

**REVISIÓN DEL GÉNERO *HELICTOTRICHON* BESS.
EX SCHULTES & SCHULTES FIL. (GRAMINEAE)
EN LA PENÍNSULA IBÉRICA. II. ESTUDIOS EXPERIMENTALES**

por

CARLOS ROMERO ZARCO*

Resumen

ROMERO ZARCO, C. (1985). Revisión del género *Helictotrichon* Bess. ex Schultes & Schultes fil. (Gramineae) en la Península Ibérica. II. Estudios experimentales. *Anales Jard. Bot. Madrid* 42(1): 133-154.

Se revisa la cariología y la anatomía foliar (sección transversal y epidermis) en los táxones españoles de Helictotrichon. Se discuten los nuevos datos y su importancia taxonómica.

Abstract

ROMERO ZARCO, C. (1985). Revision of the genus *Helictotrichon* Bess. ex Schultes & Schultes fil. (Gramineae) in the Iberian Peninsula. II. Experimental studies. *Anales Jard. Bot. Madrid* 42(1): 133-154 (in Spanish).

Karyology and leaf anatomy (transverse section and epidermis) are revised in the Spanish taxa of *Helictotrichon*. New data and their taxonomic significance are discussed.

1. CARIOLOGÍA

INTRODUCCIÓN

Los estudios citotaxonómicos de GERVAIS (1966, 1968, 1973a, 1973b, 1977) constituyen la principal fuente de información sobre la cariología de las especies españolas de *Helictotrichon*, y ponen de manifiesto la importancia del conocimiento del número cromosómico para la taxonomía del género. Sin embargo, es necesario admitir un criterio flexible en la valoración de las diferencias morfológicas que se observan entre plantas con diferente número cromosómico, ya que, a menudo, la generalización de los datos obtenidos a partir de unos pocos individuos cultivados son del todo inútiles a los investigadores que estudian la flora empleando abundante material seco o a los que estudian la vegetación observando poblaciones naturales. A ellos va dirigido el presente estudio y, por tanto, el tratamiento taxonómico que sugieren los datos cariológicos está supeditado al rigor realista que imponen los métodos de la Botánica clásica.

(*) Departamento de Botánica. Facultad de Biología. Sevilla.

En la primera parte de este trabajo (cf. *Anales Jard. Bot. Madrid* 41(1): 97-124), las figuras 2 y 4 llevan los pies cambiados entre sí.

MATERIAL Y MÉTODOS

En el estudio de la meiosis se han empleado muestras de botones florales fijados en el campo en alcohol etílico-ácido acético en proporción 3:1, empleando hierro como mordiente, durante veinticuatro horas, al cabo de las cuales el material ha sido lavado en agua destilada y conservado en alcohol etílico al 70% a baja temperatura hasta el momento de su estudio. Para el estudio de la mitosis se utilizaron meristemos radicales de plantas transplantadas al jardín experimental de la Facultad de Biología de Sevilla. Las muestras fueron tratadas durante 3,5-4,5 horas con 8-hidroxiquinoleína 2 mM y fijadas en alcohol etílico-cloroformo-ácido acético en proporción 6:3:1. En ambos casos, la tinción se realizó con carmín-clorhídrico-etílico (SNOW, 1963) en frío durante 2-4 días y el montaje se realizó mediante aplastamiento en ácido acético al 45%.

La terminología empleada en la morfología de los cromosomas es la indicada por LEVAN & *al.* (1965). Para la clasificación de los cromosomas por su tamaño aparente se ha seguido a STEBBINS (1938: 193), y la asimetría del cariotipo se indica según los tipos descritos por STEBBINS (1971: 88). Las observaciones incluyendo los resultados y los comentarios bibliográficos se indican para cada uno de los táxones que se reconocen en la primera parte de la presente revisión.

RESULTADOS

***Helictotrichon sedenense* (Clarion ex DC.) J. Holub subsp. *gervaisii* Romero Zarco**

Material estudiado: HUESCA. Candanchú, 22-VIII-1981, *Devesa*, SEV 77622; $2n=28$. Panticosa, 23-VIII-1981, *Devesa*, SEV 77621; $2n=28$. NAVARRA. Sierra Longa, puerto de Arlás, 26-VIII-1981, *Devesa*, SEV 77619; $2n=28$.

El tamaño aparente de los cromosomas en metafase somática del material de Navarra es de 5,7-8,5 μm (medianamente grande). El cariotipo puede agruparse en la forma siguiente (lám. I, figs. 1a, 1b): 28 cromosomas metacéntricos con centrómero en la región media agrupados de 4 en 4; el grupo 7 presenta satélites.

La fórmula idiogramática correspondiente es $24 m + 4 m^{\text{sat}}$, siendo el tipo de asimetría 1A.

GERVAIS (1973a: 29-30, sub *H. montanum* subsp. *planifolium*) indica la formación de tetravalentes en elevada proporción y de trivalentes y monovalentes con menor frecuencia durante la diacinesis de la meiosis.

El número cromosómico encontrado en las tres poblaciones ($2n=28$) coincide con el indicado por GERVAIS (1966: 88) en Francia (Alto Garona, Alto Pirineo y Bajo Pirineo) y por el mismo autor (GERVAIS, 1968: 106) en Francia y en España (Huesca, Valle de Arán) sub *Avena montana* Vill. El mismo número indican KÜPFER (1974: 55, sub *H. montanum*) y KERGUÉLEN (1975: 190, sub *H. sedenense* subsp. *planifolium*) para material español de Huesca, Tozal de Guara y material francés del Pirineo Atlántico, respectivamente. El número cromosómico $2n=14$ corresponde a la subsp. *sedenense* (GERVAIS, 1973a).

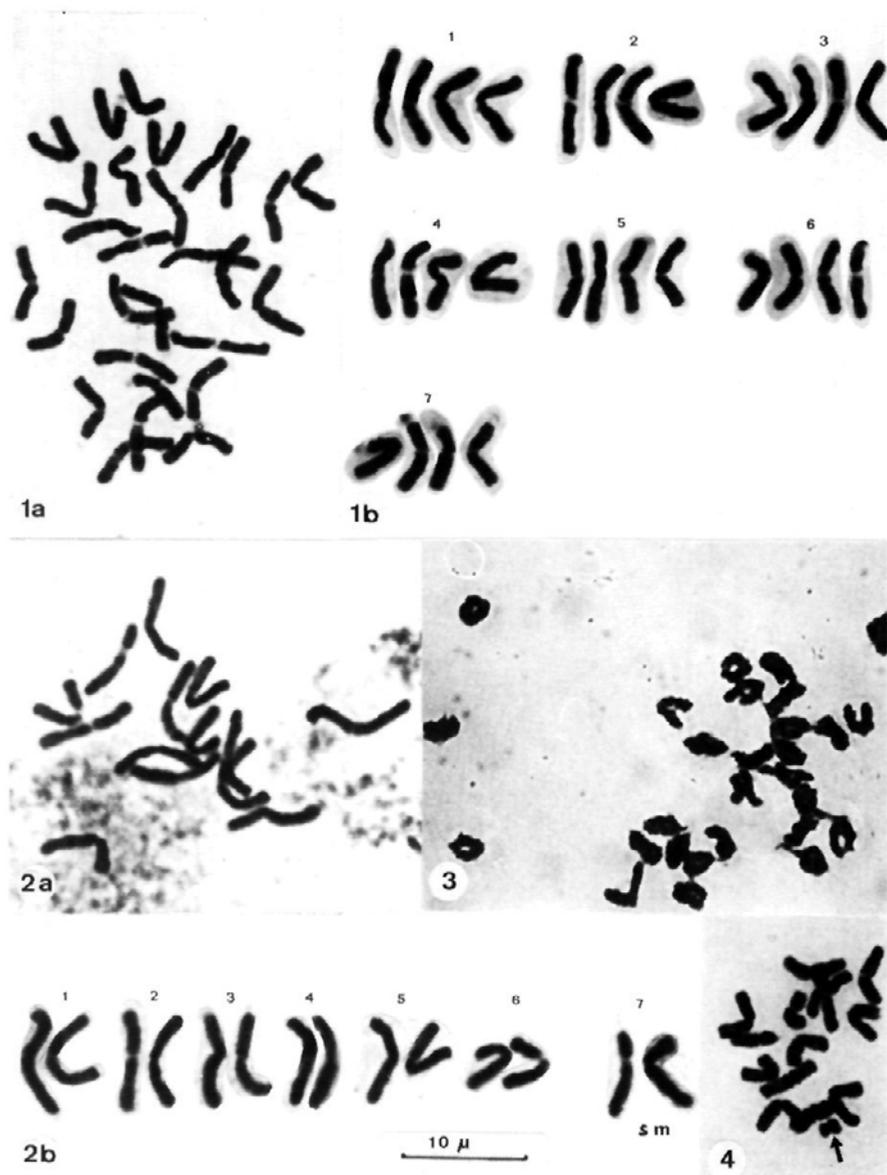


Lámina I: Fig. 1a) Metáfase somática de *H. sedenense* subsp. *gervaisii* (Navarra, SEV 77619), $2n=28$. Fig. 1b) Cariograma correspondiente a la fig. 1a. Fig. 2a) Matáfase somática de *H. filifolium* subsp. *velutinum* (Granada, SEV 86654), $2n=14$. Fig. 2b) Cariograma correspondiente a la fig. 2a. Fig. 3) Diacinesis de *H. filifolium* subsp. *velutinum* (Córdoba, SEV 61016), $n=28$. Fig. 4) Metáfase somática de *H. filifolium* subsp. *velutinum* (Granada, SEV 86651), $2n=14+1 B$.

Helictotrichon filifolium (Lag.) Henrard subsp. **filifolium** var. **filifolium**

Material estudiado: ALICANTE. Puerto de la Carrasqueta, 5-VI-1981, *Devesa, Luque & Romero*, SEV 86669; $2n = c. 84$. ALMERÍA. Sierra María, entre Vélez Blanco y María, 25-VI-1980, *Devesa, Luque, Romero & Talavera*, SEV 86668; $2n = c. 84$.

El tamaño aparente de los cromosomas en metáfase somática del material de Almería es de 3,9-7,4 μm (medianamente pequeño a medianamente grande). Lám. II, fig. 1.

GERVAIS (1973a: 60) indica la presencia ocasional de uno a dos multivalentes en diacinesis y metáfase I en material de Albacete.

El número cromosomático $2n = 84$ ha sido indicado por GERVAIS (1968: 107) para material de Albacete y por el mismo autor (GERVAIS, 1972:58) para material de Almería, señalando la presencia de un cromosoma B.

Helictotrichon filifolium (Lag.) Henrard subsp. **filifolium** var. **cazorlensis** Romero Zarco

Material estudiado: JAÉN. Sierra Cabrilla, Barranco de Ginés, 11-VI-1981, *Devesa, Luque & Romero*, SEV 86660; $2n = 95-100$. Sierra de Cazorla, cerca de Nava de San Pedro, 23-VI-1980, *Devesa, Luque, Romero & Talavera*, SEV 86665; $2n = 98$.

El número cromosomático $2n = c. 98$ ha sido indicado por GERVAIS (1973b: 83) para material de la Sierra del Pozo (Jaén).

Helictotrichon filifolium (Lag.) Henrard subsp. **arundanum** Romero Zarco

Material estudiado: CÁDIZ. Grazalema, Sierra del Pinar, c. 1000 m, 3-V-1981, *Romero*, SEV 86679; $n = c. 35$, $2n = 70$.

El tamaño aparente de los cromosomas en metáfase somática es de 3,6-6,1 μm (medianamente pequeño a medianamente grande).

En diacinesis se ha observado la presencia de un tetravalente en 2 de las 20 células contabilizadas con claridad, y de monovalentes en número de 1 a 3 en tres células.

Debe corresponder a este taxon el recuento del mismo número indicado por GERVAIS (1973b: 83, sub *H. sarracenorum*) para material de la Sierra de las Nieves (Málaga). El número cromosomático $2n = 70$ ha sido encontrado también por LÖVE & KJELLQVIST (1973: 156, sub *H. filifolium*) en material de la Sierra de Cazorla (Jaén) y podría corresponder a este taxon, si bien se desconoce su presencia en dicha localidad.

Helictotrichon filifolium (Lag.) Henrard subsp. **velutinum** (Boiss.) Romero Zarco
H. sarracenorum (Gand.) J. Holub

Material estudiado: CÓRDOBA. Rute, Sierra de Rute, pico de las Cruces, 15-V-1981, *Gallego, Romero & Silvestre*, SEV 61016; $n = 28$. GRANADA. Puerto de la Mora, 26-VI-1980, *Devesa, Luque, Romero & Talavera*, SEV 86654; $2n = 14$. Sierra Nevada, Fuente de San Jerónimo, 2000 m, 26-VI-1980, *Devesa, Luque, Romero & Talavera*, SEV 86651; $2n = 14 + 1B$.

El tamaño aparente de los cromosomas en metáfase somática del material de Puerto de la Mora (Granada) es de 6,8-9,5 μm (medianamente grande a grande). El cariotipo puede agruparse en la forma siguiente (lám. I, figs. 2a, 2b): 6 pares de cromosomas metacéntricos con centrómero en la región media (pares 1 al 6). 1 par de cromosomas submetacéntricos satelizados (par 7).

La fórmula idiogramática correspondiente es $12m + 2sm^{\text{sat}}$, y el tipo de asimetría, 1A. Los satélites son pequeños y se presentan poco teñidos.

En la diacinesis del material octoploide de Córdoba sólo se ha observado la formación de un único tetravalente en una de las 10 células contabilizadas (lám. I, fig. 3).

El número cromosomático diploide $2n = 14$ ha sido indicado por GERVAIS (1968: 108, sub *Avena fallax*) para plantas de entre Diezma y Purullena y de Sierra Nevada (Granada) y por el mismo autor (GERVAIS 1972: 58) para plantas de Sierra Nevada (Granada). TALAVERA (1978: 139) indica el número cromosomático gamético $n = 7$ en material del puerto de la Mora (Granada). La presencia de hasta 2 cromosomas B ha sido indicada por GERVAIS (1968: 108; 1973b: 83) para plantas diploides de Granada.

El nivel tetraploide ($2n = 28$) fue encontrado por GERVAIS (1972: 58) en dos poblaciones de Sierra Tejada (Granada), en una de las cuales indica la presencia de cromosomas B en número de 0 a 3.

El nivel octoploide ($n = 28$) hallado en la población de la Sierra de Rute (Córdoba) no había sido encontrado hasta la fecha en la naturaleza, si bien GERVAIS (1977: 139) obtuvo un híbrido artificial $2n = 55 + 4B$ empleando como parentales un individuo diploide ($2n = 14 + 2B$) y otro aneuploide ($2n = 97$) perteneciente a la subsp. *filifolium*.

Helictotrichon cantabricum (Lag.) Gervais

Material estudiado: BURGOS. Entre Bujedo y Miranda de Ebro, 16-VII-1980, *Devesa, Gallego, Luque & Talavera*, SEV 77598, SEV 77599; $2n = 84$. Entre Incinillas y Valdenoceda, 500 m, 16-VII-1980, *Devesa, Gallego, Luque & Talavera*, SEV 77602; $2n = 84$. CANTABRIA. Desfiladero de La Hermida, 320 m, 14-VII-1980, *Devesa, Gallego, Luque & Talavera*, SEV 77601; $2n = c. 98$.

El tamaño aparente de los cromosomas en metáfase somática del material de Cantabria es de 4,3-7,4 μm (medianamente grande). Lám. II, fig. 2.

GERVAIS (1973a: 67) señala la formación de multivalentes (principalmente tri-valentes y tetravalentes) en número de hasta 3 por célula en la meiosis de plantas pertenecientes a las dos razas cromosomáticas conocidas ($2n = 84, 98$), siendo la separación de los cromosomas normal en anáfase I según dicho autor.

El número cromosomático $2n = 84$ ha sido indicado por GERVAIS (1973b: 83) para plantas procedentes de Ontón (Cantabria) y del Pico Gorbea (Vizcaya). El mismo autor (GERVAIS, 1973a: 66) señala igual número para plantas del puerto de S. Bárbara y de cerca de Jaca (Huesca), con 1 ó 2 cromosomas B en la mitosis de la planta de la última localidad.

El número cromosomático $n = 49$, $2n = 98$, ha sido también indicado por GERVAIS (1973a: 66-77) para plantas procedentes de Peña Vieja y desfiladero de La Hermida (Cantabria).



Lámina II: Fig. 1) Metáfase somática de *H. filifolium* var. *filifolium* (Almería, SEV 86668), $2n=c. 84$.
Fig. 2) Metáfase somática de *H. cantabricum* (Cantabria, SEV 77601), $2n=c. 98$.

DISCUSIÓN

Se han estudiado plantas de 14 poblaciones diferentes pertenecientes a 6 de los 7 táxones que se consideran para el género *Helictotrichon* en la Península Ibérica. Los números cromosómicos encontrados o citados en la bibliografía ($2n=14, 28, 56, 70, 84, 98$) constituyen una serie poliploide cuyo número básico de cromosomas es $x=7$, al igual que en otros géneros emparentados con *Avena* L.

El tamaño aparente de los cromosomas en metafase somática varía de medianamente pequeño a grande, existiendo una ligera diferencia entre los niveles de ploidía bajos ($2x, 4x$) con tamaños de 5,7-9,5 μm y los altos poliploides ($10x, 12x, 14x$) con tamaño de 3,6-7,4 μm . El cariotipo de los táxones estudiados se caracteriza por la ausencia de cromosomas subteloecéntricos y telocéntricos, siendo la mayoría de ellos metacéntricos con centrómero en la región media. La presencia de satélites, siempre sobre el par de cromosomas más heterobraquial del cariotipo, puede pasar inadvertida por su pequeño tamaño, su escasa tinción o incluso por desprendimientos debidos al tratamiento duro que necesitan las resistentes raíces de estas especies.

La existencia de cromosomas B en las especies del género ha sido señalada por GERVAIS (1973a). En uno de los individuos estudiados de *H. filifolium* subsp. *velutinum* se ha observado la presencia de un cromosoma B en todas las células en metafase somática, siendo su tamaño aparente de 1/3-1/4 del tamaño de los cromosomas A, y presentando una constricción marcada en el centro (lám. I, fig. 4).

GERVAIS (*l.c.*) indica una alta proporción de tetravalentes y algunos trivalentes en la meiosis de los individuos tetraploides de *H. sedenense*, así como la presencia de uno a tres tetravalentes por célula en los altos poliploides de *H. filifolium* y *H. cantabricum*. Los resultados del presente estudio muestran una frecuencia de multivalentes menor para los individuos octoploides y decaploides, lo que sugiere un carácter ligeramente alopoliploide para los niveles intermedios.

H. sedenense es una especie de distribución alpina cuyas poblaciones diploides, identificadas con la subsp. *sedenense*, se localizan en las cumbres de Sierra Nevada, Picos de Europa y Pirineo oriental, dentro de la Península Ibérica, mientras que las poblaciones tetraploides, identificadas con la subsp. *gervaisii*, se distribuyen principalmente por el Pirineo central. Su origen por autopoliploidía a partir de las poblaciones del Pirineo oriental asociada a fenómenos de cambios climáticos y migratorios (GERVAIS, 1973a) es bastante verosímil según los datos conocidos.

El complejo poliploide de *H. filifolium* es bastante más elaborado, conociéndose hasta la fecha 6 niveles de ploidía ($2x, 4x, 8x, 10x, 12x, 14x$). Desde el punto de vista morfológico existe una variación continua a través del complejo poliploide que se manifiesta en el porte de las plantas, la pubescencia de las hojas y la coloración de las vainas basales. No obstante, es posible diferenciar tres conjuntos de poblaciones definidas cariológica, morfológica y geográficamente:

— Los niveles inferiores de ploidía ($2n=14, 28, 56$) se han encontrado en individuos de porte pequeño o mediano con hojas generalmente pubescentes y vainas basales de color amarillo pálido o grisáceo. Sus poblaciones se localizan en la zona central de los Sistemas Béticos (provincias de Córdoba, Jaén, Málaga y Granada) sobre calizas por encima de los 1000 m.

14x que no se han separado en el tratamiento taxonómico de esta especie. Según GERVAIS (1981: 156), la hibridación artificial obtenida entre *H. cantabricum* ($2n=84$) y *H. filifolium* ($2n=98$) indica una probable relación de parentesco directo entre las dos especies, mientras que los intentos de hibridación de *H. cantabricum* con otros táxones diploides de la región mediterránea han resultado infructuosos. Sería interesante estudiar su posible relación con *H. sempervirens* (Vill.) Pilger, especie hexaploide de los Alpes.

2. SECCIÓN TRANSVERSAL DE LAS HOJAS BASALES

INTRODUCCIÓN

La importancia de la estructura foliar en la taxonomía de las gramíneas, y en especial de los géneros emparentados con *Avena* L., justifican la necesidad de realizar un estudio detallado de este carácter.

DUVAL-JOUVE (1863) puso de manifiesto la correlación existente entre varios caracteres anatómicos en el gén. *Avena* s.l., entre los cuales la anatomía foliar tiene una gran importancia. Otros autores contemporáneos y posteriores han profundizado en el conocimiento y el significado taxonómico de la estructura foliar en los géneros afines a *Avena* (TRABUT, 1889; VIERHAPPER, 1906, 1914; SAINT-YVES, 1931; POTZTAL, 1951; PAUNERO, 1959), de forma que en la actualidad es imprescindible proceder a la obtención de cortes foliares para determinar correctamente el material de este grupo a nivel genérico y específico (cf. GERVAIS, 1973a; HOLUB, 1980).

Las hojas del género *Helictotrichon* han sido denominadas como de tipo "Stipavena" (VIERHAPPER, 1914) por su semejanza con las del género *Stipa*, ya que presentan un acusado relieve en la superficie del haz y un notable desarrollo del tejido esclerenquimático, al igual que ocurre en el género afín *Pseudarrhenatherum*. Por el contrario, los géneros *Avena*, *Avenula* y *Arrhenatherum* poseen otros tipos de estructura foliar.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se ha estudiado cerca de un centenar de muestras obtenidas de material seco recolectado en la naturaleza, correspondientes a los 7 táxones presentes en la Península Ibérica, elegidas de forma que los resultados incluyan la mayor variabilidad posible. En cada ejemplar estudiado se extrajo la hoja superior completamente desarrollada de una innovación estéril unida por su base a un tallo fértil, siguiendo las indicaciones de SAINT-YVES (1931: 371).

Los cortes se realizaron con hoja de afeitar a mano alzada, sobre un porta de vidrio con ácido láctico al 50%. De cada muestra estudiada se realizaron dibujos esquemáticos en la cámara clara, destacando el contorno, relieve superficial, vasos y haces de esclerenquima.

Los resultados se disponen taxonómicamente, empleándose la terminología de METCALFE (1960) y de GERVAIS (1973a). En la descripción del relieve superficial del haz se distingue entre "acostillado", cuando se presentan elevaciones (cos-

tillas) correspondientes a las zonas nervales y depresiones en las zonas internervales de amplitud aproximada, afectando al menos al 50% del espesor de la hoja, y "profundamente surcado", cuando las costillas ocupan más del 50% de la superficie, delimitando depresiones estrechas que afectan también al menos al 50% del espesor de la hoja.

RESULTADOS

Helictotrichon Bess. ex Schultes & Schultes fil.

Nervio central no destacado; superficie del haz acostillada o profundamente surcada; envés liso; células buliformes presentes en las zonas internervales del haz; aguijones o pelos cortos presentes en el haz; mesófilo no radiado; esclerénquima circunvascular de desarrollo notable, dispuesto en trabéculas a nivel de los haces vasculares y, a veces, también en capa continua subepidérmica en el envés.

Helictotrichon sedenense (Clarion & DC.) J. Holub

Contorno indefinido; haz acostillado, con costillas subiguales redondeadas o rectangulares de ángulos romos; células buliformes formando grupos flaveliformes en las zonas internervales del haz; aguijones frecuentes en las zonas nervales del haz; esclerénquima circunvascular dispuesto en trabéculas completas en forma de "T" o de "I" en todos los nervios salvo los últimos de cada lado.

a. **H. sedenense** subsp. **sedenense** (fig. 2)

Contorno generalmente convoluto; relación anchura-espesor de 6 a 12; células buliformes en número de 2 a 4 en cada grupo.

b. **H. sedenense** subsp. **gervaisii** Romero Zarco (fig. 3; lám. III, fig. 1)

Contorno generalmente plano; relación anchura-espesor de 10 a 17; células buliformes en número de (2)3-6 en cada grupo.

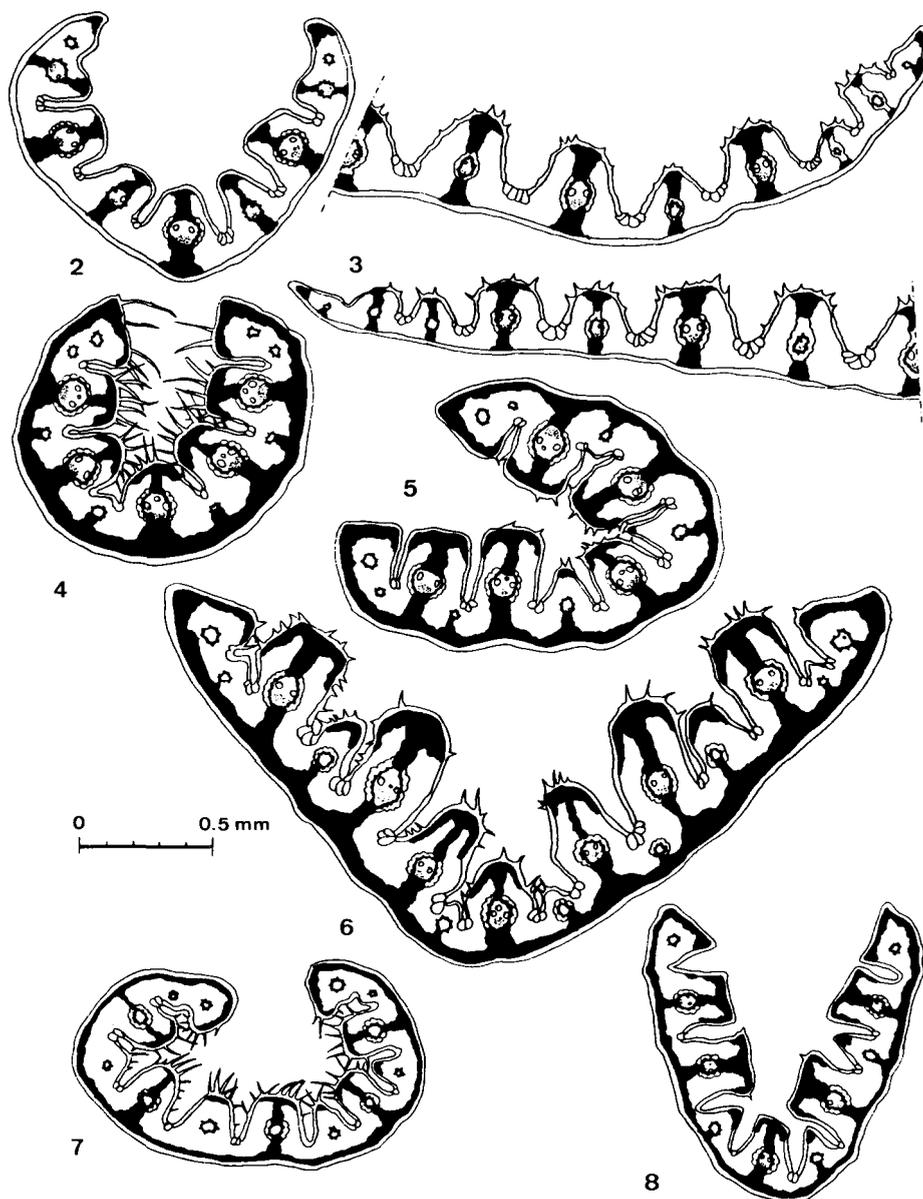
Helictotrichon filifolium (Lag.) Henrard

Contorno definido, elíptico o junciforme, rara vez aplanado; haz profundamente surcado, con costillas primarias y secundarias desiguales entre sí y de ángulos romos; células buliformes en grupos de 1 a 3 en las zonas internervales, frecuentemente poco desarrolladas; esclerénquima circunvascular muy desarrollado, formando una capa continua subepidérmica en el envés y trabéculas completas en forma de "T" en los nervios primarios, los secundarios con trabéculas incompletas hacia el envés e islotes subepidérmicos en el haz.

a. **H. filifolium** subsp. **filifolium**

α. **H. filifolium** subsp. **filifolium** var. **filifolium** (fig. 4; lám. III, fig. 2)

Relación anchura-espesor de 5 a 7; costillas primarias rectangulares, las secun-



Figs. 2-8.—Representación semiesquemática de la sección transversal de las hojas basales en *Helictotrichon*. Fig. 2) *H. sedenense* subsp. *sedenense* (Lérida, BCF 1481). Fig. 3) *H. sedenense* subsp. *gervaisii* (Navarra, SEV 77619). Fig. 4) *H. filifolium* var. *filifolium* (Alicante, SEV 86669). Fig. 5) *H. filifolium* var. *cazorlensis* (Jaén, SEV 96660). Fig. 6) *H. filifolium* subsp. *arundanum* (Cádiz, SEV 86677). Fig. 7) *H. filifolium* subsp. *velutinum* (Málaga, SEV 86653). Fig. 8) *H. cantabricum* (Burgos, SEV 77612). Esclerenquima en negro.

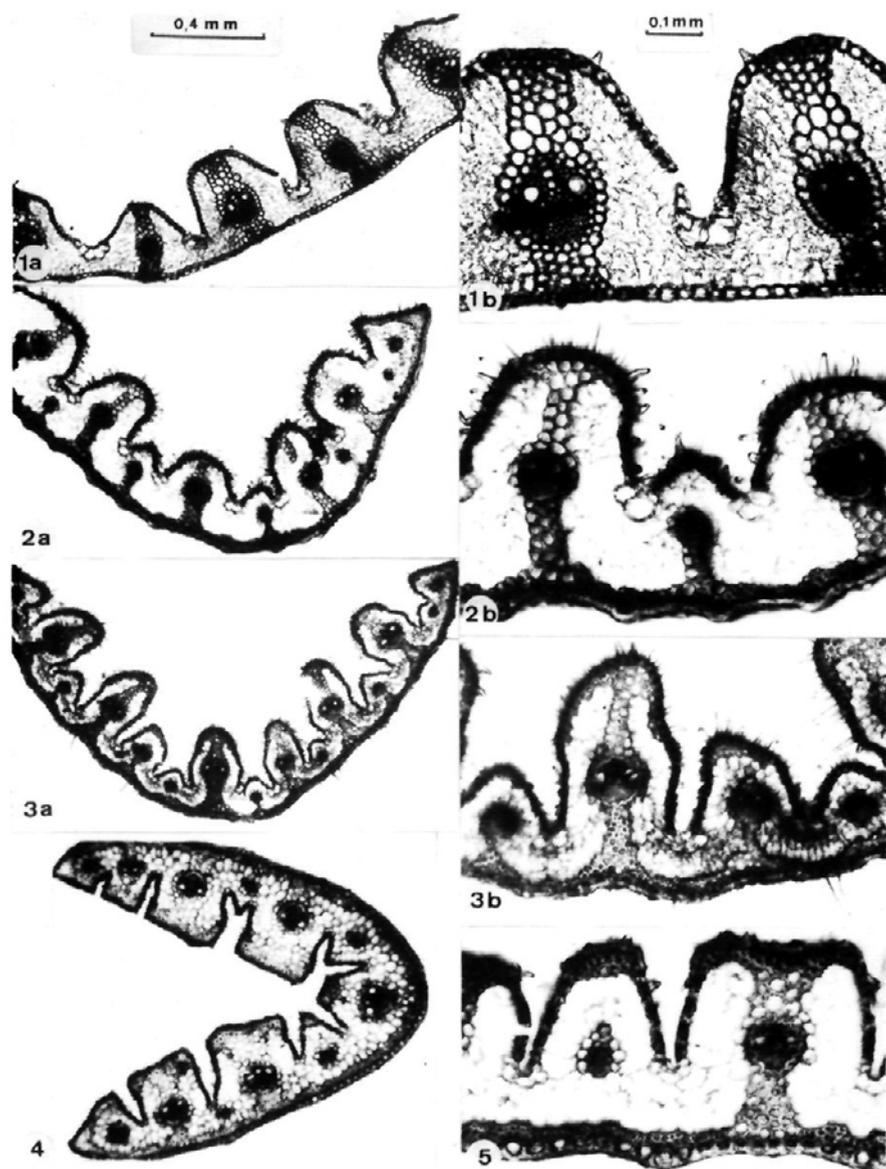


Lámina III: Sección transversal de las hojas basales. Fig. 1) *H. sedenense* subsp. *gervaisii* (Navarra, SEV 77619). Fig. 2) *H. filifolium* var. *filifolium* (Alicante, SEV 86669). Fig. 3) *H. filifolium* subsp. *velutinum* (Granada, SEV 86655). Fig. 4) *H. cantabricum* (Burgos, SEV 77612). Fig. 5) *H. cantabricum* (Cantabria, SEV 77600).

darias triangulares; aguijones y pelos cortos (hasta de 0,25 mm) abundantes en el haz; pelos largos ausentes.

β. *H. filifolium* subsp. *filifolium* var. *cazorlensis* Romero Zarco (fig. 5)

Relación anchura-espesor de 5 a 6; costillas primarias rectangulares, las secundarias triangulares; aguijones de hasta 50 μm, escasos en el haz; pelos ausentes.

b. *H. filifolium* subsp. *arundanum* Romero Zarco (fig. 6)

Relación anchura-espesor de 5,5 a 7; costillas primarias rectangulares, las secundarias triangulares; aguijones abundantes en el haz; pelos largos presentes o no en el envés.

c. *H. filifolium* subsp. *velutinum* (Boiss.) Romero Zarco (fig. 7; lám. III, fig. 3)

Relación anchura-espesor de 5 a 8; costillas primarias cuadrangulares o pentagonales, las secundarias triangulares o redondeadas; aguijones y pelos cortos (de 18 a 100 μm) abundantes en el haz; pelos largos abundantes o ausentes en el envés.

***Helictotrichon cantabricum* (Lag.) Gervais (fig. 8; lám. III, figs. 4, 5)**

Contorno definido, ligeramente en forma de "V" o casi plano; relación anchura-espesor de 5 a 8; haz profundamente surcado, con costillas desiguales de ángulos marcados, las primarias cuadrangulares, las secundarias triangulares; células buliformes poco desarrolladas en grupos de 1 a 3 situados en los surcos internervales; aguijones de hasta 20 μm escasos en el haz; pelos generalmente ausentes en las plantas adultas; esclerénquima muy desarrollado, formando una capa continua subepidérmica en el envés y trabéculas completas en forma de "T" en los nervios primarios; los nervios secundarios con haces subepidérmicos aislados en el haz y, a veces, trabéculas incompletas en el envés.

DISCUSIÓN

Se ponen de manifiesto dos tipos de estructura foliar en las especies españolas del género *Helictotrichon* str. s. Un primer tipo que se da en *H. sedenense* se caracteriza por su contorno indefinido debido a la ausencia de una capa continua de esclerénquima en el envés que sí está presente, por el contrario, en *H. filifolium* y en *H. cantabricum*. El primer tipo ha sido descrito por HOLUB (1958) como tipo "Archavenastrum", que se da también en varias especies asiáticas de alta montaña, y el segundo, denominado tipo "Helictotrichon", se presenta en especies montanas y esteparias de la región holártica.

Las dos últimas especies difieren además de la primera por la presencia de costillas primarias y secundarias, y, a su vez, difieren entre sí por el contorno, que es redondeado en *H. filifolium* y en forma de "V" en *H. cantabricum*, y por los ángulos acusados que presentan las costillas en la segunda especie.

Los resultados de este estudio están de acuerdo con las observaciones de SAINT-YVES (1931) y GERVAIS (1973a).

3. EPIDERMIS DE LAS HOJAS BASALES

INTRODUCCIÓN

Paralelamente al estudio de la estructura foliar de las hojas basales, se ha realizado un estudio descriptivo de los caracteres epidérmicos de dichas hojas. Según PRAT (1932), las hojas caulinares superiores de los tallos fértiles de las gramíneas presentan diferencias epidérmicas más significativas que las de sus respectivas hojas basales; sin embargo, en ensayos preliminares se comprobó que en las especies españolas del género *Helictotrichon* el utilizar para el estudio epidérmico las hojas basales no supone una pérdida importante de información sistemática y, por el contrario, ofrece la ventaja de la mayor disponibilidad y desarrollo del material.

Según PRAT (*l.c.*), existen tres tipos básicos de epidermis según el grado de diferenciación de sus elementos cortos: epidermis homogéneas, cuyos elementos cortos son estomas; epidermis exodérmicas, con células provistas de prolongaciones (aguijones o pelos), y epidermis sílico-suberosas, cuyos elementos cortos son parejas de células de las cuales la inferior, de paredes generalmente cóncavas y posición ligeramente subyacente, acumula suberina en su interior, mientras que la superior, redondeada o elíptica, acumula sílice.

Dentro de cada uno de los tres tipos básicos, se dan otras diferencias que radican en el grado de madurez de sus elementos, que se mide por la transformación química y el crecimiento que alcanzan sus paredes celulares. Las células largas, que constituyen la mayor parte de la superficie de la epidermis, pueden tener paredes celulares finas y rectilíneas o engrosadas y onduladas, y los elementos exodérmicos se separan en varios tipos según la importancia de su expansión.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se han estudiado 11 muestras pertenecientes a los 7 táxones que se consideran para la Península Ibérica en la presente revisión. Se utilizó material seco procedente de herbario, eligiendo las hojas de igual forma que en el caso de la estructura en sección transversal. Para el estudio al microscopio óptico se preparó el material por ebullición en alcohol de 96° hasta evaporación total, seguida de ebullición en agua destilada durante 10 minutos e inmersión en ácido láctico al 50% durante 24 horas (Paunero, notas manuscritas). La extracción de fragmentos se realizó por raspado con lanceta sobre porta de vidrio, limpiando los tejidos sobrantes con ácido láctico al 50%. Se obtuvieron así franjas completas de aproximadamente 1 cm de longitud correspondientes al haz y al envés de las hojas en la zona comprendida entre el tercio inferior y la mitad de su longitud. La tinción se efectuó con safranina saturada en alcohol o con Sudán III rojo para poner de manifiesto las células suberosas. Para su observación con el MEB, los trozos enteros de hojas se lavaron por inmersión en xilol y se metalizaron con oro-paladio.

Las observaciones se complementaron con la comprobación de los resultados más relevantes en abundante material de herbario bajo la lupa de 40 aumentos, de forma que las conclusiones sobre diferencias de interés taxonómico se hacen extensivas a la práctica totalidad del material utilizado en el estudio taxonómico.

Los resultados se exponen ordenados taxonómicamente y los términos y símbolos utilizados corresponden, en general, a los que se describen en el capítulo primero de la obra de PRAT (1932: 125-139). Para cada región de la epidermis se da una fórmula en la que se incluyen los símbolos correspondientes a los elementos más abundantes; los elementos más escasos se indican en el comentario correspondiente de cada taxon. En dicha fórmula se sitúan, en primer lugar, el elemento o elementos cortos en orden de abundancia, separándolos mediante guiones ("X", estoma; P_1 , aguijón pequeño; P_2 , aguijón grande; P, pelo; P_0 , célula con punta corta; S, célula silíceo; Z, célula suberosa), o bien yuxtapuestos cuando forman parejas; a continuación se sitúa el símbolo correspondiente a las células largas, que en el género *Helictotrichon* son siempre de paredes onduladas, distinguiéndose dos tipos según el grado de engrosamiento de las paredes celulares; células largas de tipo l_3 (PRAT, 1932: 131) y células largas de tipo l_4 , en las cuales el espesor del conjunto de paredes celulares es igual o mayor que la luz de las células observadas al microscopio óptico. Cuando un elemento aparece abundantemente sólo en una o varias de las muestras estudiadas, el símbolo correspondiente se sitúa entre paréntesis y se comenta en el texto. En los casos en que se dan epidermis de diferentes características dentro de la misma superficie foliar, en zonas adyacentes de una misma región epidérmica (nerval o internerval), las fórmulas correspondientes se indican separadas por barras.

Las células exodérmicas se denominan células con punta corta (P_0) cuando la prolongación no sobrepasa los límites de la base de la célula, cuyas paredes adquieren un notable espesor; los aguijones son de tipo P_1 cuando la base es de la misma anchura aproximada que las de las células largas, y de tipo P_2 cuando las supera ampliamente; por último, las células exodérmicas se consideran pelos cuando su prolongación sobrepasa tres veces la longitud de la base de la célula, y son cortos cuando no superan los 0,5 mm de longitud.

RESULTADOS

Helictotrichon Bess. ex Schultes & Schultes fil.

Epidermis de tipo exodérmico-suberosa o silíceo-suberosa ondulada; células largas de tipo l_3 ó l_4 ; estomas con células subsidiarias generalmente en forma de cúpula baja (METCALFE, 1960), presentes siempre en el haz y, a veces, también en el envés, según la especie; células silíceas de contorno elíptico cuando existen (tipo S_0 de Prat), formando parejas con células suberosas; células suberosas generalmente abundantes, aisladas, en parejas o acompañando a las células silíceas o exodérmicas; células exodérmicas presentes al menos sobre los nervios del haz, generalmente formando parejas con células suberosas; aguijones de tipo P_2 antrorsos presentes en los márgenes.

Helictotrichon sedenense (Clarion ex DC.) J. Holub

Epidermis de tipo silíceo-suberosa en el envés y homogénea en las regiones internervales del haz; células largas de tipo l_3 ; estomas con células subsidiarias en forma de cúpula baja, presentes tanto en el haz como en el envés; células exodér-

micas de tipo P_1 , presentes sobre los nervios del haz; células buliformes (regiones internerval del haz) de forma redondeada.

a. **H. sedenense** subsp. **sedenense** (lám. IV, fig. 1)

Material estudiado: CANTABRIA. Picos de Europa, 1-VIII-1978, *Devesa, Pastor & Talavera*, SEV 77626.

Envés: región nerval, SZ-Z l_n
región internerval, Z-X-SZ l_3

Estomas de c. 35 μm de longitud, dispuestos en una fila a cada lado de los nervios principales.

Haz región nerval, P_1 Z-SZ l_n /Z-SZ l_3
región internerval, Xl_3 /B

En la región nerval existen diferencias entre la zona central, con fibras hipodérmicas y las zonas laterales de las costillas en las que solo se presentan algunos agujijones dispersos. Los estomas son numerosos, dispuestos en 4 filas a ambos lados de las células buliformes (B) que, a su vez, se sitúan en 2 a 4 filas.

b. **H. sedenense** subsp. **gervaisii** Romero Zarco

Material estudiado: HUESCA. Candanchú, 22-VIII-1981, *Devesa*, SEV 77622; $2n=28$. NAVARRA. Sierra Longa, puerto de Arlás, 25-VIII-1981, *Devesa*, SEV 77619; $2n=28$.

Envés: región nerval, SZ-Z l_n
región internerval, Z-X l_3

Características similares a las de la subsp. *sedenense*, salvo por la ausencia de elementos SZ en la región internerval. Estomas de 40 a 45 μm de longitud en el material de Huesca y de 56 a 68 μm en el material de Navarra.

Haz: región nerval, P_1 Z-SZ l_n /Z-SZ l_3
región internerval, X l_3 /B

Características semejantes a las de la subsp. *sedenense*. Células buliformes dispuestas en 3 a 6 filas.

Helictotrichon filifolium (Lag.) Henrard

Epidermis de tipo exodérmica-suberosa; células largas de tipo l_4 ; estomas presentes sólo en el haz; células silíceas no observadas; células suberosas abundantes; células buliformes oblongas.

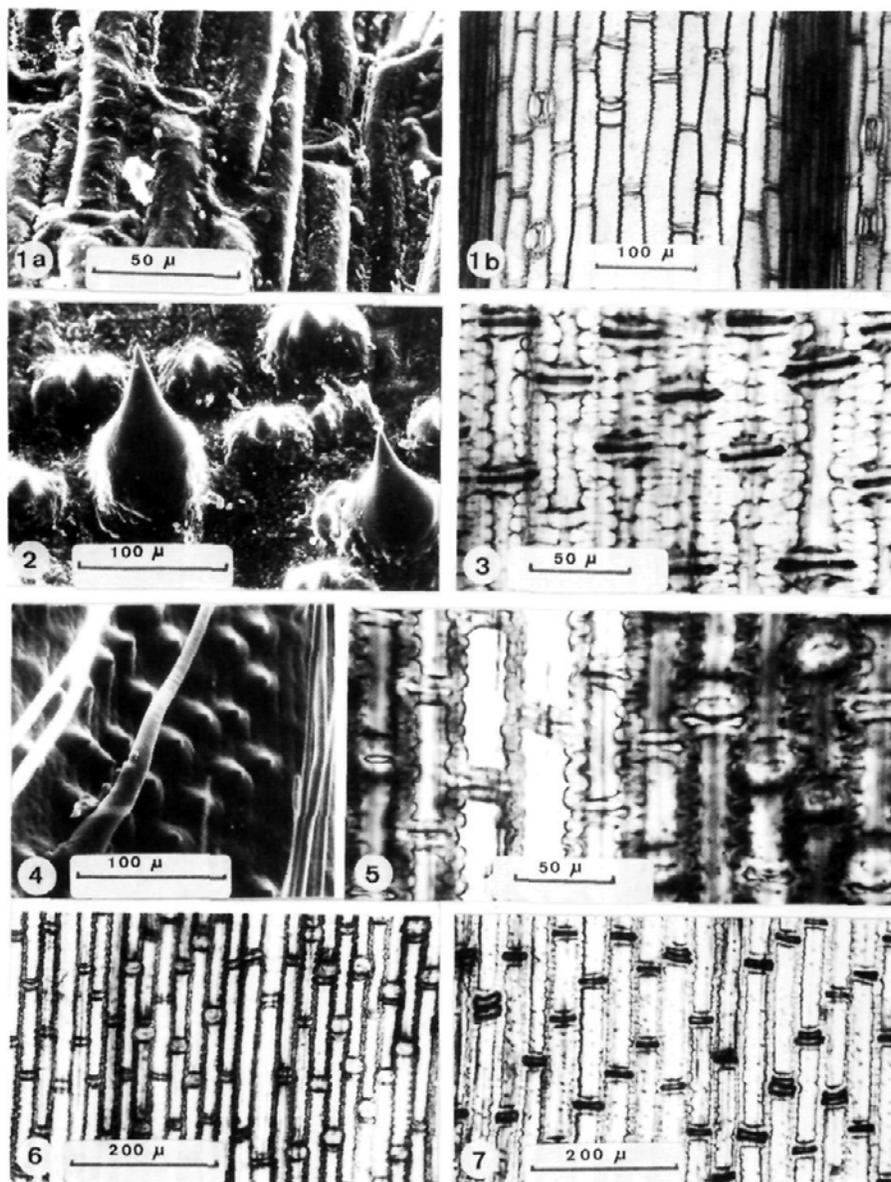


Lámina IV: Epidermis del envés de las hojas basales. Fig. 1) *H. sedenense* subsp. *sedenense* (Cantabria, SEV 77626); 1a) MEB, 1b) microscopio óptico. Fig. 2) *H. filifolium* var. *filifolium* (Alicante, SEV 86669). MEB. Fig. 3) *H. filifolium* subsp. *arundanum* (Cádiz, SEV 86679), tinción con Sudán III. Fig. 4) *H. filifolium* subsp. *velutinum* (Córdoba, SEV 61016), MEB. Fig. 5) *H. filifolium* subsp. *velutinum* (Granada, SEV 86651), tinción con safranina. Fig. 6) *H. cantabricum* (Cantabria, SEV 77600), tinción con safranina. Fig. 7) *H. cantabricum* (Huesca, SEV 77605), tinción con Sudán III.

a. *H. filifolium* subsp. *filifolium*a. *H. filifolium* subsp. *filifolium* var. *filifolium* (lám. IV, fig. 2)

Material estudiado: ALICANTE. Puerto de la Carrasqueta, 5-VI-1981, *Devesa, Luque & Romero*, SEV 86669; $2n=84$.

Envés: región nerval, $P_0-Z-P_2I_4$
región internerval, ZI_4

Células suberosas muy deprimidas. Aguijones con paredes laterales muy engrosadas, al igual que las células con punta corta, con las cuales presentan formas intermedias. Región internerval sensiblemente más estrecha que la región nerval.

Haz: región nerval, PZI_4
región internerval, $PZ-XI_3/B$

Pelos cortos y retrorsos muy abundantes. Células buliformes poco diferenciadas, dispuestas principalmente en dos filas. Estomas de 47 a 54 μm de longitud.

 β . *H. filifolium* subsp. *filifolium* var. *cazorlensis* Romero Zarco

Material estudiado: JAÉN. Sierra Cabrillas, barranco de Ginés, 11-VI-1981, *Devesa, Luque & Romero*, SEV 86660; $2n=90-100$.

Envés: región nerval, $P_0-Z-P_0ZI_4$
región internerval: ZI_4

Haz: región nerval, $P_0ZI_4/P_2ZI_4/PZI_4$
región internerval, $X-P_0-ZI_3/B$

Dentro de la región nerval del haz, las parejas P_0Z ocupan la zona correspondiente al centro de las costillas; las parejas P_2Z , los bordes, y las parejas PZ (pelos cortos), los flancos. Estomas de 47 a 57 μm de longitud.

b. *H. filifolium* subsp. *arundanum* Romero Zarco (lám. IV, fig. 3)

Material estudiado: CÁDIZ. Grazalema, Sierra del Pinar, 3-V-1981, *Romero*, SEV 86679; $2n=70$.

Envés: región nerval, $P_0-Z-P_0Z-P_2I_4$
región internerval, ZI_4

Células suberosas muy deprimidas. Aguijones con paredes laterales muy engrosadas, al igual que las células con punta corta, con las cuales presentan formas intermedias. Región internerval sensiblemente más estrecha que la región nerval.

Haz: región nerval, PZI_3
región internerval: $PZ-XI_3/B$

Pelos cortos y retrorsos, muy abundantes. Células buliformes poco diferenciadas, dispuestas principalmente en dos filas. Estomas de 45 a 59 μm de longitud, con células subsidiarias de lados casi paralelos.

c. *H. filifolium* subsp. *velutinum* (Boiss.) Romero Zarco (lám. IV, figs. 4, 5)

Material estudiado: CÓRDOBA. Sierra de Rute, pico de las Cruces, 15-V-1980, Gallego, Romero & Silvestre, SEV 61016; $n=28$. GRANADA. Sierra Nevada, fuente de San Jerónimo, 26-VI-1980, Devesa, Luque, Romero & Talavera, SEV 86651; $2n=14+1B$.

Envés: región nerval, $P_0-P_0Z-P-Z l_4$
región internerval, $Z-PZ l_4$

Pelos escasos y cortos en el material de Granada, abundantes y largos en el de Córdoba. Células suberosas muy deprimidas.

Haz: región nerval, $PZ-P l_4$
región internerval: $P-PZ-X l_3/B$

Pelos cortos y muy numerosos. Estomas de 25 a 35 μm de longitud, con células subsidiarias en forma de cúpula baja o de lados casi paralelos. Células buliformes dispuestas en una o dos filas.

Helictotrichon cantabricum (Lag.) Gervais (lám. IV, figs. 6, 7)

Epidermis de tipo exodérmico-suberosa; células largas de tipo l_3 , de paredes notablemente engrosadas en la epidermis del envés; estomas presentes solo en el haz, con células subsidiarias en forma de cúpula baja; células silíceas no observadas; células suberosas abundantes; células exodérmicas del envés de tipo P_0 ; células buliformes oblongas.

Material estudiado: CANTABRIA. Picos de Europa, 14-VII-1980, Devesa, Gallego, Luque & Talavera, SEV 77600. HUESCA. Castiello de Jaca, 7-V-1967, P. Montserrat, SEV 77595. Puente la Reina de Jaca, 25-VIII-1981, Devesa, SEV 77605.

Envés: región nerval, $(P_0Z-P_0) (Z) (P_0-Z-P_0Z) l_3$
región internerval, $Z l_3$

La primera y tercera fórmula, correspondientes al material de los Picos de Europa y de Puente la Reina de Jaca, respectivamente, son muy similares por la abundancia de células con punta corta, mientras que en el material de Castiello de Jaca son escasas e inmaduras, y las células suberosas que las sustituyen forman numerosas parejas.

Haz: región nerval, $(P_1Z-P_1 l_3/P_2-P l_3)$
 $(P_0Z l_3/P_1Z l_3)$
 $(P_0Z l_3/P_2Z l_3/PZ l_3)$

región internerval, (X-PZ l_3/B)
 (X-Z l_3/B)
 (X l_3/B)

Las diferencias entre las distintas muestras en cuanto a la epidermis del haz afecta notablemente a la abundancia y tipos de células exodérmicas. En general, las zonas centrales de las regiones nervalas poseen células exodérmicas poco maduras (P_0 , P_1), mientras que en las zonas correspondientes a los bordes y flancos de las costillas se sitúan las más maduras (P_2 , P). Los aguijones son generalmente antrorsos, mientras que los pelos, que son siempre cortos, son retrorsos. Estomas de 40 a 47 μm de longitud, numerosos. Células buliformes dispuestas en una o dos filas.

DISCUSIÓN

La única referencia bibliográfica de que se dispone sobre la epidermis foliar en el género *Helictotrichon* str. s. corresponde a la descripción de la epidermis del envés de la hoja caulinar superior de *H. sempervirens* (Vill.) Pilger, especie tipo del género (PRAT, 1932: 271), en la que se indica una epidermis de tipo suberoso con intercalación de algunas células exodérmicas de tipo P_1 . Esta descripción no difiere básicamente de la de las hojas basales de *H. cantabricum*.

El examen de los elementos epidérmicos y su distribución ponen de manifiesto diferencias de diverso grado, que están en consonancia con otras diferencias anatómicas y morfológicas que apoyan el tratamiento taxonómico dado a las especies del género estudiadas en la presente revisión.

La presencia de epidermis silíceo-suberosa en el envés y epidermis homogénea en las regiones internervalas del haz permite separar claramente *H. sedenense* de las otras dos especies estudiadas. El engrosamiento de las paredes celulares de las células largas permite diferenciar a las tres especies entre sí. *H. sedenense* presenta células largas de tipo l_3 , al igual que *H. cantabricum*, pero en éste las paredes celulares son mucho más gruesas, ocupando aproximadamente 1/3 de la superficie de la epidermis del envés observada al microscopio óptico. Los táxones que se incluyen en *H. filifolium* se caracterizan por sus células largas de tipo l_4 (salvo en las áreas estomatíferas).

Las células suberosas, abundantes en todos los táxones estudiados, son tanto más deprimidas cuanto mayor sea el grado de madurez de la epidermis y el espesor de las paredes celulares, siendo a veces visibles sólo mediante tinción con colorantes específicos de la suberina.

H. filifolium y *H. cantabricum* presentan una gran riqueza y variabilidad en el tipo y distribución de las células exodérmicas. En *H. filifolium*, la presencia de pelos largos en las hojas basales es un carácter tradicionalmente empleado para la diagnosis de la subsp. *velutinum* (= *H. sarracenorum*); sin embargo, en ciertas poblaciones de dicho taxon se encuentran brotes o individuos totalmente glabros (HACKEL, 1877: 121). Por otra parte, las plantas de un año de edad de *H. filifolium* var. *filifolium* ($2n=84$) obtenidas a partir de semillas de plantas totalmente glabras de Sierra María (Almería), presentan una exuberante pubescencia en el

envés de todas sus hojas basales. El material estudiado de la subsp. *arundanum* ($2n=70$) presenta un brote pubescente junto con otros glabros. También las plantas jóvenes de *H. cantabricum* tienen hojas pubescentes, carácter que rara vez persiste en el adulto, por lo que se considera de carácter juvenil.

Dentro de *H. filifolium* subsp. *filifolium*, la var. *cazorlensis* ($2n=98$) se caracteriza frente a las plantas de la variedad típica ($2n=84$) por las células exodérmicas menos maduras sobre las costillas del haz, de tipo P_0 en el centro, P_2 en los bordes y P (pelos cortos) en los flancos. Por el contrario, todo el material que incluimos en la var. *filifolium* presenta una abundante pelosidad corta, bien visible a la lupa, por toda la superficie del haz, salvo en las bandas de células buliformes.

Los estomas presentan células subsidiarias de lados casi paralelos en *H. filifolium* subsp. *filifolium* y subsp. *arundanum*, mientras que en los restantes táxones son en forma de cúpula baja. Las medidas obtenidas sobre la longitud de 20 estomas por muestra evidencian la existencia de una correlación positiva con el número cromosómico, dentro de cada especie.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- DUVAL-JOUVE, J. M. (1893). Note sur les caractères que les arêtes et les feuilles peuvent fournir pour la division en sections du genre Avena. *Bull. Soc. Bot. France* 10: 50-55.
- GERVAIS, C. (1966). Nombres chromosomiques chez quelques Graminées alpines. *Bull. Soc. Sci. Nat. Neuchâtel* 89: 86-100.
- GERVAIS, C. (1968). Notes de cytotaxonomie sur quelques Avena vivaces. *Bull. Soc. Sci. Nat. Neuchâtel* 91: 105-117.
- GERVAIS, C. (1972). Nouvelles déterminations de nombres chromosomiques chez les avoines vivaces. I. *Bull. Soc. Sci. Nat. Neuchâtel* 95: 57-61.
- GERVAIS, C. (1973a). Contribution à l'étude cytologique et taxonomique des avoines vivaces. *Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges.* 88.
- GERVAIS, C. (1973b). Nouvelles déterminations de nombres chromosomiques chez les avoines vivaces. II. *Bull. Soc. Sci. Nat. Neuchâtel* 96: 83.
- GERVAIS, C. (1977). Essais d'hybridation chez les avoines vivaces espagnoles (genre *Helictotrichon* Bess.) du complex filifolium-sarracenorum. *Bull. Soc. Sci. Nat. Neuchâtel* 100: 137-142.
- GERVAIS, C. (1981). Notes sur la phylogenie des avoines vivaces (genres Avenula Dumort. et Helictotrichon Bess.) *Bull. Soc. Sci. Nat. Neuchâtel* 104: 153-166.
- HACKEL, E. (1877). Über einige Gräser Spaniens und Portugaes. *Österr. Bot.* 2, 27: 118-125.
- HOLUB, J. (1958). Bemerkungen zur Taxonomie der Gattung Helictotrichon Bess. In: I. Klustersky & al. (Eds.), *Phillips Maxmilian Opiz und seine Bedeutung für Pflanzen-taxonomie*: 101-133. Praga.
- HOLUB, J. (1980). Helictotrichon. In: T. G. Tutin & al. (Eds.), *Flora Europaea* 5: 208-210. Cambridge.
- KERGUELEN, M. (1975). Les Gramineae (Poaceae) de la Flore française. Essai de mise au point Taxonomique et Nomenclatural. *Lejeunia* 75.
- KÖPPER, P. (1974). Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* 23.
- LEVAN, A., K. FREDGA & A. A. SANDBERG (1965). Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52: 210-220.
- LOVE, A. & E. KJELLQVIST (1973). Citotaxonomy of Spanish plants. II. Monocotyledons. *Lagascalia* 3: 147-182.
- METCALFE, C. R. (1960) *Anatomy of Monocotyledons. I. Gramineae*. Oxford.
- PAUNERO, E. (1959). Las Avéneas españolas. IV. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 17(1): 257-376.
- POTZTAL, E. (1951). Anatomisch-systematische Untersuchungen an der Gattungen Arrhenatherum und Helictotrichon. *Bot. Jahrb. Syst.* 75: 321-332.
- PRAT, H. (1932). L'épiderme des Graminées: étude anatomique et systématique. *Ann. Sci. Nat. Bot.* (sér. 10) 14: 117-334.

- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1973). Avance sobre una síntesis corológica de la Península Ibérica, Baleares y Canarias. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 30: 68-87.
- SAINT-YVES, A. DE (1931). Contribution à l'étude des Avena Sect. Avenastrum (Eurasie et Région Méditerranéenne). *Candollea* 4: 353-504.
- SNOW, R. (1963). Alcoholic hydrochloric acid-carmines as a stain for chromosomes in squash preparations. *Stain Technol.* 38: 9-13.
- STEBBINS, G. L. (1938). Cytological characteristic associated with the different growth habits in the dicotyledons. *Amer. J. Bot.* 25: 189-198.
- STEBBINS, G. L. (1971). Relationships between adaptative radiation, speciation and major evolutionary trends. *Taxon* 20(1): 3-16.
- TALAVERA, S. (1978). Aportación al estudio cariológico de las Gramíneas españolas. *Lagascalia* 7: 133-142.
- TRABUT, M. L. (1889). Notes agrostologiques I & II. *Bull. Soc. Bot. France* 36: 404-412.
- VIERHAPPER, F. (1906). Zur Systematik der Gattung Avena. *Verh. K. K. Zool. Bot. Ges. Wien* 56: 369-370.
- VIERHAPPER, F. (1914). Zur Systematik der Gattung Avena. II. *Verh. Ges. Deutsch. Naturf.* 85(2): 670-674.

Aceptado para publicación: 5-II-1985