

## INTRODUCCIÓN

### ORIGEN DEL NOMBRE

El primer escritor que utilizó el término *Carex*, aunque en ablativo singular, fue Virgilio, en sus “Geórgicas”: “... et inter dura iacet pernox instrato saxa cubili frondibus hirsutus et *carice* pastus acuta...” (... y en las largas noches tenía por lecho las desnudas piedras y por comida las ásperas hojas y las afiladas cárices...). Según Robertson [Taxon 28: 535-548 (1979)], el término latino *Carex* debe proceder de alguno de los tres vocablos griegos siguientes: *charaktos* (dentado), *karcharos* (mellado) o *Keirin* (cortante). En los tres casos se hace alusión a una característica de numerosas especies del género: la aspereza de sus hojas, sobre todo de sus bordes. En el alemán coloquial existen las palabras *sege* y *segge*, que se traducen por “sierra” y “cuchillo”, respectivamente. El actual nombre vernáculo inglés *sedge*, que se aplica a las especies del género, tiene, pues, unas raíces evidentes. No existe, sin embargo, un nombre vernáculo en castellano, por lo que proponemos aquí el de “cárice”.

*Bibliografía.*—G. KÜKENTHAL in A. Engler (ed.), Pflanzenreich 4(20): 1-814 (1909); C. VICIOSO in Bol. Inst. Forest. Invest. Exp. 79: 1-205 (1959); A. ROBERTSON in Taxon 28: 535-548 (1979); A.O. CHATER in Tutin & al., Flora Europaea 5: 290-323 (1980); A.C. JERMY, A.O. CHATER & R.W. DAVID, Sedges of the British Isles. B.S.B.I. N.º 1: 1-268 (1982); A.A. REZNICEK in Canad. J. Bot. 68: 1409-1432 (1990); J. CAYOUEE & P.M. CATLING in Bot. Rew. 58: 351-438 (1992).

### CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS

Hierbas vivaces por un **rizoma** subterráneo de crecimiento simpódico (a excepción de unas pocas especies, como *C. arenaria* y *C. disticha*, cuyo crecimiento es monopódico). Así pues, de cada nudo surgen raíces, ramas del rizoma y brotes estériles y/o fértiles (fig. 1). Las ramificaciones del rizoma y la longitud de los entrenudos condicionan el hábito de crecimiento de estas plantas: de un rizoma simpodial, si los entrenudos son cortos y más o menos verticales, se originará una planta cespitosa; sin embargo, los entrenudos pueden alargarse y extenderse en dirección hori-

---

Trabajo realizado al amparo de los proyectos de investigación PB-87-0434-01 y PB-91-0070-01, aprobados por la Dirección General de Investigación Científica y Técnica del Ministerio de Educación y Ciencia.

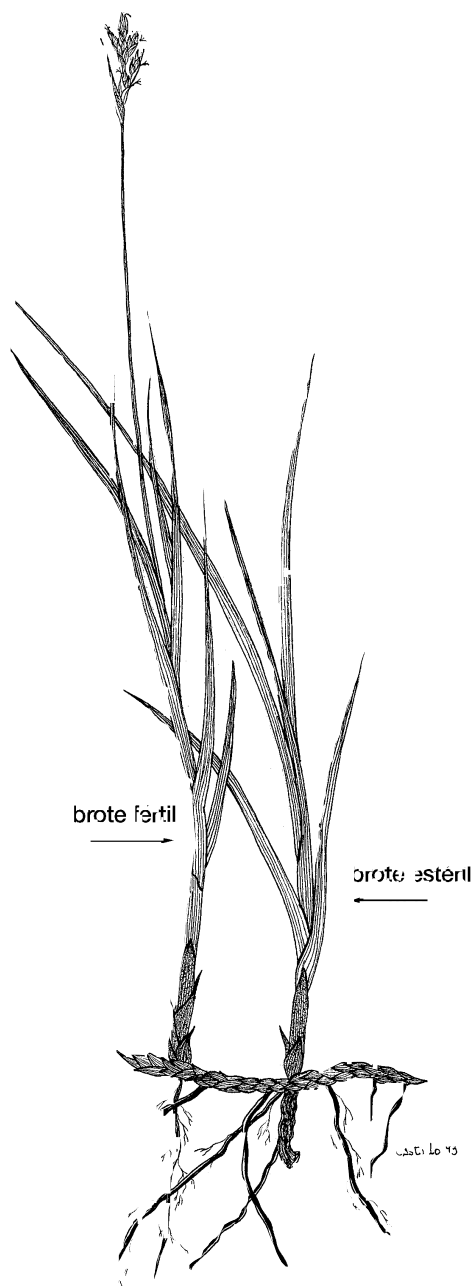


Fig. 1.—*Carex divisa*, Fuentesauco, Zamora (MA 416328).

zontal dando origen a un rizoma reptante. En ningún caso pueden considerarse estolones los rizomas con entrenudos largos. En los nudos pueden observarse escamas de naturaleza foliar o catáfilos, que a menudo están reducidos a los nervios, confiriendo al rizoma un aspecto fibroso. El rizoma se prolonga de año en año en ramificaciones de órdenes sucesivos. Cada una de las ramas permanece subterránea durante el primer año de su existencia; en la primavera del segundo año, del extremo de estas ramificaciones surge un fascículo de hojas aéreas (tallo estéril), así como una nueva rama de orden superior. En el otoño del segundo año, las hojas del brote estéril generalmente se secan, y la primavera siguiente, del brote foliar del año anterior surge un tallo florífero (tallo fértil).

Las **raíces** están muy condicionadas por el medio en el que crecen; así, las de sitios húmedos poseen una estela (cilindro central) pequeña, que está rodeada por un tejido aerénquimático muy desarrollado, mientras que en las de sitios secos o arenosos la proporción entre la estela y el aerénquima es, lógicamente, mayor. En ocasiones, el color de las raíces es un carácter con importancia taxonómica (vg., *C. spicata*), aunque a la hora de valorar el mismo es preciso considerar la influencia que sobre el color tienen los factores ambientales, ya que unas condiciones hipóxicas confieren tonos negros a las raíces.

Las **hojas** son de aspecto graminoides y el color del limbo varía desde el verde azulado al verde oscuro. La clasificación más conocida del limbo foliar se debe al sui-

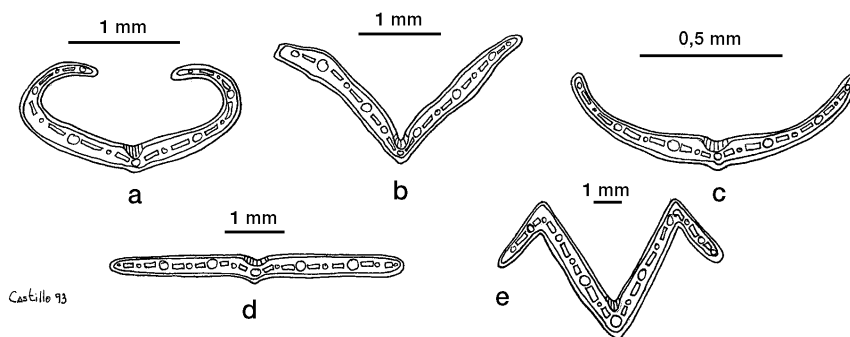


Fig. 2.—Tipos de hojas según la sección transversal: a, enrollada; b, aquillada; c, canaliculada; d, plana; e, plegada.

zo Spinner [Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat. 30: 65-180 (1903)], en la que establece nueve tipos de limbo; sin embargo, para simplificar, nosotros seguiremos aquí, algo modificada, la clasificación propuesta por Jeremy, Chater & Davis (Sedges of the Brithis Isles. BSBI, N.º 1. London, 1982) (fig. 2). Un carácter foliar que debe ser considerado es el ápice del limbo, que puede estrecharse bruscamente o de forma paulatina; y su sección, plana o trigona. Las vainas foliares son cerradas y proveen caracteres de gran importancia taxonómica; sobre todo las vainas de las hojas inferiores, que una vez secas pueden permanecer enteras, o bien, deshacerse en fibras. Este último carácter hay que observarlo siempre con precaución, ya que las fibras no son otra cosa que los tejidos foliares más difíciles de descomponer, y en suelos bien aireados hay una mayor tendencia a la descomposición de las vainas y, por tanto, a la aparición de fibras; mientras que, en suelos hipóxicos, una misma especie puede conservar las vainas enteras o poco descompuestas durante un prolongado período de tiempo. El color de las vainas basales ha sido también usado en taxonomía: *C. binervis* suele tener las vainas inferiores de un color netamente anaranjado; *C. asturica*, rojizas o purpúreas; etc. Un carácter importante de las vainas foliares es el relativo a su cara interna, que es hialina y delgada; el ápice de la parte

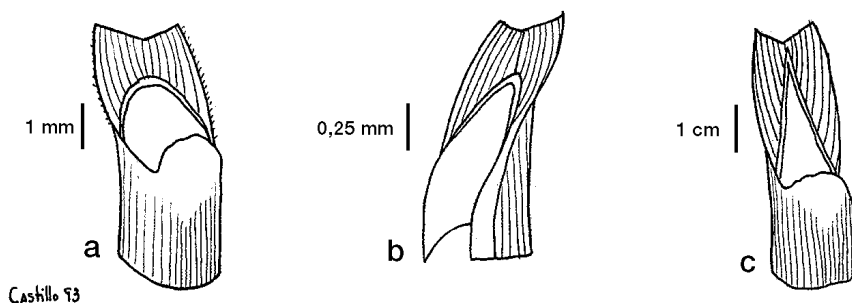


Fig. 3.—Lígula y antelígula: a, lígula redondeada y antelígula; b, lígula obtusa, sin antelígula; c, lígula aguda y antelígula.

frontal de esta cara interna puede ser cóncavo, recto o extenderse formando un apéndice (**antelígula**) y es de importancia taxonómica. En la parte proximal del haz foliar, como prolongación de la cara interna de la vaina, se sitúa la **lígula** (fig. 3), que está soldada al limbo en la mayor parte de su longitud, quedando libre solamente una parte variable de sus bordes; la forma del ápice y la longitud de la lígula son dos caracteres muy útiles en taxonomía.

Los **tallos fértiles** son generalmente de sección trigona con ángulos agudos u obtusos; aunque en ocasiones su sección es redondeada o presentan alas más o menos anchas en los ángulos. Estos tallos pueden ser lisos, o bien, estar cubiertos más o menos densamente por acúleos, sobre todo en su parte superior.

La **inflorescencia** varía desde la espiga solitaria a la panícula o racimo de espigas. Unas especies tienen espigas unisexuales, y otras, bisexuales; estas últimas pueden ser andróginas (con las flores masculinas en la parte apical), ginocandras (con las flores masculinas en la base de la espiga) o bien con unas pocas flores masculinas en la base y el ápice y la parte media femenina, muy raramente con la parte media masculina y algunas flores femeninas en el ápice y en la base. La bráctea inferior de la inflorescencia proporciona caracteres muy usados para separar

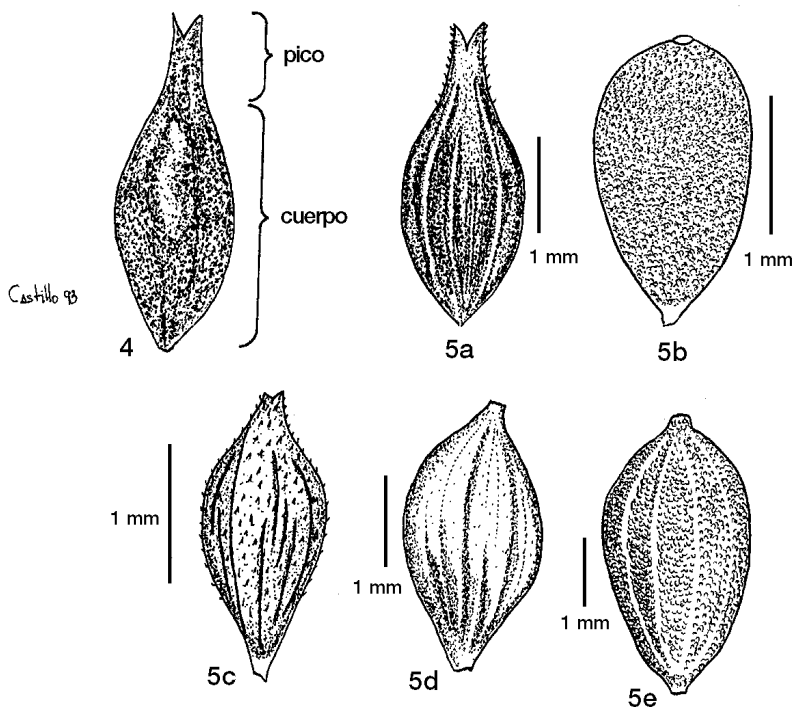


Fig. 4.—Aspecto general de un utrículo y partes del mismo. Fig. 5.—Tipos de utrículo según la forma del pico: a, pico bifido (*C. binervis*); b, pico ausente (*C. bicolor*); c, pico bidentado (*C. caryophyllea*); d, pico truncado y curvado (*C. panicea*); e, pico truncado y recto (*C. limosa*). Nótese que en a el cuerpo del utrículo es liso, en c es peloso, y que en b, d y e los cuerpos del utrículo son papilosos.

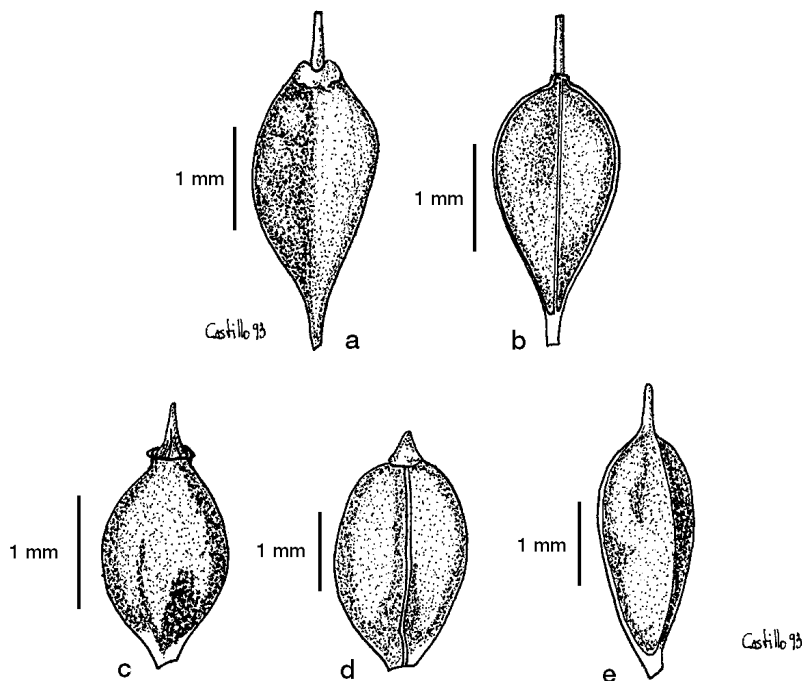


Fig. 6.—Tipos de aquenio según el ápice: a, *C. caryophyllea*; b, *C. umbrosa* subsp. *huetiana*; c, *C. depressa*; d, *C. oedipostyla*; e,

unas especies de otras; así, su carácter foliáceo, setáceo o glumáceo, su longitud respecto a la espiga inferior o la inflorescencia en su conjunto, el hecho de ser o no envainante y, en el primer caso, la longitud de la vaina, son caracteres importantes para la clasificación.

**Flores femeninas:** La hipótesis más admitida en la actualidad postula que la flor femenina es una espícula uniflora en la cual la flor propiamente dicha está representada por un gineceo desnudo, axilar al utrículo (estructura lageniforme que encierra el gineceo); la flor está protegida por una gluma insertada en el eje principal de la espiga. El eje de la espícula es generalmente muy corto, aunque a veces se prolonga sobresaliendo del utrículo (**raquidio**). La presencia de raquidio tiene un importante significado filogenético, y se da la circunstancia de que algunas especies lo exhiben de forma constante (vg. *C. curvula*), lo que lo convierte en un interesante carácter taxonómico.

El **utrículo** —del que se distinguen dos partes, cuerpo y pico— (fig. 4) proporciona caracteres muy importantes para la clasificación del género, entre los que destacan su forma y tamaño, la prominencia de los nervios, la presencia o ausencia de pelos y/o papilas, la forma del pico (fig. 5), la presencia o ausencia de acúleos en éste, etc. Sobre el origen del utrículo, la teoría más admitida en la actualidad afirma

que procede de una sola bráctea cuyos bordes se soldaron, siendo un órgano homólogo al profilo de la base de las espigas laterales de los subgéneros *Indocarex* y *Carex*. Algunos autores piensan, no obstante, que el utrículo procede de la fusión de dos brácteas.

El ovario, constituido por dos o tres carpelos soldados, produce un fruto en aquenio (fig. 6). Los estigmas son dos o tres (excepcionalmente, cuatro), y ello es de notable importancia taxonómica. Asimismo importantes son los caracteres de las glumas femeninas, tales como el color, la forma del ápice, si poseen o no margen escarioso y el número de nervios.

La **flor masculina** se reduce a tres estambres protegidos por una bráctea, que surge del eje principal de la espiga. Para la mayoría de los autores, no se trata de una verdadera flor, sino de una espícula reducida (pseudantio). Los caracteres de utilidad taxonómica que proporciona la flor masculina son sensiblemente menos importantes que los de la flor femenina, siendo la forma del ápice y el color de las glumas masculinas los más importantes.

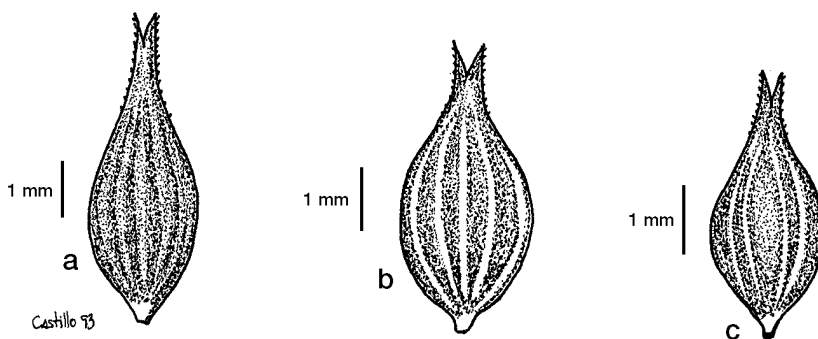


Fig. 7.—Forma del utrículo en *C. spicata* (a), *C. muricata* subsp. *lamprocarpa* (b) y *C. divulsa* subsp. *divulsa* (c).

#### CARACTERÍSTICAS CITOGÉNÉTICAS

El género *Carex*, junto con otros géneros de Ciperáceas y Juncáceas, posee una serie de particularidades citogenéticas, entre las que destacamos las siguientes:

- Aborto de tres de los cuatro núcleos resultantes del proceso meiótico y, por tanto, no formación de tétradas (solo en Ciperáceas).
- Meiosis postreduccional con autoorientación cromosomática en Anafase I y coorientación en Anafase II.
- Cromosomas sin centrómero localizado.
- Frecuentes procesos de fisión y fusión de cromosomas con viabilidad de los productos y génesis de series aneuploides. A este proceso de formación de aneuploides se le denomina agmatoploidía.

Estas características son importantes para comprender la evolución en el interior del género y han sido objeto de numerosos estudios, entre los que seleccionamos los siguientes: O. HEILBORN in *Hereditas* 5: 129-221 (1924); N. TANAKA in *Cytologia* 10: 51-58 (1939); H.A. WAHL in *Amer. J. Bot.* 27: 458-470 (1940); DAVIES in *Hereditas* 42: 349-363 (1956); A. LÖVE, D. LÖVE & M. RAYMOND in *Can. J. Bot.* 35: 715-761 (1957); J.S. FAULKNER in *Bot. J. Linn. Soc.* 65: 271-301 (1972); T. HOSHINO in *J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 2, Bot.* 17: 155-238 (1981); B. SCHMID in *Feddes Repert.* 93: 23-59 (1982); J. CAYOUEITE & P. MORISSET in *Cytologia* 51: 817-856 (1986); J. CAYOUEITE & P. MORISSET in *Cytologia* 51: 857-883 (1986); M. LUCEÑO & S. CASTROVIEJO in *Pl. Syst. Evol.* 177: 149-159 (1991); M. LUCEÑO & S. CASTROVIEJO in *Bot. J. Linn. Soc.* 112: 335-350 (1993); M. LUCEÑO in *Cytologia* 58: 321-330 (1993).

#### ENCUADRAMIENTO TAXONÓMICO Y DIVISIÓN EN SUBGÉNEROS

El género *Carex* se encuadra en la familia *Cyperaceae* Juss., subfamilia *Caricoideae* Pax, en la tribu única *Cariceae* Kunth ex Dumort., junto con *Uncinia* Pers., *Kobresia* Willd. (incluidos *Schoenoxiphium* Nees y *Elyna* Schrader) y *Cymophyllus* Mackenzie.

Uno de los problemas más interesantes y debatidos en la vastísima bibliografía es el relativo a la clasificación infragenérica de *Carex*. La generalidad de las clasificaciones han tenido en cuenta fundamentalmente la morfología y la ontogenia de la inflorescencia. Kükenthal [in A. Engler (ed.), *Das Pflanzenreich* 4 (20): 1-824 (1909)] dividió el género en los cuatro siguientes subgéneros:

*Primocarex*: Especies cuya inflorescencia se reduce a una espiga terminal solitaria.

*Vignea*: Inflorescencias con varias espigas bisexuales sésiles; perfiles ausentes en la base de las espigas.

*Indocarex*: Inflorescencias con varias espigas bisexuales pedunculadas; perfilo de la base de las espigas inferiores utriculiforme.

*Eucarex*: Inflorescencia compuesta de varias espigas generalmente unisexuales pedunculadas; perfilo de la base de las espigas ocreiforme.

Muchos autores no aceptan *Primocarex* y afirman que las inflorescencias uniespigadas son derivadas por reducción de inflorescencias más complejas, y reparten las especies de este subgénero entre *Vignea* y *Eucarex*. El tratamiento que seguimos aquí es el adoptado por Chater [*Fl. Europaea* 5: 290-323 (1980)], que traslada al subgénero *Vignea* algunas especies uniespigadas dioicas, y mantiene la mayoría de las uniespigadas en *Primocarex*. La falta de acuerdo entre los numerosos autores que han tratado el tema, y las numerosas especies del género que quedan por estudiar, hacen que este tratamiento sea provisional.

#### AGRADECIMIENTOS

La presente monografía es el resultado del esfuerzo de los últimos ocho años, por lo que es fácil entender que, a lo largo de los mismos, he recibido el apoyo y la

ayuda de tantas personas que –cayendo en el tópico– resultaría imposible citarlas a todas. Este trabajo de investigación ha sido posible gracias fundamentalmente al Real Jardín Botánico, que ha sido el centro de operaciones donde he podido contar con todos los medios necesarios para su realización. Desde el comienzo, allá por el año 1985, el Dr. Santiago Castroviejo, por entonces recién estrenado director del Jardín, me facilitó los medios económicos y humanos que hicieron posible mi formación en el campo de la taxonomía y mi relación apasionada con el género *Carex*. Él dirigió mi memoria doctoral y luchó para que se dieran las condiciones que hicieron posible lo que ahora se publica. Es más: Santiago es responsable de la edición de esta obra y de muchos de los aciertos que pueda contener la misma.

Otros compañeros y amigos del Jardín Botánico contribuyeron también decisivamente en mi formación e intervinieron directamente con sus opiniones y recomendaciones a esta monografía; entre ellos destaco al Dr. Ginés López por las especiales atenciones que me ha dispensado a lo largo de todos estos años, así como por su activa participación en la clarificación nomenclatural de los táxones linneanos y su compañía en numerosas excursiones de recolección; por todo ello le expreso desde aquí mi más profundo agradecimiento. El Dr. Félix Muñoz Garmendia me ha facilitado sus ficheros y me ha dado numerosos consejos acerca de la, para mí, aburrida aunque necesaria parte nomenclatural del trabajo; por no hablar aquí de los apoyos en lo personal. El Dr. Gonzalo Nieto, sobre todo en los últimos años, me ha animado con su ejemplo y sus recomendaciones a enfocar el trabajo de investigación con una perspectiva biotaxonómica.

Otras muchas personas del Real Jardín Botánico también han contribuido a que este trabajo vea la luz, a veces con una labor casi anónima, pero eficaz y productiva. Seguramente cometo omisiones injustas, pero no quiero dejar de citar a Concha Baranda, Isabel Martell, Antonio Martín Ciudad, Juan Quirós y Miguel Jerez como implicados, desde su puesto de trabajo, en distintas partes de la obra. Además conservo un cariñoso recuerdo del trato recibido por Teodoro Conde, María Teresa Tellería y Carmen Navarro, quienes, aunque no hayan intervenido directamente en el contenido del trabajo, sí me prestaron, durante una época, el apoyo moral necesario para que éste haya sido posible.

Estoy en deuda con el Dr. Manuel Laínz, maestro de muchos botánicos, cuyos consejos y asesoramientos han sido imprescindibles, sobre todo en lo relativo a los numerosos táxones que habitan en su feudo, la Cordillera Cantábrica. Además, el día que fue proclamado Doctor Honoris Causa, me regaló el libro más útil de todos los que he utilizado: la “biblia” de los caricólogos, la impresionante monografía mundial de G. Kükenthal.

Agradezco ahora a otros colegas que me han ayudado desinteresadamente en el curso de estos años, aunque son tan numerosos que solo puedo citarlos aun a riesgo de olvidos involuntarios: Enrique Rico (Salamanca), Juan Antonio Alejandre (Vitoria), Iñaki Aizpuru (San Sebastián), Jorge Paiva (Coimbra), Pilar Catalán (Huesca), Carlos Aedo (Madrid), Enrique Valdés (Villagarcía de Arosa), Luis Villar (Jaca), Pedro Montserrat (Jaca), F. José Silva Pando (Lourizán, Pontevedra), J. Antonio Roselló (Valencia), Antonio Pallarés (Almería), Ireneia Melo (Lisboa) y José Ormonde (Coimbra).



Quiero hacer una mención especial del apoyo prestado durante mi estancia de casi dos años en el Conservatorio Botánico de Ginebra, que dirige el Dr. Rodolphe Spichiger, especialmente a mi amigo André Charpin, entrañable compañero que me dedicó una gran parte de su tiempo y experiencia. También de Ginebra quiero mostrar mi agradecimiento a J. Paul Theurillat, Patricia Geissler, Fernand Jacquemoud y M. Dittrich, quienes atendieron siempre todas mis consultas.

Por último quiero agradecer con todo mi corazón los esfuerzos de las tres personas que más tiempo me han dedicado durante la realización de la presente monografía: en primer lugar al doctor Pablo Vargas. Sin él me atrevo a decir que este trabajo no habría sido posible, ya que me acompañó en la totalidad de las excursiones de recolección, me ayudó en la preparación de los materiales y colaboró activamente en la mayoría de los trabajos que dieron lugar a esta síntesis. El Dr. Manuel Guzmán, con su incondicional amistad, ha contribuido de una manera fundamental a mis actuales concepciones de la taxonomía, aunque su campo de acción sea la bioquímica; pero no solo eso, también es responsable de tareas tan importantes como la revisión del manuscrito o los trabajos de laboratorio. Mi amigo Marccus Alves me ayudó tanto en la revisión nomenclatural que, si el trabajo fuese solo de esta parcela, debería compartir autoría conmigo.