

OBSERVACIONES DE FRUTOS Y SEMILLAS AL MEB Y MO DE CHAENORRHINUM (DC.) REICHENB. EN EL SUROESTE DE ESPAÑA

R. JUAN, I. FERNÁNDEZ & J. PASTOR

Departamento de Biología Vegetal y Ecología. Apdo. 1095. 41080 Sevilla.

(Recibido el 6 de Noviembre de 1996)

Resumen. Se ha realizado un estudio, al microscopio óptico y electrónico de barrido, de la morfología y anatomía de frutos y semillas de los taxones de *Chaenorrhinum* del suroeste de España. Todos los taxones pueden diferenciarse basándose en los caracteres de las cápsulas. Con respecto a las semillas todas tienen la testa crestada, aunque en *C. rubrifolium* subsp. *rubrifolium* y *C. macropodum* subsp. *degenii* las crestas son dentadas mientras que en *C. villosum* subsp. *villosum* y subsp. *granatensis* son enteras. Por último, se comenta el sistema de dispersión.

Summary. A study with a light and scanning electron microscope about the morphology and anatomy of the fruits and seeds of *Chaenorrhinum* taxa from south-west Spain has been made. The species can be differentiated on the basis of capsule features. With respect to seeds, they have cristate seed-coat, although in *C. rubrifolium* subsp. *rubrifolium* and *C. macropodum* subsp. *degenii* are dentate ridges while in *C. villosum* subsp. *villosum* and subsp. *granatensis* are smooth. Lastly, dispersion system is discussed.

INTRODUCCIÓN

El género *Chaenorrhinum* se distribuye por Europa, suroeste de Asia y norte de África. Descrito por DE CANDOLLE (1815) como sección de *Linaria*, fue posteriormente considerado con categoría de género por REICHENBACH (1828, sec. SUTTON, 1988). CHAVANNES (1833) vuelve a considerarlo como sección de *Linaria* y diferencia dos grupos atendiendo a la forma de la corola y cápsula. BENTHAM (1846) integra estos grupos en la sección *Chaenorrhinum*. LANGE (1870) devuelve la categoría genérica a *Chaenorrhinum*, que ya será mantenida posteriormente por la mayoría de autores como ROTHMALER (1943), LOSA (1963), FERNANDES (1972) o VALDÉS (1987). Recientemente, SUTTON (1988) considera el género con un total de 21 especies y tres secciones: *Chaenorrhinum*, *Microrrhinum* y *Hueblia*. En Europa están presentes diez es-

pecies pertenecientes a la sect. *Chaenorrhinum* de las que tres se encuentran en Andalucía occidental (VALDÉS, 1987).

Son hierbas anuales o perennes, de hojas cortamente pecioladas. Flores dispuestas en racimos bracteados y cáliz con 5 lóbulos desiguales. Corola zigomorfa, con espolón y un paladar que cierra el tubo de forma incompleta. Androceo con 4 estambres, didínamo. Estigma capitado. Cápsula poricida, con numerosas semillas.

Existen pocos estudios sobre este género, si bien a veces es considerado en trabajos más amplios de la tribu *Antirrhineae*. Además de los trabajos cariológicos de VALDÉS (1969) y VIANO (1973) o taxonómicos (LOSA, 1963; BENEDI, 1991), se puede mencionar el estudio polínico de BIGAZZI & TARDELLI (1990). Respecto a las cápsulas no se ha encontrado ningún estudio previo, y referente a las semillas, aunque no han recibido mucha atención, fueron tratadas por BACHMANN (1881), FERNANDES (1973) y SUTTON (1988) desde un punto de vista anatómico y morfológico respectivamente.

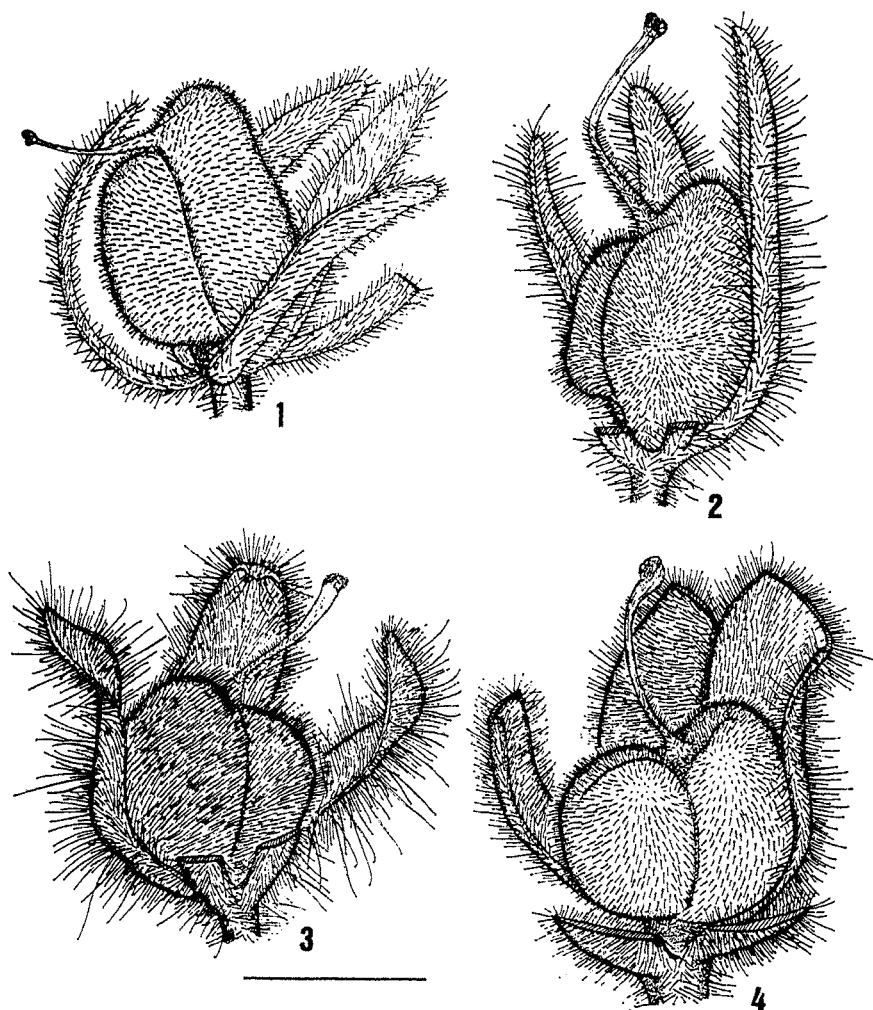
MATERIAL Y MÉTODOS

El material estudiado procede en su mayoría de poblaciones recientemente recolectadas, aunque en algunas ocasiones se utilizó material prensado del Herbario del Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Universidad de Sevilla (SEV). El origen de las muestras examinadas se indica en el Apéndice.

Este material se fijó en FAA durante un mínimo de 24 horas pasándolo posteriormente a etanol al 70%.

Para el estudio morfológico, algunas de las cápsula se deshidrataron en una serie creciente de acetona y se sometieron a punto crítico usando dióxido de carbono. Dicho material junto a algunas semillas secas se montaron en portas mediante adhesivo de doble cara. A continuación se metalizaron con oro-paladio y se examinaron con un microscopio electrónico de barrido (MEB) PHILIPS LX-20. Con el fin de determinar si existía diferencia intra o interpoblacional se aclararon y rebladencieron, en ácido láctico, varias cápsulas de cada población para comparar las epidermis. Éstas se montaron sobre portas y se observaron al microscopio óptico (MO), efectuándose las medidas de los pelos. Los datos de longitud y anchura están basados en el muestreo de 60 a 140 cápsulas o semillas por taxón. Con ayuda de una cámara clara se realizaron dibujos de las cápsulas completas así como los detalles de las epidermis y pelos.

Del mismo modo, para el estudio anatómico se ha usado material fijado, que posteriormente se deshidrató usando las series de alcohol butílico terciario (JOHANSEN, 1940). A continuación se incluyó en parafina y se cortó a 8 - 10



Figs. 1-4. Aspecto general de las cápsulas de *Chaenorrhinum*. 1. *C. rubrifolium* subsp. *rubrifolium*; 2. *C. macropodum* subsp. *degenii*; 3. *C. villosum* subsp. *villosum*; 4. *C. villosum* subsp. *granatensis*. Escala: 3 mm.

μm . Una vez montadas las secciones, se tiñeron con safranina alcohólica al 1% y fast green alcohólico al 0.1%. Estas preparaciones se montaron de modo permanente para su posterior observación al microscopio óptico.

Para la terminología se ha seguido fundamentalmente a FONT QUER (1977) y a STEARN (1992).

Los testigos se encuentran depositados en el Herbario del Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Facultad de Biología de Sevilla (SEV).

RESULTADOS

Chaenorrhinum rubrifolium (Robill. & Cast. ex DC.) Fourr. subsp. ***rubrifolium***

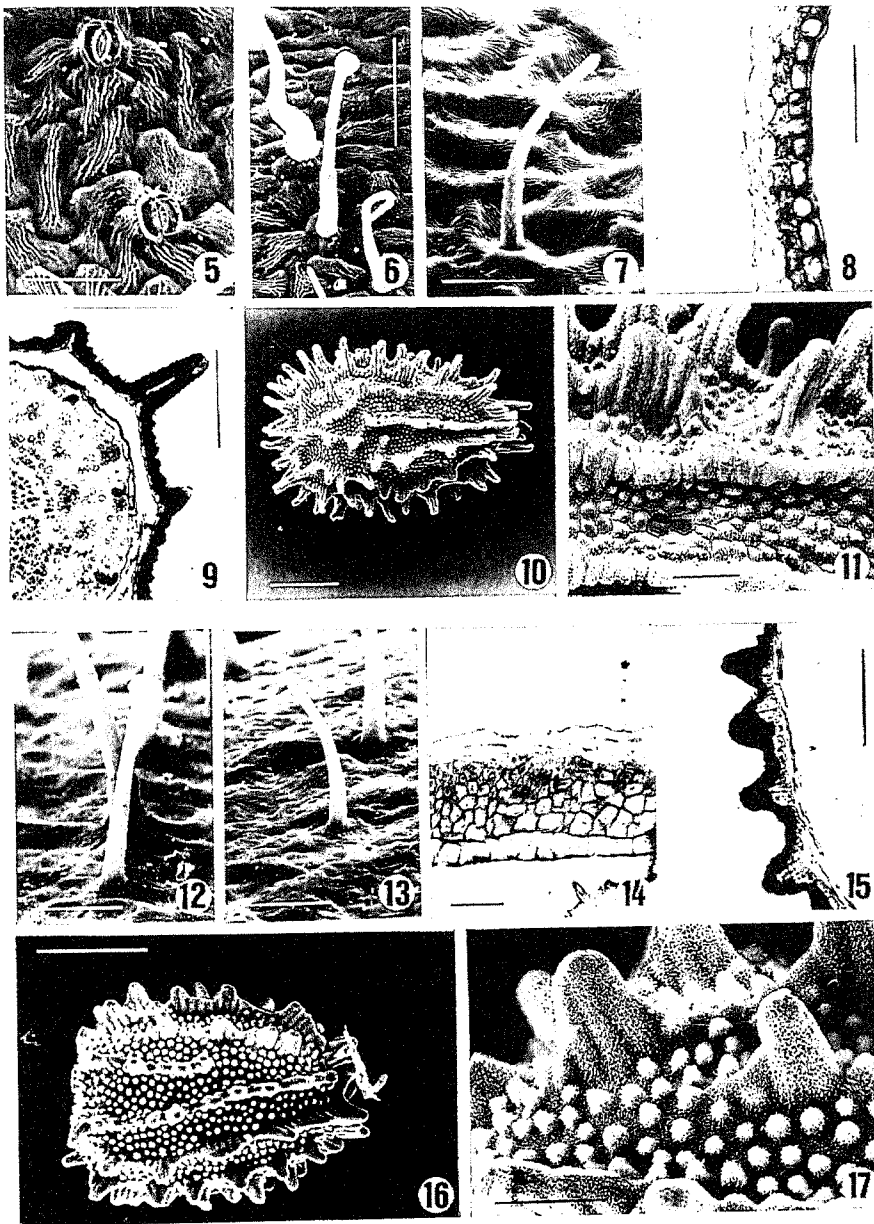
Cápsulas de 2.5 - 5.0 x 2.7 - 4.1 mm, coriáceas, solitarias, dispuestas en racimos laxos. Ovoides, con ápice algo emarginado y simetría bilateral. Lóculos desiguales, paralelos, el abaxial más corto y ancho que el adaxial y septo recto (Fig. 1). Estilo de 2.1 - 3.0 mm. Superficie con células irregulares de contorno sinuoso, convexas y cutícula estriada; con estomas. Indumento densamente pubescente, de distribución regular, con pelos glandulares y eglandulares, papilosos al menos en las células basales. Los glandulares, de 75 - 400 μm , están provistos de un pedículo de 2 - 7 células y una cabeza obovada con 1 - 2 células; los eglandulares, de 75 - 250 μm , están formados por 3 - 6 células (Figs. 5-7). Pericarpo de 70 - 150 μm . Epicarpo con células irregulares de paredes delgadas. Mesocarpo con 1 - 3 capas de células irregulares, a veces colapsadas. Endocarpo de 50 - 90 μm , con 2 - 4 capas de células de paredes lignificadas, que se diferencian en dos zonas; la externa está formada por 1 - 3 capas de células más o menos poligonales, mientras que la interna la forman células isodiamétricas de mayor tamaño y menos lignificadas (Fig. 8).

Dehiscencia foraminal, mediante un poro en cada lóculo que se abre por una escisión circuncisa. El del lóculo adaxial se abre generalmente antes que el del abaxial, que en ocasiones es indehiscente. De 100 - 175 semillas por cápsula.

Semillas de 0.5 - 0.7 x 0.3 - 0.5 mm, ovoides o elipsoideas. Inserción apical. Color de pardo oscuro a negro. Testa con 9 - 13 crestas longitudinales, profundamente dentadas o, con frecuencia, interrumpidas en tubérculos aislados. Las crestas y tubérculos, de 30 - 90 μm de altura, están formadas por células tabulares, mientras que los intersticios tienen células poligonales con una papila central; todas las células tienen paredes radiales no visibles y paredes tangenciales cubiertas de ceras. Epidermis con células isodiamétricas o alargadas radialmente, lignificadas. Hipodermis con 1 - 3 capas de células irregulares de paredes delgadas. Endotelio con células pequeñas de paredes algo engrosadas (Fig. 9-11). No se ha observado rafe.

Chaenorrhinum macropodum (Boiss. & Reuter) Lange subsp. ***degenii*** (Hervier) R. Fernandes

Cápsulas de 3.5 - 5.8 x 2.3 - 3.0 mm, coriáceas, solitarias, dispuestas en racimos laxos. Ovoides, con ápice algo emarginado y simetría bilateral. Lóculos muy desiguales, paralelos, el abaxial más corto que el adaxial, y septo recto (Fig.



Figs. 5-11. *Chaenorrhinum rubrifolium* subsp. *rubrifolium*; 12-17, *C. macropodum* subsp. *degenii*.
 5. Superficie de la cápsula; 6, 12. Pelo glandular; 7, 13. Pelo eglandular; 8, 14. Detalle del pericarpo;
 9, 15. Detalle de la testa; 10, 16. Aspecto general de la semilla; 11, 17. Superficie de la testa.
 Escalas: 50µm (5, 7, 11-15, 17); 100 µm (6, 8, 9); 200 µm (10, 16).

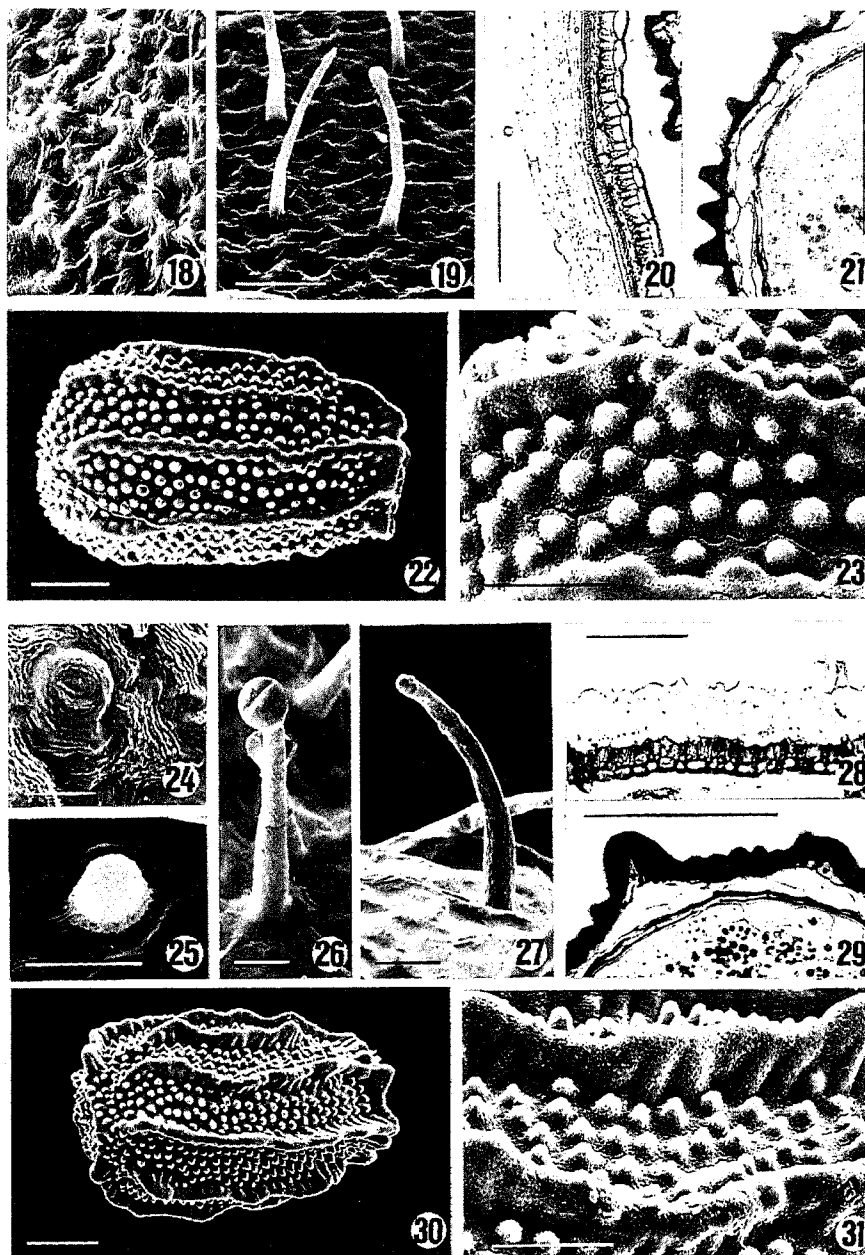
2). Estilo de 3.7 - 4.3 mm. Superficie con células irregulares de contorno sinuoso, convexas y cutícula más o menos estriada; con estomas. Indumento densamente pubescente, de distribución regular, con pelos glandulares y eglandulares, lisos. Los glandulares, de 50 - 550 μm , están provistos de un pedículo de 2 - 6 células y una cabeza obovada con 1 - 4 células; los eglandulares, de 50 - 150 μm , están formados por 2 - 4 células (Figs. 12, 13). Pericarpo de 90 - 280 μm . Epicarpo con células irregulares de paredes delgadas. Mesocarpo con 2 - 5 capas de células irregulares, de paredes delgadas y sinuosas, a veces colapsadas. Endocarpo de 50 - 210 μm , con 2 - 6 capas de células de paredes lignificadas, que se diferencian en dos zonas; la externa está formada por 1 - 5 capas de células más o menos poligonales, mientras que la interna la forman células isodiamétricas de mayor tamaño y menos lignificadas (Fig. 14).

Dehiscencia foraminal, mediante un poro en cada lóculo que se abre por una escisión circuncisa. El del lóculo adaxial se abre generalmente antes que el del abaxial, que en ocasiones es indehiscente. De 50 - 100 semillas por cápsula.

Semillas de 0.5 - 0.7 x 0.4 - 0.5 mm, ovoides u oblongoideas. Inserción apical. Color de pardo oscuro a negro. Testa con 8 - 11 crestas longitudinales, irregularmente dentadas. Las crestas, de 40 - 70 μm de altura, están formadas por células tabulares, mientras que los intersticios tienen células poligonales con una papila central; todas las células tienen paredes radiales no visibles y paredes tangenciales cubiertas de ceras. Epidermis con células alargadas radialmente, lignificadas. Hipodermis con 1 - 3 capas de células irregulares, con frecuencia colapsadas. Endotelio con células pequeñas, algo alargadas, de paredes engrosadas (Figs. 15-17). No se ha observado rafe.

***Chaenorrhinum villosum* (L.) Lange**

Cápsulas de 2.1 - 4.6 x 2.0 - 4.1 mm, papiráceas, solitarias, dispuestas en racimos laxos. Ovoides o globosas, con ápice ligeramente emarginado y simetría birradiada o bilateral. Lóculos subiguales o desiguales, paralelos, el abaxial a veces más corto que el adaxial, y septo recto (Figs. 3, 4). Estilo de 2.5 - 3.7 mm. Superficie con células irregulares de contorno sinuoso, más o menos convexas y cutícula estriada; con estomas. Indumento pubescente, distribuido regularmente, con pelos glandulares y eglandulares, lisos. Los glandulares, de 60 - 900 μm , están provistos de un pedículo de 2 - 8 células y una cabeza obovada con 1 - 4 células; los eglandulares, de 40 - 750 μm , están formados por 2 - 7 células. En ocasiones se observan dos tipos de papilas; unas más alargadas, lisas, de 30 - 55 μm y otras redondeadas, rugosas y sobresaliendo poco de la superficie (Figs. 18, 19, 24-27). Pericarpo de 60 - 120 μm . Epicarpo con célu-



Figs. 18-23. *Chaenorrhinum villosum* subsp. *villosum*; 24-31. *C. villosum* subsp. *granatensis*. 18, 24. Superficie de la cápsula; 19. Pelo glandular y eglandular; 25. Papila; 26. Pelo glandular; 27. Pelo eglandular; 20, 28. Detalle del pericarpo; 21, 29. Detalle de la testa; 22, 30. Aspecto general de la semilla; 23, 31. Superficie de la testa. Escalas: 20 μm (24-27); 50 μm (18, 19, 23, 31); 100 μm (20-22, 28-30).

las irregulares o alargadas tangencialmente, de paredes delgadas. Mesocarpo con 2 - 7 capas de células irregulares de paredes delgadas y sinuosas. Endocarpo de 30 - 70 μm , con 2 capas de células de paredes lignificadas; la externa está formada por células alargadas radialmente, mientras que la interna la forman células alargadas en sentido contrario y menos lignificadas (Figs. 20, 28).

Dehiscencia foraminal, mediante un poro en cada lóculo. Ambos se abren por dientes, aunque el lóculo abaxial puede ser indehisciente. De 50 - 300 semillas por cápsula.

Semillas de 0.3 - 0.6 x 0.2 - 0.4 mm, ovoides u oblongoideas. Inserción apical. Color de pardo oscuro a negro. Testa con 8 - 10 crestas longitudinales, enteras o poco dentadas. Las crestas, de 15 - 30 μm de altura, están formadas por células tabulares, mientras que los intersticios tienen células poligonales con una papila central; todas las células tienen paredes radiales no visibles y paredes tangenciales cubiertas de ceras. Epidermis con células irregulares o alargadas radialmente, lignificadas. Hipodermis con 1 - 3 capas de células irregulares de paredes delgadas. Endotelio con células pequeñas, algo alargadas, de paredes algo engrosadas (Figs. 21-23, 29-31). No se ha observado rafe.

a) subsp. **villosum**

Cápsulas de 2.1 - 3.2 x 2.0 - 3.4 mm. Estilo de 2.7 - 3.5 mm. Pelos glandulares de 100 - 900 μm , con un pedículo de 3 - 8 células y una cabeza de 1 - 4 células. Pelos eglandulares de 80 - 750 μm , con 2 - 7 células. Pericarpo de 60 - 120 μm . Endocarpo de 30 - 70 μm . De 50 - 100 semillas por cápsula.

Semillas de 0.4 - 0.6 x 0.2 - 0.4 mm.

b) subsp. **granatensis** (Willk.) Valdés

Cápsulas de 2.9 - 4.6 x 2.8 - 4.1 mm. Estilo de 2.5 - 3.7 mm. Pelos glandulares de 60 - 600 μm , con un pedículo de 2 - 5 células y una cabeza de 1 - 4 células. Pelos eglandulares de 40 - 200 μm , con 2 - 5 células. Pericarpo 70 - 110 μm . Endocarpo de 40 - 60 μm . De 200 - 300 semillas por cápsula.

Semillas de 0.3 - 0.5 x 0.2 - 0.3 mm.

Clave de frutos

1. Cápsula con lóculos subiguales2
1. Cápsula con lóculos desiguales3

2. Menos de 150 semillas por cápsula. Pelos eglandulares de hasta 750 μm *C. villosum* subsp. *villosum*
2. Más de 150 semillas por cápsula. Pelos eglandulares de hasta 200 μm *C. villosum* subsp. *granatensis*
3. Pelos glandulares y eglandulares papilosos, al menos en las células basales *C. rubrifolium* subsp. *rubrifolium*
3. Pelos glandulares y eglandulares lisos 4
4. Sin papilas. Endocarpo con 2 - 6 capas de células *C. macropodum* subsp. *degenii*
4. Con papilas. Endocarpo con 2 capas de células 5
5. Menos de 150 semillas por cápsula. Pelos eglandulares de hasta 750 μm *C. villosum* subsp. *villosum*
5. Más de 150 semillas por cápsula. Pelos eglandulares de hasta 200 μm *C. villosum* subsp. *granatensis*

Clave de semillas

1. Semillas con crestas enteras, de menos de 30 μm de altura *C. villosum* s.l.
1. Semillas con crestas irregularmente dentadas, de más de 30 μm de altura *C. rubrifolium* s.s., *C. macropodum* subsp. *degenii*

DISCUSIÓN

En el género *Chaenorrhinum* las cápsulas y las semillas son de gran valor taxonómico, permitiendo diferenciar las tres secciones de este género. Las especies presentes en el área de estudio pertenecen a la sección *Chaenorrhinum*, caracterizada por sus cápsulas con lóculos subiguales o desiguales, de paredes coriáceas delgadas y semillas con casi 10 crestas longitudinales discontinuas o raramente anastomosadas (SUTTON, 1988).

Atendiendo a la morfología de las cápsulas, *C. rubrifolium* s.s. y *C. macropodum* subsp. *degenii* tienen los lóculos muy desiguales, mientras que *C. villosum* s.l. puede tenerlos subiguales o desiguales, en especial la subsp. *granatensis*. Los caracteres epidérmicos han resultado de gran utilidad para diferenciar los distintos taxones, al igual que en otros géneros de *Anthirrineae* (DOAIGEY & HARKISS, 1991). De este modo, *C. rubrifolium* s.s. es el único que presenta pelos glandulares y eglandulares papilosos, y *C. villosum* s.l. el único donde se han observado papilas.

Desde un punto de vista anatómico las cápsulas son más homogéneas. *C. villosum* s.l. es el que presenta un pericarpo más delgado, con sólo 2 capas de

células en el endocarpo. Por el contrario, en las otras dos especies pueden variar de 2 - 4 capas en *C. rubrifolium* s.s. y de 2 - 6 capas en *C. macropodum* subsp. *degenii*.

Las semillas de *Chaenorrhinum* son crestadas, al igual que otros géneros de *Antirrhineae* (*Antirrhinum*, *Holzneria*, *Galvezia*, etc.), pero rara vez están anastomosadas. Las crestas pueden ser más o menos enteras como en *C. villosum* s.l. o profundamente dentadas, incluso interrumpidas como *C. rubrifolium* s.s. y *C. macropodum* subsp. *degenii*. Entre las especies estudiadas, la altura de las crestas tiene cierta importancia, ya que generalmente son mayores de 30 μm en las dos últimas especies mencionadas y menores en *C. villosum* s.l..

La estructura interna de la testa ha mostrado las tres regiones habituales, si bien la hipodermis y el endotelio pueden estar más o menos degenerados según la especie, siendo en *C. macropodum* subsp. *degenii* donde se alcanza el mayor grado de reabsorción. Dentro de los modelos anatómicos de semillas establecidos por ELISENS (1985) para especies americanas de la tribu *Antirrhineae*, el tipo "saerorhinoide" es el más parecido, aunque éste suele mostrar las capas de la hipodermis más colapsadas que en *C. villosum* s.l.

Al igual que en otros géneros (*Cymbalaria*, *Albraunia*, *Holzneria*, etc.) las semillas de *Chaenorrhinum* aparecen cubiertas por ceras epicuticulares. Estas ceras, además del significado ecológico que poseen (BARTHLOTT, 1981), pueden tener un valor sistemático considerable. SUTTON (1988) indica que las semillas en *Antirrhineae* parecen tener importancia en la delimitación de géneros y secciones, e incluso taxones infraespecíficos en el caso de *Chaenorrhinum*.

Teniendo en cuenta los caracteres morfológicos y anatómicos de las cápsulas y las semillas, no se pueden considerar como grupos distintos los taxones anuales y perennes, ya que *C. rubrifolium* s.s., único taxón anual entre los estudiados, presenta mayor similitud con *C. macropodum* subsp. *degenii* que la que pueda tener éste último con *C. villosum* s.l., siendo ambas especies perennes.

Aunque la morfología de las cápsulas y las semillas tenga cierta homogeneidad dentro del género, algunos caracteres como la posición de las aberturas y el porte de la planta, junto al hábitat, parecen determinar distintos mecanismos de dispersión. De este modo *C. villosum* s.l., que crece entre rocas, tiene tallos decumbentes y pedicelos largos y flexibles que no suelen sobresalir de la planta. Cuando las cápsulas maduran dejan caer las semillas sin que necesiten ningún aporte de energía externa. En *C. macropodum* subsp. *degenii*, a pesar de vivir también entre rocas, el sistema es algo diferente ya que sus tallos, con frecuencia ascendentes, están más expuestos a los agentes externos como el viento, el agua o los animales. Sin embargo, sus poros oblicuos contribuirán en buena parte a que algunas semillas caigan en el mismo lugar. Por otro lado, en *C. rubrifolium* s.s. la dehiscencia es ligeramente diferente ya que el lóculo

adaxial presenta un poro apical en vez de oblicuo como ocurría en las otras especies. La posición de este poro unido a los tallos ascendentes, parece indicar que estas plantas actúan como balistas pasivas. Aunque los tallos de *C. rubrifolium* s.s. no son tan largos como en *Antirrhinum* o *Anarrhinum*, son flexibles y delgados, y al vivir además en zonas altas donde la vegetación suele ser baja, quedan fácilmente expuestos a los distintos agentes externos.

En las tres especies la dehiscencia es asincrónica, de modo que el lóculo abaxial se abre más tarde o es indehisciente. Este hecho es más destacable en *C. rubrifolium* s.s. ya que las semillas del lóculo adaxial se dispersan a cierta distancia, mientras que las del lóculo abaxial permanecen en el mismo sitio, bien porque no se abre o porque cuando lo hace es un poro oblicuo y las semillas suelen caer en el mismo lugar.

Así pues, en todas las especies estudiadas de *Chaenorrhinum* se ha observado una tendencia a no alejar demasiado sus semillas (atolocoria, PIJL, 1982). Sin embargo *C. rubrifolium* s.s., quizás por ser anual, presenta una mayor inclinación a alejarlas, aunque parece combinar ambos sistemas.

APÉNDICE

- Chaenorrhinum macropodum* (Boiss. & Reuter) Lange subsp. *degenii* (Hervier) R. Fernandes. CÓRDOBA. Cabra, Ermita, 23.5.1992, *Arista, Juan, Ortiz y Santa-Bárbara* (SEV 135338). JAÉN. Sierra Mágina, 19.6.1979, *Díez, Ubera y Valdés* (SEV 96246). Sierra de Cazorla, 25.5.1993, *Arista* (SEV 135339). MÁLAGA. Cómpeta, 7.7.1973, *Cabezudo y Valdés* (SEV 96248).
- Chaenorrhinum rubrifolium* (Robill. & Cast. ex DC.) Fourr. subsp. *rubrifolium*. CÁDIZ. Grazalema, Sierra del Pinar, 3.6.1980, *Cabezudo y Romero* (SEV 103563). Idem, Puerto de las Palomas, 25.5.1993, *Juan y Pastor* (SEV 135335). Entre Grazalema y Puerto del Boyar, 26.5.1981, *Díez, Pastor y Valdés* (SEV 68085). CÓRDOBA. Cabra, Ermita, 23.5.1992, *Arista, Juan, Ortiz y Santa-Bárbara* (SEV 135336). Priego de Córdoba, pico Morrión, 18.7.1992, *Juan y López* (SEV 135337).
- Chaenorrhinum villosum* (L.) Lange subsp. *granatensis* (Willk.) Valdés. CÓRDOBA. Zuheros, cerro de los Murciélagos, 23.5.1992, *Arista, Juan, Ortiz y Santa-Bárbara* (SEV 135344). Carcabuey, Castillo, 24.5.1992, *Arista, Juan, Ortiz y Santa-Bárbara* (SEV 135345). HUELVA. Peña de Arias Montano, 18.5.1992, *Juan* (SEV 135346).
- Chaenorrhinum villosum* (L.) Lange subsp. *villosum*. CÁDIZ. Grazalema, cerro de la Cornicabra, 2.5.1992, *Arista* (SEV 135340). Idem, Puerto de las Palomas, 27.5.1992, *Juan y Pastor* (SEV 135341). Idem, Puerto del Boyar, 27.5.1992, *Juan y Pastor* (SEV 135342). CÓRDOBA. Priego de Córdoba, pico Morrión, 18.7.1992, *Juan y López* (SEV 135343).

Agradecimientos. Los autores desean expresar su agradecimiento al Dr. P. J. López-González por la realización de los dibujos y al Servicio de Microscopía Electrónica de la Universidad de Sevilla la ayuda prestada, en especial a Dña. A. Fernández por las preparaciones de las muestra en punto crítico.

BIBLIOGRAFÍA

- BACHMANN, E. (1881) Die Entwicklungsgeschichte und des Baues der Samenschalen der Scrophularineen. *Nova Acta Acad. Caes. Leop. - Carol. German Nat. Cur.* **43**: 1-179.
- BARTHLOTT, W. (1981) Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nord. J. Bot.* **1**: 345-355.
- BENEDI GONZÁLEZ, C. (1991) Taxonomía de *Chaenorrhinum rubrifolium* aggr. (Scrophulariaceae) en el área mediterránea occidental. *Collect. Bot.* **20**: 35-77.
- BENTHAN, G. (1846) Ordo CXLII. Scrophulariaceae. In A. P. DE CANDOLLE (ed.). *Prodromus Systematis naturalis Regni Vegetabilis*, 10. Paris.
- BIGAZZI, M. & M. TARDELLI (1990) Pollen morphology and ultrastructure of the old world Antirrhineae (Scrophulariaceae). *Grana* **29**: 257-275.
- CHAVANNES, E. L. (1833) *Monographie des Antirrhinées*. Paris & Lausanne.
- DE CANDOLLE, A. P. (1815) Famille des Personées. In J. B. A. P. M. LAMARK & A. P. DE CANDOLLE (eds.) *Flore françaises*. Paris.
- DOAIGY, A. R. & J. K. HARKISS (1991) Application of epidermal characters to the taxonomy of European species of *Antirrhinum* (Scrophulariaceae). *Nord. J. Bot.* **11**: 513-524.
- ELISENS, N. J. (1985) The systematic significance of seed coat anatomy among New World species of tribe Antirrhineae (Scrophulariaceae). *Syst. Bot.* **10**: 282-299.
- FERNANDES, R. B. (1972) *Chaenorrhinum*. In T. G. TUTIN & al. (eds.) *Flora Europaea* 3. Cambridge.
- (1973) Contribution à la connaissance du genre *Chaenorrhinum* (DC.) Reichenb. dessins de fleurs et de graines des taxa Européens. *Bol. Soc. Brot., sér. 2*, **47**: 17-31.
- FONT QUER, P. (1977) *Diccionario de Botánica*. Barcelona.
- JOHANSEN, D. A. (1940) *Plant microtechnique*. New York.
- LANGE, J. M. C. (1870) Scrophulariaceae. In H. M. WILLKOMM & J. M. C. LANGE (eds.) *Podromus Florae Hispanicae*. Stuttgartiae.
- LOSA, T. M. (1963) Especies españolas del género *Chaenorrhinum* Lange. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* **21**: 545-564.
- PIJL, L., VAN DER (1982) *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Berlín.
- ROTHMALER, W. (1943) Zur Gliederung der Antirrhineae. *Feddes Repert.* **52**: 16-39.
- STEARNS, W. T. (1992) *Botanical Latin*. London.
- SUTTON, D. A. (1988) *A revision of the tribe Antirrhineae (Scrophulariaceae)*. Oxford.
- VALDÉS, B. (1969) Taxonomía experimental del género *Linaria*. III. Cariología de algunas especies de *Linaria*, *Cymbalaria* y *Chaenorrhinum*. *Bol. Real. Soc. Españ. Hist. Nat. (Biol.)* **67**: 243-256.
- (1987) Scrophulariaceae. In B. VALDÉS & al. (eds.) *Flora vascular de Andalucía Occidental*. Vol. II. Barcelona.
- VIANO, J. (1973) Résultats caryologiques de quelques espèces de *Linaria* et *Chaenorrhinum* récoltées au Sud de la Péninsule Ibérique. *Bol. Soc. Brot., sér. 2*, sup. **47**: 323-335.