

R. 13182

TD  
516

UNIVERSIDAD DE SEVILLA. FACULTAD DE BIOLOGÍA.  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA VEGETAL Y ECOLOGÍA.

# PALINOLOGÍA DE LACTUCEAE (COMPOSITAE) EN LA PENÍNSULA IBÉRICA Y SU INTERÉS TAXONÓMICO

Trabajo presentado por Emma  
Moreno Socías, para aspirar al grado  
de Licenciada en Biología, en la  
Universidad de Sevilla

Sevilla, Abril de 1995



Directores:

Dra. M. J. Díez Dapena

Dr. J. A. Mejías Jimeno

*A mis padres. A mis hermanos.  
A José Luis.*

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quisiera expresar mi agradecimiento a Pepa y José Antonio, directores de esta Tesina, ya que ha sido su valiosa experiencia y orientación lo que ha permitido su realización. Pero lo que sin duda siempre les agradeceré es lo mucho que han aportado a mi formación científica.

A Benito Valdés, director del Departamento de Biología Vegetal y Ecología, por las facilidades para que se llevara a cabo este trabajo, especialmente en la edición del mismo.

Entre mis valiosas florecillas se encuentran Mónica y Charo. Con Mónica comencé esta aventura que día a día me ha permitido encontrar una buena amiga y divertida compañera. En Charo he descubierto una magnífica investigadora y estupenda amiga. ¡Muchas gracias Moni por tus dibujos y a ti Charo por tus consejos!

La experiencia es esencial en este tipo de trabajos pero si viene de alguien como Rocío, de quien nunca se obtiene un no por respuesta, se convierte en algo encantador. En este sentido también he contado con Fernando. Ambos, junto con M<sup>a</sup> Angeles, me han brindado su ánimo y cariño.

La paciencia que tanto Fran como Marco han demostrado con el ordenador, uno enseñándome todo lo que sé (una y otra vez) y el otro dejándomelo siempre que lo he necesitado, les convierte en excelentes compañeros. Pero, si añadimos los buenos ratos que hemos pasado juntos, les transforma en los terrores del Herbario más terroríficos.

Tanto tiempo en el laboratorio 5 no hubiese sido lo mismo sin Inma ni Pedro. Inma me enseñó todo lo que sé de polen y más, mucho más; Pedro con su sonrisa y perspicacia ha contribuido a amenizar mi trabajo y ha respondido con acierto a las "dudas del momento".

No me olvido, por supuesto, de los demás compañeros del Departamento que, aunque no han colaborado directamente en este trabajo, han compartido muchos y buenos momentos.

Mi ex-compi, aunque no mi ex-amiga, Blanquita fue quien se acordó de mi cuando surgió la oportunidad de realizar esta Tesina. Con ella di mis primeros pasos y en ella me he apoyado muchas veces.

Este trabajo no ha sido sólo fruto del tiempo que he pasado en el Departamento. Los innumerables amigos que tan de cerca han seguido su desarrollo también lo han hecho posible. Entre ellos quiero destacar a Fátima, mi amiga del alma para lo bueno y lo malo, Tere, con quien siempre me pude desahogar/ahogar, y Jesús, porque sus visitas siempre fueron una bendición.

Pero, si hay que buscar a los verdaderos culpables de que haya llegado hasta aquí, son mis padres y hermanos. Ellos desde muy pequeñita me descubrieron la Naturaleza y me enseñaron a disfrutar de ella. Gracias a todo lo que me han transmitido elegí con acierto mi carrera.

Como podría agradecerle a mi niño, José Luís, todo lo que ha supuesto durante este tiempo, porque tanto cariño, tanto ánimo, tanta paciencia y tanto amor son los únicos que han hecho posible que yo realizara este trabajo.

## INDICE

INTRODUCCIÓN .....	9
MATERIAL Y MÉTODOS .....	21
CARACTERES ESTUDIADOS .....	27
Clase de polen .....	29
Polaridad y simetría .....	29
Forma .....	31
Tamaño .....	32
Esporodermis .....	32
Sistema apertural .....	35
Ornamentación .....	38
RESULTADOS .....	43
<i>Prenanthes</i> L. ....	45
<i>Cicerbita</i> Wallr. ....	51
<i>Lactuca</i> L. ....	59
<i>Mycelis</i> Cass. ....	71
<i>Launaea</i> Cass. ....	75
<i>Sonchus</i> L. ....	83
<i>Aetheorhiza</i> Cass. ....	95
<i>Reichardia</i> Roth ....	99
DISCUSIÓN GENERAL .....	107
CONCLUSIONES .....	123
BIBLIOGRAFÍA .....	129

# **INTRODUCCIÓN**

Dentro de la familia Asteraceae, la tribu Lactuceae Durmot. se caracteriza por sus capítulos formados exclusivamente de flores liguladas y por la presencia de látex. Estos rasgos la convierten en la más fácilmente reconocible dentro de la familia, de forma que si bien la mayoría de los autores actuales conceden al grupo esta categoría (Cronquist, 1968; Hutchinson, 1969; Takhtajan, 1969; etc.) algunos lo han considerado como subfamilia (subfamilia Cichorioideae) dentro de Asteraceae (Solbrig, 1963; Sell, 1975; Wagenitz, 1976; Moore y cols., 1976). Análisis filogenéticos recientes indican la necesidad de nuevos estudios para poder evaluar con seguridad el status de la subfamilia Cichorioideae (Bremer y cols., 1992).

Fue de Jussieu (1789) quien reconoció por primera vez el grupo de las Lactuceae como unidad taxonómica, dividiéndola en cinco secciones de acuerdo con la presencia de escamas o cilios en el receptáculo y por la estructura del vilano. Cassini (1825) distribuyó los representantes de la tribu en cuatro secciones de acuerdo con esos mismos caracteres y con la morfología del fruto. Criterios similares siguieron otros autores como Lessing (1832), De Candolle (1838), Bentham (1873), etc.

En el presente siglo, Stebbins (1953) elaboró una clasificación nueva utilizando además de los caracteres morfológicos tradicionales, en los que se basaban la mayoría de sus predecesores, otros de tipo polínico, cromosómico y de distribución geográfica. Fue asociando géneros según el grado de afinidad y estableció límites allí donde la discontinuidad fue mayor; de esta forma reconoció ocho subtribus: Scolyminae, Cichorinae, Microseridinae,

Stephanomeriinae, Dendroseridinae, Scorzonerinae, Leontodontinae y Crepidinae. Jeffrey (1966) revisó y modificó considerablemente la clasificación de Stebbins concediendo gran importancia a los microcaracteres. El resultado fue el establecimiento de cinco grupos con características similares a las subtribus de Stebbins: Grupo *Scolymus*, Grupo *Tolpis*, Grupo *Hypochoeris*, Grupo *Cichorium* y Grupo *Sonchus*, divididos a su vez en 10 subgrupos y 23 series. Sin embargo, no existe actualmente una clasificación genéricamente aceptada y son numerosos los esfuerzos realizados en la ordenación del grupo dada la complejidad de relaciones que pueden establecerse entre sus integrantes.

Las Lactuceas se encuentran extensamente distribuidas en el Viejo y Nuevo Mundo, especialmente en la zona templada del Hemisferio Norte, siendo Asia Central, el oeste de Norteamérica y sobre todo la Cuenca Mediterránea sus áreas de diversificación más importantes (Tomb, 1977; Fäger, 1987). Dentro de la última, la Península Ibérica constituye, sin duda, una interesante región para el estudio del grupo al contar con una amplia representación y numerosos endemismos pertenecientes a géneros como *Rothmaleria*, *Tolpis*, *Hedypnois*, *Leontodon*, *Picris*, *Scorzonera*, *Reichardia*, *Launaea*, *Sonchus*, *Lactuca*, *Crepis*, *Andryala*, etc.

Entre los representantes peninsulares, los géneros *Aetheorhiza*, *Cicerbita*, *Lactuca*, *Launaea*, *Mycelis*, *Prenanthes*, *Reichardia* y *Sonchus* constituyen un conjunto con importantes semejanzas morfológicas entre sí. Parecen encontrarse estrechamente emparentados y están integrados, de acuerdo con Stebbins (1953) y Stebbins y cols. (1953), en dos líneas evolutivas paralelas dentro de la subtribu Crepidinae. Consecuentemente, los límites intergenéricos entre ellos son a veces difusos y difíciles de establecer, de forma que la historia taxonómica del conjunto resulta compleja. Sin embargo, algunos autores han considerado el género *Sonchus* como independiente y separado del resto (Jeffrey, 1966; Sell, 1975), pero las evidentes relaciones filogenéticas entre este género y *Launaea*

(Saad, 1961; Boulos, 1974b) aconsejan seguir los criterios de Stebbins (l.c.) y Stebbins y cols. (l.c.).

A mediados del siglo XVIII, Linneo en su obra *Species Plantarum* (1753) reconoció los géneros *Lactuca*, *Sonchus* y *Prenanthes*, en los que incluyó la mayoría de los representantes que actualmente se reconocen en el grupo. Posteriormente Roth (1787), basándose sobre todo en la morfología de las cipselas, separó de *Sonchus* los taxones *S. tingitanus* y *S. picroides* describiendo con ellos el nuevo género *Reichardia* Roth, nombre que aplicaría posteriormente a otros dos géneros de otras dos familias (Scrophulariaceae y Fabaceae) dando pie, inexplicablemente, a confusión. Bien como consecuencia de ello, bien por desconocimiento, muy pocos autores del siglo XIX utilizaron tal nombre aunque reconocieron la identidad del género, comunmente bajo el epíteto de *Picridium* Desf.

En 1822, Wallroth separó en el nuevo género *Cicerbita* los representantes de *Sonchus* L. con flores azules.

Unos años más tarde, Cassini (1824) describió el género *Mulgedium* para aquellos taxones del grupo con fruto de pico corto y grueso, apuntando que sus caracteres eran muy semejantes a los de *Cicerbita*; y en efecto, la discriminación entre uno y otro género es subjetiva. En general, Cassini realizó avances considerables en la separación de los géneros. Así, en 1822, restringió el género *Sonchus* a aquellos representantes de ovario desprovisto de cualquier tipo de pico, lo que permitió su separación precisa de *Lactuca*, *Prenanthes*, *Mulgedium* y *Picridium*. A partir de ahí, y hasta la actualidad, los límites del género *Sonchus* se han ido estrechando progresivamente, y ya a mediados del siglo pasado la coincidencia entre los autores suele ser grande (ver Arcangeli, 1882; Benthán, 1873; etc.). Igualmente, ese mismo año caracterizó el género *Lactuca* por sus cipselas aplastadas portadoras de un pico articulado, y en 1826 separó el nuevo

género *Phoenixopus*, que más tarde fue considerado como sección dentro de *Lactuca* (Bentham, 1873), posición taxonómica en que se suele mantener actualmente. También en 1822 describió el género *Launaea*, aunque hasta la última década del siglo no se comenzaron a incluir dentro de él los representantes europeos. El número de taxones incluidos en *Launaea* ha aumentado considerablemente durante el presente siglo, sobre todo por la descripción de nuevas especies procedentes de Africa. Posteriormente, en 1824 describió el género *Mycelis* Cass., de frutos muy semejantes a los de *Lactuca*, del que difiere por presentar las brácteas del capítulo uniseriadas, con una única especie, *M. muralis*. Por último, en 1827, consideró que el taxón descrito por Linneo (1753) como *Leonthodom bulbosum* presentaba caracteres suficientemente particulares, en especial su porte y forma biológica, como para ser representante de un nuevo género que denominó *Aetheorhiza* y supuso muy cercano a *Launaea*.

En cuanto a los representantes del género *Reichardia*, el sinónimo genérico *Picridium* Desf. fue comunmente utilizado a partir de la publicación del *Prodromus systematis naturalis* (De Candolle, 1838), hasta que a finales del siglo XIX se reivindicó el de *Reichardia*, siendo rápidamente aceptado por numerosos botánicos (Fiori, 1923–1929; Coutinho, 1939; Sell, 1975; Gallego y cols., 1980) dada la prioridad sobre su sinónimo *Picridium*. Además, De Candolle admitió el género *Aetheorhiza* descrito por Cassini (1827), si bien su único representante, *A. bulbosa*, ha sido incluido con más frecuencia en el género *Crepis* como *C. bulbosa* (L.) Tausch (Arcangeli, 1882; Bentham, 1873; Endlicher, 1938; etc.). También incluyó *Mycelis* en *Lactuca*, a la que separó en dos secciones: *Mycelis* y *Scariola* y, siguiendo los criterios impuestos por Cassini, sólo incluyó en *Sonchus* representantes comunmente considerados en la actualidad dentro de este género y algunos del género *Launaea*.

Bentham (1873) concedió a *Lactuca* una entidad reconocida, con ciertas diferencias, por numerosos autores actuales y separó un total de seis secciones, incluyendo los representantes de *Mycelis* Cass. y *Cicerbita* Wallr. dentro del

género. Babcock y cols. (1937) dieron a *Mycelis* categoría de subgénero dentro de *Lactuca*, lo que ha sido aceptado por algunos botánicos modernos (Vuilleumier, 1973), y utilizaron el nombre de *Cicerbita* para designar una sección del mismo género. Sin embargo, actualmente es más frecuente independizar tanto a *Mycelis* (Feráková, 1976; Pignati, 1982; Gallego, 1987) como a *Cicerbita* (Feráková, 1976) y las divergencias se centran sobre todo en considerar el género *Lactuca* en sentido amplio (Vuilleumier, 1973) o en separarlo en géneros con límites más estrechos (Tuisl, 1968; Jeffrey, 1975; Feráková, 1977).

Babcock y Stebbins (1943) consideraron que tanto la morfología de las flores y frutos, como los caracteres cariológicos del género *Aetheorhiza* Cass. le asemejaban más a *Launaea* Cass. que a *Crepis* L., y resultaban lo suficientemente particulares como para justificar su separación en un género aparte. Este criterio ha sido respetado por la mayoría de los autores aunque algunos continúan considerándolo dentro de *Crepis*.

El nivel de conocimiento actual de estos géneros es diverso. Algunos como *Sonchus* (Boulos, 1972, 1973, 1974a, 1974b), *Lactuca* (Feráková, 1977) o *Reichardia* (Gallego y cols., 1980; Siljak-Yakovlev, 1985) han sido objeto de recientes estudios taxonómicos profundos. Otros como *Launaea* precisan de una amplia revisión a nivel mundial.

Boulos, Feráková y Sell (en Moore y cols., 1976) reconocieron en la Península Ibérica un total de ocho géneros y 33 taxones (incluyendo la especie *Lactuca sativa*). Un criterio semejante ha sido seguido en el presente trabajo, incluyendo además algunos taxones de reciente descripción (Gallego y cols., 1980; Charpin y Fernández Casas, 1981; Cirujano, 1983; Mejías, 1990), y el cambio de categoría propuesto para *S. aquatilis* (Mejías, 1988). De esta forma se han reconocido y estudiado un total de 36 taxones:



***Prenanthes* L.**

*P. purpurea* L.

***Cicerbita* Wallr.**

*C. alpina* (L.) Wallr.

*C. plumieri* (L.) Kirschleger

***Lactuca* L.**

Sección *Phoenixopus* (Cass.) Benth

*L. viminea* (L.) J. y C. subsp. *viminea*

*L. viminea* Presl. subsp. *chondrilliflora* (Boreau) Bonnier

*L. viminea* subsp. *ramosissima* (All.) Bonnier

Sección *Lactuca*

*L. serriola* L.

*L. sativa* L.

*L. saligna* L.

*L. virosa* L.

*L. livida* Boissier y Reuter

*L. perennis* L. subsp. *perennis*

*L. perennis* subsp. *granatensis* Charpin y Fernández Casas

*L. tenerrima* Pourret

***Mycelis* (L.) Dumort.**

*M. muralis* (L.) Dumort.

***Launaea* Cass.**

*L. nudicaulis* (L.) Hooker f.

*L. lanifera* Pau

*L. fragilis* (Asso) Pau

*L. pumila* (Cav.) O. Kuntze

*L. arborescens* (Batt.) Murb.

***Sonchus* L.**

Sección *Sonchus*

*S. oleraceus* L.

*S. microcephalus* Mejías

*S. tenerrimus* L.

Sección *Asperi* Boulos

*S. asper* (L.) Hill subsp. *asper*

*S. asper* subsp. *glaucescens* (Jordan) Ball

Sección *Maritimi* (Kirp.) Boulos

*S. maritimus* L.

*S. aquatilis* Pourret

*S. crassifolius* Pourret

Híbrido:

*S. x novocastellanus* Cirujano

Sección *Pustulati* Boulos

*S. pustulatus* Willk.

***Aetheorrhiza* Cass.**

*A. bulbosa* (L.) Cass.

***Reichardia* Roth**

*R. tingitana* (L.) Roth

*R. gaditana* (Willk.) Samp.

*R. intermedia* (Schultz Bip.) Samp.

*R. picroides* (L.) Roth

Híbrido:

*R. x baetica* Gallego y Talavera

Entre este conjunto persisten algunos problemas taxonómicos de interés como la delimitación de las especies *Sonchus microcephalus* o *Lactuca livida*, la separación de las subespecies que constituyen el complejo de *Lactuca viminea*, etc. Todo ello aconseja su estudio completo desde el punto de vista morfológico y biosistemático, que además proporcionaría datos útiles para establecer la afinidad entre los géneros y las tendencias evolutivas de sus representantes. En este sentido, el estudio del polen nos puede proporcionar datos que apoyen decisiones basadas en la utilización de otros caracteres. Sin embargo, no hay que olvidar que el uso de la morfología polínica en Taxonomía Vegetal depende

ampliamente del grupo, como ocurre en general con todos los caracteres (Valdés y Díez, 1990). Igualmente, el estudio de sus tendencias generales de variación resulta interesante tanto para la delimitación de grupos, como para perfilar con mayor precisión las relaciones de parentesco entre los mismos y sus posibles líneas evolutivas.

Los estudios más antiguos de polen de Asteráceas fueron llevados a cabo por Mohl (1835), Edgerworth (1877) y Fischer (1890), quienes describieron diversos tipos morfológicos de polen clasificados de acuerdo con sistemas artificiales. Desde entonces, han sido varios los autores que han estudiado la morfología polínica general de la familia: Wodehouse (1935), Pausinger (1951, sec. Saad, 1961), Stix (1960), Skvarla y Larson (1965), Skvarla y Turner (1966), Skvarla y cols. (1977), etc.; pero, en la mayoría de los trabajos se hace referencia a las especies de una región concreta: Wang (1960), Ikuse (1962), Nair (1965), Dimon (1971), Huang (1972), Kuprianova y Alyoshima (1972), Nair y Kapoor (1974), Rao y Shula (1975), Bir y Sidhu (1980), Parveen y Bhandari, (1881), Nair y Lawrence (1985), Gupta y Sharma (1986), Díez (1987), Chanda y Pal (1990), etc.

Pero, aunque en muchas de las publicaciones anteriores se comentan especies de Lactuceas, existen estudios concretos de la tribu o alguno de sus grupos. Entre ellos, Tomb y cols. (1974) estudiaron la subtribu *Stephanomeriinae*; Tomb (1975) llevó a cabo una revisión de la tribu y encontró diferencias entre varias subtribus; Feuer y Tomb (1977) examinaron la subtribu *Microseridinae*; El-Ghazali (1980) estudió la morfología polínica de la subtribu *Hypochoeridinae*; Blackmore (1981, 1982a, 1982b, 1982c, 1984) realizó una interpretación funcional del polen de *Lactuceae*, examinó la subtribu *Scorzonerinae* y estudió la morfología polínica de las especies de *Lactuceae* representadas en el noreste de Europa; Díaz de la Guardia y Blanca (1983, 1985 y 1988) estudiaron géneros como *Scorzonera*, *Tragopogon* etc.

Además, caben destacar los trabajos que de forma particular y con profundidad analizan el polen de los géneros que se consideran aquí. Así, encontramos los realizados en *Sonchus* por Saad (1961), Pons y Boulos (1972) y Boulos (1973); en *Launaea* por Mateu-Andrés (1987), y en *Reichardia* por Gallego y cols. (1980).

Por otro lado, existen diversos trabajos que muestran la validez del uso de la morfología del polen en estudios taxonómicos de ciertos géneros de Lactuceas, como son: Stebbins (1940, 1953), Saad (1961), Davis y Raven (1962), Jeffrey (1966), Boulos (1973), Tomb (1972a, 1972b, 1977), Pérez de Paz (1976) y Feráková (1977).

Actualmente no se tienen conocimientos sobre estudios polínicos completos en los taxones comentados anteriormente, lo que puede ayudar a profundizar en el conocimiento de los mismos y a tomar decisiones taxonómicas basadas en la utilización de otros caracteres. En este último sentido, aunque los géneros estudiados son bien conocidos taxonómicamente, persisten algunos problemas de interés, como ya se ha comentado anteriormente. Por otro lado, este estudio nos puede proporcionar datos que ayuden a establecer la afinidad entre los géneros, y en el caso de los géneros con un mayor número de especies y/o con un centro de diversificación en la Cuenca Mediterránea, como *Lactuca*, *Launaea*, *Sonchus*, y *Reichardia*, a discutir sobre las relaciones evolutivas de los representantes de la Península Ibérica.

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

Se realizaron observaciones en 83 muestras de los 36 taxones representantes del grupo en la Península Ibérica. La relación del material estudiado de cada taxón se incluye en el apartado de resultados.

Las muestras de polen se obtuvieron, en su mayor parte, de flores de capítulos recolectados en el campo y conservados en alcohol de 70°; y a veces de material seco procedente de Herbario. En el primer caso, se incluyeron flores de hasta cuatro individuos en cada muestra, y en el segundo, el material procedió en su mayoría de un único individuo. Los pliegos testigo de las muestras se conservan en el Herbario del Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Universidad de Sevilla (SEV).

Para su estudio, las muestras fueron acetolizadas según el método acetolítico de Erdtman (1960), modificado por Reitsma (1969). Las observaciones fueron llevadas a cabo tanto con el microscopio óptico (M.O.) como con el microscopio electrónico de barrido (M.E.B.).

El tratamiento de las muestras para el estudio al M.O. incluyó los siguientes pasos:

1. Se colocaron las flores en tubos de centrífuga a los que se añadieron 5 cc de mezcla acetolítica (anhídrido acético/ácido sulfúrico concentrado en proporción 9/1). Si las flores procedían de material fresco (incluido en alcohol

de 70°), éstas fueron previamente tratadas con ácido acético glacial durante unos minutos, para evitar la fuerte reacción del alcohol con la mezcla acetolítica.

2. Se calentaron los tubos al baño-maría oprimiéndose las flores con una varilla de vidrio, con el fin de que las anteras liberasen su contenido. Alcanzada la ebullición, los tubos se mantuvieron en el baño durante unos 5 minutos, agitando constantemente con la varilla.

3. Los tubos se dejaron enfriar fuera del agua, se centrifugaron y decantaron.

4. A cada tubo se añadió 5 cc de ácido acético glacial, para eliminar los triacetatos de celulosa, no hidrosolubles, formados por la acción de la acetólisis. Se agitaron los tubos y el contenido se filtró con mallas de 100  $\mu\text{m}$ , para eliminar los restos florales. A continuación se centrifugó y decantó.

5. El sedimento así obtenido se lavó dos veces consecutivas con agua destilada, agitando, centrifugando y decantando en cada lavado.

6. A continuación se trató con 5 cc de glicerina al 50 % en agua. Después de agitarse los tubos, y antes de centrifugar, se esperaron 10 minutos, tiempo necesario para que los granos de polen se embebieran.

7. Se centrifugó y decantó, dejando los tubos boca abajo sobre papel de filtro.

8. Se esperaron de 30 minutos a 24 horas antes de efectuar el montaje.

Todas las centrifugaciones se realizaron a 2.500 r.p.m. durante 10 minutos.

Para realizar el montaje de las muestras se siguieron las recomendaciones de Cushing (1961) y Reitsma (1969). Con la ayuda de una aguja enmangada, se extrajo parte del sedimento del fondo del tubo con un trocito de glicerogelatina y se colocó sobre un portaobjetos previamente dispuesto en una placa calefactora a 70°C. Antes de colocar el cubreobjetos, y con el fin de evitar la presión que éste pudiera ejercer sobre el polen, con la consecuente alteración o deformación del mismo, se colocaron sobre el portaobjetos cuatro pequeñísimos gránulos de plastilina, y a continuación se colocó el cubreobjetos, sellando la preparación con parafina para aislar los granos de polen del exterior. Posteriormente los portaobjetos se invirtieron hasta que la glicerogelatina y la parafina solidificaron, con el fin de que los granos de polen se distribuyeran uniformemente en un solo plano.

De cada muestra se montaron dos preparaciones que se conservan en la Palinoteca del Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Facultad de Biología de Sevilla. El número de dicha palinoteca se indica a continuación del número de Herbario (Ej. *Lactuca serriola*: SEV 133573; NP 5647). Siguiendo las recomendaciones de Cushing (l.c.) y Reitsma (l.c.) antes de proceder al estudio de las preparaciones se esperaron al menos 15 días, tiempo suficiente para que los granos de polen se acomoden en su forma y volumen.

El tratamiento de las muestras seguido para el estudio al M.E.B. incluyó los siguientes pasos:

1. Una vez montadas las preparaciones, el resto del material se lavó dos veces con agua destilada, centrifugando y decantando después de cada lavado.

2. A continuación se deshidrató con la serie de alcoholes: 50°–70°–96°, agitando, centrifugando y decantando en cada paso de la serie.

3. El material incluido en alcohol de 96° se guardó en viales hasta el momento de ser estudiado.

El estudio de los caracteres cuantitativos y cualitativos del polen se realizó en un M.O. marca Nikon modelo YS2-H. En total se realizaron observaciones en 30 granos de polen de cada población, en los que se midieron los ejes polar (P) y ecuatorial (E), calculándose a continuación la relación entre ambos (P/E). Para los restantes caracteres: grosor de la exina, longitud de las espinas, tamaño de la meso- y endoabertura y amplitud del lado de la apocolpia se efectuaron de diez a quince medidas, según el grado de variabilidad del carácter. Las fotografías se obtuvieron en un fotomicroscopio marca Nikon modelo M-35FA.

Con el fin de realizar un estudio más detallado de la ornamentación se utilizó un M.E.B. marca Jeol modelo JSM-T100. Para ello, del material guardado en viales se tomó una muestra con una pipeta Pasteur, colocándose sobre un trozo de cubreobjetos previamente pegado con pintura de plata al portaobjetos del M.E.B. Con la ayuda de una aguja enmangada se extendió uniformemente el polen dejando que se evaporase el alcohol a temperatura ambiente. Una vez seco se procedió a su metalización con oro-paladio en un "Sputtering" marca Jeol modelo JFC-1.100. En este proceso se utilizó gas argón, una corriente de metalización de 12 mA y un voltaje de 1,2 Kv, siendo el tiempo de metalización de cuatro minutos y medio. Siguiendo las instrucciones del metalizador, el espesor de la capa de metalización obtenida, expresada en amstrongs se calculó a partir del producto de los Kilovoltios (1,2), los Miliamperios (12), la constante para el Argon (3) y el tiempo de metalización en minutos (4,5), por lo que la capa de oro que recubre las muestras tiene 172,8 Å de espesor. Las muestras así tratadas estuvieron dispuestas para su observación al M.E.B.

**CARACTERES ESTUDIADOS**

Los caracteres estudiados se agrupan en siete apartados: clase de polen, polaridad y simetría, forma, tamaño, exina, sistema apertural y ornamentación. Todos los caracteres se describieron utilizando el M.O., excepto la ornamentación, cuya descripción se completó con las observaciones efectuadas al M.E.B.

## **CLASE DE POLEN**

Este apartado hace referencia a la denominación del polen atendiendo al número, disposición y tipo de aberturas. Todo ello será tratado con más detalle en el apartado dedicado al sistema apertural.

## **POLARIDAD Y SIMETRÍA**

Durante su desarrollo, y debido a la división meiótica de la célula madre que les da origen, el polen se origina en tetrada. Es importante conocer la orientación del polen en la tetrada porque ésta va a determinar su polaridad y simetría. No fue hasta principios de este siglo cuando se conoció la orientación del polen en su formación (Wodehouse, 1935). Anteriormente, Fischer (1980) definió en el grano de polen un eje imaginario que lo atraviesa por su centro, al que denominó eje polar. Más tarde Wodehouse (l.c.), consideró necesario hablar del eje polar para describir la simetría del polen, y señaló que este eje determina

en sus extremos dos polos, el proximal, situado hacia el centro de la tetrada, y el distal, situado hacia fuera. Ambos polos se encuentran situados en dos hemisferios separados entre sí por una línea imaginaria denominada eje ecuatorial. Por otro lado, como consecuencia de la formación del polen en tetrada, las aberturas se disponen equidistantes unas de otras determinando el tipo de simetría (Melville, 1981). En resumen, la polaridad y la simetría del polen van a depender de la orientación de cada una de las microsporas en la tetrada y del sistema apertural.

De acuerdo con su **polaridad** se diferencian dos tipos de polen: los denominados polares, cuando por la disposición de las aberturas podemos establecer cual es el eje polar y sus correspondientes polos, y los denominados apolares que presentan aberturas dispuestas por toda la superficie o carecen de ellas y su forma es esférica; en éstos últimos, una vez liberados de la tetrada es imposible establecer cual de los múltiples ejes de simetría es el polar.

La **simetría** es una cualidad inherente a un cuerpo por la que puede ser dividido mediante un plano en dos mitades iguales o similares. Atendiendo a la simetría, un grano de polen puede ser asimétrico, si no presenta ningún plano de simetría, o simétrico, en caso contrario. Si el grano de polen presenta plano de simetría horizontal, éste es único y se sitúa en el ecuador, determinando que sea isopolar o subisopolar, es decir, con los polos iguales o parecidos, mientras que su ausencia determina el polen heteropolar, con los polos diferentes. El número de planos verticales depende del número y posición de las aberturas, así como del tamaño de los ejes ecuatoriales (Van Campo, 1957; Walker y Doyle, 1975). Si se pueden trazar tres o más planos verticales de simetría y los ejes ecuatoriales son de igual longitud, el polen es radiosimétrico y, si sólo se pueden trazar dos planos verticales de simetría, bisimétrico. Dentro de este último caso, si los dos ejes son exactamente iguales el polen es isobisimétrico, y en caso contrario, heterobisimétrico (Fernández y Díez, 1990).

## FORMA

Para describir la forma del polen se consideran el contorno y la razón eje polar/eje ecuatorial (P/E). Siguiendo las recomendaciones del *Systematic Association Comittee for Descriptive Biological Terminology* (1962, sec. Reitsma, 1970), el contorno se describe de dos formas: en visión polar (v.p.) y corte óptico ecuatorial (c.o.e.) y en visión ecuatorial (c.o.e.) y corte óptico meridiano (c.o.m.). La primera de ellas es una visión del grano de polen desde el polo, que se hace a nivel del plano que contiene el eje ecuatorial, y la segunda es una visión del grano de polen desde el ecuador, que se hace a nivel del plano que contiene el eje polar.

En visión polar se distinguen dos formas básicas: angular, que a vez puede ser triangular, cuadrangular, etc., y no angular, que se diferencia en circular o elíptica. En visión ecuatorial también se distinguen las formas angular, que se diferencia en rectangular y rómbica, y no angular, que puede ser circular o elíptica.

En cuanto a la razón P/E, Erdtman (1952) propuso una clasificación muy completa en la que se distinguen doce tipos diferentes. Posteriormente, Reitsma (1970) utilizó una nomenclatura distinta para denominar los doce tipos separados por Erdtman (l.c.). En este trabajo, debido a la homogeneidad del polen de las especies que se estudian, se ha considerado más conveniente utilizar la clasificación propuesta por Van Campo (1957), en la que se resumen los doce tipos anteriores en tres formas básicas:

- Equiaxo, cuando la razón P/E es igual a 1.
- Longiaxo, cuando la razón P/E es superior a 1.
- Breviaxo, cuando la razón P/E es inferior a 1.

## TAMAÑO

Erdtman (1945) estableció los siguientes tipos de granos de polen atendiendo al tamaño del mayor de sus ejes, excluyendo los elementos suprategmiales de más de 1  $\mu\text{m}$  de altura:

Muy pequeño	<10 $\mu\text{m}$ .
Pequeño	10-25 $\mu\text{m}$ .
Mediano	25-50 $\mu\text{m}$ .
Grande	50-100 $\mu\text{m}$ .
Muy grande	100-200 $\mu\text{m}$ .
Gigante	>200 $\mu\text{m}$ .

## ESPORODERMIS (Esquema 1)

Es la cubierta que rodea y protege al grano de polen y está constituida por dos paredes: la intina, que limita con el protoplasma polínico, y la exina, que rodea a la intina.

## INTINA

Es la capa más interna, de composición química fundamentalmente celulósica (Sitte, 1960 sec. Sáenz de Rivas, 1978). En general, consta de dos capas: exintina y endintina, de apariencia diferente entre sí, que pueden ser identificadas por diversas técnicas citoquímicas al microscopio electrónico de transmisión (M.E.T.) (Kress y Stone, 1982, 1983). La intina no resiste la acetólisis por lo que no ha sido estudiada en el presente trabajo.

<b>E S P O R O D E R M I S</b>	<b>PAREDES</b>	<b>CAPAS</b>		<b>ESTRATOS</b>					
	EXINA	<b>Erdtman (1948)</b>	<b>Faegri (1956)</b>	<b>Hideux y Ferguson (1975)</b>					
		SEXINA	ECTEXINA	SUPRATÉCTUM					
				TÉCTUM					
		NEXINA		INFRATÉCTUM		□	□	□	□
				BASE					
	ENDEXINA								
INTINA									

Esquema 1.- Estratificación de la exina.

## **EXINA**

Es la capa más externa y una de las estructuras más resistentes del reino vegetal, soportando la acción de ácidos y de bases concentrados, así como altas temperaturas y presiones. Su compuesto químico fundamental es la esporopolenina, que se forma mediante la polimerización oxidativa de carotenos y ésteres de caroteno en proporción variable según las especies (Brooks y Shaw, 1978).

La exina consta de dos capas denominadas, desde dentro hacia fuera, nexina y sexina, términos debidos a Erdtman (1952). Sin embargo, posteriormente, Faegri (1956) utilizando criterios químicos, diferenció dentro de la exina la endexina y la ectexina. En este trabajo se ha seguido la nomenclatura propuesta por Erdtman (l.c.), ya que los granos de polen se han observado al M.O. y M.E.B. desprovistos de tinción.

### **Nexina**

Es la capa más interna de la exina, generalmente de consistencia homogénea. Incluye la endexina y la parte de la ectexina que se conoce como base.

La endexina generalmente es lisa y homogénea, con la única excepción de los engrosamientos que suele presentar alrededor de las aberturas, denominados costillas. Sin embargo, microfotografías electrónicas revelan cierta estratificación interna (Lugardon y Le Thomas, 1975 sec. Sáenz de Rivas, 1978).

## **Sexina**

Posee una estratificación muy variada y en ella se pueden diferenciar, en el caso de mayor complejidad, tres estratos: infratéctum, téctum y supratéctum.

El infratéctum, o estrato más interno, suele estar formado por unos elementos en forma de bastoncillos, denominados columelas, que se disponen radialmente sobre la nexina (infratéctum columelar). A veces este estrato está formado por unos elementos en forma de gránulos (infratéctum granular) (Ferguson y Skvarla, 1983) o bien puede aparecer más o menos macizo.

Hacia el exterior, las columelas suelen soldarse formando el téctum, aunque a veces permanecen libres. Si la soldadura es completa, el polen se denomina tectado, si es parcial semitectado, y si no existe soldadura intectado (Nilsson y Müller, 1978).

Por último, sobre el téctum suele aparecer una serie de elementos supratectales (Hideux y Ferguson, 1975), que constituyen el último de los estratos, el supratéctum, que a su vez contribuye a formar la ornamentación de la exina.

## **SISTEMA APERTURAL**

El término abertura fue definido por Erdtman (1947) como "cualquier lugar preformado y débil de la superficie general de la espora que se encarga de permitir la salida del tubo polínico". Wodehouse (1935) había manifestado anteriormente otra propiedad de las aberturas, "la harmomegata o acomodamiento a los cambios de volumen". Actualmente, las aberturas de los granos de polen se definen como "las áreas adelgazadas o interrumpidas y especialmente delimitadas de la superficie general, que se presentan en número,

posición y morfología variable, y con una doble función: permitir la salida del tubo polínico y los cambios de volumen para la acomodación del polen a los distintos grados de humedad". En esta definición se observa que las aberturas pueden contemplarse bajo dos aspectos diferentes: morfológico y/o funcional. Thanikaimoni (1978) añadió además que en las aberturas la intina es generalmente gruesa.

Inicialmente se reconocieron, según la forma, dos tipos de aberturas: colpos y poros (Wodehouse, 1935; Erdtman, 1943 sec. Kremp, 1965). La diferencia entre ambas es puramente morfológica: los colpos son alargados con los extremos más o menos agudos y los poros, en general, son isodiamétricos, a veces alargados y con los extremos redondeados. Posteriormente, Reitsma (1970) consideró necesario delimitar estas dos formas por la relación longitud/anchura, así si dicha relación es superior a dos se denomina colpo y si es inferior poro. Esta delimitación es ampliamente aceptada por todos los palinólogos.

Por otro lado, las aberturas pueden presentarse en número muy variable, ocupar una posición concreta en el polen, y tener una estructura determinada (Erdtman, 1957, Van Campo, 1958). El número de aberturas puede oscilar desde una a más de 100, que se indica anteponiendo los prefijos mono-, di-, tri-, etc. o los números 1-, 2-, 3-, etc. A veces el polen carece de aberturas, denominándose inaperturado. La posición de las aberturas puede ser muy variada, indicándose en cada caso con un prefijo determinado: zono-, si se disponen en el ecuador, panto-, si se disponen por toda la superficie, ana-, si están situadas en el polo proximal y cata-, si en el distal. Teniendo en cuenta la estructura de la abertura se distinguen dos tipos: simples, si afectan a una sola capa de la exina o a las dos pero son coincidentes en tamaño y forma, y compuestas, en el caso de que se vean afectadas las dos capas y no sean coincidentes. Dentro de este último tipo se incluye el sistema apertural denominado tripartito, muy extendido en Asteráceas, en el que se ven afectadas tres capas de la exina. Parece ser que fue Dimon (1971) el primero en describirlo

y en utilizar el término mesoabertura; posteriormente han sido pocos los autores que han aportado nuevos datos sobre este sistema (El-Ghazaly, 1980; Blackmore, 1982b; Tormo y Ubera, 1990).

En el sistema apertural tripartito la ectoabertura, que afecta al téctum y al infratéctum, es de tipo colpo y terminal, dividida en dos o tres lagunas mediante constricciones pequeñas de sexina. Bajo ella aparece una mesoabertura, que generalmente afecta a la base, y es redondeada o alargada en sentido meridiano, circular, elíptica o rectangular, y por último, la endoabertura, que afecta a la endexina y es alargada, elíptica y con extremos redondeados o agudos; esta última puede presentar una constricción central, condición muy variable dentro de una misma especie por lo que nunca ha sido usada como carácter taxonómico (Blackmore, 1982a).

La base o el suelo de la abertura se conoce como **membrana apertural**. En general es lisa, aunque a veces puede presentar acúmulos de esporopolenina, de morfología variable, apareciendo más o menos ornamentada.

Por último, las aberturas delimitan dos áreas diferentes en el grano de polen:

- Mesocolpia: área delimitada por dos colpos adyacentes y por las líneas virtuales que unen los ápices de dichos colpos.
- Apocolpia: área polar del polen separada de la mesocolpia por la línea virtual que pasa por los ápices de las aberturas.

Como carácter diferencial en el polen de Lactuceas, más concretamente en aquellas especies que carecen de lagunas polares, se utiliza el lado de la apocolpia o amplitud de la cresta que separa dos aberturas adyacentes.

## ORNAMENTACION

Este término, sinónimo de ESCULTURA (Punt y cols., 1994; Sáenz de Rivas, 1978), se define como "el relieve y/o topografía de la superficie del grano de polen o espora" (Punt y col., l.c.). Los palinólogos en general, incluidos los de habla hispana, utilizan más frecuentemente el término ornamentación, que será el empleado en las descripciones del presente trabajo.

Los términos que se utilizan para describir la ornamentación de la exina son muy numerosos, por lo que se definirán solamente aquellos que aparecen en el polen de Lactuceas.

La superficie del tectum puede ser:

- Psilada, cuando es completamente lisa (Punt y cols., 1994).
- Perforada, si el tectum está horadado por perforaciones menores de 1  $\mu\text{m}$  y la distancia entre las mismas es mayor de 1  $\mu\text{m}$  (Pragloswki y Punt, 1973).
- Microrreticulada, si la superficie del tectum forma una delicada malla consistente en lúmenes menores de 1  $\mu\text{m}$  y muros que presentan una anchura igual o inferior que el diámetro del lumen (Pragloswki y Punt, 1973).

Como elemento suprategal sólo aparecen estructuras puntiagudas de más de 1  $\mu\text{m}$  de longitud y en general cónicas, denominadas espinas.

El término escábrido también se aplica a elementos ectexinosos de la membrana apertural, y se define como elementos ornamentales menores de 1  $\mu\text{m}$ , con cualquier forma y dispuestos en todas las direcciones (Punt y cols., 1994).

La superficie del polen puede presentar unas elevaciones de mayor o menor altura, a modo de crestas, que delimitan una serie de depresiones o lagunas poligonales determinando el polen lofado. En este polen, donde el grosor de las distintas capas de la exina no permanece constante, se observa que existe una concordancia entre la estructura interna de la exina y su ornamentación. En el polen lofado las lagunas se sitúan simétricamente en la superficie del grano de polen, recibiendo diferentes nombres según su situación (Punt y cols., 1994). De esta forma se observan los siguientes tipos de lagunas (Esquema 2):

- Lagunas porales (po) (Fig. 1): son las lagunas que incluyen las endoaberturas, comunicándose con las lagunas abporales mediante uniones interlagunares (Punt y cols., 1994).

- Lagunas abporales (a) (Figs. 1-7): son las lagunas situadas en los extremos de las ectoaberturas, la cual está dividida por crestas de sexina en dos o tres lagunas (Punt y cols., 1994).

- Lagunas paraporales (pa) (Figs. 1, 3, y 5-7): son las lagunas que se sitúan en la región mesocolpial adyacente a cada uno de los lados de la cresta ecuatorial (Punt y cols., 1994).

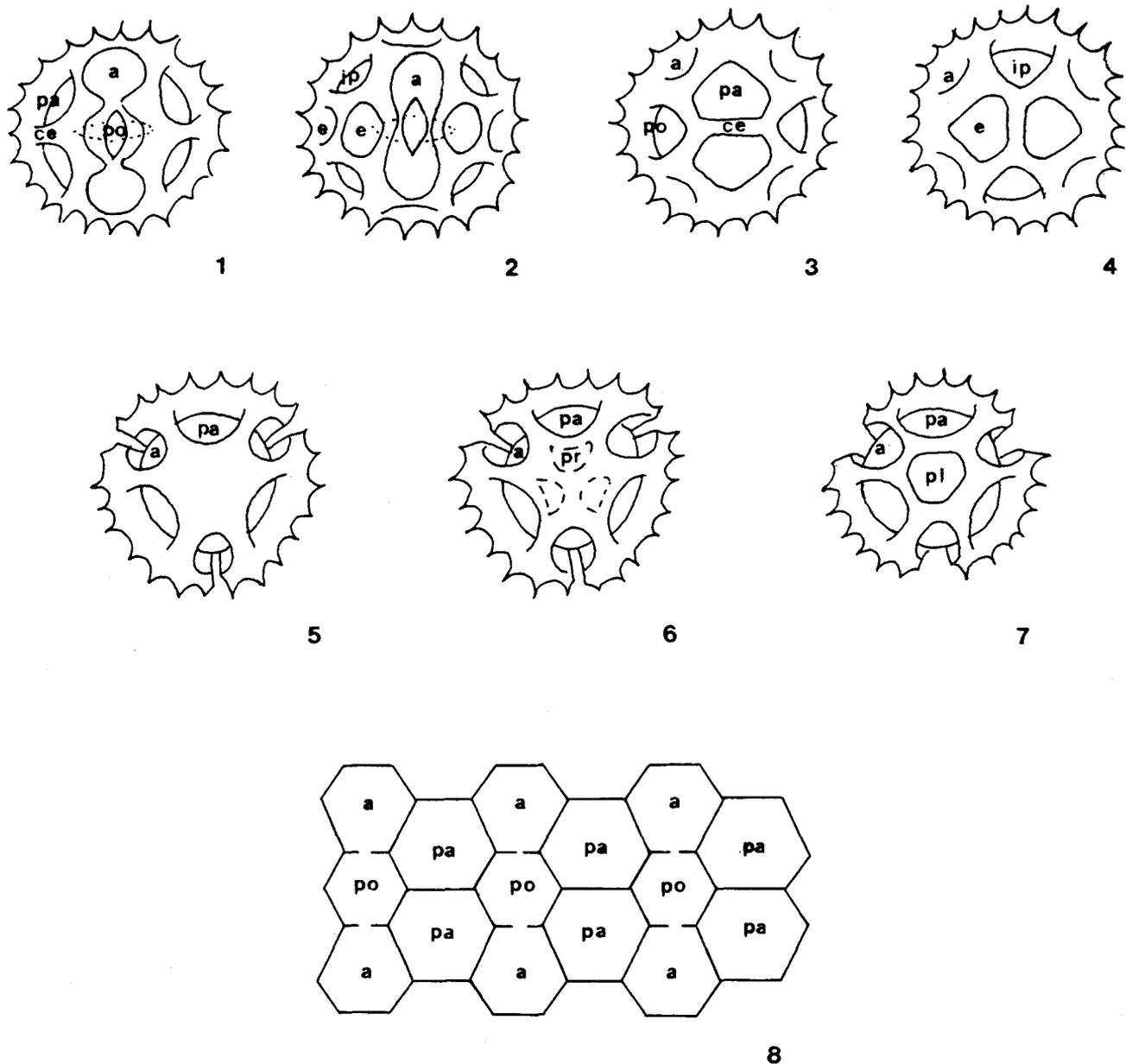
- Lagunas ecuatoriales (e) (Figs. 2 y 4): Son las lagunas situadas en el ecuador de la región mesocolpial (Punt y cols., 1994).

- Lagunas interporales (ip) (Figs. 2 y 4): son las lagunas situadas entre los extremos de las ectoaberturas y el área polar adyacente a éstas (Punt y cols., 1994).

- Lagunas polares (pl) (Fig 7): son las lagunas situadas en los polos (Punt y cols., 1994).

A veces en la región polar aparecen depresiones semejantes a las lagunas, pero de menor tamaño y no delimitadas con tanta precisión. Estas depresiones se han denominado "prelagunas" (pr) (Fig. 6), pudiendo presentar distintos niveles de desarrollo:





Esquema 2.- Diagrama de los tipos de lagunas encontradas en Lactuceas. (1) v.e. de un grano de polen con ectoabertura dividida en tres lagunas: una poral y dos abporales, y cresta ecuatorial. (2) v.e. de un grano de polen con ectoabertura dividida en dos lagunas abporales y sin cresta ecuatorial. (3) v.e. de un grano de polen con ectoabertura dividida en tres lagunas mostrando la cresta ecuatorial. (4) v.e. de un grano de polen con ectoabertura dividida en dos lagunas mostrando las lagunas ecuatoriales. (5) v.p. de un grano de polen mostrando la apocolpia sin lagunas polares ni prelagueas. (6) v.p. de un grano de polen mostrando la apocolpia con prelagueas. (7) visión polar de un grano de polen mostrando la apocolpia con laguna polar. (8) desarrollo de las diferentes lagunas de un grano de polen con ectoabertura dividida en tres lagunas, cresta ecuatorial y sin lagunas polares. (po) laguna poral; (a) laguna abporal; (pa) laguna paraporal; (e) laguna ecuatorial; (ip) laguna interporal; (pr) prelagauna; (pl) laguna polar; (ec) laguna ecuatorial.

- Poco desarrolladas: Ligeras depresiones, con límites poco definidos y tamaño pequeño, difíciles de apreciar en v.p. al M.O.

- Desarrolladas: Depresiones definidas, de tamaño variable pero que ocupan menos de la mitad de la apocolpia, siendo claramente apreciables en v.p. al M.O.

- Muy desarrolladas: Depresiones muy bien definidas que ocupan la mayor parte de la apocolpia y, por tanto, claramente apreciables en v.p. al M.O.

Por último, indicar que en el polen lofado las crestas pueden estar provistas de espinas, en cuyo caso se denomina equinolofado.

## **RESULTADOS**

## ***PRENANTHES L.***

### **MATERIAL ESTUDIADO**

#### ***Prenanthes purpurea L.***

GERONA. Mejías, Polo y Romero (SEV 126413; NP 7422). HUESCA. Mejías (SEV 126588; NP 7421). LERIDA. Mejías, Polo y Romero (SEV 126419; NP 7423).

### **RESULTADOS (Lámina I)**

En la única especie de *Prenanthes* representada en la Península Ibérica el polen es 3-zonocolporado (sistema apertural tripartito) (Fig. 2), isopolar, radiosimétrico, equinolofado sin lagunas polares, con un puente ecuatorial y 15 lagunas: 3 porales, 6 abporales y 6 paraporales, delimitadas por crestas. En general es ligeramente breviaxo o equiaxo,  $P/E=0,8-1$  ( $X=0,9\pm 0,04$ ), de contorno circular en visión ecuatorial (v.e.) y corte óptico meridiano (c.o.m.) (Fig. 1), y más o menos hexagonal, con tres lados mayores que se corresponden con las mesocolpias, en visión polar (v.p.) y corte óptico ecuatorial (c.o.e.) (Fig. 3). El tamaño es mediano,  $P \times E=28-45$  ( $X=35,6\pm 1,9$ )  $\times$   $32-47$  ( $X=40,1\pm 2,1$ )  $\mu\text{m}$ . Ectoaberturas de tipo colpo, terminales, con los extremos redondeados, y divididas en tres lagunas por dos pequeñas crestas de sexina; mesoaberturas

alargadas en sentido meridiano, de contorno elíptico o casi circular, de 7–14 x 8–15  $\mu\text{m}$ ; endoaberturas lalongadas con o sin constricción, con extremos redondeados o agudos, de 4–9 x 6–10  $\mu\text{m}$  (Figs. 2, 5 y 6). Membrana apertural psilado–finamente escábrida (Fig. 8). La exina, de 5–6(8)  $\mu\text{m}$  de grosor, presenta la sexina más gruesa que la nexina, a veces el doble de gruesa; téctum parcial e infratéctum columelado. Apocolpia amplia, de (12)15–18 ( $X=15,2 \pm 1,3$ )  $\mu\text{m}$  de lado (Figs. 4, 7 y 8). Sobre las crestas y la apocolpia aparecen espinas (Figs. 1, 5, 7 y 8), de 3–6 ( $X=4,1$ )  $\mu\text{m}$  de altura. La ornamentación es microrreticulada, aunque la superficie de las espinas aparece psilada, excepto en la base que se encuentra perforada (Figs. 6 y 8).

## DISCUSIÓN

A pesar de ser *Prenanthes* un grupo relativamente diversificado, con un total de 40 especies (Tomb, 1977), son pocos los estudios polínicos realizados en material del género, y ninguno en representantes del mismo en la Península Ibérica. Las primeras observaciones corresponden a las realizadas en *P. altissima* (L.) Hook. por Wodehouse (1935), que lo incluyó dentro del tipo *Taraxacum* y cuyas características coinciden igualmente con nuestro taxón. Además de estas observaciones hay que citar las realizadas por Pérez de Paz (1976) en *P. pendula*, endemismo canario y único representante del género en este archipiélago, cuya morfología y tamaño polínico coinciden igualmente con nuestro taxón. Nair y Lawrence (1985) indicaron también caracteres semejantes en *P. hieracioides* L., *P. scandens* Hook. f., *P. hookeri* Clarke y *P. violaefolia* Decne., especialmente en este último cuyos granos de polen son muy similares en tamaño y morfología de la apocolpia a *P. purpurea*. Chanda y Pal (1990) estudiaron el polen de siete especies en material procedente de la India: *P. alata* D. Dietr., *P. brunoniana* Wall., *P. hispidula* DC., *P. hookeri*, *P. khassiana* C.B., *P. scandens* y *P. violaefolia*. Incluyeron las cinco primeras en el tipo *Prenanthes*

*alata* y el resto en el tipo *Cichorium intybus*. Ambos tienen en común la ausencia de lagunas en la zona polar y se diferencian en que el tipo *C. intybus* presenta la apocolpia de mayor tamaño y con espinas centrales, pudiéndose incluir, de esta forma, el polen de *P. purpurea* en el tipo *C. intybus*.

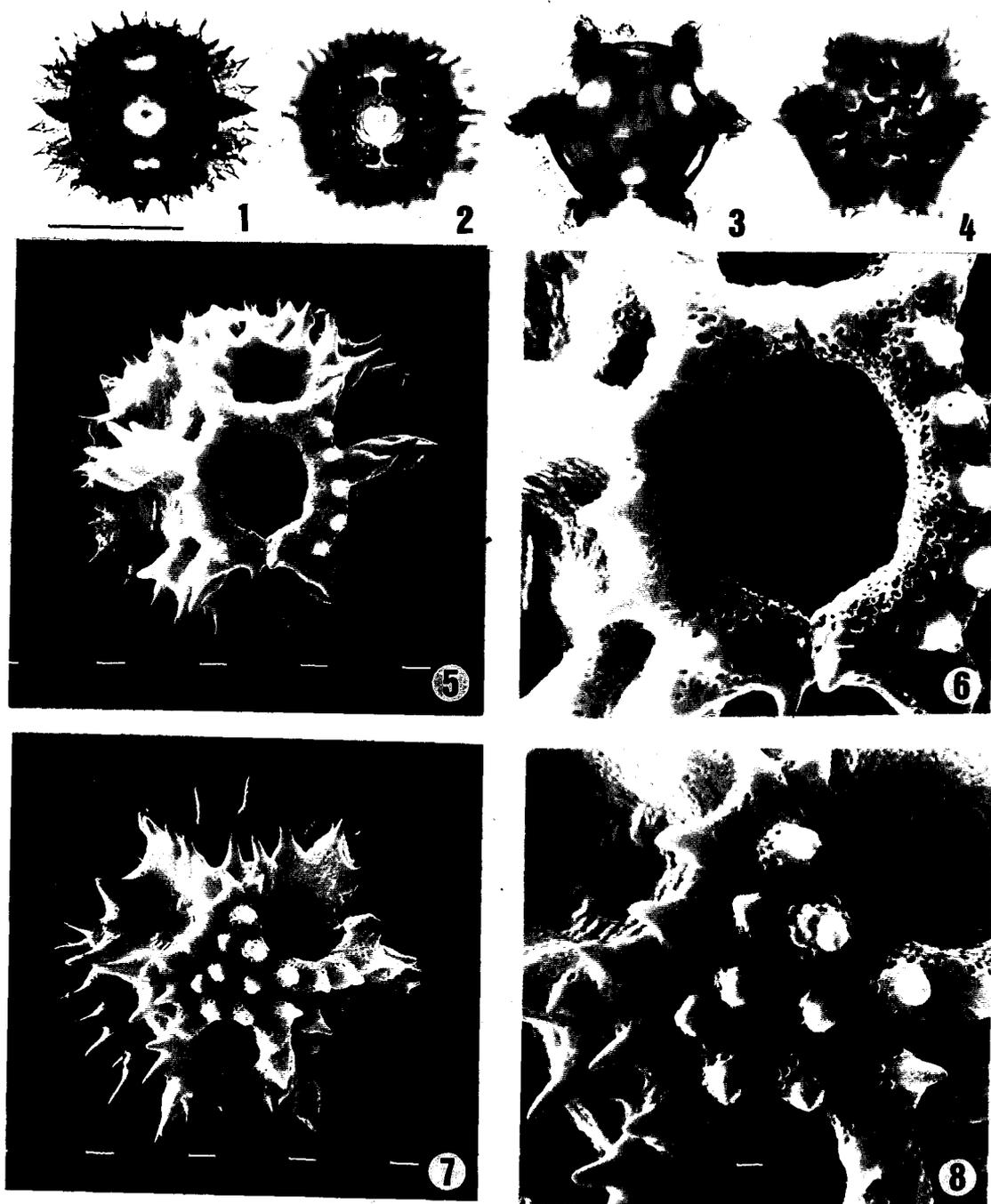


Lámina I. Figs. 1-8, *Prenanthes purpurea*: (1) v.e. en c.o.e., (2) v.e. mostrando la abertura, (3) v.p. en c.o.e., (4) v.p. mostrando la apocolpia, (5) v.e. mostrando la abertura, (6) detalle de la abertura, (7) v. p. mostrando la apocolpia, (8) detalle de la apocolpia. Escala: Figs. 1-4, 30  $\mu\text{m}$ ; Figs. 5 y 7; 15  $\mu\text{m}$ ; Figs. 6 y 8, 5  $\mu\text{m}$ .



## **CICERBITA Wallr.**

### **MATERIAL ESTUDIADO**

#### ***C. alpina* (L.) Wallr.**

GERONA. Mejías, Polo y Romero (SEV 132117; NP 7418).

#### ***C. plumieri* (L.) Kirschleger**

ASTURIAS. Barrera y Mejías (SEV 126404; NP 7416). LERIDA. Mejías, Polo y Romero (SEV 126409; NP 7417). SORIA. Segura Zubizarreta (SEV 41090; NP 7614).

### **RESULTADOS (Lámina II, Tabla 1)**

En las dos especies de *Cicerbita* representadas en la Península Ibérica el polen es 3-zonocolporado (sistema apertural tripartito) (Fig. 2), isopolar, radiosimétrico, equinolofado sin lagunas polares, con un puente ecuatorial y 15 lagunas: 3 porales, 6 abporales y 6 paraporales, delimitadas por crestas. En general es ligeramente breviaxo o equiaxo,  $P/E=0,8-1$ , de contorno circular en visión ecuatorial (v.e.) y corte óptico meridiano (c.o.m.) (Fig. 1), y más o menos hexagonal, con tres lados mayores que se corresponden con las mesocolpias, en

visión polar (v.p.) y corte óptico ecuatorial (c.o.e.) (Fig. 3). El tamaño es mediano, P x E=28-40 x 32-42  $\mu\text{m}$ . Ectoaberturas de tipo colpo, terminales, con extremos redondeados y divididas en tres lagunas por dos pequeñas crestas de sexina; mesoaberturas de contorno elíptico, de 7-12 x 10-13  $\mu\text{m}$ ; endoaberturas lalongadas con o sin constricción, con extremos redondeados o agudos, de 4-7 x 6-12  $\mu\text{m}$  (Figs. 2, 5 y 6). Membrana apertural psilado-finemente escábrida (Fig. 8). La exina, de 5-7  $\mu\text{m}$  de grosor, presenta la sexina más gruesa que la nexina; tectum parcial e infratectum columelado. Apocolpia amplia, de 10-19  $\mu\text{m}$  de lado (Figs. 4, 7 y 8). Sobre las crestas y la apocolpia parecen espinas (Figs. 5-8) de 3,5-6  $\mu\text{m}$  de altura. La ornamentación es microrreticulada, aunque la superficie de las espinas aparece psilada excepto en la base donde es perforada (Figs. 6 y 8).

## DISCUSIÓN

Como se deduce de la descripción anterior el polen de los dos representantes peninsulares de *Cicerbita* es muy similar en todos los caracteres estudiados, a excepción de la amplitud de la apocolpia, que es mayor en *C. plumieri*.

Entre los trabajos que hacen referencia a algunas de las especies del género *Cicerbita*, sólo se ha podido disponer del de Blackmore (1984), que estudió el polen de *C. alpina* y *C. macrophilla* (Willd.) Wallr. incluyéndolo en el tipo *Cichorium intybus*, caracterizado por presentar un área polar amplia, coincidiendo con la descripción anteriormente expuesta. Si bien, separa *C. alpina* por presentar espinas subcónicas, iguales o más largas que las crestas, hay que resaltar que no da tamaño de ejes ni amplitud de la apocolpia. Incluyó a *C. macrophilla* en el grupo *Taraxacum officinalis*, que dentro del tipo se caracteriza

por tener la apocolpia de gran amplitud. De esta forma su polen es similar al de las especies peninsulares, aunque presenta un tamaño mayor.

TAXÓN	P	E	P/E	Exina	Espinas	Amplitud de la apocolpia
<i>C. alpina</i> (L.) Wallr.	29 - 40 (36,4 ± 2,8)	32 - 42 (38,8 ± 2,3)	0,8 - 1 (0,9 ± 0,04)	5 - 7	4 - 5	10 - 12 (11,6 ± 1,4)
<i>C. plumieri</i> (L.) Kirschleger	28 - 40 (35,1 ± 2,5)	32 - 42 (38,9 ± 2,5)	0,8 - 1 (0,9 ± 0,04)	5 - 7	3,5 - 6	15 - 19 (16,4 ± 1,4)

Tabla 1.- Caracteres diferenciales del polen de las especies de *Cicerbita*. P (eje polar), E (diámetro ecuatorial). Todos los valores se expresan en micrómetros ( $\mu\text{m}$ ).

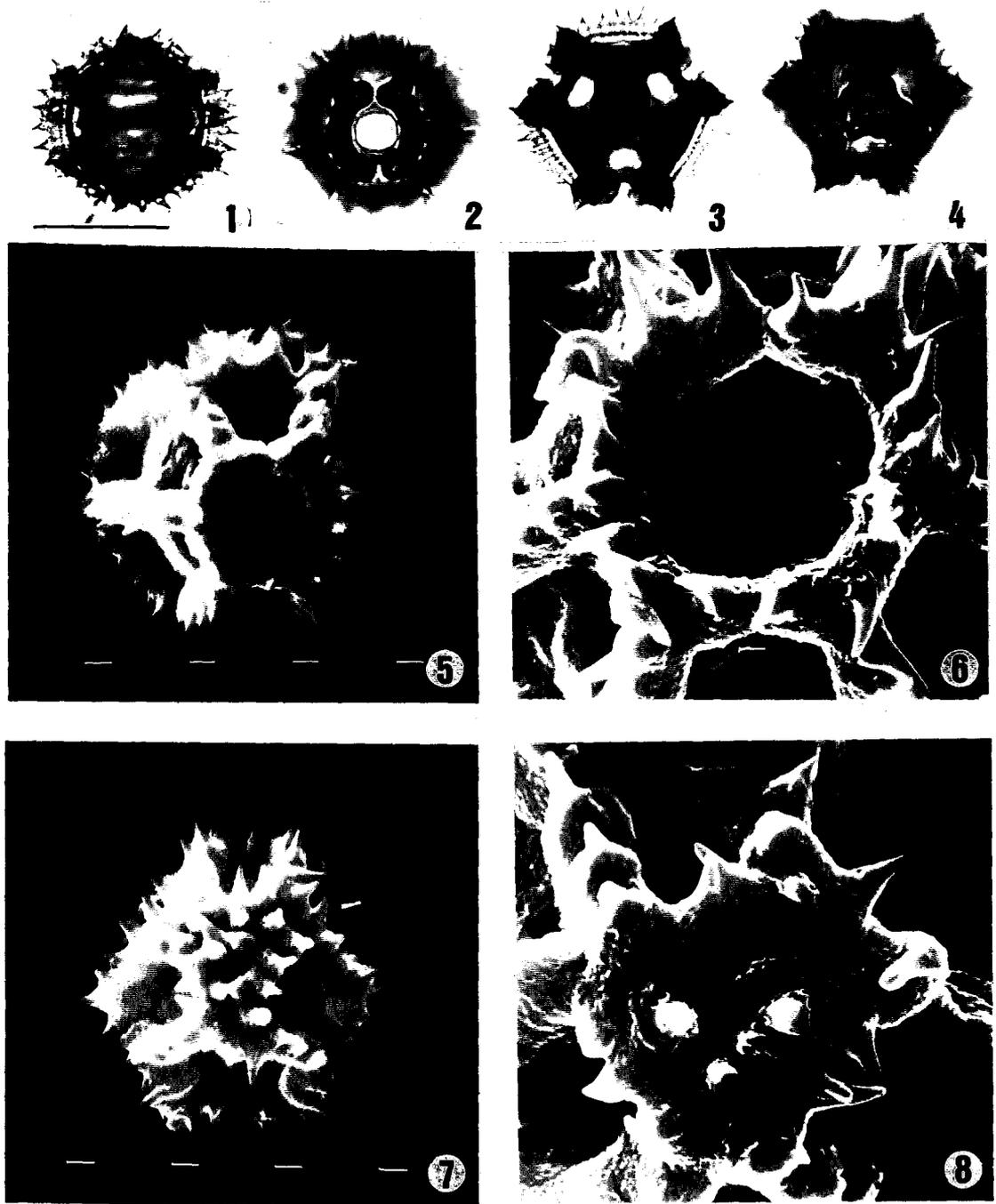


Lámina II. Figs. 1-8, *Cicerbita plumieri*: (1) v. e. en c.o.m., (2) v.e. mostrando la abertura, (3) v.p. en c.o.e., (4) v.p. mostrando la apocolpia, (5) v.e. mostrando la abertura, (6) detalle de la abertura, (7) v.p. mostrando la apocolpia, (8) detalle de la apocolpia. Escala: Figs. 1-4, 30  $\mu\text{m}$ ; Figs. 5 y 7, 15  $\mu\text{m}$ ; Figs. 6 y 8, 5  $\mu\text{m}$ .

## **LACTUCA L.**

### **MATERIAL ESTUDIADO**

#### ***L. livida* Boiss. y Reuter**

TOLEDO. Arroyo y Mejías (SEV 124612; NP 7610).

#### ***L. perennis* L.**

##### **subsp. *granatensis* Charpin y Fernández Casas**

GRANADA. Cabezudo y Talavera (SEV 56554; NP 7623).

##### **subsp. *perennis***

BURGOS. Díaz, Santa-Bárbara y Vioque (SEV 126577; NP 7621). GERONA. Devesa, Luque y Romero (SEV 63839; NP 7622). LERIDA. Díaz, López y Pino (SEV 126544; NP 7415).

#### ***L. saligna* L.**

ALAVA. García y Mejías (SEV 118394; NP 7429). ALBACETE. Mejías, Polo y Romero (SEV 126533; NP 7615). CADIZ. Herrera, Mejías y Muñoz (SEV 126629; NP 7609).

#### ***L. sativa* L.**

HUELVA. Hidalgo (SEV 135808; NP 7583). SEVILLA. Fernández y Mejías (SEV 135089; NP 7286); Díez y Gonzaga (SEV 135807; NP 7160).

***L. serriola* L.**

ALBACETE. Mejías, Polo y Romero (SEV 133574; NP 7605). BARCELONA. Mejías, Polo y Romero (SEV 133573; NP 7403).

***L. tenerrima* Pourret**

JAEN. Herrera y Mejías (SEV 124653; NP 7611). LEON. García y Mejías (SEV 124663; NP 7426).

***L. viminea* (L.) J. y C. Presl.****subsp. *chondrilliflora* (Boreau) Bonnier**

GERONA. Mejías, Polo y Romero (SEV 126380; NP 7617); Mejías, Polo y Romero (SEV 126380; NP 7124). LERIDA. Mejías, Polo y Romero (SEV 126382; NP 7427).

**subsp. *ramosissima* (All.) Bonnier**

ASTURIAS. Barrera y Mejías (SEV 126385; NP 7620). GRANADA. Mejías y Talavera (SEV 126579; NP 7119). SEVILLA. Herrera, Mejías y Moreno (SEV 126488; NP 7619). ZARAGOZA. Devesa, Gallego, Luque y Talavera (SEV 54939; NP 7618).

**subsp. *viminea***

AVILA. Mejías y García (SEV 132122; NP 7424). HUELVA. Mejías (SEV 126379; NP 7607). TOLEDO. Arroyo y Mejías (SEV 124618; NP 7616).

***L. virosa* L.**

ALBACETE. Mejías y Arroyo (SEV 124622; NP 7606). ASTURIAS. Barrera y Mejías (SEV 126567; NP 7428). BARCELONA. Mejías, Polo y Romero (SEV 126594; NP 7612).

**RESULTADOS** (Lámina III, Tabla 2)

En todas las especies estudiadas el polen es 3-zonocolporado (sistema apertural tripartito) (Fig. 3), isopolar, radiosimétrico, equinolofado sin lagunas polares, con un puente ecuatorial (Fig. 4) y 15 lagunas: 3 porales, 6 abporales y 6 paraporales, delimitadas por crestas. En general es ligeramente breviaxo o equiaxo,  $P/E=0,7-1$ , de contorno circular en visión ecuatorial (v.e.) y corte óptico meridiano (c.o.m.) (Figs. 1 y 2), y más o menos hexagonal, con tres lados mayores que se corresponden con las mesocolpias, en visión polar (v.p.) y corte óptico ecuatorial (Fig. 5). El tamaño es mediano,  $P \times E=21-40 \times 24-46 \mu\text{m}$ . Ectoaberturas de tipo colpo, terminales, con extremos redondeados y dividida en tres lagunas por dos pequeñas crestas de sexina; mesoaberturas alargadas en sentido meridiano de contorno elíptico o casi circular, de  $5-10 \times 7-11 \mu\text{m}$ ; endoaberturas lalongadas, con o sin constricción, con extremos redondeados o agudos, de  $3-4 \times 4-10 \mu\text{m}$  (Fig. 3). Membrana apertural psilado-finemente escábrida (Fig 14). La exina, de  $(3)4-7 \mu\text{m}$  de grosor, presenta la sexina más gruesa que la nexina, a veces el doble de gruesa; téctum parcial e infratéctum columelado. Apocolpia más o menos amplia (Figs. 6, 7, 9, 10, 12 y 13) o reducida a la confluencia de tres crestas (Figs. 8, 11 y 14), de  $3-14(15) \mu\text{m}$  de lado. Sobre las crestas y la apocolpia aparecen espinas (Figs. 9-14) de  $1-3 \mu\text{m}$  de altura. La ornamentación es microrreticulada, aunque la superficie de las espinas aparece psilada, excepto en la base que se presenta perforada (Figs. 12-14).

Atendiendo a las diferencias encontradas en el tamaño del polen y las espinas, así como en la amplitud de la apocolpia, se pueden establecer tres grupos dentro del género *Lactuca*:

**Grupo I:** Incluye *L. perennis* subsp. *granatensis* y *L. perennis* subsp. *perennis* (Figs. 6, 9 y 12).

Se caracteriza por presentar las mayores dimensiones tanto de los ejes: P x E=25-40 ( $X \geq 29$ ) x 27-46 ( $X \geq 33$ )  $\mu\text{m}$ , como de la apocolpia: (8)10-14(15) ( $X \leq 11,8$ )  $\mu\text{m}$ . Espinas de 2-3  $\mu\text{m}$  de altura.

**Grupo II:** Incluye *L. livida*, *L. saligna*, *L. sativa*, *L. serriola*, *L. tenerrima* y *L. virosa* (Figs. 7, 10 y 13).

Presenta las dimensiones polínicas menores que el grupo anterior: P x E=22-34 ( $X \leq 29,5$ ) x 24-36 ( $X \leq 32,7$ )  $\mu\text{m}$ . La amplitud de la apocolpia, también menor que en el grupo anterior, es de 5-10(11) ( $8,9 < X \leq 5,9$ )  $\mu\text{m}$ . Las espinas miden de 1,5-3  $\mu\text{m}$  de altura.

**Grupo III:** Incluye *L. viminea* subsp. *chondrilliflora*, *L. viminea* subsp. *ramosissima* y *L. viminea* subsp. *viminea* (Figs. 8, 11 y 14).

Las dimensiones polínicas son similares a las del grupo anterior: P x E=21-34 ( $X \leq 29,4$ ) x 25-36 ( $X \leq 31,4$ )  $\mu\text{m}$ . Apocolpia reducida a la confluencia de tres crestas: 3-5,5(6) ( $X \leq 4,5$ )  $\mu\text{m}$ . Las espinas miden de 1-2,5  $\mu\text{m}$ .

## DISCUSIÓN

El estudio polínico de los representantes peninsulares de *Lactuca* revela que se trata de un género parcialmente euripolínico, ya que las diferencias encontradas en el tamaño de tres de los caracteres estudiados, ejes, espinas y amplitud de la apocolpia, han permitido establecer los tres grupos anteriormente citados, que ponen de manifiesto un cierto interés taxonómico al quedar plenamente justificada la separación de la sección *Phoenixopus* y revelar que los representantes de *L. perennis* forman un grupo bien diferenciado dentro de la sección *Lactuca*, más cercano, por su tamaño y amplitud de apocolpia, a *Cicerbita alpina*.

De las 100 especies generalmente reconocidas en el género (Tomb 1977), parece ser que solamente 22 han sido estudiadas desde el punto de vista polínico, y concretamente, de los 11 taxones reconocidos en la Península Ibérica se han encontrado referencias de *L. serriola*, *L. saligna*, *L. sativa*, *L. tenerrima*, *L. viminea* y *L. virosa*.

Wodehouse (1935) analizó el polen de *L. virosa* y lo incluyó en el tipo *Taraxacum*, cuyas características coinciden con la descripción anterior del género. Destacó que a diferencia de lo que ocurre en otros géneros incluidos en dicho tipo, la apocolpia de *Lactuca* se encuentra reducida a tres crestas extendidas en la zona polar, lo que coincide con los datos aquí obtenidos. El que realizara las preparaciones sin tratamiento químico alguno, sólo montadas en glicerogelatina, puede ser la causa de que observara un mayor tamaño para los ejes. Posteriormente, Askerova (1970 sec. Feráková, 1977) incluyó el polen de *Lactuca* en el tipo Lactucineae. También analizó el polen de *L. serriola* encontrando un mayor tamaño del aquí observado.

Blackmore (1984) realizó observaciones en el polen de *L. virosa*, *L. perennis*, *L. sativa* y *L. serriola* en material europeo, e incluyó los dos primeros taxones en el tipo *Cichorium intybus* dentro del grupo *Andryala integrifolia*, y los dos restantes en el tipo *L. sativa*. Ambos tienen en común la ausencia de lagunas polares, y se diferencian porque las crestas de la zona polar son mayores en el tipo *C. intybus*. La descripción del grupo *A. integrifolia* y el tipo *L. sativa* concuerdan con los grupos I y II mencionados anteriormente, sin embargo, según lo observado en este trabajo *L. virosa* muestra un polen más similar al de *L. sativa* y *L. serriola* encajando mejor en el grupo *A. integrifolia*. Tampoco coincide con lo aquí expuesto en el grosor de la sexina y el mayor tamaño del polen, aún considerando que incluyó las espinas en sus medidas. Díez (1987) estudió el polen de *L. saligna*, *L. serriola*, *L. tenerrima*, *L. viminea* y *L. virosa* en material procedente de Andalucía Occidental incluyéndolo en el tipo *L. serriola*, cuya descripción coincide con la aquí expuesta, así como el tamaño indicado para el polen de cada una de las especies. Chanda y Pal (1990) estudiaron el

polen de *L. serriola* en material procedente de la India, y lo incluyeron en el tipo *Prenanthes alata*, de características semejantes a las anteriormente indicadas.

Entre las observaciones realizadas en taxones de *Lactuca* no representados en la Península Ibérica se pueden citar las de Feráková (1977) en *L. quercina* L., Tomb (1977) en *L. lessertiana* Clarke, Parveen y Bhandari (1981) en *L. runcinata* DC. y Blackmore (1984) en *L. quercina* L. Las características polínicas que indican para cada uno de los taxones coinciden con la descripción general del género; si bien sólo Blackmore (l.c.) utiliza la apocolpia como carácter diferencial, incluyendo *L. quercina* en el grupo *Cichorium intybus*, perteneciente al tipo *C. intybus*, caracterizado por presentar una apocolpia reducida similar a la que aquí presentan las especies incluidas en el grupo II. Además, Nair y Lawrence (1985) estudiaron material de once especies procedentes de las India (*L. brunoniana* (Wall.) Cl., *L. decipiens* Clarke, *L. dissecta* Don., *L. graciliflora* DC., *L. heyneana* DC., *L. indica* Champ., *L. lessertiana*, *L. longifolia* DC., *L. macrorhiza* Hook., *L. orientalis* Boiss. y *L. polycephala* Benth.) diferenciando tres grupos en función de la forma de la zona polar. De todas, *L. orientalis* Boiss. es la única que, como las especies aquí incluidas en el grupo III, presenta la apocolpia reducida a la confluencia de tres crestas. Por otro lado, resulta curioso que describan la apocolpia en *L. brunoniana* trirradiada de crestas anchas y con tres lagunas polares siendo, al parecer, el único caso descrito en *Lactuca*; el tamaño del polen, en general, coincide con el de las especies aquí estudiadas. Posteriormente, Chanda y Pal (1990) describieron el polen de nueve especies de *Lactuca* representadas en la India, una de ellas *L. serriola* cuyos resultados ya se han discutido. Incluyeron el polen de siete de las mismas (*L. brunoniana*, *L. polycephala*, *L. brevirostris* Champ., *L. clarkei* Hook., *L. dubyaea* C.B. Clarke, *L. gracilis* D.C. y *L. orientalis*) en el tipo *Cichorium intybus*, equivalente al tipo *Taraxacum* descrito por Wodehouse (1935), dentro del cual reconocieron tres subtipos en función del tamaño. La otra especie, *L. tatarica* C.A., la incluyeron en el tipo *Prenanthes*

*alata*. Ambos tipos tienen en común la ausencia de lagunas polares, y se diferencian en que el tipo *P. alata* presenta el área polar reducida a tres crestas. De esta forma, las especies que en este trabajo se han incluido en el grupo I y II podrían corresponder al tipo *Cichorium intybus* y las incluidas en el grupo III al tipo *Prenanthes alata*. Por otro lado, estos autores, Chanda y Pal (l.c.), encontraron, en general, un mayor tamaño del polen.

TAXÓN	P	E	P/E	Exina	Espinas	Amplitud de la apocolpia	Grupo
<b>Sección <i>Phoenixopus</i> (Cass.) Bentham</b>							
<i>L. viminea</i> (L.) J. & C. Presl subsp. <i>viminea</i>	23 - 31 (28,1 ± 1,9)	26 - 34 (30,3 ± 1,7)	0,8 - 1 (0,9 ± 0,04)	5 - 6 (7)	2 - 2,5	3 - 5 (4,2 ± 0,6)	III
subsp. <i>chodrilliflora</i> (Boreau) Bonnier	21 - 34 (28,2 ± 2,6)	25 - 36 (31 ± 2,4)	0,8 - 1 (0,9 ± 0,04)	5 - 7	1 - 2	3,5 - 5 (6) (4,5 ± 0,7)	III
subsp. <i>ramosissima</i> (All.) Bonnier	25 - 33 (29,4 ± 1,8)	25 - 35 (31,4 ± 1,8)	0,8 - 1 (0,9 ± 0,05)	5 - 6	(1) 2 - 2,5	3,5 - 5,5 (4,3 ± 0,6)	III
<b>Sección <i>Lactuca</i></b>							
<i>L. serriola</i> L.	25 - 30 (27,2 ± 1,3)	28 - 34 (30,3 ± 1,7)	0,7 - 1 (0,9 ± 0,04)	4 - 5 (6)	1,5 - 2	5 - 8 (9) (6,9 ± 1,9)	II
<i>L. sativa</i> L.	26 - 31 (28,1 ± 1,4)	28 - 32 (31,4 ± 1,4)	0,8 - 1 (0,9 ± 0,03)	4 - 5,5	2 - 3	6 - 9 (7,5 ± 0,9)	II
<i>L. saligna</i> L.	22 - 31 (26,9 ± 2,5)	24 - 35 (29,6 ± 2,1)	0,8 - 1 (0,9 ± 0,06)	(4) 5 - 7	2	5 - 7 (8) (5,9 ± 1)	II
<i>L. virosa</i> L.	26 - 34 (29,5 ± 1,5)	28 - 35 (32,4 ± 1,7)	0,8 - 1 (0,9 ± 0,04)	(3) 4 - 5 (6)	1,5 - 3	(6) 7 - 11 (8,8 ± 0,7)	II
<i>L. livida</i> Boiss. & Reuter	28 - 31 (29,3 ± 0,9)	29 - 35 (32,7 ± 1,6)	0,8 - 1 (0,9 ± 0,03)	4 - 6	2	(7) 8 - 9 (10) (8,4 ± 0,7)	II
<i>L. perennis</i> L. subsp. <i>perennis</i>	25 - 40 (32,1 ± 2,6)	27 - 46 (35,9 ± 2,3)	0,8 - 1 (0,9 ± 0,05)	(4) 5 - 6	2 - 3	(8) 10 - 14 (15) (11,7 ± 1,5)	I
subsp. <i>granatensis</i> Charpin & Fdez. Casas	26 - 33 (29 ± 1,6)	28 - 39 (33,1 ± 2,3)	0,8 - 1 (0,9 ± 0,04)	5 - 6	2	10 - 13 (15) (11,8 ± 1,5)	I
<i>L. tenerrima</i> Pourret	25 - 32 (28,3 ± 1,4)	26 - 36 (31,6 ± 2)	0,8 - 1 (0,9 ± 0,04)	4 - 5	2 (3)	(7) 8 - 9 (10) (8,3 ± 0,7)	II

Tabla 2.- Caracteres diferenciales del polen de las especies de *Lactuca*. P (eje polar), E (diámetro ecuatorial). Todos los valores se expresan en micrómetros ( $\mu\text{m}$ ).

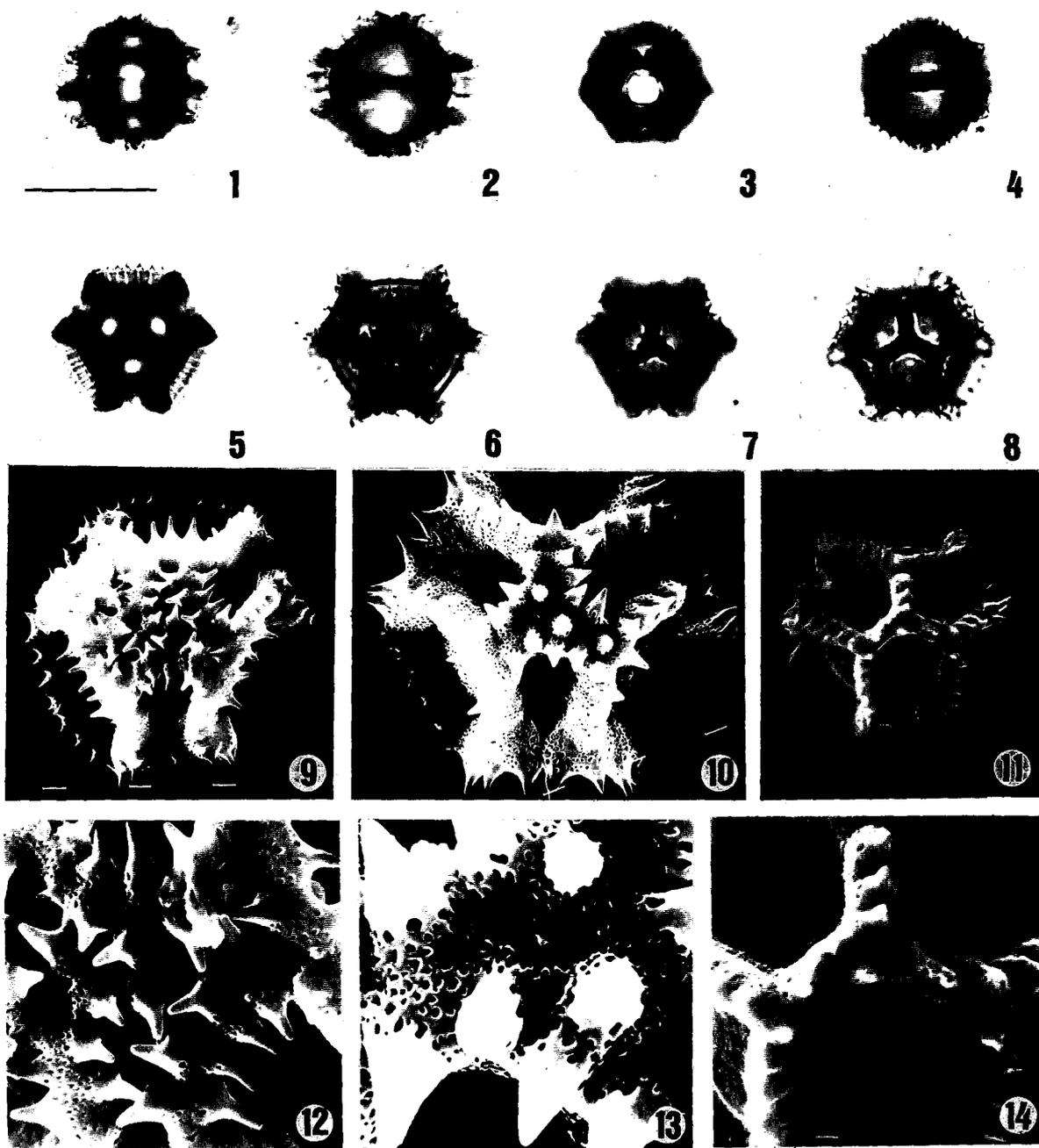


Lámina III. *Lactuca*. Figs. 1, 3, 4 y 7, *L. serriola*. Figs. 2, 5, 6, 9 y 12, *L. perennis* subsp. *granatensis*. Figs. 8, 11 y 14, *L. viminea* subsp. *chondrilliflora*. Figs. 10 y 13, *L. tenerrima*. (1 y 2) v.e. en c.o.m. (3) v.e. mostrando la abertura. (4) v.e. mostrando la cresta ecuatorial y las lagunas paraporiales. (5) v.p. en c.o.e. (6-8) detalles de la apocolpia. (9-11) v.p. mostrando la apocolpia. (12-14) detalles de la apocolpia. Escala: Figs. 1-8, 30  $\mu\text{m}$ ; Figs. 9-11, 15  $\mu\text{m}$ ; Figs. 12 y 14, 6  $\mu\text{m}$ ; Fig. 13, 4  $\mu\text{m}$ .

## **MYCELIS Cass.**

### **MATERIAL ESTUDIADO**

#### ***M. muralis* (L.) Dumort.**

ALBACETE. Mejías, Polo y Romero (SEV 126425; NP 7419). ASTURIAS. Barrera y Mejías (SEV 126444; NP 7613). GERONA. Mejías, Polo y Romero (SEV 126432; NP 7420).

### **RESULTADOS (Lámina IV)**

El polen del único representante del género *Mycelis* es 3-zonocolporado (sistema apertural tripartito) (Figs. 2, 5 y 6), isopolar, radiosimétrico, equinolofado sin lagunas polares, con un puente ecuatorial y 15 lagunas: 3 porales, 6 abporales y 6 paraporales, delimitadas por crestas. En general es ligeramente breviaxo o equiaxo,  $P/E=0,8-1$  ( $X=0,9\pm 0,04$ ), de contorno circular en visión ecuatorial (v.e.) y corte óptico meridiano (c.o.m.) (Fig. 1), y más o menos hexagonal, con tres lados mayores que se corresponden con las mesocolpias, en visión polar (v.p.) y corte óptico ecuatorial (c.o.e.) (Fig. 3). El tamaño es mediano,  $P \times E=24-36$  ( $X=29,8\pm 2,4$ )  $\times$   $26-40$  ( $X=32,3\pm 2,5$ )  $\mu\text{m}$ . Ectoaberturas de tipo colpo, terminales, con extremos redondeados y dividida en tres lagunas por dos pequeñas crestas de sexina; mesoaberturas alargadas en

sentido meridiano de contorno elíptico, de 6–10 x 8–10  $\mu\text{m}$ ; endoaberturas lalongadas con o sin constricción, con extremos redondeados o agudos, de 4–8 x 5–8  $\mu\text{m}$  (Figs 2, 5 y 6). Membrana apertural psilado–finamente escábrida (Fig. 8). La exina, de 4–6  $\mu\text{m}$ , presenta la sexina casi el doble de gruesa que la nexina; tectum parcial e infratectum columelado. Apocolpia de 5–10 ( $X=7,5\pm 1,8$ )  $\mu\text{m}$  de lado (Figs. 4 y 7). Sobre la apocolpia y las crestas aparecen espinas (Figs. 5–8) de 2–2,5  $\mu\text{m}$  de altura. La ornamentación es microrreticulada, aunque la superficie de las espinas aparece psilada, excepto en la base que se presenta perforada (Figs. 5, 6 y 8).

## DISCUSIÓN

Este pequeño género, representado únicamente por *M. muralis*, ha sido poco estudiado desde el punto de vista polínico. Entre los escasos trabajos que se ocupan de él sólo se ha podido disponer de los de Blackmore (1984), en material europeo, quien lo incluyó en el tipo *Lactuca sativa* con características polínicas semejantes a las observadas aquí, excepto en el mayor grosor de la sexina y en el mayor tamaño de los ejes, aún considerando que incluyó las espinas en sus medidas, y Díez (1987) quién estudió material procedente de Andalucía Occidental incluyéndolo en el tipo *Lactuca serriola*, coincidiendo con nuestras observaciones.

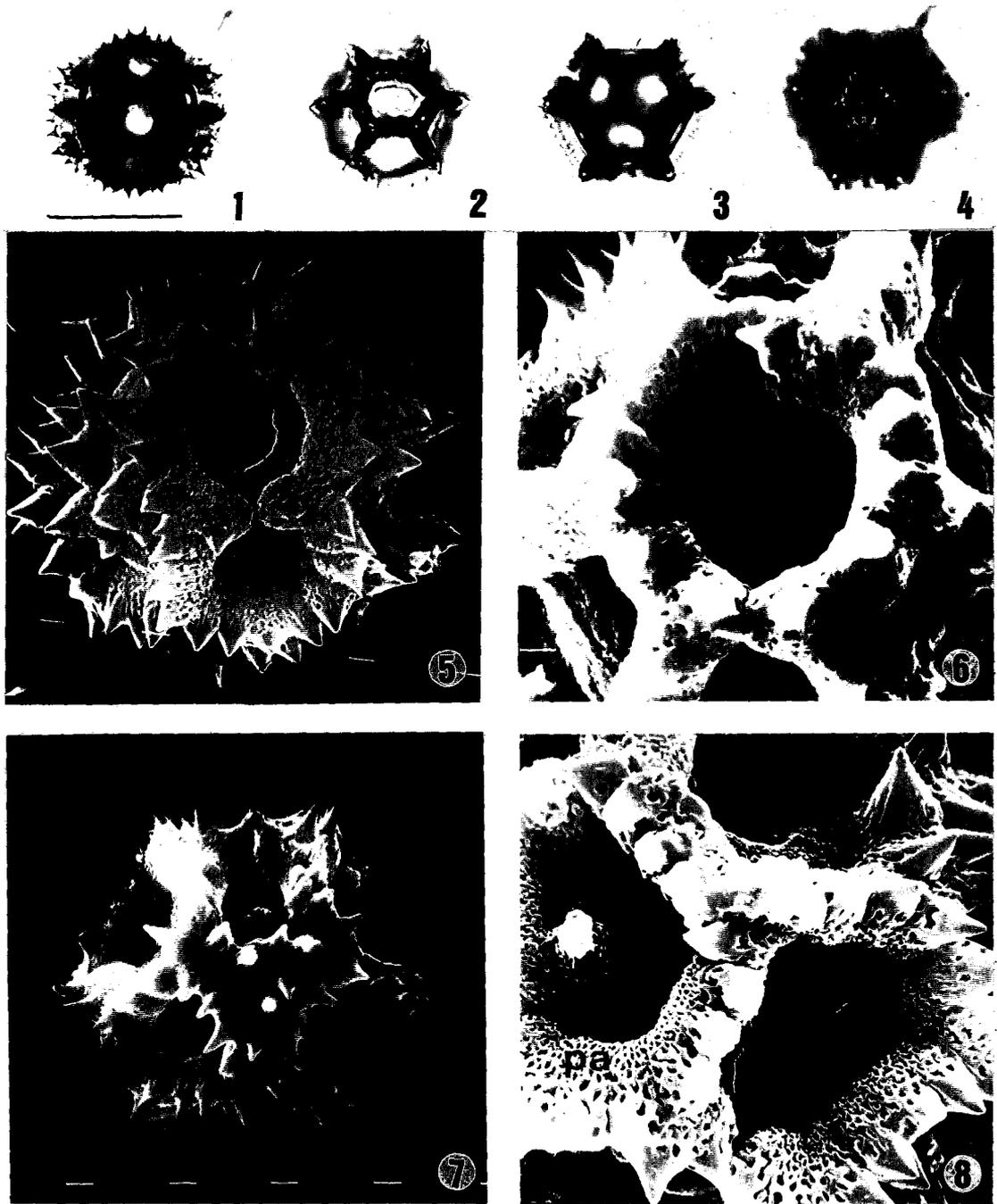


Lámina IV. Figs. 1-8, *Mycelis muralis*, (1) v.e. en c.o.m., (2) detalle de la abertura, (3) v.p. en c.o.e., (4) detalle de la apocolpia, (5) v.e. mostrando la abertura, (6) detalle de la abertura, (7) v.p. mostrando la apocolpia, (8) detalle de dos lagunas abporales (a) y una laguna paraporal (pa). Escala: Figs. 1-4, 30  $\mu\text{m}$ ; Figs. 5 y 7, 15  $\mu\text{m}$ ; Fig. 6, 6  $\mu\text{m}$ ; Fig. 8, 8  $\mu\text{m}$ .

**LAUNAEA Cass.****MATERIAL ESTUDIADO*****L. arborecens* (Batt.) Murb**

ALMERIA. Fernández Casas (SEV 126761; NP 7708); Mejías y López (SEV 125418; NP 7657). MURCIA. García y Mejías (SEV 125416; NP 7510).

***L. fragilis* (Asso) Pau**

ALMERIA. Mateo y Mejías (SEV 125422; NP 7655). CASTELLON. García y Mejías (SEV 135071; NP 7654). GRANADA. García y Mejías (SEV 125424; NP 7709). TOLEDO. Mejías y Polo (SEV 125425; NP 7511).

***L. lanifera* Pau**

ALMERIA. López y Mejías (SEV 125446; NP 7627); López y Mejías (SEV 125447; NP 7656). GRANADA. Mejías y Polo (SEV 125439; NP 7656). MURCIA. Mejías, Polo y Valdés (SEV 125440; NP 7710).

***L. nudicaulis* (L.) Hooker f.**

ALICANTE. García y Mejías (SEV 125442; NP 7625). ALMERIA. Mateo y Mejías (SEV 125454; NP 7624). MURCIA. García y Mejías (SEV 125451; NP 7628). Mejías, Polo y Valdés (SEV 125453; NP 7711).

***L. pumila* (Cav.) O. Kuntze**

GRANADA. Mateo y Mejías (SEV 125443; NP 7712). MURCIA. Mejías, Polo y Valdés (SEV 125455; NP 7713); Mejías, Polo y Valdés (SEV 125444; NP 7509). ZARAGOZA. Segura Zubizarreta (SEV 86855; NP 7714).

**RESULTADOS (Lámina V, Tabla 3)**

En todas las especies estudiadas el polen es 3-zonocolporado (sistema apertural tripartito) (Fig. 2), isopolar, radiosimétrico, equinolofado con o sin prelagunas polares, con puente ecuatorial (Figs. 3 y 6) y 15 lagunas: 3 porales, 6 abporales y 6 paraporales, delimitadas por crestas. En general es ligeramente breviaxo o equiaxo,  $P/E=0,8-1$ , de contorno circular en visión ecuatorial (v.e.) y corte óptico meridiano (c.o.m.) (Fig. 1), y más o menos hexagonal, con tres lados mayores que se corresponden con las mesocolpias, en visión polar (v.p.) y corte óptico ecuatorial (c.o.e.) (Fig. 4). El tamaño es mediano,  $P \times E=25-34 \times 25-38 \mu\text{m}$ . Ectoaberturas de tipo colpo, terminales, con extremos redondeados y divididas en tres lagunas por dos pequeñas crestas de sexina; mesoaberturas alargadas en sentido meridiano, de  $4-8 \times 6-10 \mu\text{m}$ ; endoaberturas lalongadas con o sin constricción, con extremos redondeados o agudos, de  $4-8 \times 5-10 \mu\text{m}$  (Fig. 2). Membrana apertural psilado-finemente escábrida (Fig. 9). La exina, de  $3-6(6,5) \mu\text{m}$  de grosor, presenta la sexina casi el doble de gruesa que la nexina; tectum parcial e infráctum columelado. Apocolpia de  $11-19(20) \mu\text{m}$  de lado, en la que puede o no aparecer tres prelagunas poco desarrolladas (Figs. 7, 8 y 9). Sobre las crestas y la apocolpia aparecen espinas (Fig. 6-9) de  $1,5-3 \mu\text{m}$  de altura. La ornamentación es microrreticulada, aunque la superficie de las espinas aparece psilada excepto en la base que se encuentra perforada (Figs. 8-9).

## DISCUSIÓN

Los resultados anteriormente expuestos permiten afirmar que el género *Launaea* en la Península Ibérica es estenopolínico, no habiéndose apreciado diferencias significativas en la morfología del polen de los representantes peninsulares.

Fue probablemente Saad (1961), el primer autor en hacer referencia al polen de este género al indicar que presentaba la zona polar sin lagunas (consideradas prelagunas en este trabajo), asimilándolo al grupo considerado más primitivo dentro de *Sonchus*. Diversos autores han realizado posteriormente observaciones en los taxones aquí estudiados. Así, Tomb (1975), hizo una breve descripción del polen de *L. lanifera* que coincide perfectamente con las presentes observaciones. Parveen y Bhandari (1981), estudiaron material indio de *L. fragilis*. Mateu-Andrés (1987) estudió material peninsular e italiano de las cinco especies aquí consideradas, más el endemismo balear *L. cervicornis*, con lo que completó la revisión polínica del género en Europa. Las descripciones morfológicas y tamaño coincide con lo expuesto anteriormente, si bien sólo advirtió la presencia ocasional de lagunas polares en *L. fragilis*, indicando que ello podría establecer un punto de contacto con el género *Sonchus*. Por otro lado, Bir y Sidhu (1980), en material cultivado procedente de la India, caracterizaron el polen de *L. nudicaulis* por presentar la exina lisa, lo que no concuerda con lo aquí observado. Por último, Chanda y Pal (1990) estudiaron el polen de *L. nudicaulis*, que incluyeron en el tipo *Sonchus asper* con resultados similares a nuestras observaciones. Sin embargo, coincidiendo con otros autores, Pausinger (1951 sec. Saad, 1961), Saad (1961), Blackmore (1984), consideran auténticas las lagunas de la apocolpia.

Entre las observaciones realizadas con material de taxones no representados en la Península Ibérica, se pueden citar los trabajos de Bir y Sidhu (1980) en *L. asplenifolia* Hook. f., Parveen y Bhandari (1981) en *L. procumbens* (Roxb.) Ramayya y Rajgopal y *L. remotifolia* (DC.) Stebbins, Nair y Lawrence (1985) en *L. acaulis* H. F. K., *L. chondrilloides* D. C., *L. pinnatifida* Cass. y *L. secunda* Clarke, y Chanda y Pal (1990) en *L. asplenifolia*; todas ellas procedentes de la India. Estos autores encontraron caracteres semejantes a los aquí presentados para los representantes peninsulares, si bien Chanda y Pal (l.c.) son los únicos que hacen referencia a la presencia de lagunas polares.

TAXÓN	P	E	P/E	Exina	Espinas	Amplitud del casquete	Prelagunas
<i>L. nudicaulis</i> L. (Hooker f.)	26 – 33 (29,9 ± 2,2)	30 – 37 (33,1 ± 2,3)	0,8 – 1 (0,9 ± 0,03)	3 – 5 (6)	2 – 3	13 – 19 (16,1 ± 1,9)	Ausentes – Poco desarrolladas
<i>L. lanifera</i> Pau	25 – 34 (30,6 ± 1,7)	30 – 38 (34,1 ± 2,02)	0,8 – 1 (0,9 ± 0,04)	4 – 6 (6,5)	2 – 3	15 – 18 (20) (16,5 ± 1,2)	Ausentes – Poco desarrolladas
<i>L. fragilis</i> (Asso) Pau	25 – 33 (29,4 ± 2,1)	28 – 37 (32,5 ± 2,5)	0,8 – 1 (0,9 ± 0,03)	3 – 5 (6)	2 – 3	11 – 16 (13,7 ± 1,5)	Ausentes – Poco desarrolladas
<i>L. pumila</i> (Cav.) O. Kuntze	27 – 32 (29,6 ± 1,4)	30 – 38 (33,9 ± 1,7)	0,8 – 1 (0,9 ± 0,03)	3 – 5 (5,5)	1,5 – 3	13 – 18 (14,8 ± 1,4)	Ausentes – Poco desarrolladas
<i>L. arborescens</i> (Batt.) Murb.	25 – 30 (28,2 ± 1,8)	25 – 35 (31,3 ± 2,5)	0,8 – 1 (0,9 ± 0,04)	3 – 5	2 – 3	15 – 18 (15,9 ± 0,9)	Ausentes – Poco desarrolladas

Tabla 3.– Caracteres diferenciales del polen de las especies de *Launaea*. P (eje polar), E (diámetro ecuatorial). Todos los valores se expresan en micrómetros ( $\mu\text{m}$ ).

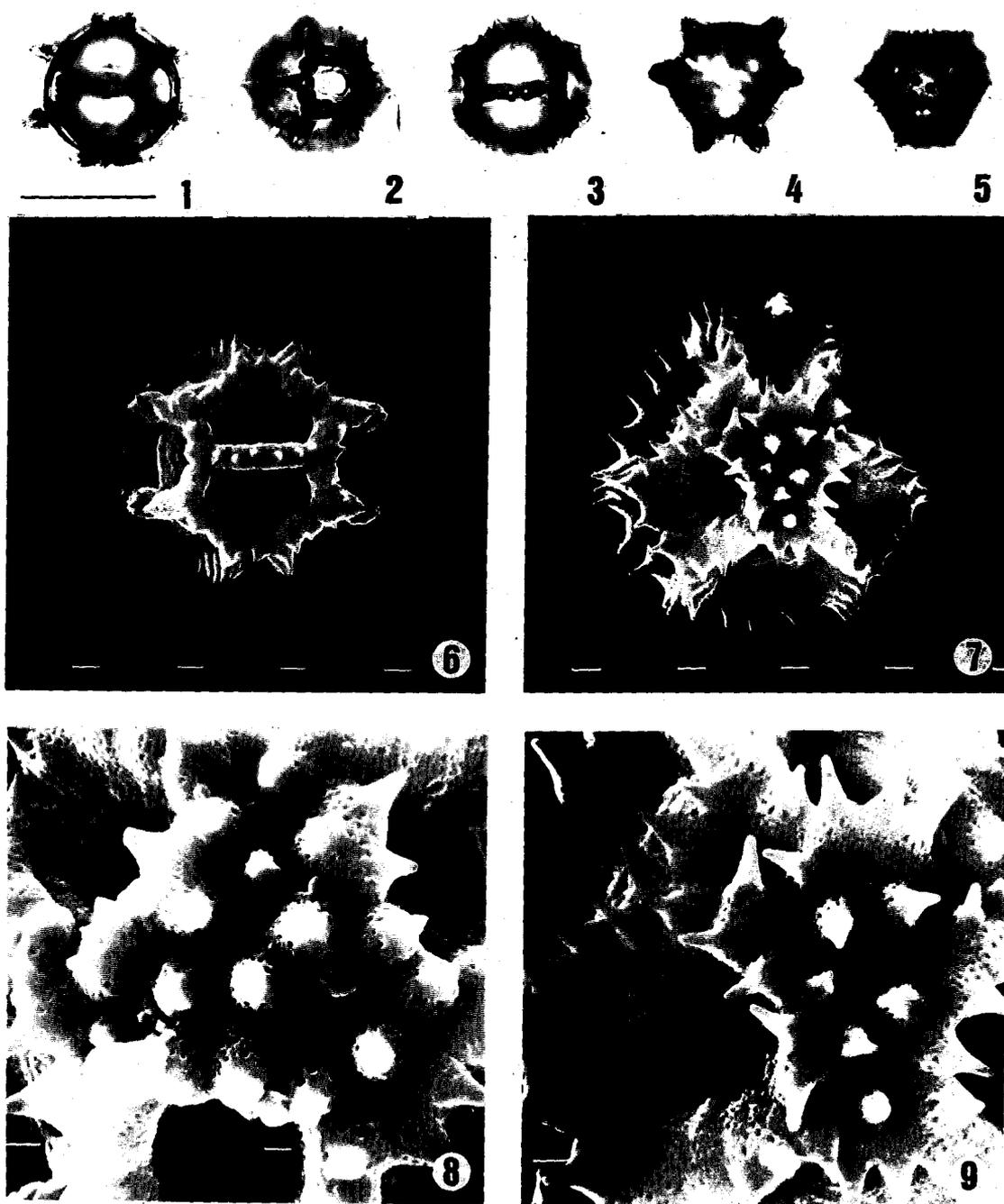


Lámina V. *Launaea*. Figs. 1-6, *L. fragilis*. Figs. 7 y 9, *L. lanifera*. Fig. 8, *L. arborescens*. (1) v.e. en c.o.m. (2) v.e. mostrando la abertura. (3) v.e. mostrando la cresta ecuatorial y las lagunas paraporales. (4) v.p. en c.o.e. (5) v.p. mostrando la apocolpia. (6) v.e. mostrando la cresta ecuatorial y las lagunas paraporales. (7) v.p. mostrando la apocolpia. (8 y 9) detalles de la apocolpia con prelagunas poco desarrolladas. Escala: Figs. 1-5, 30  $\mu\text{m}$ ; Figs. 6 y 7, 15  $\mu\text{m}$ ; Figs. 8 y 9, 6  $\mu\text{m}$ .

## ***SONCHUS* L.**

### **MATERIAL ESTUDIADO**

#### ***S. aquatilis* Pourret**

CIUDAD REAL. García (SEV 132121; NP 7523). GERONA. Mejías, Polo y Romero (SEV 121021; NP 6988). GRANADA. Mejías (SEV 121020; NP 6990). VALENCIA. García y Mejías (SEV 121002; NP 7125).

#### ***S. asper* (L.) Hill**

##### **subsp. *asper***

HUESCA. Mejías, Polo y Romero (SEV 126453; NP 6987). MURCIA. García y Mejías (SEV 126488; NP 6985).

##### **subsp. *glaucescens* (Jordan) Ball**

ALBACETE. Arroyo y Mejías (SEV 132123; NP 7515). HUELVA. Castroviejo y Valdés (SEV 60698; NP 7514).

#### ***S. crassifolius* Pourret**

CIUDAD REAL. Arroyo y Mejías (SEV 121004; NP 6979). TOLEDO. Arroyo y Mejías (SEV 121006; NP 6983). ZARAGOZA. Mejías, Polo y Romero (SEV 121007; NP 7519).

***S. maritimus* L.**

ALMERIA. García y Mejías (SEV 121008; NP 6982). CUENCA. Arroyo y Mejías (SEV 121011; NP 6991). ZARAGOZA. Mejías, Polo y Romero (SEV 121015; NP 7520).

***S. microcephalus* Mejías**

CADIZ. Mejías (SEV 126494; NP 6988). SEVILLA. Mejías (SEV 13304; NP 7513).

***S. oleraceus* L.**

BADAJOS. García y Mejías (SEV 132120; NP 7517). LEON. García y Mejías (SEV 130159; NP 6992). LUGO. Luque, Polo y Valdés (SEV 126484; NP 6989). MADRID. Mejías y Polo (SEV 126481; NP 7122).

***S. pustulatus* Willk.**

ALMERIA. López y Mejías (SEV 120988; NP 6984).

***S. tenerrimus* L.**

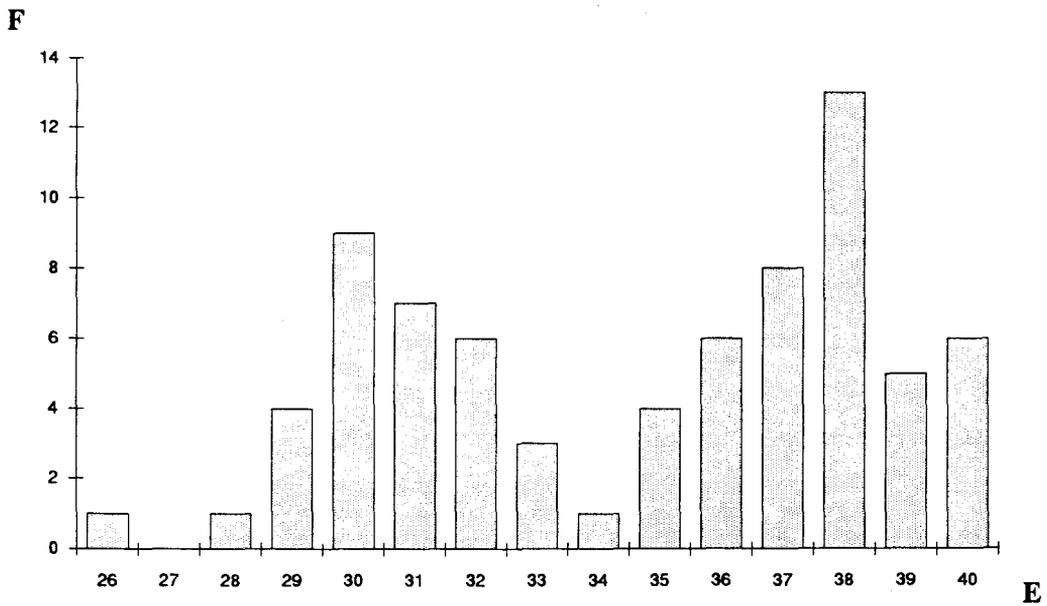
ALMERIA. García y Mejías (SEV 120972; NP 6993). CADIZ. Mejías y Muñoz (SEV 120986; NP 6981). SEVILLA. Mejías y Muñoz (SEV 120987; NP 7118). VALENCIA. García y Mejías (SEV 120989; NP 7123).

***S. x novocastellanus* Cirujano**

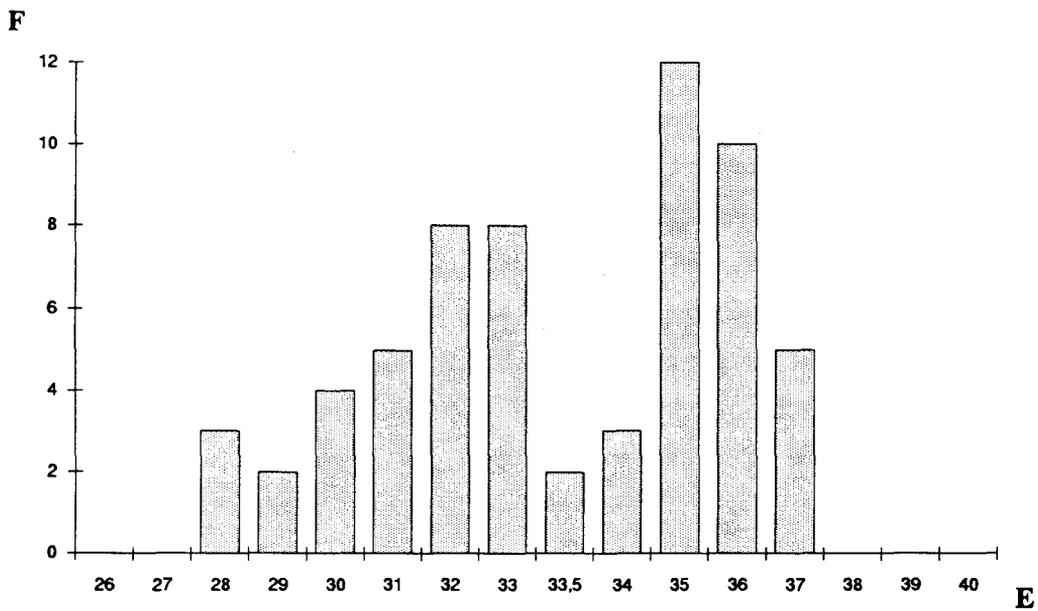
CIUDAD REAL. Mejías (SEV 126518; NP 7524). ZARAGOZA. Mejías, Polo y Romero (SEV 121019; NP 7518).

**RESULTADOS** (Lámina VI, Tabla 4)

En las especies estudiadas el polen es 3-zonocolporado, (sistema apertural tripartito) (Fig. 2), aunque se ha detectado en todas las poblaciones de *S. oleraceus* y *S. microcephalus* polen 4-zonocolporado (Figs. 8 y 10) en porcentajes que oscilan entre el 24 y 91 %, isopolar, radiosimétrico, equinolofado con prelagunas polares, con un puente ecuatorial (Fig. 3) y 15 lagunas en los 3-zonocolporados: 3 porales, 6 abporales y 6 paraporales, y 20 en los 4-zonocolporados: 4 porales, 8 abporales y 8 paraporales, delimitadas por crestas. En general es ligeramente breviaxo o equiaxo ( $P/E=0,7-1$ ), de contorno circular en visión ecuatorial (v.e.) y corte óptico meridiano (c.o.m.) (Fig. 1), y más o menos hexagonal en los 3-zonocolporados, con tres lados mayores que se corresponden con las mesocolpias, u octogonal en los 4-zonocolporados, con cuatro lados mayores que igualmente se corresponden con las mesocolpias, en visión polar (v.p.) y corte óptico ecuatorial (c.o.e.) (Figs. 4 y 8). El tamaño es mediano,  $P \times E=19-36 \times 24-42 \mu\text{m}$ ; en las poblaciones de *S. oleraceus* (ver gráfica 1) y *S. pustulatus* (ver gráfica 2) se han detectado dos tamaños diferentes (Fig. 7). Ectoaberturas de tipo colpo, terminales, con los extremos redondeados y dividida en tres lagunas por dos pequeñas crestas de sexina; mesoaberturas redondeadas o alargadas en sentido meridiano, de  $4-7 \times 4-13 \mu\text{m}$ ; endoaberturas lalongadas con o sin constricción, con extremos redondeados o agudos, de  $3.5-7 \times 4-13 \mu\text{m}$  (Fig. 2). Membrana apertural psilado-finamente escábrida. La exina, de  $(3)4-7 \mu\text{m}$  de grosor, presenta la sexina más gruesa que la nexina, a veces el doble de gruesa; téctum parcial e infratéctum columelado. Apocolpia de  $(11)12-17(18) \mu\text{m}$  de lado, en la que aparecen tres prelagunas de diferente nivel de desarrollo (desarrolladas-muy desarrolladas), dentro de un mismo taxón o incluso población (Figs. 5, 6, 11 y 12). Sobre la apocolpia y las crestas aparecen espinas (Figs. 9-12) de  $1-3 \mu\text{m}$  de altura. La ornamentación es microrreticulada, aunque la superficie de las espinas aparece psilada excepto en la base que se encuentra perforada (Figs. 9, 11 y 12).



Gráfica 1.- Distribución de frecuencia (F) del eje ecuatorial (E) en *S. oleraceus* (SEV 125376).



Gráfica 2.- Distribución de frecuencia (F) del eje ecuatorial (E) en *S. pustulatus* (SEV 120988)

## DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos reflejan claramente que los representantes peninsulares de *Sonchus* forman un grupo muy homogéneo, permitiendo afirmar que el género es estenopolínico. El único carácter de interés son las prelagunas, pero la variabilidad observada, incluso dentro de una misma población, junto con el hecho de que no se puedan considerar auténticas lagunas, no recomiendan su uso en el establecimiento de grupos.

El polimorfismo polínico observado se manifiesta en la presencia de polen con distinto número de aberturas, en *S. microcephalus* y *S. oleraceus*, y de dos clases de tamaños en *S. oleraceus* y *S. pustulatus*.

Desde el punto de vista polínico son varios los autores que han estudiado alguno de los taxones de *Sonchus* representados en la Península Ibérica. Así, Wodehouse (1935) hizo una breve descripción del polen de *S. oleraceus*, que incluyó en el tipo *Taraxacum*, de características similares a las anteriormente indicadas. Encontró para dicho taxón, al igual que en este trabajo, un elevado porcentaje (aproximadamente un 90%) de granos 4-zonocolporados. Por otro lado, Pausinger (1951, sec Saad, 1961) incluyó a *Sonchus* en el grupo *Leontodon*, separándolo como subtipo dentro de éste por presentar lagunas polares (consideradas aquí como prelagunas), siendo, al parecer, el primer autor que hace referencia a las mismas. Más tarde, Saad (1961) basándose en que ambos autores se apoyaban básicamente en los mismos principios, indicó que el polen de *Sonchus* se podría incluir tanto en el tipo *Taraxacum* de Wodehouse, como en el grupo *Leontodon* de Pausinger. Por otro lado, estudió 42 especies del género entre las que se encuentran los representantes peninsulares siguientes: *S. asper*, *S. crassifolius*, *S. maritimus*, *S. oleraceus* y *S. tenerrimus*. Reconoció la presencia de las lagunas polares y estableció cuatro tipos en función del tamaño de las mismas. Sus observaciones difieren de este trabajo en que consideró

auténticas las lagunas de la apocolpia, las utilizó como carácter para separar grupos de especies y, encontró un mayor tamaño de polen. Posteriormente, Pons y Boulos (1972) analizaron el polen de 54 especies del género confirmando los resultados obtenidos por Saad (l.c.). Además, aportaron nuevos conocimientos polínicos y discutieron el significado de los mismos en la taxonomía y evolución del género. Por otro lado, estos autores separaron las 54 especies estudiadas en cuatro tipos atendiendo al tamaño de las lagunas polares. Sin embargo, dicha separación no coincide con la establecida por Saad (l.c.), ni con las observaciones realizadas en este trabajo.

Blackmore (1984) estudió el polen de *S. asper*, *S. maritimus* y *S. oleraceus*, en material europeo, incluyéndolo en el tipo *Sonchus oleraceus* cuya descripción coincide básicamente con la aquí expuesta a excepción del mayor grosor de la exina y tamaño del polen, aún considerando que incluyó las espinas en sus medidas. Al igual que Pausinger (1951, sec. Saad, 1961) y Saad (1961) consideró auténticas las lagunas de la zona polar; sin embargo, la variabilidad que observó en cuanto al tamaño de las mismas no le permitió su uso en el establecimiento de grupos, coincidiendo, de esta forma, con las observaciones realizadas en este trabajo. Posteriormente, Díez (1987) analizó el polen de los cuatro representantes de *Sonchus* en Andalucía Occidental (*S. asper*, *S. maritimus*, *S. oleraceus* y *S. tenerrimus*), y los incluyó en el tipo *Crepis capillaris*, cuyas características son muy similares a las anteriormente indicadas exceptuando que describió la apocolpia maciza sin prelagunas. Más tarde, Chanda y Pal (1990) estudiaron el polen de *S. asper*, *S. maritimus* y *S. oleraceus* en material procedente de la India, incluyéndolo en el tipo *S. asper*, cuya descripción coincide con la aquí expuesta; al igual que otros autores, Saad (l.c.), Pons y Boulos (1972), Blackmore (l.c.), consideraron auténticas las lagunas de la apocolpia. Mejías y Díez (1993) estudiaron el polen de *S. tenerrimus*, *S. asper*, *S. oleraceus* y *S. microcephalus* en material peninsular coincidiendo con este estudio en la morfología y tamaño del polen, y en que encontraron el mismo tipo

de polimorfismo en *S. oleraceus* y *S. microcephalus*. Sin embargo, no hacen referencia a la presencia de prelagunas en la apocolpia.

Además de estas observaciones se pueden citar los breves estudios llevados a cabo por algunos autores, en ninguno de los cuales se menciona la presencia de prelagunas en la apocolpia, entre los que destacan los realizados en *S. asper* por Sáenz de Rivas (1978) y Nair y Lawrence (1985) en material procedente de la Península Ibérica e India respectivamente. Ambas observaciones coinciden con las realizadas en este trabajo. Parveen y Bhandari (1981), por el contrario, encontraron un tamaño mayor en material indio de *S. oleraceus* y *S. asper*. Bir y Shidu (1982) caracterizaron el polen de *S. asper* por su exina lisa, en material de la misma procedencia, lo cual no concuerda ni con este trabajo, ni con otros consultados y a los que se ha hecho referencia anteriormente.

Entre los estudios de especies no representadas en la Península Ibérica se pueden citar los de Rao y Shula (1975) y Chanda y Pal (1990) en material indio de *S. arvensis* L., cuyas observaciones son similares a lo aquí expuesto; Pérez de Paz (1976) en el endemismo canario de *S. leptcephalus* Cass., para el que encontró un tamaño similar al de las especies aquí estudiadas; el de Blackmore (1984) en polen de *S. palustris* L. y *S. arvensis*, incluidos en el tipo *S. oleraceus* de características similares a las observadas en los taxones peninsulares, si bien sus resultados difieren de los nuestros en el mayor grosor de la exina y que consideró auténticas las lagunas de la apocolpia. Por otro lado, caracterizó el polen de *S. arvensis* por la ausencia de lagunas polares, lo que no coincide con lo indicado por otros autores (Saad, 1961; Pons y Boulos, 1972).

TAXÓN	P	E	P/E	Exina	Espinas	Amplitud del casquete	Prelagunas	NA (%)	
								3	4
<b>Sección <i>Sonchus</i></b>									
<i>S. oleraceus</i> L. (A)	19 - 27 (22 ± 1,5)	26 - 34 (29,8 ± 2,1)	0,7 - 0,9 (0,8 ± 0,04)	4,5 - 9	1,5 - 3	12 - 16 (14,4 ± 1,3)	Desarrolladas	9 - 63	37 - 91
	(B)	24 - 34 (29,9 ± 1,6)	29,5 - 40,5 (36,1 ± 2,4)						
<i>S. microcephalus</i> Mejías	26 - 35 (29,6 ± 2,4)	28 - 42 (33,6 ± 3,3)	0,8 - 1 (0,9 ± 0,04)	4 - 6	1,5 - 3	13 - 17 (18) (15 ± 0,8)	Desarrolladas	27 - 76	24 - 73
<i>S. tenerrimus</i> L.	23 - 34 (29,7 ± 1,7)	28 - 39 (34,0 ± 2,5)	0,7 - 1 (0,9 ± 0,04)	4 - 7	1 - 3	(11) 12 - 15 (13,8 ± 1,2)	Desarrolladas - muy desarrolladas	95 - 100	0 - 5
<b>Sección <i>Asperi</i> Boulos</b>									
<i>S. asper</i> (L.) Hill subsp. <i>S. asper</i>	24 - 31 (27,6 ± 1,4)	28 - 35 (31,3 ± 1,6)	0,8 - 0,9 (0,9 ± 0,03)	4 - 6,5	1,5 - 3	13 - 16 (14,4 ± 0,9)	Desarrolladas - muy desarrolladas	98 - 100	0 - 2
	subsp. <i>glaucescens</i> (Jordan) Ball	22 - 28 (24,5 ± 1,6)	24 - 32,5 (28,4 ± 1,5)	0,7 - 1 (0,9 ± 0,04)	4 - 6,5	2 - 3	(12) 13 - 15 (13,5 ± 0,8)	Desarrolladas - muy desarrolladas	98 - 100
<b>Sección <i>Maritimi</i> (kirp.) Boulos</b>									
<i>S. maritimus</i> L.	24 - 36 (29,3 ± 2,9)	27 - 39 (32,6 ± 2,8)	0,8 - 1 (0,9 ± 0,04)	(3) 4 - 6	1,5 - 2	12 - 16 (14,2 ± 1,2)	Desarrolladas	100	0
<i>S. aquatilis</i> Pourret	25 - 33 (27,5 ± 1,8)	28 - 35 (31,3 ± 1,4)	0,8 - 1 (0,9 ± 0,04)	(3) 4 - 6	1,5 - 2,5	13 - 17 (18) (14,3 ± 1,4)	Desarrolladas	100	0
<i>S. crassifolius</i> Pourret	25 - 33 (29,1 ± 2,8)	26 - 36 (32,3 ± 2,9)	0,9 - 1 (0,9 ± 0,02)	4 - 5 (6)	2	12 - 15 (13,9 ± 1,0)	Desarrolladas	100	0
<i>S. x novocastellanus</i> Cirujano	25 - 31 (27,0 ± 1,3)	29 - 34 (30,5 ± 1,4)	0,8 - 1 (0,9 ± 0,3)	5 - 7	1,5 - 2	12 - 15 (13,6 ± 1,1)	Desarrolladas	100	0
<b>Sección <i>Pustulati</i> Boulos</b>									
<i>S. pustulatus</i> Willk. (A)	23 - 28 (25,8 ± 1,2)	28 - 33,5 (31,4 ± 1,7)	0,7 - 0,9 (0,8 ± 0,05)	5	2 - 3	13 - 16 (14,8 ± 1,0)	Desarrolladas - muy desarrolladas	100	0
	(B)	31 - 34 (32,6 ± 1,1)	34 - 37 (35,5 ± 1,3)						

Tabla 4.- Caracteres diferenciales del polen de las especies de *Sonchus*. P (eje polar), E (diámetro ecuatorial), NA (número de aberturas). Todos los valores se expresan en micrómetros ( $\mu\text{m}$ ).

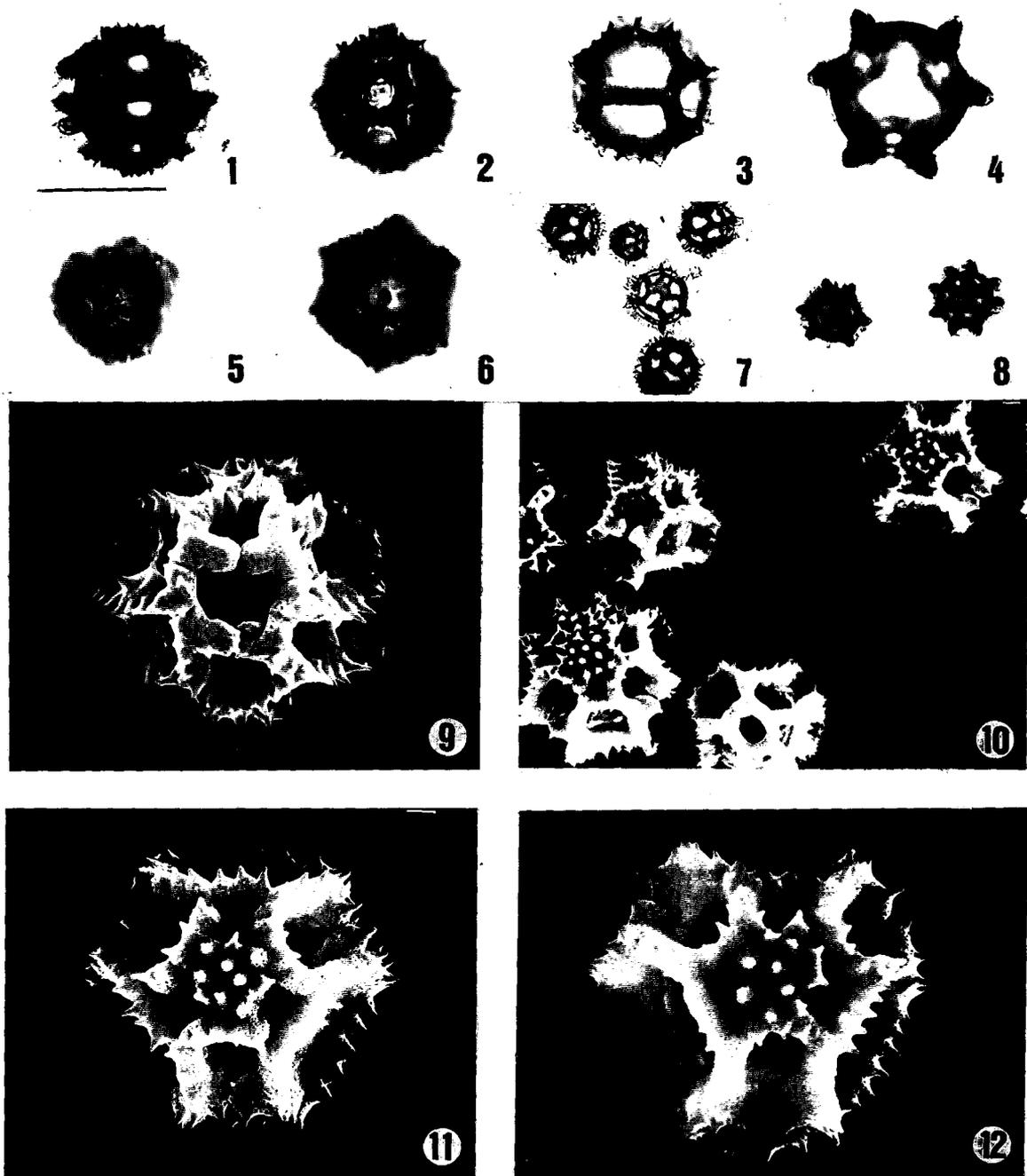


Lámina VI. *Sonchus*. Figs. 1 y 2, *S. tenerrimus*. Figs. 3-5 y 12, *S. pustulatus* Figs. 6, y 11, *S. microcephalus*. Figs 7, 8 y 10, *S. oleraceus*. Fig. 9, *S. crassifolius*. (1) v.e. en c.o.m. (2) v.e. mostrando la abertura. (3) v.e. mostrando la cresta ecuatorial y las lagunas paraporiales. (4) v.p. en c.o.e. (5 y 6) detalles de una de las prelacunas de la apocolpia. (7) granos de polen de dos tamaños. (8) granos de polen 3- y 4-zonocolporados. (9) v.e. mostrando la abertura. (10) granos de polen 3- y 4-zonocolporados. (11 y 12) v.p. mostrando la apocolpia con prelacunas desarrolladas. Escala: Figs. 1-6, 30  $\mu\text{m}$ ; Figs. 7 y 8, 40  $\mu\text{m}$ ; Figs. 9, 11 y 12, 15  $\mu\text{m}$ ; Fig. 10, 26  $\mu\text{m}$ .

## ***AETHEORHIZA* Cass.**

### **MATERIAL ESTUDIADO**

#### ***A. bulbosa* (L.) Cass.**

ALICANTE. Mejías, Polo y Valdés (SEV 125403; NP 7669). ALMERIA. Gibbs, Silvestre y Valdés (SEV 40102; NP 7720). HUELVA. Ribera (SEV 49672; NP 7707). SEVILLA. Mejías (SEV 125401; NP 7706).

### **RESULTADOS (Lámina VII)**

El polen de la única especie que incluye el género *Aetheorhiza* es 3-zonocolporado (sistema apertural tripartito) (Fig. 2), isopolar, radiosimétrico, equinolofado con prelagunas polares, con puente ecuatorial y 15 lagunas: 3 porales, 6 abporales y 6 paraporales, delimitadas por crestas. En general es ligeramente breviaxo o equiaxo,  $P/E=0,8-1$  ( $X=0,9\pm 0,03$ ), de contorno circular en visión ecuatorial (v.e.) y corte óptico meridiano (c.o.m.) (Fig. 1), y hexagonal, con tres lados mayores que se corresponden con las mesocolpias, en visión polar (v.p.) y corte óptico ecuatorial (c.o.e.) (Fig. 3). Tamaño mediano  $P \times E=24-31$  ( $X=27,3\pm 1,3$ )  $\times$   $26-36$  ( $X=30,6\pm 1,9$ )  $\mu\text{m}$ . Ectoaberturas de tipo colpo, terminales, con los extremos redondeados y divididas en tres lagunas por dos

pequeñas crestas de sexina; mesoaberturas redondeadas, circulares o alargadas en sentido meridiano, de 4–7 x 3–10  $\mu\text{m}$ ; endoaberturas lalongadas, con o sin constricción, con extremos redondeados o agudos, de 4–7 x 6–9  $\mu\text{m}$  (Fig. 2, 6 y 7). Membrana apertural psilado–finamente escábrida (Fig. 9). La exina, de (4)5–6  $\mu\text{m}$ , de grosor presenta la sexina más gruesa que la nexina, a veces el doble de gruesa; téctum parcial e infratéctum columelado. Apocolpia de (12)13–15 ( $X=14,1 \pm 0,8$ )  $\mu\text{m}$  de lado, en la que aparecen tres prelagunas desarrolladas (Figs. 4, 5, 8 y 9). Sobre la apocolpia y las crestas aparecen espinas (Figs. 6–9), de 2,5–3,5  $\mu\text{m}$  de altura. La ornamentación es microrreticulada, aunque la superficie de las espinas aparece psilada, excepto en la base que se encuentra perforada (Figs. 6–9).

## DISCUSIÓN

De la anterior descripción se desprende que el polen de *Aetheorhiza bulbosa* es muy similar al de *Sonchus* en tamaño, amplitud de la apocolpia y nivel de desarrollo de las prelagunas.

Con anterioridad a este trabajo el polen de esta especie solamente había sido estudiado por Blackmore (1984) y Díez (1987). El primero lo incluyó en el tipo *Sonchus oleraceus*, cuya descripción coincide básicamente con la aquí expuesta a excepción del mayor grosor de la exina, el mayor tamaño del polen, aún teniendo en cuenta que incluyó las espinas en sus medidas, y el que consideró auténticas las lagunas de la apocolpia. Díez (1987) lo incluyó en el tipo *Crepis capillaris*. Tanto las descripciones morfológicas como el tamaño de los ejes coinciden con los aquí expuestos, sin embargo, no concuerda con lo observado en este trabajo al no apreciar prelagunas en la apocolpia.

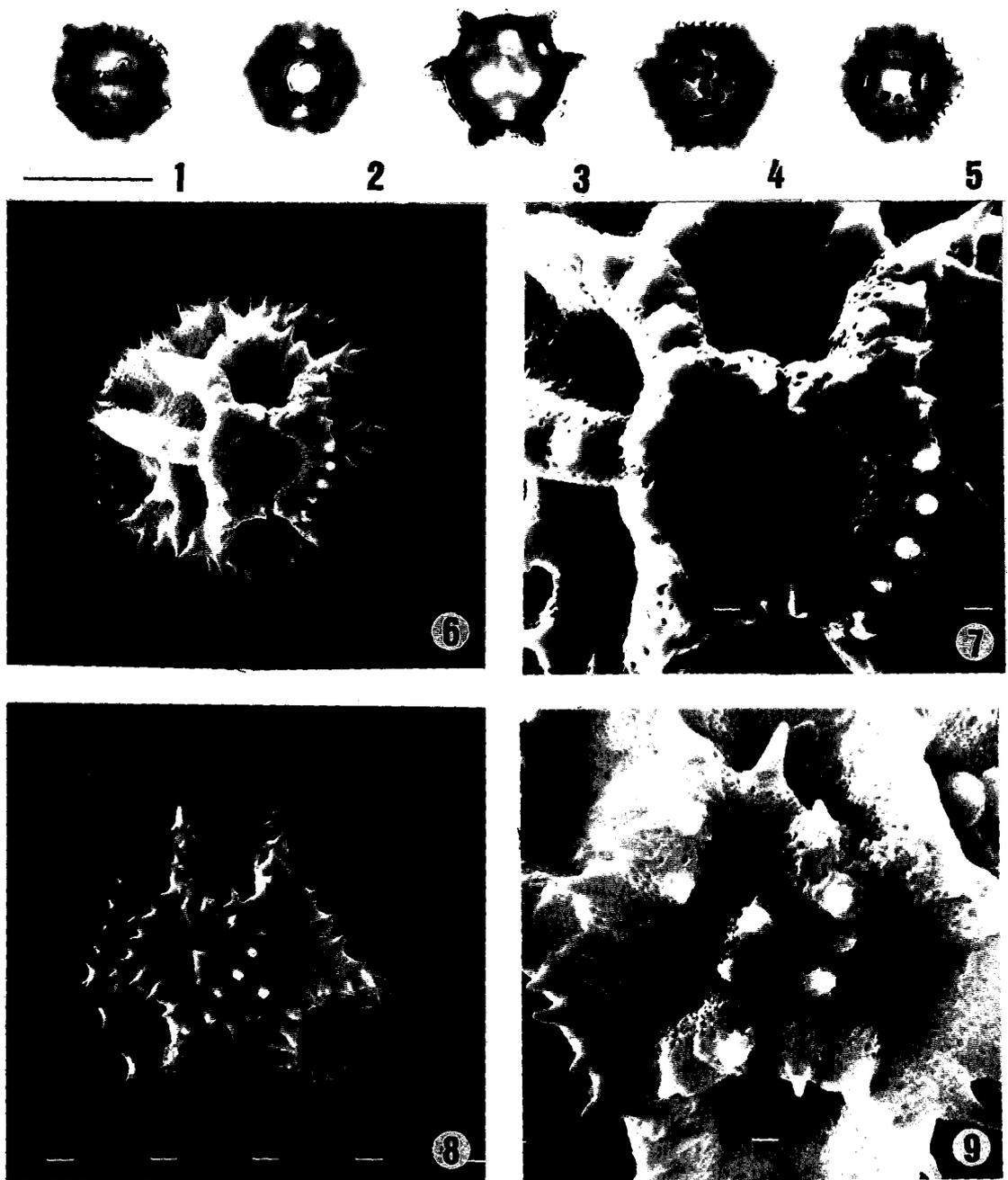


Lámina VII. Figs. 1-9, *Aetheorhiza bulbosa*, (1) v.e. mostrando la cresta ecuatorial y las lagunas paraporiales, (2) v.e. mostrando la abertura, (3) v.p. en c.o.e., (4) v.p. mostrando la apocolpia con prelacunas desarrolladas, (5) detalle de una de las prelacunas de la apocolpia, (6) v.e. mostrando la abertura, (7) detalle de la abertura, (8) v.p. mostrando la apocolpia con prelacunas, (9) detalle de la apocolpia con prelacunas. Escala: Figs. 1-5, 30  $\mu\text{m}$ ; Figs. 6 y 8, 13  $\mu\text{m}$ ; Figs. 7 y 9, 5  $\mu\text{m}$ .

## **REICHARDIA Roth**

### **MATERIAL ESTUDIADO**

#### ***R. gaditana* (Willk.) Samp.**

CADIZ. Arroyo, Mejías y Talavera (SEV 125379; NP 7659). CADIZ. Mejías (SEV 125373; NP 7717). MALAGA. García y Mejías (SEV 125376; NP 7658).

#### ***R. intermedia* (Schultz Bip.) Samp.**

ALMERIA. García y Mejías (SEV 125363; NP 7664). MURCIA. Mejías, Polo y Valdés (SEV 125361; NP 7665). SEVILLA. Mejías y Muñoz (SEV 125360; NP 7663).

#### ***R. picroides* (L.) Roth**

ALICANTE. García y Mejías (SEV 125372; NP 7661). CADIZ. García, Márquez, Mejías y Palacios (SEV 135072; NP 7662). VALENCIA. García y Mejías (SEV 135073; NP 7660).

#### ***R. tingitana* (L.) Roth**

ALICANTE. García y Mejías (SEV 125356; NP 7666). ALMERIA. García y Mejías (SEV 125359; NP 7668). GRANADA. López y Mejías (SEV 135069; NP 7667).

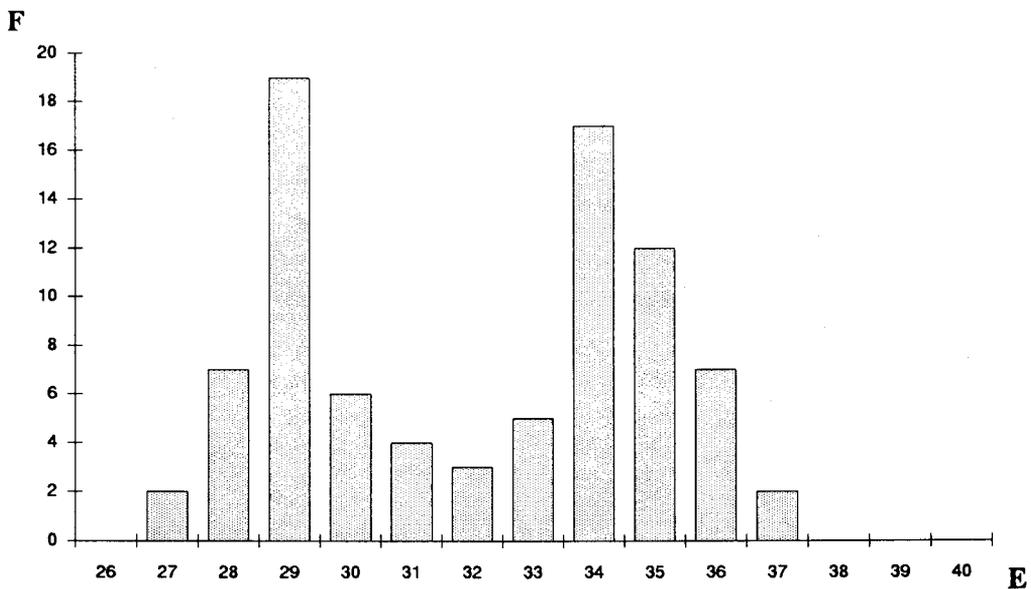
***R. x baetica* Gallego y Talavera**

GRANADA. López y Mejías (SEV 125382; NP 7735). MALAGA. Mejías (SEV 125391; NP 7736).

**RESULTADOS (Lámina VIII, Tabla 5)**

En las especies peninsulares del género *Reichardia*, en general el polen es 3-zonocolporado (sistema apertural tripartito) (Fig. 2), pero en las dos poblaciones estudiadas de *R. x baetica*, una población de *R. gaditana* (SEV 125376) y otra de *R. intermedia* (SEV 125360) se ha observado un 14-28% de polen 4-zonocolporado, isopolar, radiosimétrico, equinolofado con prelagunas polares, con puente ecuatorial (Fig. 3) y 15 lagunas en los 3-zonocolporados: 3 porales, 6 abporales y 6 paraporales y 20 en los 4-zonocolporados: 4 porales, 8 abporales y 8 paraporales, delimitadas por crestas. En general es ligeramente breviaxo o equiaxo,  $P/E=0,8-1$ , de contorno circular en visión ecuatorial (v.e.) y corte óptico meridiano (c.o.m.) (Fig. 1), y más o menos hexagonal en los 3-zonocolporados, con tres lados mayores que se corresponden con las mesocolpias (Fig. 4), u octogonal en los 4-zonocolporados, con cuatro lados mayores que igualmente se corresponden con las mesocolpias, en visión polar (v.p.) y corte óptico ecuatorial (c.o.e.). El tamaño es mediano,  $P \times E=20-34 \times 23-37 \mu\text{m}$ , aunque se ha detectado gran variabilidad entre las poblaciones de un mismo taxón, pudiéndose incluso separar dos clases de tamaño en una población de *R. gaditana* (SEV 125360) (ver gráfica 3). Ectoaberturas de tipo colpo, terminales, con extremos redondeados y divididas en tres lagunas por dos pequeñas crestas de sexina; mesoaberturas alargadas en sentido meridiano, de  $4-8 \times 6-10 \mu\text{m}$ ; endoaberturas lalongadas con o sin constricción, con extremos redondeados o agudos, de  $4-7 \times 5-8 \mu\text{m}$  (Figs. 2 y 6). Membrana apertural psilado-finamente escábrida (Fig. 11). La exina, de  $(3,5)4-6 \mu\text{m}$  de grosor, presenta la sexina hasta dos veces más gruesa que la nexina; téctum parcial e

infratécum columelado. Apocolpia de 12–18  $\mu\text{m}$  de lado, en la que aparecen tres prelagunas de diferente nivel de desarrollo incluso dentro de una misma población (desarrolladas–muy desarrolladas) (Figs. 5, 7–11). Sobre la apocolpia y las crestas aparecen espinas (Figs. 6–11), de 1.5–3  $\mu\text{m}$  de altura. La ornamentación es microrreticulada, aunque la superficie de las espinas aparece psilada, excepto en la base que se encuentra perforada (Figs. 6–11).



Gráfica 3.– Distribución de frecuencia (F) del eje ecuatorial (E) en *R. gaditana* (SEV 1256765).

## DISCUSIÓN

Del estudio polínico de los representantes peninsulares de *Reichardia* se desprende que es un género estenopolínico. Tan sólo cabe resaltar la gran variabilidad observada en el tamaño de los ejes, llegándose incluso a separar, como se ha comentado en los resultados, dos tamaños en una de las poblaciones de *R. gaditana*, y de las prelagunas, incluso dentro de un mismo individuo o población, por lo que no es posible, la separación de grupos atendiendo a estos caracteres.

El polimorfismo polínico observado se manifiesta en la presencia de polen con distinto número de abertura en *R. x baetica* y *R. intermedia*, y en *R. gaditana* además por la presencia de dos clases de tamaños en una de sus poblaciones.

Entre los escasos estudios que consideran algunas de las especies de *Reichardia* Roth. tan sólo se ha podido disponer de los realizados por Gallego y cols. (1980) y Díez (1987). Gallego y cols. (l.c.) analizaron el polen de ocho especies, entre las que se incluyen los representantes peninsulares: *R. gaditana*, *R. intermedia*, *R. picroides* y *R. tingitana*. Tanto la morfología como el tamaño del polen indicados se corresponden con lo observado en este trabajo. Por el contrario, consideraron auténticas las lagunas de la apocolpia, coincidiendo con otros autores (Pausinger 1951 sec. Saad, 1960; Saad, 1961; Pons y Boulos, 1972; Blackmore, 1984), y describieron las lagunas (incluidas las polares) carentes de tectum. Díez (l.c.) estudió todos los representantes del género en Andalucía Occidental, con excepción del híbrido *R. x baetica*, y los incluyó en el tipo *Crepis capillaris*. Sus resultados coinciden con los de este trabajo, a excepción de que describió la apocolpia maciza sin prelagunas.

TAXÓN	P	E	P/E	Exina	Espinas	Amplitud del casquete	Prelagunas	NA (%)		
								3	4	
<i>R. tingitana</i> (L.) Roth	24 – 30 (27,7 ± 1,5)	29 – 35 (31,2 ± 1,3)	0,8 – 1 (0,9 ± 0,03)	4 – 5	2,5 – 3	12 – 16 (14,1 ± 1,2)	Desarrolladas – muy desarrolladas	100	0	
<i>R. gaditana</i> (Willk.) Samp.	(A)	23 – 29 (25,5 ± 1,7)	27 – 31 (29,1 ± 1)	0,8 – 1 (0,9 ± 0,04)	4 – 6	2,5 – 3	13 – 18 (15,9 ± 1,6)	Desarrolladas – muy desarrolladas	86 – 100	0 – 14
	(B)	29 – 34 (31,3 ± 1,7)	32 – 37 (34,5 ± 1,5)	0,8 – 1 (0,9 ± 0,03)						
<i>R. intermedia</i> (Schultz Bip.) Samp.	23 – 31 (28,1 ± 2,1)	28 – 36 (30,7 ± 2)	0,8 – 1 (0,9 ± 0,04)	(3,5) 4,5 – 5,5	2,5 – 3	12 – 15 (13,7 ± 0,9)	Desarrolladas – muy desarrolladas	81 – 100	0 – 19	
<i>R. picroides</i> (L.) Roth	24 – 32 (28,1 ± 1,7)	29 – 34 (31,7 ± 1,4)	0,8 ± 1 (0,9 ± 0,03)	4,5 – 5,5	2,5 – 3	13 – 16 (15,1 ± 1,3)	Desarrolladas – muy desarrolladas	100	0	
<i>R. x baetica</i> Gallego & Talavera	20 – 28 (24,9 ± 2,3)	23 – 32 (28,7 ± 1,9)	0,8 – 1 (0,9 ± 0,01)	(3,5) 4 – 6	1,5 – 2,5	12 – 15 (13,1 ± 0,8)	Desarrolladas – muy desarrolladas	72 – 74	26 – 28	

Tabla 5.– Caracteres diferenciales del polen de las especies de *Reichardia*. P (eje polar), E (diámetro ecuatorial), NA (número de aberturas). Todos los valores se expresan en micrómetros ( $\mu\text{m}$ ).



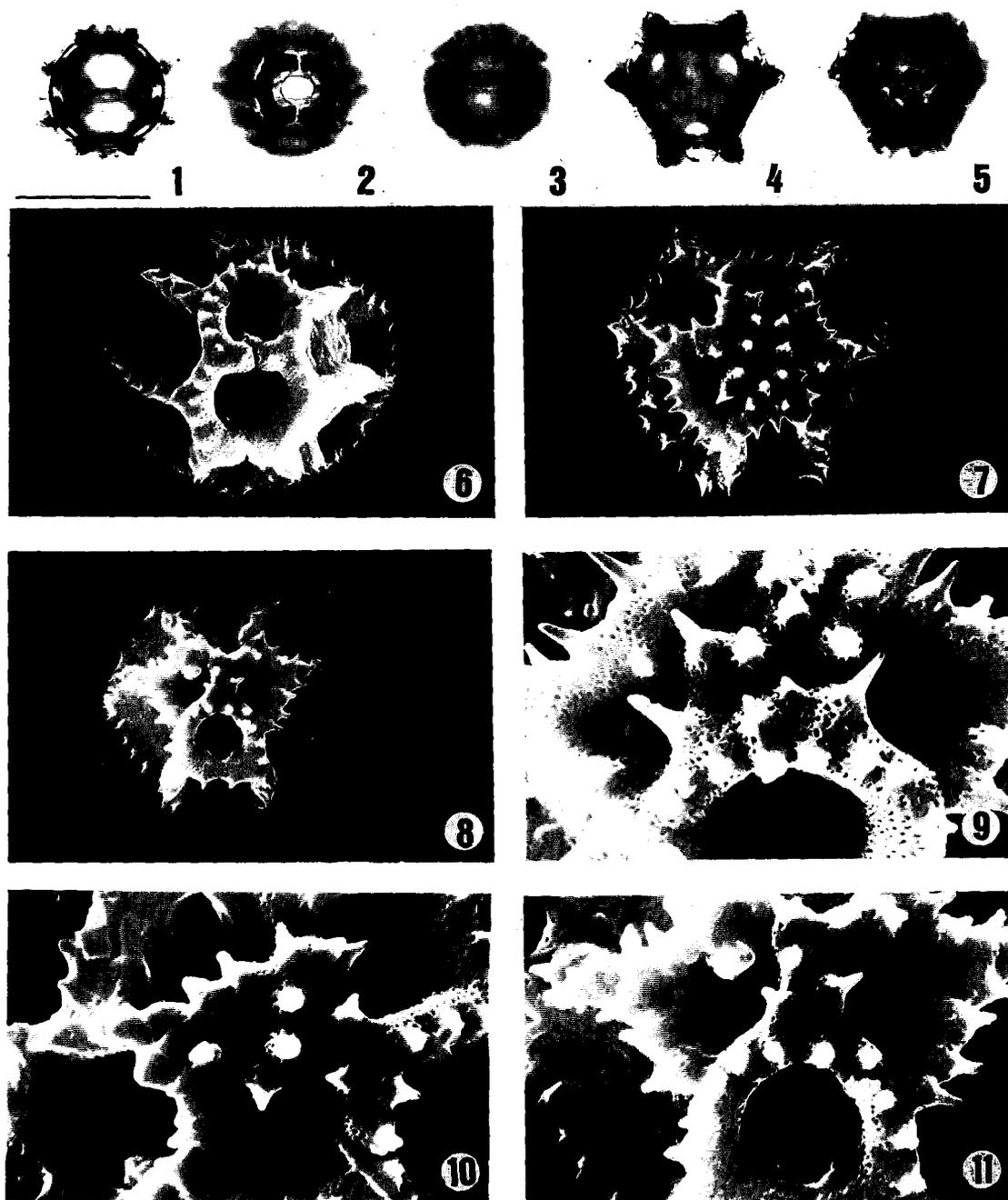


Lámina VIII. *Reichardia*. Figs. 1-5, 8 y 11, *R. tingitana*. Figs. 6, 7 y 9, *R. gaditana*. Fig. 10, *R. picroides* (1) v.e. en c.o.m. (2) v.e. mostrando la abertura. (3) v.e. mostrando la cresta ecuatorial y las lagunas paraporiales. (4) v.p. en c.o.e. (5) v.p. mostrando la apocolpia con prelagunas muy desarrolladas. (6) v.e. mostrando la abertura. (7) v.p. mostrando la apocolpia con prelagunas desarrolladas. (8) v.p. mostrando la apocolpia con prelagunas muy desarrolladas. (9-10) detalles de la apocolpia con prelagunas desarrolladas. (11) detalle de la apocolpia con prelagunas muy desarrolladas. Escala: Figs. 1-5, 30  $\mu\text{m}$ ; Figs. 6-8, 17  $\mu\text{m}$ ; Figs. 9-11, 7  $\mu\text{m}$ .

## **DISCUSIÓN GENERAL**

El estudio llevado a cabo en este trabajo confirma el carácter estenopolínico del grupo, ya indicado por otros autores para algunos de sus géneros (Saad, 1961; Pons y Boulos, 1972; Gallego y cols., 1980; Mateu-Andrés, 1987, etc.).

En los ocho géneros estudiados básicamente el polen es 3-zonocolporado, con un sistema apertural tripartito y equinolofado, con 15 lagunas: 3 porales, 6 abporales y 6 paraporales, con cresta ecuatorial y sin lagunas polares; isopolar, radiosimétrico, ligeramente breviaxo o equiaxo, de tamaño mediano, circular en v. e. y c. o. m. y hexagonal en v. p. y c. o. e.; con exina gruesa, infratéctum columelado y téctum microrreticulado. Por tanto, y en contra de la tendencia general en Espermatofitas (Wodehouse, 1935; Valdés y Díez, 1990) no es posible la identificación de los distintos géneros por su morfología polínica.

En cambio, algunas diferencias en el tamaño del polen, la longitud de las espinas, la amplitud de la apocolpia y la presencia o ausencia de prelagunas polares, permiten separar seis grupos de especies:

**Grupo I.** Incluye las especies de *Cicerbita* y *Prenanthes*. Se caracteriza por su amplia apocolpia: (10)11-18(19) ( $X \geq 11,4$ )  $\mu\text{m}$  carente de prelagunas polares y presentar las mayores dimensiones de los ejes:  $P \times E = 28-45$  ( $X \geq 35,1$ )  $\times 32-47$  ( $X \geq 38,8$ )  $\mu\text{m}$ , y las espinas: 3-6  $\mu\text{m}$  de altura.



**Grupo II.** Incluye las dos subespecies de *Lactuca perennis*. La apocolpia, más reducida que en el grupo anterior: (8)10–14(15) ( $X \leq 11,8$ )  $\mu\text{m}$ , también carece de prelagunas. El tamaño de los ejes es también algo menor: P x E=25–40 ( $X \geq 29$ ) x 27–46 ( $X \geq 33,1$ )  $\mu\text{m}$ , así como las espinas: 2–3  $\mu\text{m}$  de altura.

**Grupo III.** Incluye las restantes especies de *Lactuca*, excepto *L. viminea*, y *Mycelis muralis*. La apocolpia, más reducida que en los grupos anteriores: 5–11 ( $X \geq 5,9$ )  $\mu\text{m}$  también carece de prelagunas. El tamaño de los ejes es algo más reducido: P x E=22–36 ( $X \leq 29,8$ ) x 24–40 ( $X \leq 32,7$ )  $\mu\text{m}$ , y las espinas miden 2–2,5  $\mu\text{m}$  de altura.

**Grupo IV.** Incluye las tres subespecies de *L. viminea*. Presenta la apocolpia más reducida: 3–5,5(6) ( $X \leq 4,5$ )  $\mu\text{m}$  y también carece de prelagunas. El tamaño de los ejes es similar al grupo anterior: P x E=21–34 ( $X \leq 29,3$ ) x 25–36 ( $X \leq 31,4$ )  $\mu\text{m}$ , y las espinas miden 1–2,5  $\mu\text{m}$  de altura.

**Grupo V.** Incluye todas las especies de *Launaea*. Se caracteriza por su amplia apocolpia: 11–19(20) ( $X \geq 13,7$ )  $\mu\text{m}$ , semejante a la del grupo I, pero en todas las poblaciones se encuentran granos de polen con prelagunas poco desarrolladas y granos de polen sin prelagunas. El tamaño de los ejes es similar al del grupo III: P x E=25–34 ( $X \geq 28,2$ ) x 25–38 ( $X \geq 31,3$ )  $\mu\text{m}$  y las espinas miden 1,5–3  $\mu\text{m}$  de altura.

**Grupo VI.** Incluye todas las especies de los géneros *Sonchus*, *Reichardia* y *Aetheorhiza*. Al igual que los grupos I y V presenta amplia apocolpia: (11)12–18 ( $X \geq 13,5$ )  $\mu\text{m}$ , pero con prelagunas desarrolladas o muy desarrolladas. El tamaño de los ejes es muy variable: P x E=19–36 ( $X \geq 24,5$ ) x 23–42 ( $X \leq 28,4$ )  $\mu\text{m}$ , al igual que las espinas: 1–3,5  $\mu\text{m}$  de altura.

En los seis grupos mencionados se pueden establecer dos líneas diferentes:

### Línea A (Esquema 3)

Caracterizada por una apocolpia más o menos amplia en la que nunca aparecen prelagunas polares. Esta incluye los grupos I-IV, y por tanto los géneros *Prenanthes*, *Cicerbita*, *Lactuca* y *Mycelis*, integrados en la línea evolutiva *Prenanthes-Lactuca* (Stebbins, 1953; Vuilleumier, 1973; Feráková, 1977). Dentro de ella, *Prenanthes* es considerado el género más primitivo por presentar cipselas columnares, cilíndricas o ligeramente comprimidas y con el ápice truncado. Su polen es el de mayor tamaño, presentando las espinas más largas y la apocolpia de mayor amplitud.

Un polen similar presenta el género *Cicerbita*, si bien, *C. alpina* comparte la amplitud de la apocolpia con los taxones de *Lactuca* incluidos en el grupo II. Este género, intermedio entre *Prenanthes* y *Lactuca* muestra cipselas de oblongas a elípticas en las que se puede apreciar la tendencia general del grupo hacia la compresión del fruto y adquisición de un pico.

*Lactuca* es el género más diversificado y extendido, con algunos representantes que se comportan como especies invasoras, mostrando todos sus taxones cipselas comprimidas y un pico muy marcado. En este género y en *Mycelis* es donde se han encontrado los granos de polen de menor tamaño, espinas más cortas y apocolpia más reducida, pudiendo separarse sus representantes en tres grupos en función de estos caracteres. *Mycelis* es un género monoespecífico de categoría taxonómica discutida; morfológicamente muy similar a *Lactuca*, se diferencia por la disposición de las brácteas del involucre en dos filas.

A pesar de las diferencias observadas entre los taxones incluidos en esta línea podemos afirmar que reúne un grupo de géneros estrechamente relacionados tal y como indicó Stebbins (1953). Además, los resultados obtenidos apoyan la consideración de *Prenanthes* como género más primitivo del que probablemente surgió *Cicerbita*, y el carácter más evolucionado de los géneros *Mycelis* y *Lactuca*.

#### Línea B (Esquema 4)

Se caracteriza por presentar una apocolpia siempre amplia en la que aparecen tres prelagunas polares de diferente nivel de desarrollo. Esta incluye los grupos V y VI, y por tanto los géneros *Launaea*, *Sonchus*, *Aetheorhiza* y *Reichardia*. Excepcionalmente en las muestras de *Launaea* se han observado granos carentes de prelagunas, si bien la presencia de polen con prelagunas es constante en todas las poblaciones.

Los representantes de esta línea muestran gran homogeneidad en cuanto a caracteres polínicos, constituyendo las prelagunas polares el rasgo de mayor variabilidad. Son varios los antecedentes del uso de este carácter para separar los representantes del género *Sonchus* (Pausinger, 1951 sec. Saad, 1961; Saad, 1961; Pons y Boulos, 1972); sin embargo, la enorme variabilidad observada, junto con el hecho de que no se puedan considerar auténticas lagunas, permite suponer que se trata de un carácter no fijado genéticamente y, por lo tanto, de escasa validez taxonómica tal y como indicó Blackmore (1984).

Estos géneros se incluyen en la línea evolutiva *Launaea-Sonchus* propuesta por Stebbins (1953). *Launaea*, considerado el género más primitivo, se reconoce por presentar brácteas involucrales con margen escarioso y dispuestas en un número indeterminado de filas, y por sus frutos homomórficos

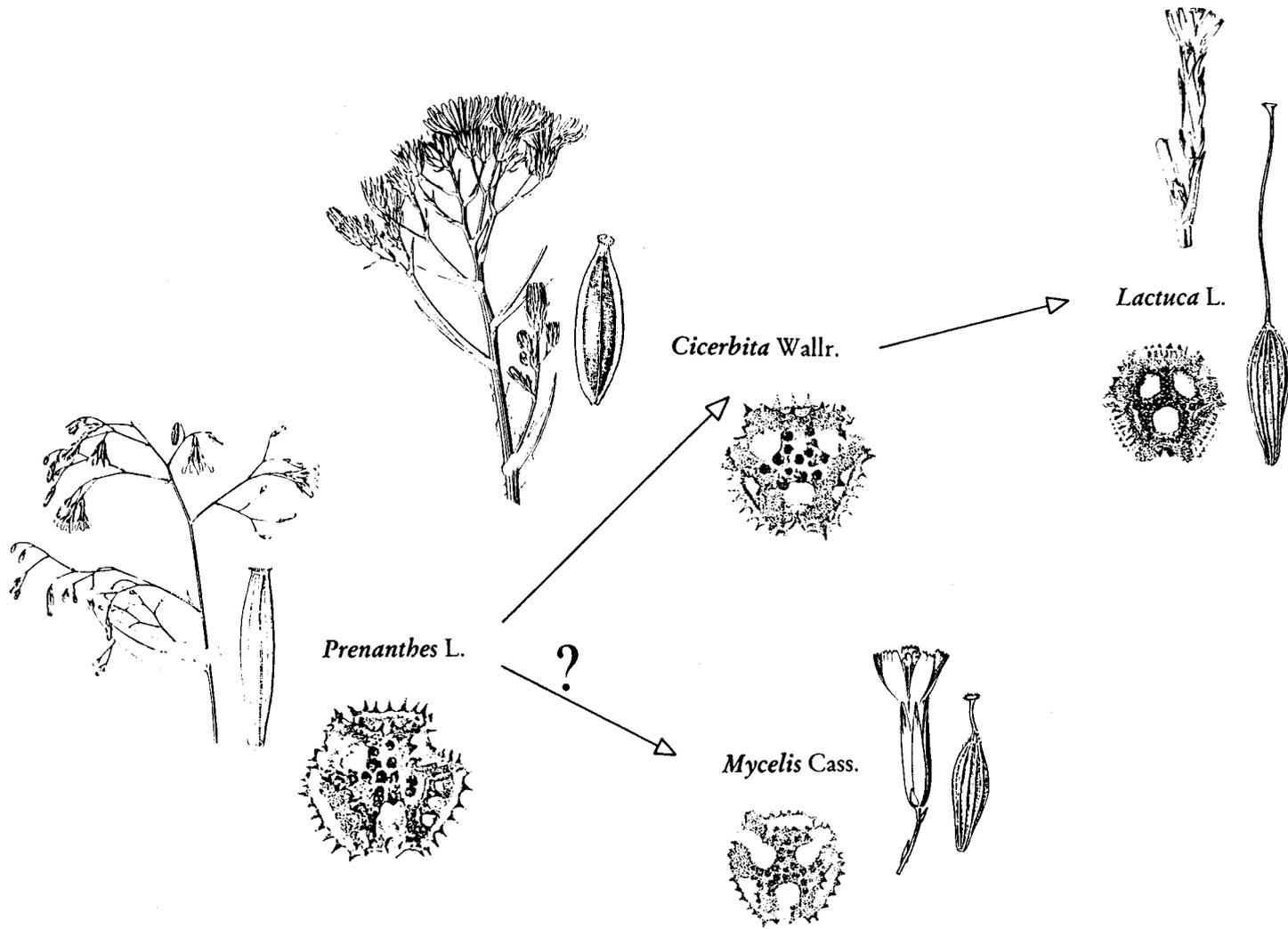
casi siempre columnares. Es en este género donde se ha encontrado el polen con prelagunas menos desarrolladas.

El género *Sonchus*, posiblemente originado a partir de *Launaea* (Saad, 1961; Boulos, 1974a), se caracteriza dentro de la línea por presentar aquenios comprimidos. De acuerdo con Saad (1961) las formas más primitivas del género, correspondientes al subgénero *Origosonchus* Boulos, muestran características polínicas muy semejantes a *Launaea*. Los representantes aquí estudiados se incluyen en el subgénero *Sonchus*, el más evolucionado del género, que presentan un polen con prelagunas más desarrolladas que en *Launaea*.

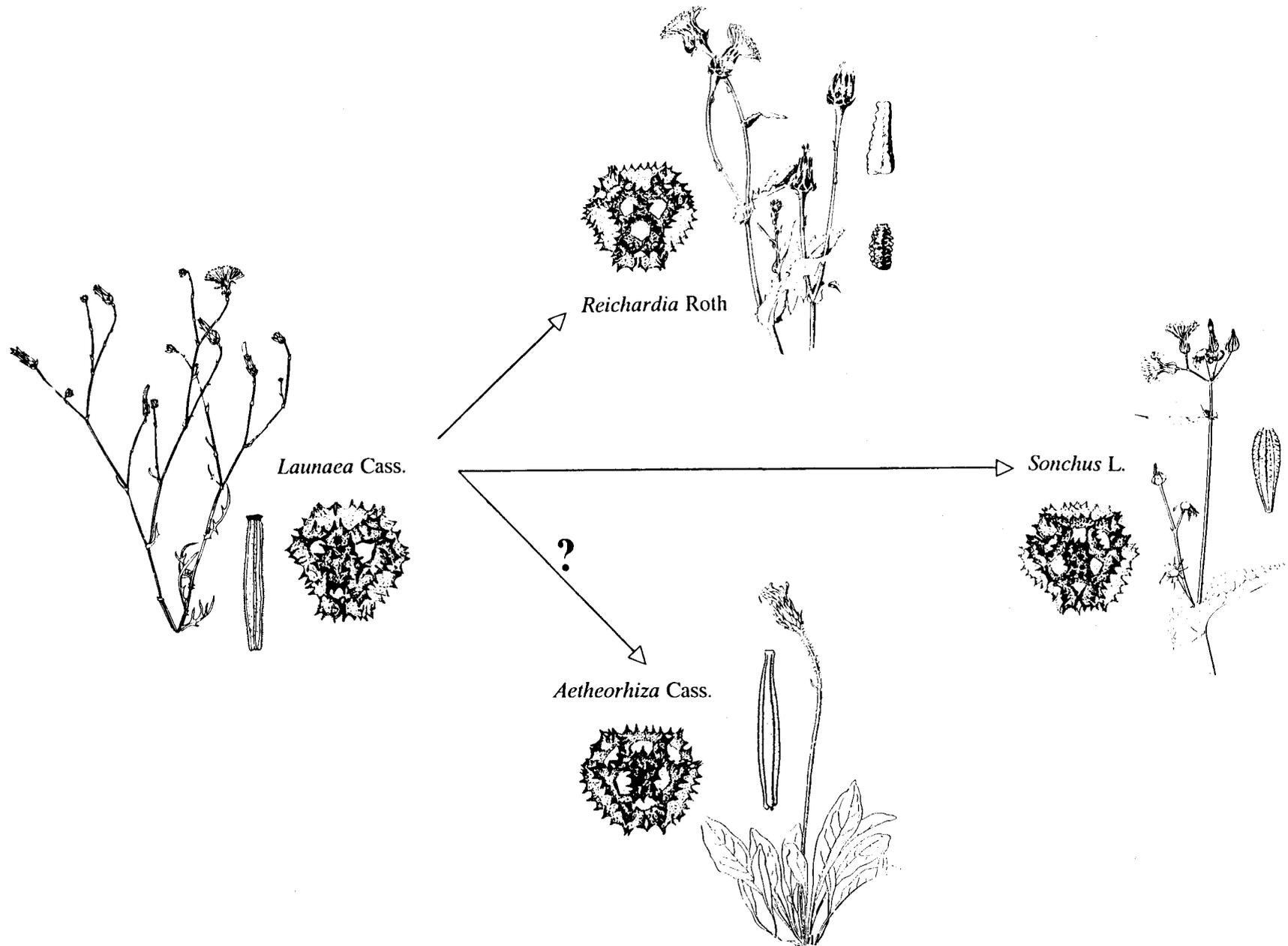
El género *Reichardia* muestra caracteres que lo relacionan estrechamente con *Launaea*, del que parece proceder (Gallego y cols., 1980). En todas las poblaciones analizadas se ha observado una gran variabilidad de tamaño y nivel de desarrollo de las prelagunas, resultando muy similar al de *Sonchus* al presentar las prelagunas desarrolladas o muy desarrolladas.

*Aetheorhiza* en cambio presenta caracteres morfológicos intermedios entre *Launaea* (cipselas, corola y vilanos) y *Sonchus* (envuelta y complemento cromosómico) por lo que su origen resulta más impreciso (Babcock y cols., 1937). Su polen muestra mayor similitud con el de *Sonchus* al presentar prelagunas del mismo nivel de desarrollo.

Los resultados obtenidos, además de confirmar que se trata de un grupo de géneros estrechamente relacionados, tal y como indicó Stebbins (1953), también apoyan la consideración de *Launaea* como grupo más primitivo, del que han surgido *Sonchus* y *Reichardia*. No permiten, sin embargo, establecer ninguna hipótesis sólida sobre la posición de *Aetheorhiza* en el grupo.



Esquema 3.- Esquema evolutivo de la línea *Prenanthes-Lactuca* según Stebbins (1953), en el que se muestra además la evolución del polen.



Esquema 4.- Esquema evolutivo de la línea *Launaea*-*Sonchus* según Stebbins (1953), en el que se muestra además la evolución del polen.

Se observa que en la evolución del polen de ambas líneas evolutivas se produce un incremento de la superficie lagunar efectiva, aunque de forma diferente. En ambas, los representantes más primitivos, *Prenanthes* y *Launaea*, muestran apocolpia similar, de gran amplitud y prácticamente maciza, pero mientras que en el grupo *Prenanthes-Lactuca* se observa la reducción progresiva de la apocolpia, en *Launaea-Sonchus* se produce por la aparición de prelagunas en la misma. Esta tendencia hacia el aumento de la superficie lagunar ha sido anteriormente observada para las Lactuceas en general (Pausinger, 1951 sec. Saad, 1961; Tomb, 1975, Blackmore, 1982a, 1982b, 1984) o alguno de sus taxones (Saad, 1961).

Algunos autores (Blackmore, 1982a; Blackmore, 1982b; Blackmore y Barnes, 1986) encontraron para las Lactuceas una fuerte correlación entre el aumento de la superficie lagunar y el desarrollo de elaboradas formas de la función harmomegática, siendo ésta especialmente significativa cuando las lagunas son extensas y las aberturas están inmovilizadas por puentes ecuatoriales. Esto representa niveles de adaptación variables a las condiciones xéricas o de escasa disponibilidad hídrica. La adaptación en el polen equinolofado con puentes ecuatoriales, como el presente caso, sería máxima en los casos en que la apocolpia se reduce a la intersección de las crestas. De esta forma, mientras que la variación de amplitud de la apocolpia en las especies incluidas en la línea A se puede relacionar con los hábitats que ocupan, en el caso de la línea B no, llegando incluso a ser contradictoria en algunos casos. Los representantes menos evolucionados de la línea *Prenanthes-Lactuca* pertenecientes a los géneros *Prenanthes* y *Cicerbita*, que ocupan herbazales y bosques de altitud con clima frío y corto período de crecimiento estival en el que el agua no suele ser factor limitante, muestran apocolpias de gran amplitud. El género *Lactuca*, que incluye los taxones más evolucionados del grupo (Stebbins, 1953; Stebbins y cols., 1953; Mejías, 1993), se ha extendido en la región Mediterránea desde zonas montañosas a áreas de menor altitud, manteniendo el período de desarrollo estival y colonizando áreas más cálidas con un ciclo

estacional más prolongado pero de menor disponibilidad de agua. Dentro de este último caso podemos citar a *L. serriola* y *L. saligna* que pueden encontrarse incluso colonizando suelos salobres y que presentan una apocolpia bastante más reducida. Por el contrario, en la línea *Launaea-Sonchus* los representantes más primitivos, incluidos en el género *Launaea*, que ocupan hábitats más áridos y a los que correspondería una función harmomegática efectiva muestran, sin embargo, apocolpias de gran amplitud con prelagunas muy poco desarrolladas; en cambio, representantes como *S. maritimus* y *S. aquatilis* que habitan en lugares húmedos presentan prelagunas desarrolladas. Hay que indicar, no obstante, que *Launaea* no incluye especies de marcada capacidad competitiva. De acuerdo con lo expuesto, parece claro que las diferencias encontradas en la arquitectura del grano de polen corresponden a procesos generales de evolución de la función harmomegática dentro de las líneas, que no dependen de las características de vida de cada especie.

En cuanto al tamaño, en la línea *Prenanthes-Lactuca* se observa una disminución efectiva de la longitud de los ejes con la evolución del grupo. Tendencias similares han sido observadas en Boraginaceae (Díez, 1981), Saruraceae y Piperaceae (Walker y Doyle, 1975; Walker, 1976), e incluso en Lactuceae (Tomb, 1975 ; Wagenitz, 1976 sec. El-Ghazali, 1980), aunque también se han descrito casos en sentido contrario, como en Ambrosieae (Wodehouse, 1935), Annonaceae (Walker y Doyle, 1975) o *Sonchus* (Pausinger, 1951 sec. Saad, 1961; Saad, 1961).

En algunos grupos, las diferencias interespecíficas de tamaño se han relacionado con características del sistema sexual (Müller, 1979; Cruden y Lyon, 1985) o con condicionamientos climáticos y/o geográficos (Lobreau-Callen, 1975); y en el presente caso se observa un menor tamaño en el polen de los representantes de áreas más cálidas con importante incidencia de autofecundación. En cuanto a la variabilidad intraespecífica, este carácter en Angiospermas parece depender de diversos factores del medio físico, como la

nutrición mineral y/o la disponibilidad de agua (Schoch–Bodmer, 1940; Walker y Doyle, 1975; Walker, 1976; Müller, 1979; Ojeda y Díez, 1992) y las características climáticas (Lobreau–Callen, 1975).

La variación de la longitud de las espinas entre taxones de la línea A no parece presentar ninguna explicación. Algunos autores han observado también la misma tendencia evolutiva para las Lactuceas en general (Tomb, 1975; Wagenitz, 1976 sec. El–Ghazali, 1980) o alguno de sus taxones (Saad, 1961), sin embargo, no se ha encontrado en la bibliografía consultada ninguna hipótesis que trate de explicar tales diferencias.

De esta forma las tendencias observadas en la evolución de ambas líneas se pueden resumir en tres en el caso de *Prenanthes–Lactuca*: disminución del tamaño de los ejes, longitud de las espinas y amplitud de la apocolpia, y en una en el de *Launaea–Sonchus*, al apreciarse sólo un aumento de la superficie lagunar efectiva. Dos de estas tendencias evolutivas fueron puestas de manifiesto para el polen de la tribu en general por Tomb (1975) y posteriormente por Wagenitz (1976 sec. El–Ghazali, 1980), quienes encontraron una disminución del tamaño de los ejes y de la longitud de las espinas. Anteriormente, Pausinger (1951 sec. Saad, 1961) había observado una progresiva desaparición de la zona polar aumentando, de esta forma, la superficie lagunar en la evolución de la tribu; además, encontró que se producía una disminución de la longitud de las espinas y un aumento del tamaño, si bien esto último contradice lo observado en el presente trabajo. Saad (1961) mostró para *Sonchus* las mismas tendencias que Pausinger (l.c.).

El polimorfismo encontrado en algunas especies de *Sonchus* (*S. oleraceus*, *S. microcephalus* y *S. pustulatus*) y *Reichardia* (*R. x baetica*, *R. intermedia* y *R. gaditana*), que presentan polen 3- y 4-zonocolporado y/o dos tamaños diferentes, puede estar, en general, relacionado con el origen de estos taxones. Así, *S. oleraceus* parece ser un anfiploide derivado a partir de *S. tenerrimus* y *S. asper* que presenta caracteres morfológicos intermedios entre sus supuestos parentales. *S. microcephalus* es una especie recientemente descrita (Mejías, 1990) relacionada con *S. oleraceus*, probablemente surgida a partir de ella (Mejías y Díez, 1993). *R. baetica* es una especie híbrida entre *R. intermedia* y *R. gaditana*. *R. intermedia* parece sufrir fenómenos de hibridación introgresiva con *R. tingitana*. En *S. pustulatus* y *R. gaditana* no se ha descrito ningún fenómeno de este tipo.

Los estudios polínicos en híbridos son escasos, tanto los originados por hibridación natural (Van Campo y Gausson, 1948; Srivastava y cols., 1977; Mejías y Díez, 1993), como por hibridación artificial (Olsson, 1974; Byatt y cols., 1977; Srivastava, 1978; Sörensen, 1989). Aunque en general se ha propuesto que la poliploidía podría afectar a la morfología del polen, tal y como parece ocurrir en *S. oleraceus*, *S. microcephalus*, *R. x baetica* y *R. intermedia*, no siempre implica la coexistencia de diferentes tipos de polen (Bidault, 1964; Nair y Sharma, 1967; Dajoz y cols., 1995). Tal es el caso de *S. x novocastellanus* una especie híbrida entre *S. crassifolius* y *S. maritimus* cuyo polen no muestra ningún tipo de polimorfismo.

La presencia de dos clases de tamaño en una de las poblaciones de *R. gaditana* y en *S. pustulatus* no parece tener ninguna relación con fenómenos de hibridación. Hay que destacar, sin embargo, que en todas las poblaciones estudiadas de *Reichardia* se ha observado una enorme variabilidad de tamaños, pudiendo ser, de este modo, una coincidencia el que en una de las poblaciones haya sido posible separar clases morfológicas de acuerdo con el tamaño.

Por otro lado, son varios los antecedentes que se tienen de estudios realizados con algunos de los taxones de este trabajo en los cuales también se usa la forma de la apocolpia para establecer tipos o grupos. De esta forma, Pausinger (1961 sec. Saad, 1961) distinguió el subtipo *Sonchus* dentro del grupo *Leontodon* por presentar lagunas polares. Blackmore (1984), dentro del polen equinolofado con cresta ecuatorial y ectoabertura dividida en tres lagunas, separó aquél que además presentaba lagunas polares (correspondiente a la línea B de este trabajo), tipo *S. oleraceus*, en el que incluyó los representantes de *Sonchus* y *Aetheorhiza bulbosa*, de aquél que no las presentaba (correspondiente a la línea A de este trabajo), en el que incluyó los representantes de *Cicerbita*, *Mycelis* y *Lactuca*. Dentro de este último caso estableció dos tipos en función del tamaño del área polar, *Lactuca sativa* (similar al grupo III) y *Cichorium intybus*, en el que distinguió, de nuevo en función de la amplitud de la apocolpia, dos grupos: *C. intybus* (similar al grupo II) y *Taraxacum officinalis* (similar al grupo I). Recientemente, Chanda y Pal (1990), usando los mismos caracteres que Blackmore (1984), distinguieron dentro del polen equinolofado con cresta ecuatorial y colpo dividido en tres lagunas, dos grandes grupos: los que además presentan lagunas polares, tipo *Sonchus asper* (correspondiente a la línea B de este trabajo), donde incluyeron los representantes de *Sonchus* y *Launaea*, y los que no las presentan (correspondiente a la línea A del mismo). Dentro de este último caso separaron dos tipos en función del tamaño del área polar: *Prenanthes alata* (área polar pequeña), con algunos de los representantes de *Prenanthes* que estudiaron, y *Cichorium intybus* (área polar mayor), con tres subtipos según el tamaño del área polar y de los ejes: subtipo *Lactuca polycephala* (polen de menor tamaño), con algunas especies de *Lactuca*, subtipo *C. intybus* (polen de tamaño mayor y área polar pequeña), con otras especies de *Lactuca*, y subtipo *Taraxacum officinale* (polen de tamaño y área polar mayores) con el resto de las especies de *Lactuca* y *Prenanthes*.

Pero, como se menciona en el apartado de resultados de cada género, el polen de los taxones estudiados ha sido incluido por otros autores en otros

grupos o tipos, además de los anteriormente citados, en función de otros criterios. Así por ejemplo Wodehouse (1935) incluyó los representantes de *Prenanthes*, *Lactuca* y *Sonchus* en el tipo *Taraxacum* caracterizado por presentar 15 lagunas (3 porales, 6 abporales y 6 paraporales) y una cresta ecuatorial. Askerova (1970 sec. Feráková, 1977), en cambio incluyó las especies de *Lactuca* en el tipo Lactucineae. Posteriormente, Díez (1987) estudió el polen de los representantes de *Mycelis*, *Lactuca*, *Sonchus*, *Aetheorhiza* y *Reichardia* en Andalucía Occidental y estableció dos grandes tipos: tipo *Lactuca serriola*, en el que incluyó los representantes de *Mycelis* y *Lactuca*, y el tipo *Crepis capillaris* en el que incluyó los representantes de *Sonchus*, *Aetheorhiza* y *Reichardia*.

De lo anteriormente expuesto se deduce la enorme complejidad que conlleva el hecho de que un mismo taxón haya sido asignado a diferentes tipos o grupos por los distintos autores. Por ello, sería deseable establecer un sistema de nomenclatura que fijara prioridades de tipos y acabara con la confusión.

## **CONCLUSIONES**

1. El estudio llevado a cabo en este trabajo ha permitido, en primer lugar, confirmar el carácter estenopolínico del grupo.
2. El polen de todos los géneros responden a un modelo común resultando imposible la identificación de los mismos por su morfología polínica. Sin embargo, algunas diferencias en el tamaño del polen, longitud de las espinas, amplitud de la apocolpia y presencia o ausencia de prelagunas permiten establecer seis grupos.
3. La amplitud de la apocolpia permite separar el polen de *C. alpina* y *C. plumieri*.
4. El polen del género *Lactuca* es el que muestra mayor variabilidad, pudiéndose establecer tres grupos que ponen de manifiesto cierto interés taxonómico, justificándose la separación de la sección *Phoenixopus*. También revelan que los representantes de *L. perennis* forman un grupo bien diferenciado dentro de la sección *Lactuca*, con gran afinidad a *C. alpina*.
5. En los seis grupos separados se establecen dos líneas diferentes: línea A, con polen carente de prelagunas polares, y línea B, con polen que muestra prelagunas polares.
6. Estas líneas coinciden con las propuestas por Stebbins (1953): línea A con *Prenanthes-Lactuca*, y línea B con *Launaea-Sonchus*. De esta forma el estudio

polínico apoya la separación de las mismas, así como la evolución indicada dentro de cada una de ellas, al mismo tiempo que revelan la afinidad de los géneros que las integran.

7. En la evolución del polen de ambas líneas evolutivas se produce un aumento de la superficie lagunar efectiva, aunque se manifiesta de forma diferente: en la línea *Prenanthes-Lactuca* con una reducción de la apocolpia, y en la línea *Launaea-Sonchus* con la aparición de prelagunas polares.

8. Mientras que en la línea A la correlación entre el aumento de la superficie lagunar y el desarrollo de la función harmomegática parece funcionar mejor, observándose una relación directa entre la amplitud de la apocolpia y los hábitats que ocupan las especies, en la línea B no se observa dicha relación, llegando incluso a ser contradictoria en algunos casos.

9. En la línea A se produce además una disminución del tamaño del polen y longitud de las espinas con la evolución.

10. Se han observado en algunos representantes de la línea B polen 3- y 4-zonocolporado y/o dos clases de tamaños. Este polimorfismo se puede relacionar con el carácter híbrido de las especies *S. oleraceus*, *S. microcephalus* y *R. baetica*, o con fenómenos de hibridación introgresiva en *R. intermedia*; no se puede relacionar con fenómenos de este tipo en *S. pustulatus* y *R. gaditana*.

11. En contra de la tendencia general, y a diferencia de los taxones comentados anteriormente, el híbrido *S. x novocastellanus* no muestra ningún tipo de polimorfismo.

12. Los taxones considerados en este trabajo han sido incluidos en diferentes tipos o grupos polínicos según los criterios utilizados por los distintos autores.

La complejidad que deriva de ello hace pensar en la necesidad de que se establezca un sistema de nomenclatura polínica que fije prioridades de tipos.

## **BIBLIOGRAFÍA**

- Arcangeli, G. (1882) *Compendio della flora italiana*. E. Loescher, Torino.
- Babcock, E. B. y G. L. Stebbins. (1943) Systematics studies in the Cichorieae. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 18: 227–240.
- Babcock, E. B., G. L. Stebbins y J. A. Jenkins (1937) Chromosomes and phylogeny in some genera of the Crepidinae. *Cytologia, Tokio*, Fujii Jub, vol.: 188–210.
- Bentham, G. (1873) Compositae. En Bentham, G. y J. D. Hooker (eds.): *Genera Plantarum* 2. Lovell Reeve y Co., Williams y Norgate. London. pp: 163–533.
- Bidault, M. (1964) Relations entre la polyploidie, les longueurs des grains pollen chez quelques types de *Festuca ovina* L. s.l. *Bull. Soc. Bot. France*, 111: 11–119.
- Bir, S. S. y M. Sidhu (1980) Cyto-palynological studies on weed flora of cultivable lands of Patiala Distric (Punjab). *J. Palynol.*, 16(1,2): 85–105.
- Blackmore, S. (1981) Palynology and intergeneric relationship in sutribe Hyoseridinae (Compositae: Lactuceae). *Bot. J. Linn. Soc.*, 82: 1–13.
- Blackmore, S. (1982a) A functional interpretation of (Compositae) pollen. *Pl. Syst. Evol.*, 141: 153–168.
- Blackmore, S. (1982b) The apertures of Lactuceae (Compositae) pollen. *Pollen et spores*, 24(3–4): 453–462.

- Blackmore, S. (1982c) Palynology of subtribe Scorzonnerinae (Compositae: Lactuceae) and its taxonomic significance. *Grana*, 21: 149–160.
- Blackmore, S. (1984) Compositae–Lactuceae. En Punt, W. y G. C. S. Clarke (eds.); *The Northwest European Pollen Flora* 4. Elsevier. pp: 45–86.
- Blackmore, S. y S. H. Barnes (1986) Harmomegathic mechanisms in pollen grains. En Blackmore, S. y I. K. Ferguson (eds.): *Pollen and spores: form and function*. *Linn. Soc. Symp. ser.*, 12: 137–149. Academic Press. London.
- Boulos, L. (1972) Révision systématique du genre *Sonchus* s.l. I. Introduction et classification. *Bot. Not.*, 125: 287–305.
- Boulos, L. (1973) Révision systématique du genre *Sonchus* s.l. IV. Sous-genre 1. *Sonchus*. *Bot. Not.*, 126: 155–196.
- Boulos, L. (1974a) Révision systématique du genre *Sonchus* s.l. V. Sous-genre 2. *Dendrosonchus*. *Bot. Not.*, 127: 7–37.
- Boulos, L. (1974b) Révision systématique du genre *Sonchus* s.l. VI. Sous-genre 3. *Origosonchus*. Genres *Embergeria*, *Babcockia* et *Taeckholmia*. *Species exclusae et dubiae*. *Index. Bot. Not.*, 127: 402–451.
- Bremer, K., R. K. Jansen, P. O. Karis, M. Källersjö, S. C. Keeley, K. –J. Kim, H. J. Michaels, J. D. Palmer y R. S. Wallace (1992) A review of the phylogeny and classification of the Asteraceae. *Nord. J. Bot.*, 12: 141–148.
- Brooks, J. y G. Shaw (1978) Sporopollenin: a review of its chemistry, palaeochemistry and geochemistry. *Grana*, 17: 91–97.



- Byatt, J. I., I. K. Ferguson y B. G. Murray (1977) Intergeneric hybrids between *Crataegus* L. and *Mespilus* L.: a fresh look at an old problem. *Bot. J. Linn. Soc.*, 74: 329–343.
- Candolle, A. DE (1838) *Prodomus systematis naturalis Regni vegetabilis* 7. Treuttel et Würtz, París.
- Cassini, A. –H. G. (1816–1830). En Cuvier, F. (ed.): *Dictionnaire des sciences naturelles*. París.
- Chanda, S. y A. Pal (1990) Pollen morphology of Indian Lactuceae. *J. Palynol.*, 26: 61–82.
- Charpin, A. y J. Fernández Casas (1981) *Iter secundum austrohispanicum*. *Candollea*, 36: 223–241.
- Cirujano, S. (1983) *Sonchus x novocastellanus* Cirujano nom. nov. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 40: 279.
- Coutinho, A. X. P. (1939) *Flora de Portugal (Plantas vasculares)*. 2a ed. Bertrand (Irmãos) Ltd., Lisboa.
- Cronquist, A. (1968) *The evolution and classification of flowering plants*. Watson y Viney Ltd., London.
- Cruden, R. W. y D. C. Lyon (1985) Correlations among stigma depth, style length, and pollen grain size: do they reflect function or phylogeny?. *Bot. Gaz.*, 146: 143–149.
- Cushing, E. J. (1961) Size increase in pollen grains mounted in thin slides. *Pollen et spores*, 3(2): 265–279.

- Dajoz, I., A. Mignot, C. Hoss y I. Till-Bottraud (1995) Pollen aperture heteromorphism is not due to unreduced gametophytes. *Amer. J. Bot.*, 82: 104–111.
- Davis W. S. y P. H. Raven (1962) Three new species related to *Malacothrix clevelandii*. *Madroño*, 16: 258–266.
- Díaz de la Guardia, C. y G. Blanca (1983) Morfología polínica del género *Scorzonera* L. (Asteraceae). En Solé de Porta, N. y H. Suárez Cervera (eds.): *Actas del IV Simposio de Palinología*. Universitat de Barcelona, Barcelona. pp: 29–38.
- Díaz de la Guardia, C. y G. Blanca (1985) Estudio palinológico del género *Scorzonera* L. (Asteraceae). *An. Asoc. Palinol. Leng. Esp.*, 2: 177–190.
- Díaz de la Guardia, C. y G. Blanca (1988) Palinología del género *Tragopogon* L. (Compositae, Lactuceae) en la Península Ibérica. En Civis, I y M. F. Valle (eds.): *Actas de Palinología*. pp: 61–67. Universidad de Salamanca.
- Díez, M. J. (1981) *Estudio palinológico de las especies españolas de la familia Boraginaceae*. Tesis doctoral. Universidad de Sevilla.
- Díez M. J. (1987) Asteraceae (Compositae). En Valdés, B., M. J. Díez y I. Fernández (eds.): *Atlas polínico de Andalucía Occidental*. Instituto de Desarrollo Regional de la Universidad de Sevilla y Excma. Diputación de Cádiz. Sevilla. pp: 332–357.
- Dimon, M. -Th. (1971) Problèmes généraux soulevés par l'étude pollinique de Composées méditerranéennes. *Naturalia Monspeliensia*, sér. Bot., 22: 129–144.
- Edgeworth, M. P. (1877) *Pollen*. Hardwick y Bogue, London.

- El-Ghazali, G. (1980) Palynology of Hypochoeridinae and Scolyminae (Compositae). *Opera Bot.*, 58: 1–48.
- Endlicher, S. (1836–1840) *Genera Plantarum secundum ordines naturales*. Apud Fr. Beck Universitatis Bibliopolam, Vindobonae.
- Erdtman, G. (1945) Pollen morphology and plant taxonomy III. Morina L. With an addition on pollen morphological terminology. *Sven. Bot. Tidskr.*, 39: 187–191.
- Erdtman, G. (1947) Suggestions for the classification of fossil and recent pollen grains and spores. *Sven. Bot. Tidskr.*, 40: 70–76.
- Erdtman, G. (1952) *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. Almquist y Wiksell.
- Erdtman, G. (1957) Pollen and spore morphology. Plant taxonomy. Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta. Almquist and Wiksell, Stockholm.
- Erdtman, G. (1960) The acetolysis method. *Sven. Bot. Tidskr.*, 54(4): 561–564.
- Fægri, K. (1956) Recent trends in palynology. *Bot. Rev.*, 22: 639–664.
- Fäger, E. J. (1987) Arealkarten der Asteraceentribus als grundlage der ökogeneographischen sippencharakteristik. *Bot. Jahrb. Syst.*, 108(213): 418–497.
- Feráková, V. (1976) Género Lactuca L. En Tutin y col. (eds): *Flora Europaea 4*: Cambridge University Press, Cambridge. pp: 328–331.
- Feráková, V. (1977) The genus Lactuca L. in Europe. *Univerzita Komenského*.
- Ferguson, I. K. y J. J. Skvarla (1983) The granular interstitium in the pollen of subfamily Papilionoideae (Leguminosae). *Amer. J. Bot.*, 70(9): 1401–1408.

- Fernández, I. y M. J. Díez (1990) Algunas consideraciones sobre terminología palinológica. I, polaridad y simetría. *Lagasalia*, 16(1): 51–60.
- Feuer, S. M. y A. S. Tomb (1977) Pollen morphology and detailed structure of family Compositae, tribe Cichorieae. II Subtribe Microseridinae. *Amer. J. Bot.*, 64: 230–245.
- Fiori, A. (1923–1929) *Nuova Flora analitica d'Italia*. Firenze.
- Fischer, H. (1890) Beiträge zur vergleichenden morphologie der pollenkörner. Berlin (Thesis).
- Gallego, M. J. (1987) Géneros Sonchus y Mycelis. En Valdés, B., S. Talvera y E. Fernández Galiano (eds.): *Flora Vascular de Andalucía Occidental 3*. Ketrés Editora, Barcelona. pp: 85–88.
- Gallego, M. J., S. Talavera y S. Silvestre (1980) Revisión del género Reichardia Roth (Compositae). *Lagasalia*, 9(2): 159–217.
- Gupta, A. y Ch. Sharma (1986) *Pollen Flora of northwest Himalaya*. Indian Association of Palynostratigraphers. Lucknow.
- Hideux, M. y I. K. Ferguson (1975) Stéréostructure de l'exine des Saxifragales: proposition d'une description logique et schématique. *Soc. bot. Fr., Coll Palynologie*: 57–67.
- Huang, T. C. (1972) *Pollen flora of Taiwan*. National Taiwan Univ., Bot. Dept. Press.
- Hutchinson, J. (1969) *Evolution and phylogeny of flowering plants*. Academic Press, London.

- Ikuse, M. (1962) On pollen grains of the Compositae collected by Kyoto University to the Karakoran and Hindukush, 1955. *Acta Phytolax. Geobot.*, 20: 112–119.
- Jeffrey, C. (1966) Cichorieae in East Tropical Africa. Notes on Compositae, I. *Kew. Bull.*, 18: 427–486.
- Jeffrey, C. (1975) Prenanthes, Cicerbita, Muldegium, Cephalorhynchus, Steptorhamphus, Lactuca, Scariola y Mycelis. En Davis, P. H. (ed.): *Flora of Turkey* 5. Edinburg University Press, Edinburg. pp: 763–785.
- Jussieu, A. L. De (1789) *Genera Plantarum secundum ordines naturales*. Herissant, París.
- Kremp, G. O. W. (1965) *Morphologic Encyclopedia of Palynology*. The University of Arizona press. Tucson.
- Kress, W. J. y D. E. Stone (1982) Nature of the sporoderm in monocotyledons, with special reference to the pollen grains of *Canna* and *Heliconia*. *Grana*, 21: 129–148.
- Kress, W. J. y D. E. Stone (1983) Pollen intine structure, cytochemistry and function in Monocots. En Mulcahy, D. L. y E. Ottaviano (eds.): *Pollen Biology and implications for plant breeding*. pp: 159–163.
- Kuprianova, L. A. y L. A. Alyoshima (1972) Pollen and spores of plants from the flora of European part of the U.S.S.R., vol. 1. *Acad. Sci. U.S.S.R. Komanov Bot. Inst.*
- Lessing, CHR. F. (1832) *Synopsis Generum Compositarum*. Berolini.
- Linneo, C. (1753) *Species Plantarum*. 1a ed. Laurentii Salvii. Holmiae.

- Lobreau–Callen, D. (1975) Les variations dimensionnelles du pollen du genre *Ilex* (Aquifoliaceae) et leurs rapports avec le climat. *Bull. Soc. Bot. Fr., Coll. Palynologie*, 122: 179–199.
- Mateu–Andrés, I. (1987) Estudio polínico de las especies europeas del género *Launaea* Cass. (Compositae, Lactuceae). *An. Asoc. Palinol. Leng. Esp.*, 3: 63–72.
- Mejías, J. A. (1988) Diferencias cariológicas y morfológicas entre *Sonchus pustulatus* Willk. y *Sonchus tenerrimus* L. *Lagascalia*, 15(Extra): 345–354.
- Mejías, J. A. (1990) *Sonchus microcephalus* Mejías, sp. nova. *Lagascalia*, 16: 168–170.
- Mejías, J. A. (1993) Cytotaxonomic studies in the Iberian taxa of the genus *Lactuca* (Compositae). *Bot. Helv.*, 103: 113–130.
- Mejías, J. A. y M. J. Díez (1993) Palynological and cytological observations in Spanish *Sonchus* (Asteraceae). *Grana*, 32: 343–347.
- Melville, R. (1981) Surface tension, diffusion and the evolution and morphogenesis of pollen aperture pattern. *Pollen et spores*, 23(2): 179–203.
- Mohl, H. (1835) Sur la structure et les formes des grains de pollen. *Ann. Sic. Nat.*, sér. 2,3: 148–180.
- Moore, D. M., T. G. Tutin y S. M. Walters (1976) Compositae. En Tutin, T. G., V. H. Heywood, N. A. Burges, D. M. Moore, D. H. Valentine, S. M. Walters y D. A. Webb (eds.): *Flora Europaea*, 4: 325–332. Cambridge University Press.

- Müller, J. (1979) Form and function in Angiosperm pollen. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 66: 593–632.
- Nair, P. K. K. (1965) *Pollen grains of Western Himalayan Plants*. Asia Monographs, India. 1(5): 1–102.
- Nair, P. K. K. y S. K. Kapoor (1974) Pollen morphology of Indian vegetable crops. *Glimpses in Plant Research*, 2: 106–201.
- Nair, P. K. K. y R. Lawrence (1985) Pollen morphology of Indian Compositae. *Adv. Pollen Spores Res.*, 14: 109–133.
- Nair, P. K. K. y M. Sharma (1967) Cytopalynological observations on the *Sisymbrium irio* Complex. *J. Palynol.*, 213: 33–40.
- Nilsson, S. y J. Müller (1978) Recommended palynological terms and definitions. *Grana Palynol.*, 17: 55–58.
- Ojeda, F. y M. J. Díez (1992) Pollen dimorphism in three *Teucrium* species (Lamiaceae). *Pl. Syst. Evol.*, 183: 43–39.
- Olsson, V. (1974) A biometric study of the pollen morphology of *Linaria vulgaris* (L.) Miller and *L. repens* (L.) Miller (Scrophulariaceae) and their hybrid progeny in F1 and F2 generations. *Grana*, 14: 92–99.
- Parveen, F. y M. M. Bhandari (1981) Pollen morphology of desert Asteraceae. *J. Palynol.*, 17(1,2): 121–130.
- Pérez de Paz, J. (1976) Observaciones sobre la biología y relaciones de *Sventenia bupleuroides* F. Q. *Bot. Macaronesica*, 1: 51–65.
- Pignatti, A. (1982) *Flora d'Italia* 3. Edagricole, Bologna.
- Pons, A. y L. Boulos (1972) Révision systématique du genre *Sonchus* L. s.c. III. Etude palynologique. *Bot. Notiser*, 125: 310–319.

- Pragłowski, J. y W. Punt (1973) An elucidation of the microreticulate structure of the exine. *Grana*, 13: 45–50.
- Punt, W., Blackmore, S. Nilsson y A. Le Thomas (1994) *Glossary of pollen and spore terminology*. LPP Foundation. LPP Contributions Series No. 1. Utrecht.
- Rao, A. R. y P. Shula (1975) Pollen flora of Gangetic plain. *India Pollen–spores Floras*, vol. 1. New Delhi.
- Reitsma, Tj. (1969) Size modification of recent pollen grains under different treatments. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 9: 175–202.
- Reitsma, Tj. (1970) Suggestions towards unification of descriptive terminology of Angiosperms pollen grains. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 10: 39–60.
- Roth, A. W. (1787) *Botanische Abhandlungen und Beobachtungen*. Johann Jacob Winterschmidt, Nürnberg.
- Saad, S. I. (1961) Pollen morphology in the genus *Sonchus*. *Pollen et Spores*, 3(2): 247–260.
- Sáenz de Rivas, C. (1978) *Polen y esporas. Introducción a la palinología y vocabulario palinológico*. H. Blume (ed.). Madrid.
- Schoch–Bodmer, H. (1940) The influence of nutrition upon pollen–grain size in *Lythrum salicaria*. *J. Genetics*, 40: 393–402.
- Sell, P. D. (1975) Taxonomic and nomenclatural notes on the Compositae subfam. Cichorioideae. En Heywood, V. H.: *Flora Europaea. Notulae Systematicae ad Floram Europaeam Spectantes*. *Bot. J. Linn. Soc.*, 71: 236–267.
- Siljak–Yakovlev, S. (1985) Tesis Doctoral. Université d'Orsay, París.

- Skvarla, J. J. y D. A. Larson (1965) An electron microscopic study of pollen morphology in the Compositae with special reference to the Ambrosinae. *Grana Palynol.*, 6(2): 210–269.
- Skvarla, J. J. y B. L. Turner (1966) Systematic implications from electron microscopic studies of Compositae pollen. –A review–. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 53(2): 220–244.
- Skvarla, J. J., B. L. Turner, V. C. Patel y A. S. Tomb (1977) Pollen morphology in the Compositae and in morphologically related families. En Heywood, V. H., J. B. Harborne y B. L. Turner (eds.): *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Academic Press. London. pp: 141–259.
- Solbrig, O. T. (1963) Subfamilial nomenclature of Compositae. *Taxon*, 12: 229–235.
- Sörensen, M. (1989) Pollen morphology of species and interpecific hybrids in *Pachyrhizus* Rich. ex D.C. (Fabaceae: Phaseoleae). *Rev. Paleobot. Palynol.*, 61: 319–339.
- Srivastava, V. (1978) Pollen morphology of *Cajanus cajan* (L.) Willd. (Leguminosae) cultivars and their hybrids. *Grana*, 17: 107–109.
- Srivastava, V., M. Pal y P. K. K. Nair (1977) A study of pollen grains of *Amaranthus spinosus* Linné and *A. dubius* Mart ex Thellung and their hybrids. *Rev. Paleobot. Palynol.*, 23: 287–291.
- Stebbins, G. L. (1940) Studies in the Cichorieae: *Dubyaea* and *Sorosseris*, endemics of the Sino–Himalayan region. *Mem. Torrey Bot. Club*, 19: 1–76.
- Stebbins, G. L. (1953) A new classification of the tribe Cichorieae, family Compositae. *Madroño*, 12: 65–81.

- Stebbins, G. L., J. A. Jenkins y M. S. Walters (1953) Chromosomes and phylogeny in the Compositae, tribe Cichorieae. *Univ Calif. Publ. Bot.*, 26: 401–430.
- Stix, E. (1960) Pollen morphologische Untersuchungen an Compositen. *Grana palynol.*, 2: 41–114.
- Takhtajan, A. (1969) *Flowering plants: origin and dispersal*. Oliver y Boyd, Edinburgh.
- Thanikaimoni, G. (1978) *Pollen morphological terms: proposed definitions 1*. IV Int. Palynol. conf., Lucknow (1976–1977), 1: 228–239.
- Tomb, A. S. (1972a) The systematic significance of pollen morphology in the family Compositae. Tribe Cichorieae. *Brittonia*, 24: 129.
- Tomb, A. S. (1972b) Re-establishment of the genus *Prenanthes* Rydb. (Compositae: Cichorieae). *Brittonia*, 24:223–228.
- Tomb, A. S. (1975) Pollen morphology in tribe Lactuceae (Compositae). *Grana*, 15: 79–89.
- Tomb, A. S. (1977) Lactuceae –systematic review–. En Heywood, V. H., J. B. Harborne y B. L. Turner (eds.): *The Biology and Chemistry of the Compositae 2*. Academic Press. London. pp: 1067–1079.
- Tomb, A. S., D. A. Larson y J. J. Skvarla (1974) Pollen morphology and detailed structure of family Compositae, tribe Cichorieae. I. Subtribe Stephanomeriinae. *Amer. J. Bot.*, 61: 486–498.
- Tormo–Molina, R. y J. L. Uberta–Jiménez (1990) The apertural system of pollen grains in Anthemideae and Cardueae (Compositae) with special reference to the mesoaperture. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 62: 1–9.

- Tuisl, G. (1968) Der verwandschaftskreis der gattung *Lactuca* L. in iranischen Hochland und seinen Raudgebieten. *Ann. Naturhist. Mus. Wien.*, 72: 587–638.
- Valdés, B. y M. J. Díez (1990) Aportación de los datos polínicos en taxonomía vegetal. En Blanca, G., C. Díaz de la Guardia, M. C. Fernández, M. Garrido, M. I. Rodríguez y A. T. Romero García (eds.): *Polen, Esporas y sus aplicaciones*. VIII Simposio de Palinología. pp: 153–165.
- Van Campo, M. (1957) Palynologie africaine 1. *Bull. I. F. A. N. (A)*, 19: 659–678.
- Van Campo, M. (1958) Palynologie africaine 2. *Bull. I. F. A. N. (A)*, 20(3): 753–759.
- Van Campo, M. y H. Gaussen (1948) Sur quatre hybrides des genres chez les Abietinées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 83: 1–9.
- Vuilleumier, B. S. (1973) The genera of Lactuceae (Compositae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.*, 54: 42–93.
- Wagenitz, G. (1976) Systematics and phylogeny of the Compositae (Asteraceae). *Pl. Syst. Evol.*, 125: 29–46.
- Walker, J. W. (1976) Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive Angiosperms. En Ferguson, I. K. y J. Müller (eds.): The evolutionary significance of the exine. *Linn. Soc. Symp.*, ser. 1: 251–308.
- Walker, J. y J. Doyle (1975) The bases of Angiosperm phylogeny: *Palynology*. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 62: 664–723.
- Wallroth, K. F. W. (1822) *Schedulae criticae de Plantis Florae Helensis selectis*. Halae.

Wang, F. H. (1960) Pollen grains of China. *Acta Bot. Sci.*, 4: 269–279.

Wodehouse, R. P. (1935) *Pollen grains*. Hafner publishing Co., New York.