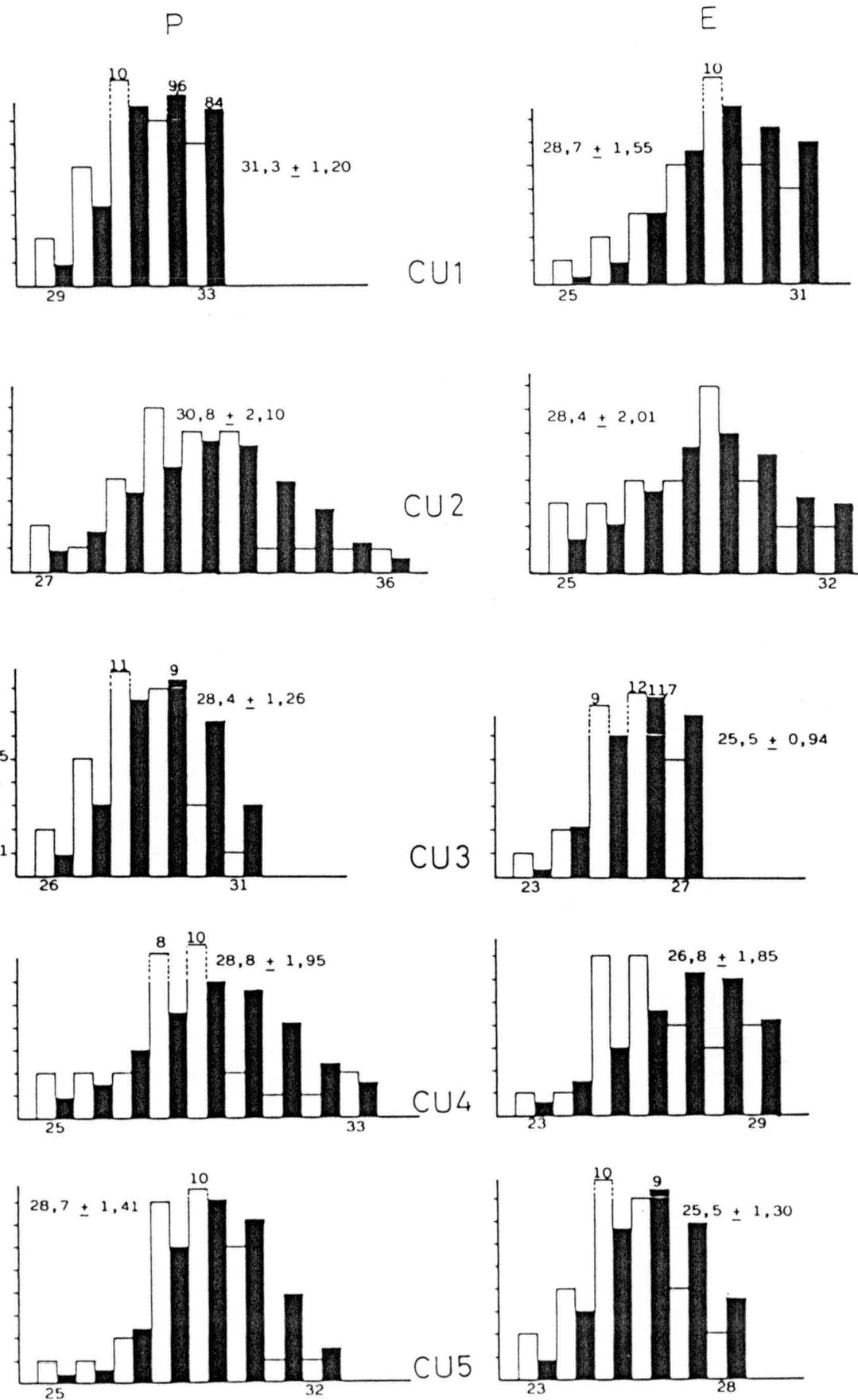


Figura 17.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas CU1-CU5.

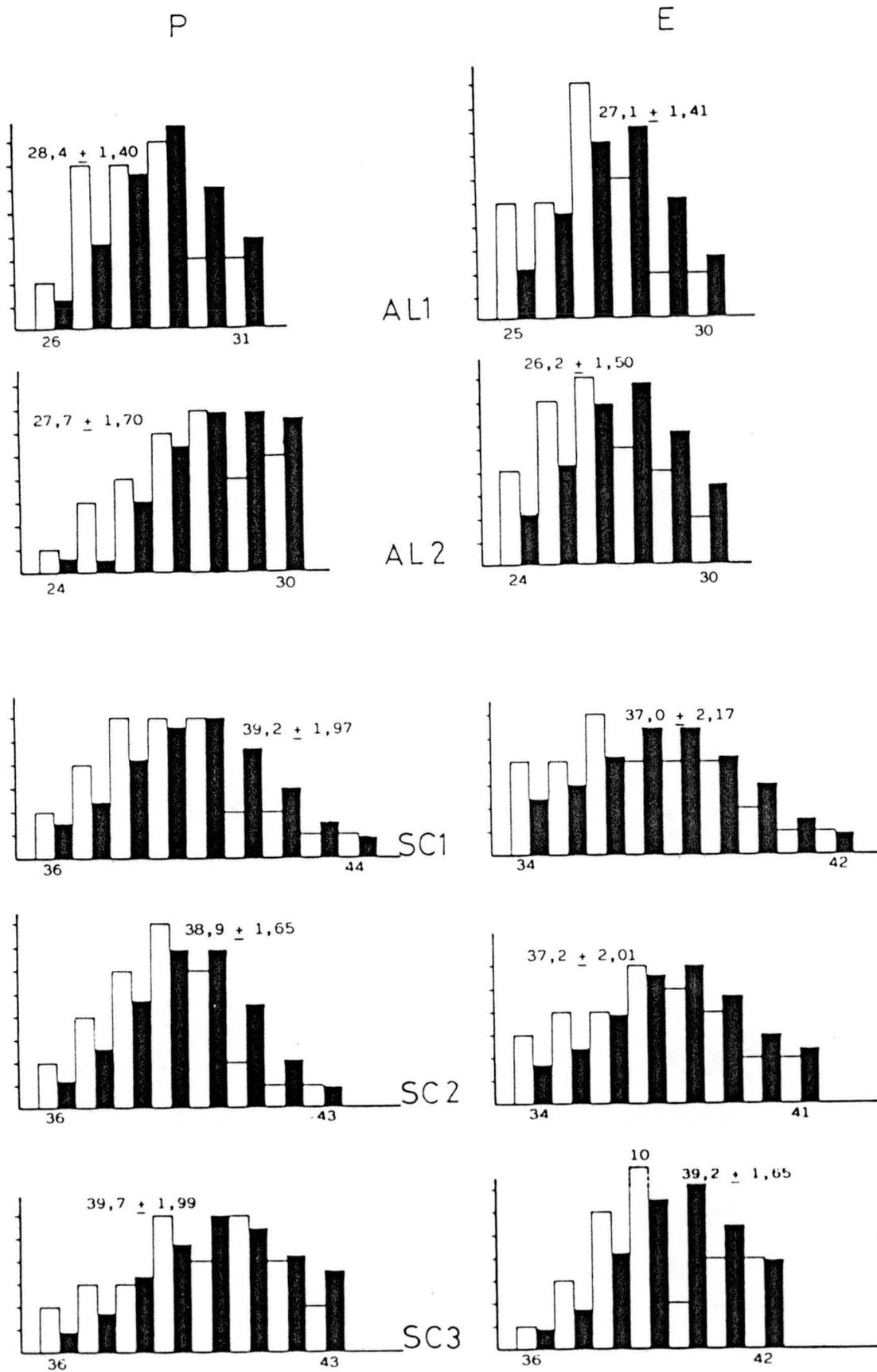


Figura 18.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas AL1-SC3.

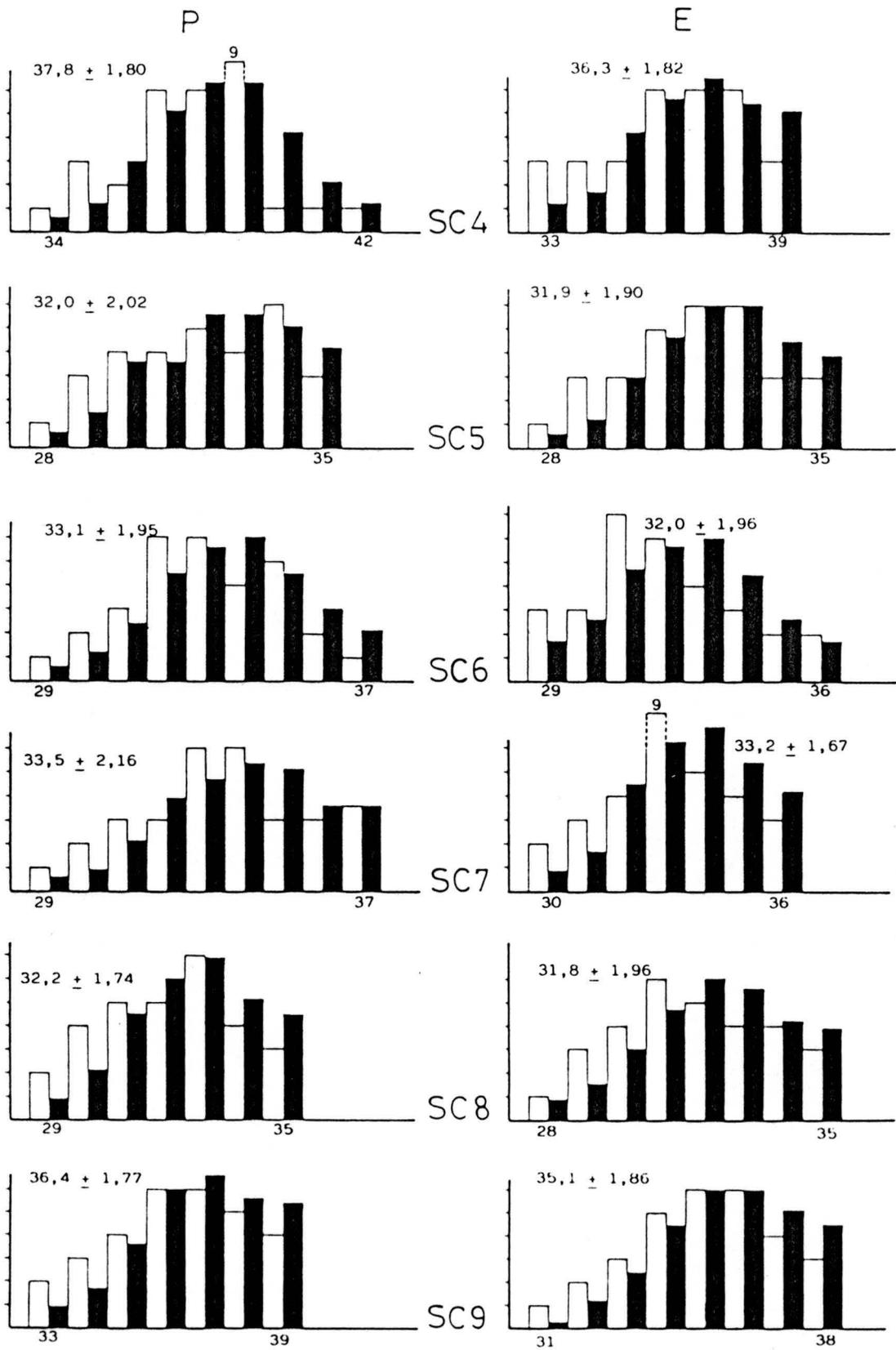


Figura 19.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas SC4-SC9.

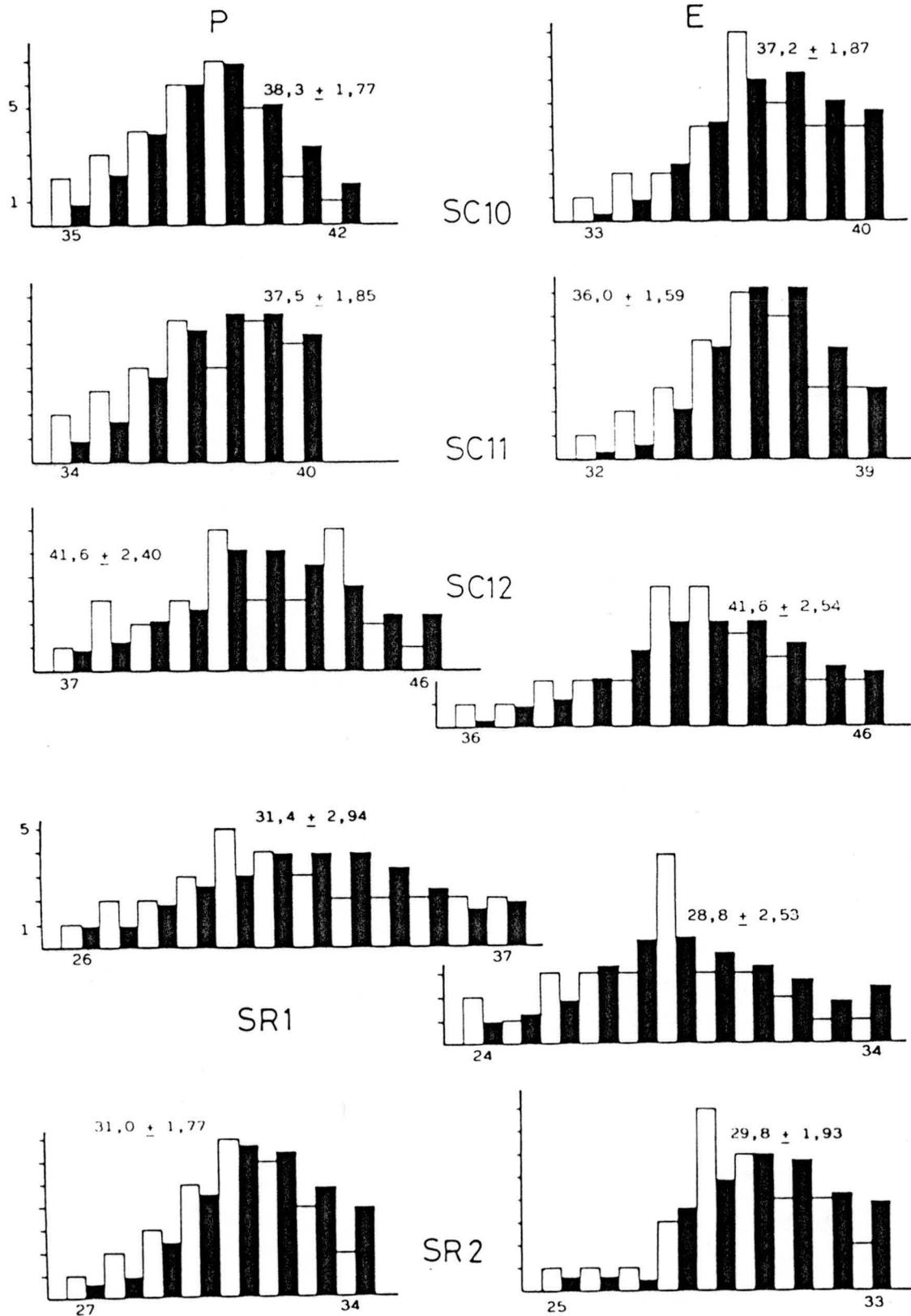


Figura 20.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas SC10-SR2.

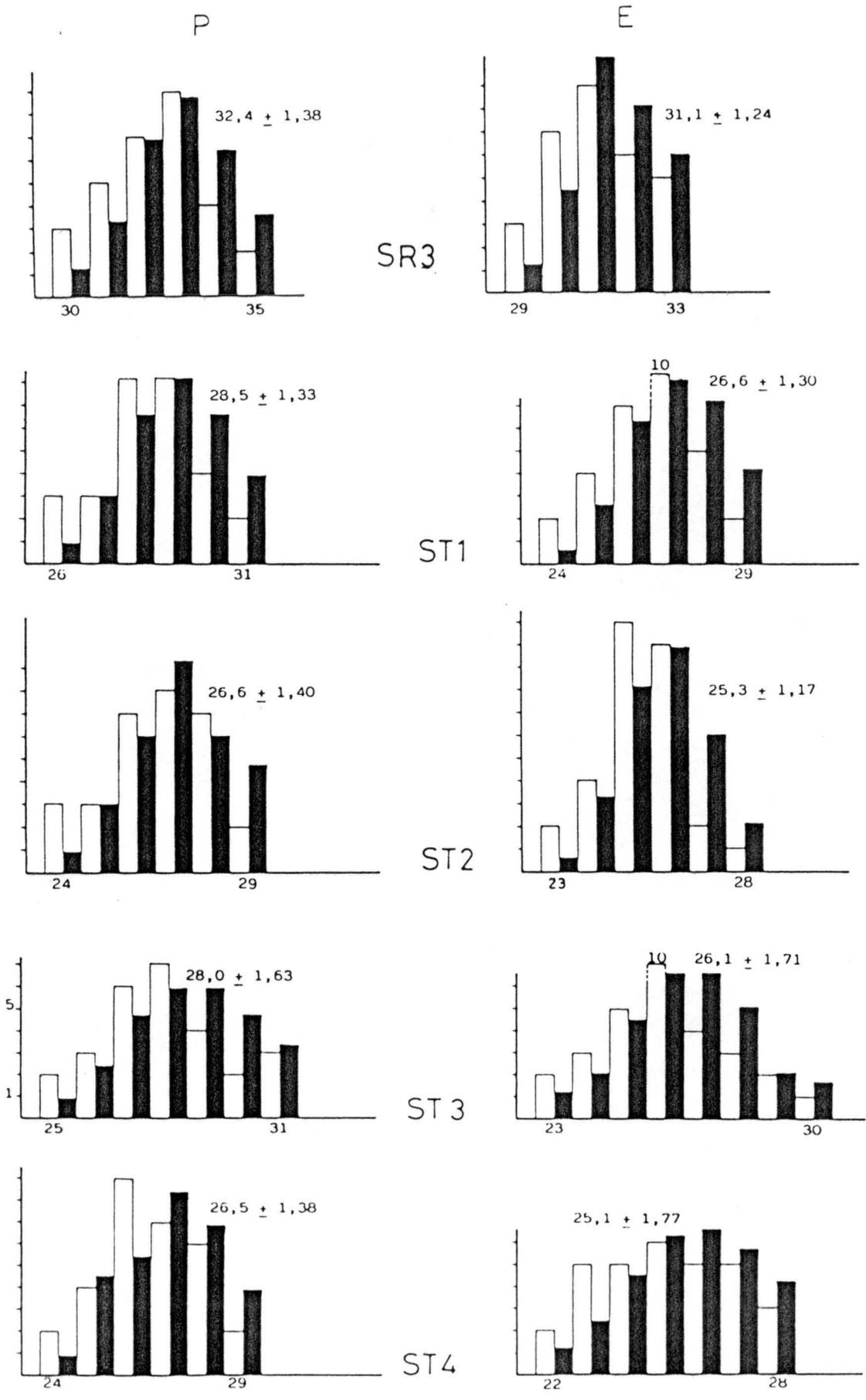


Figura 21.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas SR3-ST4.

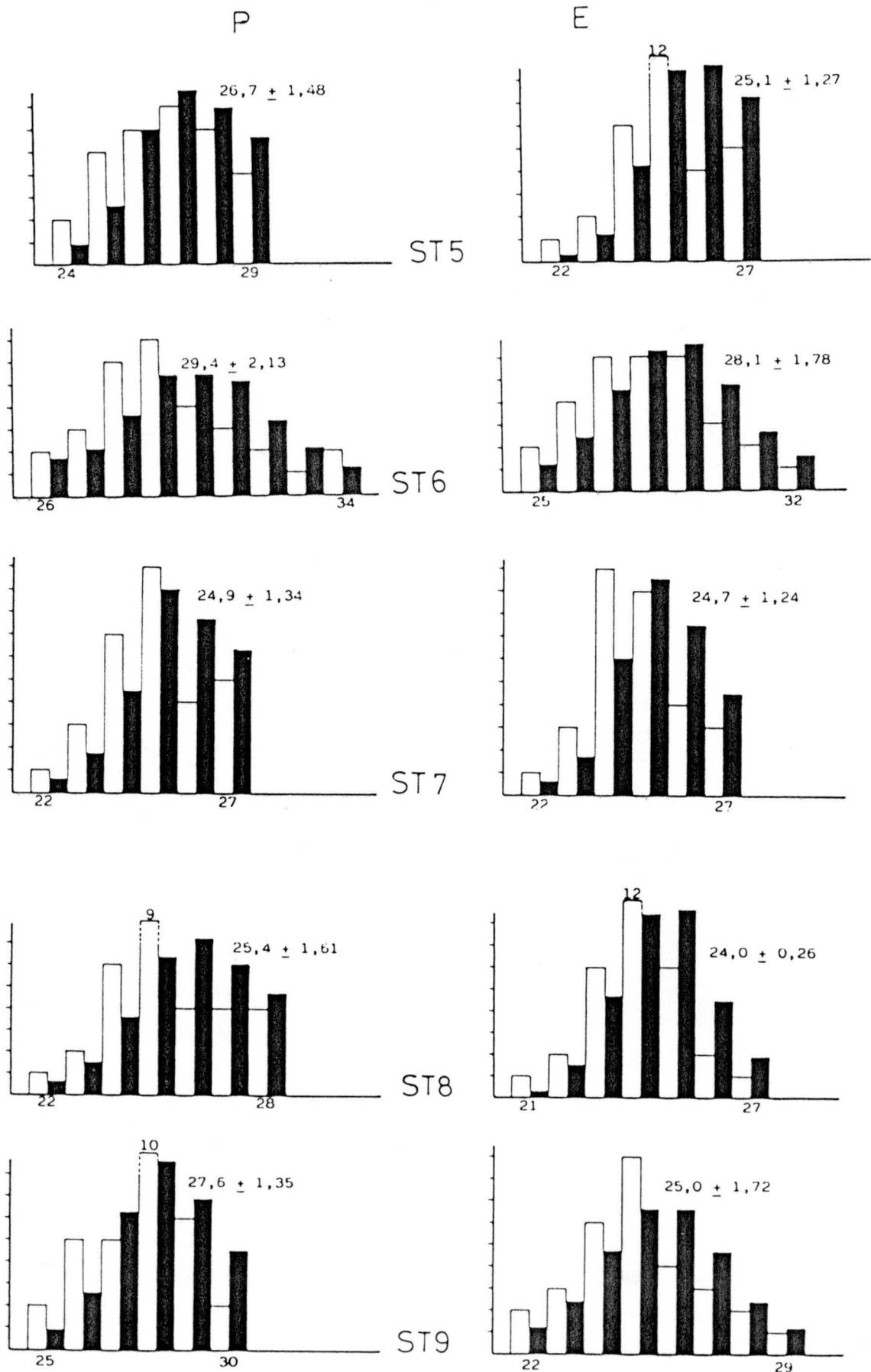


Figura 22.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas ST5-ST9.

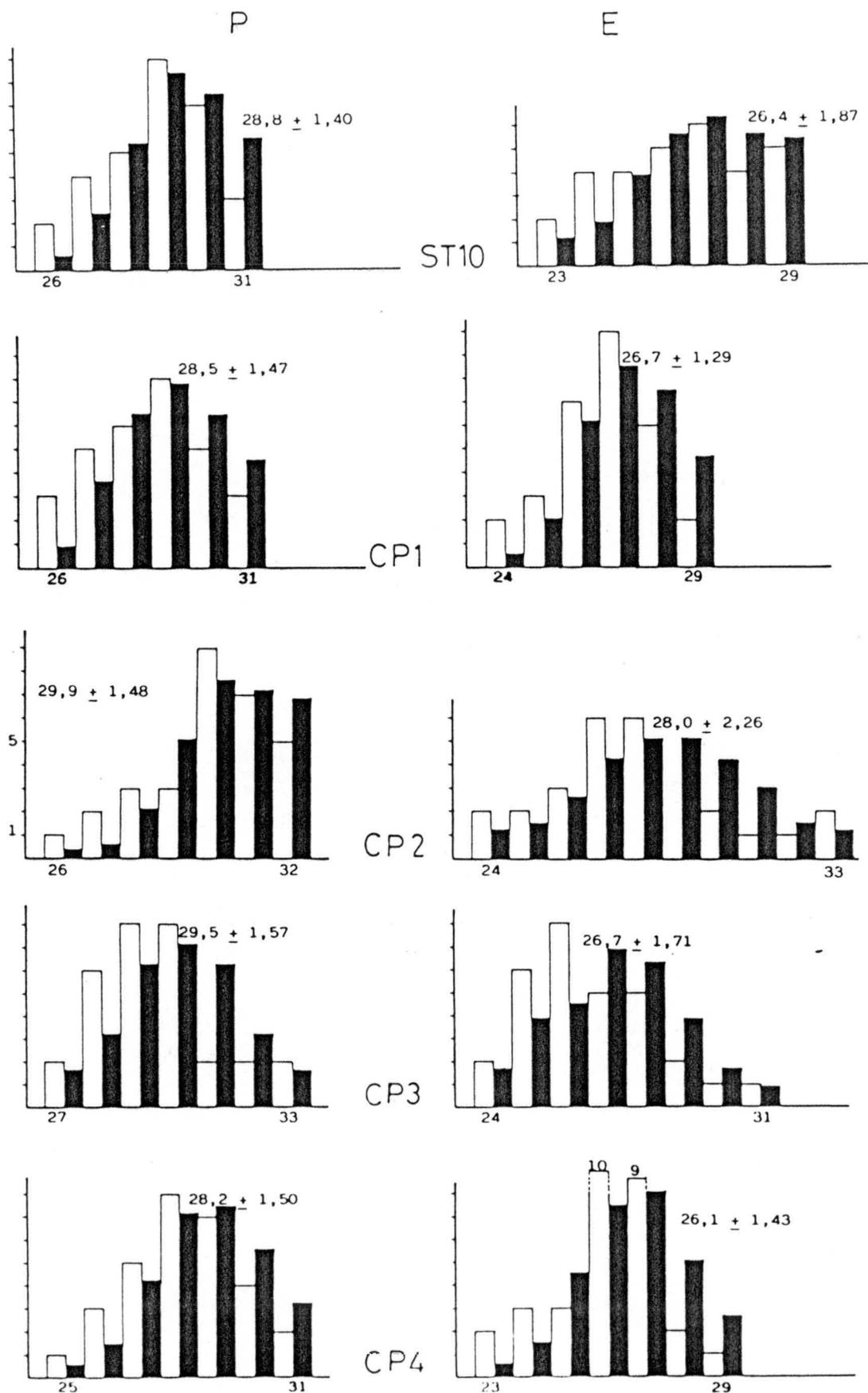


Figura 23.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas ST10-CP4.

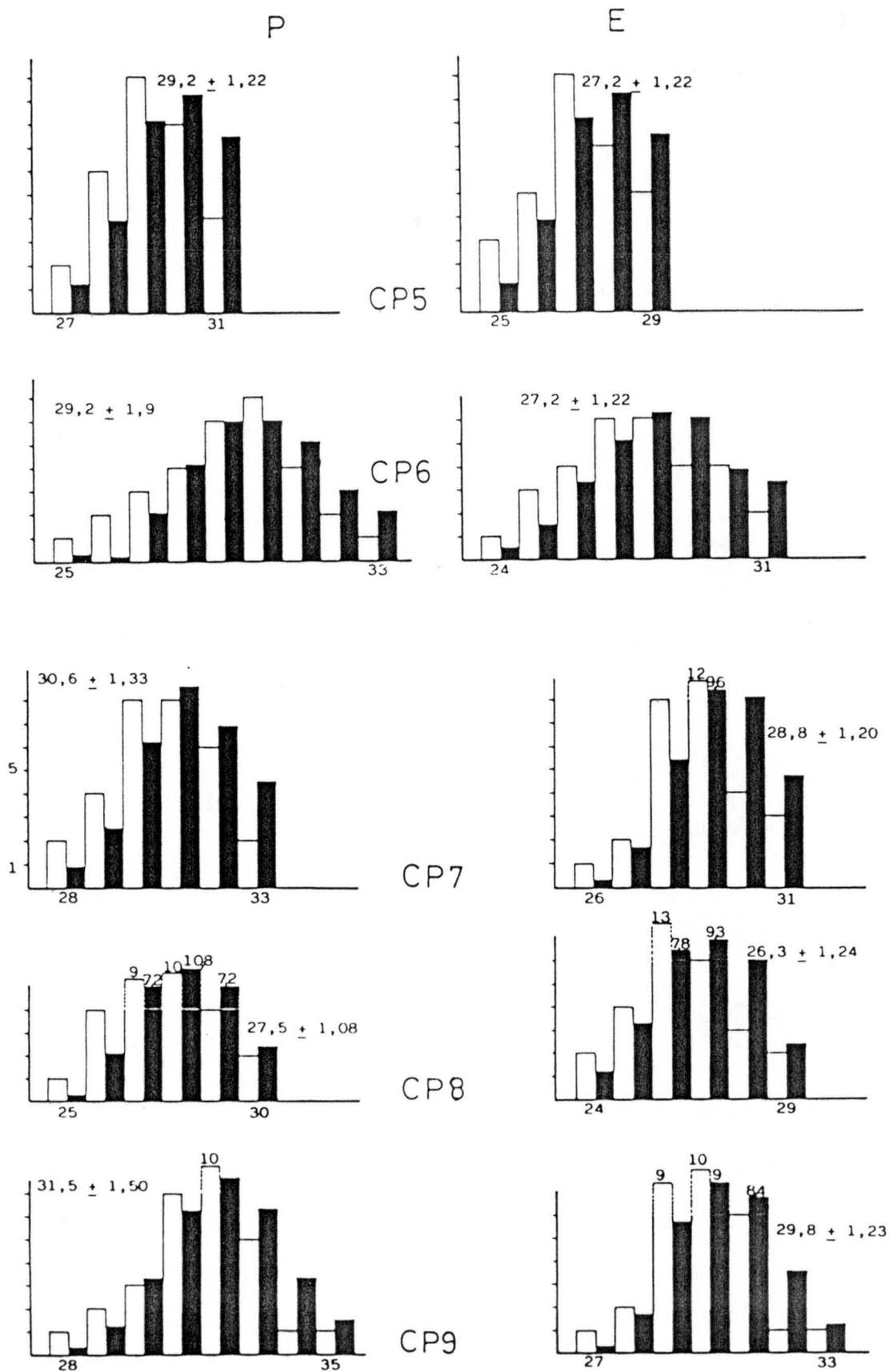


Figura 24.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas CP5-CP9.

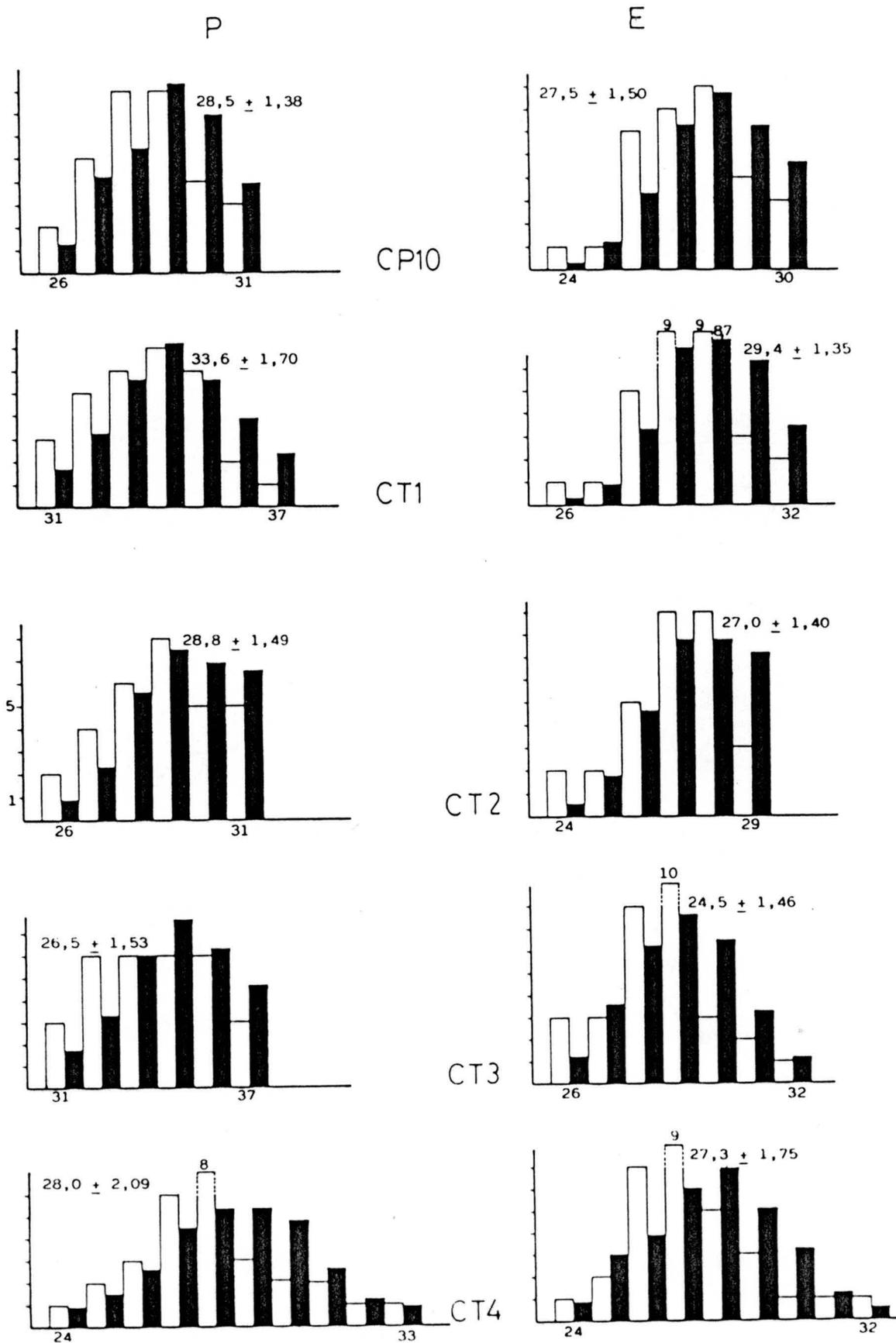


Figura 25.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas CP10-CT4.

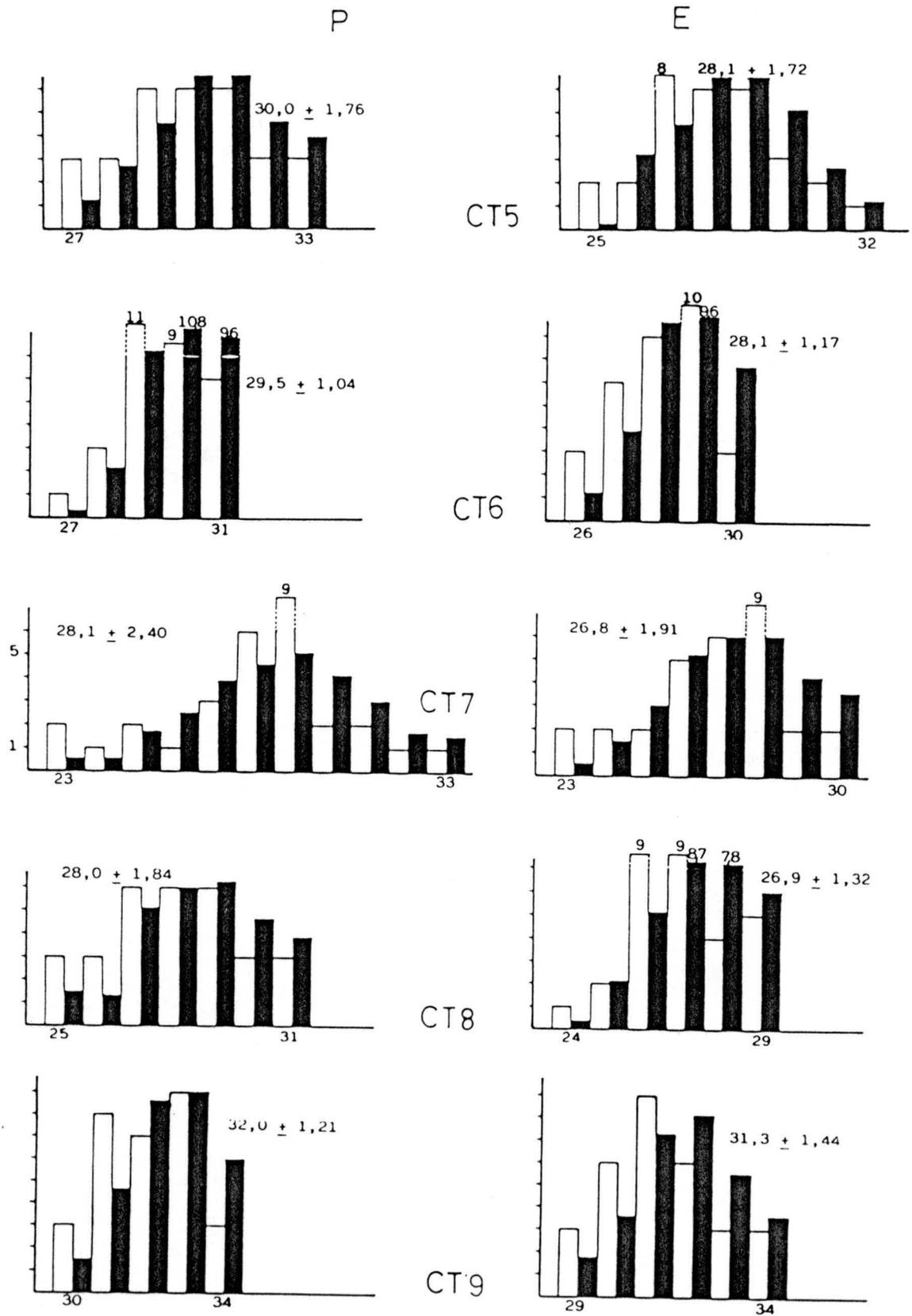


Figura 26.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas CT5-CT9.

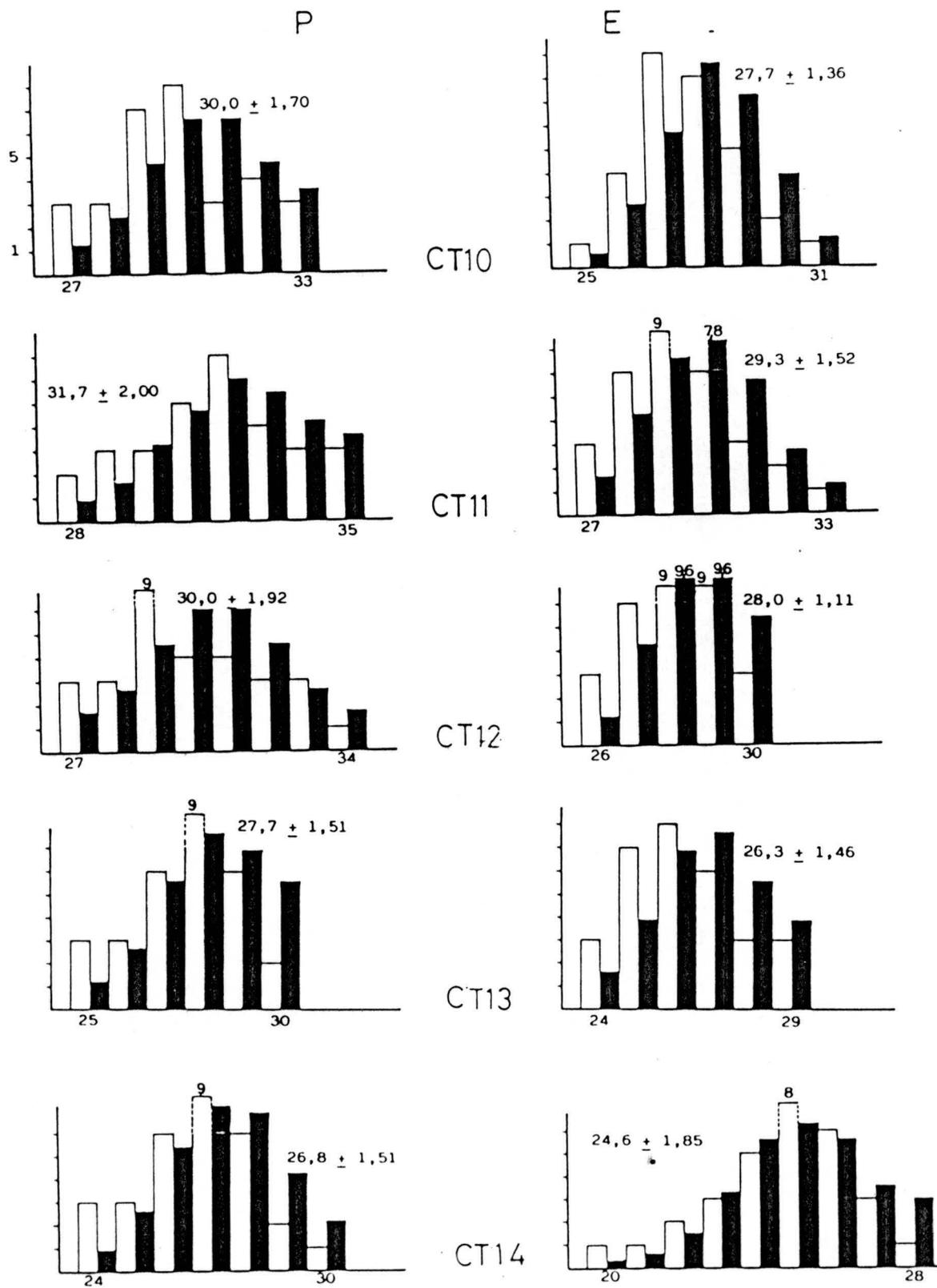


Figura 27.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas CT10-CT14.

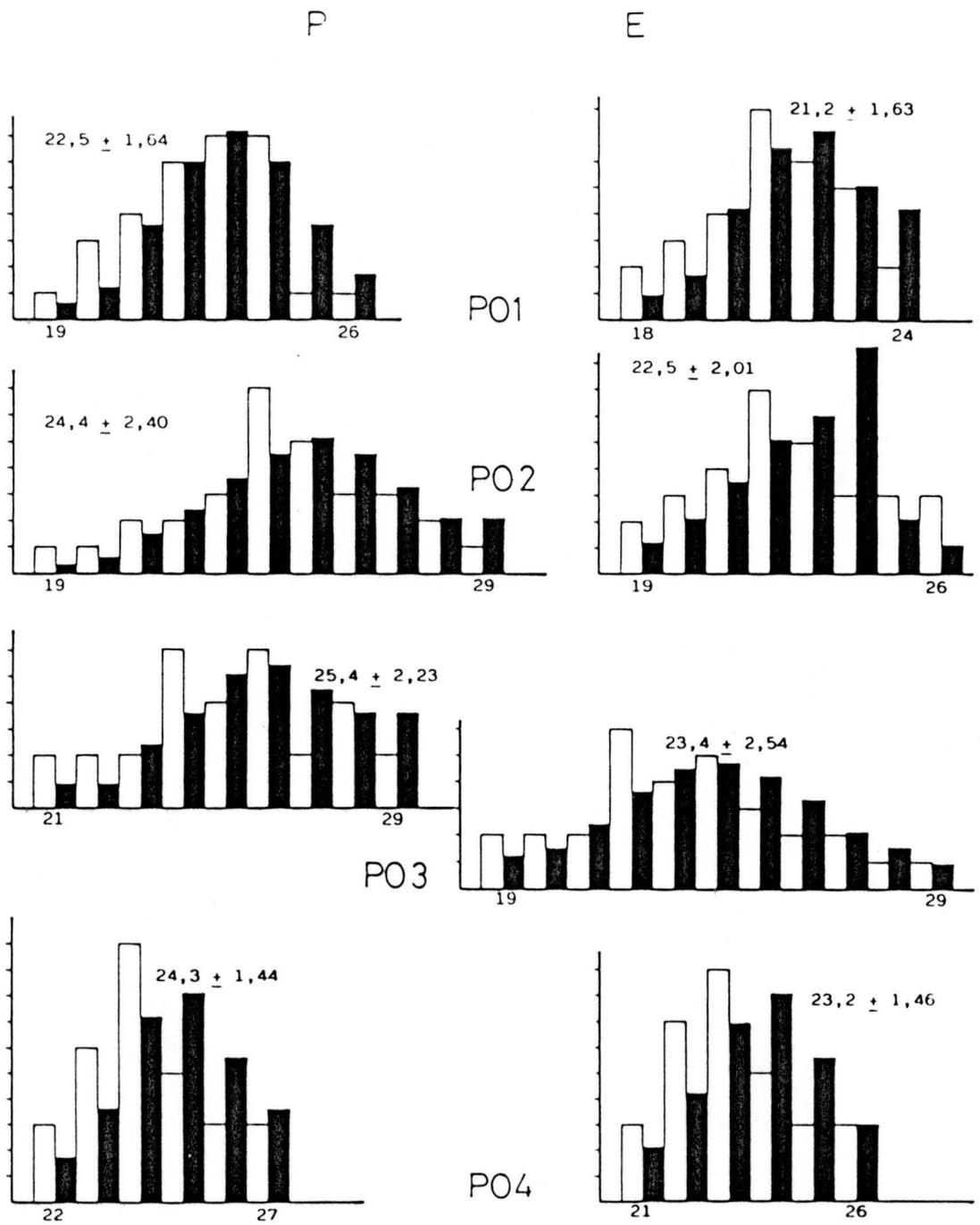


Figura 28.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas P01-P04.

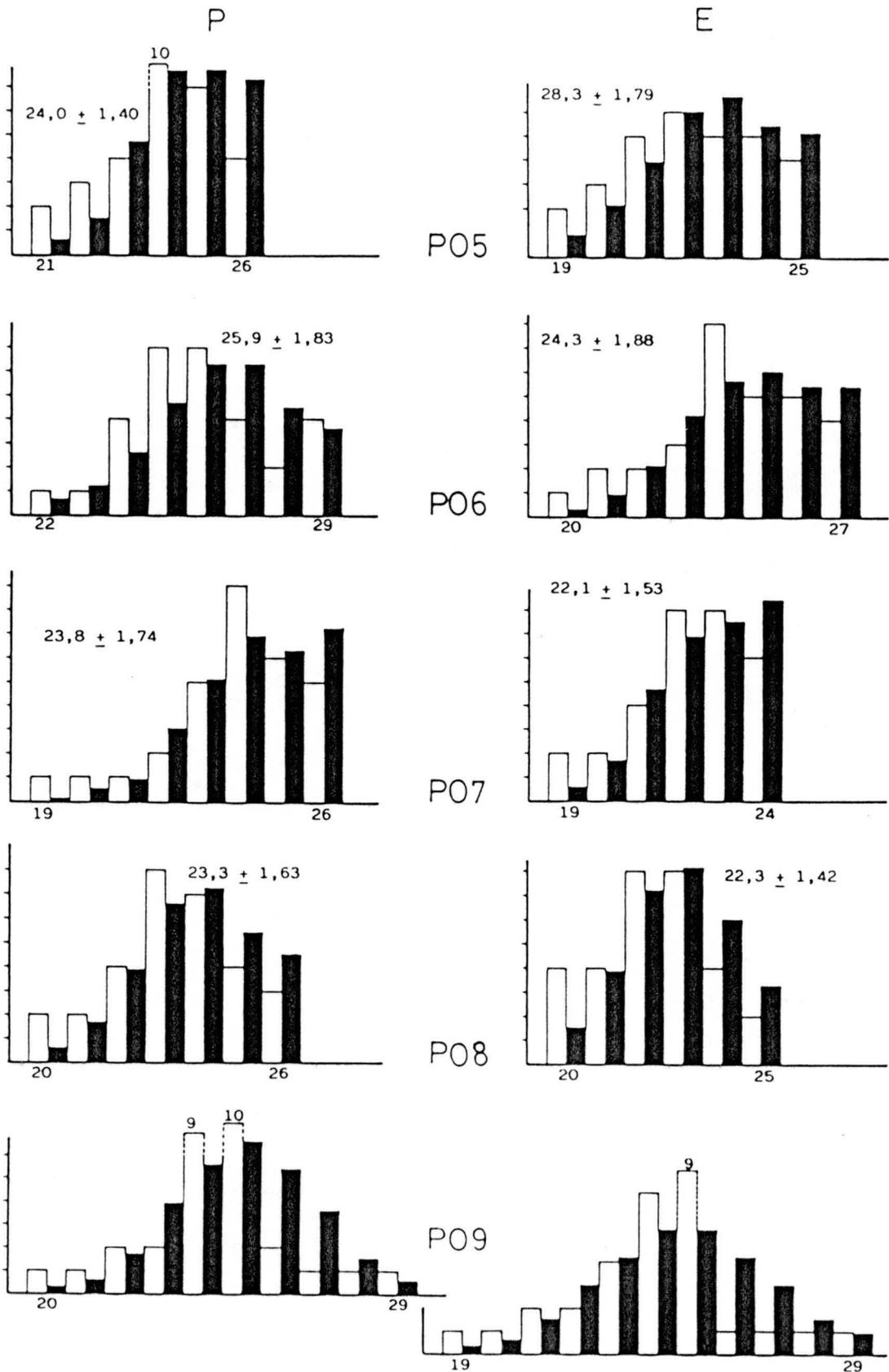


Figura 29.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas P05-P09.

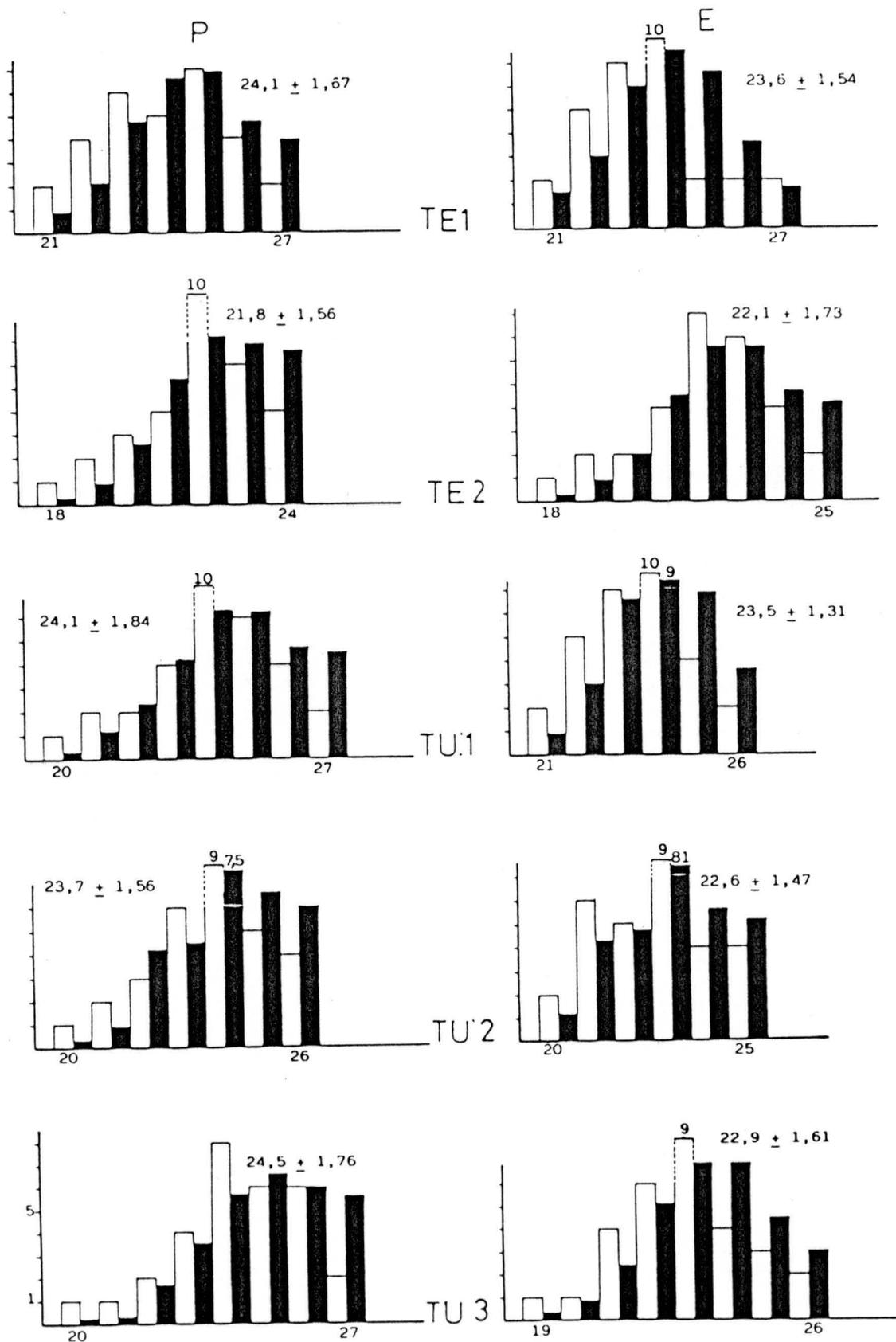


Figura 30.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas TE1-TU3.

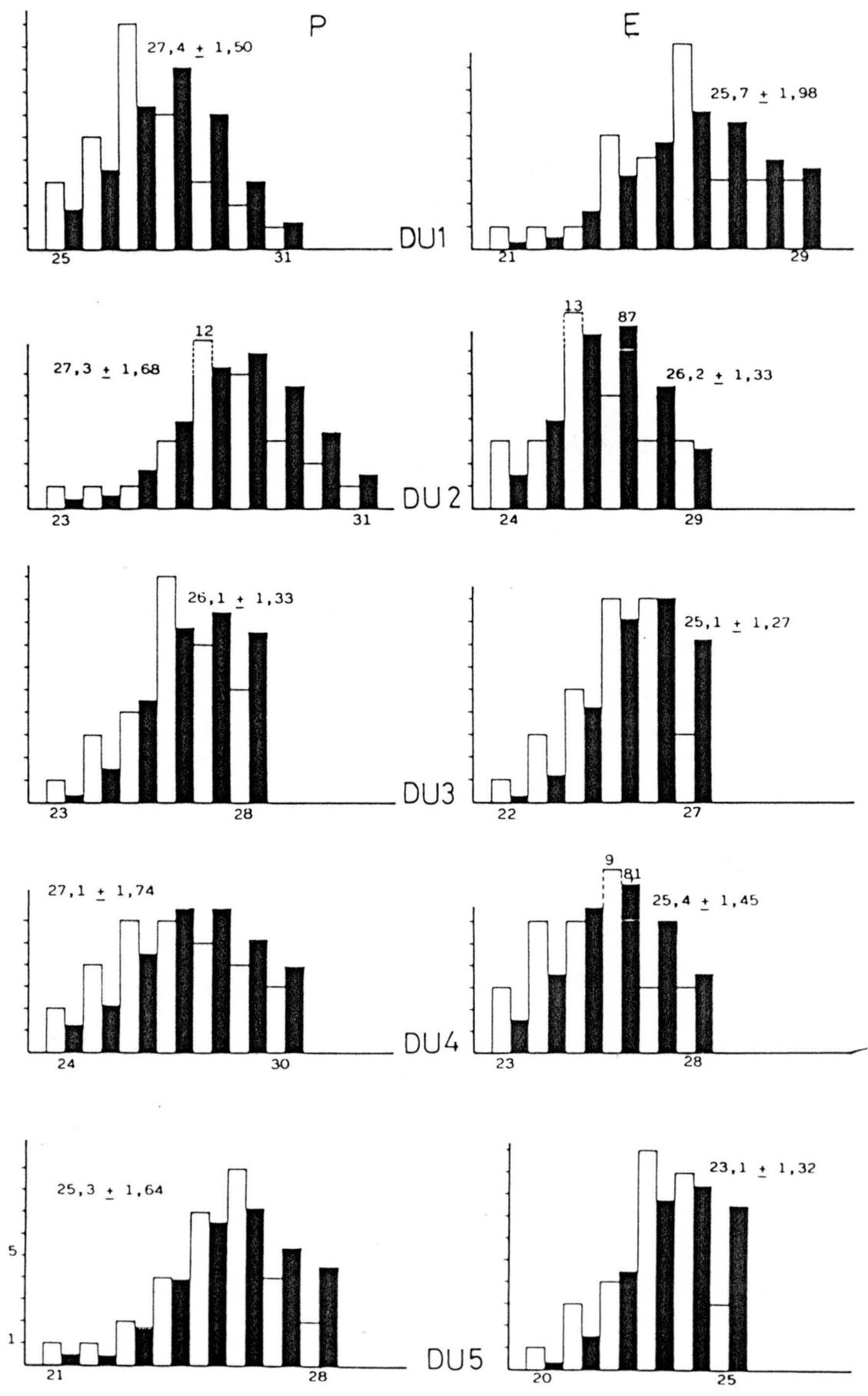


Figura 31.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas DU1-DU5.

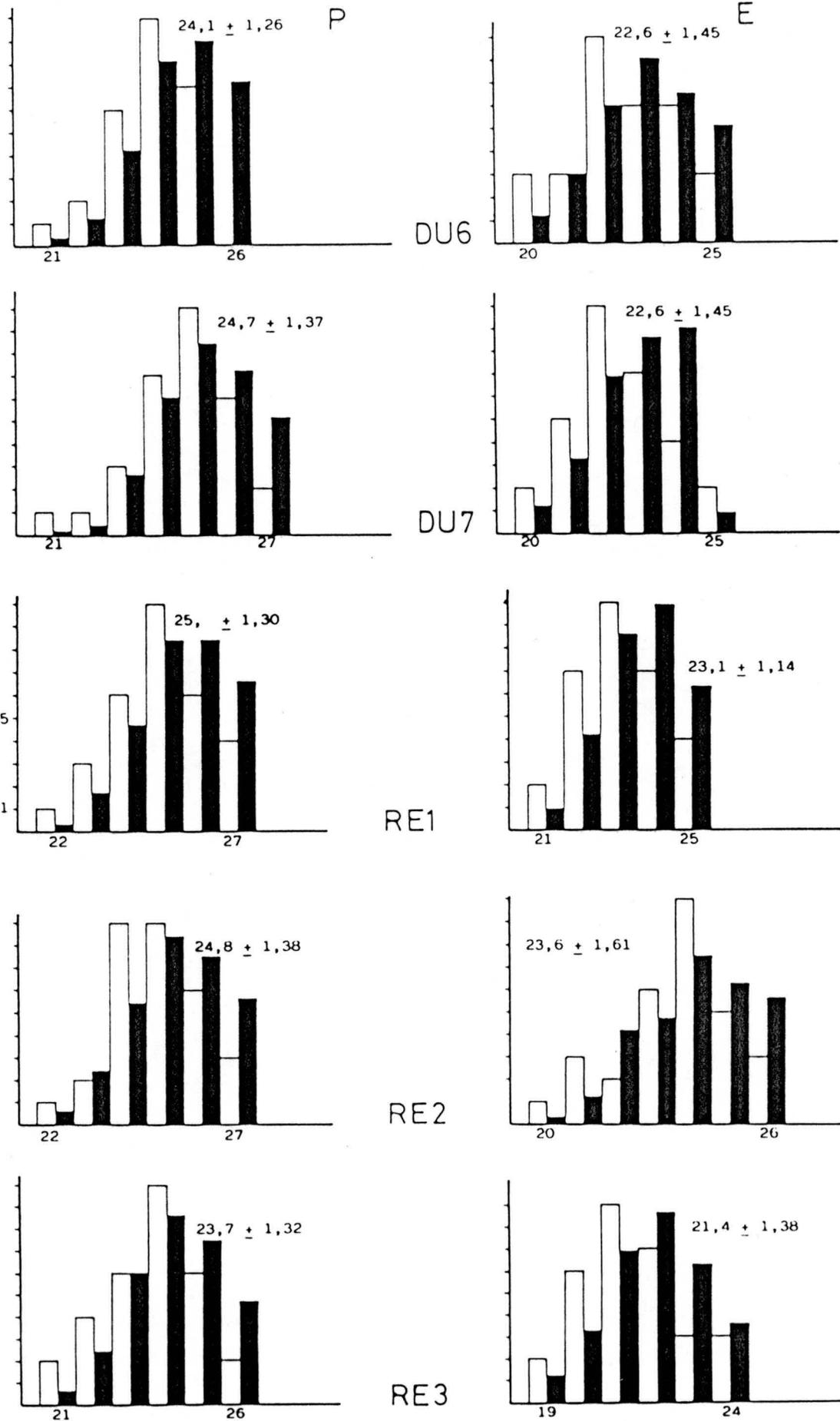


Figura 32.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas DU6-RE3.

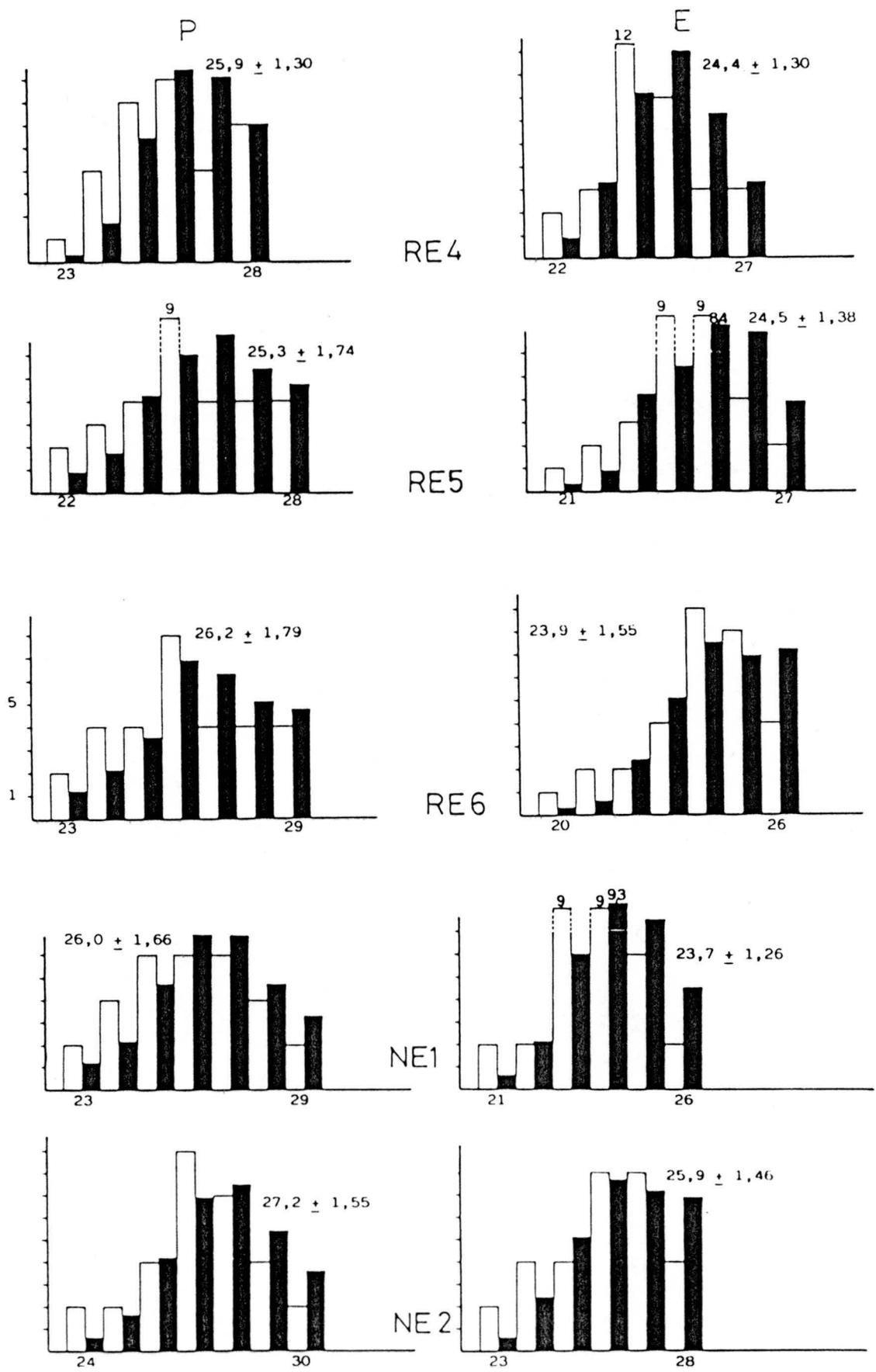


Figura 33.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas RE4-NE2.

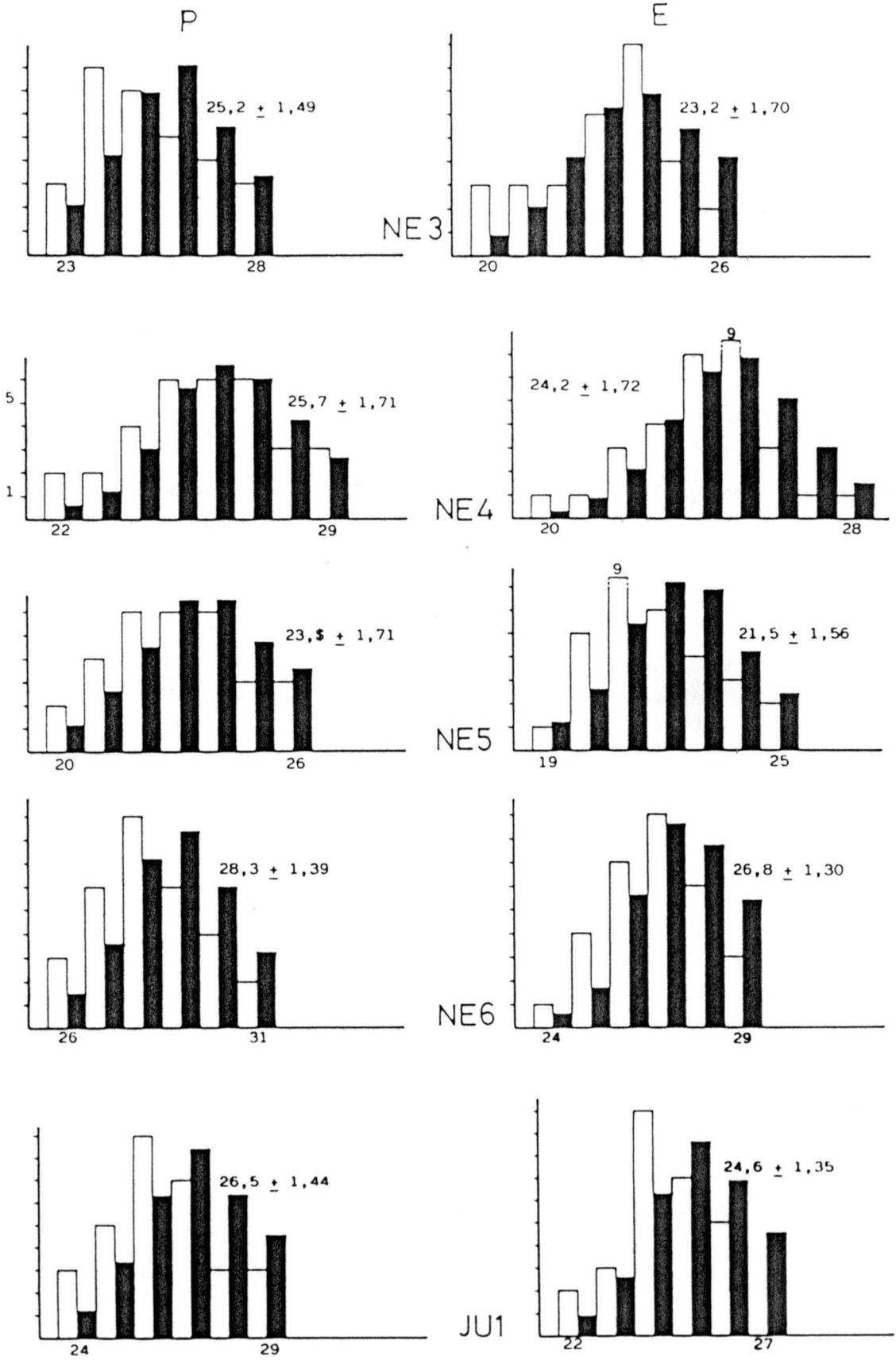


Figura 34.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas NE3-JU1.

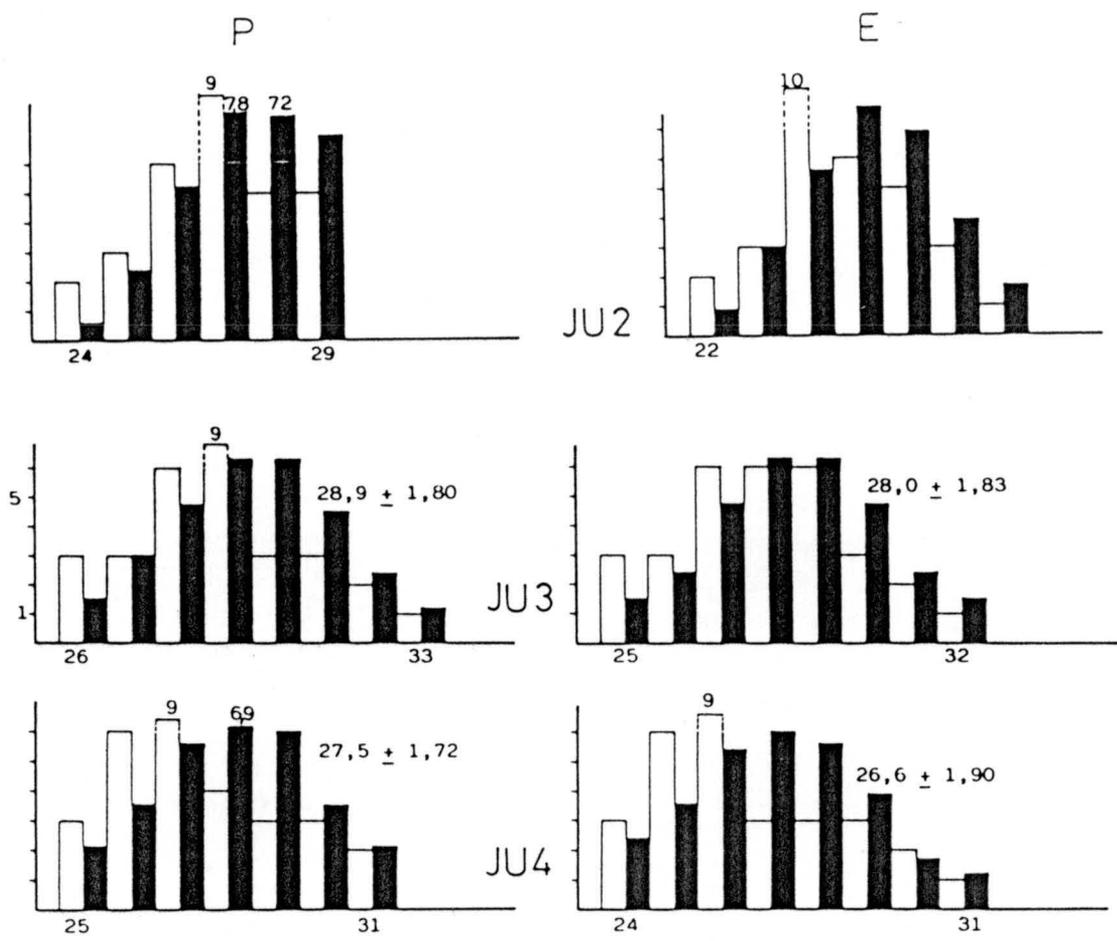


Figura 35.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de las poblaciones polínicas JU2-JU4.

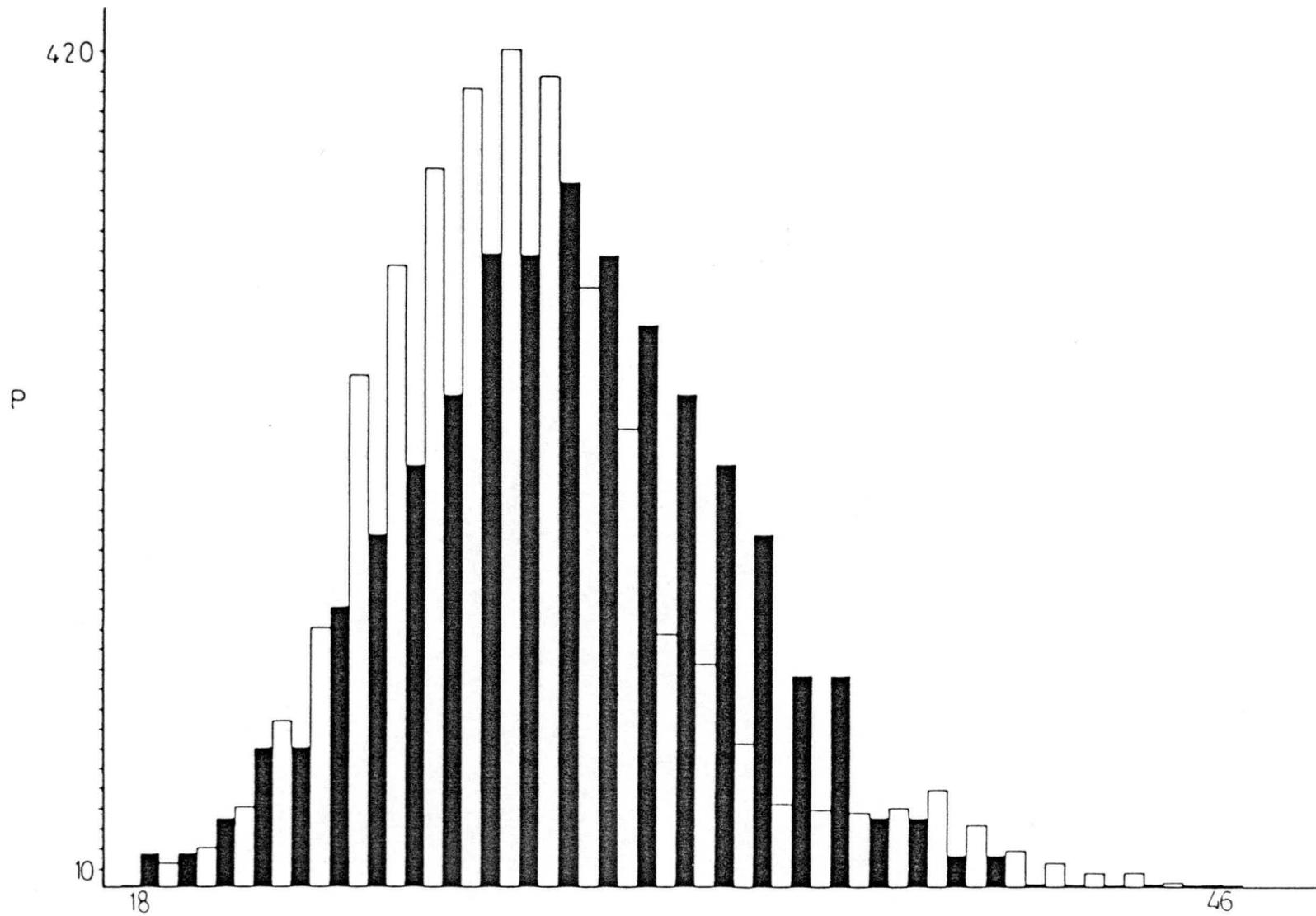


Figura 36.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de P en las poblaciones estudiadas.

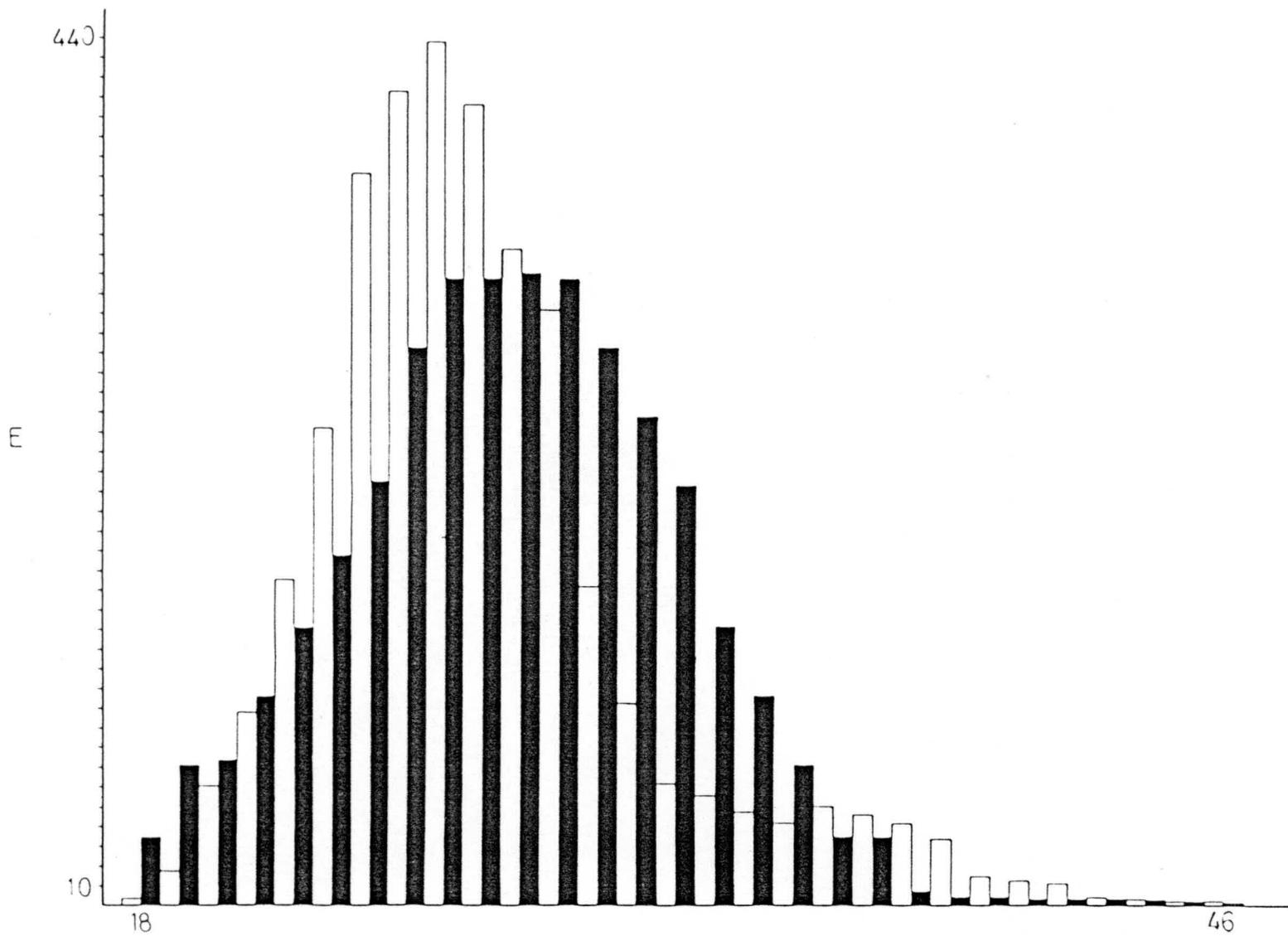


Figura 37.- Ajuste a la curva normal de los efectivos de E en las poblaciones estudiadas.

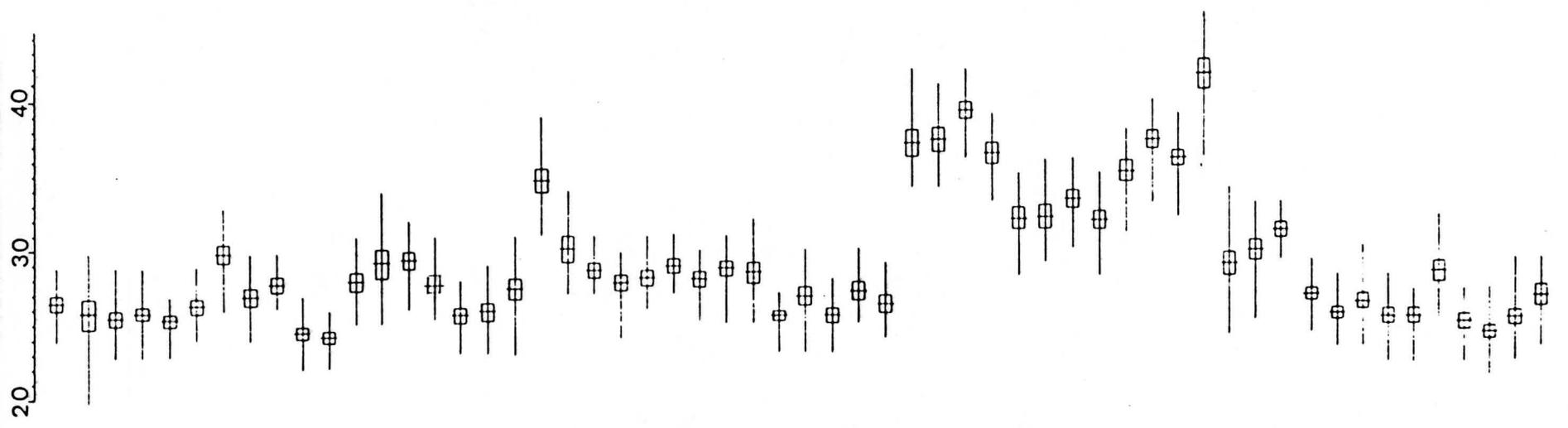
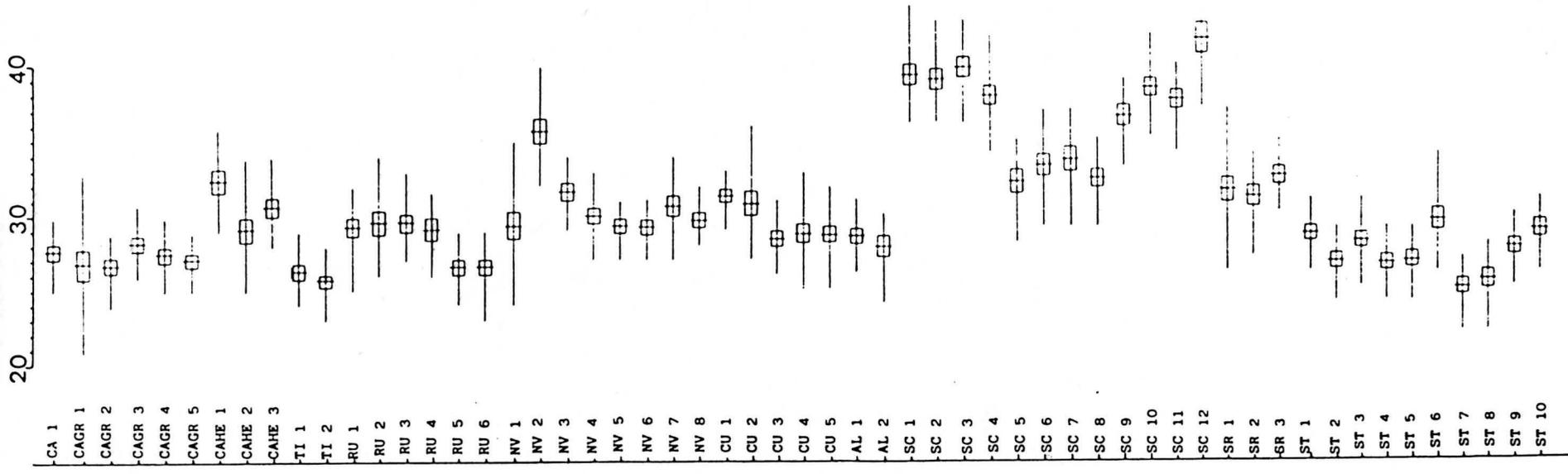


Figura 38.- Test gráfico de comparación de las medias de SIMPSON y ROE para los valores de P y E.

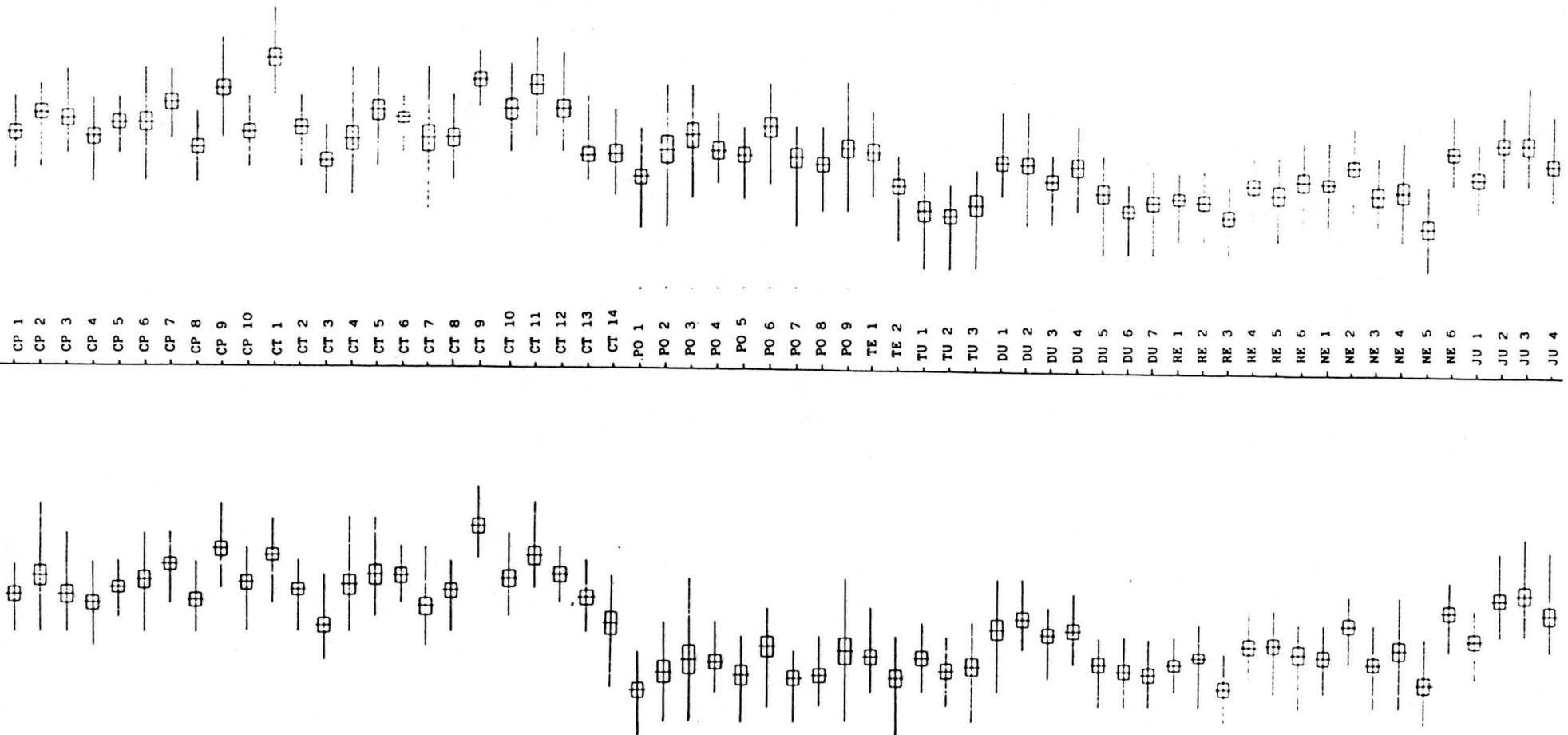


Figura 38 (continuación).-- Test gráfico de comparación de las medias de SIMPSON y ROE para los valores de P y E.

El tetraploide A.schraderiana (SR1-SR3) presenta mayor tamaño que los de A.rupestris (RU1-RU3) ($2n=28$) e incluso de A.nevadensis.

Si tenemos en cuenta los grupos de especies se evidencia que:

- a) A.nebulosa (NE1-NE6) no posee diferencias apreciables en sus tamaños polínicos.
- b) A.truncatula subsp.truncatula (DE1-DE3)-subsp. -- durieui (DU1-DU7) presentan diferente tamaño, la subespecie tipo lo posee inferior a la subespecie atlántica.
- c) A.capillaris (CP1-CP10)-A.castellana (CT1-CT14) - no poseen diferencias apreciables aunque los mayores tamaños aparecen en A.castellana.
- d) A.canina (CA1, CAGR1-CAGR5) y A.tileni (TI1-TI2) ambas diploides, se diferencian de A.hesperica (CAHE1-CAHE3) que tiene tamaño polínico mayor, lo que puede deberse a su dotación tetraploide.
- e) A.rupestris (RU1-RU6)-A.nevadensis (NV1-NV8) poseen una diferencia de tamaño parcial, ya que las poblaciones diploides de A.rupestris (RU4-RU6) se diferencian claramente de A.nevadensis; sin embargo los tetraploides (RU1-RU3) quedan solapados con los hexaploides de A.nevadensis.
- f) Hay que destacar que el tamaño del polen representa un carácter taxonómico importante para diferenciar el grupo A.alpina (AL1-AL2)-A.schleicheri (SC1-SC12). Ambos táxones son difíciles de separar en algunas ocasiones, sobre todo cuando A.schleicheri abandona su

hábitat normal de roquedos húmedos y pasa a ocupar - pastizales o zonas pedregosas, donde habita A.alpina. Estas poblaciones que intentan invadir la ecología - de A.alpina presentan en muchas ocasiones una tonalidad violeta en sus espiguillas propia de la especie - A.alpina; es entonces cuando se hace muy difícil delimitar ambos táxones. El hecho de que A.alpina $2n=14$, es diploide y A.schleicheri hexaploide, $2n=42$, nos hizo pensar que estas especies podían presentar una diferencia de tamaño tal que fuera fácil separar las poblaciones pirenaicas de estos dos táxones. El resultado ha sido el que presumíamos y A.alpina presenta un tamaño menor que el de A.schleicheri que, si bien es variable, resulta siempre mayor que el de A.alpina.

Diagramas de dispersión simbólica

De los dos diagramas realizados, figuras 39 y 40, donde se representa en el eje de las X los valores medios para - RA (tamaño apertural) y en el de las Y los de P (tamaño polar), se evidencia que: A.nebulosa (figura 39) aparece distribuida por encima de A.reuteri lo que indica el menor tamaño del conjunto apertural en esta última. Así mismo, A.truncatula subsp. - durieui posee conjuntos aperturales mayores que la subespecie tipo. Menos diferencia aparece entre A.capillaris y A.castellana, aunque existe una cierta tendencia a aperturas mayores en esta última. Al igual que ocurría en el diagrama de Simpson y Roe, la zona apertural de A.stolonifera varía mucho, apareciendo mezclada con bastantes táxones estudiados.

Las especies mejor delimitadas (figura 40) son A.juresi que posee el menor tamaño en el conjunto apertural y A.pou

Simbología utilizada en las figuras 39, 40, 41 y 42.

- ✧ A.canina L. subsp. canina
- ★ A.canina L. subsp. granatensis Romero, Blanca & Morales
- ☆ A.hesperica Romero, Blanca & Morales
- * A.tileni Nieto Feliner & Castroviejo
- A.rupestris All.
- A.nevadensis Boiss.
- A.curtisii Kerguelen
- ◇ A.alpina Scop.
- ▲ A.schleicheri Jordan & Verlot
- △ A.schraderiana Becherer
- ◻ A.stolonifera L.
- △ A.capillaris L.
- ▲ A.castellana Boiss. & Reuter
- A.pourretii Willd.
- * A.tenerrima Trin.
- ▼ A.truncatula Parl. subsp. truncatula
- ◊ A.truncatula Parl. subsp. durieui (Boiss. & Reuter ex Willk.) Ascherson & Graebner
- ◆ A.reuteri Boiss.
- ⊗ A.nebulosa Boiss. & Reuter
- ⊙ A.juressi Link

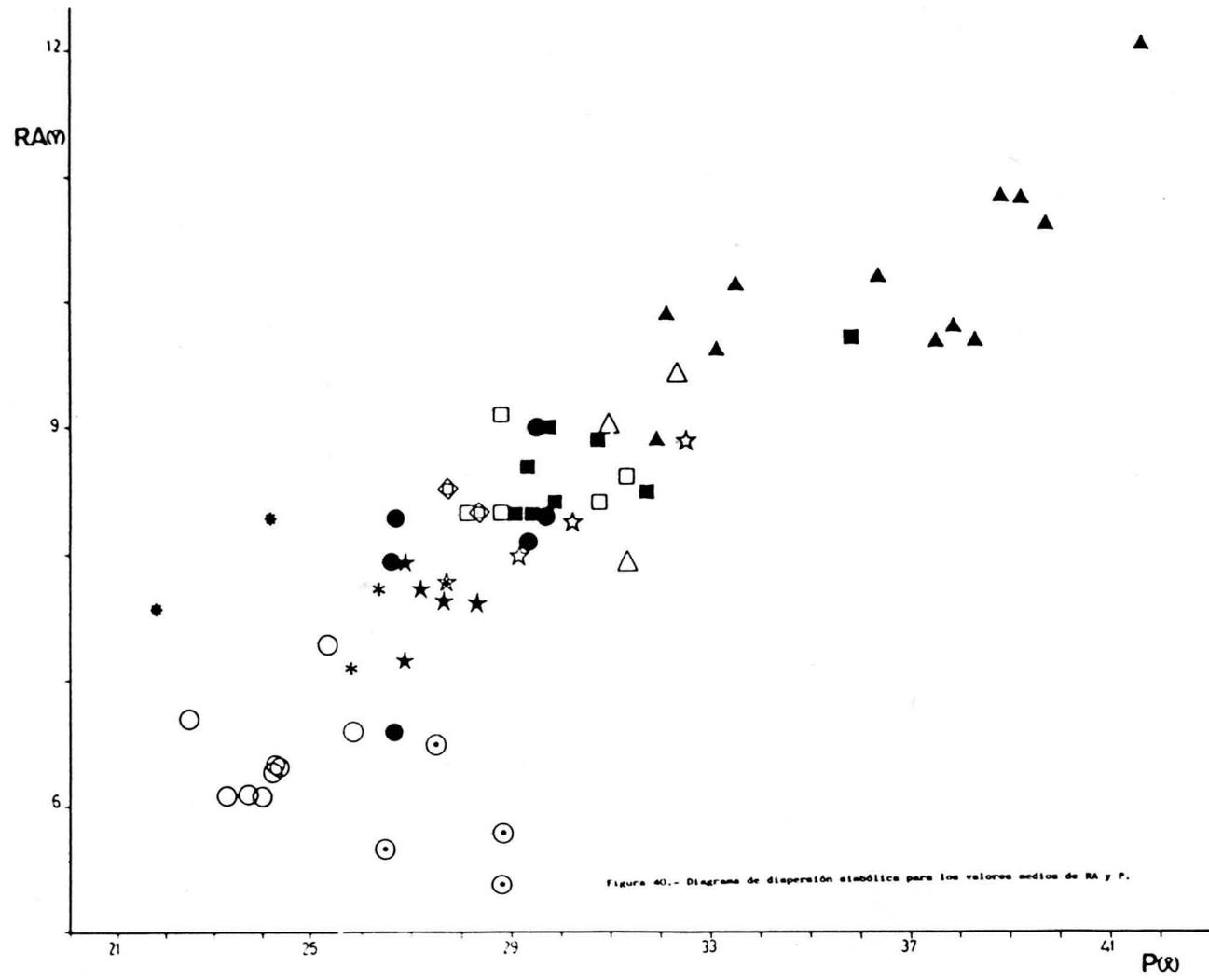


Figura 40.- Diagrama de dispersión simbólica para los valores medios de RA y P.

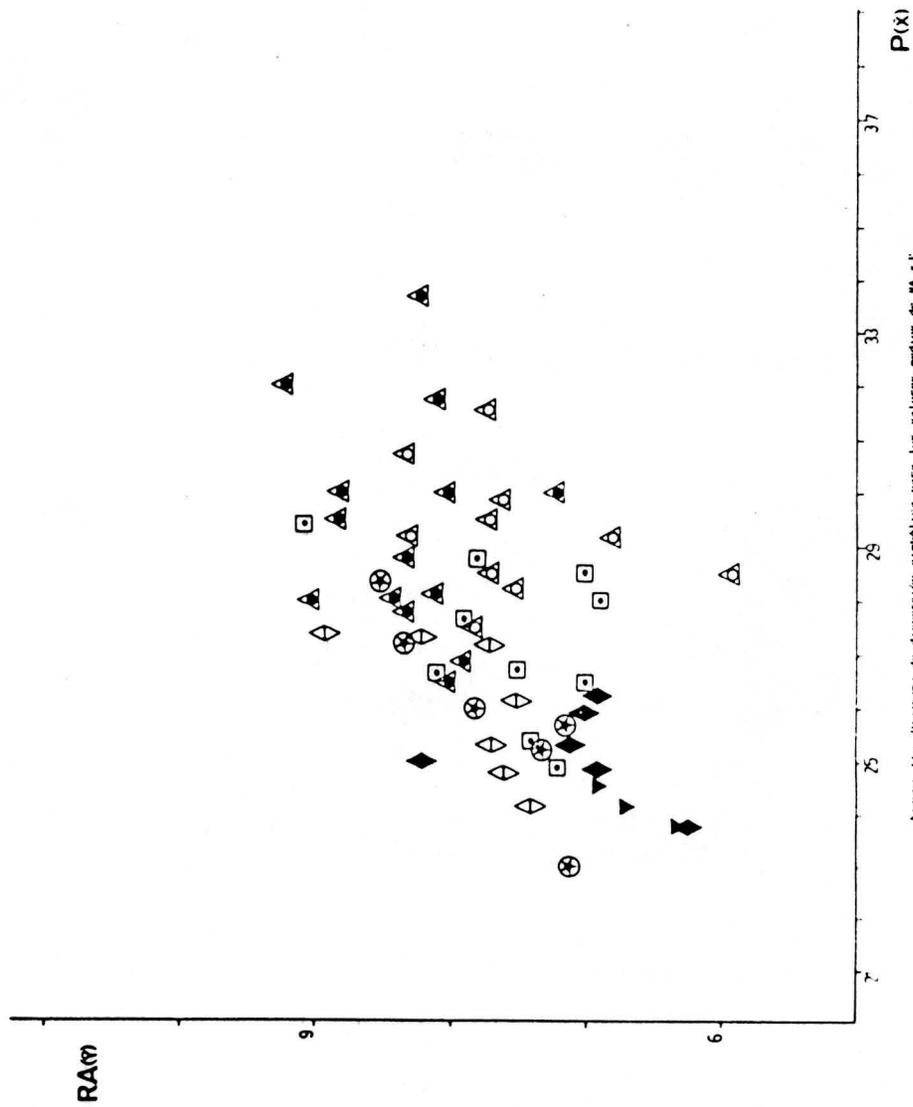


Figura 11. Diagrama de dispersión estadística para los valores ordenados de RA y P.

rreti y A.tenerrima se encuentran igualmente muy bien agrupadas y diferenciadas; estas tres especies son de las que menos problemas de diferenciación morfológica presentan del género.

Los diploides A.tileni y A.canina poseen menor tamaño que A.hesperica y a su vez A.tileni queda desplazada a la izquierda respecto a A.canina.

En A.rupestris se observa como de forma paralela al tamaño polínico, aumenta el tamaño apertural, desplazándose - unas poblaciones a la izquierda, mientras que las tetraploides aparecen mezcladas con A.nevadensis, que se dirige hacia la zona superior.

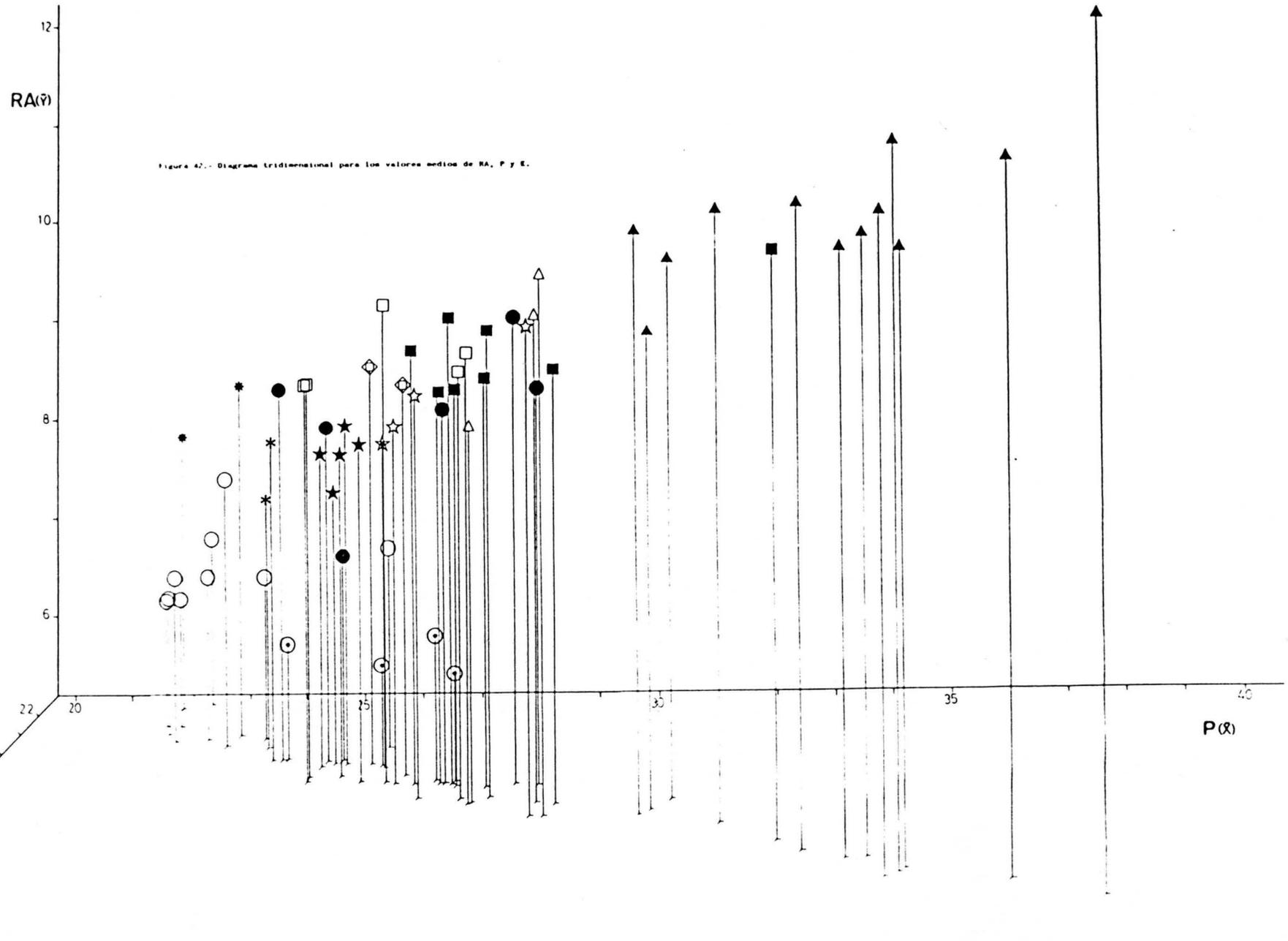
El tamaño apertural es también un buen carácter en A.alpina y A.schleicheri; la primera ocupa la zona central y A.schleicheri se desplaza a la zona superior derecha.

El diploide A.curtisi, A.alpina, el tetraploide A.schradariana, A.rupestris y el hexaploide A.nevadensis se encuentran muy mezclados, no existiendo variaciones claras en las estructuras aperturales con relación a sus tamaños de polen. A.juresi con un tamaño polínico similar al de la mayoría de las especies, posee un conjunto apertural muy pequeño, lo que pone de manifiesto que el tamaño del polen no implica en todos los casos un aumento en el conjunto apertural.

Diagramas tridimensionales

En el eje de las X se representa RA, en el de las Y P y en el de las Z, E. (fig.. 41 y 42).

En general se observa una tendencia hacia la mayor -



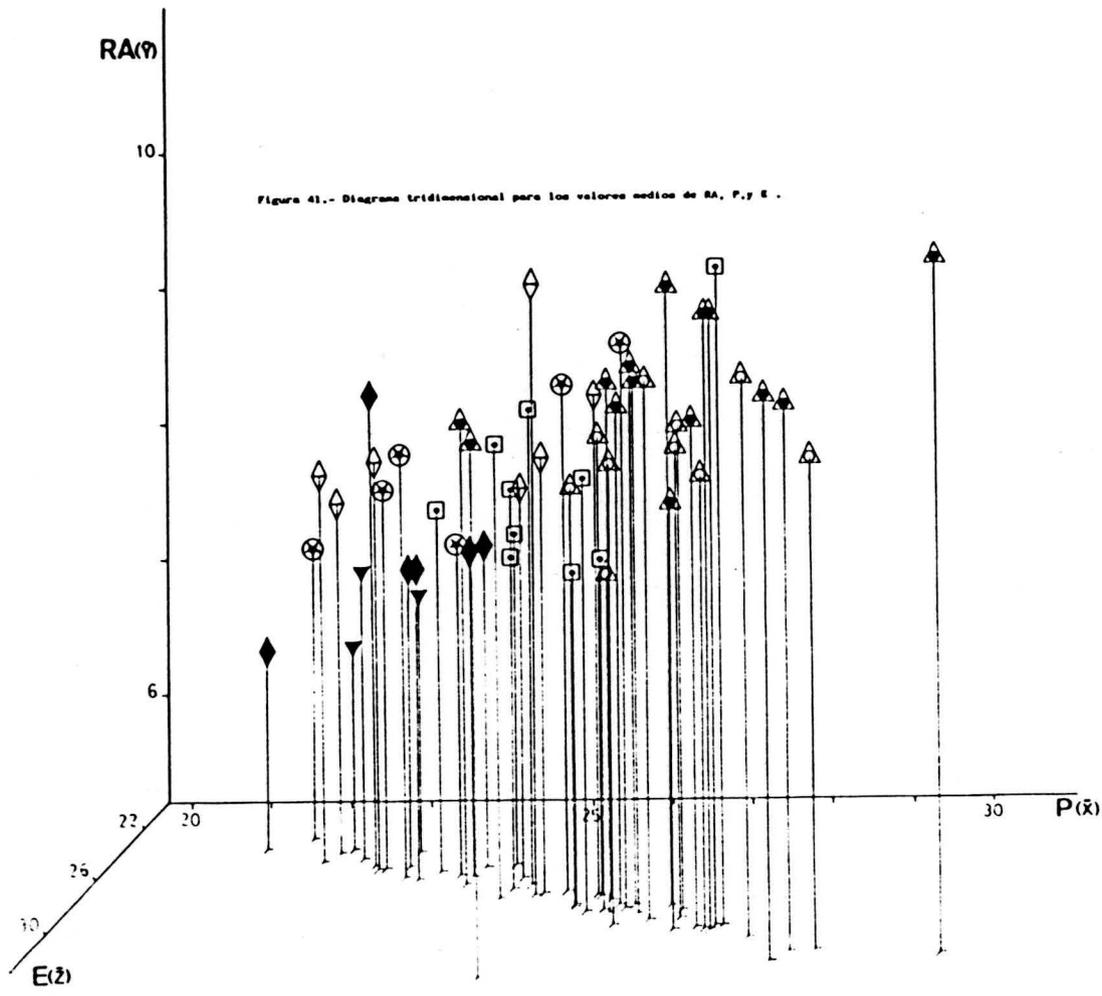


Figura 41.- Diagrama tridimensional para los valores medios de RA, P, y E.

agrupación entre las poblaciones del mismo taxon y a su vez un alejamiento en grupos conflictivos, ofreciéndose mayor diferencia entre A.capillaris y A.castellana así como una mayor distancia entre la subsp.durieui y subsp.truncatula de A.truncatula.

El grupo A.canina se halla mejor delimitado, no ocurriendo así con los tetraploides de A.rupestris que se encuentran más mezclados con A.nevadensis y con el diploide A.curtisii. A.schleicheri queda totalmente separada del resto.

D I S C U S I O N

De todo lo expuesto anteriormente se desprenden las siguientes consideraciones:

1º) La forma de los granos de polen en el género Agrostis es prolado-esferoidal, existiendo en la mayoría de los casos pólenes esferoidales. Las poblaciones RU3, SC12 y ST7 de A.rupestris, A.schleicheri y A.stolonifera respectivamente las poseen esferoidales y la población TE2 de A.tenerrima con un P/E de 0,99 oblado-esferoidales, mientras A.castellana (CT1) - con P/E 1,14 los presenta subprolados.

Estas dos últimas poblaciones (TE2, CT1) representan el límite inferior y superior para los valores de P/E, relación que es muy variable dentro de cada especie.

2º) El tamaño polínico individualiza a A.schleicheri del resto de las especies del género, mientras que especies como A.tenerrima, A.pourretii o A.juressi, cuya morfología las hace muy características y separables del resto de las especies del género, poseen granos de polen de tamaños muy similares a todo el grupo. Existen varios táxones próximos que se -

separan por sus tamaños polínicos, como A.truncatula subsp.truncatula y la subsp.durieui que poseen tamaños diferentes que los delimita bastante bien. Más adelante se considerará la influencia de la poliploidía en el tamaño polínico.

3º) Las poblaciones NV2 y SC12 de A.nevadensis y A.schleicheri respectivamente poseen tamaños muy grandes dentro del género; en el primer caso este hecho puede deberse a la especial ecología que presenta esta población recolectada en los pedregales móviles que constituyen el acceso a la Laguna Larga en Sierra Nevada (Granada). En el caso de A.schleicheri no se debe propiamente a su ecología, sino a las condiciones ambientales que soporta, al ser la población más meridional de la especie (Pico Cabañas, Jaén), estando sometida a una mayor temperatura ambiental que coincide con la época de floración, así como menor disponibilidad de agua que en la zona Norte de la Península donde A.schleicheri posee su máxima expansión.

4º) El diámetro del conjunto apertural, así como del poro, ha resultado ser un buen carácter para separar especies que en algunos casos no eran diferenciables por sus tamaños polínicos. A.juressi y A.pourretii poseen el menor tamaño apertural, junto con poblaciones aisladas de A.nebulosa o A.truncatula, mientras que A.schleicheri posee el mayor tamaño. El engrosamiento anular del conjunto apertural ha resultado ser muy diferente en A.juressi, que a pesar de tener un tamaño polínico semejante a la mayoría del grupo, posee un engrosamiento exínico muy débil.

5º) Otro carácter a tener en cuenta es la variación

en los elementos esculturales que han resultado ser también - buenos para separar táxones; A.stolonifera presenta la superficie microgemada, A.tileni y A.canina la poseen insulada, siendo la del resto de las especies microgranulada o microespinulada, variando el número de gránulos o espínulas en cada taxon; así A.truncatula subsp.truncatula y A.rupestris poseen ornamentación más densa que A.castellana o A.pourretii, pudiendo ser un buen carácter la variación en el número de microgránulos por unidad de superficie, valor que no podemos considerar de forma tajante al no haber podido estudiarse en las 118 poblaciones tratadas.

6º) La división del género Agrostis en dos grupos teniendo en cuenta el tamaño de su pálea con relación a la lema no está correlacionada en modo alguno con los caracteres polínicos.

7º) Los valores de la χ^2 observados resultan en general altos, lo que indicaría una mayor heterogeneidad en las muestras, heterogeneidad que se hace extensible al conjunto de las poblaciones pertenecientes a un mismo taxon.

8º) Así mismo, la heterogeneidad queda puesta de manifiesto en los diagramas de Simpson y Roe donde se puede apreciar como los niveles crecientes de ploidía van acompañados - de un aumento en el tamaño polínico; así ocurre en A.alpina--A.schleicheri y A.tileni - A.canina - A.hesperica; en el par A.rupestris - A.nevadensis las tres poblaciones tetraploides de A.rupestris (RU1-RU3) se separan muy poco del hexaploide A.nevadensis lo que puede indicar una

evolución posterior que ha producido un reajuste en el tamaño polínico de esta última especie.

9º) Taxonómicamente los caracteres polínicos constituyen una buena base para la separación de ciertos táxones; así:

- Por el tamaño polínico se separan táxones tan próximos como la subsp. durieui y la subsp. truncatula de A. truncatula, A. alpina de A. schleicheri, A. tileni-A. canina de A. hesperica y A. rupestris de A. nevadensis. En cambio, no existen diferencias entre A. nebulosa-A. reuteri, ni entre A. capillaris-A. castellana.

- Por el tamaño apertural quedan aisladas A. juressi, A. pourretii y A. tenerrima, separándose además A. nebulosa de A. reuteri, A. alpina de A. schleicheri y A. capillaris de A. castellana; ésta última pareja no lo hace de forma tan clara como las anteriores. A. tileni y A. canina pueden separarse entre sí considerando simultáneamente el tamaño apertural y P.

- Por la ornamentación A. stolonifera, que no había destacado anteriormente en relación a los tamaños polínicos o aperturales, queda perfectamente separada al poseer microgemas.

10º) Los diagramas de dispersión simbólica son muy útiles en Gramíneas, ya que dada la heterogeneidad de este grupo vegetal con relación al polen, el uso de ordenadores donde se introducen caracteres muy diferentes aunque a unos se

de prioridad sobre otros, proporciona pocos resultados positivos, por lo que una buena selección de caracteres representados en un diagrama de dispersión simbólica nos ha resultado - muy gráfico e idóneo.

Como ejemplo podemos citar la separación de A.juressi, A.tenerrima y A.pourretii que se encontraban mezcladas en los diagramas de Simpson y Roe, así como A.capillaris-A.castellana-A.reuteri-A.nebulosa donde estos diagramas han demostrado sus diferencias polínicas.

ESTUDIO CITOTAXONOMICO

CONSIDERACIONES PREVIAS

El conocimiento de los cromosomas y de los mecanismos citológicos que los afectan, mitosis y meiosis, así como los procesos de reproducción, fueron comprendidos con suficiente amplitud antes de que se redescubrieran las leyes de Mendel. Incluso en 1896, Wilson recopiló y sistematizó los conocimientos en citología y embriología de aquella época, y puso de manifiesto lo que más tarde demostraría la Teoría cromosómica de la herencia.

El estudio del complemento cromosómico de una especie ayuda al taxónomo en muchas ocasiones puesto que puede resolver tanto problemas sistemáticos como evolutivos y aporta un conocimiento de la filogenia y parentesco del taxon estudiado. Sin embargo y como destaca FERNANDES (1951) en ocasiones hay un paralelismo entre los caracteres cariológicos y de morfología externa, pero en otras este paralelismo no existe; por esta razón hay que ser muy prudente al aplicar los datos cariológicos a la sistemática. Ahora bien, estos datos pueden emplearse junto con otras informaciones y contribuir de esta forma a la solución de muchos problemas.

Actualmente son muchos los recuentos cromosómicos realizados en los vegetales; sin embargo, como señala MOORE (1978), de todos estos datos publicados apenas si hay información sobre el tamaño, forma, posición del centrómero o presencia de satélites en los cromosomas, existiendo además un gran desequilibrio en cuanto a la distribución de los estudios y prioridades taxonómicas.

A esto habría que adjuntarle el hecho de los errores cometidos en la determinación de los conteos cromosómicos. Como indica FAVARGER (1978) estos errores pueden ser debidos a una "imitación" de un número cromosómico anteriormente hallado y que era erróneo, trabajar sobre material difícil y publicar los resultados con rapidez, por error en la determinación del material donde se realiza el recuento, a causa del elevado grado de poliploidía de muchos táxones que producen numerosas superposiciones, la presencia de cromosomas accesorios y la variación intra-individual del número cromosómico. De aquí, que para evitar estos errores este autor recomienda que se haga un dibujo o fotografía de las placas utilizadas en el conteo y se conserven plantas testigo.

El material analizado por nosotros podríamos catalogarlo de difícil al presentar dificultades en la visualización de los cromosomas, poseer dotaciones con elevado número, así como la existencia de satélites y cromosomas accesorios.

Cromosomas accesorios

También llamados cromosomas B, a diferencia de los cromosomas A que representan a los miembros del complemento cromosómico normal. RANDOLPH (1928) incluye también las letras C, D, E y F para indicar las diferencias de tamaño entre las distintas cla

ses de cromosomas accesorios en el maíz, siendo estos cuatro tipos más pequeños y derivados de los de tipo B.

Existen diferentes tipos de cromosomas accesorios; unos varían por poseer un tamaño diminuto, otros por tener la mitad del tamaño de los cromosomas normales (MUNTZING, 1974) con el centrómero subterminal (éstos últimos ya habían sido descritos por otros autores y parecen ser los más extendidos en Gramíneas), así como los denominados isocromosomas B que además de ser metacéntricos, sus brazos son respectivamente una duplicación del otro (STEBBINS, 1971) y consecuentemente los brazos son homólogos.

Son muy numerosos los trabajos que se han realizado sobre cromosomas accesorios en los distintos grupos vegetales, cabe destacar FROST (1956, 1957), BATTAGLIA & GUANTI (1968), pero a pesar de ello se conoce muy poco acerca de su origen, utilidad y desarrollo; existen, por tanto, pruebas a favor y en contra de una serie de postulados.

STEBBINS (1971), MUNTZING (1974), HUTCHINSON (1975), etc. apoyan la teoría que relaciona los cromosomas accesorios con cambios en los factores ambientales, vigor y desarrollo de los individuos que los poseen.

El hecho de que estos cromosomas no sigan los mecanismos de herencia mendeliana, sean genéticamente inertes o incluso nocivos en sus efectos, contribuyen a que aparezca otra teoría que los considera "parásitos" nucleares (OSTERGREN, 1945; RHOADES & DEMPSEY, 1972).

Poliploidía

Hemos creído oportuno detenernos un poco en este apartado dada la importancia que tiene este fenómeno en el grupo objeto

de nuestro estudio.

La poliploidía es uno de los procesos más extendido e importante de los que han afectado a la evolución de los vegetales, y en particular de las plantas superiores. Según STEBBINS (1971) entre el 30 y 35% de las especies de Fanerógamas poseen números genéticos que son múltiplos de un número diploide básico; así mismo sugiere que las familias o géneros con números básicos $x=12$ ó más elevados han derivado originalmente por poliploidía de grupos que tenían números más bajos, incluso los de $x=10$ y $x=11$ pueden haber derivado de la misma forma.

La naturaleza de los auto o alopoliploides puede a veces determinarse mediante estudios cariológicos, pero en muchos casos es difícil establecer qué tipo de poliploide estamos estudiando sobre todo si la poliploidía no es de origen reciente. Sin embargo normalmente no son suficientes las pruebas cariológicas para determinar el tipo de poliploidía, sino que como señala STEBBINS (1971), se necesitan pruebas electroforéticas, bioquímicas, morfológicas, etc., teniendo en cuenta, la frecuente imposibilidad práctica de realizar la síntesis de estos poliploides a partir de los presuntos progenitores, prueba que sería la más concluyente de todas.

Las especies poliploides una vez desarrolladas con éxito, son más competitivas y agresivas que sus parientes diploides. Así poliploides iniciales tienen que pasar a través de un "cuello" - de semiesterilidad; si un solo individuo sufre poliploidía, la posibilidad de que produzca una progenie mediante cruzamiento con otro individuo es muy baja debido a la incompatibilidad híbrida - entre plantas que tienen diferente número cromosómico, pero si esta planta es perenne y está equipada con un mecanismo eficiente -

de reproducción asexual, esta probabilidad tan baja puede ser su ficiente como para que tras miles de años de una aparición con éxito, muchos individuos aislados se establezcan. Si el individuo inicial es una planta anual, la única posibilidad de éxito, es su capacidad de autofertilización.

El efecto más inmediato y universal de la poliploidía es un incremento en el tamaño de la célula, que puede producir un aumento en el tamaño del organismo, grosor de las hojas y dimensiones de las flores y frutos, pero no siempre se incrementa el tamaño de la planta como un entero, o ni siquiera en su organización individual, ya que un efecto de la poliploidía es una reducción - en el número de divisiones celulares durante el desarrollo y una disminución en la relación de superficie a volumen nuclear.

No son muy uniformes los criterios acerca de la distribución geográfica de los poliploides; FAVARGER (1967) resume los - principales hechos en las relaciones entre diploides y tetraploides:

- a) El área de una raza poliploide difiere casi siempre - de la del taxon o táxones diploides de los que procede, siendo en la mayor parte de los casos vicariante, es decir que el taxon diploide y el taxon o táxones poliploides se excluyen en sus respectivos territorios.
- b) En la mayor parte de los casos el área de los poli--ploides es más vasta que la del diploide o diploides.
- c) No parece existir ninguna correlación entre la poliploidía y la latitud, longitud o altitud, a pesar de la opinión de los primeros citogeógrafos y del famoso gradiente de poliploidía creciente de Sur a Norte de Europa.

d) Mientras los táxones diploides se encuentran preferentemente en las regiones donde no hubo glaciación ocupando en ellos una situación de reliquias, los poliploides se muestran particularmente numerosos en las regiones que han sido perturbadas por los eventos geológicos o climáticos y notablemente por las glaciaciones.

e) El área de los táxones diploides y aquella de los poliploides correspondientes, pueden ocupar posiciones relativamente variables, sin embargo los dos casos más frecuentes son que el área de los poliploides es intermedia entre la de los táxones diploides y el área de los poliploides ocupa la periferia del área del diploide.

FAVARGER (1961) hace mención de la importancia de la utilización de los números cromosómicos, para comprender ciertas cuestiones de geografía botánica histórica, distinguiendo 3 tipos de poliploides según su antigüedad:

1.- Paleopoliploides: especies con número cromosómico elevado que sugieren un origen poliploide, pero donde los ancestros diploides no son conocidos y según todas las evidencias han desaparecido de la superficie de la tierra. Aquí se incluirían géneros monotípicos, sin parentesco con otros géneros, o bien donde todas las especies conocidas de un género sean poliploides, o especies poliploides que constituyen una sección independiente dentro de un género al ser muy diferentes a los diploides y no poder considerarlos como sus ancestros.

2.- Neopoliploides: son formas o "razas" poliploides de una misma especie linneana, que en un territorio dado han suplantado a la raza diploide. Si esta hipótesis es

correcta la abundancia de razas cromosómicas sobre un te
rritorio constituye un signo de mayor juventud que una
proporción igual de neopoliploides, porque estos últi--
mos han tenido tiempo de excluir a los diploides corres
pondientes de su territorio.

3.- Mesopoliploides: son "buenas" especies poliploides
en las cuales los padres diploides pueden encontrarse -
con posibilidades de éxito entre las especies diploides
del mismo género, o si acaso en géneros estrechamente -
emparentados.

STEBBINS (1971) establece 3 tipos de complejos poliploi
des:

1.- Complejos poliploides iniciales: consisten en una o
varias especies diploides muy difundidas, apareciendo -
los poliploides dispersos y en áreas muy restringidas.

2.- Complejos poliploides jóvenes: las especies parenta
les diploides se encuentran muy difundidas con relación
a los poliploides, existiendo grados de simpatría entre
diploides y poliploides llegando a alcanzar alguno de -
los táxones poliploides áreas más amplias que las de los
diploides.

3.- Complejos poliploides modernos: esta categoría inclu
ye a la mayoría de los complejos poliploides descritos,
estando representados los extremos morfológicos y ecoló
gicos por diploides, pero están menos desarrollados que
los poliploides, su distribución geográfica es más res-
tringida y la cantidad de variación genética dentro de
sus poblaciones es generalmente menor. Sus diploides sue
len ser alopátricos con cada uno de los otros, o simpá-

tricos solo en áreas restringidas, con lo que la hibridación ha llegado a ser imposible.

4.- Complejos poliploides declinantes: el debilitamiento de los complejos poliploides primero llega a ser evidente, por la existencia de tetraploides y hexaploides que no son comparables de forma clara con ningún diploide existente.

La familia Gramineae (Poaceae) ha sido estudiada en sus caracteres citogenéticos desde muy antiguo, así entre otros, LEVITSKY (1931) y AVDULOV (1931) han demostrado el interés que puede suministrar la citología en el estudio de las gramíneas. AVDULOV (1931) en su magnífico trabajo sobre la cariosistemática de este grupo hace una síntesis de los primeros resultados obtenidos en esta disciplina. Encuentra dos tipos de estructuras nucleares que van a caracterizar a dos grupos, denominándolas tipo "festucoide" y "panicoide" respectivamente. Así, las Festuceae, Hordeae, Aveneae y Agrostideae, poseen cromosomas largos con un número básico $x=7$; por el contrario, las Paniceae, Andropogoneae y Maydeae tienen cromosomas más cortos en los cuales el número básico es $x=9$ ó 10 .

Otros autores reanudaron y profundizaron sobre estos temas; destaquemos a HUNTER (1934), WET (1954,1956), STEBBINS (1956), GOULD (1958), etc.. Estos autores han intentado precisar, a la luz de los criterios citológicos, las relaciones exactas que existen entre los distintos grupos de menor importancia dentro de la familia. En la subfamilia Festucoideae, los cromosomas son de gran tamaño y con un número básico $x=7$ siempre estable (raramente 6 ó 9). AVDULOV (1931) ya en su trabajo llamaría la atención sobre el hecho de la existencia de cromosomas grandes en Festucoi

deae, debiendo ser considerados como una condición derivada. El tamaño grande de estos cromosomas sería una adaptación al clima frío. Esta hipótesis no responde actualmente a ninguna base química o fisiológica; sin embargo, este mismo hecho se da en otras familias como las Commelinaceae, Liliaceae y Leguminosae, donde las especies que habitan las regiones templadas tienen los cromosomas más grandes (STEBBINS, 1956).

STEBBINS (1956) señaló el hecho de que el 70% de las especies de esta familia son poliploides y si se comparan con el 30-35% del conjunto de Angiospermas nos da idea del alto grado de poliploidismos del grupo, que además va acompañado por la hibridación inter o infraespecífica. Esta particularidad habría que atribuirle a 4 causas (STEBBINS, l.c.):

- Las gramíneas crecen generalmente en masas extensas - lo que favorece enormemente su hibridación.
- El tamaño del polen permite un transporte a larga distancia.
- Ausencia de autogamia en muchas especies que deben ser fertilizadas por el polen de otro individuo, normalmente de tipo genético distinto.
- La elevada frecuencia de especies con larga vida y que poseen métodos muy eficientes de reproducción vegetativa.

Estos hechos pueden explicar por qué los híbridos interespecíficos y los poliploides de origen reciente que en un principio son estériles, pueden resistir y producir finalmente descendientes que necesitaran una fecundación cruzada.

Parece existir (en gramíneas) una relación entre el cre

cimiento y sistema de reproducción con el nivel de ploidía; así la tribu Hordeae (plantas cespitosas) contiene varias especies diploides perennes. Por otra parte, en los géneros Agropyron y Elymus se ha observado que todos los diploides conocidos son -- cespitosos o pertenecientes a plantas anuales y todas las especies rizomatosas tienen número cromosómico tetraploide, hexaploide o superior.

Esta situación se mantiene en Bromus, Festuca, Agrostis, Calamagrostis, Spartina, Phragmites, Panicum y otros géneros (-- STEBBINS, 1971).

En relación con el género Agrostis son muy pocos los trabajos que, desde el punto de vista cariológico, han profundizado en el conocimiento del mismo, entre los que cabe destacar a BJORKMAN (1960); sin embargo otros muchos autores lo han tratado de forma esporádica o han estudiado alguna especie en particular.

CHURCH (1936) realiza un estudio en diversas gramíneas -- con relación a sus irregularidades citológicas; entre ellas A.maritima y A.palustris presentando la primera numerosas irregularidades meióticas y con alta tasa de poliploidía, mientras que A.palustris es diploide y con meiosis normal.

NIELSEN & HUMPHREY (1937) ofrecen una lista de conteos cromosómicos entre los que se encuentra el de A.alba var. maritima.

STUCKEY & BANDFIELD (1946) hacen un estudio comparativo entre A.alba y A.tenuis para ver la correlación entre los cambios morfológicos y los distintos niveles de aneuploidía de estas especies, concluyendo que no existe una relación directa entre ambos caracteres, apareciendo una gama de números cromosómicos que oscilan entre 28 y 42.

LITARDIERE (1950) realiza el recuento cromosómico de 33 especies de gramíneas, entre las que se encuentran A.castellana con $2n=28$ y A.salmantica con $2n=14$.

GARDE (1951) realiza recuentos en diversas especies de gramíneas de Portugal; del género Agrostis estudia A.juressi y A.truncatula, ambas con $2n=14$.

JONES (1952, 1953) realiza un estudio sobre la autoploidía en A.canina; siguiendo a PHILIPSON (1937) considera 2 variedades, var.fascicularis y var.arida, la primera diploide con $2n=14$ y estolonífera mientras la segunda es tetraploide $2n=28$ y rizomatosa. Al realizar el estudio meiótico pone de manifiesto - como el diploide en meiosis se comporta como un diploide típico con sus 7 bivalentes, mientras que la var.arida posee alta frecuencia de tetravalentes por C.M.P., lo que sugiere que es un autotetraploide. Para comprobar esta hipótesis examinó la F_1 del triploide originado por cruzamiento entre las dos variedades (con 21 cromosomas), apareciendo de 1 a 7 trivalentes en meiosis, con un porcentaje medio de 4.58; por lo tanto los tres genomas presentes en el triploide son altamente homólogos; sin embargo - al ser el híbrido totalmente estéril, existe una barrera de aislamiento genético entre ambas variedades, carácter explicable al poseer requerimientos ecológicos distintos. Esto hace que el autor se cuestione si se trata de dos especies distintas a pesar de su semejanza morfológica.

A.tenuis $2n=28$ es considerada por el autor mencionado - como un alopoliploide y al ser cruzada con la var.arida de A.canina presenta en la F_2 de 0 a 6 tetravalentes, lo que indicaría que sus genomas son muy semejantes, y que A.tenuis ha conseguido ser un alopoliploide funcional. Respecto a A.stolonifera con $2n=28$

considerada como un alotetraploide se cruzó con A.canina var. arida, apareciendo en la meiosis de 10 a:22 univalentes, lo que indica su poca afinidad. Del cruce entre A.tenuis y A.stolonifera se presenta un apareamiento incompleto, llegando incluso a aparecer hasta 14 univalentes, lo que pone de manifiesto la existencia de un genoma en común. El cruce de estas dos especies con A.gigantea ($2n=42$) da lugar a un híbrido pentaploide que posee 14 bivalentes y 7 univalentes en meiosis; según los datos obtenidos de los tres genomas presentes en A.gigantea, dos son comunes con cada una de las especies, mientras que el tercero varía para cada caso. (Recuérdese que como expusimos anteriormente A.tenuis y A.stolonifera solo tienen un genoma en común).

BJORKMAN (1951, 1954) estudia cromosómicamente a varias especies de Agrostis europeas, entre ellas A.canina (llegando a las mismas conclusiones que el autor anterior), A.nevadensis, A.rupestris, A.scharediana, A.borealis, A.borealis var. sabauda, A.stolonifera, A.tenuis, A.gigantea, A.castellana, A.reuteri, varios híbridos interespecíficos y uno intergenérico con el género Polygonum (P.semiverticillatum).

BJORKMAN (1960) con motivo de su tesis doctoral, publicada después de su muerte por sus compañeros, estudia 18 especies de Agrostis y numerosos híbridos desde el punto de vista cariológico, además de una amplia discusión acerca de la delimitación y subdivisión del género. Como datos a destacar considera que A.rubra es un híbrido entre A.rupestris y A.scharediana y reivindica al taxon A.borealis.

DARLINGTON & WYLIE (1955), LOVE (1967), FEDEROV (1969), MOORE (1982), etc., dan una lista de recuentos cromosómicos donde se encuentran recogidas numerosas especies de Agrostis.

FERNANDES & QUEIROS (1969) y QUEIROS (1973, 1974, 1979) en sus estudios relativos a la citotaxonomía de las espermatófitas de Portugal realizan recuentos en numerosas especies de gramíneas, discutiendo algunos aspectos de ciertas especies de Agrostis para las que encuentran datos contrarios a los observados por otros autores.

M A T E R I A L Y M E T O D O S

Se han analizado (siempre que ha sido posible) varias - poblaciones de cada uno de los táxones estudiados, con el fin de recoger aquellas diferencias o peculiaridades de cada especie.

MITOSIS

Hemos empleado meristemas radicales obtenidos mediante germinación de los carióspsides en placas de Petri sobre papel de filtro, manteniéndolas cerradas a temperatura próxima a los 27°C; es preciso mantener húmedo el papel de filtro con agua destilada con objeto de conseguir una humedad adecuada para la germinación.

Dado el enorme poder de germinación de estos carióspsides, en contadas ocasiones se produjo el ataque fúngico, por lo que - no han sido necesarios tratamientos especiales.

Cuando las raíces alcanzan de 5-10 mm de longitud aproximadamente, se someten al pretratamiento. El problema que se -- nos presentó no fue, por tanto, la germinación, sino el momento idóneo de división de las células meristemáticas, de forma que - no se puede establecer una hora determinada para ninguno de los

táxones estudiados, oscilando de forma indiscriminada durante -- las 24 horas del día.

En otras ocasiones los meristemas radicales se obtuvieron a partir del cultivo en macetas de las distintas especies y poblaciones, obteniéndose idénticos resultados, siendo el mes de Agosto a las 8 horas el mejor momento para iniciar el pretratamiento.

Pretratamiento.— Se emplea una sustancia mitoclástica -- con el fin de inhibir la formación del huso acromático, retardar la división del centrómero y dar lugar a una ligera contracción de los cromosomas facilitando su individualización y el estudio de sus características. Nosotros hemos empleado preferentemente 8-hidroxiquinoleína 0,002 M.

Los cariósides germinados se introducen en la disolu-- ción de 8-hidroxiquinoleína 0,002 M durante 5-10 horas aproximadamente, lavándose después en agua destilada para eliminar la hidroxiquinoleína (TJIO & LEVAN, 1950). Se mantiene todo este tiempo en frigorífico a unos 4°C (PRETEL, 1976).

El tiempo de pretratamiento ha tenido que ser amplio al tratarse de táxones con cromosomas largos, si bien 5 horas eran suficientes para la mayoría de las especies. Sin embargo en aquellos táxones con $2n=42$ y algunos con $2n=28$ se han tenido que mantener 10 ó 7 horas respectivamente para que se produjera la separación de los cromosomas y su correcto recuento; esto tiene el -- inconveniente de la dificultad en el reconocimiento de las zonas centroméricas en muchos de los cromosomas.

Una vez lavadas las raíces se introducen en el fijador.

Fijación.- Es una inmovilización de los constituyentes celulares en un estado lo más próximo posible al viviente.

El fijador empleado ha sido el Carnoy (alcohol absoluto y ácido acético glacial en proporción 3:1 respectivamente), en el que se mantienen las raicillas unas 2-3 horas en frigorífico a una temperatura no superior a los 4°C. Posteriormente se lavan en agua destilada.

Si no se procede inmediatamente a la tinción, las raicillas pueden conservarse en alcohol de 70%, cuidando guardarlas en frigorífico hasta el momento de su estudio.

Tinción.- La tinción se debe a la composición y reacción del DNA con las proteínas que existen en los cromosomas que, según la acidez o alcalinidad del medio, se ionizan y forman sales con los iones del colorante.

Debido a que el método empleado por nosotros ha sido el de aplastamiento, se procede en primer lugar a la hidrólisis de las raicillas. Para ello se introducen en ClH 1N previamente calentado a 60°C y se mantienen a esa temperatura durante 5-6 minutos; pasado este tiempo se detiene la hidrólisis bruscamente con agua destilada.

Seguidamente las raicillas se introducen en el colorante; el que hemos utilizado preferentemente ha sido la orceína acética al 1%. También intentamos la tinción con feulgen, colorante muy utilizado en Gramíneas; sin embargo en nuestro material no dió buenos resultados.

Conviene dejar las raíces en el colorante un mínimo de media hora antes de proceder al montaje de la preparación.

Montaje.— Se coloca una raicilla sobre un porta limpio y desengrasado en el que previamente hemos depositado una gota de orceína acética, separando con cuchilla el ápice de la raicilla, se coloca el cubre y se procede al aplastamiento golpeando cuidadosamente con una lanceta y una vez que se ha extendido el material se pone encima un papel de filtro presionando con el -- pulgar.

MEIOSIS

Para el estudio del número y comportamiento de los cromosomas en meiosis, utilizamos siempre botones florales en un estado temprano de desarrollo obtenidos directamente de las plantas en sus poblaciones naturales. En estas condiciones las yemas se sumergieron en fijador Carnoy. El material, tratado así, se pasa al frigorífico manteniéndose durante 24-48 horas a temperaturas de 0-4°C. Pasado este periodo se procede a la decantación y sustitución del fijador por alcohol etílico de 70%, en el cual las yemas se pueden conservar en buen estado durante varios meses; -- no obstante, los mejores resultados se obtienen dentro del primer mes.

Antes de proceder a la coloración, las yemas florales -- extraídas del alcohol se someten al siguiente tratamiento:

- 1.— Inmersión en ácido acético glacial, saturado de acetato férrico y alcohol absoluto (1:3) durante 12-24 horas. Este tratamiento permite el endurecimiento de las células que han quedado reblandecidas por el alcohol de 70%, a la vez que asegura la acción mordiente del acetato.

2.- Inmersión rápida en ácido acético del 45%, con el fin de eliminar el exceso de mordiente. Este tiempo de aplicación no debe ser nunca inferior a 1-2 minutos.

3.- Disección de las yemas sobre un portaobjetos, separando las anteras y eliminando las envolturas florales. Para evitar la desecación que pueda producirse mientras dura esta operación, es conveniente depositar sobre el porta una gota de ácido acético del 45%.

4.- Trituración de las anteras en una gota de carmín -- acético del 1%, seguido de eliminación de los restos de tejido.

5.- Aplastamiento bajo el cubreobjetos después de calentar suavemente a la llama de un mechero.

Para conservar las preparaciones se cierran los bordes del cubre con parafina o bien con una goma plástica de contacto.

ESTUDIO DEL CARIOTIPO

Para la determinación del número de cromosomas en cada especie y población, se hicieron numerosos recuentos en placas -- metafásicas, haciendo una fotografía cuando se distinguían claramente. Sobre las fotografías realizadas se estudió la morfología y características de cada dotación cromosómica.

La longitud absoluta de los cromosomas varía de un tejido a otro, dentro del mismo individuo, y es prácticamente imposible determinarla con exactitud debido a los diferentes grados de contracción que dependen de la técnica empleada y del pretratamiento.

Al efectuar la medición de los cromosomas hemos de tener en cuenta que, a la fluctuación estrictamente biológica o a la imprecisión inevitable de las medidas, se añaden efectos de perspectiva o incurvación de los cromosomas (ESSAD & col., 1966). Por ello, los mencionados autores propugnan como más significativo, tras un estudio muy detallado de la validez y el porcentaje de error de las diversas medidas, el empleo de índices tales como longitud media de los cromosomas, cociente de brazos, presencia o ausencia de constricción secundaria y tamaño relativo de los cromosomas.

Nosotros hemos procurado que las condiciones sean siempre idénticas o al menos muy similares; sin embargo los parámetros más significativos son las longitudes relativas.

En el estudio del cariótipo nos hemos fijado sobre todo en las características siguientes:

- 1.- Diferencias en el tamaño absoluto de los cromosomas dentro de una misma placa.
- 2.- Diferencias en la posición del centrómero.
- 3.- Diferencias en el tamaño relativo de los cromosomas.
- 4.- Número básico.
- 5.- Presencia de satélites.
- 6.- Presencia de cromosomas accesorios.

Para medir los cromosomas hemos usado la fotografía.

De esta forma los parámetros considerados han sido los siguientes:

- c= longitud del brazo corto.
- l= longitud del brazo largo.

t_a = longitud total absoluta del cromosoma.

T_a = longitud total absoluta de todo el complemento cromosómico.

m_a = media de las longitudes totales absolutas de todos los cromosomas de una misma placa.

l/c = razón entre el brazo largo y el brazo corto.

t_r = longitud relativa del cromosoma (=cociente t_a/m_a).

Para los parámetros c , l y t_a se ha considerado la media entre los dos homólogos.

Con todas estas medidas se emparejaron los homólogos y se confeccionaron unas tablas (una por taxón) en las que los cromosomas van ordenados en sentido decreciente a su tamaño; los números de dichas tablas van expresados en micras. Los cariótipos se han confeccionado a partir de una sola placa metafásica, habiendo sido comprobados y comparados con los cariótipos de numerosas células.

Para la descripción de los cariótipos hemos utilizado la terminología ideada por LEVAN, FREDGA & SANDBERS (1964) para la posición del centrómero:

Término	Localización	l/c	Tipo de cromosoma	
M	punto medio	1,0	Atelocéntrico	Metacéntrico
m	región mediana	1,0-1,7		Submetacéntrico
sm	región submediana	1,7-3,0		Subtelocéntrico
st	región subterminal	3,0-7,0		Acrocéntrico
t	región terminal	7,0- ∞		Telocéntrico
T	punto terminal	∞		

Las características de todos los cromosomas de una especie se expresan mediante fórmulas cromosómicas. Un cariótipo simétrico sería aquel en el que prevalecen los cromosomas con centrómero mediano o submediano, siendo todos los cromosomas del complemento aproximadamente del mismo tamaño.

Para STEBBINS la simetría del cariótipo viene definida según la proporción de cromosomas del mismo cuya razón entre sus brazos sea mayor que dos y por la razón entre los cromosomas mayor y menor del complemento. Según este criterio, STEBBINS propone una tabla de doble entrada que permite establecer doce clases de asimetría, desde la 1A (con cariótipos altamente simétricos) hasta la 4C (con los cariótipos más asimétricos). Las clases 1B y 1C no se han encontrado hasta ahora en las plantas superiores (véase tabla 4).

DVORAK & al. (1975, 1977, 1978 y 1979) después de minuciosos estudios sobre los cariótipos de numerosas especies proponen una modificación a la clasificación de STEBBINS que reproducimos en la tabla 5. Se observa que esta clasificación es muy similar a la de STEBBINS, pero en lugar de calcular la proporción de cromosomas con razón menor de 2:1, calcula la proporción de cromosomas con centrómero en las regiones subterminal y terminal; por lo demás los márgenes y valores de la tabla siguen siendo los mismos. Así pues, consigue la inclusión de la terminología de LEVAN, FREDGA & SANDBERS (1964) en la clasificación de los cariótipos de acuerdo con su simetría. La ventaja teórica de esta nueva clasificación es evidente y por ello nos hemos decidido a utilizarla.

La elaboración de estas categorías o grados de asimetría de los cariótipos permite, como nos dice STEBBINS (l.c.), que en

un grupo determinado de especies se pueda comparar la asimetría de sus cariótipos con otras características para intentar comprender así el significado de la simetría o asimetría.

Por último hemos de indicar que siguiendo las indicaciones de FAVARGER (1978), junto a cada población estudiada figura el número de registro con el que la planta-testigo se encuentra depositada en el herbario del Departamento de Botánica de la Facultad de Ciencias de Granada. Los negativos de todas las fotografías utilizadas en el presente trabajo están del mismo modo archivados en el citado Departamento.

Los táxones y localidades estudiadas para cada uno de ellos son las que se reseñan en la Tabla 6 .

TABLA 4

mayor/menor	Proporción de cromosomas con razón de brazos <2:1			
	0,0	0,01-0,50	0,51-0,99	1,0
<2:1	1A	2A	3A	4A
2:1-4:1	1B	2B	3B	4B
>4:1	1C	2C	3C	4C

TABLA 5

mayor/menor	Proporción de cromosomas con centrómero en la región subterminal (l/c:3,01-7,00) y terminal (l/c:7,01-∞)			
	0,0	0,01-0,50	0,51-0,99	1,0
<2:1	A1	A2	A3	A4
2:1-4:1	B1	B2	B3	B4
>4:1	C1	C2	C3	C4

Tabla 6.- Poblaciones estudiadas.

Taxon	Herbario	Registro	Localidad
<u>A.canina</u> subsp. <u>canina</u>	GDAC	20083	El Travieso, Sierra de Béjar (Salamanca)
	JACA	S/r	Pont de Lamarqueze (Francia)
	GDAC	20927	Siete Lagunas, Sierra Nevada (Granada)
	GDAC	21945	Barranco del río Maitena, Sierra Nevada (Granada)
	GDAC	21946	Parte superior de Siete Lagunas, Sierra Nevada (Granada)
<u>A.canina</u> subsp. <u>granatensis</u>	GDAC	21947	Lavaderos de la Reina, Sierra Nevada (Granada)
	GDAC	21948	Lagunillas de Don Carlos, Sierra Nevada (Granada)
	GDAC	20928	Barranco de San Juan, Sierra Nevada (Granada)
	GDAC	7537	Barranco del Alhorí, Sierra Nevada (Granada)
	<u>A.hesperica</u>	GDAC	21949
GDAC		21950	Balmaseda (Vizcaya)
GDAC		20925	Truchas, Sierra del Teleno (León)
GDAC		20924	Brins, Santiago de Compostela (La Coruña)
<u>A.tileni</u>	LEB	s/r(1)	Sierra del Teleno, Pico Teleno (León)
	LEB	s/r(2)	Sierra de la Cabrera (León)
<u>A.rupestris</u> var. <u>rupestris</u>	GDAC	21951	Formigal (Huesca)
	GDAC	16866	Barranco del río Gállego (Huesca)
	GDAC	21952	Valle de Benasque (Huesca)
	GDAC	21953	Ibón de Bachimania, Panticosa (Huesca)
	GDAC	16865	Valle de Benasque (Huesca)
	GDAC	22027	Circo de Gredos (Avila)
	GDAC	21954	Barranco del Alhorí, Sierra Nevada (Granada)
<u>A.nevadensis</u>	GDAC	21955	Veleta, Sierra Nevada (Granada)
	GDAC	20965	Mulhacén, Sierra Nevada (Granada)
	GDAC	21956	Aguas Verdes, Sierra Nevada (Granada)
	GDAC	20958	Laguna Seca, Sierra Nevada (Almería)
	GDAC	21957	Barranco de San Juan, Sierra Nevada (Granada)

Tabla 6 (continuación).- Poblaciones estudiadas.

Taxon	Herbario	Registro	Localidad
<u>A.curtisii</u>	GDAC	21958	Los Prados, Sierra del Avi6n (Pontevedra)
	GDAC	20945	Serra do Invernadeiro (Orense)
	GDAC	21959	Entre La Cañiza y Puente Candelas (Pontevedra)
	GDAC	21960	Cabo de Peñas (Asturias)
	GDAC	20944	Poiares (Beira Litoral)
	GDAC	21961	Valmaseda (Vizcaya)
<u>A.alpina</u>	JAC	s/r	Zona de Lavasar, Cotiella (HUESCA)
	GDAC	16859	Belagua (Navarra)
	GDAC	21962	Candanchú (Huesca)
<u>A.schleicheri</u>	GDAC	16858	Pico Cabañas (Jaén)
	GDAC	21963	Candanchú (Francia)
	GDAC	21964	Bohí (Lérida)
	GDAC	21965	Valle del Roncal (Navarra)
	GDAC	21935	Venta Carrigas (Zaragoza)
	GDAC	21978	Sierra Morena (Córdoba)
<u>A.stolonifera</u>	GDAC	20978	Fuente del Tejo, Sierra de Cazorla (Jaén)
	GDAC	21936	Alhama de Granada (Granada)
	GDAC	21937	Maimón, Sierra María (Almería)
	GDAC	20977	Fuente de la Ponderosa, Sierra de Cazorla (Jaén)
	GDAC	21938	Belagua (Navarra)
	GDAC	21939	Canfranc (Huesca)
<u>A.capillaris</u>	GDAC	16850	Barranco de las Eras (Huesca)
	GDAC	21940	Benasque (Huesca)
	GDAC	21941	Belagua (Navarra)
	GDAC	16851	Valle del Roncal (Navarra)
	GDAC	16852	Divisoria de la Magdalena (Huesca)
	GDAC	21942	Sierra de Guadarrama (Madrid)
<u>A.castellana</u>	GDAC	20942	Yelmo de Segura, Sierra de Segura (Jaén)
	GDAC	21943	Sierra de Córdoba (Córdoba)
	GDAC	21944	Pinhar do Urso (Beira Litoral)
	GDAC	21966	De Niefla a Fuencaliente (Ciudad Real)
<u>A.pourretii</u>	GDAC	21967	Castillo de la Calahorra (Ciudad Real)
	GDAC	21968	La Carolina (Jaén)
	GDAC	21969	La Alcaicería, Alhama de Granada (Granada)

Tabla 6 (continuación).- Poblaciones estudiadas.

Taxon	Herbario	Registro	Localidad
<u>A. tenerrima</u>	GDAC	21970	Sierra de Riofrío (Cáceres)
	GDAC	21971	Tochas (Beira Litoral)
	GDAC	16856	Coto de Doñana (Huelva)
<u>A. truncatula</u> subsp. <u>truncatula</u>	GDAC	21979	Sierra de Miravete (Cáceres)
	GDAC	20947	Navacerrada (Madrid)
<u>A. truncatula</u> subsp. <u>durieui</u>	GDAC	21972	Entre La Cañiza y Puente Candelas (Pon- tevedra)
	GDAC	21973	Puebla de Sanabria (Zamora)
	GDAC	21974	Entre Laza Y Verín (Pontevedra)
	GDAC	20953	Pardieiros (Orense)
<u>A. reuteri</u>	GDAC	21975	Pantano de Cubillas (Granada)
	GDAC	20970	Arcos de la Frontera (Cadiz)
	GDAC	21976	Puerto de la Mora (Granada)
	GDAC	21977	La Rambla (Córdoba)
<u>A. nebulosa</u>	GDAC	21978	Entre Viso del Marqués y Calzada de Cala- traba (Córdoba)
	GDAC	20956	Puerto de la Mora (Granada)
<u>A. juressi</u>	GDAC	20955	Navas de San Pedro (Jaén)
	GDAC	16860	Redondela (Pontevedra)

R E S U L T A D O S

A.canina L.

Poblaciones estudiadas: GDAC 20927, 21927, 21946, 21947, 21948, 20928, 7532, 20083 y JACA s/r.

Son muy numerosos los recuentos cromosómicos que se -- han realizado para esta especie, pero la mayoría de ellos son da tos relativos a material del Centro y Norte de Europa. SOKOSLOVS KAJA (1937, 1938, 1955, 1962), BJORKMAN (1951, 1954), HUBBARD (1954), HEITZ (1967), JONES (1952, 1953), KOZUHAROV & NICOLOVA (1975), etc., encontraron todos en sus respectivos trabajos los - números cromosómicos $2n=14$ y 28 ; HEITZ (l.c.) contó además $2n=16$; BJORKMAN (l.c.) observa $2n=14, 28, 35, 42$ y 56 , y SOKOLOVSKAJA (1938) $2n=42$ (bajo el nombre de A.planifolia Koch).

JONES (1952) estudia desde el punto de vista meiótico a A.canina distinguiendo dos variedades de acuerdo con PHILIPSON (1931): var.fascicularis y var.arida con $2n=14$ y $2n=28$ respecti- vamente, demostrando que la segunda es un autotetraploide de A.- canina var.fascicularis y que los híbridos entre ambos son total- mente estériles, por lo que indica la posibilidad de que sean -- tratadas a nivel específico.

BJORKMAN (1951, 1954) al igual que JONES (l.c.), sigue a PHILIPSON (1931) encontrando resultados parecidos que serán comentados más adelante.

Actualmente se considera que A.canina var. fascicularis corresponde al taxon A.canina L., mientras que la var. arida es sinónima de A.vinealis Schreber (= A.stricta Gmel), por lo que la mayor parte de los conteos dados para A.canina como poliploides, se refieren a A.vinealis; así A.canina tendría $2n=14$ y más raramente $2n=28$ (BJORKMAN, 1951; KOZUHAROV & NICOLOVA, 1975).

Nuestra especie presenta en general $2n=14$ cromosomas en las poblaciones analizadas (fig.43 ,A-G; fig.44 ,A-C); sin embargo en un individuo de la población 20927 correspondiente a la subsp. granatensis se han hallado células somáticas con $2n=13$ (fig.43 ,A), 14,15 y 16; en esta misma población hemos realizado un estudio del cariótipo que sólo ha sido posible en la subsp. granatensis.

El tamaño cromosómico oscila entre 5.4 y 3.9 micras (tabla 7); el resto de las poblaciones presentan similares dimensiones excepto para el caso particular de $2n=13$ ya aludido que excepcionalmente fue sometido a un pretratamiento de 16 horas con el fin de comprobar si podrían obtenerse mejores resultados con tal modificación del proceso.

El cariótipo (fig.43 ,C) pone de manifiesto que existe una pareja de cromosomas M con centrómero en el punto medio (1), 3 parejas de cromosomas m con centrómero mediano (2, 3, 7); 2 parejas de cromosomas igualmente de tipo m que presentan constricción secundaria (4, 6) y una pareja (5) de cromosomas con centrómero en la región submediana (sm). Por tanto la fórmula cromosómica es $1M + 3m + 2m^{sat} + 1sm$, presentando una asimetría de tipo A1.

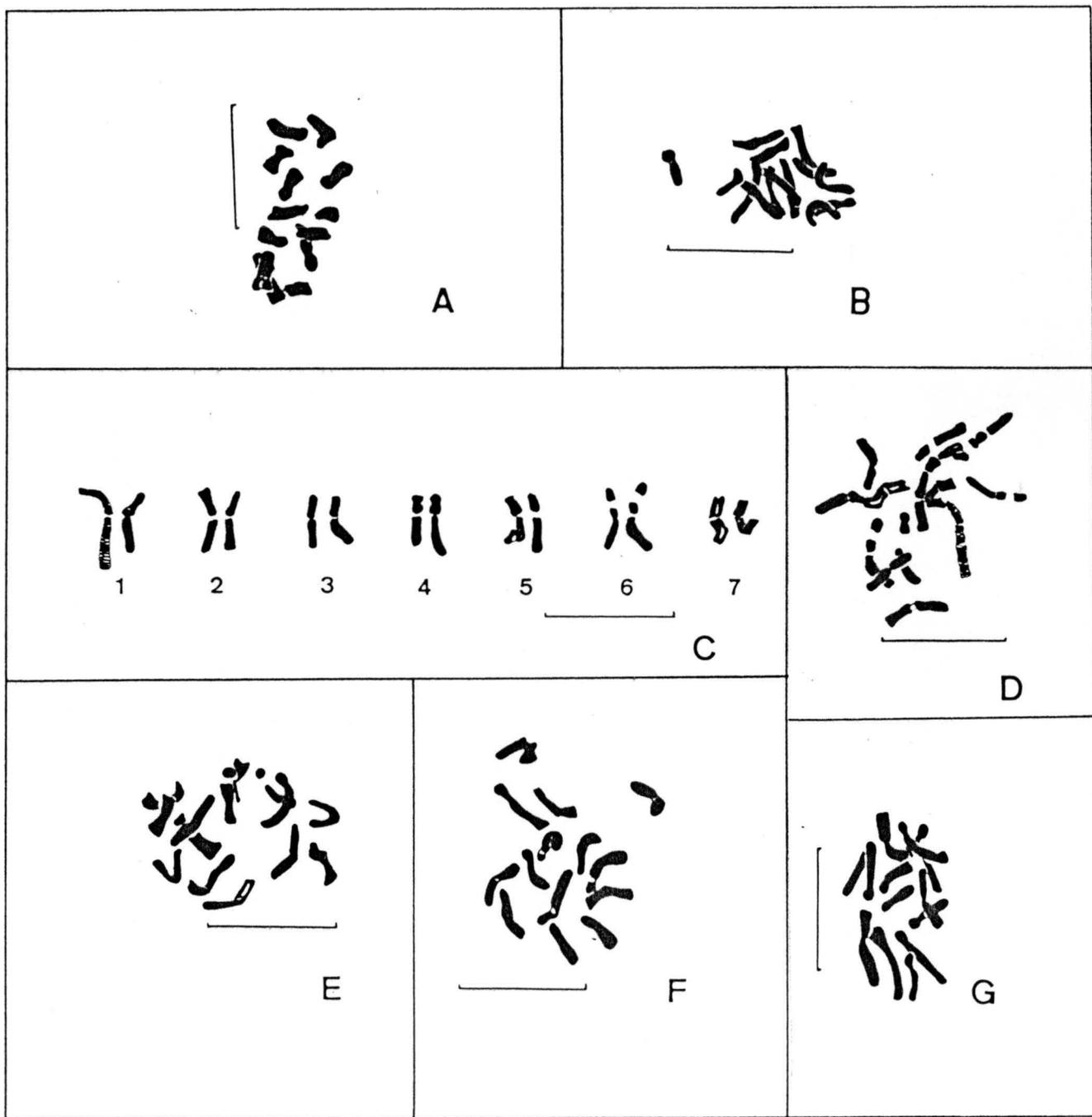


Figura 43.- Metafases somáticas de: *A. canina* subsp. *granatensis* A, $2n=13$ (GDAC 20927); B, $2n=14$ (GDAC 21945); C,D cariótipo y placa metafásica con $2n=14$ (GDAC 20927); E, $2n=14$ (GDAC 21946); F, $2n=14$ (GDAC 21947); G, $2n=14$ (GDAC 21948). Barras de la figura 10 micras.

Tabla 7.- Métrica de los cromosomas de:

Agrostis canina L.
subsp. granatensis
Romero , Blanca &
Morales.

Parámetros	1	2	3	4	5	6	7	T	m_a
c_a	2,7	2,4	2,2	1,9	1,7	1,7	1,5		
l_a	2,7	2,6	2,7	2,7	2,9	2,7	2,4		
t_a	5,4	5,0	4,9	4,6	4,6	4,4	3,9	32,8	4,7
l_a/c_a	1,0	1,1	1,2	1,4	1,7	1,6	1,6		
t_r	1,2	1,1	1,0	1,0	1,0	0,9	0,8		

Agrostis hesperica
Romero, Blanca &
Morales

Parámetros	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	T	m_a
c_a	2,4	2,0	2,1	2,1	1,6	2,0	1,9	2,0	1,7	1,7	1,7	1,4	1,7	1,0		
l_a	2,4	2,6	2,4	2,4	2,9	2,0	2,1	2,0	2,2	2,0	1,8	2,0	1,7	2,0		
t_a	4,8	4,6	4,5	4,5	4,5	4,0	4,0	4,0	3,9	3,7	3,5	3,4	3,4	3,0	55,7	4,0
l_a/c_a	1,0	1,3	1,1	1,1	1,8	1,0	1,5	1,0	1,3	1,2	1,1	1,4	1,0	2,0		
t_a	1,2	1,2	1,3	1,1	1,1	1,0	1,0	1,0	1,0	0,9	0,9	0,9	0,9	0,8		

La presencia de cromosomas con satélites se pone de manifiesto claramente en las poblaciones 20928, 21947 y 21948; en las 7532 y 21946 se distingue una sola pareja con constricción secundaria; en las restantes no está lo suficientemente clara - la delimitación de dichas estructuras.

El hecho de que se hayan encontrado números cromosómicos de $2n=13,14,15$ y 16 en la subespecie granatensis creemos que puede ser atribuible a la existencia en esta población de problemas en la disyunción cromosómica.

La población 20083, ha mostrado un comportamiento meiótico muy constante (fig. 49, A) con la formación de 7 bivalentes.

A.hesperica Romero, Blanca & Morales

Poblaciones estudiadas: GDAC 21949, 21950, 20925 y -- 20924.

Los datos que se conocen para la especie más emparentada con nuestro taxon han sido referidos a A.canina bajo la var. arida y como ya comentamos anteriormente estos recuentos poliploides de $2n=28,42$ realizados por SOKOSLOVSKAJA (1937, 1938, - 1955, 1962), BJORKMAN (1951, 1954), JONES (1952, 1953) etc. están basados en la especie A.vinealis Schreber.

BJORKMAN (1951, 1954) divide a A.canina en las dos variedades antes mencionadas, e indica el número $2n=35$ para cuatro poblaciones de la var. arida en el Norte de Suecia y hace hincapié en el material analizado de la Península Ibérica sobre el que comenta: "Material of A.canina which differs from the two varieties mentioned above has been obtained from the Iberian Peninsula". - Dicho material se refiere a A.canina de Portugal (Sierra de Ge-- rez) con $2n=42$, y otros enviados por el Jardín Botánico de Coim-

bra con $2n=56$, presentando 28 bivalentes en meiosis. El material portugués coincide morfológicamente (BJORKMAN, 1954) con el dado por PAUNERO (1947) para España y establece la dificultad de encuadrar dicho material en algunas de las variedades de A.canina.

SCHOLZ (1969) realiza un estudio en A.coarctata (=A.vi nealis Schreber) e intenta, en base a sus caracteres morfológicos, diferenciar distintos táxones, quedando de nuevo la A.canina Ibérica con su status taxonómico sin aclarar.

FERNANDES & QUEIROS (1969) destacan los datos obtenidos por BJORKMAN (1951) y aportan un nuevo conteo en una población portuguesa ($2n=28$). QUEIROS (1973) encuentra este mismo dato para otra localidad de Portugal.

El material por nosotros analizado presenta $2n=28+0-1B$. De las cuatro poblaciones consideradas sólo ha sido posible realizar un estudio del cariótipo en una de ellas (fig. 44 , D-E); en el resto (fig. 44 , F y fig. 45 , A-B) se presentan algunas dificultades en la localización exacta de los centrómeros y constricciones secundarias. La diversidad del tamaño de los cromosomas en las diferentes poblaciones se debe a distinta espiralización de los mismos por cuestiones de pretratamiento. En la población analizada el tamaño de los cromosomas oscila entre 4.8 y 3.0 micras (tabla 7). El cariótipo de este taxon comprende 4 parejas de cromosomas M con centrómero en el punto medio (1, 6, 8 y 13); 6 parejas m con centrómero mediano (2, 5, 7, 10, 11 y 12), así como otros 3 del mismo tipo con constricción secundaria (3, 4 y 9), de los cuales las parejas 3 y 4 presentan pseudosatélite en el brazo corto. Por último solamente la pareja 14, presenta el centrómero en la región submediana (sm). De todo ello se deduce que la fórmula cromosómica es: $4M + 6m + 3m^{sat} + 1sm$.

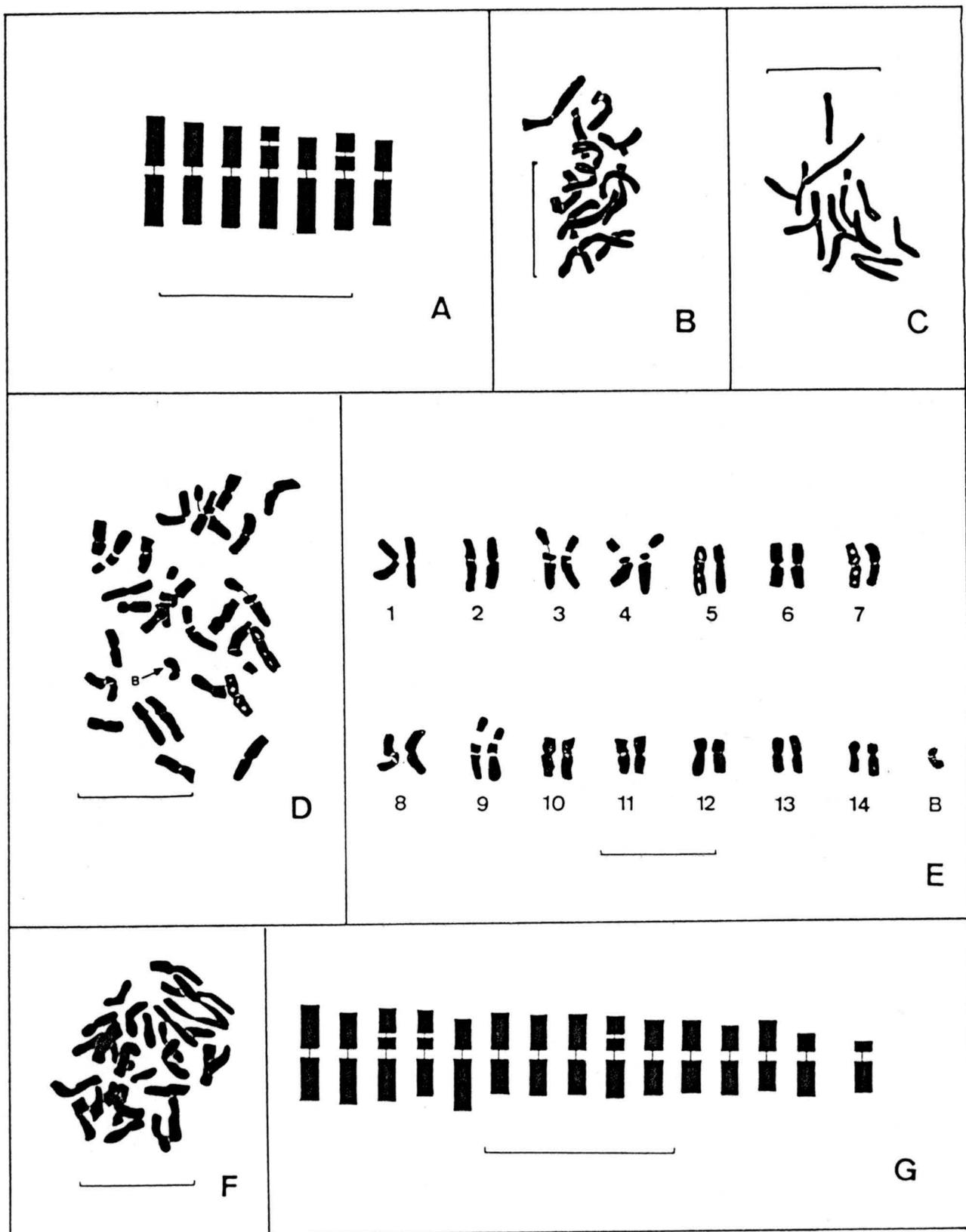


Figura 44.- Metafases somáticas de: *A. canina* subsp. *granatensis* A, idiograma del taxon; B, $2n=14$ (GDAC 20928); C, $2n=14$ (GDAC 7532). *A. hesperica* D, E placa metafásica $2n=28+1B$ y cariótipo (GDAC 21949); F, $2n=28$ (GDAC 21950); G, idiograma de la especie. Barras de la figura 10 micras.

En esta población aparece en ocasiones un cromosoma accesorio que es subtelocéntrico como lo son los cromosomas accesorios standart de las gramíneas y que BJORKMAN (1951, 1954 y 1960) entre otros autores detecta en varias especies de Agrostis entre ellas A.canina; este accesorio es denominado por BJORKMAN (1951) como tipo I.

Las 3 parejas reseñadas que poseen cromosomas con constricción secundaria, se aprecian también en la población 20925 (fig. 45, A) donde alguno de los satélites han quedado separados de su brazo correspondiente. Los datos encontrados coinciden con los de FERNANDES & QUEIROS (1969) que en el dibujo de la placa - metafásica de la población estudiada por ellos se aprecia claramente la existencia de 5 cromosomas con constricción secundaria, tres de los cuales poseen pseudosatélite intercalar. Con los datos de la población 21949 y efectuando comparaciones con el resto de las analizadas, se ha construido el idiograma haploide (fig. 44,G). El grado de asimetría de este cariótipo es de tipo A1.

A.tileni Nieto Feliner & Castroviejo

Poblaciones estudiadas: LEB s/r (1), s/r (2).

El número cromosómico encontrado para este taxon es $2n=14$ (fig. 45, C-D) lo que coincide con el observado por NIETO FELINER & CASTROVIEJO (1982) bajo el nombre de A.exasperata.

Ha resultado ser un material muy difícil a pesar de su bajo número cromosómico, existiendo problemas a la hora de la separación e individualización de los cromosomas; todo ello, unido a las pocas células en división que aparecen por ápice meristemático, nos han impedido su estudio más detallado.

Las placas metafásicas estudiadas parecen presentar una ausencia de constricciones secundarias, por lo que los cromosomas satelitíferos no han sido detectados; sin embargo NIETO FELINER & CASTROVIEJO (1982) refieren la existencia de hasta 2 cromosomas accesorios. En la fotografía que aparece en dicha publicación (l.c.:387) no se observa centrómero en el cromosoma B, por lo que tal vez se trate de un trozo de brazo separado por la -- constricción secundaria, hecho muy corriente en los procesos de aplastamiento utilizados.

A.rupestris All.

Poblaciones estudiadas: GDAC 21951, 16866, 21952, 21953 16865 y 22027.

A.rupestris es una especie que posee dos razas cromosómicas diferentes con $2n=14$ y $2n=28$. Estos datos han sido aportados por varios autores; el primero que realizó el conteo cromosómico de esta especie fue REESE (1952:254) sobre material de los Alpes austriacos y encontró $2n=28$. BJORKMAN (1954) estudia diversas poblaciones de los Alpes y de los Pirineos; en las primeras el número cromosómico es también $2n=28$ detectando la existencia de cromosomas accesorios, mientras que en las poblaciones de los Pirineos existen dos razas cromosómicas con $2n=14$ y $2n=28$. SKALINSKA & al. (1957) y SKALINSKA (1963) encuentran $2n=14$ para material de una misma localidad de los Cárpatos (Alto Tatra). BJORKMAN (1960) realiza un estudio con abundante material procedente de Francia, Polonia, Austria y Suiza encontrando $2n=14-0-28$, $21-0-38$ y $28-0-18$. KUPFER (1974) estudia varias poblaciones de los Pirineos y halla $n=7,14,14-B$ y $2n=14,28$. MAJOVKY & al. (1974) vuelve a encontrar $2n=14$ en Polonia.

Las cinco poblaciones estudiadas (fig. 45, E-I; fig. 46 A) por nosotros muestran $2n=28$; en una de ellas (21951) se ha ob

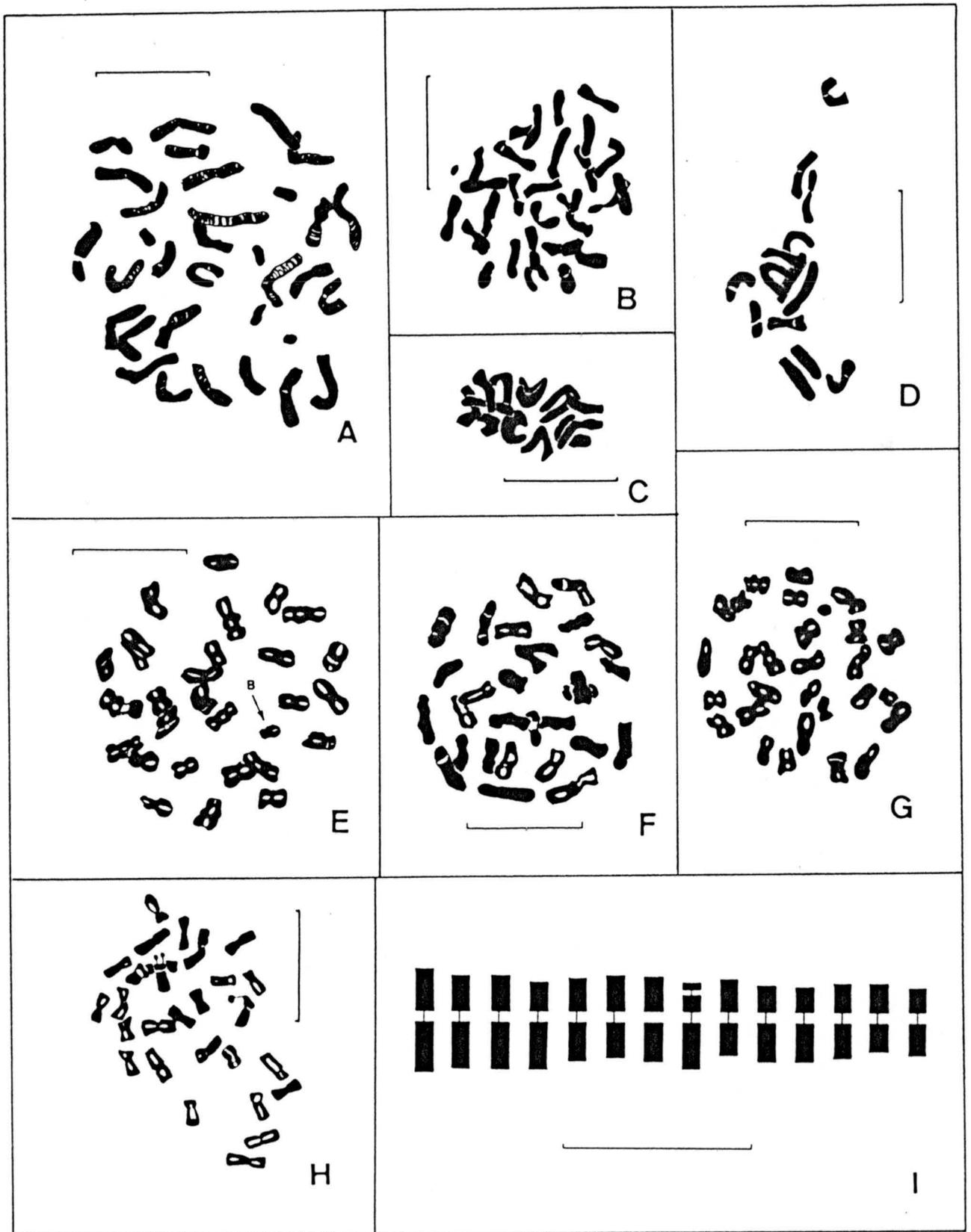


Figura 45.- Metafases somáticas de: *A. hesperica* A, $2n=28$ (GDAC 20925); B, $2n=28$ (GDAC 20924). *A. tileni* C, $2n=14$ (LEB s/r 1); D, $2n=14$ (LEB s/r 2). *A. rupestris* var. *rupestris* E, $2n=28+1B$ (GDAC 21951); F, $2n=28$ (GDAC 16866); G, $2n=28$ (GDAC 21953); H, $2n=28$ (GDAC 21953); I, idiograma de la especie.

servado un cromosoma accesorio subtelocéntrico que aparecía en diversas placas metafásicas (fig.45 , E).

BJORKMAN (1960:44) hace referncia a la existencia en las poblaciones diploides de dos parejas de cromosomas con constricciones secundarias e indica la necesidad de estudios idiogramáticos en esta especie. Al no haber encontrado ninguna población diploide, no hemos podido establecer el idiograma de este citótipo, pero sí el del tetraploide (fig. 45, I).

El tiempo de pretratamiento en estas poblaciones fue de 10 horas por lo que los valores del tamaño cromosómico resultan un poco inferiores a los de otras especies, pero creemos que no son un carácter propio del taxon.

El tamaño de los cromosomas oscila entre 3,9 y 2,4 micras (tabla 8) existiendo 3 parejas de cromosomas M con centrómero en el punto medio (6, 9, 13), 8 parejas m con centrómero en la región mediana (1, 2, 3, 4, 5, 7, 12 y 14) y 3 parejas con centrómero submediano (8, 10 y 11), de los cuales la pareja 8 posee una constricción secundaria. La asimetría es de tipo A1.

Si comparamos los resultados de las observaciones realizadas por BJORKMAN (1960) en las dotaciones diploides con el estudio idiogramático realizado por nosotros, se aprecia que, si bien el origen de la raza tetraploide de A.rupestris es por autoploidía, sus genomas parecen estar individualizados ya que sólo cuatro parejas de cromosomas han presentado la misma morfología: las parejas 2 y 3 poseen cromosomas metacéntricos (m) con brazos de 1.5 y 1.9 micras de longitud y las parejas 10 y 11 tienen brazos de 1.0 y 1.7 micras de longitud siendo submetacéntricos; este hecho podría apoyar el origen autotetraploide que tendría esta raza.

En los estudios meióticos realizados, BJORKMAN (1960) pone en evidencia que el diploide se comporta normalmente durante todo el proceso formando 7 bivalentes; el compartimiento del tetraploide apoya nuestros resultados ya en MI (mitosis I) el 80% de las células madres del polen (CMP) analizadas muestran 14 bivalentes, poblaciones 220227 y 21951 (fig. 49, B-C).

Los dos triploides naturales estudiados y otros dos obtenidos artificialmente (BJORKMAN, 1960) poseen de 1-6 trivalentes, 1-6 bivalentes y 1-6 univalentes, apareciendo de forma aislada - la configuración $7_{II} + 7_I$, lo que indica la no semejanza de uno de los genomas; sin embargo la abundancia de trivalentes en número de 3, 4 y 5, prueban la similitud entre los genomas de las dos razas lo que apoya el origen autotetraploide.

Para KUPFER (1974) la distribución geográfica de los diploides y tetraploides es un caso de pseudovicarianza oriental-occidental, ya que la raza diploide se presenta en los Pirineos -- orientales mientras la tetraploide ocupa la zona central y occidental del macizo, así como el resto de Europa excepto los Cárpatos ($2n=14$). Este mismo autor indica la existencia del diploide en el Valle de Benasque (Huesca); nosotros hemos estudiado dicha zona y no hemos hallado esta raza cromosómica, lo que nos hace pensar que el número de diploides en este lugar es bajo, abundando más los tetraploides que son mucho más agresivos y desplazan a los diploides.

Las diferencias morfológicas de ambas razas las exponeremos más adelante, pero cabe destacar que son muy pequeñas; así los estambres del tetraploide son de menor tamaño que en el diploide, por el contrario, los estomas y granos de polen han alcanzado mayor tamaño en el tetraploide.

A.nevadensis Boiss.

Tabla 8.- Métrica de los cromosomas de:

Parámetros	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	T	m _a
<i>c_a</i>	1,8	1,5	1,5	1,2	1,4	1,5	1,5	1,0	1,4	1,0	1,0	1,1	1,2	1,1		
<i>l_a</i>	2,1	1,9	1,9	1,9	1,7	1,5	1,6	1,9	1,4	1,7	1,7	1,5	1,2	1,3		
<i>t_a</i>	3,9	3,4	3,4	3,1	3,1	3,0	3,0	2,9	2,8	2,7	2,7	2,6	2,4	2,4	41,4	3,0
<i>l_a/c_a</i>	1,2	1,3	1,3	1,6	1,2	1,0	1,1	1,9	1,0	1,7	1,7	1,4	1,0	1,2		
<i>t_r</i>	1,3	1,1	1,1	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	0,9	0,9	0,9	0,9	0,8	0,8		

Agrostis
rupestris All
var. rupestris

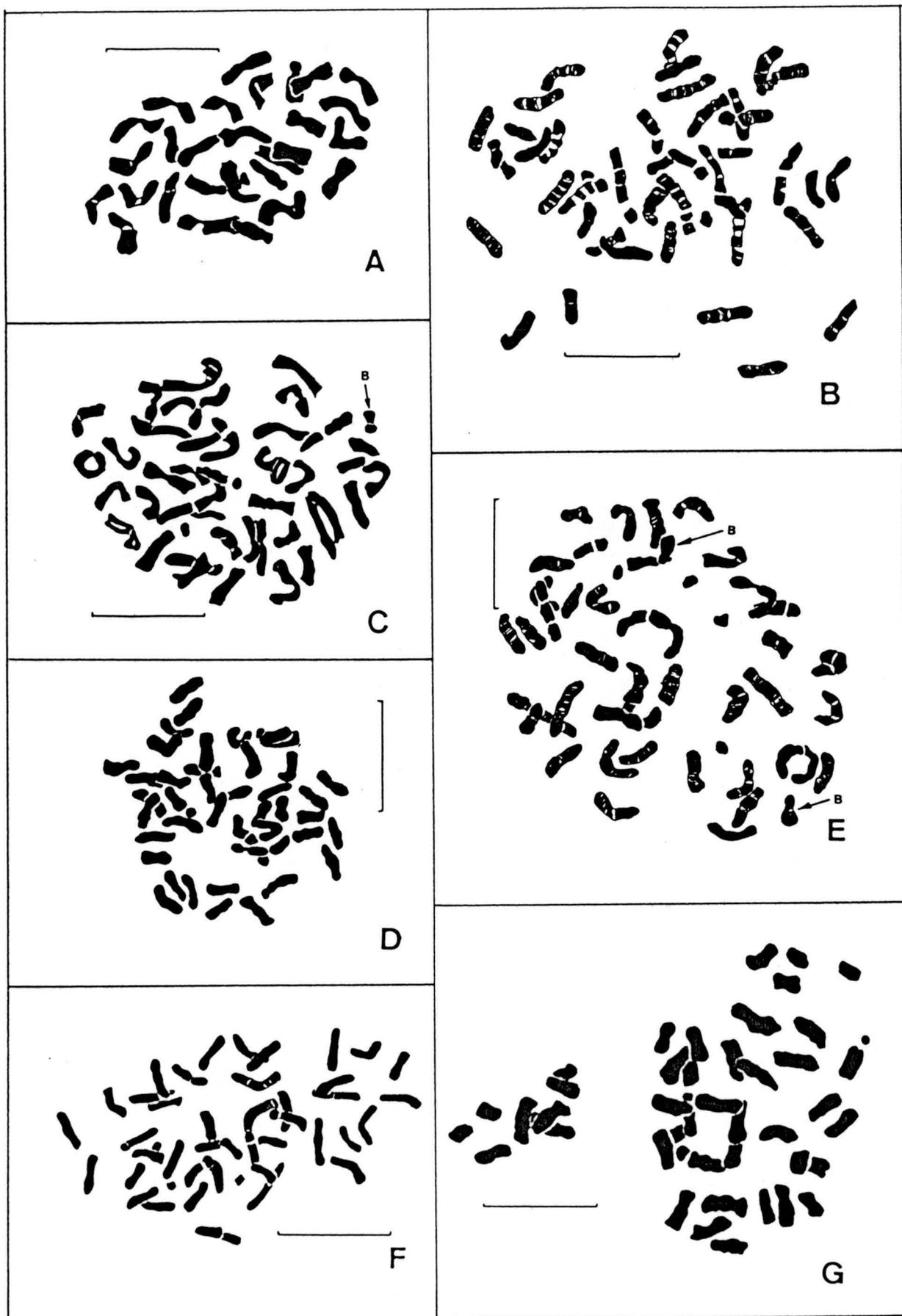


Figura 46.- Metafases somáticas de: *A. rupestris* var. *rupestris* A, $2n=28$ (GDAC 16865); *A. nevadensis* B, $2n=42$ (GDAC 21954); C, $2n=42+1B$ (GDAC 21955); D, $2n=42$ (GDAC 20965); E, $2n=42+2B$ (GDAC 21956); F, $2n=42$ (GDAC 20958); G, $2n=42$ (GDAC 21957). Barras de la figura 10 μ cras.

Poblaciones estudiadas: GDAC 21954, 21955, 20965, 21956, 20958 y 21957.

Los recuentos cromosómicos realizados en 4 de las 6 poblaciones estudiadas han mostrado $2n=42$ (fig. 46, B, D, F, G), - mientras que en las dos restantes (21955 y 21956) se ha observado $2n=42+0-2B$ (fig.46 , C-E).

Los cromosomas accesorios observados oscilan entre 2 y 2.6 micras de longitud, presentando el centrómero en la región - submediana o subterminal.

Los cromosomas del complemento normal (cromosomas A) - tienen un tamaño que va desde 2.7 micras a 6.1 micras, predominando las parejas con 4.2 a 5.1 micras; dos parejas tienen el tamaño más pequeño (2.7 micras) y otras dos el mayor. Existen 2-3 parejas con constricción secundaria cuyos satélites son aproximadamente del mismo tamaño.

Los recuentos realizados en esta especie se deben a -- BJORKMAN (1951, 1954, 1960) así como a KUPFER (1974).

BJORKMAN (l.c.) estudia 36 plantas de las que 23 poseen un número $2n=42+1-10B$, siete $2n=43+1-5B$, tres $2n=44+3-4B$; una $2n=45+3B$ y dos $2n=46+4B$. Posteriormente KUPFER (l.c.) obtiene de una población de Siete Lagunas (Sierra Nevada) $n=21$.

El recuento realizado por ROMERO ZARCO & DEVESA (1983) en el que se observó $n=7+1B$ debe ser referido a A. canina L. subsp. granatensis.

Los fenómenos de aneuploidía encontrados por BJORKMAN (1960) no fueron observados posteriormente por KUPFER (1974:45) y este autor indica: "les chromosomes sur numéraires qu'il a observé sont du type A (0 à 4) ou B (1 à 10). Dans notre matériel nous n'avons pas retrouvé un tel phénomène".

En nuestro caso estamos parcialmente de acuerdo con KUPFER (l.c.) porque al igual que él, tampoco hemos hallado polisomías en ninguna de las seis poblaciones, pero sí cromosomas accesorios; así en la población de Aguas Verdes (Sierra Nevada) hemos encontrado un individuo que presentaba dos cromosomas B de tipo subtelocéntrico.

Los datos meióticos reflejan la existencia de tetravalentes en número muy bajo (BJORKMAN, 1960:77) aunque KUPFER (l.c.) indica la formación de mayor número de ellos y algún hexavalente.

Según FAVARGER (1961) A.nevadensis puede ser considerada como mesopoliploide; pudiendo haberse originado por alopoliploidía a partir de otras especies del género, entre ellas A.rupestris ($2n=28$) tetraploide.

A.curtisii Kerquelen

Poblaciones estudiadas: GDAC 21958, 20945, 21960, 20944 y 21961.

El número cromosómico dado para esta especie es de $2n=14$. El primero en estudiar este taxon fue MAUDE (1939, 1940) sobre material inglés; posteriormente BJORKMAN (1951, 1960) realiza recuentos para Inglaterra, Francia y Portugal, y en material de este último país FERNANDES & QUEIROS (1969) y QUEIROS (1974); por lo tanto con respecto a material español no existían hasta el momento datos cariológicos.

El material analizado por nosotros presenta $2n=14+0-4B$ (fig.47); es la primera vez que se detectan cromosomas accesorios en esta especie, que han sido observados en la población 21959 (fig.47, D) y son de tipo standart (subtelocéntricos) o de tipo I según la terminología de BJORKMAN (1951). De excepcional debe calificarse la existencia de una trisomía en una de las

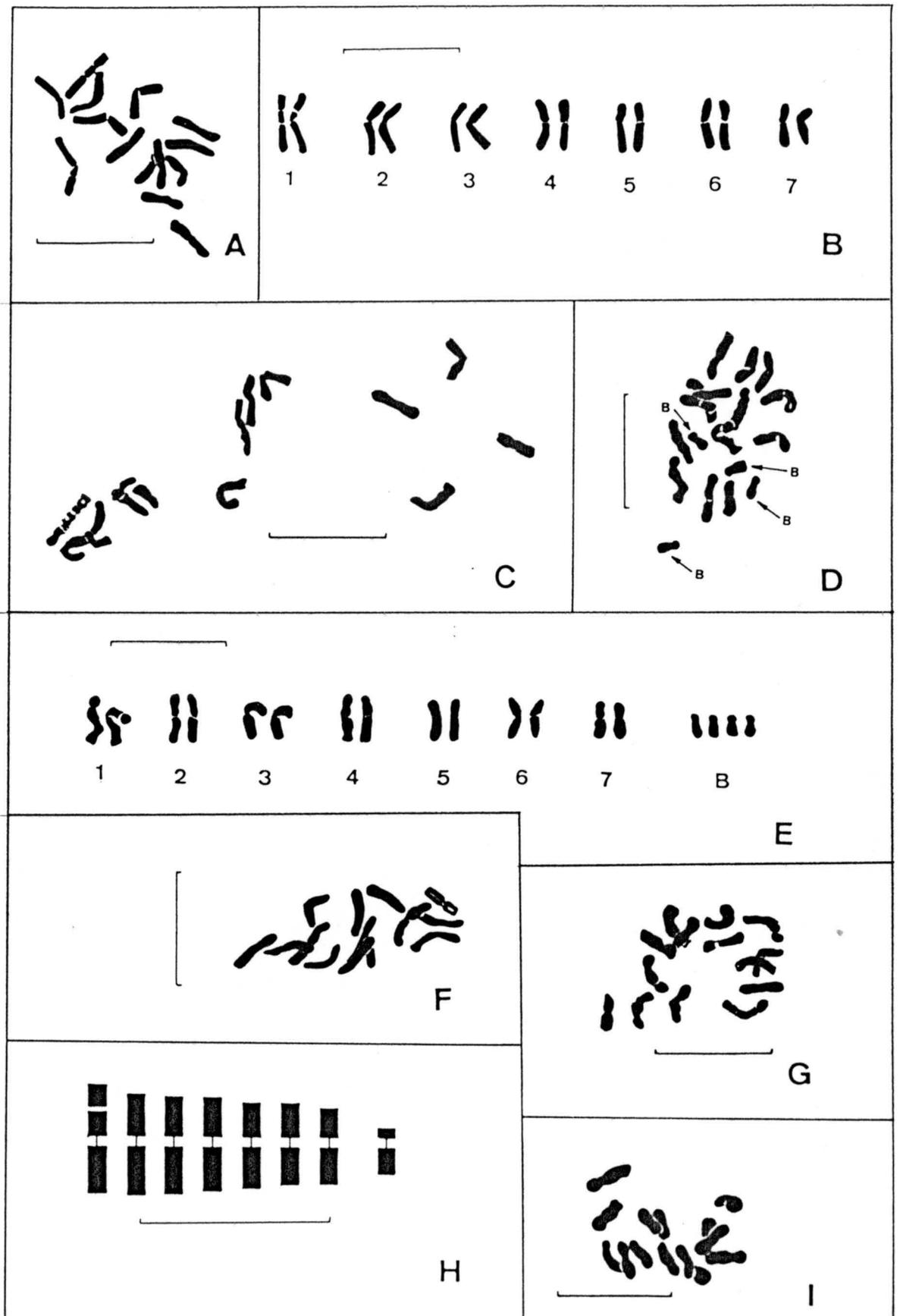


Figura 47.- Metafases somáticas de: *A. cutisii* A,B placa metafásica y cariótipo $2n=14$ (GDAC 21958); C, $2n=14$ (GDAC 20945); D, $2n=14+4B$ (GDAC 21959); E, cariótipo (GDAC 21959); F, $2n=14$ (GDAC 21960); G, $2n=14$ (GDAC 20944); H, idiograma de la especie; I, $2n=14$ (GDAC 21961). Barras de la figura 10 micras.

plantas investigadas por BJORKMAN (1960).

En los cariótipos realizados (fig. 47, B y E) el tamaño de los cromosomas (tabla 9) oscila entre 5.6 y 3.7 micras y 4.8 y 3.5 micras respectivamente; presentan centrómero en el punto medio (1) y una pareja de cromosomas tienen constricción secundaria con satélite de un tamaño considerable, y 6 parejas de cromosomas con centrómero mediano (2, 3, 4, 5 y 6); por lo tanto la fórmula cromosómica es $1M^{sat} + 6m$, siendo la asimetría del tipo - A1.

Aunque en todas las especies de Agrostis estudiadas el grado de asimetría A1 se mantiene, este taxon presenta todos los cromosomas con centrómero en la región mediana, lo que significaría una mayor simetría con relación a la mayoría de las otras especies lo que podría indicar que se trata de una de las especies más antiguas. Con los datos observados se ha confeccionado el idiograma que aparece en la figura 47, H.

A.alpina Scop.

Poblacion estudiada : JACA s/r: Cotiella (Huesca).

Los recuentos realizados en esta especie muestran la existencia de un nivel diploide $2n=14$ (fig. 48, A-B). En las poblaciones estudiadas no hemos encontrado cromosomas accesorios.

Nuestras observaciones coinciden con las realizadas por REESE (1952), BJORKMAN (1951, 1960) y KUPFER (1974) en material procedente de los Alpes y Pirineos y en ninguna de las poblaciones estudiadas se ha detectado la existencia de algún nivel poliploide.

Dado el escaso material disponible no ha sido posible el estudio detallado del cariótipo, pero se ha puesto en eviden-

cia (fig. 48, A-B) la existencia de una pareja de cromosomas con constricción secundaria, siendo el satélite de gran longitud (alrededor de 1.7 micras). BJORKMAN (1960) también llama la atención sobre este hecho.

Los datos meióticos confirman una enorme regularidad - en la meiosis, con la formación de 7 bivalentes. Aisladamente se conocen casos de univalentes retrasados (BJORKMAN, 1960) o la -- existencia de 4 cromosomas en diacinesis formando un anillo; sin embargo este fenómeno no afecta para nada al desarrollo de la Ana fase I donde 7 cromosomas se dirigen a cada polo (KUPFER, 1974).

A.schleicheri Jordan & Verlot

Poblaciones estudiadas: GDAC 16859, 21962, 16858, 21963, 21964 y 21965.

Son muy pocos los datos existentes sobre la cariólogía de esta especie; BJORKMAN (1951, 1960) ha sido el único que ha - estudiado a A.schleicheri, observando el número cromosómico $2n=42$ para material de Francia y Suiza. Es por tanto, la primera vez que se realizan los recuentos en material español; en todos ellos contamos $2n=42$ (fig. 48, C-H).

Dado el elevado número cromosómico, el material ha tenido que ser sometido a un largo pretratamiento con el fin de que las placas metafásicas presentaran el menor número posible de su perposiciones, lo que perjudica, por otra parte a la correcta lo calización del centrómero en los cromosomas. Por esta razón no - nos hemos atrevido a realizar el estudio detallado del cariótipo, pero sí podemos indicar algunos datos que se desprenden del análi sis de las diferentes poblaciones.

El tamaño de los cromosomas oscila entre 5.5 micras y

Tabla 9.- Métrica de los cromosomas de:

Parámetros	1	2	3	4	5	6	7	T	m_a
c_a	2,6	2,3	2,2	2,2	1,9	1,9	1,7		
l_a	2,6	2,7	2,6	2,4	2,3	2,1	2,0		
t_a	5,2	5,0	4,8	4,6	4,2	4,0	3,7	31,5	4,5
l_a/c_a	1,0	1,2	1,2	1,1	1,2	1,1	1,2		
t_r	1,2	1,1	1,1	1,0	0,9	0,9	0,8		

Agrostis
curtisii Kerquélen

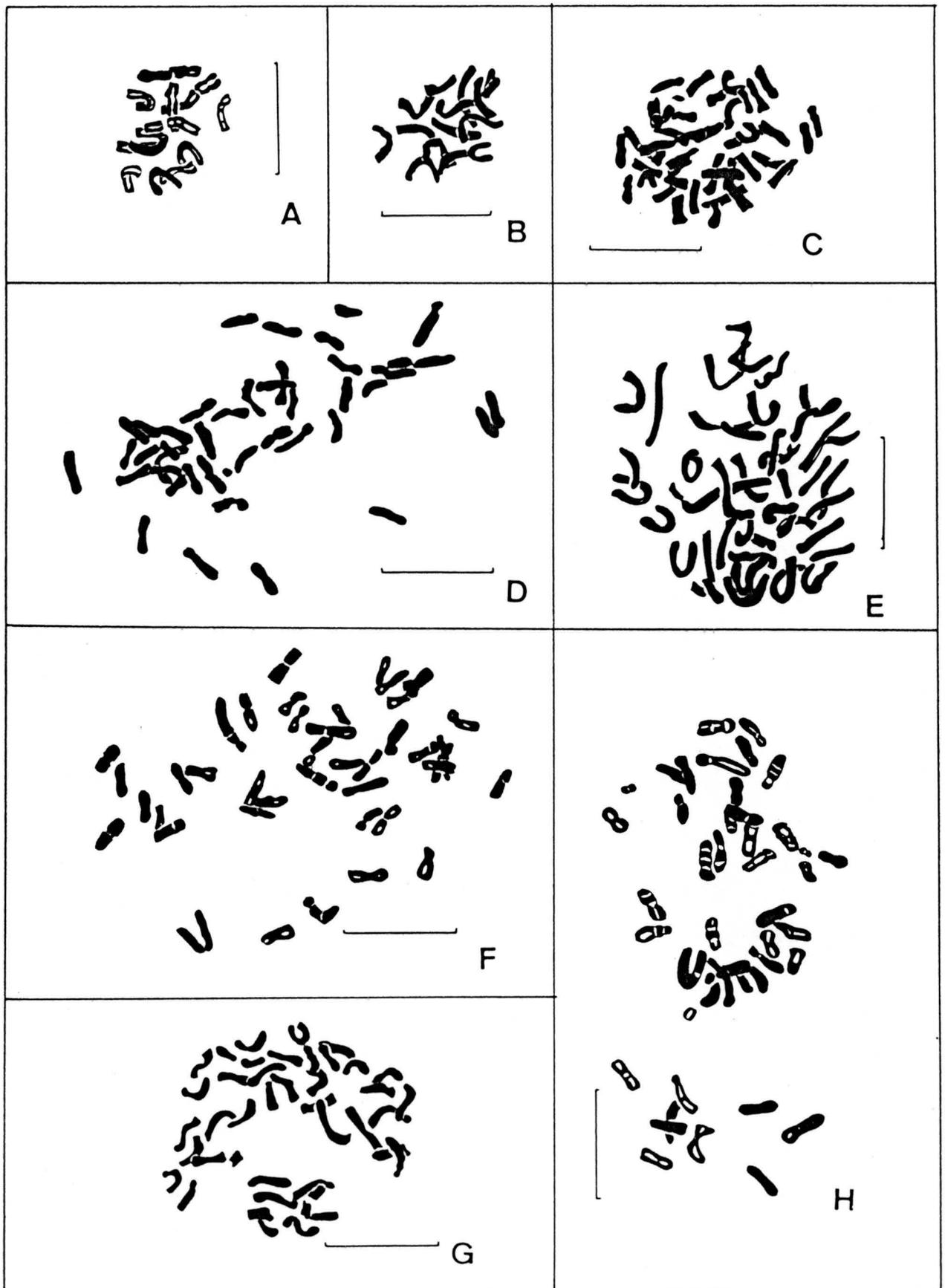


Figura 48.- Metafases somáticas de: *A. alpina* A,B $2n=14$ (JACA s/r: Cotiella). *A. schleicheri* C, $2n=42$ (GDAC 16859); D, $2n=42$ (GDAC 21962); E, $2n=42$ (GDAC 16858); F, $2n=42$ (GDAC 21963); G, $2n=42$ (GDAC 21964); H, $2n=42$ (GDAC 21965). Barras de la figura 10 micras.

2.4 micras y se observan en todas las poblaciones 1 pareja de cromosomas de tamaño grande que parecen poseer una constricción secundaria y otra pareja de tamaño pequeño (2.3 micras); la longitud de la mayoría de los cromosomas es de 3.4 y 3.7 micras apareciendo en 4 a 6 parejas. Abundan los cromosomas con centrómero - en la región mediana, existiendo de 2 a 3 parejas con centrómero en la región submediana.

El hexaploide A.schleicheri que tanto se asemeja morfológicamente a A.alpina, parece comportarse como un aloploide; de hecho los datos meióticos que conocemos (BJORKMAN, 1960) ponen de manifiesto un comportamiento normal durante el proceso, no formando multivalentes, sino por el contrario 21 bivalentes en MI, - apareciendo de forma esporádica 20 bivalentes y 2 univalentes.

Hasta el momento no se han detectado, para este taxon - cromosomas accesorios.

A.schraderiana Becherer.

Los recuentos cromosómicos realizados para esta especie muestran $2n=28$ (BJORKMAN, 1960). Este taxon posee caracteres intermedios entre Agrostis y Calamagrostis, por lo que se ha pensado en un origen híbrido, aunque se trate de una especie totalmente estabilizada en la actualidad, como lo ha demostrado BJORKMAN (1960), que en sus estudios meióticos ha detectado de forma normal en MI (mitosis primera) 14 bivalentes y en MII (mitosis segunda) una distribución normal de los cromosomas.

En nuestro caso al ser una especie muy escasa en la Península (Pirineos) no hemos podido realizar el estudio cromosómico ya que las dos poblaciones localizadas aunque fueron cultivadas en maceta, no prosperaron.

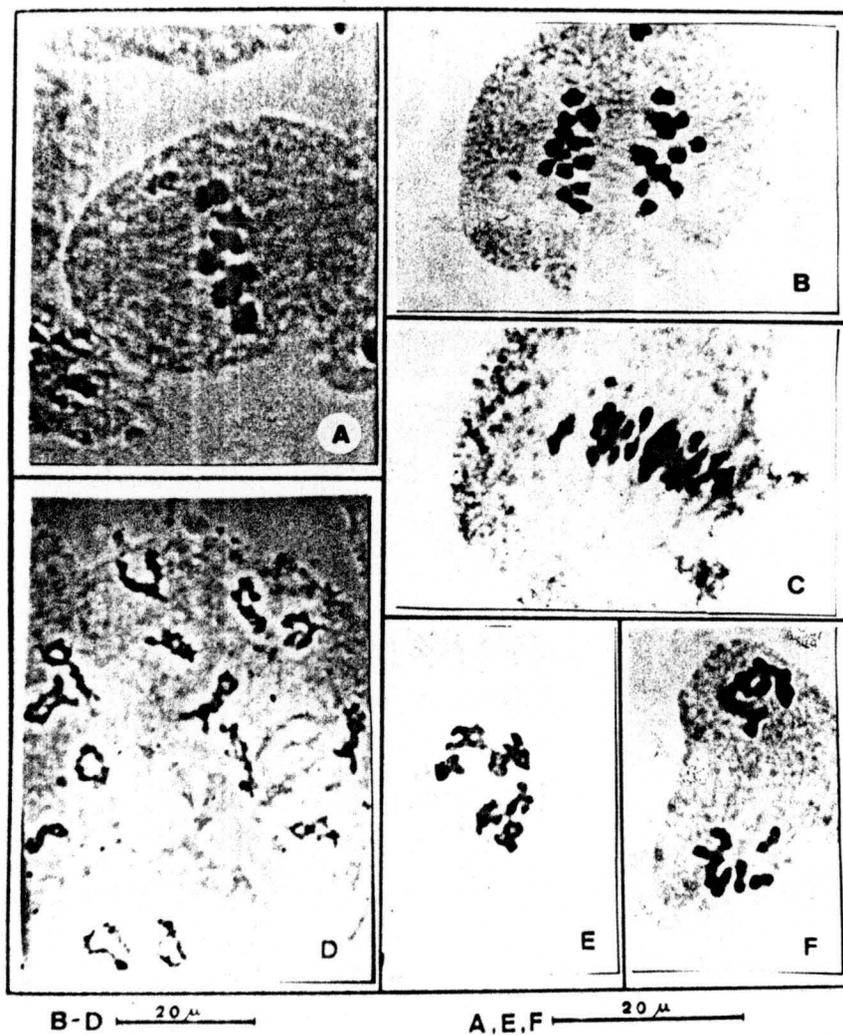


Figura 49.- Placas meióticas de: A. A.canina subsp.canina n=7 (GDAC 20083); B, C, A.rupestris var.rupestris n=14 (GDAC 22027); D, A.castellana n=14 (GDAC 21942); E, A.reuteri n=7 (GDAC 21980); F, A.nebulosa n=7 (GDAC 21981).

A.stolonifera L.

Poblaciones estudiadas: GDAC 21935, 20978, 21936, 21937, 20977 y 21978.

Los recuentos realizados en las seis poblaciones han -
mostrado $2n=28$ (fig. 50, A-H). El tamaño cromosómico (tabla 10)
oscila entre 5.0 y 3.0 micras; el cariótipo está constituido por
2 parejas de cromosomas M con centrómero en el punto medio (9,
13); 11 parejas m con centrómero en la región mediana (1, 2, 3 ,
4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12) y una pareja de cromosomas sm con --
centrómero submediano (14); existen dos parejas con constricción
secundaria (6 y 9), presentando ambas pseudosatélites, siendo las
porciones distales de los brazos que llevan la constricción de -
un elevado tamaño.

No hemos encontrado cromosomas accesorios en ninguna -
de las poblaciones estudiadas.

La fórmula cromosómica es $1M + 1M^{Sat} + 10m + 1m^{Sat} + 1sm$,
siendo el tipo de asimetría A1.

Al estar esta especie ampliamente distribuida en la ma
yor parte del hemisferio Norte e introducida en parte del hemis-
ferio Sur ha sido objeto de abundantísimos estudios. Se han encon
trado distintos niveles de ploidía; BJORKMAN (1954) estudió 900
plantas de las cuales 600 poseían $2n=28$, 165 $2n=35$ y 135 eran he
xaploides $2n=42$, solo 2 plantas resultaron aneuploides $2n=33$ y 41.
Aparte de este importante estudio hemos catalogado alrededor de
40 trabajos relativos a la citotaxonomía de A.stolonifera; de --
ellos unos 30 hablan de la existencia del nivel $2n=28$, destaque-
mos a SOKOSLOVSKAJA (1937, 1938 y 1955), que realizó el recuento
por primera vez en material ruso bajo la denominación de A.alba,
al igual que POLYA (1948), SHIBATA (1957) etc. o NIELSEN & HUMPH

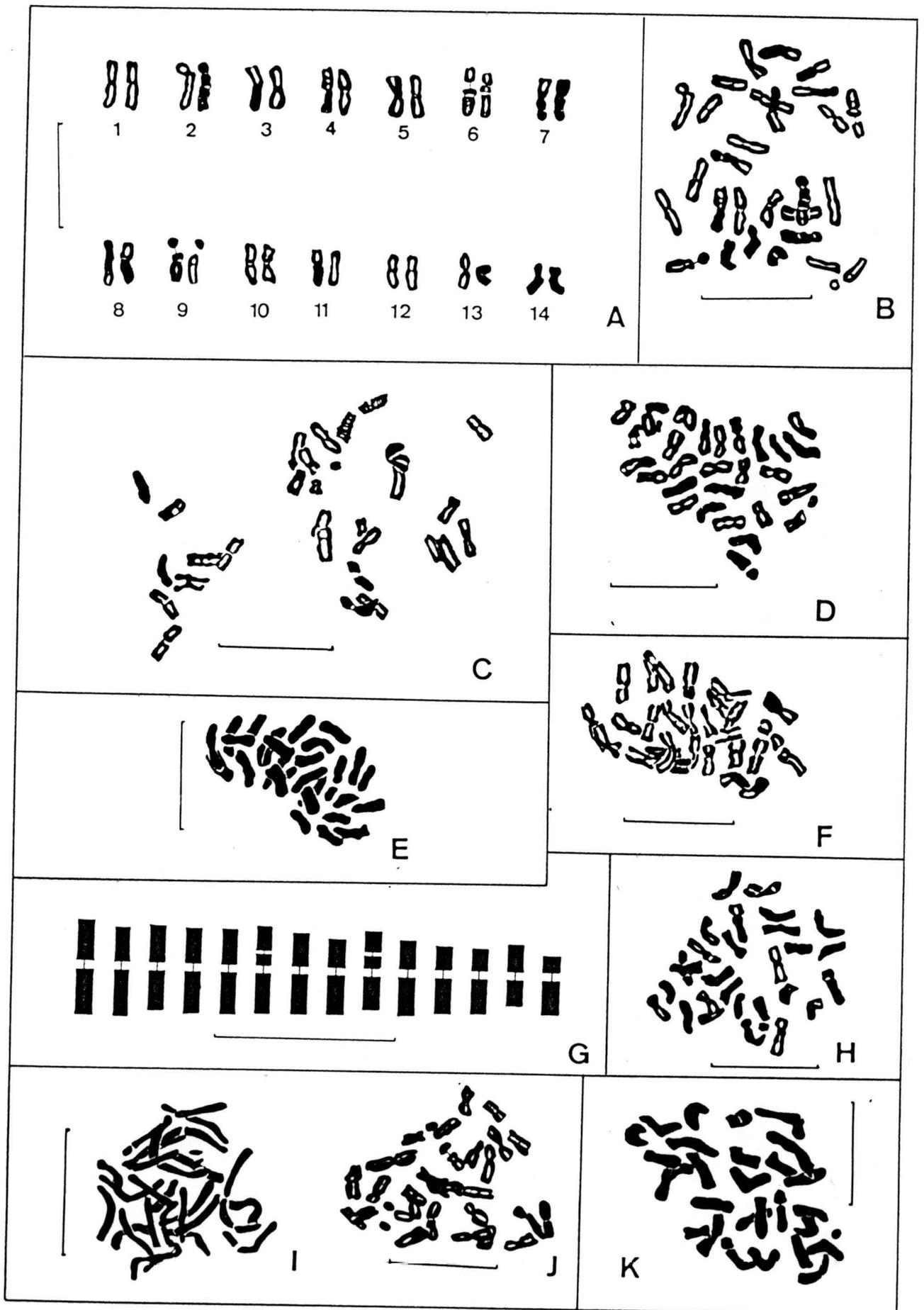


Figura 50.- Metafases somáticas de: *A. stolonifera* A,B cariótipo y placa metafásica con $2n=28$ (GDAC 21935); C, $2n=28$ (GDAC 21978); D, $2n=28$ (GDAC 20978); E, $2n=28$ (GDAC 21936); F, $2n=28$ (GDAC 21937); G, idiograma de la especie; H, $2n=28$ (GDAC 20977). *A. capillaris* I, $2n=28$ (GDAC 21938); J, $2n=28$ (GDAC 21939); K, $2n=28$ (GDAC 16850). Barras de la figura 10 micras.

Tabla 10.- Métrica de los cromosomas de:

Agrostis
stolonifera L.

Parámetros	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	T	m _a
c _a	2,4	2,0	2,2	2,1	2,0	2,1	1,9	1,7	2,0	1,7	1,4	1,4	1,6	1,0		
l _a	2,6	2,7	2,3	2,4	2,4	2,3	2,3	2,3	2,0	2,2	2,0	2,0	1,6	2,0		
t _a	5,0	4,7	4,5	4,5	4,4	4,4	4,2	4,0	4,0	3,9	3,4	3,4	3,2	3,0	56,6	4,0
l _a /c _a	1,1	1,4	1,1	1,1	1,2	1,1	1,2	1,4	1,0	1,3	1,4	1,4	1,0	2,0		
t _r	1,3	1,2	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,0	1,0	1,0	0,9	0,9	0,8	0,8		

REY (1937) bajo A.alba var. maritima, etc. Otros autores que indican este mismo número son HUBBARD (1954), JONES (1953, 1956, 1958), HEITZ (1967), WIDEN (1971), GADELLA & KLIPHUIS (1973), MAJOSKY & al. (1974), SOKOSLOVSKAJA & PROBATOBA (1974), etc.. Recuentos -- con $2n=42$ han sido realizados por TISCHLER (1934, 1937), MUNTZING (1937), ROHWEDER (1937), SOKOSLOVSKAJA (1955), CARBOM (1969), etc. y los niveles aneuploides hallados son dados por SOKOSLOVSKAJA (1938) (bajo var. prorepens Koch), JUHL (1952, 1953), BOWDEN (1960) (bajo A.palustris en Canadá), WIDEN (1971), SOKOSLOVSKAJA & PROBATOBA (1974), etc..

Con relación a los conteos realizados en la Península Ibérica, hay que señalar los de FERNANDES & QUEIROS (1969) con $2n=42$ y QUEIROS (1974) $2n=28$ en material portugués.

BJORKMAN (1954) y WIDEN (1971) hacen referencias a que la mayoría de los recuentos con $2n=42$ deben referirse a A.qigantea, estableciendo como número más generalizado el tetraploide.

Por otra parte hay que destacar que en este complejo - poliploide, los diferentes citótipos no parecen estar relacionados paralelamente con cambios morfológicos, como lo discuten BJORKMAN (l.c.), STUCKEY & BANFIELD (1946) o FERNANDES & QUEIROS (1969) y QUEIROS (1974) que para A.stolonifera subsp. stolonifera encuentra $2n=28$ y 42.

A.stolonifera es un alotetraploide que se comporta de forma normal durante el proceso meiótico con formación de 14 bivalentes. Sus genomas no parecen poseer muchas afinidades con los de A.capillaris o A.vinealis (JONES, 1953); sin embargo, sí están presentes estos genomas en el hexaploide A.qigantea incluida por muchos autores como taxon intraespecífico de A.stolonifera por sus semejanzas morfológicas.

A. capillaris L.

Poblaciones estudiadas: GDAC 21938, 21939, 21940, 21941, 16850, 16851 y 16852.

El material analizado por nosotros presenta $2n=28$ (fig. 50, I-K; 51, A-D). El tamaño de los cromosomas parece variar de unas poblaciones a otras, pero es debido al distinto tiempo de pretratamiento y oscila entre 7 a 3 micras y 5.8 a 2.6 micras; ambos recogen las medidas de las placas con mayor y menor tamaño de los estudiados respectivamente, descartando la placa de la población 16852 (fig. 51, D) que se encontraba a finales de la profase y lógicamente la espiralización de los cromosomas aún no es completa. Las 14 parejas de cromosomas presentan los centrómeros en la región mediana o submediana, y aparece de forma constante una pareja con constricción secundaria, siendo el satélite originado de tamaño elevado, apareciendo entre este y el centrómero un pseudosatélite. En casi todas las poblaciones estudiadas se observaron dos fragmentos cromosómicos que en un principio pensamos que se podría tratar de dos satélites separados de sus correspondientes brazos, sobre todo al aparecer de forma tan constante en las distintas poblaciones; por otra parte existe también la posibilidad de que se trate de cromosomas accesorios que como indica BJORKMAN (1954) en A. capillaris "son fácilmente distinguibles por su pequeño tamaño"; sin embargo el hecho de que aparezcan constantemente en varias poblaciones nos hace dudar de su identidad.

Nuestros recuentos coinciden con los de varios autores con material centroeuropeo fundamentalmente y también americano y otros cuyo origen es desconocido; entre estos últimos destacamos a AVDULOV (1928, 1931), LOVE & LOVE (1948) y DELAY (1948). -

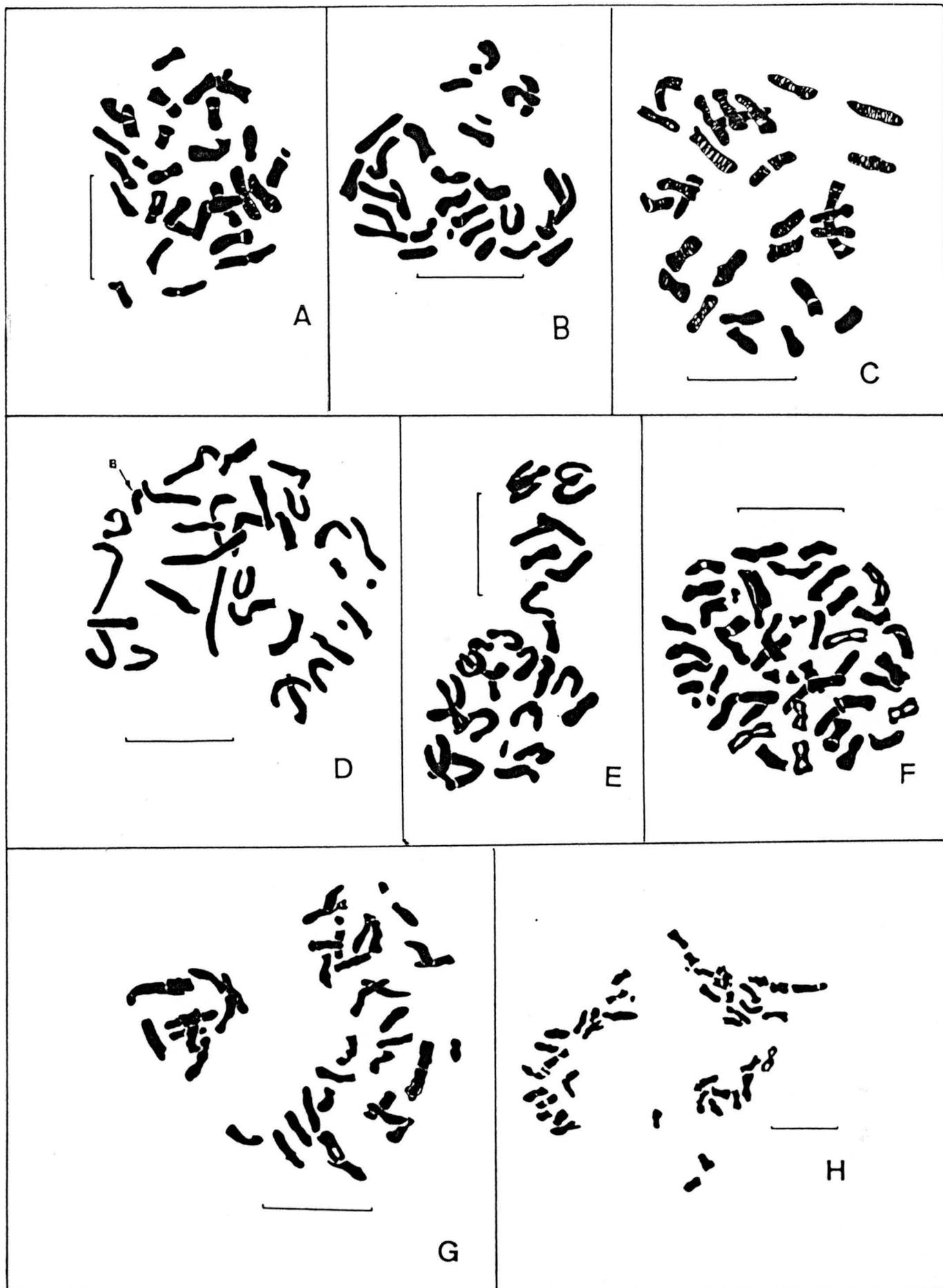


Figura 51.- Metafases somáticas de: *A. capillaris* A, $2n=28$ (GDAC 21940); B, $2n=28$ (GDAC 21941); C, $2n=28$ (GDAC 16851); D, $2n=28+1B$ (GDAC 16852). *A. castellana* E, $2n=28$ (GDAC 21942); F, $2n=42$ (GDAC 20942); G, $2n=42$ (GDAC 21943); H, $2n=42$ (GDAC 21944). Barras de la figura 10 micras.

JONES (1953, 1956, 1958) con material de las Islas Británicas, - SOKOSLOVSKAJA (1937, 1938) en material ruso, STUCKEY & BANFIELD (1946) en material americano o los restantes como HUBBARD (1954), LOVE & LOVE (1956), SORSA (1962), HERDBERG (1964), HERDBERG & -- HERDBERG (1964), HEITZ (1967), GADELLA & KLIPHUIS (1968), VOVK (1970), WIDEN (1971), etc. en material fundamentalmente del Centro y Norte de Europa. Hay que destacar a BJORKMAN (1954) al indicar $2n=18+B$, no señalando el número de accesorios encontrados, y la existencia de conteos aneuploides como los de STUCKEY & BONFIELD (1946) con 28 a 31, 33 a 35 y 41 cromosomas, BOWDEN (1960) con - 32 y 34, así como SOKOSLOVSKAJA & PROBATOVA (1974) que encuentran 37 y 38 cromosomas, sin embargo no parece existir ninguna rela-- ción entre el número cromosómico y variaciones en la morfología de la planta.

El tetraploide A.capillaris ($2n=28$) se comporta normal-- mente durante la meiosis, apareciendo 14 bivalentes lo que indi-- caría que puede tratarse de un alopoliploide. Según JONES (1953) al cruzar A.capillaris X A.vinealis (= A.canina var. arida) se for-- man numerosos tetravalentes, lo que indica la estrecha relación entre ambas, por lo que JONES (l.c.) formula la hipótesis de que A.capillaris sea un autotetraploide que ha llegado a funcionar -- como un alotetraploide. Por otra parte JONES (1956) relaciona -- así mismo a A.capillaris con A.gigantea mediante hibridación ar-- tificial y los estudios en meiosis, indicando que A.capillaris y A.stolonifera tienen los genomas $A_1A_1A_2A_2$ y $A_2A_2A_3A_3$ respectiva-- mente; estos 3 genomas se hallan en A.gigantea $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$ aun-- que no sean completamente idénticos entre las distintas especies, por lo que esto podría estar de acuerdo con las semejanzas morfo-- lógicas que presenta A.gigantea con A.capillaris.

A.castellana Boiss. & Reuter

Poblaciones estudiadas:GDAC 21942,20942,21943 y 21944.

El material de esta especie ha resultado ser de los -- más difíciles de estudiar al presentar muy pocas placas metafásicas por raíz y no encontrar una hora precisa de división, por lo que el estudio idiogramático ha sido imposible.

En los recuentos realizados por nosotros hemos obtenido $2n=28,42$ (una sola población tetraploide y 3 hexaploides) -- (f i g. 5 1, E - H) . Los cromosomas son metacéntricos con alguna pareja de submetacéntricos y su tamaño oscila entre 6.8 y 3.4 micras. En las placas observadas están presentes dos parejas de cromosomas con constricción secundaria, que en la mayor parte de los casos se encuentran separadas de sus brazos correspondientes; a diferencia de lo que ocurría con A.capillaris, en A.castellana los cromosomas accesorios son del tipo subtelocéntrico por lo que podemos destacar la posibilidad de que aparezcan en el material estudiado por nosotros, no siendo confundidos con los trozos de cromosomas que presentan constricción secundaria.

Nuestros conteos coinciden con los dados por otros autores; LITARDIERE (1950) fue el primero en realizar el recuento de esta especie y encontró $2n=28$, al igual que BJORKMAN (1954, - 1960) que obtiene $2n=28$, $2n=28+1-4B$ y $2n=42$ en material procedente de Portugal. RODRIGUES (1953) encuentra $2n=42$, mientras que FERNANDES & QUEIROS (1969) observan $2n=42$ a 47, lo que puede ser debido a la conjugación de gametos con número superior a 21 cromosomas, producidos por hexaploides con irregularidades meióti--cas (formación de polivalentes en número impar o univalente). -- QUEIROS (1973) obtiene $2n=28+2B$ y $2n=42$ en dos poblaciones distintas de Portugal y posteriormente (QUEIROS, 1979) $2n=28$ y $28+2B$.

La meiosis de los tetraploides ha mostrado (BJORKMAN,

1960) 14 bivalentes, mientras que en los hexaploides aparecen - multivalentes y univalentes. El hexaploide de A.castellana parece estable a diferencia del hexaploide de A.stolonifera que se comportaba como un autotriploide.

A pesar de que algunos autores pensaban que la presencia o ausencia de arista iba ligada a los niveles hexaploide y tetraploide respectivamente, según nuestras observaciones no -- siempre ocurre este hecho ya que hemos observado los dos nive-- les en alguna población.

A.pourretii Willd

Poblaciones estudiadas: GDAC 21966, 21967, 21968 y 21969.

LITARDIERE (1950) fue el primero que realizó el recuento cromosómico de esta especie en material portugués, observando $2n=14$. BJORKMAN (1951, 1960) estudia este taxon con material portugués y obtiene $2n=14+0-2B$. FERNANDES & QUEIROS (1969) encuentran en una población de Alfarelos (Portugal) $2n=14, 16, 18$ y 19 cromosomas, lo que explican por la existencia de diploides con $2n=14$ y triploides con 21 que al hibridarse dan lugar a dichas variaciones; además los cromosomas supernumerarios al sufrir heterocromatización (tal como observó FERNANDES, 1949 en Narcissus bulbocodium) habría centrómeros defectuosos y serían algunas veces eliminados durante la anafase. QUEIROS (1974) estudia 3 poblaciones más obteniendo $2n=14+1B$.

De las 4 poblaciones españolas que hemos estudiado, en la 21966 existen placas metafásicas con $2n=14+0-2B$ (fig. 52, A-B), el resto ha mostrado siempre $2n=14$ (fig. 52, C-F).

El tamaño de los cromosomas (tabla 11) oscila entre 4.1 y 2.8 micras. Existen dos parejas de cromosomas M con centrómero

en el punto medio (2 y 7); las cinco parejas restantes poseen -- cromosomas m con un centrómero en la región mediana (1, 3, 4, 5 y 6), de ellos la pareja 1 posee una constricción secundaria dando lugar a un satélite de tamaño medio. La fórmula cromosómica sería $2M+4m+1m^{sat}$.

El tipo de asimetría es A1; como ocurría en el resto -- de los táxones estudiados.

Los cromosomas accesorios son un poco menores que los encontrados en otras especies y no son subteloecéntricos sino que presentan el centrómero en la región submediana, siendo similares a los denominados tipo II por BJORKMAN (1951).

A diferencia de lo observado por FERNADES & QUEIROS (1969) y de acuerdo con BJORKMAN (1960) en las placas analizadas por nosotros solo apareció una pareja de cromosomas con constricción secundaria, mientras que FERNADES & QUEIROS (l.c.) hacen -- mención de la existencia de 2 parejas con constricción secundaria.

A.tenerrima Trin.

Poblaciones estudiadas: GDAC 21970, 21971 y 16856.

Los recuentos realizados para esta especie han mostrado $2n=14$ (fig.52 , G-I). En las 3 poblaciones estudiadas se aprecia la existencia de una pareja con constricción secundaria que origina satélites de gran tamaño. Los cromosomas son metacéntricos y submetacéntricos; 2 parejas son de considerable tamaño. En algunas placas (fig.52 , I) por acción del aplastamiento los satélites se han separado del cromosoma y aparecen sueltos entre el -- resto de los cromosomas de la placa metafásica semejjando cromosomas accesorios.

Nuestro conteo coincide con el realizado por SOKOSLOVS KAJA (1937, 1938), BJORKMAN (1960) y FERNADES & QUEIROS (1969),

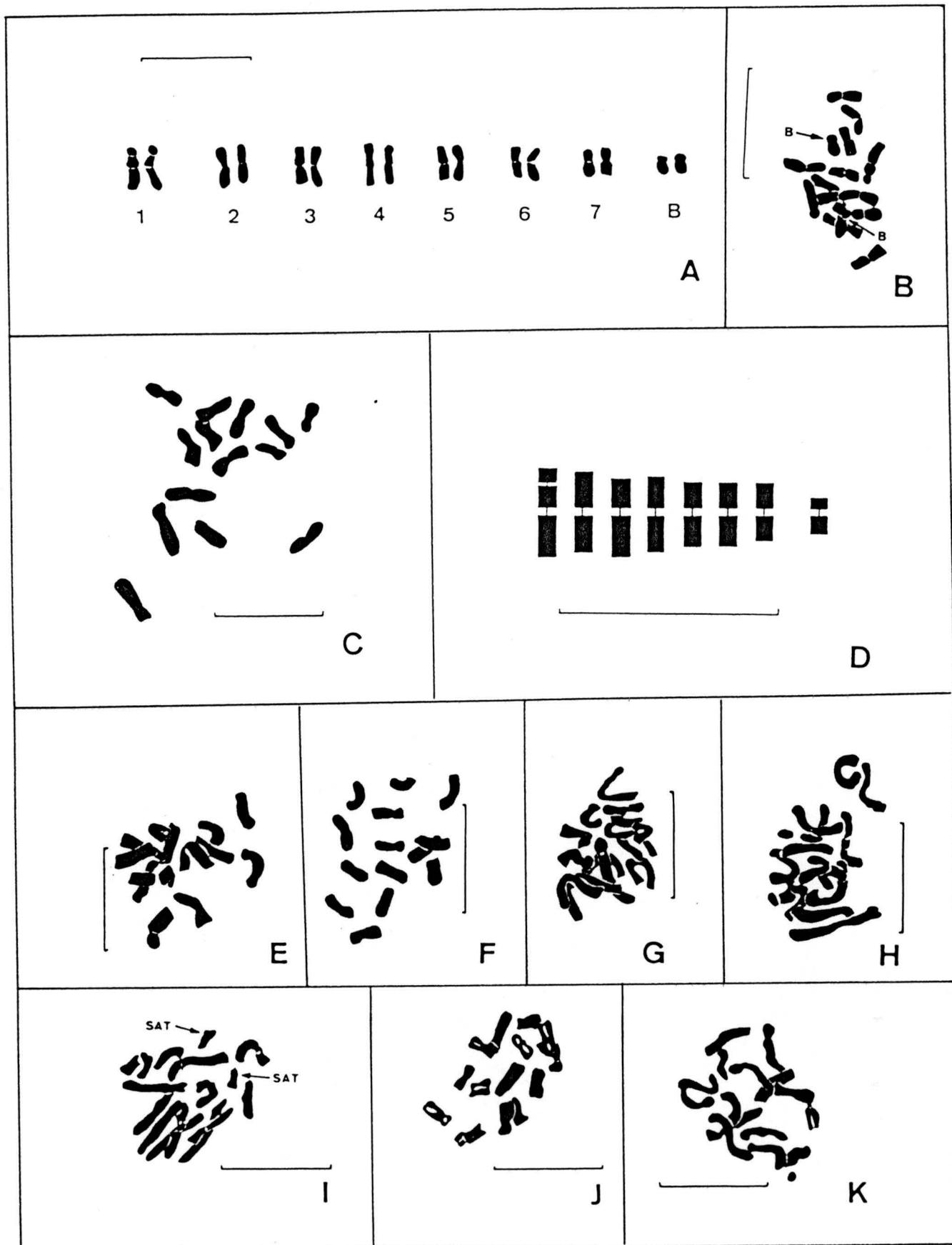


Figura 52.- Metafases somáticas de: *A. pourretii* A,B cariótipo y placa metafásica con $2n=14+2B$ (GDAC 21966); C, $2n=14$ (GDAC 21967); D, idiograma de la especie; E, $2n=14$ (GDAC 21968); F, $2n=14$ (GDAC 21969). *A. tenerima* G, $2n=14$ (GDAC 21970); H, $2n=14$ (GDAC 21971); I, $2n=14$ (GDAC 16856). *A. truncatula* subsp. *truncatula* J, $2n=14$ (GDAC 21979); K, $2n=14$ (GDAC 20947). Barras de la figura 10 micras.

Agrostis
pourretii Willk

Tabla 11.- Métrica de los cromosomas de:

Parámetros	1	2	3	4	5	6	7	T	m_a
c_a	2,0	2,0	1,7	1,7	1,4	1,4	1,4		
l_a	2,1	2,0	2,1	2,0	1,7	1,7	1,4		
t_a	4,1	4,0	3,8	3,7	3,1	3,1	2,8	24,6	3,5
l_a/c_a	1,1	1,0	1,2	1,2	1,2	1,2	1,0		
t_r	1,2	1,1	1,1	1,1	1,9	0,9	0,8		

todos ellos en material portugués.

Hasta el momento no se ha detectado ninguna población que posea cromosomas accesorios.

A.truncatula Parl. subsp.truncatula

Poblaciones estudiadas: GDAC 21979 y 20947.

El material analizado ha mostrado $2n=14$ (fig. 52, J-K). Los cromosomas tienen el centrómero en las regiones mediana y submediana; una pareja presenta el tamaño más reducido con el centrómero en la región submediana y otra pareja tiene constricción secundaria.

El conteo ya fue realizado por GARDE (1951), BJORKMAN (1960), FERNANDES & QUEIROS (1969) y QUEIROS (1974, 1979) todos ellos con material portugués. Estos autores coinciden en que el número cromosómico para la especie es $2n=14$; sin embargo FERNANDES & QUEIROS (l.c.) y QUEIROS (1974) indican la existencia de dos parejas de cromosomas satelitíferos, mientras que el resto, coincidiendo con nuestros propios resultados, solo observan una pareja.

La existencia de cromosomas accesorios no ha sido detectada por nosotros en las poblaciones estudiadas, sin embargo FERNANDES & QUEIROS (l.c.) y QUEIROS (l.c.) indican la existencia de 1 cromosoma accesorio de tipo standart subtelocéntrico.

A.truncatula Parl. subsp.durieui (Boiss. & Reuter ex Willk) Ascher son & Graebner.

Poblaciones estudiadas: GDAC 21972, 21973, 21974 y 20953.

El número cromosómico y el cariótipo de este taxon se estudian por primera vez en este trabajo.

En todas las placas metafásicas analizadas observamos el mismo número cromosómico $2n=14$ (fig. 53, A-F).

El tamaño cromosómico está comprendido entre 7.0 y 4.5 micras (tabla 12). El cariótipo (fig. 53, A) así como el idiograma (fig. 53, E) comprenden 5 parejas de cromosomas metacéntricos con centrómero en la región mediana (1, 2, 3, 5, 7) y dos parejas de cromosomas submetacéntricos (6 y 7) con centrómero en la región submediana, por lo que su fórmula cromosómica es $5m+2sm$. El grado de asimetría que presenta es del tipo A1.

No hemos encontrado cromosomas con constricción secundaria de forma clara, pero en la población 21974 (fig. 53, D) -- aparece un trozo de cromosoma que podría pensarse que fuera un satélite o un cromosoma accesorio; en caso de que se tratara de un cromosoma B tendría una forma totalmente diferente a los encontrados por nosotros para el género, pero no debemos olvidar la existencia de cromosomas accesorios de tamaño muy reducido que a parecen en otras especies como A. capillaris.

Como se aprecia en las figuras, el tamaño de los cromosomas es mayor que en la subespecie tipo y todos los cromosomas son heterobraquiales (metacéntricos y submetacéntricos) lo que no parece ocurrir en A. truncatula subsp. truncatula (GARDE, 1951).

A. reuteri Boiss.

Poblaciones estudiadas: GDAC 21975, 20970, 21976, 21977 y 21980.

Las cinco poblaciones estudiadas por nosotros presentan $2n=14$ (fig. 53, G-J y fig. 54, A-B).

El tamaño cromosómico (tabla 13) oscila entre 6.2 y 3.5 micras, existiendo 6 parejas de cromosomas m con centrómero en la

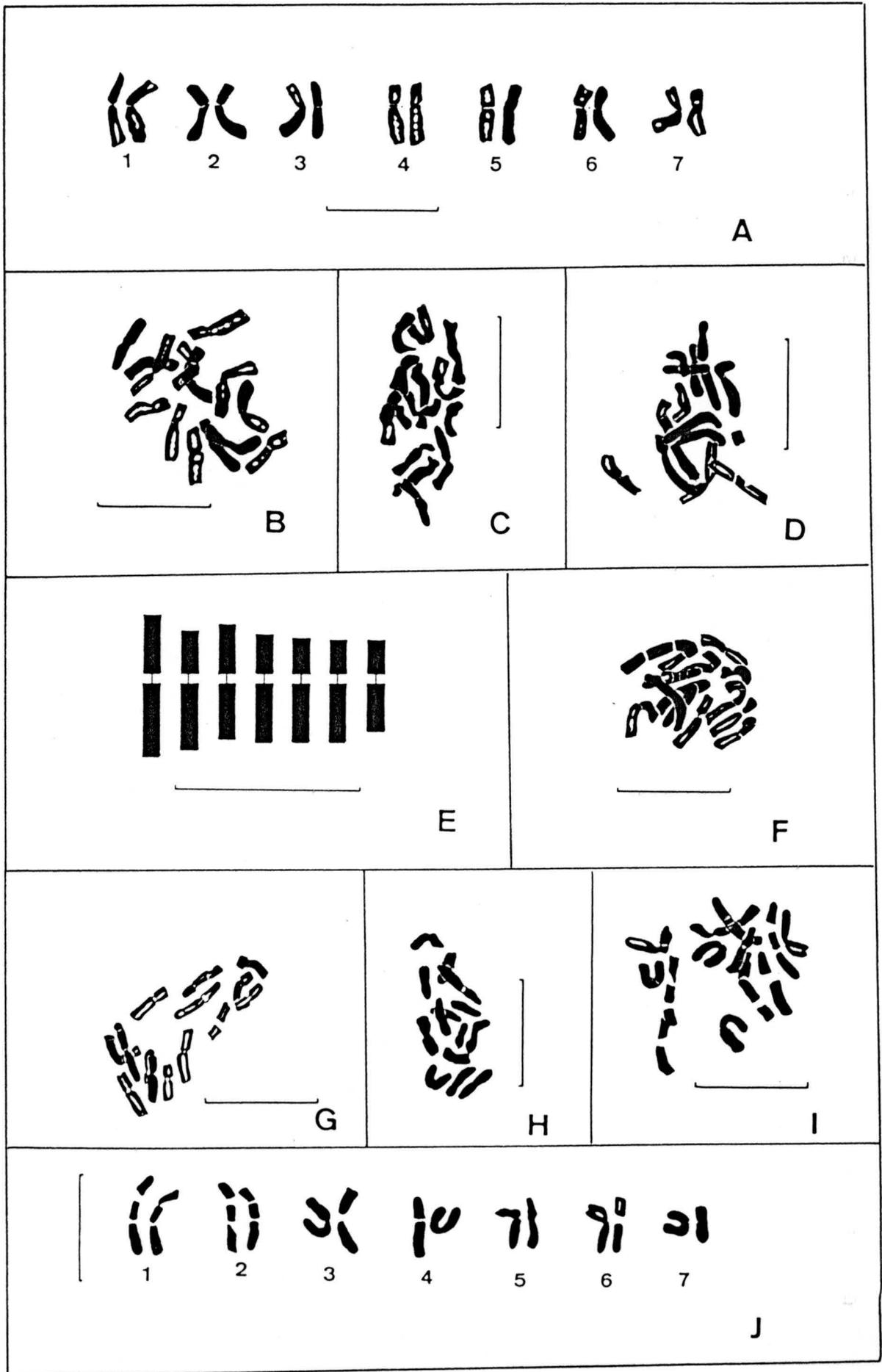


Figura 53.- Metafases somáticas de: *A. truncatula* subsp. *durieui* A,B cariótipo y placa metafásica $2n=14$ (GDAC 21972); C, $2n=14$ (GDAC 21973); D, $2n=14$ (GDAC 21974); E, idiograma del taxon; F, $2n=14$ (GDAC 20953). *A. reuteri* G, $2n=14$ (GDAC 21975); H, $2n=14$ (GDAC 20970); I, J $2n=14$ (GDAC 21976). Barras 10 micras.

Tabla 12.- Métrica de los cromosomas de:

Parámetros	1	2	3	4	5	6	7	T	m_a
c_a	3,1	2,4	2,7	2,2	2,0	1,9	1,9		
l_a	3,9	3,7	2,9	3,3	3,4	3,2	2,6		
t_a	7,0	6,1	5,6	5,5	5,4	5,1	4,5	39,2	5,6
l_a/c_a	1,3	1,5	1,1	1,5	1,7	1,7	1,4		
t_r	1,3	1,1	1,0	1,0	1,0	0,9	0,8		

Agrostis
truncatula Parl.
 subsp. durieui (Boiss. & Reu-
 ter ex Willk.) Ascherson &
 Graebner.

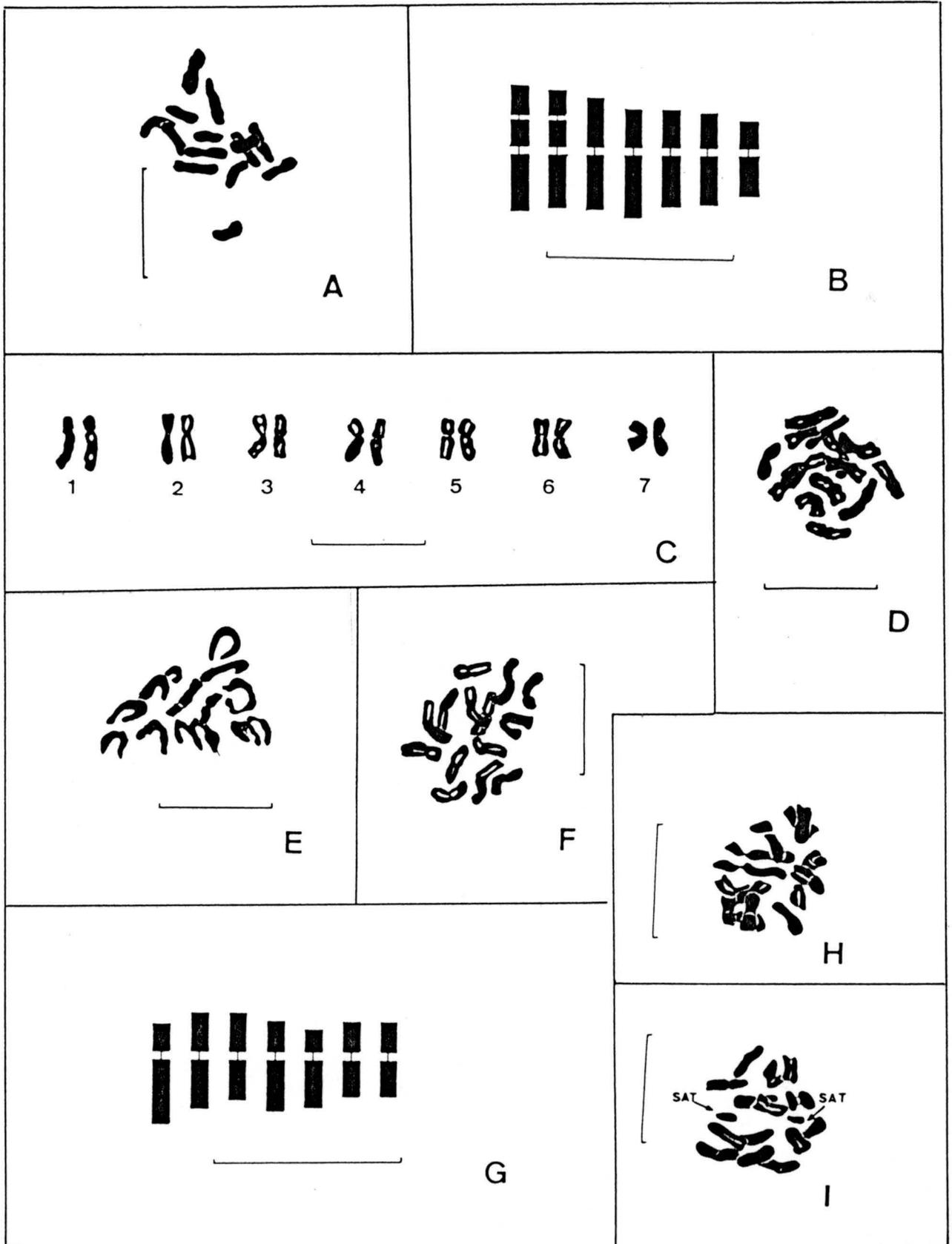


Figura 54.- Metafases somáticas de: *A.reuteri* A, $2n=14$ (GDAC 21927); B, idiograma de la especie. *A.nebulosa* C,D cariótipo y placa metafásica $2n=14$ (GDAC 21978); E, $2n=14$ (GDAC 20956); F, $2n=14$ (GDAC 20955); G, idiograma de la especie. *A.juressi* H,I $2n=14$ (GDAC 16860). Barras de la figura 10 micras.

Tabla 13.- Métrica de los cromosomas de:

Parámetros	1	2	3	4	5	6	7	T	m_a
c_a	2,9	2,7	2,7	2,2	2,0	2,1	2,1		
l_a	3,8	3,7	3,4	3,6	3,0	2,7	3,0		
t_a	6,7	6,4	6,1	5,8	5,0	4,8	4,4	39,2	5,6
l_a/c_a	1,3	1,4	1,3	1,7	1,5	1,3	1,5		
t_r	1,2	1,2	1,1	1,0	0,9	0,9	0,8		

Agrostis
reuteri Boiss.

región mediana (1, 2, 3, 5, 6 y 7), de los cuales el 1 y 2 poseen constricción secundaria dando lugar a satélites de gran tamaño, y una pareja de cromosomas sm con centrómero submediano(4), por lo que se deduce que la fórmula cromosómica es $4m + 2m^{sat} + 1sm$, siendo la asimetría de tipo A1.

Los estudios que hasta el momento se habían realizado en esta especie corresponden a BJORKMAN (1954, 1960) con material procedente de Portugal.

Si bien la existencia de cromosomas accesorios no ha sido tampoco puesta de manifiesto por los autores anteriores, la presencia de cromosomas con constricciones secundarias fue señalada por BJORKMAN (1960) que indica como los segmentos distales de los cromosomas con constricción secundaria son de distinto tamaño, afirmación que coincide con nuestras observaciones (fig. 53 J).

Este carácter de dos parejas de cromosomas con satélites que parece general en la especie, no ha sido encontrado en la población 21975 donde solo 1 pareja de cromosomas parece poseerlos, no tratándose en este caso de alguna de las dos parejas de cromosomas más largos que es donde aparecen las constricciones secundarias en las otras poblaciones.

El tamaño cromosómico puede variar de unas poblaciones a otras, pero depende del proceso de pretratamiento y no creemos que se deba a ninguna variación propia de la especie.

En meiosis no hemos observado ningún fenómeno irregular; A. reuteri se comporta como un diploide normal, formando 7 bivalentes; las observaciones meióticas se han realizado en la población 21980 (fig. 49, E).

A.nebulosa Boiss. & Reuter

Poblaciones estudiadas: GDAC 21978, 20956, 20955 y -
21981.

En todas las poblaciones se ha observado el mismo número cromosómico $2n=14$ (fig. 54, C-G).

Es la primera vez que se realiza el estudio del cariótipo en esta especie.

El tamaño de los cromosomas (tabla 14) oscila entre 5.2 y 3.7 micras; el cariótipo presenta una pareja de cromosomas M con centrómero en el punto medio (3), cuatro parejas de cromosomas m con centrómero en la región mediana (2, 4, 6 y 7) y dos parejas sm con centrómero submediano (1 y 5); la pareja 1 presenta la razón l/c muy elevada que le acerca al tipo de cromosomas con centrómero en la región subterminal. Su fórmula es $1M + 4m + 2sm$. En ninguna de las poblaciones hemos detectado la existencia de cromosomas con constricción secundaria.

La simetría es del tipo A1 aunque posee uno de los cariótipos más asimétricos del género.

Los datos existentes hasta el momento debidos a AVDULOV (1931), TINNEY (1936), SOKOSLOVSKAJA (1937) y BJORKMAN (1960) -- han mostrado la existencia de un número cromosómico igual que el hallado por nosotros $2n=14$ y coinciden en la inexistencia de cromosomas satelitíferos. ROMERO ZARCO & DEVESA (1983) encuentra en la población estudiada cromosomas accesorios ($n=7-1B$) que no hemos observado en ninguna población.

A.nebulosa se comporta meióticamente de forma normal - con 7 bivalentes en MI, existiendo en Anafase I una migración normal hacia los polos (fig. 49, F).

Tabla 14.- Métrica de los cromosomas de:

Parámetros	1	2	3	4	5	6	7	T	m_a
c_a	1,6	2,2	2,2	1,7	1,3	1,7	1,7		
l_a	3,6	2,7	2,2	2,4	2,6	2,1	2,0		
t_a	5,2	4,9	4,4	4,1	3,9	3,8	3,7	30,0	4,3
l_a/c_a	2,3	1,2	1,0	1,4	2,0	1,3	1,2		
t_r	1,2	1,2	1,0	1,0	0,9	0,9	0,9		

Agrostis
nebulosa Boiss.& Reuter

A. iuressi Link

Poblaciones estudiadas: GDAC 16860.

El número cromosómico observado es $2n=14$ (fig. 54 , H-I); una pareja de cromosomas presenta una constricción secundaria lo que dá lugar a la existencia de satélites de considerable tamaño que pueden presentarse muy separados del cromosoma semejan-do cromosomas accesorios (fig. 54 , I). Los cromosomas presentan centrómeros en la región mediana y submediana, siendo la mayoría metacéntricos y solo detectamos una pareja de cromosomas submetacéntricos.

La obtención de cariópsides de esta especie es muy difícil ya que se desprenden de la planta con mucha facilidad y rapidez y aunque se recoja abundante material son muy pocos los que finalmente se pueden utilizar, razón por la que no se han podido realizar estudios idiogramáticos completos.

Los datos obtenidos por nosotros coinciden con los de GARDE (1951) que fue el primero en estudiar la especie, posteriormente GARDE (1952; cf. DARLINGTON & WYLIE, 1955), BJORKMAN (1960), FERNANDES & QUEIROS (1969) y QUEIROS (1974) casi todos con material procedente de Portugal.

FERNANDES & QUEIROS (1969) destacan la existencia de - dos parejas con constricción secundaria, este dato no ha sido corroborado posteriormente ni por QUEIROS (l.c.) ni en nuestro caso.

No se han encontrado cromosomas accesorios en esta especie.

D I S C U S I O N

En la tabla 15 se encuentran resumidos todos los caracteres citogenéticos observados en el estudio de las 80 poblaciones de Agrostis. En el apartado correspondiente al número de accesorios se ha puesto entre paréntesis sm y st para los casos de cromosomas B con centrómero en la región submediana y subterminal respectivamente. En el apartado correspondiente al tamaño cromosómico se han expresado sólo los tamaños absolutos de los cromosomas mayor y menor de cada dotación; en las dos últimas columnas se expresan las referencias bibliográficas conocidas para Portugal y España acerca de la citogenética de las especies peninsulares.

De dicha tabla se desprenden los siguientes aspectos:

1º) El género Agrostis presenta un número básico $x=7$ y todos los datos que se conocen sobre las especies que lo integran así lo demuestran. Solo HEITZ (1967) encontró $2n=16$ para A.canina L., recuento que quizás deba referirse a la existencia de cromosomas accesorios ya sean B con elevado tamaño o bien -- algunas polisomías. El resto de los recuentos han demostrado --

Tabla 15.- Resumen de los caracteres citotaxonómicos de las poblaciones estudiadas.

Taxon	Población	2n	NºAccesorios (tipos)	Nºparejas con constricción secundaria	Intervalo en um de tamaño cromosómico	Fórmula	% st y t	Cr.largo Cr.corto	Asimetría	Meiosis	Estudios Península	
											Portugal	España
<u>A.canina</u> subsp. <u>canina</u>	20083	14	-	-	-	-	-	-	-	7 biv.		
	JACA s/r	14	-	-	-	-	-	-	-			
<u>A.canina</u> subsp. <u>granatensis</u>	20927	13-16	-	2	5,4-3,9	1M+3m+2m ^{sat} +1sm	0,0	1,39	A1	-		
	21945	14	-	-	5,1-3,1	1M+5m+1sm	0,0	1,65	A1	-		
	21946	14	-	1	5,4-4,0	1M+4m+1m ^{sat} +1sm	0,0	1,35	A1	-		
	21947	14	-	2	5,1-3,7	1M+3m+2m ^{sat} +1sm	0,0	1,38	A1	-		
	21948	14	-	2	6,1-3,4	1M+3m+2m ^{sat} +1sm	0,0	1,79	A1	-		
	20928	14	-	2	6,1-4,1	1M+3m+2m ^{sat} +1sm	0,0	1,49	A1	-		
	7532	14	-	2	-	1M+3m+2m ^{sat} +1sm	0,0	1,51	A1	-		
<u>A.hesperica</u>	GDAC											
	21949	28	1(st)	3	4,8-3,0	4M+6m+3m ^{sat} +1sm	0,0	1,60	A1	14 biv.	BJORKMAN (1951)	
	21950	28	-	3	5,1-2,8	4M+6m+3m ^{sat} +1sm	0,0	1,82	A1	-	FERNANDES & QUEIROS(1969)	
	20925	28	-	3	6,1-4,1	4M+6m+3m ^{sat} +1sm	0,0	1,49	A1	-	QUEIROS(1973)	
	20924	28	-	3	5,4-3,1	4M+6m+3m ^{sat} +1sm	0,0	1,74	A1	-		
<u>A.tileni</u>	LEB											
	s/r	14	-	1	5,1-3,4	-	0,0	1,50	-	-		NIETO FE LINER & CASTROVIEJO(1982)
	s/r	14	-	-	5,8-3,4	-	0,0	1,71	-	-		
<u>A.rupestris</u> var. <u>rupes-</u> <u>tris</u>	GDAC											
	21951	28	1(st)	1	4,1-2,4	3M+8m+2sm+1sm ^{sat}	0,0	1,71	A1	14 biv.		
	16866	28	-	1	5,1-3,1	3M+8m+2sm+1sm ^{sat}	0,0	1,65	A1	-		
	21952	28	-	1	4,2-2,4	3M+8m+2sm+1sm ^{sat}	0,0	1,75	A1	-		KUPFER (1974)
	21953	28	-	1	3,9-2,4	3M+8m+2sm+1sm ^{sat}	0,0	1,63	A1	-		
	16865	28	-	1	5,8-3,4	3M+8m+2sm+1sm ^{sat}	0,0	1,71	A1	-		
	22027	28	-	-	-	-	-	-	-	14 biv.		
<u>A.nevadensis</u>	GDAC											
	21954	42	-	3	6,1-2,7	-	0,0	2,26	-	-		
	21955	42	1(st)	2	6,1-3,4	-	0,0	1,79	-	-		BJORKMAN (1951, 1954, 1960)
	20965	42	-	2	4,8-2,7	-	0,0	1,78	-	-		
	21956	42	2(st)	3	5,8-3,7	-	0,0	1,57	-	-		KUPFER (1974)
	20958	42	-	3	4,8-3,1	-	0,0	1,55	-	-		
	21957	42	-	2	5,1-3,1	-	0,0	1,65	-	-		

Tabla 15 (continuación).- Resumen de los caracteres citotaxonomicos de las poblaciones estudiadas.

Taxon	Población	2n	NºAccesorios (tipo)	Nºparejas con constricción secundaria	Intervalo en um de tamaño cromosómico	Fórmula	% st y t	Cr.largo Cr.corto	Asimetría	Meiosis	Estudios Península	
											Portugal	España
<u>A.curtisii</u>	GDAC											
	21958	14	-	1	5,6-3,7	1M ^{sat} + 6m	0,0	1,51	A1	-	BJORKMAN (1951) FER- NANDES & QUEIROS(1969) QUEIROS(1974)	
	20945	14	-	-	5,4-2,8	1M ^{sat} + 6m	0,0	1,93	A1	-		
	21959	14	4(st)	1	4,8-3,5	1M ^{sat} + 6m	0,0	1,37	A1	-		
	21960	14	-	-	5,1-3,4	1M ^{sat} + 6m	0,0	1,50	A1	-		
	20944	14	-	-	4,3-3,4	1M ^{sat} + 6m	0,0	1,27	A1	-		
21961	14	-	-	4,4-2,7	1M ^{sat} + 6m	0,0	1,63	A1	-			
<u>A.alpina</u>	Herb. G. Monserrat s/r	14	-	1	6,1-3,4	-	0,0	1,79	A1	-		KUPFER (1974)
<u>A.schlei- cheri</u>	GDAC											
	16859	42	-	1	4,1-2,4	-	0,0	1,71	-	21 biv.		
	21962	42	-	2	4,8-2,3	-	0,0	2,01	-	-		
	16858	42	-	-	-	-	0,0	-	-	-		
	21963	42	-	2	5,5-2,3	-	0,0	2,39	-	-		
	21964	42	-	2	5,1-2,4	-	0,0	2,12	-	-		
21965	42	-	2	5,5-2,4	-	0,0	2,29	-	-			
<u>A.stolo- nifera.</u>	GDAC											
	21935	28	-	2	5,0-3,0	1M + 1M ^{sat} + 9m + 1m ^{sat} + 1sm	0,0	1,67	A1	14 biv.	FERNANDES & QUEIROS (1969) QUEIROS (1974)	
	21978	28	-	2	3,8-2,0	1M + 1M ^{sat} + 9m + 1m ^{sat} + 1sm	0,0	1,90	A1	-		
	20978	28	-	2	4,8-3,0	1M + 1M ^{sat} + 9m + 1m ^{sat} + 1sm	0,0	1,60	A1	-		
	21936	28	-	2	5,1-2,7	1M + 1M ^{sat} + 9m + 1m ^{sat} + 1sm	0,0	1,89	A1	-		
	20937	28	-	2	4,8-2,7	1M + 1M ^{sat} + 9m + 1m ^{sat} + 1sm	0,0	1,78	A1	-		
20977	28	-	2	4,1-2,7	1M + 1M ^{sat} + 9m + 1m ^{sat} + 1sm	0,0	1,52	A1	-			
<u>A.capilla ris</u>	GDAC											
	21938	28	-	2	7,1-3,7	-	0,0	1,92	-	14 biv.		
	21939	28	-	2	5,1-2,6	-	0,0	1,96	-	-		
	16850	28	-	2	5,4-2,7	-	0,0	1,75	-	-		
	21940	28	-	2	5,8-3,1	-	0,0	1,87	-	-		
	16841	28	-	1	-	-	0,0	-	-	14 biv.		
	16851	28	-	1	5,1-2,6	-	0,0	1,96	-	-		
16852	28	-	2	-	-	0,0	-	-	-			

Tabla 15 (continuación).- Resumen de los caracteres citotaxonómicos de las poblaciones estudiadas.

Taxon	Población	2n	NºAccesorios (tipo)	Nºparejas con constricción secundaria	Intervalo en um de tamaño cromosómico	Fórmula	% st y t	Cr.largo Cr.corto	Asimetría	Meiosis	Estudios Península	
											Portugal	España
<u>A.castellana</u>	GDAC											
	21942	28	-	1	6,1-3,7	-	0,0	1,65	-	14 biv.	BJORKMAN (1954,1960)	RODRI- GUEZ (1963)
	20942	42	-	2-3	6,1-3,4	-	0,0	1,79	-	-	FERNANDES & QUEIROS(1969)	
	21943	42	-	2	-	-	0,0	-	-	-	QUEIROS(1973, 1979)	
21944	42	-	2	7,3-3,9	-	0,0	1,87	-	-			
<u>A.pourretii</u>	GDAC											
	21966	14	2(sm)	1	4,7-2,8	2M+4m+1m ^{sat}	0,0	1,68	A1	-	LITARDIERE (1950)	
	21967	14	-	1	5,0-2,8	2M+4m+1m ^{sat}	0,0	1,79	A1	-	BJORKMAN (1951,1960)	
	21968	14	-	1	4,2-2,4	2M+4m+1m ^{sat}	0,0	1,75	A1	-	FERNANDES & QUEIROS (1960)	
<u>A.tenerri ma</u>	GDAC											
	21970	14	-	1	6,7-3,4	-	0,0	1,97	-	-	SOKOSLOVSKA JA(1937, 1938) BJORK MAN(1960)	
	21971	14	-	1	6,9-4,4	-	0,0	1,36	-	-	FERNANDES & QUEIROS (1969)	
<u>A.truncatula</u> <u>subsp.</u> <u>truncatula</u>	GDAC											
	21979	14	-	1	4,1-2,4	-	0,0	1,71	-	-	GARDE(1951) BJORKMAN (1960) FER- NANDES & QUEIROS (1969) QUEI ROS(1974, 1979)	
<u>A.truncatula</u> <u>subsp.</u> <u>durieui</u>	GDAC											
	21972	14	-	-	7,0-4,5	5m+2sm	0,0	1,56	A1	-		
	20973	14	-	-	6,2-3,4	5m+2sm	0,0	1,82	A1	-		
	21974	14	-	-	7,0-3,8	5m+2sm	0,0	1,84	A1	-		
20953	14	-	-	6,7-3,7	5m+2sm	0,0	1,81	A1	-			

Tabla 15 (continuación).- Resumen de los caracteres citotaxonómicos de las poblaciones estudiadas.

Taxon	Población	2n	NºAccesorio (tipo)	Nºparejas con constricción secundaria	Intervalo en um de tamaño cromosómico	Fórmula	% st y t	Cr.largo Cr.corto	Asimetría	Meiosis	Estudios Península	
											Portugal	España
<u>A.reuteri</u>	GDAC											
	21975	14	-	1	5,8-3,1	5m+1m ^{sat} +1sm	0,0	1,87	A1	-	BJORKMAN (1954,1960)	
	20970	14	-	2	5,4-2,8	4m+2m ^{sat} +1sm	0,0	1,92	A1	-		
	21976	14	-	2	6,2-3,5	4m+2m ^{sat} +1sm	0,0	1,77	A1	-		
	21978	14	-	2	4,4-2,7	4m+2m ^{sat} +1sm	0,0	1,63	A1	-		
21980	-	-	-	-	-	-	-	-	7 biv.			
<u>A.nebulosa</u>	GDAC											
	21978	14	-	-	5,2-3,7	1M+4m+2sm	0,0	1,41	A1	-	AVDULOV (1931) TINNEY (1936) SOKOSLO SKAJA (1937) ROMERO ZARCO & DEVESA (1983)	
	20956	14	-	-	-	-	-	-	-	-		
	20955	14	-	-	4,8-3,7	1M+4m+2sm	0,0	1,30	A1	-		
21981	-	-	-	-	-	-	-	-	7 biv.			
<u>A.juressi</u>	GDAC 16860	14	-	1	6,5-3,8	-	0,0	1,71	-	-	GARDE(1951) BJORKMAN (1960) FER- NANDES & QUEIROS (1969) QUEI- ROS (1974)	

siempre un número múltiplo de 7.

2º) De las 80 poblaciones estudiadas cariológicamente - el 50,7 % correspondientes a 12 táxones son diploides, mientras que el 49,3 % restante corresponden a 7 táxones poliploides, de los que el 29,8 % del total serían tetraploides y el 19,5 % hexaploides, encontrándose estos niveles en 5 y 3 especies respectivamente, participando una de ellas, A.castellana, de los niveles tetra y hexaploides.

En la fig. 55 se ha realizado la superposición de las áreas de distribución de los diploides, comprobándose que en la Península Ibérica se encuentran representados porcentajes muy altos para este nivel cromosómico al llegar a ella las radiaciones de las especies diploides del Norte (A.canina) que alcanza en Sierra Nevada su localidad más meridional, así como A.alpina y A.rupestris ($2n=14$) que sólo alcanzan los Pirineos. Los diploides atlánticos solo están representados por A.curtisii y más restringidamente por A.juressi. Los endémicos son A.nebulosa, A.tileni y A.truncatula subsp. durieui, mientras el resto se encuentran también representados en el Norte y Noroeste de Africa.

El hecho de que el 38,9 % de los táxones posean niveles poliploides, nos puede indicar la importancia que ha tenido y tiene la poliploidía en la evolución del género Agrostis, e incluso va a caracterizar a una sección dentro del mismo como veremos más adelante. En la fig. 56 se representa el área de los táxones poliploides; la mayor la posee A.stolonifera, seguida de A.capillaris y el poliploide mediterráneo A.castellana, alcanzando los poliploides orófilos A.rupestris y A.schraderiana las montañas peninsulares, mientras que A.schleicheri llega además al Noroeste de Africa. En el Atlas además nos encontramos con otro taxon hexaploide, A.nevadensis, endemismo nevado-rife-

ño. A.hesperica es endemismo peninsular.

3º) Los táxones poliploides peninsulares pertenecientes a Agrostis pueden reunirse en varios grupos; así A.rupestris var. rupestris posee $2n=28$, siendo la var. pyrenaica diploide con $2n=14$; ambas variedades se encuentran en los Pirineos separadas geográficamente, apareciendo así mismo el diploide en los Tatra (-Cárpatos); el resto del área de la especie es tetraploide con $2n=28$. Según FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961) éste sería un caso de patroendemismo, es decir, los diploides (patroendémicos) son de escasa distribución ocupando áreas marginales a la del poliploide ampliamente repartido (fig. 57).

Por otra parte según la clasificación de STEBBINS (1971) relativa a los complejos poliploides, el caso de A.rupestris debe encuadrarse en los denominados "complejos poliploides maduros".

Como ejemplo de los "mesopoliploides" de FAVARGER (1961) podemos destacar el caso de A.hesperica (fig. 58) y A.nevadensis (fig. 59), tetraploide y hexaploide respectivamente; sus orígenes hay que buscarlos en A.canina para el caso de A.hesperica - que morfológicamente presentan un elevado parentesco. Así mismo, A.nevadensis posee unas relaciones morfológicas muy elevadas con A.rupestris aunque la hibridación artificial no ha sido realizada entre ambos táxones y A.nevadensis se comporta como un aloploide formando 21 bivalentes en meiosis, si bien se ha descrito la existencia de multivalentes pero en proporciones pequeñas.

A.stolonifera, A.capillaris y A.castellana forman una sección independiente (Sec. Vilfa) dentro del género Agrostis por sus caracteres morfológicos y citotaxonómicos; todos ellos son poliploides y su relación con los diploides actuales del género parece bastante lejana; por ello esta sección según la clasificac

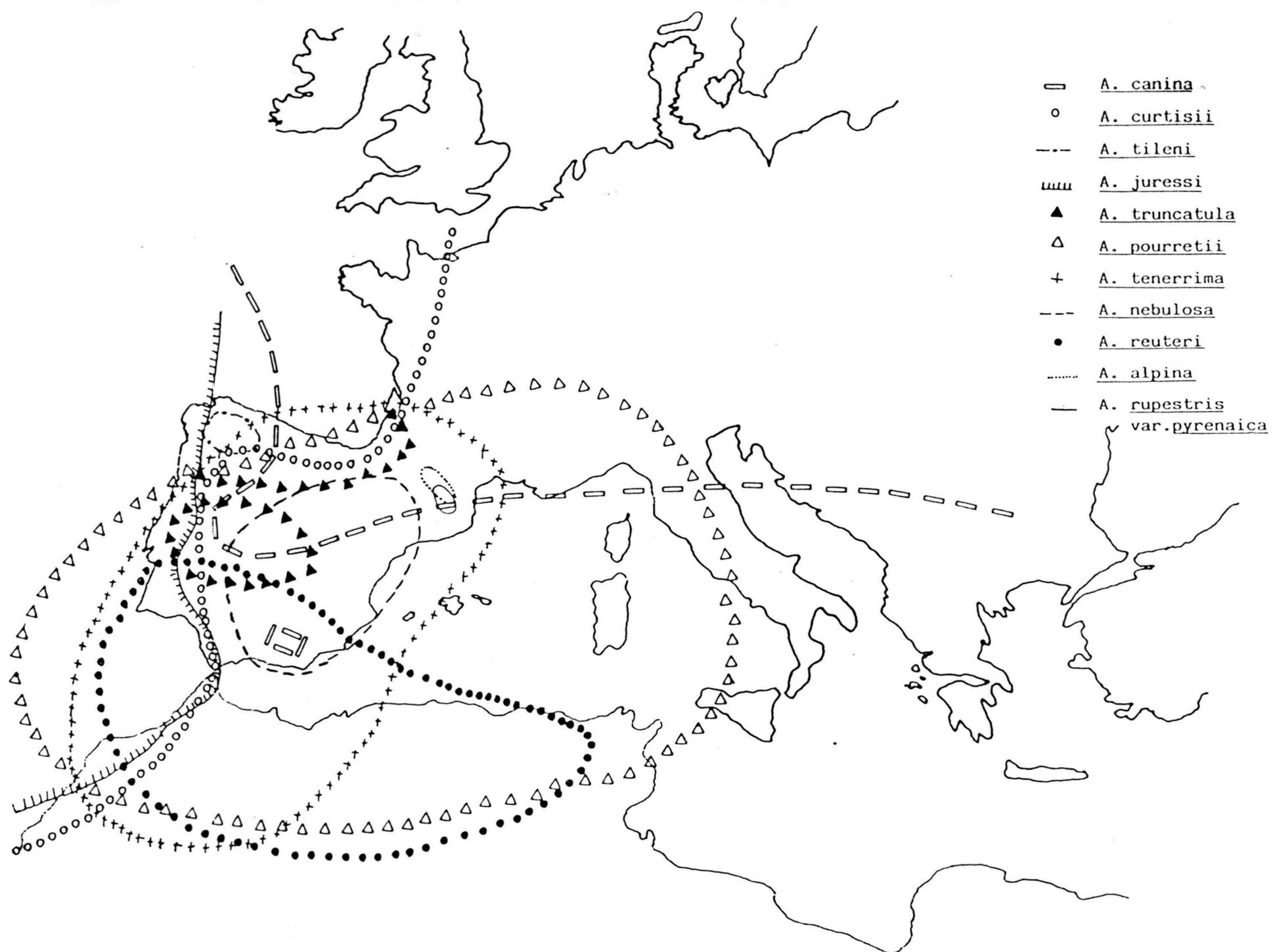


Figura 55.- Distribución de los táxones peninsulares diploides del género *Agrostis*

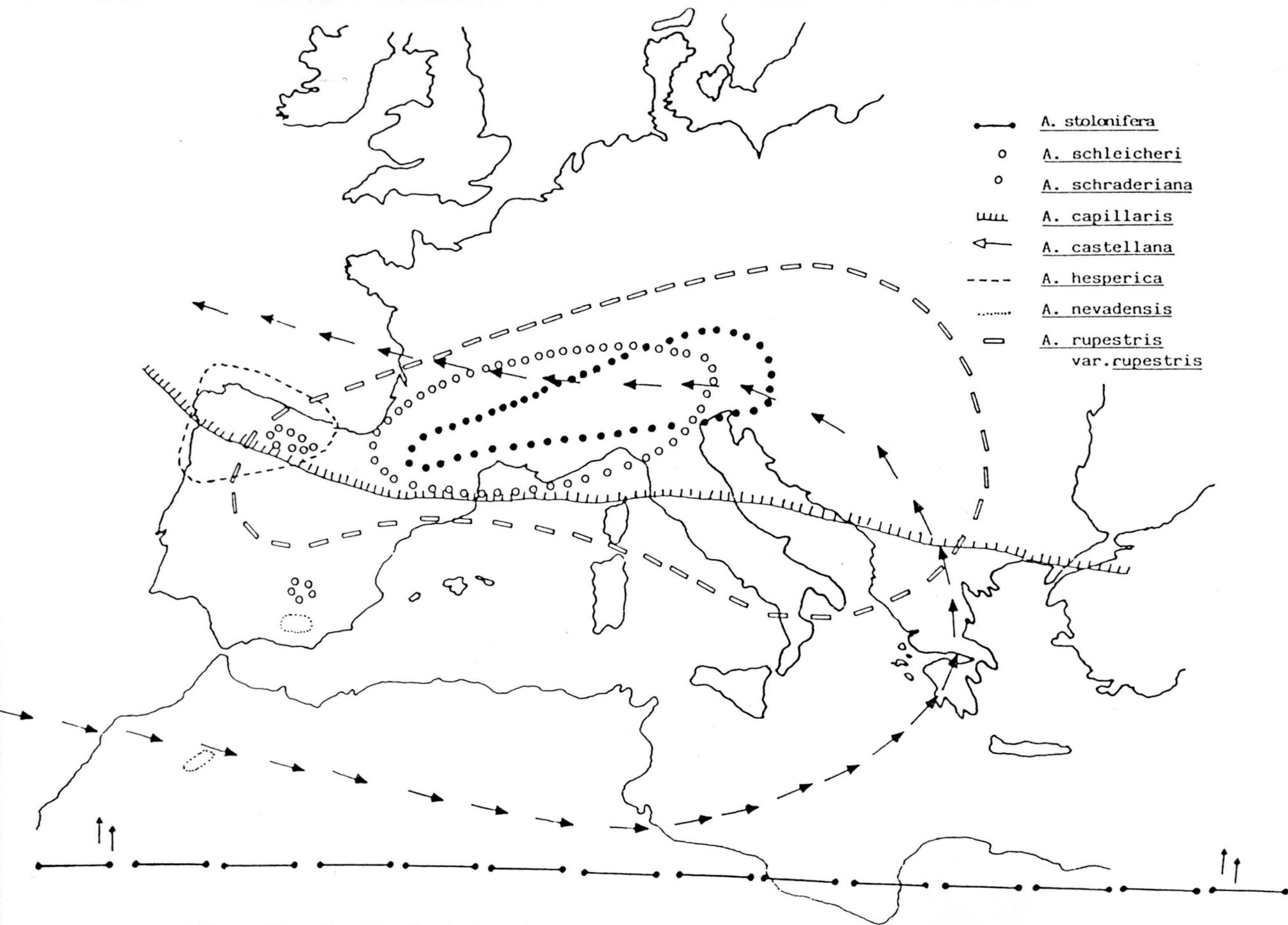


Figura 56.- Distribución de los táxones peninsulares poliploides del género *Agrostis*.



Figura 57.- Area de distribución de las razas cromosómicas de A. rupestris All.

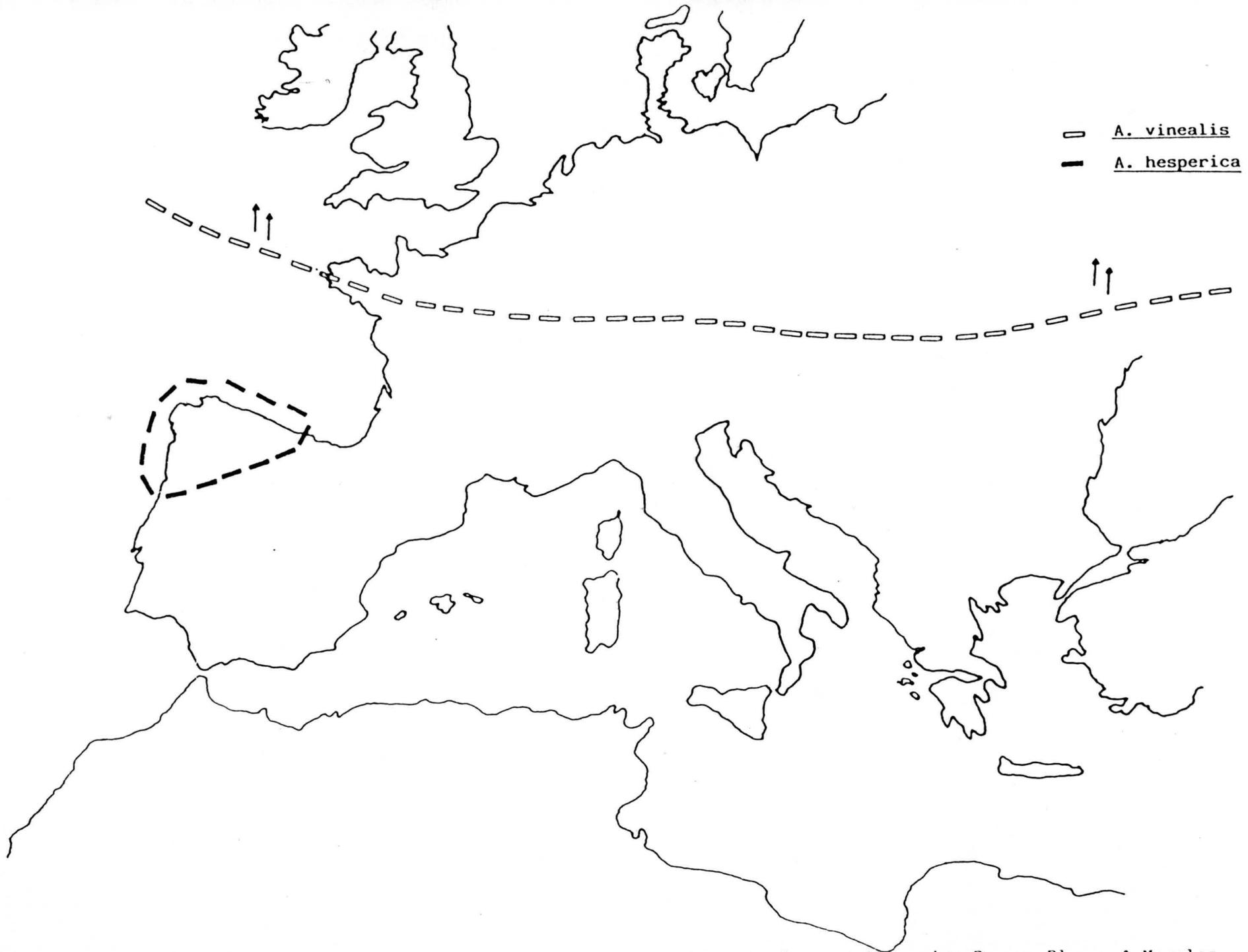


Figura 58.- Distribución de los tetraploides *A.vinealis* Schreber y *A.hesperica* Romero, Blanca & Morales



Figura 59.- Distribución de dos táxones relacionados: *A. rupestris* All. y *A. nevadensis* Boiss.

ción de FAVARGER (l.c.) sería un ejemplo de paleopoliploidía. - Tanto en A.castellana como en A.stolonifera se conocen recuentos con $2n=28,42$ sin separación geográfica ni morfológica de los citótupos; los hexaploides están parcialmente estabilizados - (A.stolonifera) comprobándose por las numerosas irregularidades en su meiosis (STUCKEY & BANDFIELD, 1946; JONES, 1953, etc.).

4º) En el material estudiado se ha detectado la presencia de polisomías en A.canina subsp.granatensis para un individuo de una población de Siete Lagunas. Este fenómeno no parece estar generalizado en el grupo, pero sí cabe destacar que FERNANDES & QUEIROS (1969) encontraron polisomías en A.pourretii, explicando este hecho por la existencia de individuos triploides $2n=21$ que darían lugar a gametos con número cromosómico irregular lo que ocasionaría la existencia de estas polisomías. Estos resultados no son extrapolables a nuestro caso, puesto que no hemos detectado en dicha población individuos con $2n=21$, ni con número cromosómico inferior a 13, tratándose probablemente de irregularidades meióticas.

5º) La presencia de cromosomas accesorios parece estar muy extendida en el género; sin embargo, nosotros solo los hemos hallado en 6 poblaciones correspondientes a los táxones A.hesperica, A.rupestris var.rupestris, A.nevadensis, A.curtisii y A.pourretii, donde se han encontrado: en las dos primeras 1 cromosoma B y 0-2, 0-4 y 0-2 accesorios en los 3 siguientes respectivamente, lo que representa el 7,8 % del total estudiado; sin embargo la proporción debe ser mayor ya que los datos que poseemos de otros autores así lo demuestran. Solo en A.alpina, A.schleicheri, A.tenerrima, A.reuteri y A.juressi no se han detectado hasta el momento cromosomas accesorios.

En las poblaciones donde se han hallado son en su mayo

ría subtelocéntricos, excepto en A.pourretii que los posee submetacéntricos; tanto en unos como en otros el tamaño es grande. BJORKMAN (1954) describe un tercer tipo de pequeño tamaño que solo aparece en A.capillaris y en el que resulta muy difícil la observación del centrómero; el problema que se presenta es la posible confusión que puede originarse entre este último tipo de cromosomas accesorios y los trozos que se desprenden de los cromosomas A del complemento normal que poseen constricción secundaria. En nuestro caso, cuando estudiamos A.capillaris, en aquellas poblaciones donde aparecían estos fragmentos cromosómicos, nos fijamos en su constancia por individuo y población por lo que rechazamos la idea de que fueran cromosomas B.

Aunque ya apuntábamos en la introducción las distintas hipótesis existentes sobre el desarrollo y función de los cromosomas accesorios, en nuestro caso no podemos establecer ninguna relación entre las plantas que los poseían y variaciones en dicha planta o en el medio donde se desarrollaban; por el contrario y como indican otros autores (RUIZ REJON, com.pers.) la presencia de cromosomas accesorios parece ocurrir en los lugares donde los táxones están mejor adaptados, lo que sería concordante con nuestros resultados, al tratarse de poblaciones desarrolladas en lugares óptimos de sus áreas.

69) Con relación al tamaño cromosómico, en la Tabla 15 puede observarse la enorme variabilidad que presenta este carácter, ya que la mayor o menor longitud del cromosoma va a venir influenciada por los diferentes tiempos de pretratamiento; incluso a un mismo intervalo de pretratamiento la mayor o menor espiralización puede depender de la temperatura más adecuada o del grado de desarrollo. Así, puede parecer que los diploides presentan mayor longitud que los poliploides; sin embargo, solo es debido a que se mantuvieron en 8-hidroxiquinoleína 8 y 10-14

horas respectivamente, por lo que no se puede establecer un criterio uniforme para diferenciar unos tamaños de otros. Hay que destacar también que el elevado aplastamiento al que han tenido que ser sometidas dichas muestras ha contribuido a estas diferencias de tamaño.

79) Con relación a las fórmulas cromosómicas y al grado de asimetría de los 8 táxones a los que se les ha realizado el estudio idiogramático, destaca el hecho de su elevada simetría teniendo todos los cromosomas de la dotación ordinaria el centrómero en la región mediana y mas raramente en la región submediana así como una relación cromosoma largo/cromosoma corto que no excede de 2; de ahí que el grado de asimetría sea siempre de tipo A1.

A pesar de ello se pueden hacer las siguientes consideraciones:

- a) Los diploides con fórmula cromosómica más simétrica son A.curtisii ($1M^{sat} + 6m$) y A.pourretii ($2M - 4m - 1m^{sat}$); A.reuteri y A.canina subsp.granatensis poseen una pareja de cromosomas sm, y A.truncatula subsp.durieui y A.nebulosa dos parejas de cromosomas con el centrómero en la región submediana (sm). En esta última - una de las parejas de cromosomas sm es la de mayor tamaño de la dotación.
- b) A.canina subsp.granatensis tiene una fórmula cromosómica constituida en general por $1M - 5m - 1sm$; sin embargo puede variar de acuerdo con el número de parejas de cromosomas m que posean constricción secundaria ya que se han hallado hasta 2.

- c) Las constricciones secundarias en el género son frecuentes en casi todas las especies, aunque no han aparecido en A.truncatula subsp.durieui y A.nebulosa. Esta constricción se localiza de modo que el segmento distal del cromosoma es de gran tamaño.
- d) Lo general es que los satélites aparezcan en cromosomas M ó m, excepto en A.rupestris var.rupestris - donde presenta una pareja sm.
- e) A.reuteri y A.nebulosa, especies morfológicamente muy semejantes, presentan fórmulas cromosómicas distintas; así mientras la primera posee dos parejas de cromosomas con constricción secundaria, en A.nebulosa, como ya indicabamos, están ausentes.
- f) De los táxones tetraploides estudiados, A.rupestris var.rupestris es la que, a pesar de poseer el tipo de asimetría A1, posee más cromosomas sm, en concreto 3 parejas ($3M-8m-2sm-1sm^{sat}$), mientras que A.hesperica y A.stolonifera poseen 1 pareja de cromosomas sm.
- g) A.hesperica es la que posee mayor número de parejas con constricción secundaria (3 parejas).

89) En Agrostis el aumento en el número cromosómico ha tenido consecuencias importantes; así A.canina ($2n=14$) y A.hesperica ($2n=28$) son especies morfológicamente muy semejantes en las que el aumento en el número cromosómico ha llevado posteriormente a una diferenciación morfológica y a una posible barrera de cruzamiento entre ellas lo que ha originado su separación en

especies diferentes. Dentro de una misma especie podemos encontrar distintos niveles de ploidía; así cabe volver a mencionar a los dos citótipos de A. rupestris considerados a nivel de variedad, pues si bien están separados geográficamente la hibridación artificial es posible y existen pequeñas diferencias morfológicas entre ellos.

No ocurre lo mismo en A. castellana donde a pesar de existir $2n=28$, y 42 no se pueden relacionar de forma tajante los diferentes niveles de ploidía con variaciones grandes en la morfología; así mismo ocurre en A. stolonifera y A. capillaris donde sus pequeñas variaciones morfológicas, van en consonancia con las diferencias del medio y no con el aumento de su dotación cromosómica.

Entre las especies de Agrostis nos encontramos con otro fenómeno que es la hibridación interespecífica como se pone de manifiesto en el híbrido fértil más extendido en nuestra península la A. x fouilladei (A. castellana x capillaris) que presenta una gran variabilidad morfológica que hace muy difícil establecer los límites en su distribución.

99) Las meiosis observadas en los diploides, así como en la mayoría de los poliploides, son bastante estables con formación de bivalentes; en los 11 casos estudiados no se han observado irregularidades importantes; sin embargo hay descritas algunas anomalías por otros autores (BJORKMAN, 1960; FERNANDES & QUEIROS, 1969; QUEIROS, 1973, 1974, 1979, etc.). Sólomente en la meiosis de A. rupestris var. rupestris aparecieron, aunque en muy escasa proporción, dos univalentes que sufrían retrasos en la anafase.

ESTUDIO ANATOMICO

Y

EPIDERMICO

CONSIDERACIONES PREVIAS

La simplicidad de los caracteres vegetativos y florales en la familia Poaceae y el interés que los investigadores han manifestado para explicar las relaciones entre los distintos grupos de gramíneas, ha llevado desde los últimos ochenta años a un gran desarrollo de criterios no morfológicos como son, entre -- otros, los anatómicos e histológicos.

La anatomía de la hoja de gramíneas, vista en corte -- transversal, constituye uno de los criterios fundamentales sobre los que descansa la sistemática moderna de la familia. DUVAL-JOUVE (1870) fue el primero, y por tanto a él se debe el mérito, -- en utilizar este tipo de carácter; realiza una memoria relativa a las diferencias entre las especies de Agropyron de la región de Herault, basándose en los caracteres anatómicos de los órganos vegetativos (raíz, rizoma, tallo y hoja). Este mismo autor en 1875 publica su "Histotaxie des feuilles de graminées" con la que completa el trabajo anterior. Por estos dos trabajos DU----VAL-JOUVE puede ser considerado como el padre de la anatomía -- sistemática de la familia, aunque alguno de los caracteres que él destacaba (posición de las bandas de células buliformes en -- relación con los nervios) no han resultado tan decisivos como --

otros que fueron propuestos posteriormente.

SCHWENDENER (1889, 1890) publica sendos estudios relativos a los estomas y vaina esclerenquimatosa de los fascículos libero-leñosos de la hoja respectivamente. Las gramíneas estudiadas son separadas en 2 series según posean ó no vaina esclerosa.

PÉE-LABY (1898) estudia la anatomía de la hoja de gramíneas en una serie de especies francesas. Este trabajo marca una nueva etapa en la anatomía sistemática de las Poaceae, proponiendo, sobre la base única de los caracteres anatómicos, un sistema de clasificación que incluye 5 grupos atendiendo a la morfología de las caras del limbo, al número de estomas en cada una de ellas, tipo de parénquima y desarrollo de las células motrices.

AVDULOV (1931) aborda también el problema de la anatomía foliar y llega a diferenciar dos tipos. El primero se caracteriza por un importante desarrollo de la vaina esclerosa, que rodea a los fascículos de los haces y que llega hasta la epidermis mediante unos pilares de esclerénquima; la vaina parenquimática externa que rodea a los haces está muy desarrollada y el clorénquima se dispone irregularmente. El segundo tipo se caracteriza por presentar una vaina externa parenquimática muy desarrollada y - por la disposición radial del clorénquima alrededor de los fascículos de los haces, siendo la vaina interna esclerenquimatosa - muy reducida y en ocasiones ausente.

PRAT (1932) realiza un excelente estudio en la epidermis de gramíneas mostrando la importancia de estos criterios al estudiar su gran diversidad y determina el valor de estos caracteres en el análisis epidérmico; destaca dos tipos de caracteres: los estructurales (aspecto de los elementos) que son los más importantes y permiten definir y caracterizar los grupos taxonómi

cos, y por otra parte los de distribución (distribución topográfica de los elementos) que caracterizan a grupos de menor importancia (géneros, especies y táxones infraespecíficos). Según este autor el tejido epidérmico de las gramíneas comprende dos clases de células: células largas y células cortas; las primeras de paredes lisas o sinuosas provistas o no de papilas, mientras que las segundas presentan una mayor diversidad y se pueden clasificar en células silíceas con una estructura característica, células suberosas, con pelos (uni o pluricelulares) o con aguijones.

En base a estos caracteres estructurales de la epidermis — PRAT (l.c.) ha demostrado que las gramíneas pueden separarse en dos grupos bien diferenciados. El primero no posee jamás ----- pelos bicelulares y las células silíceas tienen formas simples — (redondeadas o en bastón); en este grupo se incluyen los géneros de las tribus Festuceae, Agrostaeae, Hordeae y Aveneae denominando este tipo de epidermis "Festucoide". El segundo grupo, por el contrario, presenta siempre pelos bicelulares y las células silíceas poseen formas más complejas (en forma de pesa, cruz, hacha, etc.), además se encuentran en este grupo elementos especiales — tales como pelos multicelulares, en cojín, etc. que están siempre ausentes en el primer grupo; aquí se incluyen la mayor parte de los géneros de Paniceae, Andropogoneae, Maydeae, Chlorideae, Eragrostaeae, etc., denominándosele tipo de epidermis "panicoide". En este segundo grupo distingue diversas variantes.

La diferenciación entre géneros y especies afines se hace fácil analizando de forma detallada la distribución de los -- elementos epidérmicos expresados en un dermograma (mapa de distribución de los elementos epidérmicos) que esquematiza el dermatotipo de la planta estudiada, de la misma forma que el cariótipo esquematiza la estructura cromosómica.

CANFIELD (1934) realiza un estudio en la estructura -- del tallo de las gramíneas forrajeras, destacando entre sus resultados los aspectos siguientes:

- El tallo sólido es característico de las gramíneas - que aparentemente están más capacitadas para sobrevivir bajo las condiciones semiáridas de la región de Jornada.
- Las tribus donde se han descrito tallos sólidos, son especies de Andropogoneae y Nazieae productoras del 85% o más del forraje.
- Las gramíneas de tallos huecos no tienen la capacidad de resistir largos periodos de sequía; crecen en situaciones más favorables o escapan de la sequía completando su crecimiento durante unas pocas semanas con condiciones de humedad altamente favorables.
- Hay fuertes motivos para pensar que los tallos sólidos pueden ser un buen índice empleado en la selección de gramíneas para su introducción en regiones semiáridas.

PRAT (1936) realiza un detallado estudio de los conocimientos que sobre la familia gramíneas se tenía hasta ese momento, y haciendo referencia a AVDULOV (1931) denomina el primer tipo anatómico foliar "tipo festucoide" localizado en las tribus Festu-ceae, Hordeae, Aveneae, Agrostideae y Phalarideae.

El segundo "tipo panicoide" en las tribus Paniceae, Chlo-rideae, Andropogoneae, Maydeae y Zoysideae por presentar la vaina parenquimática muy desarrollada y clorénquima en disposición radial.

Así mismo detalla las diferencias entre los dos grupos panicoide y festucoide en base a la histología, anatomía, citología, morfología de las plántulas, embriones y granos, morfología de la inflorescencia, química, fisiología y ecología.

Una nueva sistemática con relación a la anatomía foliar es propuesta por BROWN (1958) que no discrepa con la de AVDULOV (1931) pero la completa enormemente. Este autor, basándose en los resultados de RHOADES & CARVALHO (1944), diferencia para la familia Poaceae 6 grupos de tribus:

- Tipo festucoide (Festuceae, Hordeae, Aveneae, Agrostideae, Phalarideae). Este grupo anatómico es relativamente primitivo y los grupos analizados presentan, en distinto grado, una especialización en la vaina parenquimática y en el clorénquima.
- Tipo bambusoide: muy semejante al anterior; el endodermo está bien diferenciado y la vaina parenquimática presenta una clara especialización y una disposición particular del mesófilo. Este tipo aparece en las tribus Bambuseae y otras como Danthonieae, Streptochaeteae, Unioleae, Stipeae y Oryzeae con algunas variantes.
- Tipo arundinoide: ausencia completa de cloroplastos en las células de la vaina parenquimática. Las células del clorénquima están muy empaquetadas y el endodermo está proporcionalmente menos desarrollado que en el tipo festucoide. Tribu Arundineae.
- Tipo panicoide: Vaina parenquimática muy bien desarrollada; el clorénquima presenta distribución radial -

alrededor de los haces. Se encuentra en Paniceae, Andropogoneae, Maydeae y Arundinelleae.

- Tipo chloridoide: Vaina parenquimática bien desarrollada conteniendo plastidios especializados. Clorénquima de 1 sola capa de células largas, apretadas y dispuestas radialmente. Tribus Chlorideae, Eragrostae, Sporoboleae, Pappophoreae y Zoysieae.
- Tipo aristoide: Presencia de una vaina doble parenquimática. Todas las células de la vaina poseen plastidios especializados. Es característica del género Aristida y por sus caracteres anatómicos ha sido elevado al rango de tribu en las clasificaciones más recientes (AUQUIER, 1963).

PARRY & SMITHSON (1958) realizan un análisis de las células buliformes de las gramíneas británicas. Estas células son consideradas por algunos autores (DUVAL-JOUVE, 1875; PHILIPSON, 1937) como las causantes del enrollamiento y cierre de las hojas, detectando la existencia de cuerpos silíceos en el interior de ellas. La presencia de sílice en relativamente grandes cantidades en las células buliformes de algunas gramíneas británicas, sugiere que este fenómeno es más común de lo que se cree. Los depósitos en las células buliformes deben cambiar completamente su función tanto higroscópica como de almacenaje de agua y pueden ser la causa inicial de la desecación de la hoja. En las hojas desarrolladas los depósitos de sílice se hacen sólo en las células epidérmicas normales y hasta un posterior estado de madurez, las células buliformes no acumulan sílice, lo que sugiere que cuando se desarrolla completamente la hoja, tales células comienzan a ser reservorios para un exceso de sílice.

DAVIES (1959) basándose en los caracteres epidérmicos, pretende la identificación mediante órganos vegetativos de un grupo de gramíneas forrajeras entre las que se encuentran: Festuca pratensis, Lolium perenne, Phleum pratense, Alopecurus pratensis, Nardus stricta, etc.. Sin embargo no consigue unos caracteres que diferencian totalmente a cada una de ellas, siendo muy difícil la distinción entre Lolium multiflorum, L. perenne y Festuca pratensis, indicando que estos caracteres deben tener un uso limitado en plantas sin flor.

PRAT (1960) hace una recopilación de todos los trabajos realizados desde 30 años atrás por diversos especialistas del mundo que han trabajado en disciplinas tan diferentes como la sistemática, anatomía, histología, citogenética, etc., gracias a los cuales se ha conseguido que la fisionomía de la familia vegetal más importante para la vida humana se precise poco a poco. Indica que "une classification naturelle de la famille apparait déjá nettement" y expone una serie de pasos a seguir con el fin de aclarar todos aquellos aspectos desconocidos o dudosos que hacen posible una total comprensión del conjunto de la familia. Para ello recomienda un metódico análisis en aquellos grupos donde los conocimientos no son totales.

METCALFE (1960) realiza un excelente trabajo sobre la anatomía de esta familia; su interés se basa en el estudio de la micromorfología de los órganos vegetativos, para lo que describe cada uno de los elementos tanto anatómicos como histológicos, establece sus límites y tipología y posteriormente va describiendo los distintos táxones estudiados.

El autor comenta como la superficie adaxial de la hoja posee un mayor número de estomas y la capacidad que tienen las

hojas con costillas adaxiales para enrollarse. Este es un carácter que parece haber surgido como respuesta a condiciones ecológicas; por esta razón hojas de este tipo se hallan en grupos -- sin afinidades taxonómicas. La responsabilidad de este enrollamiento de la hoja se atribuyó a las células buliformes (DUVAL-JOUVE, 1875; PHILIPSON, 1937) denominadas también como células visagra o células motor. METCALFE (l.c.) pone en duda esta función en base a lo poco desarrolladas que están dichas células en especies como Ammophila arenaria, en comparación con otras que sin poseer hojas enrolladas tienen las células buliformes mucho más desarrolladas.

BROWN & JOHNSON (1962) realizan una descripción detallada de los estomas de las gramíneas.

PRAT & VIGNAL (1968) hacen una breve descripción de los tipos de células de la epidermis de gramíneas y buscan las relaciones de las subfamilias y tribus basándose en la estructura de la misma. Hacen especial incapié en aquellos grupos cuyos límites han sido muy artificiales al estar basados en caracteres morfológicos de pura convergencia como son la tribu Chlorideae o la Zoysieae y destacan la importancia que tienen para diferenciar géneros próximos o especies, el modo de distribución de los diferentes elementos epidérmicos, así como la gradación en la distribución de los elementos epidérmicos sobre las diversas hojas de un mismo tallo. Igualmente destacan la importancia de estos métodos de análisis epidérmico, al ofrecer numerosas aplicaciones prácticas que permitan la identificación de materiales fragmentarios incluso aplicados a la paleontología.

Como hemos evidenciado son muchos los trabajos que sobre anatomía de gramíneas se han realizado, aunque actualmente

las investigaciones tienden a profundizar más sobre un determinado grupo, realizándose estudios taxonómicos amplios sobre los diversos géneros que constituyen esta familia; en esta línea se enmarcan numerosos trabajos, entre los que destacamos PAUNERO (1941, 1945, 1949, etc.), VALDES BERMEJO (1973), ROMERO ZARCO (1934), etc..

Algunas especies del género Agrostis han sido analizadas desde el punto de vista anatómico e histológico por diversos autores; ya PÉE-LASY (1898) estudió la hoja de Agrostis canina y A.alba en corte transverso, incluyéndolas en el grupo segundo de su clasificación en base a sus costillas muy marcadas y mayor número de estomas en la cara adaxial, así como por poseer células motrices (buliformes) muy desarrolladas. Sin embargo, esta clasificación, como ya comentamos anteriormente, no es válida al reunir especies de géneros muy dispares y sin demasiadas afinidades.

PHILIPSON (1937) realiza una revisión de las especies británicas del género Agrostis estudiando: A.setacea, A.canina var.fascicularis, A.canina var.arida, A.tenuis var.hispida, A.gigantea var.dispar, A.stolonifera var.stolonifera y A.stolonifera var.palustris.

La anatomía foliar es más complicada y el desarrollo de los renuevos se asemeja al existente en el género Descampsia (PHILIPSON, 1935). A.setacea posee generalmente tres nervios y en ocasiones hasta 5; ningún haz acaba en la lígula, todos continúan en la lámina de la hoja, pudiendo existir nervios adicionales. La sección transversal de la lámina es prácticamente la misma en todas las especies. La superficie abaxial es más o menos plana pero la adaxial está surcada por donde corren los nervios

que posee pilares de esclerénquima junto a los haces que en ocasiones une las dos epidermis. Los estomas siempre están presentes en series longitudinales y en mayor número en la superficie adaxial.

Con todos los caracteres tabulados, PHILIPSON (1937) - diferencia por el corte transverso a A.setacea del resto. A.stolonifera presenta mayor número de estomas en la superficie inferior que A.canina siendo en esta última los valles más profundos. Indica que, a excepción de A.setacea, la anatomía de la hoja no tiene ninguna importancia taxonómica. A.tenuis y A.gigantea poseen escamas en los rizomas cortas y obtusas, mientras que en A.canina son largas y agudas.

La epidermis de la lámina de la hoja es semejante a la del tallo, pero en ella las células anchas no se encuentran alternando con las pequeñas. Los estomas y los aculeos son más frecuentes en la epidermis superior.

La vaina de la hoja presenta una epidermis que se asemeja a la de la hoja en su superficie inferior. La lígula por la superficie externa posee numerosos dientes curvados a partir de células cortas.

PHILIPSON (l.c.) después de realizar todo este estudio concluye "that this means of investigation is totally inadequate as a means of taxonomic identification".

PAUNERO, que ha realizado numerosos trabajos en diversos géneros de gramíneas, en 1947 hace un estudio de las especies españolas del género Agrostis utilizando como un buen carácter para la separación de táxones próximos, el corte transversal de

la lámina foliar en las hojas radicales, en base a la existencia y distribución de espinas o pelos en la superficie de la epidermis, forma y tamaño de los valles y costillas, existencia y distribución del esclerénquima y número de células buliformes. Así delimita a A.nevadensis de A.rupestris, por presentar la primera la superficie de la epidermis externa reforzada en toda su longitud. A.delicatula la separa de A.nebulosa y A.reuteri por poseer un elevado número de células buliformes, márgenes de la hoja callosos, costillas muy poco prominentes, etc..

METCALFE (1960) hace un estudio detallado de la anatomía de A.semiverticilata (= Polypogon viridis) y A.stolonifera var. palustris y recoge la información dada por otros autores en A.canina, A.gigantea, A.stolonifera var. stolonifera y A.tenuis.

BJORKMAN (1960) no realiza un estudio profundo de la anatomía, pero al referirse a A.rupestris, estudia los tamaños estomáticos, comprobando que están en relación con los distintos niveles de ploidía encontrados en esta especie. Corroboro para A.nevadensis el carácter anatómico que ya descubriera PAUNERO (1947) y que separaba a esta especie de A.rupestris. Sin embargo sí realiza un estudio muy detallado en la epidermis de la lema de las 118 especies estudiadas, observando que las paredes de estas células epidérmicas presentan unos reforzamientos a modo de costillas en el interior de su pared que dan la sensación de tratarse de una "malla calada". Este término se debe al sueco VESTERGRÉN que revisó el material de Agrostis del Departamento de Botánica del Naturhistoriska Riksmuseet de Estocolmo y cuyos pliegos conservan anotaciones de esta malla epidérmica que denomina "Trichodium nät" y aprecia que esta estructura está presente en aquellas especies con palea corta. PAUNERO (1953) también hace referencia a esta estructura pero no llega a ninguna -

conclusión taxonómica. BJORKMAN (l.c.) sí estudia su estructura anatómica y su significado taxonómico y muestra que la presencia o ausencia de red de *Trichodium* parece ser un carácter muy importante en la subdivisión del género. Las especies con pálea corta tienen siempre muy bien desarrollada la red de *Trichodium*, y se incluyen en la sección *Trichodium* (Michx) Trin., mientras que las referidas a la sección *Vilfa* (Adans.) Roem. & Schult. con paleas $1/3$ o más de la longitud de la lema carecen o tienen de forma fragmentaria la red de *Trichodium*. BJORKMAN (1960:32) divide a las 118 especies investigadas en 4 grupos principales según el desarrollo de la red de *Trichodium*.

- 1.- malla completamente desarrollada a través de toda su superficie.
- 2.- malla solo fragmentariamente desarrollada.
- 3.- sin desarrollarse la malla pero con una tendencia a presentarla en los márgenes laterales.
- 4.- enteramente sin malla.

BURDUJA & TOMA (1966) realizan un estudio anatómico en las hojas de *A. tenuis* Sibth; para ello efectúan una serie de medidas de profundidad en los valles, tamaño, longitud y anchura de las costillas, etc. y destacan que el tamaño de los valles alcanza $1/3-1/4$ del grosor total. La epidermis adaxial posee células desiguales, 1-2 bandas de estomas y (3)-4 células buliforas; en las costillas existen pelos cortos y, en su epidermis abaxial donde llega el esclerénquima, las células son de paredes más engrosadas y un poco más pequeñas. Las células del clorénquima son isodiamétricas; los nervios medios están unidos por bandas de esclerénquima continuo y en los nervios secundarios pueden formar acúmulos independientes de los haces, tanto en la ca

ra abaxial como en la adaxial. Estudiando las de las hojas superiores de renuevos jóvenes, observa que presentan una serie de variantes con relación a la distribución del esclerénquima y de más elementos anatómicos.

WIDEN (1971) no realiza un estudio de la anatomía foliar como tal, aunque sí hace mención de los diferentes tamaños alcanzados por los estomas de acuerdo con los distintos niveles de ploidía. Para ello utiliza la segunda hoja del tallo en material fresco y de los datos obtenidos realiza un histograma donde se aprecian las variaciones producidas. Este autor se centra sobre todo en la histología de las lemas; así indica la existencia sobre la superficie lematal, de unos pelos de tamaño muy reducido con las bases hinchadas que gradualmente se estrechan en el ápice, proyectándose por encima de la superficie de la lema. Estos elementos fueron observados por LEERS (1775), PHILIPSON (1937) los denomina "asperities", BJORKMAN (1960) "scabrities" y METCALFE (1960) usa el término "prickle-hairs" que nosotros traducimos como acúleos; la densidad de éstos varía de unas especies a otras y WIDEN (l.c.) distingue entre A.canina, A.mertensii, A.pourretii y A.stricta que poseen lema con acúleos densos, mientras que en A.capillaris, A.clavata, A.gigantea y A.stolonifera son escasos o ausentes, siendo esta última especie la que manifiesta mayor densidad. Según WIDEN (l.c.) los híbridos son intermedios respecto a este carácter.

WIDEN (l.c.) hace una clasificación diferente a la de BJORKMAN (1960) en relación a la red de "Trichodium", considerando siete estados diferentes en el desarrollo de dicha red.

M A T E R I A L Y M E T O D O S

Existen numerosos métodos para la obtención de secciones transversas en la hoja o de superficies epidérmicas. Hemos utilizado aquéllos métodos que nos parecieron más efectivos.

A.- SECCION TRANSVERSAL DE LA LAMINA FOLIAR

Para la obtención de las secciones transversas de la lámina de la hoja se ha utilizado el siguiente método:

- El material fresco es introducido en FAA durante un mínimo de 48 horas, pero puede permanecer en la mezcla indefinidamente hasta que necesitemos usarlo.
- Después de la fijación se lava el material en agua.
- Las piezas seleccionadas son transferidas a ácido fluorhídrico del 5-10 % durante 16 a 24 horas; esta operación elimina la sílice.
- Se lava en agua durante 6 horas y se transfiere a una serie de alcoholes para que se produzca la deshidratación del material.

Alcohol 30%1 hora
 Alcohol 50%1 hora
 Alcohol 90%1 hora
 Alcohol absoluto.....1 hora

- Seguidamente se vuelve a transferir a Alcohol absoluto durante otra hora y posteriormente a una mezcla 1:1 de alcohol:xilol, durante 45 minutos. Antes de realizar el siguiente paso se introduce xilol puro en una estufa a 60°-70°, una mezcla de xilol:parafina 1:1 y parafina pura.
- El paso siguiente sería la introducción del material en xilol puro caliente durante media hora
- Posteriormente se transfiere a la mezcla xilol:parafina 1:1 durante 45 minutos, parafina pura 8 horas y por último se vuelve a sumergir en parafina pura durante otras 8 horas.

Para la inclusión hemos utilizado un recipiente compartimentado (como el que se utiliza para hacer cubitos de hielo) y en cada uno de los espacios hemos introducido una tira de papel donde se indican los datos de la muestra, se introduce el material cuidando de que las hojas queden espaciadas y se espera al enfriado total de la parafina, dejando reposar el material durante una noche y posteriormente se pone en el frigorífico.

El siguiente paso consiste en el tallado de los bloques, se monta sobre la platina del microtomo y se obtienen los cortes seriados.

Los cortes se montan sobre el porta con gliceroalbúmina que consiste en la mezcla de una clara de huevo con la misma cantidad de glicerina, añadiendosele un poco de fenol cristali-

zado para que no se corrompa.

La gliceroalbúmina se unta con el dedo sobre el porta-objetos, que se introduce en agua templada donde previamente hemos puesto los cortes que se estiran y aplanan, se "pescan" dichos cortes y se deja secar totalmente. Después de 24 horas se puede realizar la tinción.

Hemos utilizado una doble tinción con Safranina-verde.

En primer lugar y para eliminar la parafina de los cortes se introduce el porta en xilol durante 15-20 minutos y se trasfiere a la siguiente serie:

Xilol:alcohol 1:1 durante 1 minuto
 Alcohol absoluto1 minuto
 Alcohol 95º1 minuto
 Alcohol 70º1 minuto
 Alcohol 50º1 minuto
 Alcohol 30º1 minuto

Se lava con agua destilada y se introduce en Safranina-o-acuosa de un pH=10,6 durante 30 minutos.

Se vuelve a lavar con agua destilada y se introduce en la siguiente serie de alcoholes

Alcohol 30º15 segundos
 Alcohol 50º15 segundos
 Alcohol 70º15 segundos

Se introduce en verde fijo durante 2 minutos al 0,2% en alcohol de 95º, se transfiere a alcohol absoluto durante 1 minuto, aclarando con xilol y se monta posteriormente en Euparal.

Las preparaciones, así realizadas son conservadas indefinidamente.

Cuando se conoce bien la disposición de cada uno de -- los elementos, no es necesario realizar esta complicada y larga técnica. Basta por tanto, sumergir las hojas en KOH al 40% duran_ te unos minutos y a mano alzada realizar sucesivos cortes. Sobre ellos se pone una gota de Safranina muy diluida y previa coloca_ ción del cubre se observa al microscopio. Este método tan rápi_ do tiene la dificultad de que no pueden conservarse dichos cor_ tes, cuya duración es de unas semanas si previamente los hemos bordeado con laca de uñas.

B.- EPIDERMIS DE LAS HOJAS DE LOS RENEVOS

Para la obtención de las porciones de epidermis hemos seguido el método de BORRIL (1961) sobre material fresco o fi-- jado en el campo con FAA que es una mezcla de:

Alcohol etílico	90 cc
Ac. acético glacial	5 cc
Formalina comercial	5 cc

Las hojas maduras se fijan por inmersión durante 5 mi- nutos en agua hirviendo; seguidamente se decoloran con alcohol del 70% en ebullición, aclarando con ácido láctico en caliente y finalmente a ácido láctico frío.

Cuando los ejemplares estan secos se les da un trata-- miento preliminar remojando la hoja en agua con un agente humi- ficador y el período con ácido láctico es más largo. Nosotros - hemos obtenido buenos resultados con un tratamiento preliminar en KOH al 40% y posterior transvase al ácido láctico en caliente.

Cuando se realiza satisfactoriamente el aclarado y re- blandecimiento, se toma la hoja situándola sobre un azulejo con la superficie adaxial hacia abajo y todo el tejido excepto la -

epidermis superior se raspa con un escarpelo.

Como resultado obtenemos las células de la epidermis - invertidas, se colocan en azul de algodón para teñir las células y papilas y en Sudán III para teñir las células suberosas, y se monta en ácido láctico. Las piezas de la epidermis así tratadas se mantienen al menos 6 meses. La técnica muestra claramente to dos los elementos epidérmicos.

Se utiliza la segunda hoja superior del tallo y la segunda hoja inferior de los renuevos estériles, realizándose las observaciones en la zona media de la lámina.

HILU & RANDALL (1984) utilizan una técnica muy simple y rápida que nos ha dado excelentes resultados, a la que hemos introducido algunas variaciones. El único componente utilizado es "laca de uñas". Sobre un porta se extiende una capa de laca de uñas y sobre ella se situa la hoja por su cara abaxial procurando que esté bien extendida, las hojas se pueden introducir previamente en KOH durante 1 hora. Una vez extendida la hoja so bre el porta se le añade una capa de laca de uñas directamente sobre la superficie adaxial y se deja reposar el material hasta su completo secado. En material fresco o de Herbario debe dejar se reposar de 2 a 4 horas. Si está sumergido en KOH habrá que - escurrir el material y el tiempo de secado aumenta en una hora aproximadamente.

Una vez secada la capa de laca de uñas, se procede a - su separación de la hoja, para ello con un escarpelo se levanta una porción de la laca y posteriormente con unas pinzas se tira de esta capa y se desprende totalmente, montándose a continuación sobre un porta con la superficie más externa hacia abajo y se le coloca un cubreobjetos que se fija con laca de uñas, teniendo - cuidado que no invada la zona ocupada por la muestra, en ese ca

so se disolvería toda la impresión de la hoja. Así mismo, en el porta donde realizamos el proceso, si retiramos cuidadosamente la hoja obtendremos la impresión de la cara abaxial sobre dicho porta, y fijando un cubre objetos sobre él se puede observar perfectamente la distribución de los elementos epidérmicos abaxiales.

Este rápido método nos ha proporcionado excelentes resultados, ya que se trata de un molde perfecto de la epidermis, donde aparecen incluso los pelos o espinas. Hemos constatado -- así mismo que las medidas realizadas sobre algunos elementos epidérmicos como estomas no sufren variación alguna con este segundo método.

El material así preparado tiene una duración indefinida y puede mantenerse largo tiempo. Así mismo, este método permite utilizar ejemplares de Herbario sin causar daños a los mismos, ya que la impresión puede realizarse directamente sobre la hoja unida al ejemplar.

La terminología empleada en la descripción de la epidermis de las especies de Agrostis estudiadas es en líneas generales la ideada por PRAT (1932, 1960) con ligeras modificaciones que se especifican en la figura 60, para una mayor facilidad en la lectura de los resultados, dicha figura aparece en doble página y puede ser desplegada.

C.- EPIDERMIS DE LA LEMA

Para su observación (WIDEN, 1971) se sumergen las lemas en alcohol absoluto durante unos segundos y se montan en Euparal, pudiéndose preparar grandes cantidades de muestras en poco tiempo lo que hace que las observaciones se hagan muy rutinarias.

La observación de la red de "Trichodium" se ha realizado en la mitad basal de la lema; existen 7 tipos diferentes (según WIDEN, l.c.):

- I. Red de "Trichodium" plenamente desarrollada con espesamientos transversales a modo de costillas, tan anchos como, o más que la parte no espesada de la pared celular de las células epidérmicas.
- II. Red de "Trichodium" plenamente desarrollada, pero - con espesamientos transversales $2/3-1/2$ de la anchura de la porción de pared no espesada.
- III. Red de "Trichodium" plenamente desarrollada con espesamientos transversales $1-1/5$ de la anchura de la porción de pared no engrosada.
- IV. Red de "Trichodium" fragmentaria con algunos espesamientos transversales completos y otros que no se extienden a través de toda la célula.
- V. Red de "Trichodium" muy fragmentaria. La mayoría de los espesamientos transversales son visibles cerca de las paredes laterales de la célula, pero desaparecen o llegan a ser muy débiles hacia la mitad de las paredes celulares superiores.
- VI. Red de "Trichodium" no desarrollada, pero con tendencia hacia una red incipiente manifiesta por espesamientos transversales cerca de las paredes laterales de la célula.
- VII. Red de "Trichodium" no desarrollada con los espesamientos transversales totalmente ausentes.

En este capítulo no se incluye el material estudiado, ya que ha sido muy numeroso, habiéndose analizado todos los casos que podían ofrecer alguna duda, aparte del muestreo habitual en las poblaciones típicas de cada taxon.

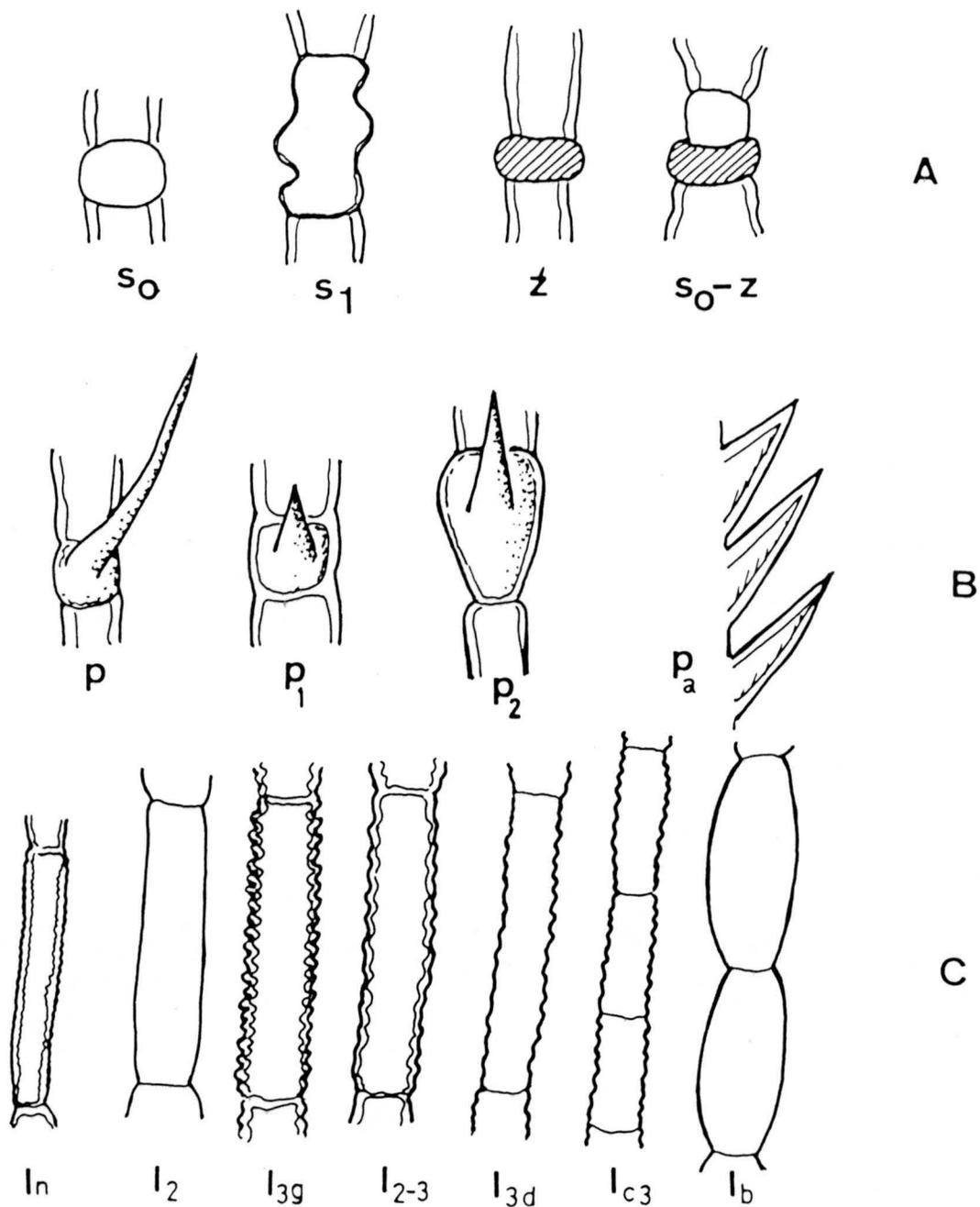


Figura 60.- Elementos epidérmicos en la lámina foliar de las especies de *Agrostis* L. A, células cortas: s_0 , célula silíceica redondeada; s_1 , célula silíceica de bordes ondulados; z , célula suberosa; s_0-z , células silico-suberosas. B, células exodérmicas: P , pelos; P_1 , acúleos de tamaño reducido; P_2 , acúleos; P_a , acúleos muy angulosos del borde de las hojas. C, células largas: l_n , células costales; l_2 , células de paredes lisas y delgadas; l_{3g} , células de paredes gruesas muy rizadas; l_{2-3} , células de paredes intermedias entre l_2 y l_{3g} ; l_{3d} , células de paredes rizadas y delgadas; l_{c3} , células de menor longitud con paredes rizadas y delgadas; l_b , células buliformes.

R E S U L T A D O S

A.- SECCIONES TRANSVERSAS DE LAS LAMINAS DE LAS HOJAS

A.canina L.

Sección de la hoja plana o carinada, con un número de nervios de 6-14 (fig. 61,A).

La cara adaxial presenta una clara diferencia en costillas y valles; aquellas redondeadas y con una anchura aproximadamente 1-1 1/2 veces la profundidad del valle que oscila entre 2/3-1/2 del espesor de la hoja. Ambas caras se encuentran ornamentadas por acúleos que son más abundantes en la adaxial.

Las células buliformes aparecen en número de 4-8, de tamaño similar aunque las centrales son ligeramente mayores.

El esclerénquima se dispone formando islotes adaxiales y abaxiales y en el nervio central, así como en algunos primarios, se pone en contacto con los haces vasculares. El grosor de los islotes disminuye en las hojas de los renuevos, donde se puede encontrar incluso el nervio central sin formar bandas continuas (fig. 61,B).

A.hesperica Romero, Blanca & Morales.

Sección de la hoja carinada o plana con hasta 17 nervios (fig. 61,C).

La cara adaxial posee una amplia diferenciación en costillas y valles cuya profundidad es de 1/2 del grosor total de la hoja siendo las costillas tan anchas como la misma con un perfil redondeado. Ambas superficies se encuentran diversamente aculeoladas.

Células buliformes en número de 4-5 (-7) diferenciándose del resto de la epidermis (fig.61 ,D).

El esclerénquima se encuentra en islotes aislados junto a la epidermis de ambas caras a nivel de los nervios, en los -- principales constituye pilares continuos que ponen en contacto - ambas superficies de la hoja (fig.61 ,D).

A.tileni Nieto Feliner & Castroviejo

Sección de la lámina carinada muy cerrada (fig. 62,A-B), con número variable de haces vasculares (5-10).

Ambas caras son sinuosas. La abaxial con ondulaciones pequeñas originando costillas tanto a nivel de los haces vasculares como en la zona internerval; su epidermis se encuentra ornamentada por abundantes acúleos de pequeño tamaño. La adaxial -- presenta una clara diferenciación en costillas y surcos, los -- cuales son muy estrechos y profundos alrededor de 1/2 del espesor total de la hoja, las costillas redondeadas y tan anchas como la profundidad del valle, estando aculeoladas aunque dichos acúleos son de tamaño mayor y presentan menor número que en la cara abaxial (fig. 62,B).

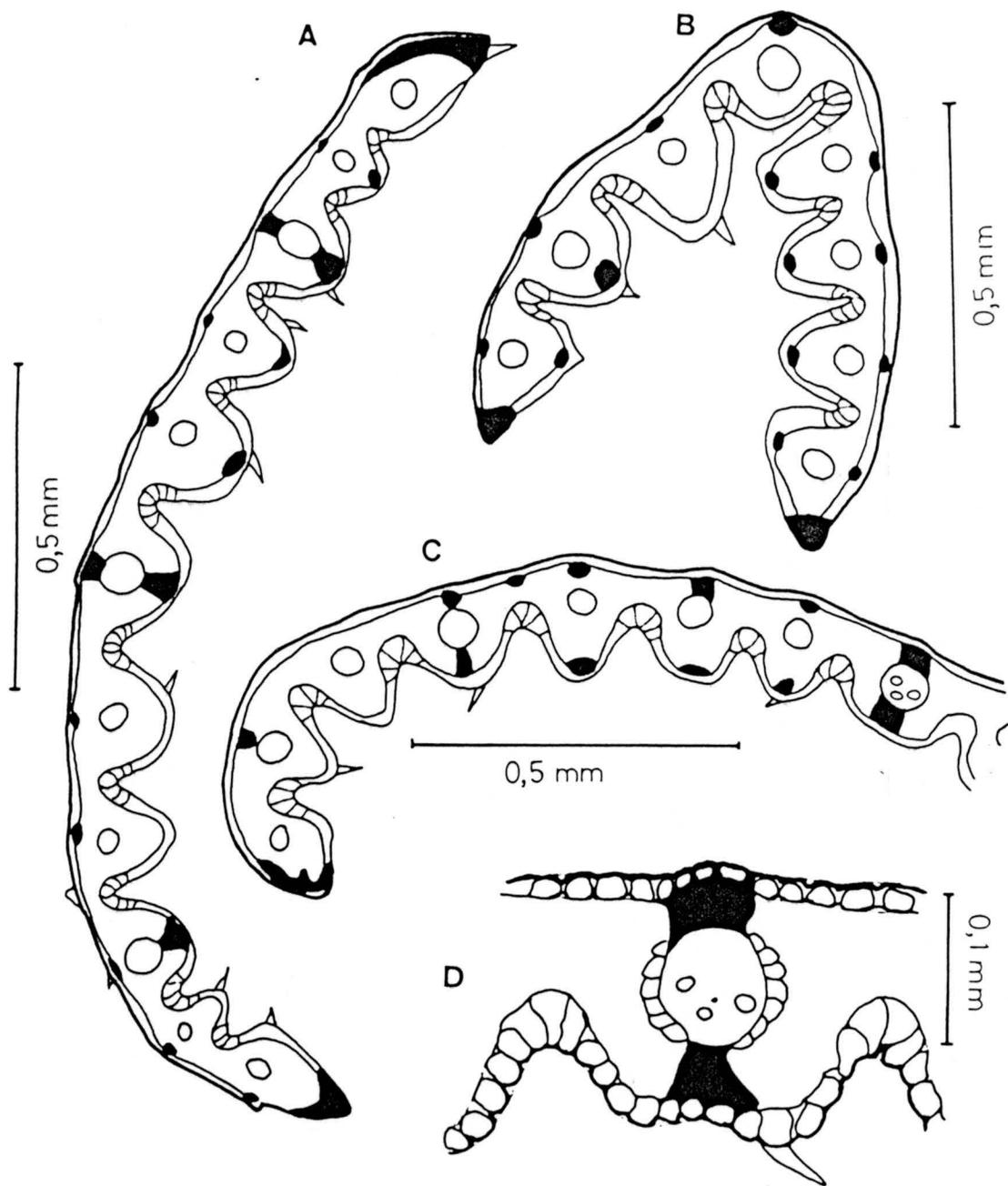


Figura 61.- Secciones transversales de la lámina de las hojas de:
 A,B A. canina; A,D A. hesperica

Las células buliformes aparecen en número de 3-4 no --- siendo diferenciables, en la mayoría de los casos, del resto de células epidérmicas.

El esclerénquima aparece formando islotes en las costillas que son más pequeños en la cara abaxial, siendo muy abundante en el nervio central de las hojas de los renuevos donde queda unido al haz vascular (fig. 62, A); así mismo en dichas hojas es menos abundante el esclerénquima en la cara abaxial apareciendo generalmente a nivel de los haces vasculares. Los bordes de la lámina se encuentran reforzados por dicho esclerénquima en proporción variable.

A. rupestris All.

Sección de la hoja carinada, con un número de haces -- vasculares que oscila de 7-12 (fig. 62, C).

La cara abaxial es plana, apareciendo costillas muy poco marcadas; su epidermis puede encontrarse provista de acúleos. La adaxial presenta una clara diferencia entre costillas y valles mucho más marcada en las hojas del tallo que en los renuevos (fig. 62, D), las costillas son redondeadas aproximadamente 1 1/2 veces tan anchas como la profundidad de los valles que -- ocupan más de la mitad del espesor total de la hoja. En los renuevos (fig. 62, D) las costillas son 2-2 1/2 veces tan anchas -- como la profundidad del valle que ocupa 1 -1/3 del espesor total. La superficie adaxial presenta un número variable de acúleos sobre las costillas.

Las células buliformes aparecen en número de 3-5 diferenciándose del resto de las células epidérmicas.

El esclerénquima es poco abundante, forma generalmente

islotes aislados en la cara abaxial, siendo muy raros en la adaxial; siempre aparece a nivel costal y en algunas ocasiones forma pilares hasta los haces vasculares.

A.nevadensis Boiss.

Sección de la hoja carinada, con un número de haces vasculares que oscila de 7-10 (fig. 62 ,E).

La cara abaxial es plana con la superficie epidérmica reforzada como ya indicó PAUNERO (1947) aunque en la hoja del tallo este reforzamiento es más delgado; toda su superficie se encuentra ornamentada con pequeños acúleos. En la cara adaxial las costillas son anchas y redondeadas con largos acúleos y cortos pelos unicelulares; las costillas son 1 1/2-2 veces tan anchas como la profundidad del surco que es 1/3 del espesor total de la hoja.

Las células buliformes aparecen en número de 3-4, sólo distinguibles del resto de las células epidérmicas en los surcos de los haces primarios.

El esclerénquima se dispone en islotes aislados salvo en el nervio central donde se une al haz vascular por la parte dorsal. En las hojas caulinares el esclerénquima puede alcanzar un mayor número de haces vasculares, aunque lo hace mediante estrechos puentes de 1 ó 2 células.

A.curtisii Kerquelen

Sección de la hoja casi circular o canaliculado-convoluta con un número de haces vasculares que varía de 7-8 en las hojas caulinares (fig. 63,A) y de 4-6 en la de los renuevos (fig. 63,B).

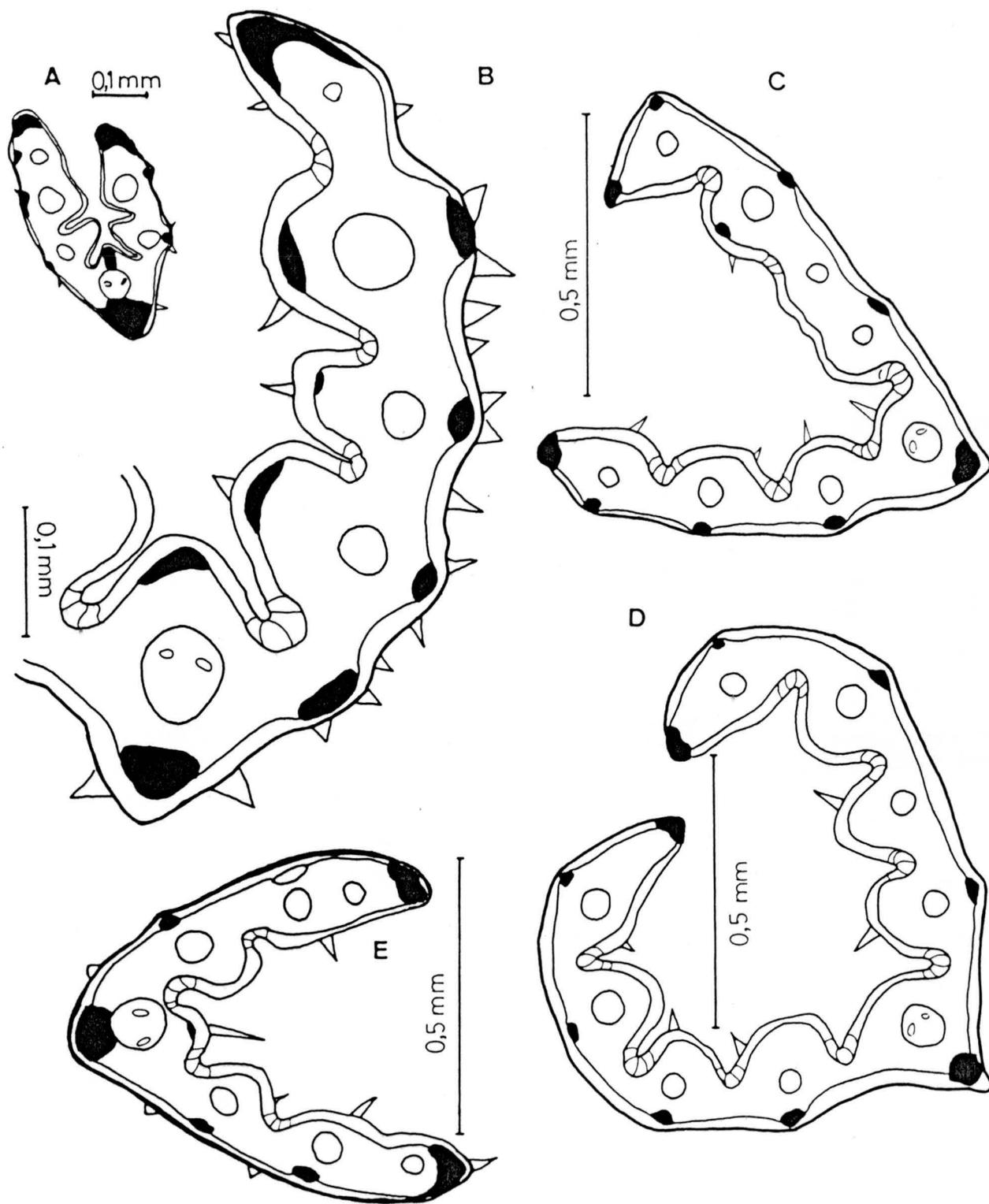


Figura 62.- Secciones transversales de la lámina de las hojas de:
 A,B *A.tileni*; C,D *A.rupestris*; E *A.nevadensis*

PHILIPSON (1937) y PAUNERO (1947) han puesto en evidencia la estructura peculiar de la hoja de esta especie.

En toda la cara abaxial presenta una epidermis algo -- irregular por la enorme cantidad de pequeños acúleos, lo que le da una gran aspereza.

La cara adaxial presenta un sólo surco en las hojas de los renuevos (fig. 63,B), mientras que en las caulinares sí existe una pequeña diferenciación (fig. 63,A); dicha superficie se encuentra ornamentada por acúleos de mayor tamaño también abundantes. La hoja es muy gruesa en comparación con su diámetro (c. 0,3 mm.) y la profundidad de los surcos en las caulinares es pequeña.

Las células buliformes no se presentan en la hoja del renuevo, mientras que en las caulinares aparecen 2-3 de pequeño tamaño en los surcos correspondientes al nervio central.

El esclerénquima se encuentra distribuido formando una capa continua en la cara abaxial de la hoja debajo de la epidermis, no apareciendo en la cara adaxial; nunca alcanza los haces vasculares.

A.alpina Scop.

Sección de la lámina carinada y conduplicada, con un número de haces vasculares alrededor de 7 (fig. 63,C).

Tanto en la cara abaxial como adaxial presentan costillas y surcos. Las costillas abaxiales son muy pequeñas y aparecen a nivel de los haces y entre ellos; toda la superficie abaxial se encuentra ornamentada por cortos acúleos que nacen de las zonas laterales de las costillas (fig. 63,D). La cara adaxial posee las costillas redondeadas casi tan anchas como la profundid

dad de los surcos que son estrechos y ocupan $2/3$ del espesor total de la hoja; su superficie epidérmica posee acúleos o pelos cortos.

Las células buliformes aparecen en número de 3 y no son de tamaño diferente al resto de las células epidérmicas.

El esclerénquima se dispone en las costillas formando islotes que son de menor tamaño y más numerosos en la cara abaxial. Los haces no se encuentran conectados por dicho esclerénquima.

A.schleicheri Jordan & Verlot

Su sección transversa es muy similar a la de *A.alpina* lo que llevó a PAUNERO (1947) a incluirla en dicha especie.

De un estudio detallado hemos podido obtener algunas diferencias; así las costillas adaxiales son más anchas y redondeadas, de $2\ 1/2$ -3 veces tan anchas como la profundidad de los valles que ocupan aproximadamente $2/3$ - $3/4$ del espesor total de la hoja (fig. 63, E). La superficie epidérmica abaxial posee acúleos en menor cantidad que *A.alpina*, variando este carácter de unas poblaciones a otras.

Las células buliformes aparecen en número de 3-4 siendo muy similares a las de *A.alpina*.

El esclerénquima (fig. 63, F) aparece formando islotes pequeños en la cara externa de la lámina, estando ausente o siendo muy pequeños y fragmentarios los de la interna.

A.schraderiana Becherer

Sección de la hoja plana, con un número de nervios de

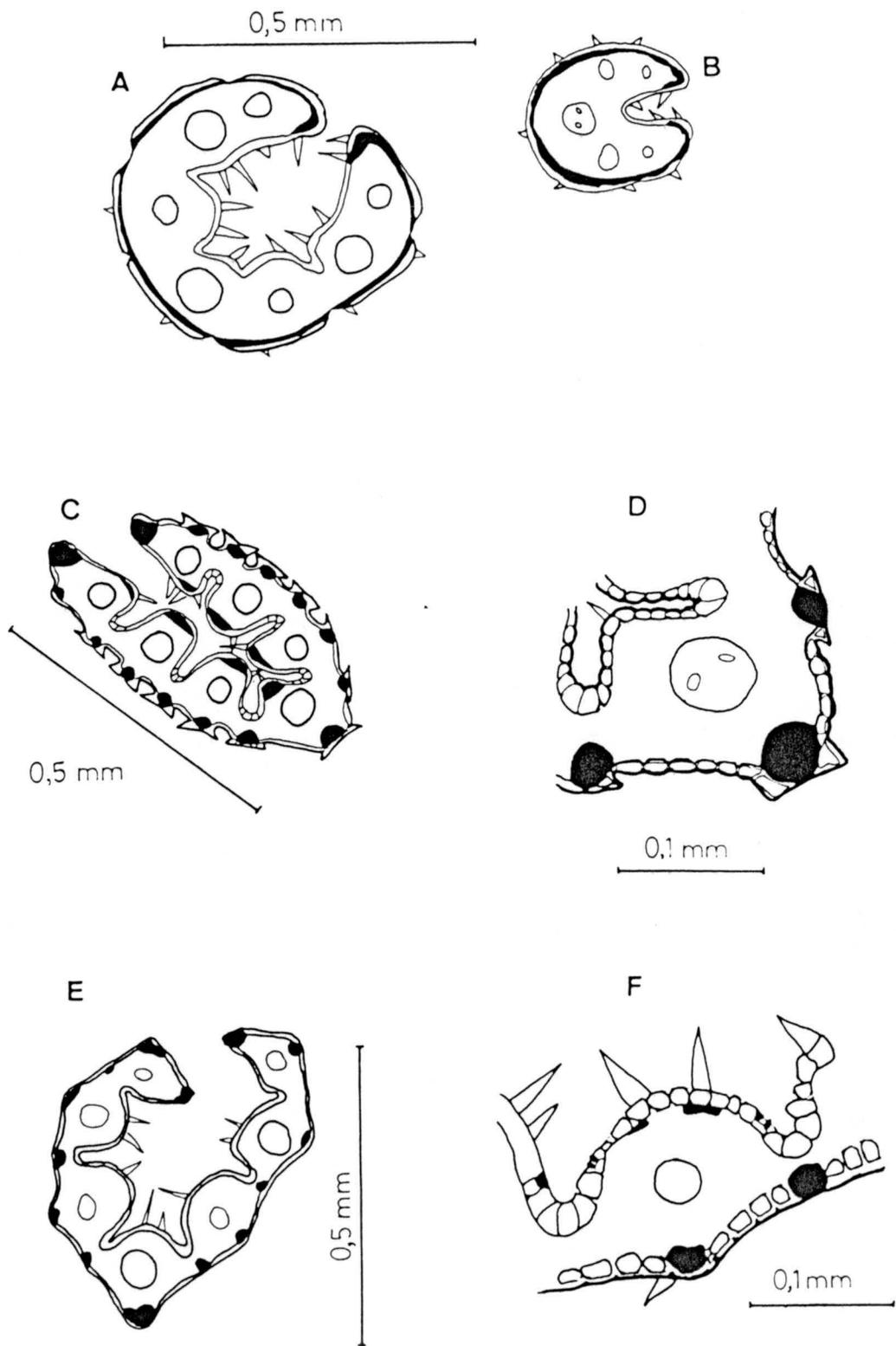


Figura 63.- Secciones transversales de la lámina de las hojas de:
 A,B *A.curtisii*; C,D *A.alpina*; E,F *A.schleicheri*

9-15 (fig. 64 ,A).

Las costillas, que son anchas, no solo aparecen en la cara adaxial sino también en la abaxial aunque algo menos marcadas; en ambas superficies aparecen acúleos con distribución - variada.

Las células buliformes aparecen en número de 3-5 aunque normalmente son 4; el gran tamaño de estas células y el pequeño espesor de la hoja a nivel del valle hace que el surco adaxial parezca de mayor profundidad (fig. 64,B).

El esclerénquima aparece formando columnas continuas - tanto en el nervio principal como en los primarios, aunque en los más pequeños solo se dispone en islotes pegados a la epidermis.

A.stolonifera L.

Especie morfológicamente muy variable y de gran amplitud ecológica, lo que va a influir en la estructura interna de la hoja. Sección de la hoja plana o carinada muy abierta, con 8-25 nervios.

La cara abaxial se encuentra fuertemente diferenciada en valles y costillas, siendo la profundidad de estos $1/2-2/3$ del grosor total de la hoja y la anchura de las costillas es inferior a la profundidad de estos valles. La epidermis abaxial presenta una sección muy irregular en las var. stolonifera y var. pseudopungens (fig. 64 ,D), mientras en la var. scabriqlumis (fig. 64 ,C), la posee muy semejante a las ya estudiadas. La epidermis adaxial presenta acúleos, y en la var. pseudopungens pueden aparecer pelos de longitud variable.

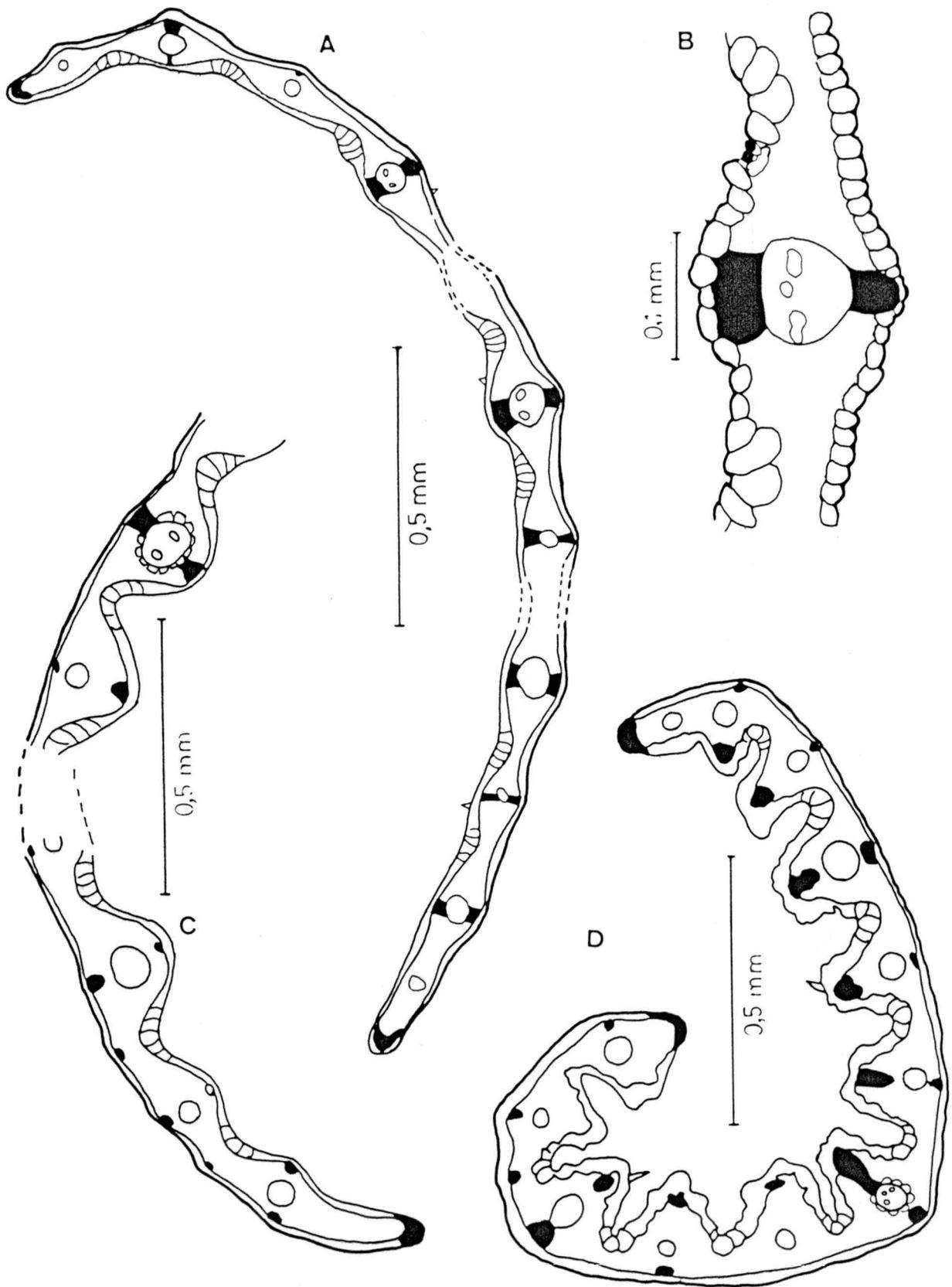


Figura 64.- Secciones transversales de la lámina de las hojas de:
 A,B *A. schradleriana*; C *A. stolonifera* var. *scabriglumis*;
 D *A. stolonifera* var. *stolonifera* y var. *pseudopungens*

Las células buliformes se presentan en número de 4-6 por valle y aunque PAUNERO (1947) indica en esta especie la existencia de células buliformes apenas diferenciables, esto ocurre -- así en las var. stolonifera y var. pseudopungens, pero no en la var. scabriglumis donde se distinguen algo del resto.

En las hojas de los renuevos el esclerénquima se dispone formando islotes de espesor pequeño en ambas caras tanto a nivel costal como en la cara abaxial a nivel internerval; en las -- hojas del tallo estos islotes de esclerénquima se encuentran más engrosados. De forma general a nivel de los nervios primarios, -- el esclerénquima puede constituir una columna continua, lo que -- es más corriente en las hojas del tallo y en la var. pseudopungens donde se forman amplias columnas.

A. capillaris L.

Sección de la hoja plana con 7-18 nervios (fig. 65,A).

Posee una diferenciación clara en costillas y valles, los cuales alcanzan una profundidad algo mayor que la mitad del grosor de la lámina; las costillas son redondeadas, de 2-2 1/2 veces más anchas que la profundidad del valle. La epidermis de ambas caras es muy regular existiendo solo acúleos de forma muy aislada.

Las células buliformes en número de (3-)4-6(-7) por valle, son grandes y destacables del resto de la epidermis (fig. 65,B), siendo siempre las hojas de los renuevos las que poseen menor número.

El esclerénquima se encuentra dispuesto en ambas caras formando islotes pequeños de nudos de células apareciendo en mayor número y tamaño en las hojas del tallo; en estas es mayor -- el número de pilares de esclerénquima que contactan con los ha-

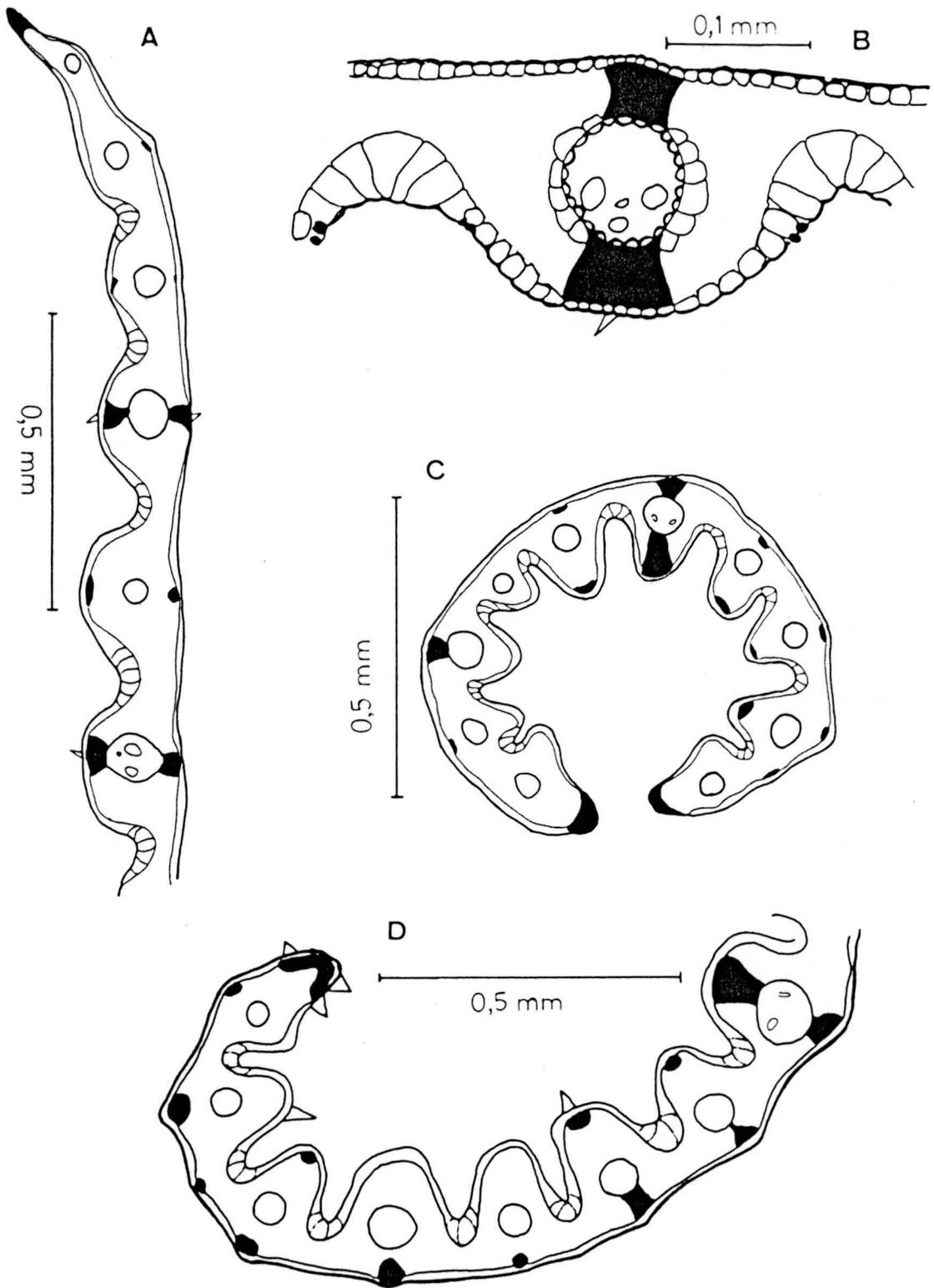


Figura 65.- Secciones transversales de la lámina de las hojas de:
 A,B *A. capillaris*; C,D *A. castellana*

ces.

A.castellana Boiss. & Reuter

La sección de la hoja es variada oscilando desde plana a canaliculado-convoluta (fig. 65,C); así mismo el número de haces varía mucho , de 7-15 aproximadamente.

La cara adaxial posee costillas redondeadas aunque estrechas de $2/3-1$ vez tan anchas como la profundidad de los valles que ocupan c. $1/2$ del grosor total de la hoja. Tanto esta superficie epidérmica como la abaxial presentan un mayor número de acúleos.

Las células buliformes se encuentran en número de (2)3-4 que pueden pasar desapercibidas en algunos casos.

El esclerénquima es abundante (fig. 65,D), a nivel de los haces conductores forma islotes tanto en la cara adaxial como abaxial, mientras que en los nervios principales se une a los haces conductores constituyendo columnas continuas.

A.pourretii Willd.

Hoja plana en sección transversa con un elevado número de haces vasculares (hasta 25; fig. 66,A).

La cara adaxial se encuentra diferenciada en valles y costillas siendo estas últimas redondeadas, tan anchas como la profundidad del valle que alcanza $1/2-1/3$ del espesor total de la lámina, siendo ligeramente mayores en las hojas de los renuevos. Ambas superficies se encuentran ornamentadas por acúleos, aunque los adaxiales poseen mayor tamaño.

Las células buliformes aparecen en número de 3-4 y no

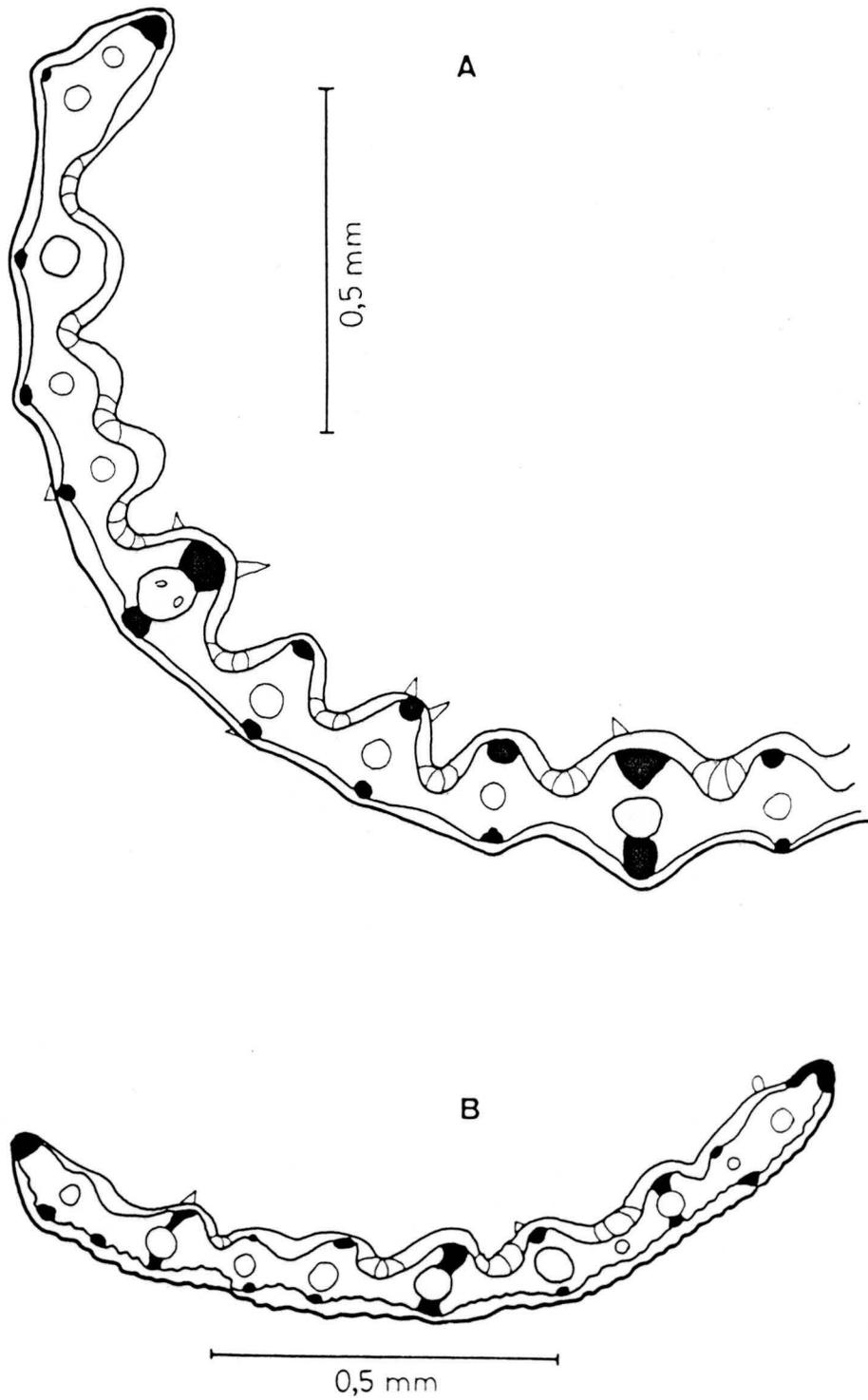


Figura 66.- Secciones transversales de la lámina de las hojas de:
A.pourreti; B. A.tenerrima

se diferencian del resto de las células salvo en los valles con tiguos a nervios principales.

El esclerénquima aparece tanto en el haz como en el en vez y los nervios primarios suelen poseer anchas columnas esclere renquimáticas que les ponen en contacto con ambas caras; el res to de esclerénquima aparece en islotes de 2-3 células

A.tenerima Trin.

Sección de la hoja plana con 8-12 nervios (fig. 66, B). Cara adaxial diferenciada en costillas y valles, donde estos al canzan 2/3 del grosor total de la hoja, las costillas anchas y redondeadas son morfológicamente muy variables, estando la epi dermis ornamentada por acúleos menos frecuentes en la superficie abaxial.

Las células buliformes se presentan en número de 3-4 - diferenciándose del resto en los valles de los nervios principa les.

El esclerénquima aparece de forma aislada tanto en la cara adaxial como en la abaxial, formando pequeños islotes, --- mientras que en los nervios principales constituye una columna continua que a veces es muy estrecha.

A.truncatula Parl.

Los dos táxones subespecíficos que se consideran poseen diferencias en el corte transverso de la hoja (KERGUELEN & VI-- VANT, 1975) por lo que se estudian separadamente.

subsp. truncatula

Hoja con sección canaliculada (fig. 67, A) a carinada (

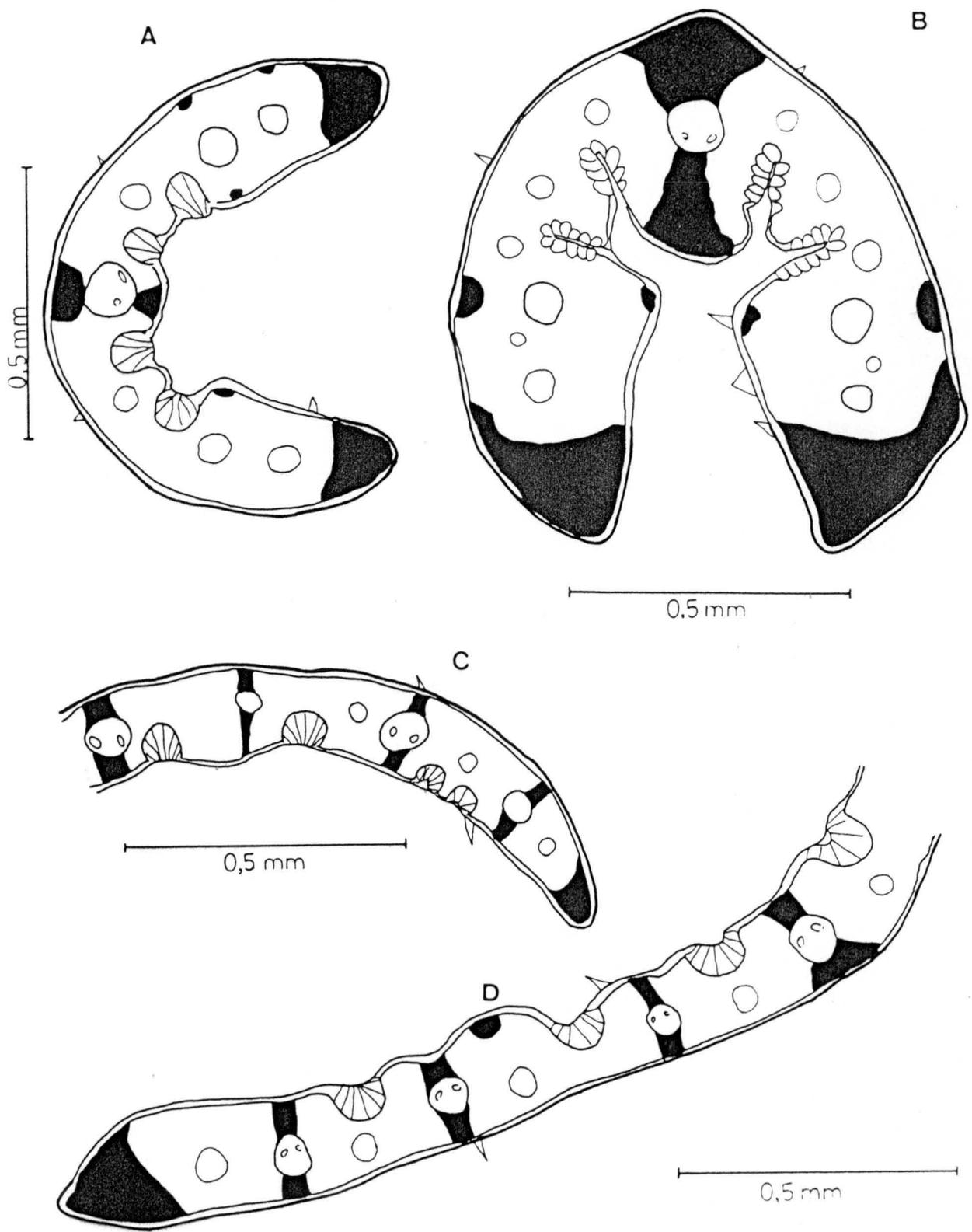


Figura 67.- Secciones transversales de la lámina de las hojas de:
 A,B *A. truncatula* subsp. *truncatula*; C,D *A. truncatula*
 subsp. *durieui*

fig.67 ,B), generalmente conduplicada, con 5-15 nervios.

La superficie adaxial se diferencia en costillas y valles solo en los nervios centrales; las costillas son redondeadas y los valles de una profundidad muy variable. Ambas superficies se encuentran ornamentadas por acúleos, los existentes en la cara abaxial son más pequeños y muy esparcidos.

Las células buliformes aparecen en número muy elevado, en paquetes a veces interrumpidos (KERGUELEN & VIVANT, 1975) y son muy diferenciables del resto de células epidérmicas.

Los bordes de la hoja presentan grandes reforzamientos de esclerénquima, y a nivel del nervio central una amplia columna del mismo que une las dos caras de la lámina; el resto de los nervios poseen islotes aislados en ambas caras.

subsp.durieui (Boiss. & Reuter ex Willk.) Ascherson & Graebner.

Las diferencias respecto a la subespecie tipo vienen dadas (fig.67 ,C-D) por un mayor número de nervios, menor grosor total de la hoja que es plana y disposición del esclerénquima - que forma columnas continuas poniendo en contacto ambas caras; dichas columnas aparecen en el nervio medio (con esclerénquima en menor cantidad que la subespecie tipo) y nervios principales, apareciendo de forma muy aislada formando islotes en las costillas.

A.reuteri Boiss.

Sección de la hoja plana con elevado número de nervios (15-20; fig. 68,A).

En la cara adaxial los valles ocupan alrededor de 1/2

del grosor total de la hoja, siendo las costillas redondeadas, tan anchas como la profundidad del valle. Ambas superficies se encuentran ornamentadas por acúleos que son más numerosas en -- la cara adaxial.

El número de células buliformes es de 3-4(-5) de tamaño medio y diferenciables del resto de células epidérmicas.

El esclerénquima aparece formando una columna en el nervio medio (fig. 68 ,B) y haces primarios, formando islotes en las costillas adaxiales; en la cara abaxial aparecen a nivel nerval e internerval.

A.nebulosa Boiss. & Reuter.

Sección de las hojas plana, con un número de nervios de 9-17 (fig. 68 ,C).

Ambas caras presentan un aspecto ondulado; la cara adaxial posee costillas un poco angulosas con valles de alrededor de 1/2 del espesor total del limbo; la cara abaxial a nivel nerval presenta débiles costillas. Ambas superficies epidérmicas poseen acúleos.

Las células buliformes están en número de 3-4 y son de tamaño mediano y distinguibles del resto de las células epidérmicas.

El esclerénquima se encuentra distribuido en islotes pequeños tanto en la cara adaxial como abaxial y solo el nervio central y los primarios poseen columnas de esclerénquima que les pone en contacto con la cara adaxial o abaxial, pero raramente con ambas a la vez.

A.juressi Link.

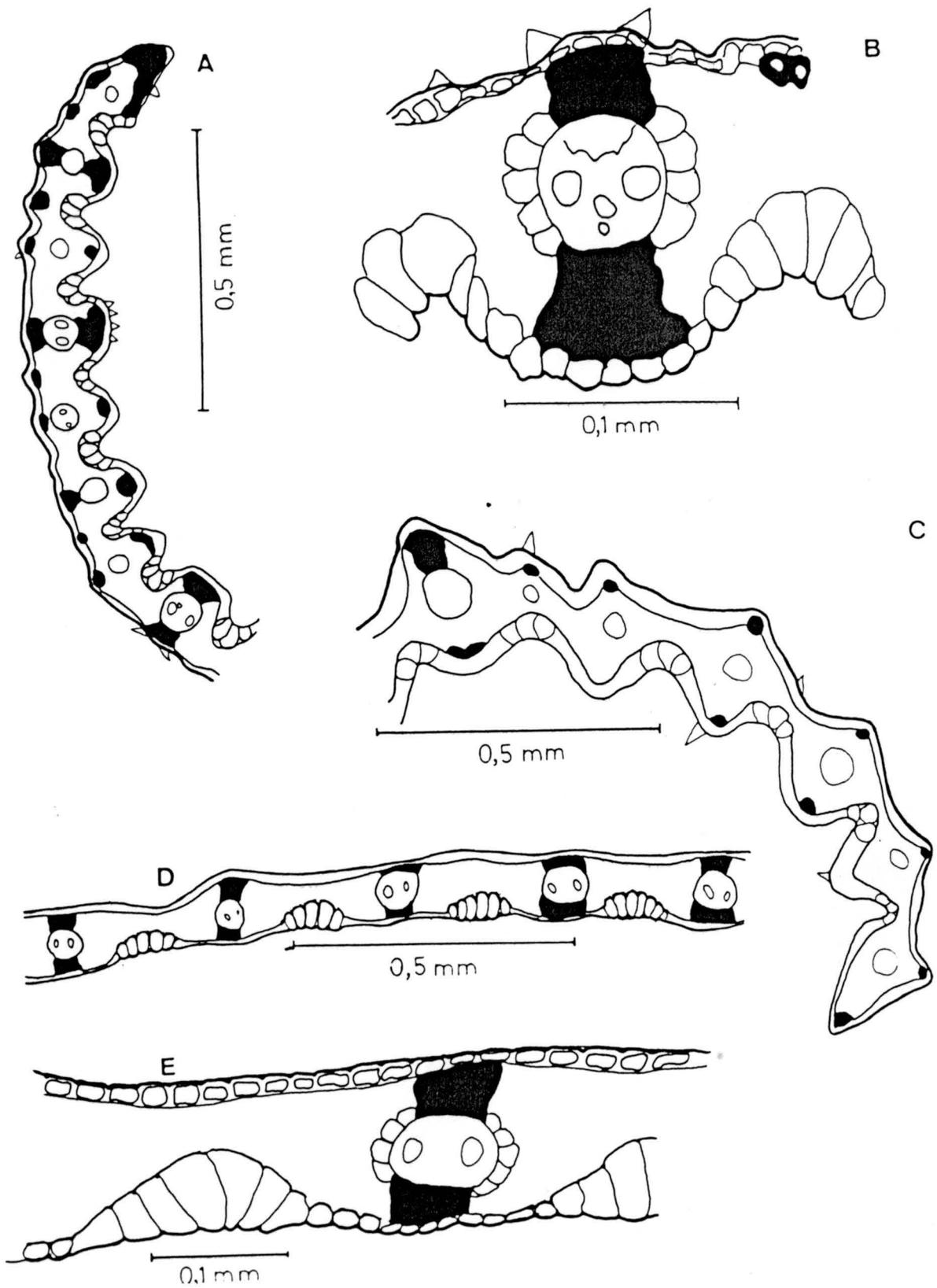


Figura 68.- Secciones transversales de la lámina de las hojas de:
 A,B *A. reuteri*; C *A. nebulosa*; D,E *A. juressi*

Sección de la hoja plana (fig. 68 ,D) con elevado número de nervios, hasta unos 30.

La hoja presenta una sección diferente a todas las especies estudiadas ya que ambas caras (abaxial y adaxial) son -- planas y su epidermis se encuentra desprovista de células exodermicas, tanto pelos como acúleos.

En la cara adaxial en la zona intercostal aparecen de 5-7 células buliformes de un elevado tamaño, el mayor encontrado en todo el género (fig. 68 ,E).

El esclerénquima forma pilares continuos a nivel de to dos los nervios poniendo en contacto ambas caras.

El grosor de las hojas es muy pequeño, de unos 0,1 mm. aunque su anchura es muy grande (hasta 1 cm.).

B.- EPIDERMIS DE LAS HOJAS DE LOS RENUEVOS

La epidermis de las caras abaxial y adaxial muestra no tables diferencias entre las células y disposición que presentan las mismas a lo largo y ancho de la superficie.

En ambas caras podemos diferenciar dos zonas: la zona costal, situada sobre las costillas, que está formada por un conjunto de células más diferenciadas presentándose en ella la mayor diversidad de elementos epidérmicos; y la zona intercostal, donde irán alojados en su caso los estomas.

La cara adaxial (fig. 69 ,A) es mucho más homogénea; de modo general en la zona costal presenta células largas de tipo l_n alternado con células cortas l_1 de tipo s_0 , s_1 ó z y elementos exodérmicos de tipo P_1 y P_2 ; la zona intercostal está constituida por células l_{2d} en las proximidades a la zona costal, -

alternando con ellos podemos encontrar varias bandas de estomas (en general 2), otra banda de células l_{2d} y en la parte central (fondo del surco o valle) existen células buliformes (l_b) generalmente infladas que salvo excepciones no se diferencian claramente del resto de células l_{2d} ; en dichas células buliformes -- nunca aparecen formaciones exodérmicas.

En los bordes de las hojas siempre están presentes acúleos muy angulosos que hemos denominado P_a .

A. canina L. (fig. 69, B).

La epidermis adaxial sigue el patrón general descrito, apareciendo células exodérmicas de tipo P_2 en las zonas costales a nivel de las bandas de esclerénquima y, dependiendo del grosor de las mismas, aparecen 1 ó varias filas integradas por células l_n , s_1 y z (esta últimas muy poco abundantes).

En cuanto a la epidermis abaxial, en las zonas costales aparecen 1-2 filas de células l_n , alternando con células s_1 , así como s_0 , z y parejas s_0-z ; las células suberosas (z) pueden estar presentes en contacto con células P_1 que se hallan en esta zona. En las zonas intercostales aparecen células l_{3g} alternando con cortas células s_0 y acúleos P_1 ; generalmente en la parte más o menos central aparecen los estomas alternando con células l_{3g} .

A. hesperica Romero, Blanca & Morales.

La epidermis adaxial coincide con el patrón general, -- siendo las células exodérmicas P_2 y los estomas pueden aparecer en 2-3 bandas.

La epidermis abaxial, en las zonas costales está cons-

tituída por células l_n , s_1 , s_0 , z y exodérmicas P_2 estando todas ellas representadas en una sola fila, excepto en el nervio medio donde pueden presentarse varias filas similares a la descrita. En las zonas intercostales existen células l_{3g} , s_0 , estomas y acúleos P_2 .

A.tileni Nieto Felinar & Castroviejo (fig. 69,C).

Al igual que las anteriores cumple el esquema general por la epidermis adaxial, aunque las células exodérmicas (que son de tipo P_1) son mucho más abundante en las zonas costales.

La epidermis abaxial es muy peculiar al estar totalmente recubierta de células exodérmicas P_1 distribuidas muy densamente. Las costillas son más numerosas que en la cara adaxial ya que aparecen bandas de esclerénquima que originan costillas internervales, de modo que el número de costillas es casi el doble al que presenta la cara adaxial. En dichas zonas costales existe una fila de células largas l_n y s_0-z ; a ambos lados de esta fila aparecen los acúleos P_1 que ya van a estar presentes en todas las zonas intercostales donde además aparecen células l_{3g} y estomas.

A.rupestris All.

Sigue el esquema general para la cara adaxial y solo cabe destacar que las células exodérmicas de tipo P_2 también aparecen en las zonas intercostales pero nunca en la zona central de dichas áreas ocupadas por células de paredes lisas, delgadas y largas l_{2d} .

Las zonas costales de la epidermis abaxial están constituidas principalmente por células largas l_n alternando con cé

lulas cortas s_0 ; las zonas intercostales están ocupadas por células l_{3g} , s_0 , z y s_0-z , los estomas parecen estar ausentes y los acúleos P_1-P_2 aparecen también muy dispersos.

A.nevadensis Boiss. (fig. 69,D).

Las células exodérmicas de la superficie adaxial son pelos de corto tamaño (P) que aparecen en las zonas intercostales, mientras que en las zonas costales aparecen P y P_2 ; las bandas de estomas están en número de 2-3 alternando con células l_{3d} . En esta especie, las células buliformes son claramente diferenciables del resto.

La epidermis abaxial es semejante a la de A.rupestris; en las zonas costales aparecen células l_n y z ó s_0-z , las suberosas son muy estrechas y presentan una cara excavada; las zonas intercostales están formadas por células l_{3g} con acúleos P_1 , células s_0 y estomas en 1-2 bandas. Presenta un gran reforzamiento en sus paredes, por lo que se tiñe rápidamente con la safranina.

A.curtisii Kerguélen (fig. 69,E).

Esta especie representa una excepción a la norma general; no obstante hay que indicar que los resultados obtenidos para la epidermis adaxial son parciales por la enorme dificultad que requiere su separación ya que dicha cara se encuentra alojada en un surco muy estrecho cuya luz es inferior a 0,05 mm.

En la cara adaxial las bandas de estomas son muy escasas, abundan las células exodérmicas de tipo P_2 distribuidas uniformemente por la superficie, carece de células buliformes y sus células largas son de paredes gruesas y un poco onduladas (l_{2-3}).

La epidermis abaxial es igualmente diferente; está cons

tituida toda ella por células l_{3g} aunque de menor longitud y con paredes muy engrosadas, alternando con células s_1 y acúleos P_1 . Las células suberosas parecen estar ausentes en toda la superficie, a pesar de que dicha cara está reforzada por toda una banda continua de esclerénquima.

A.alpina Scop.

La superficie adaxial concuerda con el esquema general; los acúleos son de tipo P_2 pudiendo aparecer P de corto tamaño.

La epidermis abaxial recuerda mucho a la de A.tileni - por estar muy ornamentada, aunque con menor densidad; como en A.curtisii, no se han observado células suberosas (z), estando constituidas las zonas costales (que al igual que en A.tileni - son casi el doble en número que las de la cara adaxial al existir esclerénquima en la región internerval) por células largas l_n y a ambos lados aparecen células exodérmicas P_1 ; en las zonas intercostales hay filas constituidas por células l_{3g} , acúleos P_1 , estomas y células s_0 .

A.schleicheri Jordan & Verlot (fig.69 ,F).

Posee una epidermis muy semejante a A.alpina, tanto en la cara adaxial como abaxial; al tratarse de un hexaploide los estomas poseen mayor tamaño.

Cabe destacar que en la epidermis abaxial abundan más las células cortas tipo s_0 y s_1 mientras el número de acúleos P_1 es inferior. Igualmente no se han detectado células suberosas.

A.schraderiana Becherer

La cara adaxial posee la estructura típica y solo cabe

destacar la existencia de acúleos P_2 y células cortas s_0 en las zonas laterales de las costillas; las células buliformes son -- distinguibles del resto.

La superficie abaxial presenta en las zonas costales -- células l_n y s_1 constituyendo 1 ó 2 filas excepto en los nervios principales donde pueden ser más; las zonas intercostales están constituídas por células l_{2-3} , estomas y escasos acúleos P_2 . Al igual que en las especies anteriores no hemos observado células suberosas.

A.stolonifera L. (fig.69 ,G)

Posee una organización idéntica al resto de las especies en relación a la superficie adaxial, siendo las células exodérmicas de tipo P_2 aunque en la var.pseudopungens pueden aparecer pelos (P) de diferente longitud.

La superficie abaxial posee en las zonas costales células l_n , s_1 , acúleos P_2 y s_0-z ; en las zonas intercostales existen células l_{3g} , z , s_0-z , estomas y acúleos P_2 . Sin embargo, la gradación en la densidad de estos elementos cambia entre las variedades; así en var.pseudopungens las células s_0-z se presentan muy abundantes en toda la superficie al igual que los acúleos, en la var.stolonifera dichas células se encuentran en las zonas costales, siendo poco abundantes en las intercostales y los acúleos están más esparcidos; por último var.scabriqlumis presenta sus células l_{2-3} con paredes menos engrosadas y sus células suberosas son muy poco abundantes al igual que sus acúleos que -- aparecen sobre todo en las zonas costales alternando con células s_{1q} , por lo que la epidermis en esta variedad es más homogénea.

A.capillaris L. (fig.69 ,H)

Posee una epidermis bastante homogénea en líneas generales; la superficie adaxial prácticamente no presenta células exodérmicas y las costillas poseen sólo células l_n y s_1 .

En la cara abaxial las células predominantes son l_{2-3} . Las zonas costales presentan células l_n , s_1 , así como escasas células z y s_0-z solo en el nervio central y bordes; los acúleos P_1 se encuentran muy aisladamente. El resto de las zonas intercostales solo poseen l_{2-3} y escasos estomas, no existiendo acúleos.

A.castellana Boiss. & Reuter.

Presenta una epidermis muy semejante a A.capillaris; - cabe destacar que las células exodérmicas adaxiales son más abundantes, de tipo P_2 . En la superficie abaxial los estomas se hallan distribuidos en las zonas intercostales; en las zonas costales pertenecientes a los nervios principales aparecen además células s_1 , z y s_0-z en número muy bajo.

Las células s_0-z se hallan así mismo en los bordes. Los acúleos están en mayor cantidad que en A.capillaris tanto en las zonas costales como en las intercostales donde son más escasos.

A.pourretii Willd.

La superficie adaxial posee en las zonas costales l_n y acúleos P_2 estando casi ausentes las células cortas s_0 y s_1 . -- Las células buliformes se observan muy bien, diferenciándose del resto.

Las zonas costales abaxiales son similares a las adaxiales aunque aparecen células z asociadas con acúleos y s_0-z - muy escasos y presentes en los nervios principales; las zonas -

intercostales están formadas por células l_{2-3} que alternan con acúleos P_2 , presentándose 1-2 bandas de estomas en la zona central ó lateral de las regiones intercostales.

A.tenerrima Trin.

Posee una epidermis adaxial muy semejante al esquema general; en las zonas costales tanto abaxiales como adaxiales, las células presentes son l_n , s_1 , z (muy escasas) y acúleos P_2 ; en la cara abaxial la zona intercostal está ocupada por células l_{2-3} con P_2 y estomas en 1 ó 2 bandas.

A.truncatula Parl. (fig.69 ,I)

Posee una epidermis adaxial muy semejante al esquema general, excepto por su ancha franja de células buliformes; la presencia de elevado número de células s_0 y los acúleos P_2 aparecen sobre todo en la zona costal.

Las células s_0-z se hallan en la zona central o nervio medio y en los bordes de la hoja; dichas células son muy numerosas alternando con otras largas aunque de tamaño más reducido y paredes muy gruesas, por lo que presenta un aspecto muy característico. En las zonas intercostales abaxiales aparecen células l_3 alternando con estomas, los acúleos P_1 también están presentes aunque muy dispersos.

La epidermis de las dos subespecies resulta muy similar; la subsp.truncatula presenta una banda muy ancha de células s_0-z en la zona costal central, mientras que en la subsp.durieui - aparecen bandas más estrechas que también aparecen en los nervios secundarios.

A.reuteri Boiss. (fig.69 ,J)

Presenta una epidermis adaxial semejante al esquema general siendo los acúleos P_2 ; las células buliformes constituyen una franja ancha y bien diferenciada.

La cara abaxial posee en las zonas costales células l_n , y muy escasas s_0 , s_1 , entre ellas las z se encuentran poco abundantes.

Las zonas intercostales poseen un elevado número de -- acúleos entre células l_{2-3} .

A.nebulosa Boiss. & Reuter

Epidermis adaxial como el esquema general. La abaxial presenta en las zonas costales células l_n y s_1 estando las z -- ausentes o muy escasas; las zonas intercostales presentan células l_{2-3} , P_1 y estomas.

A.juressi Link. (fig.69 ,K)

Presenta una estructura epidérmica excepcional dentro del género; así la superficie adaxial y abaxial resultan muy semejantes. Las zonas costales de ambas caras presentan células s_1 con paredes onduladas y l_{c3} de paredes medianamente engrosadas. En la cara adaxial junto a las zonas costales aparecen células l_2 y bandas de estomas; en el centro de las zonas intercostales se hallan células buliformes muy gruesas y abundantes.

La superficie abaxial presenta en las zonas intercostales células l_{2-3} ; en el centro se presenta una banda muy ancha de células largas y romboidales al poseer los extremos atenuados cuyas paredes son similares a las de las células l_{2-3} ; próximo a la zona central de los nervios existe este último tipo de cé-

lulas alternando con los estomas.

Salvo las P_a no hemos detectado células exodérmicas en la superficie de ninguna cara ni células suberosas en nervios o bordes.

C.- EPIDERMIS DE LA LEMA

La red de "Trichodium" de las células epidérmicas se mantiene con igual desarrollo en la 1/2 inferior de la lema, pero se hace menos patente en los bordes y hacia la mitad superior -- donde va disminuyendo hasta la zona apical, donde está siempre -- ausente. Los distintos tipos de red I-VII, vienen reflejados en la Fig.70 (A-G). En los 2/3 a la 1/2 inferior se encuentran -- otras formaciones exodérmicas que han sido denominadas "pichres hairs" y se trata de pequeños acúleos de base inflada, cuya densidad es variable según los táxones pudiendo incluso no existir (fig.70 ,H-J); así mismo en ciertas especies se pueden encontrar pelos unicelulares de longitudes variables y siempre poco numerosos. Estos caracteres pueden ser utilizados para la separación de grandes grupos según el tratamiento sistemático que se ha da do al género en esta Memoria.

A continuación reseñamos los distintos tipos hallados en los táxones peninsulares:

Red de "Trichodium" muy desarrollada de tipo I y lema densamente aculeolada en los 2/3 inferiores (fig.70 ,H) aparece en A.canina, A.hesperica, A.tileni, A.rupestris, A.nevadensis, A.curtisii, A.alpina y A.schleicheri; por tanto se encuentra -- presente en todas las especies de la sección Agrostis con la única excepción de A.schraderiana que presenta una baja densidad -- de acúleos que incluso pueden faltar por completo.

A.stolonifera presenta una red de "Trichodium" muy variada de tipo II-VII; los más frecuentes son III-V, mientras que los tipos VI y VII no nos han aparecido en nuestro material aunque WIDEN (1971) indica su existencia en determinadas poblaciones de Fenoscandia. Los acúleos están presentes en las lemas con una densidad intermedia y nunca tan abundantes como en las especies anteriores (fig.70 ,I).

A.castellana presenta una red de "Trichodium" de tipo III-V, abundando más el III, incluso en ocasiones se aproxima al tipo II; los acúleos se encuentran presentes con una densidad - muy variable. En la mayoría de los casos están presentes pelos unicelulares (fig.70 ,K).

A.capillaris posee una red de "Trichodium" tipo II-III y según WIDEN (l.c.) de forma muy esporádica hasta tipo V; posee acúleos de densidad intermedia distribuidos en la 1/2 inferior de la lema (fig.70 ,I).

A.pourretii y A.tenerrima (sect.Aperopsis) poseen red de tipo I, diferenciándose en la existencia de acúleos distribuidos densamente en la primera mientras que están ausentes en la segunda.

A.truncatula no presenta red de "Trichodium", las células que constituyen su lema son largas, de paredes gruesas y muy sinuosas; así mismo están ausentes los acúleos, aunque en ocasiones aparecen pelos en su superficie (fig.70 ,J).

A.reuteri tampoco posee red de "Trichodium" ni acúleos y su superficie es glabra. Sus células epidérmicas son largas - con las paredes muy engrosadas e interrumpidas dándole un aspecto muy característico (fig.70 ,L).

A.nebulosa al igual que las dos especies anteriores no

presenta ni red de "Trichodium" ni acúleos, sus células son muy largas de paredes delgadas y lisas, proporcionando una superficie bastante traslúcida (fig. 70, M).

A. juressi presenta red de "Trichodium" bien desarrollada de tipo I-II, y la mitad inferior de su lema se encuentra densamente aculeolada.

D I S C U S I O N

A.- SECCION TRANSVERSAL DE LA LAMINA FOLIAR

La anatomía foliar resulta muy homogénea en todo el género, salvo excepciones, y no ofrece caracteres que puedan ser utilizados para separar grandes grupos, por lo que deben ser considerados con valor específico para la mayor parte de los táxones. Como resultados más sobresalientes se destacan:

1.- La cara adaxial presenta una diferenciación clara en costillas y valles, excepto A.juressi, cuya lámina posee ambas caras planas y A.curtisii cuyas hojas de los renuevos tienen una organización muy peculiar al ser muy gruesas en relación al único surco que presentan de aproximadamente un tercio del grosor total que es 0,3 mm. de diámetro.

2.- La sección de la hoja es carinada en A.tileni, A.rupestris y A.nevadensis, carinada o plana en A.canina y A.hesperica, conduplicada y carinada en A.alpina y A.schleicheri, canaliculada en A.truncatula subsp.truncatula, casi circular en A.curtisii o canaliculado-convoluta en A.curtisii y A.castellana; en el resto de los táxones plana, aunque A.canina, A.hesperica, A.

stolonifera y A.castellana también pueden presentar este último tipo.

3.- El número de nervios varía mucho, A.curtisii es la especie que posee el menor (4) mientras que A.juressi presenta 20-30 nervios; ambos táxones representan también los límites en cuanto al tamaño (0,3 y 60-100 mm).

4.- La epidermis aparece como una capa muy uniforme al presentar todas sus células tamaños similares, a excepción, claro está, de los acúleos y pelos; no obstante A.stolonifera var. stolonifera y pseudopungens la presentan muy irregular debido a sus células de diámetro variable, mientras que en A.curtisii la gran cantidad de acúleos le dan un aspecto muy peculiar.

A.nevadensis presenta las paredes celulares de las células epidérmicas muy engrosadas o reforzadas, y se tiñe rápidamente con los colorantes apropiados. Esta estructura la diferencia de la especie más próxima, A.rupestris.

5.- Las células buliformes aparecen en número de 3-5 como término medio, a veces muchas más; su forma y tamaño las hace diferenciables del resto de células epidérmicas en A.hesperica, A.rupestris y A.nevadensis, A.stolonifera var. scabriglumis, A.capillaris, A.castellana, A.tenerrima, A.truncatula, A.reuteri, A.nebulosa, A.schraderiana y en las hojas caulinares de A.curtisii. En A.juressi y A.schraderiana alcanzan un gran tamaño presentando un aspecto muy característico.

Especies muy próximas como A.castellana y A.capillaris pueden diferenciarse por el número de células buliformes; generalmente la primera tiene 3-4 mientras que A.capillaris presenta de 4-6.

6.- La disposición del esclerénquima representa el carácter más importante para la separación de las especies. A.curtisii es la única especie con un reforzamiento continuo bajo la epidermis que nunca contacta con los haces vasculares; esta acusada xeromorfía junto al reducido diámetro y al gran número de hojas que presenta la planta puede explicarse como una adaptación a un sustrato muy oligótrofo; sería comparable a lo que ocurre con el biótipo "ericoide", ya que esta especie vive prácticamente en comunidades de brezales.

Los reforzamientos de esclerénquima en los bordes de las hojas están generalizados en todas las especies, sin embargo no ocurre así con la disposición de estos bajo la epidermis (adaxial y/o abaxial) a nivel nerval o internerval y la formación en algunos casos de pilares continuos que ponen en contacto ambas caras contribuyendo a la separación de táxones próximos; así las dos subespecies de A.truncatula se diferencian por poseer la subespecie tipo, gruesos pilares de esclerénquima sólo en los bordes y nervio central, mientras que en la subsp. durieui los paquetes de esclerénquima de bordes y centro son más pequeños, pero los nervios primarios poseen también pilares continuos que ponen en contacto ambas caras.

A.nebulosa y A.reuteri es otro ejemplo de especies cuya estructura puede ser utilizada con valor diagnóstico ya que en la primera el esclerénquima sólo aparece a nivel nerval constituyendo generalmente pequeños islotes, mientras que en A.reuteri aparece tanto a nivel de nervios como entre ellos y en los haces vasculares principales se forman columnas continuas de esclerénquima.

A.tileni se diferencia sin dificultad de A.rupestris y

A.nevadensis por presentar la primera esclerénquima a nivel ner val e internerval, así como una disposición muy peculiar de sus acúleos abaxiales que recuerda más en el corte a A.alpina y A.-schleicheri.

Las parejas de especies A.canina-A.hesperica y A.caste llana-A.capillaris poseen secciones transversas muy similares; en las dos primeras las diferencias son muy pequeñas y están en relación a la profundidad de los valles que son mayores en A.ca nina, sin embargo, este carácter no es utilizable como diagnósti co pues se precisa que los especímenes estudiados tengan idénti co grado de desarrollo. A.castellana y A.capillaris no pueden se pararse por la disposición de su esclerénquima aunque sí por el número de células buliformes y cantidad de acúleos al estar casi ausentes en la última.

B.- EPIDERMIS DE LAS HOJAS DE LOS RENUEVOS

1.- Superficie adaxial: ha resultado muy similar en to das las especies variando casi exclusivamente en el número y dis tribución de los acúleos y pelos; sin embargo especies como A.-juressi vuelven a presentar una constitución muy peculiar que le va a diferenciar del resto; así mismo, A.curtisii constituye -- otra excepción que viene relacionada con su peculiar anatomía ya discutida.

En dicha superficie los acúleos son de mayor tamaño que en la abaxial y es donde pueden aparecer pelos de longitudes va riables como en el caso de A.stolonifera var.pseudopungens donde alcanza gran tamaño.

Las bandas de células buliformes ya comentadas en el apartado anterior son diferentes en anchura y van a delimitar a especies como A.juressi, A.truncatula y A.schraderiana.

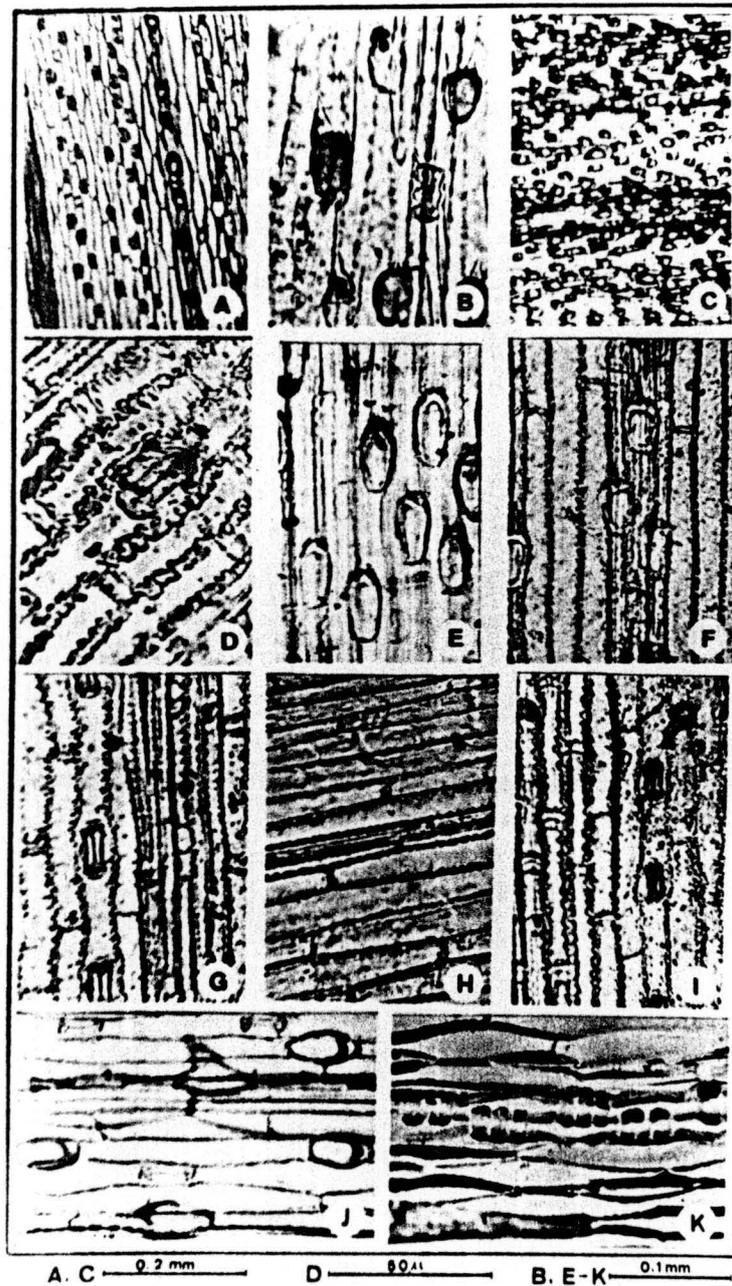


Figura 69.- Epidermis de la lámina foliar: A, superficie adaxial. Superficie abaxial B, *A.canina* subsp.*granatensis*; C, *A.tileni*; D, *A.nevadensis*; E, *A.curtisii*; F, *A.schleicheri*; G, *A.stolonifera* var.*pseudopungens*; H, *A.capillaris*; I, *A.truncatula* subsp.*durieui*; J, *A.reuteri*; K, *A.juressi*.

2.- Superficie abaxial: su constitución epidérmica va a delimitar a algunos grupos de especies por la presencia, ausencia o forma de algunos componentes epidérmicos. Las células suberosas (z) están presentes en todo el género en cantidad muy variable excepto en A.juressi, A.schraderiana, A.curtisii, A.alpina y A.schleicheri; las 3 últimas especies están a su vez relacionadas por sus caracteres florales.

Las células costales (l_n) están presentes en todas las especies, salvo en A.juressi que las posee de tipo l_{c3} , y en A.curtisii donde no se han observado.

Las células s_1 de las zonas costales no se presentan en A.tileni, A.rupestris, A.nevadensis, A.curtisii, A.alpina, A.schleicheri y A.truncatula; en esta misma zona aparecen células s_0 en casi todas las especies salvo A.curtisii, A.alpina, A.schleicheri y A.juressi. A.truncatula posee solo el par s_0-z .

Las células exodérmicas de tipo P_a se encuentran en los bordes de todas las especies; sí existe variación en cuanto a los acúleos P_1 a P_2 no existiendo en A.juressi y son muy escasos en A.schraderiana, A.capillaris y A.truncatula.

La zona intercostal está constituida por varios tipos de células largas l_{3g} y l_{2-3} ; las primeras aparecen en toda la sección Agrostis a excepción de A.schraderiana que las presenta l_{2-3} . En el resto de los táxones las células largas son de tipo l_{2-3} salvo en A.stolonifera que tiene células l_{3g} de longitud menor, l_3 en A.truncatula; A.juressi puede presentarlas de tipo l_2 y l_{2-3} de forma romboidal.

Los estomas no se han observado en A.truncatula, A.reuteri, A.nebulosa y A.curtisii.

En las zonas intercostales son más escasas las células

Tabla 16.- Caracteres epidérmicos de la superficie abaxial.

Táxones	Región costal			Región intercostal			Tipo epidérmico
	c. cortas	c. exodérmicas	c. largas	c. cortas	c. exodérmicas	c. largas	
<u>A. canina</u>	$s_o s_1 z s_o-z$	P_1	l_n	s_o	P_1	l_{3g}	Silico-suberoso
<u>A. hesperica</u>	$s_o s_1 z$	P_2	l_n	s_o	P_2	l_{3g}	Silico-suberoso
<u>A. tileni</u>	s_o-z	P_1	l_n		P_1	l_{3g}	Exodérmico
<u>A. rupestris</u>	s_o		l_n	$s_o z s_o-z$	P_1-P_2	l_{3g}	Silico-suberoso
<u>A. nevadensis</u>	$s_o z s_o-z$		l_n	s_o	P_1	l_{3g}	Silico-suberoso
<u>A. curtisii</u>		P_1		s_1	P_1	l_{3g}	Exodérmico
<u>A. alpina</u>		P_1	l_n	$s_o s_1$	P_1	l_{3g}	Exodérmico
<u>A. schleicheri</u>		P_1	l_n	$s_o s_1$	P_1	l_{3g}	Exodérmico
<u>A. schraderiana</u>	s_1		l_n		P_1-P_2	l_{2-3}	Silico-suberoso(Homogéneo)
<u>A. stolonifera</u>	$s_1 s_o-z$	P_2	l_n	$z s_o-z$	P_2	l_{3g}	Silico-suberoso
<u>A. capillaris</u>	$s_1 z s_o-z$		l_n	s_o (muy pocas)		l_{2-3}	Silico-suberoso
<u>A. castellana</u>	$s_1 z s_o-z$	P_1	l_n	s_o (muy pocas)		l_{2-3}	Silico-suberoso
<u>A. pourretii</u>	$s_o s_1 s_o-z$	P_2	l_n	s_o (muy pocas)	P_2	l_{2-3}	Silico-suberoso
<u>A. tenerrima</u>	$s_1 z$	P_2	l_n	s_o (muy pocas)	P_2	l_{2-3}	Silico-suberoso
<u>A. truncatula</u>	s_o-z		l_{c3}	s_o (muy pocas)	P_1	l_{2-3}	Silico-suberoso
<u>A. reuteri</u>	$s_o s_o-z$		l_n	s_o (muy pocas)	P_1-P_2	l_{2-3}	Silico-suberoso
<u>A. nebulosa</u>	$s_o s_1 s_o-z$		l_n	s_o (muy pocas)	P_1	l_{2-3}	Silico-suberoso
<u>A. juressi</u>	s_1		l_{c3}			$l_2 l_3$	(Silico-suberoso)Homogéneo

s_0 existiendo s_1 en A.curtisii, A.schleicheri y A.alpina.

Las células suberosas solo las hemos encontrado muy escasas en A.rupestris, A.nevadensis y A.stolonifera.

Los acúleos varían de P_1 - P_2 , estando ausentes en A.juressi, A.capillaris y son muy escasos en A.castellana.

A modo de resumen en la Tabla 16 aparecen los distintos tipos celulares observados para cada especie; en la última columna se reseñan los tipos epidérmicos predominantes de cada una de ellas de acuerdo con la clasificación de PRAT (1932).

C.- EPIDERMIS DE LA LEMA

La existencia de red de "Trichodium" tipo I parece estar ligada, en la mayor parte de los táxones, a la existencia de acúleos distribuidos muy densamente; las excepciones las encontramos en A.schraderiana donde apenas si se observan acúleos y A.tenerrima donde faltan. Esta red de "Trichodium" tan desarrollada (I) aparece siempre en los táxones con pálea muy corta o diminuta, a excepción de A.juressi donde el tipo II también está presente.

A.schleicheri constituye también una excepción al poseer la pálea de hasta 1/3 de la longitud de la lema, sin embargo la red de tipo I siempre está presente, lo que puede deberse a su nivel de ploidía (6x).

En las especies donde la pálea es larga (desde la mitad hasta casi la longitud de la lema), nos encontramos con dos grupos:

- a) Sección Vilfa que presenta red de "Trichodium" bien desarrollada (tipos II-III) ó fragmentaria (tipos IV

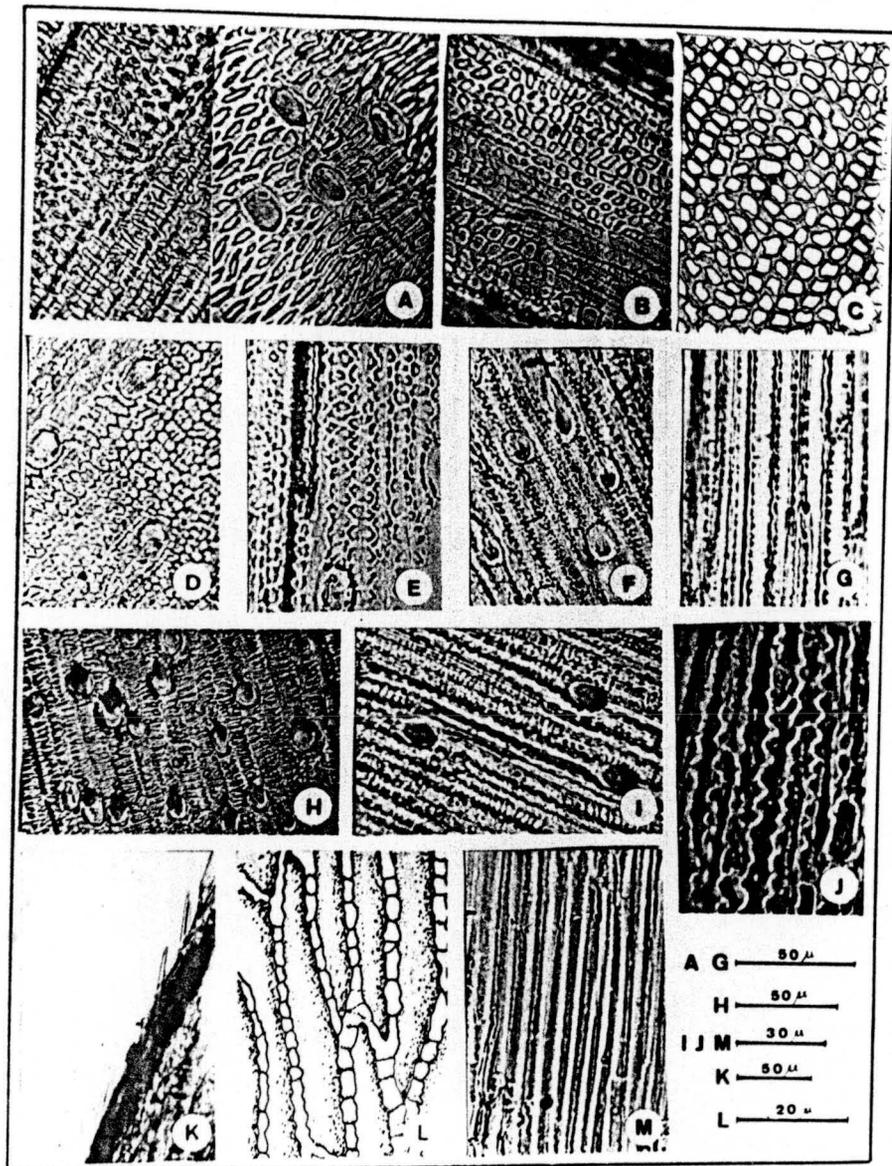


Figura 70.- Estructura de la lema: Red de "Trichodium" A, tipo I; B, tipo II; C, tipo III; D, tipo IV; E, tipo V; F, tipo VI; G, tipo VII; H, superficie densamente aculeolada; I, superficie aculeolada con abundancia intermedia; J, *A. truncatula*, superficie glabra; K, *A. castellana*, lema pelosa; L, *A. reuteri*; M, *A. nebulosa*.

-VII). A.capillaris con los tipos II-III es la especie con red más ostensible, por lo que muchos autores la han considerado como una especie intermedia entre las secciones Vilfa y Agrostis (BJORKMAN, 1960; WIDEN, 1971); A.castellana presenta mayor variabilidad (II-V) siendo el más frecuente el tipo III; en A.stolonifera se han observado como más corrientes los tipos III-V, aunque se han descrito los tipos VI y VII. El tipo VII representa en realidad la ausencia de red de "Trichodium", pero este caso no es comparable con las especies del grupo siguiente por presentar una estructura lematálica completamente distinta (cf. WIDEN, 1971:202). Las tres especies pueden presentar acúleos pero con densidad intermedia (fig. 70,I).

- b) Sección Zingrostis que no presenta red de "Trichodium" ni tampoco acúleos en la superficie.