

Les données caryologiques ne peuvent pas contribuer à la résolution du problème, puisqu'il y a chez les deux espèces des formes diploïdes à $2n = 10$ et des formes tétraploïdes à $2n = 20$. Nous avons constaté que toutes les populations du Cap Mondego que nous avons examinées (alen-

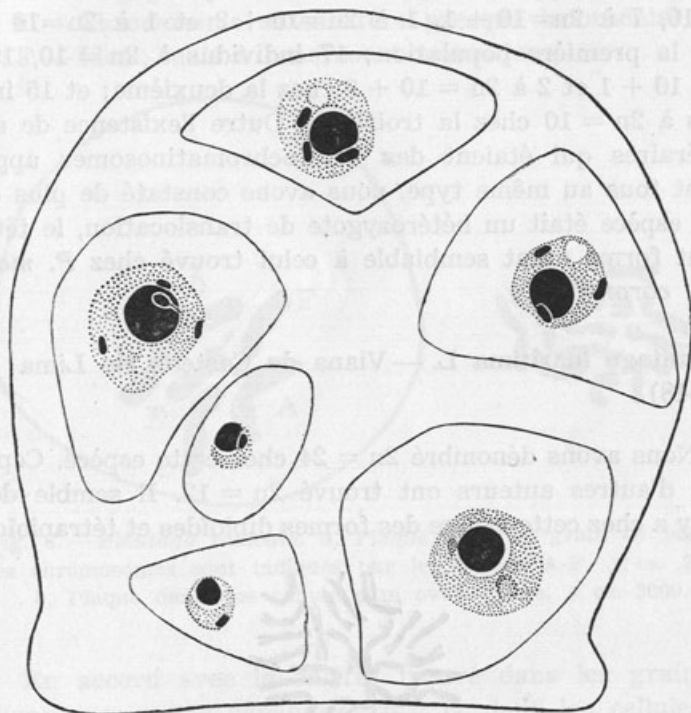


Fig. 6. — *P. coronopus* (n.° 2831, Ind. 5). Hexade.

tours du cimetière de Buarcos, en face de l'usine de ciment, entrée des mines du Cap Mondego, Miradouro, Phare, etc.) étaient des diploïdes à $2n = 10$.

L'apparition de tétravalents, phénomène non signalé par BÖCHER, LARSEN & RAHN, est aussi à remarquer.

Les irrégularités de la méiose amènent parfois à la formation d'hexades (fig. 6).

3. *Plantago serraria* L. — Figueira da Foz, Buarcos (n.º 3277); Cascais, Manique (n.º 3010); Arrábida (n.º 4836).

Cette espèce a été l'objet d'une étude détaillée de notre part (FERNANDES & FRANÇA, sous presse). Dans ce travail, nous avons rapporté l'apparition de 6 plantes normales à $2n=10$, 7 à $2n=10+1$, 1 à $2n=10+2$ et 1 à $2n=10+3$ dans la première population; 17 individus à $2n=10$, 19 à $2n=10+1$ et 2 à $2n=10+2$ chez la deuxième; et 15 individus à $2n=10$ chez la troisième. Outre l'existence de surnuméraires qui étaient des hétérochromatinosomes appartenant tous au même type, nous avons constaté de plus que cette espèce était un hétérozygote de translocation, le tétravalent formé étant semblable à celui trouvé chez *P. major* et *P. coronopus*.

4. *Plantago maritima* L. — Viana do Castelo, rio Lima (n.º 4348).

Nous avons dénombré $2n=24$ chez cette espèce. Cependant, d'autres auteurs ont trouvé $2n=12$. Il semble donc qu'il y a chez cette espèce des formes diploïdes et tétraploïdes.



Fig. 7. — *Plantago maritima* L. Plaque somatique à 24 chromosomes (n.º 4348, Ind. 5).

5. *Plantago radicata* Hoffgg. & Link (*P. recurvata* sensu P. Cout. non L.). — Serra da Peneda, Alto dos Bicos.

À notre connaissance, le nombre chromosomique de cette espèce n'était pas encore connu. Nous avons dénombré 6 chromosomes dans la première mitose du pollen (fig. 8a) et nous avons constaté qu'il y avait les types suivants:

- A — Chromosome isobrachial plus long;
- B — Chromosome aussi isobrachial, mais à bras plus courts que chez le précédent;
- C — Chromosome hétérobrachial plus long;
- D — Chromosome semblable au précédent mais à bras long plus court;
- E — Chromosome satellitifère presque isobrachial;
- F — Idem, mais à bras court moins long.

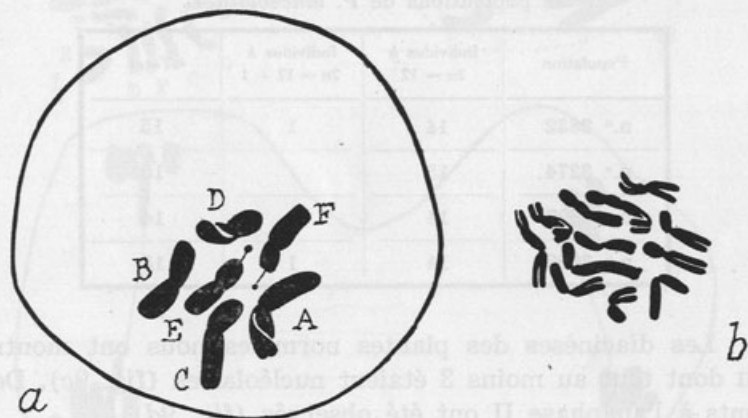


Fig. 8. — *Plantago radicata*. a, Plaque dans un grain de pollen; les chromosomes sont indiqués par les lettres A-F. \times ca. 2000.
b, Plaque dans une cellule d'un ovule jeune. \times ca. 3000.

En accord avec le chiffre trouvé dans les grains du pollen, nous avons dénombré $2n = 12$ dans les cellules des ovules jeunes (fig. 8b).

Nous n'avons pas réussi à récolter des anthères à la méiose.

6. *Plantago lanceolata* L. — Porto, Ramalde (n.° 2832); Coimbra, Adémia (n.° 3274); Vila Velha de Ródão, rive droite du Tage (n.° 5607); Cascais, Quinta do Pisão (n.° 3008).

Le Tableau II met en évidence les résultats des observations menées à bout chez les populations de cette espèce. On constate que le nombre chromosomique normal est, en

accord avec McCULLAGH (1934), $2n = 12$ et que des chromosomes surnuméraires ont été trouvés chez les populations de Porto et Cascais. Les figures 9a, b, où les paires chromosomiques sont indiquées par les lettres A-F, montrent le caryotype de cette espèce.

TABLEAU II

Résultats des dénombrements chromosomiques chez les populations de *P. lanceolata* L.

| Population | Individus à $2n = 12$ | Individus à $2n = 12 + 1$ | Total |
|------------|-----------------------|---------------------------|-------|
| n.° 2832 | 14 | 1 | 15 |
| n.° 3274 | 15 | | 15 |
| n.° 5607 | 14 | | 14 |
| n.° 3008 | 14 | 1 | 15 |

Les diacinèses des plantes normales nous ont montré 6 π dont tout au moins 3 étaient nucléolaires (fig. 9c). Des ponts à l'anaphase II ont été observés (fig. 9d).

Nous n'avons pas réussi à étudier la méiose dans les plantes pourvues de chromosomes surnuméraires.

7. *Plantago lagopus* L. var. *cylindrica* Boiss. (*P. lusitanica* L.)
— Coimbra, Choupal (n.° 3273); Lisboa, Amora (n.° 4830);
Oeiras (n.° 3007); entre Cano e Ervedal, aux alentours
d'Estremoz (n.° 3238).

Des plantes normales et d'autres pourvues d'un surnuméraire ont été trouvées (voir Tableau III). Les premières possèdent $2n = 12$, en accord avec les résultats de McCULLAGH (1934). L'idiogramme est montré par les figures 10a, b, où les paires sont indiquées par les lettres A-F.

En mettant de côté certaines anomalies, comme l'apparition d'univalents à partir des états avancés de la diacinèse (fig. 10d), la méiose découle d'une façon presque régulière comme les figures 10c, e, f et g le montrent. Des tétravalents n'ont pas été identifiés.

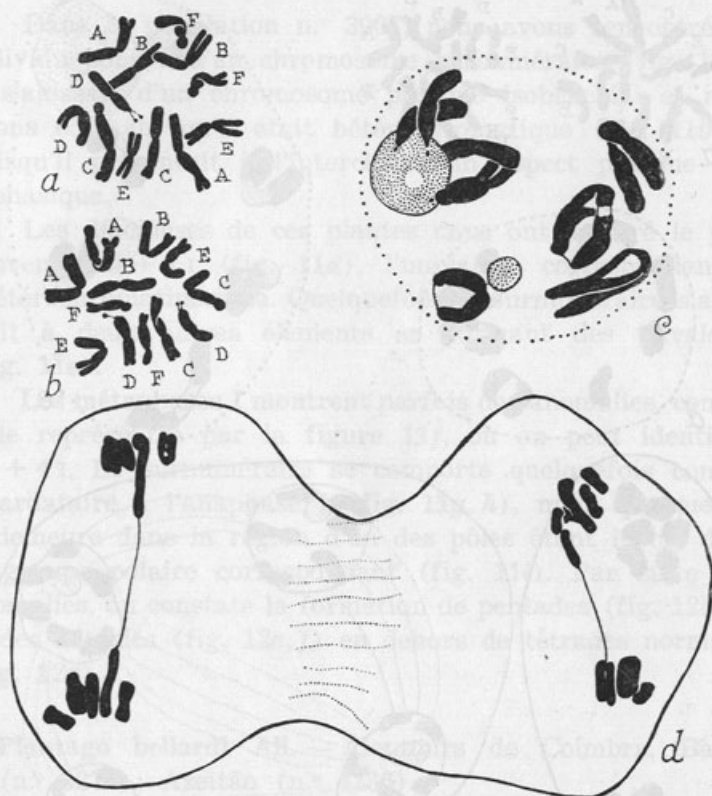


Fig. 9. — *Plantago lanceolata*. a, b, Plaques somatiques (n.° 3008, Ind. 13 et Ind. 15). c, Diacinèse (n.° 3008, Ind. 13). d, Anaphase II, montrant des ponts (n.° 3008, Ind. 8).

TABLEAU III

Résultats des dénombrements chromosomiques
chez les populations de *P. lagopus* L.
var. *cylindrica* Boiss.

| Population | Individus à $2n = 12$ | Individus à $2n = 12 + 1$ | Total |
|------------|--------------------------|------------------------------|-------|
| n.° 3273 | 14 | 1 | 15 |
| n.° 3238 | 15 | | 15 |
| n.° 4830 | 15 | | 15 |
| n.° 3007 | 15 | 1 | 16 |

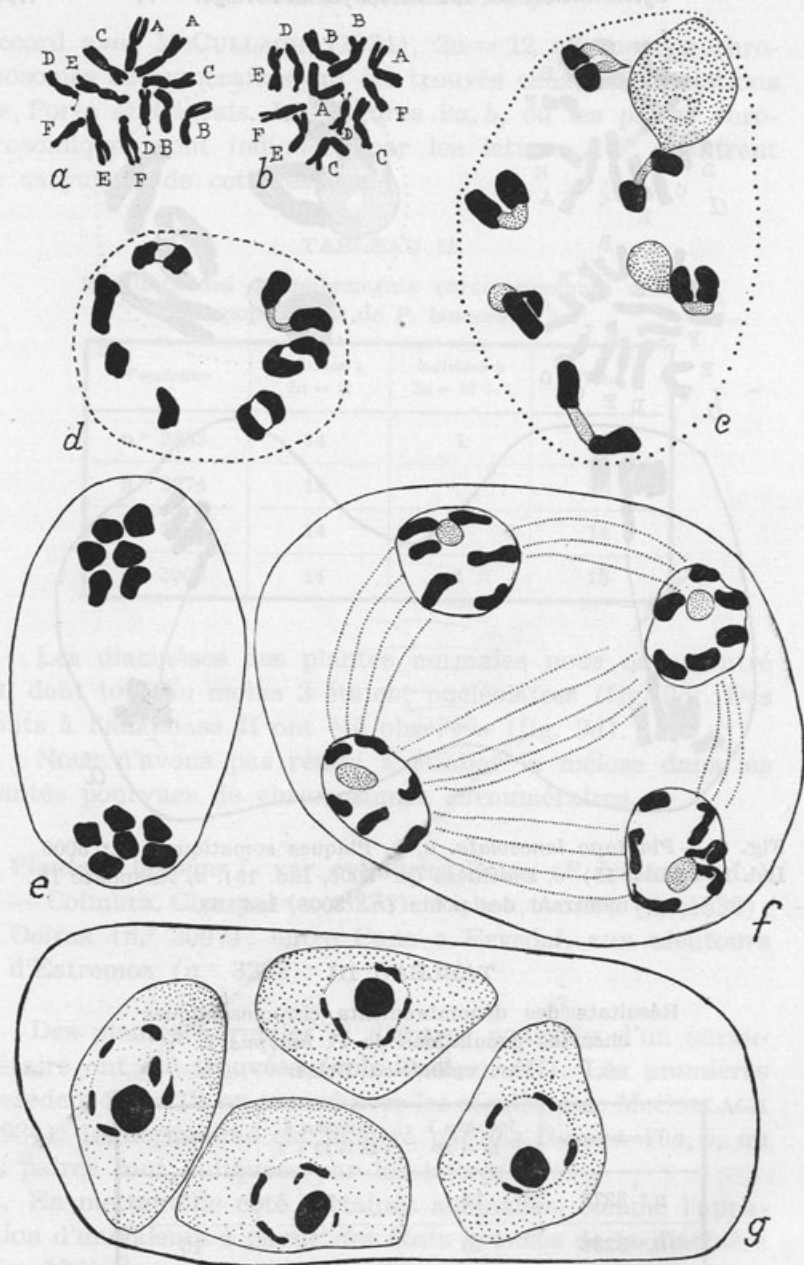


Fig. 10. — *Plantago lagopus* var. *cylindrica*. a, b, Plaques somatiques (n.° 3007, Ind. 38). c, d, Diacinèses (n.° 3007, Ind. 38). e, Anaphase I (n.° 3288, Ind. 12). f, Télaphase II (Idem). g, Tétrade dont les noyaux montrent de l'hétérochromatine (Idem).

Dans la population n.° 3007, nous avons rencontré un individu pourvu d'un chromosome surnuméraire (fig. 11a). Il s'agissait d'un chromosome presque isobrachial et nous avons constaté qu'il était hétérochromatique (fig. 11b, c), puisqu'il présentait à l'intercinèse un aspect presque métaphasique.

Les diacinèses de ces plantes nous ont montré le plus souvent $6\Pi + 1I$ (fig. 11d), l'univalent correspondant à l'hétérochromatinosome. Quelquefois, le surnuméraire s'associait à deux autres éléments en formant des trivalents (fig. 11e).

Les métaphases I montrent parfois des anomalies, comme celle représentée par la figure 11f, où on peut identifier $4\Pi + 4I$. Le surnuméraire se comporte quelquefois comme retardataire à l'anaphase I (fig. 11g, h), mais quelquefois il demeure dans la région d'un des pôles étant inclus dans le groupe polaire correspondant (fig. 11i). Par suite des anomalies, on constate la formation de pentades (fig. 12b, d) et des hexades (fig. 12e, f) en dehors de tétrades normales (fig. 12a).

8. *Plantago bellardi* All. — Alentours de Coimbra, Baleia (n.° 3271); Azeitão (n.° 4236).

En accord avec McCULLAGH, nous avons dénombré $2n = 10$ (fig. 13a) dans les deux populations (11 individus examinés de la première et 14 de la deuxième). Des difficultés pour établir la correspondance des éléments des paires chromosomiques existantes ont été éprouvées aussi chez cette espèce. Probablement, ces difficultés résultent du fait que des translocations ont eu lieu pendant la différenciation de la garniture. Les homologies considérées les plus probables sont celles indiquées par la fig. 13a où les paires sont indiquées par les lettres A-E.

Les diacinèses montrent 5 bivalents dont 2 plus longs, 2 un peu plus courts et 1 encore plus court (fig. 13b, c). Bien que les chromosomes soient longs, le nombre de chiasmata de chaque bivalent n'est pas élevé (fig. 13b-d). Au fur et à mesure que la prophase avance, quelques chias-

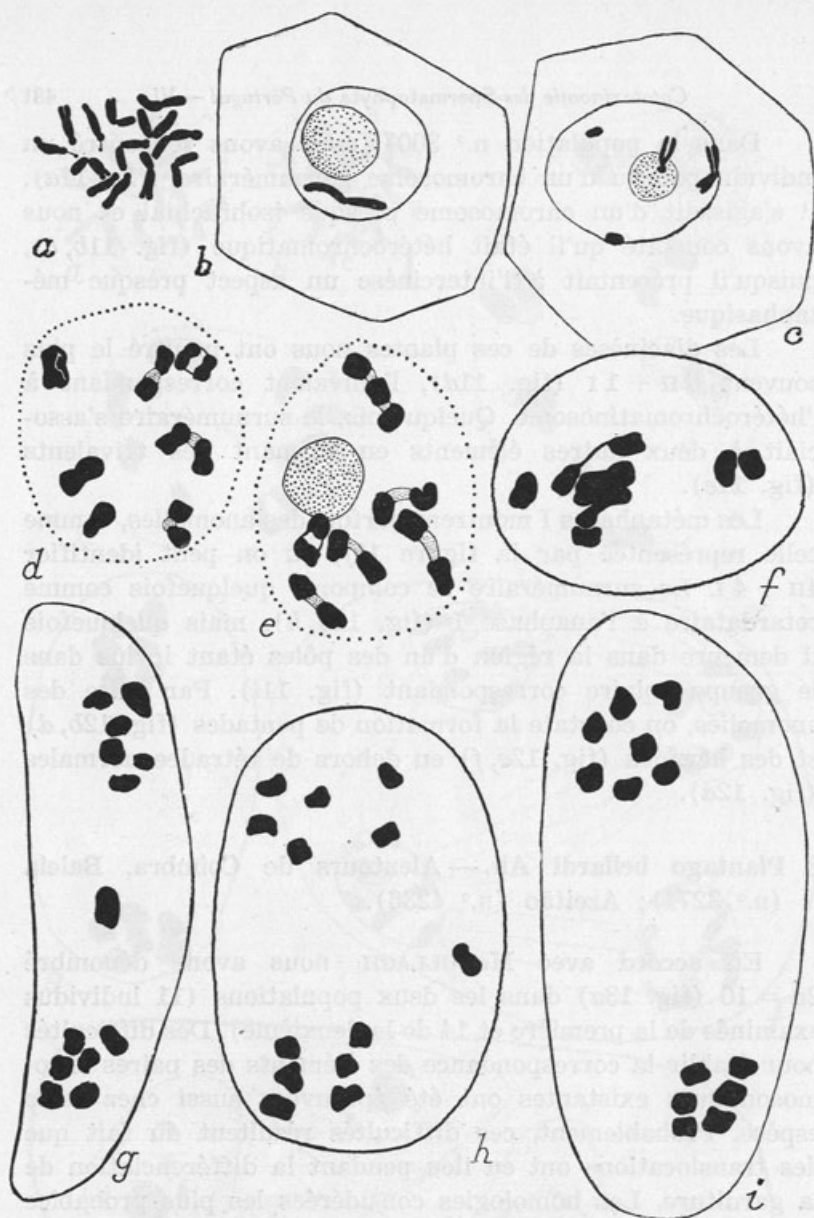


Fig. 11. — *Plantago lagopus* var. *cylindrica* avec un hétérochromatosome surnuméraire. a, Plaquette somatique montrant 3 chromosomes à constriction médiane ou presque (n.° 3007, Ind. 2). b, Noyau intercinétique montrant l'hétérochromatosome (n.° 3007, Ind. 17). c, Idem montrant l'hétérochromatosome et de l'hétérochromatine d'autres chromosomes de la garniture normale (Idem). d, Diacinèse à 6 II + 1 I (n.° 3007, Ind. 5). e, Idem à 1 III + 5 II (n.° 3007, Ind. 5). f, Métaphase I à 4 II + 4 I (n.° 3007, Ind. 40). g, h, Anaphases I montrant l'hétérochromatosome en retard au plan équatorial (n.° 3007, Ind. 2). i, Anaphase I à distribution 7:6 (Idem).

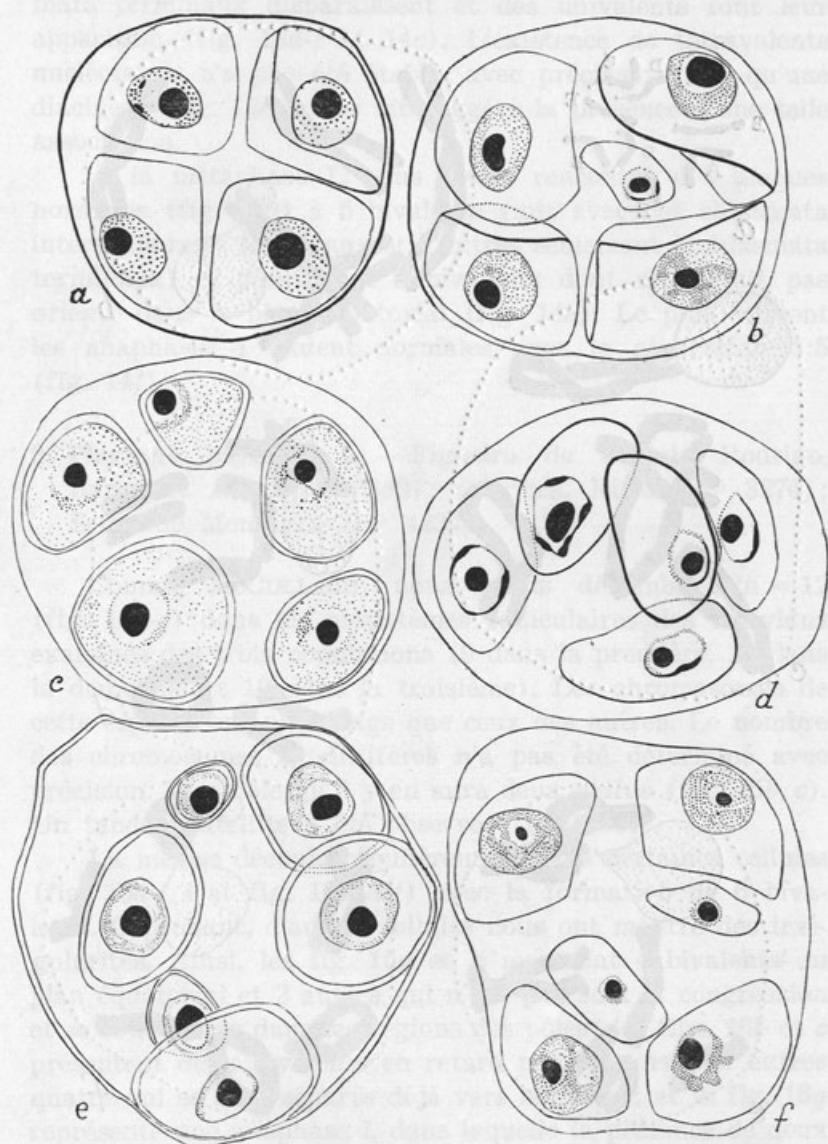


Fig. 12. — *Plantago lagopus* var. *cylindrica* avec un hétérochromatinosome surnuméraire. a, Tétrade. b-d, Pentades. e, f, Hexades.

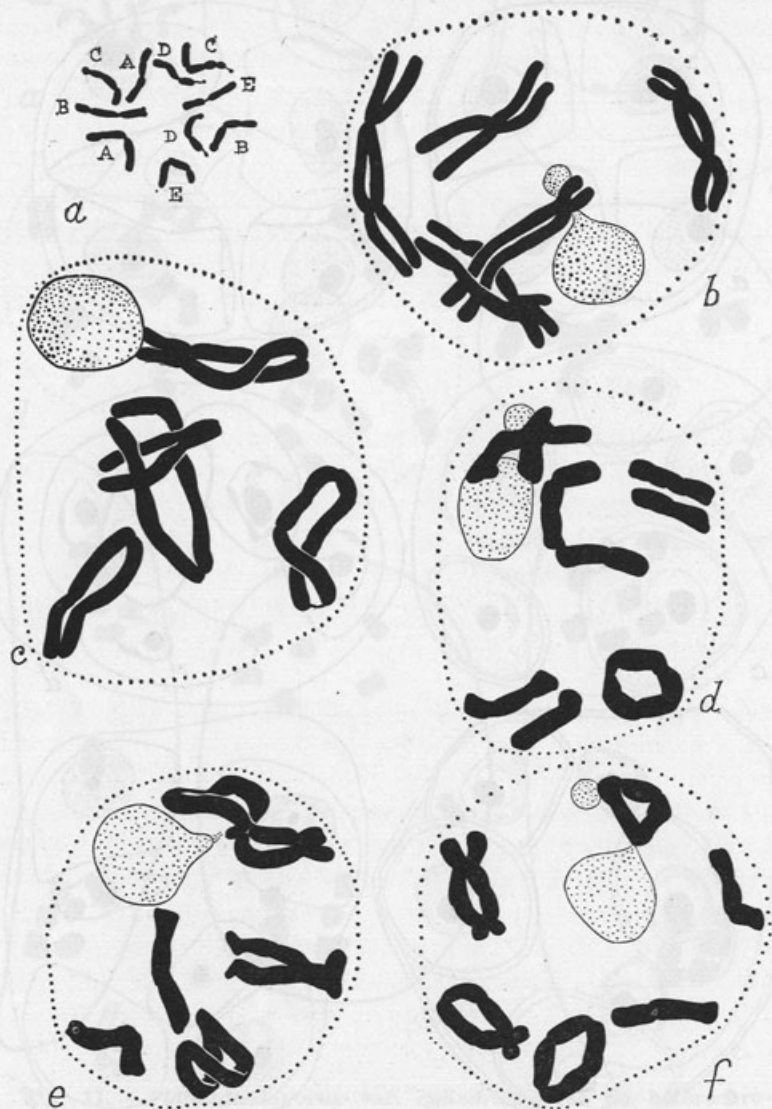


Fig. 13. — *Plantago bellardi*. a, Plaque somatique dans une cellule du méristème racinaire (n.º 327, Ind. 10). b-f, Diacinèses (n.º 3271, Ind. 1 et 3); explication dans le texte.

mata terminaux disparaissent et des univalents font leur apparition (fig. 13*d-f* et 14*c*). L'existence de tétravalents nucléolaires n'a pas été établie avec précision, bien qu'une diacynèse (fig. 13*e*) nous ait suggéré la présence d'une telle association.

À la métaphase I, nous avons rencontré des plaques normales (fig. 14*d*) à 5 bivalents (uns avec des chiasmata interstitiaux et terminaux et d'autres seulement à chiasmata terminaux) et d'autres à 5 bivalents dont un n'était pas orienté dans le plan équatorial (fig. 14*e*). Le plus souvent les anaphases I étaient normales avec la séparation 5:5 (fig. 14*f*).

9. *Plantago psyllium* L. — Figueira de Castelo Rodrigo, Barca de Alva (n.º 5380); Coimbra, Eiras (n.º 3276); Serra de Monsanto (n.º 4237).

Comme McCULLAGH, nous avons dénombré $2n = 12$ (fig. 15*a-c*) dans les méristèmes radiculaires des individus examinés des trois populations (9 dans la première, 13 dans la deuxième et 10 dans la troisième). Les chromosomes de cette espèce sont plus longs que ceux des autres. Le nombre des chromosomes satellitifères n'a pas été déterminé avec précision. Il semble qu'il y en aura deux paires (fig. 15*b, c*). Un tandem-satellite a été observé (fig. 15*b*).

La méiose découle régulièrement dans certaines cellules (fig. 15*d-f, i* et fig. 16*a, d-f*) avec la formation de 6 bivalents. Cependant, d'autres cellules nous ont montré des irrégularités. Ainsi, les fig. 15*g* et *h* montrent 4 bivalents au plan équatorial et 2 autres qui n'ont pas subi la congression et se sont placés dans les régions des pôles; les figs. 16*b* et *c* présentent deux bivalents en retard par rapport aux autres quatre qui se sont séparés déjà vers les pôles; et la fig. 16*g* représente une anaphase I, dans laquelle la présence de deux univalents engendre la séparation 7:5.

D'autres irrégularités remarquables ont été trouvées. Ainsi, la fig. 16*h* montre une diacynèse dans laquelle on compte 5 bivalents et 2 univalents; la fig. 16*i*, une métaphase où on trouve 6 II au plan équatorial et 1 univalent au pôle

supérieur. La dernière cellule montre donc un chromosome surnuméraire. Celui-ci pourrait avoir résulté de non-séparation survenue pendant une division pré-méiotique ou bien il pourrait avoir été acquis moyennant cytomixie.

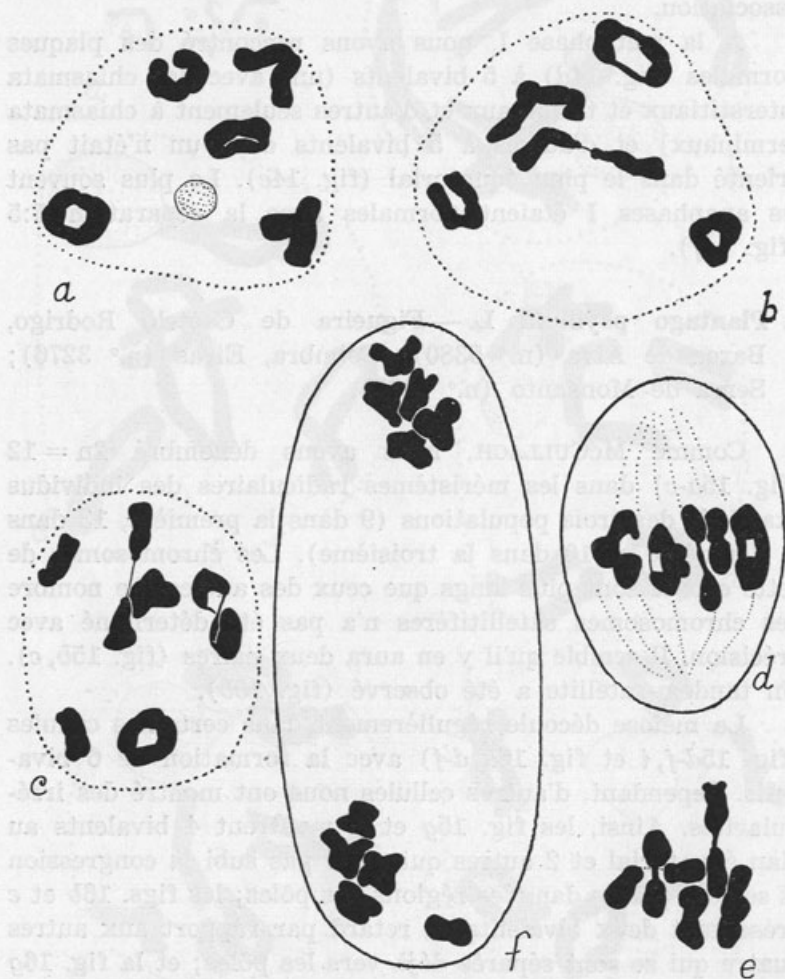


Fig. 14. — *Plantago bellardii* (n.° 32, Ind. 3). a-c, Diacinèses. d, e, Métaphases I. f, Anaphase I. Explication dans le texte.

D'autres figures remarquables sont les suivantes: fig. 17a (diacinèse à $6\Pi + 1$ fragment), fig. 17b (métaphase I à 6Π plus 2 fragments dans la région d'un des pôles), fig. 17c

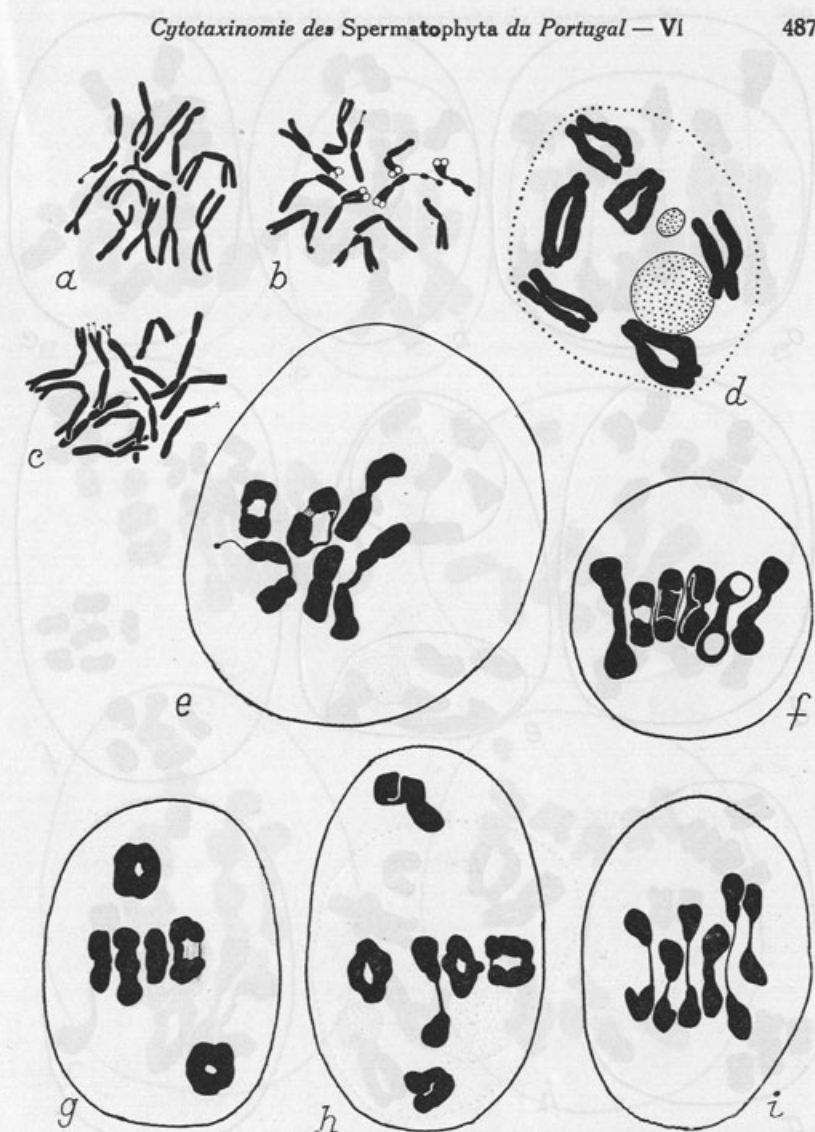


Fig. 15. — *Plantago psyllium*. a-c, Plaques somatiques (n.° 3276, Ind. 7 et 6). d, Diacinèse à 6 II (n.° 3276, Ind. 6). e, Prométaphase à 6 II (n.° 3276, Ind. 12). f, Métaphase I à 6 II (n.° 3276, Ind. 2). g, h, Métaphases I montrant non-congression de deux bivalents (n.° 3276, Ind. 12). i, Métaphase I à congression régulière des 6 bivalents (n.° 3276, Ind. 7).

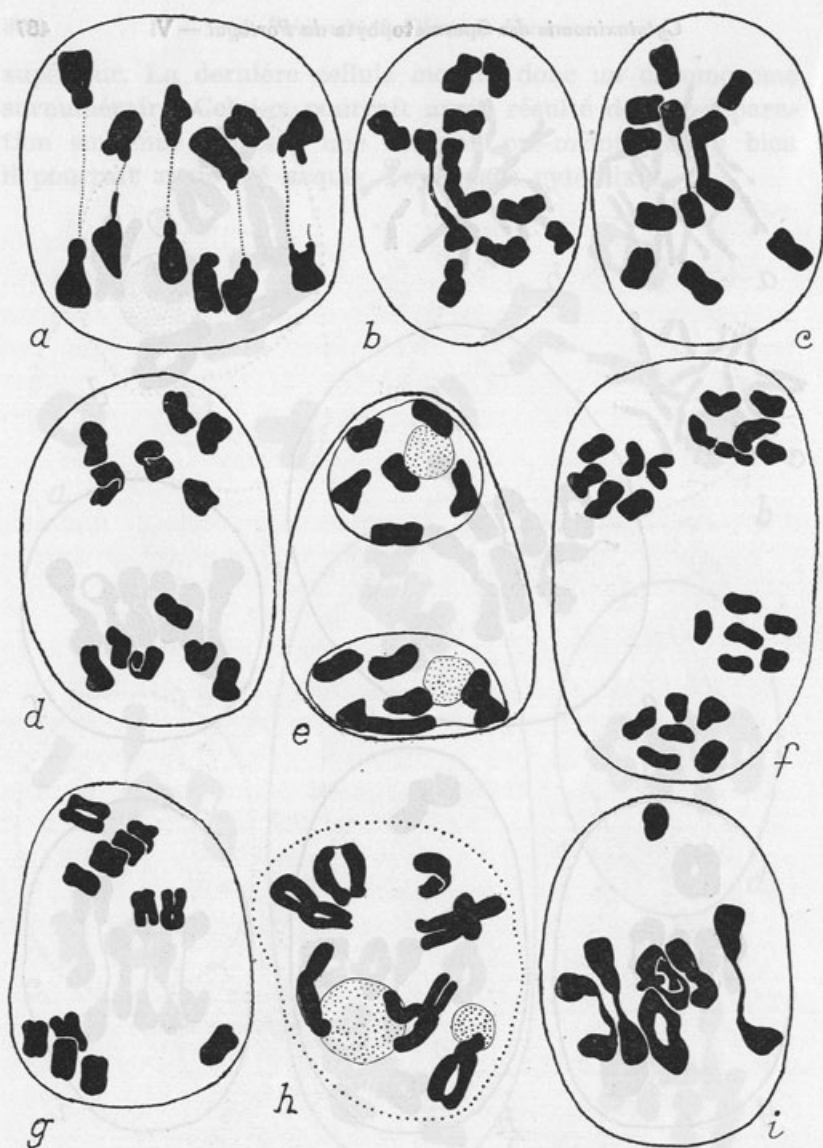


Fig. 16. — *Plantago psyllium*. *a*, Anaphase I montrant disjonction synchrone des 6 II. *b*, *c*, Idem montrant séparation asynchrone par suite du retard de 2 II. *d*, Anaphase I à séparation régulière 6:6. *e*, Télophase I, montrant aussi séparation régulière. *f*, Anaphase II normale. *g*, Anaphase I à séparation 7:5. *h*, Diacynèse à 5 II + 2 I. *i*, Métaphase I à 6 II au plan équatorial et 1 I au pôle.

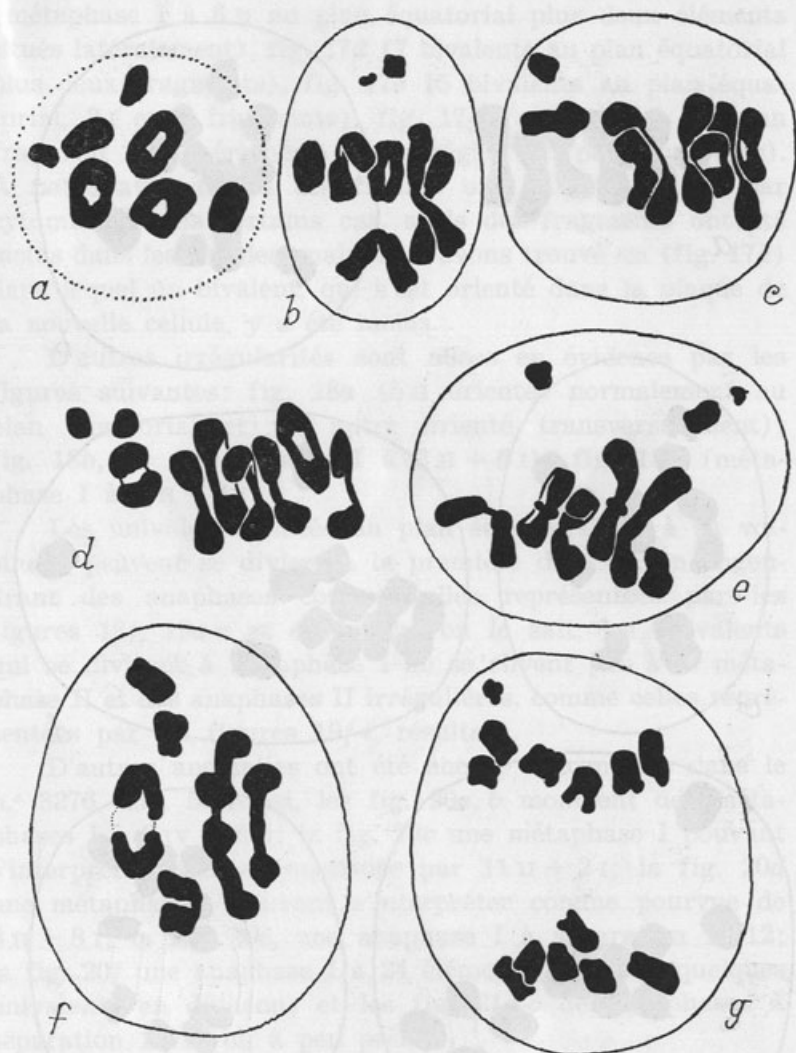


Fig. 17. — *Plantago psyllium*. Prométaphase à 6 II + 1 fragment. b, Métaphase I à 6 II + 2 fragments. c, Idem à 6 II + 2 éléments surnuméraires. d, Idem à 7 II + 2 fragments. e, Idem à 5 II + 2 I + 2 fragments. f, Idem à 5 II + 2 I. g, Anaphase I à séparation normale plus un fragment.

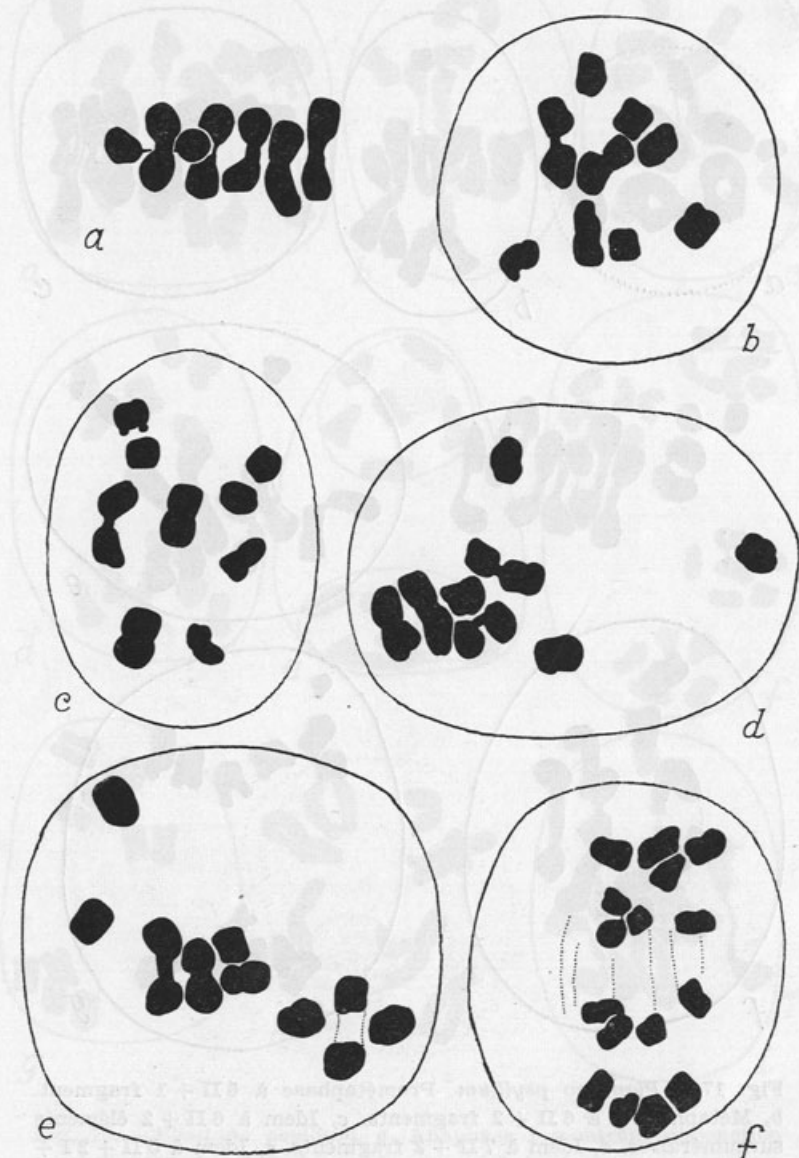


Fig. 18. — *Plantago psyllium*. *a*, Métaphase I montrant manque d'orientation d'un bivalent. *b*, Métaphase I à 3 II + 6 I ou la ségrégation précoce de 3 II. *c*, Idem aussi à 3 II + 6 I. *d*, Idem à 4 II + 1 I. *e*, Idem à 3 II + 6 I. *f*, Anaphase I amenant à une distribution 8:7.

(métaphase I à 6Π au plan équatorial plus deux éléments situés latéralement), fig. 17*d* (7 bivalents au plan équatorial plus deux fragments), fig. 17*e* (5 bivalents au plan équatorial, $2I$ et 2 fragments), fig. 17*g* (anaphase I avec un fragment à la périphérie de la région du pôle supérieur). À notre avis, toutes ces figures ont été engendrées par cytomixie. Dans certains cas, seuls des fragments ont été inclus dans les cellules, mais nous avons trouvé un (fig. 17*d*) dans lequel un bivalent, qui s'est orienté dans la plaque de la nouvelle cellule, y a été inclus.

D'autres irrégularités sont mises en évidence par les figures suivantes: fig. 18*a* (5Π orientés normalement au plan équatorial et un autre orienté transversalement); fig. 18*b, c, e* (métaphases I à $3\Pi + 6I$); fig. 18*d* (métaphase I à $4\Pi + 4I$).

Les univalents placés au plan équatorial ou à sa voisinage peuvent se diviser à la première division, en engendrant des anaphases comme celles représentées par les figures 18*f, 19a-c* et *e*. Comme on le sait, les univalents qui se divisent à l'anaphase I ne se clivent pas à la métaphase II et des anaphases II irrégulières, comme celles représentées par les figures 19*f-i*, résultent.

D'autres anomalies ont été encore rencontrées dans le n.° 3276, Ind. 5. Ainsi, les fig. 20*a, b* montrent des métaphases I à $2IV + 8\Pi$; la fig. 20*c* une métaphase I pouvant s'interpréter comme constituée par $11\Pi + 2I$; la fig. 20*d* une métaphase I pouvant s'interpréter comme pourvue de $8\Pi + 8I$; la fig. 20*e*, une anaphase I à séparation 12:12; la fig. 20*f* une anaphase I à 24 éléments, desquels quelques univalents en division; et les fig. 21*a-c* des anaphases à séparation 12:12 ou à peu près.

À notre avis, toutes ces anomalies correspondent à des méioses survenues dans un secteur tétraploïde d'une région d'une anthère qui est apparue dans une plante diploïde.

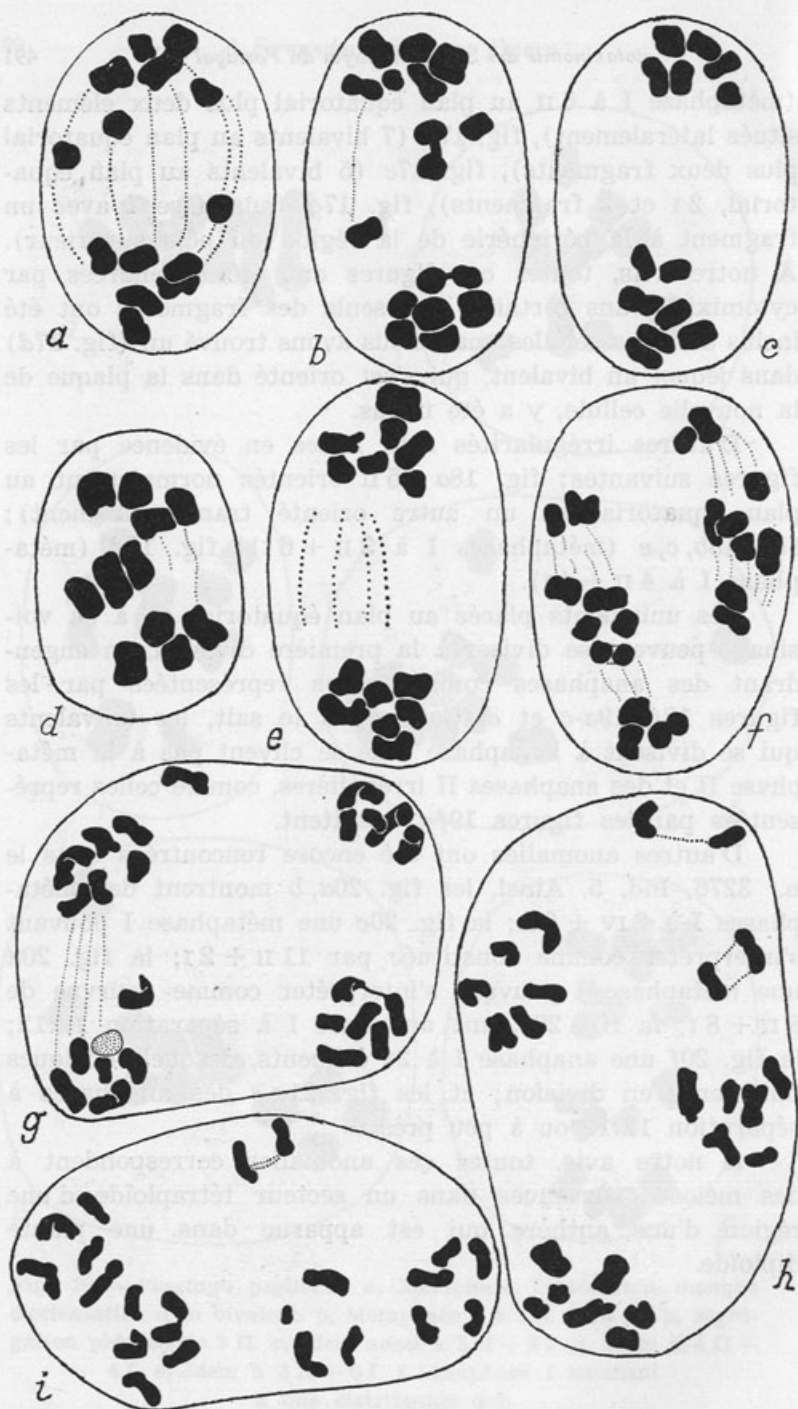


Fig. 19. — *Plantago psyllium*. *a*, Anaphase I amenant probablement à la distribution 7:7. *b*, Idem montrant un univalent en train de se diviser. *c*, Idem à distribution 6:7. *d*, Métaphase avec des bivalents en retard. *e*, Anaphase à distribution 7:7. *f*, Anaphase II montrant des retardataires. *g-i*, Irrégularités à l'anaphase II.

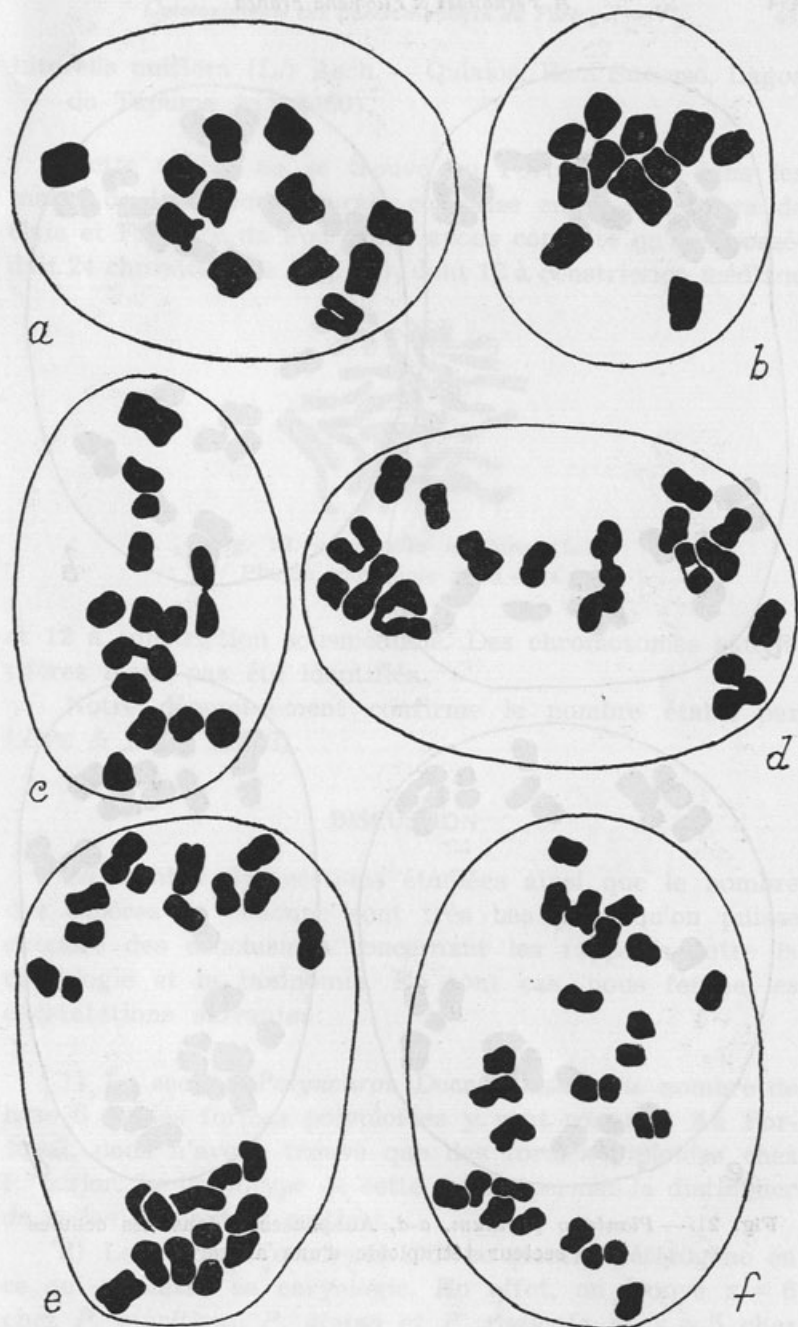


Fig. 20. — *Plantago psyllium*. *a-d*, Métaphases I dans des cellules d'un secteur tétraploïde d'une anthère. *e, f*, Anaphases I dans des cellules tétraploïdes. Explication dans le texte.

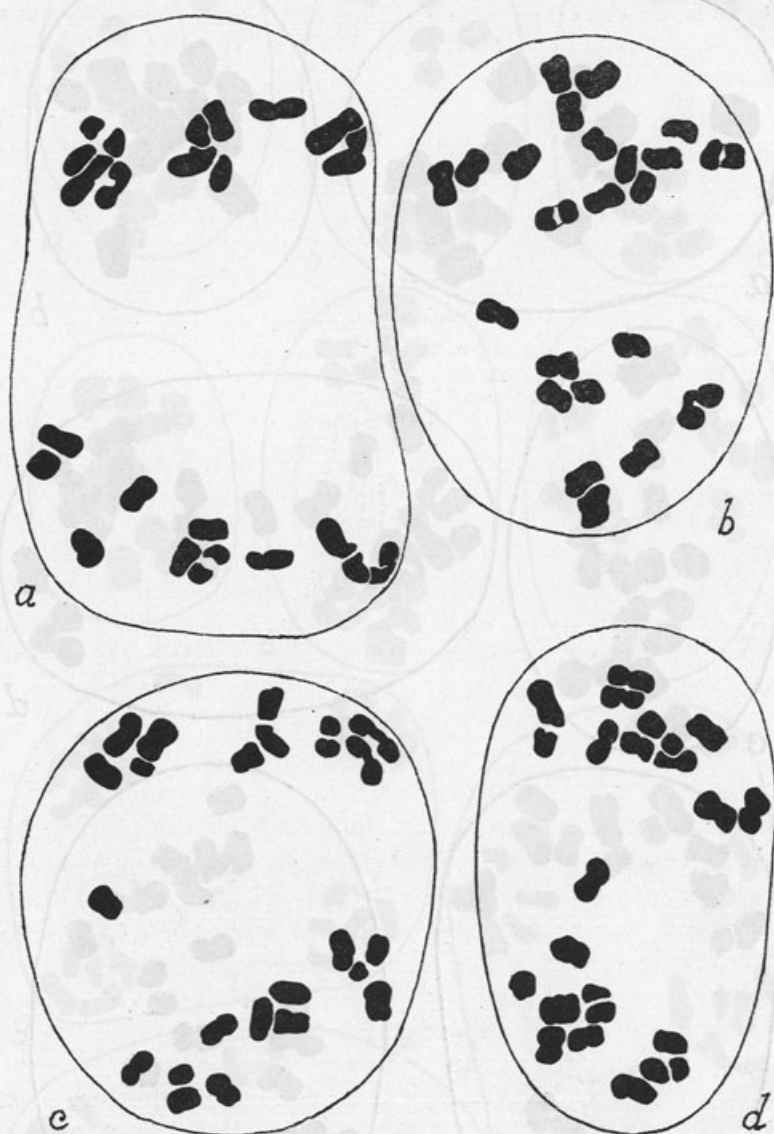


Fig. 21. — *Plantago psyllium*. a-d, Anaphases I dans des cellules d'un secteur tétraploïde d'une anthère.

Litorella uniflora (L.) Asch. — Quiaios, Bom Sucesso, Lagoa do Tapume (n.° 5460).

Cette espèce ne se trouve au Portugal que dans les mares de la région littorale comprise entre Vila Nova de Gaia et Figueira da Foz. Nous avons constaté qu'elle possédait 24 chromosomes (fig. 22), dont 12 à constriction médiane



Fig. 22. — *Litorella uniflora* (L.).
Plaqué somatique à $2n = 24$.

et 12 à constriction sousmédiane. Des chromosomes satellitifères n'ont pas été identifiés.

Notre dénombrement confirme le nombre établi par LÖVE & LÖVE (1942).

DISCUSSION

Le nombre des sections étudiées ainsi que le nombre des espèces de chacune sont très bas pour qu'on puisse extraire des conclusions concernant les rapports entre la caryologie et la taxinomie. En tout cas, nous ferons les constatations suivantes:

1) La section *Polyneuron* Decne. possède le nombre de base 6 et des formes polyploïdes y sont connues. Au Portugal, nous n'avons trouvé que des formes diploïdes chez *P. major*. Le caryotype de cette espèce permet la distinguer de celles des autres sections.

2) La section *Coronopus* DC. se montre hétérogène en ce qui concerne sa caryologie. En effet, on trouve $x = 6$ chez *P. maritima*, *P. alpina* et *P. radicata* et $x = 5$ chez *P. coronopus*, *P. macrorrhiza* et *P. serraria*. Outre la diffé-

rence concernant le nombre de base, les idiogrammes des deux groupes sont aussi distincts.

Étant donné qu'à ces deux groupes d'espèces correspondent, d'après PILGER (1937, p. 125 et 124), des caractères morphologiques différents: «Flores parum compressi; carina sepalorum haud alata. Plantae plerumque perennes; folia plerumque integra, linearia usque lanceolata, vel simpliciter dentata, dentibus irregulariter sparsis» contre «Flores versus spicae axem valde compressi; carina sepalorum posteriorum \pm alata; capsula perpetue calyce inclusa. Saepe annuae; folia plerumque valde lobata», il semble que les caractères caryologiques suggèrent que deux sous-sections pourront être établies chez la section *Coronopus*.

La polyploïdie apparaît aussi chez cette section et la population du *P. maritima* du Portugal que nous avons étudiée s'est révélée tétraploïde.

3) Il nous semble que les plantes du Portugal considérées par PILGER (1937) comme appartenant à *P. macrorrhiza* Poir. subsp. *occidentalis* Pilger doivent, en accord avec COUTINHO (1913, 1939), être attribuées à la var. *pseudomacrorrhiza* P. Cout. de *P. coronopus*. Il semble que *P. macrorrhiza* Poir. n'existera pas au Portugal.

4) La section *Arnoglossum* Decne. semble être homogène en ce qui concerne sa caryologie. Les deux espèces examinées — *P. lanceolata* et *P. lagopus* — possèdent le même nombre de base ($x = 6$) et les caryotypes sont semblables. L'occurrence de polyploïdie chez les plantes du Portugal est aussi à attendre, bien que nous ne l'ayons pas trouvé.

5) La section *Hymenopsyllium* Pilger, constituée par *P. cretica*, *P. cyrenaica* et *P. bellardi*, semble être homogène à $x = 5$. La ségrégation de ces espèces de la section *Leucopsyllium* se justifie du point de vue caryologique.

6) Les espèces de la section *Psyllium* possèdent $x = 6$. Cependant, le caryotype de ce groupe est, comme McCULLAGH (1934, table IV) l'a déjà remarqué, distinct de celui des autres sections. La séparation de *Psyllium* comme sous-genre, en accord avec BARNÉOUD (1844), DECAISNE (1852) et PILGER (1937), se justifie donc. À notre avis, la restauration du genre *Psyllium* Mill., récemment proposée par SOJÁK

(in Cas. Národ. Muzea, 140: 130, 1972), nous semble moins adéquate, puisque le nombre de base $x = 6$ se trouve aussi chez la plupart des sections du sous-genre *Plantago*.

Étant donné que le caryotype du sous-genre *Psyllium* se compose de 12 chromosomes longs à constriction médiane, il doit être considéré, à notre avis, comme le groupe le plus primitif.

* * *

Une particularité trouvée chez le genre *Plantago* concerne l'occurrence de tétravalents chez quelques espèces: *P. major*, *P. coronopus* et *P. serraria*. L'apparition de ces associations chez *P. bellardi* reste douteuse, bien qu'elle soit probable. Ces tétravalents ont été engendrés par translocation entre les extrémités proximales de deux chromosomes nucléolaires (FERNANDES & FRANÇA, sous presse). Les espèces ci-dessus mentionnées sont donc des hétérozygotes de translocation et ces altérations structurelles ont sans doute joué un rôle important dans l'évolution du genre.

En parcourant la bibliographie concernant la caryologie du genre *Plantago* (voir Indices des nombres chromosomiques), nous sommes parvenus à établir les chiffres suivants:

| | |
|------------------------------------------------------------------------|-------------|
| Nombre des espèces étudiées du point de vue caryologique | 113 |
| Nombre des espèces à $x = 6$ | 82 (72,5 %) |
| Nombre des espèces à $x = 5$ | 28 (25,6 %) |
| Nombre des espèces à $x = 4$ | 2 (1,7 %) |
| Nombre des espèces diploïdes à $x = 6$ | 34 (30 %) |
| Nombre des espèces ayant des formes diploïdes et polyploïdes à $x = 6$ | 15 (13,2 %) |
| Nombre des espèces polyploïdes à $x = 6$ | 33 (29,2 %) |
| Nombre des espèces diploïdes à $x = 5$ | 7 (6,1 %) |
| Nombre des espèces à $x = 5$ ayant des formes diploïdes et polyploïdes | 3 (2,6 %) |
| Nombre des espèces polyploïdes à $x = 5$ | 19 (16,8 %) |
| Nombre des espèces diploïdes à $x = 4$ | 1 (0,8 %) |

| | |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| Nombre des espèces à $x = 4$ ayant des formes diploïdes et polyploïdes | 1 (0,8 %) |
| Nombre des espèces polyploïdes à $x = 4$ | 0 (0 %) |
| Nombre des espèces à chromosomes surnuméraires | 6 (5,3 %) |
| Nombre des espèces à $x = 6$ dans lesquelles les formes polyploïdes correspondent à des taxa infraspécifiques distingués par les taxinomistes | 10 (8,8 %) |
| Nombre des espèces à $x = 5$ dans lesquelles les formes polyploïdes correspondent à des taxa infraspécifiques distingués par les taxinomistes | 3 (2,6 %) |

L'analyse de ces chiffres montre que les espèces à $x = 6$ sont plus fréquentes, que celles à $x = 5$ sont beaucoup moins fréquentes et que celles à $x = 4$ sont rares. Ces faits s'accordent avec l'idée de McCULLAGH (1934) d'après laquelle le nombre de base primaire est 6 et que 5 s'est engendré à partir de 6 et 4 à partir de 5. Chez les plantes à $x = 6$, le nombre des espèces diploïdes est du même ordre de grandeur de celui des espèces polyploïdes, tandis que celui des espèces possédant des formes diploïdes et polyploïdes, correspond à peu près à la moitié. Chez les plantes à $x = 5$, on constate que le nombre des espèces polyploïdes est beaucoup plus haut que celui des espèces diploïdes, tandis que le nombre des espèces possédant des formes diploïdes et polyploïdes est bas (2,62 %).

Les chiffres mentionnés, ainsi que l'existence d'espèces où les formes polyploïdes correspondent à des taxa infraspécifiques distingués par les taxinomistes, montrent que la polyploïdie a joué un rôle très important dans l'évolution du genre *Plantago*. Ce rôle est mis en évidence d'une façon plus nette encore en mettant ensemble les données:

| | |
|----------------------------------------------------------------|--------|
| Nombre des espèces diploïdes | 37,1 % |
| Nombre des espèces à formes diploïdes et polyploïdes | 16,8 % |
| Nombre des espèces polyploïdes | 46 % |

Chez *Litorea*, la polyplœidie a joué aussi son rôle dans l'évolution, puisque *L. uniflora* s'est révélée tétraploïde.

Le nombre des espèces à chromosomes surnuméraires est de 5,3 %. Étant donné que l'établissement de l'existence de ces chromosomes exige l'observation de beaucoup d'individus, il est probable que ce chiffre soit bien supérieur.

La méiose se déroule avec des irrégularités chez les espèces étudiées, parmi lesquelles on compte les suivantes: 1) disparition des chiasmata au fur et à mesure que la méiose avance et la conséquente apparition d'univalents, lesquels donnent origine à des anomalies bien connues; 2) fréquente non-congression de bivalents au plan équatorial; 3) non-orientation de bivalents au plan équatorial; 4) séparation tardive de quelques bivalents à l'anaphase I; 5) formation de ponts à l'anaphase I et II. Ces anomalies amènent à la formation de pentades, hexades, etc.

Des chromosomes surnuméraires hétérochromatiques ont été rencontrés chez *P. serraria* (1-3), *P. coronopus* (1), *P. lanceolata* (1) et *P. lagopus* (1). Les questions concernant l'origine et le devenir de ces chromosomes ont été discutées dans un autre travail (FERNANDES & FRANÇA, sous presse).

Comme nous l'avons mis en évidence chez *P. serraria* (FERNANDES & FRANÇA, sous presse), les connexions entre les cellules-mères du pollen sont assez larges au moment de la méiose. Le développement des cloisons pendant que la méiose a lieu amène, comme FERNANDES (1966) l'a montré, à l'inclusion dans une cellule de bivalents appartenant à d'autres, à la coupure de bivalents dont une partie demeure dans la cellule à laquelle ils appartiennent et l'autre passe dans la cellule adjacente, etc. Des irrégularités de ce type ont été rencontrées chez *P. psyllium* et elles peuvent amener à l'augmentation du nombre chromosomique.

Un secteur tétraploïde a été trouvé dans une anthère de *P. psyllium* et nous avons constaté que la méiose s'y déroulait comme chez une plante tétraploïde.

RÉSUMÉ

On a déterminé le nombre des chromosomes somatiques et on a étudié la méiose chez les espèces suivantes de la flore du Portugal: *Plantago major* L. ($2n = 12$), *P. coronopus* L. ($2n = 10$), *P. serraria* L. ($2n = 10$), *P. lanceolata* ($2n = 12$), *P. lagopus* L. var. *cylindrica* Boiss. (*P. lusitana* L.) ($2n = 12$), *P. bellardi* All. ($2n = 12$) et *P. psyllium* L. ($2n = 12$). Des chromosomes surnuméraires ont été rencontrés chez *P. coronopus*, *P. serraria*, *P. lanceolata* et *P. lagopus*. Il est probable qu'ils soient hétérochromatiques chez toutes ces espèces.

La méiose a lieu avec des irrégularités, desquelles les plus importantes sont les suivantes: formation d'univalents, non-congression de bivalents dans le plan équatorial, non-orientation de bivalents dans la plaque équatoriale, difficulté de séparation à l'anaphase des éléments de quelques bivalents, formation de ponts anaphasiques, etc. Ces irrégularités sont responsables de la formation de gamètes à nombres chromosomiques supérieurs au normal qui, par leur fusion avec des gamètes normales ou avec d'autres du même type, engendrent des plantes à chromosomes surnuméraires.

P. major, *P. coronopus* et *P. lagopus* sont des hétérozygotes de translocation en ce qui concerne deux paires chromosomiques, ce qui est mis en évidence par la formation d'un tétravalent qui se présente attaché au nucléole pendant la prophase.

Chez *P. psyllium* on a trouvé des anomalies qui ont résulté de cytomixie, ainsi que de l'apparition d'un secteur tétraploïde dans le tissu sporogène d'une anthère.

On n'a pas réussi à étudier la méiose chez *P. maritima* L., *P. radicata* Hoffgg. & Link et *Litorella uniflora* (L.) Asch. Cependant, on a déterminé le nombre somatique des chromosomes de ces espèces, lequel est, respectivement, 24, 12 et 24.

Finalement, on fait quelques considérations au point de vue citotaxinomique et on discute l'importance de la polyploïdie dans l'évolution de la famille.

BIBLIOGRAPHIE

BARNÉOUD

- 1844 Recherches sur le développement, structure générale et classification des *Plantaginaceae* et *Plumbaginaceae*: 19.
 1845 Monographie générale des *Plantaginaceae*: 47.

BÖCHER, T. W., LARSEN, K. & RAHN, K.

- 1955 Experimental and cytological studies on plant species. III — *Plantago coronopus* and allied species. *Hereditas*, 41: 423-453.

COUTINHO, A. X. P.

- 1913 *A Flora de Portugal*. Lisboa.
 1939 *A Flora de Portugal*, ed. 2. Lisboa.

DECAISNE

- 1852 in DC., *Prodromus*, 13, 1: 733.

FERNANDES, A. & FRANÇA, F.

- La méiose chez *Plantago serraria* L. *Genética Ibérica*. Sous presse.

JUSSIEU, A. L.

- 1789 *Genera Plantarum*: 90.

McCULLAGH, D.

- 1934 Chromosome and chromosome morphology in *Plantaginaceae* I. *Genetica*, 16: 1-44.

PILGER, R.

- 1937 *Plantaginaceae* in ENGL. & DIELS, *Pflanzenreich*, IV. 269. Leipzig.

SAMPAIO, G.

- 1947 *Flora Portuguesa*. Porto.



EL ENDEMISMO IBÉRICO

ASPECTOS ECOLÓGICOS Y FITOTOPOGRÁFICOS

por

PEDRO MONTSERRAT y LUIS VILLAR *

INTRODUCCIÓN

LA distribución de especies y de sus comunidades depende no sólo de factores ecológicos actuales sino también de los históricos, los que actuaron a lo largo de la evolución geomorfológica. La Biogeografía histórica es una parte importante de la Ecología y con frecuencia se olvida su perspectiva. Los acontecimientos históricos, tanto los cronológicamente próximos como los de la escala geológica, sellaron la evolución de dichas comunidades, tanto por lo que se refiere a su composición como a su corología.

En este trabajo deseamos destacar algunos de los factores históricos que contribuyeron a la formación y conservación de muchas estirpes, elementos esenciales de las comunidades bióticas. Centramos nuestra atención en los endemismos por su indudable papel como indicadores ecológico-históricos (VILLAR, 1972a).

Por nuestra condición de botánicos tomaremos nuestros ejemplos fundamentalmente del reino vegetal, con alusiones a los animales dependientes de las plantas. La Península ibérica, España en particular, posee la flora más rica en especies endémicas de Europa (WALTERS, 1972; RIVAS MARTÍNEZ, 1972).

La problemática que exponemos, además de ser válida para la Depresión ibérica (Aragón-Rioja), puede generali-

* Centro pirenaico de Biología experimental, Apartado 64, Jaca, Prov. de Huesca, España.

zarse a otras regiones caracterizadas igualmente por unos fuertes gradientes ecológicos, en la encrucijada de floras antiguas muy contrastadas, como son las mediterránea, eurosiberiana y atlántica, tan arraigadas en la parte septentrional de España.

ORIGEN Y DESARROLLO DEL ENDEMISMO IBÉRICO

Elementos florísticos

Los grupos florales deben definirse corológicamente, basados en la comparación de áreas actuales, pero nosotros intentamos matizar algo por lo que respecta al origen y guiados siempre por el comportamiento ecológico. En casos concretos (WULFF, 1943: 202-213) puede matizarse el concepto utilizando un adjetivo (genético, histórico, ecológico), según sea el sentido restringido que le demos. BRAUN-BLANQUET (1923, 1948) siempre emplea el concepto de «elementos» con proyección histórica y apoyándose en sus conocimientos sobre ecología actual de las especies.

Dicho autor, en su luminoso trabajo sobre las raíces preglaciares de la flora pirenaica, reconoce elementos históricos al estudiar las afinidades taxonómicas de varias especies paleoendémicas. Veamos con detalle esos elementos. El más antiguo, formado por representantes de familias actualmente tropicales (Dioscoreáceas, Gesneriáceas), permite suponer una especialización antiquísima hacia el orofitismo, por parte de un elemento tropical afín al actual en algunos montes abisínicos: Las dos *Borderea* (*B. pyrenaica* y *B. chouardi*) son próximas a una especie orófito africana según BURKILL, citado por SANDWITH y MONTSERRAT (1966: 52), que recuerda igualmente a otras especies andinas, como *Epipetrum humilis* (GAUSSEN, 1965:9).

Por otra parte, los escasos datos paleontológicos confirman la presencia en Francia y España de una flora rica en especies intertropicales durante el Terciario inferior. Como es lógico, la persistencia de dicho elemento tropical es reducida, pero al conocer mejor el endemismo junto con la evolución de estirpes ya extinguidas, será posible ampliar

dicha base científica. Las afinidades de algunas umbelíferas (*Endressia*, *Dethawia*) y varias geofitas (*Brimeura*, *Crocus*, *Gajea*, etc.) junto con sus adaptaciones ecológicas, ya permiten apreciar la situación en el paisaje actual de las endémicas más antiguas, altamente especializadas y resistentes a la invasión por inmigrantes más recientes.

Otro elemento importante manifiesta afinidades corológicas y ecológicas con las estepas, tanto irano-turanianas (Asia) como ibero-mauritanas. Sus grupos corológicos son en parte comunes a los montes del Mediterráneo occidental y en parte a las estepas europeas o asiáticas. La penetración de especies irano-turanianas (sarmáticas de BRAUN-BLANQUET, l. cit.) ha sido profunda en la Península ibérica y hasta en las lagunas endorreicas manchegas MARGALEF (1947) encuentra una carácea y crustáceos endémicos, pero formando parte de grupos con disyunciones notabilísimas, comparables a las de *Krascheninnikovia* (*Eurotia*) *cera-toides*¹, *Microcnemum coralloides*, etc. El género *Scorzonera*, de origen netamente estepario, se ha diferenciado en España; *S. aristata* abunda en el Pirineo central y *S. parviflora* en Gallocanta (Teruel). *Androsace*, *Primula*, *Pedicularis*, *Saus-surea* y *Leontopodium* son géneros que ilustran sobre la penetración antigua del elemento estepario de montaña, con diferenciación a lo largo de las cordilleras meridionales de Europa.

La persistencia de un elemento con afinidades norteafricanas es fácil de probar. Dentro del género *Veronica*, sect. *Chamaedrys* subsect. *Hispano-Africanæ* RIEK (1935), *V. rosea* presenta una variedad norteafricana y otra andaluza, *V. javalambrensis* Pau (*V. commutata* Willk.) es una orófito de los Montes ibéricos y parte meridional de los cantábricos (Peña Redonda, 1960 m, prov. Palencia), *V. tenuifolia* se localiza en quejigales secos del NE español y *V. aragonensis* Stroh (*V. humifusa* Bub.) alcanza las estri-

¹ Omitimos los nombres de autor, en especial cuando se trata de especies contenidas en los dos volúmenes de «Flora europaea» (TUTIN & col.) y en las floras corrientes; en pocos casos y, para aumentar la claridad, añadiremos el nombre del autor.

baciones meridionales del monte Perdido, ca. Góriz, 2200 m, siendo abundante (MONTSERRAT, 1956) en los montes secos del Pirineo aragonés (Guara, P^a Montañesa, Turbón, etc.); se trata de un buen ramillete de endémicas, con adaptaciones para resistir la «explotación natural» que señalan claramente un camino de expansión pretérito. Una graminéa, igualmente adaptada a dicha explotación (erosión) y ampliamente difundida por el Levante español, *Poa flaccidula*, es frecuente en Africa del Norte (MAIRE, 1955, 3: 94-95) y por la Cordillera ibérica-Rioja alcanza las estribaciones pirenaicas más secas (Guara, P^a Montañesa y el Turbón).

La presencia de un elemento atlántico en el Pirineo y más aún en la Cordillera ibérica-Montes cantábricos, es indudable. Baste considerar la distribución y endemismo de las cariofiláceas, subfamilia *Alsinoideae*, pero muy particularmente *Paronychioideae* (*Paronychia*, *Herniaria*, *Ortegaia*, *Loeflingia*, *Spergula viscosa* Lag.), con el género *Jasione*, algunas *Saxifraga* (*S. clusii*, *S. spathularis*, *S. umbrosa*, *S. hirsuta*, *S. praetermissa*, *S. aquatica*, *S. trifurcata*, *S. canaliculata*, *S. geranioides*, *S. moncayensis*, *S. nervosa*, *S. hariatii*, *S. pubescens* s. lato, *S. continentalis*, *S. conifera*, *S. dichotoma*, *S. aretioides*, *S. cotyledon*), *Scilla verna*, *Senecio* gr. *tournefortii*, *Euphorbia hyberna*, la endémica *E. chamaebuxus*, etc. En general se trata del llamado subelemento iberoatlántico.

El elemento boreoalpino es patente en el Pirineo, pero más escaso en su parte occidental y en la Cordillera cantábrica (en especial P^a Redonda, P^a Corada, Pico Espigüete, Yordas, etc.) y Montes ibéricos. Sería conveniente distinguir bien, como hace BRAUN-BLANQUET, las estirpes que genéticamente proceden de los montes meridionales de Europa. A este respecto puede consultarse a CONTANDRIOPOULOS (1962: 327) que afirma la procedencia autóctona de las orófitas corsas. FAVARGER, KÜPFER y colaboradores (1968), tratan de conocer mediante estudios genéticos la procedencia de las estirpes orófitas del Suroeste europeo.

Resumiendo, al considerar el paleoendemismo ibérico, además del elemento histórico tropical muy antiguo, cabe

atender al autóctono paleomediterráneo (muy relacionado con el anterior), al eurosiberiano-euroasiático, al atlántico mencionado y muy particularmente al de origen estepario (continental) que siguiendo a BOLÒS (1951: 449) dividimos en dos subelementos, estepario frío y estepario meridional; en el último existe ciertamente un aporte iberomauritánico que conviene separar del más conocido asiático. La posible persistencia del endorreísmo miocénico a lo largo del Cuaternario (Monegros, Palencia, La Mancha, Gallocanta, etc.), ha permitido la conservación y diferenciación de unas estirpes cuyo origen estepario es incontestable.

La explotación natural

Definición ecológica. — Desde su aparición los sistemas vivos explotan a los inanimados, de los que obtienen materia y energía para realizar sus funciones; gracias a dicha acumulación bioenergética, es posible la expansión hasta ocupar todos los «nichos ecológicos» posibles en nuestra biosfera.

Por su parte, los factores abióticos «explotan» también a los organismos, sustrayéndoles materia, aumentando su consumo energético o desviando parte de la energía incidente hacia otros sistemas o subsistemas. Se trata de una explotación muy patente en condiciones ambientales fluctuantes (MARGALEF, 1968: 38) o extremas: oscilaciones térmicas, lluvias estacionales, erosión mecánica o química, tormentas impetuosas, aludes, incendios naturales, etc.

No puede enfocarse el estudio de los ecosistemas sin tener en cuenta dicha interferencia entre las fuerzas vivas y las inanimadas. Ya en un ecosistema concreto, del equilibrio alcanzado entre dichas fuerzas dependerán casi todas sus propiedades: productividad biológica, riqueza en especies, estructura, etc.

Por ejemplo, en condiciones ambientales óptimas el equilibrio se desplaza hacia el sistema vivo que «madura» por sucesión ecológica, con estructura muy diferenciada y un aprovechamiento óptimo de la energía que recibe; el

ecosistema ganará en estabilidad (homeostasia), aumentando su proyección hacia el futuro con capacidad de previsión. Por el contrario, en ambiente físico desfavorable para la vida, se frena dicha tendencia hacia la madurez máxima (clímax), muchas veces con retraso o detención indefinida (comunidades permanentes). El ecosistema mantiene su estructura simplificada, con frenado de la sucesión ecológica y un derroche de energía mal aprovechada: producción biológica poco estable en un sistema sometido a grandes fluctuaciones (poca homeostasia).

Las comunidades vegetales (productores primarios por fotosíntesis), son explotadas por los consumidores fitófagos que acentúan la explotación abiótica mencionada¹, manteniendo y ampliando las fitocenosis inmaduras, abiertas y poco estables. Para explicar esta situación muchos piensan en los rebaños actuales, pero desde el punto de vista biogeográfico-histórico interesa considerar la extraordinaria diversidad de los fitófagos en épocas geológicas anteriores (rumiantes, équidos, proboscídeos, rinoceróntidos, roedores, suidos, giráfidos, etc.), como ocurrió durante el Mioceno en España.

Clímax, comunidades permanentes y topografía. — El concepto de clímax implica, sobre todo, una tendencia hacia la madurez comunitaria. La explotación natural (abiótica y biótica) retrasa dicha evolución en unas partes (subsistema explotado) y la acelera en las que se benefician de ella (subsistema maduro). Conviene aclarar que no siempre el subsistema que recibe materia o energía es el «agente» explotador.

Los anteriores conceptos de Ecología funcional, expuestos magistralmente por MARGALEF (1970), son fundamentales. En efecto, la Naturaleza, y más concretamente la Biosfera, se organiza de una manera matizada, diferenciada estruc-

¹ Conviene tener en cuenta que los animales se sustraen a dicha explotación abiótica, tanto más cuanto mayor es su grado evolutivo, gracias a su sistema nervioso (nidos, madrigueras, cuevas, etc.).

turalmente en subsistemas con distinto grado de organización y dispuestos en una especie de superestructura reticular.

Las estructuras en mosaico son el resultado de la integración de subsistemas distintos unidos por ecotonías con circulación trófica, de suerte que el poco organizado, poseedor de escasa información ecológica y genética, suministra al que se organiza y madura; por ejemplo la ecotonía pasto-bosque (MONTSERRAT, 1972a). Parece que en la naturaleza existen mecanismos variados y aptos para mantener estructuras reticulares, proporcionando conjuntos diversificados y eficientes; sin duda, uno de dichos mecanismos es la explotación natural.

En cualquier sistema montañoso vemos a las comunidades vegetales distribuidas en un mosaico que va desde aquellas que poseen organización máxima en fondos de valle, hasta las de mínima organización que ocupan los crestones ventosos, peñascos y pedregales.

Cada montaña goza de un clima relacionado con el reinante en su base; en la Europa occidental suelen distinguirse montañas oceánicas, mediterráneas y continentales. Por regla general el orofitismo acentúa la continentalidad, en especial a sotavento de las masas aéreas oceánicas y en las solanas con fuerte pendiente. Así ocurre, por ejemplo, en la vertiente meridional pirenaica, Rioja y Montes palentino-leoneses. Cabe distinguir un grado extremo de continentalidad en las cubetas endorreicas, donde la evaporación supera con creces a la precipitación hídrica.

En clima oceánico suele predominar la erosión química (brezales y cervunales) y en el continental la erosión mecánica; comunidades cerradas en el primero y muy abiertas en el segundo caso. En España abundan los climas mediterráneos modificados hacia la continentalidad que a veces llega hasta el endorreísmo.

Tenemos ya los principios que determinan la existencia de una red de comunidades abiertas naturales (crestas, laderas con fuerte erosión, claros de bosque, etc.) en las vertientes meridionales de las Cordilleras cantábrica y pirenaica. Es evidente que, bajo el común denominador de una

fuerte explotación natural, todas ellas han persistido desde el Plioceno, a lo largo del Cuaternario, hasta nuestros días.

Diferenciación y conservación de las estirpes antiguas

La trama paisajística anterior, considerada como un hecho inherente a la organización de las comunidades terrestres, puede orientar mucho a los biosistemáticos y genéticos interesados en la especiación. Veamos ahora algunos de los aspectos que han favorecido dicha diferenciación.

El zócalo paleozoico pirenaico ha sufrido tres reactivaciones importantes por lo menos; entre ellas destaca la orogénesis eocénica (formación de las Sierras interiores) a la que siguió el depósito de conglomerados eoceno-oligocénicos (Canciás-Oroel-San Juan de la Peña, etc.); otra importante poco antes del Mioceno, formándose entre otros los conglomerados miocénicos de Guara-Riglos y Agüero (Huesca) en los confines de la cuenca endorreica aragonesa.

La época pliocénica acaso permitió la extensión de bosques densos, pero aún persistía una fauna de fitófagos muy activa y el relieve era lo suficientemente fuerte como para facilitar la existencia de una trama o malla formada por comunidades abiertas, explotadas.

Las vías migratorias.—De lo dicho se deduce que siguiendo las cresterías han existido desde el Mioceno amplias bandas desarboladas o formadas por matorrales poco densos y con árboles retorcidos; entre ellos destacan los incluidos en la clase fitosociológica *Pino-Juniperetea* RIVAS MARTÍNEZ (1964: 348) y (1969), como *Juniperus thurifera*, *J. sabina*, *J. communis*, *Pinus pinaster*, *P. silvestris*, *P. uncinata* y *Taxus baccata*, más una infinidad de matas (*Spiraea obovata*, *Berberis* spp., *Lonicera pyrenaica*, *Ononis aragonensis*, *O. fruticosa*, etc.) y arbolillos angiospermos de los géneros *Quercus*, *Corylus*, *Rhamnus*, *Betula*, *Salix*, *Fagus*, etc.

Además de las cresterías con vegetación rala, destacaban fuertes picachos, cantiles muy empinados y extensos

pedregales inestables que fueron colonizados lentamente desde el oligoceno.

Los animales del Mioceno-Plioceno abrieron seguramente vías junto a los arroyos-rambla y muy especialmente a través de las citadas cresterías. En efecto, sin herbívoros sería difícil comprender el origen de los pulvínulos espinosos correspondientes a la endémica *Echinopartum horridum*, tan típicos del Pirineo central aragonés. Otras matas contienen sustancias repelentes para los herbívoros, como las del género *Thymelaea*, en especial *T. tinctoria* ssp. *nivalis*, *T. calycina*, *T. ruizii*, *T. pubescens* y *T. dioica*. Ambas adaptaciones (espinas y sustancias repelentes) son claro indicio de una larga evolución conjunta del sistema planta-herbívoro.

Desde la Prehistoria, las sendas de animales salvajes se han visto reforzadas por vías ganaderas (cañadas, cabañeras) que han persistido hasta la actualidad; dichas cañadas permiten imaginar lo que serían las trochas de proboscídeos, rumiantes y équidos.

Además, en laderas empinadas, muy especialmente las coronadas por fuertes cantiles, la caída de pedruscos, aludes, etc. origina roturas del bosque clímax y, en determinadas partes, se ve favorecida la comunicación entre cascaderas fluviales y las pedrizas del pie de cantil. Los espacios abiertos han existido siempre aún en masas forestales clímax; con ellas cabe contar cuando se intente conocer a fondo el origen de las endémicas en cordilleras antiguas como la pirenaico-cántabra y el borde aragonés-riojano del llamado por F. HERNÁNDEZ-PACHECO (1955: 36-42) escudo hespérico.

Variaciones sufridas por las vías migratorias. — Se deduce de lo anterior que tales espacios abiertos debieron sufrir modificaciones muy notables a lo largo del acaecer geológico, desde el Oligoceno hasta nuestros días; serían muy extensos durante los periodos con clima continental (gran parte del Oligoceno-Mioceno) y muy reducidos en épocas lluviosas. Es verosímil que nunca desaparecieron del todo, ya que de otro modo sería incomprensible el número

extraordinario de estirpes endémicas con afinidades este-parias o iberomafricanas.

Es innegable que actualmente (antes de la destrucción humana) el bosque ocupa mayor extensión y las comunidades abiertas (explotadas naturalmente) se presentan reducidas, pero aún pueden haber sufrido mayores contracciones en el pasado. Es posible imaginar pequeñas poblaciones segregadas, sujetas a una fuerte deriva genética, con alternancia de expansión-reducción.

La migración de estirpes se ve facilitada a través de dichas comunidades abiertas, con expansión que, al encontrar condiciones de vida distintas, fuerza los mecanismos de la evolución.

Con frecuencia, otras estirpes no precisan recurrir a dichos mecanismos por estar preadaptadas a la explotación natural; su adaptación a un hábitat extremo las independiza, hasta cierto punto, de los cambios macroclimáticos (MONTSERRAT, 1971b: 11).

Con esa perspectiva histórica puede comprenderse mejor, a través de las oscilaciones climáticas del Cuaternario, la permanencia de un paleoendemismo y la proliferación de pequeñas especies, con ecotipos adaptados a las más diversas condiciones ambientales.

Veamos algunos ejemplos. Es llamativo el microendemismo de *Buxus sempervirens* (ecotipos y formas distintas), *Arctostaphylos uva-ursi*, *Thymelaea tinctoria*, etc. Lo que más llama la atención es comprobar las adaptaciones progresivas a pedregales y cantiles; con ellas *Ononis aragonesa*, *Lonicera pyrenaica*, *Thymus vulgaris*, *Globularia repens* (*G. nana*), etc., proporcionan buenos ejemplos de plantas del matorral termófilo adaptadas a los peñascos, de tal suerte que en varios ambientes ya sólo se encuentran en cantiles, habiendo desaparecido de las cercanías por la invasión del bosque.

En bosquetes abiertos podemos encontrar las endémicas *Ramonda myconi* y *Borderea pyrenaica*, consideradas por todo el mundo como especialistas de peñascos sombríos y pedrizas respectivamente. En efecto, *B. pyrenaica* tapiza el suelo en el borde superior de los pinares de Bujaruelo (al

sur del «Col de Bucharo», 2000 m) tan pujante que parece estar en su óptimo ecológico. *R. myconi* domina en hayedos ralos del Valle de Ordesa (1450-1650 m) formando un tapiz casi continuo sobre el suelo pedregoso.

El estudio fitotopográfico de nuestros endemismos resulta revelador y permite dudar de la pretendida fijeza o vejez de las paleoendémicas; sólo antes de su desaparición total aparece dicha rigidez pero atribuible a la reducción extrema de su área.

ENSAYO BIOGEOGRÁFICO-HISTÓRICO

Aspectos generales y geológicos. — Las consideraciones anteriores ya permiten trazar un esquema teórico centrado en la Cubeta ibérica con el Pirineo y teniendo en cuenta los ambientes de otras cordilleras próximas (Montes cantábricos, Cordillera ibérica) o cubetas continentales con endorreísmo (duriense, manchega, algunas turolenses).

En el aspecto geológico tenemos el zócalo pirenaico-baleares-corso y el gran escudo hespérico (de Galicia al Ebro y Guadalquivir), ambos de clara ascendencia hercínica. Una falla múltiple y antiquísima separa dicho escudo (horst) de la Depresión ibérica que durante el Oligoceno-Mioceno formó una cuenca continental endorreica, como lo prueban sus rocas sedimentarias (PINILLA y RIBA, 1972) en las que abunda el yeso y varias sales solubles. Tanto o más concluyentes son su flora esteparia (BOLÒS, 1951) y el hecho de la persistencia de áreas endorreicas hasta la actualidad, con crustáceos endémicos (MARGALEF, 1947). Tales elementos habrían desaparecido si el bosque hubiera cubierto por completo la citada depresión.

El escudo hespérico actuó de antepaís durante el inicio de las orogénesis alpínicas (fase pirenaica), al final del Eoceno, produciendo las sierras pirenaicas interiores de caliza dura (Anie-Collarada-Tendeñera-Pardido, etc.) y plegadas de tal modo que suelen formar extraplomos en su vertiente meridional (SOLER y PUIGDEFÁBREGAS, 1970); se trata de un relieve muy abrupto y continuado a lo largo del tiempo, con una reactivación antes de iniciarse el Mioceno.

También ha funcionado a lo largo del Terciario el sistema ibérico de fallas (Pancorbo-Rioja-Borja-Cariñena), produciendo un resalte rejuvenecido en múltiples ocasiones. Las vicisitudes de los Montes cantábricos pueden verse resumidas en el trabajo de BERTRAND (1971).

A fines del Terciario el escudo hespérico basculó hacia occidente, hundiéndose algo en el Océano Atlántico (rías gallegas) con encajamiento de los ríos Duero y Tajo; en consecuencia se redujo mucho el endorreísmo castellano, conservándose hasta nuestros días en Palencia-Zamora y principalmente en La Mancha (Ciudad Real-Albacete-Cuenca). Probablemente el endorreísmo aragonés continuó algo más, reduciéndose paulatinamente hasta llegar a los restos actuales de Los Monegros (Zaragoza-Huesca).

La vegetación forestal terciaria (MENÉNDEZ AMOR, 1950), ha sido estudiada con mayor detalle en el yacimiento miocénico de La Cerdaña (Lérida-Gerona) por VILLALTA y CRUSAFONT (1945) y MENÉNDEZ AMOR (1948). Con seguridad formaba una especie de laurisilva en la orilla de los lagos ceretanos; acaso era menos variada en otros valles pirenaicos, al menos por lo que a relictos tropicales se refiere. Su exhuberancia puede ser debida al carácter relicto que ya entonces presentaba dicha laurisilva costera y muy particularmente al aporte procedente, por explotación natural, de los elevados montes circundantes. De otra forma sería difícil interpretar los datos aportados por los paleontólogos mencionados y destacados por BRAUN-BLANQUET (1948: 3-5), sobre la existencia de *Juniperus*, varios pinos, *Buxus*, etc.

La existencia de una laurisilva mioceno-pliocénica permite suponer su persistencia como reliquia de la selva intertropical terciaria en los valles pirenaicos más favorecidos; durante el clima continental miocénico no desaparecería por completo, pero ya estaría muy mermada antes de su completa extinción durante las glaciaciones.

El efecto biológico de las glaciaciones pirenaico-cántabras ha sido quizá exagerado por algunos autores. Desde el punto de vista biogeográfico-histórico pesa mucho más el clima estepario miocénico que ha sellado la flora pirenaica más típica, la que le presta originalidad con respecto

a los Alpes y montes corsos. En otro trabajo divulgador (MONTSERRAT, 1971a: 73) hemos discutido este problema del efecto de las glaciaciones en la vertiente meridional pirenaica; mayor importancia que los glaciares, con sus casquetes de hielo y lenguas, han tenido los fenómenos relacionados con el periglaciario, como se destaca en varios trabajos aportados al «Colloque interdisciplinaire sur les milieux des montagnes du Bassin occidental de la Méditerranée», *Centre universitaire de Perpignan*, febr. 1971¹. Salvo en el Pirineo central y algunos valles del occidental, los pisos de vegetación han sufrido cortos desplazamientos sin desaparecer los bosques densos, incluso en el contacto con las lenguas glaciares que alcanzaron en los valles oscenses a Hecho, Senegüé y Villanúa.

Preadaptación de la flora esteparia.— Sorprende la extensión de matorrales y pastos duros en el Pirineo y Montes cantábricos secos; parte de sus componentes se originaron en condiciones esteparias y probablemente a lo largo del Mioceno.

El clima continental extremado se caracteriza por variaciones bruscas de temperatura, fuerte insolación, aire extraordinariamente seco y vida desfavorable para las plantas. Si pensamos en los rebaños de herbívoros y las manadas de grandes fitófagos, se comprende que la evolución vegetal (véase el ejemplo ya citado del *Echinopartum horridum* y las *Thymelaea*, p. 511) se orientara desde el Oligoceno-Mioceno hacia una elevada resistencia a la explotación natural.

Ya hemos visto que en la trama de comunidades orófitas siempre existen ambientes fuertemente explotados; si tenemos en cuenta la orientación de las crestas subpirenaicas (longitudinales y transversales) y cauces de ríos, es fácil comprender las vías de penetración de unas estirpes preadaptadas a dicha explotación natural. La mayor facilidad de comunicación se encuentra cuando el relieve abrupto se

¹ En el coloquio citado pueden verse numerosos ejemplos de comunidades de alta montaña explotadas naturalmente.

aproxima a la Depresión ibérica (caso de Gratal, Guara, Montsec, etc.). Las variaciones climáticas habrán favorecido los desplazamientos a lo largo de dichas vías¹ determinando varias oleadas colonizadoras; unas muy antiguas alcanzaron las altas cumbres (elemento tropical, paleomediterráneo, orófito sudeuropeo) junto con las recientes inmigrantes nórdicas (boreoalpinas); otras más termófilas se localizan en crestas ventosas con climas locales muy afectados por el efecto foehn, el de solana y el fuerte caldeamiento estival de la cubeta ibérica.

El ejemplo de *Thymelaea tinctoria* y su vicariante *T. tinctoria* ssp. *nivalis* (Ram.) P. Monts., en SANDWICH y MONTSERRAT (1966: 71) y MONTSERRAT (1971a: 33-34)²; con formas intermedias en los crestones secos del piso montano, basta para ilustrar lo que decimos.

Un fondo florístico preadaptado explica la riqueza florística de las sierras españolas y el origen de algunas endémicas e pirenaico-cántabras o de la Cordillera Ibérica; sus vías migratorias persisten y vienen jalonadas por plantas estenoicas, iguales o muy afines a las desaparecidas.

Las nitrófilas de montaña.—Existe ciertamente un endemismo pirenaico y de los montes próximos, formado por plantas muy especializadas hacia la nitrofilia, lo que indica la persistencia de ambientes adecuados para su conservación.

Scrophularia pyrrenaica, las microespecies de *Petrocoptis* (*P. pyrrenaica*, *P. hispanica*, *P. crassifolia*, *P. montsicciana*,

¹ Dichos desplazamientos paulatinos se han producido fundamentalmente por expansión de comunidades en momentos favorables y a partir de sus refugios o acantonamientos determinados por otras épocas desfavorables anteriores; puede considerarse excepcional la migración aislada de una especie.

² *Passerina nivalis* Ramond «Bull. philom.» n.º 41, t. 9, f. 4 (cf. LANGE, in WILLKOMM et LANGE, vol. I: 300), *Thymelaea nivalis* (Ram.) Meissner in DE CANDOLLE, *Prodr. Syst. nat.* 14: 555 (1857); basónimo aportado para cumplir con las reglas de nomenclatura actuales. LANGE (l. c.) y P. DUPONT (1956), entre otros, ya consideraron *T. nivalis* como variedad de la catalano-provenzal *T. tinctoria*.

P. guarensis Fernández Casas, *P. albaredae* P. Monts., etc.)¹, *Ramonda myconi*, con los helechos *Asplenium selosii* ssp. *glabrum* y *A. petrarchae*, más la extraordinaria *Borderea chouardi* de Sopeira, son buenos indicadores de peñascos-cueva, en lugares frecuentados por rapaces u otros animales. Con ellas cabe considerar la persistencia de *Saponaria bellidifolia* (Gavarnie), *Sisymbrium macroloma* Pomel (*S. columnae* ssp. *gaussenii* Chouard) y otras especies originadas en los montes del Mediterráneo occidental.

Los fuertes cantiles o extraplomos de las Sierras interiores y las exteriores (Gratal-Guara, Peña Montañesa, Montsec), junto con la prolongada proximidad a un área endorreica poblada por una fauna diversificada y abundante, con rapaces evolucionando gracias a los vientos provocados por dicho relieve que anidaban y anidan en los mencionados cantiles, explican la persistencia de plantas muy exigentes por lo que a concentración de sales se refiere.

Es probable que durante alguna fase húmeda del Plioceno y en los períodos glaciares, dichas poblaciones quedaran muy mermadas, pero aún persisten lugares apropiados para estudiarlas (Ordesa, Añisclo, Bielsa, Tortiellas de Canfranc, Bozo de Aísa, Forca-Alanos, Ezcaurre, Riglos, Guara, etc.); la Pène de Sécugnat ca. Gavarnie (Pir. Centr. francés) es una localidad extrema y representativa, bien estudiada por CHOUARD (1948: 155-160) y comentada por MONTSERRAT (1972b).

Con seguridad, además del topoclima especial de los extraplomos y una topografía que favorece a los vientos impetuosos orientados en una dirección muy precisa (aumento local de la evaporación), cuenta la persistencia de suelos poco lavados por la lluvia (cuevas, extraplomos, resguardo de lluvia), en los que abundan sales amoniacales y nitratos. Fácilmente se comprende que por su ecología se relacionan con las nitrófilas esteparias (BRAUN-BLANQUET y BOLÒS, 1957: 51), como las que pueblan el valle del Ebro (*Kochia prostrata*, *Camphorosma monspeliaca*, *Bassia hyssopifolia*,

¹ *P. guarensis* Fernández Casas, especie inédita actualmente en curso de publicación. *P. albaredae* P. MONTSERRAT (1972b).

Asperugo procumbens, etc.); su extensión pirenaica debe remontarse a los períodos miocénicos más secos y cálidos y su persistencia puede comprenderse por la topoclimatología especial mencionada.

Los sistemas ganaderos prehistóricos, mantenidos hasta la actualidad (trashumancia), permitieron la conservación de buitres y aves parecidas, cuyo papel en el endemismo pirenaico no debe ignorarse. Cerca de la Cubeta ibérica es mayor la probabilidad de encontrar los endemismos antiguos, por tener el foco estépico más próximo. La presencia de termófilas estenoicas en Agüero-Riglos, Barranco de Mascún, Sopeira, Collegats, Terradets, etc., como *Borderea chouardi*, *Lavatera maritima*, *Asplenium petrarchae*, *Phagnalon sordidum*, *Medicago secundiflora*, *Schismus marginatus*, *Ephedra major*, *Helianthemum myrtifolium*, junto con la nueva especie *Erodium gaussonianum* (MONTSERRAT, 1972b) indican ciertamente la eficacia conservadora de los peñascos pirenaicos próximos al Valle del Ebro.

Los relictos geomorfológicos. — Lo dicho anteriormente enlaza con el concepto magistralmente expuesto por WULFF (1943: 79) de relictos que bordean antiguos mares y lagos desaparecidos. Ciertas rocas como los conglomerados y areniscas sufren fácilmente el lavado de carbonatos y se acidifican. Los madroñales que bordean al Mioceno de la Depresión ibérica indican ciertamente la persistencia de una laurisilva costera con suelos igualmente relictos y decalcificados totalmente. La distribución actual de *Arbutus unedo*, *Phillyrea angustifolia*, *Viburnum tinus*, *Cistus laurifolius*, *Smilax aspera*, *Ruscus aculeatus*, *Quercus ilex* ssp. *ilex* y raras veces hasta *Q. suber*, debe interpretarse en dicho sentido. Con ellas han persistido algunas endémicas, como el mencionado *Erodium gaussonianum* (muy afin a una especie marroquí-oranesa: *E. tordylioides*), varios *Petrocoptis*, *Bufoia tuberculata* Loscos, etc.

En las costas de ese mar interior resultaban mitigados los ardores del clima continental y se facilitaba la persistencia de una serie de termófilas exigentes en humedad;

algo parecido comentaremos a continuación en el apartado siguiente.

La región subcantábrica. — La transición entre el clima cantábrico (oceánico) y el continental de Aragón es relativamente brusca; MONTSERRAT ha publicado un trabajo relacionado con el tema (1971b), en el que se da como probable el desplazamiento paulatino de modalidades climáticas, con avance y retroceso rítmico del clima oceánico sobre el continental. En la parte subcantábrica el clima marítimo mitigó ciertamente los efectos de las glaciaciones cuaternarias.

La estructura geológica permite apreciar la importancia del estrangulamiento del Valle del Ebro al nivel de La Rioja (Burgos-Logroño), estableciendo el contacto fácil con las sierras riojano-navarras (Obarenes-Sierras de Cantabria, Codés-Urba), a través de unos topoclimas muy diversificados.

El Ebro pasa encajado atravesando dichas sierras y otras próximas, para formar unos valles sinuosos recorridos por el viento dominante NW-SE (cierzo) que baja impetuoso hacia el Mediterráneo. Dicho encajamiento se acentuó al drenar el mar aragonés durante el Mioceno-Plioceno y muy especialmente al bascular el escudo hespérico hacia el oeste, con levantamiento del borde oriental.

La zona comentada es ciertamente interesantísima por sus endemismos: *Endressia castellana*, *Thymelaea ruizii*, *Laserpitium eliasii* Pau (*L. nestleri* ssp. *eliasii* Laínz), *Genista teretifolia*, *Sesleria argentea* ssp. *hispanica*, *Erodium pavi* (*E. gr. daucoides* tetraploide), *Draba dedeana* ssp. *dedeana*, *Saxifraga losana*, *S. cuneata* y otras muchas que daremos a conocer en otra oportunidad.

En esta encrucijada de floras, con geomorfología particularísima, climatología variada y siempre mitigada por la proximidad al Océano (clima subcantábrico), las prospecciones florísticas serán prometedoras y permitirán resolver muchos de los problemas que plantea el endemismo del Norte peninsular.

El endorreismo relictual. — Las lagunas endorreicas del Valle del Ebro, junto con su estepa de *Lygeum spartum* y la vegetación nitrohalófila mencionada, se han mantenido seguramente desde el Mioceno; pueden haber reducido su área, pero en las que persistieron quedó una flora esteparia y unos bosquetes de estepa ibero-mauritana presididos casi siempre por la tan original *Juniperus thurifera*.

Dicho endemismo, notable en las estribaciones sudo-orientales de la Sierra de Alcubierre (Monegros), puede rastrearse en Navarra (hasta el oeste de Tafalla) y acaso en la Rioja (Logroño). A 1000 metros de altitud y clima seco (muy continental) encontramos algunas cuencas cerradas turolenses, como la de Gallocanta con la notabilísima endémica *Puccinellia pungens* Pau (PAUNERO, 1959: 39-40 y 52-55), *Lythrum flexuosum* Lagasca (BORJA, 1965; RIVAS MARTÍNEZ, 1966) y otras plantas de distribución muy restringida, entre ellas la nueva para España *Scorzonera parviflora* Jacquin¹, cuya localidad más próxima se encuentra en las marismas del litoral mediterráneo francés.

Las plantas gipsícolas no son ajenas al endorreismo antiguo y a la persistencia de un clima mediterráneo-continental seco; su amplia distribución y el elevado número de endemismos atestiguan una mayor extensión durante el Terciario. Indirectamente prueban la existencia de un relieve rejuvenecido y con extremada explotación natural a lo largo de dilatados períodos del Terciario y Cuaternario, pero además indican la abundancia de dichas áreas explotadas por la erosión y los animales del Mioceno-Plioceno.

La erosión que ahora atribuimos al hombre es mucho más antigua que él y las endémicas especializadas en ambientes áridos lo atestiguan.

¹ Especie halófila eurasiática que alcanza las marismas del litoral mediterráneo francés (FOURNIER, 1961: 1036). La encontramos relativamente abundante (5 julio 1972) en los juncales salobres que bordean la Laguna de Gallocanta: Las Cuerlas (Zaragoza) y Tornos (Teruel), a casi 1000 m de altitud. No la vemos citada en las publicaciones consultadas.

CONCLUSIONES

Las intensas herborizaciones realizadas para formar el herbario JACA, del Centro pirenaico de Biología experimental, nos obligan a planear los recorridos para lograr un rendimiento exploratorio máximo.

Al generalizar sobre los resultados ya obtenidos y los de otros investigadores relacionados con nosotros, ha sido preciso elaborar la teoría ecológica anterior apoyándonos en los autores mencionados.

De las conclusiones que aportamos unas pertenecen al dominio de la teoría ecológica con base fitotopográfico-histórica y geológica, otras al mecanismo de formación o conservación de endemismos y, finalmente, otras se dirigen al enfoque de futuras líneas de investigación relacionadas con el estudio de los endemismos situados en su ambiente natural.

1. — La explotación natural se relaciona con una distribución reticular de comunidades, en las que se observa un flujo material y energético de las más abiertas hacia las más cerradas y maduras.

2. — Consideraciones geológicas, permiten suponer que los retículos de comunidades explotadas han persistido a lo largo del acaecer geohistórico.

3. — En favor de tal hipótesis está el hecho de la abundancia de estirpes paleoendémicas con afinidades esteparias o ibero-mauritanas en los montes que bordean la Depresión del Ebro, así como en la vertiente meridional (palentino-leonesa) de los Montes cantábricos.

4. — La explotación natural ha creado vías migratorias desde las zonas esteparias (endorreicas) miocenas hacia los montes circundantes. Las comunidades, con sus especies, han seguido dichas vías con dilataciones y retracciones sucesivas que aceleraron su evolución, en especial al colonizar ambientes distintos al originario. La explotación natural ha sido un motor de los mecanismos de la evolución.

5. — Por todo ello, el estudio detallado de las diversas comunidades permanentes o explotadas ha de ser muy

fructífero para la comprensión del origen y diversificación de las plantas paleoendémicas.

6. — Una gran parte del endemismo pirenaico y cantábrico tiene raíces autóctonas muy antiguas; además, cabe destacar las numerosas endémicas con afinidades esteparias y finalmente las iberoatlánticas.

7. — Para comprender el origen de la flora endémica pirenaica, especialmente de su vertiente meridional, conviene atender al origen de la flora peninsular y de todo el Mediterráneo occidental.

8. — La región subcantábrica del Alto Ebro (Burgos-Logroño-Alava), tanto por sus contactos entre la Meseta castellana y estribaciones pirenaicas, como por la diversidad de sus modalidades climáticas, resulta fundamental en la interpretación del endemismo ibérico.

9. — Existen ciertamente unos rasgos ecológico-biogeográficos comunes en las siguientes zonas de contacto:

Sierras cantábricas meridionales — Páramos palentino-leoneses.

Pirineos centro-occidentales — Depresión del Ebro.

Montes ibéricos septentrionales — Depresión del Ebro.

10. — Toda la Cuenca ibérica, con sus sistemas montañosos, forma una verdadera unidad biogeográfica y las investigaciones del futuro la perfilarán nítidamente.

11. — En las prospecciones florísticas orientadas hacia la recolección de plantas endémicas o muy estenoicas, debe tenerse siempre en cuenta la perspectiva biogeográfico-histórica.

* * *

Los autores se complacen en dedicar el presente ensayo, con interpretación del endemismo de una parte peninsular, al eminente biólogo A. DE S. DA CÂMARA que tanto ha contribuido al desarrollo de la Genética en Portugal y España.

RESUMEN

Se estudia el origen y conservación de las plantas paleoendémicas de los Pirineos y las cordilleras Cantábrica e Ibérica, bajo un punto de vista biogeográfico-histórico, con el apoyo de datos geológicos, ecológicos y corológicos. El contacto de aquellas zonas montañosas con áreas esteparias explica gran parte de su personalidad florística. Se aportan conclusiones de tipo teórico y metodológico.

RESUMÉ

On étudie l'origine et la conservation des plantes paléoendémiques des Pyrénées, Montagnes Cantabriques et Système Ibérique, au point de vue biogéographique et historique. Pour cela, on emploie des données géologiques, écologiques et chorologiques. Le contact de ces régions montagnardes avec des aires steppiques nous aide à mieux comprendre leur forte personnalité floristique. On donne des conclusions théoriques et méthodologiques.

SUMMARY

The authors comment the origin and conservation of paleoendemic plants from the Pyrenees, Cantabrian and Iberian Mountains, with a biogeographical point of view, on the basis of geological, ecological and chorological data. The contact of these mountain regions with steppe areas explains their floristical personality. They give some theoretical and methodological conclusions.

TRABAJOS CONSULTADOS

BERTRAND. G.

- 1971 Morphostructures cantabriques: Picos de Europa, Montaña de León et Palencia (Espagne du nord-ouest). *Rev. Géogr. Pyr. et Sud-Ouest*, t. 42, fasc. 1, pp. 49-70. Toulouse.
- 1972 Les structures naturelles de l'espace géographique. L'exemple des Montagnes Cantabriques centrales (nord-ouest de l'Espagne). *Rev. Géogr. Pyr. et Sud-Ouest*, t. 43, fasc. 2, pp. 175-206. Toulouse.

- BOLÒS, O. DE
 1951 Algunas consideraciones sobre las especies esteparias de la Península Ibérica. *An. I. Bot. A. J. Cavanilles*, **X**, pp. 445-453. Madrid.
- BORJA, J.
 1965 Revisión de las especies españolas del género *Lythrum* L. *An. Inst. Bot. A. J. Cavanilles*, **XXIII**, pp. 147-170. Madrid.
- BRAUN-BLANQUET, J.
 1923 *L'origine et le développement des Flores dans le Massif Central de la France*. Zurich et Paris.
 1948 Les souches préglaciaires de la flore pyrénéenne. *Collectanea Botanica*, **II**, pp. 1-23. Barcelona.
- BRAUN-BLANQUET, J. y BOLÒS, O. DE
 1957 Les groupements végétaux du Bassin Moyen de l'Ebre et leur dynamisme. *An. Est. Exp. Aula Dei*, **5**. Zaragoza.
- CÁMARA NIÑO, F.
 1940 *Estudios sobre flora de la Rioja Baja*. Universidad Central, Facultad de Ciencias. Madrid.
- CHOUARD, P.
 1948 L'association à *Telephium Imperati* et *Clypeola* des corniches calcaires en encorbellement, et ses richesses floristiques à la Pène de Sécugnat, près Gavarnie (H.-Pyr). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **96** (76^e session extraordinaire), pp. 155-160. Paris.
 «Colloque interdisciplinaire sur les milieux supra-forestiers des Montagnes du Bassin occidental de la Méditerranée». Organizado por A. BAUDIÈRE y G. SOUTADÉ. Perpignan, 5 y 6 de febrero de 1971.
- CONTANDRIOPOULOS, J.
 1962 Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines. *Ann. Fac. des Sciences de Marseille*, t. **XXXII**, Marsella.
- DUPONT, P.,
 1956 Herborisation aux confins Basco-Béarnais. *Actes du Deuxième Congrès Int. d'Études Pyrénéennes*, Luchon-Pau, **3**(2), pp. 23-43. Toulouse.
- FAVARGER, C.
 1969 L'endémisme en Géographie botanique. *Scientia*, vol. **CIV**, pp. 1-16.
- FAVARGER, C. et KÜPFER, PH.
 1968 Contribution à la cytotaxinomie de la flore alpine des Pyrénées. *Collectanea Botanica*, **VII**, pp. 325-357. Barcelona.
- FOURNIER, P.
 1961 *Les quatre Flores de France*. Paris.
- GAUSSEN, H.
 1965 Révision des *Dioscorea* (*Borderea*) pyrénéens. *Doc. C. prod. vég. Ser. Pyrénées*, vol. **III**, art. VII, 16 pp. Toulouse. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **C4**.

GERVAIS, C.

- 1968 Notes de Cytotaxinomie sur quelques *Avena* vivaces. *Bull. Soc. neuchâtel Sci. nat.*, **91**, pp. 105-117. Neuchâtel.

HERNÁNDEZ-PACHECO, E.

- 1955 Síntesis orográfica y orogénica de la península hispana. *Bol. R. Soc. Española H. Nat. (Geol.)*, **LIII**, pp. 22-42. Madrid.

KÜPFER, PH.

- 1968 Nouvelles prospections caryologiques dans la flore orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada. *Bull. Soc. neuchâtel Sci. nat.*, **91**, pp. 87-104. Neuchâtel.

- 1969 Recherches cytotaxinomiques sur la Flore des montagnes de la Péninsule Ibérique. *Bull. Soc. neuchâtel Sci. nat.* **92**, pp. 31-48. Neuchâtel.

KÜPFER, PH. et FAVARGER, C.

- 1967 Premières prospections caryologiques dans la flore orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **264**, pp. 2463-2465. Paris.

LOSA, M. T.

- 1955 Resumen de un estudio comparativo entre las floras de los Pirineos franco-españoles y los montes cántabro-leoneses. *An. I. Bot. A. J. Cavanilles*, **13**: 233-267. Madrid.

MAIRE, R.

- 1955 Flore de l'Afrique du Nord, III. *Encyclopédie Biologique*, **XLVIII**. Ed. Paul Lechevalier. Paris.

MARGALEF, R.

- 1947 Estudios sobre la vida en las aguas continentales de la región endorreica manchega. *P. Inst. Biol. Apl.*, **IV**, pp. 5-51. Barcelona.

- 1968 *Perspectives in Ecological Theory*. Chicago.

- 1970 Explotación y gestión en Ecología. *Pirineos*, **98**, pp. 103-121. Jaca.

MENÉNDEZ AMOR, J.

- 1948 Notas preliminares al estudio sobre la flora terciaria de la Cerdeña española. *Las Ciencias*, **XIII** (4). Madrid.

- 1950 Flora fanerogámica del terciario y su extensión en la Península. *Bol. R. Soc. Española H. Nat. (Geol.)*, **XLVIII**, pp. 155-166. Madrid.

MONTERRAT, P.

- 1956 Consideraciones sobre algunas *Veronica* pirenaicas. *Actes du deuxième Congrès international d'Etudes pyrénéennes*, **3**, Section II. Toulouse.

- 1971a *La Jacetania y su vida vegetal*. Edit. Caja de Ahorros de Zaragoza, Aragón y Rioja. Zaragoza.

- 1971b El clima subcantábrico en el Pirineo occidental español. *Pirineos*, **102**, pp. 5-19. Jaca.

- 1972a Estructura del sistema agropecuario. *An. Edafol. Agrobiol.*, **XXXI**, pp. 151-156. Madrid.

MONTSERRAT, P.

- 1972b *L'endémisme pyrénéen et quelques plantes nouvelles*. Comunicación leída en la C Sesión extraordinaria de la Sociedad Botánica de Francia, celebrada en Jaca el 20 de Mayo de 1972. En prensa.

PAUNERO, E.

- 1959 Aportación al conocimiento de las especies españolas del género *Puccinellia* Parl. *An. Inst. Bot. A. J. Cavanilles*, XVII, pp. 31-55. Madrid.

PINILLA, A. y RIBA, O.

- 1972 Estudio sedimentológico de la zona aragonesa de la cuenca terciaria del Valle del Ebro. VII. Resumen y visión sedimentológica del conjunto. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Geol.)*, 70, pp. 97-106. Madrid.

PREVOSTI, A.

- 1969 La selección natural. *Mem. Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*, XXXIX, pp. 341-449. Barcelona.

RIEK, R.

- 1935 Systematische und Pflanzengeographische Untersuchungen in der *Veronica* Sektion *Chamaedrys* Griseb. *Feddes Repertorium specierum novarum regni vegetabilis*, LXXIX. Berlin.

RIVAS MARTÍNEZ, S.

- 1964 Esquema de la vegetación potencial y su correspondencia con los suelos en la España peninsular. *An. Inst. Bot. A. J. Cavanilles*, XXII, pp. 341-405. Madrid.
- 1966 Situación ecológica y fitosociológica del *Lythrum flexuosum* Lag. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.)*, 64, pp. 363-368. Madrid.
- 1969 *La vegetación de la alta montaña española*. V Simposio de Flora Europaea. Publicaciones de la Universidad de Sevilla, pp. 53-80. Sevilla.
- 1972 Ensayo sobre una síntesis corológica de la Península Ibérica. *VII Symp. of Flora Europaea*, 23 mayo. Coimbra. (En prensa).

SANDWICH, N. Y. y MONTSERRAT, P.

- 1966 Aportación a la flora pirenaica. *Pirineos*, 79-80, pp. 21-74. Jaca.

SOLÉ SABARÍS, L.

- 1951 *Los Pirineos. El medio y el hombre*. Barcelona.

SOLER, M. y PUIGDEFÁBREGAS, C.

- 1970 Líneas generales de la Geología del Alto Aragón occidental. *Pirineos*, 96 pp. 5-20. Jaca.

TUTIN, T. G., HEYWOOD, V. H. y col.

- 1964 *Flora europaea*, 1, 464. pp. Cambridge.

TUTIN, T. G. y col.

- 1968 *Flora europaea*, 2, 455 pp. Cambridge.

VILLALTA, J. F. y CRUSAFONT, M.

- 1945 La flora miocénica de la Depresión de Bellver. *Iberda*. **III**(2), pp. 339-353.

VILLAR, L.

- 1972a *Remarques chorologiques sur quelques plantes pyrénéennes*. Comunicación leída en la C Sesión extraordinaria de la Sociedad Botánica de Francia, celebrada en Jaca el 20 de Mayo de 1972. En prensa.

- 1972b Notas florísticas del Pirineo occidental. *Pirineos* **103**: 5-25, Jaca.

WALTERS, S. M.

- 1971 Index to the rare endemic vascular plants of Europe. *Boissiera*, **19**, pp. 87-96. Ginebra.

- 1972 Index to endemic and rare plants. State of records May 1972. *VII Symp. of Flora Europaea*, 27 mayo 1972. Coimbra. (En prensa).

WILLKOMM, M. H. y LANGE, J.

- 1861-1880 — *Prodromus Florae Hispanicae*, vols. 1, 2 y 3. E. Schweizerbart, Stuttgart.

WILLKOMM, M. H.

- 1893 *Supplementum Prodromi Florae Hispanicae*. E. Schweizerbart, Stuttgart.

WULFF, E. V.

- 1943 *An introduction to historical plant geography*. *Chronica Botanica*, 223 pp. Waltham, U. S. A.

VERTICILLIUM DAHLIAE AGENT OF PEPPER AND TOMATO WILT IN PORTUGAL

por

MARIA T. LUCAS & MARIA DE LOURDES V. BORGES

Estação Agronómica Nacional, Oeiras, Portugal

INTRODUCTION

IN September 1970, pepper plants (*Capsicum annuum* L.) growing in a experimental field of Estação Agronómica Nacional, showed different degrees of wilting, some times followed by death, while others thrived well bearing numerous healthy fruits (Fig. 1, 2).

Field data collected on 132 plants of several cultivars indicated that the disease reduced plant population from 11,1 % to 69,2 %.

Later, in the same year, in a field near Coruche, tomato plants showing advanced physiological maturity, presented many leaves with chlorotic areas that became progressively necrotic.

The disease in both cases progressed from the lower part of the plant upward, and in the final stage there was complete drying and defoliation. In all the diseased plants the stems showed characteristic vascular browning.

ISOLATION OF THE FUNGUS

Isolations from stem and root pieces of pepper and tomatoes were made by first surface sterilizing with 70 % alcohol, and then for 10 min. in 5 % calcium hypochloride solution. Following sterilization small sections of both stems and roots were plated in potato dextrose agar and malt agar and incubated at 25° C. Within one week fungal colonies appeared from all the pieces and were identified as *Verticillium* sp. (Fig. 3).

PATHOGENICITY

Pepper and tomato plants were grown singly in pots containing non-sterile soil, and inoculated via root inoculation, in the greenhouse. Inoculum was prepared by flooding slants of malt agar with 20 ml of sterile distilled water. Mycelium, microsclerotia and conidia were then scraped from the slants with a small spatula. The suspension obtained was poured into a small excavation previously made around the roots, care being taken not to wound the roots. The controls had sterile water and were otherwise handled as the inoculated plants.

Wilt symptoms were expressed within a week after inoculation in all plants inoculated (Fig. 4), and were similar to those produced under field conditions. Attempts to recover the fungus from the plants inoculated were successful.

Some experiments were also undertaken in the greenhouse to determine whether the isolate from pepper was pathogenic to tomato or vice versa. These trials clearly indicated that the fungi isolated from pepper and tomato are pathogenic not only on the respective original hosts, but also when cross-inoculations are made, although the symptoms are reduced in intensity in this last case.

TAXONOMY

Macroscopic and microscopic examination of the isolates showed that they produced microsclerotia in culture, a typical character of *Verticillium dahliae* Kleb. (ISAAC, 1949). The isolates were also compared with cultures of *V. dahliae* and *V. albo-atrum* from the Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn.

It is well known from the literature that convincing opinions support the separation or the synonymy of the two species. ISAAC (1949, 1967) related circumstantially the taxonomic controversy that surrounds the relationship between *V. dahliae* (microsclerotial type) and *V. albo-atrum* (dark mycelium type). He also suggested that these two species should be considered as separate species, based

on morphological, physiological, pathogenic, and ecological grounds.

According to ISAAC (1949) the principal morphological criterion for separating *V. dahliae* and *V. albo-atrum* is that the latter forms dark resting mycelium but never microsclerotia.

More recently comparative electrophoretic studies proved to be a useful criteria to distinguish the two forms. WHITNEY *et al.* (1968) and MILTON *et al.* (1971) showed that *V. dahliae* and *V. albo-atrum* are easily separated by their protein patterns. On the other hand, HALL (1969) had not only reported that *V. dahliae* and *V. albo-atrum* produced different protein patterns but that the pattern of protein bands obtained from isolates within a species both from different hosts and geographical origin are identical. He further stress the view that *V. dahliae* and *V. albo-atrum* should be regarded as separate species.

For the purpose of fungal taxonomy electron microscopic studies have also proved to be another useful taxonomic tool. GRIFFITHS (1970) and GRIFFITHS & CAMPBELL (1971) investigated the fine structure of developing microsclerotia of *V. dahliae* and of dark mycelium of *V. albo-atrum*. Whereas the microsclerotia of *V. dahliae* are formed as a result of the budding or repeated branching of the hyphae, the dark mycelium of *V. albo-atrum* results from modified single unbranched hyphae that in no case show any evidence of branching or budding. However these authors pointed out the similarity of the modification within the hyphae in both microsclerotia and dark mycelium such as accumulation of melanizing particles on the hyphal surface, increase of mitochondria, endoplasmic reticulum and vacuoles in individual hyphae. The authors further concluded that their investigation is only a confirmation of the morphological differences between the dark mycelium and microsclerotial types, and this, together with host selectivity and physiologic data, will help the phythopathologists to distinguish between the two types of resting structures. Consequently the validity of maintaining separate taxa for *V. dahliae* and *V. albo-atrum* was not considered by these authors. From

these data we draw the conclusion that the taxonomic distinction between the two species is still subject to debate. However from the phythopathological point of view and to avoid misunderstanding we prefer to follow those who considered the isolates producing microsclerotia and those producing dark mycelium as separate species, viz. *V. dahliae* and *V. albo-atrum* respectively.

CONCLUSIONS

Verticillium dahliae Kleb. has been recognised as the agent of a strong wilt followed by death of pepper plants, at Oeiras, and causing similar symptoms in tomato plants at Coruche.

According to Commonwealth Mycological Institute distribution map of plant diseases n° 366 issued in 1969, *V. dahliae* is a wide spread fungus, pathogenic to several hosts. It has been reported in Africa, Asia, Australia and Oceania, North and South America.

In Europe it occurs in Austria, Belgium, Bulgaria, Channel Islands, Cyprus, Czchoslovaquia, Denmark, France, Germany, Great Britain, Netherland, Hungary, Italy and Russia.

No reference on literature reports this species in Spain, so it may be concluded that this first record of the disease in Portugal is also the first one for the Iberian Peninsula.

SUMMARY

In 1970, a pepper green wilt was observed in an experimental field of Estação Agronómica Nacional, at Oeiras. Later in the same year, in a field near Coruche, tomato plants showing advanced physiological maturity, presented many necrotic leaves. A *Verticillium* sp. was isolated from the stems and roots of both pepper and tomato plants. Roots of peper and tomato plants growing in pots containing normal soil were inoculated in the greenhouse with the respective

isolates. The symptoms of the disease appeared within a week in all inoculated plants and attempts to recover the fungus from them were successful.

Some experiments were also undertaken in the greenhouse to determine whether the isolate from pepper was pathogenic to tomato plants and vice versa.

The isolates are characterized by producing microsclerotia in culture and were identified as *Verticillium dahliae* Kleb. They were compared with cultures of *V. dahliae* and *V. albo-atrum* from the «Centralbureau voor Schimmelcultures», at Baarn. *V. dahliae* has been considered by several authors as a microsclerotial form of *V. albo-atrum* Reinke & Berth known as producing dark resting mycelium. The distinction between the two species based on morphological, and ecological grounds as stated by ISAAC (1967), on biochemical grounds by WHITNEY *et al.* (1968) and MILTON *et al.* (1971) and on fine structure data by GRIFFITHS (1970) and GRIFFITHS & CAMPBELL (1971) is taken into consideration.

This is the first record of the disease in Portugal and in the Iberian Peninsula.

REFERENCES

- GRIFFITHS, D. A.
1970 The fine structure of developing microsclerotia of *Verticillium dahliae* Kleb. *Arch. Mikrobiol.* **74**: 207-212.
- GRIFFITHS, D. A. & CAMPBELL, W. P.
1971 The fine structure of resting mycelium of *Verticillium albo-atrum* R. & B. *Can J. Microbiol.* **17**: 1533-1535.
- HALL, R.
1969 *Verticillium albo-atrum* and *V. dahliae* distinguished by acrylamide gel-electrophoresis of proteins. *Can. J. Bot.* **47**: 2110-2111.
- ISAAC, I.
1949 A comparative study of pathogenic isolates of *Verticillium* *Trans. Br. mycol. Soc.* **32**: 137-157.
1967 Speciation in *Verticillium*. *A. Rev. Phytopath.* **5**: 201-222.

MILTON, J. M., ROGERS, W. G. & ISAAC, I.

1971 Application of acrylamide gel electrophoresis of soluble fungal proteins to taxonomy of *Verticillium* species. *Trans. Br. mycol. Soc.* **56**: 65-65.

WHITNEY, P. J., VAUGHAN, J. B. & HEALE, J. B.

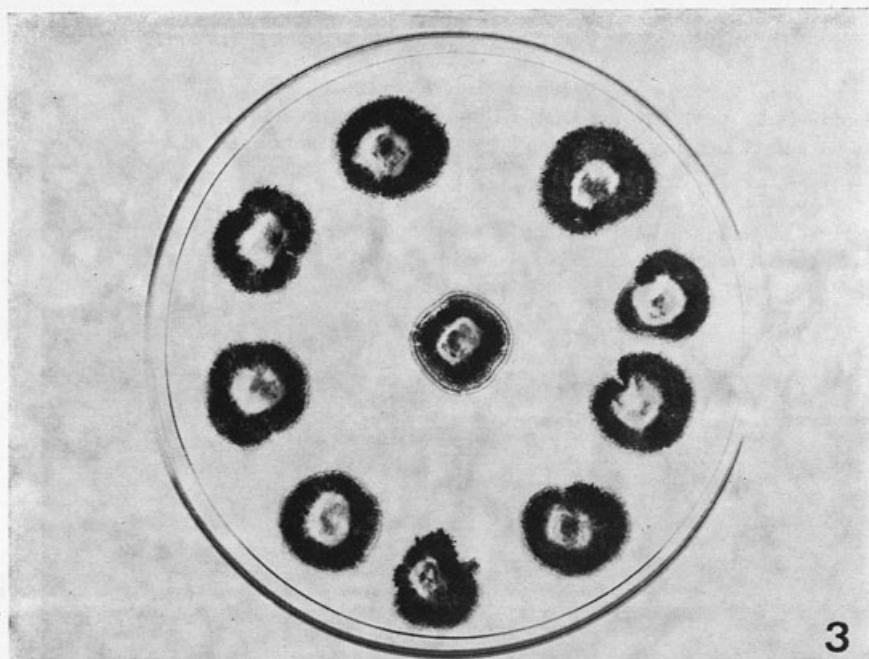
1968 A disc electrophoresis study of the proteins of *Verticillium albo-atrum*, *Verticillium dahliae* and *Fusarium oxysporum* with reference to their taxonomy. *J. exp. Bot.* **19**: 415-426.



Fig. 1. — Wilt of pepper plants caused by *Verticillium dahliae* Kleb.,
at Oeiras fields.

Fig. 2. — Pepper plants defoliated (left) and a healthy one (right).





3



4

Fig. 3. — Isolates of *Verticillium dahliae* Kleb. from stem pieces of diseased plants.

Fig. 4. — Wilt symptoms in inoculated pepper plants (right) compared with a control (left).



IN VITRO CULTURE OF ROOTS OF *HAPLOPAPPUS GRACILIS**

by

J. MONTEZUMA-DE-CARVALHO **

Botanical Institute, University of Coimbra

INTRODUCTION

Haplopappus gracilis has only four somatic chromosomes (JACKSON, 1957). This low chromosome number — the lowest that is known in the plant kingdom — allied to a favourable chromosome size and a good morphological distinction between the two pairs of homologous has attracted the attention of several cytologists. Its chromosomes have, in fact, already been studied with respect to the following problems: a) variation of chromosome number (ÖSTERGREN & FRÖST, 1962; MORA-URPI, 1963; JACKSON, 1964; LIMA-DE-FARIA & JAVORSKA, 1963; KAMRA, 1963); b) variation of chromosome morphology (JACKSON, 1963; KAMRA, 1963); c) action of radiations on mitosis (KAMRA & KAMRA, 1962; NIRULA & RÖBBELEN, 1966); d) timing of the mitotic cycle (SPARVOLI et al., 1966; AMES & MITRA, 1966a, 1967); e) distribution of heterochromatin (AMES & MITRA, 1968b); f) chromosome replication (RÖBBELEN & NIRULA, 1965; SPARVOLI et al., 1966; AMES & MITRA, 1968a).

Haplopappus gracilis has also been studied on a quite different angle, viz., tissue and cell culture *in vitro*. The first tissue culture, obtained from stem tissue was esta-

* Part of this work was presented at the XXIX Congresso Luso-Espanhol, Lisboa, 1970.

** Trabalho subsidiado pelo Projecto de Investigação CB1 do Instituto de Alta Cultura.

blished in 1959 (in BLAKELY & STEWARD, 1961). From this initial strain were, thereafter, obtained by the method of rotated «nipple» flasks, cell suspensions, that were finally plated on an agar medium (BLAKELY & STEWARD, 1961, 1964a; MITRA & STEWARD, 1961). Recently SUNDERLAND (1968) reported the behaviour, in culture, of a strain of isolated cells originally derived from a cotyledon callus.

As far as we know no work has been done yet on the culture of roots of *Haplopappus*. The present paper reports the preliminar results of such a study.

MATERIALS AND METHODS

Seeds of *Haplopappus gracilis* were surface sterilised in a weak hypochlorite solution, and put for germination, in asseptic conditions, in test tubes. Each test tube contained a piece of wet filter paper and only one seed was put on it.

When the primary root of each seedling was about 2 cm length it was cut off at a distance of 1 cm from the apical end. The root pieces were then transferred, individually, for the culture flasks (50 c. c. flasks, each containing 20 c. c. of the liquid nutrient medium).

As a standard nutrient medium we have used the one devised by STREET (1954) for culture of tomato roots. This medium (A — medium) was, in some cultures, modified in the following way: a) supplied with 30 mg/l of yeast extract (B — medium); b) supplied with 1 mg/l of β -indolylbutyric acid (C — medium).

For the culture of isolated cells or groups of cells, in Petri dishes, it was used the medium of Heller (in GAUTHERET, 1959) supplemented with 10 % coconut milk, in agar a 0.75 %.

All the cultures were incubated in darkness, at $\pm 22^\circ$ C.

For studies of the anatomic structure of the root callus, they were fixed in formalin-acetic acid-alcohol, dehydrated, embedded in paraffin and serially cross sectionned at 10 μ . The staining was by the carmine-iodine green method.

RESULTS

It was observed that the growth of the roots was quite slow in all the media used. In fact, when compared to the growth of tomato roots in the A—medium (from our previous experience), the *Haplopappus* roots took about double the time (two months) to reach the same exuberance of growth as the tomato roots did. Of all the three media, however, the B—medium induced the best growth.

In contrast to the great majority of roots, from different species, that have been cultivated so far (see GAUTHERET, 1959) the *Haplopappus* roots show, in all the three media tested, an intense proliferation of tumour-like (callus) structures along their surface (Plate I, Fig. 1, 2, 3 and 4).

In order to get information about the morphological origin of such callus stained cross sections of them were studied. It was concluded that the callus had an origin strictly cortical, the central cylinder being not involved in this kind of proliferation (Plate II, Fig. 1, 2, 3 and 4).

These callus are characterised by an extreme friability and we couldn't observe any traces of lignification in them. In fact, if the liquid culture medium is simply shaken, their cells tend to separate either in small groups or isolated. This behaviour shows that it is not necessary, in order to get cell suspensions, to use the technique of rotated cultures as is normally used for other plant tissues.

Based on this friability of the *Haplopappus* root callus a preliminar test was made on the possibility of cultivating their dissociated single cells in a solid medium. Simply by pipetting a small quantity of the cell suspension (from a shaken culture) on the agar surface of a Petri dish, we were able to obtain, besides small groups of cells, also numerous isolated cells. The observation of such plated cells (in Heller medium supplemented with 10% coconut milk) shows that there was some growth but it was not possible to conclude that single cells had, in fact, divide.

DISCUSSION

According to GAUTHERET (1959) the appearance of callus in root cultures is an exceptional phenomenon. Its appearance can, however, be increased if certain auxins or yeast extract are added to the nutrient medium.

NOBÉCOURT (1939) was the first to notice, in carrot roots, the formation of callus without the presence of auxins or plant extracts. Later, NORTON & BOLL (1954) observed the production of callus in root cultures of *Lycopersicum peruvianum* also without the addition of auxins or extracts to the medium.

Another series of observations of callus formation in roots, but with addition of auxins or extracts are the following ones: a) JAGENDORF & BONNER (1953) in roots of cabbage (medium supplemented with p-chlorophenoxyacetic acid and yeast extract); b) TRYON (1955) in roots of *Nicotiana affinis* (medium supplemented with yeast extract); c) TORREY & SHIGEMURA (1957) in *Pisum sativum* roots (medium added with 2-4-D and yeast extract).

Our observations on *Haplopappus* show that the appearance of root callus in this plant is not conditioned by the presence of auxins or yeast extract in the culture medium, as their appearance is also good in the A — medium (free of auxins or extracts).

With reference to the anatomic structure of the callus, that have been observed by the above mentioned authors, it is regrettable that they don't give us such an information. We can only guess that the callus observed by NORTON & BOLL and by TORREY & SHIGEMURA as they were formed on the surface of a cross section of the roots, it is probable that the tissues of the central cylinder were also involved in their origin. The callus described by NOBÉCOURT as they appeared on the lateral surface of roots, as little nodules, it is possible that they are similar to the ones of *Haplopappus*, i. e., of a cortical origin. The callus referred by JAGENDORF & BONNER are simply bundles of abnormal lateral roots, so they are not callus in the typical sense, i. e., a disorganised, mainly parenchymatous structure.

As already mentioned the callus of *Haplopappus* roots have a structure completely parenchymatous and the cellular proliferation doesn't affect the central cylinder. When these cells are plated on an agar medium the groups of cells show signs of growth but single cells are still doubtful if they are capable of proliferation. An explanation for this fact can be found in the work of BLAKELY & STEWARD (1964a): according to these authors an intense proliferation of single cells of *Haplopappus* are only obtained by the synergistic action of coconut milk with naphthalene-acetic acid. Other facts can, also, explain our apparent failure as the strain used by the authors was originally isolated from stem tissue and not from a root.

SUMMARY

- 1) *Haplopappus gracilis* ($2n = 4$) primary roots were isolated from seedlings and then cultivated in a liquid medium. Three media were used: Street medium (A — medium) and this medium supplemented with 30 mg/l yeast extract (B — medium) or 1 mg/l β -indolyl-butyric acid (C — medium).
- 2) In all of these media the roots, after some period of development, show a series of callus along their length. It is concluded that the formation of the callus is not dependent on the addition of an auxin or yeast extract.
- 3) An anatomic study of these callus shows that they have a pure cortical origin, without the stele being involved in its formation.
- 4) It is typical of these callus to be extremely friable. When shaken in the liquid medium they readily dissociate into single cells and small groups of cells.
- 5) Preliminary results indicate that when such single cells and groups of cells are transferred to an agar medium (Heller medium supplemented with 10% coconut milk) the groups of cells show some proliferation. The proliferation of single cells is problematic.

LITERATURE CITED

- AMES, I. H. & MITRA, J.
 1966a The mitotic cycle time of *Haplopappus gracilis* root tip cells as measured with tritiated thymidine. *The Nucleus*, **9**: 61-66.
 1966b Spontaneous Reduction of Somatic Chromosomes in *Haplopappus gracilis*. *Nature*, **210**: 973-974.
 1967 An effect of exogenous thymidine on the cell cycle in *Haplopappus gracilis*. *J. Cell Physiol.* **69**: 253-258.
 1968b Distribution of Heterochromation in the Chromosomes of *Haplopappus gracilis*. *Can. J. Genet. Cytol.* **10**: 433-443.
 1968a DNA Replication Pattern in Somatic Chromosomes of *Haplopappus gracilis*. *Bull. Torr. Bot. Cl.* **95**: 335-341.
- BLAKELY, L. M. & STEWARD, F. C.
 1961 Growth Induction in Cultures of *Haplopappus gracilis*. I. The Behavior of the Cultured Cells. *Am. J. Bot.* **48**: 351?-358.
 1964a Growth and Organized Development of Cultured Cells. V. The Growth of Colonies from free Cells on Nutrient Agar. *Am. J. Bot.* **51**: 780-791.
 1964 Growth and Organized Development of Cultured Cells. VII. Cellular Variation. *Am. J. Bot.* **51**: 809-820.
- GAUTHERET, R. J.
 1959 *La Culture des Tissus Végétaux*. Masson, Paris.
- JACKSON, R. C.
 1957 New Low Chromosome Number for Plants. *Science*, **128**: 1115-1116.
 1963 Variation in the Short Arm of Chromosome B of *Haplopappus gracilis*. *Can. J. Genet. Cytol.* **5**: 421-426.
 1964 Preferential Segregation of Chromosomes from a Trivalent in *Haplopappus gracilis*. *Science*, **145**: 511-513.
- JAGENDORF, A. T. & BONNER, D. M.
 1953 An atypical growth of cabbage seedling roots. III: Tissue culture and physiological comparisons of typical and atypical roots. *Plant Physiol.* **28**: 415-427.
- JAGENDORF, A. T., BONNER, D. M. & NAYLOR, A. W.
 1952 An atypical growth of cabbage seedling roots. I. Morphology, histology and induction conditions. *Bot. Gaz.* **113**: 334-347.
- KAMRA, O. P.
 1963 A Structural Anomaly of the satellite in *Haplopappus gracilis*. *Chromosoma*, **13**: 540-544.
- KAMRA, O. P. & KAMRA, S. K.
 1962 Factors Influencing X-ray Tolerance of *Haplopappus gracilis* seeds. *Can. J. Genet. Cytol.* **4**: 255-262.
- LIMA-DE-FARIA, A. & JAWORSKA, H.
 1964 Haplo-diploid Chimeras in *Haplopappus gracilis*. *Hereditas*, **52**: 119-121.

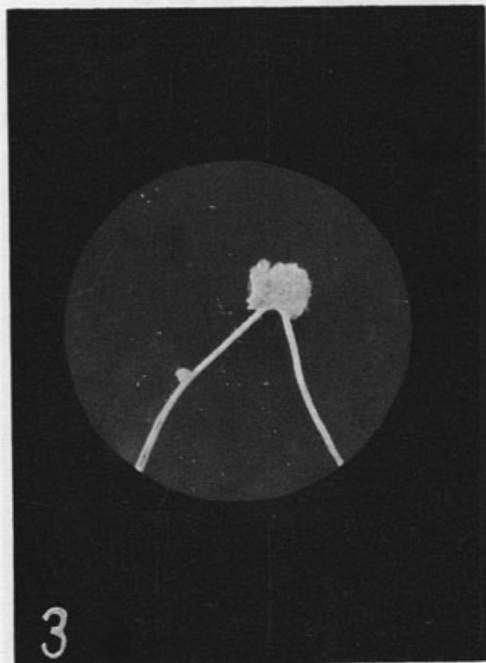
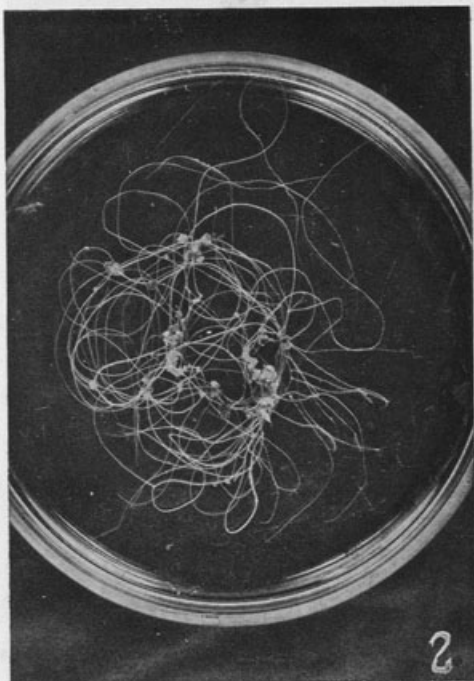
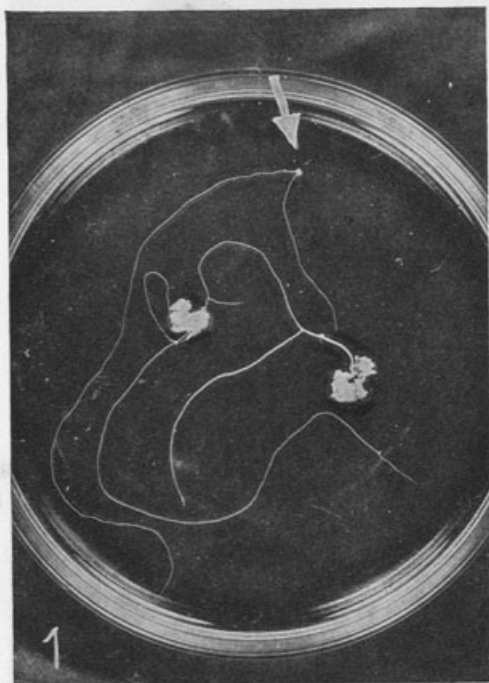
- MITRA, J. & STEWARD, F. C.
1961 Growth Induction in Cultures of *Haplopappus gracilis*. II. The Behavior of the Nucleus. *Am. J. Bot.* 48: 358-368.
- MORA-URPI, J.
1963 A Comparative Cytological Study of Races, Hybrids, and Artificial Tetraploids of *Haplopappus gracilis*. Ph. D. Thesis, Univ. of Kansas.
- NIRULA, S. & RÖBBELEN, G.
1966 Mitotic Frequency in Root Tips *Haplopappus gracilis* After UU- and X- Irradiation of Mature Embryos. *Can. J. Genet. Cytol.* 8: 1-7.
- NOBÉCOURT, P.
1939 Sur les radicules naissant des cultures de tissus du tubercule de carotte. *C. R. Soc. Biol.* 130: 1271-1272.
- NORTON, J. P. & BOLL, W. G.
1954 Callus and shoot formation from tomato roots in vitro. *Science*, 119: 220-221.
- ÖSTERGREN, G. & FRÖST, S.
1962 Elimination of Accessory Chromosomes from the Root in *Haplopappus gracilis*. *Hereditas*, 48: 363-366.
- RÖBBELEN, G. & NIRULA, S.
1965 Der Replikationszustand der Chromosomalen DNS in Ruhenden Samen von *Haplopappus gracilis*. *Naturwiss.* 52: 649-650.
- SPARVOLI, E., GAY, H. & KAUFMANN, B. P.
1966a Duration of the Mitotic Cycle in *Haplopappus gracilis*. *Caryologia*, 19: 65-71.
1966b Distribution of Incorporated H³-Thymidine in Mitotic Chromosomes of *Haplopappus gracilis*. *Third Int. Congr. Radiat. Res.* Cortina d'Ampezzo.
- STREET, H. E.
1954 Growing Roots Without Plants. *Discovery*, 15: 286-292.
- SUNDERLAND, N.
1968 Suspension Culture of Higher Plant Cells. *John Innes Institute*, Fifty-Ninth Annual Report: 24-25.
- TORREY, J. G. & SHIGEMURA, Y.
1957 Growth and controlled morphogenesis in pea root callus tissue grown in liquid media. *Am. J. Bot.* 44: 334-344.
- TRYON, K.
1955 Root tumors on *Nicotiana affinis* seedlings growth in vitro on a malt and yeast extract medium. *Am. J. Bot.* 42: 604-611.

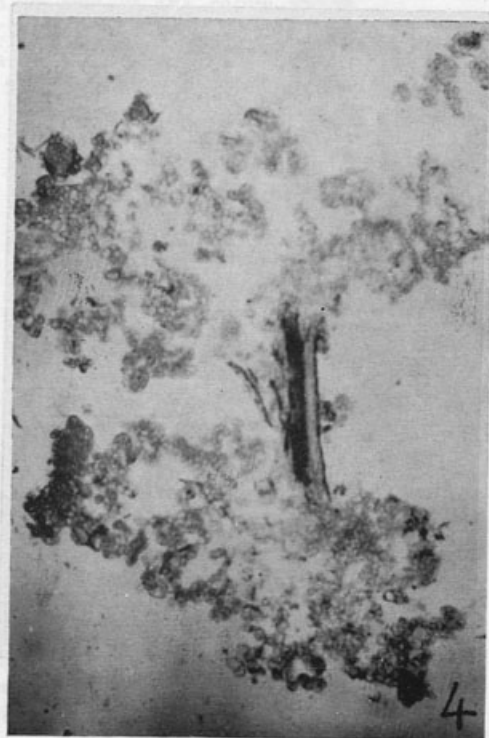
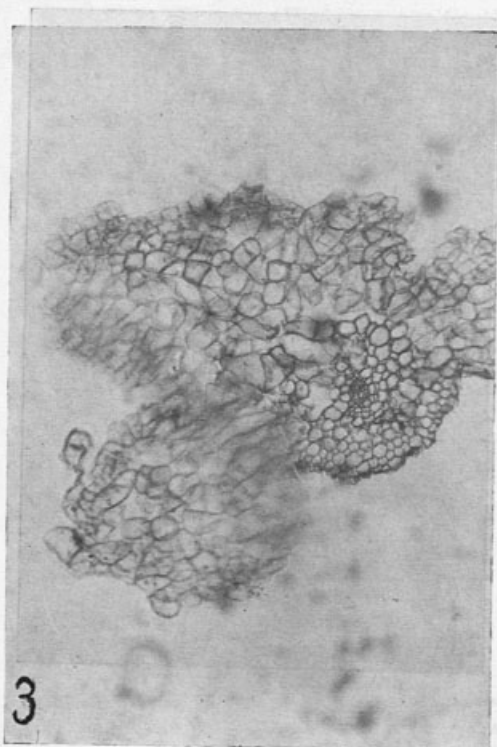
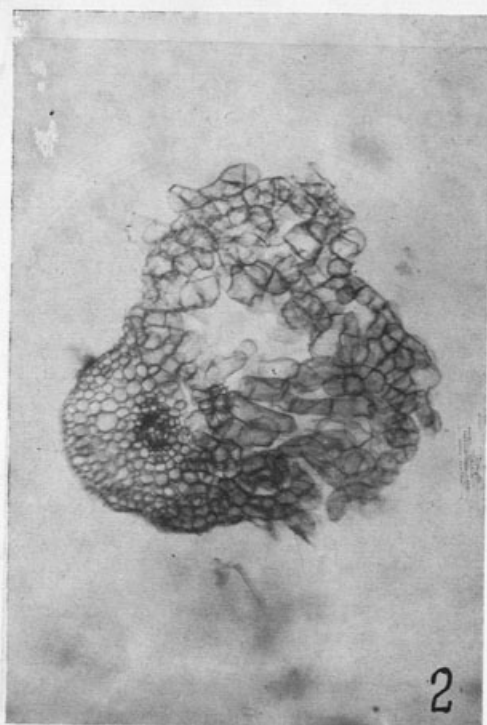
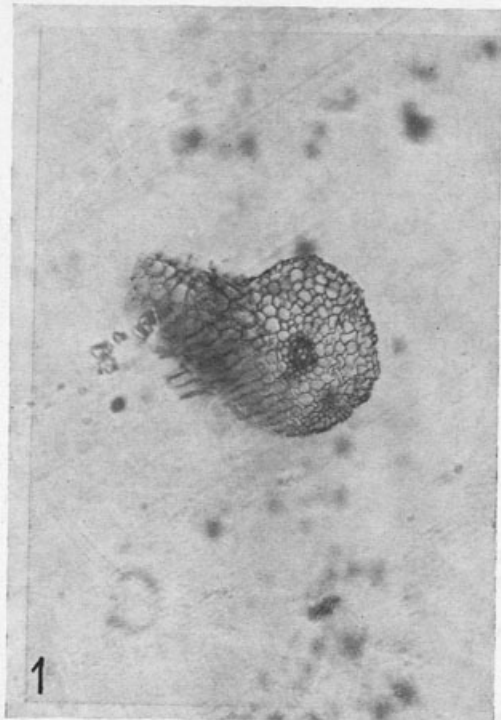
PLATES

PLATE I

Roots of *Haplopappus gracilis* in culture
(cultures aged two months)

- Fig. 1.—A-medium. Note the weak growth of the roots, but the appearance of several callus. Reduced c. $\frac{1}{5}$.
- Fig. 2.—B-medium. Note a vigorous growth of the roots and the formation of numerous callus. Reduced c. $\frac{1}{5}$.
- Fig. 3.—Higher magnification of two of the callus shown in Fig. 1 (arrow). $\times 25$.
- Fig. 4.—Higher magnification of a callus taken from the culture of Fig. 2. $\times 25$.





INDICE

PLATE II

Roots of *Haplopappus gracilis* in culture
(sections of callus, from cultures aged two months)

- Fig. 1. — Cross-section of a small callus. $\times 90$.
Fig. 2. — Cross-section of a larger callus. Note the loosening
of its cells. $\times 90$.
Fig. 3. — Cross-section of a still larger callus. $\times 90$.

In all of these three figures note the perfect integrity
of the central cylinder.

- Fig. 4. — Longitudinal section of a very big callus, showing
the extreme friability of its cells. $\times 40$.



FIGURE II

of the

... ..

... ..

... ..



ÍNDICE

| | |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| FERNANDES, A. — Prof. Eng.º António de Sousa da Câmara. O Professor e o Investigador | VII |
| ASCENSO, J. C. & MOTA, M. I. — Phylogenetic derivation of the cashew flower | 253 |
| FERNANDES, A. & FERNANDES, ROSETTE — <i>Melastomataceae</i> <i>africanæ novæ vel minus cognitæ</i> — VI | 63 |
| FERNANDES, A. & QUEIRÓS, MARGARIDA — Systèmes génétiques chez <i>Hedyppnois</i> Scop. — I. Microsporogénèse | 5 |
| FERNANDES, A. & LEITÃO, MARIA TERESA — Contribution à la connaissance cytotaxinomique des <i>Spermatophyta</i> du Portugal — V. <i>Boraginaceae</i> | 389 |
| FERNANDES, A. & FRANÇA, FILOMENA — Contribution à la con- naissance cytotaxinomique des <i>Spermatophyta</i> du Portugal — VI. <i>Plantaginaceae</i> | 465 |
| GLEDHILL, D. & OYEWOLE, S. O. — The taxonomy of <i>Albuca</i> in West Africa | 93 |
| HANSEN, ALFRED — Contributions to the flora of the Azores — II | 219 |
| HUYNH, KIM-LANG — Étude de l'arrangement du pollen dans la tétrade chez les angiospermes sur la base de données cytologiques — VI. <i>Lythraceae</i> et <i>Bombacaceae</i> | 171 |
| JONES, H. G. — Notes on some natural hybrid Orchids of tropi- cal America and the West Indies | 239 |
| LAUNERT, EDMUND — A new species of <i>Triaspis</i> (<i>Malpighiaceae</i>) named in honour of G. Le Testu | 385 |
| LISOWSKI, S., MALAISSE, F., SYMOENS, J. J. — Le genre <i>Commiphora</i> Jacq. (<i>Burseraceae</i>) au Zaïre (ex-Congo- Kinshasa). | 81 |
| LUCAS, MARIA T. & BORGES, MARIA DE LOURDES — <i>Verticil-</i> <i>lium dahliae</i> agent of pepper and tomato wilt in Portugal | 529 |
| MALATO-BELIZ, J. & FRANCO, J. DO AMARAL — Uma nova Umbe- lífera para a flora portuguesa | 429 |
| MONTEZUMA-DE-CARVALHO, J. — On the problem of viability of isolated plant protoplasts | 407 |
| MONTEZUMA-DE-CARVALHO, J. — Pollination <i>in vitro</i> . Some observations | 437 |
| MONTEZUMA-DE-CARVALHO, J. — <i>In vitro</i> culture of roots of <i>Haplopappus gracilis</i> | 535 |



ÍNDICE

| | |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| MONTERRAT, PEDRO & VILLAR, LUIS — El endemismo ibérico. — Aspectos ecológicos y fitotopográficos | 503 |
| MYRE, MÁRIO — Algumas Gramíneas novas ou pouco conhecidas para a provincia de Moçambique | 345 |
| NÈGRE, R. — La végétation du bassin de l'One (Pyrénées cen- trales) — 5 ^e note: Les reposoirs, les groupements hygro- philes et les prairies de fauche | 271 |
| OYEWOLE, S. O. — Cytological and cytogenetic studies in the genus <i>Albuca</i> L., in West Africa | 149 |
| PAIVA, J. A. R. — New and little known species from the Flora Zambesiaca area — XXII. Notes on Inuleae | 355 |
| PAIVA, J. A. R. & ORMONDE, J. — The species of <i>Picris</i> L. from Azores | 447 |
| PHIPPS, J. B. — Studies in the Arundinelleae (Gramineae) — XVI. Danthoniopsoids — the middle way | 417 |
| PINTO, M. C. DE REZENDE & CORTESÃO, LUIZA — Relações entre hóspede-hospedeiro — II. <i>Nostoc</i> sp. — <i>Phaeoceros laevis</i> (L.) Prosk. | 449 |
| REIS, M. PÓVOA DOS — <i>Batrachospermum Henriquesianum</i> , sp. nov. | 18 |
| REIS, M. PÓVOA DOS — Estudo comparativo de <i>Batrachosper- mum helminthosum</i> Bory, <i>B. coeruleascens</i> Sirod. e <i>B. Aze- redoi</i> P. Reis e descrição de uma variedade nova | 191 |
| RUSAN, MIRCEA & MANOLU, ALEXANDRU — <i>Trichothecium roseum</i> Link — III. Some radiobiological aspects after ultraviolet irradiation | 107 |
| RUSAN, MIRCEA — <i>Trichothecium roseum</i> Link — IV. Biological aspects after conidia labelling with radioactive phosphorus | 119 |
| RUSAN, MIRCEA — <i>Trichothecium roseum</i> Link — V. The effects of some external factors on the biology of the fungus | 129 |
| SALEMA, R. & ABREU, ILDA — Fine structure of chloroplasts and leukoplasts of the leaves of <i>Hedera helix</i> L. cv. ar- genteo-variegata | 259 |
| SÉRGIO, CECÍLIA — Os géneros <i>Aschisma</i> , <i>Acaulon</i> e <i>Phascum</i> (<i>Musci-Pottiaceae</i>) em Portugal | 457 |

