



VNIVERSITAT
ID VALÈNCIA



VNIVERSITAT ID VALÈNCIA
Jardí Botànic

Programa Oficial de Doctorado en Biodiversidad

Interés taxonómico de los caracteres
micromorfológicos en el género
Chaenorhinum (DC.) Rchb.
(Plantaginaceae)

10 μ m

Doctorando:
María Pilar Blasco Conesa

Director:
Dr. Jaime Güemes Heras,
Conservador del Jardín Botánico de la Universidad de Valencia

Índice

1. Introducción general.....	1
1.1. El género <i>Chaenorhinum</i> (DC.) Rchb. (Antirrhineae, Plantaginaceae).....	2
1.2. Interés taxonómico de la micromorfología de semillas y tricomas...	13
1.3. Valor taxonómico de la morfología en la época de la hegemonía de los estudios y las filogenias moleculares.....	17
1.4. Bibliografía.....	21
2. Metodología.....	35
2.1. Material.....	36
2.2. Técnicas de observación.....	37
2.3. Terminología.....	41
2.4. Métodos estadísticos.....	42
2.5. Bibliografía.....	44
3. Resultados.....	48
3.1. Relaciones micromorfológicas en el grupo <i>Chaenorhinum organifolium</i> : ubicación de dos táxones poco conocidos, <i>Linaria rodriguezii</i> Porta y <i>Ch. organifolium</i> subsp. <i>cotiellae</i> P. Monts. & G. Monts.....	49
3.1.1. Introducción.....	49
3.1.2. Material y métodos.....	52
3.1.3. Resultados.....	54
3.1.4. Discusión.....	65
3.1.5. Bibliografía.....	83
3.1.6. Apéndice.....	86
3.2. Estudio de los caracteres micromorfológicos del grupo <i>Ch. macropodium</i> (Boiss. & Reut.) Lange y comparación con <i>Ch. robustum</i> Loscos.....	98
3.2.1. Introducción.....	98
3.2.2. Material y métodos.....	101
3.2.3. Resultados.....	103
3.2.4. Discusión.....	112

3.2.5. Bibliografía.....	125
3.2.6. Apéndice.....	129
3.3. <i>Chaenorhinum serpentinum</i> (Plantaginaceae), nueva especie de los afloramientos ultrabásicos del sur de la Península Ibérica.....	136
3.3.1. Introducción.....	136
3.3.2. Material y métodos.....	138
3.3.3. Resultados.....	141
3.3.4. Discusión.....	151
3.3.5. Clave para la identificación de <i>Chaenorhinum serpentinum</i>	157
3.3.6. Bibliografía.....	171
3.3.7. Apéndice.....	177
3.4. A new gypsophilous species of <i>Chaenorhinum</i> (Antirrhinaceae) from the south-east of the Iberian Peninsula.....	190
3.4.1. Introduction.....	190
3.4.2. Material and methods.....	191
3.4.3. Results.....	192
3.4.4. Discussion.....	198
3.4.5. Acknowledgements.....	201
3.4.6. Key for identification of <i>Chaenorhinum gamezii</i>	201
3.4.7. References.....	208
3.4.8. Appendix.....	212
4. Conclusiones finales.....	215
5. Bibliografía.....	219

1. Introducción general

1.1. El género *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. (Antirrhineae, Plantaginaceae)

El género *Chaenorhinum* se integra actualmente en la familia Plantaginaceae, aunque históricamente se ha situado en la familia Scrophulariaceae, una familia que recientemente ha sido disgregada y cuyos géneros tradicionales han sido repartidos entre siete familias distintas del orden Lamiales (Tank et al., 2006).

Durante mucho tiempo, la familia Scrophulariaceae fue un grupo indiscutible formado por, aproximadamente, 270 géneros y 5100 especies (Mabberley, 1997). Estaba caracterizado por una gran variedad morfológica y metabólica: en la forma de vida (desde hierbas anuales a árboles), en las adaptaciones nutricionales (autótrofas, hemiparásitas u holoparásitas), en los mecanismos fisiológicos (rutas metabólicas C3 y C4), en la disposición de las hojas (alternas u opuestas), en la venación de las hojas (pinnada o palmeada), en el tipo de inflorescencia (flores solitarias, inflorescencias racemosas o cimosas), en la simetría de la flor (actinomorfa o cigomorfa), en el número de lóbulos del cáliz (2, 4 ó 5), de la corola (2, 4 ó 5), de estambres (2, 4 ó 5), de estaminodios (ausentes o hasta tres), de carpelos (2 ó 3), de estigmas (1 ó 2), en el tipo de fruto (secos o carnosos; dehiscentes o indehiscentes; en cápsula septicida, esquizocarpo o baya) (Watson & Dallwitz, 2000). Sin embargo, esta familia podía diferenciarse de las familias próximas con relativa facilidad (Olmstead et al., 2001), si bien es cierto que, desde antiguo, su delimitación tradicional estaba basada más en la ausencia de los caracteres de las familias próximas que en la presencia de caracteres comunes entre los géneros asignados a la familia (Wettstein, 1891). Aun así, era relativamente sencillo caracterizar e identificar a una “Scrophulariaceae típica”. Las características que típicamente las definían eran: flores con simetría bilateral, frecuentemente tubulares; ovarios con placentación axial; primordios seminales numerosos; frutos en cápsula septicida o poricida; y semillas con endospermo (Olmstead et al., 2001). Pero, la ausencia de caracteres que definieran de forma única a la familia, planteaba la posibilidad de que las Scrophulariaceae no fueran un grupo sistemático monofilético (Olmstead & Reeves, 1995). Dos estudios de sistemática molecular independientes (Olmstead & Reeves, 1995; dePamphilis

et al., 1997), identificaron la naturaleza polifilética de la tradicional familia Scrophulariaceae, corroborando así las especulaciones previas sobre la naturalidad del grupo. Los estudios posteriores que han analizado la sistemática molecular en el orden Lamiales han sostenido la polifilia de la familia (Olmstead et al., 2000, 2001; Oxelman et al., 2005; Rahmzadeh et al., 2005) y han supuesto la desintegración de la familia Scrophulariaceae (Tank et al., 2006).

El resultado de las primeras reorganizaciones, basadas en los análisis filogenéticos de secuencias de DNA plastidial de los genes *rbcL*, *ndhF* y *rps2*, sugería que los géneros de la clásica familia podrían quedar integrados en, al menos, 5 linajes de plantas parásitas y no parásitas. Además, la ubicación de algunos de sus géneros en clados de otras familias, como Plantaginaceae, Orobanchaceae y Globulariaceae, indicaban la necesidad de una profunda reorganización de la familia (Olmstead et al., 2001). De este modo, se propuso la desintegración de las Scrophulariaceae clásicas y sus géneros quedaron repartidos en 5 familias: Scrophulariaceae s.s., Orobanchaceae, Calceolariaceae, Stilbaceae y Plantaginaceae (Olmstead & Reeves, 1995; Olmstead et al., 2001). La última revisión (Tank et al., 2006) de Scrophulariaceae s.l. ordena los géneros y especies en siete familias distintas: Scrophulariaceae s.s., formada por unas 1000 especies ordenadas en 87 géneros, distribuida principalmente por el Hemisferio Sur, aunque dos de sus géneros más numerosos (*Scrophularia* L. y *Verbascum* L.) se encuentran predominantemente en el Hemisferio Norte; Orobanchaceae, una familia de plantas hemiparásitas u holoparásitas formada por unas 1600 especies ordenadas en 80 géneros, con una amplia distribución y presente en África, sudoeste de Asia, Europa, América y Australia; Calceolariaceae, una pequeña familia con sólo cuatro géneros y unas 280 especies, presente únicamente en Sudamérica y Nueva Zelanda; Stilbaceae, distribuida por las regiones subtropicales del sur de África, con 36 especies de 11 géneros diferentes; Phrymaceae, una familia de distribución cosmopolita formada por unas 106 especies de 10 géneros diferentes, con dos centros de diversificación, uno en el norte de América y otro en Australia; Linderniaceae, formada por unas 150 especies en 15 géneros, se presenta en África, América y Asia aunque con

distribución principalmente neotropical; y por último, Plantaginaceae, formada por unas 1200 especies ordenadas en unos 110 géneros, sin una localización geográfica concreta, ya que muchos de sus géneros o especies tienen una distribución cosmopolita (Tank et al., 2006). En este último grupo, Plantaginaceae, quedaron reunidos muchos de los géneros más característicos de las Scrophulariaceae clásicas: *Antirrhinum* L., *Linaria* Mill., *Digitalis* L., *Veronica* L., y también *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. Con ellos se unieron géneros, morfológicamente muy distintos, situados previamente en otras familias como *Plantago* L., *Callitriche* L., *Hippuris* L. o *Hydrotriche* Zucc. Estos géneros tienen características florales muy distintas de las Scrophulariaceae típicas. Esta diversidad floral se ha interpretado como una adaptación a distintos tipos de polinización (Donoghue et al., 1998; Reeves et al., 1998). La aplicación del Código de Nomenclatura Botánica llevó a la utilización para esta nueva agrupación del nombre más antiguo entre los de las familias: Plantaginaceae. Sin embargo, por motivos ajenos a la nomenclatura, principalmente por la dificultad conceptual de aceptar que las antiguas Scrophulariaceae estuvieran bajo un nombre (Plantaginaceae) formado tradicionalmente por especies con una morfología floral muy característica y muy distinta de aquellas, se hicieron diversos intentos por eludir las normas del Código y recurrir a la conservación de nombres no prioritarios, como por ejemplo Antirrhinaceae (Reveal et al., 1999) y Veronicaceae (Reveal et al., 2008). Sin embargo, el nombre Plantaginaceae tiene prioridad de acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura Botánica, por lo que ambas propuestas fueron rechazadas por el Comité de Nomenclatura de Plantas Vasculares.

De todas las familias que conforman actualmente la familia Scrophulariaceae s.l. sólo tres son autóctonas de la Península Ibérica: la familia Orobanchaceae en la que se situarían los géneros de plantas hemiparásitas (*Bartsia* L., *Parentucellia* Viv., *Euphrasia* L., *Tozzia* L., *Lathraea* L., *Rhinanthus* L., *Melampyrum* L. y *Pedicularis* L.) y holoparásitas (*Orobanche* L. y *Cistanche* Hoffmanns. & Link); la familia Scrophulariaceae s.s. en la que quedarían *Scrophularia* y *Verbascum*; y la familia Plantaginaceae en la que encontramos la mayoría de los restantes géneros de plantas no parásitas (ej. *Asarina* Mill.,

Linaria, *Misopates* Raf., *Cymbalaria* Hill, *Antirrhinum*, *Chaenorhinum*, *Digitalis* o *Veronica*, entre otros). A todos ellos, habría que añadir el género *Mimulus* L. (familia Phrymaceae) que aunque no es autóctono de la Península Ibérica se encuentra naturalizado en ella (Tank et al., 2006; Benedí et al., 2009). En *Flora iberica* se mantiene la delimitación tradicional de la familia propuesta por Wettstein (1891), que fue utilizada desde entonces en la mayoría de floras de todo el mundo y que permitía un reconocimiento relativamente sencillo de la pertenencia a la familia (Benedí et al., 2009).

Aunque la familia Scrophulariaceae tradicional está actualmente cuestionada, no parecen estarlo tanto las tribus en las que Wettstein (1891) la dividió. La mayoría de ellas se han demostrado monofiléticas tras los estudios moleculares, por lo que pueden ser consideradas grupos naturales, aunque queden ahora separadas en diferentes familias (Benedí et al., 2009). Una de ellas, es la tribu *Antirrhineae* Chav., a la que pertenece el género *Chaenorhinum*. La tribu *Antirrhineae* está compuesta por 29 géneros distribuidos entre el Nuevo y el Viejo Mundo, y las especies que pertenecen a esta tribu se caracterizan por tener flores tubulares con un apéndice basal (espolón o giba), cápsula dehiscente y poricida (Rothmaler, 1943), y un glucósido iridoide, el antirrhinosido, que es exclusivo de ella (Kooiman, 1970; Sutton 1988). La adscripción de especies a la tribu *Antirrhineae* se ha mantenido más o menos igual, desde el origen de la Botánica Sistemática, independientemente de que fuera tratada como género (Linneo, 1753), como tribu (Chavannes, 1833), como subfamilia (Betsche, 1984) o como familia (Persoon, 1806). Los estudios preliminares basados en caracteres morfológicos y en la secuencias de los genes plastidiales *rps2* y *ndhF* (dePamphilis et al., 1997; Ghebrehiwet et al., 2000) ya indicaban un fuerte apoyo a la monofilia del grupo. También el tratamiento genérico de la tribu *Antirrhineae*, previo a los análisis moleculares y basado únicamente en caracteres morfológicos, ha sido corroborado. Los géneros reconocidos actualmente (Sutton, 1988; Güemes, 1997) se apreciaron como grupos naturales de especies cuando fueron abordados desde la perspectiva de la sistemática molecular basada en la secuenciación de genes plastidiales y ribosomales (Vargas et al., 2004). Los últimos análisis filogenéticos construidos a partir de secuencias ITS y *ndhF*

reconocen 6 linajes principales en los que quedan ordenados todos los géneros estudiados de la tribu: grupo *Anarrhinum* (*Anarrhinum* Desf., *Kickxia* Dumort); grupo *Linaria* (*Linaria*); grupo *Maurandya* (*Cymbalaria*, *Asarina*, *Maurandella* (A. Gray) Rothm., *Rhodochiton* Zucc. ex Otto & A. Dietr., *Lophospermum* D. Don); grupo *Schweinfurthia* (*Pseudorontium* (A. Gray) Rothm., *Schweinfurthia* A. Braun.); grupo *Antirrhinum* (*Antirrhinum*, *Pseudomisopates* Güemes, *Misopates*, *Acanthorrhinum* Rothm., *Howelliella* Rothm., *Neogaerrhinum* Rothm., *Sairocarpus* D.A. Sutton, *Mohavea* A. Gray, *Galvezia* Domb. ex Juss.); y grupo *Chaenorhinum* (*Chaenorhinum*, *Albraunia* Speta, *Holzneria* Speta) (Vargas et al., 2004).

El género *Chaenorhinum* es uno de los más grandes y diversificados de la tribu *Antirrhineae*. Forma un grupo natural bien diferenciado de *Linaria* en el que en ocasiones ha estado incluido (Vargas et al., 2004). Está formado por unas 25 especies distribuidas por el Viejo Mundo, fundamentalmente por el sudoeste de Europa, norte de África y sudoeste de Asia (Speta, 1980; Sutton, 1988; Benedí & Güemes, 2009a; Yıldırım et al., 2010). El género tiene dos centros principales de especiación, uno oriental, centrado en la Península de Anatolia, que se extiende hasta las estepas de Irán y Afganistán; y otro occidental, centrado en la Península Ibérica que alcanza el norte de África, especialmente en su extremo occidental (Sutton, 1988). Las especies compartidas entre ambos centros de diversificación prácticamente no existen, si exceptuamos a *Chaenorhinum minus* (L.) Lange, especie de amplia distribución frecuentemente asociada a terrenos perturbados y subnitrófilos, y de origen geográfico incierto (Benedí & Güemes, 2009a). Además, algunas especies del género tienen una marcada preferencia por sustratos especiales (yesos, dolomías, serpentinas). El aislamiento geográfico y la adaptación a estos sustratos pueden haber jugado un papel importante en la especiación del género (Sutton, 1988; Marchal & Lendínez, 2011; Pérez-García et al., 2011) y favorecido la aparición de endemismos de área restringida como *Ch. reyesii* (C. Vicioso & Pau) Benedí, *Ch. raveyii* (Boiss.) Pau, *Ch. organifolium* subsp. *cotiellae* P. Monts. & G. Monts., *Ch. semispeluncarum* Yıldırım, Kit Tan, Senol & Pirhan, *Ch. yildirimii* Kit Tan, Yıldırım, Şenol & Pirhan, *Ch. tenellum* (Cav.) Lange o *Ch. glareosum* (Boiss.) Willk., entre otros.

El género está formado por hierbas sufruticosas, anuales o perennes, de glabras a pubescentes, con tallos generalmente homomorfos, en cuyo caso pueden ser erectos, ascendentes, tendidos, procumbentes o colgantes, simples o ramificados desde la base, aunque a veces también pueden ser heteromorfos con estolones estériles normalmente subterráneos y radicales (Montserrat & Montserrat, 1986; Mateu-Andrés, 1998). Las hojas son pinnatinervias, homomorfas o heteromorfas, las inferiores pueden ser alternas, opuestas o \pm arrosietadas, y las superiores, opuestas o alternas, su forma, varía de suborbicular a lanceolada, son enteras, obtusas o subagudas, atenuadas o truncadas en la base, pecioladas o sésiles; el pecíolo es más corto que el limbo, no cirroso. La inflorescencia se presenta en forma de racimo terminal, laxo o denso, con el eje recto o zigzagueante, con brácteas alternas parecidas a las hojas superiores, aunque algo menores, de lineares a orbiculares, atenuadas en la base, reducidas progresivamente hacia el ápice. Las flores son zigomorfas y pediceladas, con el cáliz profundamente hendido en 5 sépalos subiguales o desiguales, generalmente, el superior es levemente mayor que los laterales; los lóbulos son de lineares a suborbiculares, erectos o algo curvados sobre de la cápsula o bien con el superior aplicado. La corola es bilabiada, con una gama de colores que varía de púrpura a blanco, con frecuencia con venas más oscuras; el tubo normalmente está comprimido dorsiventralmente, en ocasiones es cilíndrico, se prolonga en la base en un espolón cónico o fusiforme, agudo u obtuso, recto o algo incurvado; el labio superior es erecto o erecto-patente, con 2 lóbulos iguales, emarginados o enteros, y el labio inferior es erecto-patente o reflejo, con 3 lóbulos, \pm iguales que también pueden ser emarginados o enteros. El androceo es didínamo, con 4 estambres incluidos y un estaminodio muy reducido. El gineceo tiene el ovario bilocular, el estilo recto o erecto-patente y el estigma íntegro, capitado, dispuesto entre las anteras. El fruto es una cápsula bilocular con forma globosa, ovoide o elipsoide, con los lóculos subiguales o claramente desiguales: el lóculo superior, normalmente de mayor tamaño, se abre en un solo poro subcircular, apical, con dientes irregulares, frecuentemente con una dehiscencia más temprana que el inferior; el lóculo inferior también con un solo poro subapical, con dientes irregulares o con una apertura circular circuncisa, aunque en ocasiones es indehisciente. Las semillas suelen ser más numerosas en el lóculo superior, tienen simetría radial,

son ovoides o elipsoides, con crestas longitudinales, rectas o sinuosas, continuas o discontinuas, lisas o denticuladas y con papilas en los espacios intermedios que hay entre las crestas. (Sutton, 1988; Benedí & Güemes, 2009a).

La falta de caracteres vegetativos y reproductivos que permitan diferenciar con claridad las distintas especies, ha hecho que la taxonomía del género sea compleja, especialmente en algunos grupos (Benedí & Güemes, 2009a), lo que ha provocado que haya sufrido continuas reordenaciones. Fue descrito por De Candolle (1815) como una sección de *Linaria* diferenciándolo de las otras secciones del género por la forma y el tamaño del espolón de la flor, la apertura de la garganta de la corola y sus labios, así como por la forma de las semillas. Aunque fue posteriormente elevado al rango de género por Reichenbach (1828), Chavannes (1833) vuelve a considerarlo como sección de *Linaria* y lo divide en dos grupos según la morfología de la cápsula: el primero está formado por las especies de cápsula coriácea, con el lóculo superior a menudo mucho mayor, dehiscente en el ápice mediante una valva no dividida, incluye las especies *L. tenella* DC., *L. villosa* Mill., *L. organifolia* DC., *L. flexuosa* Desf. y *L. rubrifolia* Robill. & Castagne ex DC.; el segundo grupo se caracteriza por tener la cápsula membranácea, con los lóculos más o menos iguales, dehiscentes en el ápice mediante una valva dividida en 3 dientes, está formado por *L. minor* Desf. y *L. littoralis* Willd. Endlicher (1839) da nombre a los grupos propuestos por Chavannes y los trata como secciones (Sección *Chaenorhinum* DC. y *Microrrhinum* Endl.). Por su parte, Fourreau (1869) vuelve al tratamiento genérico, que será mantenido y apoyado por la mayoría de autores posteriores como Rothmaler (1943), Losa (1964), Fernandes (1972), Speta (1977), Valdés (1987), Sutton (1988) o Benedí & Güemes (2009a), aunque aún a finales del siglo XX algunos autores siguieron manteniendo las especies bajo el género *Linaria* (Bolòs & Vigo, 1996) o quisieron ver dos géneros distintos al independizar *Microrrhinum* (Endl.) Fourr. de *Chaenorhinum* (Speta, 1980).

No sólo la ubicación del género ha variado, también las especies de las que consta han sufrido continuas reordenaciones desde que Lange (1870) las distribuyera basándose en la duración de su período vegetativo, dividiéndolas en dos grupos: anuales y perennes. Losa (1964) estudió las especies

españolas del género siguiendo esta clasificación mientras que Fernandes (1971, 1972, 1973) amplió y recogió el estudio de éste último estudiando todas las especies europeas. La última revisión del género ha sido realizada por Sutton (1988), quien se basa en los estudios de Fernandes para el tratamiento de las especies europeas. Más tarde, Benedí & Güemes (2009a) realizaron la revisión del género a escala ibérica para *Flora ibérica*. Estos autores intentaron no utilizar el carácter, siempre confuso, del biotipo en los pasos iniciales de su clave general de especies, argumentando que la separación entre especies anuales y perennes no siempre es posible con claridad porque la mayoría de las especies perennes florecen en el primer año, sin haber adquirido aún la consistencia leñosa necesaria para su discriminación. Por su parte, algunas de las especies anuales lignifican de forma considerable su base y, probablemente, llegan a vivir más de un año, lo que genera numerosas confusiones.

Si comparamos las revisiones de Sutton (1988) y de Benedí & Güemes (2009a), observamos que no aparecen diferencias entre las especies consideradas como anuales, sin embargo, sí que existen discrepancias en el tratamiento de algunas especies ibéricas perennes como *Ch. origanifolium* (L.) Kostel., *Ch. crassifolium* (Cav.) Kostel., *Ch. segoviense* (Reut. ex Rouy) Rouy y *Ch. villosum* (L.) Lange. También plantean la dificultad de discriminar *Ch. macropodium* (Boiss. & Reut.) Lange de *Ch. robustum* Loscos. Todas estas especies son endémicas o tienen su centro de diversificación en la Península Ibérica. Por estos motivos, han sido las especies objeto de nuestro interés en el presente trabajo. Hemos querido profundizar en su conocimiento morfológico para contrastar los tratamientos previos.

Grupo de Chaenorhinum origanifolium

Siempre ha sido considerado un grupo muy polimorfo en todo su rango de distribución, formado por táxones con considerables variaciones en el hábito, el tamaño y la forma de las hojas y de las flores, en la pubescencia y en la ornamentación de las semillas (Fernandes, 1971; Sutton, 1988). Por este motivo, hubo muy distintas formas de entender su organización taxonómica y ha sido objeto de diversos trabajos de revisión en la segunda mitad del siglo XX (Losa, 1964; Fernandes, 1971, 1972, 1973; Sutton, 1988).

Éste es un grupo realmente complejo del que Linneo (1753) sólo conoció su *Antirrhinum organifolium* L., especie que posteriormente fue situada por Chazelles de Prizy (1790) en el género *Linaria* y finalmente Kosteletzky (1844) lo llevó al género *Chaenorhinum*. A finales del siglo XVIII, Cavanilles (1793) describió su *Antirrhinum crassifolium* Cav., diferenciándolo de la especie linneana por sus hojas ovadas y crasiúsculas y por sus flores en racimo más denso. Este taxon siguió un recorrido nomenclatural similar al de *A. organifolium*. Fue admitido por los autores antiguos y pasó por los géneros *Linaria* (Mutel, 1835) y *Chaenorhinum* (Kosteletzky, 1844), aunque los autores posteriores lo subordinaron a *A. organifolium* o, simplemente lo situaron en su sinonimia (Losa, 1964; Fernandes, 1971, 1972, 1973; Sutton, 1988). Ya en el siglo XIX, Rouy (1882a) describió la *Linaria segoviense* Reut. ex Rouy, que de forma casi inmediata fue combinada por él mismo (Rouy, 1882b) en el género *Chaenorhinum*. Como en el caso del *Ch. crassifolium*, esta especie también fue tratada recientemente como subespecie de *Ch. organifolium* o situada en su sinonimia (Losa, 1964; Fernandes, 1971, 1972, 1973; Sutton, 1988), aunque el trabajo de Loidi & Galán de Mera (1988) ha permitido reconsiderar su categoría específica.

Bolòs & Vigo (1967) describieron *Linaria organifolia* subsp. *cadevallii* O. Bolòs & Vigo, aunque el año siguiente fue llevada al género *Chaenorhinum* por Laínz (1968). Fernandes (1971) ya nota su parecido con la subsp. *crassifolium*, (que en ese momento también está subordinada a *Ch. organifolium*) por sus semillas casi elípticas, con crestas lisas y poco salientes, y por la forma de sus hojas y tallos. Sutton (1988), afirma que esta subespecie está basada en el material español atribuido a *Ch. flexuosum* var. *hispanicum* Lange in Willk. & Lange por Lange (1870) y que está representado por dos colecciones del noreste de España, algo que ya advirtió Fernandes (1971) pero que no pudo comprobar al no poder acceder a los materiales originales de Lange. Por último, Benedí & Güemes (2009a), en la revisión del género para *Flora iberica*, la tratan como subespecie de *Ch. crassifolium*.

Chaenorhinum organifolium subsp. *cotiellae* P. Monts. & G. Monts. es un endemismo del macizo de Cotiella, en el Pirineo Aragonés descrito por Montserrat & Montserrat (1986) que, aunque no queda recogido como taxon

independiente por Sutton (1988), sí se puede incluir en la mención que este autor hace a la asignación de las poblaciones pirenaicas de *Ch. origanifolium* donde advierte sobre la necesidad de hacer más estudios para aclarar su ubicación.

Linaria rodriguezii Porta es un taxon cuya presencia se conoce desde antiguo en la Sierra de Tramuntana en Mallorca (Porta, 1887), aunque ha pasado desapercibida de forma notable, tanto para los autores baleares como para los ibéricos. Se describió en 1887, pero tuvieron que pasar más de 100 años para que fuera reivindicada como especie independiente en *Chaenorhinum* por Sáez & Vicens (1997). Posteriormente, fue subordinada a *Ch. origanifolium* (Benedí & Güemes, 2009a), como subespecie, aunque la mediterraneidad de su área de distribución han hecho dudar si podría estar más vinculada a *Ch. crassifolium*.

Nuestro objetivo es poder analizar desde la perspectiva de la micromorfología de las semillas y el indumento las relaciones entre los distintos táxones del grupo *Chaenorhinum origanifolium*, para poder valorar las propuestas taxonómicas más recientes (Benedí & Güemes, 2009a) y de modo especial la ubicación de *Chaenorhinum rodriguezii* (Porta) L. Sáez & Vicens y *Ch. origanifolium* subsp. *cotiellae*.

Grupo de Chaenorhinum macropodum

En *Chaenorhinum macropodum* se reconocen actualmente dos subespecies: *Ch. macropodum* subsp. *macropodum* y *Ch. macropodum* subsp. *degenii* (Hervier) R. Fern.

Chaenorhinum macropodum fue inicialmente subordinada a *Ch. origanifolium* (Boissier, 1839), aunque más tarde fue reconocida como especie autónoma (Boissier & Reuter, 1852). *Ch. macropodum* subsp. *degenii* fue descrita como forma de *Ch. robustum* (Hervier, 1907) y aunque fue elevada a especie por Lacaita (1929) posteriormente se situó como variedad de *Ch. origanifolium* (Losa, 1964) para, por último, quedar subordinada a *Ch. macropodum* como subespecie (Fernandes, 1971). A pesar de que los límites entre *Ch. robustum* y *Ch. macropodum* han sido cuestionados en ocasiones (Figuerola et al., 1990),

actualmente la separación taxonómica entre *Ch. macropodum* y *Ch. robustum* no se pone en duda (Fernandes, 1971; Sutton, 1988; Benedí & Güemes, 2009a, 2009b), aunque no por ello deja de ser dificultosa en ocasiones. Prueba de ello son las distintas propuestas nomenclaturales en las que se han visto implicadas las dos especies y, sobre todo, las determinaciones erróneas encontradas con frecuencia en los herbarios, especialmente entre *Ch. macropodum* subsp. *degenii* y *Ch. robustum* (Benedí & Güemes, 2009a). Nuestro objetivo es comprobar si existe una base micromorfológica que sustente la diferenciación entre las dos especies y entre las subespecies de *Ch. macropodum*.

Grupo de *Chaenorhinum villosum*

Por otra parte, el grupo de especies próximas a *Chaenorhinum villosum* ha sufrido pocas reordenaciones desde su descripción. Todos los autores que las han estudiado afirman que son plantas variables por el tomento que las recubre, el tamaño de las hojas, del cáliz y de la corola (Losa, 1964; Fernandes, 1971; Sutton, 1988). Losa (1964) reconoció dos variedades, la var. *pusillum* Boiss. y la var. *granatense* Willk., pero Fernandes (1971) y Sutton (1988) las consideraron formas de variación extrema de la especie entre las que encuentran transiciones y no les atribuyeron categoría taxonómica alguna. Algo que ya dijo Boissier (1839) quien consideró que había numerosas formas intermedias entre los extremos, posiblemente relacionadas con las condiciones ambientales de las localidades de cada población, especialmente el grado de exposición al sol y, por lo tanto, no consideraron el reconocimiento más allá del nivel varietal. Sin embargo, Valdés (1986, 1987) eleva la var. *granatense* a subespecie de *Ch. villosum* e identifica la var. *pusillum* como sinónimo de *Ch. villosum* subsp. *villosum*. Y de esta forma es como Benedí & Güemes (2009a, 2009b) tratan la especie.

Recientemente, explorando los sustratos de serpentinas del sur de la Península Ibérica, en la Sierra de Ronda y alrededores, se encontraron materiales inicialmente determinados como *Ch. villosum*, pero que no se ajustaban bien a las características de ninguna de las subespecies. Es sabido que el aislamiento geográfico y la adaptación a sustratos especiales pueden haber tenido un rol importante en la especiación del género *Chaenorhinum* favoreciendo la

aparición de endemismos (Sutton, 1988; Marchal & Lendínez, 2011; Pérez-García et al., 2011). Por eso quisimos analizar de forma especial estas formas y poder establecer sus relaciones morfológicas con las subespecies de *Ch. villosum*.

1.2. Interés taxonómico de la micromorfología de semillas y tricomas

El Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) es un instrumento de trabajo común en los centros de investigación botánica, donde es usado como complemento y comprobación de otras características con base macromorfológica (Manzanares et al., 1983). Su uso permite la observación de las estructuras vegetales que por otros medios no pueden apreciarse (Plaza et al., 2004). La generalización del uso de esta técnica comenzó a incrementarse durante la década de los años 70 del siglo XX, lo que ayudó a aumentar el conocimiento de los detalles morfológicos de la epidermis de las plantas, especialmente las características del indumento y los tricomas, y la ornamentación de las semillas y los granos de polen. Pero cualquier otra superficie puede ser objeto de estudio con el MEB: raíces, tallos, hojas, flores, frutos y semillas (Barthlott, 1981). Desde que Heywood (1971) llamó la atención sobre la importancia e impacto del MEB en el estudio de los problemas taxonómicos de las plantas, mucha información valiosa ha sido proporcionada por esta técnica.

El estudio de la morfología y micromorfología de las semillas es una fuente de información importante para la diferenciación de los táxones en Angiospermas. Su forma, color, tamaño y estructura interna -incluyendo los datos micromorfológicos y ultraestructurales, como la ornamentación y la micromorfología- aportan mucha información para comprender la evolución y tiene gran importancia en la elaboración de propuestas sistemáticas en las Angiospermas (Cole & Behnke, 1975; Barthlott, 1981, 1984). Por otra parte, la caracterización morfométrica de semillas es un método rápido, repetible, fiable y no destructivo que identifica con precisión las semillas de especies de plantas silvestres mediante el análisis de imágenes (Bacchetta et al., 2011). Desde los años 80 del siglo XX, los datos detallados de las semillas se han incluido en los

tratamientos taxonómicos y sistemáticos de las plantas con flores (Dahlgren & Clifford, 1982). Aún en la actualidad, encontramos trabajos basados en el estudio de la micromorfología de las semillas, en numerosos grupos sistemáticos: Orobanchaceae (Abu Sbaih et al., 1994; Plaza et al., 2004), Brassicaceae (Moazzeni et al., 2007), Fabaceae (Mattana et al., 2008; Meyers et al., 2013), Violaceae (Seo, 2010), Polygalaceae (Mattana et al., 2010), Malvaceae (Bacchetta et al., 2011), Euphorbiaceae (Salmaki et al., 2011), Caryophyllaceae (Sadeghian et al., 2014). Algunos autores han puesto de relieve la importancia de estos caracteres, para la ordenación de aquellas familias en las que la identificación es complicada con los caracteres morfológicos clásicos. En Scrophulariaceae *s.l.* las características de la morfología de las semillas han sido ampliamente utilizadas para distinguir los diferentes grupos taxonómicos o para encontrar afinidades entre ellos (Plaza et al., 2004). En las familias tradicionalmente agrupadas en Scrophulariaceae encontramos trabajos que estudian la micromorfología de las semillas abordando varios géneros a la vez, como Musselman & Mann (1976) en su estudio de las características seminales de las familias Scrophulariaceae y Orobanchaceae; Sutton (1988) en su revisión de la tribu *Antirrhineae*; y Juan et al. (2000) en sus observaciones de frutos y semillas de la familia Scrophulariaceae en el sudoeste de España. También hay estudios dedicados a un solo género, como es el caso de *Verbascum* (Juan et al., 1997a; Attar et al., 2007), *Veronica* (Juan et al., 1994; Martínez-Ortega & Rico, 2001; Muñoz-Centeno et al., 2006), y *Parentucellia* (Juan et al., 1998).

El indumento de las plantas, formado por pelos, tricomas, glándulas o papilas, también tiene un gran interés tanto para los botánicos descriptivos como para los experimentales. Su estudio es una herramienta sencilla y útil por distintos motivos: su forma no está influenciada por las condiciones ambientales, su existencia está generalizada, particularmente en helechos y plantas con flor, y pueden ser examinados con facilidad (Payne, 1978; Tomaszewski et al., 2014). Además del uso puramente descriptivo, los datos comparativos obtenidos del estudio de los tricomas, pueden ser importantes en estudios de evolución y de parentesco (Payne, 1978).

Aunque las características de los tricomas o del indumento han estado generalmente incluidos en estudios taxonómicos de muchos tipos (Payne, 1978), parece que pocos autores han tratado de examinar el indumento con herramientas más sofisticadas que una lupa o un microscopio estereoscópico, por lo que es posible que algunos microcaracteres hayan sido pasados por alto (Tomaszewski et al., 2014). El MEB es una buena herramienta para el estudio de la micromorfología del indumento pero su uso no se ha generalizado en los estudios taxonómicos de todos los grupos sistemáticos de Angiospermas. Esto puede ser debido a la complejidad tecnológica que implica el estudio del indumento, ya que los tricomas son estructuras muy delicadas que, con frecuencia, no soportan sin deformarse las condiciones de sequedad y vacío que requiere el MEB, por lo que se les debe aplicar tratamientos previos que confieran rigidez y consistencia, a la vez que se conserva la estructura original (Boyde, 1978; Bartholtt, 1980; Cohen, 1984). Por otra parte, la complejidad terminológica, ha podido contribuir a que el valor taxonómico de los tricomas se haya visto disminuido, debido a la gran variación en la terminología usada en el pasado. La literatura botánica contiene más de 300 descripciones de tipos de tricomas y ninguna de las clasificaciones previas engloba el amplio abanico de diversidad morfológica de los tricomas (Khokhar, 2009).

El valor taxonómico del indumento así como su importancia en la sistemática y filogenia es bien conocida en algunas familias próximas a Plantaginaceae y Scrophulariaceae como Lamiaceae (Salmaki et al., 2009; Xiang et al., 2010). Además, encontramos trabajos recientes sobre el estudio del indumento en otros grupos sistemáticos como Convolvulaceae (Khokhar, 2009; Khokhar et al., 2012), Rosaceae (Tomaszewski et al., 2014), y Geraniaceae (Boukhris et al., 2013). En la familia Scrophulariaceae *s.l.*, la descripción del tipo y distribución de tricomas ha sido útil en el estudio de algunos géneros y especies de la tribu *Antirrhineae*. Ha permitido valorar las relaciones taxonómicas entre las especies europeas del género *Antirrhinum* (Doaigey, 1977; Doaigey & Harkiss, 1991). En este mismo género, sirvió para la separación de *Antirrhinum subbaeticum* Güemes, Mateu & Sánchez-Gómez y *A. valentinum* Font Quer (Güemes et al., 1994). Además, ha resultado útil en el estudio del grupo de *Linaria verticillata* (Sáez & Crespo, 2005); y ha servido

para diferenciar entre las especies de *L. incarnata* s.s. y justificar la propuesta de una nueva especie: *Linaria mamorensis* Mazuecos, Vigalondo & L. Sáez (Vigalondo et al., 2015).

En cuanto al género *Chaenorhinum*, los estudios taxonómicos más recientes han recurrido con éxito al estudio del indumento y de la morfología de las semillas para diferenciar con precisión las especies (Fernandes, 1973; Loidi & Galán de Mera, 1988; Sutton, 1988; Benedí, 1991; Juan et al., 1997b; Benedí & Güemes, 2009a; Yildirim et al., 2010). Diversos autores han destacado el valor del indumento como carácter diagnóstico. Sutton (1988) indica que el indumento de la corola tiene un gran potencial taxonómico, aunque raramente se menciona en las descripciones de *Antirrhineae*. Loidi & Galán de Mera (1988) lo utilizan para diferenciar y separar definitivamente *Ch. segoviense* de *Ch. organifolium*, a la vez que describen un nuevo taxon, *Ch. segoviense* subsp. *semiglabrum* Loidi & A. Galán. Benedí (1991) utilizó las características de los tricomas y del indumento de los tallos, las hojas y las flores, y las lacinias de los lóbulos del cáliz para diferenciar *Ch. rubrifolium* (Robill. & Castagne ex DC.) Fourr., *Ch. reyesii* y *Ch. exile* (Coss. & Kralik) Lange. Sin embargo, en otras ocasiones, el indumento no ha sido considerado con la importancia que merece. Fernandes (1971) percibió las diferencias de indumento entre *Ch. villosum* subsp. *villosum* y *Ch. villosum* subsp. *granatense*, y entre *Ch. rubrifolium* y *Ch. exile*. Sin embargo, consideró que el indumento no tenía suficiente importancia para distinguir estos táxones y, probablemente ante la dificultad de observarlo y diferenciarlo a gran aumento, atribuyó las diferencias apreciadas a una cuestión ambiental, no relacionada con el origen y las características propias de especies distintas.

Las semillas también han sido utilizadas como un buen carácter diagnóstico en el género. A principios de los años 70, Fernandes (1973) dio a conocer su valor taxonómico al presentar las láminas de semillas y flores de los táxones europeos de *Chaenorhinum*. Sin embargo, no pudo obtener resultados concretos para definir el estatus de algunos táxones por no utilizar medios de observación más potentes, adecuados para su correcta observación. Sutton (1988) ha realizado hasta la fecha el trabajo más amplio y de mayor importancia sobre *Chaenorhinum*, en el que caracteriza la micromorfología de

las semillas de los táxones del género. Benedí (1991), afirma que *Ch. rubrifolium*, *Ch. reyesii* y *Ch. exile* son tres especies bien definidas y diferenciadas por sus caracteres seminales. Y Yildirim et al. (2010) utilizan las semillas (entre otros caracteres) para proponer dos especies nuevas *Ch. semispeluncarum* y *Ch. yildirimlii*, diferenciándolas de *Ch. cryptarum* (Boiss. & Hausskn.) P.H. Davis.

Sutton (1988) afirma que las semillas tienen importancia en la delimitación de géneros y secciones en la tribu *Antirrhineae*. En el caso de *Chaenorhinum* también observa su utilidad para la identificación de táxones infraespecíficos. Benedí & Güemes (2009a) también resaltan la importancia las semillas y del indumento, ya que aportan información taxonómica útil. Esto junto con los resultados positivos de los trabajos anteriormente expuestos, nos han motivado a desarrollar un estudio de las especies ibéricas de *Chaenorhinum* comprobando el valor taxonómico del indumento y las semillas.

1.3. Valor taxonómico de la morfología en la época de la hegemonía de los estudios y las filogenias moleculares

La taxonomía es la ciencia que se ocupa de la descripción y clasificación de los organismos, esencial para el inventario de la vida en la tierra y base fundamental para cualquier estudio de biología (Lincoln et al., 1998; Mallet & Willmott, 2003).

La taxonomía tradicional consta de 3 niveles de estudio: la alfa-taxonomía o fase analítica (reconocimiento de las especies); la beta-taxonomía o fase sintética (ordenación de las especies en el sistema natural); y por último la gamma-taxonomía o fase biológica (análisis de las variaciones entre las especies, los ecotipos, filogenia, etc.) (Tahseen, 2014).

La historia de la ordenación de los organismos se remonta a los tiempos de Aristóteles quien propuso la primera clasificación básica. Durante mucho tiempo, los naturalistas utilizaron diferentes sistemas de clasificación para ordenar los organismos que conocían y darles nombre. Sin embargo, no es hasta el siglo XVIII cuando la sistemática, la taxonomía y la nomenclatura vegetales sentaron sus bases teóricas. En 1753, Carl Linnaeus publicó *Species*

Plantarum, donde estableció su sistema sexual de clasificación de las plantas, que queda definido por 24 clases. En esa misma obra se estableció el sistema de nomenclatura binomial para las plantas, que se ha seguido desde entonces. Además, propuso un esquema jerárquico de clasificación, donde las especies muy similares morfológicamente se agrupaban en una jerarquía inmediata superior llamada género. Cada género era descrito por las características comunes a todas las especies del mismo y cualquier especie ha de quedar integrada en un género.

Desde entonces, y durante algo más de dos siglos, se mantuvo un impulso creciente dirigido al conocimiento de los organismos vivos basado en una taxonomía principalmente morfológica. Sin embargo, en la segunda mitad del siglo XX, la enseñanza y la financiación de proyectos de taxonomía clásica ha sufrido una disminución paulatina (drástica en los últimos años) que ha dado lugar a lo que los científicos llaman la *crisis taxonómica* (Boero, 2001, 2010; Godfray, 2002; Mallet & Willmott, 2003; Wilson, 2003; Wheeler et al., 2004; Dayrat, 2005; Tahseen, 2014). Los motivos de esta crisis son principalmente dos. El primero es el reducido Factor de Impacto (FI) de muchas de las revistas que publican las descripciones de especies y las revisiones taxonómicas. El FI es un parámetro ampliamente usado para puntuar la actividad de los investigadores. Un FI bajo conlleva a la pérdida de oportunidades y ventajas en la carrera investigadora y en la financiación de proyectos. El segundo motivo es que la taxonomía ha sido erróneamente percibida durante mucho tiempo como una ciencia débil y obsoleta, por considerarla únicamente descriptiva y sin margen para la experimentación y la contrastación de hipótesis (Boero, 2001, 2010; Felsenstein, 2004; Pearson et al., 2011). Esto ha generado que haya cada vez menos estudiantes dispuestos a estudiar taxonomía y emprender una carrera que probablemente no les llevará a conseguir un puesto de trabajo (Boero, 2001, 2010; Pearson et al., 2011), lo que a su vez ha provocado que haya menos taxónomos formados y, por tanto, que exista un declive del número de estos profesionales en Europa y en otras partes del mundo, ya que cuando los profesionales de la taxonomía se retiran no son reemplazados por nuevos taxónomos (Boero, 2001; Gaston & May, 1992; Disney, 2000). Esto genera que las materias de Botánica y Zoología cobren menos importancia en

las Universidades y vaya disminuyendo también el número de centros en los que se practica la investigación taxonómica. Como consecuencia de todo ello, la preparación necesaria para desarrollar la taxonomía no es la adecuada. Los nuevos investigadores acaban siendo biólogos moleculares o ecólogos y la información taxonómica generada es cada vez menor (Boero, 2001; Tahseen, 2014).

La *crisis taxonómica* afecta no solo a la ordenación de los grupos sistemáticos y a la descripción de nuevas especies, que están en situación de riesgo en muchas partes del mundo, sino también la disponibilidad de la información que esta actividad científica genera, ya que otras ramas de la ciencia se ven empobrecidas debido a la falta de datos aportados por la taxonomía descriptiva (Wheeler et al., 2004; Pearson et al., 2011). La taxonomía es la base para un gran número de estudios y ha sido considerada como una ciencia básica que da soporte a otras muchas ciencias (Cracraft 2002; Wilson, 2004; Tahseen, 2014). El nombre científico de un organismo es una etiqueta funcional a partir de la que se puede obtener mucha información del organismo en cuestión (Narendran, 2000). Los resultados de los proyectos genómicos, los descubrimientos relacionados con la ciencia médica, la gestión de los ecosistemas y de la vida silvestre, o los programas de conservación estarían incompletos o serían irrelevantes si las especies permanecieran no identificadas o estuvieran incorrectamente determinadas (Kapoor, 1998; Pearson et al., 2011; Tahseen, 2014). La taxonomía también es esencial en otros campos con un impacto económico más directo, como la agricultura, donde el éxito del uso de programas contra insectos nocivos se basa en la correcta identificación de éstos y de su enemigo natural. Por tanto, la ausencia de conocimiento taxonómico puede conllevar una pérdida económica importante (Narendran, 2003; 2006). Otros campos de interés económico son la prospección bioquímica de las plantas por las compañías farmacéuticas, la inspección e interceptación de especies exóticas, invasivas, patógenos o parásitos en los puertos y fronteras nacionales (Pearson et al., 2011; Tahseen, 2014). Incluso legislación tan importante como las leyes de protección de especies a nivel nacional o regional, o los tratados internacionales como el de CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas

de Fauna y Flora Silvestres) está en gran medida basada en la taxonomía y su impacto económico es de millones de dólares anuales (Brown & Shogren 1998; Pearson et al., 2011; Tahseen, 2014).

Desde hace algunos años la taxonomía ha vuelto a ponerse de moda (Mallet & Willmott, 2003). En parte por los avances tecnológicos que se han ido sucediendo (análisis de DNA, análisis de imagen, herramientas informáticas, etc.) y en parte por las necesidades generadas por la crisis de biodiversidad que atraviesa el planeta (Boero, 2010; Mallet & Willmott, 2003; Smith et al., 2005; Tahseen, 2014). Durante la Convención de la Diversidad Biológica que tuvo lugar en Río de Janeiro en 1992, quedó patente que muchos hábitats están siendo destruidos y estamos llevando a muchas especies a la extinción, aún antes de haberlas conocido, por lo que era necesario tomar medidas (Boero, 2010; Luc et al., 2010; Tahseen, 2014). Desde entonces se ha mostrado más interés en el conocimiento de la biodiversidad y, aunque existe la concienciación general de que no será posible conservarla toda, sí que se han tomado medidas para intentar frenar esta pérdida, como la declaración de la década de la biodiversidad (2011-2020) con 5 estrategias y 20 objetivos (Boero, 2010; Tahseen, 2014). Si nos tomamos en serio esto, entonces, la planificación de la conservación debe basarse fundamentalmente en los datos de biodiversidad y esto requiere del conocimiento taxonómico (Brooks et al. 2004; Smith et al., 2005). Para ello necesitamos en primer lugar, un inventario de las especies animales y vegetales en un hábitat en particular o en el planeta en general. Aunque también es importante conocer cuál es el ancestro de las especies que viven en la Tierra, éste es un trabajo que debe realizarse después de nombrar y describir las especies (trabajo realizado por la alfa-taxonomía) (Luc et al., 2010). La base de cualquier estudio de biodiversidad es la enumeración de las especies existentes en un territorio, y esto sólo puede hacerse si las especies han sido previamente descritas. Una vez este trabajo esté hecho, otros aspectos de las especies pueden también estudiarse: el estudio de su biología, su genoma, su ecología, su distribución geográfica, y muchos más (Luc et al., 2010).

Debido al resurgimiento de la taxonomía, se ha abierto un nuevo debate: la importancia de la tecnología basada en el ADN versus los caracteres

morfológicos utilizados en los estudios de biodiversidad y taxonomía moderna. Muchos autores están de acuerdo en que la taxonomía debe avanzar hacia la convivencia entre la morfología, el ADN y las nuevas tecnologías (Coomans et al., 2001; Dunn, 2003; Lipscomb et al. 2003; Boero, 2010; Luc et al., 2010; Pearson et al., 2011; Tahseen, 2014). En el lado opuesto, hay autores que piensan que se debe evolucionar hacia una taxonomía basada únicamente en la molécula (Tautz et al. 2003). Para muchos autores resulta absurdo basarse sólo en las secuencias de ADN para decidir a qué grupo taxonómico pertenece un táxon. Muchas veces porque no se tienen los recursos necesarios para obtener el ADN e interpretar sus resultados. Por otra parte, resulta difícil entender cómo se puede enseñar taxonomía a los alumnos sin empezar primero por la morfología. La prioridad deben ser los organismos, entender sus características y ser capaces de identificar un táxon utilizando las claves basadas en caracteres morfológicos. Los estudiantes no pueden aprender sobre la identificación de especies de flora o fauna con la ayuda exclusiva del ADN, independientemente de que el material proceda de colecciones zoológicas, de herbarios o del campo (Dunn, 2003).

En los táxones difíciles de caracterizar, sí que puede ser útil la metodología basada en el ADN, siempre y cuando deriven de material validado, bien identificado morfológicamente, se utilice junto con los datos morfológicos y estén acompañados de especímenes de herbario o de colecciones zoológicas que sirvan como testimonios del estudio, pero los datos moleculares no pueden ser los primeros ni los únicos (Baker et al., 2003; Tautz et al. 2003).

Coomans et al. (2001) discutieron otros problemas planteados por los datos moleculares y llegaron a la conclusión de que ambos enfoques morfológicos y moleculares tienen sus propios intereses y limitaciones y que es importante combinarlos "para obtener una visión global de las relaciones evolutivas".

La biología molecular es una herramienta maravillosa pero tiene limitaciones y no puede usarse de forma única y exclusiva. Además, para ser relevante para el estudio de la diversidad, los estudios moleculares deben realizarse sobre las especies conocidas, es decir, sobre táxones cuya morfología y biología se hayan descrito usando el enfoque clásico (Luc et al., 2010).

Ese será también nuestro objetivo con este trabajo: sentar las bases morfológicas para la diferenciación, en su caso, de los táxones conflictivos o dudosos del género *Chaenorhinum*, para poder abordar sobre ellas futuros estudios sistemáticos o filogenéticos basados en los caracteres moleculares.

1.4. Bibliografía

Abu Sbaih, H.A. & S.L. Jury (1994). Seed micromorphology and taxonomy in *Orobanche* (Orobanchaceae). *Flora Mediterranea*, 4: 41-48.

Attar F., A. Keshvari, A. Ghahreman, S. Zarre & F. Aghabeigi (2007). Micromorphological studies on *Verbascum* (Scrophulariaceae) in Iran with emphasis on seed surface, capsule ornamentation and trichomes. *Flora*, 202: 169-175.

Bacchetta, G., P. Escobar García, O. Grillo, F. Mascia & G. Venora (2011). Seed image analysis provides evidence of taxonomical differentiation within the *Lavatera triloba* aggregate (Malvaceae). *Flora*, 206: 468-472.

Baker, C.S., M.L. Dalebout, S. Lavery & H.A. Ross (2003). www.DNA-surveillance: applied molecular taxonomy for species conservation and discovery. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 271-272.

Barthlott, W. (1980). Morphogenese und Mikromorphologie komplexer Cuticular-Faltungsmuster an Blüten-Trichomen von *Antirrhinum* L. (Scrophulariaceae). *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 93: 379-390.

Barthlott, W. (1981). Epidermal and seed surfaces characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic Journal of Botany*, 1: 345-355.

Barthlott, W. (1984). Microstructural features of seed surfaces. En: Heywood, V.H. & D.M. Moore (editores). *Current Concepts in plant Taxonomy*. Academic Press, London. pp. 95-100.

Benedí, C. (1991). Taxonomía de *Chaenorhinum rubrifolium* aggr. (Scrophulariaceae) en el área mediterránea occidental. *Collectanea Botanica (Barcelona)*, 20: 35-77.

Benedí, C. & J. Güemes (2009a). *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. En: Castroviejo, S., A. Herrero, C. Benedí, E. Rico & J. Güemes (editores). *Flora iberica*, 13. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid. pp. 167-198.

Benedí, C. & J. Güemes (2009b). *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. En: Blanca, G., B. Cabezudo, M. Cueto, C. Fernández López & C. Morales Torres (editores). *Flora Vascular de Andalucía Oriental*, 3. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla. pp. 371-375.

Benedí, C., E. Rico, J. Güemes & A. Herrero (2009). Scrophulariaceae. En: Castroviejo, S., A. Herrero, C. Benedí, E. Rico & J. Güemes (editores). *Flora iberica*, 13. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid. pp. 44-49.

Betsche, I. (1984). Taxonomische Untersuchungen an *Kickxia* Dumortier (s. 1.). Die neuen Gattungen *Pogonorhinum* n. gen. und *Nanorhinum* n. gen. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 71: 125-142.

Boero, F. (2001). Light after dark: the partnership for enhancing expertise in taxonomy. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 266.

Boero, F. (2010). The Study of Species in the Era of Biodiversity: A Tale of Stupidity. *Diversity*, 2: 115-126.

Boissier, P.E. (1839). *Voyage botanique dans le midi de l'Espagne*, 2. Paris.

Boissier, P.E. & G.F. Reuter (1852). *Pugillus plantarum novarum Africae borealis Hispaniaeque australis*. Ginebra.

Bolòs, O. & J. Vigo (1967). Comunidades vegetales de las comarcas próximas al litoral situadas entre los ríos Llobregat y Segura. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*, ser. 3, 38: 1-269.

Bolòs, O. & J. Vigo (1996). *Flora dels Països Catalans*, 3. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona.

Boukhris, M., M.B. Nasri-Ayachi, I. Mezghani, M. Bouaziz, M. Boukhris, & S. Sayadi (2013). Trichomes morphology, structure and essential oils of *Pelargonium graveolens* L'Hér. (Geraniaceae). *Industrial Crops and Products*, 50: 604-610.

Boyde, A. (1978). Pros and cons of critical point drying and freeze drying for SEM. *Scanning Electron Microscopy Journal*, 2: 303-314.

Brooks, T.M., G.A.B. da Fonseca, & A.S.L. Rodrigues (2004). Protected areas and species. *Conservation Biology*, 18: 616-618.

Brown, G.M. Jr. & J.F. Shogren (1998). Economics of the Endangered Species. *Journal of Economic Perspectives*, 12: 3-20.

Cavanilles, J.A. (1793). *Icones et descriptiones plantarum*, 2. Madrid.

Chavannes, E. (1833). *Monographie des Antirrhinées*. Treuttel & Würtz, Paris.

Chazelles de Prizy, L.M. (1790). *Supplément au Dictionnaire des Jardiniers*. Metz.

Cohen, A.L. (1984). Critical point drying, principles, and procedures. En: Murphy, J.A. & G.M. Roomas (editores). *Preparation of biological specimens for Scanning Electron Microscopy*. AMF O'Hare, Chicago. pp. 95-136.

Cole, G.T. & H.D. Behnke (1975). Electron microscopy and plant systematic. *Taxon*, 24: 3-15.

Coomans, A., R. Huys, J. Heyns & M. Luc (2001). Character analysis, phylogeny, and biogeography of the genus *Xiphinema* Cobb, 1913 (Nematoda: Longidoridae). *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale (Zoologie), Tervuren, Belgique*, 287: 1-239.

Cracraft, J. (2002). The seven great questions of systematic biology: An essential foundation for conservation and the sustainable use of biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89: 127-144.

Dahlgren, R.M.T. & H.T. Clifford (1982). *The Monocotyledons: a comparative Study*. Academic Press, London.

Dayrat, B. (2005). Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 407-415.

De Candolle, A.P. (1815). Famille des Personées. En : J. Lamarck, B.A.P. Monnet de & A.P. de Candolle (editores). *Flore Française*, 3. Paris. pp. 404-412.

DePamphilis, C.W., N.D. Young & A.D. Wolfe (1997). Evolution of plastid gene rps2 in a lineage hemiparasitic and holoparasitic plants: many losses of photosynthesis and complex pattern of rate variation. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences*, 94: 7367-7372.

Disney, H. (2000). Hands-on taxonomy. *Nature*, 405: 307.

Doaigey, A.R. (1977). *Histological Studies in the genus Antirrhinum*. Ph. D. Thesis. University of Bradford.

Doaigey, A.R. & K.J. Harkiss (1991). Application of epidermal characters to the taxonomy of European species of *Antirrhinum* (Schrophulariaceae). *Nordic Journal of Botany*, 11: 513-524.

Donoghue, M.J., R.H. Ree & D.A. Baum (1998). Phylogeny and the evolution of flower symmetry in the Asteridae. *Trends in Plant Sciences* 3: 311–317.

Dunn, C.P. (2003). Keeping taxonomy based in morphology. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 270-271.

Endlicher, S.L. (1839). *Genera Plantarum secundum Ordines Naturales disposita*. Vindobonae.

Felsenstein, J. (2004). A digression on history and philosophy. En: Felsenstein J. (editor). *Inferring Phylogenies*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. pp. 123-146.

Fernandes, R.B. (1971). Notes taxonomiques sur le genre *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. (Scrophulariaceae). En: Heywood, V.H. (editor). Flora Europaea. Notulae Systematicae ad Flora Europaeam Spectantes 9. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 64: 215-229.

Fernandes, R.B. (1972). *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. En: Tutin, T.G., V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters & D.A. Webb (editores). Flora Europaea, 3. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 224-226.

Fernandes, R.B. (1973). Contribution à la connaissance du genre *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. (dessins fleurs et grains). *Boletim da Sociedade Broteriana*, 2: 17-31.

Figuerola, R., J.B. Peris & G. Stübing (1990). Sobre la nomenclatura de *Chaenorhinum macropodum* (Boiss. & Reuter) Lange (Scrophulariaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 47: 510-512.

Fourreau, J.P. (1869). Catalogue des plantes du cours du Rhöne. *Annales de la Société Linnéenne de Lyon, nov. ser.*, 17: 89-198.

Gaston, K.J. & R.M. May (1992). Taxonomy of taxonomists. *Nature*, 356: 281-282.

Ghebrehiwet, M., B. Bremer & M. Thulin (2000). Phylogeny of the tribe *Antirrhineae* (Scrophulariaceae) based on morphological and ndhF sequence data. *Plant Systematics and Evolution*, 220: 223-239.

Godfray, H.C.J. (2002). Challenges for taxonomy. *Nature*, 417: 17-19.

Güemes, J. (1997). *Pseudomisopates* Güemes, un género nuevo de Scrophulariaceae para la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 55: 492-493.

Güemes, J., I. Mateu & P. Sánchez-Gómez (1994). *Antirrhinum subbaeticum* Güemes, Mateu & Sánchez-Gómez (Scrophulariaceae), especie nueva de la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 51: 237-247.

Hervier, M. (1907). Excursions botaniques de M. Elisée Reverchon. *Bulletin de l'Académie Internationale de Géographie Botanique (Le Mans)*, 17: 33-64.

Heywood, V.H. (1971). Scanning electron microscopy. Systematic and evolutionary applications. Academic Press, London & New York.

Juan, R., I. Fernández & J. Pastor (1997a). Systematic consideration of microcharacters of fruits and seeds in the genus *Verbascum* (Scrophulariaceae). *Annals of Botany*, 80: 591-598.

Juan, R., I. Fernández & J. Pastor (1997b). Observaciones de frutos y semillas al MEB y MO de *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. en el suroeste de España. *Lagascalia*, 20: 117-128.

Juan, R., J. Pastor & I. Fernández (1994). Seed morphology in *Veronica* L. (Scrophulariaceae) from south-west Spain. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 115: 133-143.

Juan, R., J. Pastor & I. Fernández (1998). Estudio de frutos y semillas en *Parentucellia* Viv. (Scrophulariaceae) y sus implicaciones taxonómicas. *Acta Botanica Malacitana*, 23: 51-57.

Juan, R., J. Pastor & I. Fernández (2000). SEM and light microscope observations on fruit and seeds in Scrophulariaceae from southwest Spain and their systematic significance. *Annals of Botany*, 86: 323-338.

Kapoor, V.C. (1998). Principles and practices of animal taxonomy. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.

Khokhar, A.L. (2009). Taxonomic study of the trichomes of some representative species of family Convolvulaceae. Institute of plant sciences University of Sindh, Jamshoro.

Khokhar, A.L., M.T. Rajput & S.S. Tahir (2012). Taxonomic study of the trichomes in the some members of the genus *Convolvulus* (Convolvulaceae). *Pakistan Journal of Botany*, 44: 1219-1224.

Kooiman, P. (1970). The occurrence of iridoid glycosides in the Scrophulariaceae. *Acta Botanica Neerlandica*, 19: 329-340.

Kosteletzky, V.F. (1844). Index plantarum horti c.r. botanico Pragensis. Praga.

Lacaita, C. (1929). La sierra de Cazorla et les excursions d'Elisée Reverchon. *Bulletin de la Société Botanique de Genève*, 2: 120-134.

Laínez, M. (1968). Aportaciones al conocimiento de la Flora Gallega, VI. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid.

Lange, J.M.C. (1870). Scrophulariaceae. En : Willkomm, H.M. & J.M.C. Lange (editores). *Prodromus Florae Hispanicae*, 3. Stuttgartiae. pp. 577-581.

Lincoln, R., G. Boxshall & P.A. Clark (1998). A dictionary of Ecology, Evolution and Systematics. Cambridge University Press, Cambridge.

Linneo, C. (1753). *Species plantarum*. Holmiae.

Lipscomb, D., N. Platnick & Q. Wheeler (2003). The intellectual content of taxonomy: a comment on DNA in taxonomy. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 65-67.

Loidi, J. & A. Galán-Mera (1988). Notas sobre *Chaenorhinum origanifolium* aggr. (*Scrophulariaceae*) en la Península Ibérica. *Candollea*, 43: 249-259.

Losa, T.M. (1964). Especies españolas del género *Chaenorhinum* Lange, *Anales del Instituto Botánico Antonio José Cavanilles*, 21: 545-564.

Luc, M., M.E. Doucet, R. Fortuner, P. Castillo, W. Decraemer & P. Lax (2010). Usefulness of morphological data for the study of nematode biodiversity. *Nematology*, 12: 495-504.

Mabberley, D.J. (1997). *The Plant Book*. Cambridge University Press, Cambridge.

Mallet, J. & K. Willmott (2003). Taxonomy: Renaissance or Tower of Babel? *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 57-59.

Manzanares, P., C. Gómez-Campo & M. Estrella Tortosa (1983). Estudios sobre el indumento de las especies ibéricas y baleáricas del género *Teucrium* L. (Lamiaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 40: 93-106.

Marchal, F. & M.L. Lendínez (2011). Los pradillos de terófitos gipsícolas (*Sedo-Ctenopson gypsophilae*). En: Mota, J.F., P. Sánchez-Gómez & J.S. Guirado (editores). Diversidad vegetal de las yeseras ibéricas. El reto de los archipiélagos edáficos para la biología de la conservación. ADIF-Mediterráneo Asesores Consultores, Almería. pp. 527-532.

Martínez-Ortega, M.M. & E. Rico (2001). Seed morphology and its systematic significance in some *Veronica* species (Scrophulariaceae) mainly from the Western Mediterranean. *Plant Systematics and Evolution*, 228: 15-32.

Mateu-Andrés, I. (1998). *Chaenorhinum tenellum* (Cav.) Lange, an iberian endemic endangered species. *Acta Botanica Gallica*, 145: 239-248.

Mattana, E., M.I. Daws, G. Fenu & G. Bacchetta (2010). Ecological and morphological seed traits of *Polygala sardoa* and *P. sinisica*: A comparative study on two endemic species of Sardinia. *Flora*, 205: 825-831.

Mattana, E., O. Grillo, G. Venora & G. Bacchetta (2008). Germplasm image analysis of *Astragalus maritimus* and *A. verrucosus* of Sardinia (subgen. *Trimeniaeus*, Fabaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 65: 149-155.

Meyers, Z.J., S.M. Ickert-Bond & R. LaMesjerant (2013). A survey of seed coat morphology in *Oxytropis*, sects. *Arctobia*, *Baicalia*, *Glaeocephala*, *Mesogaea* and *Orobia* (Fabaceae) from Alaska. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 7: 391-404.

Moazzeni, H., S. Zarre, I.A. Al-Shehbaz & K. Mummenhff (2007). Seed-coat microsculpturing and its systematic application in *Isatis* (Brassicaceae) and allied genera in Iran. *Flora*, 202: 447-454.

Monserat, P. & G. Monserat (1986). *Chaenorhinum organifolium* subsp. *cotiellae*, P. & G. Monserat, subsp. nov. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 43: 43-45.

Muñoz-Centeno, L.M., D.C. Albach, J.A. Sánchez-Agudo & M.M. Martínez-Ortega (2006). Systematic Significance of Seed Morphology in *Veronica* (Plantaginaceae): A Phylogenetic Perspective. *Annals of Botany*, 98: 335-350.

Musselman L.J. & W.F. Mann (1976). A survey of surface characteristics of seeds of Scrophulariaceae and Orobanchaceae using scanning electron microscopy. *Phytomorphology*, 26: 370-378.

Mutel, A. (1835). Flore Française destinée aux herborisations, 2. Paris.

Narendran, T.C. (2000). The Importance of Systematics. *Resonance*, 5: 60-68.

Narendran, T.C. (2003). Role of Taxonomy in Biological Control and in Insect Pest Management in India. En: Ignacimuthu S. & S. Jayaraj (editores). Biological Control of Insect Pests. pp. 250-255.

Narendran, T.C. (2006). An Introduction to Taxonomy. Director Zoological Survey of India, Kokatta.

Olmstead, R.G., C.W. DePamphilis, A.D. Wolfe, N.D. Young, W.J. Elisens & P.A. Reeves (2001). Desintegration of the Scrophulariaceae. *American Journal of Botany*, 88: 348-361.

Olmstead, R.G., K.J. Kim, R.K. Jansen & S.J. Wagstaff (2000). The phylogeny of the Asteridae sensu lato based on rbcL sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80: 700-722.

Olmstead, R.G. & P.A. Reeves (1995). Evidence for the polyphyly of the Scrophulariaceae based on chloroplast rbcL and ndhF sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 82: 176-193.

Oxelman B., P. Kornhall, R.G. Olmstead & B. Bremer (2005). Further disintegration of Scrophulariaceae. *Taxon*, 54: 411-425.

Payne, W.W. (1978). A glossary of plant terminology. *Brittonia*, 30: 239-255.

Pearson, D.L., A.L. Hamilton, and T.L. Erwin (2011). Recovery Plan for the Endangered Taxonomy Profession. *BioScience*, 61: 58-63.

Pérez-García, F.J., F. Martínez-Hernández, J.M. Medina-Cazorla, A.J. Mendoza-Fernández, J.A. Garrido-Becerra, E. Salmerón-Sánchez, A. Lahora, F. Marchal, E. Triano, L. Gutiérrez, J.M. Martínez-Labarga & J.F. Mota (2011). Adiciones a la corología de los táxones gipsícolas del género *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. (Veronicaceae) en la Península Ibérica. En: Mota, J.F., P. Sánchez-Gómez, J.S. Guirado (editores). Diversidad vegetal de las yeseras ibéricas. El reto de los archipiélagos edáficos para la biología de la conservación. ADIF-Mediterráneo Asesores Consultores, Almería. pp. 611-617.

Persoon, C.H. (1806). *Sinopsis Plantarum*. Paris & Tuebingae.

Plaza, L., I. Fernández, R. Juan, J. Pastor & A. Pujadas (2004). Micromorphological Studies on Seeds of *Orobanche* Species from the Iberian Peninsula and the Balearic Islands, and Their Systematic Significance. *Annals of Botany*, 94: 167-178.

Porta, P. (1887). *Stirpium in insulis Balearium anno 1885 collectarum enumeratio*. Estratto dal *Nuovo Giornale Botanico Italiano*, 19: 276-324.

Rahmanzadeh, R., K. Muller, E. Fischer, D. Bartels & T. Borsch (2005). The Linderniaceae and Gratiolaceae are further lineages distinct from the Scrophulariaceae (Lamiales). *Plant Biology*, 7: 67-78.

Reeves, P.A. & R.G. Olmstead (1998). Evolution of novel morphological and reproductive traits in a clade containing *Antirrhinum majus* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*, 85: 1047-1056.

Reichenbach, H.G.L. (1828). *Conspectus Regni Vegetabilis per gradus naturales evoluti*. Lipsiae.

Reveal, J.L., W.S. Judd & R.G. Olmstead (1999). Proposal to conserve the name Antirrhinaceae against Plantaginaceae (Magnoliophyta). *Taxon*, 48: 182.

Reveal, J.L., R.G. Olmstead & W.S. Judd (2008). Proposals to conserve the name *Veronicaceae* (Magnoliophyta), and to conserve it against *Plantaginaceae*, a “superconservation” proposal. *Taxon*, 57: 643-644.

Rothmaler, W. (1943). Zur Gliederung der *Antirrhineae*. *Repertorium novarum specierum regni vegetabilis*, 52: 16-39.

Rouy, G.C.C. (1882a). Excursions botaniques en Espagne I. Herborisations aux environs de Jativa. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 29: 120-127.

Rouy, G.C.C. (1882b). Matériaux pour servir à la révision de la flore portugaise accompagnés de notes sur certaines espèces ou variétés critiques de plantes européennes. *Naturaliste*, 2: 147-149.

Sadeghian, S., S. Zarre & G. Heubl (2014). Systematic implication of seed micromorphology in *Arenaria* (Caryophyllaceae) and allied genera. *Flora*, 209: 513-529.

Sáez, L. & M.B. Crespo (2005). A taxonomic revision of the *Linaria verticillata* group (*Antirrhineae*, Scrophulariaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 148: 229-244.

Sáez, L. & J. Vicens (1997). Plantas vasculares del cuadrado UTM 31S DE80 Puig Major (Mallorca, Islas Baleares). *Catàlegs Florístics locals*, 8. Institut d'Estudis Catalans, ORCA, Barcelona.

Salmaki, Y., S. Zarre, H.J. Esser & G. Heubl (2011). Seed and gland morphology in *Euphorbia* (Euphorbiaceae) with focus on their systematic and phylogenetic importance, a case study in Iranian highland. *Flora*, 206: 957-973.

Salmaki, Y., S. Zarre, Z. Jamza & C. Bräuchler (2009). Trichome micromorphology of Iranian *Stachys* (Lamiaceae) with emphasis on its systematic implication. *Flora*, 204: 371-381.

Seo, M.N. (2010). Seed coat micromorphology of South American species of *Hybanthus* (Violaceae). *Nordic Journal of Botany*, 28: 366-370.

Smith, M.A., B.L. Fisher & P.D.N. Hebert (2005). DNA barcoding for effective biodiversity assessment of a hyperdiverse arthropod group: the ants of Madagascar. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 360: 1825-1834.

Speta, F. (1977). Proteinkörper in Zellkernen: neue Ergebnisse und deren Bedeutung für die Gefäßpflanzen-systematik nebst einer Literaturübersicht für die Jahre 1966-1976. *Candollea*, 32: 133-163.

Speta, F. (1980). Die gattungen *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. und *Microrrhinum* (Endl.) Fourr. im östlichen Teil ihrer Areale (Balkan bis Indien). *Stapfia*, 7: 1-72.

Sutton, D.A. (1988). A revision of the tribe *Antirrhineae* (Scrophulariaceae). Oxford University Press, British Museum (Natural History), London.

Tahseen, Q. (2014). Taxonomy: The Crucial yet Misunderstood and Disregarded Tool for Studying Biodiversity. *Journal of Biodiversity and Endangered Species*, 2: 128. doi:10.4172/2332-2543.1000128.

Tank, D.C., P.M. Beardsley, S.A. Kelchner & R.G. Olmstead, (2006). Review of the systematic of Scrophulariaceae s.l. and their current disposition. *Australian Systematic Botany*, 19: 289-307.

Tautz, D., P. Arctander, A. Minelli, R.H. Thomas & A.P. Vogler (2003). A plea for DNA taxonomy. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 70-74.

Tomaszewski, D., J. Zieliński & M. Gawlak (2014). Foliar indumentum in central-European *Rubus* species (Rosaceae) and its contribution to the systematics of the group. *Nordic Journal of Botany*, 32: 1-10.

Valdés, B. (1986). *Chaenorhinum villosum* (L.) Lange. *Lagascalia*, 14: 92-95.

Valdés, B. (1987). Scrophulariaceae. En: Valdés, B., S. Talavera & E. Fernández-Galiano (editores.) Flora vascular de Andalucía Occidental, 2. Ketres editora S.A., Barcelona. pp. 486-547.

Vargas, P., J.A. Rosselló, R. Oyama & J. Güemes (2004). Molecular evidence for naturalness of genera in the tribe *Antirrhineae* (Scrophulariaceae) and three independent evolutionary lineages from the New World and the Old. *Plant Systematics and Evolution*, 249: 151-172.

Vigalondo, B, M. Fernández-Marruecos, P. Vargas & L. Sáez (2015). Unmasking cryptic species: morphometric and phylogenetic analyses of the Ibero-North African *Linaria incarnata* complex. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177: 395-417.

Watson, L. & M.J. Dallwitz (2000). The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. <http://biodiversity.uno.edu/delta/>

Wettstein, R. (1891). Scrophulariaceae. En: Engler, A. & K. Prantl (editores). Die Natürlichen Pflanzenfamilien, 4 (3b). Wilhelm Engelmann, Leipzig. pp. 39-107.

Wheeler, Q.D., P.H. Raven & E.O. Wilson (2004). Taxonomy: impediment or expedient? *Science*, 303: 285.

Wilson, E.O. (2003). The encyclopaedia of life. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 77-80.

Wilson, E.O. (2004). Taxonomy as a fundamental discipline. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 359: 739.

Xiang C., Z. Dong, H. Peng & Z. Liu (2010). Trichome micromorphology of the East Asiatic genus *Chelonopsis* (Lamiaceae) and its systematic implications. *Flora*, 205: 434-441.

Yıldırım, H., K. Tan, S.G. Şenol & A.F. Pirhan (2010). *Chaenorhinum semispeluncarum* sp. nov. and *C. yildirimlilii* sp. nov. (Scrophulariaceae) from east Anatolia. Turkey. *Nordic Journal of Botany*, 28: 457-464.

2. Metodología

2.1. Material

El material estudiado procede tanto de muestras procedentes del material seco cedido por los herbarios ABH, COA, MA, MGC, JACA, SEV y VAL (acrónimos en Thiers, 2015), como de recolecciones propias efectuadas directamente en el campo y cuyos pliegos-testigo fueron depositados en el Herbario del Jardín Botánico de la Universidad de Valencia (VAL).

Cuando se empleó material vegetal seco para el estudio del indumento, antes de su montaje, fue rehidratado manteniéndolo en una solución saturada de hidrato de cloral durante 24 horas para que recuperara su forma original (Doaigey & Harkiss, 1991). El material procedente de recolecciones propias fue fijado en el campo, en el momento de la recolección, con líquido de Kew: una solución de etanol 96%, agua, formol y glicerina 53:37:5:5 (Bridson & Forman, 1992), para que mantuviera su forma y, por tanto, no precisara ningún tratamiento previo antes del montaje para su estudio.

Los estudios morfológicos de semillas y tricomas se han realizado sobre 3-6 poblaciones por taxon, seleccionando aquellas muestras que presentaban unas condiciones idóneas para su estudio. En cualquier caso se ha tenido en cuenta que las poblaciones estuvieran repartidas por toda el área de distribución de cada taxon.

Al enumerar el material con el que hemos trabajado, diferenciamos entre poblaciones estudiadas, aquellas sobre las que se hicieron directamente los estudios morfológicos y de las que proceden las muestras de semillas y tricomas sobre las que se tomaron los datos métricos que permitieron caracterizarlos; y poblaciones observadas, aquellas que no fueron estudiadas con detalle pero que se analizaron también para contrastar los datos anteriores, confirmar las conclusiones a las que nos habían llevado y elaborar, en su caso, una corología de los táxones estudiados. En cada capítulo se incluye un apéndice donde se detallan los pliegos-testigo y las poblaciones estudiadas en cada caso.

2.2. Técnicas de observación

Los medios de observación utilizados para el estudio de las semillas, de los tricomas, del indumento y de los caracteres macromorfológicos, en aquellos casos en que fue necesario, han sido: el microscopio estereoscópico, el microscopio óptico y el microscopio electrónico de barrido. Cada uno de ellos ha permitido apreciar distintos caracteres de las semillas (tamaño, forma, color, estructura y ornamentación), de los tricomas (tamaño, forma, color, estructura y ornamentación) y del indumento, y de la forma y tamaño de los órganos de la planta. La metodología seguida se detalla a continuación.

- Microscopio estereoscópico

Semillas: se empleó un estereomicroscopio Wild Heerbrugg M5A, con el que se estudiaron, a 25 aumentos, 40-50 semillas por población, enteras, maduras y bien formadas después de haber sido extraídas de las cápsulas. En cada caso se tomaron las medidas de los ejes mayores, el color, la forma, el número de crestas y la ornamentación. Las medidas se tomaron mediante un micrómetro incorporado en uno de los oculares.

Indumento: se utilizó un estereomicroscopio Olympus SZ-PT, que nos permitió la visión de la superficie de las plantas a escaso aumento y, al ser un medio de observación directa que no precisaba de la preparación previa del material, pudimos estudiar muchos individuos en poco tiempo. Elegimos este microscopio por tener una pletina transiluminada, que facilitaba la observación y la identificación de los distintos tricomas sin manipulación previa de los órganos vegetales. Nos ha permitido comprobar la existencia de diversos tipos de tricomas y de los distintos indumentos que forman, y su distribución sobre los diferentes órganos de las plantas. Las observaciones han sido realizadas sobre material seco de los pliegos-testigo y sobre todos los órganos aéreos de la planta (hojas inferiores y superiores, tallos, brácteas, cáliz y corola) en una muestra de 3-5 individuos por población. En cada caso se observó la presencia o ausencia en cada órgano, de cada tipo de tricoma e indumento a 12 aumentos.

En casos concretos, cuando fue necesario para completar el estudio taxonómico y caracterizar la morfología de las especies se procedió al estudio

de sus caracteres *macromorfológicos*. Estos caracteres morfológicos se seleccionaron entre aquellos con mayor valor taxonómico, para lo que seguimos a Benedí & Güemes (2009a) y nuestras propias observaciones. Para ello se utilizó el estereomicroscopio Wild Heerburgg M5A usado en el estudio de las semillas. Todos los caracteres se midieron a 60 aumentos, sobre material seco y prensado, de 4-10 poblaciones, y se realizaron 10 medidas de cada carácter en cada población.

- Microscopio óptico

El microscopio óptico se ha utilizado para medir los tricomas, así como para ver su forma, y el número, forma y disposición de las células que los componen.

Los órganos fueron separados de la planta sin dañar su superficie, para lo que se utilizaron pinzas y bisturí. Su tratamiento posterior dependió de que estuvieran fijados en el campo o procedieran de material desecado. En el caso del material fijado en líquido de Kew, se sumergieron en hipoclorito sódico al 15% durante 12 h para digerir parcialmente el contenido celular, de modo que la muestra quedara aclarada para así favorecer el paso de la luz del microscopio. Cuando el material fue rehidratado con hidrato de cloral no precisó dicho tratamiento, puesto que la muestra ya quedaba suficientemente aclarada.

Para la observación no hemos usado tinción, ya que después de varios intentos con verde-rápido y vesubina (Johansen, 1940), comprobamos que ningún colorante se adaptaba a nuestras necesidades y sin tinción los tricomas podían observarse con claridad.

Posteriormente, todas las muestras se deshidrataban sumergiéndolas durante quince minutos, sucesivamente, en una serie de etanol en concentración creciente (70%, 96% y 100%) y por último en xilol.

Los distintos órganos fueron montados por separado sobre portaobjetos, de forma que por su tamaño, no fue necesario cortarlos. Para ello se utilizó xilol y eukitt como medio de montaje. Se prepararon 3 muestras de cada órgano (tallos, hojas, brácteas, cáliz y corola) de varios individuos. En ellos se identificaron los distintos tipos de tricomas y de cada uno se hicieron 5-15

medidas (Doaigey & Harkiss, 1991). Al mismo tiempo, se tomaron datos del número, forma, anchura y longitud de las células que componían cada tricoma.

La observación de las muestras se realizó con un microscopio óptico Olympus BX40, a 100, 200 y 400 aumentos, con un micrómetro incorporado en uno de los oculares y con la técnica de microscopía en contraste de fase, que se usa principalmente para aumentar el contraste entre las partes claras y oscuras de las células sin colorear (Zernike, 1942a y 1942b). El microscopio de fase ilumina la muestra con un cono hueco de luz, como en el microscopio en campo oscuro. Sin embargo, en el microscopio en contraste de fase el cono de luz es más estrecho y entra en el campo de visión del objetivo, que contiene un dispositivo en forma de anillo que reduce la intensidad de la luz y provoca un cambio de fase de un cuarto de la longitud de onda. Este tipo de iluminación provoca variaciones minúsculas en el índice de refracción de una muestra transparente, haciéndola visible.

- Microscopio electrónico de barrido

El microscopio electrónico de barrido (MEB) nos ha permitido observar la forma y la ornamentación superficial de las semillas y tomar las medidas de sus elementos, así como apreciar el indumento y la forma y ornamentación de los tricomas.

El estudio de las semillas se realizó sobre semillas secas, maduras y bien formadas sin tratamiento previo para apreciar la ornamentación externa de la epicutícula. Se montaron sobre pedestales de MEB mediante adhesivo de doble cara y se metalizaron con oro-paladio. Para su análisis se montaron muestras de 3-4 poblaciones de cada taxon (Martínez-Ortega & Rico, 2001) cada una con 5 semillas (Güemes et al. 1994), de las que se tomaron las medidas de longitud y anchura total de la semilla, longitud y anchura de las crestas, longitud de los intersticios que separan dichas crestas, y longitud y anchura de las papilas existentes en los mismos. Además, cuando las semillas mostraban crestas muy irregulares se optó por ampliar la toma de datos de las variables altura y anchura de las de las crestas y medir también sus respectivos valores máximo y mínimo.

Las medidas se realizaron sobre las fotografías digitales obtenidas con el MEB para lo que se utilizó el programa de análisis de imagen Image-J (Pertusa, 2010).

El MEB permite ver la superficie de estructuras duras como el polen o las semillas. Sin embargo, para la observación de estructuras delicadas, como son los tricomas, incapaces de soportar sin deformarse las condiciones extremas de sequedad y vacío que impone el uso del MEB, es preciso realizar sobre el material algunos tratamientos previos que les confieran rigidez a la estructura a la vez que conservan su forma original. Los tratamientos que pueden darse al material vegetal para evitar la deformación por el uso del MEB son varios (Falk, 1980), pero entre ellos, el que se usa con mayor frecuencia sobre el material vegetal es el conocido como Deshidratación en Punto Crítico (Boyde, 1978; Junniper & Jefree, 1983). Este proceso ha sido empleado en diversas ocasiones en el estudio de tricomas (Cutter, 1979; Pyykö, 1979; Manzanares et al., 1983; Stace, 1984; Werker et al., 1985; Güemes et al., 1994) demostrando buenos resultados. En nuestro caso utilizamos etanol para la deshidratación de material, antes de la sustitución por dióxido de carbono (Cohen, 1984). La deshidratación consistía en sumergir el material durante quince minutos sucesivamente, en una serie de alcohol etílico en concentración creciente (70%, 96%, 100%). El material así preparado se introdujo en un evaporador, donde el etanol fue progresivamente sustituido por anhídrido carbónico, mediante el sometimiento de las muestras a bajas temperaturas y altas presiones, con lo que se consigue situar el anhídrido carbónico en fase de punto crítico. Tras el proceso las muestras ya estaban preparadas para ser dispuestas sobre pedestales de microscopía electrónica con adhesivo de doble cara y realizar sobre ellas el metalizado con oro-paladio.

Para el estudio de los tricomas, del mismo modo que en la microscopía óptica, se prepararon 3 muestras de cada órgano (tallos, hojas, brácteas, cáliz y corola) de varios individuos. En ellos se identificaron los distintos tipos de tricomas y de cada uno de ellos, se hicieron 5-15 medidas (Doaigey & Harkiss, 1991) en las que se tomaron datos de número de células que comprende el tricoma, su forma, anchura y longitud.

El metalizado de semillas y tricomas se realizó con el sombreador Polaron Range. Para la observación y fotografiado de las muestras se ha usado el equipo Hitachi S-4100, con cañón de emisión de campo (FEG) con una resolución de 1.5 nm a 30kV, detector BSE ATRATA, detector de RX RÖNTEC y sistema de captación digital. Mediante el programa QUANTAX 200 se integra la adquisición de imágenes.

La deshidratación en punto crítico, el metalizado, las observaciones y la toma de fotografías se realizó en las dependencias del Servicio de Microscopía Electrónica de la Universidad de Valencia.

2.3. Terminología

Para la descripción de las semillas, seguiremos a Sutton (1988) y las propuestas de Juan et al. (2000). Sutton no tuvo necesidad de generar nueva terminología ya que se basó en los estudios morfológicos de la epidermis vegetal de Barthlott & Ehler (1977) y de Behnke & Barthlott (1983), en las descripciones de estructuras macroscópicas (Lawrence, 1951; Stearn, 1973) y en las descripciones procedentes de la observación de semillas al microscopio óptico (Murley, 1951). Nosotros hemos seleccionado aquella terminología que resulta útil y aplicable a nuestro estudio de microscopía electrónica.

En cuanto a la descripción del indumento, a pesar de la cada vez más probada utilidad taxonómica de los tricomas y quizá por haber sido considerado tradicionalmente como un carácter secundario, existe una falta de homogeneidad en la nomenclatura aplicada a su estudio. A ello se une la gran variedad de tipos existentes, lo que trae como consecuencia que cada autor use una nomenclatura propia y adecuada a los tricomas que estudia en cada momento (Stace, 1984). Esto ha creado una confusión nomenclatural que ha motivado que distintos autores nombren de formas diferentes tricomas que habrían de considerarse iguales (Payne, 1978). Al mismo tiempo, el gran número de caracteres observables en un tricoma (longitud, anchura, número y forma de las células, disposición de éstas entre sí, y del tricoma respecto a la epidermis...) hacen que su descripción sea larga y difícil de resumir en un único término. A estas cuestiones de tipo descriptivo y nomenclatural hay que añadir el hecho del propio desarrollo de los tricomas, y es que, al no desarrollarse

todos simultáneamente, es posible encontrar sobre una misma planta y en el mismo momento tricomas aparentemente distintos, pero que corresponden a diversos momentos del desarrollo de un mismo tipo de tricoma (Roe, 1971).

Para eludir estos problemas es necesario realizar un esfuerzo unificador de la terminología referente a los tricomas (Stace, 1984). En esta línea, Payne (1978) publicó un importante glosario de términos relativos a los tricomas e indumento.

En las descripciones de los tricomas y el indumento observados en nuestro estudio seguiremos, en la medida de lo posible, las propuestas hechas por Payne (1978) y Font Quer (1977) junto a las de Doaigey & Harkiss (1991) y Sáez & Crespo (2005).

2.4. Métodos estadísticos

Para analizar los datos obtenidos durante nuestro estudio hemos utilizado distintas técnicas estadísticas de acuerdo con la naturaleza de los datos, las características del muestreo y los aspectos que queríamos tratar en cada caso.

La principal técnica estadística aplicada en la mayoría de los casos estudiados ha sido el Análisis Discriminante, una técnica estadística multivariante. Los análisis multivariantes brindan los métodos estadísticos para el análisis conjunto de dos o más variables que pueden estar interrelacionadas. Debido a que las variables se consideran de forma simultánea, estas técnicas permiten realizar interpretaciones más complejas que las que surgen mediante la utilización de métodos univariantes. El análisis multivariante utiliza las relaciones (correlaciones) entre las variables o entre los objetos que el método univariante directamente no considera y aprovecha estas relaciones para buscar en los datos patrones o estructuras, enriqueciendo así la descripción de los mismos (Quinn & Keough, 2002). La técnica del Análisis Discriminante es un procedimiento comúnmente utilizado para identificar y clasificar grupos caracterizados por variables cuantitativas o cualitativas, creando una función capaz de distinguir con la mayor precisión posible, a los miembros de uno u otro (Johnson, 2000). Esta técnica facilita la identificación de las variables que permiten diferenciar los grupos y cuántas de ellas son necesarias para alcanzar

la mejor clasificación posible. Para ello se analiza cuáles son las variables que contribuyen en mayor grado a discriminar a los sujetos en los diferentes grupos establecidos a priori (Visauta & Martori, 2003).

Además del Análisis Discriminante, también se han utilizado otras pruebas que han resultado útiles para la comparación entre los táxones, como son las pruebas t-Student y U de Mann-Whithney. La prueba t-Student se utiliza para contrastar hipótesis sobre medias en dos poblaciones independientes con distribución normal, mientras que la prueba U de Mann-Whithney es una excelente alternativa a la prueba t-Student para diferenciar medias cuando no se cumplen los supuestos en los que se basa este test: normalidad y homocedasticidad) o cuando no es apropiado aplicarla porque el nivel de medida de los datos es ordinal (Quinn & Keough, 2002).

La metodología estadística empleada en cada caso, se explica en el correspondiente apartado de análisis estadísticos del material y métodos de cada capítulo.

En todos los casos, y previamente al procedimiento estadístico utilizado, se ha realizado un análisis exploratorio de los datos, que incluye estadísticos descriptivos (media, mediana, desviación típica), el test de normalidad *Kolmogorov-Smirnov* (cuando el tamaño muestral es >50) o el test de normalidad *Shapiro-Willk* (si el tamaño muestral es <50) y el *test de Levene* para comprobar la homogeneidad de varianzas. En los casos en los que los supuestos de normalidad y homogeneidad no se cumplían, los datos fueron transformados logarítmicamente (\log_{10}). Sin embargo, tras comprobar que continuaban sin cumplir la asunción de normalidad, se optó por utilizar los datos originales y someterlos a otro tipo de tests (pruebas no paramétricas) que no necesitaran asumir que los datos estuvieran normalmente distribuidos, ya que cuando la muestra es muy grande los estadísticos que miden la normalidad son demasiado sensibles a pequeñas desviaciones (Sokal & Rohlf, 2001).

Para representar la variabilidad de cada variable entre los táxones estudiados, se han preparado diagramas de caja que contienen la mediana, los percentiles y los valores extremos.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS v.19.0 (IBM, 2010).

2.5. Bibliografía

Barthlott, W. & N. Ehler (1977). Raster-Elektronenmikroskopie der Epidermis-Oberflächen von Spermatophyten. *Tropische und subtropische Pflanzenwelt*, 19: 367-467.

Behnke, H.D. & W. Barthlott (1983). New evidence from the ultrastructural and micromorphological fields in angiosperm classification. *Nordic Journal of Botany*, 3: 43-66.

Benedí, C. & J. Güemes (2009a). *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. En: Castroviejo, S., A. Herrero, C. Benedí, E. Rico & J. Güemes (editores). Flora iberica, 13. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid. pp. 167-198.

Boyde, A. (1978). Pros and cons of critical point drying and freeze drying for SEM. *Scanning Electron Microscopy*, 1: 303-314.

Bridson, D. & L. Forman (1992). The herbarium handbook. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

Cohen, A.L. (1984). Critical point drying, principles, and procedures. En: Murphy, J.A. & G.M. Roomas (editores). Preparation of biological specimens for Scanning Electron Microscopy. AMF O'Hare, Chicago. pp. 95-136.

Cutter, E.G. (1979). Plant anatomy, 1: Cells and Tissues. Arnolds, London.

Doaigey, A.R. & K.J. Harkiss (1991). Application of epidermal characters to the taxonomy of European species of *Antirrhinum* (Schrophulariaceae). *Nordic Journal of Botany*, 11: 513-524.

Falk, R.H. (1980). Preparation of plant tissues for SEM. *Scanning Electron Microscopy*, 2: 79-87.

Font Quer, P. (1977). Diccionario de Botánica. Lábor, Barcelona.

Güemes, J., I. Mateu & P. Sánchez-Gómez (1994). *Antirrhinum subbaeticum* Güemes, Mateu & Sánchez-Gómez (Scrophulariaceae), especie nueva de la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 51: 237-247.

IBM (2010). IBM SPSS Statistics for Windows, Version 19.0. IBM Corporation, Armonk, New York.

Johansen, D.A. (1940). Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Company, New York and London.

Johnson, D.E. (2000). Métodos multivariados aplicados al análisis de datos. International Thompson Editores, México.

Juan, R., J. Pastor & I. Fernández (2000). SEM and light microscope observations on fruit and seeds in Scrophulariaceae from southwest Spain and their systematic significance. *Annals of Botany*, 86: 323-338.

Junniper, B.E. & C.E. Jeffrey (1983). Plant surfaces. London.

Lawrence, G.H.M. (1951). Taxonomy of vascular plants. MacMillan, New York.

Manzanares, P., Gómez-Campo, C., & Estrella Tortosa, M. (1983). Estudios sobre el indumento de las especies ibéricas y baleáricas del género *Teucrium* L. (Lamiaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 40: 93-106.

Martínez-Ortega, M.M. & E. Rico (2001). Seed morphology and its systematic significance in some *Veronica* species (Scrophulariaceae) mainly from the Western Mediterranean. *Plant Systematics and Evolution*, 228: 15-32.

Murley, M.R. (1951). Seeds of the Cruciferae of Northeastern North America. *American Midland Naturalist*, 46: 1-81.

Payne, W.W. (1978). A glossary of plant hair terminology. *Brittonia*, 30: 239-255.

Pertusa Grau, J.F. (2010). Técnicas de análisis de imagen: aplicaciones en Biología. Universitat de València, Valencia.

- Pyykö, M. (1979). Morphology and anatomy of leaves from some woody plants in a humid tropical forest of Venezuelan Guayana. *Acta Botanica Fennica*, 112: 1-41.
- Quinn, G.P. & M.J. Keough (2002). *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Roe, K.E. (1971). Terminology of hairs in the genus *Solanum*. *Taxon*, 20: 501-508.
- Sáez, L. & M.B. Crespo (2005). A taxonomic revision of the *Linaria verticillata* group (*Antirrhineae*, *Scrophulariaceae*). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 148: 229-244.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf (2001). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*, 7th ed. W.H. Freeman and Company, New York.
- Stace, C.A. (1984). The taxonomic importance of the leaf surface. En: Heywood, V.H. & D. M. Moore (editores). *Current Concepts in plant Taxonomy*. Academic Press, London. pp. 80-82.
- Stearn, W.T. (1973). *Botanical Latin*. David & Charles, Newton Abbot.
- Sutton, D.A. (1988). A revision of the tribe *Antirrhineae* (*Scrophulariaceae*). Oxford University Press, British Museum (Natural History), London.
- Thiers, B. (2015). *Index herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available: <http://sweetgum.nybg.org/ih/> (continuously updated).
- Visauta, B. & J.C. Martori (2003). *Análisis estadístico con SPSS para Windows. Estadística multivariante*. 2ª ed. McGrawHill/Interamericana de España. Madrid.
- Werker, E., E. Putievsky & U. Ravid (1985). The essential oils and glandular hairs in different chemotypes of *Origanum vulgare* L. *Annals of Botany*, 55: 793-801.

Zernike, F. (1942a). Phase contrast, a new method for microscopic observation of transparent objects, Part I. *Physica*, 9: 686-689.

Zernike, F. (1942b). Phase contrast, a new method for microscopic observation of transparent objects, Part II. *Physica*, 9: 974-986.

3. Resultados

3.1. Relaciones micromorfológicas en el grupo *Chaenorhinum organifolium*: ubicación de dos táxones poco conocidos, *Linaria rodriguezii* Porta y *Ch. organifolium* subsp. *cotiellae* P. Monts. & G. Monts.

3.1.1 Introducción

El grupo de especies relacionadas morfológicamente con *Chaenorhinum organifolium* (L.) Kostel. es, sin duda, el más complejo del género y el que más tratamientos taxonómicos ha sufrido a lo largo de la historia. Linneo (1753) describió *Antirrhinum organifolium* L. (basiónimo de *Ch. organifolium*). Desde entonces se ha intentado ordenar y limitar de algún modo la elevada polimorfía, en los caracteres vegetativos y reproductores, observada en la especie en todo su rango de distribución y atribuida a la influencia del ambiente. Se han querido ver como especialmente variables: el hábito, el tamaño y forma de las hojas y de las flores, la pubescencia y la ornamentación de las semillas. Numerosos táxones asociados a este binomen han sido descritos en las más diversas categorías taxonómicas (cf. Benedí & Güemes, 2009a), la mayoría de ellos con escaso recorrido nomenclatural y baja aceptación entre los botánicos actuales. De entre ellos destacan dos nombres que se han mantenido en todas las revisiones y que, en general, han ido consolidándose como subespecies o especies. Se trata de *Chaenorhinum crassifolium* (Cav.) Kostel. (*Antirrhinum crassifolium* Cav., basiónimo) y *Ch. segoviense* (Reut. ex Rouy) Rouy (*Linaria segoviensis* Reut. ex Rouy, basiónimo). Lange (1870) admite las dos especies más antiguas, pero sitúa *Linaria segoviensis* en la sinonimia de *Ch. crassifolium*. Este tratamiento lo mantiene Willkomm (1886) años más tarde cuando ilustra *Ch. organifolium* y *Ch. crassifolium* e insiste en marcar las diferencias entre las dos especies. Las revisiones del siglo XX (Losa, 1964; Fernandes, 1971; Sutton, 1988) ajenas a esta argumentación, unirán los dos táxones en una sola especie. Por su parte, *Ch. segoviense* es un taxon poco atendido por los autores hispanos. Pau (1908) lo cita excepcionalmente y lo trata como variedad de *Ch. organifolium*, al igual que Losa (1964). En su revisión para *Flora Europaea*, Fernandes (1971) lo eleva a subespecie, criterio que mantendrá en la obra final (Fernandes, 1972). Esta autora tendrá también en consideración y aceptará la existencia de *Linaria organifolia* subsp.

cadevallii O. Bolòs & Vigo, descrita unos años antes (Bolòs & Vigo, 1967) a la que mantendrá ubicación y categoría taxonómica, pero llevándola al género *Chaenorhinum*. De ese modo, la revisión de *Flora Europaea* (Fernandes, 1972) acepta una sola especie con cuatro subespecies en el grupo de *Ch. organifolium*: *Ch. organifolium* subsp. *organifolium*, *Ch. organifolium* subsp. *crassifolium* (Cav.) Rivas Goday & Borja, *Ch. organifolium* subsp. *segoviense* (Reut. ex Rouy) R. Fern. y *Ch. organifolium* subsp. *cadevallii* (O. Bolòs & Vigo) M. Laínz. La revisión de las *Antirrhineae* que realiza Sutton (1988) nada aporta a este tratamiento, que es estrictamente seguido.

Seguramente Sutton (1988) no conoció el trabajo de Loidi & Galán-Mera (1988). En él se separa *Ch. segoviense* de *Ch. organifolium* (que incluye las otras tres subespecies), principalmente por las características del indumento de la primera especie, completamente eglandular y caracterizado por unos tricomas rígidos, cortos, blancos, opacos y rugosos, que no se presentan en ninguno de los táxones de *Ch. organifolium*. La independencia de *Ch. segoviense* fue mantenida por Benedí & Güemes (2009) en su reciente revisión para *Flora iberica*. Las características del indumento de esta especie, son discutidas en el capítulo 3.4 de esta tesis, como base para la descripción de una nueva especie: *Ch. gamezii*.

Sin embargo, ni el trabajo de Sutton (1988) ni el de Loidi & Galán-Mera (1988) entraron a considerar la entidad ni las relaciones de *Linaria rodriguezii* Porta, un taxon antiguo poco atendido en las revisiones posteriores del género *Chaenorhinum*. Tampoco prestaron atención al más reciente *Chaenorhinum organifolium* subsp. *cotiellae* P. Monts. & G. Monts. La propuesta de Benedí & Güemes (2009a) los trató como subespecies de *Ch. organifolium*.

Linaria rodriguezii fue descrita por Porta (1887) a partir de materiales colectados en el Puig Major de Torrella, en la Serra de Tramuntana en el norte de la isla de Mallorca. Es un endemismo de la sierra localizado entre 900 y 1400 m de altitud (Benedí & Güemes, 2009a). La especie recibe cierta atención de los botánicos de la época que, indistintamente, la subordinan a *Ch. organifolium* o a *Ch. crassifolium* (Nyman, 1890; Gandoger, 1910; Knoche, 1922). Las dudas sobre las semejanzas entre su planta y estas especies ya

fueron indicadas por Porta en el protólogo. Dice que es una especie afín a *L. organifolia* (L.) Chaz. pero que parece más próxima a *L. crassifolia* (Cav.) Mutel. De ambas se separa por el racimo paucifloro y las lacinias del cáliz más largas (Porta, 1887). Ya en la descripción Porta indicó que la planta era rarísima y esa rareza, quizás, dificultara el estudio de material suficiente y provocara la duda o el desinterés de los botánicos posteriores por atenderla y ubicarla en el esquema taxonómico de *Chaenorhinum*. La especie pasó desapercibida, o no se resolvió de ningún modo definitivo en las revisiones posteriores (Losa, 1964; Fernandes, 1971, 1972, 1973; Sutton, 1988). Sólo Bonafé (1980) la tuvo en consideración en su Flora de Mallorca, aunque propuso para ella una combinación inválida. Más recientemente, Sáez & Vicens (1997) volvieron a reivindicarla como especie, en esta ocasión ya en el género *Chaenorhinum*. Finalmente, el tratamiento en *Flora iberica* (Benedí & Güemes, 2009a) admite el taxon como subespecie de *Ch. organifolium*.

Durante el estudio florístico del macizo de Cotiella, en el Pirineo Central oscense, Montserrat & Montserrat (1986) encontraron unos raros ejemplares de *Chaenorhinum* que vivían en gleras y cascajos de piedras calizas, entre 1950 y 2330 m de altitud. La descripción es sucinta y las comparaciones breves, pero en ella se destaca la presencia de glándulas en toda la planta y el carácter estolonífero, lo que la diferenciarían de las otras subespecies de *Ch. organifolium*. Sutton (1988) no debió conocer los materiales originales, pero sí prestó alguna atención a nombrarla en las observaciones de *Ch. organifolium* subsp. *organifolium* y advierte sobre la necesidad de hacer más estudios para aclarar su estatus. Benedí & Güemes (2009a) admitieron la propuesta sin modificaciones ni observaciones.

Las distintas propuestas nomenclaturales en las que se han visto implicados los taxones tradicionalmente incluidos en el grupo de *Chaenorhinum organifolium* dan idea de su complejidad. Algunos autores notaron diferencias en las características de las semillas de distintos táxones (Fernandes, 1971). También el indumento ha sido un carácter observado, en ocasiones con limitaciones metodológicas, y que sirvió para basar la propuesta sobre el grupo de Loidi & Galán-Mera (1988). Por este motivo recurriremos a estos caracteres

micromorfológicos en nuestro estudio, para comprobar si pueden resultar de utilidad para diferenciar y ordenar los distintos táxones admitidos.

Concretamente y aceptando que *Ch. segoviense* está claramente separado del grupo de *Ch. organifolium*, dedicaremos este capítulo a abordar el estudio de las relaciones morfológicas entre *Ch. organifolium* y *Ch. crassifolium* para proponer una ordenación consistente del grupo, que tenga en cuenta: 1) el tratamiento de estos dos táxones; 2) la ubicación de *Linaria organifolia* subsp. *cadevallii*; y 3) la mejor solución taxonómica para *Linaria rodriguezii* y *Chaenorhinum organifolium* subsp. *cotiellae*.

3.1.2. Material y Métodos

El material utilizado procede tanto de material recolectado en campo como de material seco, conservado en los herbarios JACA, SEV, VAL. (Acrónimos en Thiers, 2015). El material fue fijado en el campo con líquido de Kew (Bridson & Forman, 1992) o rehidratado con hidrato de cloral (Doaigey & Harkiss, 1991), según el caso. Los testimonios de nuestra recolección fueron depositados en el herbario VAL. En el Apéndice I se enumera la relación completa del material estudiado.

Los estudios morfológicos de semillas y tricomas se han realizado, en la medida de lo posible, sobre 3-7 poblaciones por taxon, intentando que las localidades de recolección fueran las localidades clásicas o estuvieran próximas a ellas. Siempre se seleccionaron aquellas muestras que presentaban unas condiciones idóneas para su estudio. En todos los casos, las poblaciones estuvieron distribuidas por toda el área de cada taxon.

Tratamiento taxonómico y nomenclatural: Se ha partido de la propuesta taxonómica y nomenclatural de Benedí & Güemes (2009a), que se utilizará para nombrar las muestras, presentar los resultados y conducir la discusión.

Microscopio esteroscópico: las observaciones fueron realizadas con un microscopio Wild Heerburgg a 50 aumentos. *Semillas:* se estudiaron 40-50 semillas por población. En cada caso se tomaron las medidas de los ejes mayores, el color, la forma, el número de crestas y su ornamentación. *Tricomas:* se estudió sobre material seco de los pliegos-testigo y sobre todos

los órganos de la planta (hojas inferiores y superiores, tallos, brácteas, cáliz y corola) en una muestra de 3-5 individuos por población. En cada caso se observó la presencia-ausencia en cada órgano, de los distintos tipos de tricomas identificados.

Microscopio óptico: las observaciones se realizaron con un microscopio óptico Olympus BX40 a 100-400 aumentos. La caracterización de los tricomas se realizó a partir del estudio de todos los órganos de 3-5 individuos por población. Para ello se utilizó material fijado o rehidratado que fue seccionado con bisturí y deshidratado en una serie de concentración creciente de alcohol. Las muestras se montaron por separado con Eukitt®. En cada caso se midió la longitud y la anchura de cada tricoma, y el número de células que lo forman.

Microscopía electrónica de barrido: Las observaciones se realizaron con microscopio electrónico de barrido Hitachi S-4100, del Servei de Microscopia Electrònica de la Universitat de València. *Semillas*: se estudiaron 5 semillas por población, maduras y bien desarrolladas, sin tratamiento previo, y metalizadas con oro-paladio. De cada semilla se tomaron las medidas de la distancia entre las crestas, la altura y la anchura de las mismas, y la altura y anchura de las papilas. Sin embargo, al presentar las crestas un ápice irregular, se optó por desglosar las variables altura y anchura de las mismas en dos: altura mínima y máxima de las crestas y la anchura mínima y máxima de las crestas. *Tricomas*: se estudiaron, en cada población, 3-5 muestras de cada órgano, que previamente fueron sometidas al proceso de Evaporación en Punto Crítico habitualmente empleado en el estudio de tricomas, glándulas e indumento para evitar su deformación (cf. Boyde, 1978; Barthlott, 1980; Cohen, 1984). Posteriormente las muestras fueron metalizadas con oro-paladio. En cada caso se observó su forma y ornamentación.

Terminología: En las descripciones de las semillas, se siguieron las propuestas terminológicas de Sutton (1988) y Juan et al. (2000). En los tricomas, se siguieron las de Payne (1978), Doaigey & Harkiss (1991) y Sáez & Crespo (2005).

Análisis estadístico: Aplicado a los datos obtenidos del estudio de las semillas. Previamente al procedimiento estadístico utilizado, se ha realizado un análisis

exploratorio de los datos, que incluye estadísticos descriptivos (media, mediana, desviación típica), el test de normalidad Kolmogorov-Smirnov y el test de Levene para comprobar la homogeneidad de varianzas. En los casos en los que los supuestos de normalidad y homogeneidad no se cumplían, los datos fueron transformados logarítmicamente (\log_{10}). Sin embargo, tras comprobar que continuaban sin cumplir la asunción de normalidad, se optó por utilizar los datos originales y someterlos a un tipo de test que no necesitara que los datos estuvieran normalmente distribuidos (Sokal & Rohlf, 2001).

Para representar la variabilidad de cada variable entre los taxones, se han preparado diagramas de caja que contienen la mediana, los percentiles y los valores extremos.

Se ha aplicado un análisis discriminante, utilizando el método de inclusión por pasos. Este procedimiento es comúnmente utilizado para identificar y clasificar grupos caracterizados por variables cuantitativas o cualitativas (Johnson, 2000). Para ello se analiza cuáles son las variables que contribuyen en mayor grado a discriminar a los sujetos en los diferentes grupos establecidos a priori (Visauta & Martori, 2003). Se midieron 9 variables morfométricas que describen el tamaño de la semilla.

Posteriormente para comprobar que existían diferencias significativas en las variables seleccionadas en el análisis discriminante, optamos por la comparación de dos medias, para lo que se utiliza habitualmente la prueba T (en el caso de aquellas variables que cumplen la asunción de normalidad) y el test U de Mann-Whitney (en el caso de las variables que no siguen una distribución normal de sus datos).

Todos estos procesos fueron llevados a cabo con el software SPSS 19.

3.1.3. Resultados

Caracterización del indumento

Se han observado 5 tipos de tricomas que se distribuyen en los diferentes órganos de cada taxón (Fig. 1 y 2, Tablas 1 y 2).

1. Papilas: cónicas, de superficie estriada o escábrida. Presentes en la parte inferior del tallo y las hojas (inferiores y superiores) de *Ch. origanifolium* subsp. *origanifolium*, y *Ch. origanifolium* subsp. *rodriguezii*, mientras que en

Ch. organifolium subsp. *cotiellae* se observan sólo en el tallo y las hojas de la parte inferior. También se aprecian en el tallo inferior, las hojas (tanto inferiores como superiores) y las brácteas de *Ch. crassifolium* subsp. *crassifolium* y *Ch. crassifolium* subsp. *cadevallii* (Fig. 1, B y D; Fig. 2, B, D y F).

2. Tricomas eglandulares: pelos tectores, de $50-600 \times 5-40 \mu\text{m}$, pluricelulares, uniseriados, septados, pared lisa, color blanco, formados por 3-5 células. Presentes en: la parte superior del tallo y la corola de *Ch. organifolium* subsp. *organifolium*, *Ch. organifolium* subsp. *rodriguezii*, *Ch. crassifolium* subsp. *crassifolium* y *Ch. crassifolium* subsp. *cadevallii*; en toda la superficie del tallo, en las brácteas y en la corola de *Ch. organifolium* subsp. *cotiellae*; y de forma ocasional en las brácteas y el cáliz de *Ch. crassifolium* subsp. *crassifolium* y *Ch. crassifolium* subsp. *cadevallii* (Fig. 1, C; Fig. 2, A, C, G y J).
3. Tricomas glandulares: pelos glandulares formados por un pedículo, pluricelular, uniseriado, septado, de pared lisa, de color blanco con una glándula terminal de 2-4 células en disposición radial. Hemos encontrado 3 tipos diferentes que están distribuidos de la siguiente manera:
 - 3.1. Unicelular de Glándula elipsoidal: con una única célula curvada en el pedículo y dos en la glándula. Distribuido de forma dispersa por la superficie de todos los órganos de la planta y en las dos especies estudiadas.
 - 3.2. Uniseriado de Glándula Globular: de $41-1025 \times 8-79 \mu\text{m}$, con 2-5 células en el pedículo y 2-4 en la glándula. Presente en la parte superior del tallo, las hojas superiores, las brácteas y el cáliz de *Ch. organifolium* subsp. *organifolium* y *Ch. organifolium* subsp. *rodriguezii*, sobre todos los órganos excepto en la corola de *Ch. organifolium* subsp. *cotiellae* y en la parte superior del tallo, las brácteas y el cáliz de *Ch. crassifolium* (Fig. 1, A, E y F; Fig. 2, A, C, E, G, H e I).
 - 3.3. Uniseriado de Glándula Elipsoidal: de $110-595 \times 5-40 \mu\text{m}$, con 3-5 células en el pedículo y 2 en la glándula. Presente únicamente en la corola de las dos especies estudiadas (Fig. 1, C; Fig. 2, J).

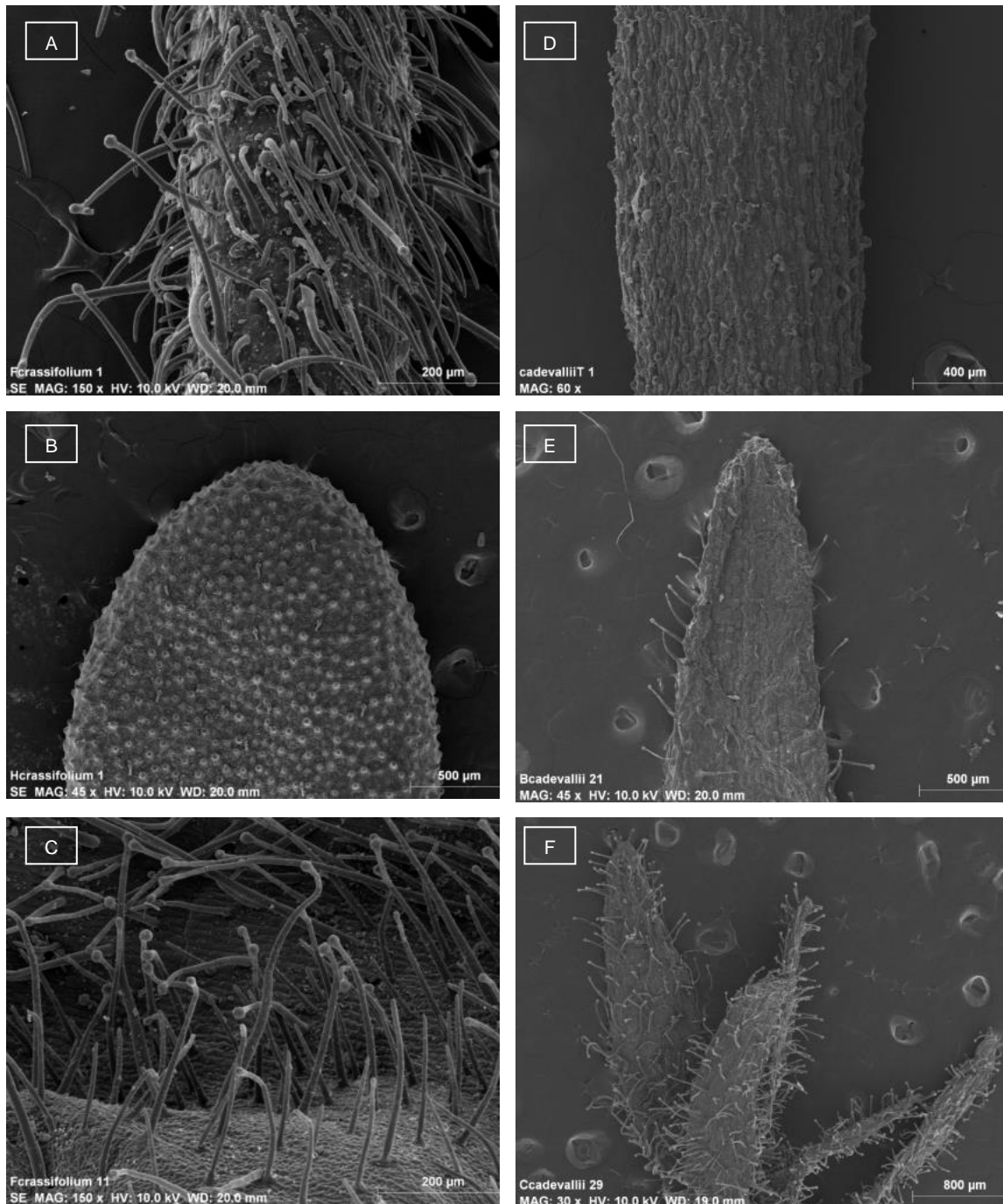
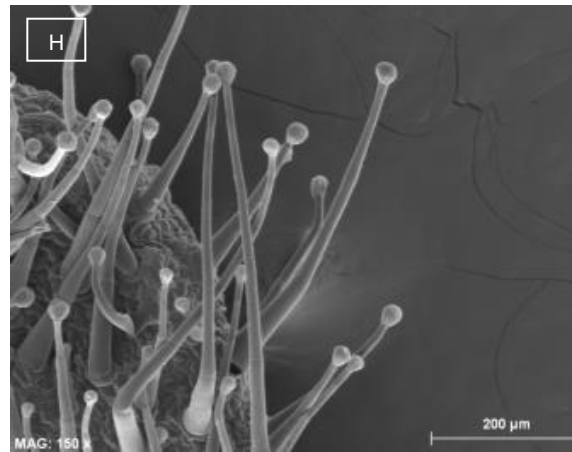
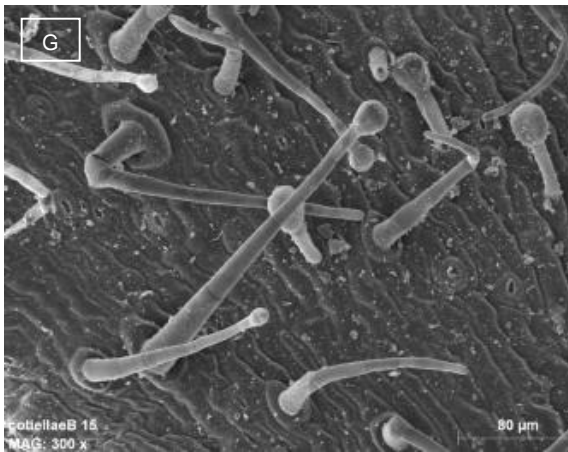
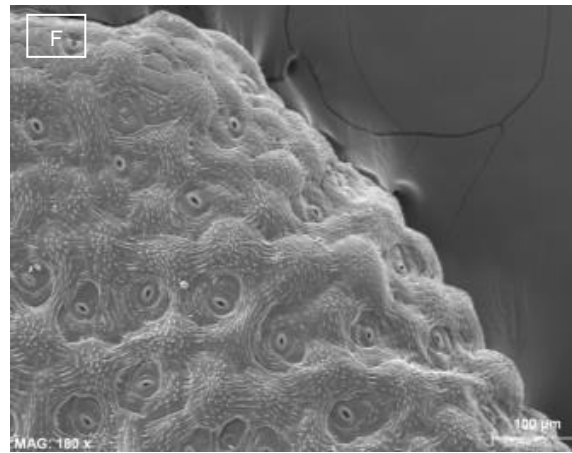
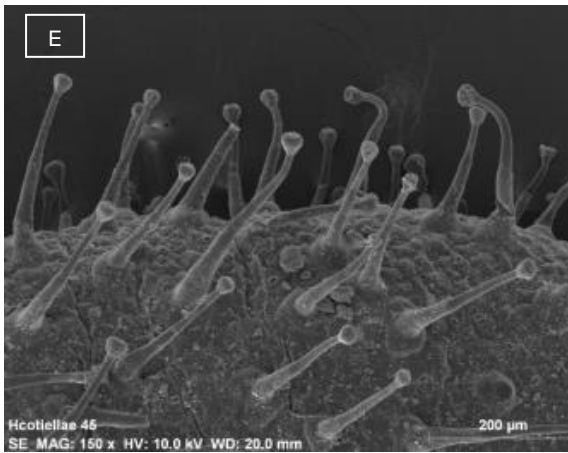
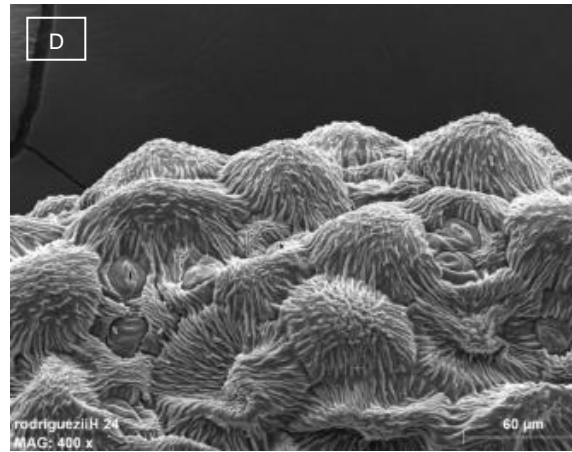
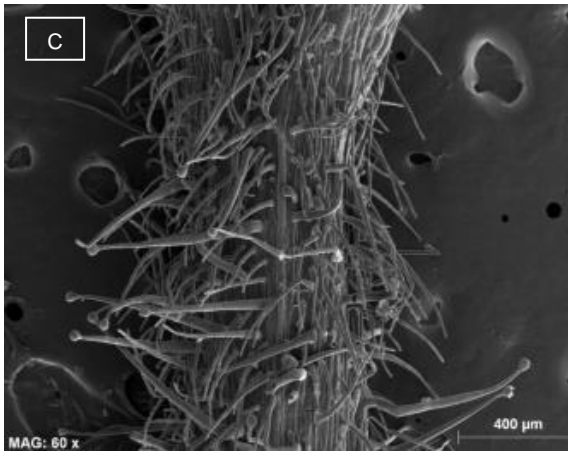
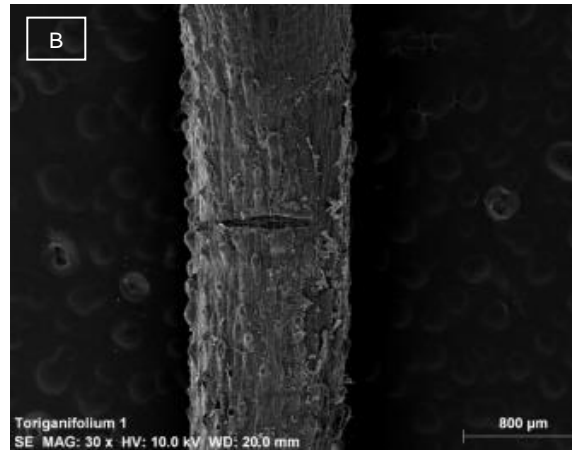
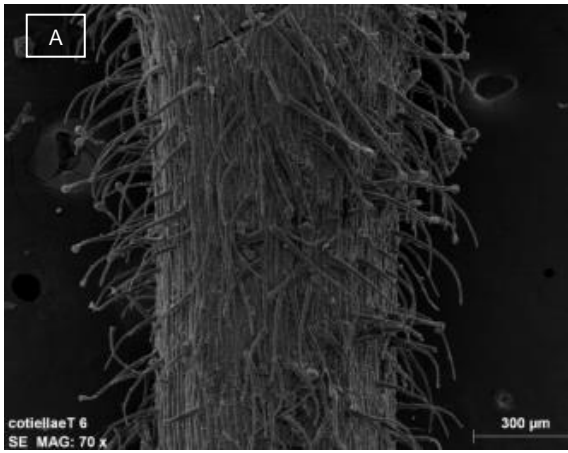


Figura 1. Fotografías de microscopía electrónica del indumento de *Ch. crassifolium* subsp. *crassifolium*: (a) tricomas eglandulares y tricomas glandulares de glándula globular, parte superior del tallo (España, Cuenca, VAL103788); (b) papilas, hoja (España, Alicante, VAL198070); (c) tricomas eglandulares y tricomas glandulares de glándula elipsoidal, corola (España, Cuenca, VAL103788). *Ch. crassifolium* subsp. *cadevallii*: (d) papilas, parte inferior del tallo (España, Tarragona, VAL181283); (e) tricomas glandulares de glándula globular, brácteas (España, Teruel, VAL63051); (f) tricomas glandulares de glándula globular, cáliz (España, Teruel, VAL63051). Fotografías tomadas por M. Pilar Blasco.



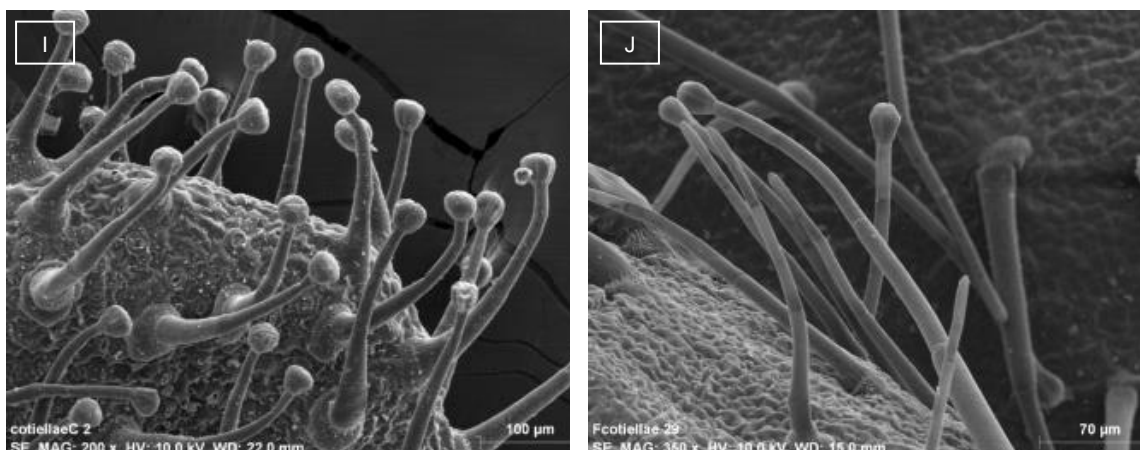


Figura 2. Fotografías de microscopía electrónica del indumento de *Ch. origanifolium* subsp. *cotiellae*: (a) tricomas eglandulares y tricomas glandulares de glándula globular, parte inferior del tallo (España, Huesca, VAL212827); (e) tricomas glandulares de glándula globular, hojas inferiores (España, Huesca, VAL212827); (g)) tricomas eglandulares y tricomas glandulares de glándula globular, brácteas (España, Huesca, VAL212828; (i) tricomas glandulares de glándula globular, cáliz (España, Huesca, VAL212828; (j) tricomas eglandulares y tricomas glandulares de glándula elipsoidal, corola (España, Huesca, VAL212826). *Ch. origanifolium* subsp. *origanifolium*: (b) papilas, parte inferior del tallo (Portugal, Miranda du Douro, VAL108520); (h) tricomas glandulares de glándula globular, brácteas (España, Burgos, VAL78839); *Ch. origanifolium* subsp. *rodriguezii*: (c) tricomas eglandulares y tricomas glandulares de glándula globular, parte superior del tallo (España, Baleares, s/n); (d) papilas, hojas inferiores (España, Baleares, s/n); (f) papilas, hojas superiores (España, Baleares, s/n). Fotografías tomadas por M. Pilar Blasco.

Caracterización de las semillas

1. *Ch. crassifolium* subsp. *crassifolium*

Semillas de 0,34-0,79 × 0,22-0,48 mm, oblongovoideas a elipsoideas, crestadas, no denticuladas, de color marrón oscuro a negro; crestas 10-17, de 14-56 × 10-24 µm, longitudinales, sinuosas, continuas, rara vez discontinuas, convergentes, de ápice regular, convexas, no papiladas en la base; intersticios de 27-103 µm, 1,8 veces más anchos que la altura de las crestas, papilados; papilas redondeadas, de 9-20 × 8-19 µm (Fig. 3: A-F).

2. *Ch. crassifolium* subsp. *cadevallii*

Semillas de 0,38-0,71 × 0,24-0,43 mm, oblongovoideas a elipsoideas, crestadas, no denticuladas, de color marrón oscuro a negro; crestas 10-16, de 18-49 × 5-31 µm, longitudinales, sinuosas, continuas, a veces discontinuas, convergentes, de ápice regular, convexas, no papiladas en la base; intersticios

de 21-94 μm , 1-1,9 veces más anchos que la altura de las crestas, papilados; papilas redondeadas a cónico-obtusas, de 10-22 \times 9-18 μm (Fig. 3: G-L).

3. *Ch. origanifolium* subsp. *origanifolium*

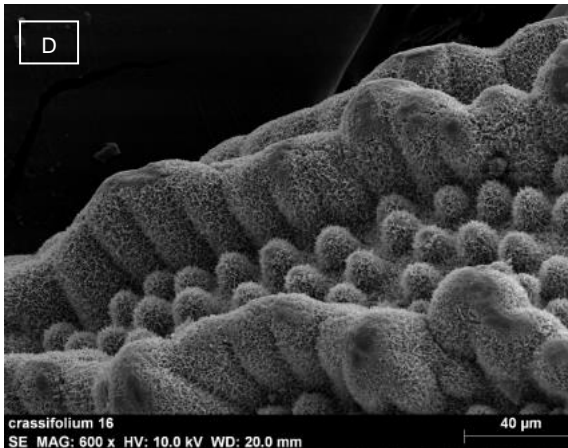
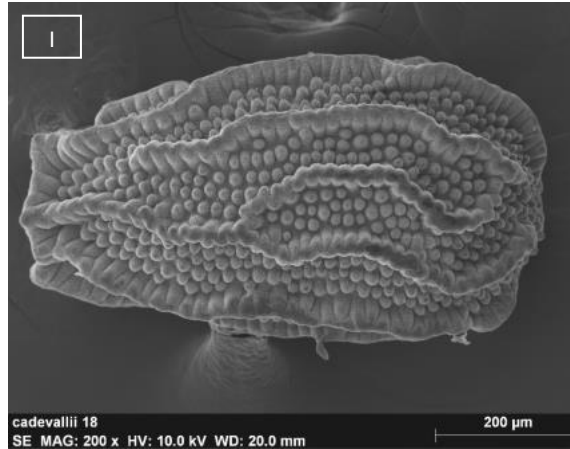
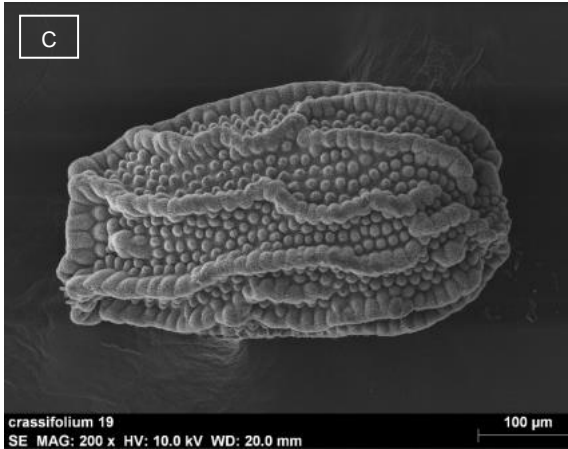
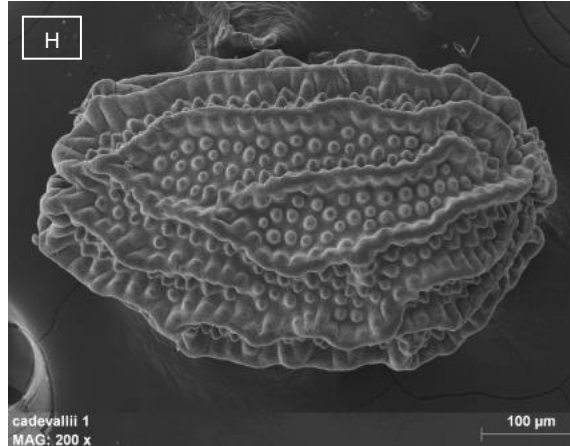
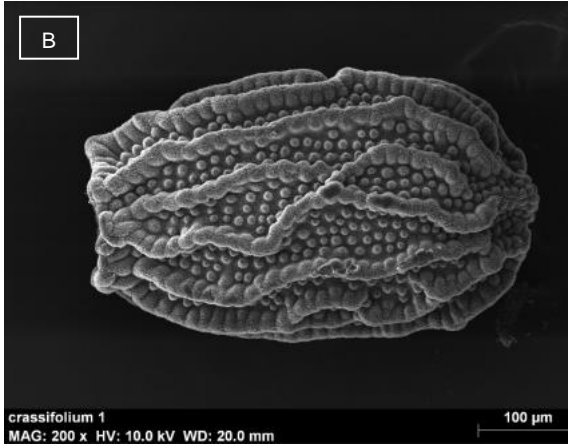
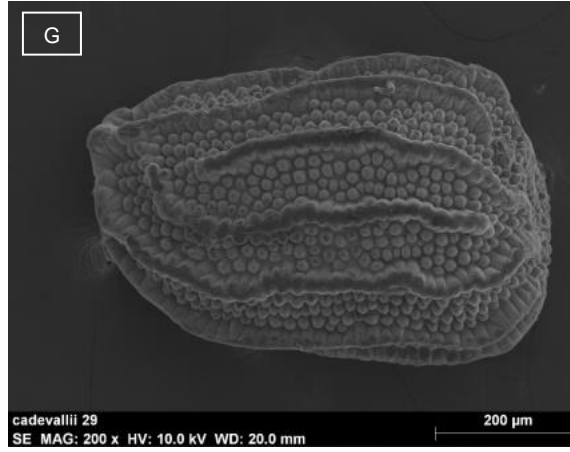
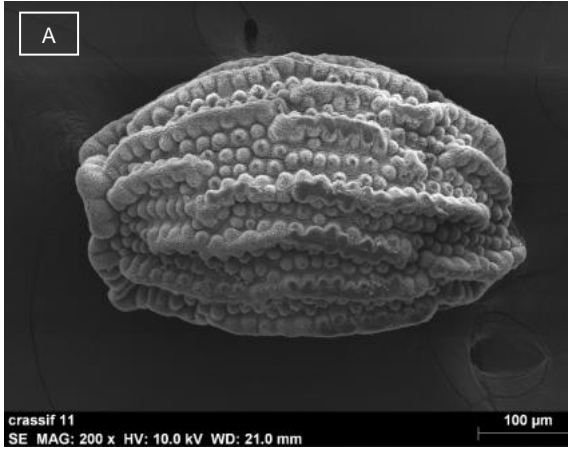
Semillas de 0,50-0,94 \times 0,36-0,64 mm, de oblongovoideas a oblongoideas, crestadas, \pm denticuladas, de color marrón oscuro a negro; crestas 10-18, de 38-141 \times 8-31 μm , longitudinales, rectas, poco o nada sinuosas, a veces convergentes, continuas, de ápice \pm irregular, tabulares, a veces papiladas en la base; intersticios de 31-109 μm , 0,8 veces más anchos que la altura de las crestas, papilados; papilas cónicas a cónico-obtusas, de 9-16 \times 7-17 μm (Fig 4. A-D).

4. *Ch. origanifolium* subsp. *cotiellae*

Semillas de 0,52-0,98 \times 0,34-0,73 mm, de oblongovoideas a oblongoideas, crestadas, poco o nada denticuladas, de color marrón oscuro a negro; crestas 9-17, de 44-105 \times 19-41 μm , longitudinales, rectas y sinuosas, a veces convergentes, continuas, a veces discontinuas, de ápice \pm regular, tabulares, a veces papiladas en la base; intersticios de 40-153 μm , 0,9-1,5 veces más anchos que la altura de las crestas, papilados; papilas cónicas a cónico-obtusas, de 8-22 \times 9-24 μm (Fig. 4: E-H).

5. *Ch. origanifolium* subsp. *rodriguezii*

Semillas de 0,60-0,84 \times 0,36-0,56 mm, de oblongovoideas a oblongoideas, crestadas, no denticuladas, de color marrón oscuro a negro; crestas 14-19, de 37-109 \times 7-23 μm , longitudinales, rectas y sinuosas, convergentes, a veces anastomosadas, continuas, a veces discontinuas, de ápice \pm regular, tabulares, no papiladas en la base; intersticios de 30-159 μm , 0,8-1,5 veces más anchos que la altura de las crestas, papilados; papilas cónicas a cónico-obtusas, de 9-17 \times 6-14 μm (Fig. 4: I-L).



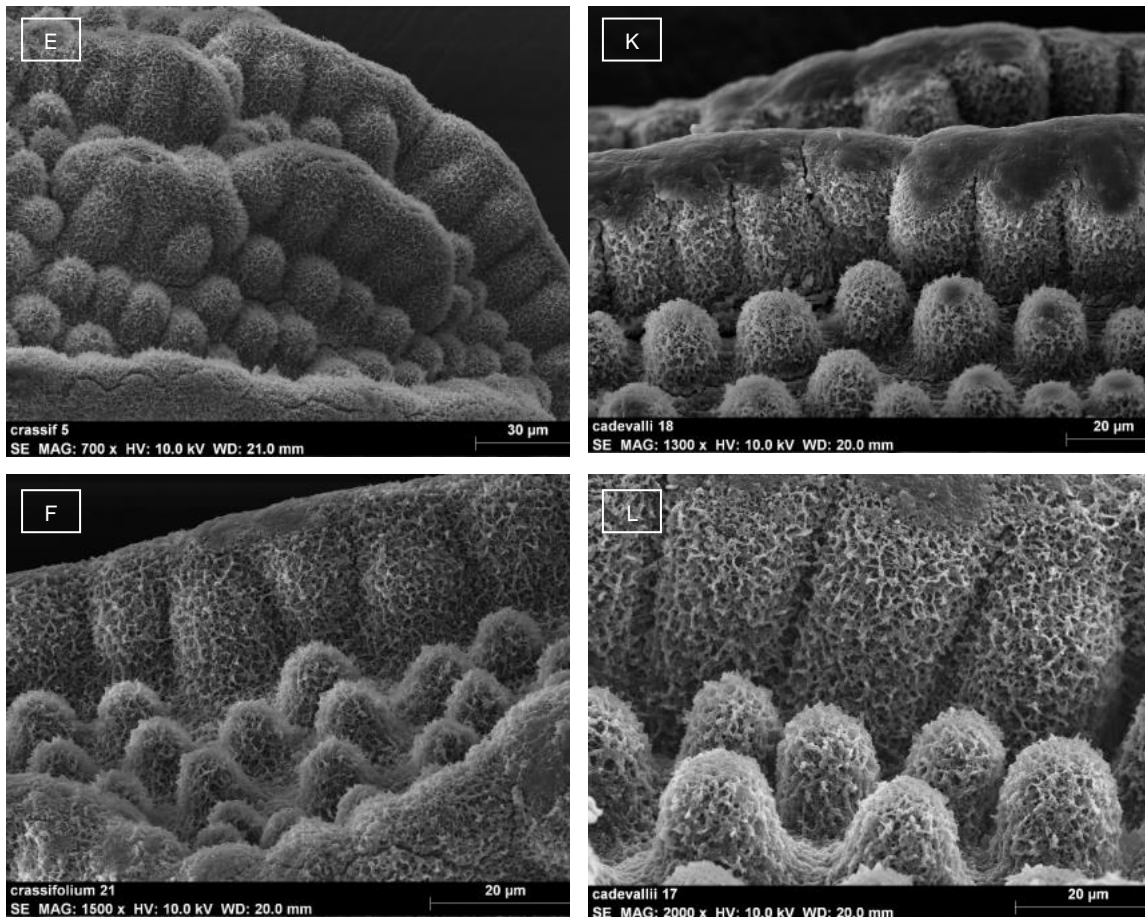
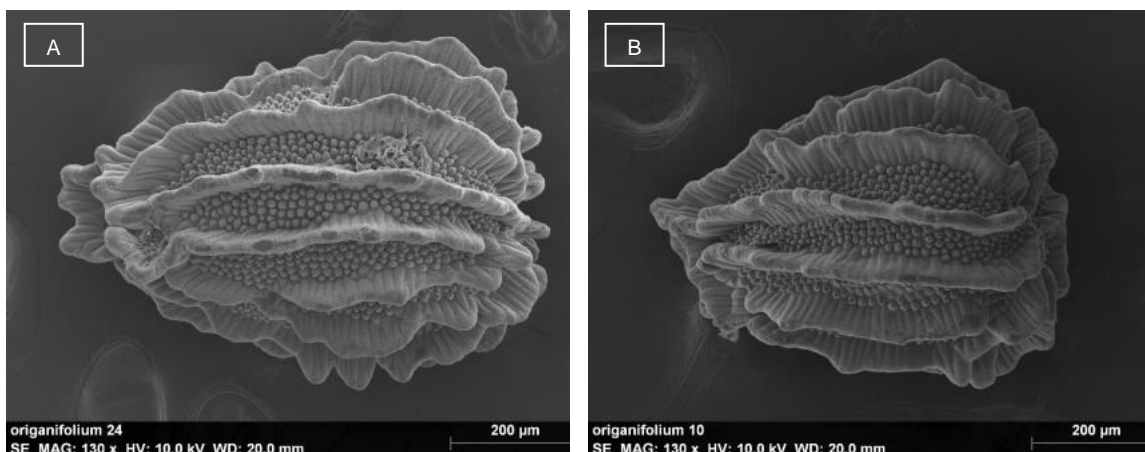
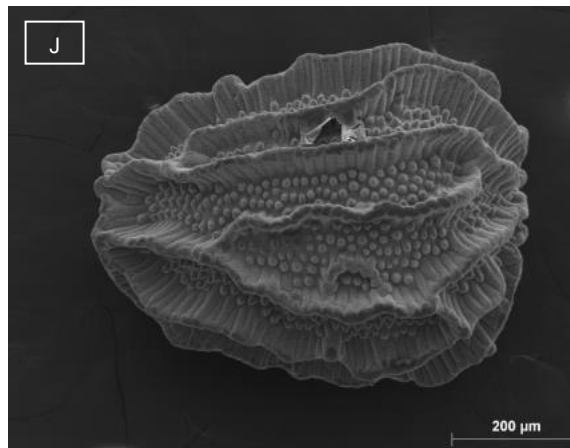
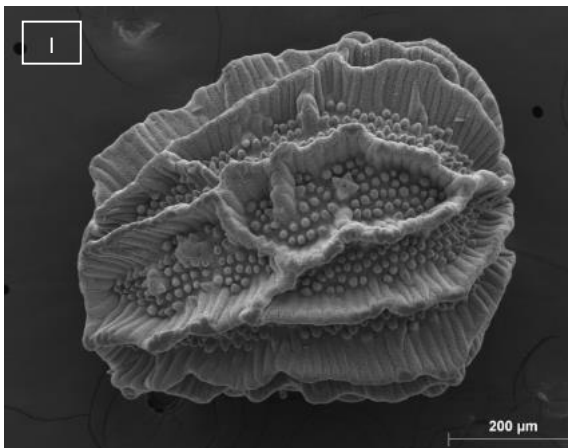
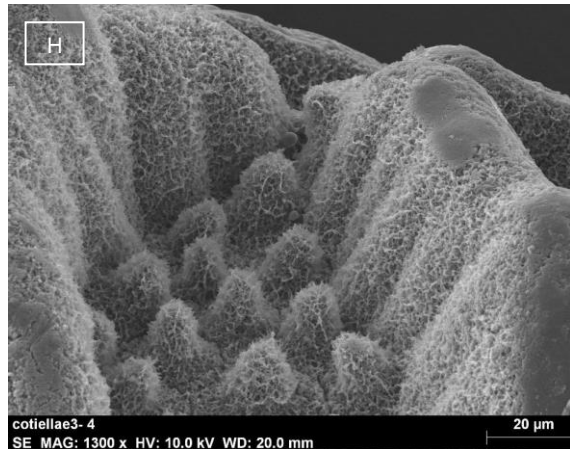
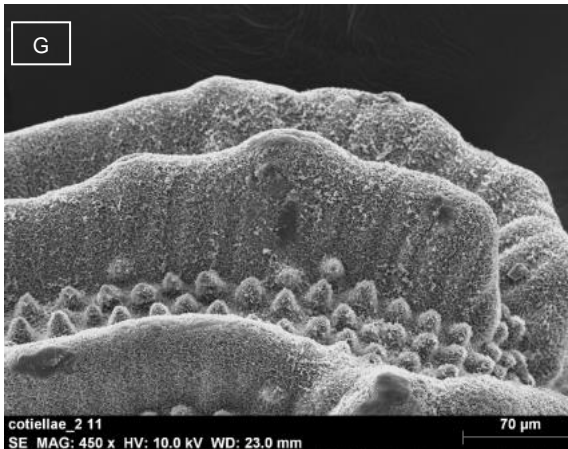
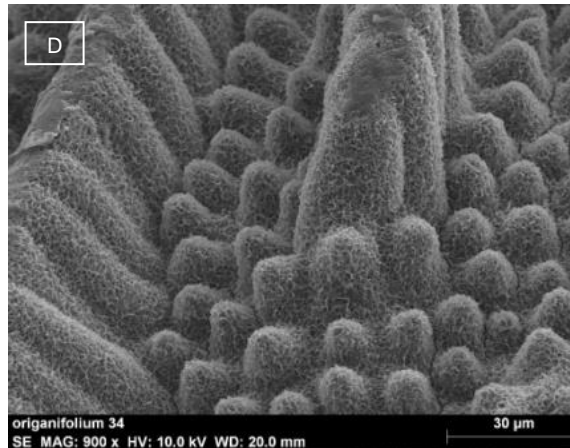
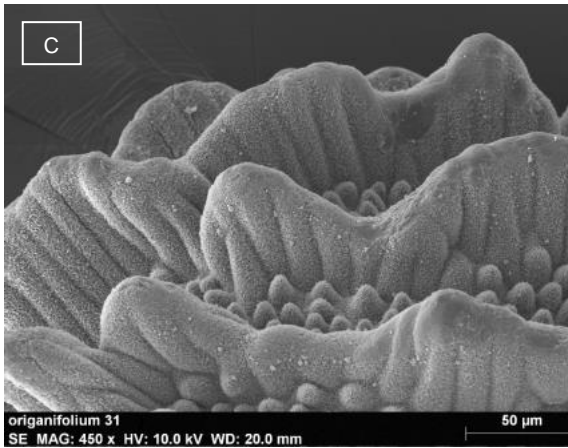


Figura 3. Fotografías de microscopía electrónica de las semillas de *Ch. crassifolium* subsp. *crassifolium*: vista lateral de la semilla: (a) España, Alicante, VAL198070; (b) España, Valencia, VAL189065; (c) España, Cuenca, VAL103788; detalle de las crestas y papilas: (d) España, Cuenca, VAL103788; (e) España, Alicante, VAL198070; (f) España, Valencia, VAL189065). *Ch. crassifolium* subsp. *cadevallii*: vista lateral de la semilla: (g) España, Teruel, VAL63051; (h) España, Huesca, VAL181283; (i) España, Tarragona, VAL118231; detalle de las crestas y papilas, (j) España, Huesca, VAL181283; (k) España, Teruel, VAL63051; (l) España, Castellón, VAL207036. Fotografía tomadas por M. Pilar Blasco.





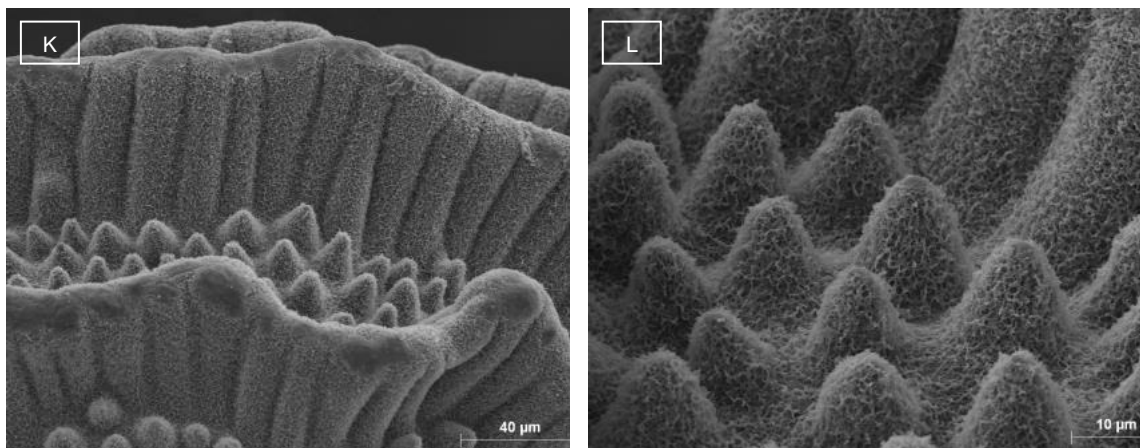


Figura 4. Fotografías de microscopía electrónica de las semillas de *Ch.origanifolium* subsp. *origanifolium*: (a) vista lateral de la semilla (España, Navarra, VAL55583); (b) vista lateral de la semilla (Portugal,Miranda do Douro, VAL108520); (c) detalle de las crestas (España, Navarra, VAL55583); (d) detalle de las papilas, España, Navarra, VAL55583). *Ch.origanifolium* subsp. *cotiellae* (e) vista lateral de la semilla (España, Huesca, VAL212826;(f) vista lateral de la semilla (España, Huesca, VAL212828); (g) detalle de las crestas (España, Huesca, VAL212828); (h) detalle de las papilas (España, Huesca, VAL212827). *Ch.origanifolium* subsp. *rodriguezii* (i) vista lateral de la semilla (España, Baleares, s/n); (j) vista lateral de la semilla (España, Baleares, s/n); (k) detalle de las crestas (España, Baleares, s/n);(l) detalle de las papilas (España, Baleares, s/n). Fotografías tomadas por M. Pilar Blasco.

Análisis estadísticos

Los estadísticos descriptivos (Tabla 3) y las gráficas de las variables (Fig. 5) muestran la variabilidad y el solapamiento de las características entre los taxones estudiados.

El análisis discriminante realizado para las semillas, en este caso, nos ayuda a identificar las características que diferencian a dos grupos y crea 4 funciones capaces de distinguir con la mayor precisión posible a los miembros de un grupo u otro. La primera función explica el 68% de la variabilidad total disponible en los datos y separa las subespecies estudiadas en dos grupos: las tres subespecies de *Ch. origanifolium*, por una parte, y las dos subespecies de *Ch. crassifolium*, por otra. Mientras que las otras 3 funciones explican el 32% de la variabilidad total y separan las subespecies con más diferencias de los dos grupos marcados en la primera función. Las mejores variables discriminantes de la primera función son: la *altura máxima de las crestas* y la *anchura total* de la semilla que quedan asociadas al grupo *Ch. origanifolium*,

mientras que las variables *altura de las papilas* y *anchura de las papilas* quedan asociadas al grupo *Ch. crassifolium* (Tabla 4).

Usando este modelo, el 75,6% de las muestras analizadas fueron correctamente clasificadas (Tabla 5). En este caso, las semillas que no fueron correctamente clasificadas en la subespecie a priori asignada, se clasificaron como pertenecientes a otra subespecie pero del mismo grupo marcado por la primera función discriminante. Esto también se observa en la Fig. 6, donde los individuos de las subespecies de *Ch. crassifolium* tienden a solaparse, al igual que ocurre entre las subespecies *Ch. organifolium* subsp. *organifolium* y *Ch. organifolium* subsp. *rodriguezii* (lo que aparentemente muestra la similitud morfológica entre ellas). Aunque en la gráfica se observa la aproximación de algunos individuos de *Ch. crassifolium* a los de *Ch. organifolium*, el AD no los ha clasificado como tal ni los ha confundido.

El *test U de Mann-Whitney* realizado para comprobar las diferencias entre las subespecies de cada grupo, ha detectado diferencias significativas ($p < 0,05$) en la mayoría de las variables estudiadas. Los caracteres que mejor separan las dos subespecies de *Ch. crassifolium* son la *longitud total* de la semilla, la *altura de las crestas* (tanto la mínima como la máxima), la *anchura de las crestas* (la máxima) y la altura de las papilas (Tabla 6). En el caso de *Ch. organifolium*, la *longitud total* de la semilla y la *altura máxima de las crestas*, son las únicas variables en las que no hay diferencias entre las tres subespecies (Tabla 7). Las diferencias entre *Ch. organifolium* subsp. *organifolium* y *Ch. organifolium* subsp. *cotiellae* radican en el *ancho total de la semilla*, la *distancia entre las crestas*, la *anchura de las crestas* (mínima y máxima) y la *altura y anchura de las papilas*; *Ch. organifolium* subsp. *organifolium* se diferencia de *Ch. organifolium* subsp. *rodriguezii* en la *altura mínima de las crestas* y la *anchura de las crestas*; y las diferencias entre *Ch. organifolium* subsp. *cotiellae* y *Ch. organifolium* subsp. *rodriguezii* se aprecian en el *ancho total de la semilla*, la *distancia entre las crestas*, la *anchura de las crestas* (mínima y máxima) y la *altura y anchura de las papilas* (Tabla 8).

3.1.4. Discusión

La utilidad de los caracteres micromofológicos del indumento y las semillas ha sido demostrada en diversos grupos de *Antirrhineae*. El indumento de las especies europeas de *Antirrhinum* fue estudiado por Doaigey & Harkiss (1991). Más recientemente, la densidad del indumento y el tipo y estructura de los tricomas han sido útiles en la diferenciación de *Linaria verticillata* (Sáez & Crespo, 2005) y *Linaria incarnata s.l.* (Vigalondo et al., 2015). El estudio más completo sobre la morfología y ornamentación de las semillas de la tribu *Antirrhineae* fue desarrollado por Sutton (1988) y en él afirma que las semillas pueden ser de gran utilidad en la limitación de géneros, secciones e incluso especies en la tribu. Sin embargo, Sutton apenas prestó atención para destacar las características de las semillas en las descripciones de las especies y otras categorías taxonómicas de los géneros de *Antirrhineae*. Tampoco las utiliza, apenas, en las claves de determinación, por lo que su valor taxonómico queda algo oculto en el contexto de su obra. Quizás como consecuencia del estudio de Sutton (1988) y de lo que se puede ver en sus ilustraciones (más que lo que se puede leer en sus descripciones), a finales de los años 90 del siglo XX comenzaron a aparecer revisiones parciales de algunos géneros de *Antirrhineae* en los que la caracterización de las semillas se muestra como un carácter taxonómico de primer orden (Juan et al., 1997b; 2000), incluso en el estudio de otros géneros de las antiguas *Scrophulariaceae* (Juan et al., 1994; 1997a; 2000).

Más concretamente, en el género *Chaenorhinum* también diversos grupos de especies han sido resueltos con el uso de microcaracteres. El indumento y la micromorfología de las semillas sirvieron a Loidi & Galán de Mera (1988) para reivindicar la separación entre *Ch. organifolium* y *Ch. segoviense*. También para diferenciar dos subespecies en ésta última. Igualmente, Benedí (1991) estudió estos caracteres en el grupo de *Ch. rubrifolium* y sobre ellos basó una propuesta taxonómica, al tiempo que los utilizó en las clave para diferenciar especies tradicionalmente confundidas. Por nuestra parte, pudimos abordar la descripción de *Ch. gamezii* (Güemes et al., 2014) por el característico indumento de la especie, que nos llamó la atención desde la primera

observación. Sin embargo, en este caso, las características micromorfológicas de las semillas no fueron tan discriminantes.

Los trabajos centrados en la morfología de las semillas de las especies de *Chaenorhinum* son escasos. Cabe destacar el realizado por Fernandes (1973), posterior a su tratamiento para *Flora Europaea* (Fernandes, 1972), y que supone la primera aproximación al uso específico de las características de las semillas para intentar aclarar la taxonomía del género. Este trabajo está limitado a la capacidad de observación de las estructuras complejas que representan las semillas de *Chaenorhinum*. Años después, Sutton (1988) aportó imágenes obtenidas con microscopio electrónico de barrido, donde la micromorfología de las semillas queda de manifiesto, y afirmó que las semillas podían ser útiles para la delimitación de secciones, especies y táxones infraespecíficos. Pero no se realizarán estudios monográficos de las semillas de *Chaenorhinum* con técnicas de microscopía electrónica hasta el trabajo de (Juan *et al.*, 1997b), que se centró en las especies de Andalucía Occidental y propusieron claves de determinación basadas en estos caracteres. En este trabajo, el grupo de *Ch. organifolium* está escasamente representado.

El conocimiento actual sobre las características de las semillas de *Ch. organifolium* y *Ch. crassifolium* es escaso o nulo. Losa (1963), Fernandes (1972) y Benedí & Güemes (2009a) las describen de forma general, como complemento a la descripción más amplia de la planta y sólo aportan información sobre su color, forma, ornamentación y tamaño. Sutton (1988) ofrece microfotografías, pero no un estudio exhaustivo del grupo por lo que su aportación queda limitada y no utiliza la morfología de las semillas para corregir la propuesta de Fernandes (1972).

Más atención se ha dedicado al estudio y utilidad del indumento y los tricomas en las propuestas de ordenación del grupo *Ch. organifolium*. Dejando aparte el trabajo de Loidi & Galán de Mera (1986), muy centrado en la reivindicación de *Ch. segoviense*, no se han estudiado con detalle las características micromorfológicas del grupo de *Ch. organifolium*. En las obras antiguas, las características del indumento fueron incluidas como parte de la descripción general, recurriendo sólo a generalidades ambiguas difíciles de interpretar en

ocasiones. *Ch. organifolium* aparece descrita como una planta glabrescente en la parte inferior y glanduloso-vellosa en la superior en las revisiones de Lange (1870) y de Losa (1963). Estos mismos autores diferencian la subespecie *crassifolium* por ser papilosa en la parte inferior, con hojas superiores pubescentes no glanduloso-vellosas (Losa, 1963) y tallos glabros en toda su longitud, excepto en la inflorescencia (Fernandes, 1972). La descripción que hicieron Benedí & Güemes (2009a) repite, en líneas generales las anteriores, pero aporta también algunos detalles como la presencia de indumento heterótrico o las características del indumento formado por pelos tectores y glandulíferos, pluricelulares, translúcidos, de pared lisa, blanquecinos y patentes. Montserrat & Montserrat (1986) tampoco aportaron detalles sobre las características de los tricomas glandulíferos que les permitieron describir y caracterizar a su *Ch. organifolium* subsp. *cotiellae* y que se distribuyen por toda la planta, generando un indumento glanduloso generalizado.

Nuestro trabajo confirma el carácter diferenciador de los microcaracteres del indumento y las semillas, y su utilidad para la realización de propuestas taxonómicas a distinto nivel que permitan ordenar los táxones que componen el grupo *Chaenorhinum organifolium*.

Las semillas han servido, principalmente para diferenciar las dos especies que ya Lange (1870) distinguió y que fueron reunidas en una sola por Losa (1963), Fernandes (1972) y Sutton (1988). Estadísticamente, hemos encontrado suficientes caracteres que aportan diferencias significativas para diferenciar entre las dos especies. El análisis discriminante (Tablas 4 y 5, Fig. 6) refleja esta diferencia y permite reunir las subespecies estudiadas en dos grupos. Por un lado quedan agrupadas las subespecies *organifolium*, *cotiellae* y *rodriguezii*; y por otro las subespecies *crassifolium* y *cadevallii*, lo que confirma la propuesta de ordenación del grupo que hicieron Benedí & Güemes (2009a). Visualmente se pueden apreciar que las semillas de *Ch. organifolium* se caracterizan por tener las crestas significativamente más altas que las de *Ch. crassifolium* (Fig. 3 y 4). Además, estadísticamente se aprecia que las semillas de *Ch. crassifolium* son más pequeñas, con crestas menos altas. A nivel infraespecífico la diferenciación no es tan clara. En el caso de *Ch. crassifolium*, las dos subespecies se diferencian levemente. Las semillas de la subespecie

crassifolium, son estadísticamente más grandes y con crestas y papilas más altas que las de la subespecie *cadevallii* (Tabla 6), confirmando la diferenciación que dio Sutton (1988), pero las diferencias son mínimas y difíciles de apreciar en medidas aisladas. En el caso de *Ch. organifolium*, las diferencias entre las subespecies son más notables si atendemos a la subespecie *cotiellae*, claramente discriminada por sus semillas más anchas y con crestas más anchas y separadas, y papilas más altas y anchas (Fig. 4, Tabla 7). Por su parte, las subespecies. *organifolium* y *rodriguezii* presentan diferencias menores, principalmente en el tamaño de las crestas. No podemos comparar nuestros datos con los de Sutton (1988) o los autores anteriores porque no reconocieron ninguna de estas subespecies. Sólo Benedí & Güemes (2009a) aportan datos concretos del tamaño de cada subespecie, dando los valores de longitud máxima, valores que, en general, coinciden con los nuestros. En cuanto a la altura de las crestas, no hay diferencias significativas entre las tres subespecies en la medida de la altura máxima pero sí en la altura mínima, lo que podría explicarse por la irregularidad del ápice de las crestas en la subespecie *organifolium* y, en menor medida, en la subespecie *cotiellae*.

El indumento y los tricomas no resultan tan resolutivos a nivel específico. El indumento de *Ch. organifolium* y *Ch. crassifolium* es heterótrico, formado por pelos glandulares y eglandulares, pluricelulares, septados, blancos, traslúcidos, de pared lisa, patentes los glandulares y retrorsos los eglandulares, similar al que describen Benedí & Güemes (2009a). Todas las subespecies presentan los mismos tipos de tricomas, sin embargo, su distribución permite, en algunos casos, marcar diferencias entre unas y otras (Tabla 1). En *Ch. crassifolium* no hemos encontrado diferencias entre las dos subespecies reconocidas. Además de tener los mismos tipos de tricomas, éstos presentan la misma distribución sobre los órganos de las plantas. Esto hace imposible una diferenciación basada en el indumento (Tabla 1). Ambas subespecies carecen de pelos glandulares y eglandulares en hojas y tallos, que sólo se hacen presentes en la parte superior del tallo y en la inflorescencia, donde los glandulares son más abundantes y los eglandulares aparecen sólo de forma ocasional. En los órganos donde no se desarrollan tricomas de otro tipo, aparecen papilas, más notables que las de *Ch. organifolium*.

Más diferencias hemos podido observar entre las subespecies de *Ch. organifolium*. Como ya ocurriera con las características de las semillas, la subespecie *cotiellae* es la que presenta mayor diferenciación. Toda la superficie de la planta está cubierta por tricomas glandulares y en el tallo también aparecen tricomas eglandulares, mientras que las subespecies *organifolium* y *rodriguezii* presentan glabra la parte inferior de la planta, tanto los tallos como las hojas, donde la epidermis está únicamente cubierta por papilas. En las tres subespecies en la parte superior del tallo y en la corola aparecen tricomas glandulares y eglandulares, mientras que sólo hay tricomas glandulares en las hojas superiores, brácteas y cálices.

De este modo podemos responder a las tres preguntas que nos planteábamos en el origen de este trabajo:

1) ¿Se pueden tratar a nivel específico *Chaenorhinum organifolium* y *Ch. crassifolium*?

Las características de las semillas permiten la diferenciación inequívoca de dos grupos de táxones que, de acuerdo con los antecedentes en otros grupos del género, podemos considerar dos especies distintas: *Chaenorhinum organifolium* y *Ch. crassifolium*. Los tricomas y el indumento, aunque con caracteres menos definidos, también dan soporte a esta separación y permiten reunir los cinco táxones en dos grupos coincidentes con los definidos por las semillas.

2) ¿Cuál es la ubicación de *Linaria organifolia* subsp. *cadevallii*?

Linaria organifolia subsp. *cadevallii* presenta semillas de crestas bajas que aparecen agrupadas en el análisis discriminante junto a las de *Ch. crassifolium*, de este modo consideramos que la ubicación de este taxon ha de buscarse en esa especie. Las semillas ofrecen caracteres diferenciales suficientes para distinguir esta subespecie de la típica a nivel estadístico, pero no hemos encontrado caracteres indudablemente diferenciales en muestras aisladas. Del mismo modo, el indumento y los tricomas no se han mostrado unos buenos caracteres para diferenciar ambas subespecies. La separación habrá de buscarse en otros caracteres morfológicos.

3) ¿Cuál es la mejor solución taxonómica para *Linaria rodriguezii* y *Chaenorhinum organifolium* subsp. *cotiellae*?

Ambos táxones presentan semillas de crestas altas que quedan agrupadas junto a las de *Ch. organifolium* en el análisis discriminante. También la falta de papilas en las brácteas y la discreta distribución de éstas en la parte inferior de la planta, sugieren que deben quedar subordinadas a esta especie. Sobre la consistencia de separarlos como táxones independientes, las semillas, en menor medida, y sobre todo el indumento y los tricomas, permiten diferenciar a los dos táxones entre sí y diferenciarlos de la subespecie típica. En nuestra opinión, es consistente el tratamiento a nivel subespecífico dentro de *Ch. organifolium*.

	Órgano	Papilas	Tricomas eglandulares	Uniseriado Glándula globular	Uniseriado Glándula elipsoidal	Unicelular Glándula elipsoidal
Ch. origanifolium subsp. origanifolium	Tallo inferior	xx	-	-	-	•
	Tallo Superior	-	xxx	xxx	-	•
	Hojas inferiores	xx	-	-	-	•
	Hojas superiores	xx	-	xx	-	•
	Brácteas	-	-	xxx	-	•
	Cáliz	-	-	xxx	-	•
	Corola	-	x	-	xxx	•
Ch. origanifolium subsp. cotiellae	Tallo inferior	xx	xx	xx	-	•
	Tallo Superior	-	xxx	xxx	-	•
	Hojas inferiores	xx	-	xx	-	•
	Hojas superiores	-	-	xxx	-	•
	Brácteas	-	xxx	xxx	-	•
	Cáliz	-	-	xxx	-	•
	Corola	-	xx	-	xxx	•
Ch. origanifolium subsp. rodriguezii	Tallo inferior	xxx	-	-		•
	Tallo Superior	-	xxx	xxx	-	•

	Hojas inferiores	xxx	-	-	-	•
	Hojas superiores	xx	-	xx	-	•
	Brácteas	-	-	xxx	-	•
	Cáliz	-	-	xxx	-	•
	Corola	-	xxx	-	xx	•

	Órgano	Papilas	Tricomas eglandulares	Uniseriado Glándula globular	Uniseriado Glándula elipsoidal	Unicelular Glándula elipsoidal
Ch. crassifolium subsp. crassifolium	Tallo inferior	xxx	-	-	-	•
	Tallo Superior	-	xxx	xxx	-	•
	Hojas inferiores	xxx	-	-	-	•
	Hojas superiores	xxx	-	-	-	•
	Brácteas	xx	•	xxx	-	•
	Cáliz	-	•	xxx	-	•
	Corola	-	xxx	-	xx	•
Ch. crassifolium subsp. cadevallii	Tallo inferior	xxx	-	-	-	•
	Tallo Superior	-	xxx	xxx	-	•

	Hojas inferiores	xxx	-	-	-	•
	Hojas superiores	xxx	-	-	-	•
	Brácteas	xx	•	xxx	-	•
	Cáliz	-	•	xxx	-	•
	Corola	-	xxx	-	xx	•

Tabla 1. Presencia, ausencia y abundancia relativa de los diferentes tipos de tricoma encontrados en los táxones estudiados. Presencia relativa: (-) ausente; (•) ocasional; (x) escasa; (xx) media; (xxx) abundante.

Órganos	Tricomas	Ch. <i>origanifolium</i> subsp. <i>origanifolium</i>	Ch. <i>origanifolium</i> subsp. <i>cotiellae</i>	Ch. <i>origanifolium</i> subsp. <i>rodriguezii</i>	Ch. <i>crassifolium</i> subsp. <i>crassifolium</i>	Ch. <i>crassifolium</i> subsp. <i>cadevallii</i>
Tallos (o eje inflorescencia, en <i>crassifolium</i>)	p. tector	208,97±53,42×10,69±2,37 100-380×10-20	247,13±72,68×15±4,61 98-400×5-27	264,77±90,46×13±4,48 131,36-470×8-30	199,92±60,94×10,05±1,36 70-320×7-14	172±56,57×10±1,65 50-300×6-16
	p. gland. Glob.	296,78±79,69×16,83±6,83 160-660×10-35	332±77,46×27±8,18 174-500×10-42	543,17±210,38×26±8,25 50-1020×18-50	335,22±128,39×16,16±5,99 150-680×10-30	251±69,58×16,35±6,48 136-430×8-35
Hojas	p. tector	-	-	-	-	-
	p. gland. Glob.	287,33±79,66×9,22 60-150×10-50	336,73±106,03×27±9,43 185-600×10-51	254,69±81,29×20±8,05 150-458,85×10-35	-	-
Brácteas	p. tector	-	-	-	179,68±63,48×13,14±4,99 90-380×10-30	162,37±42,55×11,47±2,84 80-250×8-21
	p. gland. Glob.	246,26±83,70×19,76±9,58 110-640×10-79,36	339±112,95×31±10,25 100-615×10-60	430±164,64×32±8,55 41-882×20-51	208,05±57,44×15,30±4,82 120-334×10-25	210,48±67,06×14,11±5,64 92-470×10-30
Cáliz	p. tector	-	-	-	203±78,28×16±4,5 109-520×10-25	210,57±60,07×15±4,3 100-480×10-25
	p. gland. Glob.	346,83±140,19×25,5±8,83	399,20±146,47×36±12,62	526±234,01×26±5,46	307,87±105,86×20,96±8,87	247,26±15,98×18±8,06

		140-950×10-50	175-800×14-62	140-1025×15-37	146,45-600×10-40	117-600×10-45
Corola	P. tect.	225,33±76,59×10,5±1,77 100-420×10-20	225±92,09×12±3,48 100-581×6-27	252±32,96×10±1,55 186-311×8-13	187,18±78,89×10,59±4,73 90-600×6-40	168,56±50,3×10,2±2,78 59-250×5-18
	P. gland. elipsoidal	289,79±97,56×14,36±4,89 150-530×10-20	305,34±92,52×16×4,99 125-595×8-29	303±63,97×13±1,69 195-448×10-17	256,47±77,44×14,65±7,82 110-450×5-40	229,19±69,68×16,19±4,96 140-446×10-27

Tabla 2. Medidas de cada tipo de tricoma por taxón y por órgano. Se han eliminado los datos de los pelos unicelulares de glándula elipsoidal por ser común a todas las especies del género.

	<i>Ch. organifolium</i> subsp. <i>organifolium</i>	<i>Ch. organifolium</i> subsp. <i>cotiellae</i>	<i>Ch. organifolium</i> subsp. <i>rodriguezii</i>	<i>Ch. crassifolium</i> subsp. <i>crassifolium</i>	<i>Ch. crassifolium</i> subsp. <i>cadevallii</i>
Forma de la semilla	oblongoideas a oblongovoideas	oblongoideas a oblongovoideas	oblongoideas a oblongovoideas	Oblongovoideas a elipsoideas	Oblongovoideas a elipsoideas
Longitud total (mm)	0,71±0,09 0,50-0,94	0,71±0,08 0,52-0,98	0,69±0,05 0,60-0,84	0,49±0,08 0,34-0,79	0,48±0,06 0,38-0,71
Anchura total (mm)	0,48±0,07 0,36-0,64	0,44±0,07 0,34-0,73	0,47±0,05 0,36-0,56	0,31±0,05 0,22-0,48	0,30±0,04 0,24-0,43
Dcrestas (µm)	68,19±17,99 31,16-108,87	85,11±25,56 (39,73-152,66)	66,82±26,81 (29,66-159,21)	55,01±17,46 (26,89-103,25)	58,69±16,16 (20,78-93,55)
Nº de crestas	10-18	9-17	14-19	10-17	10-16
Forma de las crestas	Rectas, continuas, ± denticuladas	Rectas y sinuosas, continuas y discontinuas, poco o nada denticuladas	Rectas y sinuosas, continuas y discontinuas, no denticuladas	sinuosas, continuas, no denticuladas	sinuosas, continuas, no denticuladas
Altura mínima de las crestas (µm)	57,59±10,90 37,82-81,96	60,09±10,46 44,28-91,01	63,81±12,80 36,86-93,57	27,01±8,89 14,33-43,97	30,85±5,22 17,88-41,61
Altura máxima de las crestas (µm)	81,38±14,53 60,62-140,71	76,97±13,09 53,49-104,69	78,44±13,16 56,03-109,27	32,20±9,96 18,69-56,29	36,50±6,14 23,07-49,20
Anchura mínima de	16,91±4,17	27,67±4,54	12,74±2,67	15,07±3,28	16,85±6,03

las crestas (μm)	8,25-28,39	18,87-37,32	6,91-18,75	9,74-21,58	4,62-25,50
Anchura máxima de las crestas (μm)	20,76 \pm 4,50	32,61 \pm 4,08	15,76 \pm 3,11	17,53 \pm 3,63	20,55 \pm 6,37
	10,93-30,52	24,39-40,86	12,10-23,16	10,99-23,83	8,55-30,82
Forma de las papilas	Cónicas a cónico-obtusas	Cónicas a cónico-obtusas	Cónicas a cónico-obtusas	redondeadas	Redondeadas a cónico-obtusas
Altura de las papilas (μm)	12,79 \pm 1,69	16,51 \pm 2,98	12,71 \pm 1,98	13,23 \pm 2,84	15,72 \pm 2,87
	9,11-16,13	8-21,60	8,59-16,92	9,40-19,68	9,76-21,48
Anchura de las papilas (μm)	11,22 \pm 1,90	14,44 \pm 2,79	10,34 \pm 2,04	13,78 \pm 3,31	13,80 \pm 2,09
	6,81-17,32	8,52-23,81	5,84-13,55	7,86-19,05	8,87-17,98

Tabla 3. Descriptivos (media, desviación típica y límites máximo y mínimo) de las características seminales estudiadas. En negrita, las variables incluidas en el AD.

	Función			
	1	2	3	4
Longitud total	,243	,544	-,244	-,349
Anchura total	,452	,126	,520	-,262
Altura crestas mínima	,110	-,216	,522	-,632
Altura de crestas máxima	,569	-,503	-,730	,776
Anchura de crestas máxima	-,072	,662	-,240	,473
Altura papilas	-,266	-,004	1,023	,937
Anchura papilas	-,405	,039	-,657	-,828

Tabla 4. Correlación del tamaño absoluto de las variables discriminantes con las funciones canónicas discriminantes, del AD de las semillas. En negrita las variables con mayores coeficientes para cada función.

	subespecie	Grupo de pertenencia pronosticado					Tot
		<i>origanifolium</i>	<i>cotiellae</i>	<i>rodriguezii</i>	<i>crassifolium</i>	<i>cadevallii</i>	
	origanifolium	34	0	11	0	0	45
	cotiellae	1	44	0	0	0	45
	rodriguezii	14	0	31	0	0	45
	crassifolium	0	0	0	32	13	45
	cadevallii	0	0	0	16	29	45
%	origanifolium	75,6	0	24,4	0	0	100
	cotiellae	2,2	97,8	0	0	0	100
	rodriguezii	31,1	0	68,9	0	0	100
	crassifolium	0	0	0	71,1	28,9	100
	cadevallii	0	0	0	35,6	64,4	100

Tabla 5. Matriz de clasificación del AD, mostrando el número de especímenes de asignados a cada grupo. Clasificados correctamente el 75,6% de los casos agrupados originales.

	Sig.
Longitud total	0,012
Anchura total	0,293
D. crestas	0,184
Altura mínima de las crestas	0,01
Altura máxima de las crestas	0,003
Anchura mínima de las crestas	0,057
Anchura máxima de las crestas	0,004
Altura de las papilas	0,000
Anchura de las papilas	0,926

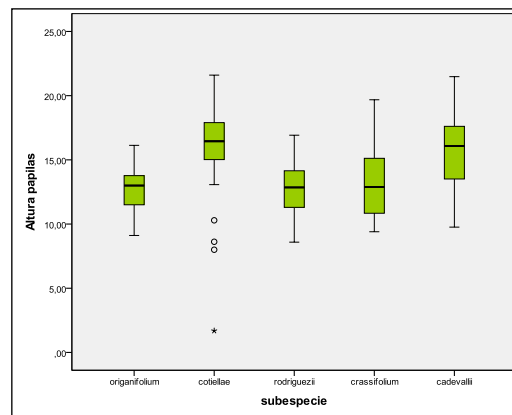
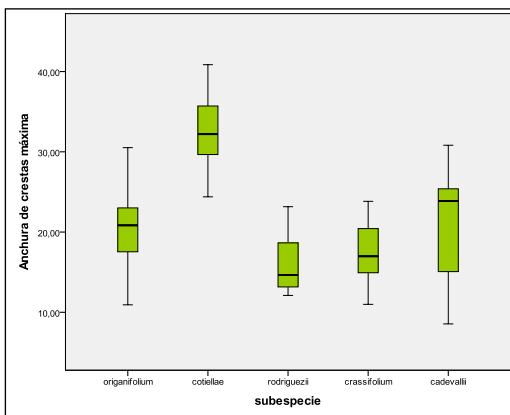
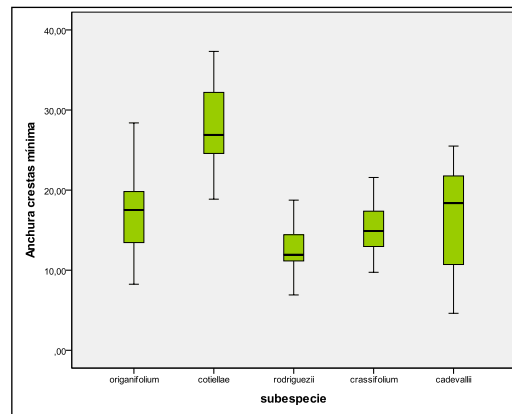
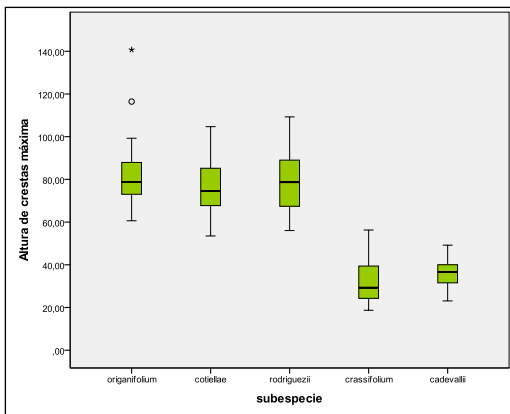
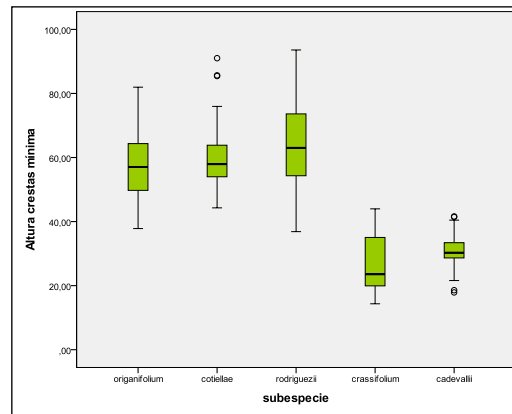
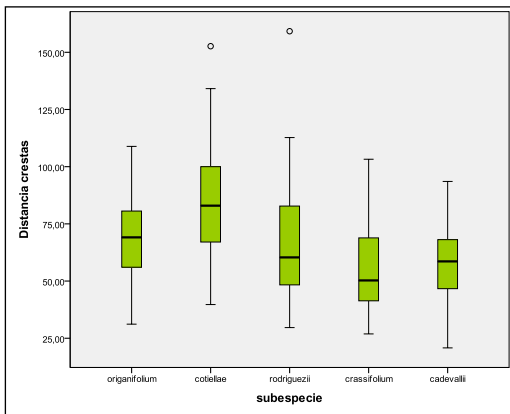
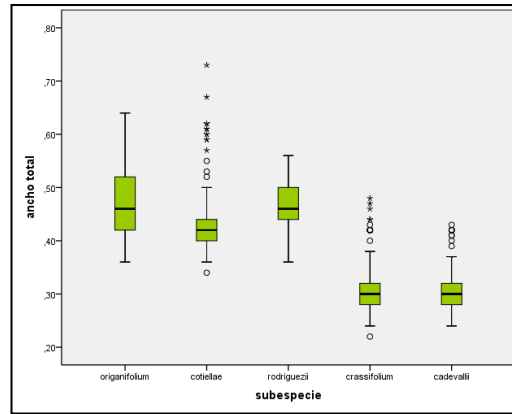
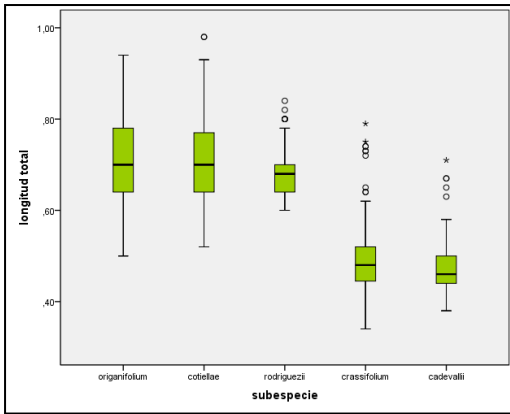
Tabla 6. Variables con diferencias significativas ($p < 0,05$) en el Test U de Mann-Whitney entre *Ch. crassifolium* subsp. *crassifolium* y *Ch. crassifolium* subsp. *cadevallii*.

	Sig.
Longitud total	0,000
Anchura total	0,000
D. crestas	0,001
Altura mínima de las crestas	0,033
Altura máxima de las crestas	0,450
Anchura mínima de las crestas	0,000
Anchura máxima de las crestas	0,000
Altura de las papilas	0,000
Anchura de las papilas	0,000

Tabla 7. Variables con diferencias significativas ($p < 0,05$) en el Test U de Mann-Whitney dentro del grupo *Ch. organifolium*.

	origanifolium- cotiellae	origanifolium- rodriguezii	cotiellae- rodriguezii
Longitud total	0,831	0,168	0,066
Anchura total	0,000	0,705	0,000
D. crestas	0,001	0,436	0,001
Altura mínima de las crestas	0,327	0,014	0,077
Altura máxima de las crestas	0,201	0,465	0,640
Anchura mínima de las crestas	0,000	0,000	0,000
Anchura máxima de las crestas	0,000	0,000	0,000
Altura de las papilas	0,000	0,894	0,000
Anchura de las papilas	0,000	0,201	0,000

Tabla 8. Variables con diferencias significativas ($p < 0,05$) en el Test U de Mann-Whitney entre *Ch. origanifolium* subsp. *origanifolium*, *Ch. origanifolium* subsp. *cotiellae* y *Ch. origanifolium* subsp. *rodriguezii*.



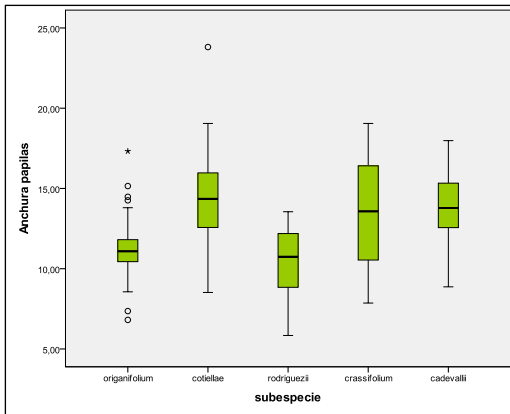


Figura 5. Diagramas caja de las variables micromorfométricas de las semillas de *Ch. organifolium* subsp. *organifolium*, *Ch. organifolium* subsp. *cotiellae*, *Ch. organifolium* subsp. *rodriguezii*, *Ch. crassifolium* subsp. *crassifolium* y *Ch. crassifolium* subsp. *cadevallii*.

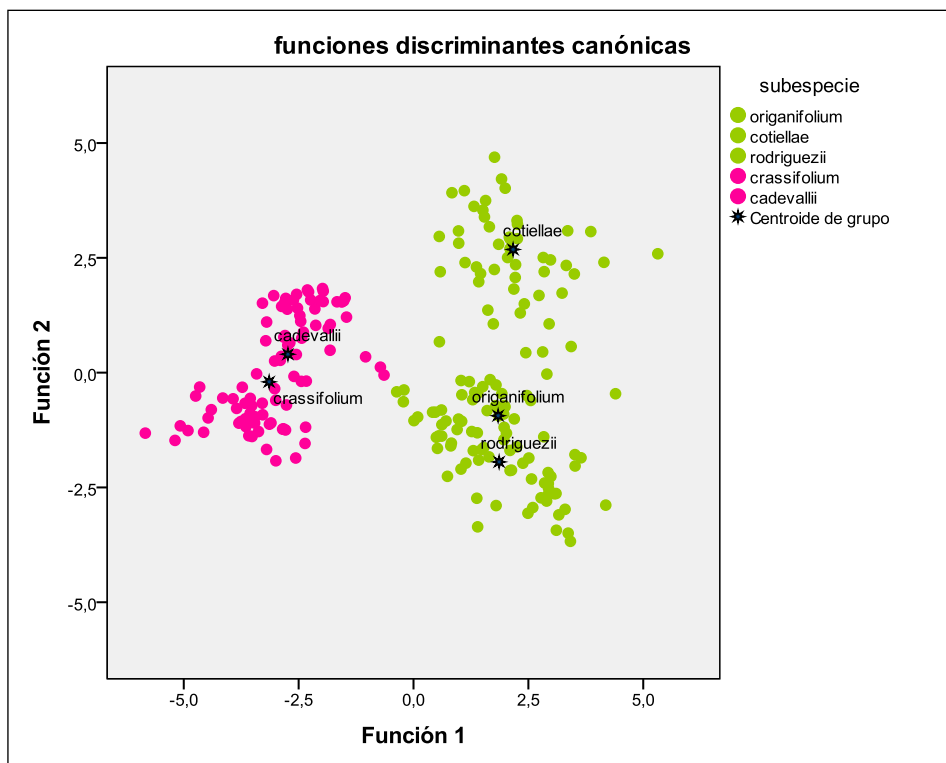


Figura 6. Funciones discriminantes canónicas del AD de las semillas de *Ch. organifolium* y *Ch. crassifolium*.

3.1.5. Bibliografía

Barthlott, W. & N. Ehler (1977). Raster-Elektronenmikroskopie der Epidermis-Oberflächen von Spermatophyten. *Tropische und subtropische Pflanzenwelt*, 19: 367-467.

Benedí, C. (1991). Taxonomía de *Chaenorhinum rubrifolium* aggr. (Scrophulariaceae) en el área mediterránea occidental. *Collectanea Botanica (Barcelona)*, 20: 35-77.

Benedí, C. & J. Güemes (2009a). *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. En: Castroviejo, S., A. Herrero, C. Benedí, E. Rico & J. Güemes (editores). Flora ibérica, 13. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid. pp. 167-198.

Bolòs, O. & J. Vigo (1967). Comunidades vegetales de las comarcas próximas al litoral situadas entre los ríos Llobregat y Segura. Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona. Ser. 3, 38: 1-269.

Bonafè, F. (1980). Flora de Mallorca, 4Ed. Moll. Palma de Mallorca.

Boyde, A. (1978). Pros and cons of critical point drying and freeze drying for SEM. *Scanning Electron Microscopy*, 1: 303-314.

Bridson, D. & L. Forman (1992). The herbarium handbook. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

Cohen, A.L. (1984). Critical point drying, principles, and procedures. En: Murphy, J.A. & G.M. Roomas (editores). Preparation of biological specimens for Scanning Electron Microscopy. AMF O'Hare, Chicago. pp. 95-136.

Doaigey, A.R. & K.J. Harkiss (1991). Application of epidermal characters to the taxonomy of European species of *Antirrhinum* (Scrophulariaceae). *Nordic Journal of Botany*, 11: 513-524.

Fernandes, R.B. (1971). Notes taxonomiques sur le genre *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. (Scrophulariaceae). En: V.H. Heywood (editor). Flora Europaea. Notulae Systematicae ad Flora Europaeam Spectantes, 9. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 64: 215-229.

Fernandes, R.B. (1972). *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. En: Tutin, T.G., V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters & D.A. Webb. (editores). *Flora Europaea*, 3. Cambridge. pp. 224-226.

Fernandes, R.B. (1973). Contribution à la connaissance du genre *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. (dessins fleurs et grains). *Boletim da Sociedade Broteriana*, 2: 17-31.

Gandoger, M. (1910). *Novus conspectus florum Europae*. Paris-Leipzig.

Güemes, J., F. Marchal, E. Carrió & M.P. Blasco (2014). A new gypsophilous species of *Chaenorhinum* (Antirrhinaceae) from the south-east of the Iberian Peninsula. *Plant Biosystems* (in press). DOI: 10.1080/11263504.2014.987187.

Johnson, D.E. (2000). *Métodos multivariados aplicados al análisis de datos*. International Thompson Editores, México.

Juan, R., I. Fernández & J. Pastor (1997a). Systematic consideration of microcharacters of fruits and seeds in the genus *Verbascum* (Scrophulariaceae). *Annals of Botany*, 80: 591-598.

Juan, R., I. Fernández & J. Pastor (1997b). Observaciones de frutos y semillas al MEB y MO de *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. en el suroeste de España. *Lagasalia*, 20: 117-128.

Juan, R., J. Pastor & I. Fernández (1994). Seed morphology in *Veronica* L. (Scrophulariaceae) from south-west Spain. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 115: 133-143.

Juan, R., J. Pastor & I. Fernández (2000). SEM and light microscope observations on fruit and seeds in Scrophulariaceae from southwest Spain and their systematic significance. *Annals of Botany*, 86: 323-338.

Knoche, H. (1922) *Flora Balearica: étude phytogéographique sur les Iles Baléares*, 2. Montpellier.

Lange, J.M.C. (1870). Scrophulariaceae. En : Willkomm, H.M. & J.M.C. Lange (editores). *Promodus Florae Hispanicae. Stuttgartiae*. pp. 577-581.

- Linneo, C. (1753). *Species plantarum*. Holmiae.
- Loidi, J. & A. Galán de Mera (1988). Notas sobre *Chaenorhinum organifolium* aggr. (Scrophulariaceae) en la Península Ibérica. *Candollea*, 43: 249-259.
- Losa, T.M. (1963). Especies españolas del género *Chaenorhinum* Lange. *Anales del Instituto Botánico de Antonio José Cavanilles*, 21: 545-564.
- Montserrat, P. & G. Monserrat (1986). *Chaenorhinum organifolium* subsp. *cotiellae*, P. & G. Monserrat, subsp. nov. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 43: 43-45.
- Nyman, C.F. (1890). *Conspectus florae europaeae*. Supplementum, 2. Örebro (Suecia).
- Pau, C. (1908). Plantas de la provincia de Huesca. *Boletín de la Sociedad Aragonesa de Ciencias Naturales*, 7: 106-119.
- Payne, W.W. (1978). A glossary of plant terminology. *Brittonia*, 30: 239-255.
- Porta, P. (1887). *Stirpium in insulis Balearium anno 1885 collectarum enumeratio*. Estratto dal *Nuovo Giornale Botanico Italiano*, 19: 276-324.
- Sáez, L. & M.B. Crespo (2005). A taxonomic revision of the *Linaria verticillata* group (Antirrhineae, Scrophulariaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 148: 229-244.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf (2001). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*, 7th ed. W.H. Freeman and Company, New York.
- Sutton, D.A. (1988). *A revision of the tribe Antirrhineae (Scrophulariaceae)*. Oxford University Press. British Museum (Natural History). London.
- Thiers, B. (2015). *Index herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available: <http://sweetgum.nybg.org/ih/> (continuously updated).

Vigalondo, B., M. Fernández-Mazuecos, P. Vargas & L. Sáez (2015). Unmasking cryptic species: morphometric and phylogenetic analyses of the Ibero-North African *Linaria incarnata* complex. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177: 395-417.

Visauta, B. & J.C. Martori (2003). Análisis estadístico con SPSS para Windows. Estadística multivariante. 2ª ed. McGrawHill/Interamericana de España, Madrid.

Willkomm, H.M. (1886). Illustrationes florae Hispaniae insularumque Balearium. Stuttgart.

3.1.6. Apéndice

Material estudiado

Los especímenes de herbario marcados con * han sido utilizados en los estudios de las semillas e indumento.

Chaenorhinum crassifolium* (Cav.) Kostel. subsp. *crassifolium

España. Alicante. Alcoi (Alcoià), Font Roja, 1053, 30SYH1482, C. Torres, M. Sánchez, E. Lluzar & P. Blasco, 18/05/2009 (VAL198070)*; Finestrat (Marina Baixa), el Puig Campana, 30SYH47, G. Stübing & R. Figuerola, 19/06/1984 (VAL198366); Jávea, Cabo de la Nao, 31SBC5991, Segarra, 16/05/1998 (VAL108182); Dénia (Marina Alta), Torre del Gerro, 160 m, 31SBD5300, P. Blasco, 01/04/2010 (VAL201685); Agres (El Comtat), Santuario de la Virgen de Agres; rellano umbroso sobre terreno escarpado, 820 m, 30SYH1595, M. Pons Mora, 15/04/2006 (VAL188853); Villena (L'Alt Vinalopó), El Castellar, Arenales de la Virgen, 575 m, 30SXH8076, E. Estrelles & J. Riera, 16/05/2001 (VAL189854); S^a de Almudaina, 800 m, 30SYH39, Mansanet, Mateo & Aguilera, 12/05/1982 (VAL110934); Finestrat; Puig Campana, 1000 m, G. Mateo & R. Figuerola, 19/06/1984 (VAL110929); Cocentaina, el Mal Passet. Roquedos calcáreos soleados, 900 m, 30SYH29, Nebot, 15/06/1986 (VAL54656); La Vall de Gallinera (La Marina Alta), pla de la Llacuna, 600 m, 30SYJ3904, Güemes, Riera & Estrelles, 02/06/1998 (VAL39834); La Vall de Gallinera (La Marina Alta), serra de l'Almirall, 600 m, 30SYJ4004, Güemes, Riera & Estrelles, 18/05/1998 (VAL39632); Denia; Las Rotas, 100 m,

31SBD50, G. Mateo, 18/05/1982 (VAL110950); Alcoi (Alcoià), pr. Caseta del Guarda, 843 m, 30SYH1085, C. Torres, M. Sánchez, E. Lluzar & P. Blasco, 19/05/2009 (VAL198071); Pego (La Marina Alta), 300 m, 30SYJ5101, J. Riera, E. Estrelles & F. Marco, 08/06/1999 (VAL40094); Parcent; Coll de Rates 600 m, G. Mateo & R. Figuerola, 19/06/1984 (VAL110949); Cocentaina; Montcabrer, 1250 m, 30SYH19, Nebot, 19/06/1988 (VAL76884), Aitana, 30SYH3482, Mateu, Segarra, Paula, 25/08/1998 (VAL108179); Vall de Gallinera; Benissivá, 30SYJ40, Sendra, 11/04/1987 (VAL56294); Agres; alto del Contador, 30SYH19, Nebot, 09/11/1986 (VAL68631); S^a de Almudaina, 800 m, 30SYH39, Mansanet & Mateo, 26/04/1986 (VAL110954); Jávea, Cabo de San Antonio, 31SBC59, Segarra, 16/05/1998 (VAL 108169); Benimeli (La Marina Alta), Serra de Segària, 350 m, 30SYJ50, A. Aguilera & A. Pujades, 20/04/1989 (VAL167077)

España: Albacete. Ayna, taludes y antiguos cultivos junto a la carretera, 620-650 m, 30SWH8167, P. Montserrat & D. Gómez, 29/04/1989 (JACA70489); Almansa, crestas del Mugrón, suelo calizo con *Genista pumila* y *Rosmarinus officinalis*, 1200 m, 30SXJ5507, L. Villar, 18/04/1970 (JACA712170); Almansa, west end of the Sierra de El Mugón. Limestone cliffs, 1100 m, 38°55'N 1°13'W P.F. Cannon, P.R. Crane, S.L. Jury & D.M. Moore, 22/06/1979 (SEV52040); Gorge of river Zumeta. Calcareous soils, 1000-1100 m, B. Valdés, S. Talavera, G. Alziar, D. Jean monod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz & J.M. Romero, 25/06/1988 (SEV224968); Sierra de las Huebras, arroyo El Pozo. Rocks and stony areas, calcareous soils, 1400 m, N. Galland, S. Talavera, B. Valdés, G. Alzár, D. Jeanmonod, 28/06/1988 (SEV224969); Pozocañada, muros calcareis in via Madrid-Alicante, A. Segura Zubizarreta, 26/05/1974(SEV41036).

España: Almería. Dalías, cerro de la Atalaya, 1669 m, 30SWF2181, J.Fabado & C.Torres, 29/05/2007 (VAL1901171)*; Entre María y Vélez Blanco, cortijo del Peral. Pedregales calizos, 1600-1800 m, F. García, T. Luque & B. Valdés, 03/05/1979 (SEV91148); Entre María y Vélez Blanco. Cortijo del Peral, pedregales calizos, 1400 m, F. García, T. Luque & B. Valdés, 03/05/1979 (SEV101532); Sierra Alhamilla. Peñón Turrillas, 900-1000m, WF69, P. W. Ball, A. O. Chater, I. K. Ferguson & B. Valdés, 07/06/1967 (SEV4672).

España: Cuenca. Uclés (Riscos calcáreos junto al monasterio), riscos calcáreos, 860 m, 30SWK1125, V.J. Arán & M.J. Tohá, 14/06/1997 (VAL103788)*; Valeria, 30SWK70, J. Pinillos, 21/05/1995 (VAL181346); Minglanilla; Venta de Contreras, pr. cauce del río, Ballesteros, 20/04/1998 (VAL105645); Garaballa, 900 m, 30SXX30, G. Mateo, 04/06/1985 (VAL110943); Zafra de Zán cara, 30SWK31, J. A. Pinillos, 26/05/1991 (VAL177846); Zafra de Zán cara; sobre el río. cantiles calcáreos, 840 m, 30SWK31, Arán & Tohá, 31/05/1997 (VAL103875); Alarcón, Parador Nacional de Turismo, 780 m, 30SWJ77, J. Güemes & J. Riera, 07/04/1997 (VAL37130); Valeras, Contrafuertes de Valeria, 30SWK70, J. Pinillos, 13/05/1993 (VAL186495); Santa Cruz de Moya, 1000 m, 30SXX42, G. Mateo & R. Figuerola, 06/06/1984 (VAL200140); Minglanilla; Los Cuchillos, orillas del Cabriel. Roquedos, 540 m, XJ27, Marín Campos, 08/08/1995 (VAL101316); Cu, Salvacañete, 1200, G. Mateo, 08/07/1984 (VAL110917); Cañete, 1100 m, 30TXK13, J. Mateu, 03/07/1990 (VAL195512); Alarcón, en los arcos de acceso a la subida del pueblo, fisuras de rocas calizas al borde de la carretera, 30SWJ7883177984, J. Güemes & E. Carrió,, 18/05/2006 (VAL181289); Talayuelas; Casillas de Ranera, 800 m, S. Rivas-Martínez, J. Mansanet, R. Currás, G. Mateo & E. Barreno, 01/10/1980 (VAL110912); Santa Cruz de Moya, 800 m, G. Mateo, 01/05/1978 (VAL110923); Garaballa, 900 m, G. Mateo, 01/05/1977 (VAL110924); Talayuelas, 1100 m, G. Mateo, 01/06/1980 (VAL110926); Landete; cerro San Cristobal, 1080 m, 30SXX31, Hernández Viadel, 07/09/1995 (VAL96570); Fuentes; Torca del Aguila, rocas y grietas frescas, 1060 m, 30SWK81, Moreno Valdeolivas, 21/05/1994 (VAL 84535); Casillas de Ranera, 800 m, S. Rivas-Martínez, J. Mansanet, R. Currás, G. Mateo & E. Barreno, 01/10/1980 (VALSN); Monteagudo de las Salinas, pinar de laricio, terreno rocoso calizo, 880 m, 30SXX0007, J.M. Moreno, 10/06/2000 (VAL118394); Santa Cruz de Moya, carretera de Aras de los Olmos hacia Ademuz, 30SYK52, J. Güemes, 17/07/1988 (VAL187781); Casillas de Ranera, entre Sinarcas y Talayuelas, 850 m, G. Mateo, 01/06/1980 (VAL110920).

España: Castellón. Bejís, fisuras calizas, secas y soleadas, 750 m, 30TXK9520, L. Villar, 07/04/1974 (JACA19074); Cortes de Arenoso (L'Alt Millars), cerro de las Cruces, 1650 m, 30TYK05, A. Aguilera, 05/06/1990

(VAL16902); Segorbe (L'Alt Palància), 750 m, 30SYJ175996, A. Aranda, C. Giner & I. Baeza, 09/06/1990 (VAL187965).

España: Granada. Sierra de Baza cerca del cortijo del Gigante, 1600 m, J. Torres, G. Blanca & C. Morales, 23/04/1985 (JACA417497); Sierra de Baza, 4200 m, EF. Galiano, B. Cabezudo, E. Domínguez & S. Talavera, S. Silvestre, 04/07/1975 (SEV25965); Castril, S^a de Castril. Subida al collado de los Tinteros, calizas dolomíticas, 1050 m, 3SWG18, J. Güemes & J. Riera, 30/04/1994 (VAL36959); río Lanjarón, donde parte la Acequia Alta, G. Ballester (VAL177848).

España: Murcia. Águilas, fisuras umbrosas de roquedos calizos, 50 m, 30SXG2540, A. Carrillo, E. Coy, J. Güemes, A. Hernández, F. Muñoz Garmendia, C. Navarro, J. Riera & P. Sánchez, 27/03/1998 (JACA18699); Mu: Sierra de Espuria, 1000 m, E. Domínguez & S. Talavera, 12/06/1974 (SEV97865); Subida al Morrón de Espuña, calizas, 1200 m, F. García, T. Luque & B. Valdés, 04/05/1979 (SEV224961); Sierra de Espuña, subida al Morrón de Espuña, calizas, 1200 m, F. García, T. Luque & B. Valdés, 04/05/1979 (SEV92907); Subida al Santuario de la Fuensanta. Aljezares, A. Solez, 27/03/1975 (SEV99508); inmediaciones de la presa del embalse del Cenajo, calizas dolomíticas, sustratos arenosos en el barranco de las inmediaciones, 450 m, 30SXH04, J. Güemes, 22/04/1997 (VAL37246); Moratalla, S^a de la Muela, El quintero, 1000 m, 30SWH72, J. Güemes, P. Sánchez-Gómez & P. Rosselló, 13/06/1993 (VAL36921); Benizar, 902 m, 30SWH8824636062, J. Güemes & E. Carrió, 02/06/2006 (VAL181290); Moratalla, Benizar. Rincón de las Cuevas. Calizas verticales y extraplomadas, 940 m, 30SWH8835, J. Güemes, P. Sánchez-Gómez & P. Rosselló, 13/06/1993 (VAL26932).

España: Teruel. Utrillas, cumbre de S. Just hacia Valdeconejos, 1520 m, 30TXL8120, G. Montserrat & N. Y. Sandwith, 01/07/1957 (JACA9557); Albarracín, sillares junto a la escalera de la Iglesia, 1150 m, 30TXK3274, A. Martínez, 16/04/1988 (JACA440489); Sierra Albarracín, E. F. Galiano & al., 10/07/1965 (SEV96496); San Agustín; riberas del río Mijares, 750 m, XK94, Fabregat, López Udias, 19/03/1995 (VAL94162); Armillas, salinas, 30TXL72, A. Martínez, 06/05/1994 (VAL207917); Vivel de Río Martín; finca Las Salinas, 1000 m, 30TXL72, Mateo, Fabregat, López Udias, 07/05/1994 (VAL83750);

Huesa del Común, 900 m, 30TXL74, Lagares, 13/05/1987 (VAL56392); Segura de Baños; Baños de Segura, 1020 m, 30TXL73, Mercadal, 21/05/1993 (VAL81772); El Cuervo, 900 m, 30TXK44, G. Mateo, 07/05/1989 (VAL64170); Valacloche, 1200 m, G. Mateo, 23/06/1984 (VAL112726); Tramacastiel, 850 m, 30TXK44, G. Mateo, 05/05/1991 (VAL73471); Alcalá de la Selva, 1500 m, G. Mateo, 01/07/1977 (VAL112725); Comunidad de Albarracín, río Cabriel, pr. El Castillejo, 1250 m, 30TXK2450, G. Mateo, C. Torres & J. Fabado, 12/05/2007 (VAL183419); Valderrobres, pr. embalse de la Pena. Roquedos calizos, 620 m, BF52, Mateo, Fabregat, López Udias, 27/04/1996 (VAL97171); Blancas, D. Almagro, cogido en mayo (VAL137068); Abejuela (VAL9024); Arcos de las Salinas (VAL9035); Pitarque (VAL4903); Mora de Linares, 1400 m, 30TXK96, G. Mateo, 08/06/1985 (VAL112727); Orrios, 30TXK7, A. Martínez, 11/11/2005 (VAL210869); Molinos, 830 m, 30TYL12, Lagares, 13/08/1988 (VAL63055); Rubielos de la Cérda, 1280 m, 30TXL51, Mateo, 22/06/1988 (VAL60159); Villalba de los Morales, 1000 m, 30TXL32, J.de Jaime, 17/06/1989 (VAL65385); Montalbán, 1060 m, 30TXL82, Lagares, 05/05/1988 (VAL63157).

España: Valencia. Ayora (La Vall de Cofrents), Cueva Horadada, 1000 m, 30SXJ82, J. Riera, 15/06/1994 (VAL38621)*; Tavernes de la Valldigna (La Safor), Camí a la Granata, 170 m, 30SYJ3530, J. Güemes, 02/05/2008 (VAL189065)*; Ademuz, Casas Bajas, romerales con esparto y sabina negra, cantiles calizos, 700-800 m, 30TXK4730, L. Villar, 18/04/1973 (JACA23773); Segorbe, reches calcaires, C. Pau, 05/06/1914 (SEV84226); Mogente, subida al embalse del Bosquet., F. García, T. Luque & B. Valdés, 08/05/1979 (SEV96498); Mogente. Margas, B. Valdés, 19/06/1972 (SEV964999); Rocas calcáreas de Vixquert, cerca de Játiva, Borja & E. Sierra, 09/06/1976 (SEV77934); entre Cofrentes y Cortes de Pallás (Vall de Cofrents), roquedos muy soleados, J. B. Peris & R. Figuerola, 01/06/1980 (VAL193343); Andilla (Serrans), plaça de la Muralla, entre les pedres de la muralla, 863 m, J. Casabó, 03/01/2001 (VAL192064); Carcaixent, Barranc de les Morteres; roquedos calizos y heliófilos junto a senda, 30SYJ2527, P. Vera, 23/02/2007 (VAL185570).

***Ch. crassifolium subsp. cadevallii* (O. Bolòs & Vigo) Güemes**

España: Barcelona. Viladecavalls, Serra del Ros, ad rupes, 31TDG1103, A.M. Hernández, 07/04/1996 (VAL197280); Vallirana, grietas calizas, 400 m, 31TDF17, Carrillo, Ninot, 12/04/1990 (VAL75460).

España: Castellón. Fredes, senda hacia el mas del Peraire, 1000 m, 40°42'44"N 0°10'55"E, J. Güemes, 17/07/2010 (VAL207036)*; Morella, muros, cultivada en IPE, Jaca, 950 m, 30TYL4500, P. Montserrat, 28/09/1977 (JACA252377); La Pobla de Benifassà (El Baix Maestrat), Barranc del Salt, 650 m, 31TBF6310, G. Mateo & al., 26/05/2006 (VAL183132); Salt de Robert, barranc del Salt, 749 m, 31TBF6253810429, P. Pérez, J. Güemes & E. Carrió, 06/06/2006 (VAL181284); Portell de l'Infern, 31TBF6310209303, P. Pérez, J. Güemes & E. Carrió, 06/06/2006 (VAL181282); Castell de Cabres (Baix Maestrat), bc. de les Rambletes, 940 m, 31TBF5006, J. Riera & C. Torres, 29/05/2012 (VAL210567); Lluçena (L'Alcalatén), el Salt del Cavall, peu de cingleres calcàries orientades al nord, 450m, 30TYK3241, J. Riera & E. Estrelles, 28/10/1997 (VAL37408); La Pobla de Benifassà (El Baix Maestrat), Fredes, Barranc del Salt, 31TBF63151030, 08/07/1998 (VAL187549); El Coratxà (El Baix Maestrat), sota el Cingle de Sant Jaume, 1200 m, 31TBF51, Villaescusa & Tirado, 27/10/1996 (VAL35704); S^a del Turmell, 1200 m, Mateo & Aguilera, 02/07/1983 (VAL110919); Morella; Font d'Onsella, 940 m, 30TYL50, Fabregat, Herrero-Borgoñón, 05/07/1997 (VAL103040); Sorita (Ports), bc. de la Mare de Deu, 650m, 30TYL31, Herrero Borgoñón, 14/06/1997 (VAL102837); La Pobla de Benifassà (El Baix Maestrat), El Salt, 700 m, 31TBF61, Villaescusa & Tirado, 17/04/1990 (VAL19636-2); Morella (Els Ports), Rodalies, 1000 m, 30TYL40, A. Aguilera C. Villaescusa & J. Tirado, 02/07/1989 (VAL167304); La Pobla de Benifassà (El Baix Maestrat), Fredes, 1093 m, 31TBF61, A. Aguilera, 04/06/1989 (VAL167075); Morella (Els Ports), Mata de Cabanes sobre el molí Gamundi, 975 m, 30TYL5101, A. Aguilera, 02/06/1988 (VAL167074); Fredes, monte Tenalla, 31TBF6209, Mateu & Paula, 05/06/1998 (VAL108292); Morella (Els Ports), Mata de cabanes i sobre el molí Gamundi, 925 m, 30TYL5101, A. Aguilera, 02/06/1988 (VAL167068); Vallibona (Els Ports), ermita de Santa Agueda, 1200 m, 31TBE59, A. Aguilera & G. Mateo, 03/07/1983 (VAL16688).

España: Huesca. Sopeira, central de les Escales, 720 m, 31TCG1423288166, J. Güemes, P. Blasco & E. Carrió, 25/07/2006 (VAL181283)*; Sopeira, entre

monasterio de Alaón y pie de presa de Escales, 700-780 m, 31TCG1488, G. Montserrat, 27/06/1987 (JACA637287); Beranuy, calizas, Congosto de Obarra, 1040 m, 31TCG0297, G. Montserrat & J. A. Sese, 11/08/1990 (JACA416090); Fonz, Los Palaus, La Criuceta, acantilados calizos, 820 m, 31TBG7557, J. V. Ferrández, 03/06/2001 (JACA R266699); Río Ésera, Puebla de Albera (VAL137087).

España: Tarragona. Ulldecona, Serra de Montsià. Crestón cimero al SW de la Foradada, repisas de roquedos calcáreos, 680 m, 31TBF921008, A.J. Arán & M.J. Tohá, 22/04/2000 (VAL118231)*; La Senia, 370 m, 31TBF60, Mateo, 08/05/1988 (VAL57784); Tortosa, base del monte Caro, 1100 m, 31TBF7621, G. Mateo & al., 01/06/2007 (VAL196647).

España: Teruel. Castel de Cabra, 1100 m, 30TXL9218, J.L. Lagares, 31/07/1988 (VAL63051)*; Alcalá de la Selva, cumbre Peñarroya, peñascos y derrubios, 2000 m, 30TXK9873, P. Montserrat, 04/07/1990 (JACA156990); Arcos de las Salinas; salinas, 1030 m, 30TXK62, Mateo, 26/05/1991 (VAL73879); Villalba Alta, Estrecho, 30TXK7198, A. Martínez, 16/08/2005 (VAL206647); Beseit, valle del río Ulldemó, 900 m, 31TBF6621, Mateo, López Udias, 05/06/1991 (VAL73966); Ladruñán, A. Aguilera, 01/03/1981 (VAL13154); Ráfales, 600 m, 30TBF42, Fabregat, López Udias, 10/04/1994 (VAL84745); Beceite; pr. río Matarraña, El Parrizal, 700 m, 30TBF61, Crespo, 07/06/1986 (VAL69552); El Guergo (Ladruñan), A. Aguilera, 01/03/1980 (VAL13152); San Agustín, La Hoz, río Mijares; rouredes de gal·lers, 750 m, 30TXK9744, J. Riera & F. Marco, 11/05/2000 (VAL118095); Beceite, Río Ulldemó, pr. Cueva de Sinto, 620m, 31TBF6722, S. López Udias & C. Fabregat, 28/05/2004 (VAL204418); Utrillas, Las Parras de Martín, El Chorrador, 1100 m, 30TXL7317, J. Riera, J. Fabado & C. Torres, 02/07/2013 (VAL219350).

España: Valencia. Xàtiva, Serra del Castell, 360 m, 30SYJ1518, S. Torres, 18/02/1996 (JACA181098).

España: Zaragoza. Asento, Agualluese, 940 m, 30TXL4048, G. Mateo & J.M. Pisco, 27/04/2002 (VAL141494).

Chaenorhinum organifolium* (L.) Kostel. subsp. *organifolium

España: Álava. Lagrán, crestas de la Cruz del Castillo, 1400 m, 30TWN3416, P. Montserrat, L. Villar & A. Larraspa, 17/08/1973 (JACA460673); Sierras de Codes, Sta. Cruz de Campezu, 1300 m, Dr. M. Losa, 01/06/1931 (VAL137086).

España: Burgos. Berganzo, umbría del Toloño, 750 m, 30TWN22, G. Mateo, 08/08/1992, (VAL78839)*; Ameyugo, peñasco calizo, 540 m, 30TVN9422, Montserrat & Lainz, 09/05/1991 (JACA18591); Ubierna, desfiladero del río Ubierna, 850-900 m, 30TVN4206, L. Marin, 28/04/1985 (JACA339485); Frías, tobas calizas, 600 m, 30TVN7534, I. García Mijanjos, 29/04/1990 (JACA588293); Entre Encinillas y Valdenoceda, J.A. Devesa, M.J. Gallego, T. Luque & S. Talavera, 16/07/1980 (SEV104707); Frías, tobas calizas, 600 m, 30TVN7534, I. García Mijangos, 29/04/1990 (VAL40301).

España: Cuenca. Villaescusa de Haro, laguna de Capellanes, 30SWJ28, J.A. Pinillos, 05/07/1997 (VAL154652); Cuenca, monte de los Palancares, Hoz Chiqui, 1250 m, 30SWK83, Moreno Valdeolivas (VAL92949); Alarcón, pantano de Alarcón, bajo la presa, 30SWJ77, J. Pinillos, 09/06/1989 (VAL183998); Alarcón, presa de Alarcón, 30SWJ77, J. Pinillos, 22/05/1993 (VAL184543); cruce N-320 con carretera a San Pedro Palmiches, entre La Envía y Cañaveras, 30TWK47, J. Güemes, 28/05/1992 (VAL195847).

España: Guadalajara. Alcolea del Pinar, páramo con *Genista mugronensis*, suelo calizo, 1200 m, J. V. Ferrández, 04/05/1997 (JACA316297); Somolinos, 1100 m, A. Segura Zubizarreta, 08/06/1980 (SEV69205)

España: Huesca. Oncins, gravas calizas en la subida a Peña Montanesa por la solana, 1500 m, 31TBH7005, P. Montserrat, 17/05/1981 (JACA34581); Torla, P. N. Ordesa, faja en la solana del Gallinero, cueva, 1800 m, 30TYN4126, P. Montserrat, 17/08/1971 (JACA632071); Loarre, roquedos calizos bajo el castillo de Loarre, 1060-1100 m, 30TXH9688, D. Gómez & C. Aseginolaza, 06/06/1990 (JACA123090); Loarre, castillo de Loarre, pueblo, patios más o menos sombríos, 1050 m, 30TXM9788, P. Montserrat, L. Vilar & P. Chouard, 01/08/1970 (JACA457570); Campo antes del puente de Ainsa, 700 m, 31TBG8596, P. Montserrat, 28/03/1978 (JACA19578); La Pena, foz caliza sobre el ferrocarril, fisuras y pie de cantil, 580-650 m, 30TXM8993, D. Gómez & C. Aseginolaza, 06/06/1990 (JACA120890); Campol, Boltaña, Sierra de Bolave, cantil junto a la pista, 1300 m, 31TBH5410, L. Villar, J. A. Sese, G. Montserrat

et al., 29/07/1987 (JACA707387); Parque Nacional de Ordesa, Valle de Ordesa. Río Arazas., 1400-1500, A. Aparicio & J.G. Rowe, 10/08/1982 (SEV224977); Tobazo, 1800 m, S. Talavera, 12/07/1968 (SEV27300); Torla, San Nicolás de Bujaruelo, senda desde el puente de Bujaruelo al puente viejo de los navarros, 1450 m, 42°41'34"N 0°6'10"W, J. Güemes, 27/07/2010 (VAL207033); Torla, PN Ordesa, entre el bosque de las hayas y las gradas de Soaso, 1700 m, 42°38'7"N 0°0'45"W, J. Güemes, 26/07/2010 (VAL207032); Lafortunada, Desfiladero de las Devotas, 730 m, 31TBH7015, G. Mateo, C. Fabregat, S. López Udías, 21/06/1996 (VAL98270); Fago, Foz de Fago, 800 m, XN73, Montserrat Recoder, Villar & Mateo, 24/06/1993 (VAL81599); El Grado, cauce del río Cinca, puente de las Pilas. Sobre las gravas fijadas, 330 m, 30TBG66, A. Campo, 17/03/1990 (VAL67660).

España: Lérida. Vall d'Aran, serra d'Auba, roca de Tolosa, 2300 m, J.X. Soler & E. Carrillo, 18/07/1998 (VAL219083).

España: León. Vega de Liordes-Pto. Remoña, prado de diente entre rocas calizas, 1900 m, 30TUN4978, Choni Carcía González, 14/08/1977 (JACA73485); Subida al Punto de Pajares, entre Villanueva de la Tercia y Camplogo, S. Talavera, J. Pastor & J.A. Devesa, 29/07/1978 (SEV37266); Peredilla, geras, hayedo, M.J. Díez, J. Pastor & B. Valdés, 10/06/1979 (SEV96347); Ponferrada, Sierra Pedor de Montes, E.F. Galiano, E. Domínguez, S. Talavera & B. Valdés, 21/07/1973 (SEV224979); Peñalba de Santiago, 1200 m, 29TQH00, Güemes, Crespo, Sanz & Solanas, 15/08/1989 (VAL15340); Redipollos, UN16, Andrés, 03/07/1983 (VAL90388); Riaño, G. Mateo, 28/06/1982 (VAL13153; VAL110946); Redipollos, 30TUN16, J. Andrés, 03/07/1983 (VAL110951).

España: La Rioja. Turruncún, Peña Isasa, 1300 m, A. Segura Zubizarreta, 17/06/1972 (SEV55750); Arnedillo, en pared del muro del cementario, 650 m, A. Segura Zubizarreta, 17/04/1977 (SEV100952); Arnedillo, puente de Santiago, calizo rocoso, 600 m, A. Segura Zubizarreta, 31/05/1981 (SEV224970).

España: Lugo. Becerreá, depresión húmeda cuneta ca. del río Cruzul, 680 m, 29TPH5246, P. Montserrat, 25/07/1992 (JACA280392); Seoane, Ferreiros, 600 m, J. Izco, J. Amigo & F. Guitian, 14/05/1980 (SEV122289); Becerreá, Mateo,

Aguilella, Boisset & Fayos, 27/06/1982 (VAL13102); Becerrea, Mateo & Aguilera, 02/06/1982 (VAL110945).

España: Navarra. Isaba, Puerto de Belagua, 1100 m, 30TXN75, G. Mateo, 06/08/1987 (VAL55583)*; Roncal, Belagua, circo, peñascos, grietas en solana, 1400 m, 30TXN7756, P. Montserrat & S. Rivas-Martínez, 28/07/1965 (JACA73065); Torralba del Río, pie cantil solano con alguna grieta amplia, Sierra de Codes, 1100-1250 m, 30TWN5320, L. Villar, 18/06/1973 (JACA206473); Nazar, Peña Gallet, cumbre, cresta y peñascos veteados, 1150 m, 30TWN5822, J. L. Benito & P. Montserrat, 25/06/1998 (JACA93498); Larra, subida al Pic d'Anie pr. Sima de San Martín, 1930 m, 30TXN8359, M. Mallach, M. Engelbrecht & J. Fabado, 03/07/2006 (VAL186916); Nazar, Peña Gallet, Costalera. carrascal, hayedo, crestones, 1000 m, 30TWN5822, A. Martínez, 25/06/1998 (VAL215649).

España: Oviedo. Bulnes, Pancebos, 550-600 m, 30TUN5189, C. García-González (JACA475685); Santa Eulalia, Sierra del Áramo, sobre calizas, F. Navarro Andrés, 11/03/1973 (SEV24912); Lago de la Encina (a 2 km del Santuario de Covadonga), S. Talavera, J. Pastor & J.A. Devesa, 30/07/1978 (SEV36361); Puento Ventana, 1200-1500 m, E.F. Galiano, S. Silvestre, S. Talavera & B. Valdés, 03/08/1971 (SEV12590); Abon beach, Llanes, B. Molesworth Allen, 08/07/1981 (SEV111934); Concejo de Anieva, bosque mixto fresco, 250 m, J. Iranzo (VAL13157).

España: Palencia. Santuario de Ntra. Sra. del Brezo, Villafría de la Peña, 1500 m, 30TUN64, J. Güemes, 10/07/1995 (VAL34627)*; Piedras-Luengas, desfiladero calizo a 1 km del pueblo, 1300 m, 30TUN8165, P. Montserrat, L. Villar & D. Gómez, 01/09/1988 (JACA273888); Peña del Fraile, Villafría de la Peña, desde el Santuario, gleras y fisuras de roca caliza, 1800 m, 30TUN54, J. Güemes, 10/07/1995 (VAL34587); Ascensión al Espigüete, cara N-NE, acceso desde Cardaño de Abajo, sobre calizas, 2300 m, 30TUN55, J. Güemes, 13/07/1995 (VAL35136); Puerto de Piedras Luengas, desde Cervera, Hayedo y rocas calizas, 1200 m, 30TUN86, J. Güemes, 14/07/1995 (VAL35105); Velilla del río Carrión, Peña Lampa, Sobre calizas, 1300 m, 30TUN44, J. Güemes, 12/07/1995 (VAL35159); Puerto de Piedras Luengas, A. Aguilera, 28/06/1982 (VAL13157); Cervera del Pisuerga, Valle de Tosande, Hayedo y sabina rastrera, 1300 m, 30TUN48, J. Güemes, 14/07/1995 (VAL35122).

España: Santander. Fuentede, G. Mateo, 1/8/1979 (VAL110948)*; Peñarrubia, del carguero de las minas de Andara a Vegas de Andara, 1750-1900 m, 30TUN68, P. Montserrat, M. Laínz, L. Villar & D. Gómez, 04/09/1988 (JACA297288); Macizo de Peña Vieja, Picos de Europa, 850 m, M. Ladero & G. López, 15/07/1976 (SEV32437); Torrelavega, Suances, 0.5 km of lighthouse grassland on cliff top. Rock crevices, 629 m, Paul F. Cannom, 08/04/1980 (SEV60032); De Mirones a Lindo en roquedos calizos, T.E. Díaz Gonzáles & J.A. Fernández Prieto, 05/04/1983 (SEV103456).

España: Soria. Río Lobos, J. Güemes, 26/07/2009 (JACA14096)*; Vidé, cerros calizos, 940 m, 30TVL9494, J. L. Benito, 15/04/1995 (JACA22195); S. Esteban de Gormaz, calizas junto al embalse del río Cárcena, 250 m, 30TVL9492, J. L. Benito, 16/04/1995 (JACA24495); Sagides, 1150 m, 30TWL65, G. Mateo, 08/05/1993 (VAL80088).

España: Teruel. Cosa, Corbatón, 1200 m, 30TXL6116, A. Martínez, 08/05/2005 (VAL206739).

España: Zaragoza. Salvatierra de Ewsca, Foz de Forniellos, cantiles solanos y carrascal con quejigo, 750-800 m, 31TXN6829, L. Villar, 22/06/1973 (JACA10017273); Nuévalos, 30TXL06, A. Martínez, 10/05/1998 (VAL214200); Salvatierra de Esca, hoz del río Esca, 580 m, 30TXN6228, A. Martínez, 23/05/1999 (VAL216127); Salvatierra de Esca; Hoz del río Esca, rocas calizas, 580, 30TXN6228, Mateo, Pisco, Bueno & Martínez, 23/05/1999 (VAL107951); Purujosa, 30TXM01, Urzay, 11/06/1988 (VAL82810).

República Checa: Stramberk (districte Novy Jicin), edge and walls in former limestone quarry, 510 m, 49°35'26"N 18°7'23"E, Petr Kocián, 14/05/2008 (VAL215845).

Portugal: Lisboa: Encosta do Monte Castelo de Sezimbra, rochas calcareas, A. Fernades, R. Fernandes & J. Matos, 24/04/1970 (JACAR281940).

Setúbal: Serra de Arrábida, junto ao Portinho da Arrábida. Nas fendas das rochas cálcareas numa encosta., J. Matos & F. Cardoso, 24/04/1959 (SEV4682).

Portugal: Estremadura. Serra do Montejunto, entre el radar y las ruinas del convento dominicano, 660 m, 39°10'27"N 09°01'09"W, M.A. García & al., 06/06/2012 (VAL212066).

Portugal: Tras-os-Montes. Miranda do Douro, Silva- Minas de Santo Adriaio,

C. Aguiar, 23/05/1993 (VAL 108520)*; E: Pragança, Serra de Montejunto, 665 m, 29SMD948362, E. Rico, 14/09/2007 (VAL190102)*; Bragança, Vimioso, Caçarelhos, Minas de Santo Adrião, 538 m, 41°32'01"N 06°28'41"W, R. Morales & al., 14/06/2010 (VAL206234).

***Chaenorhinum origanifolium subsp. cotiellae* P. Monts. & G. Monts.**

España: Huesca. Seira, circo de Armeña por Barbaruens, subida al Collado de Cotiella desde el refugio de Armeña en dirección SW, 2040 m, 42°31'5"N 0°20'45" W, J. Güemes, S. Güemes & B. Güemes, 01/08/2007 (VAL212826)*; Seira, sobre la base de Armeña, en las gleras al pie de los cantiles en orientación NNE, 1840 m, 42°31'6" N 0°21'25" W, J. Güemes, S. Güemes & B. Güemes, 02/08/2007 (VAL212827*); Saún, entre el Ibón Chicot de Barbarisa y el Ibón de Barbarisa, 2330 m, 42°36'27"N 0°24'30"W, J. Güemes, S. Güemes & B. Güemes, 18/8/2007 (VAL212828)*; Circo de Armeña, rocas, umbría del Cotiella, 2150 m, 31TBH8111, G. Montserrat, 18/08/1982 (JACA G2113)*. Circo de Armeña, glera fijada, umbría del Cotiella, 2140 m, 31TBH8111, G. Montserrat, 18/08/1982 (JACA G-2115-82); Gleras en el circo de Armeña, umbría del Cotiella, 2000-2200 m, 31TBH8111, D. Gómez & G. Montserrat, 24/08/1979 (JACA G1270).

***Chaenorhinum origanifolium subsp. rodriguezii* (Porta) Güemes**

España: Mallorca. Puig Major, 27/08/1989 (s/n Herbario J.Bot. Sóller)*; Massanella, 24/06/1967 (s/n Herbario J.Bot. Sóller)*; Puig Major, J. Güemes, 01/07/2010 (s/n)*; Puig Major, E. Moragues, 30/07/2014 (s/n)*.

3.2. Estudio de los caracteres micromorfológicos del grupo *Ch. macropodum* (Boiss. & Reut.) Lange y comparación con *Ch. robustum* Loscos

3.2.1. Introducción

Chaenorhinum macropodum (Boiss. & Reut.) Lange es un endemismo ibérico meridional, que se distribuye principalmente por las Sierras Béticas y Subbéticas. Habita sobre margas, fisuras y rellanos de roquedos calizos, y arenas dolomíticas, entre 600 y 2000 m. En la actualidad se reconocen dos subespecies, *Ch. macropodum* subsp. *macropodum* y *Ch. macropodum* subsp. *degenii* (Hervier) R. Fern. *Ch. robustum* Loscos, es también un endemismo ibérico que presenta una distribución disyunta respecto a la de *Ch. macropodum*. Se distribuye por la mitad oriental de la Península Ibérica, a excepción del NE y SE y habita preferentemente en suelos pedregosos calizos, entre 400 y 1500 m (Benedí & Güemes, 2009a). Los límites entre los tres táxones, su ubicación taxonómica y su distribución geográfica han sido cuestionados con frecuencia (Figuerola et al., 1990).

Las distintas propuestas taxonómicas y nomenclaturales en las que se han visto implicados los tres táxones dan idea de la complejidad del grupo y evidencian la falta de caracteres discriminantes claros. *Chaenorhinum macropodum* fue inicialmente descrito como *Linaria organifolia* subsp. *longepedunculata* Boiss. (Boissier, 1838), manifestando su posible relación con *Chaenorhinum organifolium* (L.) Kostel., aunque años después el propio Boissier estableció su separación como especie autónoma (Boissier & Reuter, 1852), a la vez que cambió su epíteto específico. Por su parte, *Ch. macropodum* subsp. *degenii* fue descrito como forma de *Ch. robustum* Loscos (Hervier, 1907), para pasar posteriormente a ser considerado una especie independiente por las diferencias notables que presentaba con *Ch. robustum* (Lacaita, 1929). El propio Lacaita ya manifestó su proximidad a *Ch. macropodum*, aunque eso no impidió que fuera ordenado en *Ch. organifolium* (Losa, 1964, como el propio *Ch. macropodum*. La revisión de Fernandes (1971) estableció la independencia de *Ch. macropodum* y la ordenación en esta especie de *Ch. degenii* (Hervier) R. Fern., tratamiento que ha sido seguido

desde entonces en todas las floras modernas (Fernandes, 1972; Valdés, 1987; Sutton, 1988; Benedí & Güemes, 2009a).

Por su parte, *Chaenorhinum robustum* también ha sufrido, desde su descripción, distintos tratamientos que lo han vinculado con *Ch. macropodum*. Pocos años después de la propuesta de Loscos (1875), Rouy (1882) propuso, sin más explicaciones, un cambio de nombre y categoría con el trinomen *Ch. macropodum* var. *loscosii* Rouy, dando a entender las relaciones morfológicas que presentaban las especies de Boissier y de Loscos. Esta propuesta no fue un hecho aislado. Pau (1921) la repitió cuarenta años después cuando propuso su combinación *Ch. longepedunculata* var. *robustum* (Loscos) Pau, recuperando para *Ch. macropodum* el epíteto original dado por Boissier (1838) cuando consideró a su taxon una variedad de *Linaria organifolia*.

La separación taxonómica entre *Ch. macropodum* y *Ch. robustum* no parece ponerse en duda actualmente. Todas las obras recientes de revisión o de síntesis del género las reconocen como especies independientes (Fernandes, 1971, 1972; Sutton, 1988; Benedí & Güemes, 2009a, 2009b). Sin embargo, los herbarios siguen recogiendo determinaciones erróneas y confusiones, especialmente entre *Ch. macropodum* subsp. *degenii* y *Ch. robustum*, como consecuencia de unas claves de determinación faltas de caracteres diferenciales y que siguen basando la separación entre los dos táxones en la duración de su ciclo biológico: anual, en el caso de *Ch. robustum*, o perenne en el de *Ch. macropodum*. Este carácter se ha demostrado confuso desde la descripción de *Ch. macropodum* subsp. *degenii*. Hervier (1907) lo subordinó a *Ch. robustum* por considerarlo una planta anual, aunque las características de las semillas lo acercaban a *Ch. macropodum*, que es tratada como especie perenne. Pocos años después Lacaita (1929), durante el estudio de la flora de la Sierra de Cazorla, tiene la oportunidad de conocer bien esta planta y le atribuye, sin duda, el tratamiento específico por no presentar ninguna afinidad con *Ch. robustum* y diferenciarse bien de *Ch. macropodum*. En ninguno de los dos casos da detalles morfológicos que lo justifiquen. Al año siguiente, Lacaita (1930) dedica una extensa descripción comentada a reafirmar el carácter específico de la planta de Hervier. La describe como perenne, aunque matiza que puede florecer en el primer año. Por nuestra parte, hemos podido observar

en el campo muchas de las especies perennes de *Chaenorhinum* floreciendo también en el primer año, dando pues lugar a confusión con las verdaderas especies anuales. Dada la ambigüedad de las características del ciclo biológico, Benedí & Güemes (2009a) insistieron en la necesidad de recoger los materiales bien desarrollados, con frutos y semillas maduros para poder realizar una identificación inequívoca.

La separación entre las dos subespecies de *Ch. macropodum* tampoco es cuestionada por los monógrafos (Fernandes, 1971; Sutton, 1988; Benedí & Güemes, 2009a, 2009b), aunque en general se recurre a matices sutiles en las formas, más robustas en la subespecie típica. Lo que ha sido criticado en ocasiones y ha justificado las propuestas taxonómicas en las que *Ch. degenii* no superaba la categoría de variedad (Losa, 1964; Figuerola et al., 1990).

La determinación a la que llegan los autores tras el estudio de los materiales ha conducido también a propuestas contradictorias de distribución geográfica. Losa (1964) entiende que la subespecie típica está ampliamente distribuida por las sierras béticas, desde Jaén hasta Málaga, al tiempo que trata a la subespecie *degenii* como exclusiva las sierras giennense de Cazorla, Valdepeñas, Golondrina y otras próximas. Fernandes (1971) invierte la interpretación, dando la subespecie típica exclusivamente en Granada (y en Córdoba aunque seguramente por error -cf. Figuerola et al. 1990) y a la subespecie *degenii* en el resto de los territorios béticos y subbéticos. Más recientemente *Ch. macropodum* subsp. *degenii* ha sido citado en Albacete (Charpin & Fernández Casas, 1975; Sánchez Gómez et al., 1987), Valencia (Stübing et al., 1988; Crespo & Herrero Borgoñón, 1999) y Ciudad Real (Martín-Blanco & Carrasco, 2005), siempre en territorios de influencia bética. Actualmente, Benedí & Güemes (2009a) consideran que la subespecie típica es exclusiva de Sierra Nevada, mientras que la subespecie *degenii* se distribuye ampliamente por las sierras béticas y subbéticas, desde Sierra de Tejeda (Málaga) hasta la Sierra del Mugarín (Valencia).

La taxonomía del género *Chaenorhinum* es compleja debido a la falta de caracteres morfológicos para una fácil discriminación de los táxones, como lo es también en otros géneros de *Antirrhineae* Chav. (Plantaginaceae) como *Cymbalaria* Hill o algunos grupos de *Linaria* Mill.. Por eso los autores han

recurrido al estudio detallado del indumento y de las semillas para poder resolver los problemas taxonómicos (Fernandes, 1973; Montserrat & Montserrat, 1986; Loidi & Galán-Mera, 1988; Sutton, 1988; Benedí, 1991; Yildirim et al., 2010; Güemes et al., 2014). La utilidad demostrada por la micromorfología en la resolución de problemas taxonómicos nos decidió a abordar su estudio en el caso del complejo grupo formado por *Ch. macropodum* y *Ch. robustum*, para valorar la utilidad discriminante de estos caracteres y, en su caso, poder revisar los tratamientos taxonómicos actuales.

3.2.2. Material y Métodos

El material utilizado procede tanto de material recolectado en campo como de material seco, conservado en los herbarios MA, MGC, SEV, VAL. (Acrónimos en Thiers, 2015). El material, según el caso, fue fijado en el campo con líquido de Kew (Bridson & Forman, 1992) o rehidratado con hidrato de cloral (Doaigey & Harkiss, 1991) según el caso. Los testimonios de nuestra recolección fueron depositados en VAL. En el Apéndice I se enumera la relación completa del material estudiado.

Los estudios morfológicos de semillas y tricomas se han realizado sobre 4-5 poblaciones por taxon, entre las que figuraban las localidades clásicas, seleccionando aquellas muestras que presentaban unas condiciones idóneas para su estudio y en las que se podía estudiar sobre el mismo material, tanto el indumento como las semillas maduras.

Microscopio esteroscópico: las observaciones fueron realizadas con un microscopio Wild Heerburgg a 50 aumentos. *Semillas*: se estudiaron 40-50 semillas por población. En cada caso se tomaron las medidas de los ejes mayores, el color, la forma, el número de crestas y su ornamentación. *Tricomas*: se estudió sobre material seco de los pliegos-testigo y sobre todos los órganos de la planta (hojas inferiores y superiores, tallos, brácteas, cáliz y corola) en una muestra de 3-5 individuos por población. En cada caso se observó la presencia-ausencia en cada órgano, de los distintos tipos de tricomas identificados.

Microscopio óptico: las observaciones se realizaron con un microscopio óptico Olympus BX40 a 100-400 aumentos. La caracterización de los tricomas se

realizó a partir del estudio de todos los órganos de 3-5 individuos por población. Para ello se utilizó material fijado o rehidratado que fue seccionado con bisturí y deshidratado en una serie de concentración creciente de alcohol. Las muestras se montaron por separado con Eukitt®. En cada caso se midió la longitud y la anchura de cada tricoma, y el número de células que lo forman.

Microscopía electrónica de barrido: Las observaciones se realizaron con microscopio electrónico de barrido Hitachi S-4100, del Servei de Microscopia Electrònica de la Universitat de València. *Semillas*: se estudiaron 5 semillas por población, maduras y bien desarrolladas, sin tratamiento previo, y metalizadas con oro-paladio. De cada semilla se tomaron las medidas de la distancia entre las crestas, la altura y la anchura de las mismas, y la altura y anchura de las papilas. Sin embargo, al presentar las crestas un ápice irregular, se optó por desglosar las variables altura y anchura de las mismas en dos: altura mínima y máxima de las crestas y la anchura mínima y máxima de las crestas. *Tricomas*: se estudiaron, en cada población, 3-5 muestras de cada órgano, que previamente fueron sometidas al proceso de Evaporación en Punto Crítico habitualmente empleado en el estudio de tricomas, glándulas e indumento para evitar su deformación (cf. Boyde, 1978; Barthlott, 1980; Cohen, 1984). Posteriormente las muestras fueron metalizadas con oro-paladio. En cada caso se observó su forma y ornamentación.

Terminología: En las descripciones de las semillas, se siguieron las propuestas terminológicas de Sutton (1988) y Juan et al. (2000). En los tricomas, se siguieron las de Payne (1978), Doaigey & Harkiss (1991) y Sáez & Crespo (2005).

Análisis estadístico: Aplicado a los datos obtenidos del estudio de las semillas, por ser los que mostraban mayor variabilidad en las observaciones realizadas con el microscopio estereoscópico. Previamente al procedimiento estadístico utilizado, se ha realizado un análisis exploratorio de los datos, que incluye estadísticos descriptivos (media, mediana, desviación típica), el test de normalidad Kolmogorov-Smirnov y el test de Levene para comprobar la homogeneidad de varianzas. En los casos en los que los supuestos de normalidad y homogeneidad no se cumplían, los datos fueron transformados

logarítmicamente (\log_{10}). Sin embargo, tras comprobar que continuaban sin cumplir la asunción de normalidad, se optó por utilizar los datos originales y someterlos a un tipo de test que no necesitara que los datos estuvieran normalmente distribuidos (Sokal & Rohlf, 2001).

Para representar la variabilidad de cada variable entre los taxones, se han preparado diagramas de caja que contienen la mediana, los percentiles y los valores extremos.

Se ha aplicado un análisis discriminante, utilizando el método de inclusión por pasos. Este procedimiento es comúnmente utilizado para identificar y clasificar grupos caracterizados por variables cuantitativas o cualitativas (Johnson, 2000). Para ello se analiza cuáles son las variables que contribuyen en mayor grado a discriminar a los sujetos en los diferentes grupos establecidos a priori (Visauta & Martori, 2003). Se midieron 9 variables morfométricas que describen el tamaño de la semilla.

Posteriormente para comprobar que existían diferencias significativas en las variables seleccionadas en el análisis discriminante, optamos por la comparación de dos medias, para lo que se utiliza habitualmente la prueba T (en el caso de aquellas variables que cumplen la asunción de normalidad) y el test U de Mann-Whitney (en el caso de las variables que no siguen una distribución normal de sus datos).

Todos estos procesos fueron llevados a cabo con el software SPSS 19.

3.2.3. Resultados

Morfología de los tricomas

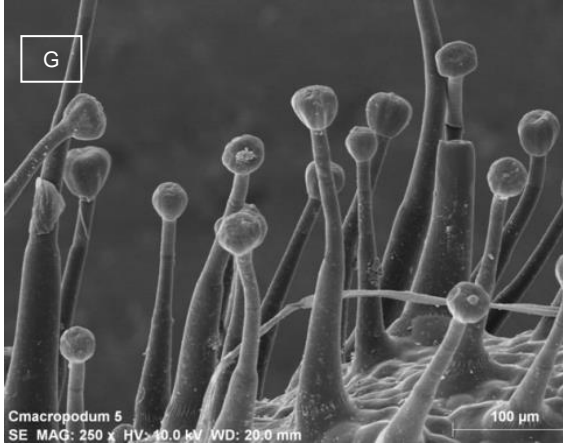
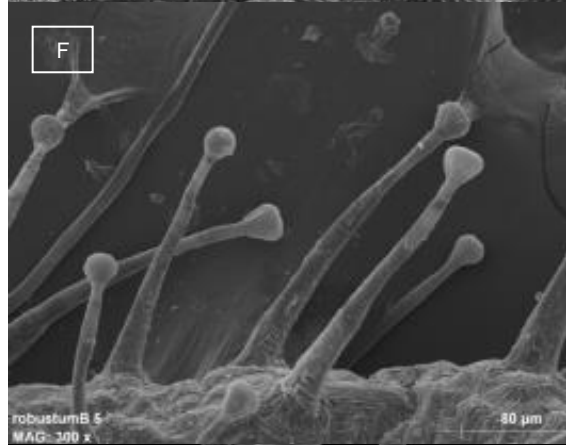
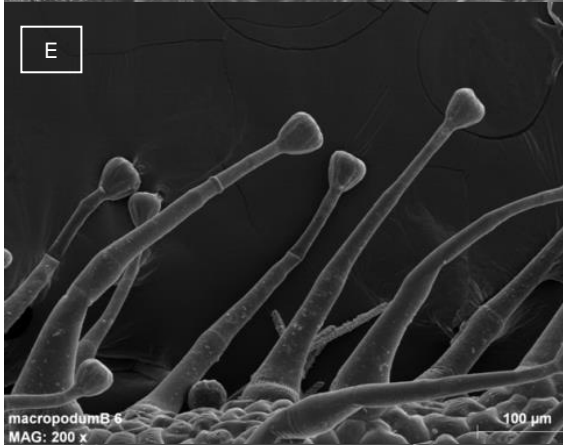
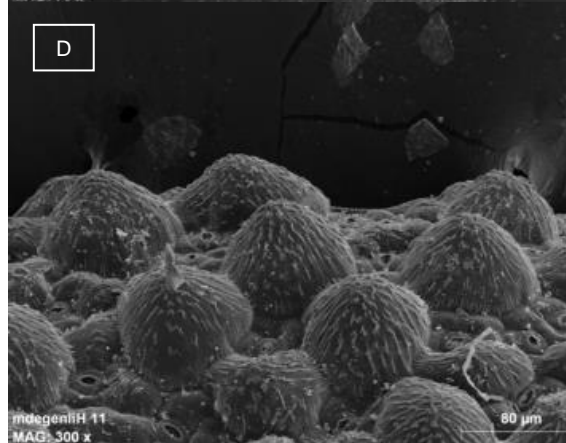
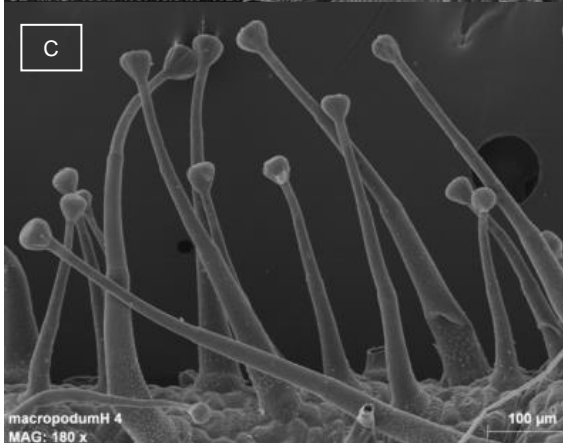
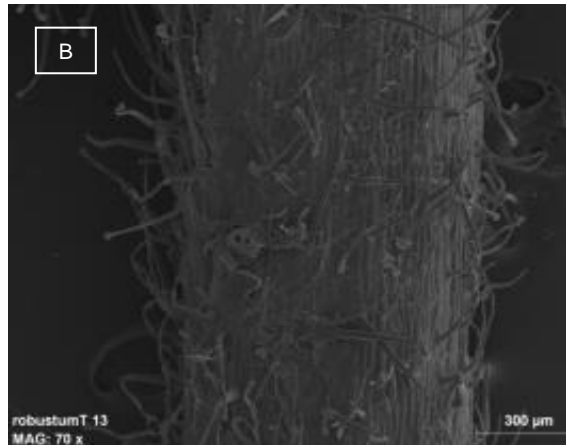
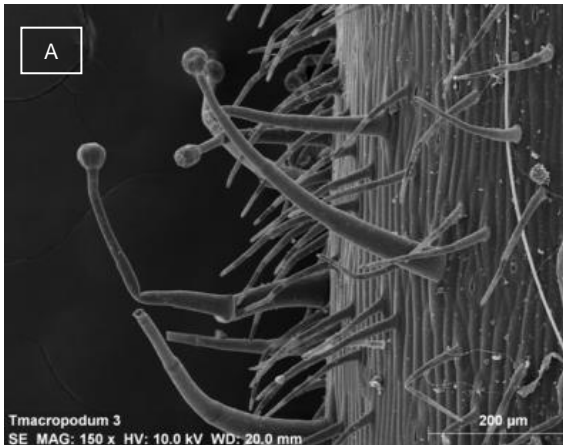
En el material estudiado perteneciente a los tres táxones definidos anteriormente se han podido diferenciar cinco tipos distintos de tricomas. Un tipo de papila, un tipo de tricoma tector y tres tipos de tricomas glandulíferos (Fig. 1).

El resumen de las características de cada tipo de tricoma se define del siguiente modo:

1. Papilas: cónicas, de superficie estriada o escábrida. Presentes en la parte inferior del tallo y en las hojas (tanto las inferiores como las superiores) de las dos especies estudiadas (Fig. 1, D).
 2. Tricomas eglandulares: pelos tectores, de 67-970 × 8-30 µm, pluricelulares (3-8 células), uniseriados, septados, (aunque no siempre es visible la separación entre las células) de pared lisa, de color blanco, translúcidos. Se observan en la parte superior del tallo, donde son retrorsos, y en la corola, donde son patentes, en las dos especies estudiadas (Fig. 1, A-B).
 3. Tricomas glandulares: pelos glandulares formados por un pedículo, uni- o pluricelular, uniseriado, septado, con una glándula terminal de 2-8 células en disposición radial. Hemos encontrado 3 tipos diferentes:
 - 3.1. Unicelular de glándula elipsoidal: de 40-95 × 7-16 µm, curvado, con una única célula en el pedículo y dos en la glándula. Distribuidos de forma dispersa por la superficie de todos los órganos de la planta y en las dos especies estudiadas.
 - 3.2. Uniseriado de glándula elipsoidal: de 148-660 × 9-31 µm, con 3-5 células en el pedículo y dos en la glándula. Presentes exclusivamente en las corolas de las dos especies, de forma abundante en las de *Ch. macropodum* y menos cuantiosa en las de *Ch. robustum* (Fig. 1, I-J).
 - 3.3. Uniseriado de glándula globular: de 120-1000 × 10-80 µm, con 3-9 células en el pedículo y 4-8 en la glándula. Presentes en la parte superior del tallo, las hojas superiores, brácteas y cáliz (Fig. 1, A-C, E-H).
- Las medidas y los tipos de tricomas presentes en cada táxon se indican en las Tablas 1 y 2.

Caracterización del indumento

Ch. macropodum: La subespecie *macropodum* y la subsp. *degenii* tienen el mismo tipo de indumento: Hierba glabra y papilosa en la parte inferior, pubescente en la parte superior, no excesivamente denso, con indumento heterótrico, formado por pelos tectores, presentes en el tallo y en la corola, de pared lisa, blancos, translúcidos, retrorsos los del tallo y patentes los de la corola; y por pelos glandulares, presentes en el tallo, hojas, brácteas, cáliz y corola, de superficie lisa, blancos, translúcidos y patentes o retrorsos.



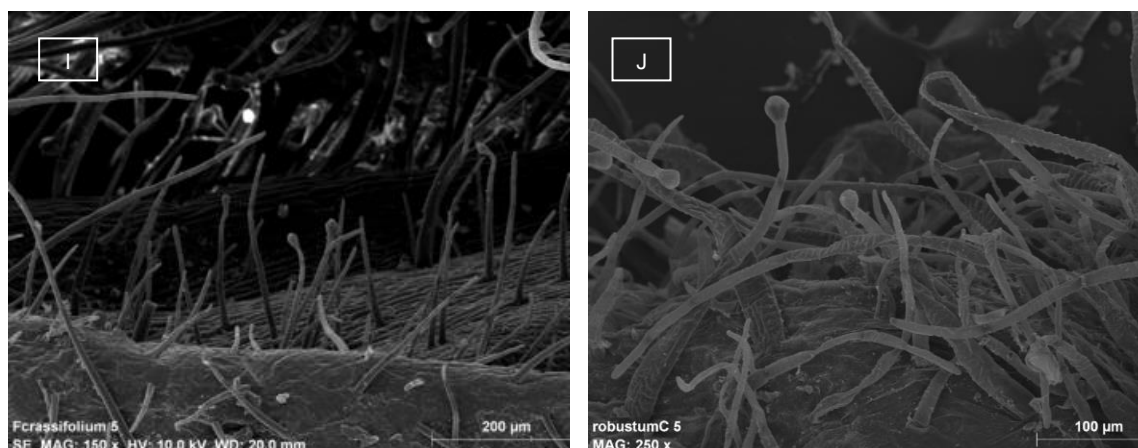


Figura 1. Fotografías de microscopía electrónica del indumento de *Ch. macropodum* subsp. *macropodum*: (a) tricoma glandular uniseriado de glándula globular y tricoma eglandular, parte superior del tallo (España, Granada, Monachil, VAL190114); (c) tricoma glandular uniseriado de glándula globular, hoja superior, margen (España, Granada, Monachil, VAL190114); (e) tricoma glandular uniseriado de glándula globular, bráctea (España, Granada, Alfacar, VAL190122); (g) tricoma glandular uniseriado de glándula globular, cáliz, (España, Granada, Alfacar, VAL190122). *Ch. macropodum* subsp. *degenii*: (d) papilas, hojas inferiores (España, Jaén, Segura de la Sierra, VAL151665); (h) detalle de tricoma glandular uniseriado de glándula globular, cáliz (España, Jaén, Cazorra, VAL190120); (i) tricomas glandulares uniseriados de glándula elipsoidal y tricomas eglandulares, corola (España, Almería, Dálías, VAL190113). *Ch. robustum*: (b) tricoma glandular uniseriado de glándula globular y tricoma eglandular, parte superior del tallo, (España, Teruel, Tramacastilla, VAL197381); (f) tricoma glandular uniseriado de glándula globular brácteas, (España, Burgos, Vadocondes, VAL110965); (j) tricomas glandulares uniseriados de glándula elipsoidal y tricomas eglandulares, corola (España, Cuenca, Zafrilla, VAL95113). Fotografiado por M. Pilar Blasco.

Ch. robustum: Hierba glabra y papilosa en la parte inferior, densamente glandular-pubescente en la parte superior; con indumento heterótrico, formado por pelos tectores, presentes en el tallo y la corola, de pared lisa, blancos, translúcidos, retrorsos los del tallo y patentes los de la corola; y por pelos glandulares, presentes en el tallo, hojas, brácteas, cáliz y de forma dispersa en la corola, de superficie lisa, blancos, translúcidos, patentes o retrorsos.

Morfología de las semillas

1. *Ch. macropodum*: 0,44-1,08 x 0,3-0,66 mm, de ovoides a oblongo-ovoides, crestadas, más o menos denticuladas, papiladas, de color marrón-negro; con 10-20 crestas, de 26,36-111,9 x 7,65-23,53 µm, longitudinales, en su mayoría continuas, ocasionalmente discontinuas, rectas o sinuosas, convergentes, en ocasiones anastomosadas, con ápice de poco a irregular, tabulares, papiladas

o no en la base; intersticios 36-163,34 μm , 1-2 veces más anchos que la altura de las crestas, papilados; papilas 9,92-28,73 x 7,85-24,18 μm , cónicas o cónico-obtusas.

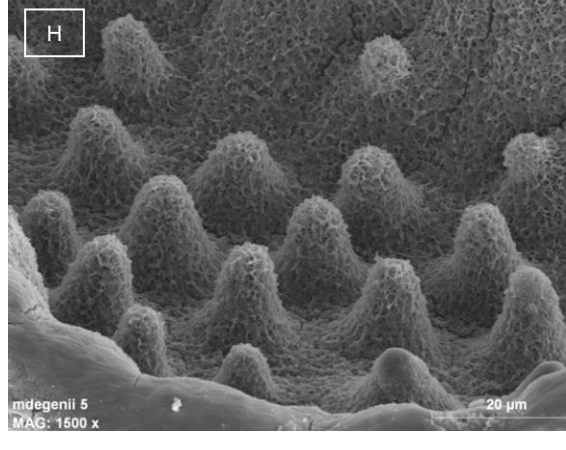
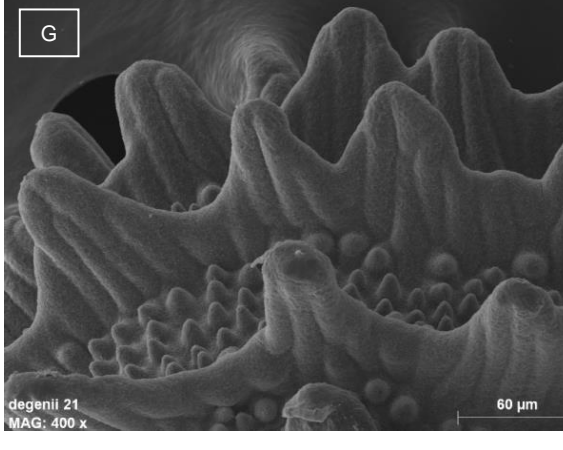
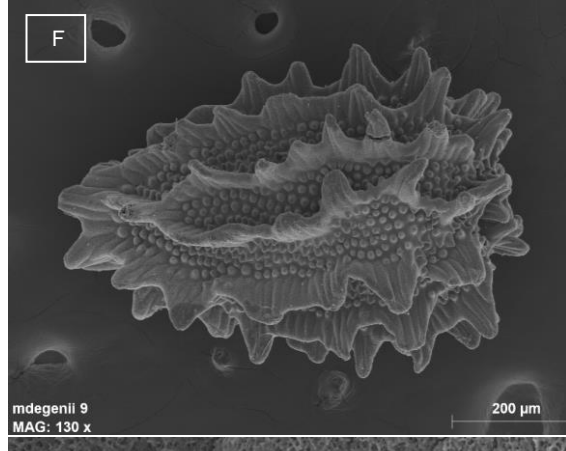
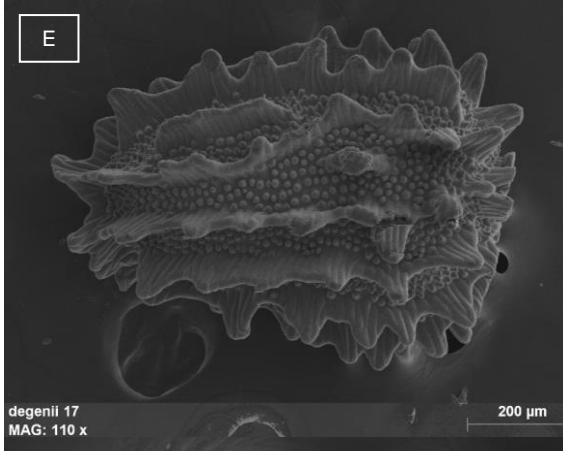
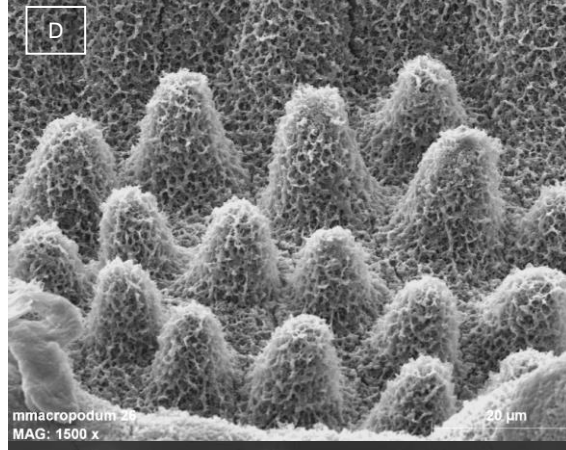
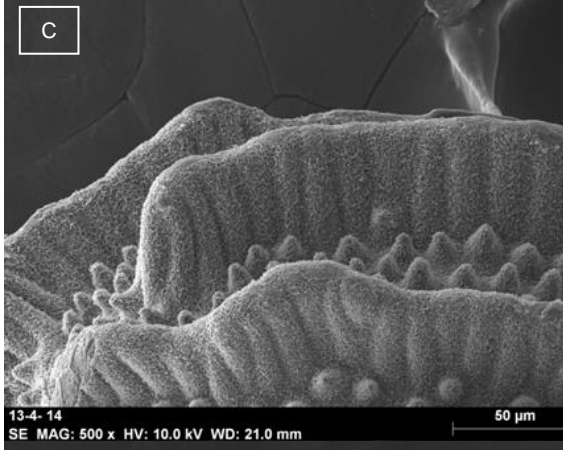
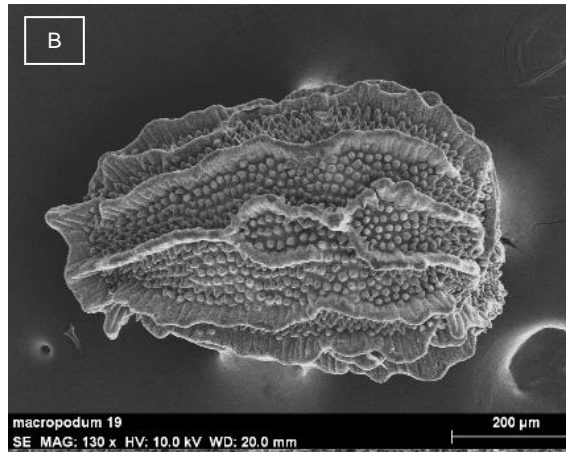
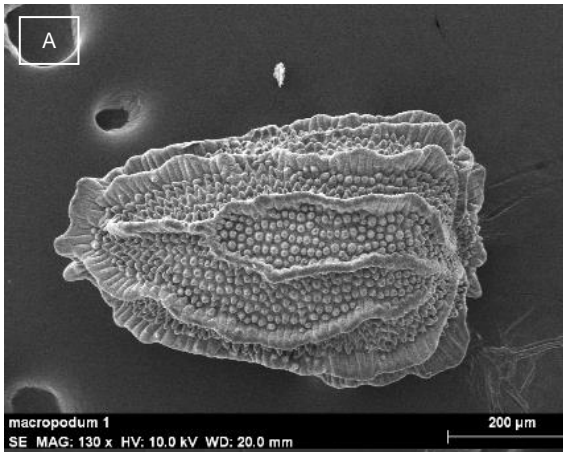
a) *Ch. macropodum* subsp. *macropodum*

Semillas 0,52-0,88 x 0,36-0,61 mm, de ovoides a oblongo-ovoides, crestadas, poco o nada denticuladas, papiladas, de color marrón-negro; crestas 10-18, de 26,36-74,75 x 8,10-19,5 μm , longitudinales, en su mayoría continuas, ocasionalmente discontinuas, rectas o poco sinuosas, convergentes, rara vez anastomosadas, con ápice algo irregular, tabulares, con frecuencia papiladas en la base; intersticios 36-163,34 μm , 1-2 veces más anchos que la altura de las crestas, papilados; papilas 10,30-19,81 x 7,93-18,35 μm , cónicas o cónico-obtusas (Fig. 2, A-D).

b) *Ch. macropodum* subsp. *degenii*

Semillas 0,44-1,08 x 0,3-0,66 mm, de ovoides a oblongo-ovoides, crestadas, denticuladas, papiladas, de color marrón-negro; crestas 10-20, de 31,34-111,9 x 7,65-23,53 μm , longitudinales, generalmente continuas, a veces discontinuas, rectas, a veces sinuosas, convergentes, en ocasiones anastomosadas, con ápice de bastante a completamente irregular, tabulares, papiladas o no en la base; intersticios 36,91-148,9 μm , 1-1,5 veces más anchos que la altura de las crestas, papilados; papilas 9,92-28,73 x 7,85-24,18 μm , cónicas o cónico-obtusas (Fig. 2, E-H).

2. *Ch. robustum*: 0,48-0,76 x 0,32-0,48 mm, oblongo-ovoides, crestadas, no denticuladas, papiladas, de color marrón-negro; crestas 12-13, de 21,64-71,12 x 6,35-19,09 μm , longitudinales, continuas, generalmente rectas, convergentes, en ocasiones anastomosadas, con ápice más o menos regular, tabulares, papiladas o no en la base; intersticios 30,44-109,79 μm , 1,4-1,5 veces más anchos que la altura de las crestas, papilados; papilas 5,97-18,52 x 7,13-14,76 μm , cónico-obtusas (Fig. 2, I-L).



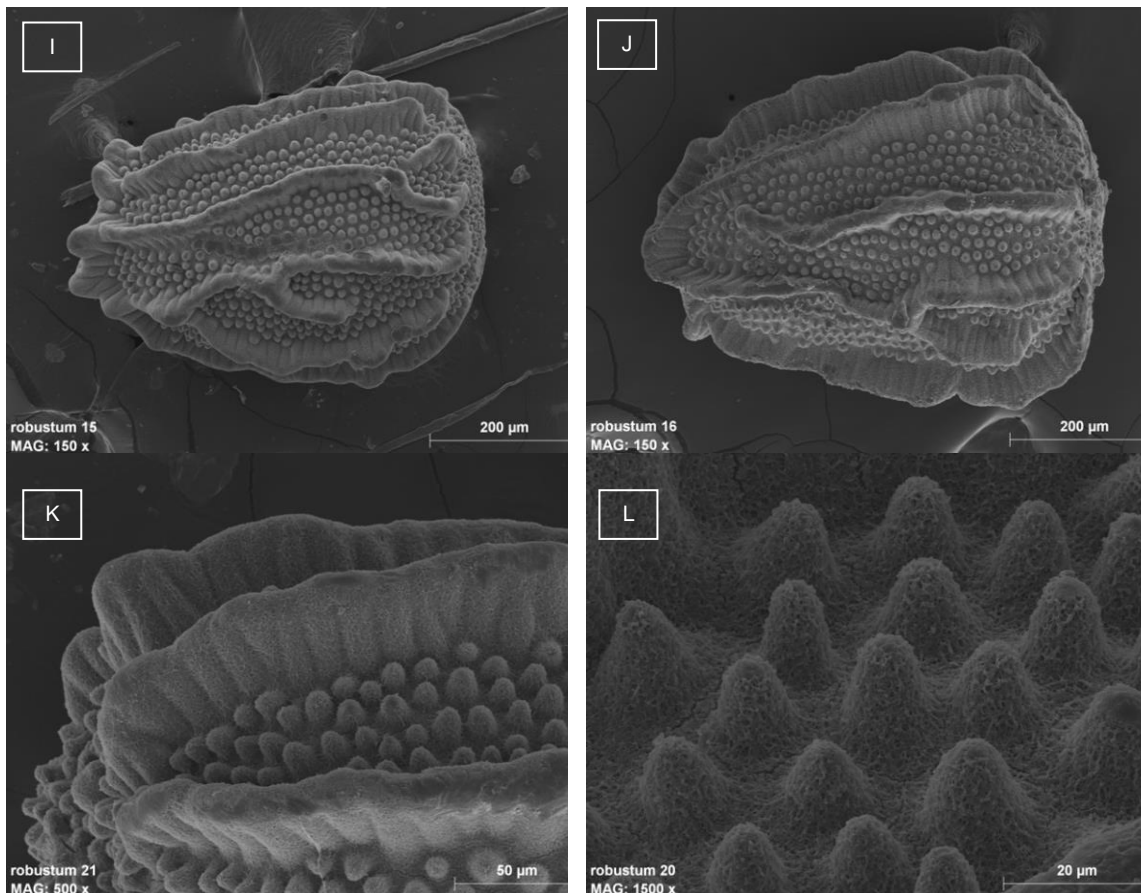


Figura 2. Fotografías de microscopía electrónica de *Ch. macropodum* subsp. *macropodum*: (a) vista lateral de la semilla (España, Granada, S. Nevada, MA774094); (b) vista lateral de la semilla (España, Granada, Monachil, VAL190114); (c) detalle de las crestas (España, Granada, S. Nevada, VAL11254); (d) detalle de las papilas (España, Granada, Villanueva de las Torres, VAL202716). *Ch. macropodum* subsp. *degenii*: (e) vista lateral de la semilla (España, Granada, S. Almirajara, MGC15167); (f) vista lateral de la semilla (España, Jaén, S. Mágina, VAL193086); (g) detalle de las crestas (España, Granada, S. Almirajara, MGC15167); (h) detalle de las papilas (España, Jaén, Segura de la Sierra, VAL151665). *Ch. robustum*: (i) vista lateral de la semilla (España, Albacete, Chinchilla, VAL137091); (j): vista lateral de la semilla (España, Teruel, Tramacastilla, VAL197381); (k) detalle de las crestas (España, Teruel, Tramacastilla, VAL197381); (l) detalle de las papilas (España, Teruel, Tramacastilla, VAL197381). Fotografiado por M. Pilar Blasco.

Análisis morfométrico de las semillas

Los estadísticos descriptivos (Tabla 3) y las gráficas (Figura 4, A-I) muestran la variabilidad y el solapamiento de las variables analizadas. Entre las subespecies *macropodum* y *degenii*, las medidas de la longitud total de las semillas y de las crestas (tanto la total, como los máximos y mínimos), muestran las mayores diferencias. A la vez, también se observan las

diferencias entre *degenii* y *robustum* en casi todas las variables excepto en la anchura de las papilas.

En el análisis discriminante realizado entre las subsp. *macropodum* y *degenii*, las tres primeras funciones explican el 94,7% de la variabilidad total de los datos. Las mejores variables discriminantes incluidas en estas funciones en orden de poder discriminante, son: el *ancho total* de la semilla, la *altura máxima de las crestas* y la *anchura mínima y máxima de las crestas* (Tabla 4). Usando este modelo, el 92,5 % de las muestras analizadas de los dos taxones fueron correctamente clasificados (Tabla 5). Las semillas pertenecientes a las poblaciones de *Ch. macropodum* subsp. *degenii* fueron correctamente identificadas en el 100% de los casos, mientras que las semillas pertenecientes a las poblaciones de *Ch. macropodum* subsp. *macropodum*, se identificaron de forma errónea entre 7-27%. En este caso, las semillas que no fueron clasificadas correctamente, no se clasificaron como pertenecientes a la subespecie *degenii*, sino como pertenecientes a otras poblaciones de la misma subespecie *macropodum*. Esto también se observa en la Fig. 3, donde las poblaciones de *macropodum* tienden a solaparse (lo que muestra que morfológicamente son muy similares), mientras que las de *degenii* están más dispersas (por lo que aparentemente la variabilidad morfológica es mayor) y aunque una de ellas está gráficamente más próxima a *macropodum*, el AD no la ha clasificado como tal.

Esto podría deberse a que las poblaciones de las que se extrajo material de la subsp. *macropodum*, proceden de los alrededores de Sierra Nevada, y están geográficamente próximas entre sí, por lo que las características ambientales pueden ser más parecidas, mientras que las poblaciones a las que pertenecen las semillas estudiadas de la subsp. *degenii*, proceden de lugares más alejados entre sí y por tanto las condiciones en que se han generado más dispares.

La *prueba t* y el *test U de Mann-Whitney* han detectado diferencias significativas ($p < 0,05$) en la mayoría de las variables estudiadas. Los caracteres que mejor separan los dos taxones son la *longitud total* de la semilla, la *altura de las crestas* (tanto la mínima como la máxima) y la *anchura de las crestas* (la mínima y la máxima). (Tabla 6 y 7).

En el análisis discriminante realizado entre los taxones *macropodum*, *degenii* y *robustum*, hay una única función que explica 100% de la variabilidad total de los datos. Las mejores variables discriminantes incluidas en esta función en orden de poder discriminante, son: el *ancho total* de la semilla, la *altura máxima de las crestas*, la *anchura mínima de las crestas*, la *longitud total* y la *anchura de las papilas* (Tabla 10). Al existir una sola función discriminante, no se ofrece una gráfica en la que se observe la distribución de los taxones, ya que para ello se necesitan, al menos, dos funciones discriminantes.

Usando este modelo, el 63,9% de las muestras analizadas de los dos taxones fueron correctamente clasificados (Tabla 11). Las semillas pertenecientes a *Ch. macropodum* subsp. *degenii* fueron correctamente identificadas en el 100% de los casos, mientras que las semillas pertenecientes a la subsp. *macropodum*, se identificaron de forma errónea en un 38%, siendo confundidas con las de la especie *Ch. robustum* y en ningún caso con la subsp. *degenii*. Por su parte, las semillas de *Ch. robustum*, fueron clasificadas erróneamente en un 61,7%, siendo confundidas con las de la subsp. *macropodum*, sin embargo, en ningún caso se confundieron con las semillas de la subsp. *degenii*. Esto concuerda con los resultados obtenidos al realizar las comparaciones entre la subsp. *macropodum* con *Ch. robustum* y la de la subsp. *degenii* con *Ch. robustum*, llevadas a cabo con el test U de Mann-Whitney. En el primer caso, cuando comparamos *Ch. macropodum* subsp. *macropodum* con *Ch. robustum*, no se han detectado diferencias significativas en las variables estudiadas (todas las variables tienen un $p > 0,05$). En cambio, en el estudio comparativo entre *Ch. macropodum* subsp. *degenii* con *Ch. robustum*, ocurre lo contrario, hay diferencias estadísticamente significativas en todas las variables estudiadas ($p < 0,05$) (Tabla 12).

En resumen, podemos afirmar que los caracteres de las semillas nos sirven para diferenciar *Ch. macropodum* subsp. *degenii* de *Ch. macropodum* subsp. *macropodum* y de *Ch. robustum*, de una forma objetiva. No sólo podemos apreciar visualmente que las semillas de la subsp. *degenii* son más denticuladas, sino que podemos afirmar, gracias al análisis estadístico, que tiene una mayor longitud total, unas crestas más altas y unas papilas también más altas.

3.2.4. Discusión

Sólo son tres los táxones que forma el grupo *Chaenorhinum macropodum*-*Ch. robustum* y su historia taxonómica y nomenclatural no es excesivamente compleja, sin embargo, sus relaciones han sido establecidas de un modo u otro desde que fueron descritos y parte de estos vínculos han estado basados en las características del indumento y las semillas (Fernandes, 1971, 1972; Hervier, 1907).

Si hacemos un seguimiento cronológico el primer taxon descrito fue *Linaria organifolia* var. *longepedunculata* Boiss. (1838), sinónimo homotípico de *Linaria macropoda* Boiss. & Reut. (1852), a su vez basiónimo de *Chaenorhinum macropodum* (Boiss. & Reut.) Lange (1870). Pocos años después Loscos (1875) describió su *Chaenorhinum robustum* Loscos. Dos combinaciones de esta especie fueron propuestas poco después, ambas subordinándola al taxon de Boissier y Reuter: *Linaria macropoda* subsp. *robusta* (Loscos) Nyman (1890); y *Chaenorhinum longepedunculatum* var. *robustum* (Loscos) Pau (1921). Antes, Rouy (1882) ya había considerado las relaciones entre el taxon de Loscos y el de Boissier y Reuter y había propuesto el *Chaenorhinum macropodum* var. *loscosii* Rouy, sinónimo homotípico de *Chaenorhinum robustum*.

A principios del siglo XX Hervier (1907) describió su *Chaenorhinum robustum* f. *degenii* Hervier, indicando que veía en su taxon claras semejanzas con *Ch. macropodum* en las características de las semillas, pero optaba por llevarlo a la variabilidad de *Ch. robustum* por su carácter anual. Poco duró este taxon subordinado a *Ch. robustum*. Lacaita (1929) lo eleva a la categoría de especie, aunque matizando sus relaciones con *Ch. macropodum*. La relación más aceptada actualmente entre estos dos táxones la fijó Fernandes (1971) al subordinar el taxon de Hervier al de Boissier y Reuter, proponiendo su *Chaenorhinum macropodum* subsp. *degenii* (Hervier) R. Fern. De este modo queda evidenciada la relación que los autores de finales del siglo XIX y principios del XX vieron entre los tres táxones.

En *Ch. macropodum* y *Ch. robustum* el indumento no se había estudiado de una forma tan específica como se analiza en el presente trabajo, y sólo había

formado parte de algunas descripciones generales, en las que se dice que el primero es pubescente y glandular con tricomas pluricelulares, translúcidos, de pared lisa, y blancos; y el segundo algo pubescente y glandular, formado por pelos pluricelulares, translúcidos, de pared lisa y blanquecinos. (Losa, 1964; Fernandes, 1972; Valdés, 1987; Benedí & Güemes, 2009a).

El resultado de nuestras observaciones indican que el indumento de las subespecies de *Ch. macropodum* es heterótrico y no homótrico, como señalan Benedí & Güemes (2009a) y además es igual entre ellas, incluso muy parecido al de *Ch. robustum*, al que la subsp. *degenii* ha estado subordinado. Los tres taxones presentan el mismo tipo de tricomas, y prácticamente la misma distribución sobre la planta, por lo que el indumento no nos ayuda a terminar de resolver su ubicación.

En cuanto a las semillas, las diferencias seminales entre *Ch. macropodum* y *Ch. robustum* ya fueron observadas por Hervier (1907) y por Lacaita (1929), y se tuvieron en cuenta en las descripciones de Loscos (1876), Fernandes (1972), Valdés, (1987), y Benedí & Güemes (2009a, 2009b). Sin embargo, no se han hecho demasiados trabajos exhaustivos y comparativos sobre ellas, a excepción de los realizados por Sutton (1988), y Juan et al. (1997b). Se ha sugerido que el tamaño de las semillas no era un carácter absoluto (Figuerola et al. 1990), quizás esto fuese debido a la confusión generalizada de *Ch. macropodum* subsp. *degenii* con *Ch. robustum* y a la dificultad de determinar correctamente los pliegos, ya que los especímenes de suelos calcáreos y secos, situados a una altitud entre los 1000-1500 m, parecen una versión reducida de *Ch. macropodum* (Sutton, 1988).

De este modo la información disponible sobre las semillas de *Ch. macropodum* versa sobre el color, forma y tamaño. La subsp. *macropodum*, tiene semillas negras, de ovoides a subglobosas, de 0,65-0,8 (1) mm, con costillas onduladas, de más o menos lisas a irregularmente denticuladas, y con tubérculos entre ellas (Losa, 1964; Fernandes, 1972; Sutton, 1988). Las medidas obtenidas por Benedí & Güemes (2009) muestran un rango menos amplio y aportan información sobre la anchura (0,75-1 × 0,5-0,6 mm). Los resultados obtenidos en nuestro estudio acotan las medidas de las semillas a

0,52-0,88 x 0,36-0,61 mm, sin llegar al milímetro de longitud, algo que ya indicó Sutton (1988) cuando afirmó que las semillas de la subsp. *macropodum* son más pequeñas de lo que se había sugerido. Aunque en los diagramas de cajas parezca que la subsp. *macropodum* sea mayor a la subsp. *degenii*, se observa que hay valores *atípicos* en esta última que van más allá de los límites de *macropodum*.

La subsp. *degenii* tiene semillas de 0,5-0,7 mm, de ovoides a oblongo-ovoides con costillas longitudinales, espinulosas, denticuladas o tuberculadas (Fernandes, 1972; Valdés, 1987; Sutton 1988). Juan et al. (1997), aportan nuevos datos y medidas sobre las estructuras de la semilla, 0,5-0,7 x 0,4-0,5 mm, de color pardo oscuro a negro, con 8-11 crestas longitudinales, irregularmente dentadas, de 40-70 μm de altura, formadas por células tabulares. En la descripción de Benedí & Güemes (2009), las semillas son ligeramente más pequeñas en cuanto al ancho total 0,5-0,7 x 0,3-0,4 mm, con crestas de ordinario irregularmente denticuladas, aunque en ocasiones, casi lisas. En nuestras observaciones, las medidas abarcan un mayor rango en cuanto al tamaño general de la semilla (0,44-1,08 x 0,30-0,66 mm) y la altura de las crestas (31,34-111,90 μm).

Ch. robustum tiene semillas de 0,5-0,6 mm, marrón oscuro a negras, de ovoides a oblongas con crestas más o menos rectas, discontinuas, con el ápice liso, con papilas normalmente redondeadas (Losa, 1964; Sutton, 1988). Benedí & Güemes (2009) aportan nuevas medidas para la longitud y anchura totales 0,5-0,7 x 0,3-0,4 mm, que resultan muy similares a las nuestras (0,48-0,76 x 0,32-0,48 mm) y afirman que posee unas crestas longitudinales muy prominentes, dato en el que parecen coincidir con Sutton (1988) puesto que afirma que las semillas de *Ch. robustum* se parecen a las de *Ch. origanifolium* (que son muy altas y estrechas) pero con crestas lisas. Nuestros resultados discrepan en cuanto a este último punto, que aunque *Ch. robustum* tiene crestas altas, no lo son tanto como las de *Ch. origanifolium*, y en cuanto a la forma de las papilas, que son cónico-obtusas.

La comparación de las semillas de *Ch. robustum* con *Ch. macropodum* subsp. *degenii* ha dado como resultado una diferenciación clara, ya que la primera

tiene semillas más pequeñas, tanto en longitud como en anchura, presentan también una menor altura de las crestas y su ápice es regular. Por otro lado, Sutton (1988) afirma que Lacaita notó que las semillas de *degenii* tenían crestas denticuladas, lo que sugería que el taxón estaba más próximo a *macropodum* que a *robustum*, pero Lacaita creía que *degenii* debía ser anual, motivo por el cual lo diferenció de *macropodum*.

Nuestros resultados muestran que los tricomas y el indumento de los tres táxones estudiados son muy similares y que no es posible diferenciarlos con el uso de este carácter. Sin embargo, las características de las semillas, tanto el tamaño como la ornamentación, resultan útiles para una discriminación correcta entre *Ch. robustum* y *Ch. macropodum* subsp. *degenii*. Del mismo modo, las características de las semillas permiten diferenciar las dos subespecies de *Ch. macropodum*. Por ello nuestro estudio sugiere la necesidad de coleccionar las plantas con frutos y semillas maduros.

	Órgano	Papila	Tricoma eglandular	Uniseriado glándula globular	Uniseriado glándula elipsoidal	Unicelular glándula elipsoidal
<i>Ch. macropodum</i> subsp. <i>macropodum</i>	Tallo inferior	xxx	-	-	-	•
	Tallo Superior	-	xxx	xxx	-	•
	Hojas inferiores	xxx	-	-	-	•
	Hojas superiores	xx	-	xxx	-	•
	Brácteas	-	-	xxx	-	•
	Cáliz	-	-	xxx	-	•
	Corola	-	xxx	-	xx	-
<i>Ch. macropodum</i> subsp. <i>degenii</i>	Tallo inferior	xxx		-	-	•
	Tallo Superior	-	xxx	xxx	-	•
	Hojas inferiores	xxx	-	-	-	•
	Hojas superiores	xx	-	xxx	-	•
	Brácteas	-	-	xxx	-	•
	Cáliz	-	-	xxx	-	•
	Corola	-	xxx	-	xx	-
<i>Ch. robustum</i>	Tallo inferior	xxx	-	-	-	•
	Tallo Superior	-	xxx	xxx	-	•
	Hojas inferiores	xxx	-	-	-	•
	Hojas superiores	xx	-	xxx	-	•
	Brácteas	-	-	xxx	-	•
	Cáliz	-	-	xxx	-	•
	Corola	-	xxx	-	•	-

Tabla 1: Presencia, ausencia y abundancia relativa de los diferentes tipos de tricoma encontrados en los táxones estudiados. Presencia relativa: (-) ausente; (•) ocasional; (x) escasa; (xx) media; (xxx) abundante.

Órganos	Tricomas	<i>Ch. macropodum</i>	<i>Ch. macropodum</i> subsp. <i>degenii</i>	<i>Ch. robustum</i>
Tallo	p. tector	224,27±73,5×13,31±4,1 (80-400×9,24-21)	214,86±66,1×13,51±4,6 (60-421,16×6,65-29,44)	222,42±61,9×13,67±4,2 (93,21-440×5-25)
	p. gland. Glob.	494,88±153,89×29,79±9,1 (204,9-900×20-50)	425,11±140,7×27,57±8,8 (200-820,4×15-55,81)	410,4±202,3×26±11,3 (160,16-900×10-50)
Hojas	p. tector	-	-	-
	p. gland. Glob.	433,95±110,1×38,29±9,8 (129,2-690×10-50)	354,5±122,7×32,37±11,02 (166,1-780×14,43-65)	361,63±147,2×30,03±9,3 (187,69-1000×10-70)
Brácteas	p. tector	-	-	-
	p. gland. Glob.	456,77±186,4×31,91±11,6 (205,26-1000×10-60)	382,34±135,6×28,86±9,5 (176,58-700×8,32-50)	425,34±205,7×27,6±6,7 (171,66-1000×15,24-50)
Cáliz	p. tector	-	-	-
	p. gland. Glob.	58,55±221,87×35,99±11,6 (199,23-1100×15-80)	381,74±183,9×27,99±10,1 (120,34-1000×10-51,84)	388,01±223,9×25,8±14,4 (123,4-1000×10-70)
Corola	P. tect.	297,72±131,5×13,35±3,4 (69,59-661,34×8-20)	280,03±106,7×12±3,6 (106,93-668.33×8-25)	301,2±163×14,12±5 (71-970×7-30)
	P. gland. elipsoidal	367,93±145,4×18±6,4 (120-659,7×9-30,58)	300±102×14±4,6 (148-500×9-30)	197±46×13±4 (119-285×9-20)

Tabla 2: Medidas de cada tipo de tricoma por táxon.

	<i>Ch. macropodum</i> subsp. <i>macropodum</i>	<i>Ch. macropodum</i> subsp. <i>degenii</i>	<i>Ch. robustum</i>
Forma de la semilla	Ovoides a oblongo-ovoides	Ovoides a oblongo-ovoides	oblongo-ovoides
Longitud total (mm)	0,71±0,06 (0,52-0,88)	0,70±0,08 (0,44-1,08)	0,6±0,04 (0,48-0,76)
Anchura total (mm)	0,46± 0,05(0,36-0,61)	0,45±0,06 (0,30-0,66)	0,41±0,06 (0,32-0,48)
Dcrestas (µm)	86,42±26,15 (36,05-163,34)	85,13±23,68 (36,91-148,9)	69,70±18,85 (30,44-109,79)
Nº de crestas	10-18	10-20	12-13
Forma de las crestas	Poco o nada denticuladas, poco sinuosas, convergentes, continuas, a veces discontinuas	Denticuladas, rectas, a veces sinuosas, convergentes, continuas, a veces discontinuas	No denticuladas, convergentes, continuas
Altura mínima de las crestas (µm)	42,87±9,47 (26,36-63,71)	54,88±16,13 (31,34-87,00)	41,796±9,49 (27,19-66,61)
Altura máxima de las crestas (µm)	54,22±8,98 (38,33-74,75)	74,36±20,99 (36,41-111,90)	52,67±10,11 (34,92-71,12)
Anchura mínima de las crestas (µm)	11,71±1,68 (8,10-15,18)	13,26±3,81 (7,65-21,38)	10,715±2,034 (6,35-16,15)
Anchura máxima de las crestas (µm)	14,12±1,94 (9,50-19,50)	15,92±3,95 (9,81-23,53)	13,26±2,44 (8,37-19,09)
Forma de las papilas	Cónicas o cónico-obtusas	Cónicas o cónico-obtusas	Cónicas o cónico-obtusas
Altura de las papilas (µm)	15,09±2,39 (10,30-19,81)	16,43±4,96 (9,92-28,73)	12,96±2,62 (5,97-18,52)
Anchura de las papilas (µm)	11,88±2,27 (7,93-18,35)	11,90±2,86 (7,85-24,18)	10,84±1,67 (7,13-14,76)

Tabla 3: Descriptivos (media, desviación típica y rango) de las características seminales estudiadas.

Variable	F	Lambda de Wilks	Sig.
Ancho total	117,546	0,12	0,000
Altura máx. crestas	76,583	0,029	0,000
Anchura mín. crestas	58,566	0,011	0,000
Anchura máx. crestas	32,323	0,001	0,000

Tabla 4: variables seleccionadas por el método de inclusión por pasos del Análisis Discriminante entre *Ch. macropodum* subsp. *macropodum* y *Ch. macropodum* subsp. *degenii*.

Población	Grupo de pertenencia pronosticado								Total
	<i>Ch. macropodum</i> subsp. <i>macropodum</i>				<i>Ch. macropodum</i> subsp. <i>degenii</i>				
	13-1	13-4	13-7	13-8	14-1	14-3	14-9	551	
% m.snevada.13-1	86,7	,0	13,3	,0	,0	,0	,0	,0	100,0
m.snevada.13-4	6,7	86,7	6,7	,0	,0	,0	,0	,0	100,0
m.hvalle,13-7	26,7	6,7	66,7	,0	,0	,0	,0	,0	100,0
m.snevada.13-8	,0	,0	,0	100,0	,0	,0	,0	,0	100,0
d.J.Ssierra,14-1	,0	,0	,0	,0	100,0	,0	,0	,0	100,0
d.Gr.cullar.14-3	,0	,0	,0	,0	,0	100,0	,0	,0	100,0
d.Gr.Almija.14-9	,0	,0	,0	,0	,0	,0	100,0	,0	100,0
d.J.smagina.551	,0	,0	,0	,0	,0	,0	,0	100,0	100,0

Tabla 5: Porcentajes de la clasificación de *Ch. macropodum* subsp. *macropodum* y *Ch. macropodum* subsp. *degenii*: Clasificados correctamente el 92,5% de los casos agrupados originales.

	t	Sig. (lateral)
Ancho mínimo de las crestas	-2,886	0,005
Ancho máximo de las crestas	-3,714	0,002
Distancia entre crestas	0,284	0,777

Tabla 6: variables con una distribución normal sometidas a la prueba T de comparación de dos muestras independientes, entre *Ch. macropodum* subsp. *macropodum* y *Ch. macropodum* subsp. *degenii*.

	Sig.
Longitud total	0,000
Anchura total	0,000
Altura mínima de las crestas	0,000
Altura máxima de las crestas	0,000
Altura de las papilas	0,717
Anchura de las papilas	0,834

Tabla 7: variables a las que se les ha aplicado el test U de Mann-Whitney para el análisis de diferencias entre *Ch. macropodum* subsp. *macropodum* y *Ch. macropodum* subsp. *degenii*.

	t	Sig. (lateral)
Distancia entre crestas	2,271	,024
Ancho mínimo de las crestas	2,759	,007
Ancho máximo de las crestas	2,630	,009

Tabla 8: Variables a las que se le aplicó la Prueba T, para la comparación de dos muestras: *Ch. macropodum* y *Ch. robustum*.

	Sig.
Longitud total	0,000
Anchura total	0,000
Altura mínima de las crestas	0,011
Altura máxima de las crestas	0,001
Altura de las papilas	0,030
Anchura de las papilas	0,242

Tabla 9: variables a las que se les ha aplicado el test U de Mann-Whitney para el análisis de diferencias entre *Ch. macropodum* y *Ch. robustum*.

Variable	F	Lambda de Wilks	Sig.
Ancho total	139,897	,387	0,000
Altura máx. crestas	62,613	,341	0,000
Anchura mín. crestas	44,489	,322	0,000
Longitud total	36,247	,298	0,000
Anchura de las papilas	30,540	,282	0,000

Tabla 10: variables seleccionadas por el método de inclusión por pasos del Análisis Discriminante entre *Ch. macropodum* subsp. *macropodum*, *Ch. macropodum* subsp. *degenii* y *Ch. robustum*.

subespecie		Predicted Group Membership			Total	
		macropodum	degenii	robustum		
Original	Count	macropodum	37	0	23	60
		degenii	3	54	3	60
		robustum	37	0	23	60
	%	macropodum	61,7	,0	38,3	100,0
		degenii	5,0	90,0	5,0	100,0
		robustum	61,7	,0	38,3	100,0

Tabla 11: Porcentajes de la clasificación de *Ch. macropodum* subsp. *macropodum*, *Ch. macropodum* subsp. *degenii* y *Ch. robustum*: Clasificados correctamente el 63,9 % de los casos.

	Sig.	
	<i>Ch. macropodum</i> subsp. <i>macropodum</i> - <i>Ch. robustum</i>	<i>Ch. macropodum</i> subsp. <i>degenii</i> - <i>Ch.</i> <i>robustum</i>
Long. Total	1,000	0,000
Ancho total	1,000	0,000
Dist. crestas	1,000	0,000
Alt. Min. crestas	1,000	0,000
Alt. Max crestas	1,000	0,000
Anc. Mín. crestas	1,000	0,001
Anc. max crestas	1,000	0,000
Alt. Papilas	1,000	0,000
Anc. papilas	1,000	0,043

Tabla 12: test U de Mann-Whitney para el análisis de diferencias entre *Ch. macropodum* subsp. *macropodum* y *Ch. macropodum* subsp. *degenii* con *Ch. robustum*.

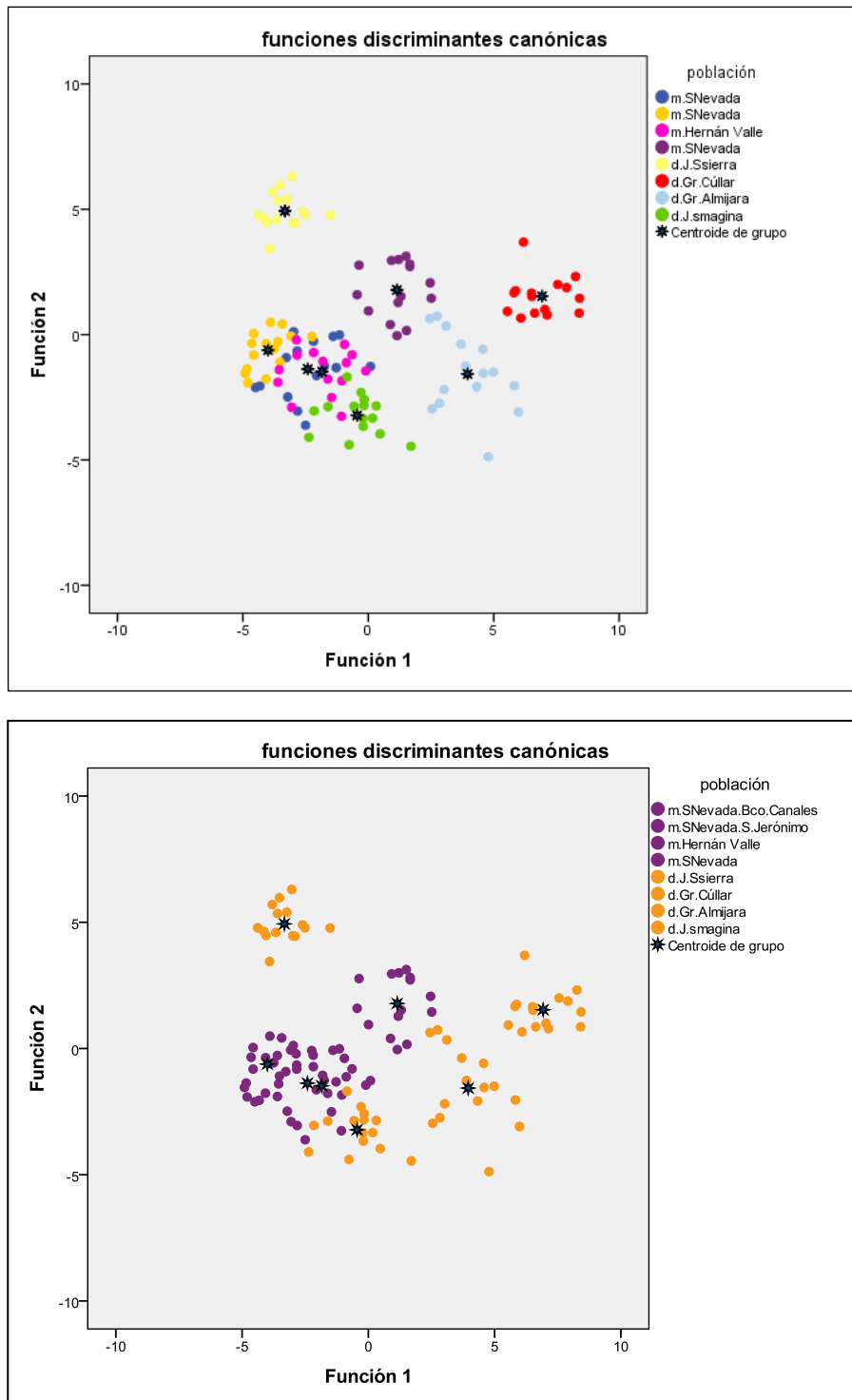
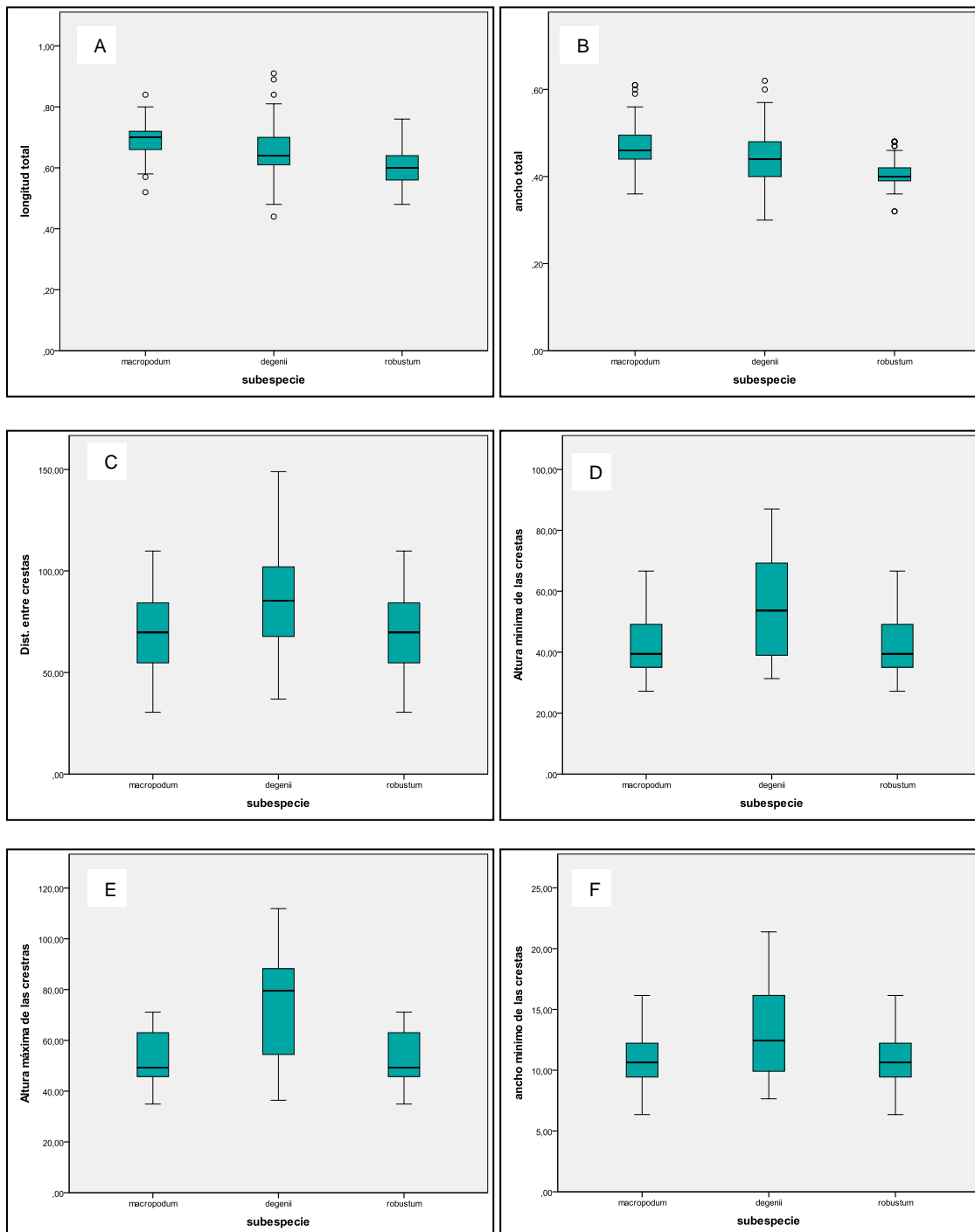


Figura 3. Gráfica de las dos primeras funciones del análisis discriminante para *Ch. macropodum* subsp. *macropodum* y *Ch. macropodum* subsp. *degenii*.



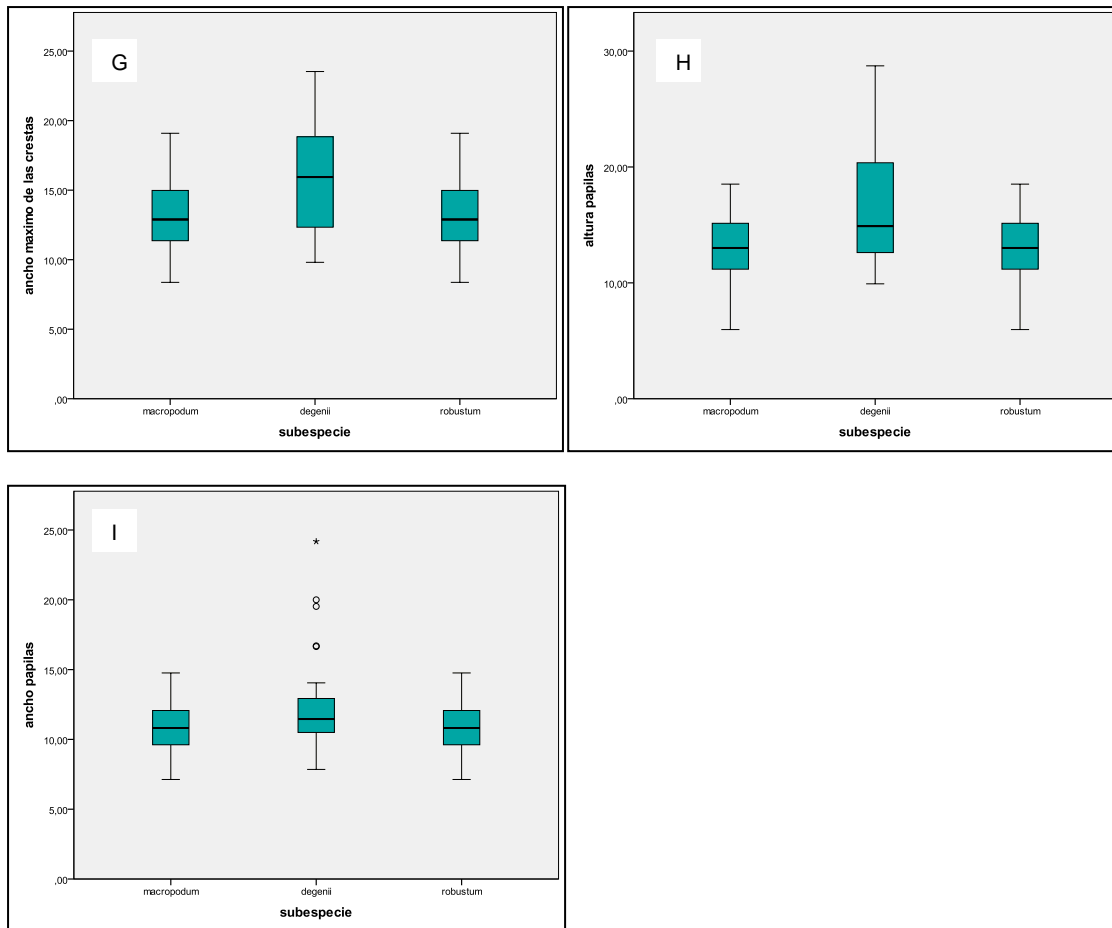


Figura 4. Diagramas de caja de las variables morfológicas de las semillas de *Ch. macropodum* subsp. *macropodum*, *Ch. macropodum* subsp. *degenii* y *Ch. robustum*.

3.2.5. Bibliografía

Barthlott. W. (1980). Morphogenese und Mikromorphologie komplexer Cuticular-Faltungsmuster an Blüten-Trichomen von *Antirrhinum* L. (Scrophulariaceae). *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 93: 379-390.

Benedí, C. (1991). Taxonomía de *Chaenorhinum rubrifolium* aggr. (Scrophulariaceae) en el área mediterránea occidental. *Collectanea Botanica (Barcelona)*, 20: 35-77.

Benedí, C. & J. Güemes (2009a). *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. En: Castroviejo, S., A. Herrero, C. Benedí, E. Rico & J. Güemes (editores.). *Flora ibérica*, 13. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid. pp. 167-198.

Benedí, C. & J. Güemes (2009b). *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. En: Blanca, G., B. Cabezudo, M. Cueto, C. Fernández López & C. Morales Torres (editores). Flora Vasculare de Andalucía Oriental, 3. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla. 371-375.

Boissier, P.E. (1839). Voyage botanique dans le midi de l'Espagne, 2. París.

Boissier, P.E. & G.F. Reuter (1852). Pugillus plantarum novarum Africae borealis Hispaniaeque australis. Ginebra.

Boyde, A. (1978). Pros and cons of critical point drying and freeze drying for SEM. En Johari, M. & I. Corvin (editores). Scanning Electron Microscopy, 2. Chicago: IIT Research Institute. pp. 303-314.

Bridson, D. & L. Forman (1992). The herbarium handbook. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

Charpin, A. & J. Fernández Casas (1975). Plantae per Granatense Regnum et confinia lectae. *Candollea*, 30: 55.

Cohen, A.L. (1984). Critical point drying, principles, and procedures. En: Murphy, J.A. & G.M. Roomas (editores). Preparation of biological specimens for Scanning Electron Microscopy. AMF O'Hare, Chicago. pp. 95-136.

Crespo, M. B. & J. J. Herrero Borgoñón (1999). Sobre algunos endemismos ibéricos presentes en las áreas setabenses. *Flora Montiberica*, 12: 65-69.

Doaigey, A. R. & Harkiss, J.K. (1991). Application of epidermal character to the taxonomy of European species of *Antirrhinum* (Scrophulariaceae). *Nordic Journal of Botany*, 11: 513-524.

Fernandes, R.B. (1971). Notes taxonomiques sur le genre *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. (Scrophulariaceae). En: Heywood, V.H. (editor). Flora Europaea. Notulae Systematicae ad Flora Europaeam Spectantes, 9. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 64: 215-229.

Fernandes, R.B. (1972). *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. En: Tutin, T.G., V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters & D.A. Webb

(editores). *Flora Europaea*, 3. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 224-226.

Fernandes, R. (1973). Contribution à la connaissance du genre *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. (dessins fleurs et grains). *Boletim Sociedade Broteriana*, 2: 17-31.

Figuerola, R., J.B. Peris & G. Stübing (1990). Sobre la nomenclatura de *Chaenorhinum macropodum* (Boiss. & Reuter) Lange (Scrophulariaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 47: 510-512.

Güemes, J., F. Marchal, E. Carrió & M.P. Blasco (2014). A new gypsophilous species of *Chaenorhinum* (Antirrhinaceae) from the south-east of the Iberian Peninsula. *Plant Biosystems* (*in press*).

Hervier, M. (1907). Excursions Botaniques de M. Elisée Reverchon. *Bulletin de l'Académie Internationale de Géographie Botanique (Le Mans)*, 17: 33-64.

Johnson, D.E. (2000). Métodos multivariados aplicados al análisis de datos. International Thompson Editores, México.

Juan, R., I. Fernández & J. Pastor (1997b). Observaciones de frutos y semillas al MEB y MO de *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. en el suroeste de España. *Lagascalia*, 20: 117-128.

Juan, R., J. Pastor & I. Fernández (1994). Seed morphology in *Veronica* L. (Scrophulariaceae) from south-west Spain. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 115: 133-143.

Juan, R., J. Pastor & I. Fernández (2000). SEM and Light Microscope Observations on Fruit and Seeds in Scrophulariaceae from Southwest and their systematic significance. *Annals of Botany*, 86: 323-338.

Lacaita, C. (1929). La sierra de Cazorla et les excursions d'Elisée Reverchon. *Bulletin de la Société Botanique de Genève*, 2: 120-134.

Lacaita, C. (1930). Novitia quaedam et notabilia hispanica. *Cavanillesia*, 3: 20-47.

- Loidi, J. & A. Galán de Mera (1988). Notas sobre *Chaenorhinum organifolium* aggr. (Scrophulariaceae) en la Península Ibérica. *Candollea*, 43: 249-259.
- Losa, T.M. (1964). Especies españolas del género *Chaenorhinum* Lange, *Anales del Instituto Botánico Antonio José Cavanilles*, 21: 545-564.
- Martín-Blanco, C.J. & M.A. Carrasco (2005). Catálogo de la flora vascular de la provincia de Ciudad Real. Monografías de la Asociación de Herbarios Ibero-Macaronésica, 1.
- Monserat, P. & G. Monserat (1986). *Chaenorhinum organifolium* subsp. *cotiellae*, P. & G. Monserat, subsp. nov. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 43: 43-45.
- Pau (1921). Notas sueltas sobre la flora matritense. *Boletín de la Sociedad Iberica de Ciencias Naturales*, 20: 176-188.
- Payne, W. (1978). A glossary of plant hair terminology. *Brittonia*, 30: 239–255.
- Rouy (1882). Materieux pour servir à la révision de la flore portugaise accompagnés de notes sur certaines espèces ou variétés critiques de plantes européennes. *Naturaliste*, 4: 189-191.
- Sáez, L. & M.B. Crespo (2005). A taxonomic revision of the *Linaria verticillata* group (Antirrhineae, Scrophulariaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 148: 229-244.
- Sánchez Gómez, P., F. Alcaraz & J. S. Carrión (1987). Fragmenta chorologica occidentalia. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 44: 513-532.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf (2001). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*, 7th ed. W.H. Freeman and Company, New York.
- Stübing, G., J.B. Peris & R. Figuerola (1988). Cuatro novedades sobresalientes para el catálogo de la provincia de Valencia. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 45: 355.
- Sutton, D.A. (1988), *A revision of the tribe Antirrhineae (Scrophulariaceae)*, Oxford University Press, British Museum (Natural History), London.

Thiers, B. (2015). Index herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available: <http://sweetgum.nybg.org/ih/> (continuously updated).

Valdés, B. (1987). Scrophulariaceae. En: Valdés, B., S. Talavera & E. Fernández-Galiano (editores.) Flora vascular de Andalucía Occidental, 2. Ketres editora S.A., Barcelona. pp. 486-547.

Visauta, B. & J.C. Martori (2003). Análisis estadístico con SPSS para Windows. Estadística multivariante. 2ª ed. McGrawHill/Interamericana de España. Madrid.

Yıldırım, H., K. Tan, S.G. Şenol & A.F. Pirhan (2010). *Chaenorhinum semispeluncarum* sp. nov. and *C. yildirimlii* sp. nov. (Scrophulariaceae) from east Anatolia, Turkey. *Nordic Journal of Botany* 28: 457-464.

3.2.6. Apéndice

Material estudiado

Los especímenes de herbario marcados con * han sido utilizados en los estudios de las semillas e indumento.

***Chaenorhinum macropodum* subsp *macropodum* (Boiss. & Reut.) Lange**

España: Granada. Monachil, arroyo de Huenes, pr. Camino a la Cortijuela, 1384 m, 30SVG5404, J. Fabado & C. Torres, 02/06/2007 (VAL190114)*; Dilar, Arenal de Trevenque, 1882 m, 30SVG5703, J. Fabado & C. Torres, (VAL190115)*; Hernán Valle pr. Cortijo de Albarrán, 1162 m, 30SVG9638, F. Marchal, (VAL202716)*; Sª Nevada, 2500 m, O. Polunin (SEV6798); Sierra Nevada, cerca del barranco de Canales, 1385 m, 30SVG566108, Joel Calvo, 10/07/2007 (MA774094)*; Alfacar, sierra de la Yedra, pr. Cerro de las Higuieruelas, 1427 m, 30SVG5123, J. Fabado & C. Torres, 2/6/2007 (VAL190122)*; Sª Nevada, Dehesa de San Jerónimo, cuenca del río Monachil, arenas dolomíticas, 1700 m, 30SVG6007, P. Soriano & R.P. Badía, 07/07/1988 (VAL11254)*; Sierra Nevada, 1851 (VAL137067); Sierra Nevada, camino al pico Veleta, 2500 m, 30SVG60, G. Mateo & al., 18/5/1987 (VAL118469); Sierra Nevada. Subida al Veleta, 1300 m., E. Domínguez & P. Gibbs, 20/06/1972 (SEV15613); Sierra Nevada, B. Casaseca, 10/07/1971

(SEV22398); Sierra Alfacar, J.A. Devesa, J. Pastor & B. Valdés, 29/05/1978 (SEV52695); Baza, Sierra de Baza. Cumbre, 2200 m, E. F. Galiano et al., 04/07/1975 (SEV54777); Guadix road, 4000 m., D.M.C. Brinton-Lee, 01/05/1959 (SEV81186); Claros de un Espartal-Tomillar sobre margas entre Diezma y Purullena, 30/05/1971 (SEV9301); Puerto de la Mora, E. F. Galiano, S. Talavera & B. Valdés, 07/05/1975 (SEV96485); Subida al Veleta, 1500 m., B. Cabezudo & S. Talavera, 30/09/1972 (SEV96812); Sierra Nevada, subida al Veleta. Venta El Nogal, 1200 m., S. Talavera et al., 21/07/1978 (SEV97857); Subida al Trevenque, calizas dolomíticas, 1100-1200 m, B. Cabezudo, S. Talavera & al., 20/07/1978 (SEV97858); Baza, 800 m, Mateo & al., 18/5/1987 (VAL142394); Atarfe, Pantano del Cubillas, pastizales sobre suelos arenosos y pedregosos calizos dolomíticos, 600 m, J.M. Losa Quintana, 18/4/1988 (VAL25579); Sierra Nevada, Collado de las Sabinas, 1980 m, A.V. Pérez-Latorre, 3/7/1988 (MGC25856).

***Chaenorhinum macropodum* subsp *degenii* (Hervier) R. Fern.**

España: Albacete. Sierra de Alcaraz, en suelo pedregoso arenoso, J. Borja, 10/06/1962 (SEV4676); Sierra de Alcaraz, 3 km NE of Riópar, open pinewood and low scrub, open rocky soil, 1500 m, 38°32'N, 2°25'W, P.F. Cannon, P.R. Crane, S.L. Jury & D.M. Moore, 25/06/1979 (SEV53467); Fábrica de Riópar, valle del Chorro, limestone cliffs near waterfall, open shale slogs, 1100 m., 38°30'N, 2°27'W, 23/06/1979 (SEV53468).

España: Almería. Dálias, Sierra de Gádor, 2016 m, 30SWF1782, J. Fabado & C. Torres, 30/05/2007, (VAL190113)*; Abrucena. Gorge of La Campana, to the N of Cerro del Almirez, shale soils, 1900-1980 m, N. Galland, S. Talavera, B. Valdés, G. Alziar, D. Jeanmonod, 17/06/1988 (SEV138202); Dálias, inicio de la rambla de la Alcora, 1771 m, 30SWF1947582147, C. Torres & J. Fabado, 29/5/2007 (VAL190112).

España: Córdoba. Cabra, ermita Nuestra Señora de la Sierra, 1200 m, E. Domínguez & S. Talavera, 19/05/1974 (SEV127048); Entre Carcabuey y Cabra, Borja, 05/07/1960 (SEV4678); Rute, subida al Pico de las Cruces. Calizas, 1000 m, 30SUG83, M.J. Gallego, C. Romero & S. Silvestre, 16/05/1980 (SEV56114).

España: Granada. S^a Almijara, la resinera de Jatar, Arroyo de la Venta, 30SVF2282, B. Cabezudo & J. M. Nieto, 19/11/1985 (MGC15167)*; Padul, S^a Albuñuelas, Rambla de la Burra, pr. Venta del Fraile, 1281 m, 30SVG3592, F. Marchal, 10/06/2010 (VAL202660)*; Cúllar, sierra de Fajardo, carretera hacia el Sauco, 1150 m, 30SWG4353, Javi Fabado & Cristina Torres, 29/05/2007 (VAL190109)*; Cúllar, Sierra Fajardo, carretera hacia El Saúco, 1150 m, 30SWG4353, C. Torres & J. Fabado, 29/5/2007, (VAL190109); Alhama de Granada, P.N. Sierra Tejeda, Almijara y Alhama, Sierra de Játar, camino de Játar a Cómpea, cerro de los Majanos, 1200 m, 30SVF1984, B. Cabezudo et al., 19/5/2004 (MGC60199); Almuñécar, P.N. Sierra Tejeda, Almijara y Alhama, Cerro de los Gigantes, 750 m, 30SVF3173, B. Cabezudo et al., 16/5/2003 (MGC60096); Almuñécar, P.N. Sierra Tejeda, Almijara y Alhama, carril Peñón de los Castillejos a barranco de los Gigantes, 1000 m, 30SVF3173, G. Caballero & D. Navas, 7/5/2003 (MGC60107); Jayena, P.N. Sierra Tejeda, Almijara y Alhama, cruce del carril de Cortijo Córzola y Cortijo Cabañeros, 1000-1100 m, 30SVF2982, B. Cabezudo et al., 3/6/2004 (MGC60153).

España: Jaén. Segura de la Sierra, El Yelmo, 1100 m, 30SWH2933, C. Fernández & J. Cobos, 14/07/1985 (VAL151665)*; S^a Mágina, 1200-1400 m, M. J. Díez; J. L. Ubera & B. Valdés, 19/06/1979 (VAL193086)*; Huelma, S^a Mágina, subida al Gargantón, 1180 m, 30SVG5871, F. Marchal (VAL201952)*; Cazorra, pr. Fte. de la Olivilla, 825 m, 30SVG9995, J. Fabado & C. Torres, 29/05/2007 (VAL190120)*; S^a de Segura, G. Mateo, 8/7/1982, (VAL110959); Huelma, Sierra Mágina, 1460 m, 30SVG5972, J. Güemes & P. Blasco, 21/5/2010 (VAL202661); Vites, gorge of the river Zumeta, 950 m, B. Valdés, S. Talavera, G. Alzár, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson. P. Hinz, J.M. Romero, 25/06/1988 (SEV224965); Cazorra, Sacejo, 1250 m., A. Segura Zubizarreta, 06/05/1977 (SEV83900); Fisuras de roca caliza en la Nava de San Pedro, Sierra de Cazorra, C. Morales & J.F Casas, 25/07/1971 (SEV9302); Sierra Mágina, entrada por Huelma por el Santuario de la Virgen de Fuensanta, calizas, 1200-1400 m, M.J. Díez, J.L. Ubera & B. Valdés, 19/06/1979 (SEV96246); Entre Campillo de Arenas y Palomares, Puerto de las Palomas, calizas, 1200-1400 m., M.J. Díez, J.L. Ubera & B. Valdés (SEV96247); Sierra de Mágina, entrando por Huelma, calizas, F. García, T. Luque & B. Valdés, 10/05/1979 (SEV96345);

Sierra del Pozo, subida al Pico Cabañas. Calizas cársticas, 1700 m, M.J. Díez, J.L. Ubera & B. Valdés, 20/06/1979 (SEV96486); Sierra de Cazorla. Mirador del Guadalquivir, 1200 m, J.A. Devesa, T. Luque, C. Romero & S. Talavera, 24/06/1980 (SEV96804); Sierra de Cazorla, nacimiento del Guadalquivir, E.F. Galiano, B. Cabezudo, E. Domínguez, S. Silvestre & S. Talavera, 06/07/1975 (SEV96805); Sierra de Cazorla, nacimiento del río Guadalquivir, base de roquedo calizo, 1300 m, 30SWG08, M.B. Crespo & al, 16/7/1986 (VAL142388); Cazorla, pr. Cruz de Quique, 1286 m, 30SWG0414394824, C. Torres & J. Fabado, 29/5/2007 (VAL190107); Torres, cumbre del Pico Almadén, 2000 m, B. Cabezudo et al., 15/6/1995 (MGC39805); Sierra de Cazorla, a lo largo de la carretera antes del Parador, S. Holmdahl, 21/5/1974 (MGC50539).

España: Málaga. Sierra Almijara de Cómpeta a Punto Collado, sables blancs dolomíticos, 800-900 m., E.F. Galiano et B. Valdés, 22/05/1971 (SEV10524); Sierra Almijara desde Cómpeta al Punto Collado, calizas fértidas, 800-900 m, E.F. Galiano, E. Paunero, S. Silvestre & B. Valdés, 22/05/1971 (SEV8019); Sierra de Cómpeta, B. Valdés, 31/05/1966 (SEV96245); Cómpeta, Sierra de Cómpeta, arenas y rocas dolomíticas, 850-900 m, B. Cabezudo & B. Valdés, 07/07/1973 (SEV96248); Sierra Tejeda, Canilla de Aceituno a Casa de la Nieve, calizas, 1600-1700 m, S. Talavera & B. Valdés, 21/06/1974 (SEV97856); Sierra Tejeda, subiendo Comillas de Aceituno a la Casa de la Nieve, dolomías, 1100-1300 m, S. Talavera & B. Valdés, 21/06/1974 (SEV98485); Sierra de Játar, 30SVF1886, J.M. Nieto & B. Cabezudo, 11/6/1983 (MGC 21877); Cómpeta, P.N. Sierra Tejeda, Almijara y Alhama, carril de Puerto Collado a Casa Mina, 850-900 m, 30SVF1576, B. Cabezudo et al. 1/4/2003 (MGC60089); Cómpeta, Sierra Almijara, carril Cómpeta-Frigiliana, por encima de Cómpeta, P. Navas et al., 8/5/1996 (MGC44692); Canillas de Albaida, Puerto Blanquillo, B. Cabezudo & J.M. Nieto, 22/4/1983 (MGC14376), Frigiliana, P.N. Sierra Tejeda, Almijara y Alhama, río Higuierón, 700 m, 30SVF2078, B. Cabezudo & G. Caballero, 23/5/2003 (MGC59873); Frigiliana, P.N. Sierra Tejeda, Almijara y Alhama, carril a Cómpeta, cerro Verde, 760 m, 30SVF1876, B. Cabezudo et al., 10/4/2003 (MGC60108); Frigiliana, P.N. Sierra Tejeda, Almijara y Alhama, Venta Panaderos, subida al puerto de Frigiliana, barranco del Atajo, 1000 m, 30SVF2079, B. Cabezudo et al., 23/5/2003 (MGC60093).

España: Murcia. Moratalla, pr. Calar de los Pinos Blancos, 1326 m, 30SWH9034, J. Fabado & C. Torres, 28/5/2007 (VAL190116)*; Moratalla, Sierra de la Muela, 1200 m, 30SWH93, J. Güemes, 24/4/1997 (VAL37298).

***Ch. robustum* Loscos**

España: Albacete. Chinchilla, in collibus aridissimis, C. Pau & E. Moroder, 1/7/1934 (VAL137091)*; entre Riopar y Salobre, 30SWH4256664337, J. Güemes & E. Carrió, 03/06/2006 (VAL181287).

España: Burgos. Vadocondes, 1000 m, A. Segura Zubizarreta, 9/6/1983 (VAL110965)*; Vadocondes, 1000 m, A. Segura Zubizarreta, 9/6/1983 (VAL110964; VAL103472; VAL103679).

España: Ciudad Real. Argamasilla de Alba, finca Despeñaperros, pr. Mesa de la Parra, 723 m, 30SVJ98 22, J. Fabado & C. Torres, 02/06/2007 (VAL190126); Ruidera, pr. Casa de ls Cruces, 864 m, 30SWJ0818, J. Fabado & C. Torres, 02/06/2007 (VAL190127).

España: Cuenca. Zafrilla; pr. El Estrecho, 30TXK14, 1360 m, G. Mateo & M. L. Hernández Viadel, 8/10/1995 (VAL 95113)*; Entre Buendía y Sacedón, en el borde de la carretera, 30TWK2177, 744 m, J. Güemes & E. Carrió, 19-5-2006 (VAL181293)*; Almodóvar del Pinar; pr. Peña Horadada, 1020 m, 30TWK80, G. Mateo, 17/5/1996 (VAL97487); Mira, pr. Cañavedija, 750 m, 30SXJ2795, Mateo, 23/05/1993 (VAL80115); Villar de Cañas, 30TWK30, J. Pinillos, 09/05/1993 (VAL184641); Tragacete; pr. Colmenarejo, roquedos calizos, 1450 m, 30TWK96, G. Mateo, 30/04/1994 (VAL83577); Tragacete, cerro de S. Felipe, pinares de albar y laricio aclarados, 1400-1500 m, 30TWK9570, L. Villar, 30/07/1973 (JACA393473); Villalba de la Sierra, hacia Sotos, 1020 m, 30TWK7654, G. Mateo & A. Coronado, 31/5/2008 (VAL191127); Entre Buendía y Sacedón, en el borde de la carretera, 30TWK2177, 744 m, J. Güemes & E. Carrió, 19/5/2006 (VAL181294); Uña, Solana de Uña, 1300 m, 40°15'34"N 01°59'41"W, J. Güemes, 26/6/2010 (VAL 207023); Cuenca; pr. Ciudad Encantada, 1400 m, 30TWK85, G. Mateo, 14-6-1992 (VAL78170); Valdemoro-Sierra; pr. pr. fuente de la Balsa, 1100 m, 30TXK0437, G. Mateo, 10/9/1995 (VAL93852); Minglanilla, hoces del Cabriel, 650 m, 30SXJ2872, Torres & Esteve, 1/5/1996 (VAL99110); Monteagudo de las Salinas, 960 m, 30SWK9806, J.M. Moreno, 11/6/2000 (VAL118377); Villalba de la Sierra, 1060

m, 30TWK792545, J.M. Moreno, 8-5-2002 (VAL143449); Talayuelas, 1100 m, G. Mateo, 1/5/1977 (VAL110962); Nacimiento del Río Cuervo, 1500 m, G. Mateo, 1/7/1975 (VAL110971).

España: Guadalajara. Zorita de los Canes, salida del pueblo hacia Almonacid de Zorita, en el borde de la carretera, 587 m, 30TWK0961864612, J. Güemes & E. Carrió, 19/5/2006 (VAL181291; VAL181292); El Pobo de Dueñas, 30TXL11, A. Martínez, 13/6/2008 (VAL209541); El Pobo de Dueñas, hacia el Molino del Cura, 30TXL1413, A. Martínez, 10/6/2007 (VAL213079); Sacecorbo, 1140 m, A. Segura Zubizarreta, 9/6/1973 (VAL110955; VAL110960); Somolinos; Sierra de Pela, 1300 m, 30TVL96, G. Mateo, 17-6-1990 (VAL67334); Tierzo; salinas de Allmallá, 1120 m, 30TWL80, Mateo, Pisco & Mercadal, 21/5/1994 (VAL83867).

España: Soria. pr. Velilla de Medinaceli, 960 m, 30TWL5559, J. Güemes & P. Blasco, 15/5/2010 (VAL201678); Velilla de Medinaceli, 100 m, A. Segura, 29/5/1979 (VAL142400); Los Rábanos, entrada granja Sinova, 1025 m, 30TWM4317, J. Güemes & P. Blasco, 15/5/10 (VAL201677); Los Rábanos; pr. Sinova, 1000 m, 30TWM41, A. Segura Zubizarreta, 25/5/1980 (VAL46646); Los Rábanos, arenas silíceas, Km 2 carretera a Tardajos, 1000 m, 30TWM4416, J.L. Benito, 04/06/1995 (JACA64795); Deza, 900 m, 30TWL8190, J. Güemes & P. Blasco, 15/5/2010 (VAL201676); Torralba del Moral; Sierra Ministra pr. Cerro Santo, 1180 m, 30TWL45, G. Mateo, C. Fabregat & S. López Udias, 7/6/1996 (VAL97985); Cihuela, hoz del Henar, 840 m, 30TWL88, G. Mateo, 30/5/1993 (VAL80172); Los Rábanos; pr. La Carrasca, 1000 m, 30TWM41, G. Mateo, Benito & Martínez Cabeza, 4/6/1995 (VAL92706); Los Rábanos, Sinova, 1000 m, A. Segura Zubizarreta, 25/5/1980 (VAL112728).

España: Teruel. Tramacastilla, pr. Puntal de Ramos, 30TXK1974, 1460 m, G. Mateo, J. Fabado & C. Torres, 10/7/2007 (VAL197381)*; Los Picarchales, 30TXK0272, 1520 m, G. Mateo & col., 11/6/2007 (VAL196777)*; Torres de Albarracín, Hoces del Guadalaviar, 1280 m, 30TXK2677, J. Fabado, G. Mateo & C. Torres, 13/5/2006 (VAL182273); Blancas, D. Almagro (VAL137090); Griegos; alto de la muela de Griegos, 1780 m, 30TXK07, G. Mateo, 23/6/1991 (VAL74456); Tormón, 1280 m, 30TXK45, G. Mateo, 23/5/1988 (VAL59469); Nacimiento del Tajo, 1640 m, 30TXK1163, G. Mateo & col., 11/6/2007

(VAL196783); Toril, barranco de la Laguna, 1360 m, 30TXK2554, G. Mateo, J. Fabado & C. Torres, 12/5/2007 (VAL183421); Griegos, Muela San Juan, 1800 m, 30TXK0776, C. Torres & J. Fabado, 10/7/2007 (VAL206362); Comunidad de Albarracín, barranco de la Selvia, 1600 m, 30TXK0578, C. Torres & J. Fabado, 10/7/2007 (VAL206512); Alpeñes, Cabezo Gordo, 1200 m, 30TXL6019, A. Martínez, 2/7/2005 (VAL206736); Blancas, Rambla de Pairón, 1125 m, 30TXL2519, C. Fabregat & S. López Udias, 18/7/2004, (VAL204177); Albarracín (Comunidad); pr. Valdecabriel, 1600 m, 30TXK16, G. Mateo, 26/6/1987 (VAL55673); Tormón, cabezo de Tormón, 1200 m, 30TXK4252, G. Mateo, 24-4-1988 (VAL57533); Orihuela del Tremedal; hacia Orea, pr. Valdecalena, 1480 m, 30TXK1189, G. Mateo & Marín, 27/5/1995 (VAL92445).

España: Valencia. Macizo del Caroché, sobre repisas pedregosas inestables, 850 m, 30SXJ72, Figuerola, Peris & Stübing, 20/05/1987 (VAL221040); Ayora (La Vall de Cofrentes), 30SXJ62, I. Mateu, 02/05/1990 (VAL188734); Chera (Serrans), pico Ropé, 1200 m, 30SXJ7383, C. Torres Gómez, G. Mateo & J. Fabado, 9/5/2004 (VAL216909); La Font de la Figuera (La Costera), rambla del Canyoles, 630 m, 30SXJ7902, J.J. Herrero-Borgoñón, 22/6/1996 (VAL43053); Venta del Moro (Plana de Requena-Utiel), entre Casa Nueva y Casa del Pino, 570 m, 30SXJ2973, J. Fabado, 20/4/2010 (VAL201672); Venta del Moro (Plana de Requena-Utiel), Hoces del Cabriel, Peña Azul, bajo el tendido eléctrico, 580 m, 30SXJ2973, J. Güemes & E. Carrió, 19/5/2010 (VAL201703); Millares (Canal de Navarrés), rambla de Canillas, 570 m, 30SXJ8739, J. Güemes & F. Pando, 22/5/2013 (VAL216732).

España: Zaragoza. Buberca; valle del Mongerillo, 30TWL97, 650 m, G. Mateo, C. Fabregat & S. López Udias, 9/6/1996 (VAL97932)*; Torrelapaja; Puerto de la Bigornia, 950 m, 30TWM80, G. Mateo, 3/6/1995 (VAL92622); Calatayud, C. Vicioso, 1/5/1909 (VAL137092); Nuévalos, 30TXL06, A. Martínez, 02/05/1993 (VAL208645); Torralba de los Frailes, río Piedra, 1040 m, 30TXL09704100, A. Martínez, 01/09/1989 (VAL215709).

3.3. *Chaenorhinum serpentinum* (Plantaginaceae), nueva especie de los afloramientos ultrabásicos del sur de la Península Ibérica

3.3.1. Introducción

Los suelos serpentínicos son sustratos particulares caracterizados por tener concentraciones tóxicas de metales pesados (Cr, Ni, Co, Va), alto contenido en Fe y Mg, baja relación Ca/Mg y deficiencia de N, P y K. Todo ello genera infertilidad y escaso desarrollo de la capa orgánica (Whittaker, 1954; López González, 1975; Brooks, 1987). Estas características hacen que los hábitats de serpentinas sean altamente selectivos para las plantas, de modo que pocas especies son capaces de vivir en ellos, y algunas son exclusivas de este tipo de sustratos (Selvi, 2007). Estas características unidas a su distribución en forma de islas edáficas convierten a los afloramientos de serpentinas en un sistema modelo para el estudio de la especiación en las plantas y de su adaptación al medio (Anacker, 2014).

Los suelos serpentínicos se presentan en muchas partes del mundo y son una característica geológica notable en zonas geográficas de América del Norte, Nueva Caledonia, Cuba, Brasil, Turquía y algunas regiones de la Europa Mediterránea, principalmente en la Península Balcánica, España, Italia y Grecia (Reeves & Adigüzel, 2008). Estos afloramientos van unidos a la formación de una flora serpentínófila con numerosas especies endémicas que dan origen a su singularidad florística. En California hay 246 serpentínófitos obligados endémicos (Safford et al., 2005), en Turquía 142 (Kurt et al., 2013), en la Península Balcánica 123 (Stevanović et al., 2003) y en la región Toscana de Italia 11 (Selvi, 2007). En algunas regiones como California, representan hasta el 17,5% de la flora endémica del territorio (Safford et al., 2005).

Los afloramientos más occidentales de la cuenca mediterránea se localizan en la provincia de Málaga, al sur de la Península Ibérica (Andalucía), y ocupan un área de 430 km² con un rango altitudinal que oscila desde los 100 a 1500 m (Pérez Latorre et al., 1998). En este territorio se encuentran 48 serpentínófitos estrictos, de ellos 44 son endemismos béticos de área muy poco extensa (Pérez-Latorre et al., 2013).

Se pueden encontrar serpentinófitos en casi todos los grupos taxonómicos de las angiospermas y de forma más o menos proporcional a la riqueza taxonómica de cada familia. En la Región Mediterránea las Asteraceae son la familia con mayor número de especies exclusivas de serpentinas, en ella destaca el género *Centaurea* L. Otras familias con numerosos serpentinófitos son Brassicaceae, donde destaca *Alyssum* L.; Caryophyllaceae, principalmente el género *Silene* L.; y Plumbaginaceae, con numerosas especies del género *Armeria* Willd. (Pérez-Latorre et al., 2013).

El género *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. es uno de los más diversificados de la tribu *Antirrhineae* Chav. (Plantaginaceae). Está formado por unas 25 especies distribuidas fundamentalmente por el sudoeste de Europa, norte de África y sudoeste de Asia (Speta, 1980; Sutton, 1988; Benedí & Güemes, 2009; Yildirim et al., 2010; Güemes et al., 2014). La taxonomía del género es compleja debido a la dificultad para encontrar caracteres vegetativos o reproductivos discriminantes (Benedí & Güemes, 2009a). *Chaenorhinum villosum* (L.) Lange es un endemismo que se extiende por el sur de la Península Ibérica y el norte de África, y que no ha sido ajeno a esta complejidad. Es una especie perenne, que habita sobre yesos y margas, o sobre fisuras y rellanos de rocas de diferente naturaleza, desde el nivel del mar hasta los 1800 m (Valdés, 1987; Benedí & Güemes, 2009a), con dos formas extremas de variación bien caracterizadas morfológicamente (Lange, 1870; Fernandes, 1973; Valdés, 1986), que presentan importantes zonas de contacto donde los caracteres se mezclan por lo que no siempre han sido reconocidas como táxones diferentes (Fernandes, 1971 y 1972; Sutton, 1988). En la actualidad se tratan como dos subespecies: *Ch. villosum* subsp. *villosum*, propia del área central de la especie, y *Ch. villosum* subsp. *granatense* (Willk.) Valdés, extendida hacia el extremo oriental, pero también rodeando a la subespecie típica por el norte y el oeste. Ambas están presentes tanto en la Península Ibérica como en el norte de África (Valdés, 2002; Benedí & Güemes, 2009a, 2009b).

Como se puede ver en los herbarios consultados, a esta especie habían sido asignados habitualmente los materiales de *Chaenorhinum* con indumento glandulífero bien desarrollado encontrados sobre las formaciones de

serpentinias de Andalucía (Sierra Bermeja, Sierra Palmitera y Sierra de las Nieves, entre otras). Y así fueron considerados en la reciente revisión del género en la Península Ibérica (Benedí & Güemes, 2009a). Sin embargo, la determinación contradictoria encontrada en los pliegos de herbario (unas veces como *Ch. villosum* subsp. *villosum* y otras como subsp. *granatense*), unido a la conocida capacidad de especiación del género *Chaenorhinum* en sustratos particulares: yesos y dolomías (Sutton, 1988; Yildirim et al., 2010; Marchal & Lendínez, 2011; Pérez-García et al., 2011), y a la rica flora endémica de las serpentinias andaluzas, nos decidió a realizar un estudio más detallado sobre la variabilidad de *Ch. villosum*, prestando especial atención a los especímenes de estas localizaciones, que fueron comparados con los procedentes de otro tipo de sustratos. Para ello se utilizaron los caracteres morfológicos habituales en el género (Fernandes, 1973; Speta, 1980; Valdés, 1986), pero también se estudiaron los micromorfológicos (semillas e indumento), que han mostrado su utilidad en las recientes revisiones de *Chaenorhinum* (Loidi & Galán de Mera, 1988; Sutton, 1988; Benedí, 1991; Juan et al., 1997b; Yildirim et al., 2010; Güemes et al., 2014) así como en las de otros géneros de la familia (Doaigey & Harkiss, 1991; Sáez & Crespo, 2005).

3.3.2. Material y Métodos

El material utilizado procede tanto de recolecciones propias como de material prensado procedente de los herbarios MGC, SEV, VAL. (Acrónimos en Thiers, 2015). Las muestras frescas fueron fijadas en el campo con líquido de Kew (Bridson & Forman, 1992); las secas fueron rehidratadas con hidrato de cloral (Doaigey & Harkiss, 1991).

Los especímenes procedentes de afloramientos de serpentinias fueron tratados como un taxon independiente, al que denominamos *Chaenorhinum serpentinum*. El resto del material estudiado fue asignado previamente a una de las dos subespecies de *Ch. villosum* de acuerdo con Benedí & Güemes (2009a). Se prestó atención en estudiar, en la medida de lo posible, los materiales originales de cada taxon y, en cualquier caso, se estudiaron ejemplares procedentes de recolecciones más recientes de las localidades clásicas de todos táxones del grupo.

De cada taxón estudiamos detalladamente las semillas y los tricomas de 4-5 poblaciones, y la morfología de 4-10 poblaciones, seleccionando muestras que presentaban unas condiciones óptimas para su estudio. En todos los casos, las poblaciones estuvieron distribuidas por toda el área de cada taxón.

Las observaciones han sido realizadas con un microscopio estereoscópico, microscopio óptico y microscopio electrónico:

Microscopio estereoscópico: las observaciones y medidas fueron realizadas con microscopio Wild Heerburgg. *Semillas*: se estudiaron 40-50 semillas por población, a 50 aumentos. En cada caso se midieron los ejes mayores, y se tomaron datos de color, forma, ornamentación y número de crestas. *Tricomas*: en 3-5 individuos por población, a 50 aumentos, se observó la presencia-ausencia en cada órgano (hojas inferiores y superiores, tallos, brácteas, cáliz y corola), de los distintos tipos de tricomas identificados. *Morfología*: los caracteres morfológicos se seleccionaron siguiendo a Benedí & Güemes (2009a) y nuestras propias observaciones, obteniendo un total de 13 variables cuantitativas (Tabla 1); todos los caracteres se midieron a 6 aumentos, sobre material seco y prensado. Se realizaron, al menos, 10 medidas de cada carácter por población.

Microscopio óptico: la caracterización de los tricomas se realizó con un microscopio óptico Olympus BX40 a 100-400 aumentos. Se estudiaron muestras de todos los órganos de 3-5 individuos por población. Para ello se utilizó material fijado o rehidratado, seccionado con bisturí y deshidratado en una serie de concentración creciente de alcohol. Las muestras se montaron por separado en eukitt®. En cada caso se midió la longitud y la anchura de cada tricoma, y el número de células que lo forman.

Microscopía electrónica de barrido: Las observaciones se realizaron con microscopio electrónico de barrido Hitachi S-4100, del Servei de Microscopia Electrònica de la Universitat de València. *Semillas*: se estudiaron 5 semillas por población, maduras y bien desarrolladas, sin tratamiento previo, y metalizadas con oro-paladio. De cada semilla se midió la altura máxima y mínima, y la anchura máxima y mínima de las crestas, así como la distancia entre dos contiguas; y la altura y anchura de las papilas. *Tricomas*: se estudiaron, de

cada población, 3-5 muestras de cada órgano, que previamente fueron deshidratadas y sometidas al proceso de Deshidratación en el Punto Crítico del carbono, habitualmente empleado en el estudio de tricomas, glándulas e indumento para evitar su deformación (Boyde, 1978; Bartholtt, 1980; Cohen, 1984). Posteriormente las muestras fueron metalizadas con oro-paladio. En cada caso se observó su forma y ornamentación.

Terminología: En las descripciones de las semillas, se siguieron las propuestas terminológicas de Sutton (1988) y Juan et al. (2000). En los tricomas, se siguieron las de Payne (1978), Doaigey & Harkiss (1991) y Sáez & Crespo (2005).

Análisis estadístico: Se realizó un análisis exploratorio de los datos, que incluyó estadísticos descriptivos (media, mediana, desviación típica), el test de normalidad Kolmogorov-Smirnov y el test de Levene para comprobar la homogeneidad de las varianzas. Tras comprobar que en algunos casos la asunción de normalidad no se cumplía, incluso después de la transformación logarítmica de los datos, se optó por utilizar los datos originales ya que cuando la muestra es muy grande los estadísticos que miden la normalidad son demasiado sensibles a pequeñas desviaciones (Sokal & Rohlf, 2001).

Se ha aplicado un análisis discriminante, utilizando el método de inclusión por pasos. Este procedimiento es comúnmente utilizado para identificar y clasificar grupos caracterizados por variables cuantitativas o cualitativas (Johnson, 2000), para ello se analiza cuáles son las variables que contribuyen en mayor grado a discriminar a los sujetos en los diferentes grupos establecidos a priori (Visauta & Martori, 2003). Se utilizaron dos sets de datos: uno incluyó los datos de 9 variables micromorfométricas cuantitativas que describían el tamaño, la forma y la ornamentación de las semillas; el otro incluyó los datos de 35 variables cuantitativas que describían el tamaño de las semillas, de los tricomas y de los diferentes órganos considerados en el estudio (Tablas 1, 3, 4).

Para representar los caracteres con mayor poder discriminante, se han elaborado diagramas de caja que muestran la mediana, los percentiles y los valores extremos (Fig. 6).

Todos estos procesos fueron desarrollados con el software SPSS 19.

3.3.3. Resultados

Caracterización del indumento.

Los táxones estudiados carecen de las papilas que son muy frecuentes en otras especies del género *Chaenorhinum* (Loidi & Galán de Mera, 1988; Güemes et al., 2014). Sí se han observado cuatro tipos de tricomas que se distribuyen de forma característica en los diferentes órganos de cada taxón (Fig. 1, Tablas 2 y 3).

4. Tricomas eglandulares: 80-1250 × 7-40 µm, uni- o pluricelulares (hasta 8 células), uniseriados, septados, de pared escábrida, blancos, translúcidos. Presentes sobre todos los órganos en *Chaenorhinum villosum* subsp. *villosum*; y sólo en la parte inferior del tallo y la corola de la subsp. *granatense* y de *Ch. serpentinum* (Fig. 1: E, F).
5. Tricomas glandulíferos: pelos glandulares formados por un pedículo, uni- o pluricelular, uniseriado, septado, de pared escábrida, blancos en *Ch. villosum* subsp. *villosum* y *Ch. serpentinum*, de color amarillento en *Ch. villosum* subsp. *granatense*, translúcidos, con una glándula terminal de 2-6 células en disposición radial. Se han distinguido tres tipos diferentes que se distribuyen de forma semejante en los tres táxones:
 - 5.1. Unicelular de glándula elipsoidal: 32-187 × 6-29 µm, con una única célula curvada en el pedículo y dos en la glándula. No presenta diferencias en tamaño forma o distribución entre los tres táxones estudiados. Se presenta de forma dispersa por todos los órganos de la planta, excepto en la corola.
 - 5.2. Pluricelular de glándula globular: 53-1715 × 6-60 µm, con 2-7 células en el pedículo y 2-6 en la glándula. Presente en todos los órganos, excepto en la corola (Fig 1: A-F).
 - 2.3. Pluricelular de glándula elipsoidal: 100-700 × 5-40 µm, con 3-5 células en el pedículo y dos en la glándula. Presente únicamente en la corola.

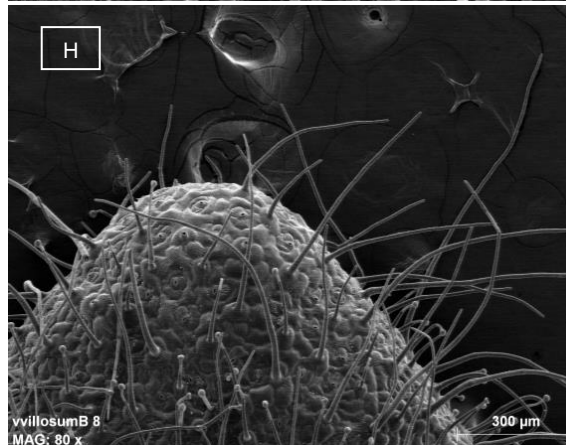
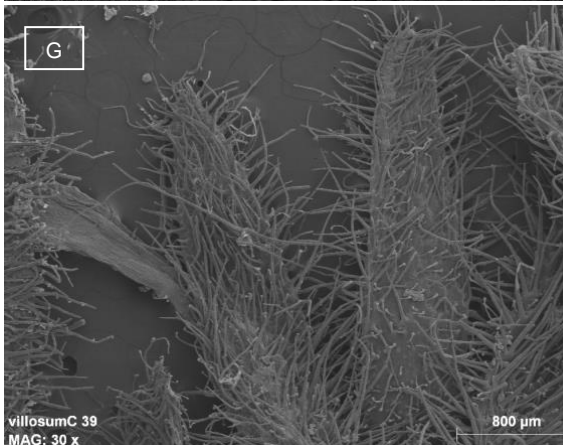
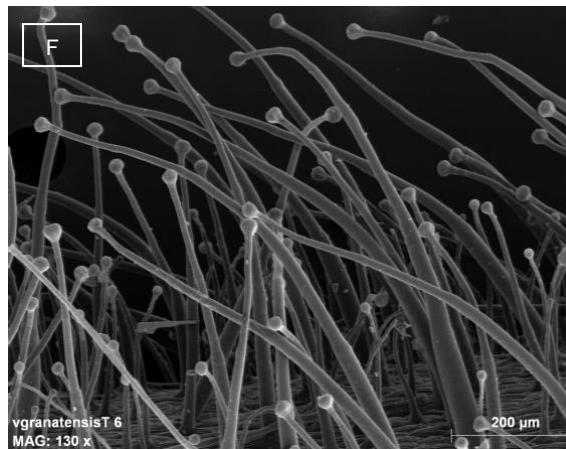
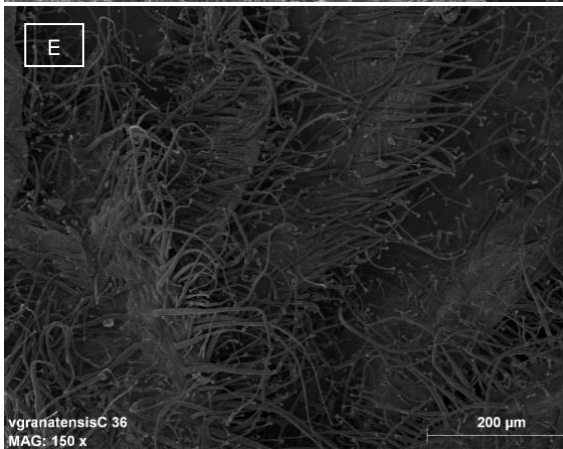
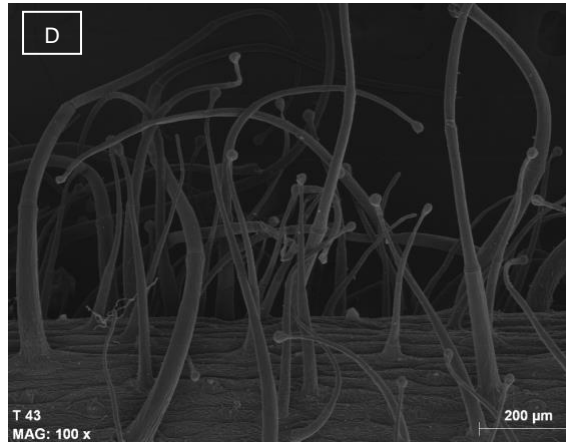
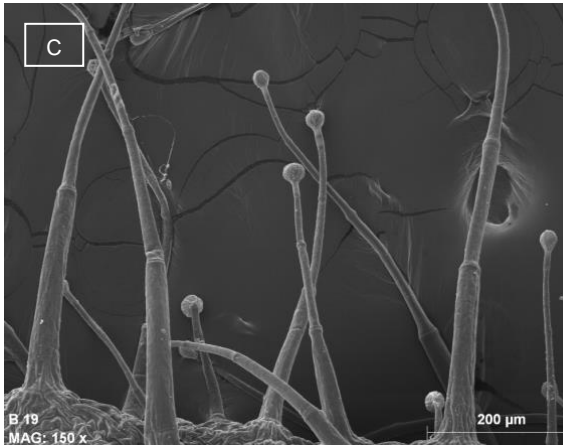
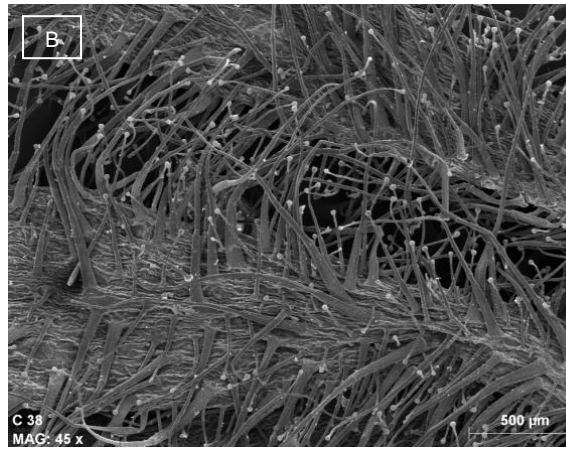
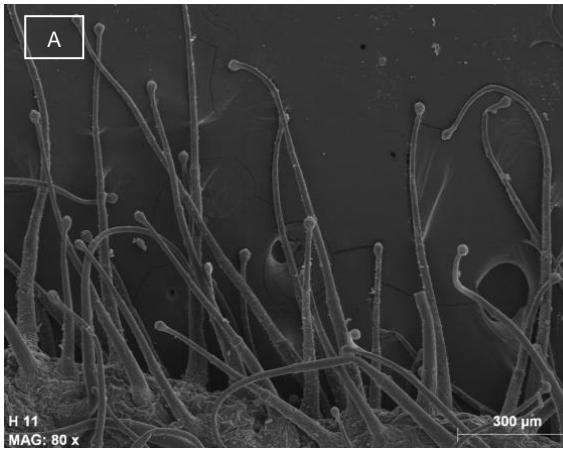


Figura 1. Fotografías de microscopía electrónica del indumento de *Chaenorhinum serpens* (España, Málaga: Benahavís, Sierra Palmitera, VAL217024): (a) tricomas glandulíferos pluricelulares de glándula globular, hoja media, margen. Ídem (España, Málaga: Genalguacil, Sierra Bermeja, MGC53730): (b) tricomas glandulíferos pluricelulares de glándula globular, lóbulos del cáliz, superficie. Ídem (España, Málaga: Genalguacil, Los Reales, VAL 217023): (c) tricomas glandulíferos pluricelulares de glándula globular, bráctea, margen; (d) ídem, tallo, zona media. *Ch. villosum* subsp. *granatense* (España, Granada: sierra de Loja, MGC30224): (e) tricomas glandulíferos pluricelulares de glándula globular, lóbulos del cáliz, superficie. Ídem (España, Granada: Alfacar, Sierra de la Yedra, VAL190121): (f) tricomas glandulíferos pluricelulares de glándula globular, tallo, zona media. *Ch. villosum* subsp. *villosum* (España, Granada: sierra de Loja, MGC30223): (g) tricomas eglandulares, lóbulos del cáliz, superficie. Ídem (España, Málaga: Campillos, VAL190124): (h) tricomas eglandulares, bráctea. Fotografiado por M. Pilar Blasco.

Caracterización de las semillas.

Ch. villosum subsp. *villosum*

Semillas 0,4-0,7 x 0,2-0,4 mm, de oblongoideas a oblongovoideas, crestadas, poco denticuladas, de color marrón oscuro a negro; crestas 9-13, de 10-68 x 7-32 μm , longitudinales, generalmente sinuosas, continuas, en ocasiones discontinuas, no anastomosadas convergentes, de ápice generalmente irregular, tabulares, raramente papiladas; intersticios 25-128 μm , 2-2,5 veces más anchos que la altura de las crestas, papilados; papilas 6-17 x 7-16 μm , de redondeadas a cónico-obtusas (Fig. 2 E y G).

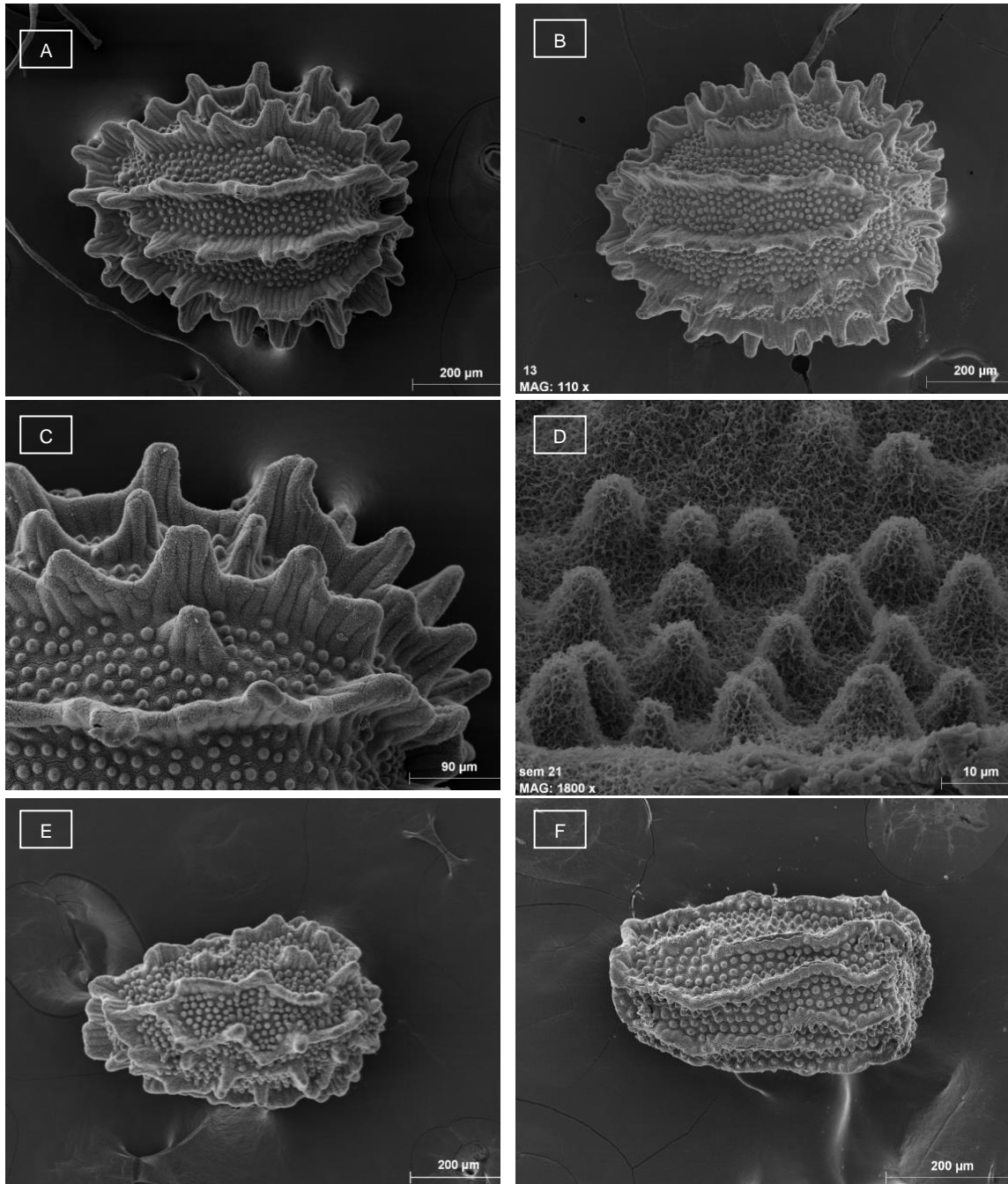
Ch. villosum subsp. *granatense*

Semillas 0,4-0,6 x 0,2-0,36 mm, de elipsoideas a oblongovoideas, crestadas, no denticuladas, de color marrón oscuro; crestas 9-13, de 14-40 x 7-29 μm , longitudinales, generalmente sinuosas, continuas o discontinuas, convergentes, a veces anastomosadas, de ápice generalmente regular, convexas, papiladas; intersticios 38-113 μm , 2,8 veces más anchos que la altura de las crestas, papilados; papilas 6-15 x 7-19 μm , de redondeadas a cónico-obtusas (Fig. 2: F y H).

Ch. serpens

Semillas 0,5-0,9 x 0,4-0,7 mm, ovoideas a oblongovoideas, crestadas, muy denticuladas, de color marrón oscuro a negro; crestas 11-14, de 20-126 x 8-23 μm , longitudinales, generalmente rectas, en ocasiones algo sinuosas,

continuas o discontinuas, convergentes, no anastomosadas, de ápice muy irregular, tabulares, rara vez papiladas; intersticios 30-121 μm , 0,9-1,5 veces más anchos que la altura de las crestas, papilados; papilas 8-14 x 6-13 μm , de cónicas a cónico-obtusas (Fig. 2: A-D).



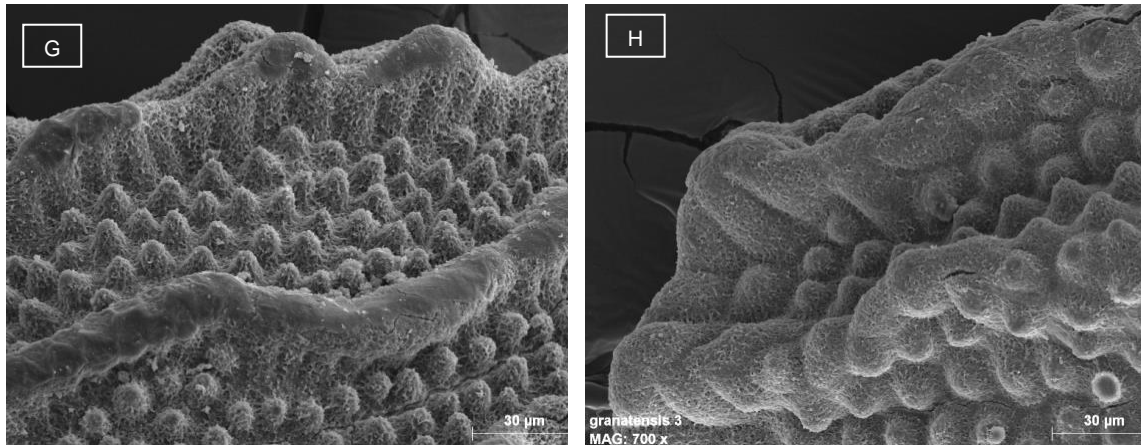


Figura 2. Fotografías de microscopía electrónica de las semillas de *Chaenorhinum serpentinum* (España, Málaga: San Pedro de Alcántara, Sierra Palmitera, VAL219305): (a) semilla completa, vista lateral; (c) detalle de las crestas y papilas. Ídem (España, Málaga: Genalguacil, Sierra Bermeja, MGC53730): (b) semilla completa, vista lateral. Ídem (España, Málaga: Benahavis, Sierra Palmitera, VAL217024): (d) detalle de las crestas y papilas. *Ch. villosum* subsp. *villosum* (España, Cádiz: entre el Puerto de las Palomas y Grazalema, SEV104923): (e) semilla completa, vista lateral. Ídem (España, Cádiz: Grazalema, SEV72789): (g) detalle de las crestas y papilas. *Ch. villosum* subsp. *granatense* (España, Almería: Entre María y Vélez Blanco, SEV91152): (f) semilla completa, vista lateral. Ídem (España, Málaga: sierra de Mijas, MGC15797): (h) detalle de las crestas y papilas. Fotografiado por M. Pilar Blasco.

Caracterización morfológica.

Ch. villosum subsp. *villosum*

Tallos delgados y flexuosos. Hojas 3,2-11 × 1,6-7 mm, de ovadas a suborbiculares, truncadas en la base. Flores con pedicelo de 3,5-14,7 mm, ligeramente curvado en la floración, pubescente. Cáliz con sépalos lineares o estrechamente oblanceolados; sépalo superior 4-8 × 0,6-1,8 mm; sépalos laterales 2,9-7,2 × 0,3-1,3 mm. Corola 5,1-12,8 mm, más larga que el cáliz; espolón 1,3-4,2 mm.

Ch. villosum subsp. *granatense*

Tallos relativamente gruesos, rígidos y frágiles. Hojas 5,9-17,3 × 2,6-9,9 mm, de oblanceoladas a elípticas, atenuadas en la base. Flores con pedicelo de 3,2-16 mm, recto o ligeramente curvado en la floración, glandular-pubescente. Cáliz con sépalos de ovados a elípticos; sépalo superior 5,6-9,6 × 1,1-3,4 mm; sépalos laterales 4,5-8,8 × 0,8-2,4. Corola 7,4-12 mm, ligeramente más larga que el cáliz; espolón 1,8-4 mm.

Ch. serpentinum

Tallos delgados y flexuosos. Hojas 4-28 × 2,7-13 mm, de ovadas a suborbiculares, truncadas en la base. Flores con pedicelo de 4-19 mm, recto en la floración, glandular-pubescente. Cáliz con sépalos de lineares a oblanceolados; sépalo superior 5,9-10 × 0,8-1,6 mm; sépalos laterales 3,8-9 × 0,3-1,3 mm. Corola 7-15 mm, más larga que el cáliz; espolón 3-5,6 mm.

Análisis estadísticos.

Los estadísticos descriptivos (Tablas 1, 3 y 4) y las gráficas de las variables con mayor poder discriminante (Fig. 7) muestran la variabilidad y el solapamiento de los caracteres de los taxones estudiados.

En el análisis discriminante realizado sobre las variables de las semillas queda claramente definida la diferenciación de las semillas de *Ch. serpentinum* y de *Ch. villosum*. La primera función explica el 98% de la variabilidad total disponible en los datos, y discrimina entre *Ch. serpentinum* y los otros dos taxones, mientras que la segunda explica el 2% y discrimina entre *Ch. villosum* subsp. *villosum* y subsp. *granatense*. Las variables más discriminantes de la primera función son: la longitud y anchura de la semilla, la anchura de las papilas, y las variables de las crestas: altura máxima y mínima, y anchura máxima. Las variables más discriminantes de la segunda función son: longitud y anchura de las semillas, anchura y altura máximas de las crestas y altura de las papilas (Tabla 5). Usando este modelo, el 89,4% de las muestras analizadas de los tres taxones fueron correctamente clasificados. Entre ellas, el 100% de las poblaciones de *Ch. serpentinum* fueron correctamente discriminadas, mientras que las semillas pertenecientes a las subespecies de *Ch. villosum* se identificaron de forma errónea entre un 6,7 y un 25% (Tabla 6, Fig. 5). En este caso, las semillas que no fueron diferenciadas correctamente, no se clasificaron como pertenecientes a *Ch. serpentinum*, sino como pertenecientes a la otra subespecie de *Ch. villosum* (se observa que la subsp. *villosum* se confunde en mayor medida con la subsp. *granatense* que a la inversa).

El análisis discriminante realizado con las variables morfológicas, de las semillas y de los tricomas de forma conjunta (35 variables en total), da como

resultado dos funciones discriminantes, la primera explica el 63% de la variabilidad, y discrimina *Ch. serpentinum* de *Ch. villosum*; mientras que la segunda función explica el 37%, discriminando las dos subespecies de *Ch. villosum*. Las variables más discriminantes en la primera función son: la anchura de las semillas, la longitud del espolón, la longitud de los tricomas glandulares del tallo, la anchura de los tricomas glandulares de las hojas y la longitud de los sépalos laterales; mientras que las variables con mayor poder discriminante en la segunda función fueron: la anchura del sépalo adaxial, la anchura de los pelos tectores del cáliz, la longitud del espolón, la longitud y anchura de las semillas y la longitud de las brácteas (Tabla 7). Las variables discriminantes seleccionadas permitieron la correcta clasificación del 100% de las muestras analizadas de los tres taxones (Tabla 8; Fig. 6).

Chaenorhinum serpentinum Blasco, M. Becerra & Güemes, *sp. nov.* (Fig. 3)

Diagnosis: Como *Ch. villosum* es una hierba perenne, densamente glandular-pubescente, con indumento heterótrico de pelos tectores (0,1-0,7 mm) y glandulíferos (0,1-1,7 mm), blancos, translúcidos, escábridos; con hojas homomorfas que no forman roseta basal y todos los sépalos aplicados sobre la cápsula en la fructificación. Difiere de *Ch. villosum* por los tallos heteromorfos, los fértiles aéreos, los estoloníferos subterráneos; las semillas, más grandes (0,5-0,9 × 0,4-0,7 mm), con crestas muy denticuladas; y el espolón de la corola, más grande (3-5,6 mm).

Hierba perenne, hasta de 27 cm, cespitosa, densamente pubescente, con indumento heterótrico formado por pelos tectores (de 0,1-0,7 mm) y glandulíferos (de 0,1-1,7 mm, translúcidos, de pared escábrida, blancos, patentes. Tallos heteromorfos, con tallos fértiles y estolones estériles; los fértiles delgados y flexuosos, procumbentes, a veces colgantes, ramificados desde la base, densamente glandular-pubescentes, verdes; los estériles estoloníferos, subterráneos, radicales. Hojas homomorfas, de 4-28 × 3-13 mm, pecioladas –pecíolo 1-9 mm–, de ovadas a suborbiculares, obtusas, truncadas en la base, delgadas, planas, verdes, a veces purpúreas en el envés, densamente glandular-pubescentes; las inferiores opuestas, no arrosetadas; las superiores opuestas, algo menores que las inferiores.

Inflorescencia con 5-18 flores, pauciflora, laxa; eje recto, no zigzagueante, densamente glandular-pubescente; brácteas 4-11 × 0,8-7 mm, oblanceoladas, ligeramente más cortas que el pedicelo, glandular-pubescentes. Flores con pedicelo de 4-19 mm, recto, erecto-patente, no acrescente. Cáliz con sépalos de lineares a oblanceolados, de subagudos a obtusos, subiguales, todos aplicados sobre la cápsula en la fructificación, verdes, a veces purpúreos, glandular-pubescentes; sépalo adaxial 6-10 × 0,8-1,6 mm; sépalos laterales 4-9 × 0,3-1,3 mm. Corola 7-15 mm, de color violeta o amarillo pálido, con venas oscuras, con labios divergentes ± emarginados; tubo 3-8 × 2-5,6 mm, comprimido dorsiventralmente; labio adaxial 3-5,6 mm de anchura, erecto-patente, generalmente con venas oscuras, más densas hacia la base; labio abaxial de 5-9 mm de anchura, erecto-patente; paladar formado por 2 notorias gibas, amarillo o blanco; espolón 3-5,6 × 1-2 mm, más corto que el tubo, fusiforme, de subagudo a obtuso, recto. Cápsula 2,4-4 mm de longitud, subglobosa, más corta que el cáliz, con lóculos desiguales, lisa, glandular-pubescente. Semillas 0,5-0,9 × 0,4-0,7 mm, crestadas, de color marrón oscuro a negro; crestas longitudinales ± rectas, continuas y discontinuas, no anastomosadas, convergentes, muy denticuladas, más altas que anchas.

Etimología: el epíteto específico hace referencia al sustrato singular en el que se desarrolla la especie y al que consideramos limitada su distribución.

Fenología: florece entre mayo y julio; fructifica entre julio y agosto.

Ecología y Biogeografía

Chaenorhinum serpentinum crece exclusivamente en comunidades rupícolas, entre grandes bloques de roca, en amplias grietas terrosas y bases de cantiles sobre sustratos formados a partir de rocas ultrabásicas (peritoditas, serpentinas), ocupando preferentemente una exposición norte y noroeste. Bioclimáticamente ocupa los piso meso y supramediterráneo húmedo.

Crece en compañía de *Armeria colorata* Pau, *Silene fernandezii* Jeanm., *Alyssum serpyllifolium* subsp. *malacitanum* Rivas Goday, *Cerastium gibraltarium* Boiss., *Linaria aeruginea* (Gouan) Cav. subsp. *aeruginea* y *Herniaria baetica* Boiss. & Reut.; caracterizando las comunidades de *Armeria colorata* (Cabezudo et al., 1998). Ésta constituye la vegetación serpentínicola

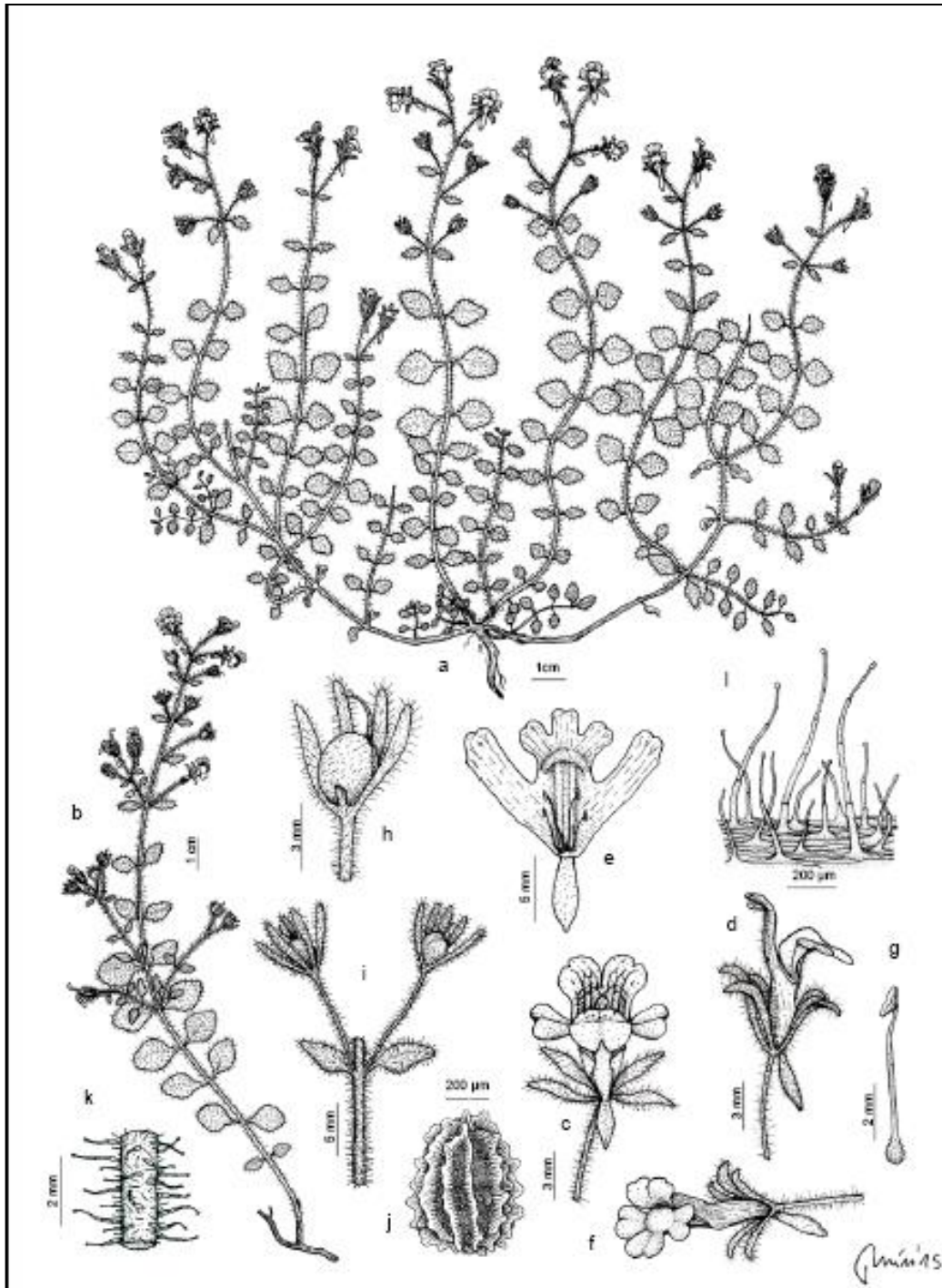


Figura 3. *Chaenorhinum serpyllifolium* (España, Málaga): (a) hábito (España, Málaga, Estepona, Los Reales, VAL219304); (b) tallo fructífero (España, Málaga, San Pedro de Alcántara, VAL219305); (c) flor, vista frontal (material in vivo); (d) flor, vista lateral (material in vivo); (e) corola abierta y androceo (España, Málaga, Benahauís, VAL217024); (f) flor, vista frontal (material in vivo); (g) estambre (España, Málaga, Benahauís, VAL217024); (h) fruto España, Málaga, Benahauís, (VAL217024); (i) porción del racimo fructífero (España, Málaga, Benahauís, VAL217024); (j) semilla (VAL219305); (k) indumento del tallo (VAL217024); (l) detalle del indumento (material in vivo). Dibujado por Benjamín de Andrés Cuesta.

propia de grietas de rocas, pavimentos rocosos y terrosos dentro de los pisos meso y supramediterráneo con ombroclima húmedo, estando formada principalmente por hemicriptófitos y nanocaméfitos almohadillados, muchos de ellos endémicos (Cabezudo et al., 1998). También aparece en comunidades de *Asplenio corunnensis-Saxifragetum gemmulosae* Rivas Mart., Izco & M.J. Costa ex A. Asensi & Esteve, 1977 junto a *Saxifraga gemmulosa* Boiss., *Asplenium adiantum-nigrum* var. *corunnense* H. Christ, *Geranium purpureum* Vill., *Asplenium trichomanes* subsp. *quadrivalens* D.E. Mey., *Allium pallens* L. *Anogramma leptophylla* (L.) Link, *Cerastium gibraltarium*, *Festuca capillifolia* Dufour, *Moehringia pentandra* J. Gay y *Sedum album* L. Esta comunidad ocupa oquedades y rellanos entre grandes bloques de roca, así como amplias grietas terrosas situadas en zonas umbrosas y húmedas de los pisos mesomediterráneo superior y supramediterráneo (Cabezudo et al., 1998).

Por su parte *Chaenorhinum villosum* subsp. *villosum*, taxon también presente en la Serranía de Ronda, crece sobre sustratos calcáreos (calizas, dolomías, calcarenitas), formando parte de diversas asociaciones vegetales: *Chaenorhinum villosae-Campanuletum mollis* Rivas Goday, 1953, *Stachydetum circinnatae* Fern. Casas, 1972 y comunidades de *Saxifraga globulifera* var. *granatensis* (Boiss. & Reut.) Engl. & Irmsch., *Athamanta vayredana* (Font Quer) C. Pardo e *Hieracium baeticum* Arv.-Touv. & E. Rev. (Cabezudo et al., 1998), con unas especies acompañantes distintas de las que acompañan a *Ch. serpentinum* (Tabla 9).

Chaenorhinum serpentinum es un endemismo de la Serranía de Ronda (provincia de Málaga), cuyas poblaciones se circunscriben a Sierra Bermeja, Sierra de las Nieves y Sierra Palmitera, entre 300 y 1154 m sobre el nivel del mar. Biogeográficamente *Ch. serpentinum* se localiza en el subsector Bermejense del sector Rondeño, en la provincia Bética de la región Mediterránea (Fig. 4).

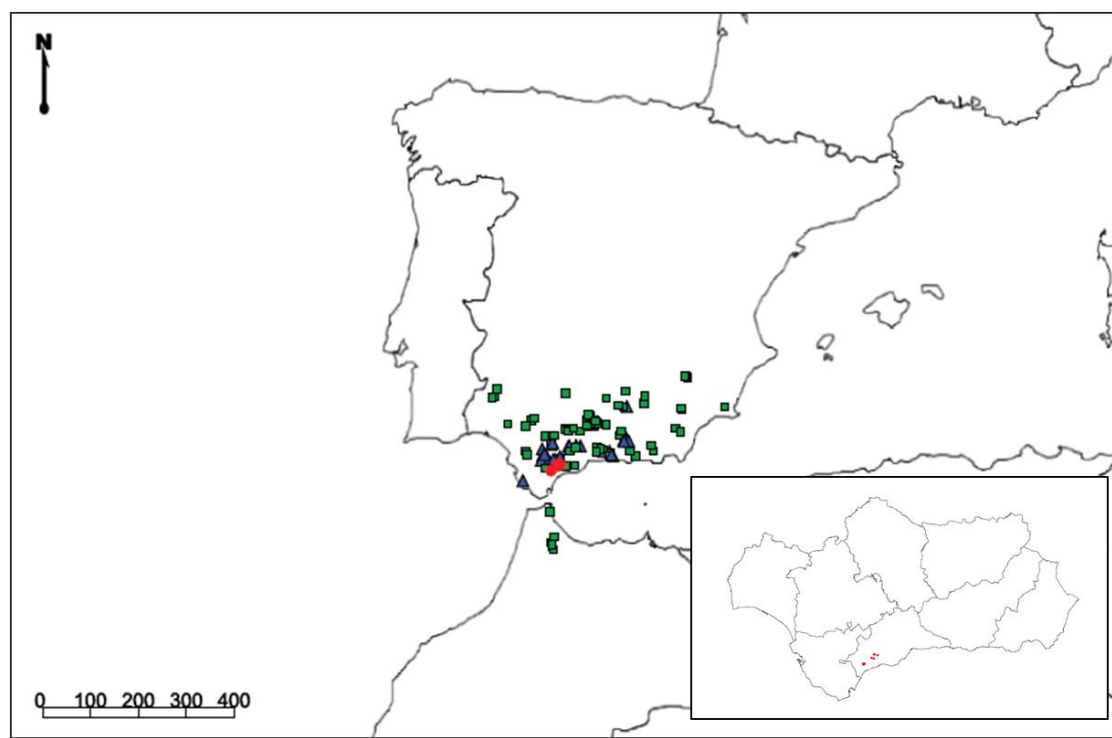


Figura 4. Mapa de distribución de las poblaciones de *Chaenorhinum serpentinum* (●), *Ch. villosum* subsp. *villosum* (▲) y *Ch. villosum* subsp. *granatense* (■).

3.3.4. Discusión

Taxonomía

Diversas filogenias recientes han probado el carácter monofilético del género *Chaenorhinum* dentro de las *Antirrhineae* (Vargas et al., 2004; Fernández-Mazuecos et al., 2013). En los últimos años han sido descritas tres especies, dos orientales, endémicas del centro de Turquía: *Chaenorhinum semispeluncarum* H. Yıldırım, Kit Tan, S.Şenol & A. Pirhan y *Ch. yildirimlii* Kit Tan, H. Yıldırım, S. Şenol & A. Pirhan (Yıldırım et al., 2010); y una occidental, endémica del sudeste de la Península Ibérica: *Ch. gamezii* Güemes, F. Marchal, E. Carrió & Blasco (Güemes et al., 2014), lo que ha situado en 28 el número de especies admitidas en el género, convirtiéndolo en uno de los mayores de la tribu. *Ch. serpentinum*, como todas las especies de ibéricas (excepto *Ch. minus*) pertenece a la Sect. *Chaenorhinum* caracterizada por las flores con lóbulos hendidos; las cápsulas con lóculos desiguales, coriáceos, de pared lisa, con dehiscencia temprana, aún durante la floración de la planta; y las semillas con más de cinco crestas, más o menos anastomosadas (Sutton, 1988).

La nueva especie aumenta el número de táxones del género *Chaenorhinum*, principalmente endemismos ibéricos, vinculados a sustratos especiales, a la vez que las serpentinas se añaden como sustrato particular para el género. La especiación edáfica ya existía en *Chaenorhinum*, pero sólo era conocida sobre yesos (*Ch. exile* (Coss. & Kralik) Lange, *Ch. grandiflorum* (Coss.) Willk. subsp. *grandiflorum*, *Ch. grandiflorum* subsp. *carthaginense* (Pau) Benedí, *Ch. reyesii* (C. Vicioso & Pau) Benedí y *Ch. gamezii* Güemes, F. Marchal, E. Carrió & Blasco (Marchal & Lendínez, 2011; Pérez-García et al., 2011; Güemes et al., 2014); y sobre dolomías (*Ch. macropodum* (Boiss. & Reut.) Lange subsp. *macropodum*, *Ch. macropodum* subsp. *degenii* (Hervier) R. Fern., *Ch. minus* (L.) Lange y *Ch. raveyi* (Boiss.) Pau (Mota et al., 2008). Esta restricción edáfica ha generado una distribución en islas y propiciado el aislamiento reproductivo y la diferenciación de las poblaciones y se ve como un origen de la especiación (Rajakaruna, 2004). La relación morfológica de *Ch. serpentinum* hay que buscarla en *Ch. villosum*, especie que ocupa las formaciones rocosas de naturaleza caliza en la serranía de Ronda (Cabezudo et al., 1998). La nueva especie ha sido, sin duda, incluida en aquella tanto en los inventarios como en los catálogos florísticos de las formaciones ultrabásicas. Al menos así lo evidencian las determinaciones que hemos podido encontrar en los herbarios. Sin embargo, presentan notables diferencias morfológicas y micromorfológicas (Tabla 1) que nos han hecho proponerla como especie independiente.

Nuestro trabajo también ha servido para revisar la existencia de dos táxones infraespecíficos en *Chaenorhinum villosum* y que estén suficientemente diferenciados como para realizar un reconocimiento inequívoco en la de todos, o al menos, en la mayoría de los casos. La caracterización morfológica del grupo de *Ch. villosum* está bien definida por el denso indumento que cubre la planta entera y que sólo es comparable en el género al presentado por *Ch. tenellum* (Cav.) Lange, especie localizada en el interior de la provincia de Valencia, con marcada diferencias morfológicas (Benedí & Güemes, 2009a). Sin embargo, *Ch. villosum* es una especie variable, con amplia diversidad morfológica y cierta extensión territorial, y su delimitación infraespecífica es menos evidente y ha sufrido diversas propuestas en los últimos años. Lange (1870) reconoce tres subespecies; Fernandes (1971, 1972) las reunió en una

especie variable pero sin divisiones infragenéricas, criterio que comparte Sutton (1988). Sin embargo, los autores andaluces reivindicaron la diferenciación de dos subespecies, con individuos difíciles de asignar en las zonas de contacto (Valdés, 1987). Este mismo criterio es el que ha prevalecido en las revisiones de Flora Ibérica (Benedí & Güemes, 2009a) y Flora de Andalucía Oriental (Benedí & Güemes, 2009b).

El indumento ha permitido diferenciar especies en otros grupos de *Antirrhineae*. Los tricomas de las hojas y tallos resultaron nuevos caracteres diferenciales para la taxonomía de las especies europeas de *Antirrhinum* L. (Doaigey & Harkiss, 1991); la densidad del indumento y, el tipo y estructura de los tricomas, fueron útiles en la diferenciación del grupo de *Linaria verticillata* Boiss. (Sáez & Crespo, 2005) y de *Linaria incarnata* (Vent.) Spreng. (Vigalondo et al., 2015). En el género *Chaenorhinum*, Montserrat & Montserrat (1986), describieron *Ch. organifolium* subsp. *cotiellae* P. Monts. & G. Monts. y lo separaron de las otras subespecies de *Ch. organifolium* por el tipo de indumento y el hábito glerícola. Por su parte, Loidi & Galán de Mera (1988) confirmaron la separación entre *Ch. segoviense* (Reut. ex Rouy) Rouy y *Ch. organifolium* (L.) Kostel. por las características de los tricomas y del indumento. Además, pudieron proponer la diferenciación de dos táxones en aquella especie, en gran medida basadas en estas características micromorfológicas. También le sirvieron a Benedí (1991) en su estudio taxonómico del agregado de *Ch. rubrifolium* (Robill. & Castagne ex DC.) Fourr.. Y, más recientemente, a Güemes et al. (2014) para proponer una nueva especie para el género: *Ch. gamezii*.

El indumento en *Ch. villosum* no ha sido estudiado anteriormente con detalle, aunque sí ha sido incluido habitualmente en la descripción de los táxones, pero de modo muy general. En la subespecie *villosum* se daba con un indumento densamente pubescente, blanquecino, formado por pelos glandulíferos cortos, bicelulares o tricelulares y pelos tectores largos, pluricelulares; mientras que la subespecie *granatense* se describía con un indumento densamente glandular-pubescente, amarillento, formado por pelos glandulíferos largos, pluricelulares, y pelos tectores cortos, bicelulares o tricelulares, de pared lisa en todos los casos (Losa, 1964; Valdés, 1986; Benedí & Güemes, 2009a, 2009b). El

resultado de nuestras observaciones indica que el indumento de las subespecies de *Ch. villosum* es heterótrico y variable, pero que presenta unas características bien definidas que permiten identificar a los tres táxones admitidos en este estudio. Los tipos de tricoma presentes en cada taxon son los mismos, pero el patrón de distribución es característico de cada uno de ellos (Tabla 2). En la subespecie típica, el indumento está compuesto principalmente por pelos tectores, blancos, de pared escábrida, largos, patentes y pluricelulares; y por pelos glandulíferos, también blancos, de pared escábrida, más cortos que los tectores, patentes y pluricelulares. La subespecie *granatense*, tiene un indumento formado mayoritariamente por pelos glandulares, amarillentos, largos, patentes, pluricelulares y de pared escábrida aunque también se aprecian pelos tectores, más cortos que los anteriores, retrorsos, bi- o tricelulares y de pared escábrida, no lisa. Ambas subespecies poseen el mismo tipo de tricomas, sin embargo, la presencia de pelos tectores sobre todos los órganos en *Ch. villosum* subsp. *villosum* y la presencia de éstos únicamente en la corola y tallo de *Ch. villosum* subsp. *granatense*, hacen que el indumento sea un carácter claramente diferenciador entre ambas subespecies. Las diferencias en el indumento son mayores entre *Ch. villosum* y *Ch. serpentinum*. En general, *Ch. serpentinum* tiene un indumento más parecido en tipos de tricoma y distribución al de *Ch. villosum* subsp. *granatense*, aunque en esa especie, no es amarillento y los tricomas glandulíferos parecen más finos hacia el extremo de la glándula y más largos (Tabla 3). Más diferencias presenta con las características de la subespecie típica, puesto que faltan completamente los pelos tectores en el cáliz, las brácteas y las hojas. Sí aparecen en el tallo, pero son más cortos que los tricomas glandulíferos.

El estudio de las semillas ha sido útil en la diferenciación de especies de las familias Plantaginaceae y Scrophulariaceae (Sutton, 1988; Juan et al., 1994; 1997a, 1997b; 2000), incluso en el estudio de otros grupos (Mattana et al., 2010; Bachetta et al., 2011). Aunque existen pocos estudios del género *Chaenorhinum*, (a veces es considerado en trabajos más amplios de la tribu *Antirrhineae*) también se ha utilizado la morfología de las semillas para diferenciar entre especies, ya que en este grupo, las cápsulas y semillas son

de gran valor taxonómico (Juan et al., 1997b). Sutton (1988) indica que las semillas en *Antirrhineae* tienen importancia en la delimitación de los géneros, de muchas secciones y, en el caso del género *Chaenorhinum*, de los táxones infraespecíficos. Las semillas de las subespecies de *Ch. villosum* se han incluido en las descripciones generales de Valdés (1987), Juan et al. (1997b) y Benedí & Güemes (2009a, 2009b). En general, se describen brevemente y se establecen diferencias entre ellas, donde las semillas de la subespecie típica se caracterizan por ser más grandes y, en general, más largas y anchas que las de la subespecie *granatense*. Nuestros resultados coinciden fundamentalmente con los aportados por estos trabajos. Sin embargo, estadísticamente no hemos encontrado caracteres cuantitativos que aporten diferencias significativas para poder distinguir las semillas de ambas subespecies (Fig. 4; Tabla 5 y 6). Sí hemos apreciado diferencias cualitativas referentes a su ornamentación. La subespecie típica tiene semillas con crestas de ápice irregular, no papiladas; mientras que la subespecie *granatense* presenta semillas con crestas papiladas de ápice regular (Fig. 2, E-H). Por su parte las semillas de *Ch. serpentinum* son marcadamente distintas de las de *Ch. villosum*. Son significativamente más grandes, con crestas muy altas de ápice muy irregular y papilas intersticiales siempre cónicas (Tabla 5), lo que nos permite distinguir las con gran claridad (Tabla 6; Fig. 2 y 4).

En cuanto a los caracteres macromorfológicos de *Ch. villosum*, hemos observado las mismas diferencias entre las subespecies que ya fueron indicadas por Valdés (1986) y que se repiten desde entonces en las floras. Por su parte, *Ch. serpentinum* es morfológicamente más parecido a *Ch. villosum* subsp. *villosum*. Las diferencias entre los tres táxones se apotan tanto en variables cuantitativas como en cualitativas. Estas diferencias se aprecian en el tamaño, la forma y base de las hojas (ovadas a suborbiculares con la base truncada en *Ch. villosum* subsp. *villosum* y *Ch. serpentinum*, y de oblanceoladas a elípticas con la base atenuada *Ch. villosum* subsp. *granatense*); el tamaño de las brácteas (mayores en *Ch. villosum* subsp. *granatense*); el tamaño y forma de los sépalos (lineares en *Ch. villosum* subsp. *villosum*, oblanceolados en *Ch. serpentinum* y ovados/elípticos en *Ch. villosum* subsp. *granatense*); y el tamaño de la corola y el espolón (mayor en el *Ch.*

serpentinum). Es también destacable la presencia de tallos estoloníferos en esta última especie. Tallos que no hemos podido observar en ningún caso en *Ch. villosum* y que son excepcionales en el género *Chaenorhinum*, en particular, y las *Antirrhineae*, en general (Sutton, 1988). Los tallos estoloníferos fueron encontrados por Mateu-Andrés (1998) en *Ch. tenellum* en lo que supuso el primer estudio de estas estructuras en el género. También podrían interpretarse así los tallos estériles de *Ch. glareosum* Boiss. y *Ch. origanifolium* subsp. *cotiellae*, ambas especies propias de gleras y terrenos pedregosos sueltos, un ambiente parecido al hábitat de *Ch. serpentinum*.

Si observamos los resultados gráficos de los análisis estadísticos, podemos apreciar cómo los tres táxones quedan separados, aunque no en igual medida (Figs. 4 y 5). Por eso, en nuestra opinión, *Ch. serpentinum* debe separarse como especie independiente de *Ch. villosum* y, en esta especie, reconocer las dos subespecies tradicionales. Nuestra propuesta taxonómica, reconoce *Ch. serpentinum* como un taxon separado de *Ch. villosum*, y lo describimos como nueva especie debido a las diferencias existentes en el indumento entre *Ch. serpentinum* y *Ch. villosum* subsp. *villosum* (Tabla 2); las diferencias macromorfológicas entre *Ch. serpentinum* y *Ch. villosum* subsp. *granatense* (Fig. 5) y las diferencias seminales con las dos subespecies (Fig. 4).

Conservación.

Las serpentinas son ecosistemas singulares y gran interés biológico. Muchos de los serpentinófitos del sur de la Península Ibérica, y las formaciones vegetales en las que viven están incluidas en la Directiva Hábitats 92/43EU. Algunos de los afloramientos están protegidos a diferentes niveles y por diversas figuras de protección: LIC, ZEC, Paraje Natural, Reserva de la Biosfera y hay una solicitud de Parque Nacional para Sierra Bermeja (Pérez-Latorre et al., 2013). Además, estos afloramientos de serpentinas están considerados como “hot-spots” para la diversidad de la flora mediterránea (Médail & Diadema, 2009) y como áreas importantes para la flora amenazada de España (Bañares et al., 2003).

En la actualidad sólo se conocen 9 localidades de *Chaenorhinum serpentinum* (entendiendo por localidad la que está a una distancia lineal superior a 1 km de

la más próxima, de acuerdo con el criterio de Bañares et al., 2003). Presenta un área de ocupación (en términos IUCN, 2001) de 9 km²; y una extensión de presencia de 84 km². Estos datos nos llevarían a considerar la posibilidad de que la especie estuviera en estado crítico (CR) por los criterios B1 (Extensión de presencia estimada menor a 100 km²) y B2 (Área de ocupación estimada menor a 10 km²). Sin embargo, la falta de un censo detallado, de la evaluación de las amenazas o de las tendencias demográficas poblacionales, nos impide la asignación de subcriterios, los cuáles son obligados para atribuir una categoría de amenaza en términos de IUCN (2001).

En nuestra opinión, *Ch. serpentinum* no se encuentran en un territorio con graves amenazas de origen antrópico, puesto que el efecto litológico limitante ha ejercido una gran influencia sobre los usos del territorio siendo un obstáculo para la agricultura, la ganadería y los cultivos forestales (Pérez-Latorre et al., 2013). Sin embargo, el contacto geográfico con la Costa del Sol, con urbanismo descontrolado y masificación, y la fragmentación de las poblaciones puede suponer una amenaza a corto plazo. Además, el hecho de ser un endemismo de distribución restringida ya supone cierta vulnerabilidad a la extinción, especialmente cuando las poblaciones cuentan con pocos individuos y están bastante aisladas (Gavira, 2009). Por ello, sugerimos algunas recomendaciones para poder evaluar a corto plazo la situación de amenaza de la especie. Recomendamos la búsqueda de nuevas poblaciones, el censo y seguimiento de las conocidas actualmente y, como medida preventiva, la observación de las poblaciones para descartar fluctuaciones extremas en el número de individuos que conforman sus poblaciones. También pueden ser útiles las clásicas medidas de conservación *ex situ* en bancos de germoplasma, con el estudio asociado del comportamiento de las semillas y el desarrollo de un protocolo de germinación.

3.3.5. Clave para la determinación de las especies mediterráneo-occidentales de *Chaenorhinum*, con especial atención al grupo de *Ch. villosum*-*Ch. serpentinum*. Elaborada a partir de la de Sutton (1988) y Benedí & Güemes (2009a).

1. Hierbas anuales; hojas heteromorfas, las basales más anchas que las caulinares, agrupadas formando una roseta basal..... *Ch. rubrifolium*, *Ch. raveyi*, *Ch. reyesii*, *Ch. formenterae*, *Ch. grandiflorum* o *Ch. exile*.
- 1'. Hierbas anuales o perennes; hojas más o menos homomorfas, las basales más o menos similares a las caulinares, dispersas a lo largo del tallo, sin formar un roseta basal..... 2
2. Hierbas anuales..... *Ch. minus*, *Ch. serpyllifolium* o *Ch. robustum*
- 2'. Hierbas perennes.....3
3. Tallos y hojas glabras, glabrescentes, al menos en la base, o cubiertas de tricomas tectores cortos (hasta de 0,3 mm), sin tricomas glandulíferos evidentes..... *Ch. origanifolium*, *Ch. crassifolium*, *Ch. segoviense*, *Ch. flexuosum*, *Ch. glareosum* o *Ch. macropodum*
- 3'. Tallos y hojas densamente pubescentes o glandular-pubescentes en toda su superficie, con tricomas de, al menos, 0,5 mm.....4
4. Flores blancas; lóbulos de la corola enteros; espolón cónico..... *Ch. tenellum*
- 4'. Flores de amarillo pálido a azul-violeta; lóbulos de la corola hendidos; espolón fusiforme..... 5
5. Indumento densamente pubescente, con pelos glandulares dispersos, más cortos que los tectores, en hojas, brácteas y cáliz..... *Ch. villosum* subsp. *villosum*
- 5'. Indumento densamente glandular, formado sólo por pelos glandulares, en hojas, brácteas y cáliz..... 6
6. Tallos estériles estoloníferos; hojas de ovadas a suborbiculares, truncadas en la base; lóbulos del cáliz estrechos, de lineares a oblanceolados; semillas con crestas irregularmente dentadas..... *Ch. serpentinum*
- 6'. Tallos estériles no estoloníferos; hojas de oblanceoladas a elípticas, atenuadas en la base; lóbulos del cáliz de ovados a elípticos; semillas con crestas enteras..... *Ch. villosum* subsp. *granatense*

	<i>Ch. villosum</i> <i>subsp. villosum</i>	<i>Ch. villosum subsp.</i> <i>granantense</i>	<i>Ch. serpentinum</i>
Hábito	Perenne	Perenne	Perenne
Tallo, disposición	Procumbentes, ascendentes o colgantes	Procumbentes, ascendentes o colgantes	Procumbentes, colgantes. Estoloníferos
Tallo, indumento	Densamente pubescente	Densamente glandular-pubescente	Densamente glandular- pubescente
Hojas, forma	Ovadas a suborbiculares	Oblanceoladas a elípticas	Ovadas a suborbiculares
Hojas, base	Truncadas	Atenuadas	Truncadas
Hojas, longitud	6,49±1,49 (3,2-11)	11,24±2,67 (5,92-17,28)	9,57±4,52 (4-28)
Hojas, anchura	3,63±1,09 (1,6-7)	5,66±1,76 (2,56-9,92)	6,26±2,06 (2,7-13)
Hojas, longitud del pecíolo	1,58±0,51 (0,16-3)	1,72±0,88 (0,48-4,8)	3,21±1,97 (1,12-9)
Brácteas, longitud	5,18±1,54 (3,2-11,4)	8,26±1,75 (4,32-12,96)	6,65±1,46 (4-10,72)
Brácteas, anchura	1,83±0,71 (0,16-4)	3,40±1,05 (1,92-7,36)	2,79±1,03 (0,8-7,04)
Pedicelo, forma	Ligeramente curvado	Recto o curvado	Recto
Pedicelo, longitud	7,40±2,52 (3,52-14,72)	6,70±2,67 (3,2-16)	8,44±3,15 (4-19)
Cáliz, indumento	Pubescente	Glandular-pubescente	Glandular-pubescente
Cáliz, forma de los lóbulos	Lineares a estrechamente oblanceolados	Ovados a elípticos	Lineares a oblanceolados
Cáliz, posición de los lóbulos	Erectos o aplicados sobre la cápsula	Erectos o aplicados sobre la cápsula	Aplicados sobre la cápsula
Cáliz, longitud del lóbulo adaxial	5,81±0,94 (4-8)	7,22±0,89 (5,6-9,6)	7,24±0,98 (5,9-10)
Cáliz, anchura del lóbulo adaxial	1,07±0,27 (0,64-1,76)	2,16±0,47 (1,12-3,36)	1,14±0,22 (0,8-1,6)

Cáliz, longitud de los lóbulos laterales	4,89±0,88 (2,88-7,2)	6,29±0,90 (4,48-8,8)	6,28±1,03 (3,84-9)
Cáliz, anchura de los lóbulos laterales	0,75±0,21 (0,32-1,28)	1,48±0,35 (0,8-2,4)	0,79±0,22 (0,32-1,28)
Corola, longitud	9,51±1,61 (5,12-12,8)	9,73±1,01 (7,36-12)	11,04±1,51 (7-15)
Corola, longitud del tubo	5,22±0,99 (2,08-8,8)	5,36±0,61 (4-7,2)	5,68±0,84 (3-7,68)
Corola, anchura del tubo	3,82±0,93 (1,12-6,4)	3,89±0,54 (2,72-4,96)	3,96±0,61 (2-5,6)
Corola, forma del espolón	Fusiforme, obtuso, recto	Fusiforme, obtuso, recto	Fusiforme, de subagudo a obtuso, recto
Corola, longitud del espolón	2,62±0,60 (1,28-4,16)	2,70±0,45 (1,76-4)	4,66±0,60 (3-5,6)
Cápsula	2,5±0,15×2,13±0,24 (2,2-2,7×1,6-2,6)	3,43±0,38×3,22±0,4 (2,4-4,5×2,4-4,7)	3,55±0,45×2,77±0,44 (2,4-4,3×1,9-3,5)

Tabla 1. Caracteres morfológicos estudiados de *Chaenorhinum serpentinum*, *Ch. villosum* subsp. *villosum* y *Ch. villosum* subsp. *granatense*. Los datos en negrita son las variables cuantitativas consideradas en el Análisis Discriminante. Se presenta la media, la desviación típica y el rango de cada valor. Todos los valores métricos se expresan en mm.

	Órgano	Tricomas eglandulares	Pluricelular glándula globular	Pluricelular glándula elipsoidal	Unicelular elipsoidal	glándula
<i>Ch. villosum</i> subsp. <i>villosum</i>	Tallo inferior	xxx	xxx	-		•
	Tallo superior	xxx	xxx	-		•
	Hojas inferiores	xxx	xxx	-		•
	Hojas superiores	xxx	xxx	-		•
	Brácteas	xxx	xxx	-		•
	Cáliz	xxx	xx	-		•
	Corola	xxx	-	xxx		-
<i>Ch. villosum</i> subsp. <i>granatense</i>	Tallo inferior	xx	xxx	-		•
	Tallo superior	-	xxx	-		•
	Hojas inferiores	-	xxx	-		•
	Hojas superiores	-	xxx	-		•
	Brácteas	-	xxx	-		•
	Cáliz	-	xxx	-		•
	Corola	xxx	-	xxx		-
<i>Ch. serpentinum</i>	Tallo inferior	xx	xxx	-		•
	Tallo superior	-	xxx	-		•
	Hojas inferiores	-	xxx	-		•
	Hojas superiores	-	xxx	-		•
	Brácteas	-	xxx	-		•
	Cáliz	-	xxx	-		•
	Corola	xxx	-	xxx		-

Tabla 2. Presencia, ausencia y abundancia relativa de los diferentes tipos de tricoma encontrados en *Chaenorhinum serpentinum*, *Ch. villosum* subsp. *villosum* y *Ch. villosum* subsp. *granatense*. Presencia relativa: (-) ausente; (•) ocasional; (x) escasa; (xx) media; (xxx) abundante.

Órgano	Tipo de tricoma	<i>Ch. villosum</i> subsp. <i>villosum</i>	<i>Ch. villosum</i> subsp. <i>granatense</i>	<i>Ch. serpentinum</i>
Tallos	Eglandular	517,65±283,27×13,82±5,52 (90-1100×7-30)	196,66±123,51×10,24±2,33 (80-750×7-30)	291,57±72,12×13,42±5,09 (115-550×10-30)
	Pluricelular glándula globular	172,43±70,65×10,64±2,50 (58-450×7-20)	494,87±226,06×20,09±7,61 (110-1100×10-50)	617,52±304,36×26,99±9,46 (210-1500×10-50)
Hoja	Eglandular	725,99±227,21×19,37±6,97 (100-1200×10-30)	-	-
	Pluricelular glándula globular	230,57±167,04×12,46±4,90 (56-950×6-40)	576,25±285,09×25,42±9,25 (95-1501×6-50)	757,36±288,75×33,91±8,93 (220-1715×20-54)
Bráctea	Eglandular	650,76±207,57×18,06±7,01 (200-1150×10-32)	-	-
	Pluricelular glándula globular	204,61±85,37×12,03±4,35 (53-460×7-30)	438,49±184,34×23,84±8,85 (100-950×10-50)	615,73±223,97×31,11±8,50 (231-1100×15-60)
Cáliz	Eglandular	550,99±227,99×15,16±6,16 (109-1250×9-40)	-	-
	Pluricelular glándula globular	296,07±153,79×14,16±5,57 (63-900×7-30)	483,89±205,08×20,32±8,39 (100-1064×10-40)	635,28±274,05×27,94±8,51 (100-1325×10-50)
Corola	Eglandular	238,08±107,74×10,42±2,13 (100-750×8-20)	238,04±98,52×11,34±3,01 89-530×8-20	308,80±122,75×12,60±4,43 (98-690×9-30)
	Pluricelular glándula elipsoidal	190,74±56,49×10,72±2,68 (100-391×5-23)	262,83±118,×13,33±6,05 (110-700×9-40)	314,75±108,27×12,77±4,19 (110-600×10-25)

Tabla 3. Medidas de los tricomas de *Chaenorhinum serpentinum*, *Ch. villosum* subsp. *villosum* y *Ch. villosum* subsp. *granatense* en los distintos órganos. De cada carácter se aporta media, desviación típica y valores máximo y mínimo. Todos los valores han sido incluidos en el Análisis Discriminante. Los caracteres métricos se expresan en μm .

Semillas	<i>Ch. villosum</i> subsp. <i>villosum</i>	<i>Ch. villosum</i> subsp. <i>granatense</i>	<i>Ch. serpentinum</i>
Forma	Oblongoideas a oblongoideas	Elipsoideas a oblongoideas	Ovoideas a oblongoideas
Longitud (mm)	0,49±0,04 (0,38-0,68)	0,46±0,04 (0,38-0,58)	0,68±0,08 (0,54-0,88)
Anchura (mm)	0,28±0,02 (0,22-0,41)	0,27±0,03 (0,20-0,36)	0,47±0,06 (0,40-0,72)
Crestas, número	9-13	9-13	11-14
Crestas, forma	Poco denticuladas, sinuosas, convergentes, continuas, a veces discontinuas	No denticuladas, sinuosas, convergentes, continuas o discontinuas	Muy denticuladas, generalmente ± rectas, convergentes, continuas o discontinuas
Crestas, intersticios (µm)	67,00±21,95 (25,40-128,21)	59,63±15,92 (37,44-112,77)	72,19±21,86 (29,92-120,72)
Crestas, altura mínima (µm)	25,41±9,19 (10,29-46,37)	22,25±3,81 (14,39-30,57)	42,93±13,25 (19,67-74,10)
Crestas, altura máxima (µm)	34,44±13,29 (13,74-68,14)	28,77±4,43 (20,36-40,02)	84,21±16,11 (57,02-125,78)
Crestas, anchura mínima (µm)	14,78±4,93 (6,99-24,26)	14,73±3,88 (7,44-23,60)	12,54±2,51 (8,05-18,15)
Crestas, anchura máxima (µm)	18,68±6,36 (9,36-31,57)	18,73±4,51 (9,67-28,75)	15,14±2,97 (9,43-22,80)
Papilas, forma	Redondeadas a cónico-obtusas	Redondeadas a cónico-obtusas	Cónicas a cónico-obtusas
Papilas, altura (µm)	11,34±2,32 (5,53-17,14)	10,31±2,26 (6,14-15,50)	10,89±1,53 (8,51-14,28)
Papilas, anchura (µm)	11,94±2,08 (7,06-16,31)	11,67±2,85 (7,17-19,15)	9,67±1,42 (6,13-12,71)

Tabla 4. Caracteres de las semillas de *Chaenorhinum serpentinum*, *Ch. villosum* subsp. *villosum* y *Ch. villosum* subsp. *granatense*. De los caracteres cuantitativos se aportan media, desviación típica y valores máximo y mínimo. En negrita las variables incluidas en el Análisis Discriminante.

Semilla	Función	
	1	2
Longitud total	,336	,833
Anchura total	,985	-,284
Crestas, altura mínima	,347	-,106
Crestas, altura máxima	,198	-,320
Crestas, anchura máxima	-,555	-,336
Papilas, altura	,067	,869
Papilas, anchura	-,636	-,159

Tabla 5. Correlación del tamaño absoluto de las variables discriminantes con las funciones canónicas discriminantes del Análisis Discriminante de las semillas. En negrita las variables con mayor coeficiente para cada función.

Taxon	Grupo de pertenencia pronosticado			Total
	villosum	granatense	serpentinum	
Original Recuento villosum	45	15	0	60
granatense	4	56	0	60
serpentinum	0	0	60	60
% villosum	75,0	25,0	,0	100,0
granatense	6,7	93,3	,0	100,0
serpentinum	,0	,0	100,0	100,0

Tabla 6. Matriz de clasificación del Análisis Discriminante mostrando el número de especímenes de *Chaenorhinum serpentinum*, *Ch. villosum* subsp. *villosum* y *Ch. villosum* subsp. *granatense* asignados a cada grupo. Clasificados correctamente el 89,4% de los casos agrupados originales.

	Función	
	1	2
Semilla, longitud	,005	,358
Semilla, anchura	,627	,259
Hojas, longitud	,133	-,179
Brácteas, longitud	,014	-,285
Flor, longitud del espolón	,553	,378
Cáliz, anchura del lóbulo adaxial	-,189	-,518
Sépalos laterales, longitud	,288	-,012
Cáliz, anchura de los lóbulos laterales	,010	-,234
Tallo, grosor de los pelos tectores	,124	,186
Brácteas, longitud de los pelos tectores	-,245	,275
Brácteas, grosor de los pelos tectores	-,167	,240
Cáliz, grosor de los pelos tectores	-,521	,389
Tallo, longitud de los pelos glandulíferos	,312	-,025
Tallo, grosor de los pelos glandulíferos	,292	-,031

Tabla 7. Correlación del tamaño absoluto de las variables discriminantes con las funciones canónicas discriminantes del Análisis Discriminante de los caracteres morfológicos, de los de tricomas y de las semillas. En negrita las variables con mayores coeficientes para cada función.

Taxon			Grupo de pertenencia pronosticado			Total
			villosum	granatense	serpentinum	
Original	Recuento	villosum	100	0	0	100
		granatense	0	100	0	100
		serpentinum	0	0	75	75
%		villosum	100	,0	,0	100
		granatense	,0	100	,0	100
		serpentinum	,0	,0	100	100

Tabla 8. Matriz de clasificación del Análisis Discriminante mostrando el número de especímenes de *Chaenorhinum serpentinum*, *Ch. villosum* subsp. *villosum* y *Ch. villosum* subsp. *granatense* asignados a cada grupo. Clasificados correctamente el 100% de los casos agrupados originales.

Taxón	Comunidad de <i>Armeria colorata</i>	<i>Asplenio-Saxifragetum gemmalesae</i>	<i>Chaenorhinum villosae- Campanuletum mollis</i>	Comunidad de <i>Saxifraga globulifera</i> var. <i>granatensis</i>	Comunidad de <i>Athamanta vayredana</i>	Comunidad de <i>Hieracium baeticum</i>	<i>Stachydetum circinnatae</i>
<i>Chaenorhinum serpentinum</i>	X	X					
<i>Chaenorhinum villosum</i> subsp. <i>villosum</i>			X	X	X	X	
<i>Armeria colorata</i>	X						
<i>Alyssum serpyllifolium</i>	X						
<i>Centaurea haenseleri</i>	X						
<i>Silene fernandezii</i>	X						
<i>Linaria aeruginea</i> subsp. <i>aeruginea</i>	X						
<i>Cerastium gibraltarium</i>	X	X		X			
<i>Saxifraga gemmulosa</i>		X					
<i>Asplenium adiantum-nigrum</i> var. <i>corunnense</i>		X					
<i>Asplenium trichomanes</i> subsp. <i>quadrivalens</i>		X					
<i>Geranium purpureum</i>		X					
<i>Campanula mollis</i>			X		X		X
<i>Putoria calabrica</i>			X				X
<i>Sedum dasyphyllum</i>			X				
<i>Athamanta vayredana</i>					X		
<i>Rhamnus myrtifolius</i>					X		
<i>Centaurea clementei</i>					X		
<i>Saxifraga globulifera</i> var. <i>granatensis</i>				X			

<i>Silene andryalifolia</i>				X			
<i>Asplenium ceterach</i>			X	X			
<i>Hieracium baeticum</i>						X	
<i>Jasione foliosa</i>						X	
<i>Galium baeticum</i>						X	
<i>Stachys circinata</i>							X
<i>Antirrhinum tortuosum</i>							X

Tabla 9. Táxones característicos de las distintas comunidades vegetales rondeñas donde se encuentra *Chaenorhinum serpentinum* o *Ch. villosum* subsp. *villosum*. Elaboración propia a partir de Cabezudo et al. (1998).

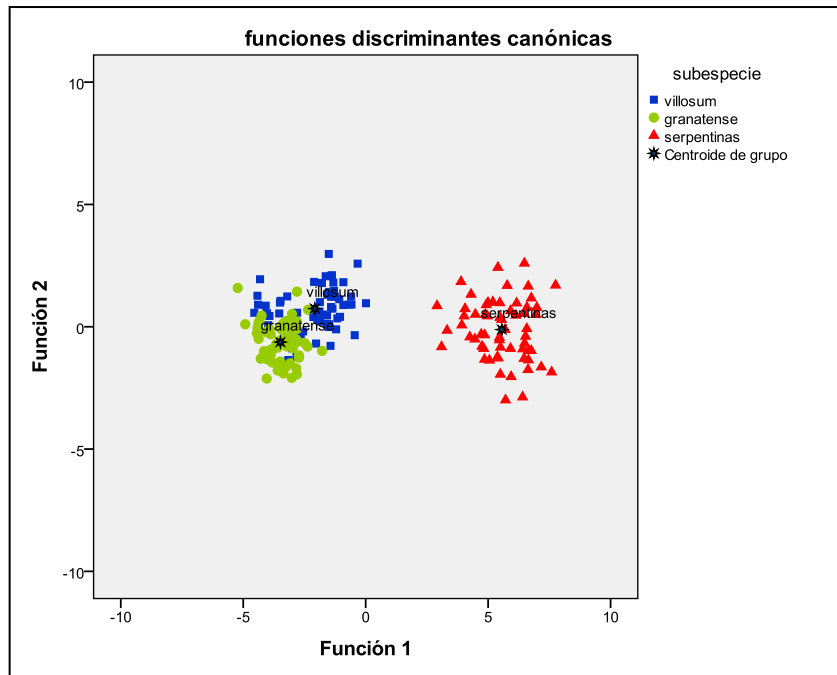


Figura 5. Funciones discriminantes canónicas del Análisis Discriminante de las semillas de *Chaenorhinum serpentinum*, *Ch. villosum* subsp. *villosum* y *Ch. villosum* subsp. *granatense*.

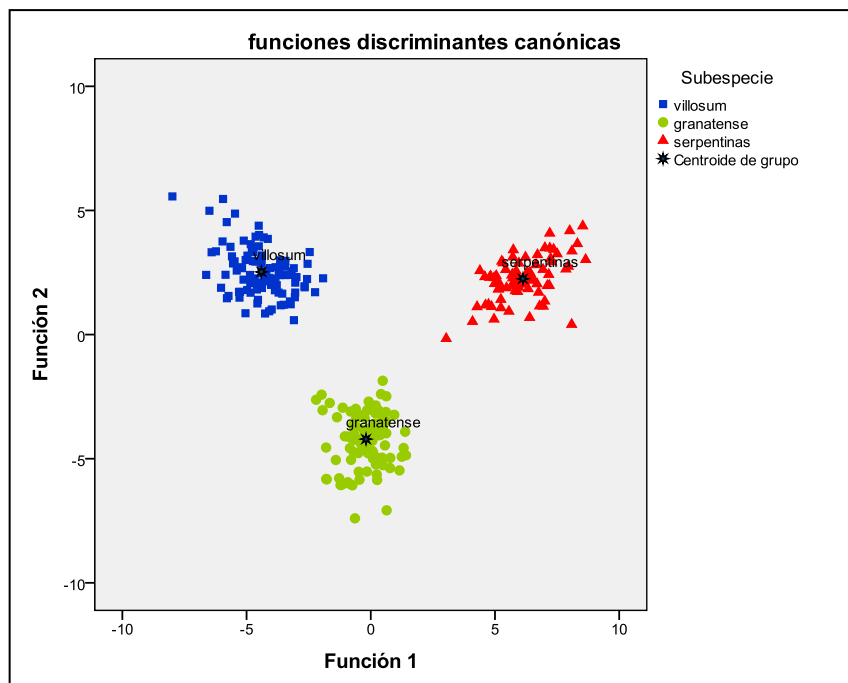
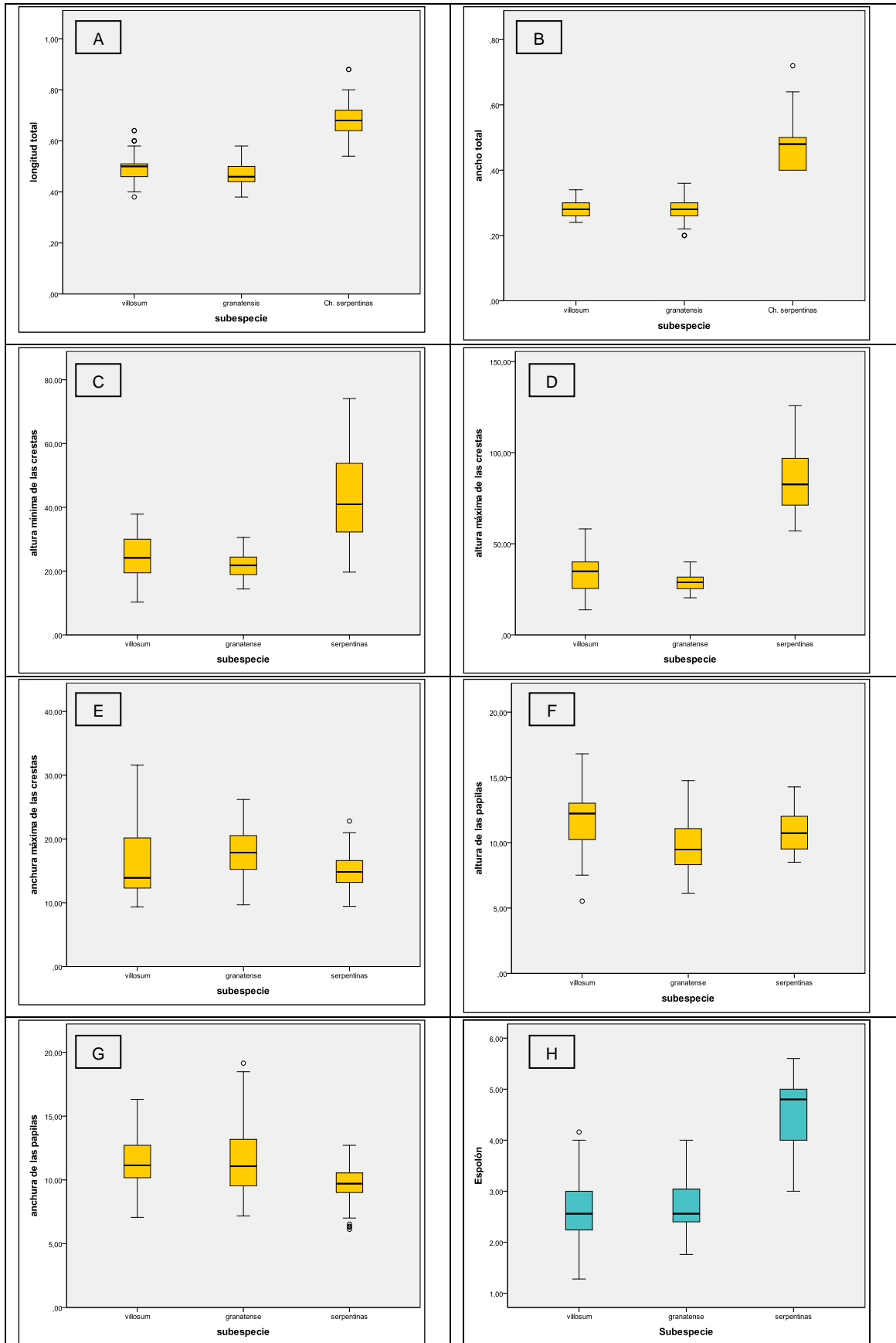


Figura 6. Funciones discriminantes canónicas del Análisis Discriminante de los caracteres morfológicos, de las semillas y de los tricomas de *Chaenorhinum serpentinum*, *Ch. villosum* subsp. *villosum* y *Ch. villosum* subsp. *granatense*.



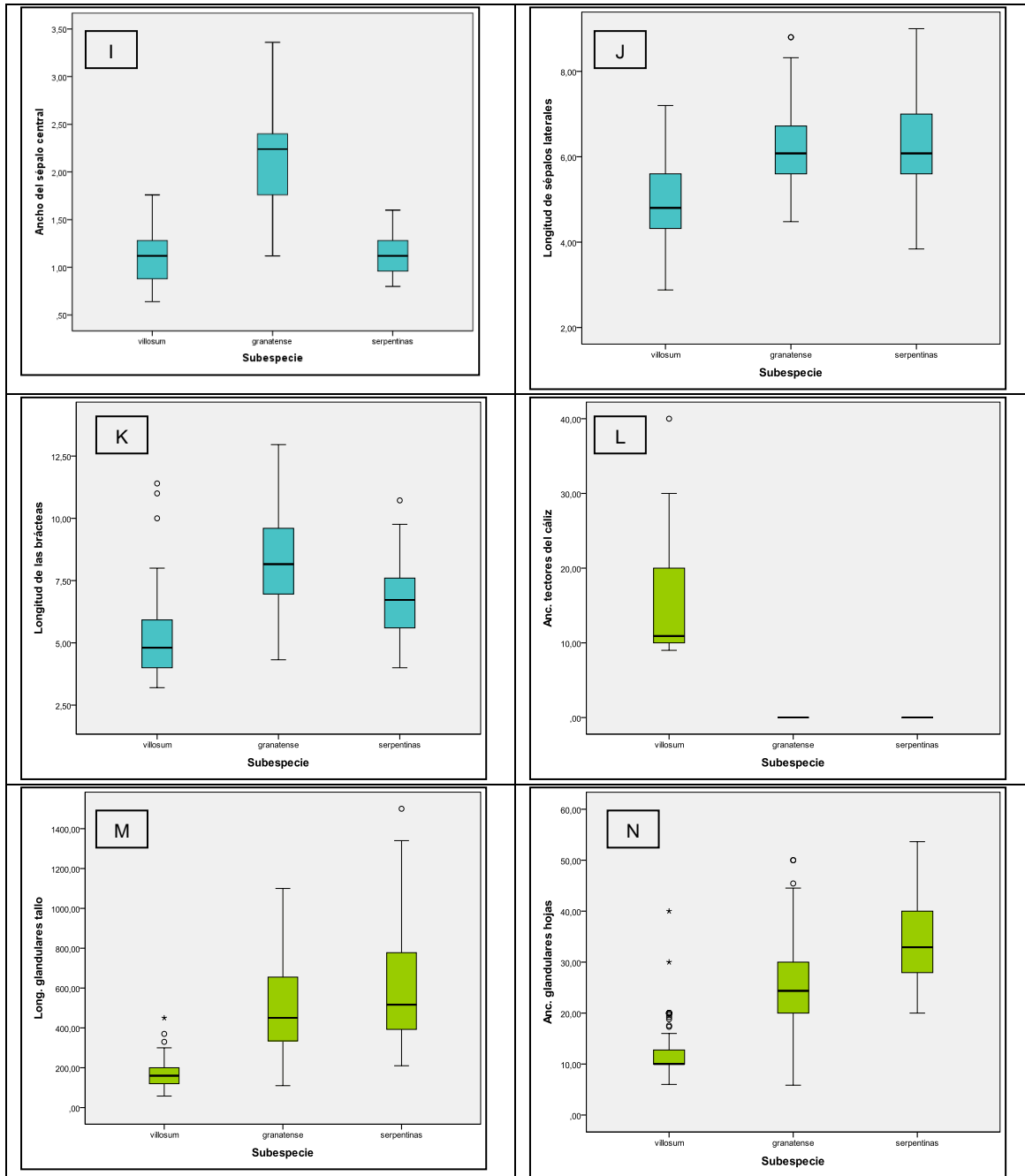


Figura 7. Diagramas de caja de las variables morfométricas con mayor poder discriminante, entre *Chaenorhinum serpentinum*, *Ch. vilosum* subsp. *vilosum* y *Ch. vilosum* subsp. *granatense*. (A) longitud de la semillas; (B) anchura de la semilla; (C) altura mínima de las crestas; (D) altura máxima de las crestas; (E) anchura máxima de las crestas; (F) altura de las papilas; (G) anchura de las papilas; (H) longitud del espolón; (I) anchura del sépalo central; (J) longitud de los sépalos laterales; (K) longitud de las brácteas; (L) anchura de los tricomas tectores del cáliz; (M) longitud de los tricomas glandulares del tallo; (N) anchura de los tricomas glandulares de las hojas.

3.3.6. Bibliografía

Anacker, B.L. (2014). The nature of serpentine endemism. *American Journal of Botany*, 101: 219-224.

Bacchetta, G., P. Escobar García, O. Grillo, F. Mascia & G. Venora (2011). Seed image analysis provides evidence of taxonomical differentiation within the *Lavatera triloba* aggregate (Malvaceae). *Flora*, 206: 468-472.

Bañares, A., G. Blanca, J. Güemes, J.C. Moreno & S. Ortiz (2003). Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza y Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas, Madrid.

Barthlott, W. (1980). Morphogenese und Mikromorphologie komplexer Cuticular-Faltungsmuster an Blüten-Trichomen von *Antirrhinum* L. (Scrophulariaceae). *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 93: 379-390.

Benedí, C. (1991). Taxonomía de *Chaenorhinum rubrifolium* aggr. (Scrophulariaceae) en el área mediterránea occidental. *Collectanea Botanica (Barcelona)*, 20: 35-77.

Benedí, C. & J. Güemes (2009a). *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. En: Castroviejo, S., A. Herrero, C. Benedí, E. Rico & J. Güemes (editores). *Flora iberica*, 13. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid. pp. 167-198.

Benedí, C. & J. Güemes (2009b). *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. En: Blanca, G., B. Cabezudo, M. Cueto, C. Fernández López & C. Morales Torres (editores). *Flora Vasculare de Andalucía Oriental*, 3. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla. pp. 371-375.

Boyde, A. (1978). Pros and cons of critical point drying and freeze drying for SEM. *Scanning Electron Microscopy*, 1: 303-314.

Bridson, D. & L. Forman (1992). *The herbarium handbook*. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

Brooks, R. (1987). *Serpentine and its vegetation. A multidisciplinary approach*. Dioscorides Press. Portland.

Cabezudo, B., A.V. Pérez Latorre, P. Navas, Y. Gil & D. Navas (1998). *Parque Natural de la Sierra de las Nieves. Cartografía y evaluación de la flora y vegetación*. Universidad de Málaga, Departamento de Biología Vegetal, Málaga.

Cohen, A.L. (1984). Critical point drying, principles, and procedures. En: Murphy, J.A. & G.M. Roomas (editores). *Preparation of biological specimens for Scanning Electron Microscopy*. AMF O'Hare, Chicago. pp. 95-136.

Doaigey, A.R. & K.J. Harkiss (1991). Application of epidermal characters to the taxonomy of European species of *Antirrhinum* (Scrophulariaceae). *Nordic Journal of Botany*, 11: 513-524.

Fernandes, R.B. (1971). Notes taxonomiques sur le genre *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. (Scrophulariaceae). En: Heywood, V.H. (editor). *Flora Europaea. Notulae Systematicae ad Flora Europaeam Spectantes 9*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 64: 215-229.

Fernandes, R.B. (1972). *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. En: Tutin, T.G., V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters & D.A. Webb (editores). *Flora Europaea*, 3. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 224-226.

Fernandes, R.B. (1973). Contribution à la connaissance du genre *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. (dessins fleurs et grains). *Boletim da Sociedade Broteriana*, 2: 17-31.

Fernández-Mazuecos, M., J.L. Blanco-Pastor & P. Vargas (2013). A phylogeny of toadflaxes (*Linaria* Mill.) based on nuclear internal transcribed spacer sequences: systematic and evolutionary consequences. *International Journal of Plant Science* 174: 234–249.

Gavira, O. (2009). Taxones vegetales de importancia en el futuro Parque Nacional. En: Pérez-Latorre, A.V. & F. Román Requena (editores). Informe y

solicitud de declaración para los únicos macizos peridotíticos de España como: Parque Nacional de Sierra Bermeja (Málaga, Andalucía). pp. 19-22.

Güemes, J., F. Marchal, E. Carrió & M.P. Blasco (2014). A new gypsophilous species of *Chaenorhinum* (Antirrhinaceae) from the south-east of the Iberian Peninsula. *Plant Biosystems* (in press). DOI: 10.1080/11263504.2014.987187.

IUCN (2001). IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission, Gland.

Johnson, D.E. (2000). Métodos multivariados aplicados al análisis de datos. International Thompson Editores, México.

Juan, R., I. Fernández & J. Pastor (1997a). Systematic consideration of microcharacters of fruits and seeds in the genus *Verbascum* (Scrophulariaceae). *Annals of Botany*, 80: 591-598.

Juan, R., I. Fernández & J. Pastor (1997b). Observaciones de frutos y semillas al MEB y MO de *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. en el suroeste de España. *Lagasalia*, 20: 117-128.

Juan, R., J. Pastor & I. Fernández (1994). Seed morphology in *Veronica* L. (Scrophulariaceae) from south-west Spain. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 115: 133-143.

Juan, R., J. Pastor & I. Fernández (2000). SEM and light microscope observations on fruit and seeds in Scrophulariaceae from southwest Spain and their systematic significance. *Annals of Botany*, 86: 323-338.

Kurt, L., B.G. Ozbey, F. Kurt, E. Ozdeniz & A. Bolukbasi (2013). Serpentine Flora of Turkey. *Biological Diversity and Conservation*, 6: 134-152.

Lange, J.M.C. (1870). Scrophulariaceae. En : Willkomm, H.M. & J.M.C. Lange (editores). *Prodromus Florae Hispanicae*, 3. Stuttgartiae. pp. 577-581.

Loidi, J. & A. Galán-Mera (1988). Notas sobre *Chaenorhinum organifolium* aggr. (*Scrophulariaceae*) en la Península Ibérica. *Candollea*, 43: 249-259.

López González, G. (1975). Contribución al estudio florístico y fitosociológico de la Sierra de Aguas. *Acta Botanica Malacitana*, 1: 81-205.

Losa, T.M. (1964). Especies españolas del género *Chaenorhinum* Lange, *Anales del Instituto Botánico Antonio José Cavanilles*, 21: 545-564.

Marchal F. & M.L. Lendínez (2011). Los pradillos de terófitos gipsícolas (*Sedo-Ctenopsis gypsophilae*). En: Mota, J.F., P. Sánchez-Gómez & J.S. Guirado (editores). Diversidad vegetal de las yeseras ibéricas. El reto de los archipiélagos edáficos para la biología de la conservación. ADIF-Mediterráneo Asesores Consultores, Almería. pp. 527–532.

Mateu-Andrés, I. (1998). *Chaenorhinum tenellum* (Cav.) Lange, an iberian endemic endangered species. *Acta Botanica Gallica*, 145: 239-248.

Mattana, E., M.I. Daws, G. Fenu & G. Bacchetta (2010). Ecological and morphological seed traits of *Polygala sardoa* and *P. sinisica*: A comparative study on two endemic species of Sardinia. *Flora*, 205: 825-831.

Médail, F. & K. Diadema (2009). Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean basin. *Journal of Biogeography*, 36: 1333-1345.

Montserrat, P. & G. Monserrat (1986). *Chaenorhinum organifolium* subsp. *cotiellae*, P. & G. Monserrat, subsp. nov. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 43: 43-45.

Mota, J.F., J.M. Medina-Cazorla, F.B. Navarro, F.J. Pérez-García, A. Pérez-Latorre, P. Sánchez-Gómez, J.A. Torres, A. Benavente, G. Blanca, C. Gil, J. Lorite & M.E. Merlo (2008). Dolomite flora of the Baetic Ranges glades (South Spain). *Flora*, 203: 359-375.

Payne, W.W. (1978). A glossary of plant terminology. *Brittonia*, 30: 239-255.

Pérez-García, F.J., F. Martínez-Hernández, J.M. Medina-Cazorla, A.J. Mendoza-Fernández, J.A. Garrido-Becerra, E. Salmerón-Sánchez, A. Lahora, F. Marchal, E. Triano, L. Gutiérrez, J.M. Martínez-Labarga & J.F. Mota (2011). Adiciones a la corología de los táxones gipsícolas del género *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. (Veronicaceae) en la Península Ibérica. En: Mota, J.F., P.

Sánchez-Gómez, J.S. Guirado (editores). Diversidad vegetal de las yeseras ibéricas. El reto de los archipiélagos edáficos para la biología de la conservación. ADIF-Mediterráneo Asesores Consultores, Almería. pp. 611-617.

Pérez-Latorre, A.V., N. Hidalgo-Triana & B. Cabezudo (2013). Composition, ecology and conservation of the south-Iberian serpentine flora in the context of Mediterranean basin. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 70: 62-71.

Pérez-Latorre, A.V., P. Navas, D. Navas, Y. Gil & B. Cabezudo (1998). Datos sobre la flora y vegetación de la Serranía de Ronda (Málaga, España). *Acta Botánica Malacitana*, 23: 149-191.

Rajakaruna, N. (2004). The edaphic factors in the origin of plant species. *International Geology Review*, 46: 471-476.

Reeves, R.D. & N. Adigüzel (2008). The nickel hyperaccumulating plants of the serpentines of Turkey and Adjacent Areas: A review with new data. *Turkish Journal of Biology*, 32: 143-153.

Sáez, L. & M.B. Crespo (2005). A taxonomic revision of the *Linaria verticillata* group (*Antirrhineae*, *Scrophulariaceae*). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 148: 229-244.

Safford, H.D., J.H. Viers & S.P. Harrison (2005). Serpentine endemism in the California flora: a database of serpentine affinity. *Madroño*, 52: 222-257.

Selvi, F. (2007). Diversity, geographic variation and conservation of the serpentine flora of Tuscany (Italy). *Biodiversity and Conservation*, 16: 1423-1439.

Sokal, R.R. & F.J. Rohlf (2001). Biometry: the principles and practice of statistics in biological research, 7th ed. W.H. Freeman and Company, New York.

Speta, F. (1980). Die gattungen *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. und *Microrrhinum* (Endl.) Fourr. im östlichen Teil ihrer Areale (Balkan bis Indien). *Stapfia*, 7: 1-72.

- Stevanovič, V., K. Tan & G. Iatrou (2003). Distribution of endemic Balkan flora on serpentine. I. Obligate serpentine endemics. *Plant Systematics and Evolution*, 242: 149-170.
- Sutton, D.A. (1988). A revision of the tribe *Antirrhineae* (Scrophulariaceae). Oxford University Press, British Museum (Natural History), London.
- Thiers, B. (2015). Index herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available: <http://sweetgum.nybg.org/ih/> (continuously updated).
- Valdés, B. (1986). *Chaenorhinum villosum* (L.) Lange. *Lagascalia*, 14: 92-95.
- Valdés, B. (1987). Scrophulariaceae. En: Valdés, B., S. Talavera & E. Fernández-Galiano (editores.) Flora vascular de Andalucía Occidental, 2. Ketres editora S.A., Barcelona. pp. 486-547.
- Valdés, B. (2002). *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. (Scrophulariaceae). En: Valdés, B., M. Rejdali, A. Achhal El Kadmiri, J.L. Jury & J.M. Montserrat (editores). Vascular Flora of North Morocco, 2. CSIC, Madrid. pp. 575-576.
- Vargas, P., J.A. Rosselló, R. Oyama & J. Güemes (2004). Molecular evidence for naturalness of genera in the tribe *Antirrhineae* (Scrophulariaceae) and three independent evolutionary lineages from the New World and the Old. *Plant Systematics and Evolution*, 249: 151-172.
- Vigalondo, B, M. Fernández-Marruecos, P. Vargas & L. Sáez (2015). Unmasking cryptic species: morphometric and phylogenetic analyses of the Ibero-North African *Linaria incarnata* complex. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177: 395-417.
- Visauta, B. & J.C. Martori (2003). Análisis estadístico con SPSS para Windows. Estadística multivariante. 2ª ed. McGrawHill/Interamericana de España, Madrid.
- Whittaker, R.H. (1954). The ecology of serpentine soils. *Ecology*, 35: 258-288.

Yıldırım, H., K. Tan, S.G. Şenol & A.F. Pirhan (2010). *Chaenorhinum semispeluncarum* sp. nov. and *C. yildirimlii* sp. nov. (Scrophulariaceae) from east Anatolia. Turkey. *Nordic Journal of Botany*, 28: 457-464.

3.3.7. Apéndice

Material estudiado

***Chaenorhinum serpentinum* Blasco, M. Becerra & Güemes**

España: Málaga. Benahavís, Puerto del Real del Duque, serpentinas, 1150 m, 30SUF1856, A. V. Pérez Latorre, Y. Gil, D. Navas & P. Navas, 15/7/1993 (MGC53743); Benahavís, Sierra Palmitera, subida al Alto Castillejo de los Negros por la cuerda S-N, serpentinas, P. Navas, Y. Gil & D. Navas, 13/6/1996 (MGC51409); Benahavís. Sierra Palmitera, ctra. Ronda a San Pedro, junto a Fuente del Chorrito, 840 m, 30SUF1551, M.B. Parra, 14/06/2008 (VAL217024); Entre San Pedro de Alcántara y Benahavís, 100-150 m, S. Talavera & B. Valdés, 18-IV-1974 (SEV97681); Estepona, Los Reales, serpentinas, entre grietas de rocas, 1154 m, 30SUF02884066, J. Güemes, P. Blasco & M. Becerra, 25/6/2013 (VAL219304); Estepona, Sierra Bermeja de Estepona, pinsapar, C. Romero, 18/07/1981 (SEV69148); Estepona, Sierra Bermeja, 300 m, B. Valdés, 27/05/1982 (SEV95498); Genalguacil, Los Reales, entre Peñas Blancas y el refugio, 1050 m, 30SUF0442, M. B. Parra, 14/06/2008 (VAL217023); Genalguacil, Sierra Bermeja, carril entre Peñas Blancas y Monte del Duque, P. Navas, Y. Gil, A. V. Pérez Latorre & D. Navas, 22/07/1993 (MGC53730); Istán, puerto del cerro del Duque, P. Navas, Y. Gil, A. Pérez Latorre, 07/06/1996 (MGC53724); Istán, Sierra de las Nieves, cabecera Arroyo Parra, serpentinas, 650 m, B. Cabezudo, J. M. Nieto & D. Navas, 31/5/1991 (MGC32114); Istán, Sierra Real, subida a Pico de Armas, grietas terrosas de roca, serpentinas, P. Navas, Y. Gil & D. Navas, 21/6/1996 (MGC43313); San Pedro de Alcántara, D.M.C. Brinton-Lee, 15/05/1955 (SEV81185); San Pedro de Alcántara, Sierra Palmitera, Fuente del Chorrito, en la carreta Ronda-San Pedro, 790 m, 30SUF14975093, J. Güemes, P. Blasco & M. Becerra, 25/6/2013 (VAL219305).

Chaenorhinum villosum* (L.) Lange subsp. *villosum

España: Cádiz. Algodonales, Sierra de Lijar, calizas jurásicas, 700-1000 m, B. Cabezudo, J. Rivera & S. Silvestre, 19/04/1978 (SEV59386); Algodonales, Sierra de Lijar, calizas jurásicas, 900 m, A. Aparicio, B. Cabezudo & J. Rivera, 31/5/1979 (MGC9489); Algodonales, Sierra de Lijar, calizas jurásicas, 900 m, A. Aparicio, B. Cabezudo & J. Rivera, 31/05/1979 (SEV60236); Algodonales, Sierra de Lijar, calizas jurásicas, 900-1000 m, A. Aparicio, 27/09/1979 (SEV59388); Algodonales, Sierra de Lijar, calizas jurásicas, 900-1000 m, A. Aparicio, 26/04/1980 (SEV60234); Algodonales, Sierra de Lijar, calizas jurásicas, J. Rivera & S. Silvestre, 23/11/1978 (SEV60235); Algodonales, Sierra de Lijar, calizas jurásicas, 700-800 m, B. Cabezudo, J. Rivera & S. Silvestre, 19/04/1978 (SEV59389); Bornos, embalse de Bornos en inmediaciones de la presa, pared de calizas, S. Silvestre, 30/03/1973 (SEV103448); Espera, Cerro de los Lijos, calizas, 30STF58, S. Silvestre, 10/05/1974 (SEV103451); Gibraltar: Ladera E del Peñón entre Catalan Bay y Dudley Ward Way, arenas silíceas, J. Bensusan, S. Talavera & B. Valdés, 17/05/1985 (SEV125164); Grazalema, 7 km south of Zahara de la Sierra, rocky roadside verge, flower blue to pink, 800 m, 36°41'N-5°0'W, M.F. & S.G. Gardner, 16/07/1981 (SEV72789); Grazalema, 7km al sur de Zahara de la Sierra, 800 m, 30STF8673, M.F. & S. G. Gardner, 16/07/1981(SEV72789); Grazalema, cara SE de Monte Prieto, entre el puerto de las Palomas y Grazalema, 600-700m, A. Martínez, 30/07/1978 (SEV104923); Grazalema, E.F. Galiano, 20/03/1952 (SEV103450); Grazalema, entre Benamahoa y Grazalema, puerto, calizas, S. Silvestre & B. Valdés, 07/06/1973 (SEV103569); Grazalema, entre Grazalema y Zahara de la Sierra, vertiente NW de Cerro Prieto, calizas, 700-900 m, A. Martínez, 09/07/1978 (SEV104618); Grazalema, J.A. Devesa & B. Valdés, 23/07/1982 (SEV104925); Grazalema, Puerto de las Palomas, 1357 m, 30STF8874, J. Güemes & E. Carrió, 08/06/2008 (VAL189051); Grazalema, S. Holmdahl (MGC50534); Grazalema, Sierra de Grazalema, entre Grazalema y el puerto de las Palomas, matorral sobre calizas dolomíticas, 1100 m, 30STF8772, A. Aparicio, M.A. Carrasco & M. Velayos, 09/06/1993 (SEV224959); Grazalema, Sierra del Pinar, A. Asensi & B. Díez, 24/6/1973 (MGC817); Grazalema, Sierra del Pinar, A. Asensi & J. Guerra, 14/06/1979 (MGC5858); Grazalema, Sierra del Pinar, A. Asensi & J. Guerra, 14/6/1979

(MGC5858); Grazalema, Sierra del Pinar, acantilados, E.F. Galiano, 23/05/1966 (SEV103566); Grazalema, subida al puerto de las Palomas, J. Arroyo, 29/04/1983 (SEV120517).; Grazalema, subida hacia el puerto de las Palomas, 1100 m, 30STF87, I. Mateu & J. Güemes, 19/07/1992, (VAL26603); Jerez de la Frontera, 3 km al sur, S. Holmdahl, 13/5/1975 (MGC49839); San Roque, finca de la Alcadesa, afloramientos calizos, 30STF8516, J.A. García Rojas, 20/4/2002 (MGC52866); Ubrique, calizas, 1000 m, S. Silvestre, 19/04/1977 (SEV126646); Ubrique, cerro de los Batanes, calizas, 1000 m, 30STF86, S. Silvestre, 19/04/1977 (SEV104620); Vejer de la Frontera, Barca de Vejer, E.F. Galiano, J. Rivera & B. Valdés, 03/11/1978 (SEV104616); Villaluenga, alcornocal, areniscas y arcillas, 500 m, 30STF96, A. Martínez, 09/04/1978 (SEV35692); Villaluenga, alcornocales, terreno ácido, monte alto y matorral, flores amarillo-rosada, A. Martínez, 09/04/1978 (SEV104709); Villaluenga, alcornocal, suelo ácido, 600 m, 30STF69, A. Martínez, 09/04/1978 (SEV35691); Zahara de la Sierra, arroyo Bocaleones, bajada a la Ermita, calizas jurásicas, 600 m, 30STF8577, F. García, J.A. Devesa & S. Silvestre, 21/04/1980 (SEV104622); Zahara de la Sierra, camino del "Revés", calizas, 800 m, 30STF78, A. Martínez, 21/05/1978 (SEV39839).

España: Córdoba. Priego de Córdoba, Sierra Horconera, pico Morrión, parte alta, calizas jurásicas, 1500 m, 30SUG83, M.J. Gallego, C. Romero & S. Silvestre, 17/05/1980(SEV104924); Priego de Córdoba, Sierra Horconera, subida al pico Bermejo, cara W, 1200-1400 m, I. Fernández, J. García & S. Silvestre, 20/05/1982 (SEV104617); Rute, Sierra de Rute, Pico de las Cruces, 1200 m, J. Pastor & B. Valdés, 17/06/1982 (SEV81597); Rute, subida al Pico de las Cruces, desde Rute a Carcabuey (a partir del camino forestal), calizas, J.M. Muñoz, 26/06/1978 (SEV104920).

España: Granada. Alhama de Granada, entre Navachica y Cerro Cabañeros, P.N. Sierra Tejeda, Almijara y Alhama, 30SVF2778, B. Cabezudo, G. Caballero, A.V. Pérez-Latorre & O. Gavira, 22/6/04 (MGC60227); Alhama de Granada, Salto del Caballo, Sierra Tejeda, 1500-1700 m, B. Cabezudo, J.M. Nieto & P. Navas, 09/07/1992 (MGC35449); Alhama de Granada, subida a la caseta de vigilancia del Cerro del Salto del Caballo, P.N. Sierra Tejeda, Almijara y Alhama, sustrato calizo, 1550-1600 m, 30SVF2580, B. Cabezudo, G. Caballero, A.V. Pérez-Latorre & O. Gavira, 16/6/2004 (MGC60212); Almuñécar,

Cerro de los Gigantes, P.N. Sierra Tejada, Almijara y Alhama, 750 m, 30SVF3173, B. Cabezudo, G. Caballero & O. Gavira (MGC60094); Íllora, SE de Sierra de Parapanda, 1400 m, 30SVG1831, A. Martínez, 7/6/2000 (VAL208981); La Herradura, near Almuñécar on the Malaga-Motril road, cliffs, violet with pale yellow palate, O. Polunin, 24/04/1968 (SEV6799); Monachil, arroyo de Huenes pr. Camino a la Cortijuela, 1384 m, 30SVG5404, J. Fabado & C. Torres, 31/6/2007 (VAL190128); Monachil, Sierra Nevada, Collado de Matas Verdes, 1985 m, 30SVG6005, A. Aguilera, J. Fabado, C. Torres & E. Llúzar, 4/7/2008 (VAL198849); Otívar, P.N. Sierra Tejada, Almijara y Alhama, cañón río Verde, 30SVF3476, B. Cabezudo, G. Caballero, A.V. Pérez Latorre, S. Trías & D. Navas, 06/06/2003 (MGC60078); Otívar. P.N. Sierra Tejada, Almijara y Alhama, cascada de los Chortales, 800 m, 30SVF3479, B. Cabezudo, A.V. Pérez Latorre, G. Caballero & D. Navas, 12/06/2003 (MGC60075); Playa de Cerro Gordo, cerca de la Herradura, 30SVF36, A. Asensi & B. Díez, 12/6/1976 (MGC3685); Sierra Nevada, camino de El Veleta, 2200 m, 30SVG60, roquedos calizos, G. Mateo. J.R. Nebot & P. Donat, 18/5/1987 (VAL219905); Sierra Nevada, Monte Dornajo, 2000 m, B. Valdés, 17/08/1973 (SEV29362); Sierra Tejada, entre Salares y Sedella, J.M. Nieto & B. Cabezudo, 12/3/83 (MGC21855); Subida al Trevenque, calizas dolomíticas 1100-1700m, B. Cabezudo, S. Talavera et al., 20/07/1978 (SEV96250).

España: Málaga. Alcaucín, P.N. Sierra Tejada, Almijara y Alhama. Camino de subida a Fuente de Colmena, A.V. Pérez-Latorre, G. Caballero & D. Navas, 17/06/2003 (MGC60080); Almogía, carril hacia Almogía, dolomías calizas, 400 m, A.V. Pérez-Latorre, J.M. Nieto & B. Cabezudo, 23/3/1990 (MGC27950); Alora, Hacho de Alora, M.L. Bootello, 30/04/1989 (MGC31700); Alora, Hacho de Alora, rupícola, M.L. Bootello, 30/4/1989 (MGC31700); Alora, Hacho de Alora, rupícola, M.L. Bootello, 31/5/1986 (MGC26502); Antequera, autovía a Málaga, viaducto, Monte de la cuesta EL Romeral, J.M Nieto, 29/5/1988 (MGC41441); Antequera, El Torcal, 1100 m, B. Molesworth Allen, 06/10/1978 (SEV120519); Antequera, Sierra de la Chimenea, calizas, 850-1050 m, S. Talavera & B. Valdés, 15/06/1973 (SEV94911); Antequera, Torcal de Antequera, camino al repetidor, 1150 m, 30SUF6492, B. Díez-Garretas & A. Asensi, 26/5/2005 (MGC61762); Antequera, Torcal de Antequera, cercanías al refugio, sustrato calizo, 30SUF6290, Y. Gil & D. Navas, 29/5/1996

(MGC41836); Antequera, Torcal de Antequera, pr. Camorro de las Montesas, 1115 m, 30SUF6492, J. Fabado & C. Torres, 01/06/2007 (VAL190123); Antequera, Torcal de Antequera, rupícola, B. Cabezudo, J.M. Nieto & M.M. Trigo, 1/6/1990 (MGC36943); Antequera, Torcal de Antequera, Sierra Pelada, sobre rocas, 1100 m, 30SUF6492, B. Díez-Garretes & A. Asensi (MGC61723); Antequera, torcal de Antequera, vereda de la Sima, paredones nitrificados y sucios, Jolín & Carreira, 3/5/1987 (MGC41867); Antequera, Torcal, rocas calcáreas, 1150-1300 m, S. Talavera, B. Valdés, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz & JM. Romero, 14/06/1988 (SEV135569); Archidona, Hoz de Marín, pinar de *P. halepensis*, yesos, 700 m, 30SUG7703, A.V. Pérez-Latorre, P. Navas & D. Navas, 29/10/94 (MGC39281); Ardales, pr. Venta del Pilar, 219 m, 30SUF42869, J. Fabado & C. Torres, 01/06/2007 (VAL190125); Ardales, Presa de Guadalteba, 30SUF49, A. Asensi & B. Díez, 12/3/1978 (MGC4835); Ardales, Tajo de los Faitones, 30SUF4287, B. Díez Garretes & A. Asensi, 2/6/2005 (MGC61698); Benaoján, Puerto del Alzaibe, Sierra del Palo, grietas de rocas calizas, 1160 m, 30STB9562, M. Becerra & F. Sánchez Tundidos, 25/5/2002 (MGC57346); Benarrabá, carril Los Lobos-La Panala, mármoles calizo-dolomíticos, 200 m, 30STF9644, O. Gavira, 24/3/2005 (MGC62040); Campillos, pr. Embalse de Guadalhorce, 381m, 30SVF3990, J. Fabado & C. Torres, 01/06/2007 (VAL190124); Carratraca, Sierra de Alcaparaín, dolomías, 1000 m, B. Cabezudo, J. M. Nieto & A.V. Pérez-Latorre, 28/4/1988 (MGC27398); Casares, Monte del Duque, Crespillos, mármoles calizo-dolomíticos, 150 m, 30STF9643. O. Gavira, 3/4/2004 (MGC57461); Cején, Marbella, S. Holmdahl, 14/4/1977 (MGC50535); Cómpeta. Sierra de Cómpeta. Arenas y rocas dolomíticas, 800-850 m(SEV95501); Cortes de la Frontera, Sierra de Grazalema, encinar cerca de una cantera de calizas, 700 m, 30STF9056, A. Aparicio, M.A. Carrasco & M. Velayos, 08/06/1993 (SEV224960); El Burgo, Sierra Prieta, calizas, acantilados, 880-920 m, S. Talavera & B. Valdés, 17/04/1973 (SEV94910); El Chorro. Cauce del arroyo Granado. Base Sierra, pizarra, cerca de Ermita de Villaverde, areniscas, 240 m, S.Talavera & B.Valdés, 14/06/1973 (SEV94906); El Torcal de Antequera, J.Novo & B.Valdés, 27/05/1966 (SEV95499); El Torcal, calizas, 1100-1200 m, S.Talavera & B.Valdés, 16/06/1973 (SEV95274); Encinas-Borrachas, J. Malato,

T. Luque, J. Ubera & B. Valdés (SEV127989); Entre Almuñecar y Nerja, roquedo, S.Talavera & B.Valdés, 19/04/1974 (SEV95272); Entre Ardales y Carratraca, término de Ardales. Sierra de Alcaparaín. Calizas y roquedos. Flor pequeña, corola azul-violada pálido, paladar amarillo, 600-700 m, B. Cabezudo & B. Valdés, 04/07/1973 (SEV96244); Entre Gobantes y El Chorro, areniscas, zona húmeda, 200 m, S. Talavera & B. Valdés, 14/06/1973 (SEV96249); Igualeja, cerro de los Cascajares, laderas rocosas sobre mármoles, 1360 m, 30SUF1456, D. Montilla, 2/6/1985 (MGC39233); Llanos de Líbar, V. B. Martín Osorio, 6/6/1989 (MGC28662); Montejaque, presa de Montejaque, M. Osorio, 1/5/1991 (MGC33620); Nerja, río de la Miel, dolomías, 50-100 m, S. Talavera & B. Valdés, 19/04/1974 (SEV96243); Parauta, carril subida a los Pilonos, P.N. Sierra de las Nieves, 1450 m, B. Cabezudo, A. P. Latorre, P. Navas, D. Navas & Y. Gil, 23/6/1995 (MGC43501); Pizarra, Sierra del Hacho, areniscas, poco vistoso, flores pequeñas blanquecinas, labio superior con nerviación purpúrea oscuro-morada, S. Talavera & B. Valdés, 15/06/1973 (SEV95957); Ronda-Cartajima, Sierra de Ronda, Peña Rodá, calizas, 850-1150 m, 30S3UF083640, S.Talavera & B.Valdés, 18/06/1974 (SEV94909); Ronda, Acinipo, paredes y fisuras de calizas (muros), 900 m, Sierra Cotta et al., 2/1/1992 (MGC34792); Ronda, arroyo de la Ventilla, calcarenitas, en pared, 700 m, 30SUF1174, O. Gavira & A.V. Pérez-Latorre, 14/9/2003 (MGC55331); Ronda, carril de subida a Quejigales, pasado el carril que va por la falda sur del Torrecilla, P.N. Sierra de las Nieves, dolomías, 1310 m, 30SUF1762, A.V. Pérez-Latorre, P. Navas, Y. Gil & D. Navas (MGC45532); Ronda, cercanías, F. García & S. Silvestre, 06/05/1981 (SEV95500); Ronda, E.F. Galiano, 15/05/1957 (SEV6803); Ronda, entre Ronda y Sierra de las Nieves entrando al Sabinar, Montes de la Peineta, calizas, 1150-1250 m, S. Talavera & B. Valdés, 19/06/1974 (SEV95273); Ronda, shady rock face by cliff path from Puerta de los Molinos, 720 m, A. M. Ballantyne, 29/06/197 (SEV11084); Ronda, subida al puerto de los Pilonos desde Quejigales por la pista forestal, Sierra de las Nieves, calizas, matorral, 30SUF1962, A.V. Pérez-Latorre, P. Navas, Y. Gil & M. Becerra, 6/7/2001 (MGC49347); Ronda, Tajo de Ronda, E. Arango & F. García, 28/12/1977 (SEV129242); Sierra de las Nieves, paredones frente al Torrecilla, 1800 m, B. Díez-Garretas & A. Asensi, 23/6/1988 (MGC24699); Sierra de las Nieves, pinsapar, calizas, S. Silvestre, 27/06/1968 (SEV99837); Sierra del Hacho de

Gaucín, calizas, 600-800 m, S. Talavera & B. Valdés, 09/04/1974 (SEV94907); Sierra Tejeda, 30SVF08, A. Asensi & B. Díez-Garretas, 15/5/1977 (MGC4035); Sierra Tejeda, entre Los Charcones y Canillas de Aceituno, 30SVF08, J.M. Nieto, 21/5/1980 (MGC21858); Tólox, camino de la antena al puerto de los Pilonos al Torrecilla, por el valle, Sierra de las Nieves, sustrato calizo, 30SUF2062, P. Navas, D. Navas, B. Cabezudo & A.V. Pérez-Latorre, 2/7/2002 (MGC52298); Villanueva del Rosario, Sierra de los Camaroles, llanos de Hondonera, calizas, 1380 m, 30SUF8092, Y. Gil & A.V. Pérez-Latorre, 11/6/1996 (MGC41939); Yunquera, Peña de los Enamorados, Sierra de las Nieves, B. Cabezudo, J.M. Nieto & A. Pérez, 4/7/1991 (MGC34178); Yunquera, Sierra de las Nieves, calizas, pinsapar, 1300-1400 m, M.J. Díez, J. Pastor & B. Valdés, 27/05/1981 (SEV68079). **Sevilla:** Algámitas, entre Morón y Pruna, cercanías del Cerro del Peñón, calizas, E. Ruíz de Clavijo, 26/05/1976 (SEV29546); Algámitas. Peñón de Algámitas, calizas, I. Fernández, T. Luque & B. Valdés, 22/05/1981 (SEV104922); Algámitas. Peñón de Algámitas, calizas, I. Fernández, T. Luque & B. Valdés (SEV127047); Algámitas, base del Peñón de Algámitas, acantilados calizos, 800 m, E.F. Galiano, P. Gibbs, S. Silvestre & B. Valdés, 23/04/1969 (SEV9774); Algámitas y Pruna, Sierra del Tablón, calizas, S. Talavera & B. Valdés, 14/06/1976 (SEV29548); Entre Algámitas y Pruna, Sierra del Tablón, E. Ruiz de Clavijo, 29/04/1977 (SEV29549); Algámitas, Sierra del Tablón, B. Cabezudo, E. Ruiz de Clavijo & S. Silvestre, 13/06/1978 (SEV37537); Algámitas. Peñón de Algámitas, 850 m, E. Ramos, 01/06/1975 (SEV29545); Algámitas. Peñón de Algámitas, 750 m, E.F. Galiano et al., 01/06/1970 (SEV29551).

Marruecos: Ifrane. Atlas Medio: S de Timhadit, 1090 m, 30SUB0769, C. Aedo, J. Güemes, F. Muñoz, J. Pedrol, E. Rico, M. Sequeira, CA 4238, 26/06/1997 (VAL41322).

***Chaenorhinum villosum* subsp. *granatense* (Willk.) Valdés**

ESPAÑA. Albacete: Riopar, Sierra de Alcaraz, Calar del Mundo, nacimiento del río Mundo, 1280 m, 30SWH5071, G. Aragón, A. Herrero & I. Martínez, 15/6/1993 (VAL201194).

Almería: Abrucena, Gorge of the Mina. Hab. Damp. Area, on shale, 1540-1560 m, B. Valdés, S. Talavera, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthias, V.

Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz & J.M. Romero, 17/06/1988 (SEV138198); Entre Albánchez y Monteagudo, Sierra de los Filabres, 800 m, 30SWG72, J. Güemes 899 & J. Riera, 16/05/1995 (VAL36947); Entre María y Vélez Blanco, Cortijo del Peral, pedregales calizos, 1600-1800 m, F. García, T. Luque & B. Valdés, 03/05/1979 (SEV91152); Fondón, río Andarax, 750 m, E. Domínguez & S. Talavera, 10/06/1974 (SEV95646); Vélez Blanco, castillo, 1100 m, 30SWG7972, E. Rico 6789, 5/08/1998 (VAL39624).

España: Córdoba. Benamejí, entre Benamejí y El Tejar, Río Genil, M.L. Díaz & J.M. Muñoz, 13/05/1980 (SEV102370); Cortijos de los Linares, cultivos abandonados y zona kárstica, 30SUG885, I. Fernández, J. García & S. Silvestre, 19/05/1982 (SEV103443); Doña Mencía, camino de la Nava, J. M. Muñoz, 04/12/1977 (SEV103453); Entre Doña Mencía y Zuheros, calizas, J. M. Muñoz, 14/05/1978 (SEV109826); Entre El Tejar y Benamejí, yesos, J. Pastor & B. Valdés, 17/06/1982 (SEV81519); Entre Rute y Llanos de Don Juan, río Anzur, M. L. Díaz & J. M. Muñoz, 17/05/1979 (SEV109831); Priego de Córdoba, Angostina Gorge urb., on base rock face, frequent here, 800 m, B. Molesworth Allen, 05/05/1979 (SEV120518); Priego de Córdoba, Borja, 01/06/1960 (SEV4681); Priego de Córdoba, camino de Rute a Priego de Córdoba, J.M. Muñoz, 27/11/1977 (SEV102371); Priego de Córdoba, desfiladero de las Angosturas, calizas, 500-700 m, E. Domínguez et al., 18/05/1974 (SEV103449); Priego de Córdoba, Sierra de Albayate, J.M. Muñoz, 09/06/1979 (SEV109829); Priego de Córdoba, Sierra de Pollos o de Jaula, J.M. Muñoz, 02/05/1980 (SEV104921); Priego de Córdoba, Sierra Horconera, Pico Morrión, parte alta, calizas jurásicas, 30SUG83, M.J. Gallego, C. Romero & S. Silvestre, 17/05/1980 (SEV56391); Priego de Córdoba, Sierra Horconera, subida al pico Bermejo, cara W, I. Hernández, J. García & S. Silvestre, 20/05/1982 (SEV103444); Rute, camino entre Morrón Grande y Morrón Chico, M. L. Díaz & J. M. Muñoz, 08/05/1979 (SEV109830); Rute, Sierra de Rute, arroyo cercano al Cortijo de Los Chozones, calizas, 800 m, 30SUG83, M.J. Gallego, C. Romero & S. Silvestre, 16/05/1980 (SEV57739); Rute, subida al cerro del Castillo (ruinas a partir de la carretera a Carcabuey, calizas, J.M. Muñoz, 04/06/1978 (SEV109827); Santa María de Transierra, Cerro de las Viejas, 416 m, 30SUG3399, sin autores, 07/06/1982 (SEV104621); Zuheros,

camino de la Nava, J.M. Muñoz, 03/11/1977 (SEV103454); Zuheros, cerro de los Murciélagos, dolomías, 30SUG8455, I. Fernández, J. García & S. Silvestre, 19/05/1982 (SEV102372); Zuheros, Cerro del Zumacar, J.A. Devesa, 30/07/1977 (SEV103570); Zuheros, roquedos calizos, E. Domínguez, E.F. Galiano, J. M. Muñoz & E. Ramos, 18/04/1978 (SEV109828).

España: Granada. Albuñol, au-dessus de Albuñol, fissures et anfractuosités de paroi de schiste plutôt à l'ombre, 380 m, 18/05/1971 (SEV95645); Albuñol, roquedos calizos, 400 m, G. Mateo & R. Lázaro, 17/3/1984 (VAL110973); Alfacar, Sierra de la Yedra, pr. Cerro de las Higuieruelas, 1370 m, 30SVG5123, J. Fabado & C. Torres, 31/05/2007 (VAL190121); Alhama de Granada, Sierra Tejeda, fuente de la Palomica, 30SUF08, J.M. Nieto, 31/05/1980 (MGC21856); Arenas del Rey, P.N. Sierra Tejeda, Almijara y Alhama Sierra Jatar, Camino Jatar-Cómpeta, 1150 m, B. Cabezudo, G. Caballero & O. Gavira, 19/05/2004 (MGC60205); Entre Torvizcón y Órgiva, Sierra de las Alpujarras, calizas, 550 m, B. Cabezudo, S. Talavera & B. Valdés, 21/05/1976 (SEV26335); Granada, en el Albaicín, 800 m, 30SVG41, J. Güemes, 30/05/2001 (VAL 140894); Jayena, P.N. Sierra Tejeda, Almijara y Alhama, carril a Jayena desde Lopera, Lomas de Pinedo, 1170 m, 30SVF3185, B. Cabezudo, G. Caballero, A. Pérez-Latorre, D. Navas & O. Gavira, 5/4/2004 (MGC60189); Loja, Sierra de Loja, 960 m, B. Díez Garretas & A. Asensi, 08/06/1990, (MGC30224); Loja, Sierra de Loja, paredones calizos, 940 m, B. Díez & A. Asensi, 30/5/91 (MGC31945).

España: Huelva. Alajar, Sierra de Aracena, J. Rivera, 03/08/1978 (SEV48709); Alajar, Sierra de Aracena, J. Rivera, 07/11/1979 (SEV48711); Alajar, Sierra de Aracena, J. Rivera, 19/07/1978 (SEV48715); Alajar, Sierra de Aracena, Peña Arias Montano, J. Rivera, 08/02/1979 (SEV48708); Alajar, Sierra de Aracena, Peña de Arias Montano, J. Rivera, 05/05/1978 (SEV48712); Alajar, Sierra de Aracena, Peña de Arias Montano, calizas, S. Talavera & B. Valdés, 02/05/1975 (SEV25409); Alajar, Sierra de Aracena, Peña de Arias Montano, calizas, S. Talavera & B. Valdés, 02/05/1975 (SEV26181); Cañaveral de León, Sierra de Aracena, calizas, B. Cabezudo & A. Soler, 13/03/1976 (SEV48710). **Jaén:** Baeza, G. Sag, 14/04/1977 (SEV71877); Baeza, pueblo, paredes del barrio viejo, 760 m, 30SVH5804, C. Fernández, 5/6/1983 (VAL157664); Cambil, castillo de la Mata, 1100 m, 30SVG5573, C. Fernández, C. Peral & R. Sola, 22/07/1992 (VAL151664); Cazorla, núcleo urbano, 800 m, 30SVG9996, J.

Fabado & C. Torres, 29/05/2007 (VAL190119).; Pegalajar, calizas, 1100 m, M.J. Díez, J. Ubera & B. Valdés, 19/06/1979 (SEV86294); Tíscar, pr. Puerto de Tíscar, 998 m, 30SVG9881, J. Fabado & C. Torres, 29/05/2007 (VAL190108); Valdepeñas de Jaén, cortijo de los Prados de Carrillo, calizas dolomíticas, 1000 m, 37°36'34"N 3°51'46"W, J. Güemes 4501 (VAL223358).

España: Málaga. Alcaucín, cortijo el Alcázar, Sierra Tejeda, 30SVF0386, J. M. Nieto, 15/3/1980 (MGC21854, MGC21857); Alcaucín, Sierra Tejeda, boquete de Zafarraya, J. Nieto, 20/07/1981 (MGC20579); Alhaurín de la Torre, Los Caracolillos, M. Lerga & A. M. Villodres, 27/4/1984 (MGC15794); Alhaurín de la Torre, Sierra de Mijas, Los Caracolillos, 30SUF55, B. Cabezudo & S. Pérez, 11/3/1983 (MGC15796); Alhaurín de la Torre, Sierra de Mijas, Los Caracolillos, S. Pérez Sanz, 16/3/1986 (MGC20714); Alhaurín de la Torre, Sierra de Mijas, Tiro Pichón-Jarapalo, 30SUF55, B. Cabezudo & J. M. Nieto (MGC15795); Alhaurín de la Torre, Sierra Llana, 200-250 m, S. Talavera & B. Valdés, 18/04/1974 (SEV95643); Alhaurín el Grande, Sierra de Mijas, puerto de los Pescadores, A. Ternero & C. Gil, 22/5/1987 (MGC22128); Canillas de Albaida, Cerro del Puerto, Arroyo Ciquillas, P.N. Sierra Tejeda, Almijara y Alhama, esquistos, 1250 m, 30SVF1282, B. Cabezudo, A.V. Pérez-Latorre & D. Navas, 20/05/2003 (MGC60087); Cártama, sierra de Cártama, 30SUF56, A. Pérez, A. Flores & A. Escámez, 23/04/1987 (MGC22169); Coín, Sierra Alpujata, La Albuquera, E. Cano & S. Heville, 3/5/1987 (MGC23961); Marbella, Pantano de la Concepción, 30SUF24, M. A. Alonso, 1/4/1977 (MGC5207); Mijas, ermita Virgen de la Cueva, 30SUF55, López Espada, 1/5/1975 (MGC4617); Mijas, sierra de Mijas, carretera del repetidor, B. Cabezudo, S. Pérez, 27/05/1983 (MGC15797); Nerja, acantilado de Haro, límite provincia de Granada, R. Lasend, 29/3/1991 (MGC30516); Nerja, Sierra de Nerja, abastecimiento de aguas de Maro, M. Trigo, 20/03/1982 (MGC10943); Ojén, Puerto de Ojén, entre Ojén y Coín, calizas fértidas, E.F. Galiano, E. Paunero, S. Silvestre & B. Valdés, 22/05/1971 (SEV8013); Ojén, junto al pueblo, saliendo hacia el puerto de Ojén, 340 m, 30SUF3448, V. J. Arán & M.J. Tohá, 18/4/2003 (VAL149171); Ojén, Puerto de Ojén, J.A. Devesa & J. Pastor, 20/04/1978 (SEV95058); Ojén, Sierra Blanca, cercanías a Ojén, Merino, 19/4/1982 (MGC11759); Ojén, Sierra Blanquilla, roquedos calizos, Ladero, Fuertes & G. López, 29/04/1977 (SEV03180); Periana, Fuente Cañuelo, Sierra Tejeda, 30SVF08, J. M. Nieto,

24/7/1980 (MGC7488); Periana, Sierra de Alhama, Cortijo de Marchamonas, calizas, 850-900 m, B. Cabezudo & B. Valdés, 06/07/1973 (SEV96242); Sierra de Yeguas, Sierra de los Caballos, calizas, 400 m, S. Talavera & B. Valdés, 13/06/1973 (SEV94914); Valle del Addalajís, cortado del Cuervo, calizas, roquedos y acantilados, muy viscoso, flores grandes 500-800 m, S. Talavera & B. Valdés, 15/06/1973 (SEV95642); Yunquera, río Jorax, pizarras, flor azul violeta-pálido con venación violeta-suave, 530-550 m, S. Talavera & B. Valdés, 18/04/1973 (SEV94908); Yunquera, Tajo de la Caína, 30SUF26, A. Asensi, 21/7/1975 (MGC2910); Yunquera, Tajo de la Caína, A. Asensi & B. Díez, 5/5/1974 (MGC1054).

España: Murcia. Moratalla, Benízar, 902 m, 30SWH8836, J. Güemes & E. Carrió, 2/6/2006 (VAL181296); Moratalla, Benízar, Rincón de las Cuevas, 950 m, 30SWH83, J. Güemes, 24/4/1997 (VAL37278); Moratalla, Rincón de las Cuevas, 900 m, 30SWH8835, J. Fabado & C. Torres, 28/05/2007 (VAL190118); Sierra de Carrascoy, roquedos calizos, 900 m, G. Mateo, 20/3/1984 (VAL115947).

España: Sevilla. Badolatosa, embalse de Malpasillo, B. Cabezudo et al., 05/04/1977 (SEV31714); Carmona, Alcores, B. Cabezudo & S. Talavera, 15/05/1975 (SEV103445); Carmona, Ermita de Santa María de Gracia, P. Candau, I. Fernández & T. Luque, 24/04/1979 (SEV103452); Carmona, M. Mazuelo et al., 04/06/1983 (SEV104708); Carmona, P. Candau et al., 24/04/1979 (SEV124993); Castillo de Alcalá de Guadaira, J. M. Ruiberriz & J. A. Gil, 28/04/1973 (SEV103446); El Puntal, entre Estepa y la Roda de Andalucía, E.F. Galiano et al., 18/04/1973 (SEV103447); El Puntal, entre Estepa y la Roda de Andalucía, E.F. Galiano, B. Cabezudo et al., 18/04/1973 (SEV124994); El Puntal, S. Holmdahl, 1/4/1973 (MGC50540); Entre Aznalcázar y Benacazón, B. Cabezudo & B. Valdés, 14/03/1975 (SEV103571); Entre Aznalcázar y Benacazón, terraza del Guadiamar, B. Cabezudo & B. Valdés, 14/03/1975 (SEV107845); Entre Osuna y El Sancejo, arroyo Peinado, E. Ruiz de Clavijo & S. Silvestre, 01/04/1977 (SEV29550); Estepa, Loma de Flores, B. Cabezudo & E. Ruíz de Clavijo, 29/03/1978 (SEV31712); Estepa, Pico Becerrero, calizas, zona norte, M.J. Díez, C. Romero & B. Valdés, 14/05/1982 (SEV103455); Morón de la Frontera, entre Morón y Pruna, finca la Hontanilla, margas calcáreas, 400 m, E.F. Galiano, P. Gibbs, S. Silvestre & B. Valdés,

23/04/1969 (SEV9819); Morón de la Frontera, entre Morón y Pruna, Sierra de Peñiagua, E. Ruíz de Clavijo, 18/02/1977 (SEV29547); Sevilla, roquedos calizos, B. Cabezudo & S. Talavera, 24/04/1975 (SEV102171); Sierra Alcalá de Guadaira, carretera de Albero, B. Valdés, 24/11/1968 (SEV103567).

Marruecos: Agadir. Grand Atlas, vers Tizi'n Test, 29RMQ61, J. Molero, A.M. Romo & A. Sussanna, 11/06/1988 (MA537732).

Marruecos: Beni Mellal. Región de El Ksiba, 1878 m, 29SQS8100, A. Quintanar et al., 05/07/2006 (MA745967).

Marruecos: Bou-Ahmed. Tajite, montes Beni-Fenzar, Oued Adelmane, calizas, garganta muy cerrada, Buxus muy abundante, 350-1500 m, 30SUD149989, M.A. Mateos, E. Ramos & J. Villarreal, 29/04/1995 (SEV137262).

Marruecos: Casablanca. Bon Slimane, lapiaces calizos, encinares y quejigales, cedros en la cima, 1400-1850 m, 30SUD055880, M.C. García, M.A. Mateos, F.J. Pina & I. Sánchez, 30/07/1996 (SEV155428).

Marruecos: Chefchaouene. 44 km from Chefchaouen on route to Jbel Tassaot, 14 km above Talembote, bosques de *A. Tarroatana* (Tarroat), limestones, bosques de *Abies maroccanum*, 1600 m, 30SUE104027, M.A. Mateos, 25/06/1992 (SEV224974); Armouthd, lower part of Jbel Bouhalla. Limestone cliffs, 700 m, 30SUD069824, J.A. Mejías & S. Silvestre, 03/07/1993 (SEV138662); Ascenso al Djbel Lakraa. Calizas. Ladera de orientación E, con cedros y pinsapos, 1650-2159 m, 30SUD041899, M.A. Mateos, A. Ortega & F.J. Pina, 23/07/1995 (SEV138730); Bab Taza, umbría y cumbres orientales del Jbel Taloussisse, pinsapar, cantiles calizos y gleras, 1700-1940 m, 30SUD056405, J. Molero & J.M. Monserrat, 17/06/1993 (SEV138661); carril desde el Djbel Bouhalla al Djbel Lakraa, paisaje kárstico 1570 m, 30SUD056899, M.A. Mateos, A. Ortega & F.J. Pina, 23/07/1995 (SEV138731); Djbel Lakraa, Hauta-el-Kasdir, 1470 m, 35°06'N 5°07'W, calizas en claro del pinar, J. Güemes & C. Aedo 4119, 22/6/1997 (VAL41237); Dorsales occidentales, Bab-Taza to Bab-Berret near Charafat. Limestone rock face, plants very viscid, 930 m, 30SUD100842, S.L. Jury & L.S. Springate, 02/06/1993 (SEV138789); Jbel Talamssemtane, 35 km from Chefchaouen, 11 km above Bab taza, on take to Jbel Talamssemtane. Limestone rocks, 1560 m, 30SUG0602010046, M.A. Mateos, 26/06/1992 (SEV224973); Talassemtane

National Park, ladera de Djbel Lakraa, en el Bab-er Ruida, 1595 m, 30SUD0589, J. Güemes & E. Carrió 264, 9/7/2012 (VAL211789).

Marruecos: Kar es Souk: Coul du Zad, 2100 m, J. Fernández Casas, F. Muñoz Garmendia, A. Susanna & M.T. Telleria, 19/06/1982 (MA632927).

Marruecos: Tazza. Jebel Tezzeka, Monts Tezzeka, Atlas Medio, T. Navarro, 29/3/1997 (MGC44899).

Marruecos: Tetuán. Djebel Bouhalla, afloramiento kárstico, 1230-1858 m, 30SUD055862, M.A. Mateos, A. Ortega & F.J. Pina, 25/07/1995 (SEV138729); Tetuán, muraille de blocs calcaires, 680 m, 30SUD3934, U. Deil, 17/05/1989 (SEV131434).

3.4. A new gypsophilous species of *Chaenorhinum* (Antirrhinaceae) from the south-east of the Iberian Peninsula

3.4.1. Introduction

The physico-chemical characteristics and the discontinuous distribution of gypsum-rich soils, favour the development of highly specialized flora, lead to the isolation of populations and give way to remarkable speciation processes (Rajakaruna, 2004; Martínez-Hernández et al., 2009; Merlo et al., 2009).

The Iberian Peninsula is the European region with the largest area of gypsum-rich soils and the richest gypsophilous flora. The Iberian flora has, at least, 70 strictly gypsophyte species, most of them endemics with restricted area, small populations and biogeographic importance (Mota et al., 2009). Gypsophilous vegetation is among the priority habitats of Directive 92/43/EEC. However, there is a lack of knowledge on gypsophilous diversity and more exhaustive exploration is required to complete its catalogue in the Iberian Peninsula (Medina-Cazorla et al., 2010). In recent years, at least six new strictly or preferentially gypsophilous taxa have been described (Valdés, 1999; Sánchez Gómez et al., 2001; Pujadas & Crespo, 2004; Carlón et al., 2008; Talavera et al., 2010).

Chaenorhinum (DC.) Rchb. is one of the largest genera of the Antirrhinaceae. It includes about 25 species distributed mainly in SW Europe, N Africa and SW Asia (Speta, 1980; Sutton, 1988). The genus has two main diversification centers, one eastern, located in Anatolia and extending to the steppes of Iran and Afghanistan; and another western one, located in the Iberian Peninsula (Sutton, 1988). Geographical isolation and adaptation to particular substrates (gypsum, dolomite, serpentine) may have played an important role in the speciation of the genus (Sutton 1988; Marchal & Lendínez, 2011; Pérez-García et al., 2011).

The taxonomy of the genus is complex due to the lack of clearly discriminatory vegetative and reproductive traits. The most recent taxonomic studies have successfully used the study of indumentum and seed morphology to accurately distinguish the different species (Fernandes, 1973; Loidi & Galán de Mera,

1988; Sutton, 1988; Benedí, 1991; Juan et al., 1997b; Sáez & Crespo, 2005; Benedí & Güemes, 2009a; Yıldırım et al., 2010).

Recent revision of Iberian gypsic areas in Spain in the south-east of Jaén province (Mota et al., 2011) led to the discovery of *Chaenorhinum* specimens that did not match any known species (Davis, 1978; Sutton, 1988; Valdés, 2002; Benedí & Güemes, 2009a). These specimens had a distinctive white indumentum, eglandular with some similarity to that of *Ch. segoviense* (Reut. ex Rouy) Rouy, Iberian endemism, and with *Ch. flexuosum* (Desf.) Lange, North African endemism. These specimens are very different from the strict gypsophilous *Chaenorhinum* (Marchal & Lendínez, 2011; Pérez-García et al., 2011).

Here we report a morphological and micromorphological (indumentum and seeds) study of the three taxa of these two species: *Ch. segoviense* subsp. *segoviense*, *Ch. segoviense* subsp. *semiglabrum* Loidi & A. Galán and *Ch. flexuosum*, and the new plant material collected, with the aim of clarifying its taxonomic position.

3.4.2. Material and methods

Plant material studied was collected from wild populations or from vouchers deposited at the herbaria ABH, COA, MA and VAL, acronyms in Thiers (2013). The material was fixed with Kew mixture (Bridson & Forman, 1992) or rehydrated with chloral hydrate solution (Doaigey & Harkiss, 1991), as appropriate. Vouchers from new collections were deposited in VAL.

Studies of seeds and trichomes were made on three to six populations per species distributed throughout the distribution area of each taxon.

Observations were made using stereoscopic microscope, Wild Heerburgg, 50x, light microscope, Olympus BX40, 100-400x, and scanning electron microscope (SEM) Hitachi S-4100.

Seeds: 40–50 seeds per population were observed and measured. For SEM, five ripe and untreated seeds were metalized with gold-palladium.

Trichomes: All types of trichomes and its distribution and density on all organs were observed and characterized in three to five individuals per population. For SEM, prior to metallization the samples were dried with Critical Point Evaporation of liquid CO₂ to prevent deformation (Cohen, 1984).

The terminology follows Sutton (1988) and Juan et al. (2000), for seed descriptions; and Doaigey & Harkiss (1991) and Sáez & Crespo (2005), for trichomes.

The threat to the species was estimated according to Bañares *et al.* (2002), and the application of categories and criteria of IUCN (2001); the threats were coded following IUCN's Threats Classification Scheme (Version 3.2).

3.4.3. Results

Chaenorhinum gamezii Güemes, F. Marchal, E. Carrió & Blasco, *sp. nov.*
(Figs. 1-3)

Diagnosis: Annual to perennial herbs, glabrous and papillose below, densely pubescent above, with eglandular hairs 15-1028 µm, 3-6 cells, white, scabrid walls. Leaves homomorphic, not forming a basal rosette. Adaxial calyx-lobe appressed to capsule in fruit. It differs from *Ch. segoviense* by the stems and bottom leaves glabrous, no densely pubescent. It differs from *Ch. flexuosum* by the erect stems and straight pedicels, no flexuous stem, recurved pedicels, and by the longer and much more dense indumentum.

Type: SPAIN, Jaén: Las Altarillas, between Jódar and Cabra del Santo Cristo, 30SVG7378, 889 m, 21 May 2010 (fl, fr), *J. Güemes, F. Marchal, J. Mota & P. Blasco* (holotype VAL 202662!; isotypes BM!, COA!, HUAL!, K!, MA!).

Annual to perennial, herbs, glabrous and papillose below, densely pubescent above, with heterotric eglandular indumentum, formed by two types of hairs up to 1 mm in length, 3-6 cells, white, with scabrid wall, white, translucent, patent, and one type of glandular hair, inconspicuous and scattered. Stem 5-20 cm, homomorphic, unique to numerous, simple or branched, erect to ascending, thin and flexible to thick and rigid, green. Leaves homomorphic, 3-13 × 1.9-5.9 mm, shortly petiolate, suborbicular to oblanceolate, subacute to obtuse, attenuate at the base, thick-textured, flat or slightly revolute, green above, purple or green

beneath; basal leaves opposite, not forming a rosette, glabrous, papillate; upper leaves, opposite or alternate, flat, pubescent; petiole 1.5-3 mm. Inflorescence 3-20 flowers, terminal, dense above in flower, lax in fruit; axis straight, simple or branched, densely pubescent; bracts 3.2-8.3 × 0.8-2.1 mm, elliptic, obtuse, shorter than the pedicel, densely pubescent. Pedicels 4-11.2 mm, acrescent (12.6-15.2 mm in fruit), straight, erect-patent. Calyx-lobes subequal, linear-spathulate, subacute, green, densely pubescent; adaxial lobe 5.8-8 × 0.9-1.4 mm, appressed to capsule in fruit; lateral lobes 3.7-7 × 0.5-1.1 mm, erect in fruit.

Corolla 10.7-15.8 × 3.2-6.4 mm, lilac, purple or pink, with dark veins, lips divergent with emarginate lobes; adaxial lip 4.3-5 mm wide, erecto-patent, with dark veins; abaxial lip 6.9-9.3 mm wide, erecto-patent; palate with two noticeable humps, yellow or white; tube 4.8-9.9 × 3.4-4.8 mm, sides divergent, dorsi-ventrally compressed; spur 2.4-4.3 × 1.9-1.44 mm, continuing line of tube, shorter than the corolla, straight, fusiform, obtuse. Capsule 2.1-2.8 mm, shorter than the calyx, subglobose, loculi unequal, pubescent. Seeds 0.43-0.66 × 0.30-0.44 mm, ovoid to oblong-ovoid, cristate, papillate, black; ridges 8-12, 20.7-55.8 μm height, 7.15-15.7 μm wide, longitudinal, sinuate, convergent, tabular, generally continuous, slightly denticulate, sometimes papillate; interstices 42.14-104 μm, 1.8-2.1 × the ridge height, ± uneven; papillae 12.1-23.8 × 8.3-15.8 μm, conical, ± obtuse.

Etymology: Species dedicated to the late Juan Antonio Gámez (August 1976-December 2001), young botanist from Jaén, who studied the flora of Sierra Mágina. He and Francisco Marchal saw this plant for the first time in spring 1999.

Phenology: Flowering April–June; fruiting May–July.

Ecology and Distribution: *Chaenorhinum gamezii* is a new known Iberian endemism, distributed throughout the SE of the province of Jaén, between the mountains of Sierra Mágina, Sierra de Cazorla, and Sierra del Pozo (Fig. 4). Located in the gypsum outcrops of the Guadiana Menor river basin, mainly in the valleys of the rivers Guadiana Menor, Jandulilla, Turrillas and Arroyo Salado, between 640 and 890 masl. *Ch. gamezii* is located in the Guadianian-

Bastetan district, in the Guadianan-Bacense sector of the Betic province of the Mediterranean region (Rivas Martínez et al. 2007).

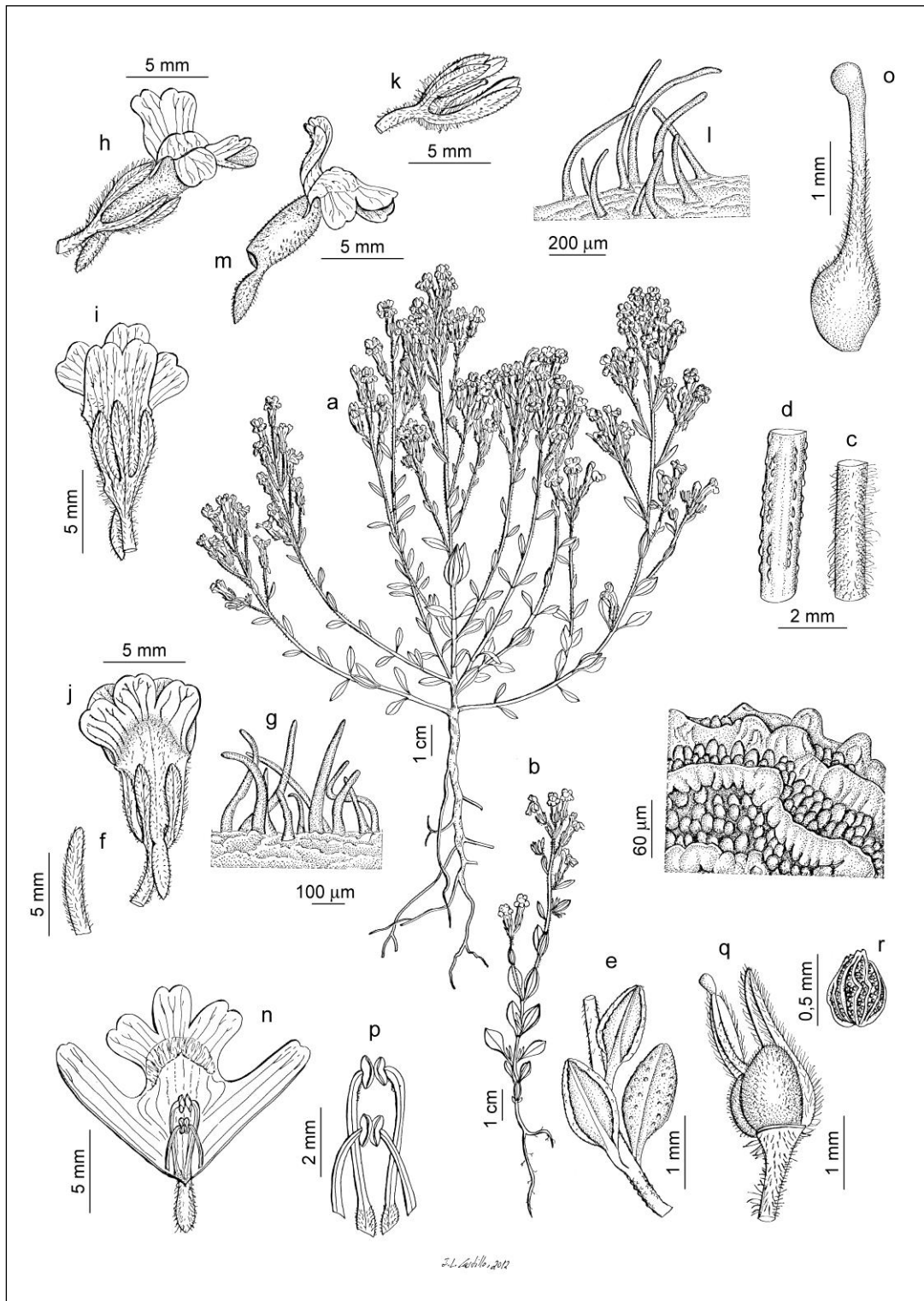


Figure 1. *Chaenorhinum gamezii* (SPAIN, Jaén: Las Altarillas, VAL 202662): (a) habit of biennial individual; (b) habit of annual individual; (c) stem, above; (d) stem, below; (e) central leaves; (f) bract; (g) detail of the bract indumentum; (h) flower, lateral view; (i) flower, adaxial view; (j)

flower, abaxial view; (k) calyx; (l) detail of the calyx indumentum; (m) corolla; (n) open flower, adaxial view; (o) gynoecium; (p) androecium; (q) immature capsule; (r) seed. Drawn by Juan Castillo.

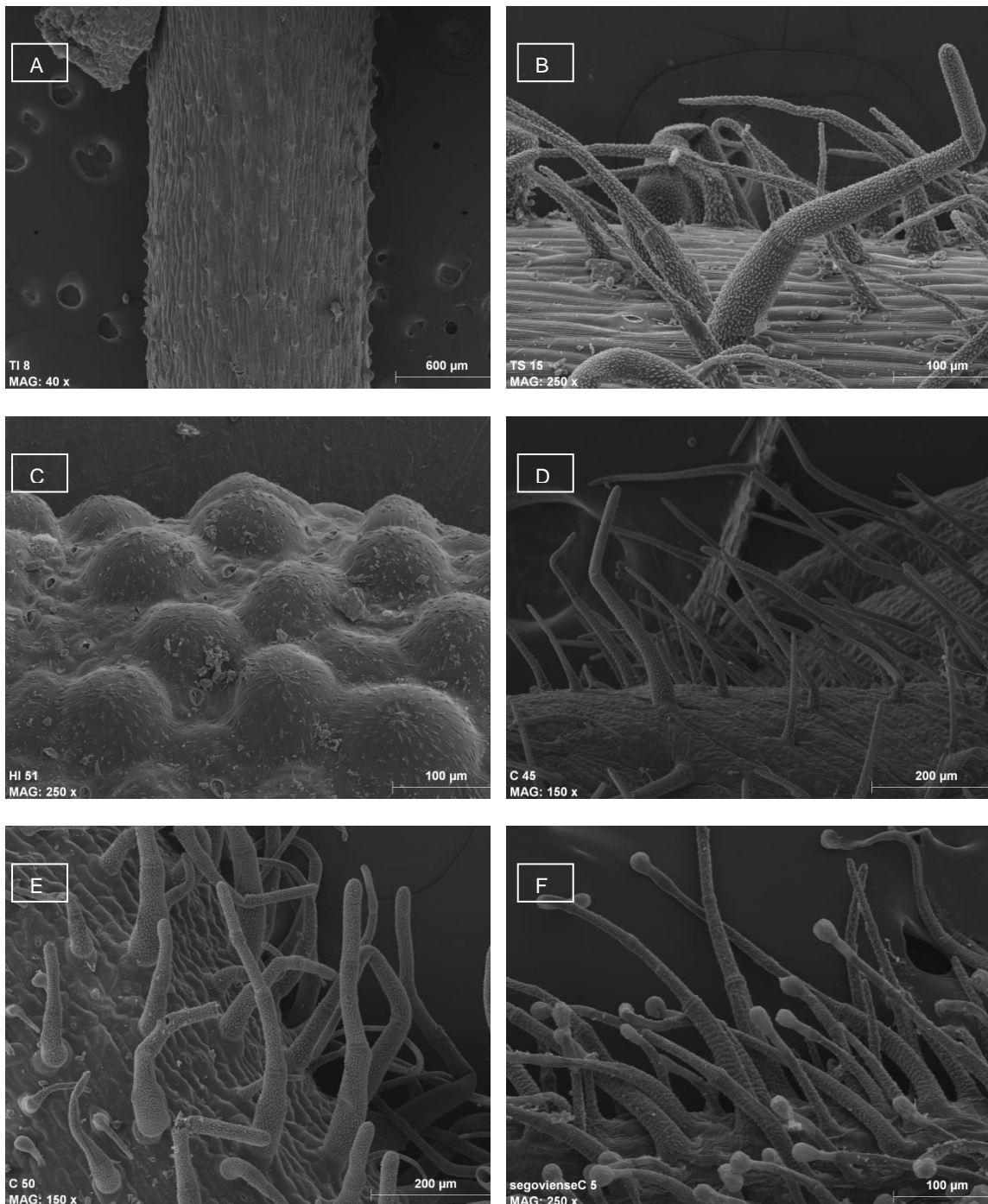


Figure 2. Scanning electron photographs of *Chaenorhinum gamezii* (SPAIN, Jaén.; VAL 202664): (a) lower stem with papillae; (b) acicular and cylindrical trichomes on the upper stem; (c) papillae of the lower leaves; (d) acicular and cylindrical trichomes on the corolla; (e) cylindrical trichomes of the calyx. *Ch. segoviense* subsp. *segoviense* (SPAIN, Segovia: Sepúlveda, VAL 101892): (f) glandular trichomes of the calyx. Photographed by M. Pilar Blasco.

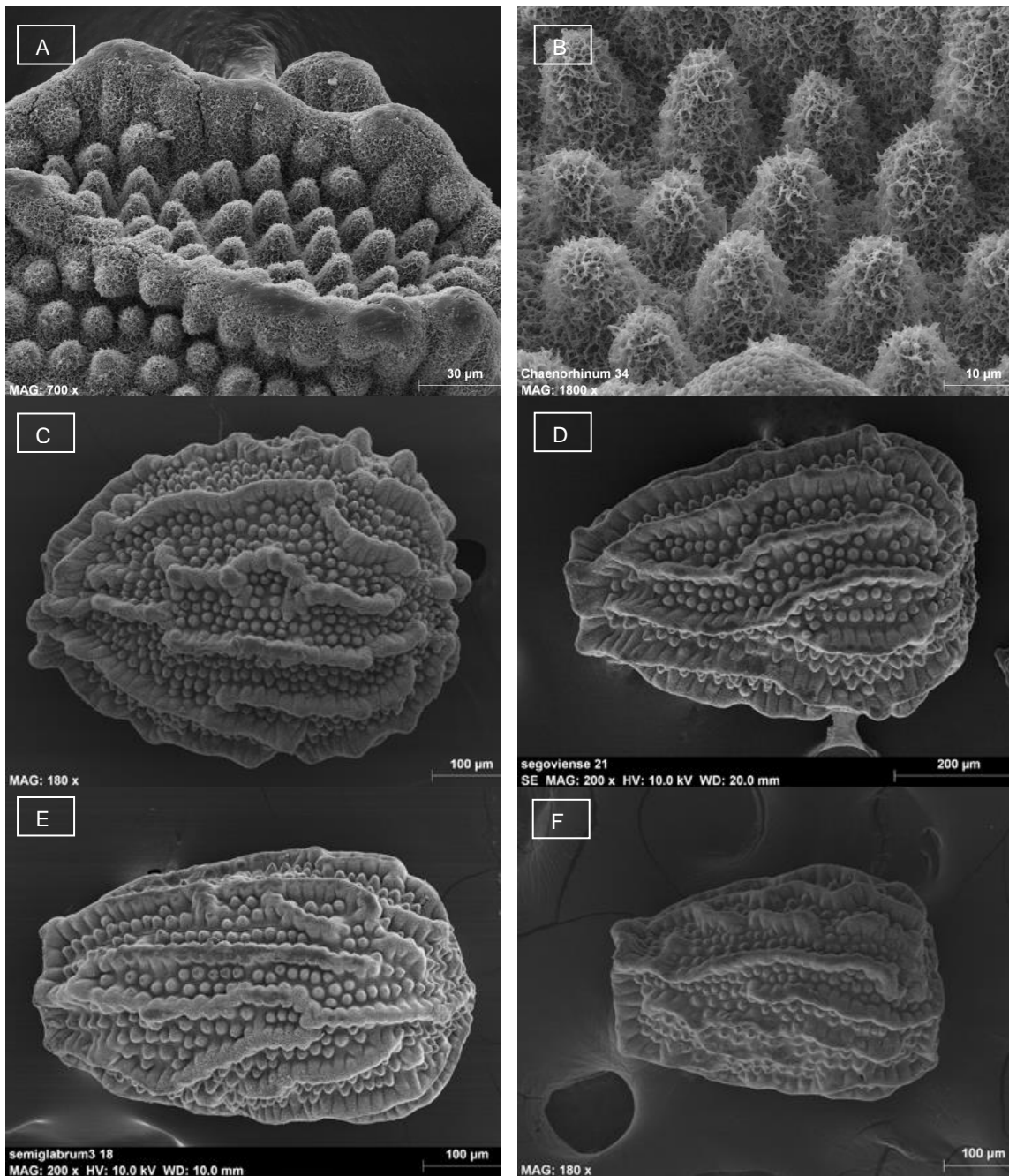


Figure 3. Scanning electron photographs of seeds of *Chaenorhinum gamezii* (SPAIN, Jaén: Larva, VAL 202664): (a) ridges and interstitial region; (b) papillae of the interstitial region; (c) whole seed, lateral view. *Ch. segoviense* subsp. *segoviense* (SPAIN, Segovia: Carrascal del Río, VAL 34564): (d) whole seed, lateral view. *Ch. segoviense* subsp. *semiglabrum* (SPAIN, Zaragoza: Trasobares, VAL 65816): (e) whole seed, lateral view. *Ch. flexuosum* (MOROCCO, High Atlas: Jbel Anngour, VAL 41084): (f) whole seed, lateral view. Photographed by M. Pilar Blasco.

Chaenorhinum gamezii grows exclusively on chalk land of Triassic origin (Keuper facies), sometimes embedded in a loamy matrix, and other times in pure gypsum biotopes where the crystalline and saccharoid types are very abundant and dominant. Bioclimatically it appears in mesomediterranean thermotype dry or semiarid ombrotype.

It lives together with *Chaenorhinum reyesii* (C. Vicioso & Pau) Benedí, *Campanula fastigiata* Dufour ex A. DC., *Stoibrax dichotomum* (L.) Raf., *Reseda strica* Pers., *Stipa capensis* Thunb., *Callipeltis cucullaris* (L.) Steven, and *Plantago ovata* Forssk. It forms part of pioneer and xerophytic spring pasture, small in height, cover and

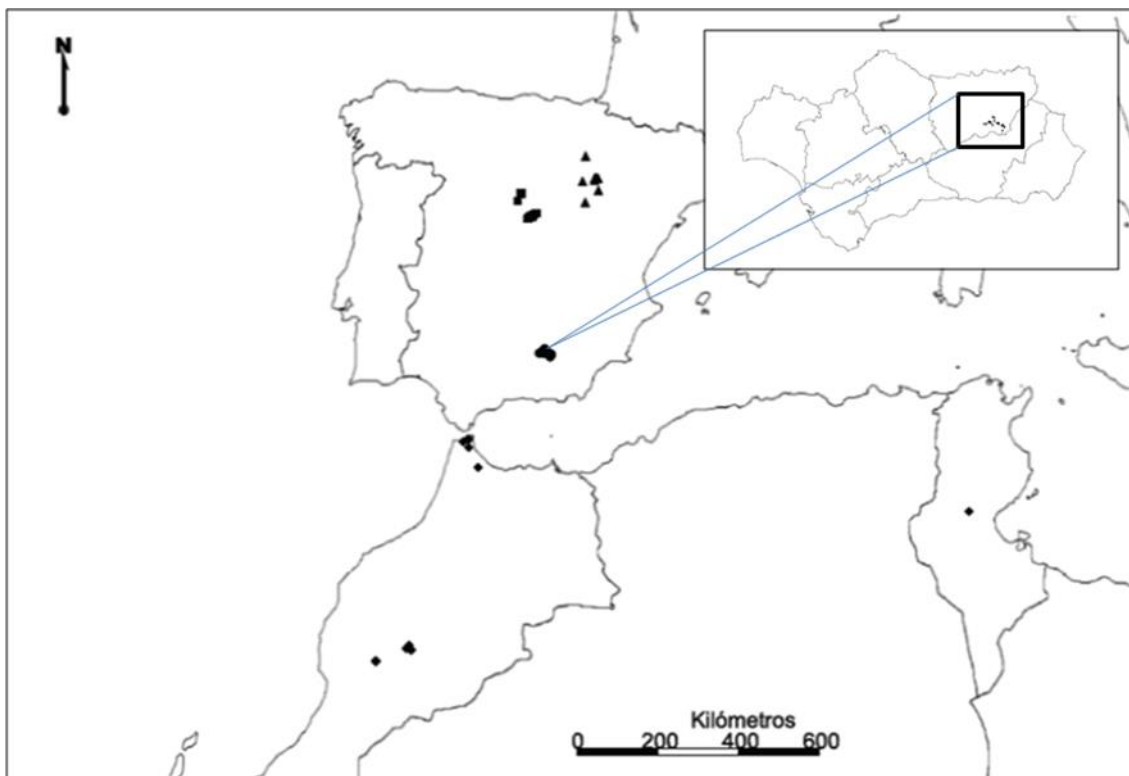


Figure 4. Location of the studied populations of *Chaenorhinum gamezii* (●); *Ch. segoviense* subsp. *segoviense* (■); *Ch. segoviense* subsp. *semiglabrum* (▲); *Ch. flexuosum* (◆).

biomass, belonging to the alliance *Sedo-Ctenopsion gypsophilae* Rivas Goday & Rivas-Mart. ex Izco, 1974, occurring in scrub clearings and belonging to the phytosociological order *Gypsophiletalia* Bellot & Rivas Goday in Rivas Goday et al. 1957, which is dominated by *Gypsophila struthium* L. subsp. *struthium*, *Helianthemum squamatum* (L.) Dum. Cours. and *Lepidium subulatum* L.

These pastures form the association *Chaenorhino reyesii-Campanuletum fastigiatae* Rivas-Mart. & Izco, 1974. The new species is a differential element of this association in the area of the Guadiana Menor, such as *Arenaria modesta* subsp. *tenuis* (J. Gay) G. López & Nieto Fel. in Betic areas, and *Chaenorhinum grandiflorum* subsp. *carthaginense* (Pau) Benedí or *Ch. exile* (Coss. & Kralik) Lange in the Murcia and Alicante provinces, and Ebro Valley, respectively (Marchal & Lendínez, 2011).

Trichomes

Five types of trichomes were identified, typically distributed in different organs in each species and therefore facilitating their separation (Fig. 2, Table 1):

1. Papillae: rounded or conical, striated or scabrid surface (Fig. 2A).
2. Eglandular cylindrical hair: 110–1028 × 10–88 µm, with 2–6 cells, with a marked separation, uniformly scabrid, white (Fig. 2D–E).
3. Eglandular acicular hair: 15–442 × 5–60 µm, with 1–3 cells, with a slightly marked or absent separation between them, uniformly scabrid, white (Fig. 2B–D).
4. Globular gland: 120–600 × 15–40 µm, with 1–4 cells stalk, of scabrid wall, and globular gland with 2–4 cells (Fig. 2F).
5. Ellipsoidal gland: 41–98 × 6–20 µm, with unicellular stalk, of smooth wall, and ellipsoidal gland with 2 cells.

Seeds

The seeds of all species were very similar (Table 2): Seeds 0.40–0.77 × 0.24–0.52 mm, ovoid to oblong-ovoid, dark-brown to black; ridges 8–16, 10.68–67.7 × 5.22–36.4 µm, longitudinal, sinuous, sometimes converging, continuous or discontinuous, the apex more or less regular, papillate or not at its base; interstitial papillae 4.63–37.43 × 4.09–36.37 µm, rounded or conical, more or less obtuse (Fig. 3, Table 2).

3.4.4. Discussion

Taxonomy

The genus *Chaenorhinum* is a natural group within Antirrhinaceae (Vargas et al. 2004) comprising about 25 species grouped into three Sections: *Chaenorhinum*, *Microrrhinum* (Endl.) Fourr. and *Hueblia* Speta (Sutton, 1988). *Ch gamezii* fits

well within the Sect. *Chaenorhinum* due to its flowers with notched lobes, the fruit with unequal locules, leathery (coriaceous) and smooth wall with early dehiscence during flowering, and seeds with more than five ridges, more or less anastomosed.

The three known Iberian gypsophilous species of *Chaenorhinum* are also classified within Sect. *Chaenorhinum*: *Ch. exile*, *Ch. grandiflorum* (Coss.) Willk. and *Ch. reyesii*. All of them are annual plants, small in size (6–8 cm) and a marked heterophylly, with basal leaves in rosette and upper leaves (of which there are few) dispersed and opposite, except in the inflorescence, with alternate leaves (Benedí & Güemes, 2009a). The new species has the leaf indumentum and morphology closer to *Ch. segoviense* and *Ch. flexuosum*. The comparison with these species (Table 3) has revealed, once more, the low macro-morphological differentiation between close species of *Chaenorhinum*, in both vegetative and reproductive characteristics. Meanwhile, micro-morphological traits have more taxonomic importance. Sutton's (1988) systematic work was largely based on seed ornamentation and was also used by Fernandes (1973) and Benedí (1991) to establish the boundaries between the Iberian species. However, in our study we could not find clear differences between the seeds (Table 2).

In *Chaenorhinum*, the characteristics of the trichomes and the indumentum were useful in the previous reviews (Montserrat & Montserrat, 1986; Loidi & Galán de Mera, 1988; Benedí, 1991). In *Ch. gamezii*, we found an exclusive trichome (eglandular cylindrical hair), not present in the other studied species (Fig. 2, Table 1). This trichome is distributed throughout the plant, but is especially remarkable in the calyx. The new species has hardly any glandular trichomes, a trait which also contribute to separate it from *Ch. segoviense*. Its main difference from *Ch. flexuosum* is found in the density of the indumentum, which is shorter and much more disperse in this one.

Conservation

Vegetation of gypsum outcrops is characterized by a rich and unique flora, result of a very striking case of speciation, favoured by the natural discontinuity of gypsum soils (Merlo et al., 2009; Martínez-Hernández et al., 2011). Gypsum

ecosystems are an EU priority habitat (code 1520 of the Directive 92/43/EEC) with many endangered and legally protected species (Mota et al., 2003; Devesa & Ortega, 2004; Martínez-Hernández et al., 2011).

Currently we only know 19 localities for *Chaenorhinum gamezii* (linear distance between them larger than 1 km). It has an Area of Occupancy (AOO) and an Extent of Occurrence (EOO) of 21 km² and 276 km², respectively. Each location has many thousands of individuals (10–20 individuals per m²), although the numbers may greatly fluctuate from year to year. However, the greatest threat to the species is habitat fragmentation due to agricultural activity (2.1.1.1 and 11.1), since gypsum soils are plowed for olive tree plantations. Other threats with low effects are: town planning (1.1), the opening of quarries (3.2), the clearing of land for inappropriate reforestation (2.2.1), the pasture and the fire management in the territory (7.1.1).

According to IUCN (2001) criteria, *Ch. gamezii* could be considered critically endangered (CR A3cd + 4cd). It is estimated that over the next 10 years or three generations its population could be reduced by at least 80%, due to a decrease of its AOO, EOO and/or habitat quality, in addition to the risk of habitat transformation.

Some conservation measures could be taken to protect the species. As *ex situ* measures, it would be advisable to add the species to the protected flora list of Andalucía, as well as store seeds from all populations in the Seed Bank of Andalucía. A first sample, has been deposited in the Germplasm Bank of the Botanical Garden of the University of Valencia. Actually, only two populations (Hinojares and Arroyomolinos) are within a protected area (the Natural Park of Sierra de Cazorla, Segura and Las Villas), Site of Community Importance (SCI) for the European Habitats Directive. *In situ* conservation strategies should be based on new explorations in the Triassic gypsum of Betic Mountains to delimit the exact distribution of the species. It is also necessary to carry out populations monitoring to determine annual fluctuations and underlying causes, and paying special attention to the soil seed bank and its seed viability (Caballero et al. 2005; De la Cruz et al. 2008; Mattana et al., 2012). A study on the pollination ecology would be also recommended for a better understanding of the

population dynamics (Carrió et al., 2013). SCI's statement on gypsum formations and their incorporation into Natura 2000 Network or the creation of flora micro-reserves (Laguna et al., 2004; Martínez-Hernández et al., 2011) could be the best solution to conserve *Ch. gamezii* and its accompanying flora.

3.4.5. Acknowledgements

The authors would like to thank Juan Mota for his constant encouragement and support in the field. We thank Antonio Pujadas and Enrique Triano, for providing their personal observations of the plant. To the curators of herbaria ABH, COA, MA and VAL, who provided the material for comparison. Central Experimental Research Support Service of the University of Valencia provided SEM. Fabiola Barraclough reviewed the English version of the manuscript. This research was funded by the Ministry of Science and Technology, Government of Spain through projects CGL2006–07368/BOS and CGL2011–28613–C03–01. Elena Carrió enjoyed an incorporating technical contract partially funded by the Ministry of Science and Technology, Government of Spain.

3.4.6. Key amended from Benedí & Güemes (2009a) and Sutton (1988), for identification of *Chaenorhinum gamezii*, with special inclusion of all Iberian gypsic species.

1. Annual herbs; leaves heteromorphic, the basal leaves broader than cauline leaves, crowded, more or less forming a rosette... *Ch. reyesii*, *Ch. grandiflorum* or *Ch. exile*
- 1'. Annual or perennial herbs; leaves more or less homomorphic, the basal leaves more or less similar to cauline leaves, lax, no forming a basal rosette..... 2
2. Perennial herbs..... 3
- 2'. Annual herbs..... 7
3. Stems and leaves densely pubescent throughout, with eglandular and glandular hairs up to 0.6 mm, bright, smooth wall..... *Ch. villosum*
- 3'. Stems and leaves glabrous or eglandular-pubescent below..... 4

4. Stems and leaves eglandular-pubescent below, with eglandular hairs up to 0.2 mm, white, scabrid wall..... *Ch. segoviense*
- 4'. Stems and leaves glabrous below..... 5
5. Stems and leaves glandular-pubescent above, with glandular hairs, bright, smooth wall..... *Ch. crassifolium*
- 5'. Stems and leaves densely eglandular-pubescent above, with eglandular hairs, white, scabrid wall..... 6
6. Stems flexuous, forming dense tufts; pedicels flexuous, recurved in fruit..... *Ch. flexuosum*
- 6'. Stems straight or ascending; not forming dense tufts; pedicels rigid, straight in fruit..... *Ch. gamezii*
7. Stems and leaves densely eglandular-pubescent above, with eglandular hairs, white, scabrid wall..... *Ch. gamezii*
- 7'. Stems and leaves glandular-pubescent above, with glandular hairs, bright, smooth wall..... *Ch. serpyllifolium* or *Ch. robustum*

		Papillae	Cylindrical trichomes	Acicular trichomes	Globular glands	Ellipsoidal glands
<i>Ch. gamezii</i>	Lower part of stems	xxx	-	-	-	•
	Upper part of stems	-	xxx	xx	-	•
	Lower leaves	xxx	-	-	-	•
	Upper leaves	xx	xx	x	-	•
	Bracts	-	xxx	x	-	•
	Calyx	-	xxx	x	-	•
	Corolla	-	x	xxx	-	-
<i>Ch. segoviense</i> subsp. <i>segoviense</i>	Upper part of stems	-	-	xxx	-	•
	Upper part of stems	-	-	xxx	-	•
	Lower leaves	-	-	xxx	-	•
	Upper leaves	-	-	xxx	-	•
	Bracts	-	-	xxx	-	•
	Calyx	-	-	xxx	xxx	•
	Corolla	-	-	xxx	x	-
<i>Ch. segoviense</i> subsp. <i>semiglabrum</i>	Upper part of stems	-	-	•	-	•
	Upper part of stems	-	-	•	-	•
	Lower leaves	•	-	•	-	•
	Upper leaves	-	-	x	-	•
	Bracts	-	-	xx	-	•
	Calyx	-	-	xx	-	•
	Corolla	-	-	xx	-	-

<i>Ch. flexuosum</i>	Upper part of stems	-	-	-	-	•
	Upper part of stems	-	-	-	-	•
	Lower leaves	•	-	-	-	•
	Upper leaves	-	-	-	-	•
	Bracts	-	-	x	-	•
	Calyx	-	-	xx	-	•
	Corolla	-	-	xxx	-	-

Table 1. Presence, absence and relative abundance of different trichome types found in the studied taxa. Relative presence: - absent; • casual; x limited; xx average; xxx abundant.

	<i>Ch. gamezii</i>	<i>Ch. segoviense</i> subsp. <i>segoviense</i>	<i>Ch. segoviense</i> subsp. <i>semiglabrum</i>	<i>Ch. flexuosum</i>
Seed shape	Ovoid to oblong-ovoid	Oblong-ovoid	Oblong-ovoid	Ovoid to oblong-ovoid
Seed colour	Black	Dark brown	Dark brown	Dark brown-black
Seed size (mm)	0.4–0.7 × 0.3–0.4	0.4–0.8 × 0.3–0.5	0.4–0.7 × 0.2–0.4	0.4–0.5 × 0.3–0.4
Number of ridges	8–12	10–12	9–16	8–15
Ridges apex	± Irregular apex	± Irregular apex	± Irregular apex	Regular apex
Ridges size (µm)	20.7–55.8 × 7.1–15.7	19.7–67.7 × 8.7–36.4	12.9–36.7 × 8.2–29.7	10.7–49.1 × 5.2–30.9
Papillae shape	Conical, ± obtuse	Conical, ± obtuse	Rounded to conical, ± obtuse	Rounded, obtuse
Papillae size (µm)	12.1–23.8 × 8.3–15.8	7.4–30.5 × 7.1–22.8	7.5–37.4 × 8.9–36.4	4.6–12.8 × 4.1–14.8

Table 2. Seed traits in *Chaenorrhinum gamezii*, *Ch. segoviense* subsp. *segoviense*, *Ch. segoviense* subsp. *semiglabrum* and *Ch. flexuosum*.

	<i>Ch. gamezii</i>	<i>Ch. segoviense</i> subsp. <i>segoviense</i>	<i>Ch. segoviense</i> subsp. <i>semiglabrum</i>	<i>Ch. flexuosum</i>
Habit	Annual, biennial or perennial	Perennial	Perennial	Perennial
Stem long (cm)	5-20	20–35	8–15	4–14
Stem position	Erect to ascendent	Ascendent	Procumbent	Decumbent
Stem indumentum	Glabrescent	Pubescent	Glabrescent	Glabriusculous
Leaves form	Homomorphic	Homomorphic	Homomorphic	Homomorphic
Leaves size (mm)	3–13 × 1.9–5.9	8–18 × 4–7	4–15 × 1.5–2.5	2–14 × 1.5–4.5
Pedicel form in fruit	Straight	Straight	Recurved	Recurved
Pedicel size in fruit (mm)	12.6–15.2	6–19	8–10	4.5–15
Calyx indumentum	Pubescent	Glandular-pubescent	Glandular-pubescent	Glabrescent
Calyx lateral lobes size (mm)	3.7–7.0 × 0.5–1.1	3.5–5 × 0.6–0.9	3.3–3.5 × 0.6–0.8	2.5–4.5 × 0.3–0.5
Calyx adaxial lobe size (mm)	5.8-8 × 0.9–1.4	4.5–6 × 0.8–1.1	3.5-4 × 0.8–0.9	3–5.5 × 0.5–0.7
Calyx adaxial lobe position in fruit	Attached to the capsule	Attached to the capsule	Attached to the capsule	Attached to the capsule

Corolla size (mm)	10.7–15.8	9–13	7–12	9–14
Spur shape	Fusiform, obtuse	Fusiform, obtuse	Fusiform, obtuse	Fusiform, obtuse
Spur size (mm)	2.4–4.3	1.5–3 × 1–1.2	1.5–3 × 1–1.2	2–3 × 0.6–0.7
Capsule size (mm)	2.1–2.8	2–3.5	2–3	2–3

Table 3. Morphological characters of *Chaenorhinum gamezii*, *Ch. segoviense* subsp. *segoviense*, *Ch. segoviense* subsp. *semiglabrum* and *Ch. flexuosum*.

3.4.7. References

Bañares, A., G. Blanca, J. Güemes, J.C. Moreno & S. Ortiz (2003). Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza y Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas, Madrid.

Benedí, C. (1991). Taxonomía de *Chaenorhinum rubrifolium* aggr. (Scrophulariaceae) en el área mediterránea occidental. *Collectanea Botanica* (Barcelona), 20: 35-77.

Benedí, C. & J. Güemes (2009a). *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. En: Castroviejo, S., A. Herrero, C. Benedí, E. Rico & J. Güemes (editores). *Flora iberica*, 13. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid. pp. 167-198.

Bridson, D. & L. Forman (1992). *The herbarium handbook*. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

Caballero, I., J.M. Olano, A.L. Luzuriaga & A. Escudero (2005). Spatial coherence between seasonal seed banks in a semi-arid gypsum community: density changes but structure does not. *Seed Science Research*, 15: 153-160.

Carlón, L., G. Gómez Casares, M. Laínz, G. Moreno Moral, O. Sánchez Pedraja & G.M. Schneeweiss (2008). Más a propósito de algunas *Phelipanche* Pomel, *Boulardia* F.W. Schultz y *Orobanche* L. (Orobanchaceae) del oeste del Paleártico. *Documentos del Jardín Botánico Atlántico*, 6: 1-127.

Carrió, E., J. Güemes & R. Herreros (2013). Pollination biology in an endangered rocky mountain toadflax (*Linaria cavanillesii*). *Plant Biosystems*, 147: 354-363.

Cohen, A.L. (1984). Critical point drying, principles, and procedures. En: Murphy, J.A. & G.M. Roomas (editores). *Preparation of biological specimens for Scanning Electron Microscopy*. AMF O'Hare, Chicago. pp. 95-136.

Davis, P.H. (1978). *Chaenorhinum* (DC.) Reichb. En: Davis, P.H. (editor). *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*, 6. Edinburgh University Press, Edinburgh. pp. 650-654.

De la Cruz, M., R.L. Romao, A. Escudero & F.T. Maestre (2008). Where do seedlings go? A spatio-temporal analysis of seedling mortality in a semi-arid gypsophyte. *Ecography*, 31: 720-730.

Devesa, J.A. & A. Ortega (2004). *Especies vegetales protegidas en España: plantas vasculares (Península Ibérica y Baleares)*. Ministerio de Medio Ambiente, Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid.

Doaigey, A.R. & K.J. Harkiss (1991). Application of epidermal characters to the taxonomy of European species of *Antirrhinum* (Scrophulariaceae). *Nordic Journal of Botany*, 11: 513-524.

Fernandes, R.B. (1973). Contribution à la connaissance du genre *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. (dessins fleurs et grains). *Boletim da Sociedade Broteriana*, 2: 17-31.

IUCN (2001). *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1*. IUCN Species Survival Commission, Gland.

Juan, R., I. Fernández & J. Pastor (1997b). Observaciones de frutos y semillas al MEB y MO de *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. en el suroeste de España. *Lagascalia*, 20: 117-128.

Juan, R., J. Pastor & I. Fernández (2000). SEM and light microscope observations on fruit and seeds in Scrophulariaceae from southwest Spain and their systematic significance. *Annals of Botany*, 86: 323-338.

Laguna, E., V. Deltoro, J. Pérez-Botella, P. Pérez-Rovira, L. Serra, A. Olivares & C. Fabregat (2004). The role of small reserves in plant conservation in a region of high diversity in eastern Spain. *Biological Conservation*, 119: 421-426.

Loidi, J. & A. Galán-Mera (1988). Notas sobre *Chaenorhinum organifolium* aggr. (Scrophulariaceae) en la Península Ibérica. *Candollea*, 43: 249-259.

Marchal, F. & M.L. Lendínez (2011). Los pradillos de terófitos gipsícolas (*Sedo-Ctenopsion gypsophilae*). En: Mota, J.F., P. Sánchez-Gómez & J.S. Guirado (editores). *Diversidad vegetal de las yeseras ibéricas. El reto de los*

archipiélagos edáficos para la biología de la conservación. ADIF-Mediterráneo Asesores Consultores, Almería. pp. 527-532.

Martínez-Hernández, F., J.M. Medina-Cazorla, A.J. Mendoza-Fernández, F.J. Pérez-García, P. Sánchez-Gómez, J.A. Garrido-Becerra & J.F. Mota (2009). Preliminary essay on the chorology of the Iberian gypsicolous flora: rarity and richness of the gypsum outcrops. *Acta Botanica Gallica*, 156: 9-18.

Martínez-Hernández, F., F.J. Pérez-García, J.A. Garrido-Becerra, A.J. Mendoza-Fernández, J.M. Medina-Cazorla, M.I. Martínez-Nieto, M.E. Merlo-Calvente & J.F. Mota (2011). The distribution of Iberian gypsophilous flora as a criterion for conservation policy. *Biodiversity & Conservation*, 20: 1353-1364.

Mattana, E., M.I. Daws, G. Fenu & G. Bacchetta (2012). Adaptation to habitat in *Aquilegia* species endemic to Sardinia (Italy): Seed dispersal, germination and persistence in the soil. *Plant Biosystems*, 146: 374-383.

Medina-Cazorla J.M., F. Martínez-Hernández, A. Lahora-Cano, F.J. Pérez-García, J.A. Garrido-Becerra, A.J. Mendoza-Fernández & J.F. Mota (2010). Novedades para la flora de los substratos peculiares ibéricos (dolomías y yesos). *Lagascalia*, 30: 448-458.

Merlo, M.E., C. Gil, A.J. Sola, M.L. Jiménez, M.L. Rodríguez-Tamayo & J.F. Mota (2009). Can gypsophytes distinguish different types of gypsum habitat? *Acta Botanica Gallica*, 156: 63-78.

Monserat, P. & G. Monserat (1986). *Chaenorhinum organifolium* subsp. *cotiellae*, P. & G. Monserat, subsp. nov. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 43: 43-45.

Mota, J.F., P. Sánchez-Gómez & J.S. Guirado (2011). Diversidad vegetal de las yeseras ibéricas. El reto de los archipiélagos edáficos para la biología de la conservación. ADIF-Mediterráneo Asesores Consultores, Almería.

Mota, J.F., P. Sánchez-Gómez, M.E. Merlo, P. Catalán, E. Laguna, M. De la Cruz, F.B. Navarro, F. Marchal, C. Bartolomé, J.M. Martínez Labarga, H. Sainz, F. Valle, L. Serra, F. Martínez Hernández, J.A. Garrido & F.J. Pérez García

(2009). Aproximación a la checklist de los gipsófitos ibéricos. *Anales de Biología, Facultad de Biología, Universidad de Murcia*, 31: 71-80.

Pearson, D.L., A.L. Hamilton, and T.L. Erwin (2011). Recovery Plan for the Endangered Taxonomy Profession. *BioScience*, 61: 58-63.

Pujadas, A. & M.B. Crespo (2004). A new species of *Orobanche* (Orobanchaceae) from south-eastern Spain. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 146: 97-102.

Rajakaruna, N. (2004). The edaphic factors in the origin of plant species. *International Geology Review*, 46: 471-476.

Rivas-Martínez, S. (2007). Mapa de series, geoserias y geopermaseries de vegetación de España. *Itinera Geobotanica*, 17: 5-436.

Sáez, L. & M.B. Crespo (2005). A taxonomic revision of the *Linaria verticillata* group (Antirrhineae, Scrophulariaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 148: 229-244.

Sánchez-Gómez, P., M.Á. Carrión Vilches, A. Hernández González & J. Guerra (2001). Una nueva subespecie de *Moricandia moricandioides* (Boiss.) Heywood (Brassicaceae). *Acta Botanica Malacitana*, 26: 202-205.

Sutton, D.A. (1988). A revision of the tribe Antirrhineae (Scrophulariaceae). Oxford University Press, British Museum (Natural History), London.

Thiers, B. (2015). Index herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available: <http://sweetgum.nybg.org/ih/> (continuously updated).

Valdés, B. (1999). Variabilidad de *Hedysarum boveanum* Bunge ex Basiner. *Lagascalia*, 21: 249-254.

Valdés, B. (2002). *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. (Scrophulariaceae). En: Valdés, B., M. Rejdali, A. Achhal El Kadmiri, J.L. Jury & J.M. Montserrat (editores). *Vascular Flora of North Morocco*, 2. CSIC, Madrid. pp. 575-576.

Vargas, P., J.A. Rosselló, R. Oyama & J. Güemes (2004). Molecular evidence for naturalness of genera in the tribe Antirrhineae (Scrophulariaceae) and three independent evolutionary lineages from the New World and the Old. *Plant Systematics and Evolution*, 249: 151-172.

Yıldırım, H., K. Tan, S.G. Şenol & A.F. Pirhan (2010). *Chaenorhinum semispeluncarum* sp. nov. and *C. yildirimlii* sp. nov. (Scrophulariaceae) from east Anatolia. Turkey. *Nordic Journal of Botany*, 28: 457-464.

3.4.8. Appendix

Material estudiado

Material studied and observed. Shown in parenthesis are the herbarium testimonies, or alternatively direct observations in the field without testimony. Herbarium specimens marked with *, only used in the study of seeds, and those marked with **, only used for the study of the indumentums.

***Ch. gamezii* Güemes, F. Marchal, E. Carrió & Blasco**

Spain: Jaén. Cabra del Santo Cristo, Las Altarillas, between Jódar and Cabra del Santo Cristo, 889 m, 30SVG7378, 21/5/2010, J. Güemes, F. Marchal, J. Mota & P. Blasco (VAL 202662); Ibidem, Las Altarillas, 922 m, 30SVG7377, F. Marchal (v.v.); Ibidem, near Cerro de la Atalaya, 711 m, 30SVG6978, F. Marchal (v.v.); Ibidem, road towards Jódar, 540 m, 37°46'32.13"N, 3°14'46.54"W, A. Pujadas & E. Triano, 6/5/2010 (COA s/n); Ibidem, 660 m, 30SVG7681, A. Pujadas & L. Plaza, 28/4/2006 (COA 46625); Hinojares, town surroundings, 670 m, 30SVG9973, E. Triano (v.v.); Ibidem, near Ceal, 618 m, 30SVG9674, F. Marchal (v.v.); Ibidem, near Cerro Tomillar, 810 m, 30SVG9768, F. Marchal, 12/5/2012 (v.v.); Ibidem, Ceal, Arroyomolinos, 662 m, 30SVG9876, F. Marchal (v.v.); Huesa, Picos del Guadiana, clearings with esparto grass and thyme on Triassic gypsic formations, 610 m, 30SVG9177, F. Marchal 5/2009 (VAL 201659); Ibidem, Picos del Guadiana, 590 m, 30SVG9277, F. Marchal 5/2009 (v.v.); Ibidem, Puente de Don Emilio, 480 m, 30SVG8879, F. Marchal (v.v.); Ibidem, gypsum quarry, 630 m, 30SVG9180, F. Marchal (v.v.); Larva, near the stream arroyo del Rollo, 640 m, 30SVG7781, J. Güemes, F. Marchal, J. Mota & P. Blasco, 21/5/2010 (VAL 202663); Ibidem, Barranco del Escobar, near Los Pozos, 878 m, 30SVG8276, J. Güemes, F.

Marchal, J. Mota & P. Blasco, 21/5/2010 (VAL 202664); Ibidem, Cortijo de San Pedro, 710 m, 30SVG8079, F. Marchal (v.v.); Ibidem, Cerro El Púlpito, 550 m, 30SVG8582, F. Marchal (v.v.); Ibidem, Estación de Larva, 650 m, 30SVG7981, F. Marchal (v.v.); Ibidem, Las Jarosas, 680 m, 30SVG7781, F. Marchal (v.v.); Ibidem, Rambla del Vilano, 457 m, 30SVG8486, F. Marchal (v.v.); Ibidem, Cerro del Colmena, 463 m, 30SVG8288, F. Marchal (v.v.); Pozo Alcón, next to Salinas de Chíllar, 650 m, 30SWG0072, 12/5/2012, F. Marchal (v.v.).

Ch. segoviense* (Reut. ex Rouy) Rouy subsp. *segoviense

Spain: Madrid. Patones de Arriba, between Pontón de la Oliva and Cueva del Reguerillo, 810 m, 30TVL6225, V. Arán & M.J. Tohá, 21/5/1994 (VAL 87127); Ibidem, 832 m, J. Loidi, A. Galán-Mera & I. Casas-Flecha, 6/6/1987 (VAL 6279)*.

Spain: Segovia. Aldeacorvo, monte Cuestaiglesia, 900 m, 30TVL3367, V.J. Arán, 28/5/1994 (VAL 44957)**; Carrascal del Río, Ermita de San Frutos, 900 m, 30TVL2675, J. Güemes, 18/6/1994 (VAL 34564); Sepúlveda, next to the river Duratón, 1000 m, 30TVL3772, S. Zubizarreta, 28/6/1986 (VAL 101892)**; Turégano, castle walls, 933 m, 30TVL1557, P. Blasco & J. Güemes, 14/5/2010 (VAL 201673)**.

***Ch. segoviense* subsp. *semiglabrum* Loidi & A. Galán**

Spain: Guadalajara. Mochales, río Mesa, 980 m, 30TWL8351, G. Mateo, C. Fabregat & S. López Udías, 22/6/1995 (VAL 92880)*.

Spain. La Rioja: Grávalos, Pico de Yerga, 1050 m, A. Segura & G. Mateo, 7/7/1984 (VAL 112695).

Spain: Soria. Sauquillo de Alcázar, Sierra Corija, 1150 m, 30TWM70, G. Mateo, 30/6/1993 (VAL 80167)**.

Spain: Zaragoza. Calcena, ermita de S. Cristóbal, 900 m, 30TXM0711, M.B. Crespo & E. Camuñas, 23/7/1997 (ABH 39865); Calcena, bco. de Valdeplata, 850 m, 30TXM1013, G. Mateo, C. Fabregat & S. López, 19/4/1997 (VAL 102227)**; Trasobares, 700 m, 30TXM11, G. Mateo, 22/7/1989 (VAL 65816)*.

***Ch. flexuosum* (Desf.) Lange**

Morocco: High Atlas. Jbel Anngour, near Oukaimeden, 3000 m, 29RPQ1050, J. Güemes et al., 6/7/1997 (VAL 41007); climbing from Amequer de Arriba to

Tizi-n-Aït-Hamed, 2370 m, 29RQQ5987, J. Güemes et al., 3/7/1997 (VAL 41084); Adrar-n-Oukaïmeden, N slope, 3000 m, 29RPQ0950, A. Herrero et al., 29/6/2006 (MA 746823)*.

Tunisia: Gafsa. Sened, village surroundings, 590 m, 32SND2413, J. Calvo et al., 26/3/2009 (VAL 201865)**.

4. Conclusiones finales

4.1. De las relaciones morfológicas de dos táxones poco conocidos de *Chaenorhinum*: *Ch. rodriguezii* y *Ch. organifolium* subsp. *cotiellae*

- * 4.1.1. *Ch. organifolium* subsp. *cotiellae* presenta un indumento diferente de las subsp. *organifolium* y subsp. *rodriguezii*.
- * 4.1.2. *Ch. organifolium* subsp. *cotiellae* es la que tiene las semillas más anchas y con papilas más grandes, mientras que las subsp. *organifolium* y *rodriguezii* se diferencian por el tamaño de sus crestas.

4.2. Del estudio de los caracteres micromorfológicos del grupo *Ch. macropodum* y comparación con *Ch. robustum*.

- * 4.2.1. Los tricomas y el indumento de *Ch. macropodum* subsp. *macropodum*, *Ch. macropodum* subsp. *degenii*, *Ch. robustum* son muy similares y no es posible diferenciarlos con el uso de este carácter.
- * 4.2.2. Las características seminales, tanto el tamaño como la ornamentación, resultan útiles para la discriminación sin duda de *Ch. robustum* y *Ch. macropodum* subsp. *degenii*. Del mismo modo, las características de las semillas permiten diferenciar las dos subespecies de *Ch. macropodum*.
- * 4.2.3. La inequívoca discriminación entre *Ch. robustum* y *Ch. macropodum* (y entre las dos subespecies de esta especie) sólo será posible con una recolección adecuada de material que incluya frutos y semillas maduras, muestras que, en general, no encontramos en los herbarios consultados.

4.3. De la descripción de *Chaenorhinum serpentinum*, especie nueva de los afloramientos ultrabásicos del sur de la Península Ibérica.

- * 4.3.1. Nuestra propuesta taxonómica, reconoce *Ch. serpentinum* como un taxon separado de *Ch. villosum*, y lo describimos como nueva especie debido a las diferencias existentes en el indumento entre *Ch. serpentinum* y *Ch. villosum* subsp. *villosum*; las diferencias macromorfológicas entre *Ch. serpentinum* y *Ch. villosum* subsp. *granatense* y las diferencias seminales con las dos subespecies.
- * 4.3.2. *Ch. villosum* subsp. *villosum* y *Ch. villosum* subsp. *granatense* poseen el mismo tipo de tricomas, sin embargo, la presencia de pelos

tectores sobre todos los órganos en la subsp. *villosum* y la presencia de éstos únicamente en la corola y tallo de la subsp. *granatense*, hacen que el indumento sea un carácter claramente diferenciador entre ambas subespecies.

- * 4.3.3. *Ch. serpentinum* tiene un indumento muy parecido en tipo y distribución al de *Ch. villosum* subsp. *granatense*, aunque en este caso, no es amarillento, y los tricomas glandulares parecen más finos hacia el extremo de la glándula y más largos. Es bien diferenciable del indumento de *Ch. villosum* subsp. *villosum*, puesto que carece de pelos tectores en el cáliz, brácteas y hojas, y los que aparecen en el tallo son más cortos que los glandulares.
- * 4.3.4. Entre las semillas de *Ch. villosum* no hemos encontrado suficientes caracteres que aporten diferencias significativas para distinguir ambas subespecies, aunque sí hemos visto diferencias cualitativas referentes a su ornamentación: crestas con ápice irregular, no papiladas en la subsp. *villosum* y ápice regular y papiladas las de *granatense*.
- * 4.3.5. Las semillas de *Ch. serpentinum*, presentan unos caracteres muy llamativos tanto de tamaño (más grandes) como de ornamentación (crestas muy altas de ápice muy irregular y papilas intersticiales siempre cónicas) que aportan diferencias de *Ch. villosum* estadísticamente significativas, lo que nos permite distinguirlas con gran claridad.

4.4. De la descripción de la *Chaenorhinum gamezii*, especie nueva del sudeste de la Península Ibérica:

- * 4.4.1. Apenas existe diferenciación macro-morfológica entre *Chaenorhinum segoviense*, *Ch. flexuosum* y *Ch. gamezii*. Sin embargo, los caracteres micro-morfológicos han resultado más resolutivos y son los que nos han permitido proponer *Ch. gamezii* como especie nueva.
- * 4.4.2. En nuestro estudio hemos encontrado en *Ch. gamezii* un tricoma único (pelo tector cilíndrico), no presente en las otras especies estudiadas. La nueva especie carece prácticamente de tricomas glandulares, lo que también la separa de *Ch. segoviense*. De *Ch.*

flexuosum se diferencia además por la densidad del indumento, mucho más disperso y corto en esta especie.

- * 4.4.3. Los caracteres seminales no han mostrado tanta utilidad. No hemos podido encontrar claras diferencias entre las semillas, que solo se discriminan por mínimos detalles de forma, tamaño u ornamentación.

5. Bibliografía

Abu Sbaih, H.A. & S.L. Jury (1994). Seed micromorphology and taxonomy in *Orobanche* (Orobanchaceae). *Flora Mediterranea*, 4: 41-48.

Anacker, B.L. (2014). The nature of serpentine endemism. *American Journal of Botany*, 101: 219-224.

Attar F., A. Keshvari, A. Ghahreman, S. Zarre & F. Aghabeigi (2007). Micromorphological studies on *Verbascum* (Scrophulariaceae) in Iran with emphasis on seed surface, capsule ornamentation and trichomes. *Flora*, 202: 169-175.

Bacchetta, G., P. Escobar García, O. Grillo, F. Mascia & G. Venora (2011). Seed image analysis provides evidence of taxonomical differentiation within the *Lavatera triloba* aggregate (Malvaceae). *Flora*, 206: 468-472.

Baker, C.S., M.L. Dalebout, S. Lavery & H.A. Ross (2003). www.DNA-surveillance: applied molecular taxonomy for species conservation and discovery. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 271-272.

Bañares, A., G. Blanca, J. Güemes, J.C. Moreno & S. Ortiz (2003). Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza y Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas, Madrid.

Barthlott, W. (1980). Morphogenese und Mikromorphologie komplexer Cuticular-Faltungsmuster an Blüten-Trichomen von *Antirrhinum* L. (Scrophulariaceae). *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 93: 379-390.

Barthlott, W. (1981). Epidermal and seed surfaces characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic Journal of Botany*, 1: 345-355.

Barthlott, W. (1984). Microstructural features of seed surfaces. En: Heywood, V.H. & D.M. Moore (editores). *Current Concepts in plant Taxonomy*. Academic Press, London. pp. 95-100.

Barthlott, W. & N. Ehler (1977). Raster-Elektronenmikroskopie der Epidermis-Oberflächen von Spermatophyten. *Tropische und subtropische Pflanzenwelt*, 19: 367-467.

Behnke, H.D. & W. Barthlott (1983). New evidence from the ultrastructural and micromorphological fields in angiosperm classification. *Nordic Journal of Botany*, 3: 43-66.

Benedí, C. (1991). Taxonomía de *Chaenorhinum rubrifolium* aggr. (Scrophulariaceae) en el área mediterránea occidental. *Collectanea Botanica (Barcelona)*, 20: 35-77.

Benedí, C. & J. Güemes (2009a). *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. En: Castroviejo, S., A. Herrero, C. Benedí, E. Rico & J. Güemes (editores). *Flora iberica*, 13. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid. pp. 167-198.

Benedí, C. & J. Güemes (2009b). *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. En: Blanca, G., B. Cabezudo, M. Cueto, C. Fernández López & C. Morales Torres (editores). *Flora Vasculare de Andalucía Oriental*, 3. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla. pp. 371-375.

Benedí, C., E. Rico, J. Güemes & A. Herrero (2009). Scrophulariaceae. En: Castroviejo, S., A. Herrero, C. Benedí, E. Rico & J. Güemes (editores). *Flora iberica*, 13. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid. pp. 44-49.

Betsche, I. (1984). Taxonomische Untersuchungen an *Kickxia* Dumortier (s. 1.). Die neuen Gattungen *Pogonorrhinum* n. gen. und *Nanorrhinum* n. gen. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 71: 125-142.

Boero, F. (2001). Light after dark: the partnership for enhancing expertise in taxonomy. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 266.

Boero, F. (2010). The Study of Species in the Era of Biodiversity: A Tale of Stupidity. *Diversity*, 2: 115-126.

Boissier, P.E. (1839). *Voyage botanique dans le midi de l'Espagne*, 2. Paris.

Boissier, P.E. & G.F. Reuter (1852). *Pugillus plantarum novarum Africae borealis Hispaniaeque australis*. Ginebra.

Bolòs, O. & J. Vigo (1967). Comunidades vegetales de las comarcas próximas al litoral situadas entre los ríos Llobregat y Segura. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona, ser. 3*, 38: 1-269.

Bolòs, O. & J. Vigo (1996). *Flora dels Països Catalans*, 3. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona.

Bonafè, F. (1980). *Flora de Mallorca*, 4Ed. Moll. Palma de Mallorca.

Boukhris, M., M.B. Nasri-Ayachi, I. Mezghani, M. Bouaziz, M. Boukhris, & S. Sayadi (2013). Trichomes morphology, structure and essential oils of *Pelargonium graveolens* L'Hér. (Geraniaceae). *Industrial Crops and Products*, 50: 604-610.

Boyde, A. (1978). Pros and cons of critical point drying and freeze drying for SEM. *Scanning Electron Microscopy*, 1: 303-314.

Bridson, D. & L. Forman (1992). *The herbarium handbook*. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

Brooks, R. (1987). *Serpentine and its vegetation. A multidisciplinary approach*. Dioscorides Press. Portland.

Brooks, T.M., G.A.B. da Fonseca, & A.S.L. Rodrigues (2004). Protected areas and species. *Conservation Biology*, 18: 616-618.

Brown, G.M. Jr. & J.F. Shogren (1998). Economics of the Endangered Species. *Journal of Economic Perspectives*, 12: 3-20.

Caballero, I., J.M. Olano, A.L. Luzuriaga & A. Escudero (2005). Spatial coherence between seasonal seed banks in a semi-arid gypsum community: density changes but structure does not. *Seed Science Research*, 15: 153-160.

Carlón, L., G. Gómez Casares, M. Laínz, G. Moreno Moral, O. Sánchez Pedraja & G.M. Schneeweiss (2008). Más a propósito de algunas *Phelipanche* Pomel,

Boulardia F.W. Schultz y *Orobanche* L. (Orobanchaceae) del oeste del Paleártico. *Documentos del Jardín Botánico Atlántico*, 6: 1-127.

Carrió, E., J. Güemes & R. Herreros (2013). Pollination biology in an endangered rocky mountain toadflax (*Linaria cavanillesii*). *Plant Biosystems*, 147: 354-363.

Cavanilles, J.A. (1793). *Icones et descriptiones plantarum*, 2. Madrid.

Charpin, A. & J. Fernández Casas (1975). Plantae per Granatense Regnum et confinia lectae. *Candollea*, 30: 43-61.

Chavannes, E. (1833). *Monographie des Antirrhinées*. Treuttel & Würtz, Paris.

Chazelles de Prizy, L.M. (1790). *Supplément au Dictionnaire des Jardiniers*. Metz.

Cohen, A.L. (1984). Critical point drying, principles, and procedures. En: Murphy, J.A. & G.M. Roomas (editores). *Preparation of biological specimens for Scanning Electron Microscopy*. AMF O'Hare, Chicago. pp. 95-136.

Cole, G.T. & H.D. Behnke (1975). Electron microscopy and plant systematic. *Taxon*, 24: 3-15.

Coomans, A., R. Huys, J. Heyns & M. Luc (2001). Character analysis, phylogeny, and biogeography of the genus *Xiphinema* Cobb, 1913 (Nematoda: Longidoridae). *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale (Zoologie), Tervuren, Belgique*, 287: 1-239.

Cracraft, J. (2002). The seven great questions of systematic biology: An essential foundation for conservation and the sustainable use of biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89: 127-144.

Crespo, M.B. & J.J. Herrero Borgoñón (1999). Sobre algunos endemismos ibéricos presentes en las áreas setabenses. *Flora Montiberica*, 12: 65-69.

Cutter, E.G. (1979). *Plant anatomy*, 1: Cells and Tissues. Arnolds, London.

Dahlgren, R.M.T. & H.T. Clifford (1982). *The Monocotyledons: a comparative Study*. Academic Press, London.

Davis, P.H. (1978). *Chaenorhinum* (DC.) Reichb. En: Davis, P.H. (editor). *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*, 6. Edinburgh University Press, Edinburgh. pp. 650-654.

Dayrat, B. (2005). Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 407-415.

De Candolle, A.P. (1815). Famille des Personées. En: J. Lamarck, B.A.P. Monnet de & A.P. de Candolle (editores). *Flore Française*, 3. Paris. pp. 404-412.

De la Cruz, M., R.L. Romao, A. Escudero & F.T. Maestre (2008). Where do seedlings go? A spatio-temporal analysis of seedling mortality in a semi-arid gypsophyte. *Ecography*, 31: 720-730.

DePamphilis, C.W., N.D. Young & A.D. Wolfe (1997). Evolution of plastid gene *rps2* in a lineage hemiparasitic and holoparasitic plants: many losses of photosynthesis and complex pattern of rate variation. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences*, 94: 7367-7372.

Devesa, J.A. & A. Ortega (2004). *Especies vegetales protegidas en España: plantas vasculares (Península Ibérica y Baleares)*. Ministerio de Medio Ambiente, Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid.

Disney, H. (2000). Hands-on taxonomy. *Nature*, 405: 307.

Doaigey, A.R. (1977). *Histological Studies in the genus Antirrhinum*. Ph. D. Thesis. University of Bradford.

Doaigey, A.R. & K.J. Harkiss (1991). Application of epidermal characters to the taxonomy of European species of *Antirrhinum* (Schrophulariaceae). *Nordic Journal of Botany*, 11: 513-524.

Donoghue, M.J., R.H. Ree & D.A. Baum (1998). Phylogeny and the evolution of flower symmetry in the Asteridae. *Trends in Plant Sciences* 3: 311–317.

- Dunn, C.P. (2003). Keeping taxonomy based in morphology. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 270-271.
- Endlicher, S.L. (1839). *Genera Plantarum secundum Ordines Naturales disposita*. Vindobonae.
- Falk, R.H. (1980). Preparation of plant tissues for SEM. *Scanning Electron Microscopy*, 2: 79-87.
- Felsenstein, J. (2004). A digression on history and philosophy. En: Felsenstein J. (editor). *Inferring Phylogenies*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. pp. 123-146.
- Fernandes, R.B. (1971). Notes taxonomiques sur le genre *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. (Scrophulariaceae). En: Heywood, V.H. (editor). *Flora Europaea. Notulae Systematicae ad Flora Europaeam Spectantes 9*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 64: 215-229.
- Fernandes, R.B. (1972). *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. En: Tutin, T.G., V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters & D.A. Webb (editores). *Flora Europaea*, 3. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 224-226.
- Fernandes, R.B. (1973). Contribution à la connaissance du genre *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. (dessins fleurs et grains). *Boletim da Sociedade Broteriana*, 2: 17-31.
- Figuerola, R., J.B. Peris & G. Stübing (1990). Sobre la nomenclatura de *Chaenorhinum macropodum* (Boiss. & Reuter) Lange (Scrophulariaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 47: 510-512.
- Font Quer, P. (1977). *Diccionario de Botánica*. Lábor, Barcelona.
- Fourreau, J.P. (1869). Catalogue des plantes du cours du Rhône. *Annales de la Société Linnéenne de Lyon, nov. ser.*, 17: 89-198.
- Gandoger, M. (1910). *Novus conspectus florum Europae*. Paris-Leipzig.

- Gaston, K.J. & R.M. May (1992). Taxonomy of taxonomists. *Nature*, 356: 281-282.
- Gavira, O. (2009). Taxones vegetales de importancia en el futuro Parque Nacional. En: Pérez-Latorre, A.V. & F. Román Requena (editores). Informe y solicitud de declaración para los únicos macizos peridotíticos de España como: Parque Nacional de Sierra Bermeja (Málaga, Andalucía). pp. 19-22.
- Ghebrehiwet, M., B. Bremer & M. Thulin (2000). Phylogeny of the tribe *Antirrhineae* (Scrophulariaceae) based on morphological and ndhF sequence data. *Plant Systematics and Evolution*, 220: 223-239.
- Godfray, H.C.J. (2002). Challenges for taxonomy. *Nature*, 417: 17-19.
- Güemes, J. (1997). *Pseudomisopates* Güemes, un género nuevo de Scrophulariaceae para la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 55: 492-493.
- Güemes, J., F. Marchal, E. Carrió & M.P. Blasco (2014). A new gypsophilous species of *Chaenorhinum* (Antirrhinaceae) from the south-east of the Iberian Peninsula. *Plant Biosystems* (in press). DOI: 10.1080/11263504.2014.987187.
- Güemes, J., I. Mateu & P. Sánchez-Gómez (1994). *Antirrhinum subbaeticum* Güemes, Mateu & Sánchez-Gómez (Scrophulariaceae), especie nueva de la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 51: 237-247.
- Hervier, M. (1907). Excursions botaniques de M. Elisée Reverchon. *Bulletin de l'Académie Internationale de Géographie Botanique (Le Mans)*, 17: 33-64.
- Heywood, V.H. (1971). Flowering Plants of the World. Oxford University Press, Oxford, London.
- Heywood, V.H. (1971). Scanning electron microscopy. Systematic and evolutionary applications. Academic Press, London & New York.
- IBM (2010). IBM SPSS Statistics for Windows, Version 19.0. IBM Corporation, Armonk, New York.

IUCN (2001). IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission, Gland.

Johansen, D.A. (1940). Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Company, New York and London.

Johnson, D.E. (2000). Métodos multivariados aplicados al análisis de datos. International Thompson Editores, México.

Juan, R., I. Fernández & J. Pastor (1997a). Systematic consideration of microcharacters of fruits and seeds in the genus *Verbascum* (Scrophulariaceae). *Annals of Botany*, 80: 591-598.

Juan, R., I. Fernández & J. Pastor (1997b). Observaciones de frutos y semillas al MEB y MO de *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. en el suroeste de España. *Lagascalia*, 20: 117-128.

Juan, R., J. Pastor & I. Fernández (1994). Seed morphology in *Veronica* L. (Scrophulariaceae) from south-west Spain. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 115: 133-143.

Juan, R., J. Pastor & I. Fernández (1998). Estudio de frutos y semillas en *Parentucellia* Viv. (Scrophulariaceae) y sus implicaciones taxonómicas. *Acta Botanica Malacitana*, 23: 51-57.

Juan, R., J. Pastor & I. Fernández (2000). SEM and light microscope observations on fruit and seeds in Scrophulariaceae from southwest Spain and their systematic significance. *Annals of Botany*, 86: 323-338.

Junniper, B.E. & C.E. Jeffrey (1983). Plant surfaces. London.

Kapoor, V.C. (1998). Principles and practices of animal taxonomy. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.

Khokhar, A.L. (2009). Taxonomic study of the trichomes of some representative species of family Convolvulaceae. Institute of plant sciences University of Sindh, Jamshoro.

- Khokhar, A.L., M.T. Rajput & S.S. Tahir (2012). Taxonomic study of the trichomes in the some members of the genus *Convolvulus* (Convolvulaceae). *Pakistan Journal of Botany*, 44: 1219-1224.
- Knoche, H. (1922) Flora Balearica: étude phytogéographique sur les Iles Baléares, 2. Montpellier.
- Kooiman, P. (1970). The occurrence of iridoid glycosides in the Scrophulariaceae. *Acta Botanica Neerlandica*, 19: 329-340.
- Kosteletzky, V.F. (1844). Index plantarum horti c.r. botanico Pragensis. Praga.
- Kurt, L., B.G. Ozbey, F. Kurt, E. Ozdeniz & A. Bolukbasi (2013). Serpentine Flora of Turkey. *Biological Diversity and Conservation*, 6: 134-152.
- Lacaita, C. (1929). La sierra de Cazorla et les excursions d'Elisée Reverchon. *Bulletin de la Société Botanique de Genève*, 2: 120-134.
- Lacaita, C. (1930). Novitia quaedam et notabilia hispanica. *Cavanillesia*, 3: 20-47.
- Laguna, E., V. Deltoro, J. Pérez-Botella, P. Pérez-Rovira, L. Serra, A. Olivares & C. Fabregat (2004). The role of small reserves in plant conservation in a region of high diversity in eastern Spain. *Biological Conservation*, 119: 421-426.
- Laínz, M. (1968). Aportaciones al conocimiento de la Flora Gallega, VI. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid.
- Lange, J.M.C. (1870). Scrophulariaceae. En : Willkomm, H.M. & J.M.C. Lange (editores). *Prodromus Florae Hispanicae*, 3. Stuttgartiae. pp. 577-581.
- Lawrence, G.H.M. (1951). *Taxonomy of vascular plants*. MacMillan, New York.
- Lincoln, R., G. Boxshall & P.A. Clark (1998). *A dictionary of Ecology, Evolution and Systematics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Linneo, C. (1753). *Species plantarum*. Holmiae.

- Lipscomb, D., N. Platnick & Q. Wheeler (2003). The intellectual content of taxonomy: a comment on DNA in taxonomy. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 65-67.
- Loidi, J. & A. Galán-Mera (1988). Notas sobre *Chaenorhinum origanifolium* aggr. (*Scrophulariaceae*) en la Península Ibérica. *Candollea*, 43: 249-259.
- López González, G. (1975). Contribución al estudio florístico y fitosociológico de la Sierra de Aguas. *Acta Botanica Malacitana*, 1: 81-205.
- Losa, T.M. (1964). Especies españolas del género *Chaenorhinum* Lange, *Anales del Instituto Botánico Antonio José Cavanilles*, 21: 545-564.
- Luc, M., M.E. Doucet, R. Fortuner, P. Castillo, W. Decraemer & P. Lax (2010). Usefulness of morphological data for the study of nematode biodiversity. *Nematology*, 12: 495-504.
- Mabberley, D.J. (1997). *The Plant Book*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mallet, J. & K. Willmott (2003). Taxonomy: Renaissance or Tower of Babel? *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 57-59.
- Manzanares, P., C. Gómez-Campo & M. Estrella Tortosa (1983). Estudios sobre el indumento de las especies ibéricas y baleáricas del género *Teucrium* L. (*Lamiaceae*). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 40: 93-106.
- Marchal, F. & M.L. Lendínez (2011). Los pradillos de terófitos gipsícolas (*Sedo-Ctenopson gypsophila*). En: Mota, J.F., P. Sánchez-Gómez & J.S. Guirado (editores). *Diversidad vegetal de las yeseras ibéricas. El reto de los archipiélagos edáficos para la biología de la conservación*. ADIF-Mediterráneo Asesores Consultores, Almería. pp. 527-532.
- Martín-Blanco, C.J. & M.A. Carrasco (2005). Catálogo de la flora vascular de la provincia de Ciudad Real. *Monografías de la Asociación de Herbarios Ibero-Macaronésica*, 1: 1-581.

Martínez-Hernández, F., J.M. Medina-Cazorla, A.J. Mendoza-Fernández, F.J. Pérez-García, P. Sánchez-Gómez, J.A. Garrido-Becerra & J.F. Mota (2009). Preliminary essay on the chorology of the Iberian gypsicolous flora: rarity and richness of the gypsum outcrops. *Acta Botanica Gallica*, 156: 9-18.

Martínez-Hernández, F., F.J. Pérez-García, J.A. Garrido-Becerra, A.J. Mendoza-Fernández, J.M. Medina-Cazorla, M.I. Martínez-Nieto, M.E. Merlo-Calvente & J.F. Mota (2011). The distribution of Iberian gypsophilous flora as a criterion for conservation policy. *Biodiversity & Conservation*, 20: 1353-1364.

Martínez-Ortega, M.M. & E. Rico (2001). Seed morphology and its systematic significance in some *Veronica* species (Scrophulariaceae) mainly from the Western Mediterranean. *Plant Systematics and Evolution*, 228: 15-32.

Mateu-Andrés, I. (1998). *Chaenorhinum tenellum* (Cav.) Lange, an iberian endemic endangered species. *Acta Botanica Gallica*, 145: 239-248.

Mattana, E., M.I. Daws, G. Fenu & G. Bacchetta (2010). Ecological and morphological seed traits of *Polygala sardoa* and *P. sinisica*: A comparative study on two endemic species of Sardinia. *Flora*, 205: 825-831.

Mattana, E., M.I. Daws, G. Fenu & G. Bacchetta (2012). Adaptation to habitat in *Aquilegia* species endemic to Sardinia (Italy): Seed dispersal, germination and persistence in the soil. *Plant Biosystems*, 146: 374-383.

Mattana, E., O. Grillo, G. Venora & G. Bacchetta (2008). Germplasm image analysis of *Astragalus maritimus* and *A. verrucosus* of Sardinia (subgen. *Trimeniaeus*, Fabaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 65: 149-155.

Médail, F. & K. Diadema (2009). Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean basin. *Journal of Biogeography*, 36: 1333-1345.

Medina-Cazorla J.M., F. Martínez-Hernández, A. Lahora-Cano, F.J. Pérez-García, J.A. Garrido-Becerra, A.J. Mendoza-Fernández & J.F. Mota (2010). Novedades para la flora de los substratos peculiares ibéricos (dolomías y yesos). *Lagascalia*, 30: 448-458.

Merlo, M.E., C. Gil, A.J. Sola, M.L. Jiménez, M.L. Rodríguez-Tamayo & J.F. Mota (2009). Can gypsophytes distinguish different types of gypsum habitat? *Acta Botanica Gallica*, 156: 63-78.

Meyers, Z.J., S.M. Ickert-Bond & R. LaMesjerant (2013). A survey of seed coat morphology in *Oxytropis*, sects. *Arctobia*, *Baicalia*, *Glaeocephala*, *Mesogaea* and *Orobia* (Fabaceae) from Alaska. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 7: 391-404.

Moazzeni, H., S. Zarre, I.A. Al-Shehbaz & K. Mummenhff (2007). Seed-coat microsculpturing and its systematic application in *Isatis* (Brassicaceae) and allied genera in Iran. *Flora*, 202: 447-454.

Monserrat, P. & G. Monserrat (1986). *Chaenorhinum organifolium* subsp. *cotiellae*, P. & G. Monserrat, subsp. nov. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 43: 43-45.

Mota, J.F., M. Cueto & M.E. Merlo (2003). Flora amenazada de la provincia de Almería: una perspectiva desde la Biología de la Conservación. *Monografías Ciencia y Tecnología (Universidad de Almería)*, 21: 1-329.

Mota, J.F., J.M. Medina-Cazorla, F.B. Navarro, F.J. Pérez-García, A. Pérez-Latorre, P. Sánchez-Gómez, J.A. Torres, A. Benavente, G. Blanca, C. Gil, J. Lorite & M.E. Merlo (2008). Dolomite flora of the Baetic Ranges glades (South Spain). *Flora*, 203: 359-375.

Mota, J.F., P. Sánchez-Gómez & J.S. Guirado (2011). Diversidad vegetal de las yeseras ibéricas. El reto de los archipiélagos edáficos para la biología de la conservación. ADIF-Mediterráneo Asesores Consultores, Almería.

Mota, J.F., P. Sánchez-Gómez, M.E. Merlo, P. Catalán, E. Laguna, M. De la Cruz, F.B. Navarro, F. Marchal, C. Bartolomé, J.M. Martínez Labarga, H. Sainz, F. Valle, L. Serra, F. Martínez Hernández, J.A. Garrido & F.J. Pérez García (2009). Aproximación a la checklist de los gipsófitos ibéricos. *Anales de Biología, Facultad de Biología, Universidad de Murcia*, 31: 71-80.

Muñoz-Centeno, L.M., D.C. Albach, J.A. Sánchez-Agudo & M.M. Martínez-Ortega (2006). Systematic Significance of Seed Morphology in *Veronica* (Plantaginaceae): A Phylogenetic Perspective. *Annals of Botany*, 98: 335-350.

Murley, M.R. (1951). Seeds of the Cruciferae of Northeastern North America. *American Midland Naturalist*, 46: 1-81.

Musselman L.J. & W.F. Mann (1976). A survey of surface characteristics of seeds of Scrophulariaceae and Orobanchaceae using scanning electron microscopy. *Phytomorphology*, 26: 370-378.

Mutel, A. (1835). Flore Française destinée aux herborisations, 2. Paris.

Narendran, T.C. (2006). An Introduction to Taxonomy. Director Zoological Survey of India, Kokatta.

Narendran, T.C. (2000). The Importance of Systematics. *Resonance*, 5: 60-68.

Narendran, T.C. (2003). Role of Taxonomy in Biological Control and in Insect Pest Management in India. En: Ignacimuthu S. & S. Jayaraj (editores). *Biological Control of Insect Pests*. pp. 250-255.

Nyman, C.F. (1890). *Conspectus florae europaeae. Supplementum*, 2. Örebro (Suecia).

Olmstead, R.G., C.W. DePamphilis, A.D. Wolfe, N.D. Young, W.J. Elisens & P.A. Reeves (2001). Desintegration of the Scrophulariaceae. *American Journal of Botany*, 88: 348-361.

Olmstead, R.G., K.J. Kim, R.K. Jansen & S.J. Wagstaff (2000). The phylogeny of the Asteridae sensu lato based on rbcL sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80: 700-722.

Olmstead, R.G. & P.A. Reeves (1995). Evidence for the polyphyly of the Scrophulariaceae based on chloroplast rbcL and ndhF sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 82: 176-193.

Oxelman B., P. Kornhall, R.G. Olmstead & B. Bremer (2005). Further disintegration of Scrophulariaceae. *Taxon*, 54: 411-425.

Pau, C. (1908). Plantas de la provincia de Huesca. *Boletín de la Sociedad Aragonesa de Ciencias Naturales*, 7: 106-119.

Pau, C. (1921). Notas sueltas sobre la flora matritense. *Boletín de la Sociedad Ibérica de Ciencias Naturales*, 20: 176-188.

Payne, W.W. (1978). A glossary of plant terminology. *Brittonia*, 30: 239-255.

Pearson, D.L., A.L. Hamilton, and T.L. Erwin (2011). Recovery Plan for the Endangered Taxonomy Profession. *BioScience*, 61: 58-63.

Pérez-García, F.J., F. Martínez-Hernández, J.M. Medina-Cazorla, A.J. Mendoza-Fernández, J.A. Garrido-Becerra, E. Salmerón-Sánchez, A. Lahora, F. Marchal, E. Triano, L. Gutiérrez, J.M. Martínez-Labarga & J.F. Mota (2011). Adiciones a la corología de los táxones gipsícolas del género *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. (Veronicaceae) en la Península Ibérica. En: Mota, J.F., P. Sánchez-Gómez, J.S. Guirado (editores). Diversidad vegetal de las yeseras ibéricas. El reto de los archipiélagos edáficos para la biología de la conservación. ADIF-Mediterráneo Asesores Consultores, Almería. pp. 611-617.

Pérez-Latorre, A.V., N. Hidalgo-Triana & B. Cabezudo (2013). Composition, ecology and conservation of the south-Iberian serpentine flora in the context of Mediterranean basin. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 70: 62-71.

Pérez-Latorre, A.V., P. Navas, D. Navas, Y. Gil & B. Cabezudo (1998). Datos sobre la flora y vegetación de la Serranía de Ronda (Málaga, España). *Acta Botánica Malacitana*, 23: 149-191.

Persoon, C.H. (1806). *Sinopsis Plantarum*. Paris & Tuebingae.

Pertusa Grau, J.F. (2010). Técnicas de análisis de imagen: aplicaciones en Biología. Universitat de València, Valencia.

Plaza, L., I. Fernández, R. Juan, J. Pastor & A. Pujadas (2004). Micromorphological Studies on Seeds of *Orobanche* Species from the Iberian

Peninsula and the Balearic Islands, and Their Systematic Significance. *Annals of Botany*, 94: 167-178.

Porta, P. (1887). Stirpium in insulis Balearium anno 1885 collectarum enumeratio. Estratto dal *Nuovo Giornale Botanico Italiano*, 19: 276-324.

Pujadas, A. & M.B. Crespo (2004). A new species of *Orobanche* (Orobanchaceae) from south-eastern Spain. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 146: 97-102.

Pykö, M. (1979). Morphology and anatomy of leaves from some woody plants in a humid tropical forest of Venezuelan Guayana. *Acta Botanica Fennica*, 112: 1-41.

Quinn, G.P. & M.J. Keough (2002). *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.

Rahmanzadeh, R., K. Muller, E. Fischer, D. Bartels & T. Borsch (2005). The Linderniaceae and Gratiolaceae are further lineages distinct from the Scrophulariaceae (Lamiales). *Plant Biology*, 7: 67-78.

Rajakaruna, N. (2004). The edaphic factors in the origin of plant species. *International Geology Review*, 46: 471-476.

Reeves, P.A. & R.G. Olmstead (1998). Evolution of novel morphological and reproductive traits in a clade containing *Antirrhinum majus* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*, 85: 1047-1056.

Reeves, R.D. & N. Adigüzel (2008). The nickel hyperaccumulating plants of the serpentines of Turkey and Adjacent Areas: A review with new data. *Turkish Journal of Biology*, 32: 143-153.

Reichenbach, H.G.L. (1828). *Conspectus Regni Vegetabilis per gradus naturales evoluti*. Lipsiae.

Reveal, J.L., W.S. Judd & R.G. Olmstead (1999). Proposal to conserve the name Antirrhinaceae against Plantaginaceae (Magnoliophyta). *Taxon*, 48: 182.

Reveal, J.L., R.G. Olmstead & W.S. Judd (2008). Proposals to conserve the name *Veronicaceae* (*Magnoliophyta*), and to conserve it against *Plantaginaceae*, a “superconservation” proposal. *Taxon*, 57: 643-644.

Rivas-Martínez, S. (2007). Mapa de series, geoseries y geopermaseries de vegetación de España. *Itinera Geobotanica*, 17: 5-436.

Roe, K.E. (1971). Terminology of hairs in the genus *Solanum*. *Taxon*, 20: 501-508.

Rothmaler, W. (1943). Zur Gliederung der *Antirrhineae*. *Repertorium novarum specierum regni vegetabilis*, 52: 16-39.

Rouy, G.C.C. (1882a). Excursions botaniques en Espagne I. Herborisations aux environs de Jativa. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 29: 120-127.

Rouy, G.C.C. (1882b). Matériaux pour servir à la révision de la flore portugaise accompagnés de notes sur certaines espèces ou variétés critiques de plantes européennes. *Naturaliste*, 2: 147-149.

Sadeghian, S., S. Zarre & G. Heubl (2014). Systematic implication of seed micromorphology in *Arenaria* (Caryophyllaceae) and allied genera. *Flora*, 209: 513-529.

Sáez, L. & M.B. Crespo (2005). A taxonomic revision of the *Linaria verticillata* group (*Antirrhineae*, Scrophulariaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 148: 229-244.

Safford, H.D., J.H. Viers & S.P. Harrison (2005). Serpentine endemism in the California flora: a database of serpentine affinity. *Madroño*, 52: 222-257.

Salmaki, Y., S. Zarre, H.J. Esser & G. Heubl (2011). Seed and gland morphology in *Euphorbia* (Euphorbiaceae) with focus on their systematic and phylogenetic importance, a case study in Iranian highland. *Flora*, 206: 957-973.

Salmaki, Y., S. Zarre, Z. Jamza & C. Bräuchler (2009). Trichome micromorphology of Iranian *Stachys* (Lamiaceae) with emphasis on its systematic implication. *Flora*, 204: 371-381.

Sánchez-Gómez, P., F. Alcaraz & J.S. Carrión (1987). Fragmenta chorologica occidentalia. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 44: 513-532.

Sánchez-Gómez, P., M.Á. Carrión Vilches, A. Hernández González & J. Guerra (2001). Una nueva subespecie de *Moricandia moricandioides* (Boiss.) Heywood (Brassicaceae). *Acta Botanica Malacitana*, 26: 202-205.

Selvi, F. (2007). Diversity, geographic variation and conservation of the serpentine flora of Tuscany (Italy). *Biodiversity and Conservation*, 16: 1423-1439.

Seo, M.N. (2010). Seed coat micromorphology of South American species of *Hybanthus* (Violaceae). *Nordic Journal of Botany*, 28: 366-370.

Smith, M.A., B.L. Fisher & P.D.N. Hebert (2005). DNA barcoding for effective biodiversity assessment of a hyperdiverse arthropod group: the ants of Madagascar. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 360: 1825-1834.

Sokal, R.R. & F.J. Rohlf (2001). Biometry: the principles and practice of statistics in biological research, 7th ed. W.H. Freeman and Company, New York.

Speta, F. (1977). Proteinkörper in Zellkernen: neue Ergebnisse und deren Bedeutung für die Gefäßpflanzensystematik nebst einer Literaturübersicht für die Jahre 1966-1976. *Candollea*, 32: 133-163.

Speta, F. (1980). Die gattungen *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. und *Microrrhinum* (Endl.) Fourr. im östlichen Teil ihrer Areale (Balkan bis Indien). *Stapfia*, 7: 1-72.

Stace, C.A. (1984). The taxonomic importance of the leaf surface. En: Heywood, V.H. & D. M. Moore (editores). *Current Concepts in plant Taxonomy*. Academic Press, London. pp. 80-82.

Stearn, W.T. (1973). *Botanical Latin*. David & Charles, Newton Abbot.

- Stevanovič, V., K. Tan & G. Iatrou (2003). Distribution of endemic Balkan flora on serpentine. I. Obligate serpentine endemics. *Plant Systematics and Evolution*, 242: 149-170.
- Stübing, G., J.B. Peris & R. Figuerola (1988). Cuatro novedades sobresalientes para el catálogo de la provincia de Valencia. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 45: 355.
- Sutton, D.A. (1988). A revision of the tribe *Antirrhineae* (Scrophulariaceae). Oxford University Press, British Museum (Natural History), London.
- Tahseen, Q. (2014). Taxonomy: The Crucial yet Misunderstood and Disregarded Tool for Studying Biodiversity. *Journal of Biodiversity and Endangered Species*, 2: 128. doi:10.4172/2332-2543.1000128.
- Talavera, S., P. Sánchez Gómez, D. López García, J.F. Jiménez Martínez & J.F. Mota (2010). A new species of *Astragalus* L. sect. *Sesamei* DC. (Leguminosae) from the southeast of Spain: *Astragalus castroviejoi*. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 67: 41-47.
- Tank, D.C., P.M. Beardsley, S.A. Kelchner & R.G. Olmstead, (2006). Review of the systematic of Scrophulariaceae s.l. and their current disposition. *Australian Systematic Botany*, 19: 289-307.
- Tautz, D., P. Arctander, A. Minelli, R.H. Thomas & A.P. Vogler (2003). A plea for DNA taxonomy. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 70-74.
- Thiers, B. (2015). Index herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available: <http://sweetgum.nybg.org/ih/> (continuously updated).
- Tomaszewski, D., J. Zieliński & M. Gawlak (2014). Foliar indumentum in central-European *Rubus* species (Rosaceae) and its contribution to the systematics of the group. *Nordic Journal of Botany*, 32: 1-10.
- Tutin, T.G., V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters & D.A. Webb (1972). *Flora Europea*, 3: Diapensiaceae to Myoporaceae. Cambridge University Press, Cambridge.

- Valdés, B. (1986). *Chaenorhinum villosum* (L.) Lange. *Lagasalia*, 14: 92-95.
- Valdés, B. (1987). Scrophulariaceae. En: Valdés, B., S. Talavera & E. Fernández-Galiano (editores.) *Flora vascular de Andalucía Occidental*, 2. Ketres editora S.A., Barcelona. pp. 486-547.
- Valdés, B. (1999). Variabilidad de *Hedysarum boveanum* Bunge ex Basiner. *Lagasalia*, 21: 249-254.
- Valdés, B. (2002). *Chaenorhinum* (DC.) Rchb. (Scrophulariaceae). En: Valdés, B., M. Rejdali, A. Achhal El Kadmiri, J.L. Jury & J.M. Montserrat (editores.) *Vascular Flora of North Morocco*, 2. CSIC, Madrid. pp. 575-576.
- Vargas, P., J.A. Rosselló, R. Oyama & J. Güemes (2004). Molecular evidence for naturalness of genera in the tribe *Antirrhineae* (Scrophulariaceae) and three independent evolutionary lineages from the New World and the Old. *Plant Systematics and Evolution*, 249: 151-172.
- Vigalondo, B., M. Fernández-Marruecos, P. Vargas & L. Sáez (2015). Unmasking cryptic species: morphometric and phylogenetic analyses of the Ibero-North African *Linaria incarnata* complex. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177: 395-417.
- Visauta, B. & J.C. Martori (2003). Análisis estadístico con SPSS para Windows. Estadística multivariante. 2ª ed. McGrawHill/Interamericana de España, Madrid.
- Watson, L. & M.J. Dallwitz (2000). The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. <http://biodiversity.uno.edu/delta/>
- Werker, E., E. Putievsky & U. Ravid (1985). The essential oils and glandular hairs in different chemotypes of *Origanum vulgare* L. *Annals of Botany*, 55: 793-801.
- Wettstein, R. (1891). Scrophulariaceae. En: Engler, A. & K. Prantl (editores.) *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, 4 (3b). Wilhelm Engelmann, Leipzig. pp. 39-107.

Wheeler, Q.D., P.H. Raven & E.O. Wilson (2004). Taxonomy: impediment or expedient? *Science*, 303: 285.

Whittaker, R.H. (1954). The ecology of serpentine soils. *Ecology*, 35: 258-288.

Willkomm, H.M. (1886). *Illustrationes florum Hispaniae insularumque Balearum*. Stuttgart.

Wilson, E.O. (2003). The encyclopaedia of life. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 77-80.

Wilson, E.O. (2004). Taxonomy as a fundamental discipline. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 359: 739.

Xiang C., Z. Dong, H. Peng & Z. Liu (2010). Trichome micromorphology of the East Asiatic genus *Chelonopsis* (Lamiaceae) and its systematic implications. *Flora*, 205: 434-441.

Yıldırım, H., K. Tan, S.G. Şenol & A.F. Pirhan (2010). *Chaenorhinum semispeluncarum* sp. nov. and *C. yildirimlii* sp. nov. (Scrophulariaceae) from east Anatolia. Turkey. *Nordic Journal of Botany*, 28: 457-464.

Zernike, F. (1942a). Phase contrast, a new method for microscopic observation of transparent objects, Part I. *Physica*, 9: 686-689.

Zernike, F. (1942b). Phase contrast, a new method for microscopic observation of transparent objects, Part II. *Physica*, 9: 974-986.

Agradecimientos

Gracias al Dr. Jaime Güemes, por su dedicación en la dirección de esta tesis, su tiempo, y por su apoyo en todo momento, dentro y fuera de esta tesis; a Manuel Becerra por su colaboración en el apartado 3.3; al Dr. Juan Mota y Francisco Marchal, por su apoyo en el campo y su colaboración en el apartado 3.4; a los conservadores de los herbarios ABH, COA, JACA, MA, SEV y VAL por proveer el material necesario para la comparación; al equipo de la Sección de Microscopía del Servicio Central de Soporte a la Investigación de la Universidad de Valencia, por sus consejos y su constante apoyo en la toma de fotografías de microscopía electrónica; a Fabiola Barraclough por revisar el texto en inglés.

A Martita, por todos los momentos de risas en los momentos menos alegres.

A mis padres, mi hermana y amigos, por dárme todo y animarme a seguir.

A Félix, por todo.