

INTRODUCCIÓN

En la presente revisión se estudia el género *Agrostis* L. incluido en la tribu *Agrostideae* creada por Kunth (cf. BUTZIN, 1973), que fue elevada a rango de subfamilia por Keng & Ludu (BUTZIN, *l.c.*). Esta tribu, que incluyó en ocasiones a las *Aveneae*, está formada por una serie de géneros cuyo carácter fundamental es la existencia de una flor por espiguilla; la presencia ocasional de dos flores (aunque la segunda abortada) hace que tenga puntos de contacto con la tribu mencionada.

El género *Agrostis* fue descrito por LINNEO (1737) en su "Genera Plantarum"; sin embargo, hay que referir la publicación al año 1753 por razones de fecha de partida; consideró doce especies distribuidas en dos grupos, "*Aristatae*" y "*Muticæ*"; algunas de ellas han pasado a constituir géneros independientes.

El nombre *Agrostis* procede del griego y significa "hierba", de aquí que al estudio de las hierbas graminoides se denomine Agrostografía; Agrostología, a su ciencia, y a sus estudiosos, agrostólogos. Según BJORKMANN (1960), este género reúne en la actualidad entre 150 y 200 especies, distribuidas por todo el mundo.

Desde que LINNEO (*l.c.*) describiera dicho género hasta nuestros días, ha variado mucho la concepción del mismo; así ADANSON (1763) lo reorganizó, creando tres nuevos géneros, para *Mibora minima* (= *Agrostis minima*), *Apera spica-venti* (= *Agrostis spica-venti*) y *Vilfa stolonifera* (= *Agrostis stolonifera*), quedando el resto de las especies linneanas en *Agrostis*.

LINNEO (1767) describió otras cinco especies más, casi todas americanas. Posteriormente, diversos autores añadieron nuevas especies al género. En relación con las especies peninsulares cabe citar a SCOPOLI (1771), ALLIONI (1785), CURTIS (1787), ROTH (1788), HOFFMANN (1800), BROTERO (1804), GAUDIN (1811), LAPEYROUSE (1813), LAGASCA (1816), MERAT (1831), BOISSIER (1838, 1845, 1854), BOISSIER & REUTER (1842, 1852), HACKEL (1880), NYMAN (1882), COINCY (1895), HENRIQUES (1905), SENNEN (1926, 1927), MAIRE & WEILLER (1953), FOUILLADE (1932), FOURNIER (1946), FONT QUER (1946), SAMPAIO (1946), entre otros, hasta los más recientes de KERGUÉLEN (1975, 1976, 1977, 1978), KERGUÉLEN & VIVANT (1975), NIETO FELINER & CASTROVIEJO (1983, 1984) y ROMERO GARCÍA & *al.* (1986).

MICHAUX (1803) estableció el género *Trichodium* para el grupo de *A. hyemalis*, colocado ya con interrogante bajo *Cornucopieae* por WALTER (1788).

SCHRADER (1806) adoptó el nombre genérico *Trichodium* para el grupo de *A. canina*.

ROEMER & SCHULTES (1817) dividieron el género en seis secciones con alrededor de 92 especies. STEUDEL (1821), que ordenó alfabéticamente los táxones descritos para *Agrostis*, puso de manifiesto la problemática que empezaba a presen-

tar el género. DUMORTIER (1823) y TRINIUS (1824) propusieron un tratamiento taxonómico que se utiliza en la actualidad, aunque incluyeron como sección al género *Apera*.

PAUQUY (1813), DUBY (1828) y LOISELEUR (1828) dividieron el género en tres grupos, a los que el segundo autor consideró con categoría de sección.

MUTEL (1837) dividió *Agrostis* en dos grupos, uno de los cuales corresponde al género *Apera*.

TRINIUS (1841) abandonó su primera clasificación y ordenó las especies de *Agrostis* en cuatro grupos sin rango taxonómico explícito.

COSSON & GERMAIN (1845) dividieron el género en dos secciones: *Vilfa* y *Apera*.

REICHENBACH (1850) separó de nuevo a *Apera* como género independiente y estableció una división de *Agrostis* en secciones muy semejante a la idea actual.

GRISEBACH (1853) y DEBEAUX (1853) reestructuraron el género en cuatro secciones, aunque sus criterios no son coincidentes.

GRENIER & GODRON (1856), WILLKOMM & LANGE (1870) y BOISSIER (1884) consideraron tres secciones: *Euagrostis*, *Trichodium* y *Apera*.

ASCHERSON & GRAEBNER (1899) reestructuraron de nuevo el género en cuatro secciones, separadas previamente en anuales y perennes.

BUBANI (1901) combinó cinco especies de *Agrostis* bajo el nombre genérico de *Agrestis*.

ROUY (1913) dividió la tribu *Agrostideae* en tres subtribus, *Milieae*, *Stipeae* y *Eragrosteae*. Al género *Agrostis* lo subdividió en cuatro subgéneros, tres secciones y dos subsecciones.

SCHISCHKIN (1934) consideró cuatro subgéneros, algunos de ellos divididos en grupos sin rango taxonómico explícito.

PAUNERO (1947) realizó el estudio de las *Agrostis* españolas agrupándolas en dos secciones, *Trichodium* y *Vilfa*.

BEETLE (1950), al estudiar las especies norteamericanas del género, realizó una subdivisión del grupo que tiende hacia una clasificación más natural; sin embargo, como expuso BJORKMANN (1960), tiene serios errores de clasificación, al incluir en *Vilfa* especies que en realidad poseen pálea muy reducida. Este último autor considera que caracteres como ausencia o presencia de pálea y tipo de malla del lema son los únicos importantes en la filogenia del grupo.

WIDÉN (1971) estudió el género en Fennoscandia y se basó fundamentalmente en las ideas dadas por BJORKMANN (1960), llegando a resultados similares.

Desde el punto de vista anatómico e histológico, las especies de *Agrostis* han sido estudiadas de forma fragmentaria; PÉE-LABY (1898) fue el primero en estudiar el corte transversal de las hojas de *A. canina* y *A. alba*. PHILIPSON (1937) realizó una revisión de las especies británicas del género (*A. setacea*, *A. canina* var. *fascicularis*, *A. canina* var. *arida*, *A. tenuis* var. *hispida*, *A. gigantea* var. *dispar*, *A. stolonifera* var. *stolonifera* y *A. stolonifera* var. *palustris*), aportando algunos datos sobre la anatomía y epidermis de estos táxones, concluyendo que "that this means of investigation is totally inadequate as a means of taxonomic identification".

Por el contrario, PAUNERO (1947), al estudiar las especies españolas de *Agrostis*, puso en evidencia que la anatomía foliar es un buen carácter para separar gran número de especies.

METCALFE (1960) estudió algunas especies, mientras BURDUJA & TOMA (1966) realizaron un estudio detallado de la anatomía foliar en la hoja de *A. tenuis*.

BJORKMANN (1960) y WIDÉN (1971) estudiaron detalladamente la histología de los lemas, y este último autor destacó la existencia, en la superficie lematal, de unos pelos de tamaño muy reducido, con las bases hinchadas, que se estrechan gradualmente en el ápice, proyectándose por encima de la superficie del lema. Estos elementos fueron observados por LEERS (1775) y PHILIPSON (1937), que los denominaron “asperities”; BJORKMANN (1960), “scabrities”, y METCALFE (1960) usó el término “prickle-hairs”; en esta revisión se denominan acúleos; la densidad de éstos varía de unas especies a otras, como puso de manifiesto WIDÉN (*l.c.*).

Las células del lema presentan sus paredes celulares engrosadas transversalmente, lo que le da un aspecto de malla. En este trabajo se ha seguido la clasificación de WIDÉN (1971: 20), considerando siete estadios diferentes en el desarrollo de dicha malla.

AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestro más sincero agradecimiento al Dr. M. Kerguélen por su valiosa colaboración y ayuda desinteresada en la resolución de numerosos problemas, así como a los Drs. W. Greuter, C. E. Jarvis y H. Scholz. Al Rvdo. M. Laínz, S. J., por la revisión de la diagnosis latina; al Dr. T. Díaz, por sus indicaciones acerca del comportamiento fitosociológico de algunas especies; al Dr. M. Casares, por la realización de las microfotografías; al M.E.B. y a la Prof. A. Ortega Olivencia, por la realización de la iconografía. Asimismo queremos hacer llegar nuestra gratitud a todos los conservadores y directores de los herbarios consultados.

MATERIAL Y MÉTODOS

En los estudios anatómicos de la sección transversa de la lámina foliar se ha utilizado el método de METCALFE (1960). El material fue teñido con doble tinción de safranina-verde fijo y montado en Euparal. En análisis rutinarios, los cortes se realizaron a mano alzada, tiñendo con safranina diluida.

Para el estudio epidérmico se ha seguido el método de BORRIL (1961). En ambos casos se ha utilizado indistintamente material fresco o fijado en el campo con FAA (alcohol formalacético), así como material seco introducido previamente en KOH al 10 %. En el estudio epidérmico, el método de HILU & RANDALL (1984) ha dado excelentes resultados en el análisis rutinario con material de herbario previamente hidratado.

Para el estudio de la epidermis del lema se ha seguido el método de WIDÉN (1971: 20).

La terminología utilizada para los estudios anatómicos y epidérmicos es la propuesta por METCALFE (1960) y PRAT (1932, 1960), con ligeras modificaciones que se especifican en la figura 5. Para la descripción de los tipos de estructura lematal se ha seguido la clasificación de WIDÉN (*l.c.*).

Los herbarios consultados, para el estudio del material y/o búsqueda de los tipos, han sido los siguientes: AV, B, BC, BCF, BM, BR, B-W, C, COI, DUKE, E, FCO, FI, G, GB, GDA, GOET, JACA, K, KR, L, LAU, LD, LE, LEB, LINN, LY, M, MA, MAF, MGC, MPU, NCY, NY, OXF, P, P-LA, PR, PRC, RO, S, SANT, SEV, STU, TLJ, TO, TR, Z, UPS y W (abreviaturas de HOLMGREN & *al.*, 1981). Para los herbarios que no aparecen en dicha obra se han elegido las siguientes abreviaturas (entre paréntesis):

- Córdoba (COR). Herbario. Departamento de Botánica. Facultad de Ciencias. Universidad de Córdoba. España.
- Granada (GDAC). Herbario. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. España.
- Jaén (JAEN). Herbario. Colegio Universitario Santo Reino. Universidad de Granada. Jaén. España.
- Murcia (MUC). Herbario. Departamento de Botánica. Facultad de Ciencias. Universidad de Murcia. España.
- Salamanca (SA). Herbario. Departamento de Botánica. Facultad de Ciencias. Universidad de Salamanca. España.
- Valencia (VAL). Herbario. Departamento de Botánica. Facultad de Farmacia. Universidad de Valencia. España.

CARACTERES TAXONÓMICOS

HÁBITO

Pueden ser anuales o perennes; entre las anuales, *A. tenerrima* y *A. pourretii* presentan un número variable de brotes intravaginales, no llegando a formar céspedes. En las perennes, el porte varía desde densamente cespitoso por la presencia de fascículos apretados de hojas, como en *A. tileni*, *A. rupestris* o *A. nevadensis*, a céspedes laxos por la existencia de estolones y/o rizomas (*A. stolonifera* o *A. canina*).

Las condiciones ecológicas pueden modificar mucho el hábito de la planta, como en *A. rupestris*, *A. nevadensis*, *A. castellana* o *A. capillaris*, haciéndose sus hojas más tiernas o duras, planas a conplicadas, lo que hace variar considerablemente el aspecto de los céspedes.

RENUEVOS

Se distinguen dos tipos de renuevos (fig. 1, A-C):

a) Intravaginales, que se desarrollan dentro de las vainas foliares, pueden estar formados por fascículos de hojas en número variable, que incluso se encuentran rodeados por restos de vainas foliares (*A. tileni*, *A. curtisii* o *A. nevadensis*); en ocasiones, estos brotes pueden romper las vainas y originar estolones de longitud variable (*A. stolonifera* o *A. canina*).

b) Extravaginales, que se originan fuera de las vainas y producen generalmente rizomas.

Mientras la presencia de renuevos intravaginales erguidos está generalizada en todas las especies, los estolones pueden representar un buen carácter taxonómico. Asimismo, la presencia de rizomas ha sido utilizada como un buen carácter diferencial entre determinadas especies, por lo que es necesario distinguir unos de otros.

Los estolones, al ser tallos aéreos, presentan vainas foliares, aunque en ocasiones éstas se encuentran marchitas o alteradas por el contacto con el sustrato. El rizoma, que siempre es subterráneo, va provisto de escamas de origen foliar, que varían en tamaño y número. Cuando el rizoma es corto, las escamas se encuentran imbricadas; no así cuando éste es largo, en cuyo caso los entrenudos son siempre mayores.

El número de escamas, tres o más, utilizado por numerosos autores (PHILIPSON, 1937; WIDÉN, 1971) como un carácter sistemático muy constante, no es válido para algunas especies tales como *A. castellana*, que puede presentar a veces un número variable de escamas.

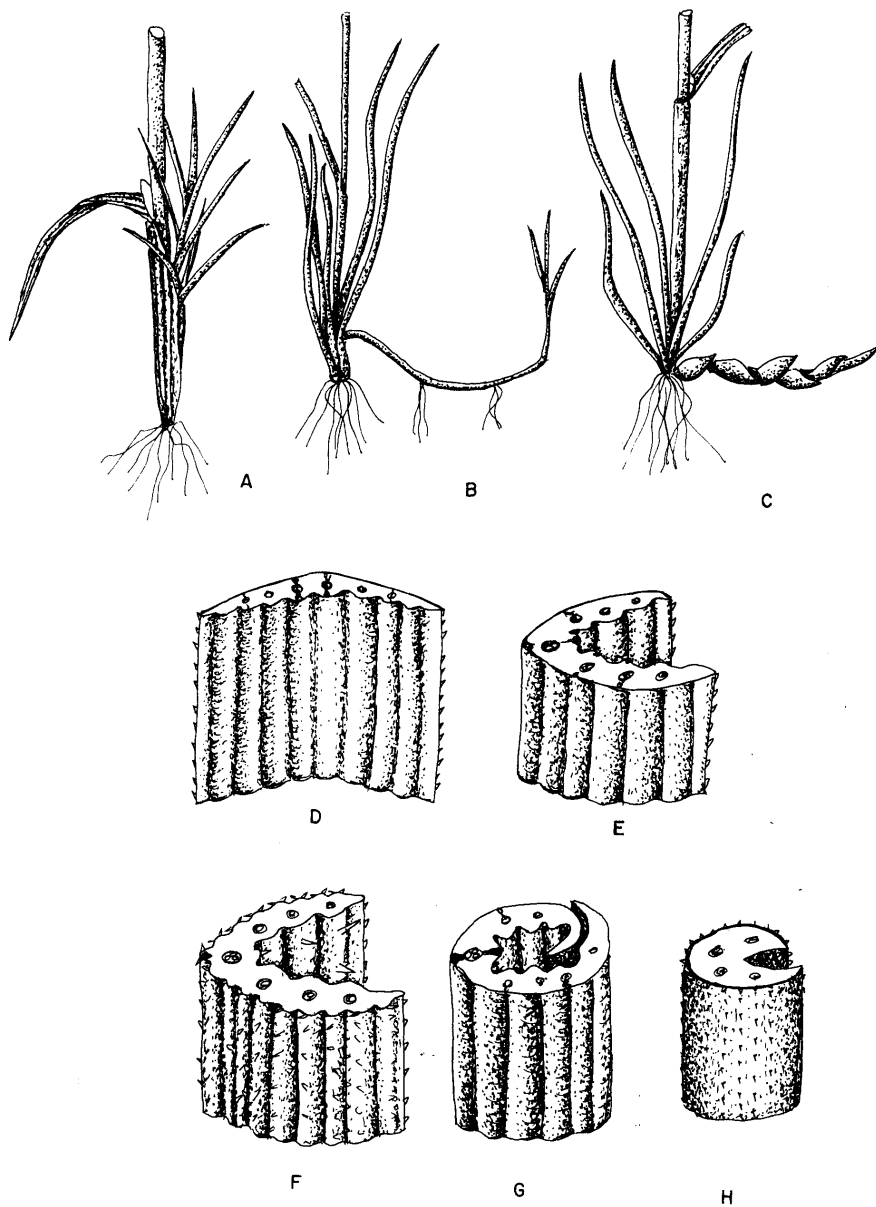


Fig. 1.—Tipos de renuevos: A, intravaginales; B, estolones; C, extravaginales. Morfología de la lámina de las hojas en sección transversa: D, plana; E, conduplicada; F, conduplicada de cara abaxial ondulada; G, convoluta; H, setácea.

Entre las especies peninsulares son frecuentes las que poseen ambos tipos de renuevos, estolones y rizomas (*A. hesperica*, *A. capillaris*, *A. castellana* y *A. stolonifera*); *A. canina* sólo presenta estolones, mientras que *A. reuteri* puede presentarlos en raras ocasiones.

TALLOS

La longitud de los tallos es muy variable, oscilando dentro de cada especie según las condiciones ecológicas; el menor tamaño lo presentan *A. tileni*, *A. rupestris* y *A. alpina* (hasta 20 cm), y el mayor lo alcanzan ciertos ejemplares de *A. reuteri*, con más de 1,5 m.

El tallo es generalmente erecto, con frecuencia geniculado en la base a nivel del primer o segundo nudo; es liso, excepcionalmente escábrido en la porción superior (*A. curtisii*).

El número de nudos oscila entre dos y cinco; *A. alpina*, *A. schleicheri* y *A. nebulosa* presentan sólo dos de manera constante.

HOJAS

Para efectuar las medidas de los distintos órganos foliares, hay que tener en cuenta la posición relativa de la hoja en el tallo; los valores que se indican en las descripciones corresponden a los realizados en la segunda hoja del tallo (o renuevo) y la penúltima del mismo.

1. Lámina

De longitud variable, siendo en general más larga la de las hojas basales; en *A. canina* la longitud de la hoja superior puede utilizarse para diferenciarla de *A. hesperica*. De especial interés resulta la anchura, que oscila entre 0,3 mm, en *A. curtisii*, hasta 8 mm, en *A. stolonifera* var. *scabriglumis*.

La lámina se va estrechando gradualmente hacia el ápice, que es agudo; al corte transversal (fig. 1, D-H) puede ser plana (*A. capillaris* o *A. schraderiana*), conduplicada a convoluta (*A. rupestris*, *A. nevadensis* o *A. truncatula* subsp. *truncatula*), o setácea (*A. curtisii*). Determinadas especies, como *A. castellana*, pueden presentar lámina foliar plana o conduplicada, dependiendo del hábitat o estado de desarrollo; en *A. stolonifera* var. *pseudopungens* es constantemente convoluta, lo que está relacionado con su hábitat arenoso-salino.

La consistencia es variable, desde tiernas hasta rígidas, con relación a la estructura interna. La presencia de acúleos produce aspereza en grado variable, según tamaño y abundancia de los mismos.

El color puede ser verde brillante (*A. capillaris*) o, más a menudo, verde glauco (*A. nevadensis*, *A. schleicheri* o *A. truncatula*).

Los nervios varían en número y generalmente son muy marcados en la cara adaxial; la cara abaxial es generalmente plana, pero es también ondulada en *A. alpina*, *A. schleicheri* y *A. tileni*.

a) Corte transversal de la lámina foliar: La anatomía foliar es, salvo algunas excepciones, muy homogénea en todo el género; los caracteres analizados no se pueden usar para individualizar grandes grupos, pero son muy útiles para separar especies muy emparentadas.

TABLA 1
RESUMEN DE LOS CARACTERES OBSERVADOS EN EL CORTE TRANSVERSAL DE LA LÁMINA FOLIAR

Taxones	Sección	N.º nervios	Profundidad de valles/ Espesor total	Costillas		Acúleos		Células buliformes		Isótes		Esteréquina		
				Forma	Anchura/ altura	Cara abaxial	Adaxial	Abaxial	Número	Comparación con el resto de células epidérmicas	Adaxial		Abaxial	Pilares
<i>A. canina</i>	plana-carinada	6-14	2/3-1/2	redondeada	1-1,5	plana	++	+	4-8	similares	+	+	central y algunos primarios	
<i>A. hesperica</i>	carinada-plana	7-17	1/2	redondeada	1	plana	+	+	4-5(-7)	diferentes	+	+	central y algunos primarios	
<i>A. ileni</i>	carinada muy cerrada	5-10	1/2	redondeada	1	nerval	+(mayores)	+	3-4	iguales	+(mayores)	+	central	
<i>A. rupestris</i>	carinada	7-12	+1/2	redondeada	1-1,5	c internerval	+	-	3-5	diferentes	+	+	(central)	
<i>A. nevadensis</i>	carinada	7-10	1/3	redondeada	1-0,5	poco marcadas	+(mayores)	+	3-4	diferentes en surcos de haces primarios	+	+	(central y primarios)	
<i>A. curtisii</i>	circular o canalculado-convoluta	4-8	muy pequeña	-	-	plana	+(mayores)	++	2-3	similares	-	-	estrato continuo	
<i>A. alpina</i>	carinada y conduplicada	4-7	2/3	redondeada	1	nerval	+(mayores)	++	3	iguales	+(mayores)	+	-	
<i>A. schleicheri</i>	y conduplicada	7-9	2/3-3/4	redondeada	2,5-3	c internerval	+(mayores)	++	3-4	iguales	(+)	+	-	
<i>A. schraederiana</i>	plana	9-15	pequeña	redondeada	2	poco marcadas	+	+	(3-4(-5))	diferentes	+	+	central y primarios	
<i>A. stolonifera</i>	plana	8-25	1/2-2/3	redondeada	0,5	plana, epidermis irregular	+	-	4-6	similares	+	+	central y primarios	
<i>A. stolonifera</i> var. <i>stolonifera</i>	plana	8-25	1/2-2/3	redondeada	0,5	plana, epidermis irregular	+	-	4-6	diferentes	+	+	central y primarios	
<i>A. stolonifera</i> var. <i>scabriglumis</i>	carinada	8-25	1/2-2/3	redondeada	0,5	plana, epidermis regular	+	-	4-6	similares	+	+	central y primarios	
<i>A. stolonifera</i> var. <i>pseudopungens</i>	abierto	8-25	1/2-2/3	redondeada	0,5	plana, epidermis irregular	+ y pelos	-	4-6	similares	+	+	central y primarios	
<i>A. capillaris</i>	plana	7-8	1/2	redondeada	2-2,5	plana	-	(+)	(3-4(-6(-7))	diferentes	+	+	central y algunos primarios	
<i>A. castellana</i>	plano-canaliculada, convoluta	7-15	1/2	redondeada	0,75-1	plana	++	+	(2-3-4)	similares	+	+	central y primarios	
<i>A. pourretii</i>	plana	13-25	1/2-1/3	redondeada	0,5-0,3	poco marcadas	+(mayores)	+	3-4	diferentes en surcos de haces primarios	+	+	central y primarios	
<i>A. tenerima</i>	plana	8-12	2/3	redondeada	0,75	plana	+	(+)	3-4	diferentes en surcos de haces primarios	+	+	central y primarios	
<i>A. truncatula</i> subsp. <i>truncatula</i>	canaliculada, carinada, conduplicada	5-15	variable	redondeada	variable	plana	+(mayores)	+	9-12	diferentes	(+)	(+)	central	
<i>A. truncatula</i> subsp. <i>commisura</i>	plana	11-20	variable	redondeada	variable	plana	+(mayores)	+	9-12	diferentes	(+)	-	central y primarios	
<i>A. reuteri</i>	plana	15-20	1/2	redondeada	0,5	poco marcadas	++	+	3-4(-5)	diferentes	+	+	central y primarios	
<i>A. nebulosa</i>	plana	9-17	1/2	redondeada	0,5	poco marcadas	+	+	3-4	diferentes	+	+	(central y primarios)	

En la tabla 1 se resumen las características de los táxones estudiados; en los apartados de “acúleos” y “esclerénquima”, el signo + significa que en dicha zona está presente el carácter correspondiente, ++ cuando dicho carácter es abundante y (+) si el carácter es fragmentario o muy poco abundante. Con relación a los “pilares” de esclerénquima, “central” significa la presencia en el nervio central de la hoja y “primarios” en los haces primarios de la hoja; cuando dichas especificaciones aparecen entre paréntesis significa que los pilares son fragmentarios, no llegando a unir las dos caras de la hoja (a menudo unen alguna de ellas con los haces conductores).

Entre las observaciones realizadas merecen destacarse:

1. La cara adaxial presenta una diferenciación clara en costillas y valles, excepto en *A. curtisii*, cuyas hojas de los renuevos tienen una organización muy peculiar, al ser muy gruesas en relación al único surco que presentan, de aproximadamente un tercio del grosor total, que es de 0,3 mm (fig. 2, I-J).

2. La sección de la hoja es carinada en *A. tileni*, *A. rupestris* y *A. nevadensis*; carinada o plana, en *A. canina* y *A. hesperica*; conduplicada y carinada, en *A. alpina* y *A. schleicheri*; canaliculada, en *A. truncatula* subsp. *truncatula*; casi circular, en *A. curtisii*, y canaliculado-convoluta, en *A. curtisii* y *A. castellana*; en el resto de los táxones es plana, aunque *A. canina*, *A. hesperica* y *A. castellana* también pueden presentar este último tipo.

3. El número de nervios varía mucho, desde 4 (*A. curtisii*) hasta 25 (*A. stolonifera* y *A. pourretii*).

4. La epidermis es muy uniforme, por presentar todas sus células tamaños similares, a excepción de los acúleos y pelos; no obstante, en *A. stolonifera* var. *stolonifera* y var. *pseudopungens* es muy irregular, debido a sus células de diámetro variable, mientras que en *A. curtisii* y *A. tileni* la gran cantidad de acúleos les da un aspecto muy peculiar.

En *A. nevadensis* las paredes celulares de las células epidérmicas están muy engrosadas o reforzadas, y se tiñen rápidamente con los colorantes apropiados. Esta estructura la diferencia de la especie más próxima, *A. rupestris* (fig. 2, F-H).

5. Las células buliformes aparecen en grupos de 3-5 como término medio, a veces muchas más; su forma y tamaño las hace diferenciables del resto de células epidérmicas en *A. hesperica*, *A. rupestris*, *A. nevadensis*, *A. stolonifera* var. *sca-briglumis*, *A. capillaris*, *A. castellana*, *A. tenerrima*, *A. truncatula*, *A. reuteri*, *A. nebulosa*, *A. schraderiana* y en algunas hojas caulinarias de *A. curtisii*. En *A. schraderiana* alcanzan un gran tamaño, presentando un aspecto característico (fig. 3, E).

Especies muy próximas, como *A. castellana* y *A. capillaris*, pueden diferenciarse por el número de células buliformes; generalmente la primera tiene 3-4, mientras que *A. capillaris* presenta 4-6 (fig. 3, H-J).

6. La disposición del esclerénquima es el carácter más importante para la separación de las especies. *A. curtisii* es la única especie con un reforzamiento continuo bajo la epidermis que nunca contacta con los haces vasculares; esta acusada xeromorfía, junto al reducido diámetro y al gran número de hojas que pre-

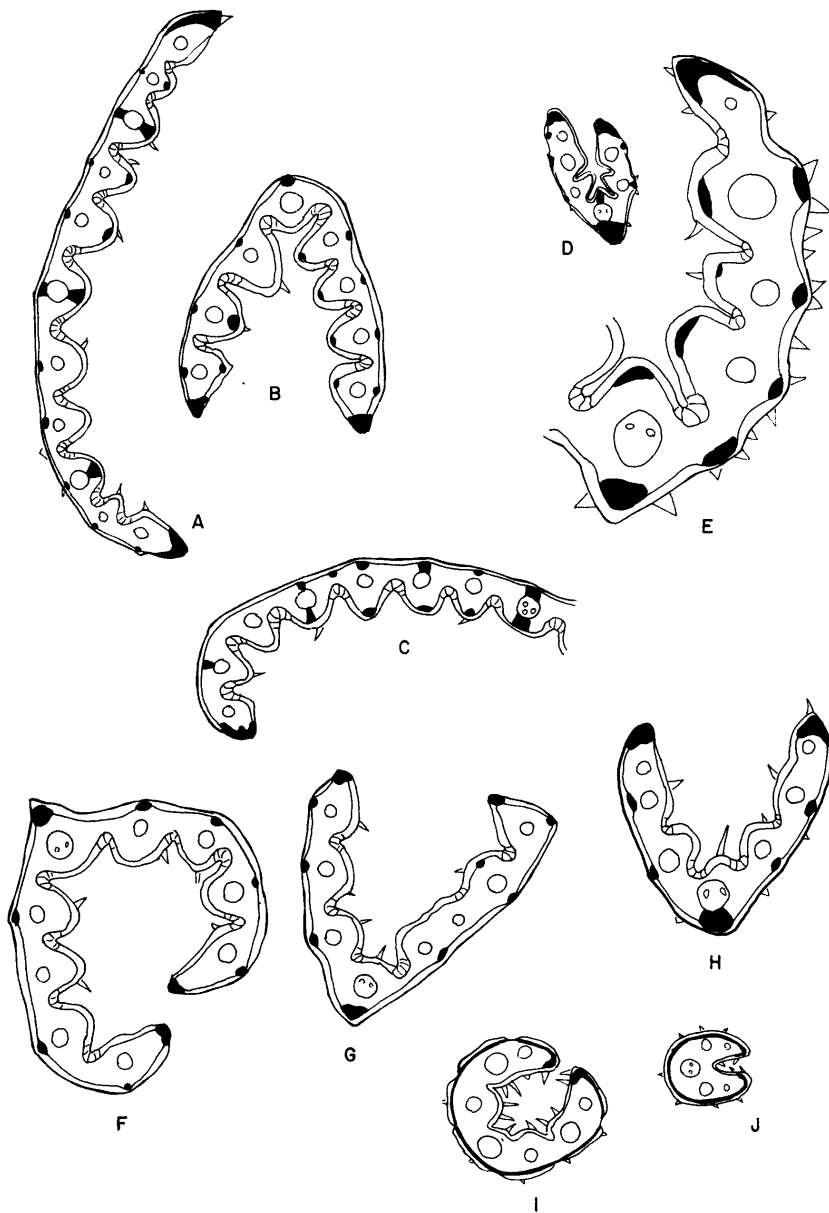


Fig. 2.—Secciones transversales de la lámina foliar de: A, B, *A. canina*; C, *A. hesperica*; D, E, *A. tileni*; F, G, *A. rupestris*; H, *A. nevadensis*; I, J, *A. curtisii*.

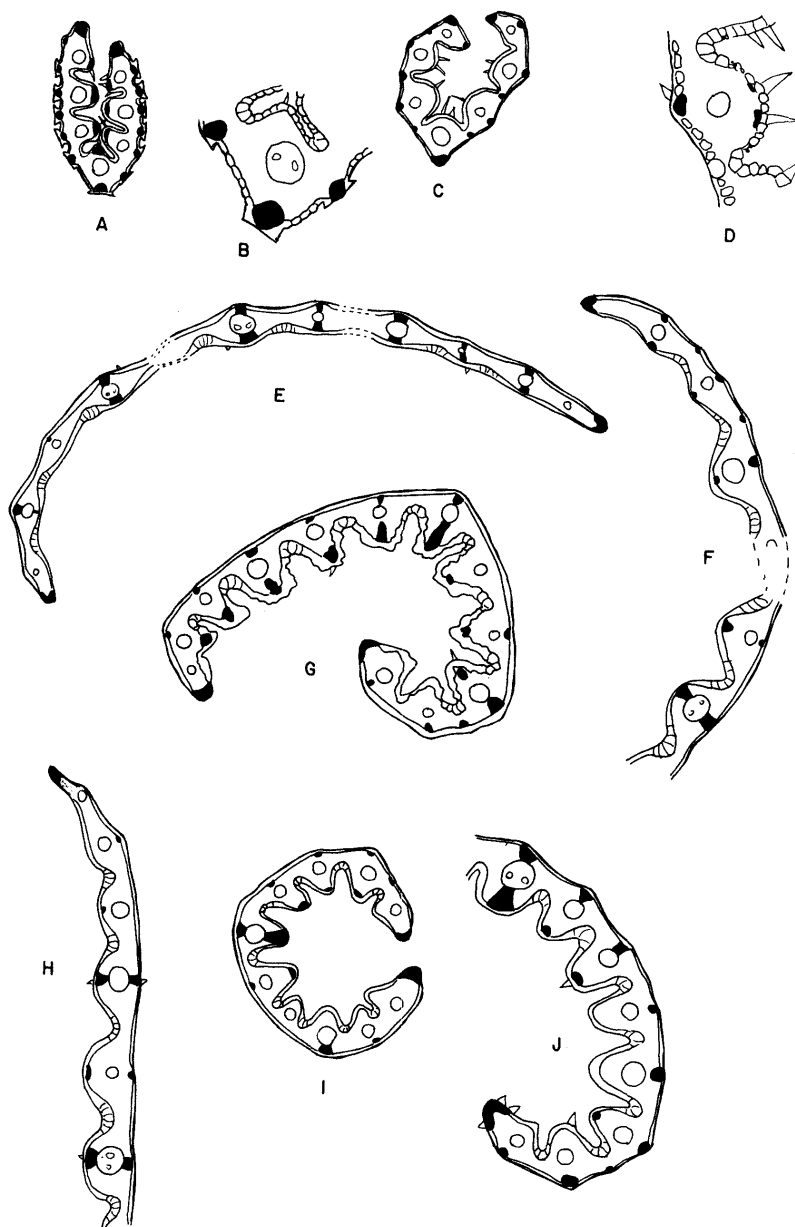


Fig. 3.—Secciones transversales de la lámina foliar de: A, B, *A. alpina*; C, D, *A. schleicheri*; E, *A. schraederiana*; F, *A. stolonifera* var. *scabriglumis*; G, *A. stolonifera* var. *stolonifera* y var. *pseudopungens*; H, *A. capillaris*; I, J, *A. castellana*.

senta la planta, puede explicarse como una adaptación a un sustrato muy oligótrofo; sería comparable a lo que ocurre con el biótipo "ericoide", ya que esta especie vive prácticamente en comunidades de brezales.

Los reforzamientos de esclerénquima en los bordes de las hojas están generalizados en todas las especies; sin embargo, no ocurre así con la disposición de éstos bajo la epidermis (adaxial y/o abaxial) a nivel nerval e internerval y la formación, en algunos casos, de pilares continuos que ponen en contacto ambas caras, contribuyendo a la separación de táxones próximos; así, las dos subespecies de *A. truncatula* se diferencian porque la subespecie tipo presenta gruesos pilares de esclerénquima sólo en los bordes y nervio central, mientras que en la subsp. *commisita* los paquetes de esclerénquima de los bordes y centro son más pequeños y los nervios primarios poseen pilares continuos que ponen en contacto ambas caras (fig. 4, C-F).

A. nebulosa y *A. reuteri* presentan también una estructura que puede ser utilizada con valor diagnóstico, ya que en la primera el esclerénquima sólo aparece a nivel nerval, constituyendo generalmente pequeños islotes, mientras que en *A. reuteri* aparece tanto a nivel de nervios como entre ellos y, en los haces vasculares principales, se forman columnas continuas de esclerénquima (fig. 4, G-H).

A. tileni se diferencia fácilmente de *A. rupestris* y *A. nevadensis* (fig. 2, D-H) por presentar esclerénquima a nivel nerval e internerval, así como una disposición muy peculiar de sus acúleos abaxiales, que recuerda los de *A. alpina* y *A. schleicheri* (fig. 3, A-D).

Las parejas de especies *A. canina*-*A. hesperica* y *A. castellana*-*A. capillaris* (figs. 2, A-C; 3, H-J) poseen secciones transversas muy similares. En las dos primeras, las diferencias son muy pequeñas y están en relación a la profundidad de los valles, que son mayores en *A. canina*; sin embargo, este carácter no es utilizable como diagnóstico, pues se precisa que los especímenes estudiados tengan idéntico grado de desarrollo. *A. castellana* y *A. capillaris* no pueden separarse por la disposición de su esclerénquima, aunque sí por el número de células buliformes y la cantidad de acúleos, que son muy escasos en la última.

b) Epidermis de las hojas: La epidermis de las caras abaxial y adaxial muestra notables diferencias en el tipo de células y su disposición a lo largo y ancho de la superficie. Los tipos celulares se representan en la figura 5.

En ambas caras se pueden diferenciar dos zonas: la costal, situada sobre las costillas y formada por un conjunto de células más diferenciadas, presentándose en ella la mayor diversidad de elementos epidérmicos; y la intercostal, donde se alojan los estomas.

La cara adaxial (fig. 6, A) es mucho más homogénea; de modo general, en la zona costal presenta células largas de tipo l_n alternando con células cortas l_1 de tipo s_0 , s_1 ó z y elementos exodérmicos de tipo P_1 y P_2 ; la zona intercostal está constituida por células l_2 en las proximidades a la zona costal, y alternando con ellas se pueden encontrar varias bandas de estomas (en general dos), otra banda de células l_2 y en la parte central (fondo del surco o valle) existen células buliformes (l_b) generalmente infladas, siempre sin formaciones exodérmicas y que, salvo excepciones, no se diferencian claramente del resto de células l_2 .

En los bordes de las hojas se presentan siempre acúleos muy angulosos, que se denominan P_a .

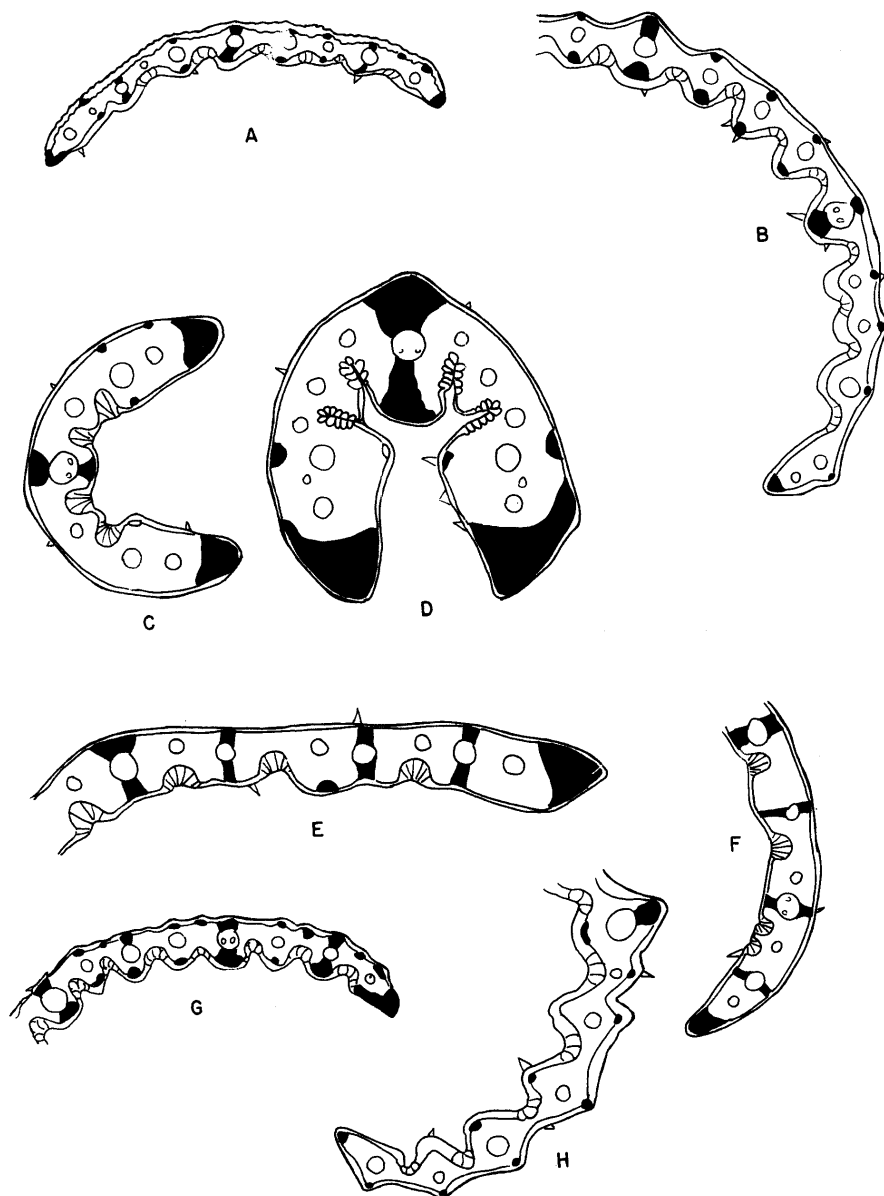


Fig. 4.—Secciones transversales de la lámina foliar de: A, *A. tenerrima*; B, *A. pourretii*; C, D, *A. truncatula* subsp. *truncatula*; E, F, *A. truncatula* subsp. *commista*; G, *A. reuteri*; H, *A. nebulosa*.