

APORTACIONES AL CONOCIMIENTO DE ESPECIES HIBRIDÓGENAS DEL GÉNERO *ASPLENIUM* EN ESPAÑA

Francisco J. PÉREZ CARRO¹ & M^a Pilar FERNÁNDEZ ARECES²

¹ Barrio Villanueva 39776-Liendo (Cantabria). sfjpecarro@gmail.com

² I.E.S. José del Campo, Barrio El Rocillo s/n. 39840-Ampuero (Cantabria). mpareces@gmail.com

RESUMEN: Se estudia desde el punto de vista morfológico y sobre todo citológico un conjunto de siete individuos supuestamente híbridos, confirmando los resultados de los análisis citogenéticos, las expectativas sobre su origen, salvo los propios de *Asplenium* × *sarniense*, sobre el que se ratifican datos controvertidos. De los siete destaca un individuo adscrito a *A.* × *corbariense* sobre el que se neotipifica la nothosubespecie tipo; de otros dos, *A.* × *reichsteinii* y *A.* × *sollerense* se amplían sus áreas de distribución, relacionadas éstas, con el redescubrimiento de *A. majoricum* en la sierra nororiental alicantina del Cabeçó d'Or; también de *A.* × *ticinense* y *A.* × *alternifolium* este último estudiado citológicamente por primera vez en la Península Ibérica. Por último, se aportan nuevos conocimientos sobre *A.* × *bavaricum* nothosubsp. *bavaricum*, descubierto en el norte de la provincia de Burgos, que permiten añadir datos citológicos un tanto llamativos respecto a los existentes. Además, se estudian dos individuos con anomalías en la meiosis y contenido esporangial abortado en diverso grado; uno con una morfología próxima a *A. onopteris*, que, con una elevada proporción de esporas abortadas, podría dar alguna luz a los datos enigmáticos del apareamiento de cromosomas en *A.* × *sarniense*; y el segundo, que con solo un pequeño porcentaje de esporas abortadas es determinable sin duda como *A. fontanum*. Por último, se estudia un individuo próximo en morfología a *A.* × *gastonii-gautieri* del que se distancia claramente por los datos citológicos que hemos obtenido. **Palabras clave:** *Pteridophyta*; *Asplenium*; *Aspleniaceae*; citología; híbridos; citogenética; España.

ABSTRACT: Contributions to the knowledge of hybridogenic species of the genus *Asplenium* in Spain. From the morphological and especially cytological point of view, a group of seven supposedly hybridogenic individuals is studied, confirming the results of the cytogenetic analysis, and the expectations about their origin, except those of *Asplenium* × *sarniense*, on which controversial data are reaffirmed. Of the seven, one individual stands out ascribed to *A.* × *corbariense* on which the type nothosubspecies is neotyped; the distribution areas of another two, *A.* × *reichsteinii* and *A.* × *sollerense*, are expanded, related to the rediscovery of *A. majoricum* in the northeastern mountains of Alicante, Cabeçó d'Or; also of *A.* × *ticinense* and *A.* × *alternifolium*, the latter studied cytologically for the first time in the Iberian Peninsula. Finally, new knowledge is provided about *A.* × *bavaricum* nothosubsp. *bavaricum*, which, discovered in the north of the province of Burgos, allows to add somewhat striking new cytological data when compared to the existing ones. In addition, we studied two individuals with abnormal meiosis and sporangial content aborted to varying degrees; one with a morphology close to *A. onopteris*, which, with a high proportion of aborted spores, could shed some light on the enigmatic data on chromosome pairing in *A.* × *sarniense*; and the second, with only a small percentage of aborted spores, undoubtedly determinable as *A. fontanum*. Finally, we studied an individual close in morphology to *A.* × *gastonii-gautieri*, from which it is clearly distanced by the cytological data that we have obtained. **Keywords:** *Pteridophyta*; *Asplenium*; *Aspleniaceae*; cytology; hybrids; cytogenetic; Spain.

INTRODUCCIÓN

Tanto la hibridación como la poliploidización son especialmente comunes en los helechos, con aproximadamente un 31% de eventos de especiación relacionados con la poliploidía (WOOD & al., 2009). El reconocimiento de los mestos se apoya en la observación fácil de un contenido esporangial abortado (entre otros REICHSTEIN, 1981), y en una expresión intermedia de las características macro y micromorfológicas, de sus supuestos progenitores. Además, este grupo de vegetales ofrece la posibilidad de obtener por síntesis artificial, individuos híbridos donde los parentales son perfectamente conocidos (entre otros LOVIS, 1970; SLEEP, 1966 y 1983).

Además de las técnicas moleculares y la obtención de híbridos artificialmente, los estudios citológicos siguen teniendo una gran importancia a la hora de estudiar la filogenia del género *Asplenium* L., que es bien conocido por su evolución reticulada resultante de la hibridación y poliploidización (WAGNER, 1953; LOVIS, 1973, 1977).

La investigación por parte de diversos autores (entre otros MANTON, 1950; LOVIS, 1977; REICHSTEIN 1981; SLEEP 1983; DOSTAL & REICHSTEIN, 1984, HERRERO & al., 2001, VAN DEN HEDE & al., 2003; SHIVAS 1969), de la dinámica evolutiva de este género muy propenso a la hibridación, ha permitido establecer las relaciones genómicas del conjunto de especies en el representadas (alrededor de 700 especies, PPG1 2016).

Por otro lado, el establecimiento del origen de los individuos mediante el uso de características, sobre todo macromorfológicas, no siempre es fácil de establecer, como en el mesto *Asplenium* × *helii* Lusina nothosubsp. *alberti-nieschalkii* Bennert & al., permitiendo el estudio citológico obtener pruebas sobre el origen del mismo (BENNERT & al., 1989).

El curso normal y armonioso de la meiosis en las células madre de esporas (CME), incluida la formación de bivalentes de forma regular y la citocinesis normal, garantizan la alta viabilidad de las esporas. Cromosomas ortólogos y homólogos es frecuente que estén implicados, por su falta de apareamiento, en anomalías meióticas que con frecuencia están relacionados con productos meióticos desequilibrados y por lo tanto con escasa viabilidad. El análisis de las asociaciones de cromosomas puede proporcionar un conocimiento preciso de la homología cromosómica y la sinapsis durante la meiosis (entre otros LOVIS, 1977).

Sin embargo, la falta de emparejamiento de cromosomas puede tener otras causas, como la incapacidad de generar o retener quiasmas durante la profase I, o las mutaciones en genes que controlan la formación del complejo sinaptonémico (GUPTA & al., 1982). Estos hechos están correlacionados con la constitución de individuos mutantes asinápticos y desinápticos.

Las anomalías en la meiosis también están correlacionadas con factores ambientales, o con reordenamientos estructurales de cromosomas.

Estos hechos suelen estar correlacionados con anomalías meióticas y en estos casos el hallazgo de esporas abortadas, en diverso porcentaje, no es la consecuencia de un origen híbridógeno del individuo estudiado.

Por otro lado, se tienen pocos datos sobre la ocurrencia y frecuencia de mutantes de los loci responsables, tanto de suprimir el apareamiento homoeólogo, como de aquellos genes implicados en la formación de multivalentes en especies autopoliploides.

En otro orden de ideas se han propuesto dos mecanismos generales para el origen de poliploides, uno a través de la duplicación somática y otro a través de la producción de gametos no reducidos como recogen RAMSEY & SCHEMSKE (1998). Y es que los híbridos interespecíficos presentan en algún grado producción de gametos no reducidos (de media 27.5 % en vegetales superiores según RAMSEY & SCHEMSKE, l.c.).

Por otro lado, en algunas meiosis anómalas se producen acontecimientos que pueden determinar, en algún grado, gametos viables como recogen BRETAGNOLLE & al. (1995) en su trabajo de síntesis. En este sentido, hay en la actualidad mecanismos que comienzan a ser mejor conocidos, como la citomixis (MURSALIMOV & al., 2018).

En definitiva, el estudio citogenético favorece el conocimiento de las bases causales de la evolución por poliploidización.

Así, abordamos en el presente trabajo, el análisis y estudio de ciertos individuos con características intermedias que sugieren un posible origen híbridógeno.

1.- Un individuo intermedio entre *Asplenium fontanum* (L.) Bernh. subsp. *fontanum* y *A. trichomanes* L. subsp. *quadrivalens* D.E. Meyer emend. Lovis con los que convivía. El híbrido en cuestión descrito por ROUY (1913) como *A. × corbariense* Rouy, no se ha vuelto a encontrar. SÁEZ &

al., (1997) estudian y describen *A. × corbariense* nothosubsp. *andorranum* L. Sáez, Cubas & Rossello. Estos autores deducen que este individuo procede del cruce de *A. fontanum* y *A. trichomanes* subsp. *trichomanes*, una de las estirpes diploides del complejo.

2.- (A) Una de las especies anteriormente mencionadas, *A. fontanum*, está implicado en el origen de *A. × reichsteini* Bennert, Rasbach & K. Rasbach. Este híbrido ha vuelto a ser presumiblemente encontrado, esta vez en Alicante, Serra Cabeçó d'Or (Aguas de Busot), conviviendo con el otro supuesto parental con el que está relacionado *A. majoricum* Litard. Esta última especie había sido citada de las sierras nororientales de la provincia mencionada, (RIGUAL, 1984) y desde entonces no se había vuelto a localizar (AGUILELLA & al., 2010). El híbrido que tratamos, además de la localidad mallorquina que permitió su descripción (BENNERT & al., 1987), se ha encontrado en Valencia y Tarragona (respectivamente PÉREZ CARRO & al., 1996 y CURTO & al., 2012).

Aprovechando los comentarios que son indicados por CURTO & al. (2012:42) sobre la posible viabilidad de algunas esporas bien formadas, producidas por *A. × reichsteini* localizado en Tarragona, nos propusimos analizar citológicamente tres individuos con una morfología próxima a la propia de *A. fontanum*, que convivían con el individuo híbridógeno alicantino, uno de ellos con contenido esporangial parcialmente abortado.

(B) También procede reflejar en este apartado el estudio y análisis que se hace de un individuo pirenaico que, con una morfología intermedia entre las propias de *A. fontanum* y *A. viride* Huds., posee, no obstante, un contenido esporangial con esporas aparentemente fértiles y bien formadas.

Para un presumible cruzamiento como el que señalamos, se ha descrito *A. × gastonii-gautieri* Litard., localizado también en los pirineos orientales (cf. CADEVALL, 1937:342).

3.- De la misma sierra alicantina (Cabeçó d'Or), se aborda también el estudio de un individuo asimilable a *A. × sollerense* Lovis, Sleep & Reichst. Esta nothoespecie procede del cruce entre *A. petrarchae* (Guèrin) DC: subsp. *petrarchae* y *A. majoricum* (LOVIS & al., 1969) y ha sido señalada por el momento de Mallorca y Valencia (LOVIS & al., l.c.; PÉREZ CARRO & al., 1996).

4.- En otro orden de ideas, analizamos los resultados citológicos obtenidos en cinco individuos, de diversas localidades del Cantábrico, que morfológicamente implican en su origen, como posibles parentales, a *A. obovatum* Viv. subsp. *lancelatum* (Fiori) P. Silva y a *A. adiantum-nigrum* L. subsp. *adiantum-nigrum* Para esta combinación se ha señalado el nombre de *A. × sarniense* Sleep. Ha sido indicado de las islas Anglonormandas (SLEEP, 1971 y CUBAS & SLEEP, 1994), así como del macizo armoricano francés (BENNERT & al., 1991); existe también una cita sin estudio citológico de Azores (BENNERT & al., 1992). En la Península Ibérica es citado de Anguiano (La Rioja) (ALEJANDRE & al., 1999). Las aportaciones al estudio de este taxón por CUBAS & SLEEP, (l.c.) son consideradas a la hora de hacer una interpretación de los datos que hemos obtenido.

5.- Los hechos mencionados anteriormente podrían, a nuestro entender, estar correlacionados con el análisis de los datos citogenéticos que se puedan desprender del estudio de un individuo, próximo en morfología a *A. onopteris* L. Este individuo muestra una elevada proporción de esporas abortadas. Además, se pretende estudiar citológicamente algunos de los individuos que crecen en su entorno próximo.

6.- Por las posibles implicaciones relacionadas con lo señalado en el punto cuarto, se estudian 2 individuos cántabros orientales de *A. × ticinense* D.E. Mey. Se trata de empezar a recopilar información sobre el comportamiento citológico de una nothoespecie en la que podrían existir, según de qué individuos se trate, homología parcial entre los tres genomas que lo determinan. Este mesto tiene su origen en el cruce entre *A. onopteris* y *A. adiantum-nigrum*. Se ha señalado con análisis citológico, del Sistema Central (CUBAS & al., 1990), también de Asturias y Cantabria occidental PÉREZ CARRO & al. (1996).

7.- En la Península Ibérica, híbridos constituidos entre *A. viride* y alguna de las especies del complejo *Asplenium trichomanes* sensu lato, se han mencionado de Sierra Nevada (RIVAS & al., 1982). Según estos autores se trataría de *A. × bavaricum* D.E. Mey. nothosubsp. *protoadulterinum* (Lovis & Reichst.) Muñoz Garm, del híbrido constituido entre *A. trichomanes* subsp. *trichomanes* y *A. viride*. Con estos precedentes, se estudia un individuo burgalés con una morfología propia de *A. × bavaricum* nothosubsp. *bavaricum*. Este nothotaxon triploide se ha deducido que procede del cruce de la estirpe tetraploide *A. quadrivalens* y de *A. viride* y ha sido descrito de los Alpes bávaros (MEYER, 1958) y citado de Alemania (frontera bávara-tirolesa), Austria y norte de Italia (REISCHTEIN, 1984).

8.- Las abundantes citas de *A. × alternifolium* Wulfen subsp. *alternifolium* en territorio ibérico se basan, que sepamos, únicamente en la observación de material esporangial abortado y en su inequívoca morfología (AIZPURU & al., 1985, entre otros). Nos proponemos el estudio citológico de un individuo de La Rioja, de donde es citado por (ALEJANDRE & al, 1997:48).

MATERIAL Y MÉTODOS

El material utilizado para la realización del estudio, tanto morfológico como citológico, se recoge en el Apéndice 1 y se encuentra depositado en el herbario personal de los autores, salvo indicación expresa.

Para la toma de medidas y el análisis citológico se usó un microscopio Leica DM 750 con cámara Leica ICC50 W asociada al software para iPad, Leica AirLab App.

Por lo que se refiere al estudio de la longitud de las células guarda de las estomas, seguimos, básicamente las pautas señaladas por BENNERT & al. (1989:313). Para ello, procedimos a decolorar las pinnas medias de material prensado, en solución de hipoclorito sódico durante 24 horas, para, posteriormente, proceder a su deshidratación, en soluciones alcohólicas (30-96%). Finalmente, el material fue incluido en DPX, con el fin de proceder a su estudio. El tamaño se midió con un aumento de 400 x.

En el caso de la longitud del exosporio, se procedió a la inclusión del contenido de esporangios maduros en DPX sin tratamiento alguno. La toma de medidas se realizó con un aumento de 1000 x, excluyendo perisporio. El estudio de los individuos híbridos, se basó, en un primer análisis, en la observación de un contenido esporangial con un elevado número de esporas abortadas.

Para el análisis citológico, el material fue fijado en Farmer (alcohol absoluto: ácido acético glacial, 3:1) durante 48 horas, entre -5 y 10°C, y posteriormente, siguiendo las pautas indicadas por, entre otros autores (MANTON: 1950), fue teñido con carmín acético al 2%. Previamente a su observación, se procedió al aplastamiento de los esporangios inmaduros teñidos, en ácido acético (solución al 45%).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1. *Asplenium × corbariense* nothosubsp. *corbariense*

Caracterización morfológica

Tal y como se aprecia en la figura 1 (A y B) la participación del supuesto parental *A. fontanum* subsp. *fontanum* se basa en: 1.-la división de las pinnas (profundamente lobuladas, las basales) que muestran dientes anchos, pero agudos, no apiculados –romos en las pinnas apicales–; 2.- el ápice verde de la fronde por su cara adaxial (\bar{X} =9,5 mm), en una relación ápice verde adaxial/fronde de (\bar{X} =0,055). La escasa división en las pinnas apicales, y el raquis marrón rojizo, hasta cerca de la zona apical de la fronde, ponen de manifiesto la participación de *A. trichomanes* como segundo supuesto parental. La longitud células guarda de las estomas es de (\bar{X} =48,06 μ m σ =3,03).

Citología

Tal y como figura en el apéndice 1 (espécimen 1), donde quedan recogidos los análisis de células más concretos y/o completos, los resultados del estudio muestran que nos encontramos ante un individuo triploide (2n=108), con número relativamente aproximado de bivalentes que de univalentes (\bar{X} =32II + 44I). Las anomalías observadas en las fases posteriores a la Metafase I, con reconocimiento incluso de políadas, son concordantes con un contenido esporangial muy anormal y/o abortado. En la figura 2 (A y B y sus diagramas interpretativos A'-B') se muestra dos CME analizadas.

Discusión

Los resultados del análisis citológico descartan a las siguientes parejas concordantes con una morfología general semejante: 1.- *A. majoricum* × *A. trichomanes* subsp. *inexpectans* Lovis, también triploide, pues además de que no se han encontrado en las proximidades, el mesto en cuestión debería mostrar un elevado número de univalentes, como corresponde al cruce entre un alotetraploide y un diploide no relacionado; 2.- *A. × orellii* Lovis & Reichst (*A. majoricum* × *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*) pues se trata de un híbrido tetraploide. 3.- *A. fontanum* × *A. trichomanes* subsp. *inexpectans*, pues se trataría de un mesto diploide.

Un capítulo diferente es distinguir las dos nothoespecies del taxón que nos ocupa desde el punto de vista morfológico, dado que citogenéticamente se muestran muy diferentes (*A. × corbariense* triploide con aproximadamente igual número de bivalentes que de univalentes (ver apartado de resultados anterior), frente a *A. × corbariense* nothosubsp. *andorraunum*

diploide y con prácticamente solo univalentes (SÁEZ & al., 1997: 271-273). Las diferencias morfológicas se centran fundamentalmente en la extensión del raquis verde en el ápice de la fronde, como sigue: la relación ápice verde/fronde en *A. × andorranum* es de 1/3 a 1/2, frente a una relación de 1/18 en *A. × corbariense*. Con relación a la longitud de las células guarda de los estomas, también hay diferencias: 30-40 μm (SÁEZ & al., 1997:275) del taxón diploide frente a 42- 48,06-54,12 (μm) ($\bar{X} \pm 2\sigma$) del que nos ocupa, triploide.

Por otro lado, en la localidad de Llavorsi (especimen 2), se ha localizado un individuo próximo en morfología al taxón aquí tratado. No ha podido ser analizado citogenéticamente, aunque por la extensión del ápice adaxial verde en el raquis (ver figura 3) bien podría tratarse de la notho-subespecie tipo.

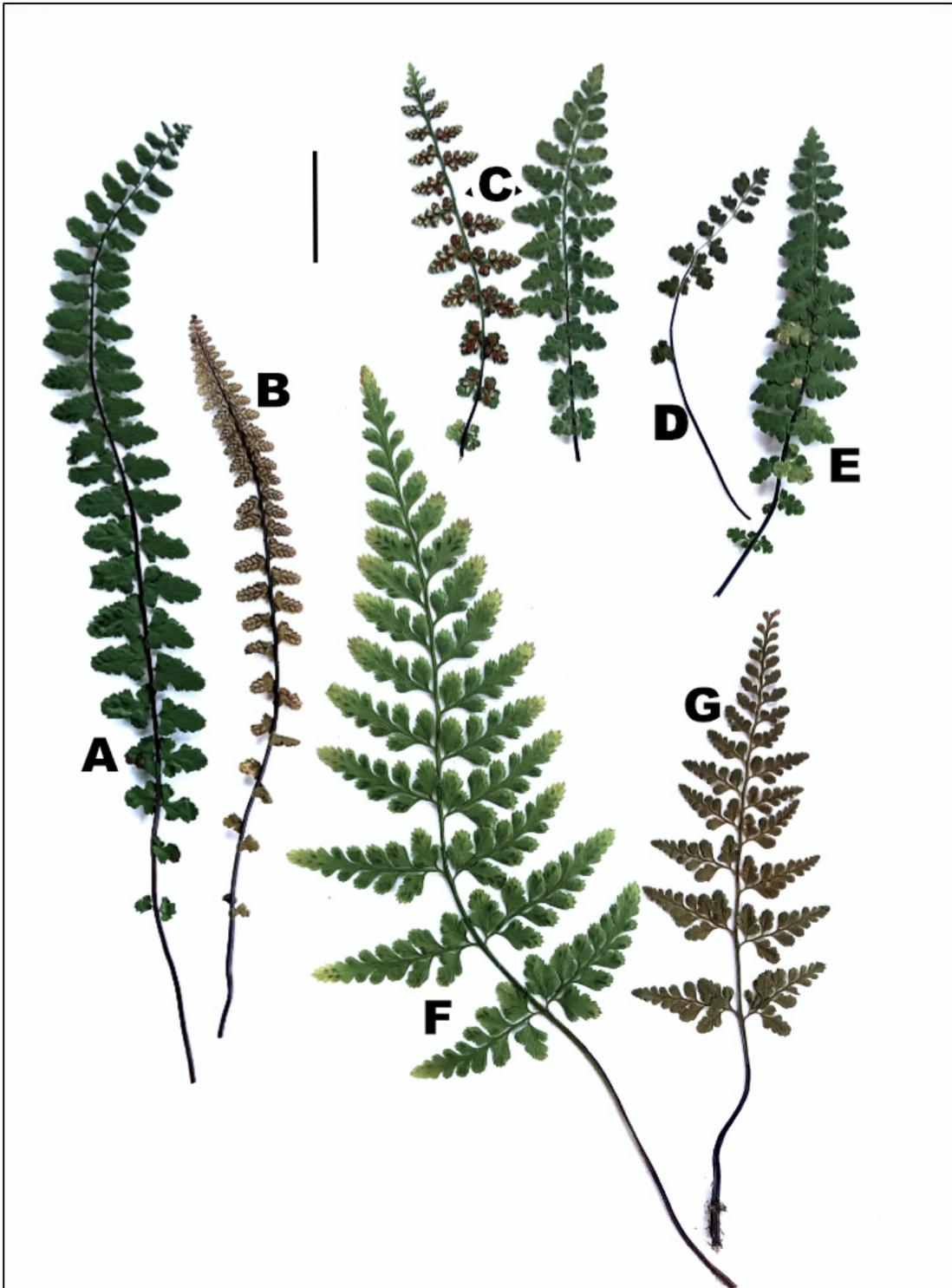


Fig. 1. Fotografías de algunas frondes de los táxones tratados (barra de escala 3 cm). Significación numeración de los especímenes en apéndice 1. **A:** *A. × corbariense* nothosubsp. *corbariense* neotypus, individuo/especimen 1. **B:** *A. × corbariense* nothosubsp. *corbariense* isoneotypus, individuo/especimen 1. **C:** *A. × reischteinii*, espécimen 3. **D:** *A. × sollerense*, espécimen 9. **E:** *A. × sollerense*, espécimen 8. **F:** *A. × samiense*, espécimen 10. **G:** *A. × samiense*, espécimen 11.

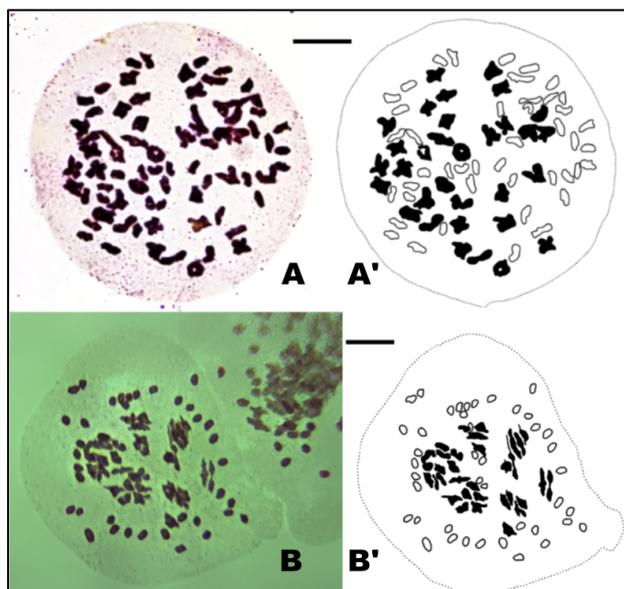


Fig. 2. Comportamiento meiótico en células madre de esporas (microfotografías y diagramas) de *A. x corbariense* nothosubsp. *corbariense* (espécimen nº 1): **A**- diacinesis, $n=32$ bivalentes, 44 univalentes. **B**- metafase I, $n=c.33$ bivalentes, 42 univalentes. **A'** y **B'** diagramas explicativos: bivalentes, en negro; univalentes, perfilados. La localidad de origen del espécimen nº 1 puede verse en el apéndice 1. Barras de escala 10 μm .



Fig. 3. Fotografía individuo/espécimen 2 (véase apéndice).

Un capítulo final está relacionado con la situación nomenclatural del complejo.

Como ya señalan (SÁEZ & al., 1997:274), el epíteto es controvertido. En sus indagaciones no localizaron en el locus classicus, el meste en cuestión, tampoco individuos diploides de *A. trichomanes*, cuestión importante para dilucidar qué citotipo está implicado en el origen del híbrido. En las pesquisas pertinentes, los autores ya mencionados, señalan que en la localidad de Quillán (France) solo encontraron la estirpe tetraploide de *A. trichomanes*; además tampoco han encontrado material tipo depositado en el herbario de Rouy (LY), ni en las colecciones de Gauthier. Recogen la información proporcionada por F. Badré en la cual señala, que no tiene conocimiento de material tipo referido a *A. x corbariense*. Finalmente se decantan por la conservación del nombre, dado que no puede descartarse

que se haya formado el híbrido que tratamos, y que el epíteto está válidamente publicado.

Así, con la intención de dar estabilidad y zanjar el problema nomenclatural de los híbridos que tratamos, parece adecuado neotipificar sobre nuestro material *A. corbariense* [nothosubsp. *corbariense*], a pesar de no presentarse en la misma localidad.

Por lo tanto, se propone lo siguiente:

Asplenium x corbariense Rouy, Fl. France 14: 543. 1913 nothosubsp. ***corbariense***

Ind. loc.: "Hab. in saxa".

NEOTYPUS (hic designatus): [España] **Alicante**, pr. Font dels Teixos, Serra de Xortá, 1070 m, 30SYH4786, 2-I-2012, Pérez Carro & Fernández Areces, VAL246324. (Fig. 1 A).

2. (A) *Asplenium x reichsteinii*

Morfología

Este híbrido como ya ha sido señalado presenta, dentro del contexto intermedio propio de la naturaleza híbrida, una mayor proximidad en su morfología a *A. fontanum* (PÉREZ CARRO & al., 1996). (figura 1- C).

Citología

Tal y como se muestra en el apéndice 1 (espécimen nº 3), el individuo analizado muestra un número semejante de bivalentes que de univalentes (ver figura 4. A, B) y con un contenido propio de un triploide ($2n=108$). Se han observado diversas anomalías en las fases posteriores a la metafase I, aunque en ninguna de las situaciones se han observado por ejemplo núcleos de restitución, que favorezcan la formación de productos equilibrados y con posibilidades de ser viables.

En el apéndice 1 también se encuentran recogidos los resultados, del estudio de 3 individuos de *A. fontanum* convivientes con el meste aquí tratado.

Discusión

La convivencia de *A. majoricum* y *A. fontanum*, en la localidad donde se encontró el presunto híbrido, proporcionó la primera idea sobre su posible origen. Esta hipótesis tuvo un importante apoyo en los datos citológicos, pues al presentar aproximadamente el mismo número de bivalentes que de univalentes, se hace plausible que el individuo haya surgido por cruzamiento, entre un alotetraploide (*A. majoricum*, FFPP) y un diploide correlacionado (*A. fontanum*, FF) [Designación de los genomas con letras como sigue: F= *A. fontanum*; P= *A. petrarcae* (Guérin) DC. subsp. *bivalens* (D. E. Meyer) Lovis & Reichstein].

Nuestros datos son concordantes con los obtenidos por BENNERT & al. (1987) y con los que obtuvimos en su momento PÉREZ CARRO & al. (1996:112), aunque por el momento no se han observado en este individuo, formaciones multivalentes en CME, como las registradas en el individuo valenciano (PÉREZ CARRO & al. l.c.)

Por el momento no hemos encontrado indicios, en las distintas fases meióticas observadas de CME, de cómo es posible que surjan algunas esporas presumiblemente viables, como señalan CURTO & al. (2012). Nosotros no las hemos detectado.

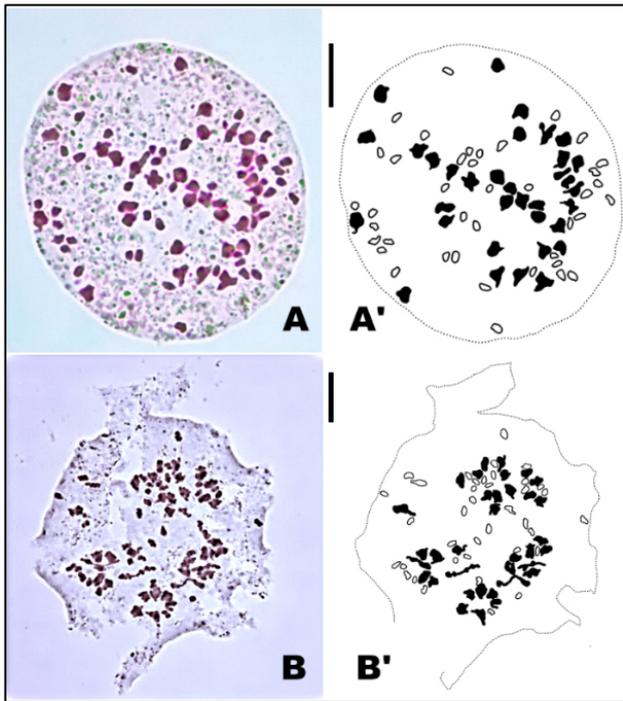


Fig. 4. Comportamiento meiótico en células madre de esporas (microfotografías y diagramas) de *A. x reichsteinii* (especimen nº 3): **A**- metafase I, n= 34 bivalentes, 40 univalentes. **B**- metafase I, n=c. 35 bivalentes, 38 univalentes. **A'** y **B'** diagramas explicativos: bivalentes, en negro; univalentes, perfilados. La localidad de origen del espécimen nº 3 puede verse en el apéndice 1. Barras de escala 10 µm.

Por otro lado, destacamos que de los tres individuos de *A. fontanum* analizados por las posibles introgresiones, –relacionables con alguna posible viabilidad de esporas procedentes del individuo de *A. x reichsteinii* alicantino–, tan solo el individuo/espécimen 6 muestra algo que resaltar. Mientras en las meiosis de CME de los individuos (especímenes 4 y 5), el desarrollo de las distintas etapas es normal con formación de 36 bivalentes (figura 5 A y B) como corresponde a una stirpe diploide, en el individuo destacado (nº6) se ha observado una CME con 36 bivalentes y otras con hasta 6 univalentes (ver figura 5 C y C').

Algunos hechos semejantes son notificados para *A. trichomanes* por AKHTER & al. (2018). La significación de esta falta (parcial) de apareamiento /disyunción temprana de bivalentes, es difícil, pudiendo estar relacionada bien con la pérdida prematura /falta de constitución de quiasmas durante el apareamiento, o con cualquier otro factor que interfiera en la sinapsis de homólogos, rasgos propios de mutantes sinápticos. Las posibles implicaciones ambientales no parecen en este caso causales, dado que se tomaron muestras para el análisis, tanto en el campo como tras cultivo del ejemplar. La reorganización de material cromosómico puede ser otra causa de la pérdida parcial de condiciones para la sinapsis. En correspondencia con las anomalías derivadas de la presencia de los univalentes, se ha constatado por observación, un contenido esporangial parcialmente abortado (alrededor de un 1%).

Estos acontecimientos muestran un ejemplo más de irregularidades en la meiosis, que con fenómenos suplementarios poco conocidos –restitución nuclear, citomixis– puedan determinar o influir en la constitución de diplosporas, con las consiguientes repercusiones en los aspectos evolutivos (origen de poliploides). Técnicas y hechos semejantes están siendo cada

vez más documentados sobre todo en vegetales superiores (MURSALIMOV & al., 2013 y 2018).

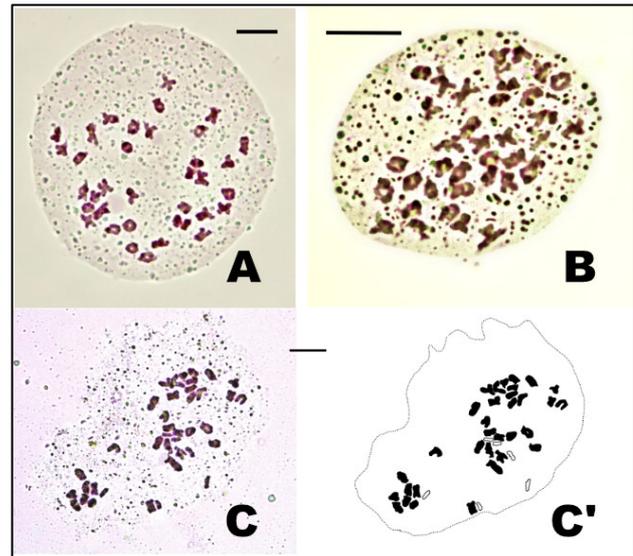


Fig. 5. Comportamiento meiótico en células madre de esporas (microfotografías y diagrama) de *A. fontanum* subsp. *fontanum* **A**-(especimen nº 4), diacinesis, n=36 bivalentes. **B**-(especimen nº 5), diacinesis, n=c. 36 bivalentes. **C**-(especimen nº 6), diacinesis n=33 bivalentes, 6 univalentes; **C'** diagrama explicativo: bivalentes, en negro; univalentes, perfilados. Las localidades de origen pueden verse en el apéndice 1. Barras de escala 10 µm.

2. (B) *A. fontanum* con morfología confusa

En este apartado recogemos el análisis que hemos hecho del individuo/espécimen 7 (ver figura 7), que se muestra intermedio entre *A. fontanum* y *A. viride*.



Fig. 7. Fotografía frondes de individuo/espécimen 7 (ver apéndice). Barra de escala 2 cm.

Morfología

Tal y como se puede apreciar, la falta de división sobre todo en las pinnas apicales muestra la posible implicación de *A. viride* en un hipotético origen híbridógeno de este individuo peculiar. El mantenimiento del hábito, tras 2 años de cultivo, es un indicio de que una posible implicación de factores ambientales desfavorables no sea la causa

de dicho aspecto general. El contenido esporangial y la longitud del exosporio ($\bar{X}=33,9 \mu\text{m}$ $\sigma=2,3$) son los propios de *A. fontanum*.

Citología

No se han observado por el momento ninguna irregularidad en las diferentes etapas de la meiosis. El recuento muestra CME con 36 II (figura 8 A y A').

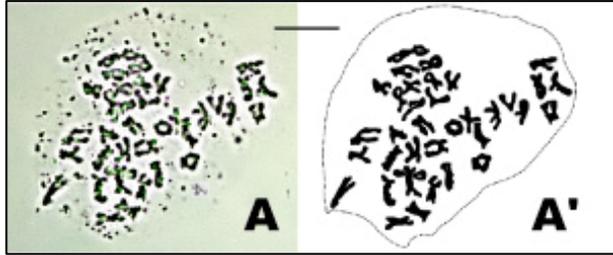


Fig. 8. Comportamiento meiótico en células madre de esporas (microfotografía y diagrama) de *A. fontanum* subsp. *fontanum* (especimen n° 7): A- diacinesis, n=36 bivalentes A'- diagrama explicativo. La localidad de origen puede verse en el apéndice 1. Barra de escala 10 μm .

Discusión

El análisis de este individuo tiene su relevancia y se le ha prestado más atención, si se tienen en cuenta las semejanzas entre las fotosiluetas mostradas por LOVIS (1970:155) y el material aportado por nosotros (ver figura 7); pues todo hacía pensar que pudiera tratarse del híbrido entre *A. viride* y *A. fontanum*, o del alotetraploide que de forma fortuita surgió de dicho híbrido, obtenido de forma artificial (LOVIS, l.c.). Ambas hipótesis no se sustentan, dado que el contenido esporangial muestra esporas aparentemente viables y con unas dimensiones inferiores a las propias del alotetraploide constituido durante la experiencia de LOVIS (1970:156) -33,9 μm frente 48 μm -.

Conclusión

Por último, el desarrollo normal de la meiosis con la observación de solo 36 bivalentes, invalida la propuesta de origen hibridógeno, y solo deja abierta la cuestión, acerca de una morfología diferente de este individuo de *A. fontanum*, para un posible reconocimiento varietal.

3. *Asplenium* \times *sollerense*

Morfología

Con un aspecto más cercano a *A. majoricum*, en el individuo alicantino (especimen 8) (figura 1 E), la mayor extensión del color marrón oscuro en el raquis, también una mayor densidad de pelos glandulares, ponen de manifiesto la participación de los genomas de *A. petrarchae*. Estos rasgos han permitido determinar, que el espécimen 9 (figura 1 D), que muestra contenido esporangial abortado, puede corresponder al taxón aquí tratado. El individuo convivía con *A. majoricum*, allí detectado por CURTO & al. (2012). No ha sido posible un análisis citogenético del mismo.

Citología y discusión

Es precisamente en el análisis de los resultados del estudio citológico donde se obtienen las pruebas para corroborar la determinación hecha a priori. El contenido de CME es el propio de un individuo tetraploide $2n=144$ (ver apéndice 1 espécimen 8). Con un elevado número de triva-

lentes e incluso un tetravalente (figura 9 A y A') los resultados, aparte de ser concordantes con los publicados (LOVIS & al., 1969; PÉREZ CARRO & al., 1996), ponen de manifiesto la presencia de tres genomas suficientemente homólogos, -uno aportado por *A. majoricum* y otros dos aportados por el segundo presunto parental *A. petrarchae* subsp. *petrarchae* (FPPP)-.

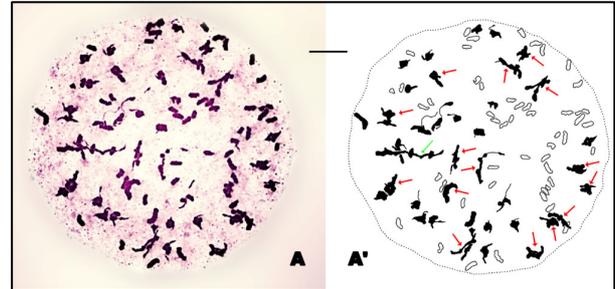


Fig. 9. Comportamiento meiótico en células madre de esporas (microfotografía y diagrama) de *A. x sollerense* (especimen n° 8): A- metafase I, n= c. 1 IV, 15 III, 23 II, 49 I, A'- diagrama explicativo: bivalentes, en negro; univalentes, perfilados; flechas rojas trivalentes; flecha verde tetravalente. La localidad de origen puede verse en el apéndice 1. Barra de escala 10 μm .

Conclusión

Hay que destacar por último el redescubrimiento de *A. majoricum* en las sierras nororientales alicantinas, acompañado en este caso por el híbrido supuesto, formado con uno de los citotipos de *A. petrarchae*. Por último, de confirmarse mediante análisis citológico, el mesto que nos ocupa sería citable de la provincia de Tarragona.

4.- *Asplenium* \times *sarniense*

Morfología

Como se pone de manifiesto en la figura 1 F y G, la lámina lanceolada a estrechamente triangular, así como dientes anchos y casi mucronados, son rasgos que ponen de manifiesto el carácter intermedio entre los supuestos progenitores con los que convive, *A. adiantum-nigrum* y *A. obovatum* subsp. *lancoelatum*. Otras características que permiten distinguir al taxón se describen en BENNERT & al. (1991:188).

Citología y discusión

En PÉREZ CARRO (1990:351-355) ya se puso de manifiesto la presencia de este taxón en el Cantábrico, aunque los resultados inesperados del análisis citológico impidieron un claro pronunciamiento sobre el material estudiado. Con los datos aportados por un nuevo estudio de tres individuos en 2019 (ver individuos /especímenes n° 10-12), figura 10 A, B y C, se retomó de nuevo el análisis de esta situación.

En todos los casos (ver apéndice 1) los datos citológicos, propios de individuos tetraploides ($2n=144$), muestran un número de bivalentes ($\bar{X} = 46,4$ II) elevado, y son semejantes a los propuestos por CUBAS & al. (1994:271); siendo superiores -hasta en 22 bivalentes- a lo esperado en el cruce entre un alotetraploide (*A. adiantum-nigrum*) y un autotetraploide no relacionado (*A. obovatum* subsp. *lancoelatum*).

La naturaleza autopoliploide de este último taxón, sustentada en los estudios de SLEEP (1966, 1983) es debatida en (HERRERO & al., 2001), quienes consideran que se trata de un alotetraploide segmental; estos mismos autores señalan

no obstante que en los cruces hasta ahora conocidos, la estirpe tetraploide de *A. obovatum*, se comporta como un autotetraploide. A esta misma conclusión (alotetraploidia segmental) llegan VICENT & al. (2013), en su estudio de filogenética molecular, quienes aprecian que las dos subespecies diploides implicadas en el origen de *A. obovatum* subsp. *lanceolatum*, no se encuentran del todo aisladas genéticamente.

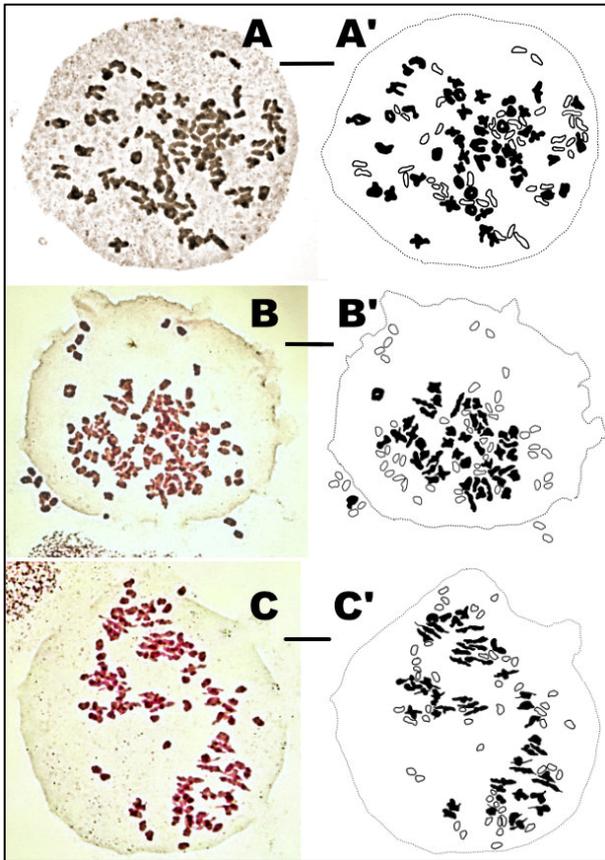


Fig.10. Comportamiento meiótico en células madre de esporas (microfotografías y diagramas) de *A. x sarniense* A- (especimen nº 10), diacinesis, $n=c. 50$ bivalentes, 44 univalentes. B- (especimen nº 11), metafase I, $n=c. 46$ bivalentes, 52 univalentes. C- (especimen nº 12), metafase I, $n=c. 48$ bivalentes, 48 univalentes. A', B' y C' diagramas explicativos: bivalentes, en negro; univalentes, perfilados. La localidad de origen de los especímenes puede verse en el apéndice 1. Barras de escala 10 μ m.

A. obovatum subsp. *lanceolatum* muestra un comportamiento autoploiploide típico como se pone de manifiesto, entre otros, en el estudio del individuo normando de *A. x sarniense*, que realizan BENNERT & al. (1991), quienes señalan un recuento como sigue $n=c.37 \text{ II} + 70 \text{ I}$; además con este estudio se vuelve a remarcar el origen alotetraploide de *A. adiantum-nigrum*. Así, 36 de los c. 37 bivalentes procederían de *A. obovatum* subsp. *lanceolatum* y los restantes 70 univalentes procederían de los genomas de *A. onopteris* (On) y *A. cuneifolium* Viv. (Cu) que como señala SHIVAS (1956) y posteriormente matiza (SHIVAS, 1969) muestran una escasa homología entre sí – llegan a constituirse entre 1 y 9 bivalentes-.

BOUDRIE & al. (2000:240-1) en su estudio de *A. x dolosum* Milde observan la formación de hasta 3 bivalentes en el híbrido triploide formado entre *A. adiantum-nigrum*

y *A. trichomanes* subsp. *trichomanes*. Estos bivalentes, señalan, proceden de la homología escasa existente entre los dos genomas (On y Cu) que configuran la aportación del tetraploide *A. adiantum-nigrum*.

Por último, en el estudio citológico realizado durante la descripción de *A. x ligusticum* Bernardello, Marchetti, Van den heede & Viane, los autores señalan la formación de entre 1 y 8 bivalentes, confirmando la cierta homología existente entre los genomas On y Cu que constituyen la dotación del híbrido diploide señalado por BERNARDELLO & al. (2012:271). Estos autores están de acuerdo con SHIVAS (1969) en que *A. adiantum-nigrum* tiene su origen en *A. cuneifolium* y *A. onopteris*.

Tomando los dos últimos casos destacados, como referencia para indicar cuántos bivalentes podría aportar *A. adiantum-nigrum* en sus híbridos, debemos señalar que una media de 4 (BOUDRIE & al., l.c.; BERNARDELLO & al., l.c.). Estos hechos no son demasiado concordantes con los datos que se desprenden de lo señalado en *A. x sarniense* en CUBAS & al. (l.c.) (media nº bivalentes 8,8) y en este trabajo ($\bar{X} = 10,4$). Ambos datos se obtienen restando de los bivalentes totales observados, los formados previsiblemente (hasta 36 posibles) entre los genomas aportados por *A. obovatum* nothosubsp. *lanceolatum*.

Conclusión

En definitiva, siguen por lo tanto vigentes las hipótesis que fueron señaladas en CUBAS & al. (1994:285-286) sobre este “enigma citológico” que supone *A. x sarniense*. Por último, los datos que se desprenden del estudio del siguiente individuo (apartado 5) podrían dar alguna luz a este problema.

5.- Un individuo “enigmático” de *Asplenium onopteris*

Morfología

En el ámbito macromorfológico, el individuo que nos ocupa se muestra confuso, pues el aspecto general es el propio de *A. adiantum-nigrum*, con pinnas no caudadas (figura 11 C), únicamente la dentición manifiesta de las pínulas y el brillo característico ponen de manifiesto que se trata de *A. onopteris*. Este individuo no representa una rareza, constituyéndose en uno más de los no infrecuentes casos de indefinición, donde se ven implicados el diploide (*A. onopteris*) y el tetraploide (*A. adiantum-nigrum*). VIANE & al. (1996:287) también manifiestan las dificultades para distinguir los táxones señalados, en su caso recurren a microcaracteres para su adecuada determinación. Otro caso, que muestra la posible confusión entre las especies citadas es recogido en REICHSTEIN & al. (1994: 286).

No obstante, el contenido esporangial muestra una elevada proporción de esporas abortadas.

Citología

A lo largo de los dos años que se ha mantenido en cultivo el individuo examinado, el estudio citológico no ha variado, mostrando CME con una falta parcial de apareamiento e irregularidades en la meiosis, que son concordantes con la aparente inviabilidad y abortado de las esporas. Los resultados del estudio muestran que se trata de un individuo diploide ($2n=72$), con un número de bivalentes que varía entre 10-18 ($\bar{X} = 14 \text{ II}$), pero que en ningún caso ha llegado a los 36 propios de este tipo de diploides. No se

ha tenido la oportunidad de estudiar posibles vías de formación de esporas no reducidas mediante citomixis o me-

dante restitución nuclear. Dos células y sus diagramas interpretativos se muestran en la figura 12 (A y B).

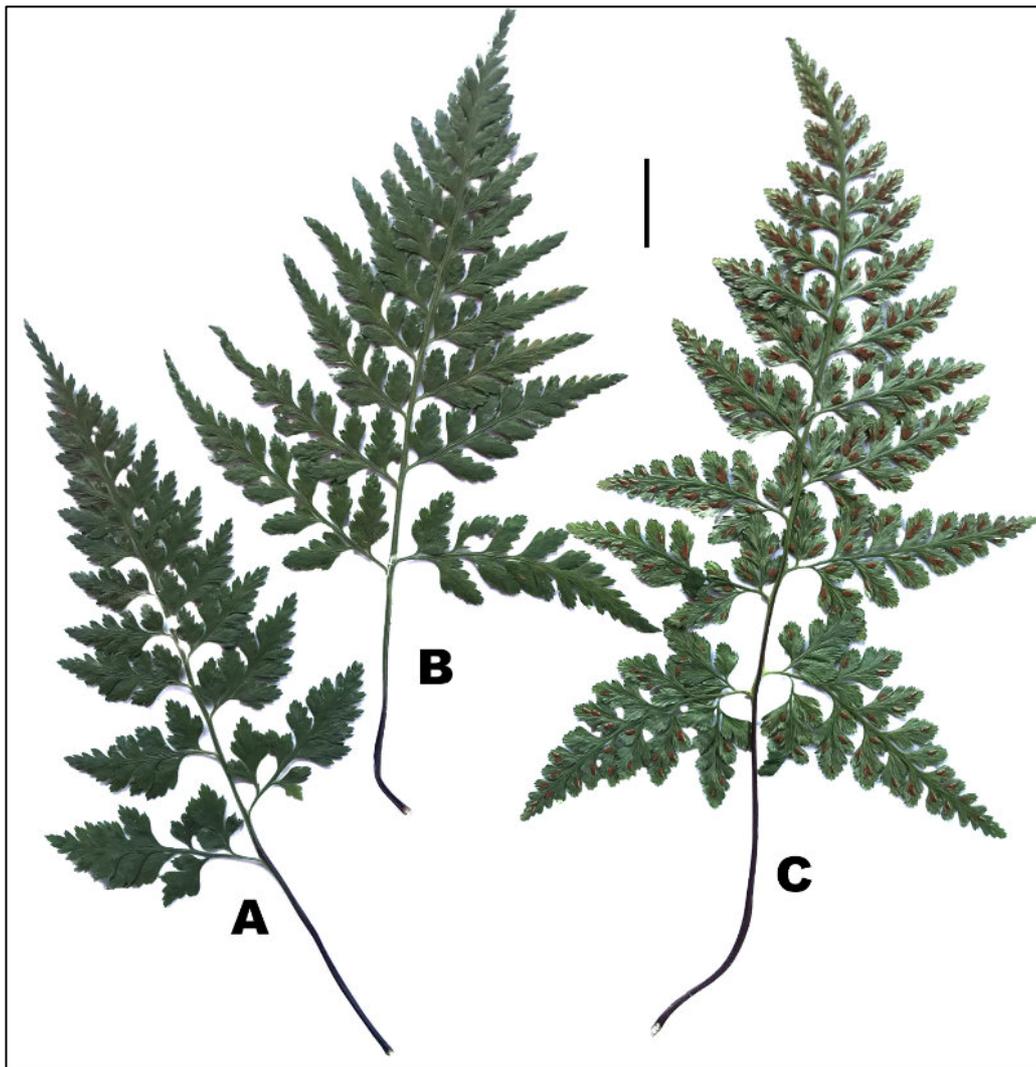


Fig. 11. Fotografías de algunas frondes de los táxones tratados. Significación numeración de los especímenes en apéndice 1. **A:** *A. onopteris*, espécimen 16; **B:** *A. onopteris*, espécimen 17; **C:** *A. onopteris*, espécimen 15. Barra de escala 1 cm.

Discusión

La interpretación de este mutante sináptico es difícil, con las siguientes propuestas como hipótesis:

A.- Mutante sináptico correlacionado únicamente con mutaciones en alguno de los genes que controlan cualquier aspecto de la formación del complejo sinaptonémico, como recogen información y describen en su estudio de anomalías meióticas KAUR & al. (2019). AKHTER & al. (2018) informan sobre diversas anomalías en la meiosis de *A. trichomanes* en la India, y recogen diversa literatura que explica estas anomalías, sobre todo en vegetales superiores, y su relación con interacciones genotípicas y ambientales.

RABE & al. (1992) en su estudio sobre un mutante sináptico espontáneo de *Adiantum pedatum* L. describen hechos relacionados con la formación de esporas no reducidas. El descubrimiento de esporofitos diploides que producen esporas no reducidas les brinda la oportunidad de caracterizar el primer paso de una posible ruta hacia la formación de poliploides.

RAMSEY & al. (1998) recogen algunos casos de híbridos y mutantes sinápticos que forman polen no reducido, con posibles implicaciones en el origen de poliploides.

HAUFLER & al. (1985) en su estudio sobre individuos triploides de *Cystopteris protrusa* (Weatherby) Blasdell, correlacionan la participación de esporas no reducidas, -producidas en hipótesis por individuos diploides bajo situaciones de estrés ambiental-, con la formación de estos individuos poliploides.

Los casos citados anteriormente, entre otros muchos, ponen de manifiesto la relación entre mutante sináptico y posible formación de polen/esporas no reducidas. Desconocemos por último qué rol desempeña el individuo mutante que estudiamos. Supone un punto de partida para estudiar mecanismos citológicos que estén involucrados en la formación de esporas no reducidas.

B.- Hibridación intraespecífica, entre homoploides. Tal podría ser el caso, al localizarse dos individuos de *A. onopteris* con distinta morfología conviviendo con el objeto de estas propuestas. Se muestran en la figura 11A y

B. Los dos individuos son diploides y muestran 36 bivalentes sin que se hayan observado anomalías meióticas en ellos, (figura 13 A y B).

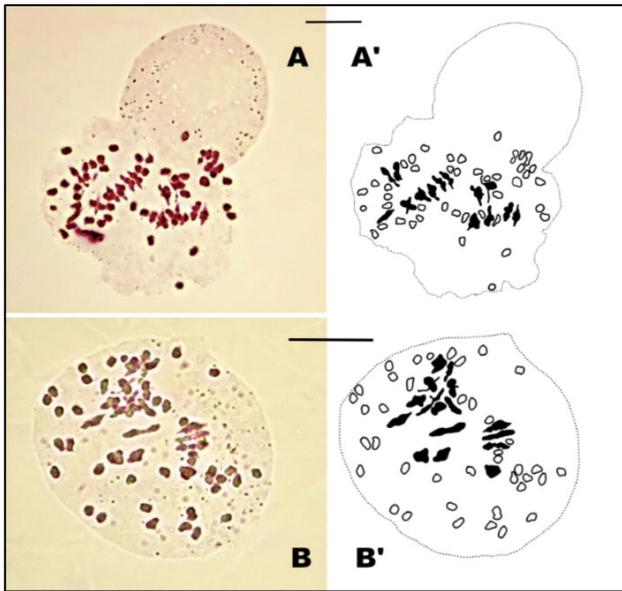


Fig.12. Comportamiento meiótico en células madre de esporas (microfotografías y diagramas) de *A. onopteris* (especimen nº 15): **A**- metafase I, n= c. 14 bivalentes, 44 univalentes. **B**- metafase I, n=c. 16 bivalentes, 40 univalentes. **A'** y **B'** diagramas explicativos: bivalentes, en negro; univalentes, perfilados. La localidad de origen del espécimen puede verse en el apéndice 1. Barras de escala 10 μ m.

Este enigmático diploide podría ser el resultado del cruce de dos estirpes con suficiente diferenciación genética, como para determinar individuos con meiosis irregulares, con solo una parte de los genomas con cromosomas con suficiente homología como para formar bivalentes, pero que se muestran fenotípicamente próximas.

Esta misma idea de táxones crípticos, subyace en la recopilación de estudios sobre *A. adiantum-nigrum* VOGEL & al. (1999), quizás como resultado de una alopoliploidía segmental. Así, la confusión dentro del complejo estaría relacionada con orígenes múltiples, como reflejan los citados autores.

Múltiples eventos de poliploidización proporcionan un camino para que las especies progenitoras diploides, con diferencias genéticas, contribuyan repetidamente a la diversidad genética de un taxón de ploidía superior. Esa misma idea aparece señalada en CUBAS & al. (l.c.) quienes postulan que en el origen de *A. × sarniense* está implicada una forma de *A. adiantum-nigrum* con poca diferenciación entre sus genomas constituyentes (es decir, comportándose como un alopoliploide segmental).

Hay que destacar que estos hechos no son extraños pues SCHNELLER (1996) señala que existen individuos del tetraploide *A. ruta-muraria* L. que presentan meiosis irregulares y esporas abortadas, aunque algunas fértiles. Como se postula en este estudio, estos individuos han podido tener orígenes múltiples y diferentes, partiendo de especies diploides con diferencias genéticas y que pueden ser un mecanismo inicial de especiación críptica en poliploides.

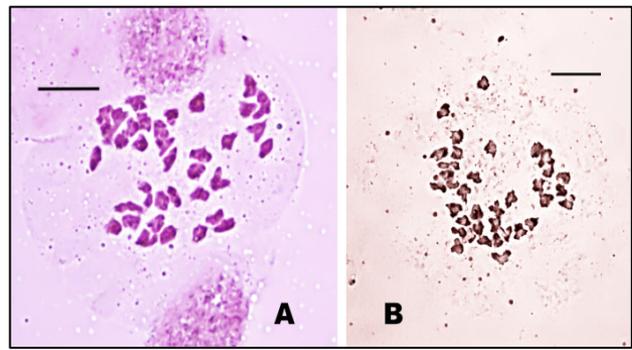


Fig.13. Comportamiento meiótico en células madre de esporas (microfotografías) de *A. onopteris*: **A**- (especimen nº 16), metafase I, n=36 bivalentes. **B**- (especimen nº 17), diacinesis, n= c. 36 bivalentes. La localidad de origen puede verse en el apéndice 1. Barras de escala 10 μ m.

En definitiva, la semejanza de datos, entre este diploide “enigmático” y los inesperados resultados del apareamiento en *A. × sarniense* (apartado 4) sugieren una posible relación. Las cifras de la comparación son como sigue: *A. cf. onopteris* - genomas implicados con supuesta parcial homología (\bar{X} =14 II) (On On'), frente a *A. × sarniense* (OnOn' ObOb') (\bar{X} =10,4 II), en este último caso han sido excluidos los bivalentes propios de *A. obovatum* subsp. *lanceolatum*. Ob y Ob' = genomas de *A. obovatum*.

6. *Asplenium × ticinense*

Morfología

Dada la proximidad de las especies implicadas, los rasgos identitarios de este mesteo son incluso subjetivos y se centran sobre todo en la observación de los extremos de pinnas y pínulas, que, de presentarse acuminados/ caudados no muestran disección profunda. La observación de material esporangial aparentemente no viable y abortado constituyen una prueba más de su origen híbridógeno.

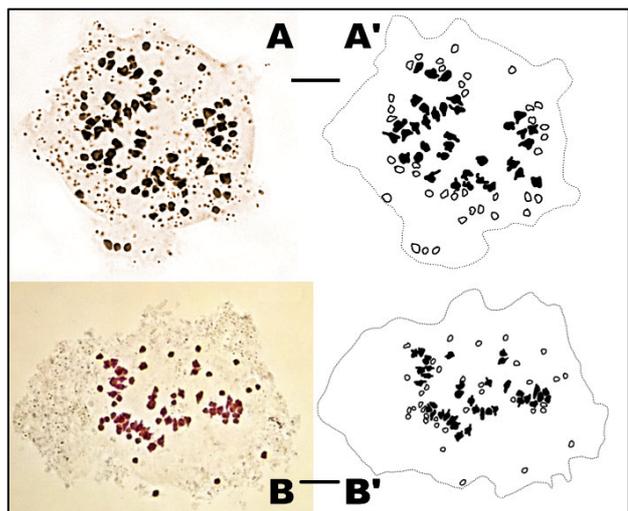


Fig.14. Comportamiento meiótico en células madre de esporas (microfotografías) de *A. × ticinense*: **A**- (especimen nº 18), metafase I, n= c. 35 bivalentes, 38 univalentes. **B**- (especimen nº 19), metafase I, n=c. 36 bivalentes, 36 univalentes. **A'** y **B'** diagramas explicativos: bivalentes, en negro; univalentes, perfilados. Las localidades de origen pueden verse en el apéndice 1. Barras de escala 10 μ m.

Citología y discusión

Los dos individuos estudiados se comportan como triploides ($2n=108$), con aproximadamente igual número de bivalentes que univalentes, concordantes con los datos hasta ahora señalados por otros autores (REISCHTEIN, 1981; CUBAS & al., 1990, entre otros). En la figura 14 (A y B) se muestran los resultados del análisis de dos individuos estudiados.

¿Qué significación puede tener el análisis de esta nothoespecie? Con los datos que aparecen en el presente trabajo, el estudio, -de cuantos más individuos de este mesto se localicen-, permitiría quizás detectar en alguno de ellos multivalentes, constituyéndose entonces este hecho hipotético, en una posible prueba de la aloploidía segmental que podría proponerse para algunos individuos de *A. adiantum-nigrum*. Este no ha sido el caso de los dos individuos analizados pues no se han detectado multivalentes.

7. *Asplenium* × *bavaricum* nothosubsp. *bavaricum*

Morfología

Tal y como se observa en la figura 15, el carácter sobresaliente es el ápice verde del raquis, que muestra la implicación de *A. viride* como supuesto parental del híbrido tratado en el presente apartado. El resto de las características son las propias del otro supuesto parental, *A. trichomanes* s.l.

MEYER (1958) en la descripción de este híbrido indica que el ápice verde de entre 2-10 mm, solo es visible en la juventud de las frondes lo que dificulta su reconocimiento en el campo. En nuestro caso, el carácter discriminatorio se conservó incluso tras su cultivo.

Citología y discusión:

Los datos del análisis, reflejados en apéndice 1, indican que este individuo es triploide ($2n=108$). Así también lo recoge REICHSTEIN (1984:246), quien señala que muestra aproximadamente $36\text{II} - 36\text{I}$.

El hecho de no haber encontrado en la localidad el citotipo diploide de *A. trichomanes*, nos indujo a pensar en el tetraploide *A. quadrivalens*. Además, el sustrato calcáreo no es el más propicio para *A. trichomanes* subsp. *trichomanes* y descartamos la presencia de *A. inexpectans*, dadas las condiciones ambientales (oceanidad) y corológicas.

El individuo analizado por nosotros presenta un número de bivalentes elevado ($\bar{X}=27,6\text{ II}$) cercano al de univalentes, aunque es claramente inferior a los 36 esperables, dado que el supuesto parental *A. quadrivalens* es considerado autotetraploide (entre otros LOVIS, 1964; REICHSTEIN, 1981; RASBACH 2005). Dos células y sus diagramas explicativos se muestran en la figura 16 (A y B). Los autores citados anteriormente se basan en el comportamiento de los genomas proporcionados por el citotipo tetraploide mencionado, en los híbridos en los que está supuestamente implicado, como hemos tenido la oportunidad de examinar en los casos de: *A. × corbariense* del presente trabajo o el propio de *A. × helii* Lusina nothosubsp. *lainzii* Pérez Carro & Fern. Areces (PÉREZ CARRO & al., 1996).

Por otro lado, tal y como recoge de diversos autores JESSEN (2019), los otros citotipos tetraploides del complejo *A. trichomanes*, -*A. csikii* Kummerle & Andrásovszky (= *A. trichomanes* subsp. *pachyrachys* (Christ) Lovis & Reichstein) y *A. jessenii* H.M. Liu & H. Schneid. (= *A. trichomanes*

subsp. *hastatum* (Christ) S. Jess.)- muestran un número menor de emparejamientos entre cromosomas en sus híbridos. Estos hechos le permiten disponer de un argumento a la hora de pronunciarse sobre la implicación de *A. csikii* en el híbrido *A. × clermontate* Syme nothosubsp. *rasbachiae* S. Jess., que describe.

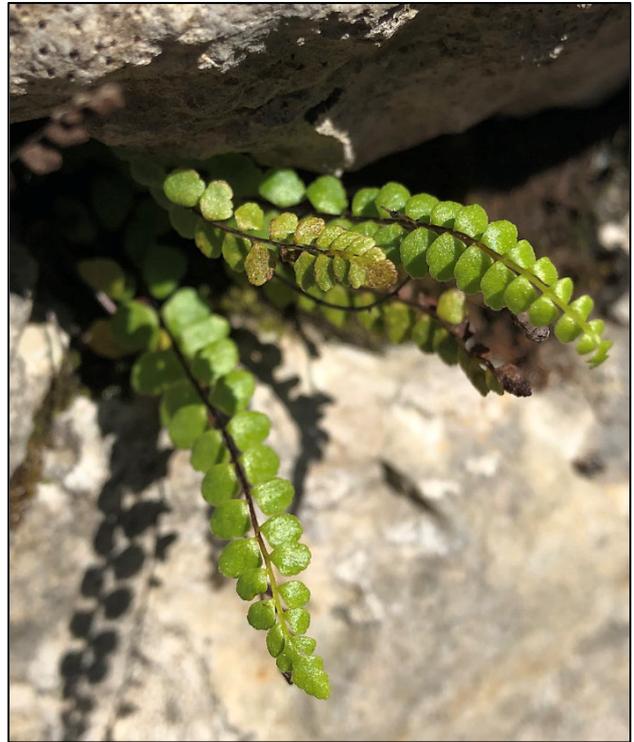


Fig. 15. Fotografía frondes de individuo/especimen 20 (véase apéndice).

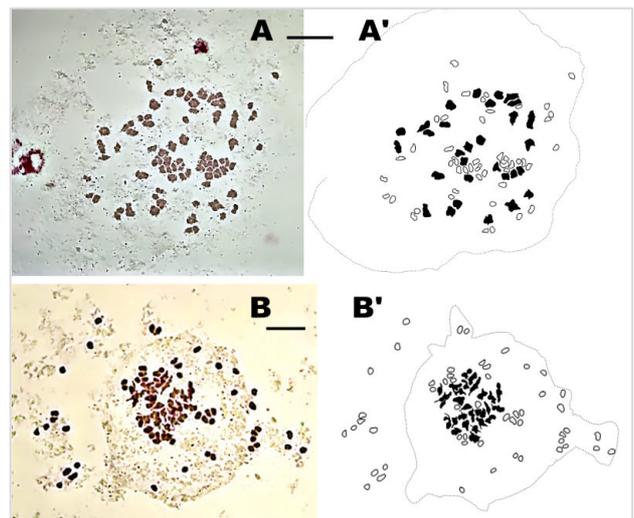


Fig. 16. Comportamiento meiótico en células madre de esporas (microfotografías) de *A. × bavaricum*: (especimen nº 20): A- metafase I, $n=$ c. 30 bivalentes, 48 univalentes. B- metafase I, $n=$ c. 28 bivalentes, 52 univalentes. A' y B' diagramas explicativos: bivalentes, en negro; univalentes, perfilados. La localidad de origen puede verse en el apéndice 1. Barras de escala 10 μm .

Como señala JESSEN (1991:39) serían necesarias investigaciones precisas para determinar qué citotipo tetraploide (auto o aloploidía segmental) de *A. trichomanes*

está involucrado en la formación de *A. bavaricum* nothosubsp. *bavaricum*. Como muestra de la complejidad en el estudio de los cruces entre las distintas estirpes tetraploides de *A. trichomanes* y *A. viride*, añadamos los datos del análisis del individuo que JESSEN (l.c.) correlaciona con el cruce entre lo que hoy se conoce como *A. jessenii* y *A. viride*. En él encuentran una CME con $n = \text{ca. } 30 \text{ II} + 45 \text{ I}$.

Sin rasgos morfológicos que lo respalden es difícil argumentar, que con un número menor de bivalentes esté implicado, cualquier otro citotipo del complejo *A. trichomanes*, por ejemplo *A. csikii* (alotetraploide segmental). Este taxón a pesar de no haberse localizado en el entorno del supuesto híbrido no es descartable en la zona.

Los datos señalados en LOVIS & al. (1965:232) sobre un individuo localizado por H. Melzer (con $n = \text{aproxim. } 28 \text{ II}$), que correlacionan con un supuesto híbrido entre *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* y *A. viride*, son una muestra más del riesgo que supone asumir, como parental para nuestro individuo, a otra estirpe que no sea *A. quadrivalens*.

Conclusión

La concordancia en los datos de los análisis citológicos entre los obtenidos por nosotros y los indicados por LOVIS & al. (l.c.), sin el respaldo de unos rasgos morfológicos concluyentes y a falta de un estudio determinante implicando marcadores moleculares, nos decantamos por proponer para el individuo estudiado la nothoespecie tipo de *A. × bavaricum*.

8. *Asplenium × alternifolium* nothosubsp. *alternifolium*

Morfología

El carácter que mejor discrimina a los nothosubespecies de este mestizo es, sobre todo, la extensión que alcanza el color marrón en el raquis como así recogen entre otros autores, GYSELINCK & al. (2021:33); los autores citados recogen en su tabla 1 otras características que los distinguen, redundando en algunos ya recogidas por AIZPURU & al. (1985). Con todas ellas coincidimos.

Citología y discusión

Las CME analizadas muestran un contenido propio de individuos triploides ($2n=108$), con aproximadamente la misma cantidad de bivalentes que de univalentes. Los datos del análisis se encuentran recogidos en el apéndice 1; una CME se muestra en la Fig. 17. Éstos son concordantes, ($\bar{X} = 31,7 \text{ II}$), con los mostrados por diversos autores (MANTON, 1950; BOUHARMONT, 1966; WAGNER & al., 1991; RASBACH, 2005). Se vuelve a constatar que no llegan a formarse los teóricos 36 bivalentes relacionados con los dos genomas del supuesto autotetraploide *A. septentrionale* (L.) Hoffm. subsp. *septentrionale*, y que la autosíndesis de los dos conjuntos de cromosomas no es tan perfecta, por lo que los genomas de (St) no parecen ser completamente homólogos (BOUHARMONT, 1972: 240). Los univalentes se corresponden con el genoma del diploide *A. trichomanes* subsp. *trichomanes*, detectado en las proximidades del mestizo.

Datos correlacionados, con un número bajo de bivalentes ($\bar{X} = 59 \text{ II}$, de los esperados 72) fueron mostrados en (PÉREZ CARRO & al, 1996:113) en el estudio del tetraploide *Asplenium × souchei* Litard donde también participa, como supuesto parental, *A. septentrionale*.

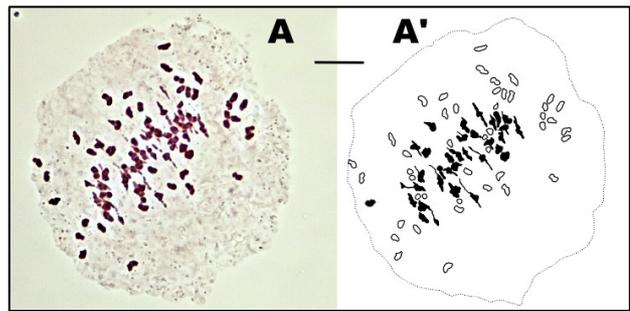


Fig. 17. Comportamiento meiótico en células madre de esporas (microfotografías) de *A. × alternifolium* (especimen nº 21): **A**- metafase I, $n = \text{c. } 32$ bivalentes, 44 univalentes. **A'** diagrama explicativo: bivalentes, en negro; univalentes, perfilados. La localidad de origen puede verse en el apéndice 1. Barras de escala 10 μm

Conclusión

Los resultados del análisis citológico refrendan la inequívoca morfología de un híbrido relativamente frecuente. Con los datos obtenidos se vuelve a confirmar que *A. septentrionale* no se comporta claramente como un autotetraploide.

Agradecimientos: A Llorenç Sáez por su afable atención e inestimable aportación de información diversa. A Carina Igea y a Javier Ballesteros por su colaboración y revisión del resumen en inglés.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUILELLA, A., S. FOS & E. LAGUNA (eds.) (2010). *Catálogo Valenciano de Especies de Flora Amenazadas*. Colección Biodiversidad, 18. Cons. de Medi Ambient, Aigua, Urbanisme i Habitatge, Generalitat Valenciana. Valencia.
- AIZPURU, I., P. CATALÁN & A. SALVO TIERRA (1985). Sobre *Asplenium × alternifolium* Wulfen en la Península Ibérica. *Anales Jard. Bot. Madrid*. 41: 450-451.
- AKHTER, A., M.E.S. SAGGOO & I.A. NAWCHOO (2018). Meiosis and distribution pattern of cytotypes (2x, 4x) of Maidenhair spleenwort: *Asplenium trichomanes* L. from Kashmir, India. *Cytologia* 83(4): 369-374
- ALEJANDRE, J.A., J.A. ARIZALETA, J. BENITO AYUSO & L.M. MEDRANO (1997). Notas florísticas referentes al macizo Ibérico septentrional. II. *Flora Montib.* 7: 44-66.
- ALEJANDRE, J.A., J.A. ARIZALETA & J. BENITO AYUSO (1999). Notas florísticas referentes al Macizo Ibérico Septentrional. III. *Flora Montib.* 12: 40-64
- BENNERT HW, H. RASBACH & K. RASBACH (1987). *Asplenium × reichsteinii* (= *Asplenium fontanum* × *A. majoricum*; *Aspleniaceae*: *Pteridophyta*), a new endemic fern hybrid from Mallorca, Balearic Islands. *Fern Gaz.* 3:133-141.
- BENNERT, H.W., R.E.G. PICHI SERMOLLI, H. RASBACH, K. RASBACH & T. REICHSTEIN (1989). *Asplenium × helii* Lusina, the valid name for the hybrids between *A. petrachae* (Guérin) DC. and *A. trichomanes* L. (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*). II. Detailed description and illustrations. *Webbia* 43 (2): 311-337.
- BENNERT, H.W., M. BOUDRIE & H. RASBACH (1991). Nouvelles donées géographiques et cytologiques sur *Asplenium × samiense* (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*) dans le Massif armoricain (France). Remarques sur le nouveau status de l'*Asplenium billotii* (= *A. obovatum* subsp. *lanceolatum*). *Bull. Soc. bot. Fr., Actual bot.* 138(2): 187-195.
- BENNERT, H.W., A. GIERS, S. GÜLDENPENNING, A. HERBIK & A. KATHEDER (1992). Some new observations on the fern flora of the Azores. *Fern Gaz.* 14 (4): 146-148.

- BERNARDELLO R. & D. MARCHETTI, C. VAN DEN HEDE & R. VIANE (2012). *Asplenium* × *ligusticum* Bernarde-
llo, Marchetti, Van den Heede & Viane (*Aspleniaceae*, *Pterido-
phyta*), ibrido nuovo in Liguria. *Ann. Mus. civ. Rovereto, Sez.: Arch., St., Sc. Nat.* 27(2011): 269-275.
- BOUDRIE M. & H. LASSAGNE (2000). Découverte en France d'un très rare hybride de fougère, *Asplenium* × *dolosum* Milde (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*). *Acta Bot. Gallica* 147: 233-242.
- BOUHARMONT, J. (1966). Note sur *Asplenium* × *alternifolium* Wulfen. *Bull. Jard. Bot. État, Bruxelles* 36: 383-391.
- BOUHARMONT, J. (1972). Meiosis in apogamously produced diploid plants of *Asplenium septentrionale*. *Brit. Fern Gaz.* 10: 237-240.
- BRETAGNOLLE, F. & J. THOMPSON (1995). Gametes with the somatic chromosome number: Mechanisms of their formation and role in the evolution of autopolyploid plants. *Tansley Review No. 78. New Phytologist* 129:1-22.
- CADEVALL, J. (1937). *Flora de Catalunya VI*. Inst. Est. Catalans, Barcelona.
- CUBAS, P., E. PANGUA & J.A. ROSSELLÓ (1990). "*Asplenium* × *ticinense*" D.E.Meyer en el sector guadarrámico de Madrid. *Anales Jard. Bot. Madrid* 47(1): 236-239.
- CUBAS, P. & A. SLEEP (1994). *Asplenium* × *samiense* (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*) from Guernsey (Channel Islands, UK): a cytological enigma? *Fern Gaz.* 14: 269-288.
- CURTO, R., F. ROYO, J. LÓPEZ-ALVARADO, & S. LLORENÇ. (2012). Three new *Asplenium* L. taxa (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*) for the flora of North-Eastern Iberian Peninsula. *Orsis* 26: 45-50.
- DOSTAL J. & T. REICHSTEIN (1984). in G. HEGI: *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* Ed. 3 Band 1. Teil 1: 192-201 (*Pteridophyta*). Verlag Paul Parey, Berlin & Hamburg.
- GUPTA, P. K. & P.M. PRIYADARSHAN (1982). Triticale: Present status and future prospects. *Adv. Genet.* 21: 255-345.
- GYSELINCK, T., & E. HULSMANS, W. TAVERNIER & F. VERLOOVE (2021). On the presence of *Asplenium* × *alternifolium* nothosubsp. *heufleri* (*Aspleniaceae*) in Belgium. *Dumortiera* 117: 30-35.
- HAUFLER, C.H., M.D. WINDHAM, D.M. BRITTON & S.J. ROBINSON (1985). Triploidy and its evolutionary significance in *Cystopteris protrusa*. *Canad. J. Bot.* 63(10):1855-1863.
- HERRERO, A., S. PAJARÓN, C. PRADA. (2001). Isozyme variation and genetic relationships among taxa in the *Asplenium obovatum* group (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*). *Amer. J. Bot.* 88: 2040-2050.
- JESSEN, S. (1991). New records of pteridophytes in eastern Europe. *Famblätter* 23: 14 - 47.
- JESSEN, S. (2019) Beitrag zu Chromosomenzahlen und zur Taxonomie der Farne und Farnverwandten (*Lycopodiophytina* bis *Polypodiophytina*). Kommentare und Ergänzungen zur 22. Auflage der Rothmaler Exkursionsflora von Deutschland – Grundband, 2019: Zweiter Beitrag. *Schlechtendalia* 36: 71-85.
- KAUR, D., V.K. SINGHAL (2019). Meiotic abnormalities affect genetic constitution and pollen viability in dicots from Indian cold deserts. *BMC Plant Biol.* 19: 10.
- LOVIS, J. D. (1964). The taxonomy of *Asplenium trichomanes* in Europe. *Brit. Fern Gaz.* 9: 147-160.
- LOVIS, J.D. (1970). The synthesis of a new *Asplenium*. *Brit. Fern Gaz.* 10(3): 153-157.
- LOVIS, J.D. (1973). A biosystematic approach to phylogenetic problems and its application to the *Aspleniaceae*. *Bot. J. Linn. Soc.* 67 (Suppl. 1): 211-227.
- LOVIS, J.D. (1977). Evolutionary Patterns and Processes in Ferns. In R.D. Preston & H.W. Woolhouse (eds.), *Advances in Botanical Research* 4: 229-415.
- LOVIS, J.D., H. MELZER & T. REICHSTEIN (1965). *Asplenium* × *adulteriniforme* hybr. nov. = diploides *Asplenium trichomanes* L. × *A. viride* Hudson. *Bauhinia* 2[3]: 231-237
- LOVIS, J.D., A. SLEEP & T. REICHSTEIN (1969). Der Farnbastard *Asplenium* × *sollerense* hybr. nov. = *Asplenium majoricum* Litard. × *A. petrarchae* (Guérin) DC. subsp. *petrarchae*. *Ber. Schweiz. hot. Ges.* 79: 369-376.
- MANTON, I. (1950). *Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyte*. Cambridge University Press, 316 pp.
- MEYER, D.E. (1958). Zur Zytologie der Asplenien Mitteleuropas (XVI-XX). *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 71, 11-20.
- MURSALIMOV, S., Y. SIDORCHUK & E. DEINEKO (2013). New insights into cytotoxicity: Specific cellular features and prevalence in higher plants. *Planta* 238.
- MURSALIMOV, S. & E. DEINEKO (2018). Cytotoxicity in plants: facts and doubts. *Protoplasma* 255(3):719-731.
- PÉREZ CARRO, F.J. (1990) *Flora Pteridofítica de la Cordillera Cantábrica y sus estribaciones*. Tesis doctoral. Facultad de Biología, Universidad de León.
- PÉREZ CARRO, F.J. & M.P. FERNÁNDEZ ARECES (1996). Híbridos del género *Asplenium* L. (*Aspleniaceae*) en la Península Ibérica. *Anales Jard. Bot. Madrid* 54(1):106-125.
- PPG I. (2016). A community-derived classification for extant lycopods and ferns. *Journal System. & Evol.* 54: 563-603.
- RABE, EW. & CH. HAUFLER (1992). Incipient polyploid speciation in the maidenhair fern *Adiantum pedatum* (*Adiantaceae*). *Am. J. Bot.* 79: 701-707.
- RAMSEY, J. & D.W. SCHEMSKE (1998). Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 29: 467-501.
- RASBACH, H. (2005). Neufunde von *Asplenium* × *heufleri* Reichardt im Schwarzwald und ein Vergleich mit *Asplenium* × *alternifolium* Wulfen (*Pteridophyta*). *Carolinea* 63: 87-94.
- REICHSTEIN, T. (1981) Hybrids in European *Aspleniaceae* (*Pteridophyta*). *Bot. Helvetica* 91: 89-139.
- REICHSTEIN, T. (1984) *Asplenium*, in: G. HEGI. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* Ed. 3 Band 1. Teil 1: 192–201. Verlag Paul Parey, Berlin & Hamburg.
- REICHSTEIN, T., R. VIANE, H. RASBACH & J. SCHNELLER (1994). *Asplenium adiantum-nigrum* L. subsp. *yuanum* (Ching) Viane, Rasbach, Reichstein & Schneller stat. nov., and the status of *A. woronowii* Chirst (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*). *Candollea* 49: 281-328.
- RIGUAL, A. (1984). *Flora y vegetación de la provincia de Alicante*, ed. 2. Instituto de Estudios Juan Gil-Albert, Alicante.
- RIVAS, S. & J. IRANZO & A. SALVO TIERRA (1982). Nota sobre algunos híbridos de *Asplenium* en la Península Ibérica. *Collect. Bot.* 13: 87-95.
- ROUY, G. (1913). *Flore de France*, vol. 14. Paris.
- SÁEZ, L., P. CUBAS & J.A. ROSSELLÓ (1997). *Asplenium* × *corbariense* nothosubsp. *andorranum* (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*): A new wild diploid hybrid from the Pyrenees (Andorra). *Nova Hedwigia* 64: 267-277.
- SCHNELLER, J. (1996). Outbreeding depression in the fern *Asplenium ruta-muraria* L.: Evidence from enzyme electrophoresis, meiotic irregularities and reduced spore viability. *Biol. J. Linn. Soc.* 59: 281-295.
- SHIVAS, M.G. (1956). *Some problems in the cytology and taxonomy in the genera Polypodium and Asplenium*. Ph.D. Thesis, University of Leeds.
- SHIVAS, M.G. (1969). A cytotoxic study of the *Asplenium adiantum-nigrum* complex. *Brit. Fern Gaz.* 10: 68-80.
- SLEEP, A. (1966). *Some cytotoxic problems in the fern genera Asplenium and Polystichum*. Ph.D. Thesis, Un. of Leeds.
- SLEEP, A. (1971). A new hybrid fern from the Channel Islands. *Brit. Fern Gaz.* 10: 209-211.
- SLEEP, A. (1983). On the genus *Asplenium* in the Iberian Peninsula. *Acta Bot. Malacitana* 8: 11-46.
- VAN DEN HEEDE C.J., R.L. VIANE, M.W. CHASE (2003). Phylogenetic analysis of *Asplenium* subgenus *Ceterach* (*Pteridophyta: Aspleniaceae*) based on plastid and nuclear ribosomal ITS DNA sequences. *Amer. J. Bot.* 90: 481-495.

VIANE, R. & H. RASBACH, K. RASBACH & T. REICHSTEIN (1996). Observations on some ferns of Poros and adjacent parts of the Peloponnesus (Greece). *Bocconea* 5: 279-300.

VICENT, M., C. PRADA, J.M. GABRIEL Y GALÁN & A. AÏNOUCHE (2013). Origin of the polyploids in the fern complex *Asplenium obovatum* (*Aspleniaceae*). *French Annual Polyploidy and Cytogenetics Meeting*, Rennes, France.

VOGEL, J.C., J.A. BARRETT, F.J. RUMSEY & M. GIBBY (1999). Identifying multiple origins in polyploid homosporous pteridophytes. In: P.M. Hillingsworth & al. (eds.) *Molecular systematics and plant evolution*. London: Francis & Taylor.

WAGNER, W.H. (1953). A cytological study of the Appalachian

spleenworts. *Amer. Fern J.* 43 (3): 109-111.

WAGNER, W.H., E.M. BUSH, C.R. WERTH & R.L. BARTGIS (1991) First Records of Alternate Spleenwort, *Asplenium × alternifolium*, in the New World. *Castanea* 56: 128-134.

WOOD, T.E., N. TAKEBAYASHI, M.S. BARKER & al. (2009) The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proc Natl Acad Sci USA* 106: 13875-13879.

(Recibido el 4-V-2021)
(Aceptado el 20-V-2021)

Apéndice 1. Localidades de procedencia del material estudiado y datos obtenidos tras su análisis (recolectado por los autores).

ESPÉCIMEN	Datos análisis citológico	Nº de células analizadas
1. <i>Asplenium × corbariense</i> nothosubsp. <i>corbariense</i>. ALICANTE: 30SYH4786, pr. Font dels Teixos, serra de Xortà, 1070 m, 2-I-2012.	n=c.30 II + 48 I n= 32 II + 44 I n=c.33 II + 42 I n= 29 II + 50 I n=c.34 II + 40 I	1 1 3 1 1
2. <i>Asplenium</i> cf. <i>× corbariense</i> cf. nothosubsp. <i>corbariense</i> LLEIDA: 31TCH5306, Llavorsí, 816 m, 14-VIII-2014.	–	–
3. <i>Asplenium × reichsteini</i> ALICANTE: 30SYH28106743, cabecera del barranco del Paisano, Aguas de Busot, 681 m, 26-XII-2018.	n=c.34 II + 40 I n=c.35 II + 38 I n=c.36 II + 36 I n=c.33 II + 42 I	4 2 1 1
4. <i>Asplenium fontanum</i> ALICANTE: 30SYH28106743, cabecera barranco del Paisano, Aguas de Busot, 681 m, 26-XII-2018.	n= c. 36II n= 36 II	2 8
5. <i>Asplenium fontanum</i> ALICANTE: 30SYH28106743, cabecera barranco del Paisano, Aguas de Busot, 681 m, 26-XII-2018.	n= 36 II n=c.36 II	6 6
6. <i>Asplenium fontanum</i> ALICANTE: 30SYH28106743, cabecera barranco del Paisano, Aguas de Busot, 681 m, 26-XII-2018.	n= 33 II + 6 I n= 34 II + 4 I n= 36 II	2 3 1
7. <i>Asplenium fontanum</i> LLEIDA: 31TCG84047818, prox. de la ermita de Sant Jaume, Josa del Cadí, 1263 m, 18-VIII-2019.	n= 36 II	9
8. <i>Asplenium × sollerense</i> ALICANTE: 30SYH26426868, cabecera barranc de l'Ombria, serra Cabeçó d'Or, Busot, 776 m, 1-I-2018.	n=c.1 IV + 12III+23II+58I n=c. 14 III+ 25 II+52I n=c. 9 III+ 31 II+55I n=c.1 IV + 16 III+22 II+48 I n=c. 5 III+ 26 II+77I n=c. 10 III+ 29 II+56 I n=c.1 IV + 15 III+ 23 II+49 I n=c. 10 III+ 29 II+56 I	1 1 1 1 1 1 1 1
9. <i>Asplenium</i> cf. <i>× sollerense</i> TARRAGONA: 31TBF88290514, cabecera barranco cara NE, serra de la Galera, Freginals, 220 m, 30-X-2018.	–	–
10. <i>Asplenium × sarniense</i> CANTABRIA: 30TUN84118410, San Sebastián de Garabandal, 530 m, 5-V-2019.	n=c. 50 II+44I n=c. 47 II+50I n=c. 42 II+60I n=c. 40 II+64I	1 1 1 1
11. <i>Asplenium × sarniense</i> CANTABRIA: 30TUN84118410, San Sebastián de Garabandal, 530 m, 5-V-2019.	n=c. 46 II+52I n=c. 42 II+60I n=c. 41 II+62I	2 1 2
12. <i>Asplenium × sarniense</i> CANTABRIA: 30TUN84118410, San Sebastián de Garabandal, 530 m, 5-V-2019.	n=c. 48 II+48I n=c. 46 II+52I n=c. 43 II+58I n=c. 42 II+60I n=c. 44 II+56I	1 1 1 2 1

<p>13. <i>Asplenium</i> × <i>sarniense</i> ASTURIAS: 29TQH09, prox. de Villanueva, 300 m, 11-VIII-1989.</p>	<p>n=c. 58 II+28I</p>	<p>1</p>
<p>14. <i>Asplenium</i> × <i>sarniense</i> ASTURIAS: 30TUP31, Sardalla, prox. de Ribadesella, 90 m, 21-VIII-1988.</p>	<p>n=c. 53 II+38I n=c. 50 II+44I n=c. 60 II+24I</p>	<p>1 1 1</p>
<p>15. <i>Asplenium</i> cf. <i>onopteris</i> MURCIA: 30SXG88106455, Cuesta las Lajas, La Unión, 255 m, 1-III-2019.</p>	<p>n=c. 13 II+46I n=c. 14 II+44I n=c. 15 II+42I n=c. 18 II+36I n=c. 16 II+40I n=c. 10 II+52I n=c. 11 II+50I n=c. 12 II+48I</p>	<p>1 3 2 1 2 1 1 1</p>
<p>16. <i>Asplenium onopteris</i> MURCIA: 30SXG88106455, Cuesta las Lajas, La Unión, 255 m, 1-III-2019.</p>	<p>n= 36 II n= c. 36 II</p>	<p>5 2</p>
<p>17. <i>Asplenium onopteris</i> MURCIA: 30SXG88106455, Cuesta las Lajas, La Unión, 255 m, 1-III-2019.</p>	<p>n= 36 II n= c. 36 II</p>	<p>4 3</p>
<p>18. <i>Asplenium</i> × <i>ticinense</i> CANTABRIA: 30TVP69840314, barrio Rocillo, Liendo, 40 m, 10-VI-2020.</p>	<p>n= 36 II+ 36I n=c.36 II+ 36I n=c.35 II+ 38I</p>	<p>4 2 1</p>
<p>19. <i>Asplenium</i> × <i>ticinense</i> CANTABRIA: 30TVP69090499, barrio Hazas, Liendo, 35 m, 12-VI-2020.</p>	<p>n=36 II+ 36I n=c.36 II+ 36I n=c.33 II+ 42I</p>	<p>1 2 2</p>
<p>20. <i>Asplenium</i> × <i>bavaricum</i> nothosubsp. <i>bavaricum</i> CANTABRIA: 30TVN47867326, parque eólico Los Castríos, Espinosa de los Monteros, 1360 m, 11-VII-2020.</p>	<p>n=c. 28 II+ 52 I n=c. 30 II+ 48 I n=c. 29 II+ 50 I n=c. 27 II+ 54 I n=c. 26 II+ 56 I n= c. 25 II+ 58 I</p>	<p>3 1 1 1 1 1</p>
<p>21. <i>Asplenium</i> × <i>alternifolium</i> nothosubsp. <i>alternifolium</i> LA RIOJA: 30TWM09526939, barranco Rigüelo, prox. restaurante Venta Goyo, Viniegra de Abajo, 844 m, 21-IV-2011.</p>	<p>n= 31 II+ 46I n=c.35 II+ 38I n= c. 32 II+ 44I n= 30 II+ 48I</p>	<p>1 1 2 2</p>

PRÓXIMA PUBLICACIÓN

Flora Valentina, IV (Lamiaceae - Rhamnaceae) 

Gonzalo Mateo Sanz, Manuel B. Crespo Villalba, Emilio Laguna Lumbreras

Ed. Jolube, 2021

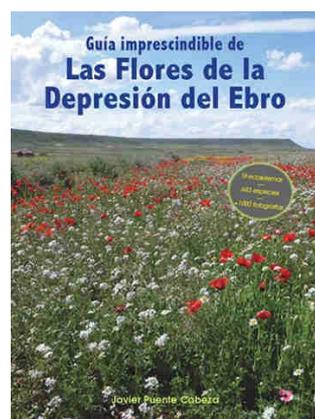
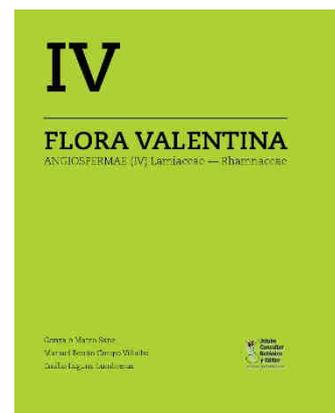
Encuadernación cosida, 22 x 27 cm

Aprox. 365 páginas en **COLOR**

Fecha lanzamiento: **diciembre de 2021**

ISBN: 978-84-121656-9-2

PVP: 60€ + envío



Guía imprescindible de las flores de la Depresión del Ebro  

Javier Puente Cabeza

Col. *Guías imprescindibles de flora*, nº 5

Encuadernación rústica 11 x 21,6 cm

380 páginas en **COLOR**

Fecha lanzamiento: **julio de 2018**

ISBN: 978-84-947985-3-5

PVP: 24,00€ + envío

Las gramíneas de la Península Ibérica e Islas Baleares  

Claves ilustradas para la determinación de los géneros y catálogo de especies

Carlos ROMERO ZARCO

Monografías de Botánica Ibérica, nº 15

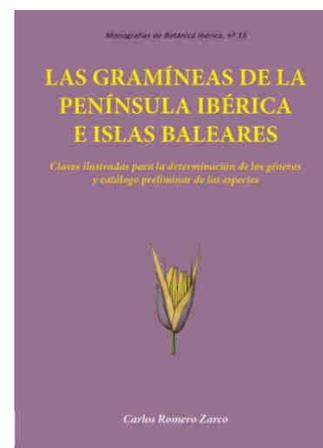
Encuadernación rústica 17 x 24 cm

172 páginas en color

Fecha lanzamiento: abril de 2015

ISBN: 978-84-943561-1-7

PVP: 17,95€ + envío



Las plantas en la cultura tradicional de Ávila: Etnobotánica abulense  

Emilio BLANCO CASTRO

Monografías de Botánica Ibérica, nº 16

Encuadernación rústica 17 x 21,5 cm

344 páginas en color

Fecha lanzamiento: mayo de 2015

ISBN: 978-84-943561-0-0

PVP: 28€ + envío

Orquídeas de Aragón

Conchita MUÑOZ ORTEGA

Col. *Guías imprescindibles de flora*, nº 2

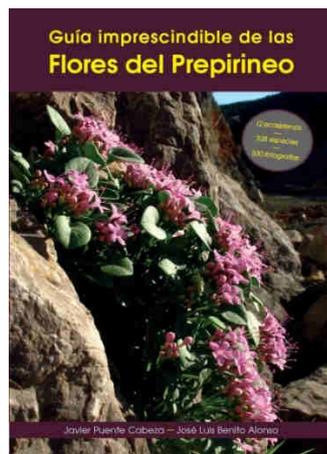
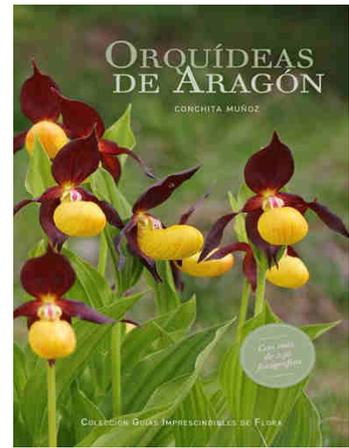
Encuadernación rústica 10 x 21 cm

202 páginas **en color con 250 fotografías**

Primera edición: abril de 2014

ISBN: 978-84-941996-1-5

PVP: 17,50 € + envío



Guía imprescindible de las flores del Prepirineo

Javier PUENTE CABEZA & José Luis BENITO ALONSO

Col. *Guías imprescindibles de flora*, nº 3

Encuadernación rústica 17 x 24 cm

204 páginas **en color con más de 530 fotografías.**

Primera edición: abril de 2013

ISBN: 978-84-941996-4-6

PVP: 17,50 € + envío

Orquídeas de la provincia de Cuenca

Guía de campo  

Agustín Coronado Martínez y Eduardo Soto Pérez

Colección Guías imprescindibles de flora, 4

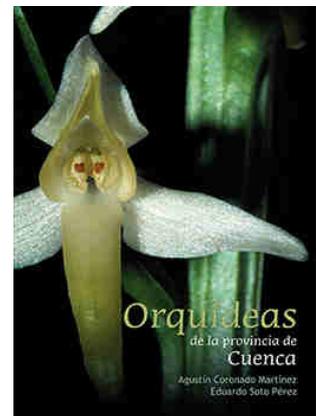
Encuadernación rústica 14,8 x 21 cm

252 páginas en **COLOR**

Fecha lanzamiento: mayo de 2017

ISBN: 978-84-945880-5-1

PVP: 25,95€ + envío



Guía imprescindible de las flores del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido, 2ª edición

José Luis BENITO ALONSO

Col. *Guías imprescindibles de flora*, nº 1

Encuadernación rústica 17 x 23,5 cm

96 páginas color

Primera edición: mayo de 2009. **También edición en INGLÉS y FRANCÉS**

ISBN: 978-84-613-1776-9

PVP: 15,00 € + envío

Plantas de las cumbres del Pirineo. Flora del piso alpino 

Daniel Gómez, José Vicente Ferrández, Manuel Bernal, Antonio Campo, J. Ramón Retamero y Víctor Ezquerro

Ed. Prames. *Premio Félix de Azara, 2019*

Encuadernación rústica cosida 18 x 24,5 cm

592 páginas en **COLOR**

Fecha lanzamiento: **agosto de 2020**

ISBN: 978-84-8321-920-1

PVP: 50€ + envío

