

Lagascalia 13(2): 255-273 (1985).

ESTUDIO TAXONÓMICO DEL GÉNERO
PSEUDARRHENATHERUM ROUY
(GRAMINEAE) EN LA PENINSULA
IBERICA

C. ROMERO ZARCO

Departamento de Botánica, Facultad de Biología, Sevilla

(Recibido el 28 de Mayo de 1984)

Resumen. Se estudia la Cariología, Anatomía foliar y Taxonomía de dos especies del género *Pseudarrhenatherum* Rouy (*P. longifolium* y *P. pallens*). Se aportan nuevas pruebas para la delimitación taxonómica del género dentro de la tribu Aveneae Nees y para la separación de sus especies. Para cada una de ellas se indica sinonimia, descripción y distribución.

Summary. Cariology, foliar anatomy and taxonomy of the species of *Pseudarrhenatherum* Rouy (Gramineae) from the Iberian Peninsula (*P. longifolium* and *P. pallens*) have been studied which provide additional evidence for the separation of this genus within the tribe Aveneae Nees, as well as for the delimitation of both species. For each species, the correct name, synonymy, description and distribution are provided.

INTRODUCCION

El género *Pseudarrhenatherum* está estrechamente emparentado con el género *Arrhenatherum* Beauv., del que difiere por sus espiguillas con dos flores hermafroditas y por ciertas modificaciones anatómicas de la raíz y de las hojas, análogas a las que presenta el género *Helictotrichon* Bess. ex Schultes & Schultes fil. Comprende dos únicas especies conocidas, *P. longifolium* (Thore) Rouy, que se distribuye por la vertiente atlántica desde el NO de Francia hasta el N de Africa y *P. pallens* (Link) J. Holub, endémica de las sierras del W de Portugal.

El conocimiento del género en la Península Ibérica ha sido inexacto debido a la existencia de dos fuentes bibliográficas confusas. Así, BROTERO (1804) denominó *Avena montana* a la especie más común (*P. longifolium*) y *Avena setifolia* a la especie endémica portuguesa (*P. pallens*); WILLKOMM (1861: 71) incluyó en *Arrhenatherum pallens* Link el material español citando sinónimos de las dos especies, lo que posteriormente intentó corregir WILLKOMM (1893: 19), citando ambas especies para España.

Aunque la separación morfológica, ecológica y geográfica de las dos especies ha sido correctamente establecida por HOLUB (1980: 217), se ha considerado de interés realizar la revisión taxonómica del género para la Península Ibérica, aportando nuevos datos anatómicos y cariológicos que sirvan para esclarecer la separación taxonómica y variabilidad de sus especies y su distribución geográfica, así como su relación con otros géneros de la tribu *Aveneae* Nees que han sido objeto de estudio por parte del autor. (ROMERO ZARCO, 1984a, 1984b, 1985).

CARIOLOGIA

Del género *Pseudarrhenatherum* sólo se conocía hasta la fecha el número cromosómico de *P. longifolium*, para el que diferentes autores han indicado $2n = 14$ en material portugués y francés (LITARDIÈRE, 1949; QUEIRÓS, 1973, y KERGUÉLEN, 1975).

En el presente trabajo se incluye el estudio de una población de cada especie. Para el estudio mitótico se utilizaron meristemos radicales obtenidos de plantas cultivadas en el Jardín experimental de la Facultad de Biología de Sevilla a partir de semillas recolectadas en el campo. Los meristemos se trataron con 8-hidroxiquinoleina 2mM. como antimitótico durante tres horas a baja temperatura, se fijaron en Carnoy durante 24 horas, y se conservaron hasta el momento de su estudio en alcohol etílico al 70 %.

En el estudio de cromosomas en meiosis se emplearon botones florales fijados en el campo en alcohol etílico-ácido acético (3:1) durante 24 horas, empleando hierro como mordiente. En ambos casos la tinción se efectuó con carmín-clorhídrico-etílico (SNOW, 1963) en frío durante 3 días, y el montaje se realizó por aplastamiento en ácido acético al 45 %.

Para la morfología de los cromosomas se ha utilizado la terminología de 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 el mismo autor STEBBINS (1971: 88). Se exponen a continuación los resultados obtenidos.

1. *P. longifolium* (Thore) Rouy

Material estudiado.

ESPAÑA. **Cantabria**. Fresneda, 380 m.s.m., 15.VII.1980, *Devesa, Gallego, Luque & Talavera* (SEV 78594); $2n = 14$.

El tamaño aparente de los cromosomas en metafase somática es de 5,6 a $8,8 \mu\text{m}$ (medianamente grande). Estos cromosomas pueden agruparse en 7 pares metacéntricos con centrómero en la región media, uno de ellos con una clara constricción secundaria en la mitad del brazo corto (par 3). No se han observado satélites. La fórmula idiogramática correspondiente es : 14 m y la asimetría del cariotipo de tipo 1A (Lám. 1, figs. 1a y 1b).

El número cromosómico encontrado en el material español de *P. longifolium* coincide con el hallado por LITARDIÈRE (1949: 206, sub *Arrhenatherum longifolium*) con material portugués procedente de Coimbra y con el indicado por KERGUELEN (1975: 247) para material francés. QUEIRÓS (1973: 90, sub *Arrhenatherum longifolium*) indica $2n = 14 + 0-1 B$ en plantas portuguesas procedentes de Montalegre, Porto y Ferreira do Zezere, en las que observa la existencia de un par de cromosomas satelizados y otro par con una constricción secundaria.

2. *P. pallens* (Link) J. Holub

Material estudiado.

PORTUGAL. **Estremadura**. Sierra de Arrabida, 28.IV.1982, *Devesa & Romero* (SEV 86754); $2n = 14$, $n = 7$.

El tamaño aparente de los cromosomas en metafase somática es de 4,7 a $6,8 \mu\text{m}$ (medianamente pequeños a medianamente grandes). Estos cromosomas pueden agruparse en 7 pares metacéntricos con centrómero en la región media, uno de ellos satelizado (par 7). La fórmula idiogramática correspondiente es de $12m + 2m^{\text{sat}}$, y la asimetría del cariotipo es de tipo 1A (Lám. I, figs. 2a y 2b). El apareamiento de los cromosomas en la meiosis es normal, con formación de 7 bivalentes en la diacinesis (Lám. I, fig. 2c).

No se ha encontrado ninguna referencia bibliográfica para *P. pallens*, que, al parecer, se estudia por primera vez desde el punto de vista cariológico.

De los resultados expuestos se deduce que el número básico de cromosomas en el género es $x = 7$, al igual que en otros géneros afines de la tribu *Aveneae*.

Las diferencias observadas en el tamaño aparente de los cromosomas en metafase somática de las dos especies pueden deberse, al menos en parte, al distinto grado de acortamiento de los cromosomas que se observan incluso entre diferentes placas metafásicas de una misma muestra, por lo que no se le concede gran importancia. Por el contrario, la diferencia en los cariogramas de ambas especies es notable: *P. longifolium* presenta una clara constricción secundaria en el tercer par de cromosomas, lo que no se observa en el cariograma de *P. pallens* que, a diferencia de aquel presenta satélites en el último par. Esta diferencia es análoga a la observada entre los cariogramas de los dos subgéneros del género *Avenula* (ROMERO ZARCO, 1984a) y, curiosamente, la presencia de constricciones secundarias ocurre en las dos especies que requieren mayor humedad climática, *P. longifolium* y *Avenula pubescens*. Además de la ausencia de poliploidía, el género *Pseudarrhenatherum* difiere del género afín *Arrhenatherum* por la falta de cromosomas submetacéntricos (véase ROMERO ZARCO, 1984b).

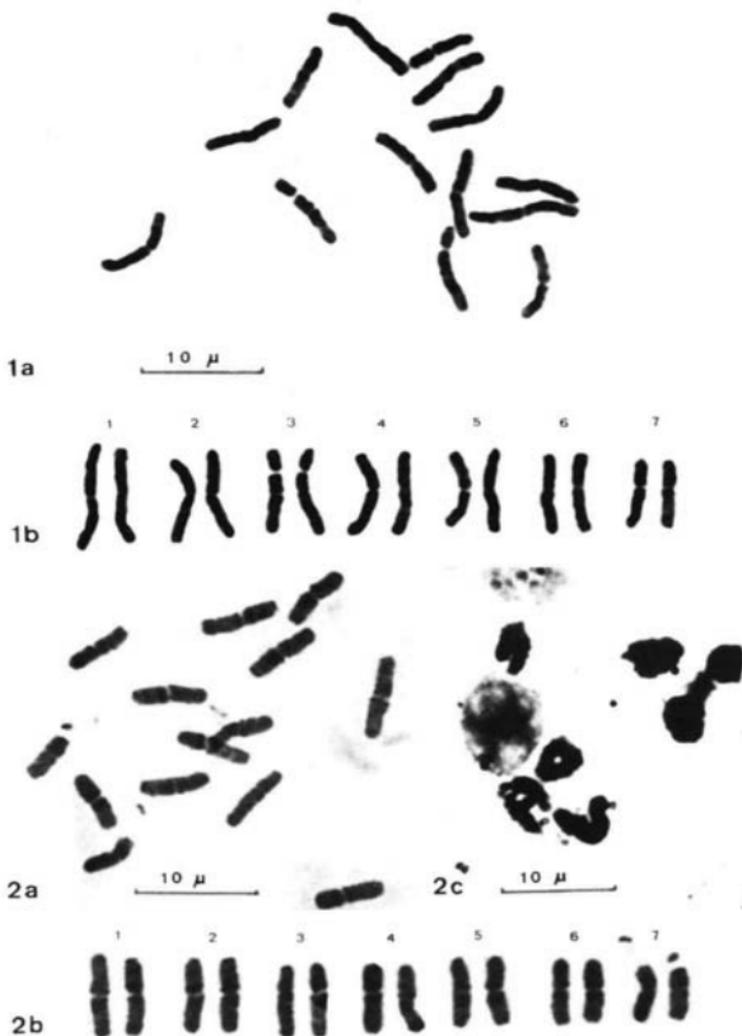
Los datos cariológicos disponibles apoyan la separación de los géneros *Pseudarrhenatherum* y *Arrhenatherum* así como la distinción de dos especies en el primero.

ANATOMIA

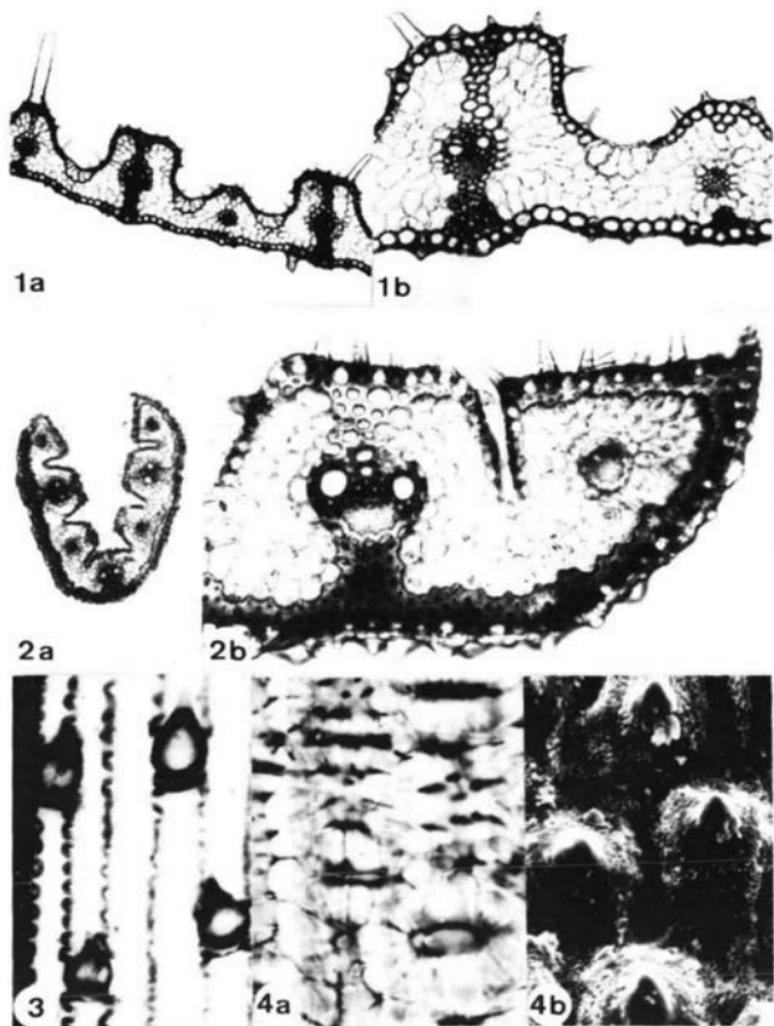
La historia taxonómica de este género está íntimamente ligada al estudio de su anatomía foliar. VIERHAPPER (1906, 1914) y POTZTAL (1952) pusieron de manifiesto las diferencias existentes entre las hojas de las especies actualmente incluidas en el género *Pseudarrhenatherum* (*Avena longifolia* Thore y *Avena pallens* Link) y las de las especies de *Arrhenatherum* s.s. En este último, las hojas son blandas, aplanadas y con escaso desarrollo del tejido esclerenquimático, como en el género *Avena* s.s., mientras que en las especies de *Pseudarrhenatherum* son rígidas, presentando acusado relieve en el haz y notable desarrollo del esclerénquima, como ocurre en el género afín *Helictotrichon*.

En la mayor parte del material estudiado en el presente trabajo, se han obtenido secciones transversales de las hojas basales, elegidas según las recomendaciones de SAINT-YVES (1931: 371). Los cortes se efectuaron con hoja de afeitar a mano alzada en un porta impregnado de ácido láctico al 50 %.

Para completar el estudio de la anatomía foliar se procedió a extraer muestras de epidermis en varios individuos de ambas especies, elegidos en la



LAMINA I. 1a, metafase somática de *P. longifolium* (Cantabria, SEV 78894), aprox. $\times 2000$; 1b, cariograma correspondiente a la fig. 1a; 2a, metafase somática de *P. pallens* (Extremadura, SEV 86754), aprox. $\times 2000$; 2b, cariograma correspondiente a la fig. 2a; 2c, diacinesis, aprox. $\times 1800$.



LAMINA II. Anatomía foliar. 1 y 3, *P. longifolium* (Cádiz, SEV 78601): 1a, sección transversal $\times 50$; 1b, detalle $\times 130$; 3, detalle de la epidermis del envés, $\times 350$. 2 y 4, *P. pallens* (Estremadura, SEV 78601): 2a, sección transversal $\times 50$; 2b, detalle $\times 130$; 4a, detalle de la epidermis del envés al M.O. $\times 800$; 4b, detalle de la epidermis del envés al M.E.B., $\times 500$.

misma forma que para el estudio de la sección transversal. Las hojas se hirvieron previamente en alcohol absoluto hasta evaporación total y luego en agua destilada durante 10 minutos, efectuándose a continuación el raspado con lanceta de los tejidos sobrantes hasta obtener la epidermis del haz o del envés. Los fragmentos, de aproximadamente 1 cm. de anchura, correspondían a la porción comprendida entre la mitad de la hoja y el tercio inferior; se lavaron con ácido láctico al 50 % y se tiñeron para su observación con safranina saturada en alcohol de 70°. En el caso de *P. pallens*, dado el gran espesor de las paredes celulares, se preparó además una muestra para su observación al M.E.B., mediante lavado con xilol y metalización con oro-paladio.

Para la descripción de los resultados referentes a la sección transversal se ha seguido la terminología de METCALFE (1960) y de GERVAIS (1973) y para la epidermis la de PRAT (1932), en ambos casos con algunas modificaciones (ROMERO ZARCO, 1985). Se exponen a continuación los resultados obtenidos.

Pseudarrhenatherum Rouy

Sección transversal. Nervio central no destacado. Superficie del haz con costillas de ángulos romos cuadrangulares y triangulares en los nervios y surcos profundos en los internervios. Células buliformes en grupos regulares de 0 a 5 en cada surco del haz. Envés liso o ligeramente ondulado. Mesófilo no radiado. Haces vasculares de tipo básico (METCALFE, 1960: 675), con vaina externa bien definida interrumpida por el esclerénquima circunvascular. Esclerénquima de desarrollo notable, formando trabéculas entre ambas epidermis en la mayoría de las costillas.

Epidermis. De tipo exodérmica-suberosa ondulada. Estomas ausentes o muy raros en el envés, abundantes en el haz. Células silíceas no observadas. Células suberosas muy abundantes en ambas superficies, generalmente formando parejas con células exodérmicas, a veces poco visibles por el gran engrosamiento de las paredes celulares adyacentes o por quedar debajo de las células exodérmicas. Aguijones pequeños o células con punta corta abundantes en el envés. Pelos cortos muy abundantes en el haz.

P. longifolium (Thore) Rouy

Material estudiado

ESPAÑA. **Cádiz.** Tarifa, Sierra de Ojén, 11.V.1980, *Devesa, Romero & Silvestre* (SEV 78501).
Cantabria. Fresneda, 15.VII.1980, *Devesa, Gallego, Luque & Talavera* (SEV 78594).

PORTUGAL. **Tras os Montes**. Entre Amarantes y Villa Real, Sierra de Marao, 28.VI.1982, Gallego, J. García & Romero (SEV 78596).

Sección transversal (Lám. II, figs. 1a y 1b). Contorno indefinido, enrollado o plano. Relación anchura-espesor de 10 a 20. Envés liso o ligeramente ondulado. Haz acostillado. Agujiones dispersos en el haz; pelos cortos frecuentes en ambas superficies. Esclerénquima circunvascular formando trabéculas en forma de "T" o de "I" en los nervios principales.

Epidermis (Lám. II, fig. 3). Está formada por parejas de células cortas, la inferior suberosa (z) y ligeramente subyacente y la superior de tipo exodérmico, alternándose con células largas de pared ondulada de tipo l_3 . Las células exodérmicas más abundantes son agujiones pequeños (P_1), también se presentan pelos (P) cortos y largos repartidos casi por toda la superficie y células con punta corta (P_0) y agujiones grandes (P_2) sobre los nervios del envés. Las regiones navales presentan fibras hipodérmicas y células largas más estrechas (tipo l_n). Estomas X de 36 - 40 μm de longitud, situados a ambos lados de las células buliformes en las regiones intervalos del haz. En el Cuadro I se indica mediante fórmulas la composición de la epidermis en las diferentes regiones.

P. pallens (Link) J. Holub

Material estudiado.

PORTUGAL. **Estremadura**. Sierra de Arrábida, 28.IV.1982, *Devesa & Romero* (SEV 86754).

Sección transversal (Lám. II, figs. 2a y 2b). Contorno elíptico. Relación anchura-espesor de 5 a 8. Haz profundamente surcado; envés liso. Pelos cortos (c. 0,1 mm) y agujiones abundantes sobre las costillas del haz. Células buliformes poco diferenciadas. Esclerénquima formando una capa continua subepidérmica en el envés y gruesas trabéculas en forma de "T" o de "I" en los nervios principales, así como islotes subepidérmicos en el haz conectados o no a los nervios secundarios por parénquima incoloro.

Epidermis (Lám. II, figs. 4a y 4b). Está formada por parejas de células cortas, la inferior suberosa y la superior exodérmica, que alternan con células largas de pared ondulada muy engrosada, de tipo l_4 en el envés y de tipo l_n o l_3 en el haz. Las células exodérmicas son células con punta corta (P_0) en el envés, donde no hay diferenciación en regiones, y pelos cortos y retrorsos (P) en las regiones navales del haz. Las regiones internavales del haz están reducidas a una sola fila de células, en las que alternan estomas de 24 a 26 μm de longitud con células largas entre las cuales no se observan células buliformes bien diferenciadas. Las fórmulas correspondientes se indican en el Cuadro I.

	P. longifolium		P. pallens
Región Nerval	Haz	PZ 1 _n	PZ 1 _n
	Envés	P ₀ -P ₂ Z 1 _n	P ₀ Z 1 ₄
Región internerval	Haz	X-P ₁ Z 1 _n /B	X 1 ₃
	Envés	P ₁ Z-PZ 1 ₃	P ₀ Z 1 ₄

Cuadro I.- Composición de la epidermis (para el significado de los símbolos empleados véase el texto).

La estructura anatómica de las hojas basales en este género no difiere de la descrita para *Helictotrichon* (POTZAL, 1952; ROMERO ZARCO, 1985). En base a esta semejanza VIERHAPPER (1906) incluyó *P. longifolium* junto con las especies de *Helictotrichon* en el grupo "Stipavena".

P. pallens, de hojas setáceas y estrechamente plegadas, difiere claramente de *P. longifolium*, de hojas planas o enrolladas, por la presencia de una capa continua de esclerénquima subepidérmico en el envés. Esta diferencia aporta una prueba más para la separación taxonómica de las dos especies y es análoga a la que se da entre distintas especies del género *Helictotrichon*. La presencia de esclerénquima continuo en el envés de las hojas es, al parecer una adquisición independiente en diferentes grupos de Gramíneas, por ejemplo en *Stipa* (TRABUT, 1889), *Festuca* (HACKEL, 1882) y *Brachypodium* (LOHAUSS, sec. METCALFE, 1960: 68).

No se ha encontrado ninguna referencia bibliográfica sobre la epidermis en estas especies. Las características epidérmicas refuerzan la separación taxonómica respecto al género *Arrhenatherum* (véase ROMERO ZARCO, 1984b). Las especies de ambos géneros presentan epidermis básicamente de tipo exodérmico, pero mientras en *Arrhenatherum* las paredes celulares son lisas y las células suberosas escasas, en *Pseudarrhenatherum* las paredes celulares son onduladas y las células suberosas abundantes. Asimismo, los caracteres epidérmicos del envés permiten separar las dos especies estudiadas: en *P. longifolium* las células exodérmicas predominantes son agujijones pequeños y las células largas de tipo 1₃, mientras que en *P. pallens* las células exodérmicas son células con punta corta y las células largas son del tipo 1₄, con paredes celulares engrosadas que dificultan su observación al microscopio óptico. Las medidas de la longitud de los estomas son claramente mayores en *P. longifolium*.

Existe una gran semejanza entre las epidermis, tanto del haz como del

envés, de *P. pallens* y de *Helictotrichon filifolium* (véase ROMERO ZARCO, 1985). Teniendo ambas especies el mismo tipo básico de epidermis y la misma estructura foliar, no es de extrañar que sus respectivas epidermis presenten el mismo aspecto, debido al mismo grado de maduración de sus células. Esta semejanza debe interpretarse como un fenómeno de paralelismo, ya que entre ambas especies se da una semejanza menor en otros caracteres que la que se presenta entre especies de cada género.

A pesar de que las células con punta corta (P_0) están acompañadas por células suberosas, como suele ocurrir con las células silíceas en otras especies, su sustitución en otras epidermis dentro del género *Pseudarrhenatherum* por aguijones o pelos, parece corroborar la hipótesis de PRAT (1932: 129) de que son auténticas células exodérmicas.

HISTORIA Y DELIMITACION TAXONOMICA

Las especies que se incluyen en *Arrhenatherum* y *Pseudarrhenatherum* han sufrido numerosas vicisitudes en relación con la taxonomía de *Avena* y *Helictotrichon*. VIERHAPPER (1906) incluyó *Avena thorei* Duby (= *P. longifolium*) por su anatomía foliar en el grupo "Stipavena", junto con las especies de *Helictotrichon*, y, posteriormente (1914), consideró dentro del género *Arrhenatherum* dos subgéneros: *Euarrenatherum* (*A. elatius*, *A. kotschyi*, etc.) y *Stiparrhenatherum* (*A. thorei*). ROUY (1913) describió el género *Thorea* (homónimo posterior de *Thorea* Bory) con una sola especie, *T. longifolia* (Thore) Rouy, en base a sus espiguillas de flores hermafroditas, a diferencia de las espiguillas de los *Arrhenatherum* típicos. Posteriormente ROUY (1921) dió al género el nombre legítimo actual.

POTZTAL (1952) incluyó las dos especies en cuestión dentro de su amplio y artificial concepto del género *Arrhenatherum*, pero puso claramente de manifiesto la existencia de dos tipos de anatomía foliar: tipo "Avena" en las especies de *Arrhenatherum* s.s. y tipo "Stipavena" en las especies que se incluyen en *Pseudarrhenatherum*. La delimitación del género que se acepta en la presente revisión corresponde a HOLUB (1966) y es admitida por KERGUÉLEN (1979). Por el contrario COUDERG & GUÉDÈS (1976) aún sostienen la inclusión de estas especies en *Helictotrichon* y, además, les dan un tratamiento nomenclatural erróneo basado en el concepto de WILLKOMM (1861) y en comentarios de LINK (1827: 124) sobre un carácter superfluo, como es la presencia de pelos en las vainas foliares de algunas plantas de *P. pallens*.

El género *Pseudarrhenatherum* se separa bien de *Arrhenatherum* por su

anatomía foliar y por su fórmula idiogramática (véase Cariología), así como por la constitución de sus espiguillas y otros detalles morfológicos florales de menor entidad, como el punto de inserción de la arista, que se sitúa en el tercio central en el primero y hacia la base en el segundo. Otras diferencias importantes son la falta de tejido esclerenquimático alrededor de la endodermis en *Arrhenatherum* (GERVAIS, 1968, 1973), y la morfología del embrión (ver p. 266).

Con respecto a *Helictotrichon* la ausencia de articulación de la raquilla en artejos que se da en las espiguillas de *Pseudarrhenatherum* no es un buen criterio taxonómico para la separación de ambos géneros, y sólo sirve como carácter diagnóstico para las especies españolas, ya que *H. sempervirens* también presenta dicho carácter. GERVAIS (1973) indica como caracteres diferenciales de *P. longifolium* respecto a las especies europeas de *Helictotrichon* la presencia de 3 a 6 nudos en los tallos y su tipo especial de endodermis y esclerénquima perienodérmico en la raíz (véase GERVAIS, 1968, fot. 3 y 6). Ambas diferencias se presentan en material de la otra especie del género, *P. pallens*. Además puede añadirse otro carácter de importancia taxonómica que es la presencia de pelos en el dorso de las lemas de las especies de *Pseudarrhenatherum* y su total ausencia de las especies europeas de *Helictotrichon* s.s. Si bien la pubescencia de las partes vegetativas es un carácter sujeto a notables variaciones en las Gramíneas, los caracteres epidérmicos son tanto más específicos e invariables cuanto más próximo a la inflorescencia se encuentre el órgano en cuestión (PRAT, 1932), de forma que no es arbitrario otorgar importancia taxonómica a la pelosidad de las lemas.

CARACTERES TAXONOMICOS

Anatomía de la raíz.

Las raíces de diferentes tamaños de *P. pallens* presentan en sección transversal una endodermis constituida por células con paredes celulares internas y laterales engrosadas, en forma de "U" o de "V" alargadas, con luz, adquiriendo una coloración rosa pálido con safranina. Rodeando la endodermis aparece una capa de esclerénquima más o menos diferenciado del parénquima cortical, teñido de color rojo púrpura con safranina. Tanto la forma de las células endodérmicas como el anillo de esclerénquima perienodérmico, coinciden con la anatomía de la raíz de *P. longifolium*, estudiada por GERVAIS (1968, fig. 6).

Tallos.

Sus dimensiones son de escaso valor taxonómico. A menudo son geniculados y presentan (2 -) 3 - 6 nudos generalmente bien visibles, que son pubérulos en *P. longifolium* y glabros en *P. pallens*. Las medidas han sido tomadas desde la base hasta la base de la espiguilla terminal de la panícula en el ejemplar más desarrollado de cada pliego.

Hojas.

Las vainas están hendidas casi hasta la base, y presentan la garganta ciliada. LINK (1827: 124) indica una corta pubescencia en las vainas inferiores de *P. pallens* que no se ha observado en los individuos adultos estudiados pero sí en las plántulas, donde se observan numerosos pelos de hasta 0,15 mm en la parte inferior de los limbos y en la parte superior de las vainas de las hojas basales. Por el contrario, en *P. longifolium* tanto los individuos adultos como las plántulas presentan pelos esparcidos en la parte superior de las vainas basales y a lo largo de los limbos, de c. 1 mm de longitud. Las lígulas son membranosas, cortas (hasta 1 mm) y obtusas, de dorso pubérulo en *P. longifolium* y glabras en *P. pallens*.

La estructura anatómica que presentan los limbos en sección transversal ha sido objeto de un estudio especial (véase anatomía foliar). Las diferencias entre ambas especies pueden observarse no obstante sin necesidad de efectuar cortes. *P. longifolium* posee limbos planos o enrollados, con nervios visibles en el envés y pubescentes, mientras que *P. pallens* se caracteriza por sus limbos setáceos, sin nervios visibles en el envés y glabros en general. Las hojas caulinares, en número de (2 -) 3 - 6, son semejantes a las basales.

Panícula.

Siempre ramificada, de contorno anchamente lanceolado o elíptico en *P. longifolium* y estrechamente elíptico o lineal en *P. pallens*. Las ramas y pedúnculos son delgados y escábridos. El número de espiguillas varía notablemente entre las dos especies, siendo de 30 a 150 en *P. longifolium* y de 15 a 25 en *P. pallens*.

Espiguillas.

Presentan dos flores hermafroditas y una tercera flor estéril y escasamente desarrollada. Su longitud, equivalente aproximadamente a la longitud de su gluma superior, difiere notablemente entre las dos especies aunque no tan claramente como indica KERGUÉLEN (1977: 343). En *P. longifolium* mide de 5 a 8,5 mm, mientras que en *P. pallens* son de 8 a 11 mm de longitud.

Especies	Material estudiado		Eje P (μ m)			Relación P/E
<i>P. longifolium</i>	Cádiz	SEV 66723	31,4	±	1,8	1,11
<i>P. pallens</i>	Estremadura	SEV 86754	31,5	±	2,3	1,12

CUADRO II. Dimensiones polínicas de los taxones del género *Pseudarrhenatherum*.

Diferencias análogas se dan entre las glumas y las lemas de ambas especies.

La longitud y pubescencia de la parte de la raquilla situada entre las dos primeras flores (artejo de la raquilla), constituye el mejor carácter diagnóstico floral para separar las dos especies. En *P. longifolium* mide c. 0,5 mm y es glabrescente o escasamente hirsuto, mientras que en *P. pallens* mide c. 2 mm y es densamente hirsuto (ver fig. 1, b y c).

Otros elementos de las espiguillas como la pálea, arista de la lema, callo y lodículas, carecen de interés taxonómico para la separación de las especies. Lo mismo ocurre con el gineceo y el androceo.

Polen.

Se han estudiado al M.O. y al M.E.B. sendas muestras acetolizadas de polen extraído de flores cerradas de ambas especies, según la técnica de ERDTMAN modificada por HIDEUX (1972). Las muestras estudiadas y las medidas correspondientes al eje polar en 30 granos se indican en el Cuadro II.

De acuerdo con la terminología de ERDTMAN (1966) el polen es de tamaño mediano, de forma esferoidal prolada, y heteropolar. El sistema apertural está formado por un poro distal con opérculo, apreciándose una dilatación de la endexina a su alrededor en forma de anillo protuberante. Al M.E.B. la superficie es escábrida, con espínulas densamente dispuestas y formando pequeños grupos.

Ambas especies presentan medidas y características similares y difieren de las especies españolas de *Arrhenatherum* por la mayor protuberancia del anillo (véase ROMERO ZARCO, 1984b). Con respecto a las especies españolas de *Helictotrichon* difieren por la disposición agrupada de las espínulas (véase ROMERO ZARCO, 1985). Esta diferencia es análoga a la encontrada por ANDERSEN & BERTELSEN (1972) y por RAJENDRA & al. (1978) entre diferentes géneros y especies de cereales y gramíneas silvestres.

Cariopsis.

En ambas especies es oblongo-elíptica, surcada ventralmente y algo pelosa hacia el ápice. En *P. longifolium* mide c. 3 mm de longitud y el hilo es elíptico, ocupando aproximadamente 1/3 de la longitud de la cariopsis, mientras que en *P. pallens* mide hasta 4 mm de longitud y presenta un hilo linear de 1/2 a 3/4 de la longitud de la cariopsis.

Embrión.

Presenta los caracteres festucoides indicados por REEDER (1957: 759) y MLADÁ (1977: 85-87) para diversas especies de *Avena* s.s. y *Arrhenatherum elatius*. Mide aproximadamente 1 mm de longitud y presenta un epiblasto truncado similar al de las especies españolas de *Helictotrichon* (véase ROMERO ZARCO, 1985) y claramente diferente del epiblasto de ápice redondeado que presentan las especies españolas de *Arrhenatherum* (véase ROMERO ZARCO, 1984b).

SISTEMATICA

PSEUDARRHENATHERUM Rouy, *Bull. Soc. Bot. Fr.* 68: 401 (1921).

Arrhenatherum sect. *Pseudarrhenatherum* (Rouy) Tzevelev, *Nov. Syst. Pl. Vasc. (Leningrad)* 2: 70 (1974).

Thorea Rouy, *Fl. Fr.* 14: 142 (1913), nom. illeg., non Bory (1808).

Arrhenatherum sect. *Thorea* (Rouy) Maire, *Fl. Afr. Nord* 2: 312 (1953).

Arrhenatherum subgen. *Stiparrhenatherum* Vierh., *Verh. Ges. Deutsch. Naturf.* 85 (2): 673 (1914).

Thoreochloa J. Holub, *Acta Univ. Carol. (Biol.)*, 1962: 164 (1962), nom. superfl.

Hierbas perennes, cespitosas o cortamente estoloníferas. Endodermis de la raíz reforzada exteriormente por un anillo de esclerénquima. Innovaciones intravaginales y extravaginales. Hojas con vainas abiertas casi hasta la base, pálidas o violáceas, de garganta pelosa; ligulas cortas, truncadas u obtusas; limbos surcados en el haz, lisos en el envés, de vernación convoluta, presentando en sección transversal trabéculas de esclerénquima entre ambas epidermis a nivel de los nervios principales. Panícula ramosa, laxa, con ramas y pedúnculos escábridos. Espiguillas con dos flores hermafroditas y una flor terminal estéril, articulada solamente por debajo de la flor inferior; glumas ovadas o lanceoladas, desiguales, anchamente escariosas; lema de la flor inferior aristada, la superior generalmente mútica y de menor

tamaño; lemas de dorso redondeado, con 5 a 7 nervios, hírtulas; arista geniculada, con columna retorcida de sección redondeada, inserta en el tercio central de la lema; pálea biaquillada ciliolada, más corta que la lema. Dos lodículas membranosas, enteras, lanceoladas, superando al ovario y glabras. Tres estambres. Ovario peloso hacia el ápice. Cariopsis oblongo-elíptica, surcada ventralmente.

Número básico de cromosomas. $x=7$.

Especie tipo. *Avena longifolia* Thore.

Distribución. Vertiente atlántica del SW de Europa y N de Africa.

Clave para las especies

1. Artejo de la raquilla, de c. 0,5 mm, glabrescente. Limbo de las hojas basales plano o enrollado, con nervios visibles en el envés, generalmente peloso.1. **longifolium**
1. Artejo de la raquilla, de c. 2 mm, hirsuto. Limbo de las hojas basales setáceo, fuertemente plegado, sin nervios visibles en el envés, glabro.....2. **pallens**

1. Pseudarrhenatherum longifolium (Thore) Rouy, *Bull. Soc. Bot. Fr.* 68: 401 (1921).

Avena longifolia Thore, *Prom. Golfe Gascogne*: 92 (1810).

A. thorei Duby, *Bot. Gall.* 1: 512 (1828), nom. superfl.

Arrhenatherum thorei (Duby) Durieu, *Acta Soc. Linn. Bourdeaux* 11: 323 (1846), nom. illeg.

Thorea longifolia (Thore) Rouy, *Fl. Fr.* 14: 143 (1913).

Avenastrum longifolium (Thore) Samp., *Bol. Soc. Brot.* ser. 2, 7: 119 (1931).

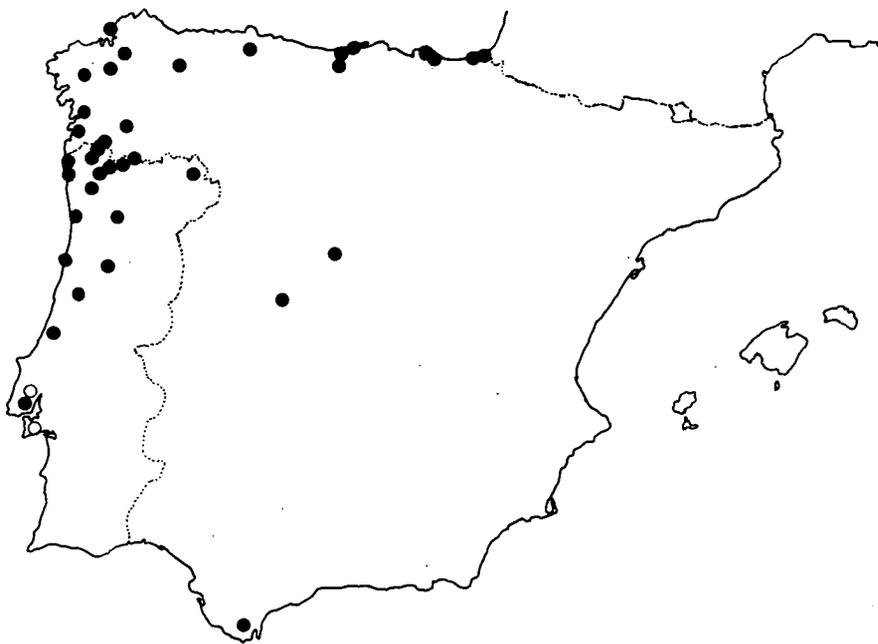
Avena montana Brot., *Fl. Lusit.* 1: 109 (1804), non Weber in Wiggers (1780) nec Vill. (1876). (Tipo: "circa Conimbricam", n.v.).

Avena pallens sensu Willk. in Willk. & Lange, *Prod. Fl. Hisp.* 1: 71 (1861), non Link (1800).

Avena pallens sensu Willk., *Suppl. Prod. Fl. Hisp.* 19 (1893), non Link (1800).

Avena pallens sensu Couderc & Guédès, *Taxon* 25: 188 (1976), non Link (1800).

Cespitosa o cortamente estolonífera. Tallos de 55 - 150 cm, con nudos pubérulos. Hojas con vainas setosas o hirsutas, al menos en la parte inferiorá; ligulas de c. 1 mm de longitud, obtusas, desechas y de dorso pubérulo; limbos de 15 - 50 × 0,2 - 0,8 cm, planos o más raramente convolutos de 1 - 1,5 mm de diámetro, setosos o hirsutos, al menos cuando jóvenes; esclerén-



MAPA 1. Localidades estudiadas de *P. longifolium* (●) y *P. pallens* (○).

quima de la hoja discontinuo en sección transversal. Panícula de 9 - 20 cm, con 30 - 150 espiguillas; ramas inferiores de 3,5 - 11 cm; pedúnculos de las espiguillas de 2 - 8 mm. Espiguillas de 5 - 8,5 mm; glumas ovadas o lanceoladas, agudas, la inferior de 4 - 6 mm, con 1 - 3 nervios y la superior de 6 - 8 mm, con 3 nervios; raquilla de 0,4 - 0,7 mm, glabrescente; lemas elípticas, agudas, la inferior de 5 - 7 mm, con arista de 8 - 10 mm. Lodículas de c. 2,5 mm; anteras de c. 3 mm; cariopsis de c. $3 \times 1,5$ mm, pelosa hacia el ápice; hilo $1/3$ de la longitud de la cariopsis, elíptico.

Número cromosómico. $2n = 14$.

Tipo. "de Saint-Julien á Soustons" (KERGUÉLEN, 1975: 247).

Ecología y distribución. Bosques y matorrales sobre suelos ácidos con clima de influencia oceánica. Se extiende desde el W de Francia hasta el N de Africa; en la Península Ibérica se distribuye por el N, W y puntos del Centro y S.

Localidades representativas (Mapa 1)

ESPAÑA. Asturias. Barco de Soto, 19.V.1864, *Bourgeau*, Pl. Esp. Exsicc. 2715, 1864 (G; MA

8728). **Avila**. Sierra de Gredos, 12.VII.1958, *Rodríguez* (MA 186150). **Cádiz**. Algeciras, V.1849, *Reuter* (G). Tarifa, Sierra de Ojén, 11.V.1980, *Devesa, Romero & Silvestre* (SEV 78601). **Cantabria**. Hinojedo, 20.V.1952, *Leroz* (BCF 1577). **La Coruña**. Doniños, 22.VI.1982, *Gallego, J. García & Romero* (SEV 78599). **Guipuzcoa**. Fuenterrabía, 2.VI.1841, *Bubani* (G). Irún, V-VII.1850, *Willkomm*, It. Hisp. Secund. Exsicc. 30 (G; MA 8730). **Lugo**. Fonsagrada, 15.VII.1955, *Carreira* (G; MA 171440). **Orense**. Orense, VI.1904, *Bescansa* (MA 154058). **Pontevedra**. Cabral, pr. Vigo, 23.VIII, *Lange*, Pl. Europ. Austr. 1851-52, Exsicc. 58 (G). **Segovia**. Montes de Losa, sin fecha ni recolector (MA 8732). **Vizcaya**. Butrón, 25.V.1906, *Sennen & Elías* (BC-Sennen; MA 8725).

PORTUGAL. **Beira Alta**. Entre Viseu y Tondela, 30.IV.1955, *Malato-Beliz & al.* (ELVAS 4912). **Beira Litoral**. Coimbra, IV.1878, *Moller* (G). **Douro Litoral**. Porto, Mindela, 27.IV.1955, *Malato-Beliz* (ELVAS 4871). **Estremadura**. Caneças, V.1884, *Daveau* (LISU 4857). **Miño**. Ancora, VI.1886, *R. da Cunha* (LISU 4852). Sierra de Geres, 27.VI.1982, *Gallego, J. García & Romero* (SEV 78600). **Tras os Montes e Alto Douro**. Bragança, sin fecha, *Oliveira* (LISU 55803).

El material original de *Avena montana* Brot. no ha podido ser consultado; sin embargo la inclusión de dicho nombre en la sinonimia de esta especie está apoyada por el uso que de él han hecho los autores portugueses en antiguas etiquetas de herbario (COI y LISU) y en diversas publicaciones (HENRIQUES, 1905: 92; SAMPAIO, 1947: 707).

2. *Pseudarrhenatherum pallens* (Link) J. Holub, *Taxon* 15: 167 (1966).

Avena pallens Link in Schrad., *Journ. für die Bot.* 2: 314 (1800).

Arrhenatherum pallens (Link) Link, *Hort. Berol.* 1: 124 (1827).

Avenastrum pallens (Link) Samp., *Bol. Soc. Brot.* ser. 2, 7: 119 (1931).

Helictotrichon pallens (Link) Couderc & Guédès, *Taxon* 25: 188 (1976).

Avena setifolia Brot., *Fl. Lusit.* 1: 108 (1804). (Tipo: "in collibus de Arrabida. Comm. primúm à Cl. P. Link").

Helictotrichon setifolium (Brot.) Couderc & Guédès, *Taxon* 25: 188 (1976).

Cespitosa. Tallos de 40 - 80 cm, glabros. Hojas con vainas generalmente glabras en el adulto, excepto la garganta que es ciliada; lígulas de 0,5 (- 1) mm de longitud, obtusas; limbos de hasta 20 - 30 cm de longitud, y de 0,5 - 1 mm de diámetro, estrechamente plegados, setaceos, glabros o ciliados hacia la base, presentando en sección transversal una capa continua de esclerénquima subepidérmico en el envés, panícula de 6 - 12 cm, de contorno estrechamente elíptico o linear, con 15 - 25 espiguillas sobre pedúnculos de 2 - 10 mm y ramas de 10 - 40 mm. Espiguillas de 8 - 11 mm; glumas lanceoladas, agudo-acuminadas, la inferior de 6 - 9 mm, uninervia y la superior de 8 - 11 mm, trinervada; lema lanceolada; la de la flor inferior de 7,5 - 10 mm, bidentada, con arista de c. 12 mm, la de la flor superior de 5 - 7 mm, aguda, mútica o aristada; raquilla de c. 2 mm, hirsuta. Lodículas de c. 2,5 mm; anteras de 3 - 4 mm; cariopsis de 3 - 4 × c. 1 mm, glabrescente o pilosa; hilo



de 1/2 a 3/4 de la longitud de la cariopsis, linear.

Número cromosómico. $2n = 14$.

Tipo: "Sierra de Arrabida" (KERGUÉLEN, 1977: 343).

Ecología y distribución. Matorrales en suelos rojos sobre calizas. Centro-W de Portugal.

Material estudiado (Mapa 1)

Estremadura. Setúbal, Sierra de Arrabida, 13.VII.1848, *Welwitsch* (COI); ídem, VI.1849, sin recolector (LISU 4862); ídem, IV.1900, *Luisou* (COI); ídem, IV.1908, *Mendez* (LISU 4861); ídem, III.1940, *Taborda Morais* (COI); ídem, 24.III.1953, *Mendez & Romariz* (LISU 65194); ídem, 7.IV.1957, *Guerra* (COI; ELVAS 7851); ídem, 28.IV.1981, *Devesa & Romero* (SEV 86615; 86754; 86755); ídem, sin fecha, *Webb* (G). Entre Alhaudra y Arruda dos Vinhos, colinas de Troncoso, V.1891, *Daveau* (LISU 4860). "Portugal", sin fecha ni recolector (G).

No se ha encontrado el material original de *Avena setifolia* Brot. No obstante, su sinonimia con la presente especie, que figura en la publicación de *Arrhenatherum pallens* (Link) Link, parece correcta según los argumentos de KERGUÉLEN (1977: 343) y está de acuerdo con la opinión de los recolectores y autores portugueses (p. ej. HENRIQUES, 1905: 91). Según KERGUÉLEN (l. c.) el protólogo del nombre en cuestión parece indicar que se trata de un nombre dado por BROTERO a un isotipo de *Avena pallens* Link.

BIBLIOGRAFIA

- ANDERSEN, S. Th. & F. BERTELSEN (1972) Scanning electron microscope studies of pollen of cereals and other grasses. *Grana* **12**: 79-86.
- BROTERO, F. A. (1804) *Flora Lusitanica*. Olisipone
- COUDERC, J. M. & M. GUÉDÈS (1976) *Helictotrichon pallens* and *Helictotrichon setifolia*. *Taxon* **25**: 188.
- ERDTMAN, G. (1966) *Pollen Morphology and Plant Taxonomy (Angiosperms)*. New York & London.
- GERVAIS, C. (1968) Sur une critère anatomique nouveau, utilisable dans la taxonomie des avoines vivaces. *Bull. Soc. Bot. Suisse* **78**: 369-372.
- (1973) Contribution a l'étude cytologique et taxonomique des avoines vivaces. *Denkschr. Schweiz Naturf. Ges.* **88**.
- HACKEL, E. (1882) *Monographia Festucearum europaearum*. Kassel & Berlin.
- HENRIQUES, J. A. (1905) Subsídio para o conhecimento da Flora portuguesa. Gramineas (Gramineae). *Bol. Soc. Brot. ser. 1*, **20**: 1-183.
- HIDEUX, M. (1972) Techniques d'étude du pollen on M.B.B.: effets comparés des différents traitements physico-chimique. *Micron* **3**: 1-31.

Fig. 1. a, *Pseudarrhenatherum pallens* (Link) J. Holub (Estremadura, SEV 86755), porte ($\times 0,6$); b, ídem, detalle de la espiguilla desprovista de las glumas ($\times 4$); c, *P. longifolium* (Cantabria, SEV 78594), detalle de la espiguilla desprovista de las glumas ($\times 4$).

- HOLMGREN, P., W. KEUKEN & E. SCHOEFIELD (1981) *Index Herbariorum*, ed. 7. Utrecht.
- HOLUB, J. (1966) *Pseudarrhenatherum* Rouy statt *Thoreochloa* Holub 1962. *Taxon* **15**: 167.
- (1980) *Pseudarrhenatherum* in T. G. TUTIN & al. (eds.), *Flora Europaea* **5**: 217. Cambridge.
- KERGUÉLEN, M. (1975) Les Gramineae (Poaceae) de la Flore Française. Essai de mise au point Taxonomique et Nomenclatural. *Lejeunia* **75**.
- (1979) Graminées, in P. JOVET & R. DE VILMORIN (eds.) *Flore descriptive et illustrée de la France, par l'abbé H. Coste, Suppl. 5*. Paris.
- LEVAN, A., K. FREDGA & A. A. SANDBERG (1965) Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* **52**: 210-220.
- LINK, J. H. F. (1827) *Hortus Regius Botanicus Berolensis, Descriptus* l. Berolini.
- LITARDIÈRE, R. DE (1949) Observations caryologiques et caryosystematiques sur diverses Graminées principalement de la flore méditerranéenne. *Mem. Soc. Hist. Natur. Afr. Nord. Travaux Bot. dédiés à R. Maire* **2**: 199-208.
- MAIRE, R. (1953) *Flore de l'Afrique du Nord 2*. Paris.
- METCALFE, C. R. (1960) *Anatomy of Monocotyledons. 1. Gramineae*. Oxford.
- MLADÁ, J. (1977) The histological structure of the grass embryos and its significance for the taxonomy of the Family Poaceae. *Acta Univ. Carol. (Biol.)* **1974**: 51-156.
- POTZTAL, E. (1952) Anatomisch-Systematische Untersuchungen an der Gattungen Arrhenatherum und Helictotrichon. *Bot. Jahrb.* **75**: 321-332.
- PRAT, H. (1932) L'épiderme des Graminées: étude anatomique et systématique. *Ann. Sci. Nat. (ser. 10, Bot)* **14**: 117-334.
- QUEIRÓS, M. (1973) Contribuição para o conhecimento citotaxonomico das Spermatophyta du Portugal. I. Gramineae. *Bol. Soc. Brot.*, ser. 2, **47**, Supl. 1: 77-103.
- RAJENDRA, B. R., A. S. TOMB, K. A. MUJEEB & L. S. BATES (1978) Pollen morphology of selected Triticeae and two intergeneric hybrids. *Pollen et Spores* **20** (1): 145-156.
- REEDER, J. R. (1957) The embryo in grass systematic. *Amer. Journ. Bot.* **44** (9): 756-769.
- ROMERO ZARCO, C. (1984a) Revisión taxonómica del género *Avenula* (Dumort.) Dumort. en la Península Ibérica e Islas Baleares. *Lagascalia* **13** (1): 39-146.
- (1984b) Revisión taxonómica del género *Arrhenatherum* Beauv. en la Península Ibérica e Islas Baleares. *Acta Bot. Malacitana*. (En prensa).
- (1985) Revisión del género *Helictotrichon* Bess. ex Schultes & Schultes fil. (Gramineae) en la Península Ibérica, II. Estudios experimentales. *Anales Jardín Bot. Madrid* **42** (2). (En prensa).
- ROUY, M. G. (1913) *Flore de France* **14**. Deynolle. Paris.
- (1921) *Le Thorea longifolia* devient le *Pseudarrhenatherum longifolium* Rouy. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **68**: 401-402.
- SAINT-YVES, A. (1931) Contribution a l'étude des Avena Sect. Avenastrum (Eurasiae et Region Mediterraneae). *Candollea* **4**: 353-504.
- SAMPAIO, G. A. S. F. (1947) *Flora Portuguesa*, ed. 2. Porto.
- SNOW, R. (1963) Alcoholic hydrochloric acid-carmines as a stain for chromosomes in squash preparations. *Stain Technol.* **38**: 9-13.
- STEBBINS, G. L. (1938) Citological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. *Amer. Journ. Bot.* **25**: 189-198.
- (1971) Relationships between adaptative radiation, speciation and major evolutionary trends. *Taxon* **20** (1): 3-16.
- TRABUT, M. L. (1889) Notes agrostologiques I & II. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **36**: 404-412.

- VIERHAPPER, F. (1906) Zur Systematik der Gattung *Avena*. *Verh. Zool-Bot. Ges. Wien* **56**: 369-370.
- (1914) Zur Systematik der Gattung *Avena*. II. *Verh. Ges. Deutsch. Naturf.* **85 (2)**: 670-674.
- WILLKOMM, M. (1861) Gramineae Juss., in M. WILLKOMM & J. LANGE. *Prodromus Florae Hispanicae* 1: 33-118. Stuttgartiae.
- (1893) *Supplementum Prodromi Florae Hispanicae*. Stuttgartiae.