

ESTUDIO CARIOSISTEMÁTICO DEL GÉNERO
RANUNCULUS L. SECT. RANUNCULASTRUM DC. EN
LA PENINSULA IBERICA (*)

J. C. DIOSDADO & J. E. PASTOR

Departamento de Biología Vegetal y Ecología. Facultad de Biología.
Universidad de Sevilla

(Recibido el 11 de Julio de 1990)

Resumen. Se estudian los taxones *R. malessanus* Degen & Hervier, *R. monspeliacus* L., *R. nigrescens* Freyn, *R. ollisiponensis* Pers. subsp. *ollisiponensis* y subsp. *alpinus* (Boiss. & Reuter) Grau, *R. paludosus* Poir. s.l. y *R. spicatus* Desf. subsp. *blepharicarpos* (Boiss.) Grau, en la Península Ibérica. El número somático es en todos $2n=16$, presentándose también el nivel triploide ($2n=24$) en *R. nigrescens* y el nivel tetraploide ($2n=32$) en *R. paludosus* s.l.. Se incluyen cariogramas e idiogramas de todas las especies, siendo nuevas las aportaciones de los endemismos ibéricos *R. malessanus*, *R. ollisiponensis* subsp. *alpinus* y *R. spicatus* subsp. *blepharicarpos*.

Atendiendo a los datos cariológicos (cariogramas, idiogramas, índices de asimetría y niveles de poliploidía) se establecen posibles relaciones entre los distintos taxones de la sección.

Summary. A study of *R. malessanus* Degen & Hervier, *R. monspeliacus* L., *R. nigrescens* Freyn, *R. ollisiponensis* Pers. subsp. *ollisiponensis* and subsp. *alpinus* (Boiss. & Reuter) Grau, *R. paludosus* Poir. s.l. and *R. spicatus* Desf. subsp. *blepharicarpos* (Boiss.) Grau, from the Iberian Peninsula has been made. The somatic number is $2n=16$, although some species, such as *R. nigrescens* or *R. paludosus* also have triploids ($2n=24$) or tetraploids ($2n=32$) respectively. Karyograms and idiograms are given in all the species, and for the endemics, *R. malessanus*, *R. ollisiponensis* subsp. *alpinus* and *R. spicatus* subsp. *blepharicarpos*, are reported for the first time.

From the karyological data (karyograms, idiograms, asymmetry index and levels of poliploidy) relationships have been established between the taxa.

(*) Trabajo realizado dentro del proyecto de la DGICYT, PB85-0366.

INTRODUCCION

La sect. *Ranunculastrum* DC. está centrada en la región Mediterránea, extendiéndose a Macaronesia, norte de Europa y Asia central. Comprende numerosas especies de ranúnculos vivaces provisto de dos tipos de raíces, unas carnosas y fusiformes junto con otras delgadas y fibrosas; flores amarillas, con 5 pétalos (excepcionalmente más) y 5 sépalos patentes o reflejos; receptáculo que se alarga en la fructificación dando estructuras elipsoidales u oblongas, espiciformes y aquenios muy comprimidos, aquillados, con pico largo, recto o curvado.

GRAU (1986: 353-371) cita 10 taxones para la Península Ibérica, de los cuales 8 son endémicos: *R. gregarius* Brot. en el suroeste peninsular. *R. psedomillefoliatus* Grau en el centro y centro-sur de la Península. *R. ollissiponensis* Pers. subsp. *ollissiponensis* y subsp. *alpinus* (Boiss. & Reuter) Grau por toda la Península y centro-norte de España respectivamente. *R. henriquesi* Freyn del centro y norte de Portugal. *R. nigrescens* Freyn en el cuadrante noroeste de la Península Ibérica. *R. malessanus* Degen & Hervier de las Sierras de Cazorla y Segura. *R. spicatus* Desf. subsp. *blepharicarpos* (Boiss.) Grau en Andalucía y posiblemente en el norte de Africa. Los 2 taxones restantes tienen un área de distribución que trasciende los límites peninsulares: *R. monspeliacus* L. se distribuye en Cataluña, Francia, Italia, Córcega y Sicilia. *R. paludosus* Poiret se localiza en toda la región mediterránea.

DE CANDOLLE (1824: 27) describió la sect. *Ranunculastrum* incluyendo a los ranúnculos provistos de carpelos comprimidos, dispuestos en espiga y raíces cortas y engrosadas, ("*Carpella laevia compressa in spicam digesta*"). SPACH (1839: 217) le dió categoría de subgénero. OVCZINNIKOV (1937: 479) admitió *Ranunculastrum* como subgénero de *Ranunculus* y reconoció dos secciones, *Xiphocoma* y *Pterocarpa* basadas principalmente en la morfología de los aquenios. DAVIS (1960: 105) estableció una serie de grupos en los ranúnculos de la flora de Turquía, incluyendo las especies de la sect. *Ranunculastrum* en el grupo "Grumosi". TUTIN (1964: 230) consideró la sect. *Ranunculastrum* DC. y estableció dos grupos atendiendo a la posición de los sépalos (reflejos o patentes), que vienen a coincidir con los de las secciones propugnadas por OVCZINNIKOV (l.c.). Posteriormente, GOEPFERT (1974: 474), GRAU (1986: 353) y VALDÉS (1987: 106), entre otros, admiten en incluir a estas especies en la sect. *Ranunculastrum*.

MATERIAL Y METODOS

Las observaciones de las meiosis se realizaron a partir de botones florales fijados en el campo con líquido de Farmer, alcohol etílico-cloroformo-ácido acético en proporción 6:3:1 (LÖVE & LÖVE, 1975), durante 24 h. tras las cuales se pasaron a alcohol etílico al 70% donde se conservaron hasta su tinción. Esta se realizó con carmín clorhídrico etílico (SNOW, 1963) durante 72 h. Posteriormente las anteras se montaron por aplastamiento en ácido acético al 45%.

Los estudios de cromosomas en mitosis se llevaron a cabo en meristemas radicales de plantas cultivadas en el jardín experimental del Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Facultad de Biología de Sevilla. Este material fue pretratado con 8-hidroxiquinoleína 0.002 M. (TJIO & LEVAN, 1950) durante 3-4 horas. A continuación se fijaron en Carnoy (LÖVE & LÖVE, 1975) durante 24 horas, y después se conservaron en alcohol al 70%. La tinción se realizó con carmín clorhídrico etílico durante 48-72 horas. El montaje se efectuó en ácido acético al 45%.

La morfología de los cromosomas se indica siguiendo la clasificación de LEVAN & al. (1964). Para la clasificación de los cromosomas por su tamaño se ha seguido a STEBBINS (1938). La asimetría de los cariotipos se define de acuerdo con las indicaciones de STEBBINS (1971), utilizándose además los índices de asimetría (A_1 y A_2) propuestos por ROMERO ZARCO (1986). El índice A_1 es una estimación de la asimetría intracromosómica debida a la relación entre los brazos de cada par de cromosomas homólogos; y el A_2 muestra la asimetría debida a la variación de tamaño en los cromosomas del cariotipo.

Los idiogramas obtenidos en cada taxón, se han realizado utilizando los valores medios de los brazos de cada par de cromosomas homólogos de al menos cinco metafases.

En todos los casos, los ejemplares utilizados se indican por medio del número de pliego con que se conservan en el Herbario del Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Facultad de Biología de Sevilla (SEV).

RESULTADOS

R. monspeliacus L., *Sp. Pl.*: 553 (1753).

Material estudiado: TARRAGONA, Prades, 850 m.s.m., 11.6.1989, *Diosdado y Sosa* (SEV 128040), $2n = 16$.

Se ha encontrado un número somático $2n=16$ que coincide con el publicado por MARCHI (1971: 93) en material procedente de L'Aquila, Italia. Otros autores han indicado un número tetraploide $2n=32$: LANGLET (1932: 393) en material cultivado, GOEPFERT (1974: 467) para tres poblaciones de las que no indica procedencia del material y MARCHI & VISONÁ (1982: 258) en dos poblaciones italianas.

El número aquí aportado es el primero de dicho taxón para material español.

En la muestra estudiada los cromosomas son entre medianamente pequeños y medianamente grandes, ya que el tamaño aparente oscila entre $4'11$ y $8'03$ μm . El grado de asimetría es $3A$ y los índices de asimetría presentan los valores: $A_1=0'45$ y $A_2=0'17$.

El cariograma obtenido (Fig. 1, A) presenta la fórmula: $6m + 6sm + 2st^{\text{sat}} + 2t$. De los valores medios de los brazos de cada par de cromosomas resulta el idiograma representativo de *R. monspeliacus* (Fig. 5), al que corresponde la fórmula antes mencionada.

Anteriormente sólo GOEPFERT (1974: 467) da alguna información sobre el cariograma de esta especie, indicando unas posiciones relativas del centrómero, de citotipos tetraploides, de donde se deduce la fórmula gamética, $6m + 4sm + 4st + 2t$, presentando los cromosomas telocéntricos (t) otras veces un índice centromérico correspondiente a cromosomas subteloicéntricos (st).

Por tanto, el cariograma de las plantas diploides es muy similar al de los tetraploides, lo que hace suponer su origen autoploide. MARCHI & VISONÁ (1982: 258) indican la presencia de citotipos diploides y tetraploides en localidades próximas y no manifiestamente distintas.

R. malessanus Degen & Hervier, *Bull. Acad. Int. Géogr. Bot.* 16: 222 (1906).

Material estudiado: JAÉN, Sierra del Pozo, base del Cabañas, 1800 m.s.m., 11.5.1989, Diosdado y Vioque (SEV 128041), $2n=16$.

Es el primer dato cariológico de esta especie endémica de las Sierras de Cazorla y Segura.

El tamaño aparente de los cromosomas varía entre $3'93$ y $7'85$ μm . Se consideran por ello, entre medianamente pequeños y medianamente grandes. El grado de asimetría es $3A$ y los índices de asimetría son $A_1=0'5$ y $A_2=0'17$.

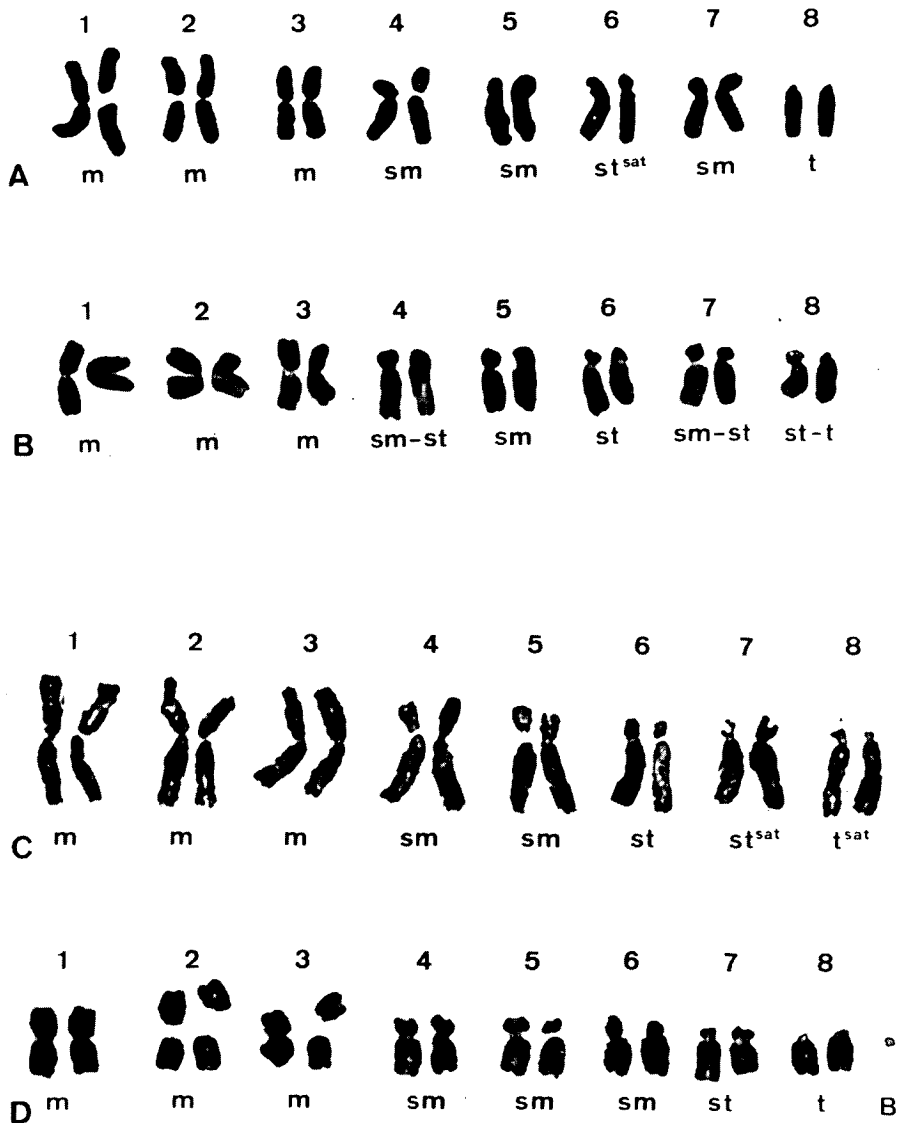


Figura 1. A, cariograma de *R. monspeliacus* L. (SEV 128040); B, cariograma de *R. malessanus* Degen & Hervier (SEV 128041); C, cariograma de *R. ollisiponensis* subsp. *ollisiponensis* (SEV 128059); D, cariograma de *R. ollisiponensis* subsp. *alpinus* (Boiss. & Reuter) Grau (SEV 128064).

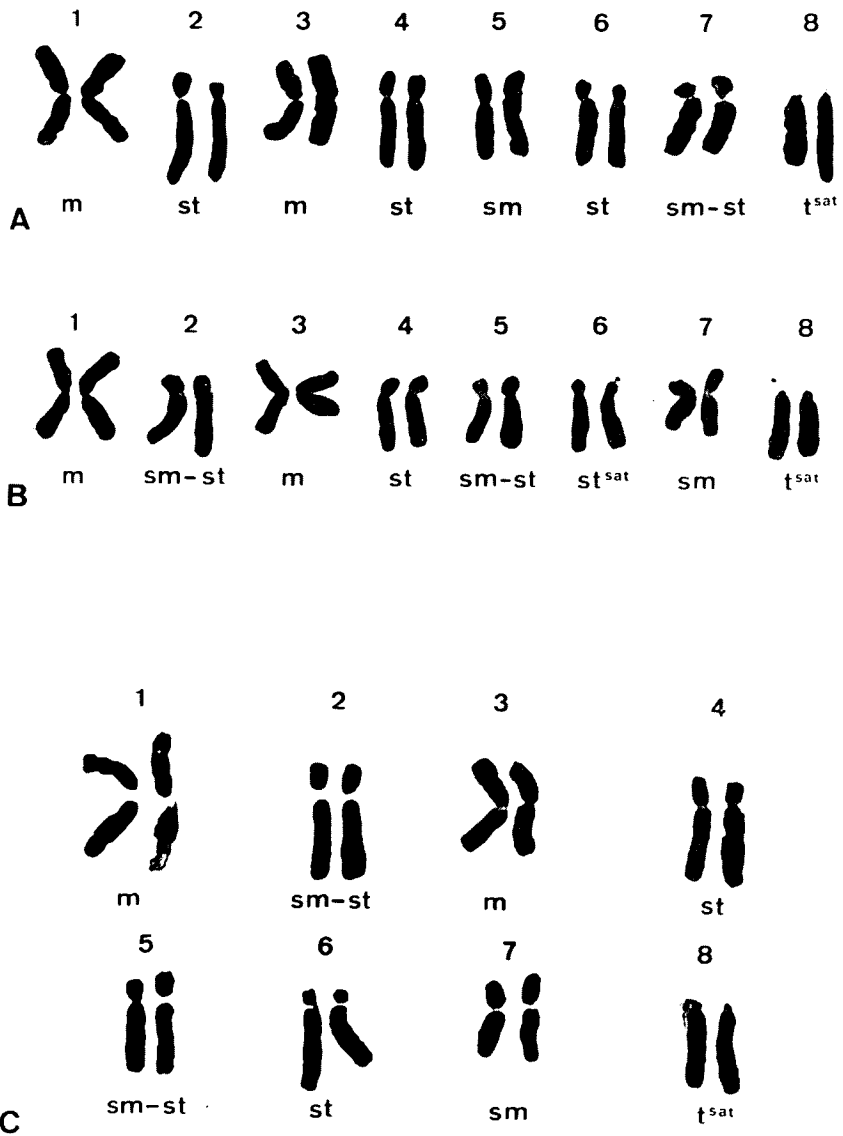


Figura 2. Cariogramas de *R. spicatus* Desf. subsp. *blepharicarpos* (Boiss.) Grau. A, Coripe (SEV 128055). B, Laujar-Alcolea (SEV 128052). C, Loja (SEV 128048).

En el cariograma obtenido (Fig. 1, B) se observa la fórmula: $6m + 2sm + 4(sm-st) + 2st + 2(st-st)$. Los valores medios de los brazos de cada par de cromosomas, permiten elaborar el idiograma (Fig. 5) para *R. malessanus* cuya fórmula es: $6m + 2sm + 4(sm-st) + 4st$.

R. spicatus Desf., *Fl. Atlant.* 1: 438 (1798).

subsp. **blepharicarpos** (Boiss.) Grau, *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 20: 53 (1984).

Material estudiado: SEVILLA, Coripe, Peñón de Zaframagón, 23.3.1988, Diosdado y Pérez (SEV 128055), $2n=16$. GRANADA, Loja, 12.3.1988, Díaz, Diosdado y Valdés (SEV 128048), $2n=16$. Bubión, 1200 m.s.m., 9.5.1989, Diosdado y Vioque (SEV 128049), $2n=16$. Pampaneira, 9.5.1989, Diosdado y Vioque (SEV 128050), $2n=16$. Trevélez, 1470 m.s.m., 9.5.1989, Diosdado y Vioque (SEV 128051), $2n=16$. MÁLAGA, Montejaque, 10.4.1989, Diosdado y García (SEV 128056), $2n=16$. ALMERÍA, entre Alcolea y Laujar, 10.5.1989, Diosdado y Vioque (SEV 128052), $2n=16$. Uleila del Campo, subida al Puerto de la Virgen, 900 m.s.m., 10.5.1989, Diosdado y Vioque (SEV 128054), $2n=16$.

Se trata de los primeros datos cariológicos de este taxón.

En todas las poblaciones, excepto en la de Loja, los cromosomas se consideran medianamente grandes, oscilando el tamaño aparente entre las 5'34 μm de los cromosomas más pequeños de Alcolea-Laujar y Montejaque y las 8'57 μm del cromosoma mayor de la muestra de Coripe. En el material de Loja el tamaño aparente varía entre 6'07 y 11'07 μm considerándose entre medianamente grandes y grandes.

En la muestra procedente de Coripe la fórmula del cariograma (Fig. 2, A) es: $4m + 2sm + 2(sm-st) + 6st + 2t^{\text{sat}}$.

En la de Alcolea-Laujar se ha observado un cariograma (Fig. 2, B) con la misma fórmula pero existe un par de cromosomas subtelo-céntricos satelizados (st^{sat}).

En la población de Loja el cariograma (Fig. 2, C) presenta la fórmula: $4m + 2sm + 4(sm-st) + 4st + 2t^{\text{sat}}$.

El grado de asimetría es 3A y los índices de asimetría A_1 y A_2 presentan los valores 0'57 y 0'14 en la muestra de Coripe, 0'56 y 0'14 en la de Alcolea-Laujar y 0'54 y 0'18 en la población procedente de Loja.

De los valores medios de los brazos de cada par de cromosomas, tras el estudio de 6 metafases, se obtiene el idiograma representativo de este taxón (Fig. 5), que tiene la fórmula: $4m + 2sm + 2(sm-st) + 4st + 2st^{\text{sat}} + 2t^{\text{sat}}$.

Algunos autores consideran que *R. spicatus* está comprendido por 4 subespecies con áreas de distribución alopátricas: la subsp. *spicatus* en el norte de Africa, la subsp. *rupestris* (Guss.) Maire en Sicilia y sur de Italia, la subsp. *aspromontanus* (Huter) Greuter & Burdet de Aspromonte (Italia) y la subsp. *blepharicarpos* de Andalucía y noroeste de Africa. Otras veces se han separado en especies distintas (*R. rupestris* Guss., *R. blepharicarpos* Boiss. ó *R. aspromontanus* Huter).

FERRARELLA & al. (1981: 189, 192) indican $2n=16$ para una población siciliana de *R. rupestris*, mostrando un cariotipo similar al obtenido en el presente estudio, lo que puede apoyar la inclusión de *R. blepharicarpos* y *R. rupestris* bajo el rango subespecífico de *R. spicatus*. Otros autores han encontrado un número básico $x=7$: LARTER (1932: 257) y ZANGHERI (1976: 165) señalaron 28 y 56 cromosomas respectivamente, para material de *R. rupestris* de procedencia desconocida. KAPOOR (1981: 162) considera $x=8$ como el número básico más primitivo del género por estar más ampliamente representado. El número $x=7$, derivaría del anterior por un proceso de reducción, por lo que la presencia de dos números básicos en el complejo de *R. spicatus* pudiera indicar una divergencia gradual producida en las distintas zonas aisladas de esta especie (sur de la Península Ibérica, norte de Africa, Sicilia y sur de Italia). No obstante es preciso una comprobación con un estudio citogeográfico de dichos taxones, pues por las aportaciones del presente trabajo y por los datos de numerosos autores, ninguna especie de la Sect. *Ranunculastrum* presenta un número básico $x=7$.

R. nigrescens Freyn in Willk. & Lange, *Prodr. Fl. Hispan.* 3: 921 (1880).

Material estudiado: ORENSE, Irijo, 2.6.1988, Díaz, Diosdado y Vioque (SEV 128042), $2n=24$. LEÓN, Lago Truchillas, 23.6.1988, Diosdado y Fernández (SEV 128044), $2n=16$. El Morredero, 1850 m.s.m., 22.6.1989, Diosdado, Llamas y Pastor (SEV 128047), $2n=16$. El Teleno, 22.6.1989, Diosdado, Llamas y Pastor (SEV 128046), $2n=16$. Lago de la Baña, 22.6.1989, Diosdado, Llamas y Pastor (SEV 128045), $2n=16$.

El número somático $2n=16$ coincide con los señalados por BARROS NEVES (1944: 56) para tres poblaciones portuguesas y GOEPFERT (1974: 474) con material procedente del Jardín Botánico de Coimbra.

De acuerdo con la bibliografía consultada son los primeros datos con material español y el nivel triploide encontrado en la población de Irijo es nuevo para la especie.

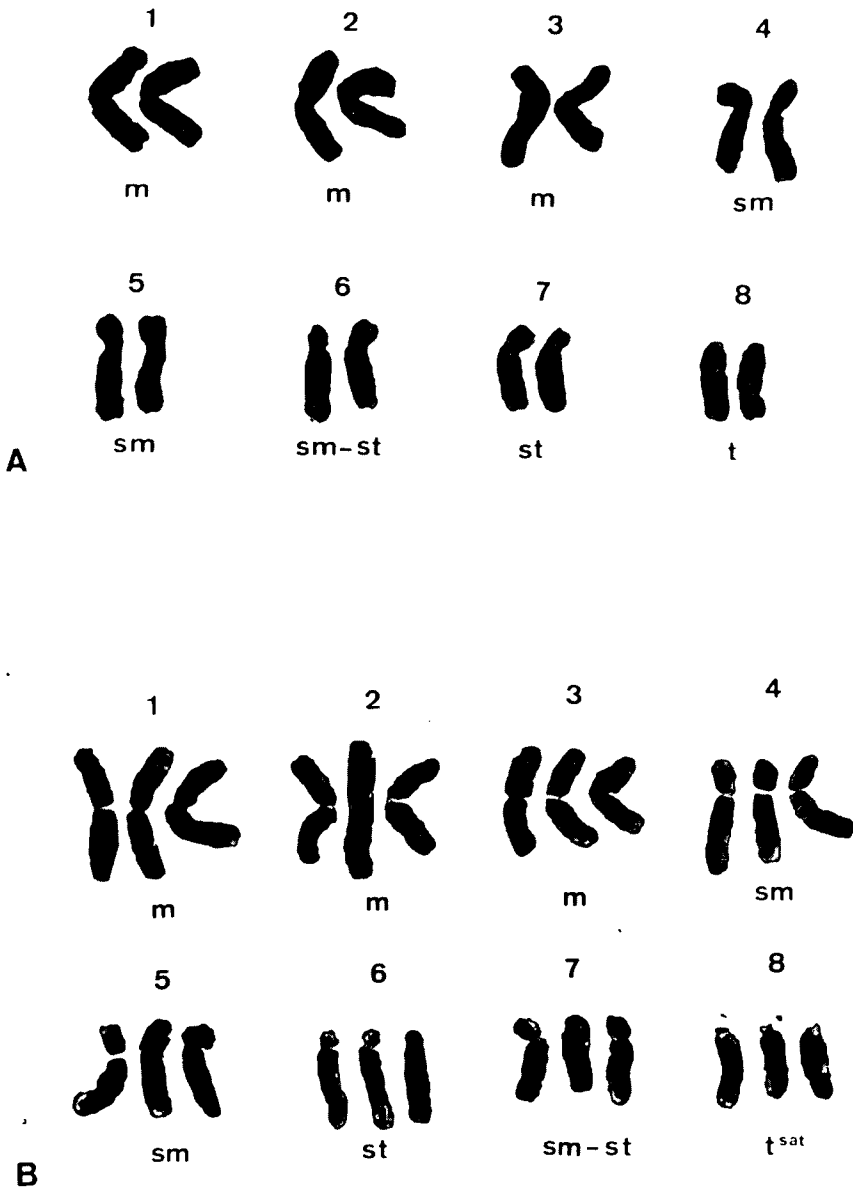


Figura 3. Cariogramas de *R. nigrescens* Freyn. A, Lago de la Baña (SEV 128045). B, Irijo (SEV 128042).

Los cromosomas de *R. nigrescens* son entre medianamente grandes y grandes. En la población diploide del Lago de la Baña el tamaño aparente de los cromosomas oscila entre 6'10 y 10'69 μm , mientras que en la muestra triploide de Irijo varía entre 5'36 y 10'50 μm . El grado de asimetría es 3A y los índices de asimetría presentan en diploides y triploide los mismos valores: $A_1=0'49$ y $A_2=0'19$.

En la muestra del Lago de la Baña, el cariograma obtenido (Fig. 3, A) presenta la siguiente fórmula: $6m + 4sm + 2(sm-st) + 2st + 2t$.

En los cariogramas triploides (Fig. 3, B) los cromosomas se agrupan en trios siguiendo el mismo patrón de los diploides. En el grupo de cromosomas telocéntricos se han observado satélites (t^{sat}), siendo el cariograma en este caso: $9m + 6sm + 3(sm-st) + 3st + 3t^{\text{sat}}$.

El origen de los triploides se puede deber a la fusión de un gameto reducido con otro no reducido o al cruzamiento entre plantas diploides y tetraploides. Hasta ahora no se conocen tetraploides por lo que parece que la primera alternativa es más factible.

De los valores medios obtenidos para los brazos de los cromosomas de cada par o grupo, resulta el idiograma (Fig. 5) representativo de *R. nigrescens* con la fórmula gamética: $3m + 3sm + 1st + 1t^{\text{sat}}$.

GOEPFERT (1974: 467) indicó unas posiciones relativas del centrómero de las que se extrae la fórmula idiogramática $6m + 4sm + 4st + 2t$. BARROS NEVES (1944: 57) anteriormente había señalado una fórmula similar a la anterior con la presencia de 2 pares satelizados, uno de ellos en el brazo largo. Por ello, los cariogramas obtenidos por estos autores son similares a los del presente estudio, aunque en el material español se observe una tendencia a un tercer par de cromosomas submetacéntricos (sm), que figura como subtelocéntrico (st) en los trabajos antes citados.

R. ollissiponensis Pers., *Syn. Pl.* 2: 106 (1806).

a) subsp. *ollissiponensis*

Material estudiado: CÁCERES, Hervás, castañar, 28.4.1988, Diosdado y Vioque (SEV 128060), $2n = 16$. Baños de Montemayor, subida a La Garganta, 28.4.1988, Diosdado y Vioque (SEV 128059), $2n = 16$. Garganta la Olla, robledal, 28.4.1988, Diosdado y Vioque (SEV 128058), $2n = 16$. LEÓN, Santiago de Peñalba, 1.7.1987, Díez, Diosdado y Pastor (SEV 128057), $2n = 16$. MADRID, Sierra de Guadarrama, Puerto de Cotos, pinares, 26.5.1988, Díaz, Diosdado y Pérez (SEV 128063), $2n = 16$. ZAMORA, Cerezal de Aliste, 27.4.1988, Diosdado y Vioque (SEV 128061),

2n=16. PORTUGAL, BEIRA LITORAL, entre Guarda y Coimbra, 1.6.1988, Díaz, Diosdado y Vioque (SEV 128062), 2n=16.

En todas las poblaciones se ha observado un número somático 2n=16 que coincide con los datos de BARROS NEVES (1944: 58,61) para material de Portugal (sub *R. hollianus* Rcheb. y *R. escurialensis* Boiss. & Reuter) y KÜPFER (1969b: 436) en plantas de la Sierra de Gredos (sub *R. gregarius* Freyn). BARROS NEVES (l.c.) también indicó la presencia de 8 bivalentes en diacinesis.

Los cromosomas varían entre medianamente grandes y grandes, variando el tamaño aparente entre 5'15 y 9'35 μm en la muestra del Puerto de Cotos, de 5'18 a 9'20 μm en la población de Cerezal de Aliste y de 6'42 a 10'17 μm en la de Baños de Montemayor.

Las poblaciones procedentes de Baños de Montemayor y Cerezal de Aliste presentan un cariograma (Fig. 1, C) con la fórmula: $6m + 4sm + 2st + 2st^{\text{sat}} + 2t^{\text{sat}}$.

En el material procedente de la Sierra de Guadarrama (Pto. de Cotos) se ha observado la presencia de 3 pares de cromosomas submetacéntricos siendo la fórmula del cariograma : $6m + 6sm + 2st^{\text{sat}} + 2t^{\text{sat}}$.

El grado de asimetría es 3A y los índices de asimetría presentan alguna oscilación entre poblaciones; así en la procedente de Baños de Montemayor $A_1=0'51$ y $A_2=0'18$, en la muestra de Puerto de Cotos los valores respectivos son 0'49 y 0'19 y en la de Cerezal de Aliste 0'51 y 0'19.

De los valores medios de los cromosomas de cada par se obtiene la fórmula idiogramática (Fig. 5) representativa de este taxón: $6m + 4sm + 2st + 2st^{\text{sat}} + 2t^{\text{sat}}$.

Anteriormente sólo BARROS NEVES (1944: 58, 61) hace referencia al cariograma de *R. ollisiponensis* subsp. *ollisiponensis*, mostrando uno similar al anterior, resaltando la presencia de 4 cromosomas satelizados observados también en el presente estudio.

b) subsp. **alpinus** (Boiss. & Reuter) Grau, *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 20: 53 (1984).

Material estudiado: MADRID, Sierra de Guadarrama, Puerto de Navacerrada, Fuente de los Geólogos, 26.5.1988, Díaz, Diosdado y Pérez (SEV 128064), 2n=16+1B.

Se trata de la primera aportación cariológica de este taxón endémico de la Península Ibérica.

El tamaño aparente de los cromosomas varía entre 3'21 y 5'36 μm ; se consideran por ello entre medianamente pequeños y medianamente grandes.

La fórmula del cariograma obtenido (Fig. 1, D) en la población estudiada es: $6m + 6sm + 2st + 2t + 1B$.

El grado de asimetría es 3A y los índices de asimetría presentan los valores $A_1 = 0'46$ y $A_2 = 0'17$.

De los valores medios de los brazos de cada par de cromosomas se obtiene un idiograma (Fig. 5) cuya fórmula es similar al de la subespecie tipo, aunque los cromosomas presentan menor tamaño y no han sido observados satélites en las placas metafásicas estudiadas. Por contra, en ellas se manifestó la presencia de un cromosoma supernumerario de pequeño tamaño inexistente en la subsp. *ollisiponensis*.

R. paludosus Poiret, *Voy. Barbarie* 2: 184 (1789).

Material estudiado: CÁDIZ, La Barca de la Florida, pinar, 13.3.1988, *Diosdado* (SEV 128193), $2n = 16$. Los Barrios, El Tiradero, 18.4.1989, *Diosdado* (SEV 128190), $2n = 32$. CÓRDOBA, entre Bélmez y Espiel, 12.5.89, *Pastor, Pérez y Santa Bárbara* (SEV 128188), $n = 8$ y $2n = 16$. GRANADA, Pampaneira, 9.5.1989, *Diosdado y Vioque* (SEV 128194), $2n = 16$. HUELVA, Navahermosa, 23.5.1989, *Diosdado* (SEV 128192), $2n = 32$. SEVILLA, Coripe, Peñón de Zaframagón, 23.3.1988, *Diosdado y Pérez* (SEV 128191), $2n = 32$. Morón, Pico Espartero, 23.3.1988, *Diosdado y Pérez* (SEV 128187), $n = 16$ y $2n = 32$.

El grupo *R. paludosus* presenta un gran polimorfismo en lo que respecta a tamaño, forma de las hojas, ramificación y tamaño de las flores que dependen en gran medida de las condiciones de vida. Plantas recolectadas y cultivadas posteriormente en el jardín experimental presentaban un tamaño y forma de hojas distinto al que se había observado en su medio natural. Un índice de la complejidad taxonómica de *R. paludosus* son los sinónimos existentes: *R. flabellatus* Desf., *R. dimorphorhizus* Brot. ó *R. winkleri* Freyn entre otros.

MAIRE (1964: 177-183) subdividió a *R. paludosus* en numerosas variedades. GRAU (1984: 56 y 1986: 355,356) separó en la Península Ibérica varias especies atendiendo principalmente a la forma de la hoja: *R. pseudomillefoliatus* Grau, con hojas basales subenteras ausentes en la antesis y lóbulos foliares estrechamente lineares. *R. gregarius* Brot., planta grácil de hojas basales enteras o dentadas en número mayor que el de hojas profundamente divididas. Entre ambos límites existe toda una gradación morfológica encuadrada en *R. paludosus* Poiret. VALDÉS (1987: 106) considera a *R. paludosus* en su amplio rango de variabilidad sin establecer grupos taxonómicos.



Figura 4. Cariogramas de *R. paludosus* Poir. A, Bélmez-Espiel (SEV 128188). B, Pampaneira (SEV 128194). C, Los Barrios (SEV 128190).

En el presente estudio se han observado los números gaméticos 8 y 16 y los números somáticos 16 y 32, correspondientes a los niveles diploides y tetraploides. LARTER (1932: 257) señaló $2n=32$ para *R. flabellatus* Desf. sin indicar la procedencia del material. BARROS NEVES (1944: 51) encontró $n=16$ y $2n=32$ para localidades portuguesas de *R. flabellatus*. TUTIN (1961: 105) obtuvo $2n=32$ para *R. paludosus*. LARSEN & LAEGAARD (1971: 250) indicaron $2n=16$ en material siciliano de *R. paludosus*. MARCHI (1971: 94) y MARCHI & al. (1975: 385) señalaron $2n=32$ para *R. paludosus* en varias poblaciones italianas. FERRARELLA & al. (1979: 302) encontraron $2n=32$ en muestras sicilianas de *R. dimorphorhizus* y GRAU (1988: 47) indicó $2n=16$ y 32 en varias poblaciones españolas de *R. paludosus* s.l.

En las meiosis estudiadas se ha observado la formación regular de bivalentes (8 en el caso de los diploides y 16 en los tetraploides).

Los cromosomas son entre medianamente pequeños y medianamente grandes, oscilando el tamaño aparente entre $3'62$ y $6'68 \mu\text{m}$ en las plantas tetraploides de Los Barrios. En las muestras diploides correspondientes a Bélmez-Espiel y Pampaneira la variación en el tamaño aparente de los cromosomas es de $4'77$ a $7'25 \mu\text{m}$ y de $4'20$ a $7'25$, respectivamente.

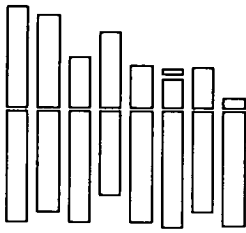
En la población procedente de Bélmez-Espiel la fórmula del cariograma (Fig. 4, A) es: $6m + 6sm + 2st^{\text{sat}} + 2t$.

En la muestra, también diploide, de Pampaneira el cariograma (Fig. 4, B) es similar al anterior aunque los cromosomas submetacéntricos (sm) y subtlococéntricos están sustituidos por cromosomas submetacéntricos-subtlococéntricos con el centrómero situado entre la región submedia y la región subterminal (sm-st) presentando un cariograma con la fórmula: $6m + 2sm + 6(sm-st) + 2t$.

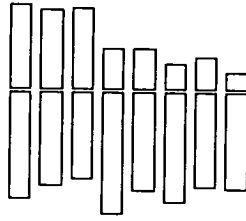
En la muestra tetraploide de Los Barrios se observa un cariograma (Fig. 4, C) donde los cromosomas se pueden disponer en grupos de 4 siguiendo el patrón descrito para la población diploide de Bélmez-Espiel, no observándose satélites en ningún grupo. La fórmula del cariograma en este caso es: $12m + 12sm + 4st + 4t$.

Los valores medios de los brazos de cada par o grupo de cromosomas muestran para *R. paludosus* un idiograma (Fig. 5) cuya fórmula gamética es $3m + 3sm + 1st^{\text{sat}} + 1t$.

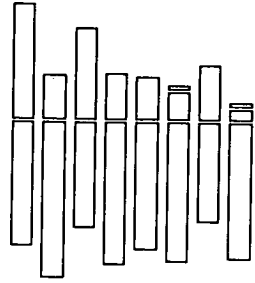
R. paludosus presenta un grado de asimetría 3A. Los índices de asimetría muestran variaciones en las distintas poblaciones: $A_1=0'50$ y $A_2=0'15$ para la muestra de Bélmez-Espiel, $0'45$ y $0'19$ en la procedente de Pampaneira y $0'46$ y $0'16$ en la población tetraploide de Los Barrios.



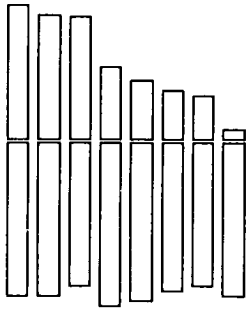
R. monspeliacus



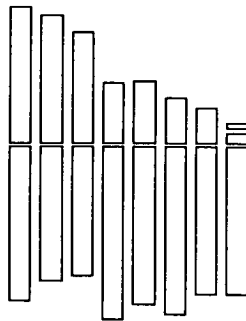
R. malessanus



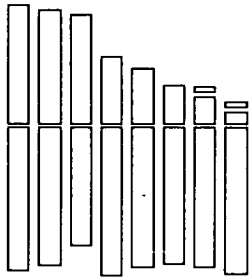
R. spicatus ssp. *blepharicarpos*



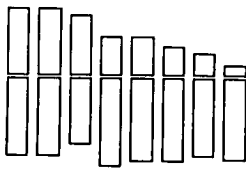
R. nigrescens (2x)



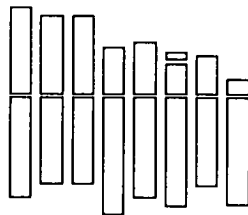
R. nigrescens (4x)



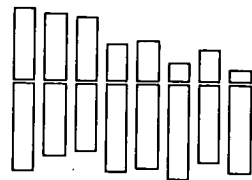
R. ollisiponensis ssp. *ollisiponensis*



R. ollisiponensis ssp. *alpinus*



R. paludosus (2x)



R. paludosus (4x)

Figura 5. Idiogramas de los taxones pertenecientes a la sect. *Ranunculastrum* DC. en la Península Ibérica.

BARROS NEVES (1944: 52) encontró en 6 poblaciones portuguesas, plantas tetraploides que presentaban un cariograma similar al obtenido en el presente estudio, con la diferencia de que observó al menos 6 cromosomas satelizados con regularidad. Asimismo estudió el comportamiento meiótico y comprobó en ocasiones la formación de tetravalentes, indicando su origen autoploide. Sin embargo, GRAU (1988: 46) encontró cierta heterogeneidad en los cariogramas de las plantas tetraploides, que según él excluiría la autoploidía en la mayoría de los casos. Para las plantas diploides señaló idiogramas diferentes en dos poblaciones que aplicando la terminología de LEVAN & al. (1964) presentarían las fórmulas gaméticas: $2M + 1m + 3st + 1t + 1t^{sat}$ (Sierra de Guadarrama) y $3M + 1sm + 3st + 1t^{sat}$ (Guadalajara). Por tanto, muestra para *R. paludosus* s.l. unos idiogramas manifiestamente más asimétricos que los hallados en el presente estudio.

En las muestras tetraploides de este trabajo, aunque los cromosomas se disponen perfectamente en grupos de cuatro siguiendo el modelo hallado en los diploides, se han observado bivalentes con gran regularidad, por lo que su origen puede estar en un proceso de alopoliploidía de segmentación a partir de taxones de una gran homología cromosómica.

DISCUSION

La sect. *Ranunculastrum* DC. de acuerdo con los datos bibliográficos y las observaciones aquí realizadas con material peninsular, tiene un número básico $x=8$. El número $x=7$ ha sido citado para *R. rupestris* e indicaría una tendencia a la reducción en el número cromosómico en esta sección, pero dicho dato requiere una comprobación ulterior, pues ningún otro taxón de los que se disponen números cromosómicos lo presenta.

Considerándola en toda su área de distribución (Europa, Asia, norte de Africa y Macaronesia), aproximadamente la mitad de los taxones presentan algún nivel de poliploidía, ya que un 30% tiene niveles diploides y tetraploides, el 8% posee niveles diploides y triploides y los que únicamente presentan niveles triploides o tetraploides constituyen, en conjunto, otro 8%.

En la Península Ibérica el 75% de los taxones presentan sólo el nivel diploide, $2n=16$ (*R. malessanus*, *R. monspeliacus*, *R. ollisiponensis* subsp. *ollisiponensis* y subsp. *alpinus*, *R. spicatus* subsp. *blepharicarpos* y *R. henriquesii*), mientras que el 25% restante corresponde a taxones que además del nivel diploide presentan niveles triploides, $2n=24$ (*R. nigrescens*) o tetraploides, $2n=32$ (*R. paludosus*).

El número de taxones poliploides parece aumentar de oeste a este: 2 en la Península Ibérica (*R. nigrescens* y *R. paludosus*), 6 en sur de Francia, Italia,

Baleares, Sicilia, Córcega y Cerdeña (*R. monspeliacus*, *R. paludosus*, *R. barceloi* Brot., *R. rupestris* Guss., *R. illyricus* L. y *R. millefoliatus* Vahl) y 7 en el este de Europa y Unión Soviética (*R. illyricus*, *R. millefoliatus*, *R. paludosus*, *R. psilostachys* Griseb., *R. rumelicus* Griseb., *R. sprunerianus* Boiss. y *R. stojanovii* Delipavlov).

Los poliploides observados en *R. nigrescens* y *R. paludosus*, en el presente estudio no presentan ninguna diferencia morfológica, respecto de los diploides, que permitan separarlos con categoría taxonómica alguna.

El tamaño aparente de los cromosomas de la sección varía entre las 3'62 μm del cromosoma más pequeño de *R. ollisiponensis* subsp. *alpinus* y las 11'07 del cromosoma mayor de *R. spicatus* subsp. *blepharicarpos*. En *R. monspeliacus*, *R. malessanus*, *R. paludosus* y *R. ollisiponensis* subsp. *alpinus* los cromosomas son entre medianamente pequeños y medianamente grandes. En *R. spicatus* subsp. *blepharicarpos* en la mayoría de las poblaciones son medianamente grandes, mientras que en *R. nigrescens*, *R. ollisiponensis* subsp. *ollisiponensis* y *R. spicatus* subsp. *blepharicarpos* en la muestra procedente de Loja los cromosomas son entre medianamente grandes y grandes. Esta variabilidad fue mencionada por GOEPFERT (1974: 477) indicando para los taxones por él estudiados una oscilación entre medianos y grandes.

A menudo se ha especulado que el avance evolutivo está asociado con una disminución en el tamaño de los cromosomas (TAMURA, 1967; EL-LAKANY & DUGLE, 1972). Según este criterio, *R. spicatus*, *R. nigrescens* y *R. ollisiponensis* subsp. *ollisiponensis* serían los taxones más antiguos de la sección en la Península Ibérica.

De las placas metafásicas observadas se deduce que en la sect. *Ranunculastrum* predominan los cromosomas metacéntricos con el centrómero en la región media (m) y los cromosomas submetacéntricos con el centrómero en la región submedia (sm) con un 35 % y 30 % respectivamente. Siguen los cromosomas subteloicéntricos con el centrómero en la región subterminal (st) con un 23'2 % y los cromosomas telocéntricos con el centrómero en la región terminal (t) con un 11'2 %. Por último, los cromosomas metacéntricos con el centrómero en el punto medio (M) suponen el 0'6 %.

El grado de asimetría es 3A en todos los taxones estudiados. Sin embargo, los índices de asimetría presentan oscilaciones dentro de la sección: $A_1=0'45-0'57$ y $A_2=0'14-0'19$ (Fig. 6).

En la Península Ibérica, se pueden considerar en la sect. *Ranunculastrum* dos líneas evolutivas (GRAU, 1988: 44). Una integrada por el grupo de especies con aquenios de pico curvado y otra por las que presenta aquenios con pico recto.

En el primero se encuentran *R. spicatus* subsp. *blepharicarpos*, *R. ollissiponensis*, *R. malessanus*, *R. nigrescens* y *R. henriquesii*, todos ellos endemismos ibéricos que presentan áreas de distribución alopátricas, excepto *R. ollissiponensis* que ocupa casi toda la península, siendo menos frecuente en el sur y este. El segundo está compuesto por *R. monspeliacus* y el grupo polimorfo de *R. paludosus*.

Los idiogramas obtenidos (Fig. 5) para estos taxones muestran gran similitud, excepto para *R. spicatus* subsp. *blepharicarpos*.

Con referencia al primer grupo, en *R. spicatus* subsp. *blepharicarpos* la fórmula obtenida es $4m + 2sm + 2(sm-st) + 4st + 2st^{sat} + 2t^{sat}$, presentando el idiograma más asimétrico y unos índices de asimetría desplazados del resto de los taxones, lo cual nos lleva a pensar de acuerdo con STEBBINS (1971: 95) que se trata del taxón más evolucionado de la sección en la Península. Morfológicamente el taxón más relacionado con este es *R. ollissiponensis* subsp. *ollissiponensis* cuya fórmula idiogramática es: $6m + 4sm + 2st + 2st^{sat} + 2t^{sat}$. A partir del cariograma de este taxón puede haber surgido, por una inversión pericéntrica en un par de cromosomas metacéntricos en la región media (m), el de *R. spicatus* subsp. *blepharicarpos* que presenta un par más de cromosomas subtelo-céntricos con el centrómero en la región subterminal (st), quedando con un par menos de cromosomas metacéntricos (m).

Si el proceso evolutivo de estas especies se produjo de esa manera, se trata de una especiación antigua, pues debe ser anterior al aislamiento geográfico que ocasionó la existencia de taxones vicariantes de *R. spicatus* en Sicilia (*R. spicatus* subsp. *rupestris* (Guss.) Maire), sur de Italia (subsp. *aspromontanus* (Huter) Greuter & Burdet) y norte de Africa (subsp. *spicatus*).

En *R. ollissiponensis* subsp. *alpinus* se ha observado con gran regularidad la presencia de un cromosoma supernumerario. La existencia de estos supernumerarios se ha puesto de manifiesto anteriormente en *R. acris* L. (KAPOOR, 1972: 162), *R. bulbosus* L. (MARCHI & al., 1975: 382) o *R. amplexicaulis* L. (KÜPFER, 1974: 153), pero en la sect. *Ranunculastrum* es el primer dato que se tiene al respecto. No se ha encontrado ningún tipo de relación entre la presencia del cromosoma B con la aparición de efectos morfológicos, fisiológicos o ecológicos, pero se requiere un estudio de otras poblaciones para dilucidar si es una característica cariológica del taxón o se presenta en la población estudiada de forma casual.

La subsp. *alpinus* tiene un idiograma más simétrico que la subsp. *ollissiponensis*, con presencia de un par de cromosomas subtelo-céntricos en la

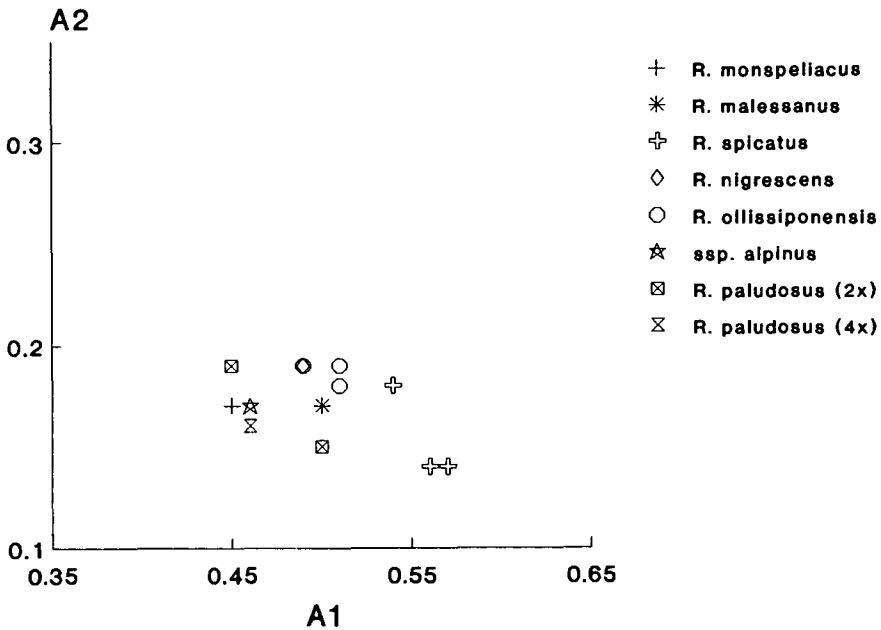


Figura 6. Índices de asimetría (A_1 y A_2) de los taxones pertenecientes a la sect. *Ranunculastrum* DC. en la Península Ibérica.

primera y dos pares en la segunda, lo cual se refleja en la representación de los índices de asimetría.

La semejanza de los caracteres morfológicos de *R. malessanus* y *R. nigrescens* queda reflejada en la similitud de sus idiogramas y en unos índices de asimetría próximos. Ambas especies muestran diferencias geográficas y ecológicas: *R. nigrescens* se distribuye por el noroeste peninsular y prefiere substratos ácidos, mientras que *R. malessanus* es endémico de las Sierras de Cazorla y Segura habitando en suelos calizos. Por tanto, partiendo de un tronco común ambos taxones han sufrido un proceso de aislamiento tanto geográfico como ecológico.

R. paludosus y *R. monspeliacus*, que forman la otra línea evolutiva, presentan los valores más bajos en los índices de asimetría.

En *R. paludosus* los cariogramas tanto de diploides como de tetraploides apenas muestran diferencias. Por ello, la variabilidad obtenida en sus índices de asimetría ($A_1=0'15-0'19$ y $A_2=0'45-0'50$) parece recoger las divergencias intra e intercromosómicas de los cariotipos de este taxón tan variable desde el punto de vista morfológico.

Aunque los datos bibliográficos son poco numerosos, se encuentra que el nivel tetraploide es el más abundante, quedando reducidos los diploides a

poblaciones españolas casi exclusivamente. Asimismo en material catalán de *R. monspeliacus* se ha encontrado el nivel diploide, mientras que en datos bibliográficos, de plantas preferentemente italianas, son más abundantes los tetraploides.

Todo lo anteriormente expuesto permite considerar la Península Ibérica como centro de origen de estas dos especies.

Por otra parte, el aumento de la poliploidía de oeste a este en el conjunto de la sect. *Ranunculastrum*, apoyaría la propuesta de GRAU (1988: 46) de considerar el norte de África y la Península Ibérica como su posible centro de diversificación.

De acuerdo con los idiogramas obtenidos en el presente estudio, la sect. *Ranunculastrum* estaría relacionada con las secciones *Physophyllum* Freyn y *Chrysanthe* (Spach) L. Benson.

Atendiendo a la morfología de los sistemas radicales, DAVIS (1960: 106) relacionó en la flora de Turquía las secciones *Ranunculastrum* y *Physophyllum* incluyéndolas en el grupo Grumosi que comprendía los ranúnculos perennes con raíces dimórficas, fibrosas y tuberosas, separándolas de las especies perennes de la sección *Chrysanthe* que presentan rizomas.

El carácter xerófito de gran número de especies de la sect. *Ranunculastrum* que supone una especialización dentro del género, unido a la presencia de raíces dimórficas le confiere características de un grupo evolucionado, sin embargo, el elevado número de especies existentes en la sección establece que es relativamente antigua (DAVIS, 1960: 107 y GOEPFERT, 1976: 162).

Posiblemente, las secciones *Ranunculastrum* y *Chrysanthe* surgiendo de un ancestro común han seguido distintas ramas evolutivas, aunque han mantenido una gran similitud en sus cariogramas (GOEPFERT, l.c.). La sect. *Physophyllum* probablemente haya quedado aislada de la línea evolutiva de la sect. *Ranunculastrum* al presentar una floración otoñal.

BIBLIOGRAFIA

- BARROS NEVES, J. (1944). *Contribuição para o estudo cário-systemático das espécies portuguesas do Género Ranunculus L.* Diss., Univ. Coimbra.
- DAVIS, P. H. (1960). Materials for a Flora of Turkey: IV. Ranunculaceae. II. Ranunculus. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 23: 103-161.
- DE CANDOLLE, A. P. (1824). *Ranunculus. Prodrromus systematis naturalis Regni Vegetabilis.* 1: 26-44. Paris.
- EL-LAKANY, M. H. & J. R. DUGLE (1972). DNA content in relation to phylogeny of selected boreal forest plants. *Evolution* 26: 427-434.

- FERRARELLA, A., I. FIORE, M. G. DIA & N. ALLIATA (1979). Numeri cromosomici per la flora italiana. 647-651. *Inform. Bot. Ital.* 11: 301-305.
- , F. GRISAFI, F. LENTINI & M. R. MELATI (1981). Numeri cromosomici per la flora italiana: 860-867. *Inform. Bot. Ital.* 13: 189-194.
- GOEFFERT, D. (1974). Karyotypes and DNA content in species of *Ranunculus* L. and related genera. *Bot. Not.* 127: 464-489.
- (1976). Phylogenetic studies on *Ranunculus cortusifolius* Willd. (Ranunculaceae), a Macaronesian endemic species. *Bot. Jour. Linn. Soc.* 72: 161-170.
- GRAU, J. (1984). Nomenklatorische studien an *Ranunculus* L. sect. *Ranunculastrum* DC. vor der Iberischen halbinsel. *Mitt. Bot. München* 20: 51-60.
- (1986). *Ranunculus* L. sect. *Ranunculastrum* DC., in S. CASTROVIEJO & al. (eds.) *Flora Ibérica*. 1: 353-371. Madrid.
- (1988). *Scrophularia* y *Ranunculus*, dos géneros con centro de evolución en el mediterráneo occidental. *Lagascalia* 15 (extra): 39-48.
- KAPOOR, B. M. (1972). In A. LÖVE (ed.) IOPB Chromosome number reports, XXXV. *Taxon* 21: 161-162.
- (1981). Karyomorphological studies in some species of *Ranunculus*. *Phyton* 41: 153-164.
- KÜPFER, P. (1969b). In A. LÖVE (ed.) IOPB Chromosome number reports, XXII. *Taxon* 18: 433-442.
- (1974). Recherches sur les liens de parenté entre la orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* 23: 1-322.
- LANGLET, O. F. J. (1932). Ueber chromosomenverhaeltnisse und systematik der Ranunculaceae. *Svensk Bot. Tidskr.* 26: 381-400.
- LARSEN, K. & S. LAEGAARD (1971). Chromosome studies of the sicilian flora. *Bot. Tidsskr.* 66: 249-268.
- LARTER, L. N. H. (1932). Chromosome variation and behaviour in *Ranunculus* L. *Jour. Genet.* 26: 255-283.
- LEVAN, A., K. FREDGA & A. A. SANDBERG (1964). Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52: 201-220.
- LÖVE, A. & D. LÖVE (1975). *Plant chromosomes*. Vaduz.
- MAIRE, R. (1964). *Ranunculus*. *Flore de l'Afrique du Nord*. 11: 112-197. Paris.
- MARCHI, P. (1971). Numeri cromosomici per la flora italiana: 46-56. *Inform. Bot. Ital.* 3: 82-94.
- , R. CAPINERI & G. D'AMATO (1975). Numeri cromosomici per la flora italiana: 208-218. *Inform. Bot. Ital.* 7: 377-389.
- & L. VISONÁ (1982). Numeri cromosomici per la flora italiana: 889-905. *Inform. Bot. Ital.* 14: 248-258.
- OVCZINNIKOV, P. N. (1937). *Ranunculus*, in K. L. KOMAROV (ed.) *Flora of the U.S.S.R.* 7: 351-509. Leningrado.
- ROMERO ZARCO, C. (1986). A new method for estimating karyotype asymmetry. *Taxon* 35: 526-530.
- SNOW, R. (1963). Alcoholic hydrochloric acid-carmin as a stain for chromosomes in squash preparations. *Stain Technol.* 38: 9-13.
- SPACH, E. (1839). *Ranunculus*. *Histoire naturelle des vegetaux. Phanerogames*. 7: 203-220. Paris.

- STEBBINS, G. L.(1938). Cytological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. *Amer. J. Bot.* 25: 189-198.
- (1971). *Chromosomal evolution in higher plants*. London.
- TAMURA, M.(1967). Morphology, ecology and phylogeny of the Ranunculaceae, VII. *Sci. Rep. Osaka Univ.* 16: 21-43.
- TJIO, J. J. & A. LEVAN (1950). The use of oxyquinoleine in chromosome analysis. *Anal. Est. Exper. Aula Dei* 2: 21-64.
- TUTIN, T. G. in A. LÖVE & D. LÖVE (1961). Chromosome numbers of central and north-west European plant species. *Opera Bot.* 5: 1-581.
- (1964). *Ranunculus*, in T. G. TUTIN & al. (eds.). *Fl. Europ.*, 1: 223-238. Cambridge.
- VALDÉS, B.(1987). *Ranunculus*, in B. VALDÉS & al. (eds.). *Flora Vascular de Andalucía Occidental*, 1: 97-114. Barcelona.
- ZANGHERI, P.(1976). *Ranunculus*. *Flora Italica*. 1: 156-166. Verona.