Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 37 (1982)

Heft: 2

Artikel: Revisión del género Asplenium L., subgénero Pleurosorus (Fée) Salvo, Prada & Diaz

Autor: Salvo, A. Enrique / Prada, Carmen / Díaz, Tomás

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-880037

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 04.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Revisión del género Asplenium L., subgénero Pleurosorus (Fée) Salvo, Prada & Diaz

A. ENRIQUE SALVO,
CARMEN PRADA
&
TOMÁS DÍAZ

RÉSUMÉ

SALVO, A. E., PRADA, C. & T. DÍAZ (1982). Révision du genre Asplenium L., subgen. Pleurosorus (Fée) Salvo, Prada & Díaz. *Candollea* 37: 457-484. En espagnol, résumé français.

Au moyen de l'étude phylogénétique des caractères morphologiques et palynologiques, et prenant comme base les caractères cytogénétiques ainsi établis, la subordination des genres *Pleurosorus, Phyllitis* et *Ceterach* au taxon générique linnéen: *Asplenium* est confirmée. En appliquant la méthode de la taxonomie numérique, le genre *Asplenium* se subdivise en deux sous-genres: *Pleurosorus* (Fée) stat. nov. et *Asplenium.* Ce dernier se divise également en deux sections: *Asplenium* et *Ceterach.* Les problèmes taxonomiques relatifs au sous-genre *Pleurosorus* sont commentés ainsi que ceux de sa seule espèce: *A. subglandulosum* (Hooker & Greville) Salvo, Prada & Díaz, qui comprend trois sous-espèces: *subglandulosum,* d'Australie et de Nouvelle Zélande, *papaverifolium* (Kunze) Salvo, Prada & Díaz, du Chili et d'Argentine, et *hispanicum* (Cosson) Salvo, Prada & Díaz, de l'Espagne et du Maroc. Une clé pour la différenciation des taxa mentionnés est ajoutée.

RESUMEN

SALVO, A. E., PRADA, C. & T. DÍAZ (1982). Revisión del género Asplenium L., subgénero Pleurosorus (Fée) Salvo, Prada & Díaz. *Candollea* 37: 457-484. En español, resumen francés.

Mediante el estudio filogenético de los caracteres morfológicos y palinológicos, y tomando como base los citogenéticos citados, se confirma la subordinación

CODEN: CNDLAR
ISSN: 0373-2967 37(2) 457 (1982)

© CONSERVATOIRE ET JARDIN BOTANIQUES DE GENÈVE 1982

de los géneros *Pleurosorus, Phyllitis* y *Ceterach* al taxon linneano *Asplenium*. Aplicando la metodología de la taxonomía numérica el género *Asplenium* queda subdividido en dos subgéneros: *Pleurosorus* (Fée) stat. nov. y *Asplenium*. A su vez este último se escinde en dos secciones: *Asplenium* y *Ceterach*. Se comenta ampliamente la problemática taxonómica del subgénero *Pleurosorus*, considerándose la existencia de una única especie, *A. subglandulosum* (Hooker & Greville) Salvo, Prada & Díaz, que comprende tres subespecies: *subglandulosum*, de Australia y Nueva Zelanda, *papaverifolium* (Kunze) Salvo, Prada & Díaz, de Chile y Argentina e *hispanicum* (Cosson) Salvo, Prada & Díaz, de España y Marruecos. Se aporta una clave dicotómica para la diferenciación de dichos táxones.

Introducción

Es palpable que algunos de los problemas más conflictivos que actualmente se están debatiendo dentro de la pteridología son aquellos presentados por la familia *Aspleniaceae*. Resulta contradictorio que una familia tan prolíferamente tratada, sea aún motivo de polémica por el establecimiento de sus categorías taxonómicas supraespecíficas. Sin embargo, es más que disculpable tal contradicción si tenemos en cuenta que nos encontramos ante planteamientos puramente "filosóficos" (NARDI, in litt.). Evidentemente un perfecto sistema filogenético de clasificación debe ser la meta a la que debe aspirar cualquier taxónomo, si bien tal perfección es alienable a los criterios básicos "momentáneos" establecidos. En el período actual, los botánicos tienden a eliminar el concepto linneano de especie intentando aproximarse al de "especie biológica". Algunos autores recientes han creido conveniente trasladar, con las modificaciones que ello comprende, las premisas que establecen la delimitación biológica de la especie a la delimitación del género. Así, en el caso particular del status genérico se establecerían básicamente sus límites en la incapacidad hibridógena con aquellos táxones más próximos. Muchos autores han criticado profundamente esta concepción, basándose en la existencia de familias en las que se producen híbridos intergenéricos, y en las que el valor de los géneros hibridógenos es innegable, *Poaceae* y *Orchidaceae* por ejemplo (STACE, 1975). Sin embargo, aparte de estas y otras pocas excepciones, este principio se cumple para el resto de los vegetales superiores.

Los últimos sistemas de clasificación propuestos para pteridófitos (COPELAND, 1947; HOLTTUM, 1947 y 1949; ALSTON, 1956; PICHI-SERMOLLI, 1977) han tratado a la familia *Aspleniaceae* de una forma atomizadora (sensu DOBZHANSKY & al., 1980). Así, se reconocía la existencia de un género, *Asplenium*, con más de 700 especies, y una serie de géneros "satélites" de escasa representación. Según PICHI-SERMOLLI (op. cit.) estos son: *Loxoscaphe* (6 sps.), *Ceterachopsis* (3 sps.), *Ceterach* (3 sps.), *Pleurosorus* (5 sps.), *Pleurosoriopsis* (1 sp.),

Holodictyum (1 sp.), *Camptosorus* (2 sps.), *Phyllitis* (4 sps.), *Bonniniella* (1 sp.), *Antigramma* (2 sps.), *Schaffneria* (1 sp.), *Diplora* (2 sps.) y *Diellia* (8 sps.). Los criterios usados para la delimitación genérica paracían lo suficientemente razonables por lo que raramente se han puesto reparos al rango de estos táxones.

El avance de las técnicas citológicas en pteridología, así como los de hibridación, han llevado al reconocimiento de varios híbridos intergenéricos en *Aspleniaceae: Asplenium* × *Phyllitis, Asplenium* × *Ceterach, Pleurosorus* × *Asplenium, Asplenium* × *Ceterach* × *Phyllitis, Asplenium* × *Camptosorus* × *Phyllitis* (LOVIS, 1972). Ante tales datos LOVIS (op. cit.) ofrecía dos alternativas. La primera, más aceptada en la actualidad, proponía la integración de todos estos géneros con capacidad hibridógena en el seno de *Asplenium.* La segunda, defendida por PICHI-SERMOLLI (op. cit.) y seguida por uno de nosotros (SALVO, 1979), consideraba que el fenómeno que se producía en las aspleniáceas podía asimilarse a aquel otro ya mencionado de las poáceas y orquidáceas, y por tanto parecía más que lógico el mantenimiento del status. Sin embargo, la aceptación de esta segunda alternativa, conlleva graves problemas de tipo nomenclatural. Sirva como ejemplo el caso de *Phyllitis hibrida,* alotetraploide resultado del cruzamiento y posterior duplicación genómica de *Phyllitis sagittata* y *Ceterach officinarum* subsp. *bivalens.* Este taxon es considerado por todos los autores como una "especie autónoma", por tanto es necesario otorgarle un binomen específico en donde el primer nombre es obviamente el "nombre del género al que pertenece". El hecho de haber encuadrado este taxon dentro de *Phyllitis* resulta ser demasiado aleatorio, ya que ambos géneros participan de igual manera en la formación de este alotetraploide (NARDI, in litt.).

Somos conscientes de la artificialidad que conlleva la generalización de unos límites para el género, pero evidentemente excepciones de este tipo no deben quebrantar los criterios establecidos. Pensamos que este tipo de cuestiones, que aparentemente pueden ir en contra de una sistemática biológica, pueden soslayarse con la utilización de rangos infragenéricos.

Las aspleniáceas europeas

Aunque nuestro estudio pretende centrarse en la revisión de aquellos táxones que comprendía el antiguo género *Pleurosorus,* con el fin de establecer si éstos podían componer alguna unidad taxonómica infragenérica, hemos intentado analizar comparativamente todas aquellas aspleniáceas europeas cuya entidad genérica estaba en litigio.

Metodología y especies estudiadas

Como método de trabajo, la experiencia nos ha demostrado que la taxonomía numérica resulta ser óptima para el establecimiento de las

categorías taxonómicas al menos dentro de los tipos de clasificación fenéticas.

Los táxones utilizados en el presente estudio se han elegido teniendo en cuenta que presentan un conjunto de caracteres que les permite ser los más representativos de todos los grupos de aspleniáceas europeas:

1. *Asplenium subglandulosum* (Hooker & Greville) Salvo, Prada & Díaz subsp. *hispanicum* (Cosson) Salvo, Prada & Díaz (= *Pleurosorus hispanicus* (Cosson) C.V. Morton).
2. *Asplenium petrarchae* (Guerin) DC.
3. *Asplenium trichomanes* L.
4. *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffman.
5. *Asplenium scolopendrium* L. (= *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newman).
6. *Asplenium ceterach* L. (= *Ceterach officinarum* DC.).

Caracteres taxonómicos

Los caracteres analizados en cada uno de estos táxones han sido los que a continuación se comentan.

Morfología de la fronde. – La filogénesis de la fronde de los helechos prueba que las frondes divididas son más primitivas que las formas enteras (TRYON, 1964). Atendiendo a esta conclusión nuestra codificación se ha realizado en base a considerar con valores más bajos a las primeras y con valores más altos a las segundas. Esta secuencia es relativamente distorsionada por *A. ceterach* de fronde pinnatífida y con los segmentos muy cortos. Pensamos que este taxon, tanto por este carácter como por los que a continuación comentaremos, ha sufrido una importante anagénesis debida a una adaptación peculiar.

Tipo de tricomas. – Dos son los tipos de tricomas que hemos observado: pelos y escamas. Los pelos aparecen en dos de los táxones analizados: *A. petrarchae* y *A. subglandulosum* subsp. *hispanicum.* En ambos casos su presencia debe explicarse como adaptación a un medio excesivamente seco. Aunque ambas especies colonizan nichos similares sus pelos son distintos. Los de *A. subglandulosum* son pluricelulares y articulados, estrechándose hacia el ápice donde suele aparecer una glándula. La densidad es muy elevada, de hasta 30 por milímetro cuadrado. Por el contrario *A. petrarchae* presenta sus pelos bastante dispersos, unicelulares, cortos, de idéntico diámetro en toda su longitud excepto en su ápice donde se ensancha en forma de copa; al microscopio óptico se observa que sus paredes son rugosas.

El que las escamas cubran totalmente el envés de la fronde es un hecho ocasional en los pteridófitos europeos. La presencia de este tipo

de indumento en *A. ceterach* nos reafirma en que este taxon ha sufrido cambios muy bruscos en su fenótipo por su adaptación a un nicho ecológico muy peculiar.

Nerviación. – Para la codificación de este carácter hemos establecido la siguiente secuencia que queda ilustrada en la figura 1.

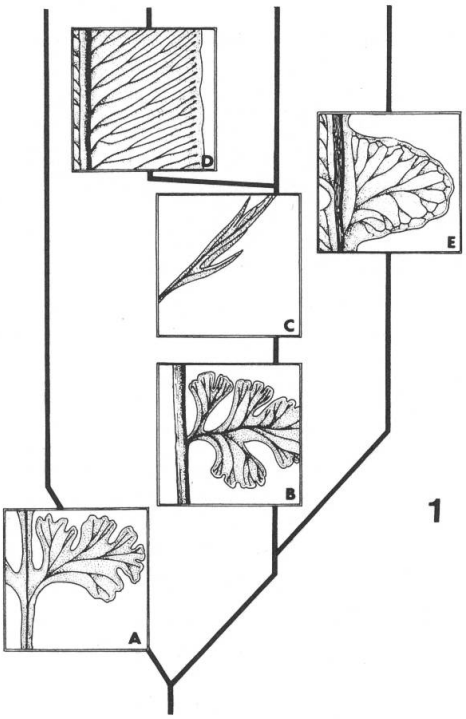
- Nervación más o menos dicotómica. Nervio central confundiéndose con los secundarios; éstos escasos y dispuestos flabeladamente, alcanzando, cada uno, los anchos dientes del margen (fig. 1, A).
- Nerviación más o menos dicotómica. Nervio central marcado, los secundarios numerosos y dispuestos flabeladamente (fig. 1, B).
- Nerviación claramente dicotómica. Nervio central poco marcado (fig. 1, C).
- Nerviación claramente dicotómica. Nervio central marcado, los secundarios y subsecuentes paralelos entre sí (fig. 1, D).
- Nerviación reticulada. Según los datos paleontológicos este parece ser, en el caso de los pteridófitos, el sistema de nerviación más moderna. Se presenta en el caso de *A. ceterach,* al igual que en otros géneros de *Aspleniaceae* (*Camptosorus, Antigramma, Schaffneria,* etc.) (fig. 1, E).

Disposición de los soros. – Mientras realizábamos el estudio de los táxones que componían el género *Pleurosorus,* encontramos entre los manuscritos de C. F. A. Christensen depositados en el British Museum un pequeño esquema correspondiente a la sección transversal de una pinna de *Asplenium subglandulosum* subsp. *papaverifolium (= Pleurosorus papaverifolius).* En él se contempla que los soros están dispuestos en el interior de una cavidad que forma la epidermis. Este carácter es igualmente recogido por Fée en la descripción del género *Pleurosorus (Sporotheciis elongatus, subimmersis, ...).* Por nuestra parte se han realizado distintas secciones en ejemplares de *Pleurosorus,* observando que este carácter se repite en todos ellos (fig. 2, A). Este receptáculo se forma en las proximidades de los vasos laterales, desde donde emergen los esporangios. En este nivel las células epidérmicas aumentan en tamaño y se superponen. Pensamos que esta formación puede tratarse de un grado anterior al indusio dentro de *Aspleniaceae.*

Hemos analizado también el caso de *A. ceterach,* el cual aunque con indusio rudimentario, no presenta este tipo de receptáculo.

Tipo de indusio. – El carácter fundamental en el que se ha basado la sistemática para separar *Pleurosorus* dentro de las aspleniáceas ha sido la ausencia de indusio. Así Fée al describir este género comenta finalmente: "Les pleurosorus sont des asplenium sans indusium". También se independizaba el género *Ceterach* por este mismo carácter, más concretamente por tener un indusio rudimentario (fig. 2, E).

Nuestra opinión es que esta convergencia de caracteres se debe a dos procesos evolutivos distintos. Como ya se decía en el apartado



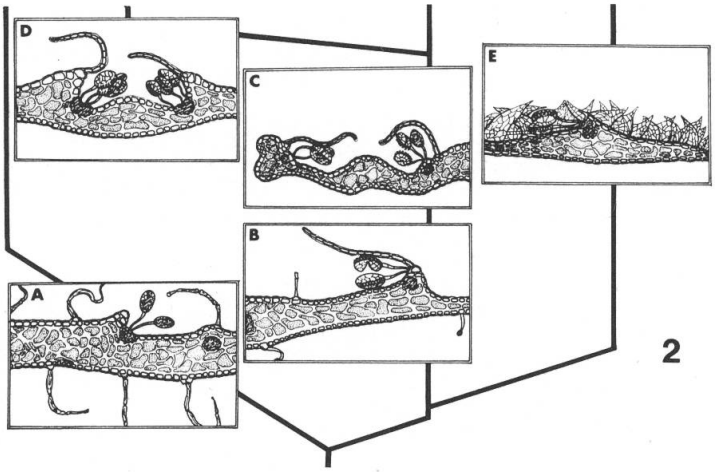


Fig. 1. – Posible esquema filogenético de la evolución de la nerviación en las aspleniáceas europeas.

A, *A. subglandulosum;* **B**, *A. petrarchae;* **C**, *A. septentrionale;* **D**, *A. scolopendrium;* **E**, *A. ceterach.*

Fig. 2. – Posible esquema filogenético de la evolución de la posición de los soros y del indusio de las aspleniáceas europeas.

A, *A. subglandulosum;* **B**, *A. petrarchae;* **C**, *A. septentrionale;* **D**, *A. scolopendrium;* **E**, *A. ceterach.*

anterior la disposición de los soros en una concavidad en *Pleurosorus* podía interpretarse como un grado evolutivo anterior al indusio. Por el contrario, pensamos que, en el caso de *A. ceterach* existe una regresividad del indusio, tal vez debida a la aparición de otra estructura, las escamas del envés de sus frondes, que hasta cierto punto pueden remplazar la función protectora del indusio. Volvemos pues a reafirmarnos en la anagénesis sufrida por *A. ceterach.*

Un caso de evolución cladogenética, es decir de diversificación, es aquel observado en *A. scolopendrium* (fig. 2, D). En él se observa una aproximación y fusión de los soros de vénulas adyacentes (COPELAND, op. cit.), hasta tal punto que sus indusios se ponen en contacto y por ello se consideran "bivalvos". Si observamos lo que ocurre en *A. septentrionale* (fig. 2, C), veremos que nos encontramos con una estructura similar, si bien los soros aún son independientes. Discrepamos de COPELAND (op. cit.) en el sentido casual que otorga a esta disposición tan original. Evidentemente cualquier grado evolutivo se adquiere por casualidad, pero esta siempre responde a una causa. La adquisición de un modelo de indusio bivalvar representa en nuestra opinión un logro evolutivo, puesto que la dependencia de la protección del soro no es simple, sino doble.

Esporas. – En el género *Asplenium* las esporas son monoletas, plano-convexas en vista ecuatorial longitudinal (ligeramente cóncavo-convexas tras sufrir la acetolisis), ovado-oblongas a elíptico-oblongas en vista polar, provistas de perisporio bien desarrollado que aparece diversamente plegado en observación fotónica y ornamentado de forma peculiar en las distintas especies. NAYAR & SANTHA DEVI (1964) señalaron que la naturaleza de los pliegues del perisporio ("perina") es más o menos característica de cada especie y en sus descripciones emplean una terminología precisa que hemos procurado seguir en el presente trabajo.

Desde el punto de vista palinológico, los táxones por nosotros examinados se pueden distribuir en dos grupos básicos:

- Un primer grupo que posee esporas de ornamentación sencilla (fig. 3, a-c), compuesto por los táxones que se incluían dentro del género *Pleurosorus,* en el cual el exosporio es liso y el perisporio está formado por pliegues anchamente cónicos con crestas obtusas, de longitud y número variable, en general escasos, que en corte óptico toman el aspecto de un "ala" transparente continua alrededor de la espora, con estriaciones paralelas entre sí y perpendiculares a la superficie (fig. 5, a); esta imagen se debe a la peculiar estructura del perisporio de este grupo de táxones, lo que constituye una apreciable diferencia con el grupo que posteriormente describiremos. El perisporio parece estar constituido por tres capas (fig. 4, c-d): una interna lisa, más o menos adherente al exosporio, una intermedia baculada y una externa que varía desde lisa a finamente granulosa (fig. 3, d-f); la capa intermedia baculada es la responsable de la imagen estriada a que aludimos antes.

- Un segundo grupo, formado por el resto de los táxones examinados, cuyas esporas presentan una ornamentación más compleja, lo que generalmente se admite como un carácter derivado (WAGNER, 1974). En este caso las esporas poseen el exosporio liso y el perisporio formando pliegues columnares o cónicos en sección óptica, con crestas onduladas *(A. trichomanes, A. ceterach)* (fig. 5, C), diminutamente dentadas (figs. 4, a-b y 5 d), *(A. septentrionale, A. petrarchae)* o, en el caso de *A. scolopendrium,* con perisporio espinuloso-crestado provisto de abundantes espinas y cortos pliegues irregularmente distribuidos; en esta especie los pliegues parecen ser el resultado de la unión lateral de varias espinas contiguas, apareciendo perforaciones en algunas zonas y presentando crestas dentadas (fig. 5, e).

En ambos grupos el perisporio es relativamente frágil, de modo que después de acetolizadas muchas de las esporas que encontramos en las preparaciones quedan desprovistas de él total o parcialmente. En el segundo grupo el perisporio suele romperse en placas irregulares (figura 4, e) dejando al descubierto la superficie lisa del exosporio; sin embargo, en el primer grupo al romperse el perisporio quedan partes de las capas interna y media del mismo adheridas al exosporio (figura 4, f y 5, b) dando la impresión de que éste es fimbriado, cuando en realidad esas fimbrias corresponden a los báculos de la capa media del perisporio.

Caracteres citogenéticos. – Por nuestra parte no se han realizado análisis de este tipo, habiéndose utilizado aquella bibliografía relativa a este punto, especialmente la de LOVIS (1972).

Tratamiento estadístico de los datos y conclusiones

Los datos obtenidos tras estos análisis han sido procesados estadísticamente para estimar la semejanza entre los seis Otu's considerados, mediante el cálculo de la "distancia taxonómica" entre cada par de ellos. La semimatriz de las distancias taxonómicas entre todos los Otu's, si bien contiene la máxima información, no permite una fácil comprensión de los resultados. En consecuencia, hemos utilizado el método de agrupación por ligamiento medio propuesto por SOKAL & MICHENER (1958), siguiendo en este caso el procedimiento WPGM (SOKAL & SNEATH, 1963). Se han realizado dos representaciones gráficas, por una parte el dendrograma (fig. 6A) y por otra la de BRAY & CURTIS (fig. 6B) (cfr. DIAZ & SALVO, 1981).

En el dendrograma a nivel de la línea de fenon 1'5 aparecen diferenciados tres grupos a los que podía otorgársele el rango subgenérico. Sin embargo, en la representación de Bray & Curtis tan sólo pueden ser distinguidos dos grupos. En conclusión, consideramos que la línea de fenon subgenérica ha de establecerse a la distancia 1'75. De esta forma se constituyen dos grupos, uno formado por *A. subglandulosum*

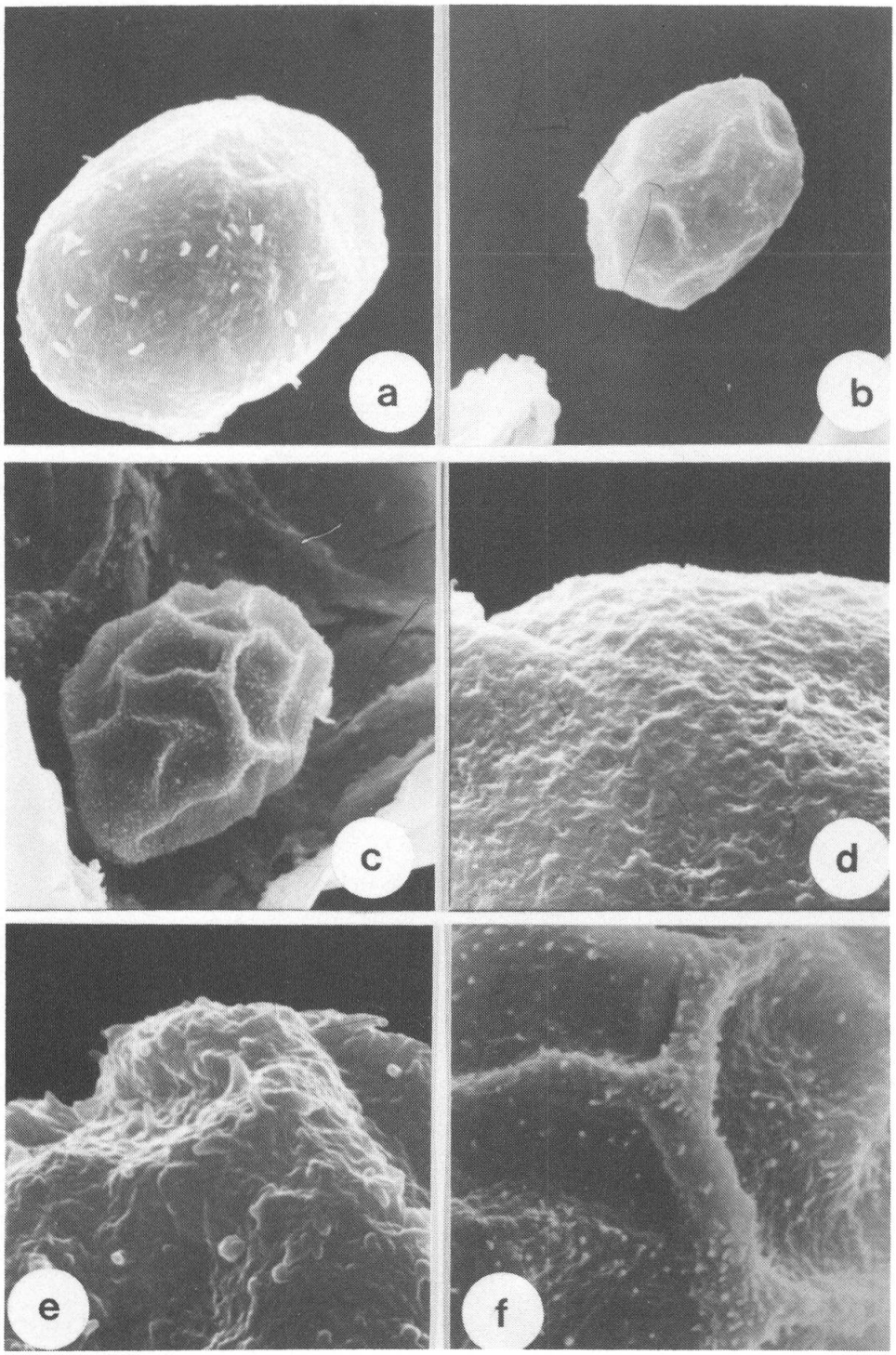


Fig. 3. – Esporas de *A. subglandulosum:* **a**, subsp. *hispanicum;* **b** y **d**, subsp. *papaverifolium;* **c**, **e** y **f**, subsp. *subglandulosum.* (**a-f**, microfotografías electrónicas de barrido. **a**, × 1600; **b** y **c**, × 1000; **d** y **e**, × 5000; **f**, × 3000).

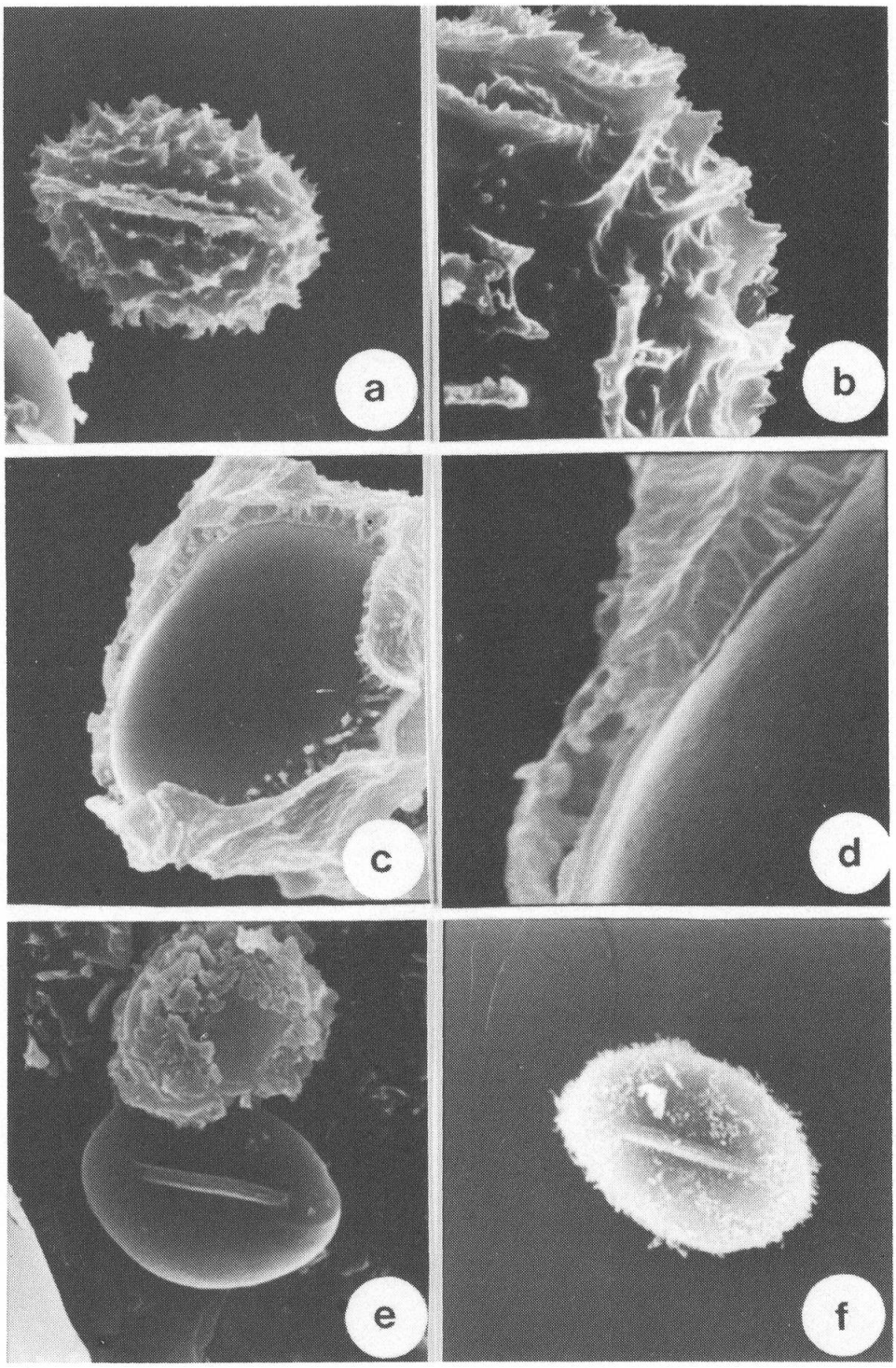


Fig. 4.- Esporas de *A. petrarchae* **(a, b** y **e),** *A. subglandulosum* subsp. *papaverifolium* **(c** y **d)** y *A. subglandulosum* subsp. *subglandulosum* **(f). (a-f,** microfotografías electrónicas de barrido. **a, e** y **f,** × 1000; **b,** × 3000; **c,** × 2000; **d,** × 7000).

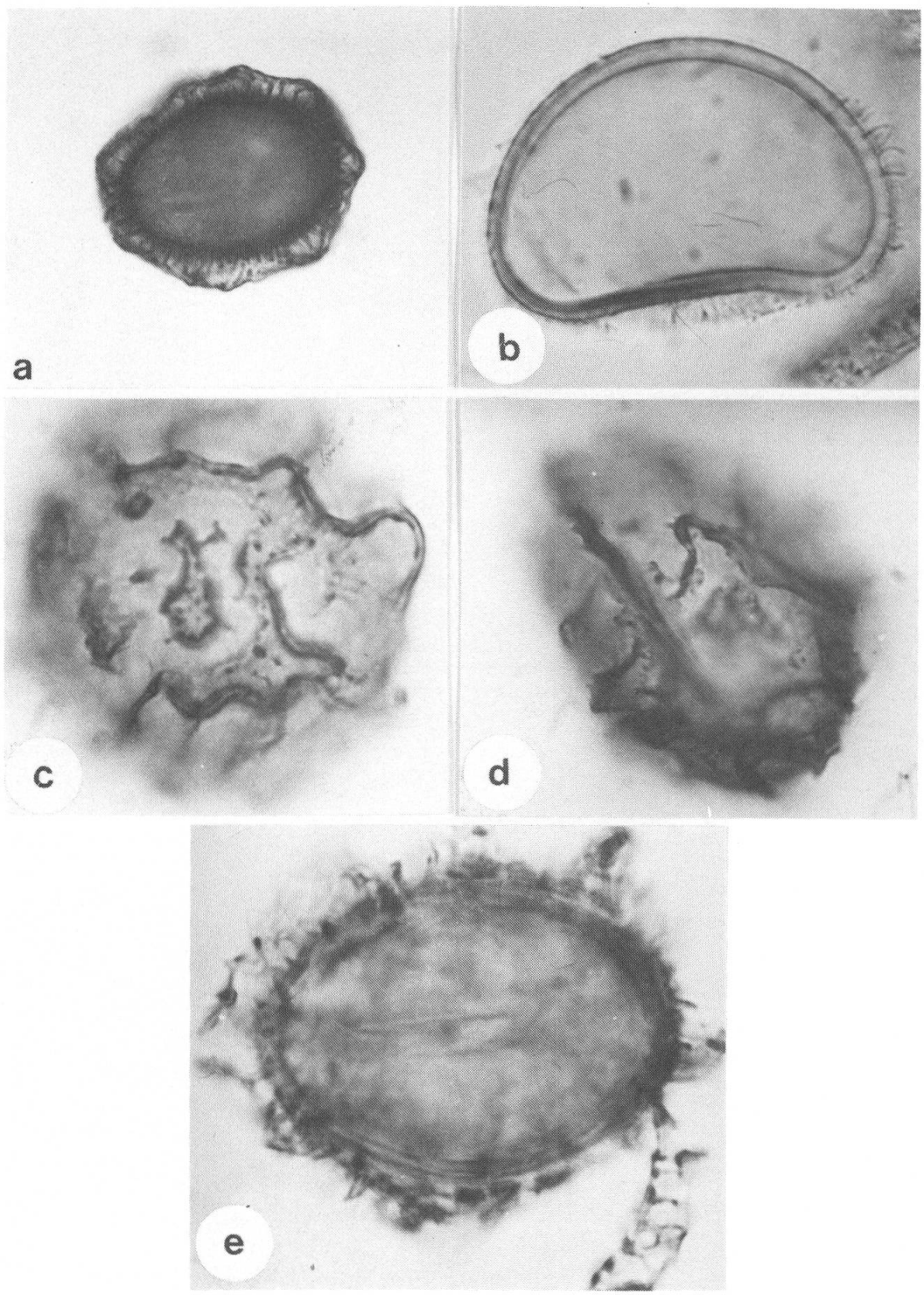


Fig. 5. – Esporas de *A. subglandulosum* subsp. *hispanicum* (**a** y **b**); *A. trichomanes* (**c**); *A. septentrionale* (**d**) y *A. scolopendrium* (**e**). (**a-e**, microfotografías ópticas. **a**, **b** y **e**, corte óptico; **c** y **d**, vista superficial. **a**, × 750; **b-e**, × 1500).

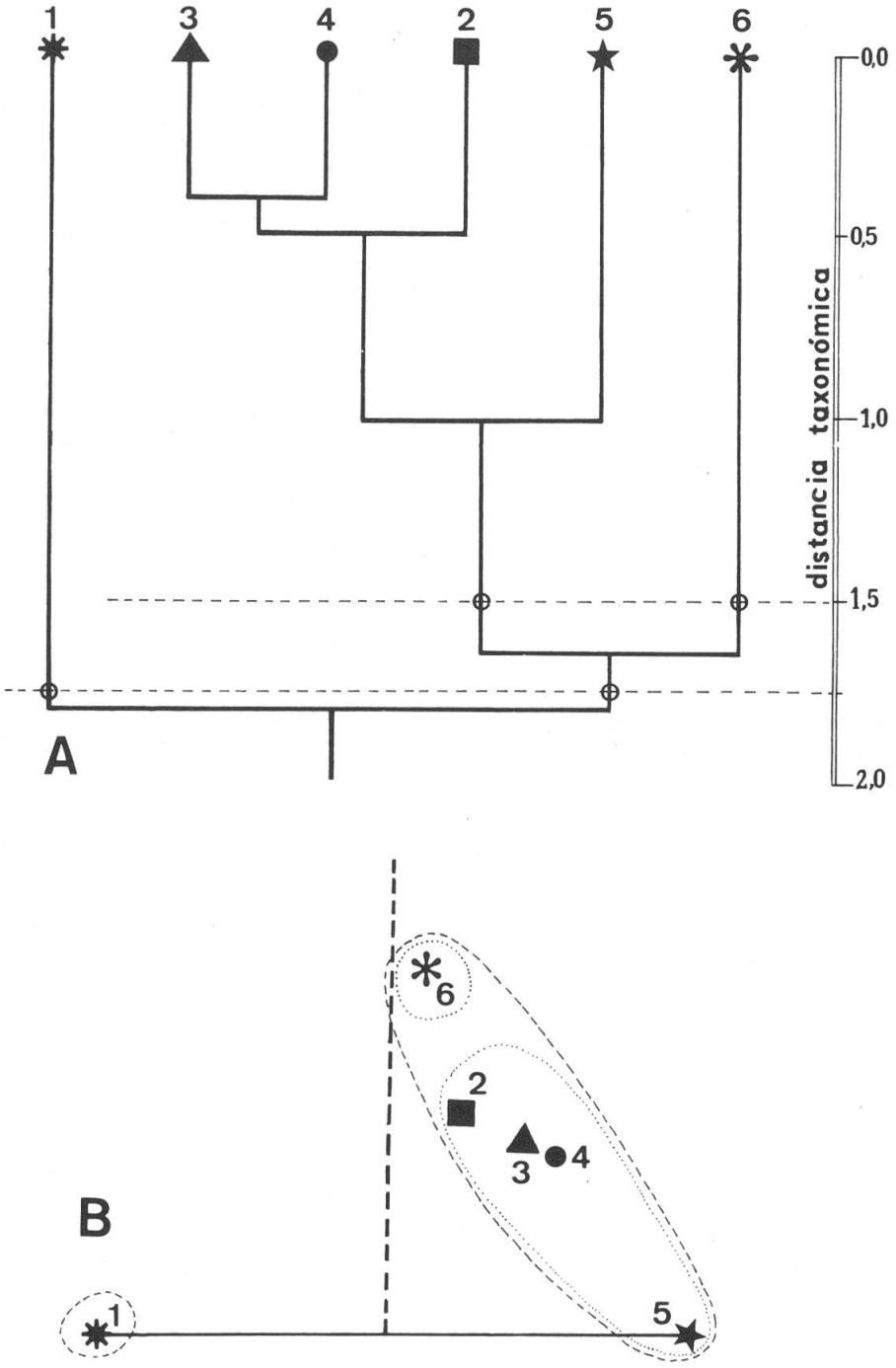


Fig. 6. – **A,** diagrama de distancias taxonómicas. (1, *A. subglandulosum;* 2, *A. petrarchae;* 3, *A. trichomanes;* 4, *A. septentrionale;* 5, *A. scolopendrium;* 6, *A. ceterach*). **B,** representación gráfica de Bray & Curtis. (1, *A. subglandulosum;* 2, *A. petrarchae;* 3, *A. trichomanes;* 4, *A. septentrionale;* 5, *A. scolopendrium;* 6, *A. ceterach*).

(subgénero *Pleurosorus*) y otro por el resto de los táxones estudiados (subgénero *Asplenium*). En este segundo grupo la línea de fenon 1'5 define la existencia de dos grupos cuyo rango taxonómico sería el de sección: la primera englobaría *A. ceterach* (Sección *Ceterach*) y la segunda *A. trichomanes, A. septentrionale, A. petrarchae* y *A. scolopendrium* (Sección *Asplenium*).

Esquema taxonómico del género Asplenium en Europa

Género *Asplenium* L. Sp. Pl.: 1078. 1753.

- Subgénero *Asplenium*
- Sección *Asplenium*
- Sección *Ceterach* (Garsault) Maire, Fl. Afr. Nord 1: 45. 1952.
- Subgénero *Pleurosorus* (Fée) stat. nov. (= *Pleurosorus* Fée, Gen. Fil. 179. 1852).

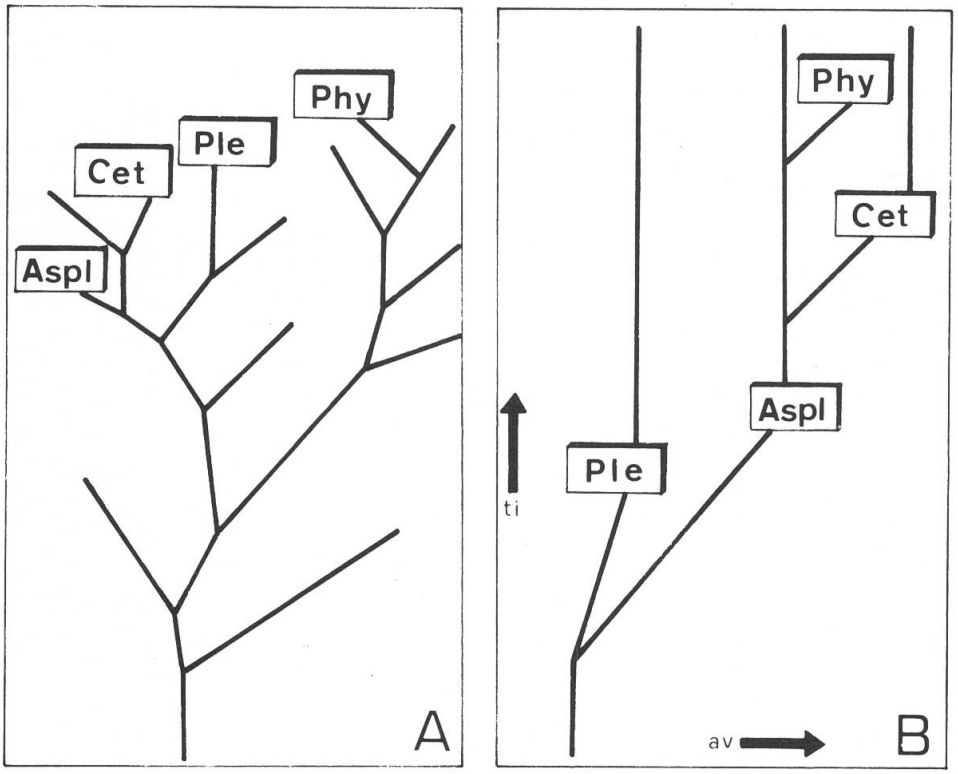


Fig. 7. – **A,** esquema filogenético de las aspleniáceas europeas propuesto por PICHI-SERMOLLI (1977). **B,** esquema filogenético propuesto en el presente trabajo para las aspleniáceas europeas (ti = tiempo; av = avance evolutivo). (Aspl: sección *Asplenium;* Cet: sección *Ceterach;* Ple: subgénero *Pleurosorus;* Phy: antiguo género *Phyllitis,* actualmente incluido dentro de la sección *Asplenium*).

Filogenia de las Aspleniaceae europeas

A tenor de los resultados expuestos en los apartados anteriores, deseamos comentar finalmente la posición filogenética de las aspleniáceas europeas. PICHI-SERMOLLI (1977) propuso un esquema filogenético en el que divide las aspleniáceas en dos grupos casi desde su origen (fig. 7, A). En uno de ellos sitúa a los géneros europeos *Asplenium, Ceterach* y *Pleurosorus*, y en el otro a *Phyllitis*. Según esto, *Phyllitis* se encontraría filogenéticamente muy alejado de *Asplenium, Ceterach* y *Pleurosorus,* géneros que mantendrían entre sí estrechas relaciones.

Atendiendo a nuestros resultados este árbol genealógico debería ser modificado puesto que *Asplenium scolopendrium* y *Asplenium sagittatum* (únicos táxones europeos claramente incluibles dentro *Phyllitis*) se encuentran muy próximos, filogenéticamente hablando, a la sección *Asplenium*. Por otra parte, aunque para PICHI-SERMOLLI (op. cit.) y COPELAND (op. cit.) el subgénero *Pleurosorus* tendría un origen muy reciente a partir de un tronco común a *Asplenium,* en el esquema que proponemos (fig. 7, B) *Asplenium* y *Pleurosorus* tendrían un origen común pero bastante arcaico, originándose a partir del primero dos clados correspondientes a la sección *Ceterach* y a los táxones del antiguo género *Phyllitis*.

Subgénero **Pleurosorus** (Fée) Salvo, Díaz & Prada (= *Pleurosorus* Fée, Gen. Fil. 179. 1852).

Pequeños helechos terrestres. Rizoma corto, estrecho, cubierto de páleas castaño oscuras, cladradas y glandulosas. Peciolo fasciculado, verde, revestido al igual que la lámina de largos pelos articulados, glandulosos o no. Lámina pinnada. Pinnas cuneoflabeladas, lobuladas o subpinnadas. Venas repetidamente divididas, abiertas. Soros estrechos disponiéndose a lo largo de las vénulas, subinmersos y exindusiados. Esporangios con pedicelo de una fila de células y anillo de 18 a 22 células. Esporas: monoletas, de color castaño oscuro, plano-convexas (vista ecuatorial longitudinal), elíptico-oblongas (vista polar), lesura linear tenuimarginada. Perisporio irregularmente plegado; pliegues anchamente cónicos con crestas obtusas, formando un "ala" transparente estriada (en observación al microscopio óptico) alrededor del exosporio. Estructura del perisporio constituida por una capa interna más o menos adherente al exosporio, una capa media baculada y una capa externa débilmente ornamentada. No se aprecia pliegue supralesural definido.

Número básico de cromosomas: $x = 12$, (36).

Especie tipo: *Asplenium (Pleurosorus) subglandulosum* (Hooker & Greville) Salvo, Prada & Díaz.

Fée se basó para describir el género en *Pleurosorus inmersus* Fée, el cual se sinonimizó posteriormente a *P. papaverifolius* (Kze.) Fée. Posteriormente en este trabajo se propondrá la existencia de una única

especie en este subgénero, cuyo basónimo debe ser *Grammitis rutifolia* R. Br. Al estar descrito con anterioridad *Asplenium rutifolium* para un taxon distinto, hemos escogido por tanto el sinónimo más antiguo disponible *Gymnogramma subglandulosa.*

Historia taxonómica: el género *Pleurosorus* fue descrito por Fée en sus memorias sobre los géneros de los helechos, en 1852. La especie elegida por él para el diagnóstico genérico fué *Pleurosorus inmersus* Fée, sinonimizándola a *Asplenium ciliatum* Presl. Este último taxon no es recogido por CHRISTENSEN en su "Index Filicum" (1906), quien además en los manuscritos que se encuentran en el British Museum, comenta: "quod est *Aspl. ciliantum* Presl. et ubi descriptium?". Por nuestra parte en la bibliografía consultada no existe ninguna otra mención a esta dudosa especie. *Pleurosorus inmersus* fue incluido posteriormente como sinónimo de *P. papaverifolius* (Kunze) Fée.

Fée reconoció en su protólogo cuatro especies en el seno del género por él descrito: *P. cuneatus* Fée (= *Gymnogramma subglandulosa* Hooker & Greville); *P. rutaefolius* (R. Br.) Fée; *P. papaverifolius* (Kze.) Fée (*Gymnogramma papaverifolia* Kze.) y *P. inmersus* Fée. Las dos primeras especies, propias de Oceanía, fueron fusionadas posteriormente en una sola, *P. rutifolius.* Sin embargo, TINDALE (1957) reivindicaría la entidad del otro taxon como *P. subglandulosus* (Hooker & Greville) Tindale. Las otras dos especies reconocidas por Fée, de procedencia sudamericana, ya se han referido anteriormente. En cuanto a la especie bética-atlásica *P. hispanicus,* cabe decir que aunque descrita por COSSON (1849) tres años antes que el género *Pleurosorus,* esta no fué recogida por Fée. COSSON (op. cit.) incluyó este taxon dentro de *Grammitis,* quien además comenta en su protólogo que esta bella especie era la única de su género presente en el continente europeo. Exceptuando la especie cacuminícola de los Alpes del Sur, que bajo *Gymnogramma alpina* describiría POTTS (1879), la cual quedaría sinonimizada a *P. rutifolius,* y la variedad *spegazzanii* del taxon *andino,* descrita por Hicken en 1909, no se incrementaría el número de táxones atribuibles a este género hasta épocas recientes. En 1971, Villagrán y Mesa, describieron dos nuevos táxones, con rango varietal de *P. papaverifolius,* y SALVO (1980) una nueva especie, *P. nevadensis,* para Sierra Nevada (España).

Es necesario reseñar finalmente los cambios de status y combinaciones genéricas que han sufrido estos táxones. El género *Grammitis* fue el primero en albergar estas especies pasando posteriormente à *Gymnogramma.* Dentro de este último género se reconocieron dos táxones *G. papaverifolia* y *G. rutaefolia,* considerando Hooker en 1854 que el taxon ibero-mauritano debía considerarse como variedad de este último taxon. En 1874, este mismo autor junto con Baker, considerarían una única especie, *Gymnogramma pozoi,* con tres variedades: *rutaefolia, papaverifolia* y típica. Aquí ya queda reflejado el error perpetrado con anterioridad al sinonimizar *Grammitis hispanica* Cosson a *Hemionitis pozoi* Lagasca, del que ya dio buena cuenta MORTON (1959). Tras la creación del

género *Pleurosorus,* Mettenius en 1856 incluiría a estos táxones en *Ceterach,* y posteriormente, como ya adelantábamos, de nuevo en *Gymnogramma.* El género *Pleurosorus* fue nuevamente reconocido, sin ninguna inquerenda, desde principios de siglo hasta épocas recientes, cuando GREUTER & BURDET (1980), basándose en la tendencia casi generalizada de reconocer un sólo género de aspleniáceas en Europa, trasladaron dos de las especies a *Asplenium: A. hispanicum* y *A. nevadense.* Hasta esta última consideración el esquema taxonómico de *Pleurosorus* quedaba establecido de la siguiente forma.

1. *Pleurosorus rutifolius* (R. Br.) Fée, gen. Fil.: 180. 1852 (= *Grammitis rutaefolia* R. Br., Prod. Fl. N. Holl.: 146. 1810).
2. *Pleurosorus subglandulosus* (Hooker & Greville) Tindale, Vict. Nat. 73: 169. 1957 (= *Gymnogramma subglandulosa* Hooker & Greville, Icones Filicum: 90. 1827).
3. *Pleurosorus papaverifolius* (Kze.) Fée, Gen. Fil.: 180. 1852 (= *Gymnogramma papaverifolia* Kze., Anal.: 12, t. 8, f. 2. 1837).

3A. *Pleurosorus papaverifolius* var. *spegazzanii* Hicken, Apuntes Hist. Nat. 1: 51. 1909.

3B. *Pleurosorus papaverifolius* var. *nana* Villagrán in Villagrán & Mesa, Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile 32: 371, t. 1. 1971.

3C. *Pleurosorus papaverifolius* var. *hirsuta* Villagrán in Villagrán & Mesa, Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile 32: 373, t. 2. 1971.

4. *Pleurosorus hispanicus* (Cosson) Morton, Bull. Soc. Bot. France 106: 233. 1959 (= *Grammitis hispanica* Cosson, Not. Pl. Crit.: 48. 1849).
5. *Pleurosorus nevadensis* Salvo, Lazaroa 1: 147. 1980.

COPELAND (op. cit.), al comentar las especies del género *Pleurosorus,* indica las escasas diferencias que existen entre ellas. La comparación de las descripciones originales de cada uno de los táxones, no pone de manifiesto ningún carácter sustancialmente diferenciador, al menos entre las tres especies centrales. Tan sólo hemos encontrado un ensayo de diagnosis realizado por Hooker & Baker, cuando consideraron la existencia de una especie (*Gymnogramma pozoi)* y tres variedades *(pozoi, rutaefolia* y *papaverifolia).* Así, distinguen la var. *rutaefolia* de la *pozoi,* por tener la primera las frondes más grandes y robustas y algunos pelos glandulosos. Por otra parte la variedad *papaverifolia* se diferencia de la típica por ser sus pinnas más estrechamente cuneoflabeladas.

Las especies del complejo oceánico, *P. rutifolius* y *P. subglandulosus,* se han diferenciado exclusivamente atendiendo a los caracteres de los tricomas, y fundamentalmente en la presencia o no de glándulas en estos. Entre los manuscritos de Christensen, aludidos anteriormente, se encuentran dos iconos, los cuales pensamos son copias de aquellos publicados por Hooker & Greville en sus "Icones Filicum". En ambas iconografías se detallan los caracteres de los tricomas. Así se aprecia

que *P. subglandulosus* posee pelos más cortos, unicelulares o bicelulares y con glándulas en sus extremos, mientras que los de *P. rutifolius* son tricelulares, y acabados en punta. Sin embargo, en este icono dos de los tricomas son glandulosos. TINDALE (op. cit.) al reconsiderar *P. subglandulosus,* reafirma que mientras que éste posee pelos glandulosos, los del otro taxon son más finos, largos y sin glándulas en sus ápices. Comenta más adelante esta autora que mientras el holótipo de *P. rutifolius,* depositado en el British Museum, posee tricomas glandulosos, el isótipo del Kew Herbarium no los posee. Esta misma paradoja ha sido observada por nosotros en algunos pliegos del BM. Así, en un mismo pliego existen varios ejemplares procedentes de Gooseberry Hill (Darling Range, W. de Australia) recolectados por A. Morrison, los cuales se encuentran separados por la fecha de recolección, resultando que de los recolectados el 8.9.1903 el mayor resulta ser eglanduloso, por tanto imputable a *P. rutifolius,* y el más pequeño glanduloso, reconocible pues como *P. subglandulosus.* Por otra parte el otro ejemplar recolectado el 16.7.1904, de tamaño grande resulta ser también glanduloso. Si además atendemos a lo expuesto por GIVEN (1972) en su "Taxonomic status of New Zealand specimens", no creemos justificado el mantenimiento del rango específico para *P. subglandulosus.* La observación in situ de algunas poblaciones ibéricas nos denotan que el hábitat modifica ligeramente los caracteres externos de *Pleurosorus hispanicus,* sobre todo la relación pelos glandulares-pelos eglandulares. Así, las plantas expuestas directamente a las condiciones macroambientales, o bien de frondes tan grandes que sobresalga enteramente la lámina, poseían una relación 2/1, mientras que aquellas otras resguardadas en las fisuras de las rocas invertían su índice, es decir 1/2. Una correlación similar hemos obtenido en la distribución altitudinal de las poblaciones, si bien en este caso la textura es la que sufre las más importantes modificaciones. En conclusión, pensamos que los caracteres que han servido para diferenciar las especies del complejo oceánico son simplemente modificaciones ambientales del fenótipo, y por tanto deben ser considerados como una sola entidad taxonómica.

Igual tratamiento debe dársele a *P. nevadensis.* SALVO (op. cit.) concedió el rango específico a un ecótipo, en el que evidentemente los caracteres morfológicos resultaban ser buenos diferenciadores de aquellos de *P. hispanicus,* al menos si se tenían en cuenta los que se habían usado para distinguir las otras especies del género.

En cuanto a los táxones infraespecíficos atribuidos a *P. papaverifolius* los análisis realizados por nosotros confirman las observaciones de PICHI-SERMOLLI (1978) quien considera que *P. papaverifolius* se trata de un taxon muy polimorfo alterando fácilmente sus características por pequeñas fluctuaciones del medio ambiente.

En conclusión, atendiendo a los caracteres analizados por nosotros pensamos que los táxones incluidos en el género *Pleurosorus,* deben ser remitidos a *Asplenium* subgénero *Pleurosorus* como una sola especie.

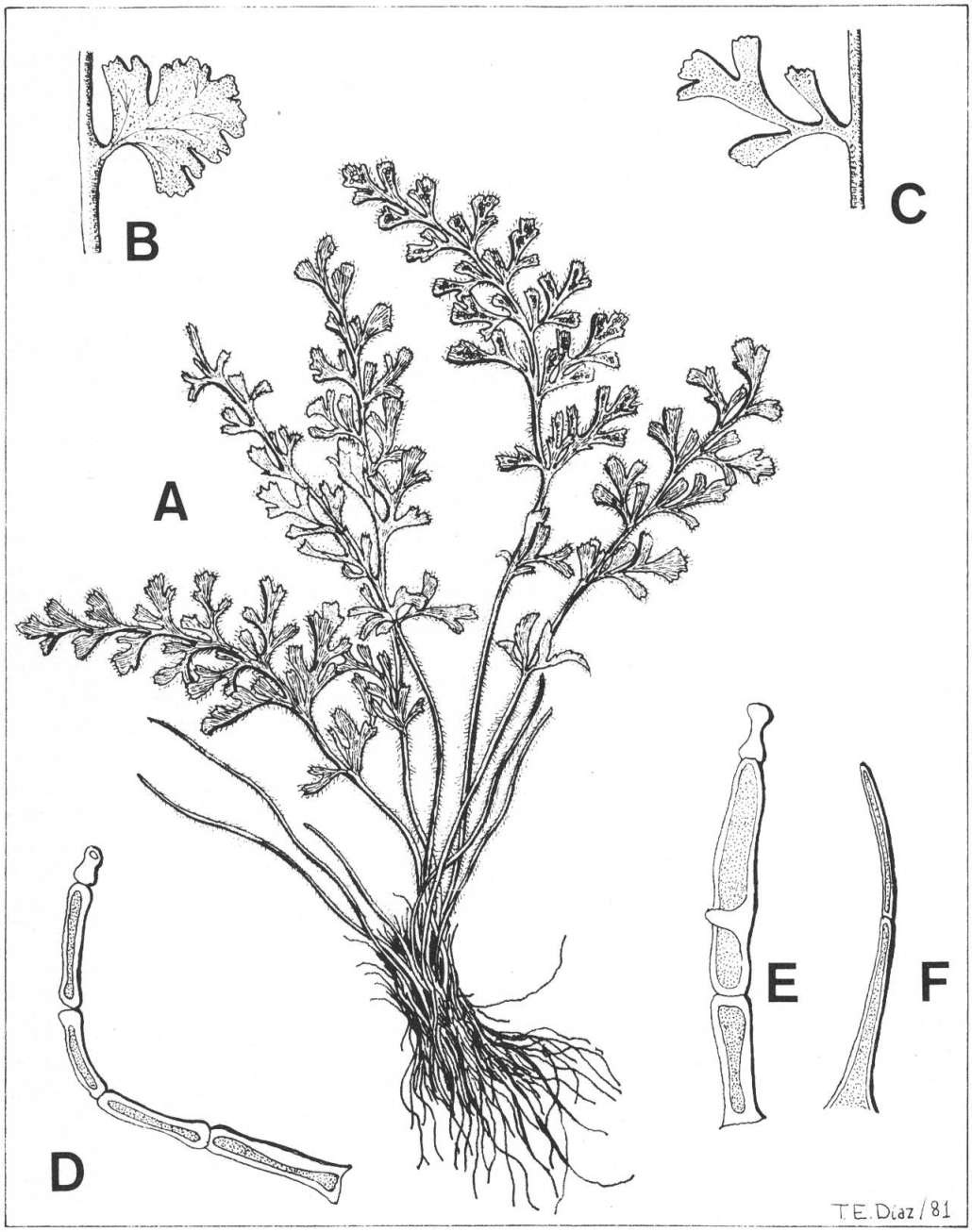


Fig. 8. – *Asplenium subglandulosum* (Hooker & Greville) Salvo, Prada & Díaz.

A, planta completa (Quebrada Honda, Chile. 1894. F. Philippi, BM). **B,** pinna de la subsp. *hispanicum* (Cosson) Salvo, Prada & Díaz. **C,** pinna de la subsp. *subglandulosum*. **D,** pelo glandular. **E,** pelo glandular gemmuloso. **F,** pelo eglandular.

Asplenium subglandulosum (Hooker & Greville) Salvo, Prada & Díaz **comb. nov.** (= *Gymnogramma subglandulosa* Hooker & Greville, Icones Filicum: 90. 1827.

Hemicriptófito de rizoma corto, cespitoso, cubierto de páleas castaño-oscuras, estrechas, cladradas y glandulosas en su borde. Fronde 4-15 cm de longitud y 2-5 cm de anchura, con abundante pilosidad. Peciolo monostélico, verde, tan largo como la lámina. Limbo desde pinnado a bipinnatífido de textura variable. Segmentos inferiores peciolados, cuneo-flabelados, con margen desde crenulado a profundamente dentado. Venas varias veces bifurcadas. Tricomas articulados, glandulosos o no. Soros desde linear a oblongo, al final confluentes (fig. 8).

Esporas de 31 × 22 × 18 a 45 × 31 × 30 μ (longitud, anchura y profundidad medidos en esporas acetolizadas, cfr. COOPER, 1958).Exosporio liso; perisporio relativamente frágil excediendo 2'5 a 7'5 micras de la superficie del exosporio, formando pliegues en número y longitud variables. Superficie del perisporio lisa a granulosa.

Número cromosómico: n = 36, 72.

Tipo: Dewent, Risdon (Cove). R. Brown. Iter australiense nº 7, 1802-1805 (BM) (sub *Grammitis rutaefoliae*).

Nomenclatura: al trasladar el género *Pleurosorus* al seno del género *Asplenium* este taxon debería nominarse como *A. rutifolium*. Al consultar el "Index Filicum" (CHRISTENSEN, 1909) encontramos que bajo tal binomen había descrito Kunze en 1836 otro taxon de Africa del Sur y las islas orientales de este continente. al analizar la lista de sinónimos resulta ser el más antiguo disponible *Gymnogramma subglandulosa* Hooker & Greville.

Ecología: curiosamente la ecología que presentan las entidades infraespecíficas que engloba este taxon, aunque muy separadas geográficamente, resulta ser similar. El comportamiento de las poblaciones neozelandesas ha sido estudiado por GIVEN (op. cit.). Resulta especialmente significativo el carácter de especie de roca caliente que este autor le confiere, atendiendo a autores precedentes. Las poblaciones estudiadas por nosotros en la Península Ibérica pueden ser encuadradas bajo la misma denominación, prefiriendo las fisuras expuestas y de escasa inclinación. El tipo de roca es distinto, ya que si bien en Nueva Zelanda coloniza sustratos basálticos, y en Australia se comporta como indiferente (calizas, basaltos, esquistos, etc.) en la Península Ibérica prefiere los sustratos calizos, sobre todo aquellos sometidos a procesos kársticos. La altitud que se alcanza en ambos casos es distinta, así las poblaciones de Oceanía no sobrepasan los 900 m, mientras que en Sierra Nevada hemos hallado ejemplares hasta los 2070 m. Pocos datos ecológicos poseemos de la población sudamericana, tan sólo que su comportamiento es igualmente fisurícola, alcanzando cotas de hasta 2000 m.

Fenología: el comportamiento fenológico de esta especie en sus tres areales es evidentemente distinto. Así, mientras los del hemisferio norte producen sus esporangios en mayo y junio, los de América y Oceanía lo hacen en diciembre y enero. Esta descompensación es totalmente acorde con las estaciones climáticas.

Distribución: uno de los problemas más interesantes planteados por el género *Pleurosorus* fueron aquellos de tipo epiontológico. El disperso areal de sus táxones ha servido en muchas ocasiones como prueba de la validez de su status genérico.

Para COPELAND (op. cit.), quien aducía un origen antártico de las aspleniáceas, la presencia de un taxon ibero-mauritano era explicable mediante la introducción humana de la planta en el Sur de España y en el Norte de Africa. Sin embargo, esta hipótesis era, ya desde un principio, bastante insatisfactoria. El reconocimiento de que los especímenes ibéricos eran diploides (MEYER, 1964) mientras que los neozelandeses eran tetraploides (BROWNLIE, 1957), hizo pensar que el taxon bético-atlásico debía ser el originario de los otros dos. LOVIS (1972) confirmaría aún más esta segunda hipótesis al analizar el porcentaje de poliploides de *Aspleniaceae* en el mundo y comprobar que la poliploidía aumenta desde el ártico al antártico, concluyendo que las aspleniáceas eran de origen ártico.

Los *Pleurosorus* posiblemente alcanzaron esta espectacular distribución en periodos geológicos propicios, a partir de un singameón original, bastante arcaico, tal vez próximo al origen de *Aspleniaceae,* y similar al taxon ibero-mauritano.

Si observamos la distribución del grupo *Teucrium bicolor* (fig. 9) podemos ver que sus áreas actuales de distribución son similares a las de *Asplenium subglandulosum.* Para CROIZAT (1971) esta sería explicable mediante el reconocimiento de tres importantes dorsales: la Australiano-Mediterránea, la Mediterráneo-Norteamericana y la Norte-Sudamericana. Muy probablemente en *A. subglandulosum* se dieron vías migratorias similares a estas, a partir de un centro de masa mediterráneo. Es probable que las pobalciones antárticas estuvieran conectadas entre sí, al igual que otras muchas plantas que aparecen comúnmente en Australia, Nueva Zelanda y Sudamérica (CRANWELL, 1963, 1968), de hecho las relaciones entre los dos táxones australes son más grandes que cualquiera de las dos con el taxon ártico.

SALVO (op. cit.) defendió el status específico de cada una de las poblaciones debido al grado de aislamiento geofráfico, si bien puso de manifiesto que *P. rutifolius* y probablemente *P. papaverifolius,* si se confirmaba que se trataba de un poliploide, podían ser referidos como neopoliploides y por tanto como subespecies (FAVARGER, 1967). Compartimos con NARDI (in litt.) que la especiación depende del grado de plasticidad genotípica, y no de las dimensiones de la barrera geográfica. Por tanto pensamos que efectivamente el rango subespecífico es el más

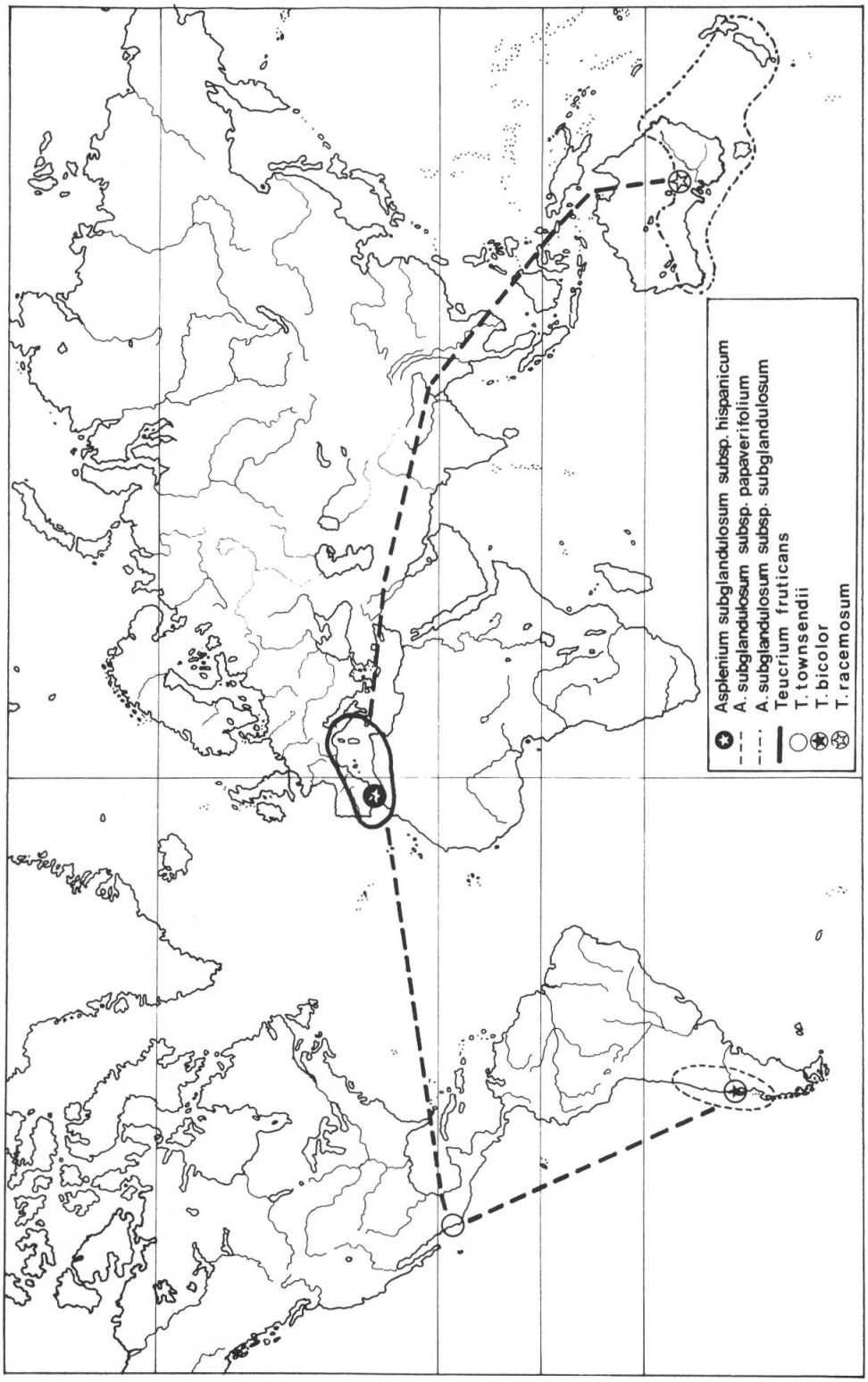


Fig. 9. – Distribución del grupo *Teucrium bicolor* y de *Asplenium subglandulosum*.

idóneo para estos táxones, apoyándonos igualmente en las escasas diferencias morfológicas anteriormente discutidas.

Entidades infraespecíficas: los caracteres en que nos hemos tenido que basar para la delimitación de las tres subespecies que proponemos han sido siempre de tipo macromorfológico, a excepción de los palinológicos, debido a la imposibilidad del manejo de material ajeno al MGC. Tal vez datos de tipo anatómico hubiesen servido para un deslindamiento más perfecto de las entidades, ya que aquellos morfológicos poseen un grado de solapamiento tal que no ofrecen un diagnóstico demasiado satisfactorio.

Asplenium subglandulosum subsp. **subglandulosum**

= *Gymnogramma subglandulosa* Hooker & Greville, Icones Filicum: 90. 1827.
= *Grammitis rutaefolia* R. Br., Prod. fl. N. Holl. 146. 1810.
= *Gymnogramma rutaefolia* Desv., Prod. 213. 1827.
= *Pleurosorus rutifolius* (R. Br.) Fée, Gen. 180. 1852.
= *Pleurosorus cuneatus* Fée, Gen. 180. 1852.
= *Ceterach rutifolium* Mett., Fil. Lips. 80. 1856.
= *Gymnogramma pozoi* (Lag.) Kunze var. *rutaefoliae* Hooker & Baker, Synopsis Filicum: 379. 1874.
= *Gymnogramma alpina* Potts, Tr. N. Zeal. Inst. 10: 361. 1879.
= *Pleurosorus subglandulosus* (Hooker & Greville) Tindale, Vict. Nat. 73: 169. 1957.

Frondes hasta de 20 cm de longitud, obovadas, generalmente verde-ceniciento, textura más o menos coriácea. Divisiones de último orden, al menos las superiores, estrechamente cuneadas. Lámina y peciolo con pelos articulados, 2-3(-4) celulares glandulosos o con 3-4(-5) celulares no glandulosos. Esporas de 44 × 30 × 29 micras perisporio frágil excediendo 5-7'5 micras del exosporio; pliegues abundantes bien marcados que en observación fotónica dan la impresión de formar un retículo irregular, superficie finamente granulosa, apareciendo en ocasiones pequeñas espínulas esparcidas.

Número cromosómico: $2n$ = 144 (BROWNLIE, 1958); n = 72 (LOVIS, 1972).

Distribución geográfica: Austràlia (cfr. TINDALE, 1957) y Nueva Zelanda (cfr. GIVEN, 1972).

Localidades estudiadas: Dewent, Risbon (Cove); Iter Australiense nº 7, 1802-1805; *R. Brown* (BM). On shaded rocks banks in the face of limestone rocks, near Bathorst, N. S. Wales; Dec. 1825; *Dunningham* (BM). New Holl; s.f.; *A. Cunningham* (BM). Coonabarralivan, New South Wales; May 1933; *J. Larouth* (BM). Nova Hollandia ora Australia, Kanguroo Island; 1800; *R. B.* (BM). West Australian Goldfields; 1895; *S. Moore & G. J. Baker* (BM). Gossberry Hill, Darling Range, West

Australian; 8.9.1903 y 16.7.1904; *A. Morrinson* (BM). Port Augusta, South Australian; 23.12.1885; *T.-S.* (BM). Beaumont Hill, New South Wales; 26.5.1955; *Johnson & Constable* (BM). Mount Wheoga, New South Wales; 21.3.1956; *Constable* (BM). New England, New South Wales; s.f.; *Mueller* (BM). Canterbury, South Island; 9.1924; *Awall* (BM). Victoria, Australia; 1856; *Hance* (BM). Draling Range; Sept. 1901; *C. Andrews* (BM). New South Wales; s.f.; *Mueller* (BM). Pinade Mountain, New South Wales; 21.3.1956; *Constable* (BM). Eyre Peninsula, South australia; 26.4.1969; *B. J. Baylock* (BM).

Asplenium subglandulosum subsp. **papaverifolium** (Kunze) Salvo, Prada & Díaz, **comb. stat. nov.**

= *Gymnogramma papaverifolia* Kze., anal. 12, t. 8, f. 2. 1837.
= *Pleurosorus papaverifolius* (Kze.) Fée, Gen. 180. 1852.
= *Pleurosorus inmersus* Fée, Gen. 180. 1852.
= *Ceterach papaverifolium* Mett., Fil. Lips. 80, t. 13, f. 14. 1856.
= *Gymnogramma inmersa* Moore, Ind. 232. 1861.
= *Gymnogramma pozoi* (Lag.) Kunze var. *papaverifolia* Hooker & Baker, Synopsis Filicum: 379. 1874.
= *Pleurosorus papaverifolius* (Kze.) Fée var. *spegazzinii* Hicken, Apuntes Hist. Nat. 1: 51. 1909.
= *Pleurosorus papaverifolius* (Kze.) fée var. *nana* Villagrán in Villagrán & Mesa. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile 32: 371. 1971.
= *Pleurosorus papaverifolius* (Kze.) Fée var. *hirsuta* Villagrán in Villagrán & Mesa. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile 32: 373. 1971.

Frondes hasta 18 cm de longitud, elípticas a obovadas, verde ceniciento, textura coriácea. Pinnas al menos las superiores cuneadas. Lámina y peciolo con pelos glandulosos y eglandulosos al mismo tiempo, algunos gemmulosos (fig. 8, E), bi o tricelulares. Con glándulas peltadas en el borde de la lámina. Esporas de 32 × 22× 19 micras. Perisporio medianamente frágil excediendo 2'5-6'2 micras del exosporio, escasamente plegado; pliegues con crestas muy obtusas, irregularmente dispuestos. Superficie lisa, de aspecto esponjoso cuando se observa al microscopio electrónico de barrido, presentando ocasionalmente diminutas espínulas.

Número cromosómico: no se conoce.

Typus: n.v.

Distribución geográfica: Chile y Argentina (fig. 10.).

Localidades estudiadas: Tierra de Santa Cruz, Patagonia; 11.1931; *Rayada* (BM). Retorca; 1904; *Philipi* (BM). Cerro El Aguila, Limache, Departamento de Quillota, Valparaiso; 3.9.1967; *Villagran* (Herbario Museo de La Plata). Mina de Baritina, Las Heras, Estancia de Canota; 11.5.1963; *Ruiz Leal* (Herbario Museo de La Plata). La Campana, Limache, Quillota, Valparaiso; 13.8.1967; *Villagran & Mesa* (Herbario Museo de La Plata). Tupungato, Pampa de La Rinconada; 11.12.1963;

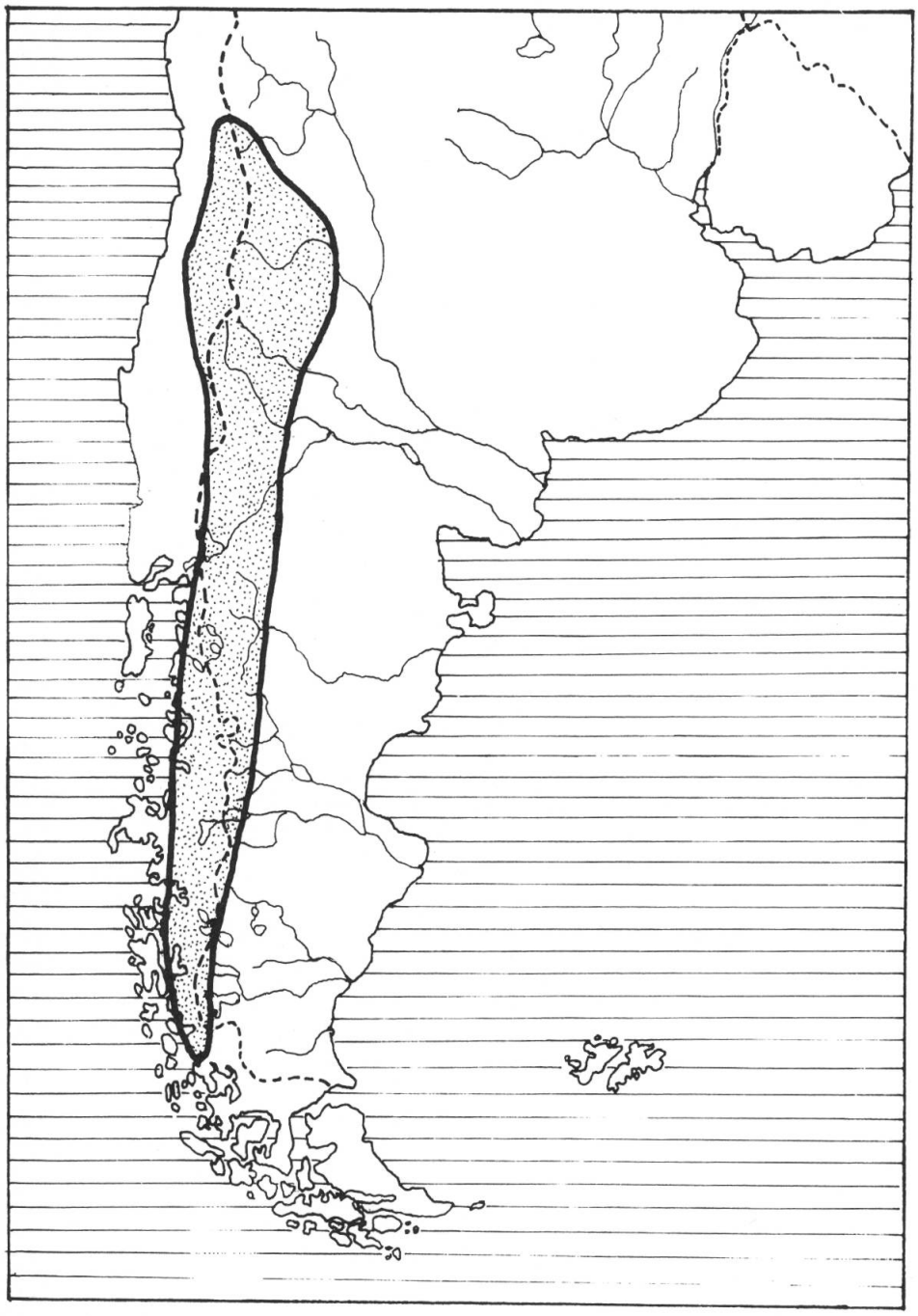


Fig. 10. – Areal de *Asplenium subglandulosum* subsp. *papaverifolium*.

Ruiz Leal (Herbario Museo de La Plata). San Carlos, Quebrada de Alvarado; 14.12.1947; *Ruiz Leal* (Herbario Museo de La Plata).

Asplenium subglandulosum subsp. **hispanicum** (Cosson) Salvo, Prada & Díaz, **stat. nov.**
= *Grammitis hispanica* Cosson, Not. Pl. Crit. 48. 1849.
= *Gymnogramma rutaefolia* Desv. var. *hispanica* Hooker, Icon. Plant. 10, pl. 932. 1854.
= *Ceterach hispanicum* (Cosson) Mett., Fil. Lips. 80. 1856.
= *Pleurosorus pozoi* auct., non *Hemionitis pozoi* Lag.
= *Asplenium hispanicum* (Cosson) Greuter & Burdet, Willdenowia 10: 17. 1980.
= *Pleurosorus nevadensis* Salvo, Lazaroa 1: 147. 1980.
= *Asplenium nevadense* (Salvo) Greuter & Burdet, Willdenowia 10: 230. 1980.

Frondes de hasta 8 cm de longitud, elípticas a obovadas, generalmente verdes, textura herbácea. Pinnas, al menos las superiores, anchamente cuneadas en la base atenuándose bruscamente y formando un pequeño peciolo. Pelos glandulares entremezclados con los eglandulosos, 3-4(-5) celulares, con glándulas sentadas dispuestas esparcidamente por toda la fronde. Esporas de 36 × 26 × 25 micras. Perisporio medianamente frágil excediendo 5-7'5 micras del exosporio. Pliegues muy escasos. Superficie lisa, de aspecto esponjoso cuando se observa mediante microscopio electrónico de barrido.

Número cromosómico: $2n = 72$ (MEYER, 1964), $n = 36$ (LOVIS, 1972).

Typus: in fissuris umbrosis rupium abruptarum regionis montanae Granatensis, ad fauces montis Sierra de Ronda dictas Puerto del Viento (E. Bourgeau, 29a di Junii, pl. Esp. 1849, n 515) (n.v.).

Distribución geográfica: España y Marruecos (fig. 11).

Localidades estudiadas: Ifrane, Midle Atlas; 7.4.1923; *Jahandiez* (BM). Tisuka; 15.6.1928; *Font-Quer* (BM). Grazalema; 6.1925; *Font-Quer* (MA 163 719). Canales, Granada; 26.2.1976; *Varo, Gil & Blanca* (Herb. Fac. Cien. Granada 2022). Sierra de Alfacar, Granada; 7.1978; *Salvo* (MGC 5876). Central Dílar, Granada; 11.1978; *Salvo* (MGC 5883); Sierra de Los Guajares, Granada; 3.1979; *Salvo* (MGC 5878). Salto del Caballo, Málaga; 10.1979; *Nieto* (MGC 5880).

Clave de determinación de la subespecies de Asplenium subglandulosum

1. Divisiones de último orden ovadas y anchamente cuneadas en su base, atenuándose bruscamente cerca del raquis, formando un pequeño peciolo. Tricomas 3-4(-5) celulares, estando más o menos en igual proporción los glandulosos y eglandulosos. Con glándulas sentadas dispuestas por toda la lámina. Esporas de 36 × 26 × 25 micras (acetolizadas). Plantas bético-atlásicas
Asplenium subglandulosum subsp. **hispanicum**

1a. Divisiones de último orden cuneadas, no atenuándose bruscamente para formar un peciolo. Tricomas glandulosos raramente con 4 células. Sin glándulas sentadas dispuestas por la lámina 2

2. Con glándulas peltadas en el borde de la fronde. Algunos tricomas gemmulosos. Igual proporción de tricomas glandulosos y eglandulosos en un mismo pie de planta. Esporas de 32 × 22 × 19 micras (acetolizadas). Plantas sudamericanas
Asplenium subglandulosum subsp. **papaverifolium**

2a. Sin glándulas peltadas en el borde de la fronde. Sin tricomas gemmulosos. Mayor proporción de uno de los tipos de pelos en un mismo pie de planta. Esporas de 44 × 30 × 29 micras (acetolizadas). Plantas de Oceanía
Asplenium subglandulosum subsp. **subglandulosum**

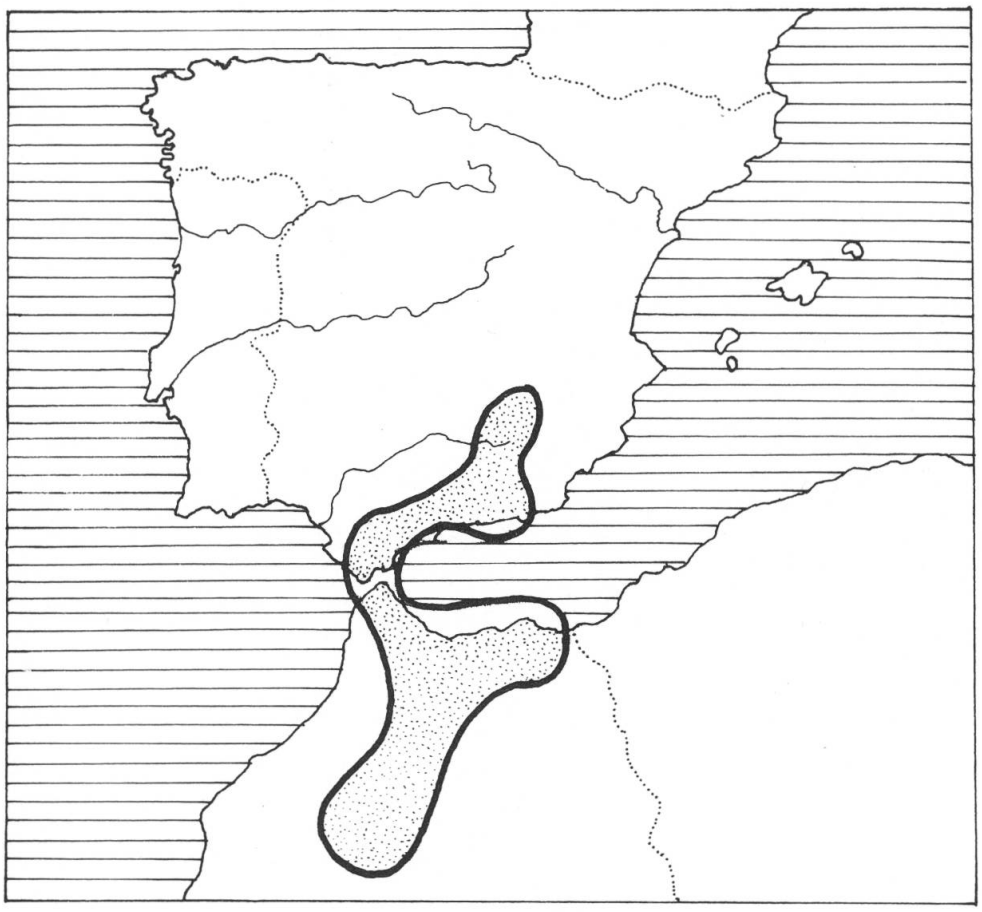


Fig. 11. – Areal de *Asplenium subglandulosum* subsp. *hispanicum*.

AGRADECIMIENTOS

Nuestros más sinceros agradecimientos a los profesores Dr. De La Sota (Buenos Aires), Dr. Given (Christchurch), Dr. Nardi (Florencia), Dr. Pichi-Sermolli (Perugia), Dr. Reichstein (Basilea) y Dr. Rivas-Martinez (Madrid) quienes con el mejor espíritu científico criticaron nuestros puntos de vista. A los herbarios BM, MA, Facultad de Ciencias de Granada y Museo de La Plata por el préstamo de su material.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALSTON, A. H. G. (1956). The subdivision of the Polypodiaceae. *Taxon* 5: 23-25.

BROWNLIE, G. (1958). chromosome numbers in New Zealand Ferns. *Trans. R. Soc. New Zealand* 85: 212-216.

CHRISTENSEN, C. F. A. (1906). *Index Filicum.* Hafniae.

COPELAND, E. B. (1947). Genera Filicum. Walthan, Mass. *Chronica Botanica.*

COSSON, E. (1849). *Notes sur quelques plantes critiques ou rares du midi de l'Espagne* (2e partie des notes sur quelques plantes critiques, rares ou nouvelles). Paris.

COUPER, R. A. (1958). British mesozoic microspores and pollen grains, a systematic and stratigraphic study. *Paleontographica* 103: 75-179.

CROIZAT, L. (1971). Polytopisme ou monotopisme? Le cas de Viola parvula Tin. et de plusieurs autres plantes et animaux. *Bol. Soc. Brot.* 45(2e ser.): 379-433.

DIAZ, T. E. & A. E. SALVO (1981). Aplicación de la taxonomía numérica en pteridología: estudio de la variabilidad en Asplenium marinum L. *Trab. y Monograf. Dep. Bot. Málaga* 2 (en prensa).

DOBZHANSKY, T. & col. (1980). *Evolución.* Ed. Omega, Barcelona.

FAVARGER, C. (1967). Cytologie et distribution des plantes. *Biol. Rev.* 42: 163-206.

GIVEN, D. R. (1972). Pleurosorus rutifolius (R. Br.) Fée (Aspleniace) in New Zealand. *New Zealand J. Bot.* 10: 495-506.

GREUTER, W. & H. M. BURDET (1980). Asplenium hispanicum (Cosson) comb. nov. *In:* GREUTER, W. (Ed.), MED-Checklist-Notulae, 1. *Willdenowia* 10: 17.

– & H. M. BURDET (1980). Asplenium nevadense (Salvo) comb. nov. *In:* GREUTER, W., MED-Checklist-Notulae, 2. *Willdenowia* 10: 230.

HOLTTUM, R. E. (1947). A revised classification of leptosporangiate ferns. *J. Linn. Soc. (Bot.)* 53: 123-158.

– (1949). The classification of ferns. *Biol. Rev.* 24: 267-296.

LOVIS, J. D. (1973). A byosistematic approach to phylogenetic problems and its application to the Aspleniaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 67: 211-228.

MEYER, D. E. (1963). Über neue und seltene Asplenien Europas, 2. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 76: 13-22.

– (1964). Über neue und seltene Asplenien Europas, 3. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 80: 28-39.

– (1964). Zum Aussagewert des Chromomenbildes für die Systematik. *Bot. Jb.* 83(2): 107-114.

MORTON, C. V. (1959). Sur la nomenclature de deux fougères rares d'Espagne. *Bull. soc. Bot. France* 106: 231-234.

NAYAR, B. K. & D. SANTHA (1964). Spore morphology of Indian ferns. II. Aspleniaceae and Blechnaceae. *Grana Palynol.* 5(2): 222-246.

NIESCHALK, A. & C. NIESCHALK (1962). Zwei europaische Farne. *Natur & Mus.* 92: 296-298.

PICHI-SERMOLLI, R. E. G. (1977). Tentamen pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia* 31(2): 313-512.

– (1979). A survey of the pteridological flora of the Mediterranean Region. *Webbia* 34(1): 175-242.

– & M. P. BIZZARRI (1978). The botanical collections (Pteridophyta and Spermatophyta) of the AMF Mares-G.R.S.T.S. expedition to Patagonia, Tierra del Fuego and Antarctica. *Webbia* 32(2): 455-534.

SALVO, A. E. (1980). El género Pleurosorus (Aspleniaceae) en la Península Ibérica. *Lazaroa* 1: 143-152.

SOKAL, R. & C. MISCHENER (1958). A statistical method for evaluating systematic relationship. *Univ. Kansas. Sci. Bull.* 38: 1409-1438.

– & P. SNEATH (1963). *Principles of numerical taxonomy.* W. H. Freeman & Cia., San Francisco & Londres.

TINDALE, M. D. (1957). A new combination in Pleurosorus. *Victorian Naturalist* 78(10): 169-170.

VILLAGRAN, C. & A. MESA (1971). Sobre dos variedades nuevas de Pleurosorus papaverifolius (Kunze) Fée encontradas en la provincia de Valparaiso. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile* 32: 371-376.

WAGNER, W. H. (1974). Structure of spores in relation to fern phylogeny. *Ann. Misouri Bot. Gard.* 61: 332-353.

Direcciones de los autores: A. E. S.: Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga.

C. P.: Departamento de Botánica, Facultad de Biología, Universidad de Madrid.

T. D.: Departamento de Botánica, Facultad de Biología, Universidad de León.