



UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA



**UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA**

DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA, ECOLOGÍA Y FISIOLOGÍA VEGETAL

ÁREA DE BOTÁNICA

Programa de Doctorado en Recursos Naturales y Gestión Sostenible

**ESTUDIO TAXONÓMICO DE *FESTUCA* L. SECT.  
*FESTUCA* (POACEAE) EN LA PENÍNSULA IBÉRICA**

---

**TAXONOMIC STUDY OF *FESTUCA* L. SECT. *FESTUCA*  
(POACEAE) IN THE IBERIAN PENINSULA**

Autora

**María Gloria Martínez Sagarra**

Director de Tesis

**Juan Antonio Devesa Alcaraz**

**Córdoba, 2018**

TITULO: *ESTUDIO TAXONÓMICO DE FESTUCA L. SECT. FESTUCA  
(POACEAE) EN LA PENINSULA IBÉRICA*

AUTOR: *María Gloria Martínez Sagarra*

---

© Edita: UCOPress. 2018  
Campus de Rabanales  
Ctra. Nacional IV, Km. 396 A  
14071 Córdoba

<https://www.uco.es/ucopress/index.php/es/>  
[ucopress@uco.es](mailto:ucopress@uco.es)

---





UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA



**UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA**

FACULTAD DE CIENCIAS

DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA, ECOLOGÍA Y FISIOLOGÍA VEGETAL

ÁREA DE BOTÁNICA

**ESTUDIO TAXONÓMICO DE *FESTUCA* L. SECT.  
*FESTUCA* (POACEAE) EN LA PENÍNSULA IBÉRICA**

Memoria presentada por la licenciada **María Gloria Martínez Sagarra**  
para optar al grado de Doctor en Biología con Mención Internacional  
por la Universidad de Córdoba

Director de Tesis

Juan Antonio Devesa Alcaraz

**Córdoba, 15 de octubre de 2018**

La presente Tesis se enmarca dentro del Proyecto *Flora iberica* financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad dentro de los proyectos **CGL-2011-28613-C03-02**, **CGL2014-52787-C3-3-P**, y **CGL2017-85204-C3-3-P**, cofinanciados con fondos FEDER, al amparo de la beca **BES-2012-059366**.

Fotografía de la cubierta: *Festuca longiauriculata*.



## **TÍTULO DE LA TESIS:**

Estudio taxonómico de *Festuca* L. sect. *Festuca* (Poaceae) en la Península Ibérica.

## **DOCTORANDA:**

María Gloria Martínez Sagarra

## **INFORME RAZONADO DEL DIRECTOR DE LA TESIS**

El objeto de esta Tesis Doctoral ha sido el estudio taxonómico de las especies que tradicionalmente se han incluido dentro de la sección *Festuca* del género *Festuca* L. en la Península Ibérica, cuya diversidad y complejidad en el territorio es sobradamente conocido por los especialistas. La iniciativa se inscribe en el Proyecto *Flora iberica*, financiado en la actualidad por el Ministerio de Economía y Competitividad. El estudio ha entrañado la realización de numerosas prospecciones en el campo, necesarias para conocer la diversidad *in situ* de la sección y recolectar suficiente material para abordar el estudio biométrico, así como los análisis anatómicos, moleculares y de estimación del tamaño genómico –estos últimos realizados para el género en su totalidad– encaminados a apoyar la revisión y síntesis taxonómica de la sección. El estudio ha requerido, además, de una exhaustiva revisión morfológica del material depositado en los herbarios peninsulares. Con todo ello se ha resuelto la Taxonomía y Nomenclatura en el grupo elegido, plasmada en un estudio que se apoya, además de en datos como los citados más arriba, en los de carácter ecológico, corológico, fenológico, etc. De especial interés, tanto para la consecución de los objetivos como para la formación de la doctoranda, han sido los análisis filogenéticos con marcadores moleculares, llevados a cabo durante la estancia realizada en el Dpto. de Biología Molecular e Ingeniería Bioquímica de la Universidad Pablo de Olavide; y la estimación del tamaño genómico mediante citometría de flujo, realizada durante la estancia de tres meses de duración en el Dpto. de Ciências da Vida de la Universidad de Coimbra. En cuanto a los resultados, ya han visto la luz cuatro publicaciones, dos de ellas en revistas indexadas en JCR. El resto de los resultados pasarán a integrar el tratamiento monográfico en el volumen 19(1) de *Flora iberica*, en fase de preparación. Así, la doctoranda cumple con los requisitos académicos y científicos exigidos para su defensa y para poder optar al grado de Doctor con Mención Internacional.

Por todo ello, se autoriza la presentación de la Tesis Doctoral.

Córdoba, 15 de octubre de 2018

Firma del director

Fdo. Juan Antonio Devesa Alcaraz



## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todas las personas que me han prestado su ayuda durante el desarrollo de la Tesis y que han contribuido a su realización.

A mi director de Tesis, Juan Devesa, por confiar en mí y darme esta oportunidad. Gracias por tus consejos, interés e implicación en esta Tesis. Por enseñarme Botánica en sentido amplio y enriquecer mi conocimiento teórico y práctico en las muchas campañas de recolección compartidas. Por tener siempre tiempo para mis dudas, preguntas e inquietudes, y por demostrarme que todo es posible si hay ilusión y trabajo.

Al Ministerio de de Economía y Competitividad del Gobierno de España, que ha financiado mi beca predoctoral, las becas para realizar las estancias, y los distintos proyectos de investigación en los que he participado y lo sigo haciendo (CGL-2011-28613-C03-02, CGL2014-52787-C3-3-P, y CGL2017-85204-C3-3-P del Plan Nacional I+D).

A Modesto Luceño (Universidad Pablo de Olavide), João Loureiro y Sílvia Castro (Universidad de Coimbra), por acogerme en sus laboratorios durante mis estancias. A sus respectivos grupos por su gran acogida y por ayudarme en todo lo que necesité, especialmente a Tamara Villaverde (UPO) y Daniela Tavares (UC). A Paco, por ser un gran cicerone en Coimbra y ayudarme en mis incursiones dialécticas galaico-portuguesas. A las personas que conocí en Sevilla, fuera o no del ámbito universitario, con quienes compartí grandes momentos, en especial a Juanra y a Leticia.

A las personas con las he tenido la suerte de ir a recolectar: Baltasar Cabezudo, Federico Casimiro-Soriguer, Eusebio López, Benito Crespo, Patricio Bariego, Pedro Sánchez, etc. A César Morales por acompañarme a más de una sierra con gran espíritu campero.

A mis compañeros del área de Botánica de la Universidad de Córdoba y al personal del Herbario, en especial a Mari Pili. A Manuel de la Estrella y a Regina Berjano por su comprensión e inestimable ayuda. A Esther por resolver todas las cuestiones administrativas con esa energía que le caracteriza.

A las personas que he tenido la suerte de conocer en Córdoba. A Edu y Diego por su continuos ánimos. A David por su amistad y por ofrecerme siempre su ayuda, ¡R que R!

A Consuelo Cebolla, por animarme a solicitar la beca predoctoral, por sus consejos y por las conversaciones científicas –a veces casi metafísicas– compartidas que tanto reconfortan. A Emma Ortúñez por su interés y buena disposición en todo momento.

A mis colegas y amigos de la UAM, en especial a Judith, Alejandro y Elena, porque aunque nos veamos poco, siempre conseguís mantener vivo el recuerdo de las “mesas multidisciplinares” de Botánica y Paleontología, el buen compañerismo y esas inolvidables quedadas por las calles de Madrid. Gracias por estar tan pendiente de mí, ¡L3M!

A mis padres y a mi hermana, por apoyarme incondicionalmente durante toda esta andadura, por aguantar mis malos ratos, y darme fuerza cuando más lo he necesitado.

En definitiva, a todas las personas que, relacionadas o no con el mundo científico, habéis confiado en mí, y me habéis demostrado vuestro cariño y apoyo. A todos vosotros, gracias.

## ÍNDICE

RESUMEN/ABSTRACT .....	1
------------------------	---

### CAPÍTULO 1. Introducción y objetivos

1.1. La familia Poaceae.....	5
Características morfológicas .....	6
Reproducción .....	9
Origen y diversificación.....	11
Sistemática y filogenia .....	11
1.2. La subfamilia Pooideae.....	13
1.3. La subtribu Loliinae.....	16
1.4. El género <i>Festuca</i> L.....	17
Conocimiento taxonómico en Europa y la Península Ibérica .....	17
Caracterización morfológica .....	21
Importancia taxonómica de la cariología y la anatomía foliar.....	25
Caracterización infragenérica en la Península Ibérica .....	27
Filogenia y evolución.....	34
Origen y diversificación.....	35
1.5. La sección <i>Festuca</i> .....	36
1.6. Objetivos.....	40
Bibliografía .....	41
Apéndice 1 .....	57

### CAPÍTULO 2. Estudio de la anatomía foliar

#### Study of the leaf anatomy in cross-section in the Iberian species of *Festuca* L. (Poaceae) and its systematic significance

Abstract.....	65
Introduction.....	66
Material and methods.....	68
Results and discussion .....	68
Leaf anatomy in the <i>Festuca</i> species of the fine-leaved clade.....	76
<i>Festuca</i> sect. <i>Festuca</i> .....	76
<i>Festuca</i> sect. <i>Aulaxyper</i> .....	82
<i>Festuca</i> sect. <i>Eskia</i> .....	84

Leaf anatomy in the <i>Festuca</i> species of the broad-leaved clade.....	85
<i>Festuca</i> sects. <i>Scariosae</i> and <i>Pseudoscariosa</i> .....	88
<i>Festuca</i> sect. <i>Subbulbosae</i> .....	88
<i>Festuca</i> sect. <i>Lojaconoa</i> .....	89
<i>Festuca</i> sect. <i>Phaeochloa</i> .....	89
<i>Festuca</i> sects. <i>Plantynia</i> and <i>Schedonorus</i> .....	90
Conclusion and final remarks .....	90
Acknowledgements.....	92
References.....	92
Supplementary material 1 .....	97

### **CAPÍTULO 3. Estimación del tamaño genómico mediante citometría de flujo**

Introducción.....	107
Objetivos.....	109
Material y métodos .....	110
Datos bibliográficos .....	110
Material vegetal utilizado para FCM .....	110
Análisis del tamaño genómico .....	111
Preparación de las suspensiones nucleares.....	111
Estimación de la cantidad de ADN nuclear en unidades absolutas (tamaño del genoma holoploide o valor 2C).....	112
Inferencia del nivel de ploidía.....	114
Resultados.....	114
Frecuencia de la poliploidía .....	114
Variación del tamaño genómico holoploide y monoploide.....	116
Variación intraespecífica del tamaño genómico .....	129
Variación en el nivel de ploidía observado e inferido mediante FCM.....	129
Discusión .....	134
Variación interespecífica del tamaño genómico .....	134
Variación intraespecífica del tamaño genómico .....	135
Variación del tamaño genómico en grupos taxonómicos complejos .....	137
El complejo de <i>F. summilusitana</i> .....	137
El complejo de <i>F. inops</i> .....	140
Nivel de ploidía, tamaño genómico y filogenia .....	141
Consideraciones sobre las estimaciones en material seco.....	143



Conclusiones.....	144
Bibliografía.....	145

#### **CAPÍTULO 4. Estudio filogenético**

Introducción.....	153
Objetivos.....	153
Material y métodos.....	154
Material vegetal.....	154
Extracción, amplificación y secuenciación de ADN.....	154
Análisis filogenético.....	155
Resultados.....	156
Discusión.....	163
Relaciones filogenéticas y morfológicas en las <i>Festuca</i> de “hoja ancha”.....	164
Relaciones filogenéticas y morfológicas en las <i>Festuca</i> de “hoja estrecha”.....	166
Conclusiones.....	169
Bibliografía.....	171
Apéndice 1.....	175
Apéndice 2.....	182

#### **CAPÍTULO 5. Estudio taxonómico y corológico**

<b>5.1. <i>Festuca indigesta</i> subsp. <i>indigesta</i> en la Sierra de Gádor (Almería, SE de España).....</b>	<b>195</b>
---	------------

#### **5.2. Estudio taxonómico del complejo *Festuca alpina* (Poaceae, Pooideae) en la Península Ibérica**

Resumen/Abstract.....	199
Introducción.....	199
Materiales y métodos.....	200
Resultados y discusión.....	202
Tratamiento taxonómico.....	202
<i>F. alpina</i> .....	202
<i>F. glacialis</i> .....	205
<i>F. frigida</i> .....	208
Bibliografía.....	210

### 5.3. Taxonomic treatment of the *Festuca marginata* group (Pooideae, Poaceae) on the Iberian Peninsula (SW Europe)

Abstract/Resumen.....	215
Introduction.....	215
Materials and Methods.....	217
Results.....	221
Discussion.....	229
Taxonomic treatment .....	230
<i>F. marginata</i> .....	231
<i>F. marginata</i> subsp. <i>marginata</i> .....	231
<i>F. marginata</i> subsp. <i>andres-molinae</i> .....	218
<i>F. lambinonii</i> .....	233
Acknowledgements.....	236
References.....	236

### 5.4. Revisión taxonómica de la sect. *Festuca* en la Península Ibérica

Introducción.....	241
Caracteres taxonómicos .....	242
Tratamiento taxonómico .....	251
Sección <i>Festuca</i> .....	251
Clave para las especies .....	251
<i>F. ovina</i> subsp. <i>hirtula</i> .....	257
<i>F. airoides</i> .....	263
<i>F. airoides</i> subsp. <i>airoides</i> .....	267
<i>F. airoides</i> subsp. <i>niphobia</i> .....	270
<i>F. aragonensis</i> .....	275
<i>F. vettonica</i> .....	281
<i>F. longiauriculata</i> .....	286
<i>F. reverchonii</i> .....	293
<i>F. hystrix</i> .....	299
<i>F. segimonensis</i> .....	311
<i>F. indigesta</i> subsp. <i>indigesta</i> .....	319
<i>F. summilusitana</i> .....	327
<i>F. summilusitana</i> subsp. <i>summilusitana</i> .....	333
<i>F. summilusitana</i> subsp. <i>lagascae</i> .....	342

<i>F. summilusitana</i> subsp. <i>cebollae</i> .....	348
<i>F. yvesii</i> .....	352
<i>F. yvesii</i> subsp. <i>yvesii</i> .....	355
<i>F. yvesii</i> subsp. <i>altopyrenaica</i> .....	360
<i>F. vasconensis</i> .....	364
<i>F. vasconensis</i> subsp. <i>vasconensis</i> .....	368
<i>F. vasconensis</i> subsp. <i>actiophyta</i> .....	372
<i>F. glauca</i> .....	377
<i>F. brigantina</i> .....	383
<i>F. inops</i> .....	388
<i>F. inops</i> subsp. <i>inops</i> .....	394
<i>F. inops</i> subsp. <i>valentina</i> .....	406
<i>F. greuteri</i> .....	410
<i>F. greuteri</i> var. <i>greuteri</i> .....	415
<i>F. greuteri</i> var. <i>camarolensis</i> .....	418
<i>F. occitanica</i> .....	422
<i>F. ochroleuca</i> .....	427
<i>F. ochroleuca</i> subsp. <i>ochroleuca</i> .....	430
<i>F. ochroleuca</i> subsp. <i>heteroidea</i> .....	432
<i>F. liviensis</i> .....	435
<i>F. marginata</i> .....	441
<i>F. marginata</i> subsp. <i>marginata</i> .....	444
<i>F. marginata</i> subsp. <i>andres-molinae</i> .....	447
<i>F. lambinonii</i> .....	448
<i>F. frigida</i> .....	454
<i>F. glacialis</i> .....	458
<i>F. alpina</i> .....	463
Nombres a resolver .....	465
Grupo “Exaratae + <i>F. plicata</i> ” .....	467
<i>F. capillifolia</i> .....	470
<i>F. borderei</i> .....	477
<i>F. clementei</i> .....	483
<i>F. plicata</i> .....	490

Species excludendae .....	499
<i>F. ampla</i> .....	499
<i>F. querana</i> .....	515
<i>F. henriquesii</i> .....	521
Bibliografía .....	527
<b>CONCLUSIONES/CONCLUSIONS</b> .....	<b>537</b>

**Resumen**  
**Abstract**

---



## RESUMEN

*Festuca* L. (familia Poaceae, subfamilia Pooideae, tribu Poeae, subtribu Loliinae) es uno de los géneros más diversos y complejos (unas 500 especies a nivel mundial) de la familia de las gramíneas. Tiene una gran diversidad en la Península Ibérica, en donde se reconocen unos 100 taxones organizados en tres subgéneros y diez secciones, de las cuales la sect. *Festuca* es la más rica en especies. Esta sección se caracteriza por tener una gran variabilidad morfológica, debida en gran parte a la propia plasticidad fenotípica, y a los procesos de poliploidía y reciente especiación, lo que dificulta en gran medida el reconocimiento y la delimitación de los taxones descritos hasta la fecha. En esta Tesis Doctoral se ha abordado el estudio taxonómico de la sect. *Festuca* –en su circunscripción tradicional– en el ámbito de la Península Ibérica. Para su resolución, se han estudiado morfológicamente más de 4.200 pliegos de herbario, y también se han llevado a cabo estudios de anatomía foliar, análisis del tamaño genómico mediante citometría de flujo, y análisis filogenéticos con marcadores nucleares y cloroplásticos, que se corresponden con los diferentes capítulos que integran esta Tesis. Estos análisis se han extendido también a muchas otras especies del género con representación peninsular, con el fin de delimitar correctamente la sect. *Festuca*. Con todos estos datos, se realiza una nueva propuesta taxonómica de la sección, en la que se reconocen 33 taxones (24 especies), de los que *F. greuteri* var. *greuteri*, *F. greuteri* var. *camarolensis* y *F. summilusitana* subsp. *cebollae* se describen en este estudio. Además, se proponen 5 nuevas combinaciones nomenclaturales, y 2 nuevas lectotipificaciones. De *Festuca* sect. *Festuca* se excluyen *F. ampla*, *F. henriquesii* y *F. querana*, proponiéndose su inclusión en *Festuca* sect. *Aulaxyper*. De igual forma, sobre la base de los datos obtenidos, *F. borderei*, *F. capillifolia*, *F. clementei* y *F. plicata*, se ubican provisionalmente en un grupo parafilético –“*Exaratae* + *F. plicata*”–, cuya resolución taxonómica requiere de análisis filogenéticos adicionales y la consideración en ellos de algunos géneros afines.

## ABSTRACT

*Festuca* L. (family Poaceae, subfamily Pooideae, tribe Poeae, subtribe Loliinae) is one of the most diverse and complex genera (c. 500 species worldwide) within the grass family. The genus has a great diversity in the Iberian Peninsula, with near 100 recognized taxa organized in three subgenera and ten sections. Section *Festuca* is the richest group in species within the genus *Festuca*. This section is characterized by a broad morphological variability, mainly due to its phenotypic plasticity, polyploidy, and recent speciation events, which altogether difficult the recognition and delimitation of the taxa currently described. This PhD Thesis is focused on the taxonomic study of sect. *Festuca* –in its traditional circumscription– in the Iberian Peninsula. More than 4,200 herbarium vouchers have been reviewed during the morphological study, accompanied by studies on foliar anatomy, genome size variability using flow cytometry, and phylogenetic analyses with nuclear and plastid markers, that correspond to the different chapters of the PhD Thesis. These analyses included many other Iberian species within the genus, in order to correctly delimit the sect. *Festuca*. With these datasets, a new taxonomic proposal of the section is presented, with 33 taxa (24 species) recognized. *Festuca greuteri* var. *greuteri*, *F. greuteri* var. *camarolensis*, and *F. summilusitana* subsp. *cebollae* are described for the first time in this study. In addition, 5 new nomenclatural combinations are proposed, and 2 new lectotypifications provided. Finally for the sect. *Festuca*: *F. ampla*, *F. henriquesii* and *F. querana* are excluded, proposing their inclusion in the sect. *Aulaxyper*. Moreover, based on the data obtained, *F. borderei*, *F. capillifolia*, *F. clementei* and *F. plicata* are provisionally located in a paraphyletic group which taxonomic treatment would require further detailed phylogenetic analyses that must include closely related genera.



# Capítulo 1

*Introducción y Objetivos*

---



## INTRODUCCIÓN

### 1.1. La familia Poaceae

Las gramíneas (Gramineae Juss. o Poaceae Barnhart) son una de las familias más importantes de angiospermas. Reúnen más de 11.000 especies en unos 650-770 géneros (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992; Devesa & Carrión, 2012; Soreng *et al.*, 2015), y son la cuarta familia con mayor riqueza de especies (después de compuestas, orquidáceas y leguminosas). Poseen gran importancia desde el punto de vista económico, pues en ellas se incluyen las plantas cultivadas más importantes desde los inicios de la civilización humana, y de las que dependemos hoy día para nuestro sustento alimenticio, como por ejemplo el trigo (*Triticum spp.*), la avena (*Avena spp.*), el maíz (*Zea Mays*), el arroz (*Oryza sativa*) o la cebada (*Hordeum vulgare*). Además, de ellas también dependen la cabaña ganadera y los herbívoros en general (destacan por su valor forrajero, por ejemplo, algunas especies de los géneros *Lolium*, *Festuca* y *Poa*). Y todo ello sin menoscabo del interés que muchas de sus especies poseen desde el punto de vista ornamental, en la formación de céspedes artificiales, como material para construcción, etc. (Oakes, 1990).

La familia Poaceae está ampliamente distribuída por todo el mundo, con representantes en todos los continentes y en todas las zonas climáticas. Sus representantes son los elementos dominantes en herbazales y pastos en todo tipo de formaciones vegetales, muy especialmente en estepas, sabanas, y praderas climáticas y seriales, que ocupan casi el 30% de la superficie terrestre (Watson, 1990). Reúne especies con formas de vida muy distinta, capaces de adaptarse a ambientes cambiantes y colonizar con éxito diversos tipos de hábitats (Clayton & Renvoize, 1986), incluso algunos en donde otras angiospermas no pueden vivir, como por ejemplo la Antártida (*Deschampsia antarctica*). De hecho, muchas gramíneas crecen en regiones montañosas, y pueden alcanzar altitudes que son inhabitables para la mayoría de las plantas con flor (Tzvelev, 1989).

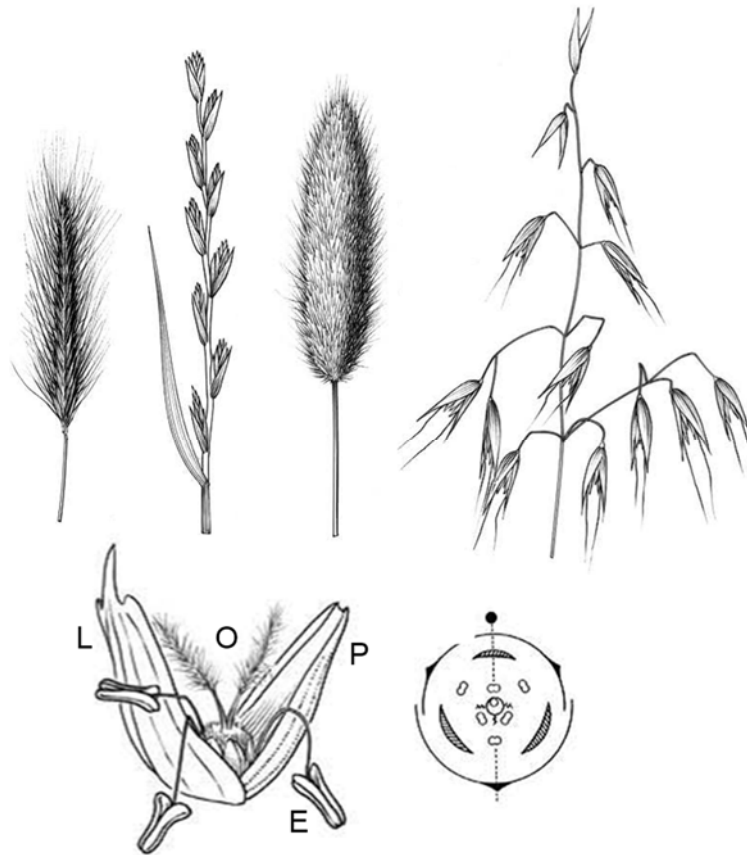
Las gramíneas, por lo general, son fácilmente reconocibles como tales, como pertenecientes a la familia Poaceae, pero la identificación y delimitación de los géneros y especies es a menudo una tarea difícil, incluso para un agrostólogo. Precisamente por ello, no extraña que las estimaciones de su diversidad varíen sustancialmente en los diferentes tratamientos taxonómicos y Floras (cf. Clayton *et al.*, 2006). Sin duda, parte de esta dificultad es atribuible a su aparente sencillez morfológica y a la escasez de caracteres taxonómicos, que dificulta en gran medida el reconocimiento de las especies. Además, en las gramíneas no han sido poco frecuentes los procesos de hibridación y poliploidía, y estos, sin duda, han contribuido a difuminar los límites morfológicos y genéticos interespecíficos (Grant, 1981; Soreng & Davis, 2000).

### *Características morfológicas*

La familia Poaceae incluye hierbas anuales y perennes, estas últimas a menudo con rizomas o estolones que le permiten formar tapices y céspedes de amplia extensión. Los tallos, formados por lo general solo para elevar las inflorescencias (hasta entonces ocultos y protegidos en la base de la planta, a modo de una corta sucesión de nudos y entrenudos), tienen consistencia herbácea, exceptuándose los de algunas perennes de gran talla, persistentes y de larga vida, como la caña (*Arundo donax*) y muchos bambúes (*Bambusa* spp., y otros géneros), que alcanzan una notable altura y están lignificados y endurecidos (Clark & Fischer, 1987). Estos son de sección circular, macizos (p. ej., en Panicoideas y Clorideas) o ahuecados (en las Pooideas), articulados en nudos y entrenudos, a veces muy evidentes, con ramificación monopódica o simpódica, siendo la salida de las ramas intravaginal (entre la vaina y el tallo), extravaginal (atraviesan la vaina) o infravaginal (por debajo de la vaina, en algunos bambúes) (Hubbard, 1968).

Las hojas son simples, con disposición dística (salvo en el género *Micraira*; Dahlgren *et al.*, 1985), envainantes, con la vaina cerrada (de márgenes soldados formando un tubo) o abierta (márgenes libres generalmente solapantes), y limbo por lo general desarrollado (falta, por ejemplo, en *Spartochloa scirpoidea*, de Australia), linear, acintado, aunque de manera excepcional puede estrecharse en un pseudopecíolo, como sucede en algunos bambúes. En la transición entre la vaina y el limbo existe a menudo una lígula, una prolongación normalmente membranácea, entera o ciliada, a veces reducida a una fila de pelos, tal vez con carácter protector para dificultar la entrada de elementos extraños entre la vaina y el tallo, si bien su función es todavía desconocida

(Chaffey, 1994), y a veces también unas aurículas, más o menos desarrolladas, que pueden ser prolongaciones de la vaina –en su parte superior–, o del limbo –en su parte inferior–.



**Figura 1.** Caracteres florales de interés taxonómico en la familia *Poaceae*. Tipos de inflorescencias, arriba de izquierda a derecha: espiga densa, espiga laxa, panícula densa y panícula laxa. Debajo de izquierda a derecha: detalle de una flor y sus brácteas protectoras (L, lema, P, pálea, E, estambres y O, ovario), y diagrama floral. Adaptado de Devesa & Carrión (2012).

Las flores, por lo general, son pequeñas y de escaso atractivo, y la inflorescencia en la que suelen aparecer reunidas es la estructura reproductora más evidente (Figura 1). Este tipo de diseño es la consecuencia de que sea el viento el agente polinizador por excelencia, siendo raros los casos en que son polinizadas por himenópteros, como en algunas especies africanas (Connor, 1987). Las flores se reúnen en espiguillas, a veces solitarias o apareadas en el extremo de los tallos (como en *Lygeum spartum*), pero con mayor frecuencia reunidas en una inflorescencia más o menos compleja, con un eje más o menos alargado, simple o ramificado, sobre el que las espiguillas pueden disponerse de diversas maneras: directamente sobre el eje, sésiles o casi, de manera apretada (espiga densa) o más o menos separadas (espiga laxa); o bien en el extremo de ramas y pedúnculos

más o menos desarrollados, con las ramas cortas y apretadamente dispuestas (panícula densa) o largas y laxamente dispuestas (panícula laxa) (Figura 1).

La espiguilla es la unidad básica de disposición de las flores. Consta de un eje o raquilla sobre el que se insertan de manera dística las flores y sus brácteas protectoras (lemas), al igual que las dos piezas herbáceas (glumas) que se insertan en su base (o solo una como en el género *Lolium*, y a veces ninguna) y que al principio protegen el conjunto, pero que a menudo quedan superadas por las flores. De la axila de cada lema parte la ramita en cuyo extremo se ubica generalmente una sola flor, protegida a su vez por otra pieza enfrentada, la pálea, inserta en el propio pedicelo floral (Figura 1). Glumas y lemas son órganos muy variables en forma, tamaño y pelosidad, y a menudo pueden llevar inserta, en el extremo o a diferentes niveles del dorso, una arista más o menos desarrollada, simple o ramificada (trífida como en *Aristida*), lisa, escábrida o pubescente (como en *Stipa barbata*), recta o geniculada como en muchas *Aveneae*, siendo una estructura que facilita la diseminación y el establecimiento de las diásporas. También, insertas sobre el pedicelo floral e inmediatas a los órganos sexuales aparecen las lodículas, unas estructuras membranáceas pequeñas, muy variables en morfología, pelosidad y número (por lo general 1 ó 2, o incluso 3), que al hidratarse facilitan la separación del lema y la pálea, propiciando la exposición de los estambres y estigmas, y cuya interpretación ha sido muy controvertida, pero aparte de su funcionalidad se definen como estructuras perigoniales (Clifford, 1987).

El número de flores varía desde una sola como en las especies de *Agrostis*, *Stipa*, etc., hasta 40 como en *Eragrostis oxylepis* (Hitchcock & Chase, 1951). Por lo general, son hermafroditas y casmógamas, si bien la unisexualidad también está presente en la familia (Connor, 1987); la cleistogamia se conoce también, por ejemplo, en las flores basales de *Castellia tuberculosa*, y en otros muchos géneros de la familia (Campbell *et al.*, 1983).

El androceo lo integran desde un solo estambre (p. ej., *Botriochloa decipiens*) hasta 120 o más (como en *Ochlandra* spp.), si bien lo más general es que sean tres (Takhtajan, 2009). Los filamentos estaminales suelen ser largos y las anteras dorsifijas, favoreciéndose así la exposición de estas y la liberación del polen, que es seco y por lo general esférico, con una única abertura de tipo poro, y que se produce en gran cantidad y es fácilmente transportable por el viento. Por lo general, la antesis es breve y apenas

dura minutos o hasta una hora, lo que minimiza el riesgo de entrada de esporas de hongos (Clayton, 1990).

El gineceo es súpero y está integrado por 2 ó 3 carpelos soldados en un ovario unilocular, casi siempre con un único primordio seminal que, por lo general, es hemicampilótropo (Triquell, 1987). El ovario está rematado en su extremo por 2 ó 3 estigmas libres (que en *Zea* están fusionados en la base), y más rara vez por solo 1, como en *Nardus* o *Lygeum*, por lo general secos y plumosos en parte o toda su longitud, lo que aumenta la probabilidad de interceptar los granos de polen transportados por el viento. Tras la fecundación, el ovario da lugar a un fruto de tipo cariopsis, típico de la familia, en el que es característica la íntima fusión del pericarpo y la testa, aunque se conocen también frutos de tipo baya (p. ej., en *Melocanna bambusoides*; Stapf, 1904), aquenio (p. ej., en *Sporobolus*), e incluso nuez (Sendulsky *et al.*, 1987). Se trata de un fruto caracterizado además por la posesión de abundante endosperma hialino y farinoso (a veces líquido), rico en hidratos de carbono (hasta el 90%, sobre todo almidón) y, en menor medida, en proteínas. Y muy característico también en el grupo es el embrión, que aparece por lo general en posición lateral respecto del endosperma, ocupando un espacio muy variable en el interior de la cariopsis. Este posee una expansión superior o escutelo y un coleóptilo –estructura a modo de capuchón– que lo protege; el primero, del que parten las enzimas hidrolíticas que disgregan el endosperma, se interpreta como el cotiledón, y el segundo es considerado por algunos autores como la primera hoja (en algunas gramíneas es abierto y llega a tener una verdadera lámina) y por otros, como la vaina del escutelo (Sendulsky *et al.*, 1987).

### **Reproducción**

En lo concerniente a la reproducción, muchas gramíneas perennes utilizan la propagación vegetativa mediante los brotes que aparecen en la base de los tallos (de manera intravaginal o extravaginal), o bien por la posesión de estolones, rizomas, bulbos (p. ej., algunas especies de *Poa* y *Festuca*) o tubérculos (como en *Micropyropsis tuberosa*, algunas especies de *Arrhenatherum*, etc.) (Clark & Fisher, 1987). De la importancia de este sistema cabe destacar, por ejemplo, que el rizoma de una sola planta de *Festuca rubra* puede llegar a alcanzar 250 m de longitud y una edad de 400 años, y que un rodal de *F. ovina* puede llegar a tener un diámetro de 8 m y 1.000 años de antigüedad (Heywood, 1985). También, no es infrecuente en algunos géneros de gramíneas (por ejemplo en

*Festuca*, *Poa*, *Agrostis*, *Deschampsia*, *Arrhenatherum*, etc.) encontrar especies que convierten la espiguilla en un brote de hojas capaz de desprenderse de la planta madre y originar nuevos individuos, una estrategia de reproducción asexual conocida como pseudoviviparismo, la cual parece constituir una ventaja en condiciones ambientales estresantes y es relativamente frecuente en regiones templadas y frías (Clark & Fisher, 1987; Harmer & Lee, 1978).

Con independencia de lo anterior, cabe destacar que la reproducción sexual constituye el mecanismo más importante, lo que en las gramíneas anuales tiene lugar al final de su corto ciclo biológico, y que en casi todas las perennes se repite cada año (excepto en algunos bambúes). El éxito de la reproducción sexual se ve favorecido por el predominio del hermafroditismo, si bien no entraña necesariamente que haya autogamia pues, con mucha frecuencia (p. ej., *Secale cereale*, *Phalaris coerulescens*, *Cynosurus cristatus*, *Lolium multiflorum*, *L. perenne*, etc.), hay un mecanismo de autoincompatibilidad gametofítica que bloquea la formación del tubo polínico a nivel del estigma y fuerza la reproducción cruzada (Connor, 1987; Heslop-Harrison & Heslop-Harrison, 1987; Hayman, 1992). También, se conoce entre sus representantes la existencia de cleistogamia, fenómeno cuya frecuencia es más alta en aquellas gramíneas que viven en condiciones extremas, como sucede en muchas especies de *Poa*, *Vulpia*, *Festuca* y *Deschampsia*, sobre todo en regiones muy frías (Connor, 1987).

Respecto de la dispersión de los frutos, estos lo hacen a menudo protegidos por todas o algunas de las piezas de la espiguilla, o ligados a macrofragmentos de la inflorescencia lo que, por lo general, no contribuye a grandes alejamientos de la fuente emisora (Davidse, 1987). El viento es el principal agente dispersante, por lo que no es de extrañar la abundancia de adaptaciones que favorecen el transporte, como las aristas (Clayton, 1990) de las piezas de la espiguilla (p. ej., *Aegilops*), que a veces son plumosas (como por ejemplo en muchas especies de *Aristida* y *Stipa*), los pelos más o menos grandes en glumas, lemas o raquilla (como en especies de los géneros *Arundo*, *Phragmites*, *Andropogon*), etc. Otros sistemas de dispersión, aunque con menor importancia en la familia, también propician adaptaciones notables, entre estas el desarrollo de setas escábridas en las ramas secundarias de la inflorescencia (*Setaria*), de setas ganchudas (*Cenchrus*), y envueltas carnosas o pericarpos resistentes a los jugos gástricos (p. ej., *Oryzopsis*, *Phalaris*, *Milium*, etc.), que facilitan la zoocoria; en otros casos, un gran desarrollo de las aristas en las piezas florales puede facilitar la reptación o



el establecimiento de la diáspora (como en *Aegilops* y *Avena*; Van der Pijl, 1982), o su flotación y arrastre por el agua (p. ej., en *Echinochloa*). La germinación de las cariopsis puede ser efectiva a poco que se den las condiciones adecuadas de humedad y temperatura, pero en muchas gramíneas puede estar regulada por algún tipo de dormición (Simpson, 1990).

### ***Origen y diversificación***

De la familia se conocen microfósiles (pólenes, fitolitos, etc.) y restos de mayor envergadura (p. ej., restos e impresiones de hojas) muy abundantes del Mioceno (~ 25 Ma; Thomasson, 1978, 1985 & 1987; Taylor *et al.*, 2009), aunque el origen de la familia hay que llevarlo al Paleoceno-Eoceno (~ 55 Ma), o incluso al Cretácico superior (~ 70-60 Ma) de acuerdo con algunos restos fósiles hallados de espiguillas y polen (Crepet & Feldman, 1991, Linder, 1987, Kellogg, 2001; Vicentini *et al.*, 2008). El reciente descubrimiento de tejidos de plantas silicificados (fitolitos) asignables a gramíneas – aunque de incierta afinidad taxonómica– en coprolitos de dinosaurios datados del Maastrichtiense (67-65 Ma) apoya un origen temprano de la familia y su pronta diversificación a finales del Cretácico en Gondwana (Prasad *et al.*, 2005, 2011). La posterior distribución de las especies estuvo influenciada por la diferenciación climática y el aislamiento continental, y en algunos casos también por el efecto disruptivo del cambio climático que aconteció en el Pleistoceno (Clayton, 1981).

La hipótesis de que el origen de las gramíneas se produjo en Gondwana está ampliamente aceptada, aunque las reconstrucciones no han resuelto con suficiente apoyo cuál fue el área ancestral. Su diversificación parece que tuvo lugar en hábitats de carácter sabanoide o estepario, muy abundantes ya durante el Oligoceno y el Mioceno (Jacobs *et al.*, 1999; Strömberg, 2005, 2011), coincidiendo con la radiación de los grandes herbívoros. Estos mamíferos desarrollaron una dentición muy resistente a la abrasión (dientes hipsodontos) que les facilitó el consumo de tejidos ricos en sílice como las epidermis de las gramíneas (Heywood, 1985; Strömberg, 2011).

### ***Sistemática y filogenia***

Debido a su distribución cosmopolita, y a su importancia económica y ecológica, los estudios de clasificación y taxonomía han recibido más atención en gramíneas que en otras familias de las mismas dimensiones (Stebbins, 1956; Clayton, 1981). La sistemática

de la familia ha variado notablemente con el tiempo, sobre todo en los últimos decenios debido a la valiosa información aportada por los marcadores moleculares para el estudio de la filogenia.

La primera clasificación de la familia la efectuó Brown (1810), quien reconoció las subfamilias Festucoideae y Panicoideae sobre la base de las características de las espiguillas. Posteriormente, se prestó atención a los caracteres anatómicos referidos a los caracteres epidérmicos de las hojas y a la sección transversal del limbo. De forma casi paralela, los estudios citogenéticos basados en el número y tamaño de cromosomas, junto con otros caracteres adicionales, dieron apoyo a los anteriores y reflejaron mejor que el sistema tradicional las relaciones genéticas y evolutivas (Stebbins, 1956). Así, el reconocimiento de grupos a nivel de subfamilia ha persistido durante más de 150 años, y bajo ellos se fueron reconociendo un elevado número de tribus y otras categorías inferiores para incluir la enorme variabilidad conocida (Bentham, 1881; Hitchcock, 1935; Hitchcock & Chase, 1951; Clayton & Renvoize, 1986; Soderstrom & Ellis, 1987; Tzvelev, 1971, 1976; Watson & Dallwitz, 1992; Judziewicz *et al.*, 2000; GPWG, 2001, 2012; Peterson *et al.*, 2001; Soreng *et al.*, 2003; Zuloaga *et al.*, 2003).

Recientemente, Soreng *et al.* (2015, 2017) han realizado una clasificación filogenética de la familia a nivel mundial usando marcadores de ADN cloroplástico (*matK* y *ndhF*), para la que reconocen 12 subfamilias monofiléticas dentro de Poaceae, en donde Anomochlooideae, Pharoideae y Puelioideae constituyen los linajes basales, y el resto se estructuran en dos clados muy diversos y bien soportados, conocidos por sus acrónimos: el clado BOP, que integran Bambusoideae, Oryzoideae y Pooideae, y el clado PACMAD, que incluye Panicoideae, Aristidoideae, Chloridoideae, Micraioideae, Arundinoideae y Danthonioideae (Soreng *et al.* 2015, 2017; Figura 2). En total, la familia comprende 7 supertribus, 52 tribus, 5 supersubtribus y 90 subtribus, integradas por un total de 768 géneros y más de 11.500 especies (Soreng *et al.*, 2017; cf. las clasificaciones supragenéricas anteriores en Kellog, 2015, y Soreng *et al.*, 2015).

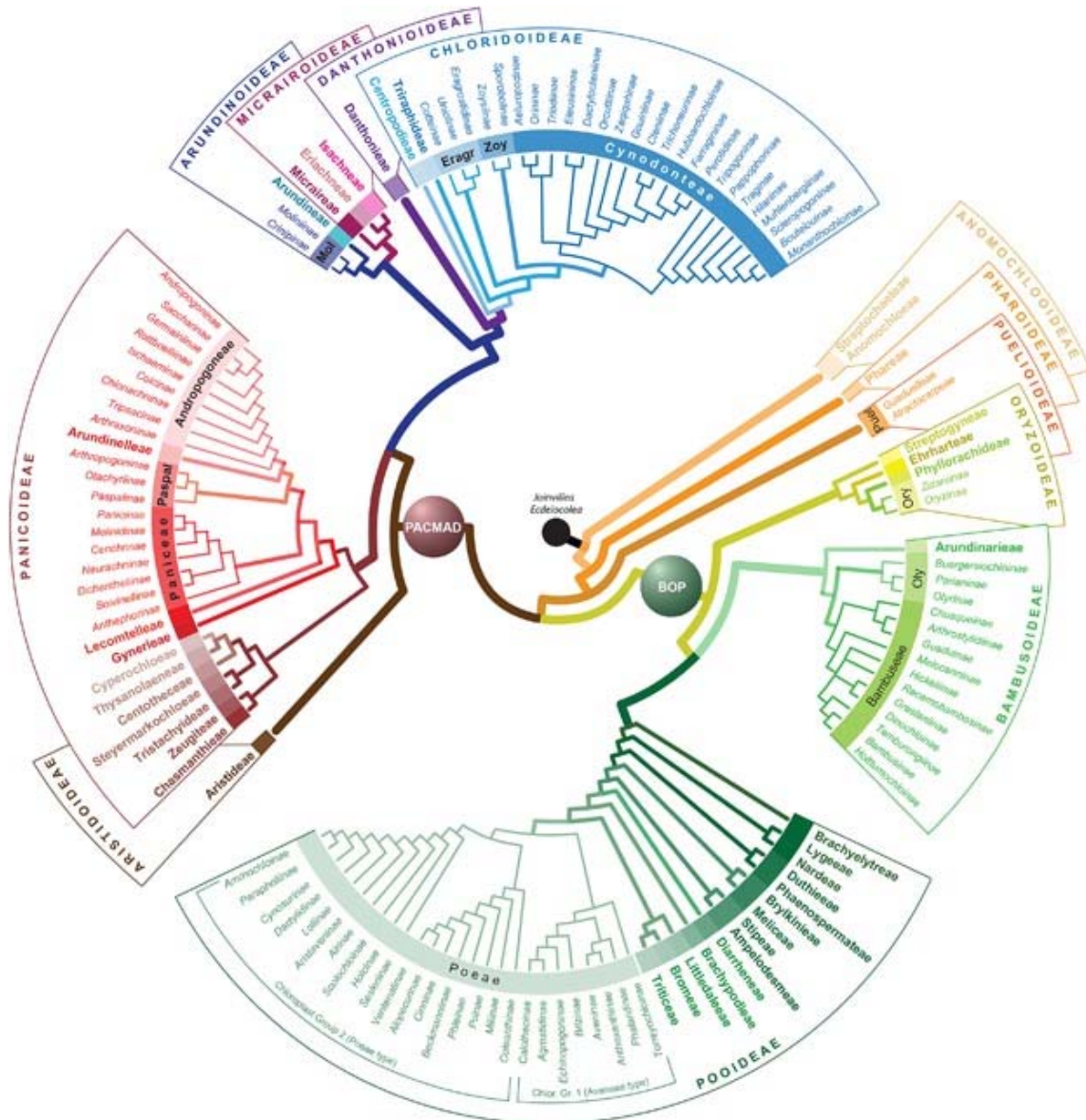


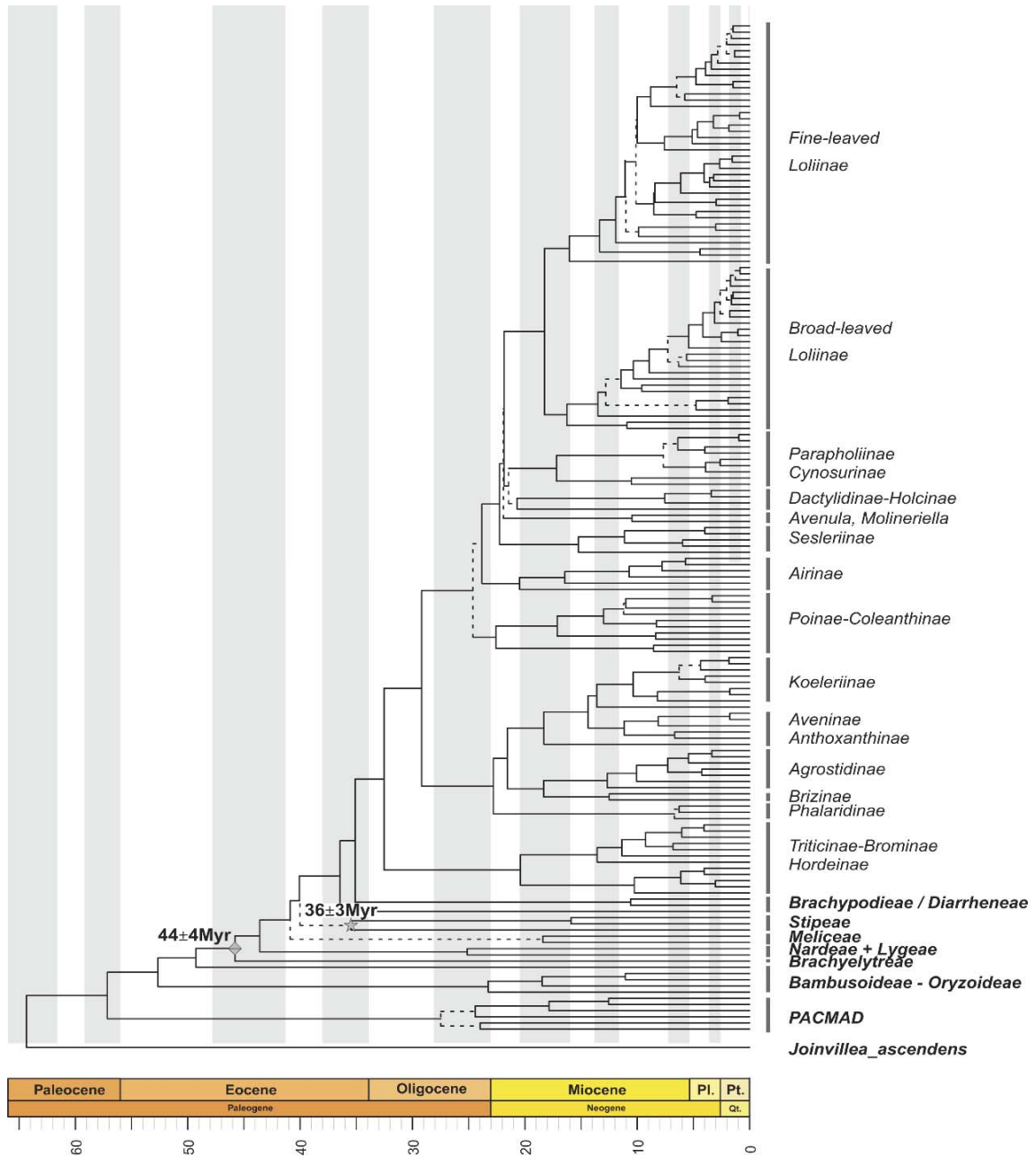
Figura 2. Diversificación de la familia Poaceae: subfamilias y tribus (Soreng *et al.*, 2017).

## 1.2. La subfamilia Pooideae

Las Pooideae suponen más de un tercio de la riqueza de especies de gramíneas (unas 3.968 especies reunidas en 202 géneros según Soreng *et al.*, 2017, o cerca de 3.850 especies y 177 géneros según las estimaciones de Kellogg, 2015). Incluyen varios géneros de cereales importantes económicamente (el trigo, la cebada o la avena), aunque también algunas malas hierbas (p. ej., *Agrostis* y *Poa*), y muchas otras especies de géneros que dominan en los pastos de todo el mundo (p. ej., *Festuca*, *Phleum*, *Dactylis*). Todas son hierbas con fotosíntesis C3, provistas de hojas con lígula membranácea y carentes de micropelos, con inflorescencias espiciformes o paniculiformes que portan espiguillas comprimidas lateralmente y con una o numerosas flores, por lo general con 2-3 lodículas,

3 estambres y 2 estigmas (Clayton & Renvoize, 1986; Ellis, 1987; Watson & Dallwitz, 1992; Kellogg, 2015; Soreng *et al.*, 2015).

La diversificación dentro de la subfamilia comenzó principalmente entre el Oligoceno tardío y el Mioceno temprano, coincidiendo con la expansión de los pastizales de gramíneas C3 (Edwards *et al.*, 2010).



**Figura 3.** Cronograma de las principales tribus dentro de la subfamilia Pooideae obtenido a partir de secuencias de ADN cloroplástico (Pimentel *et al.*, 2017).

La clasificación filogenética más reciente, basada en secuencias de ADN, confirma la monofilia de la subfamilia Pooideae, y reconoce 14 tribus (Figura 2),

abundantes sobre todo en las regiones templadas y frías, siendo las *Brachyelytreae* (un solo género, *Brachyelytrum*, con 3 especies), del sureste de Asia y el sureste de EE.UU., el grupo hermano de las restantes tribus (Soreng *et al.*, 2015, 2017). Sin embargo, la posición sistemática de las diferentes tribus y sutribus, así como sus relaciones evolutivas, todavía no están completamente resueltas (Pimentel *et al.*, 2017).

En la subfamilia hay 10 tribus basales, y el resto de representantes forman dos clados bien definidos que tienen un origen común, y que se corresponden con las supertribus Poodae y Triticodae, ésta última con solo 3 tribus: Littledaleeae, Bromeae y Triticeae (Figura 2).

**Tabla 1.** Subtribus de la tribu Poeae y géneros que integran la subtribu Loliinae, acorde a Soreng *et al.* (2015).

---

“CHLOROPLAST GROUP 1” (TIPO AVENEAE)

**Torreyochloinae** Soreng (2003)  
**Aveninae** J. Presl (1830)  
**Phalaridinae** Fr. (1835)  
**Anthoxanthinae** A. Gray (1856)  
**Brizinae** Tzvelev s.s. (1968)  
**Calothecinae** Soreng (2015)  
**Agrostidinae** Fr. (1835)

“CHLOROPLAST GROUP 2” (TIPO POEAE)

**Scolochloinae** Tzvelev (1987)  
**Sesleriinae** Parl. (1845)  
**Coleanthinae** Rouy (1913)  
**Miliinae** Dumort. (1829)  
**Poinae** Dumort. s.l. (1829)  
**Airinae** Fr. (1835)  
**Holcinae** Dumort. (1868)  
**Loliinae** Dumort. (1829; = Festucinae J. Presl, 1830; Psilurinae Pilg. ex Potzta, 1969): *Castellia*, *Drymochloa*, *Festuca* (incl. *Ctenopsis*, *Dielsiochloa*, *Hellerochloa*, *Loliolum*, *Micropyrum*, *Narduroides*, *Psilurus*, *Vulpia* y *Wangenheimia*), *Leucopoa* (= *Xanthochloa*), *Lolium* (incl. *Micropyropsis*, *Schedonorus*), *Megalachne*, *Patzkea*, *Podophorus* y *Pseudobromus*.  
**Dactylidinae** Stapf (1898)  
**Cynosurinae** Fr. (1835)  
**Ammochloinae** Tzvelev (1976)  
**Parapholiinae** Caro (1982)

---

Referencias bibliográficas contenidas en Soreng *et al.* (2015).

En la supertribu Poodae se reconoce solo la tribu Poeae, que se corresponde con un clado para el que se reconocen a su vez dos subclados en los que el tipo de cloroplasto marca la segregación filogenética (Figura 2), y que han sido denominados informalmente

como “*Poeae chloroplast group 1* (tipo *Aveneae*)” y “*Poeae chloroplast group 2* (tipo *Poeae*)” (Tabla 1), cuya divergencia ocurrió en el Oligoceno temprano (Figura 3; Pimentel *et al.*, 2017; Minaya *et al.*, 2017). Es en este último grupo donde aparecen las especies de *Festuca*, objeto de esta Tesis, muy relacionadas con los géneros *Castellia*, *Drymochloa*, *Leucopoa*, *Lolium* y otros, todos integrados en la subtribu Loliinae (Tabla 1; Soreng *et al.*, 2015).

### 1.3. La subtribu Loliinae

La subtribu Loliinae (= *Festucinae* C. Presl; cf. Soreng & Davis, 2000) es la más diversa dentro de la tribu *Poeae* y de la subfamilia *Pooideae*. Se estima que comprende entre 600-700 especies anuales o perennes distribuidas por todo el mundo menos la Antártida, y capaces de vivir en hábitats y ecologías muy dispares.

Las Loliinae han sido objeto de numerosos estudios moleculares, y las relaciones de parentesco inter e intragrupal se conocen relativamente bien (p. ej., Torrecilla *et al.*, 2004; Inda *et al.*, 2008; Catalán *et al.*, 2006, 2007; Díaz-Pérez *et al.*, 2014). Dentro de la subtribu, el género *Festuca* es con diferencia el más diverso y complejo desde el punto de vista taxonómico, y su circunscripción, así como la de los otros géneros más pequeños que incluye, ha cambiado sustancialmente con las aportaciones moleculares (Torrecilla & Catalán, 2002; Torrecilla *et al.*, 2003; Catalán *et al.*, 2004; Catalán, 2006; Catalán *et al.*, 2006; Müller & Catalán, 2006; Catalán *et al.*, 2007; Inda *et al.*, 2008; Minaya *et al.*, 2017; Pimentel *et al.*, 2017). De acuerdo con las últimas reconstrucciones filogenéticas, son 9 géneros los que incluye la subtribu a nivel mundial, de los que, siguiendo este criterio, en la Península Ibérica estarían representados tres: *Castellia*, *Lolium* y *Festuca* s.l. (incluiría *Ctenopsis*, *Dielsiochloa*, *Hellerochloa*, *Loliolum*, *Micropyrum*, *Narduroides*, *Psilurus*, *Vulpia*, *Wangenheimia*) (Soreng *et al.*, 2015, 2017; Tabla 1), si bien los dos primeros géneros (*Castellia* y *Lolium*) también quedarían incluidos dentro del gran clado monofilético de *Festuca* s.l. de acuerdo con los análisis de Catalán *et al.* (2004, 2007; véase más adelante).

No obstante lo anterior, y hasta que se consoliden los datos filogenéticos y se efectúen los ajustes nomenclaturales que puedan derivarse de ello, el estudio taxonómico del grupo para *Flora iberica* se está efectuando sobre la base del reconocimiento de los géneros tradicionales, sin menoscabo que en la fase de edición del volumen pueda adoptarse un tratamiento final más filogenético. Con esta perspectiva, la subtribu estaría

representada en el territorio peninsular por unas 95 especies y 10 géneros (Romero Zarco, 2015): *Festuca s. str.* (~ 70 spp.), *Lolium* (6 spp.), *Castellia* (1 sp.), *Ctenopsis* (6 spp.), *Micropyrum* (2 spp.), *Narduroides* (1 spp.), *Psilurus* (1 spp.), *Vulpia* (10 spp.), *Micropyropsis* (1 sp.) y *Wangenheimia* (1 spp.), todos actualmente en estudio para el proyecto *Flora iberica* (Castroviejo, 1986-2017).

Las Loliinae se originaron en el Mediterráneo occidental durante el Mioceno temprano (cf. Inda *et al.*, 2008; Minaya *et al.*, 2017; Pimentel *et al.*, 2017), y su diversificación ha estado estrechamente relacionada con los cambios geológicos y climáticos que acontecieron durante el Mioceno tardío y el Pleistoceno (Inda *et al.*, 2008, 2013). Las reconstrucciones biogeográficas sugieren la existencia de dispersiones recurrentes a larga distancia, lo que explicaría su amplia distribución (Inda *et al.*, 2008; Minaya *et al.*, 2017).

#### 1.4. El género *Festuca* L.

Del latín *festuca*, *ae* “paja” (Quattrocchi, 2006). Comprende entre 360 y 450 especies perennes que se distribuyen principalmente en las regiones templadas de ambos hemisferios, aunque también alcanzan las áreas montañosas tropicales (Watson & Dallwitz, 1992; Clayton & Renvoize, 1986; Figura 4). Su centro de diversificación se encuentra en Eurasia, y más concretamente en la región Mediterránea, lugar que concentra el mayor número de especies (Catalán *et al.*, 2004; Inda *et al.*, 2008; Ferrero, 1999; Figura 5).

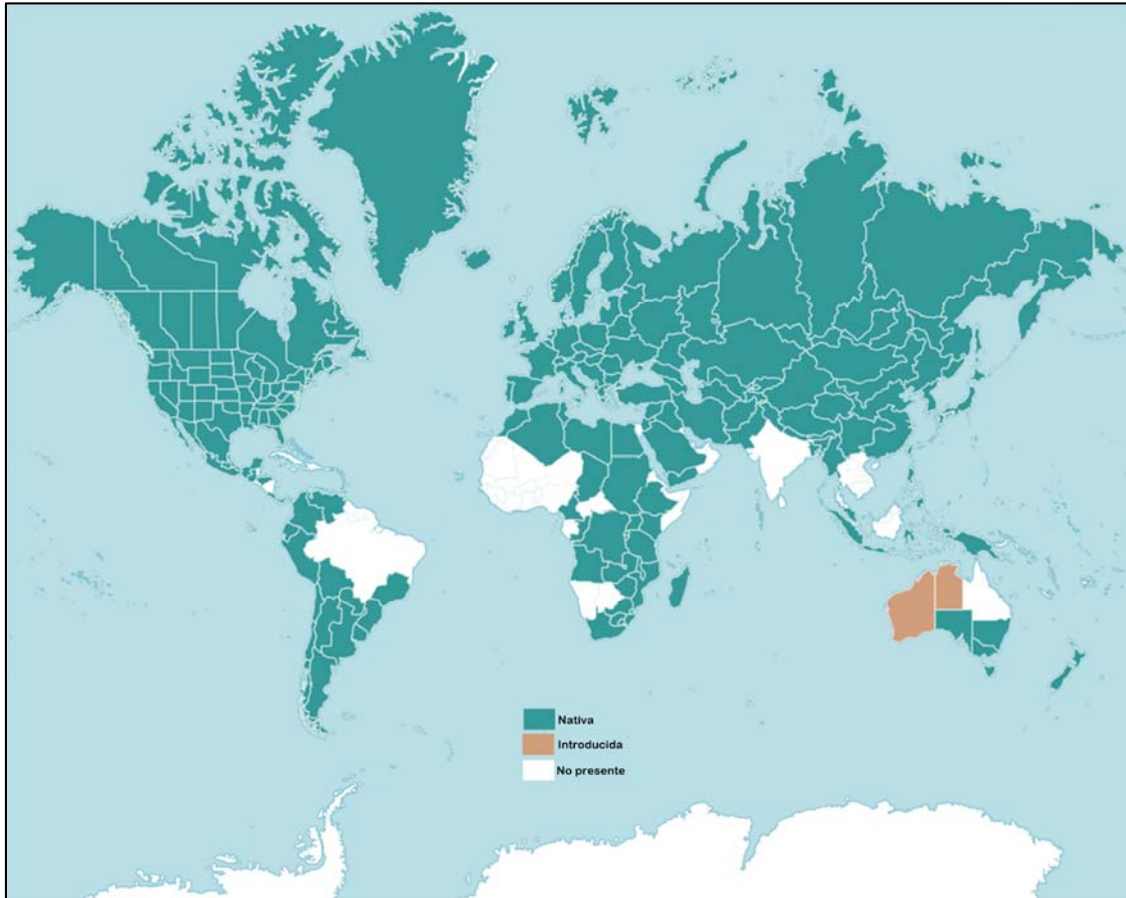
Sus especies ocupan gran variedad de hábitats (pastizales, bosques, lugares costeros, etc.), son parte fundamental de los pastos de todo el mundo, y muchas están especialmente adaptadas a las condiciones extremas de la alta montaña (pastos psicroxerófilos), donde predominan. Entre sus usos, las hay que destacan por su valor forrajero (*F. pratensis*, *F. arundinacea*), y también por su utilidad en la restauración de suelos (*F. eskia*), en céspedes (*F. rubra*) o en jardinería (*F. glauca*).

#### ***Conocimiento taxonómico en Europa y la Península Ibérica***

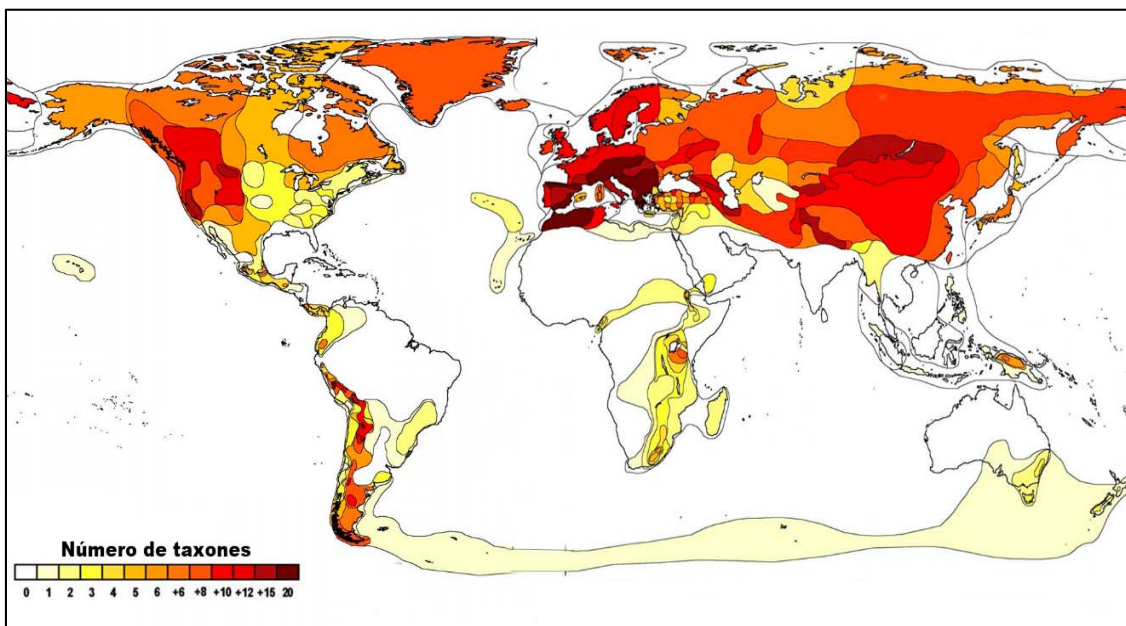
Probablemente, *Festuca* es el género de gramíneas más complejo desde el punto de vista taxonómico en el ámbito de la flora de Europa. Fue descrito por Linné (1753),



quien reconoció 11 especies, algunas de ellas todavía reconocidas en la actualidad, como por ejemplo *F. ovina* y *F. rubra*, mientras que otras han sido incluidas en otros géneros.



**Figura 4.** Mapa de distribución mundial del género *Festuca*. Adaptado de Plants of the World Online, Royal Botanic Gardens, Kew (2017).



**Figura 5.** Mapa de concentración geográfica de taxones de *Festuca*. Adaptado de Ferrero (1999).



A pesar de su notable dificultad, el género cuenta con una monografía pionera (Hackel, 1882), básica para el conocimiento taxonómico y sistemático en el continente europeo, que sentó las bases para estudios futuros. En ella, Hackel (1882) resaltó ya la dificultad y complejidad del género, y describió con detalle la morfología de las especies. Además, analizó por vez primera los caracteres anatómicos referidos a la sección transversal de las hojas, a los que dio gran valor para su empleo en la taxonomía y la identificación de los taxones del género. Reconoció 6 secciones (*Ovinae*, *Bovinae*, *Subbulbosae*, *Variae*, *Scariosae* y *Montanae*), y un total de 28 especies con numerosas subespecies, variedades, subvariedades y formas (más de 100 taxones en total), que acompañó con descripciones y datos sobre su distribución, así como una clave dicotómica para la identificación de los taxones. Pocos años después, Richter (1890) reconoció 103 especies de *Festuca* en su obra *Plantae Europaeae*, que agrupó de la misma forma que Hackel (1882), si bien, al igual que Linné (1753), incluyó en su tratamiento las especies de *Vulpia* dentro del género *Festuca*, no alejándose demasiado de lo que un siglo más tarde revelarían las filogenias moleculares.

Casi cien años más tarde, Markgraf-Dannenberg (1980) trató el género *Festuca* para *Flora Europaea*, recogiendo un total de 170 especies, aunque no reconoció categorías infragenéricas. La notable diferencia cuantitativa en la estimación de la diversidad respecto del tratamiento de Hackel (1882), fue el resultado de elevar muchos de los taxones infraespecíficos reconocidos por aquél a categoría de especie, además del sustancial avance en el conocimiento taxonómico del género por las aportaciones de numerosos autores, entre ellos Saint-Yves (1909, 1913, 1930), Litardière (1923, 1943, 1945), Auquier (1977), Tzvelev (1972), Kerguélen (1975), y Markgraf-Dannenberg (1978), entre otros. Muchos de estos trabajos aportaron una valiosa información regional, y contribuyeron a unificar el método y la terminología en *Festuca*.

Ya con un *corpus* ingente de información sobre el género, Clayton & Renvoize (1986) reconocen en él nueve subgéneros, de los que solo tres tienen representación en la Península Ibérica: *Festuca*, el más diversificado y complejo, *Drymanthele* Krecz. & Bobr. y *Schedonorus* (P. Beauv.) Peterm. No obstante, la circunscripción taxonómica del género a nivel mundial ha variado en el tiempo, y su notable complejidad taxonómica explica que haya sido dividido en diferentes subgéneros, secciones y subsecciones, cuyo número y contenido en especies ha variado dependiendo del criterio taxonómico de los autores, así como de las recientes aportaciones moleculares (cf. Hackel, 1882; Piper, 1906; Saint-

Yves, 1922, 1925; Krechetovich & Bobrov, 1934; Alexeev, 1977, 1980; Holub, 1984; Clayton and Renvoize, 1986; Kerguélen & Plonka, 1989; Aiken & Darbyshire, 1990; Müller & Catalán, 2006). Desde entonces, han seguido proliferando las aportaciones taxonómicas al género en el contexto europeo, pudiéndose destacar –sin menoscabo del tratamiento taxonómico en *Floras* europeas recientes–, las de Wilkinson & Stace (1991) para Inglaterra, y sobre todo las de Kerguélen & Plonka (1989) y Portal (1996, 1999) para Francia, las últimas especialmente útiles también para el estudio de la diversidad peninsular de *Festuca*, ya que ambos territorios comparten muchas especies.

En el desarrollo del conocimiento del género en la Península Ibérica fueron de gran importancia las aportaciones de los botánicos europeos que exploraron el territorio en el siglo XIX, y que dejaron obras de gran interés para el conocimiento de la flora ibérica. Entre ellos cabe destacar a Edmundo Boissier, que en su *Elenchus plantarum novarum* (Boissier, 1838) describió 8 especies de *Festuca* para el sur de la Península Ibérica, y sobre todo el botánico sajón Mauricio Willkomm, quien efectuó la primera revisión del género en el territorio en *Prodromus Florae Hispanicae* (Willkomm, 1861), obra en la que reconoce 22 especies, y describe algunos taxones infraespecíficos. En su síntesis reúne los taxones en 3 secciones: *Eufestuca* Willk., *Eskia* Willk., y *Schoenodorus* Koch., que implementa con nuevos taxones en su *Supplementum* (Willkomm, 1893).

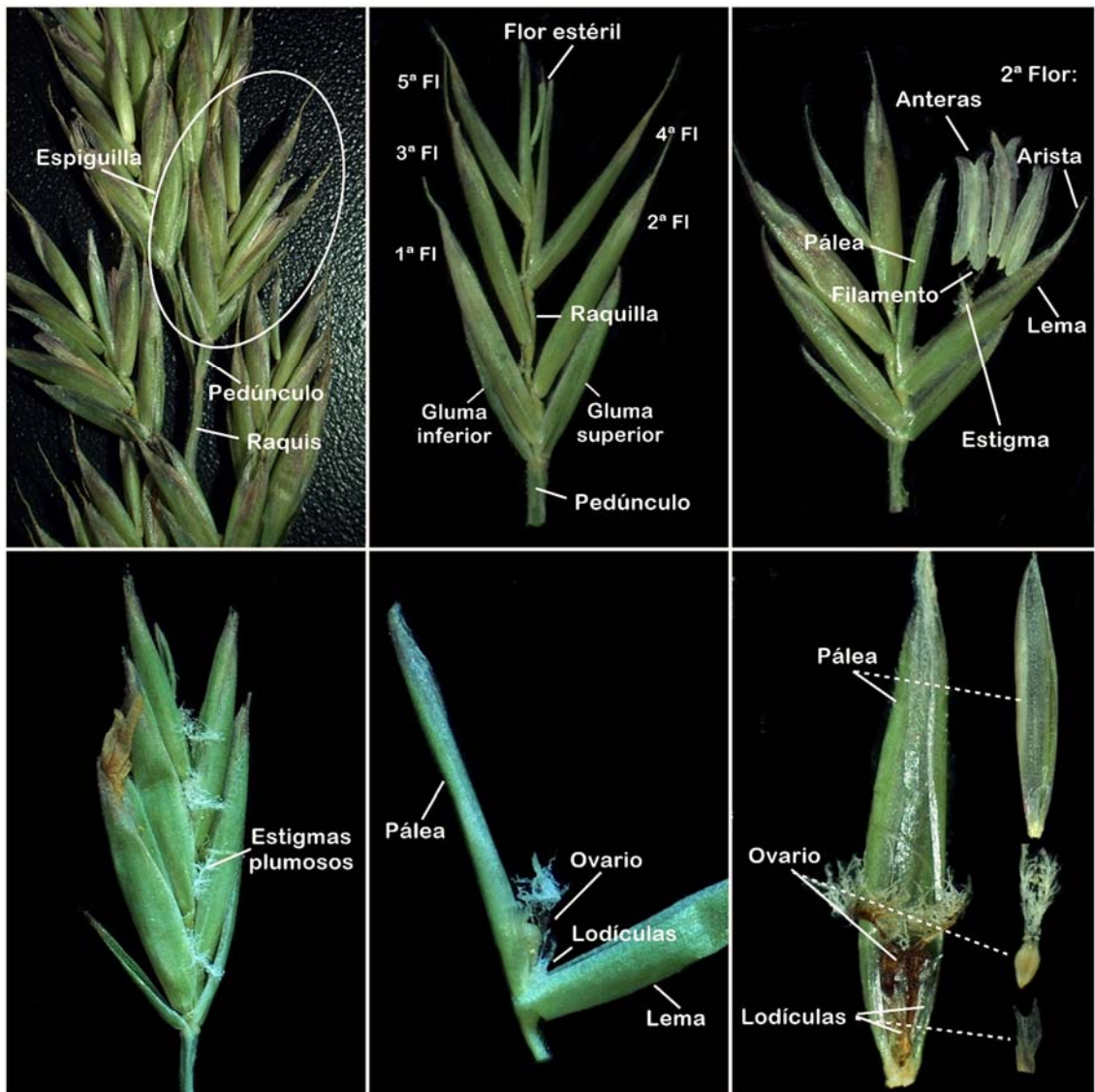
Mucho más tarde, sobre todo tras la publicación de la síntesis del género para *Flora Europaea* (Markgraf-Dannenbergh, 1980), los estudios en *Festuca* en la Península Ibérica han proliferado de manera muy notable, tanto por parte de investigadores españoles como extranjeros, atraídos por su gran diversidad y el conocimiento de los importantes fenómenos de especiación que han conducido a un alto grado de endemismo en dicho territorio. En el Apéndice 1 se destacan las aportaciones más relevantes, que corresponden en su mayoría a contribuciones de carácter taxonómico, si bien son abundantísimas también las orientadas al conocimiento citológico y anatómico, aportando las primeras información muy valiosa sobre la variabilidad cromosómica, y las segundas datos de interés para la caracterización del tipo de anatomía foliar en sección transversal de la hoja. Otros, los menos y más recientes, han abordado la filogenia del género.

Finalmente, señalar que la descripción de nuevos taxones en el territorio y las reestructuraciones taxonómicas habidas en el género, han estimulado la publicación de trabajos de síntesis para actualizar el conocimiento de la diversidad de *Festuca* en la Península Ibérica, en tanto se culmina el estudio taxonómico en marcha para el volumen

19(1) de *Flora iberica*. De este tipo es la contribución de Cebolla & Rivas Ponce (2003a), quienes estimaron la existencia de unas 82 especies (109 taxones), estimación muy por encima de la de Markgraf-Dannenberg (1980) en *Flora Europaea* para este territorio, así como la posterior *checklist* de Devesa *et al.* (2013), en la que se contemplan 73 especies (98 taxones), agrupadas en categorías supraespecíficas que todavía pueden considerarse provisionales. Es sobre la base de esta última aproximación sobre la que se trabaja actualmente en la taxonomía de *Festuca* a nivel peninsular (véase Tabla 2).

### ***Caracterización morfológica***

El género *Festuca* reúne plantas perennes, cespitosas, rizomatosas o estoloníferas, hermafroditas, con tallos herbáceos, de nudos manifiestos, y entrenudos ahuecados o macizos, y más rara vez de base engrosada a modo de bulbo, como en *F. paniculata* y especies afines. Las hojas, en su mayoría basales –pocas caulinares–, son envainantes, con la vaina cerrada o abierta (con sus bordes no fusionados, aunque más o menos solapados), auriculada o no; el limbo es linear, capiliforme, setáceo o junciforme, plano, plegado o convoluto, persistente; la lígula es membranácea, truncada o aguda, a veces ciliolada, y a menudo muy reducida. La inflorescencia es una panícula laxa, abierta o más o menos contraída –a veces espiciforme–, pedunculada, y con las flores dispuestas en espiguillas. Las espiguillas constan de (1)2-14 flores, están comprimidas lateralmente y se desarticulan por encima de las glumas –entre las flores–, con la raquilla prolongándose por encima de las flores (Figura 6). Las glumas son siempre 2, herbáceas, desiguales, más cortas que las espiguillas y que los lemas adyacentes, por lo general de forma lanceolada u ovado-lanceolada, carenadas o no, agudas, desprovistas de arista, la inferior con 1-3 nervios y la superior con (1)3-5. El lema por lo general es más o menos lanceolado, herbáceo, no carenado, casi siempre entero en el ápice, con 3-7 nervios, glabro, escábrido, ciliolado o peloso, mútico, mucronado o aristado, y en este caso con arista terminal o más raramente subterminal (Figura 6); el callo es glabro, muy excepcionalmente pubescente o peloso (Clayton *et al.*, 2006). La pálea, siempre presente, es más o menos membranácea, bicarenada, bidentada, y carece de arista, su tamaño es subigual al lema, o algo más corta o más larga. Lodículas 2, membranáceas, dentadas, glabras o ciliadas. Estambres 3, con anteras no peniciladas (Figura 6). Ovario glabro o peloso, con 2 estilos libres y 2 estigmas plumosos (Figura 6).



**Figura 6.** Caracteres reproductivos en el género *Festuca*. Las piezas florales se corresponden con especies de la sect. *Festuca*.

El fruto es una cariopsis oblonga, fusiforme o estrechamente elipsoidal, comprimida dorsi-ventralmente, asurcada longitudinalmente, glabra o con pelos en el ápice, libre o adherida al lema o la pálea, con endosperma de granos compuestos de almidón; el hilo linear, y por lo general tan largo como el grano, y el embrión siempre pequeño (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992; Clayton *et al.*, 2006). En la Figura 7 se muestran algunos de los caracteres diagnósticos vegetativos de mayor importancia en el género.

**Tabla 2.** Síntesis de la clasificación y taxonomía del género *Festuca* en la Península Ibérica, basada en Devesa *et al.* (2013).

*Festuca* L.

**A. *Festuca* subg. *Festuca***

**I. *Festuca* sect. *Festuca***

**i. *Festuca* subsect. *Festuca***

[incl. *F. ovina* L. subsp. *hirtula*, *F. indigesta* Boiss. subsp. *indigesta*, *F. indigesta* subsp. *lagascae* Cebolla & Rivas-Ponce, *F. summilusitana* Franco & Rocha Afonso, *F. segimonensis* Fuente, Joch. Müll. & Ortúñez, *F. gredensis* Fuente & Ortúñez, *F. hystrix* Boiss., *F. clementei* Boiss., *F. plicata* Hack., *F. occitanica* (Litard.) Auquier & Kerguélen, *F. reverchonii* Hack., *F. aragonensis* (Willk.) Fuente & Ortúñez, *F. altopyrenaica* Fuente & Ortúñez, *F. vettonica* Fuente, Ortúñez & Ferrero, *F. niphobia* (St.-Yves) Kerguélen, *F. gracilior* (Hack.) Markgr.-Dann., *F. valentina* (St.-Yves) Markgr.-Dann., *F. michaelis* Cebolla & Rivas Ponce, *F. brigantina* (Markgr.-Dann.) Markgr.-Dann. subsp. *brigantina*, *F. brigantina* subsp. *actiophyta* Gutiérrez Villarías, *F. longiauriculata* Fuente, Ortúñez & Ferrero, *F. yvesii* Sennen & Pau, *F. vasconensis* (Markgr.-Dann.) Auquier & Kerguélen, *F. liviensis* (Verg.) Markgr.-Dann., *F. cagiriensis* Timb.-Lagr., *F. airoides* Lam., *F. alpina* Suter, *F. frigida* (Hack.) K. Richt., *F. glacialis* Miègev., *F. lemanii* Bastard, *F. arvernensis* subsp. *costei* (St. Yves) Auquier & Kerguélen, *F. longifolia* Thuill., *F. rivas-martinezii* Fuente & Ortúñez subsp. *rivas-martinezii*, *F. rivas-martinezii* subsp. *rectifolia* Fuente, Ortúñez & Ferrero Lom., *F. marginata* subsp. *alopecuroides* (Hack.) K. Rich., *F. marginata* subsp. *andres-molinae* Fuente & Ortúñez, *F. marginata* subsp. *gallica* (Hack. ex Charrel) Breistr., *F. glauca* Vill., *F. ochroleuca* Timb.-Lagr. subsp. *ochroleuca*, *F. ochroleuca* subsp. *bigorronensis* (St.-Yves) Kerguélen, *F. ochroleuca* subsp. *heteroidea* (Verg.) Markgr.-Dann., *F. ampla* Hack. subsp. *ampla*, *F. ampla* subsp. *simplex* (Pérez Lara) Devesa, *F. ampla* subsp. *trastagana* (Hack.) Franco & Rocha Afonso y *F. henriquesii* Hack.]

**ii. *Festuca* subsect. *Exaratae* St.-Yves**

[incl. *F. capillifolia* Dufour, *F. borderei* (Hack.) Hack. y *F. querana* Litard.]

**II. *Festuca* sect. *Aulaxyper* Dumort.**

[incl. *F. rubra* L., *F. duriotagana* Franco & Rocha Afonso, *F. heterophylla* Lam., *F. iberica* (Hack.) K. Richt., *F. heteromalla* Pourr., *F. nigrescens* Lam., *F. juncifolia* Chaub., *F. arenaria* Osbeck, *F. pyrenaica* Reut., *F. rivularis* Boiss., *F. trichophylla* (Gaudin) K. Richt., *F. nevadensis* (Hack.) K. Richt., *F. dertosensis* Pyke & L. Saez, *F. rothmaleri* (Litard.) Markgr.-Dann., *F. paucispicola* Fuente & Sánchez Mata y *F. cordubensis* Devesa].

**III. *Festuca* sect. *Eskia* Willk.**

[incl. *F. eskia* Ramond ex DC., *F. quadriflora* Honck., *F. burnatii* St.-Yves, *F. gautieri* (Hack.) K. Richt. y *F. elegans* Boiss.]

**IV. *Festuca* sect. *Subbulbosae* Nyman ex Hack.**

[incl. *F. baetica* (Hack.) K. Richt., *F. paniculata* (L.) Schinz & Thell. y *F. durandoi* Clauson]

**V. *Festuca* sect. *Lojaconoa* Catalán & Joch. Müll.**

[incl. *F. coeruleascens* Desf. y *F. patula* Desf.]

**VI. *Festuca* sect. *Scariosae* Hack.**

[*F. scariosa* (Lag.) Asch. & Graebn.]

**VII. *Festuca* sect. *Pseudoscariosa* Krivot.**

[*F. pseudeskia* Boiss.]

**B. *Festuca* subg. *Drymanthele* V. I. Krecz. & Bobrov**

**I. *Festuca* sect. *Phaeochloa* Griseb.**

[incl. *F. lasto* Boiss. y *F. altissima* All.]

**C. *Festuca* subg. *Schedonorus* (P. Beauv.) Peterm.**

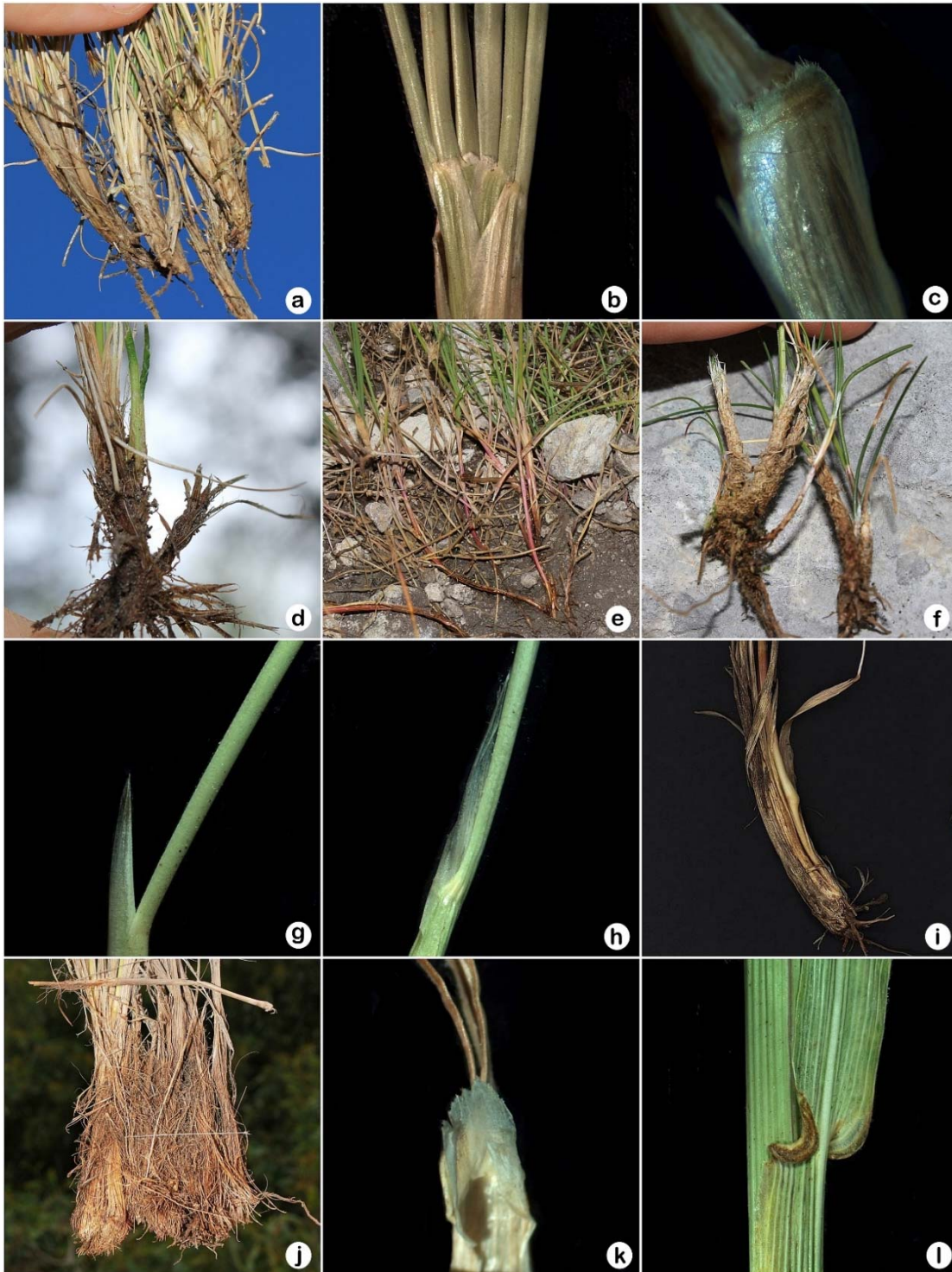
**I. *Festuca* sect. *Schedonorus* (P. Beauv.) W.D.J. Koch**

[incl. *F. pratensis* Huds., *F. arundinacea* Schreb., *F. mediterranea* (Hack.) Rouy ex Prain y *F. interrupta* Desf.]

**II. *Festuca* sect. *Plantynia* (Dumort.) Tzvelev**

[*F. gigantea* (L.) Vill.]





**Figura 7.** Tipos de vaina, aurículas y lígula en el género *Festuca*. Sect. *Festuca* (a-c): **a**, vainas intravaginales (*F. summilusitana*); **b**, visión lateral de las vainas (*F. indigesta*); **c**, lígula en vista adaxial (*F. borderei*). Sect. *Aulaxyper* (d-e): **d**, vainas fibrosas (*F. nigrescens*); **e**, rizomas largos (*F. nevadensis*). Sect. *Eskia* (f-g): **f**, vainas corrugadas (*F. burnatii*); **g**, lígula aguda (*F. eskia*). Sect. *Scariosae*: **h**, lígula aguda (*F. scariosa*). Sect. *Subbulbosae*: **i**, vaina de base engrosada (*F. paniculata*; imagen de <http://herbarivirtual.uib.es>). Sect. *Lojaconoa* (j-k): **j**, vainas de base muy fibrosa (*F. coeruleascens*); **k**, lígula laciniada (*F. patula*). Sect. *Schedonorus*: **l**, aurículas abrazadoras falcadas (*F. arundinacea*).

***Importancia taxonómica de la cariólogía y la anatomía foliar***

La información cariológica es de extraordinaria importancia en el género toda vez que una de las fuentes más importantes de la variación aquí es la poliploidía. El número cromosómico básico en las especies de *Festuca* es  $x = 7$ , y sus dotaciones cromosómicas varían entre  $2n = 14$  ( $2x$ ) y  $2n = 84$  ( $12x$ ) (Borrill *et al.*, 1971; Kerguelen & Plonka, 1989). Casi el 70 % de ellas pueden considerarse de origen poliploide (Šmarda *et al.*, 2008), restringiéndose los diploides sobre todo a Eurasia (Hunziker & Stebbins, 1987; Dubcovsky & Martínez, 1992; Šmarda & Stančík, 2006). Este hecho, y el que buena parte de las especies sean autoincompatibles (Auquier, 1977), explica la extraordinaria frecuencia con que muchas de ellas se propagan vegetativamente, y compensan así el éxito solo ocasional de la sexualidad, propiciándose una enorme variación en las especies poliploides, que dificulta notablemente su comprensión taxonómica.

Por otro lado, la escasez de caracteres taxonómicos diagnósticos en la mayoría de las especies de *Festuca* ha forzado la búsqueda de nuevos caracteres que permitieran el reconocimiento de los taxones, siendo los relativos a la anatomía de las hojas los que más se utilizan, de manera complementaria, para la identificación y delimitación de taxones, muy especialmente en los de “hoja estrecha”. Así, las características de la sección transversal del limbo –contorno, distribución del esclerénquima, número de costillas y de nervios, presencia o ausencia de pelos, etc.–, muy fáciles de apreciar incluso en cortes a mano alzada, han sido tradicionalmente usadas en apoyo de otros caracteres taxonómicos menos resolutivos, con la limitación de que a veces pueden variar dentro de una misma especie y estar influenciados por el ambiente (Metcalfé, 1960). De igual forma, los caracteres micromorfológicos (p. ej., patrón y tipo de cuerpos de sílice, papilas, espinas, estomas, células largas y cortas, y tricomas) de la epidermis de hojas, lemas y páleas se han utilizado en estudios sistemáticos del género *Festuca*, aunque son menos resolutivos a nivel de especie que a nivel de subgénero, y se han empleado mucho menos para la identificación de los taxones (Metcalfé, 1960; Ellis, 1979; Palmer & Tucker, 1981; Ortúñez & Fuente, 2010; Ortúñez & Cano-Ruiz, 2013).





**Lámina 1.** *Festuca* sect. *Festuca* (a-b): **a**, *Festuca indigesta*; **b**, *F. hystrix*. *F.* sect. *Aulaxyper* (c-d): **c**, *F. rothmaleri*; **d**, *F. nigrescens*. *F.* sect. *Eskia* (e-f): **e**, *F. gautieri*; **f**, *F. eskia*.



## ***Caracterización infragenérica en la Península Ibérica***

En la Península Ibérica el género *Festuca* está representado por 3 subgéneros (*Festuca*, *Drymanthele* y *Schedonorus*) y 10 secciones (*Festuca*, *Aulaxyper*, *Eskia*, *Subbulbosae*, *Lojaconoa*, *Scariosae*, *Pseudoscariosa*, *Phaeochloa*, *Schedonorus* y *Plantynia*), cuyos principales caracteres diagnósticos se relacionan a continuación, indicándose entre corchetes el número de especies peninsulares estimado por Devesa *et al.* (2013; véase Tabla 2):

### **A. SUBGÉNERO FESTUCA**

#### **I. Sect. *Festuca* (Lámina 1)**

Hierbas densamente cespitosas, que forman macollas. Brotes estériles intravaginales, con hojas de vaina cerrada o abierta al menos en el tramo distal, no engrosada en la base, compacta o a veces que se deshace en fibras en la madurez, con dos aurículas cortas en la parte superior, rara vez sin ellas, con lígula corta y truncada, y limbo de sección transversal conduplicada o convoluta y con frecuencia de contorno elíptico u orbicular, a veces también poligonal. Espiguillas elípticas u oblongo-elípticas. Lema y glumas con márgenes estrechamente escariosos, aquel mucronado o aristado. Ovario glabro. Cariopsis adherida a la pálea.

##### **i. Subsect. *Festuca* [36 spp., 46 tax.]**

*Festuca* subsect. *Legitimae* St.-Yves in Candollea 1: 4 (1922), nom. inval.

Hojas de los brotes estériles con vaina cerrada o, con más frecuencia, abierta al menos en el tramo distal, y entonces con los márgenes solapados, y limbo en sección transversal con el esclerénquima continuo o, a veces, fragmentado en paquetes adaxiales opuestos a los nervios o no (en este caso, dos marginales y uno basal).

##### **ii. Subsect. *Exaratae* St.-Yves in Candollea 1: 4, 21 (1922) [3 spp., 3 tax.]**

Hojas de los brotes estériles con vaina cerrada o abierta solo en el tramo distal, y con márgenes solapados pero invaginados, limbo en sección transversal con el esclerénquima discontinuo, fragmentado en paquetes abaxiales opuestos a los nervios.

**II. Sect. *Aulaxyper*** Dumort., Observ. Gramin. Belg.: 102, 104 (1824) [15 spp., 21 tax.] (Lámina 1)

*Festuca* sect. *Heterophyllae* V. Krecz. & Bobr., Fl. SSSR 2: 515 (1934)

*Festuca* sect. *Rubrae* V. Krecz. & Bobr., Fl. SSSR 2: 517 (1934)

Hierbas cespitosas, rizomatosas o estoloníferas, que forman macollas. Brotes estériles a menudo extravaginales, más rara vez también intravaginales, con hojas de vaina generalmente cerrada, no engrosada en la base, que se deshace en fibras en la madurez, con dos aurículas cortas en la parte superior o con frecuencia sin ellas, con lígula corta y truncada, y limbo de sección transversal conduplicada y con frecuencia de contorno poligonal. Espiguillas elípticas u oblongo-elípticas. Lema y glumas con márgenes estrechamente escariosos, aquel aristado. Ovario glabro, Cariopsis adherida a la pálea.

**III. Sect. *Eskia*** Willk. in Willk. & Lange, Prodr. Fl. Hispan. 1: 95 (1861) [5 spp., 6 tax.] (Lámina 1)

Hierbas densamente cespitosas, que forman macollas. Brotes estériles intravaginales, con hojas de vaina abierta al menos en el tramo distal, no engrosada en la base, compacta o rara vez que se deshace en fibras en la madurez, sin aurículas, con lígula corta o por lo general larga, aguda u obtusa, y limbo de sección transversal conduplicada o convoluta. Espiguillas elípticas. Lema y glumas con márgenes anchamente escariosos, aquel mútico, mucronado o aristado. Ovario hispido en el ápice. Cariopsis no adherida a la pálea.

**IV. Sect. *Subbulbosae*** Nyman ex Hack. in Bot. Centralbl. 8: 413 (1881) [3 spp., 11 tax.] (Lámina 2)

*Patzkea* G. H. Loos, Jahrb. Bochum. Bot. Vereins 1: 126 (2010)

Hierbas densamente cespitosas, que forman macollas. Brotes estériles intravaginales, con hojas de vaina abierta en casi toda su longitud, hinchada o engrosada en la base, que se deshace en fibras verticales en la madurez, sin aurículas, con lígula corta o larga, truncada, y limbo de sección transversal convoluta, conduplicada, o más o menos plana. Espiguillas anchamente elípticas. Lema y glumas con márgenes estrechamente escariosos, aquel mútico o mucronado. Ovario hispido en el ápice. Cariopsis adherida a la pálea.

V. Sect. *Lojacoa* Catalán & Joch. Müll. in Taxon 55: 141 (2006) [2 spp., 2 tax.] (Lámina 2)

*Lojacoa* Gand., Fl. Eur. 25: 341 (1891), nom inval.

Hierbas densamente cespitosas, que forman macollas. Brotes estériles intravaginales, con hojas de vaina abierta al menos en el tramo distal, algo engrosada en la base, que se deshace en numerosas fibras verticales en la madurez, sin aurículas, con lígula corta, truncada y laciniada, y limbo de sección transversal plano. Espiguillas obovadas o elípticas. Lema y glumas con márgenes estrechamente y anchamente escariosos respectivamente, aquel mútico o mucronado. Ovario hispido en el ápice. Cariopsis adherida a la pálea.

VI. Sect. *Scariosae* Hack., Monogr. Festuc. Eur.: 193 (1882) [1 spp., 1 tax.] (Lámina 2)

Hierbas densamente cespitosas, con rizomas cortos, que forman macollas. Brotes estériles intravaginales y extravaginales, con hojas de vaina abierta en casi toda su longitud, no engrosada en la base, compacta, que no se deshace en fibras en la madurez, sin aurículas, con lígula larga y aguda, y limbo de sección transversal conduplicada, convoluta, o a veces más o menos plana. Espiguillas elípticas. Glumas y lema con márgenes anchamente escariosos, aquel mútico o mucronado. Ovario hispido en el ápice. Cariopsis adherida a la pálea.

VII. Sect. *Pseudoscariosa* Krivot. in Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk S.S.S.R. 20: 61 (1960) [1 spp., 1 tax.] (Lámina 3)

Hierbas densamente cespitosas, con rizomas cortos, que forman macollas. Brotes estériles intravaginales y extravaginales, con hojas de vaina abierta en casi toda su longitud, no engrosada en la base, compacta, que no se deshace en fibras en la madurez, sin aurículas, con lígula más o menos larga, aguda y laciniada, y limbo de sección transversal conduplicada o generalmente convoluta. Espiguillas anchamente elípticas. Glumas y lema con márgenes anchamente escariosos, aquel mucronado. Ovario hispido en el ápice. Cariopsis no adherida a la pálea.

**B. SUBGÉNERO DRYMANTHELE** V. I. Krecz. & Bobrov, Fl. URSS 2: 532 (1934)

*Festuca* sect. *Montanae* Hack., Monogr. Festuc. Eur.: 195 (1882)

*Drymochloa* Holub in Folia Geobot. Phytotax. 19: 96 (1984)

I. Sect. *Phaeochloa* Griseb., Spicil. Fl. Rum. 2: 433 (1844) [2 spp., 2 tax.] (Lámina 3)

*Festuca* subgen. *Phaeochloa* (Griseb.) Krecz. & Bobr., Fl. USSR 2: 499, 525 (1934)

Hierbas cespitosas, rizomatosas o no, que forman macollas. Brotes estériles extravaginales, con hojas de vaina abierta, no engrosada en la base, que no se deshace en fibras en la madurez, sin aurículas, con lígula corta o larga, truncada, y limbo de sección transversal plana. Espiguillas elípticas. Glumas y lema con márgenes estrechamente escariosos, aquel mútico o mucronado. Ovario híspido en el ápice o subglabro. Cariopsis laxamente adherida a la base de la pálea.

C. SUBGÉNERO *SCHEDONORUS* (P. Beauv.) Peterm., Deutschl. Fl.: 643 (1849)

*Schedonorus* P. Beauv., Ess. Agrost.: 99, 162, 177 (1812) [basión.]

*Bromus* sect. *Schedonorus* (P. Beauv.) Ledeb., Fl. Ross. 4: 355 (1853)

*Lolium* subgen. *Schedonorus* (P. Beauv.) Darbysh. in Novon 3: 241 (1993)

I. Sect. *Schedonorus* (P. Beauv.) W. D. J. Koch, Syn. Fl. Germ. Helv.: 813 (1837) [4 spp., 4 tax.] (Lámina 3)

Hierbas cespitosas, rizomatosas o no, que forman macollas. Brotes estériles extravaginales, con con hojas de vaina abierta desde la base, no engrosada, compacta o que se deshace en fibras en la madurez, con catafilos, con lígula corta, truncada, y limbo de sección plana, o convoluta al secarse, con dos aurículas abrazadoras y falcadas en la parte basal. Espiguillas elípticas u oblongo-elípticas. Lema y glumas con márgenes estrechamente escariosos, aquel mútico, mucronado o aristado. Ovario glabro. Cariopsis adherida a la pálea.

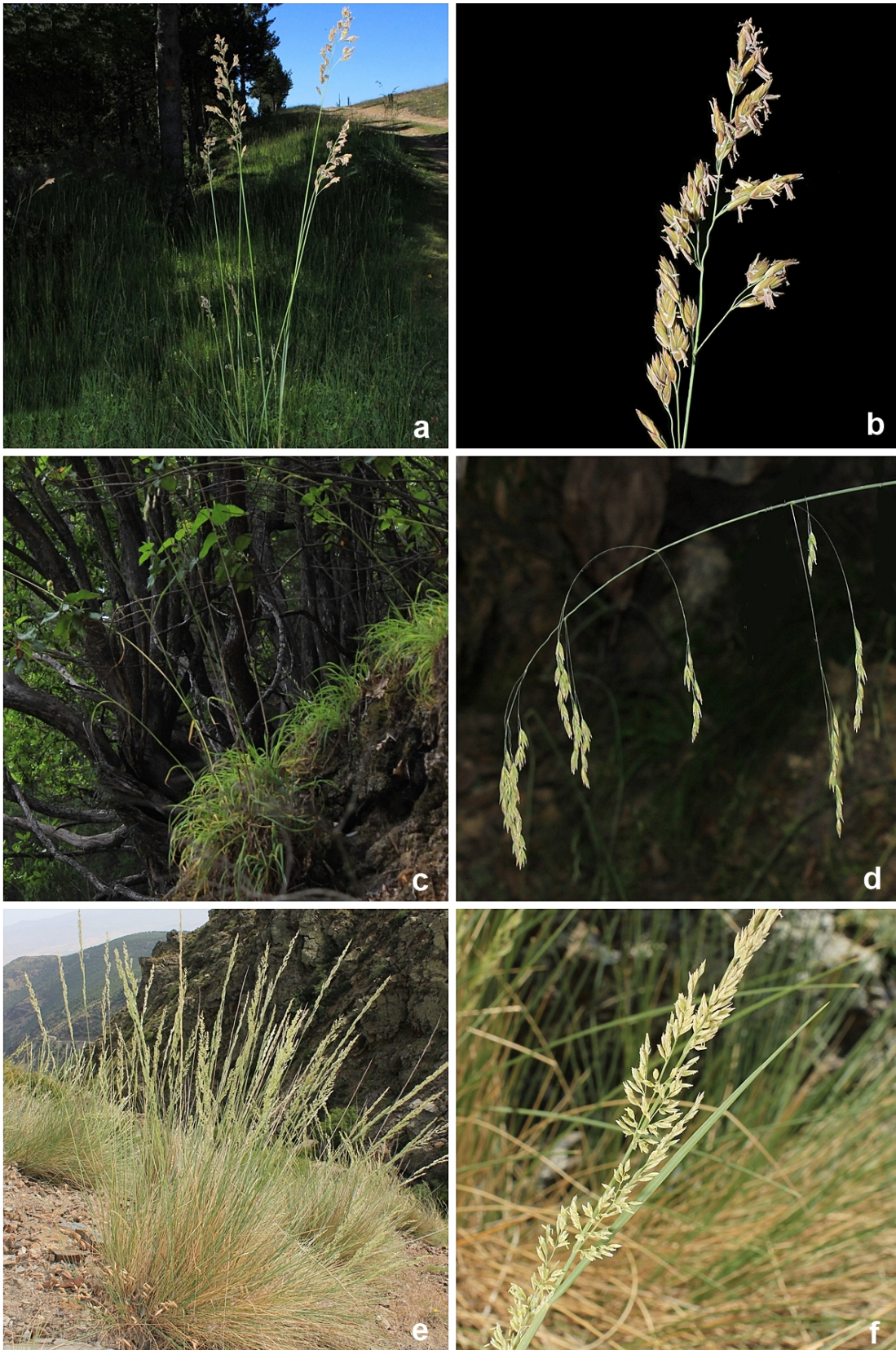
II. Sect. *Plantynia* (Dumort.) Tzvelev, Zlaki SSSR: 394 (1976) [1 spp., 1 tax.] (Lámina 4)

*Schedonorus* sect. *Plantynia* Dumort., Fl. Belg. Prodr.: 159 (1827) [basión.]

*Festuca* sect. *Bromoides* Rouy, Fl. France 14: 225 (1913)

Hierbas cespitosas, rizomatosas o no, que forman macollas. Brotes estériles extravaginales, con hojas de vaina abierta desde la base, no engrosada, que se deshace en fibras en la madurez, con catafilos, con lígula corta, truncada, y de sección plana, con aurículas abrazadoras y falcadas en la parte basal. Espiguillas elípticas u oblongo-elípticas. Lema y glumas con márgenes estrechamente escariosos, aquel largamente aristado. Ovario glabro. Cariopsis adherida a la pálea.





**Lámina 2.** *Festuca* sect. *Subbulbosae* (a-b): *Festuca durandoi*, **a**, porte y **b**, detalle de la panícula. *Festuca* sect. *Lojaconoa* (c-d): *F. patula*, **c**, porte y **d**, detalle de la panícula. *Festuca* sect. *Scariosae* (e-f): *F. scariosa*, **e**, porte y **f**, detalle de la panícula.





**Lámina 3.** *Festuca* sect. *Pseudoscariosa* (a-b): **a**, *Festuca pseudeskia*, porte y **b**, detalle de la panícula. *Festuca* sect. *Phaeochloa* (c-d): *F. lasto*, **c**, porte y **d**, detalle de la panícula (J. Devesa). *Festuca* sect. *Schedonorus* (e-f): *F. arundinacea*, **e**, porte y **f**, detalle de la panícula.

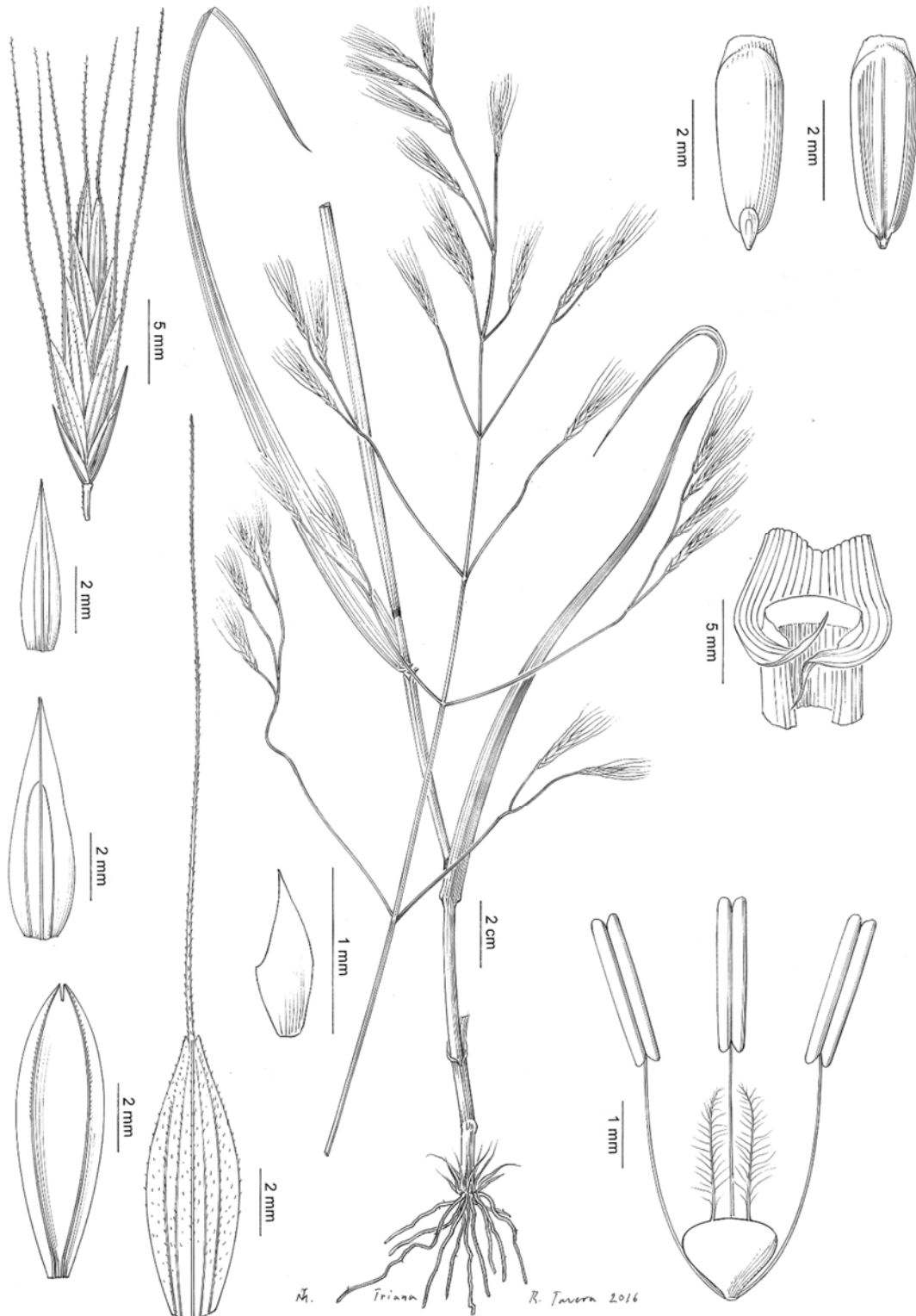


Lámina 4. *Festuca* sect. *Plantynia*: *Festuca gigantea* (MA 565135).

### *Filogenia y evolución*

En la actualidad, las filogenias con marcadores moleculares concluyen que el género *Festuca* es parafilético, y está integrado tanto por las especies tradicionalmente incluidas en él, como por una decena de géneros que han sido tradicionalmente considerados de forma independiente por sus claras diferencias morfológicas (Catalán *et al.*, 2007). En este gran clado se reconocen dos grandes linajes derivados de un antepasado común (Charmet *et al.*, 1997; Gaut *et al.*, 2000; Torrecilla & Catalán, 2002; Catalán *et al.*, 2004; Catalán, 2006; Catalán *et al.*, 2006, 2007; Müller & Catalán 2006; Inda *et al.*, 2008): el de los taxones con “hoja estrecha” y el de los taxones de “hoja ancha” (Figura 8).

En el primer linaje quedan incluidas las especies de las secciones *Festuca* (subsects. *Festuca* y *Exaratae* St.-Yves), *Aulaxyper* Dumort. y *Eskia* Willk. del subgénero *Festuca*, y las de los géneros *Vulpia*<sup>1</sup>, *Ctenopsis*, *Psilurus*, *Micropyrum*, *Narduroides* y *Wangenheimia*, además de otros géneros americanos como *Hellerochloa* (Catalán *et al.*, 2007). El segundo linaje comprende las especies de *Festuca* de las sects. *Lojaconoa* Catalán & Joch. Müll., *Scariosae* Hack., *Subbulbosae* Nyman ex Hack., *Pseudoscariosa* Krivot. y *Dimorphae* Joch. Müll. & Catalán del subgénero *Festuca*, y las de los subgéneros *Drymanthele* Krecz. & Bobr., *Schedonorus* (P. Beauv.) Peterm., *Leucopoa* (Griseb.) Hack., y *Subulatae* (Tzvelev) E. B. Alexeev, así como también las especies de los géneros *Castellia*, *Mycropyropsis* y *Lolium*<sup>1</sup> (Figura 8).

Es evidente, pues, que a la luz de los datos moleculares, el género *Festuca* necesitaría de una profunda reestructuración taxonómica y nomenclatural. No obstante, las reconstrucciones filogenéticas no proveen, hasta el momento, suficientes datos que permitan reemplazar el tratamiento taxonómico tradicional de los géneros, por lo que en tanto se alcanza un acuerdo en este sentido, el tratamiento taxonómico de sus especies sigue haciéndose abordando el género en su concepción tradicional.

---

<sup>1</sup> La afinidad de *Lolium* y *Vulpia* con *Festuca* se conoce desde hace tiempo por la formación de híbridos espontáneos en la naturaleza ( $\times$  *Festulolium* y  $\times$  *Festulpia*, respectivamente), y por la similitud en el patrón de bandas cromosómicas y en las secuencias de ADN (Lewis, 1975; Thomas, 1981; Barker & Stace, 1986; Bailey & Stace, 1992).



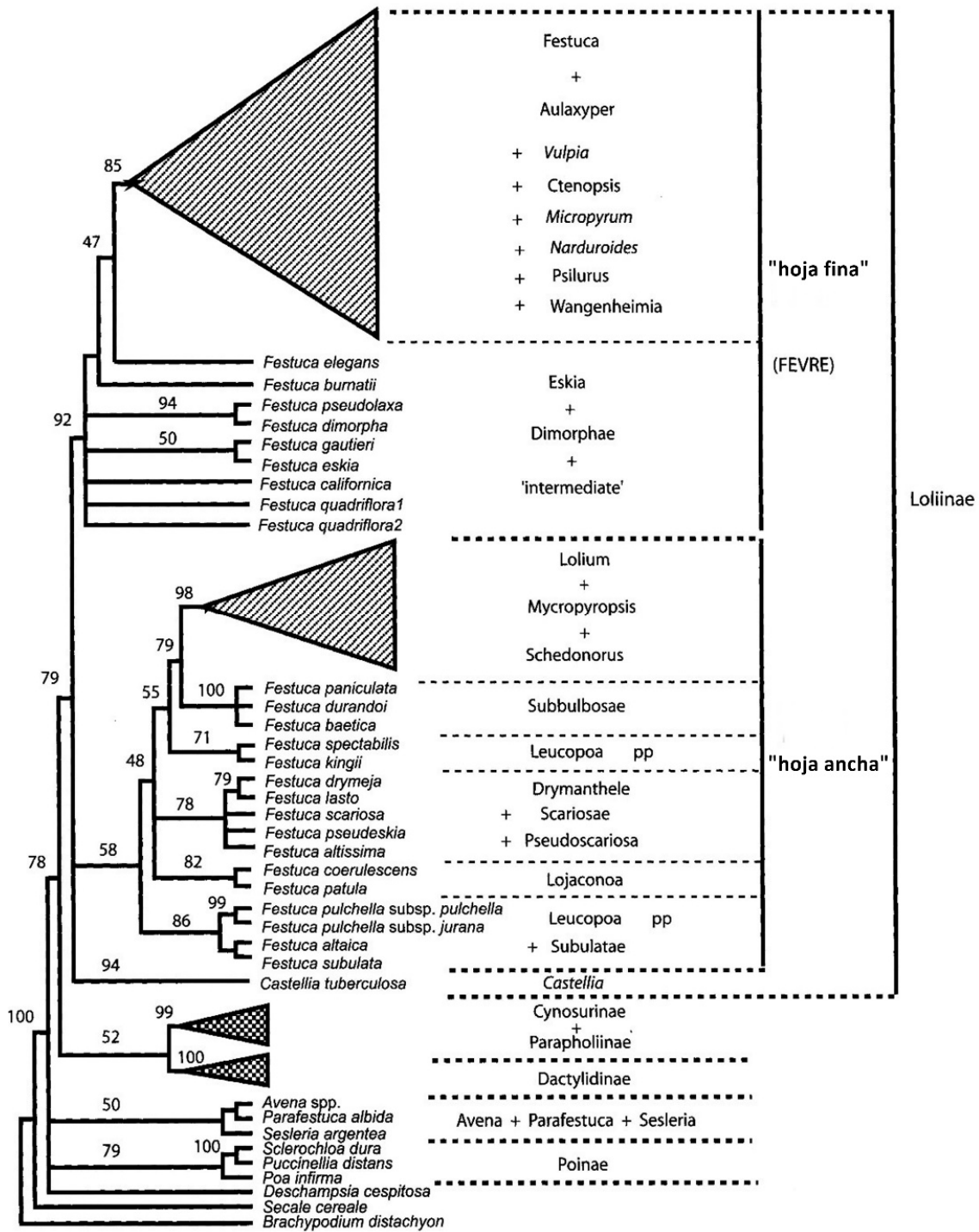


Figura 8. Árbol filogenético combinado ITS/trnL-F. Adaptado de Müller & Catalán (2006).

### Origen y diversificación

El género *Festuca* se diversificó durante el Mioceno temprano en la región asiático-mediterránea (Inda *et al.*, 2008; Minaya *et al.*, 2017; Pimentel *et al.*, 2017), origen biogeográfico ya apuntado por Dubcovsky & Martínez (1992), quienes consideraron que las especies diploides estaban concentradas sobre todo en el continente

eurasiático, mientras que los poliploides, en parte gracias a su presumible ventaja adaptativa, se establecieron en otros continentes, donde llegaron a predominar. La diversificación de las especies del clado de “hoja ancha” y las del de “hoja estrecha”, tuvo lugar entre el Mioceno tardío y el Pleistoceno (hace menos de 2 Ma), período este último en el se produjo la radiación de los linajes más derivados, coincidiendo con la expansión postglacial (Inda *et al.*, 2008).

El género tiene uno de sus principales centros secundarios de diversificación en la Península Ibérica (Saint-Yves, 1930). Está representado aquí por un número elevado de taxones de los que casi el 40% son endémicos. Las áreas de mayor diversidad de especies en la Península se corresponden con los principales macizos montañosos, lo que sugiere que la evolución, diversificación y distribución actual de las especies de *Festuca* están estrechamente relacionadas con las glaciaciones del Pleistoceno, época en la que la región Mediterránea actuó como refugio de muchos taxones centroeuropeos (Hewitt, 1999; Sánchez Mata *et al.*, 2017).

### 1.5. La sección *Festuca*

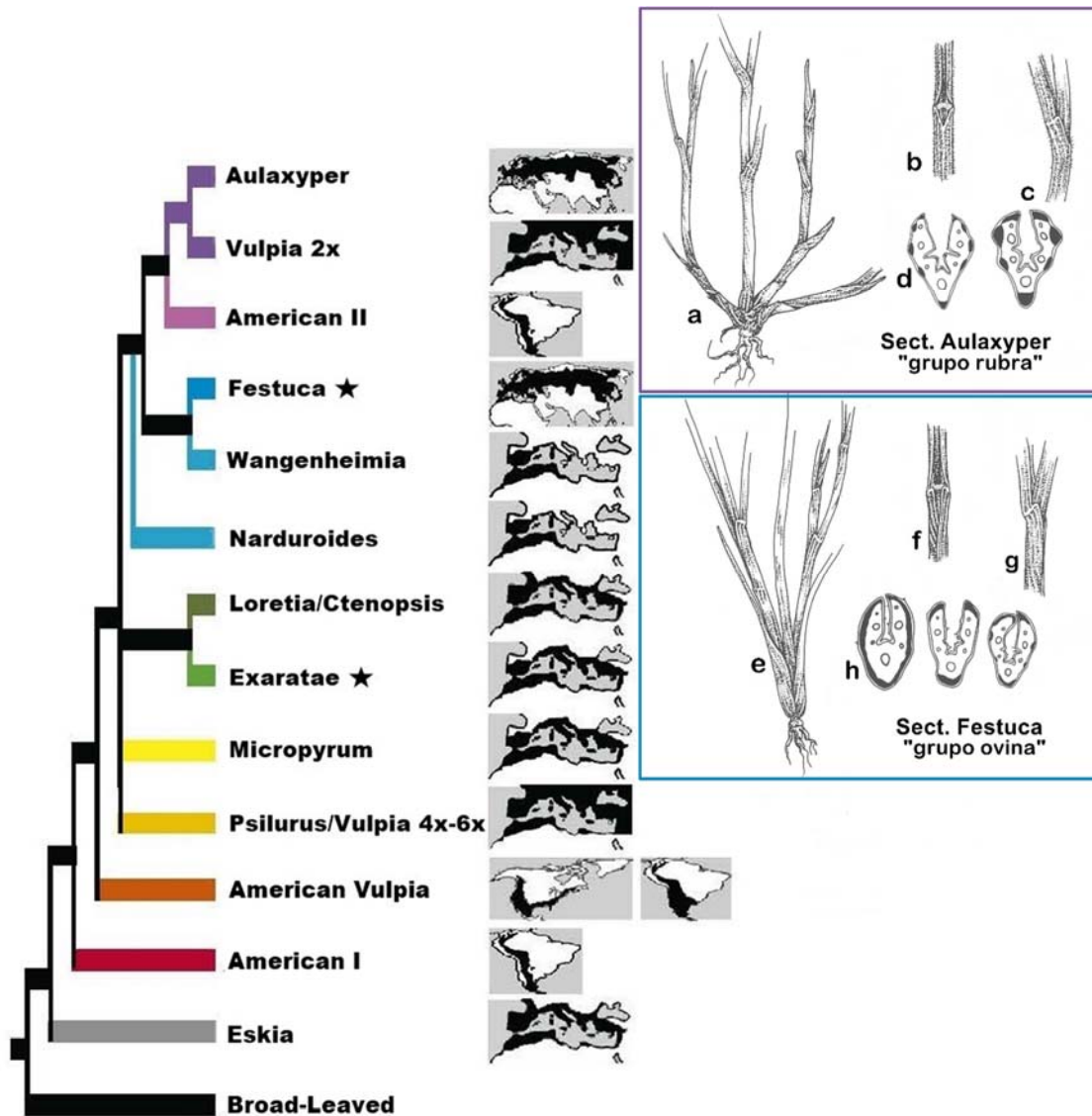
La sección *Festuca* constituye el objeto de estudio de esta Tesis Doctoral. Es la más diversificada de las siete secciones que componen el subgénero *Festuca* en la Península Ibérica (véase más arriba). Tiene una distribución principalmente holártica (Figura 9), y una buena representación en la Península Ibérica, aunque la notable dificultad taxonómica en el grupo no ha permitido hasta la fecha precisar con exactitud su diversidad aquí, que oscila entre 30 y 50 taxones, según los autores (cf. Fuente & Ortúñez, 1998; Cebolla & Rivas Ponce, 2003a; Devesa *et al.*, 2013). Muchas de las especies peninsulares son orófitos que habitan en los distintos sistemas montañosos (Sistema Central, Pirineos, Cordillera Cantábrica y Macizo Galaico-Leonés, Sistema Ibérico, y Sierras Béticas), muchas de ellas formando parte de los pastos orófilos mediterráneos de interés comunitario (San Miguel, 2009). Por ello, la mayoría muestran claras adaptaciones morfo-anatómicas a las condiciones extremas de la alta montaña —sequía, viento, insolación y largos períodos cubiertas por nieve—, entre ellas la posesión de hojas con limbo convoluto, con una fuerte protección esclerenquimática en forma de anillo continuo en la cara abaxial, estomas escasos y muy protegidos en la cara adaxial, abundancia de células silíceas y tricomas, etc.

Su complejidad taxonómica es bien conocida, ya que muchas de sus especies son muy difíciles de distinguir, y en su reconocimiento ha pesado sobre todo el grado de aislamiento geográfico y el número cromosómico. Su reciente diversificación en el territorio explica la notable similitud entre muchas especies, subyaciendo en el origen de la especiación la hibridación y, sobre todo, la extraordinaria frecuencia de la poliploidía (Stebbins, 1956; Jauhar, 1993). Además, presentan una extraordinaria plasticidad fenotípica en función del tipo hábitat y ecología (puede haber importantes diferencias en tamaño vegetativo e incluso en el patrón de la anatomía foliar en función de la potencia del substrato, la orofilia, etc.), y de la presión del pastoreo (cuando es alta, las plantas se hacen muy pequeñas, a veces enanas, una reducción que también parece afectar a las estructuras reproductoras). El tamaño de la planta y de las hojas, el grado de pungencia y el grosor de la hoja, su curvatura, la presencia y densidad del indumento (sobre todo en vaina, limbo y lema), la densidad en hojas de las macollas, la mayor o menor producción de raíces y la formación de rizoma o estolones, la tonalidad y la presencia de pruina, junto con la disposición y grosor de esclerénquima en la sección transversal foliar, se encuentran entre los caracteres que más pueden variar intraespecíficamente.

El conocimiento taxonómico de la sect. *Festuca* en la Península Ibérica hasta la fecha se basa sobre todo en la monografía de Fuente & Ortúñez (1998), si bien en los últimos veinte años se han publicado nuevas especies y muchas novedades corológicas de interés (p. ej., Fuente & Ortúñez, 1994a, b; Fuente & Ortúñez 1999; Fuente *et al.*, 1999a, b; Fuente & Ortúñez, 2000; Cebolla & Rivas Ponce 1999, 2001, 2003b; Pyke *et al.*, 2013; Fuente & Sánchez-Mata 2014; Martínez-Sagarra & Devesa, 2015). A estos trabajos hay que adicionar los tratamientos en floras regionales (p. ej., Merino, 1905-1909; Coutinho, 1939; Valdés *et al.*, 1987; Aizpuru *et al.*, 1999; Bolòs & Vigo, 2001; Catalán, 2009), así como los estudios taxonómicos parciales sobre algunos complejos de especies dentro de la sección (López *et al.*, 2016, 2017). De igual forma, son abundantes las aportaciones sobre la anatomía foliar (Fuente *et al.*, 1997; Fuente & Ortúñez, 1998), por lo general reducidas a la mera iconografía del patrón de la anatomía foliar, aunque recientemente hay una aportación monográfica sobre la variabilidad anatómica de todas las especies peninsulares (Martínez-Sagarra *et al.*, 2017). También hay numerosas aportaciones al conocimiento cromosómico de casi todas las especies (Fuente *et al.*, 2001), alguna contribución sobre el tamaño genómico de algunas especies peninsulares (Loureiro *et al.*, 2007), y se dispone también de información sobre filogenias en las que

poco a poco se han ido incluyendo algunas especies peninsulares. Desafortunadamente, hay que destacar el uso de los marcadores moleculares hasta la fecha no ha resuelto aún las relaciones interespecíficas dentro de la sección *Festuca* (p. ej., Catalán *et al.*, 2004; Inda *et al.*, 2008).

Desde el punto de vista filogenético está incluida en el linaje de “hoja estrecha”, junto con las especies de las sects. *Aulaxyper* y *Eskia* (Figura 9).



**Figura 9.** Filogenia del clado de “hoja estrecha” basada en marcadores *ITS/trnLF*, y áreas de distribución de los principales linajes (adaptado de Díaz-Pérez *et al.* 2014). Se muestran los principales caracteres morfológicos diferenciales entre las sect. *Aulaxyper* (a, brotes estériles extravaginales; b, vaina cerrada; c, aurículas ausentes o vestigiales; d, paquetes de esclerénquima en sección transversal foliar) y la sect. *Festuca* (e, brotes estériles intravaginales; f, vaina abierta con extremos solapantes; g, aurículas desarrolladas; h, esclerénquima en anillo continuo o en paquetes) (adaptado de Stace *et al.*, 1992). Las subsecciones *Festuca* y *Exaratae* se marcan con una estrella.

Las especies de la sección *Eskia* se segregan fácilmente de las de la sect. *Festuca* por la notable escariosidad de sus piezas florales, y las de la sect. *Aulaxyper* se diferencian fundamentalmente en sus brotes estériles extravaginales, cuyas vainas además suelen ser cerradas y de color pardusco-rojizo, que se disgregan en fibras en la madurez, y por el carácter discontinuo del esclerénquima en el limbo de las hojas (en observación transversal). La distinción entre la sects. *Festuca* y *Aulaxyper* no es fácil, y de hecho ambas fueron consideradas por Hackel (1882) dentro de la misma sección [sect. *Ovinae* Fr., nom. inval. (= sect. *Festuca*)], si bien las especies de la primera las incluyó dentro del grupo “intravaginales” (incluye *F. ovina*, con numerosas categorías infraespecíficas, y otras 8 especies más) y las segundas dentro del grupo “extravaginales” (incluye *F. rubra*, desarticulada en numerosas subespecies y variedades, y otra especie más). Estos dos grupos de especies son los más complejos del género, y las especies incluidas dentro del primer grupo se han reconocido de manera informal como grupo “*ovina*”, y las del segundo como grupo “*rubra*” (cf. Wilkinson & Stace, 1991; Stace *et al.* 1992).

La sección *Festuca* es parafilética de acuerdo con los datos moleculares (Figura 9). Dentro de ella, la subsect. *Festuca* es monofilética, y está estrechamente emparentada con la sect. *Aulaxyper*. La subsect. *Exaratae* está integrada solo unas pocas especies (en adelante referido como grupo “*Exaratae* + *F. plicata*”), que se segregan de los de la subsección *Festuca* por un carácter relativo a la soldadura de la vaina (Saint-Yves, 1922); aparece en una agrupación parafilética basal a las anteriores (Figura 9). Esta clasificación infraseccional ha sido poco empleada en la literatura taxonómica, si bien se recoge ampliamente en los trabajos de índole filogenética y en las principales checklist del género en la Península Ibérica (Cebolla & Rivas Ponce, 2003a; Devesa *et al.* 2013).

La sección *Festuca* incluye varios grupos de especies con gran complejidad taxonómica, que han sido estudiados con especial interés en esta Tesis. Entre ellos, citar el que incluye las plantas del Sistema Central y NW ibérico (véase *F. summilusitana*; Capítulo 5.4), y el de las plantas incluidas en el grupo “*inops/gracilior*” que habitan en la baja y media montaña de la mitad oriental de la Península Ibérica (véase *F. inops*; Capítulo 5.4). También se han tratado las especies que integran el grupo “*marginata*”, que crecen en el N, C y E de la Península Ibérica (véanse *F. marginata* y *F. lambinonii*; Capítulo 5.3 y 5.4), y las especies del grupo “*alpina*” (véanse *F. alpina*, *F. frigida* y *F. glacialis*; Capítulo 5.2 y 5.4), que crecen en las altas montañas del Pirineo, cordillera Cantábrica y Sierra Nevada.

## 1.6. Objetivos

El objeto de esta Tesis Doctoral es el estudio taxonómico de las especies del género *Festuca* L., si bien dada su diversidad y complejidad en el territorio, se restringe a la sección *Festuca*.

### **Objetivos concretos:**

- Conocer la representación y variabilidad en el territorio de *Festuca* sect. *Festuca*. Para ello:

- a) Se ha realizado una exhaustiva revisión bibliográfica, para profundizar en el conocimiento los taxones reconocidos hasta la fecha y su distribución en el territorio.

- b) Se han efectuado campañas de recolección por toda la Península para conocer *in situ* los taxones, sus aptencias ecológicas, distribución y variabilidad, así como para hacer acopio de material para estudios morfológicos, anatómicos, de la variación del tamaño genómico y filogenéticos.

- c) Se han visitado diversos herbarios de España y Portugal para el estudio de ejemplares de herbario.

- Estudio morfológico (y biométrico) de los taxones que incluye la sect. *Festuca* basado tanto en material propio como en el de los principales herbarios nacionales y portugueses. Con ello se posibilita la delimitación de los taxones sobre la base de los caracteres examinados y la valoración de su posición taxonómica.

- Estudio de la anatomía foliar en sección transversal en las especies del género *Festuca*, y pormenorizado en la sect. *Festuca*, para la caracterización anatómica de los taxones, recogiendo la variabilidad intraespecífica cuando existe y su utilidad en la identificación de algunos taxones.

- Estudio nomenclatural, para asignar el nombre correcto a cada taxón.

- Caracterización y delimitación de los taxones con datos fenológicos, ecológicos y corológicos a partir de la información bibliográfica disponible y de las observaciones propias, que se han complementado con los de otros caracteres biológicos de interés, que requieren de una metodología *ad hoc* y que han sido desarrollados de manera simultánea, a saber:

a) Información sobre el tamaño genómico de las especies de la sect. *Festuca*, así como de algunos taxones de otras secciones del género, mediante el método de citometría de flujo (FCM), a partir de las muestras conservadas en fresco y en seco (silicagel o pliego de herbario).

b) Información sobre las relaciones genéticas entre las especies del género *Festuca* haciendo uso de marcadores moleculares nucleares (*ITS1-4*) y cloroplásticos (*trnL-F*, *rps16* y *trnH-psbA*), y aumentando el número de especies analizadas de la sect. *Festuca*.

• Integración de los resultados y elaboración de descripciones detalladas de los taxones y claves dicotómicas para su reconocimiento, información que en su día contribuirá a la síntesis del género que será publicada en el volumen 19(1) de la obra *Flora iberica*, actualmente en desarrollo.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aiken, S. G. & Darbyshire, S. J. (1990) *Fescue grasses of Canada*. Agric. Can. Publ. No. 1844/E. 113 pp.
- Aizpuru, I., Aseginolaza, C., Uribe-Echebarria, P.M., Urrutia, P. & Zorrakin, I. (1999) *Claves ilustradas de la flora del País Vasco y territorios limítrofes*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco. Vitoria-Gasteiz, 831pp.
- Al-Bermani, A. K., Catalán, P. & Stace, C. A. (1992) A new circumscription of *Festuca trichophylla* (Gaudin) K. Richter (Gramineae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 52: 209-220.
- Alexeev, E. B. (1977) To the systematics of Asian fescues (*Festuca*). I. Subgenera *Drymanthele*, *Subulatae*, *Schedonorus*, *Leucopoa*. *Byull. Moskovsk. Obshch. Isp. Prir., Otd. Biol.* 82(3): 95-102.
- Alexeev, E. B. (1980) *Festuca* L. Subgenera et sectiones novae ex America boreali et Mexica. *Novosti Sist. Vyssh. Rast.* 17: 42-53.
- Auquier, P. (1977) Taxonomie et nomenclature de quelques *Festuca* tétraploïdes du groupe de *F. ovina* L. sl (Poaceae) en Europe moyenne. *Bull. Jard. Bot. Belg.* 47: 99-116.
- Bailey, J. P. & Stace, C. A. (1992) Chromosome banding and pairing behaviour in *Festuca* and *Vulpia* (Poaceae, Pooideae). *Pl. Syst. Evol.* 182: 21-28.
- Barker C. M. & Stace C. A. (1986) Hybridization in the genera *Vulpia* and *Festuca* (Poaceae): meiotic behaviour of artificial hybrids. *Nordic J. Bot.* 6: 1-10
- Bentham, G. (1881) Notes on Gramineae. *J. Linn. Soc. Bot.* 19: 14-134.
- Boissier, E. (1838) *Elenchus plantarum novarum*. Lador & Ramboz, Genève, 94.
- Bolòs, O. & Vigo, J. (2001) *Flora dels Països Catalans*. Vol. 4. Barcino. Barcelona.
- Borrill, M., Tyler, B. F. & Lloyd-Jones, M. (1971) Studies in *Festuca*. 1. A chromosome atlas of *Bovinae* and *Scariosae*. *Cytologia* 36: 1-17.
- Brown, R. (1810) *Prodromus florae Novae Hollandiae*, Vol. 1, 590 pp. London.

- Calleja, J. A. (2011) Distribución de *Festuca patula* Desf. en la Península Ibérica; ecología y tamaños poblacionales de sus poblaciones en Las Villuercas y Los Montes de Toledo (CW de España). *Bot. Complutensis* 35: 39-48.
- Campbell, C. S., Garwood, P. E. & Specht, L. P. (1983) Cleistogamy in Grasses. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 14: 411-441.
- Castroviejo, S. (coord. gen.) (1986-2017) *Flora iberica*, 21 vols. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- Catalán, P. (1990) *Festuca x souliei* Saint-Yves, the correct name for the hybrid between *F. eskia* and *F. gautieri* (Poaceae). *Taxon* 39: 661-662.
- Catalán, P. (2006) Phylogeny and evolution of *Festuca* L. and related genera of the subtribe Loliinae (Poeae, Poaceae). In: Sharma, A. K. (ed.) *Plant Genome: Biodiversity and Evolution*, vol 1D: 255–303. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.
- Catalán, P. (2009) *Festuca* L. In: Blanca, G., Cabezudo, B, Cueto, M., Fernández López, C. & Morales Torres, C. (eds.) *Flora Vascular de Andalucía Oriental* 1: 298-310. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Sevilla.
- Catalán, P. & García Herrán, M. C. (1990) Números cromosómicos de plantas occidentales, 568-573. *Anales Jard. Bot. Madrid* 47: 185-188.
- Catalán, P., Mirones, V., Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (2000) Dos hallazgos en el género *Festuca* L. (*Gramineae*) para la flora española. *Anales Jard. Bot. Madrid* 57: 428.
- Catalán, P., Torrecilla, P., López, J. A. & Müller, J. (2006) Molecular evolutionary rates shed new light on the relationships of *Festuca*, *Lolium*, *Vulpia* and related grasses (Loliinae, Pooideae, Poaceae). In: Bailey, J. & Ellis, R. G. (eds.) *Current taxonomic research on the British & European flora*, 45-70. BSBI. London.
- Catalán, P., Torrecilla, P., López Rodríguez, J. A. & Olmstead, R. G. (2004) Phylogeny of the festucoid grasses of subtribe Loliinae and allies (Poeae, Pooideae) inferred from ITS and trnL-F sequences. *Molec. Phylogen. Evol.* 31: 517-541.
- Catalán, P., Torrecilla P., López, J. A., Müller, J. & Stace, C. A. (2007) A systematic approach to subtribe Loliinae (Poaceae, Pooideae) based on phylogenetic evidence. *Aliso* 23: 380-405.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (1988a) Una nueva subespecie de *Festuca paniculata* (L.) Schinz & Thell. *Fontqueria* 21: 21-26.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (1988b) Consideraciones acerca de *Festuca paniculata* (L.) Schinz & Thell. subsp. *baetica* (Hack.) Emberger & Maire. *Lagascalía* 15(Extra): 401-410.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (1990a) *Festuca paniculata* (L.) Schinz & Thell. subsp. *pauí*, nuevo taxón para la Península Ibérica. *Collect. Bot. (Barcelona)* 18: 87-91.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (1990b) Observaciones sobre *Festuca durandoi* Clauson en la Península Ibérica. *Fontqueria* 28: 13-20.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (1990c) Consideraciones sobre *Festuca baetica* en Sierra Nevada, Granada. *Lagascalía* 15(2): 161-164.



- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (1990d) *Festuca paniculata* (L.) Schinz & Thell. subsp. *paniculata*. In: Fernández Casas, J. (ed.) Asientos para un atlas corológico de la flora occidental, 16. *Fontqueria* 28: 165.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (1990e) *Festuca paniculata* (L.) Schinz & Thell. subsp. *spadicea* (L.) R. Lit. In: Fernández Casas, J. (ed.) Asientos para un atlas corológico de la flora occidental, 16. *Fontqueria* 28: 165-167.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (1990f) *Festuca paniculata* (L.) Schinz & Thell. subsp. *spadicea* (L.) R. Lit. var. *longiglumis* (R. Lit.) Cebolla, comb. & stat. nov. In: Fernández Casas, J. (ed.) Asientos para un atlas corológico de la flora occidental, 16. *Fontqueria* 28: 167.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (1990g) *Festuca paniculata* (L.) Schinz & Thell. subsp. *multispiculata* Rivas Ponce & Cebolla. In: Fernández Casas, J. (ed.) Asientos para un atlas corológico de la flora occidental, 16. *Fontqueria* 28: 168-169.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (1990h) *Festuca paniculata* (L.) Schinz & Thell. subsp. *fontqueri* Rivas Ponce & C. Cebolla. In: Fernández Casas, J. (ed.) Asientos para un atlas corológico de la flora occidental, 16. *Fontqueria* 28: 169-170.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (1990i) *Festuca paniculata* (L.) Schinz & Thell. subsp. *pau* Cebolla & Rivas Ponce. In: Fernández Casas, J. (ed.) Asientos para un atlas corológico de la flora occidental, 16. *Fontqueria* 28: 170-171.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (1992) Acerca de *Festuca boissieri* Janka y otros táxones afines (sect. *Montanae* Hackel). *Fontqueria* 33: 11-22.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (1999) *Festuca indigesta* Boiss. subsp. *lagascae* Cebolla & Rivas Ponce subsp. nova et ses relations avec le complexe *Festuca indigesta* Boiss. Critères utilisés lors de son étude taxonomique *Fl. Medit.* 9: 131-146.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (2001) *Festuca michaelis* (*Poaceae*), une nouvelle espèce pour la Péninsule Ibérique. *Fl. Medit.* 11: 363-371.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (2003a) Catálogo del género *Festuca* L. (*Poaceae*) en la Península Ibérica. *Candollea* 58: 189-213.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (2003b) Contribución al conocimiento del género *Festuca* L. en el noreste de Cataluña (Gerona, España). *Acta Bot. Barc.* 49: 39-50.
- Cebolla, C., López Rodríguez, J. & Rivas Ponce, M. A. (1997) Cinco tipificaciones en *Festuca* L. *Fontqueria* 48: 81-89.
- Chaffey, N. J. (1994) Structure and function of the membranous grass ligule: a comparative study. *Bot. J. Linn. Soc.* 116: 53-69.
- Charmet, G., Ravel, C. & Balfourier, F. (1997) Phylogenetic analysis in the *Festuca-Lolium* complex using molecular markers and ITS rDNA. *Theor. Appl. Genet.* 94:1038-1046.
- Clark, L. G. & Fisher, J. B. (1987) Vegetative morphology of grasses: shoots and roots. In: Soderstrom, T. R., Hilu, K. W., Campbell, C. S. & Barkworth, M. E. (eds.) *Grass systematics and evolution*, 37-45. Smithsonian Institution Press. Washington DC.
- Clayton, W. D. (1981) Evolution and distribution of grasses. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 5-14.

- Clayton, W. D. (1990) The spikelet. *In*: Chapman, G. P. (ed.) *Reproductive Versatility in the Grasses*, 32-51. Cambridge University Press. Cambridge.
- Clayton, W. D. & Renvoize, S. A. (1986) *Genera graminum: grasses of the world*. HMSO Books. London.
- Clayton, W. D., Vorontsova, M. S., Harman, K. T. & Williamson, H. (2006) *World Grass Species: Descriptions, Identification, and Information Retrieval*. <http://www.kew.org/data/grasses-db.html>. [último acceso el 2 de julio de 2017]
- Clifford, H. T. (1987) Spikelet and floral morphology. *In*: Soderstrom, T. R., Hilu, K. W., Campbell, C. S. & Barkworth, M. E. (eds.) *Grass systematics and evolution*, 21-30. Washington. DC: Smithsonian Institution Press.
- Connor, H. E. (1987) Reproductive biology in the grasses. *In*: Soderstrom, T. R., Hilu, K. W., Campbell, C. S. & Barkworth, M. E. (eds.) *Grass systematics and evolution*, 117-132. Washington. DC. Smithsonian Institution Press.
- Coutinho, A. X. P. (1939) *Flora de Portugal*. Bertrand. Lisboa
- Crepet, W. L. & Feldman, G. D. (1991) The earliest remains of grasses in the fossil record. *Amer. J. Bot.* 78: 1010-1014.
- Dahlgren, R. M. T., Clifford, H. T. & Yeo, P. F. (1985) *The families of the Monocotyledons*. Berlin. Springer Verlag.
- Davidse, G. (1987) Fruit dispersal in the Poaceae. *In*: Soderstrom, T. R., Hilu, K. W., Campbell, C. S. & Barkworth, M. E. (eds.) *Grass systematics and evolution*: 143-155. Washington. DC. Smithsonian Institution Press.
- Devesa, J. A. (1986a) *Festuca ampla* subsp. *simplex* (Pérez Lara) Devesa, comb. et stat. nov. *Lagasalia* 14: 164.
- Devesa, J. A. (1986b) *Festuca hystrix* Boiss. *Lagasalia* 14: 164.
- Devesa, J. A. (1986c) *Festuca cordubensis* Devesa, sp. nova. *Lagasalia* 14: 165.
- Devesa, J. A. (1987) *Festuca* L. *In*: Valdés, B., Talavera, S. & Galiano, E. F. (eds.) *Flora Vascular de Andalucía Occidental* 3, 269-276. Ed. Ketres. Barcelona.
- Devesa, J. A. & Carrión, J. S. (2012) *Las plantas con flor. Apuntes sobre su origen, clasificación y diversidad*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Córdoba. Córdoba.
- Devesa, J.A. & Luque, T. (1988) Contribución al conocimiento cariológico de la subfamilia *Pooideae* (*Poaceae*) en el SW de España. *Bol. Soc. Brot. ser. 2*, 61: 281-304.
- Devesa, J. A. & Romero, C. (1981) Números cromosómicos para la flora española, 188-196. *Lagasalia* 10: 227-230.
- Devesa, J. A., Catalán, P., Müller, J., Cebolla, C. & Ortúñez, E. (2013) Checklist de *Festuca* L. (*Poaceae*) en la Península Ibérica. *Lagasalia* 33: 183-274.
- Devesa, J. A., Ruiz, T., Tormo, R., Muñoz, A., Viera, M. C., Carrasco, J. P., Ortega, A. & Pastor, J. (1990) Contribución al conocimiento cariológico de las *Poaceae* en Extremadura (España), II. *Bol. Soc. Brot. ser. 2*, 63: 153-205.
- Díaz-Pérez, A. J., Sharifi-Tehrani, M., Inda L. A. & Catalán, P. (2014) Polyphyly, gene-duplication and extensive allopolyploidy framed the evolution of the ephemeral

- Vulpia* grasses and other fine-leaved Loliinae (Poaceae). *Molec. Phylogen. Evol.* 79: 92–105.
- Dubcovsky, J. & Martínez, A. (1992) Distribución geográfica de los niveles de ploidía en *Festuca. Parodiana* 7: 91-99.
- Edwards, E. J., Osborne, C. P., Strömberg, C. A. E., Smith, S. A. & C4 grasses consortium. (2010) The origins of C4 grasslands: integrating evolutionary and ecosystem science. *Science* 328: 587-591.
- Ellis, R. P. (1979). A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12(4): 641-671.
- Ellis, R. P. (1987). A review of comparative leaf blade anatomy in the systematics of Poaceae: the past twenty-five years. In: Soderstrom, T. R., Hilu, K. W., Campbell, C. S. & Barkworth, M. E. (eds.) *Grass systematics and evolution*: 3-10. Washington. DC. Smithsonian Institution Press.
- Fernandes, R. (1950) Notas sobre a Flora de Portugal, II. *Bol. Soc. Brot.* 6: 5-61.
- Fernandes, A. & Queirós, M. (1969) Contribution à la connaissance cytotoxinomique des *Spermatophyta* du Portugal, I. *Gramineae*. *Bol. Soc. Brot. ser. 2*, 43: 3-140.
- Ferrero, L. M. (1999) Citogenética, evolución y biogeografía de las secciones *Festuca* L. (intravaginales) y *Eskia* Willk. del género *Festuca* L. (Poaceae) en la Península Ibérica. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Ferrero, L. M. & Fuente, V. (1996) Aportaciones al estudio cariológico de algunas especies del género *Festuca* L. endémicas del Mediterráneo Occidental. *Bol. Soc. Brot. ser. 2*, 67: 303-308.
- Ferrero, L. M., Ortúñez, E. & Fuente, V. (2002) Mapa 782: *Festuca gautieri* (Hackel) K. Richter. In: Fernández Casas, J. & Fernández Sánchez, A. (eds.) Asientos para un atlas corológico de la flora occidental 25. *Cavanillesia Alt.* 2: 229-242.
- Franco, J. Do & Rocha Afonso, M. L. (1980) Notas sobre *Festuca* spp. de Portugal. *Bol. Soc. Brot. ser. 2*, 54: 87-97.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1988) Datos corológicos de algunos taxones ibéricos del género *Festuca* L. *Lagascalía* 15 (Extra): 465-473.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1992) *Festuca lasto* Boiss. of southwestern Iberia (Poaceae). *Taxon* 41: 78-79.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1993) *Festuca marginata* subsp. *andres-molinae*, subsp. nov. para la Península Ibérica. *Bot. Complutensis* 18: 105-112.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1994a) A new species of *Festuca* L. from Spain. *Bot. J. Linn. Soc.* 114: 23-30.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1994b) A new species of *Festuca* L. (Poaceae) from Pyrénées (Spain). *Fontqueria* 40: 35-42.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1994c) Mapa 519 (*Festuca hystrix*). In: Fernández Casas, J., Gamarra, R. & Morales, M. J. (eds.). Asientos para un atlas corológico de la flora occidental 21. *Fontqueria* 39: 296-298.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1994d) Mapa 520 (*Festuca plicata*). In: Fernández Casas, J., Gamarra, R. & Morales, M. J. (eds.). Asientos para un atlas corológico de la flora occidental 21. *Fontqueria* 39: 298-300.

- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1994e) Mapa 521 (*Festuca capillifolia*). In: Fernández Casas, J., Gamarra, R. & Morales, M. J. (eds.). Asientos para un atlas corológico de la flora occidental 21. *Fontqueria* 39: 300-301.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1994f) Mapa 630 (*Festuca summilusitana*). In: Fernández Casas, J., Gamarra, R. & Morales, M. J. (eds.). Asientos para un atlas corológico de la flora occidental 22. *Fontqueria* 40: 146-148.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1994g) Mapa 631 (*Festuca rivas-martinezii*). In: Fernández Casas, J., Gamarra, R. & Morales, M. J. (eds.). Asientos para un atlas corológico de la flora occidental 22. *Fontqueria* 40: 148-149.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1994h) Mapa 632 (*F. marginata* subsp. *andres-molinae*). In: Fernández Casas, J., Gamarra, R. & Morales, M. J. (eds.). Asientos para un atlas corológico de la flora occidental 22. *Fontqueria* 40: 149-151.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1994i) Mapa 633 (*F. marginata* subsp. *alopecuroides*). In: Fernández Casas, J., Gamarra, R. & Morales, M. J. (eds.). Asientos para un atlas corológico de la flora occidental 22. *Fontqueria* 40: 151-152.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1995) *Festuca henriquesii* Hackel y *Festuca ampla* Hackel en la Península Ibérica. *Stud. Bot.* 14: 129-141.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1996) *Festuca* sección *Schedonorus*, subgénero *Schedonorus* (P. Beauv.) Peterm. En la Península Ibérica. *Lazaroa* 17: 7-32.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1998) *Biosistemática de la sección Festuca del género Festuca L. (Poaceae) en la Península Ibérica*. EUA. Madrid.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1999). *Festuca segimonensis*, nom. nov. (*Gramineae*). *Anales Jard. Bot. Madrid* 57: 178.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (2000) Nueva especie de *Festuca* L. sección *Festuca* (*Poaceae*) en la Península Ibérica. *Lazaroa* 21: 3-6.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (2001) *Festuca* L. section *Eskia* Willk. subgenus *Festuca* in the Iberian Peninsula. *Folia Geobotanica Phytotax.* 36: 385-421.
- Fuente, V. & Sánchez Mata, D. (1986a) Tipificación de algunos táxones ibéricos del género *Festuca* L. (*Gramineae*) descritos por E. Hackel. *Candollea* 41: 163-171.
- Fuente, V. & Sánchez Mata, D. (1986b) Datos taxonómicos sobre el género *Festuca* L. (*Gramineae*) en la Península Ibérica. *Candollea* 41: 441-448.
- Fuente, V. & Sánchez Mata, D. (1987) Datos sobre *Festuca rothmaleri* (Litard.) Markgr.-Dannenb. y *F. nevadensis* (Hackel) K. Richter (*Gramineae*). *Anales Jard. Bot. Madrid* 43: 361-373.
- Fuente, V. & Sánchez Mata, D. (1989) Sobre *Festuca rubra* L. subsp. *juncea* (Hackel) K. Richter en la Península Ibérica. *Collect. Bot. (Barcelona)* 17: 247-253.
- Fuente, V. & Sánchez Mata, D. (2014) *Festuca carpetana* (*Poaceae*), a new species for the Iberian flora. *Lazaroa* 35: 133-137.
- Fuente, V., Ferrero, L. & Ortúñez, E. (2001) Chromosome counts in the genus *Festuca* L. section *Festuca* (*Poaceae*) in the Iberian Peninsula. *Bot. J. Linn. Soc.* 137: 385-398.
- Fuente, V., Gamarra, R. & Ortúñez, E. (2003) Typification of *Poa scariosa* Lag. and *Festuca fenas* Lag. (*Poaceae*). *Taxon* 52(3): 609-610.

- Fuente, V., Ortúñez, E. & Ferrero, L. (1997) Contribución al conocimiento del género *Festuca* L. (*Poaceae*) en el País Vasco y Sistema Ibérico septentrional (Península Ibérica). *Itinera Geobot.* 10: 317-351.
- Fuente, V., Ortúñez, E. & Ferrero, L. (1999a) A new species of *Festuca* L. (*Poaceae*) from the Iberian Peninsula. *Parlatorea* 3: 65-77.
- Fuente, V., Ortúñez, E. & Ferrero, L. (1999b) New species of *Festuca* L. section *Festuca* (*Poaceae*) in the Iberian Peninsula. *Lazaroa* 20: 3-9.
- Fuente, V., Sánchez Mata, D. & Moreno Saiz, J. (1988) Sobre el género *Festuca* L. (*Gramineae*). Tipificaciones en el herbario original de E. Hackel. *Candollea* 43: 513-520.
- García González, R. (1983) Epidermis foliares de algunas especies de *Festuca*, *Poa* y *Bellardiochloa* en el Pirineo Occidental. *Anales Jard. Bot. Madrid* 39: 389-404.
- Gaut, B. S., Tredway, L. P., Kubik, C., Gaut, R. L. & Meyer, W. (2000) Phylogenetic relationships and genetic diversity among members of the *Festuca-Lolium* complex (*Poaceae*) based on ITS sequence data. *Pl. Syst. Evol.* 224: 33-53.
- GPWG –Grass Phylogeny Working Group– (2001). Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (*Poaceae*). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88: 373-457.
- GPWG –Grass Phylogeny Working Group– (2012) New grass phylogeny resolves deep evolutionary relationships and discovers C4 origins. *New Phytol.* 193: 304-312.
- Grant, V. (1981) *Plant Speciation*, 2ª ed. Columbia Univ. Press. New York.
- Gutiérrez Villarías, M. I. (1985) Estudios cariológicos sobre algunas especies de *F. ovina* s.l. *Bol. Ci. Naturaleza I.D.E.A.* 35: 103-109.
- Gutiérrez Villarías, M. I. (1992a) Lectotypification of *Festuca capillifolia* Dufour (*Poaceae*). *Taxon* 41: 332-333.
- Gutiérrez Villarías, M. I. (1992b) Lectotypification de *Festuca burnatii* Saint-Yves (*Poaceae*). *Bol. Ci. Naturaleza I.D.E.A.* 42: 19-20.
- Gutiérrez Villarías, M. I. & Homet, J. (1985a) Estudio de un nuevo taxon del género *Festuca* L. sección *Variae* Hack. de los Picos de Europa. *Bol. Ci. Naturaleza Inst. Estud. Asturianos* 34: 131-153.
- Gutiérrez Villarías, M. I. & Homet, J. (1985b) Puntualizaciones sobre el grupo *Festuca varia* en los Picos de Europa. *Rev. Biol. Univ. Oviedo* 3: 85-90.
- Gutiérrez Villarías, M. I., Nava, H. & Homet, J. (1992) The correct name of the hybrid between *Festuca gautieri* and *Festuca eskia* (*Poaceae*). *Taxon* 41: 76-77.
- Gutiérrez Villarías, M. I., Nava, H. & Homet, J. (1995) Nuevas observaciones acerca de *Festuca querana* Litard. (*Gramineae*). *Lazaroa* 15: 229-231.
- Gutiérrez Villarías, I., Romero, M. I., Soñora, X. & Homet, J. (1997) A new subspecies of *Festuca brigantina* (Marckgr.-Dann.) Markgr.-Dann. *Bot. J. Linn. Soc.* 123: 249-255.
- Hackel, E. (1882) *Monographia Festucearum Europearum*, 216 pp. Kassel und Berlin.
- Hale, W. H. G. (1989). Note concerning *Festuca henriquesii* (*Gramineae*) in northern Portugal. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76: 353.
- Harmer, R. & Lee, J. A., 1978. The germination and viability of *Festuca vivipara* (L.) Sm. plantlets. *New Phytol.* 81: 745–751.

- Hayman, D. L. (1992) The S-Z incompatibility system. *In*: Chapman, G. P. (ed.) *Grass Evolution and Domestication*: 117-137. Cambridge University Press. Cambridge.
- Heslop-Harrison, J. & Heslop-Harrison, Y. (1987). Pollen-stigma interaction in the grasses. *In*: Soderstrom, T. R., Hilu, K. W., Campbell, C. S. & Barkworth, M. E. (eds.) *Grass systematics and evolution*, 133-142. Washington. DC. Smithsonian Institution Press.
- Heywood, V. H. (1985) *Las plantas con flores*. Ed. Reverté. Barcelona.
- Hewitt, G. M. (1999) Post-glacial re-colonization of European biota. *Biol. J. Linn. Soc.* 68: 87–112.
- Hitchcock, A. S. (1935) *Manual of Grasses of the United States*. US Department of Agriculture, 1-1040. Washington, DC.
- Hitchcock, A. S. & Chase, A. (1951) *Manual of Grasses of the United States*. US Department of Agriculture: 1-1051.
- Holub, J. (1984) New genera in *Phanerogamae* (1. -3.). *Folia Geobot. Phytotax.* 19: 95-99.
- Hubbard, C. E. (1968) *Grasses*, 2<sup>a</sup> ed. Penguin Books.
- Hunziker, J. H. & Stebbins, G. L. (1987) Chromosomal evolution in the Gramineae. *In*: Soderstrom, T. R., Hilu, K. W., Campbell, C. S. & Barkworth, M. E. (eds.) *Grass systematics and evolution*, 178-187. Washington. DC. Smithsonian Institution Press.
- Inda, L. A., Sanmartín, I., Buerki, S. & Catalán, P. (2013) Mediterranean origin and Miocene–Holocene Old World diversification of meadow fescues and ryegrasses (*Festuca* subgenus *Schedonorus* and *Lolium*). *J. Biogeogr.* 41: 600-614.
- Inda, L. A., Segarra-Morales, J. G., Müller, J., Peterson, P. M. & Catalán, P. (2008) Dated historical biogeography of the temperate Loliinae (Poaceae, Poideae) grasses in the Northern and southern hemispheres. *Molec. Phylog. Evol.* 46: 932-957.
- Jacobs, B. F., Kingston, J. D. & Jacobs, L. L. (1999) The origin of grass-dominated ecosystems. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 590-643.
- Jauhar, P. P. (1993) *Cytogenetics of the Festuca-Lolium complex: relevance to breeding*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 255pp.
- Judziewicz, E. J., Soreng, R. J., Davidse, G., Peterson, P. M., Filgueiras, T. S. & Zuloaga, F. O. (2000) Catalogue of New World grasses (Poaceae): I. subfamilies Anomochlooideae, Bambusoideae, Ehrhartoideae, and Pharoideae. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 39: 1-128.
- Kellogg, E. A. (2001) Evolutionary history of the grasses. *Pl. Physiol.* 125: 1198-1205.
- Kellogg, E. A. (2015) *Flowering Plants. Monocots*. Springer International Publishing, Switzerland.
- Kerguélen, M. (1975) Les gramineae (Poaceae) de la flore française. Essai de mise au point taxonomique et nomenclaturale. *Lejeunia* ser. 2, 75.
- Kerguélen, M. & Morla, C. (1985) *Festuca graniticola*, nueva especie del noroeste de la Península Ibérica. *Anales Jard. Bot. Madrid* 42: 155-158.
- Kerguélen, M. & Plonka, F. (1988) *Festuca* des Pyrénées. *Du nouveau sur quelques taxons. Monogr. Inst. Piren. Ecol.* 4: 225-229.

- Kerguélen, M. & Plonka, F. (1989) Les *Festuca* de la flore de France (Corse comprise). *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest* ser. 2, 10.
- Krechetovich, V. I. & Bobrov, E. G. (1934) *Festuca* L. s.str. In: Komarov, V. L., Rozhevits, R. Y. & Shishkin, B. K. (eds.) Flora of the USSR. Vol. 2. Akademija Nauk SSSR, Leningrad, pp. 497-535.
- Küpfer, P. (1968) Nouvelles prospections caryologiques dans la flore orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 91: 87-104.
- Küpfer, P. (1969) Recherches cytotaxinomiques sur la flore des montagnes de la Péninsule Ibérique. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 92: 31-48.
- Küpfer, P. (1971) Liens génétiques entre les flores alpienne et pyrénéenne. *Actes Colloq. Flores Veg. Chaines Alp. Jurass., Paris*: 167-185.
- Küpfer, P. (1972) Cytotaxonomie et cytogéographie de quelques groupes d'orophytes du bassin occidental de la Méditerranée et des Alpes. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* ser. D, 275: 1753-1756.
- Küpfer, P. (1974) Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* 23: 1-322.
- Lewis, E. J. (1975) *Lolium* L. In: Stace, C. A. (ed.) Hybridization and the flora of the British Isles: 555-557. Academic Press, London.
- Linder, H. P. (1987) The evolutionary history of the Poales/Restionales-a hypothesis. *Kew Bull.* 42: 297-318.
- Linnaeus, C. (1753) *Species plantarum...*, vol. 1. Stockholm. Laurentius Salvius.
- Litardière, R. De (1923) Contribution à l'étude des *Festuca* (subgen. Eu-*Festuca*) du nord de la France (Nord, Pas-de-Calais) et de Belgique. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 92-133.
- Litardière, R. De (1936) Notes sur quelques *Festuca* nouveaux ou rares de N.-W de l'Espagne. *Cavanillesia* 8: 53-62.
- Litardière, R. De (1937) Un *Festuca* nouveau de l'Andorre: *F. ovina* L. subsp. *indigesta* (Boiss.) Hack. var. *molineri* R. Lit. *Bull. Soc. Bot. France* 84: 101-103.
- Litardière, R. De (1943) Notes sur quelques *Festuca* d'Espagne. *Candollea* 9: 477-480.
- Litardière, R. De (1945) Contribution à l'étude du genre *Festuca*. *Candollea* 10: 103-146.
- Litardière, R. De (1947) *Festuca* nouveaux ou rares de France et d'Espagne, principalement des Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 82: 110-122.
- Litardière, R. De (1949) Observations caryosystématiques sur les *Festuca paniculata* (L.) Schinz et Thell. *Portugaliae Acta Biol., B, vol. J. Henriques*: 113-116.
- Litardière, R. De (1950a) Un *Festuca* inédit de Castille: *F. amethystina* L. emend. St.-Y. var. *tremolsiana* (Font Quer et Palau) R. Lit. *Collect. Bot. (Barcelona)* 2: 431-435.
- Litardière, R. De (1950b) Un *Festuca* nouveau pour la flore portugaise: *F. rubra* L. var. *rivularis* (Boiss.) Hack. *Bol. Soc. Brot.* ser. 2, 24: 89-96.
- Litardière, R. De (1952a) Contribution à l'étude des *Festuca* du Portugal. *Agron. Lusit.* 7: 31-51.
- Litardière, R. De (1952b) Sur la répartition en Espagne des *Festuca* du groupe du *F. ovina* L. subsp. *laevis* Hack. (var. *gallica* St.-Yves et var. *marginata* Hack.). *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 10: 291-300.

- Llamas, F., Acedo, C., Penas, A. & Pérez Morales, C. (2002) Una nueva subespecie de *Festuca paniculata* en la Cordillera Cantábrica. *Lagasalia* 22: 119-129.
- López, E., Martínez-Sagarra, G. & Devesa, J. A. (2016) Estudio taxonómico del complejo *Festuca alpina* (Poaceae, Pooideae) en la Península Ibérica. *Acta Bot. Malac.* 41: 19-31.
- López, E., Martínez-Sagarra, G. & Devesa, J. A. (2017) Taxonomic treatment of the *Festuca marginata* group (Pooideae, Poaceae) on the Iberian Peninsula (SW Europe). *Phytotaxa* 319(3): 201-224.
- Loureiro, J., Kopecký, D., Castro, S., Santos, C. & Silveira, P. (2007) Flow cytometric and cytogenetic analices of Iberian Peninsula *Festuca* spp. *Pl. Syst. Evol.* 269: 89-105.
- Markgraf-Dannenberg, I. (1967) *Festuca ovina* L. subsp. *brigantina* stirps *serpentinicola lusitanica* nova. *Agron. Lusit.* 28: 69-70.
- Markgraf-Dannenberg, I. (1975) Description de la sous-espèce nouvelle *vasconcensis* de *Festuca ovina*. *Bull. Centr. Etudes Rech. Sci.* 10: 321-324.
- Markgraf-Dannenberg, I. (1978) New taxa and names in European *Festuca* (Gramineae). *Bot. J. Linn. Soc.* 76: 322-328.
- Markgraf-Dannenberg, I. (1980) *Festuca*. In: Tutin, T. G. et al. (eds.) *Flora Europaea* 5: 125-153. Cambridge.
- Martínez-Sagarra, G. & Devesa, J. A. (2015) *Festuca indigesta* en la Sierra de Gádor (América, SE de España). *Acta Bot. Malac.* 40: 253-254.
- Martínez-Sagarra, G., Abad, P., & Devesa, J. A. (2017) Study of the leaf anatomy in cross-section in the Iberian species of *Festuca* L. (Poaceae) and its systematic significance. *PhytoKeys* 83: 43-74.
- Mayor, M. & Fernández Benito, M. A. (1997). Significado biogeográfico y fitosociológico de los céspedes discontinuos de *Festuca hystrix* Boiss. de Somiedo y Tameza (Asturias) en relación con la distribución ibérica. *Bol. Cien. Nat. I.D.E.A.* 44: 191-200.
- Mayor, M., Fernández Casado, M. A., Nava, H. S., Alonso, J. R., Lastra, J. J. & Homet, J. (1982). Comportamiento ecológico de *Festuca hystrix* en la Península Ibérica, con especial referencia a los montes Cántabro-astures. *Bol. Cien. Nat. I.D.E.A.* 30: 93-106.
- Merino, B. (1905, 1906, 1909). *Flora descriptiva e ilustrada de Galicia, I, II, III*. Tipografía Galaica. Santiago de Compostela.
- Metcalfé, C. R. (1960) *Anatomy of the Monocotyledons: Gramineae I*. Clarendon Press, Oxford.
- Minaya, M., Hackel, J., Namaganda, M., Brochmann, C., Vorontsova, M. S., Besnard, G. & Catalán, P. (2017) Contrasting dispersal histories of broad- and fine-leaved temperate Loliinae grasses: range expansion, founder events, and the roles of distance and barriers. *J. Biogeogr.* 44: 1980-1993.
- Müller, J. & Catalán, P. (2006). Notes on the infrageneric classification of *Festuca* L. (Gramineae). *Taxon* 55: 139-144.



- Muñoz, A. (1991) *Festuca*. In: J. A. Devesa (ed.) *Las gramíneas de Extremadura*: 33-41. Serie Monografías Botánicas. Universidad de Extremadura. Ed. Universitas. Badajoz.
- Muñoz, A. (1992) *Festuca*. In: J. A. Devesa (ed.) *Anatomía foliar y palinología de las gramíneas extremeñas*: 50-57. Serie Monografías Botánicas. Universidad de Extremadura. Ed. Universitas. Badajoz.
- Nava, H. S. (1985) El grupo *Festuca varia* en Picos de Europa. *Fontqueria* 7: 21-24.
- Nava, H. S. (1988) Flora y vegetación orófila de los Picos de Europa. *Ruizia* 6: 1-243.
- Nova, J. G. De, de la Cruz, M., Monte, J. V. & Soler, C. (2006) Genetic relationships within and among iberian fescues (*Fesuca* L.) based on PCR-amplified markers. *Genome* 49: 1170-1183.
- Oakes, A. J. (1990) *Ornamental Grasses and Grasslike Plants*. Ed. Van Nostrand Reinhold. New York.
- Ortúñez, E. (1993) *Biosistemática de la sección Ovinae Fr. (intravaginales) del género Festuca L. (Poaceae) en la Península Ibérica*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Ortúñez, E. & Cano-Ruiz, J. (2013) Epidermal micromorphology of the genus *Festuca* L. subgenus *Festuca* (Poaceae). *Pl. Syst. Evol.*
- Ortúñez, E. & Fuente, V. (1995a) *Festuca gracilior* (Hackel) Markgr.-Dannenb. y *Festuca ovina* L. subsp. *hirtula* (Hackel ex Travis) M. Wilkinson en la Península Ibérica. *Lazaroa* 15: 115-129.
- Ortúñez, E. & Fuente, V. (1995b) Reports 394-400 In: Kamari, G., Felber, F. & Garvari, F. (eds.) *Mediterranean chromosome number reports, 5. Fl. Medit.* 5: 261-373.
- Ortúñez, E. & Fuente, V. (1997) On three species of *Festuca* L. (Poaceae) from the Central Mountain System (Spain). *Willdenowia* 27: 57-67.
- Ortúñez, E. & Fuente, V. (2004) Chromosome counts in the genus *Festuca* section *Eskia* Willk. (Poaceae) in the Iberian Peninsula. *Bot. J. Linn. Soc.* 146: 331- 337.
- Ortúñez, E. & Fuente, V. (2010) Epidermal micromorphology of the genus *Festuca* L. (Poaceae) in the Iberian Peninsula. *Pl. Syst. Evol.* 284: 201-218.
- Ortúñez, E., Palacio, C. & Fuente, V. (1995) *Festuca hystrix* Boiss. y *Festuca reverchonii* Hackel en la Península Ibérica. *Acta Bot. Malac.* 20: 51-60.
- Palmer P. G. & Tucker, A. E. (1981) A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses. I. *Smithsonian Contr. Bot.* 49:1-84
- Peterson, P. M., Soreng, R. J., Davidse, G., Filgueiras, T. S., Zuloaga, F. O. & Judziewicz, E. J. (2001) Catalogue of New World grasses (Poaceae): II. subfamily Chloridoideae. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 41: 1-255.
- Pimentel, M., Escudero, M., Sahuquillo, E., Minaya, M. A. & Catalán, P. (2017) Are diversification rates and chromosome evolution in the temperate grasses (Pooideae) associated with major environmental changes in the Oligocene-Miocene? *PeerJ* 5:e3815.
- Piper, C. V. (1906) North American species of *Festuca*. *Contrib. U.S. Natl. Herb.* 10(1): 1-48.
- Portal, R. (1996) *Festuca du Massif Central, Guide pratique pour leur étude*. Vals-près-le-Puy. France. 196 pp.

- Portal, R. (1999) *Festuca de France*. Vals-près-le-Puy, France.
- Prasad, V., Strömberg, C. A. E., Alimohammadian, H. & Sahni, A. (2005) Dinosaur Coprolites and the Early Evolution of Grasses and Grazers. *Science* 310: 1177-1180.
- Prasad, V., Strömberg, C. A. E., Leaché, A. D., Samant, B., Patnaik, R., Tang, L., Mohabey, D. M., Ge, S., Sahni, A. (2011). Late Cretaceous origin of the rice tribe provides evidence for early diversification in Poaceae. *Nature Communications* 2: 480.
- Pyke, S. (2013) Fescues of the Intravaginal group of *Festuca* L. section *Festuca* in the lowland and montanae areas of the northeastern Iberian Peninsula. *Collect. Bot. (Barcelona)* 32: 43-57.
- Pyke, S., Sáez, L., Molero, J. & Garnatje, T. (2016) *Festuca dertosensis* (Poaceae), an overlooked fescue from the NE Iberian Peninsula. *Willdenowia* 46(3): 367-377.
- Quattrocchi, U. (2006) *CRC World dictionary of grasses. Common names, scientific names, eponyms, synonyms, and etymology*, vol. 1. CRC Press Taylor & Francis Group, Florida.
- Queirós, M. (1974) Contribuição para o conhecimento citotaxonomico das *Spermatophyta* de Portugal. I. *Gramineae*, supl. 2. *Bol. Soc. Brot. ser. 2*, 48: 81-98.
- Richter, K. (1890) *Plantae europeae...* vol. 1, 378 pp. Leipzig, W. Engelmann.
- Rivas Martínez, S. (1974) Los pastizales del *Festucion supinae* y *Festucion eskiae* (*Juncetetea trifidi*) en el Pirineo Central. *Collect. Bot. (Barcelona)* 9: 5-23.
- Rivas Martínez, S. (1976) De plantis hispaniae notulae systematicae, chorologicae et ecologicae, II. *Acta Bot. Malac.* 2: 59-64.
- Rivas Martínez, S. (1978) De plantis hispaniae notulae systematicae, chorologicae et ecologicae, III. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 34: 539-552.
- Romero Zarco, C. (2015) *Las gramíneas de la Península Ibérica e Islas Baleares. Claves ilustradas para la determinación de los géneros y catálogo preliminar de las especies*. Colección monografías de Botánica Ibérica, nº 15. Ed. Jolube Consultor Botánico.
- Saint-Yves, A. (1909) Le *Festuca ovina* subsp. *Hackelii* St.-Y. subsp. nov. et le groupe *indigesta*. *Bull. Soc. Bot. France* 56: 356-367.
- Saint-Yves, A. (1913) Un *Festuca* nouveau des Picos de Europa (Espagne). *Annuaire Conserv. Jard. Bot. Genève* 15-16: 347-350.
- Saint-Yves A. (1922) Les *Festuca* (subgen. *Eu-Festuca*) de l'Afrique du Nord et de les Isles Atlantiques. *Candollea* 1: 1-63.
- Saint Yves, A. (1925) Contribution à l'étude des *Festuca* (subgen. *Eu-Festuca*) de l'Amérique du Nord et du Mexique. *Candollea* 2: 229-316.
- Saint-Yves, A. (1930) Aperçu sur la distribution géographique des *Festuca* Subgen. *Eu-Festuca*). *Candollea* 4: 146-165.
- San Miguel, A. (2009): Pastos orófilos mediterráneos de *Festuca indigesta*. VVAA (ed.) *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitats de interés comunitario en España*. Madrid, Ministerio de Medio Ambiente, Medio rural y Marino, pp. 1-57.

- Sánchez-Mata, D., Gavilán, R. G. & Fuente, V. (2017). The Sistema Central (Central Range). In: Loidi, J. (ed.) *The vegetation of the Iberian Peninsula*: 549-588, Springer.
- Sendulsky, T., Filgueiras, T. S. & Burman, A. G. (1987). Fruits, embryos and seedlings. In: Soderstrom, T. R., Hilu, K. W., Campbell, C. S. & Barkworth, M. E. (eds.) *Grass systematics and evolution*: 31-36. Washington. DC: Smithsonian Institution Press.
- Silveira, P., Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (2000) O género *Festuca* L. nas serras do Açor e Lousã. *Portugaliae Acta Biol.* 19: 361-372.
- Simpson, G. M. (1990) *Seed dormancy in grasses*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Šmarda, P. & Stančík, D. (2006) Ploidy level variability in South American fescues (*Festuca* L., Poaceae), use of flow cytometry in up to 5-1/2-year-old caryopses and herbarium specimens. *Pl. Biol. (Stuttgart)* 8: 73-80.
- Šmarda, P., Bureš, P., Horová, L., Foggì, B. & Rossi, G. (2008). Genome size and GC content evolution of *Festuca*: ancestral expansion and subsequent reduction. *Ann. Bot.* 101: 421-433.
- Soderstrom, T. R. & Ellis, R. (1987) The position of bamboo genera and allies in a system of grass classification. In: Soderstrom, T. R., K. W. Hilu, C. S. Campbell & M. E. Barkworth (eds.) *Grass systematics and evolution*, 225-238. Smithsonian Institution Press. Washington DC.
- Soreng, R. J. & Davis, J. I. (2000) Phylogenetic structure in Poaceae subfamily Pooideae as inferred from molecular and morphological characters: misclassification versus reticulation, pp. 61-74. In: Jacobs, S. W. L. & Everett, J. (eds.) *Grasses: systematics and evolution*. CSIRO, Collingwood, Victoria, Australia.
- Soreng, R. J., Peterson, P. M., Davidse, G., Judziewicz, E. J., Zuloaga, F. O., Filgueiras, T. S. & Morrone, O. (2003) Catalogue of New World grasses (Poaceae): IV. subfamily Pooideae. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 48: 1-730.
- Soreng, R. J., Peterson, P. M., Romaschenko, K., Davidse, G., Zuloaga, F. O., Judziewicz, E. J., Filgueiras, T. S., Davis, J. I. & Morrone, O. (2015) A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *J. Syst. Evol.* 53: 117-137.
- Soreng, R. J., Peterson, P. M., Romaschenko, K., Davidse, G., Teisher, J. K., Clark, L. G., Barberá, P., Gillespie, L. J. & Zuloaga, F. O. (2017) A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) II: an update and a comparison of two 2015 classification. *J. Syst. Evol.* 55: 259-290.
- Stace, C. A., Al-Bermani, A. K., & Wilkinson, M. J. (1992). The distinction between the *Festuca ovina* L. and *Festuca rubra* L. aggregates in the British Isles. *Watsonia* 19: 107-112.
- Stapf, O. (1904) On the fruit of *Melocanna bambusoides* Trin., an endospermless viviparous genus of Bambuseae. *Trans. Linn. Soc. London* 6: 401-425.
- Stebbins, G. L. (1956) Cytogenetics and Evolution of the Grass Family. *Amer. J. Bot.* 43: 890-905.

- Strömberg, C. A. E. (2005) Decoupled taxonomic radiation and ecological expansion of open-habitat grasses in the Cenozoic of North America. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 102: 11980-11984.
- Strömberg C. A. E. (2011) Evolution of grasses and grassland ecosystems. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 39:517-544
- Takhtajan, A. (2009) *Flowering Plants*, 2<sup>a</sup> ed. Springer. St. Petersburg.
- Taylor, T. N., Taylor, E. L. & Krings, M. (2009) *Paleobotany. The Biology and Evolution of Fossil Plants*, 2<sup>a</sup> ed. Academic Press. Elsevier. Amsterdam.
- Thomas HM (1981) The Giemsa C-band karyotypes of six *Lolium* species. *Heredity* 46: 263-267.
- Thomasson, J. R. (1978) Epidermal patterns of the lemma in some fossil and living grasses and their phylogenetic significance. *Science* 199: 975-977.
- Thomasson, J. R. (1985) Miocene fossil grasses: Possible adaptation in reproductive bracts (lemma and palea). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 843-851.
- Thomasson, J. R. (1987) Fossil grasses: 1820-1986 and beyond. In: Soderstrom, T. R., Hilu, K. W., Campbell, C. S. & Barkworth, M. E. (eds.) *Grass systematics and evolution*: 159-167. Washington. DC. Smithsonian Institution Press.
- Torrecilla, P. & Catalán, P. (2002) Phylogeny of broad-leaved and fine-leaved *Festuca* lineages (Poaceae) based on nuclear ITS sequences. *Syst. Bot.* 27(2): 241-251.
- Torrecilla, P., López Rodríguez, J. A. & Catalán, P. (2004). Phylogenetic relationships of *Vulpia* and related genera (Poeae, Poaceae) based on analysis of ITS and *trnL-F* sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 91: 124-158.
- Torrecilla, P., López, J. A., Stancik, D. & Catalán, P. (2003) Systematics of *Festuca* L. sect. *Eskia* Willk., *Pseudatropis* Kriv., *Amphigenes* (Janka) Tzvel., *Pseudoscariosa* Kriv. and *Scariosae* Hack. based on analysis of morphological characters and DNA sequences. *Pl. Syst. Evol.* 239: 113-139.
- Torrecilla, P., Acedo, C., Marques, I., Diaz-Pérez, A. J., López-Rodríguez, J. A., Mirones, V., Sus, A., Llamas, F., Alonso, A., Pérez-Collazos, E., Viruel, J., Sahuquillo, E., Sancho, M. C., Komac, B., Manso, J.A., Segarra-Moragues, J. G., Draper, D., Villar, L. & Catalán, P. (2013) Morphometric and molecular variation in concert: taxonomy and genetics of the reticulate Pyrenean and Iberian alpine spiny fescues (*Festuca eskia* complex, Poaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 173(4): 676-706.
- Triquell, A. A. (1987) Grass gametophytes: their origin, structure, and relation with the sporophyte. In: Soderstrom, T. R., Hilu, K. W., Campbell, C. S. & Barkworth, M. E. (eds.) *Grass systematics and evolution*: 11-20. Washington. DC. Smithsonian Institution Press.
- Tzvelev, N. (1971) On the taxonomy and phylogeny of genus *Festuca* L. of the U.S.S.R. flora. I. The system of the genus and main trends of evolution. *Bot. Zhurn. (St. Petersburg)* 56: 1252-1262.
- Tzvelev, N. (1972) Genus *Festuca* L. in URSS. *Novosti Sist. Vyssh. Rast.* 9: 15-46.
- Tzvelev, N. (1976) *Zlaki SSSR*, Nauka Publishers, Leningrad, Rusia. Traducción al inglés: 1983. *Grasses of the Soviet Union*, Oxonian Press, New Delhi, India, 1196 pp.

- Tzvelev, N. (1989) The system of grasses (Poaceae) and their evolution. *Bot. Rev.* 55(3): 141-204.
- Valdés, B., Talavera, S. & Galiano, E. F. (eds.) (1987) *Flora Vascular de Andalucía Occidental* 3: 269-276. Ed. Ketres. Barcelona.
- Van der Pijl, L. (1982) *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Springer-Verlag. Berli, Heidelberg, New York.
- Vicentini, A., Barber, J. C., Aliscioni, S. S., Giussani, L. M. & Kellogg, E. A. (2008) The age of the grasses and clusters of origins of C4 photosynthesis. *Glob. Change Biol.* 14: 2963-2977.
- Watson, L. (1990) The grass family, Poaceae. In: Chapman, G. P. (ed.) *Reproductive Versatility in the Grasses*, 1-31. Cambridge University Press. Cambridge.
- Watson, L. & Dallwitz, M. J. (1992) *The grass genera of the world*. C A B International. Wallingford.
- Wilkinson, M. J. & Stace, C. A. (1991) A new taxonomic treatment of the *Festuca ovina* L. aggregate (Poaceae) in the British Isles. *Bot. J. Linn. Soc.* 106(4): 347-397.
- Willkomm, M. (1861) Poaceae. In: Willkomm, M. & Lange, J. *Prodromus Florae Hispanicae...*, vol 1: 93-98. Stuttgart.
- Willkomm, M. (1893) *Supplementum Prodomi Florae Hispanicae...*, Stuttgart.
- Zuloaga, F. O., Morrone, O., Davidse, G., Filgueiras, T. S., Peterson, P. M., Soreng, R. J. & Judziewicz, E. J. (2003) Catalogue of New World grasses (Poaceae): III. subfamilies Panicoideae, Aristidoideae, Arundinoideae, and Danthonioideae. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 46: 1-662.



**APÉNDICE 1.** Principales estudios efectuados en los taxones ibéricos del género *Festuca*. Se excluyen los estudios de ámbito superior que comprenden especies con representación en el territorio. <sup>1</sup>, Taxonomía, nomenclatura y corología; <sup>2</sup>, cariólogía, citotaxonomía y tamaño genómico; <sup>3</sup>, anatomía y micromorfología; <sup>4</sup>, filogenia y relaciones; <sup>5</sup>, general y otros. Referencias incluidas en la bibliografía del Capítulo.

- AL-BERMANI *ET AL.* (1992) [*F. trichophylla*]<sup>1</sup>  
 CALLEJA (2011) [*F. patula*]<sup>1</sup>  
 CATALÁN (1990) [*Festuca x souliei*]<sup>1</sup>  
 CATALÁN (2009) [revisión para Andalucía Oriental]<sup>1</sup>  
 CATALÁN & GARCÍA (1990) [*F. hervieri*, *F. ochroleuca* subsp. *bigorronensis*, *F. ovina* subsp. *ophiolitica*, *F. pratensis*]<sup>2</sup>  
 CATALÁN *ET AL.* (2000) [*F. quadriflora*, *Festuca x souliei*]<sup>1</sup>  
 CEBOLLA *ET AL.* (1997) [*F. arundinacea* subsp. *glaucescens*, *F. curvifolia*, *F. durandoi*, *F. mairei*, *F. spadicea* var. *capillifolia*]<sup>1</sup>  
 CEBOLLA & RIVAS PONCE (1988a) [*F. paniculata* subsp. *fontqueri*]<sup>1</sup>  
 CEBOLLA & RIVAS PONCE (1988b) [*F. paniculata* subsp. *baetica*, *F. paniculata* subsp. *multispiculata*, *F. paniculata* var. *molerói*]<sup>1</sup>  
 CEBOLLA & RIVAS PONCE (1990a) [*F. paniculata* subsp. *pauí*]<sup>1</sup>  
 CEBOLLA & RIVAS PONCE (1990b) [*F. durandoi*]<sup>1</sup>  
 CEBOLLA & RIVAS PONCE (1990c) [*F. baetica*]<sup>1</sup>  
 CEBOLLA & RIVAS PONCE (1990d) [*F. paniculata* subsp. *paniculata*]<sup>1</sup>  
 CEBOLLA & RIVAS PONCE (1990e) [*F. paniculata* subsp. *spadicea*]<sup>1</sup>  
 CEBOLLA & RIVAS PONCE (1990f) [*F. paniculata* subsp. *spadicea*]<sup>1</sup>  
 CEBOLLA & RIVAS PONCE (1990g) [*F. paniculata* subsp. *multispiculata*]<sup>1</sup>  
 CEBOLLA & RIVAS PONCE (1990h) [*F. paniculata* subsp. *fontqueri*]<sup>1</sup>  
 CEBOLLA & RIVAS PONCE (1990i) [*F. paniculata* subsp. *pauí*]<sup>1</sup>  
 CEBOLLA & RIVAS PONCE (1992) [*F. boissieri*]<sup>1</sup>  
 CEBOLLA & RIVAS PONCE (1999) [*F. indigesta* subsp. *aragonensis*, *F. indigesta* subsp. *hackelii*, *F. indigesta* subsp. *lagascae*, *F. yvesii*]<sup>1</sup>  
 CEBOLLA & RIVAS PONCE (2001) [*F. gracilior*, *F. michaelis*]<sup>1</sup>  
 CEBOLLA & RIVAS PONCE (2003a) [Catálogo del género en la Península Ibérica]<sup>1</sup>  
 CEBOLLA & RIVAS PONCE (2003b) [*F. arvernensis* subsp. *costei*, *F. gautieri* subsp. *scoparia*, *F. glauca*, *F. heterophylla*, *F. ochroleuca* subsp. *heteroidea*, *F. lemanii*, *F. marginata* subsp. *alopecuroides*, *F. nigrescens* subsp. *nigrescens*, *F. nigrescens* subsp. *microphylla*, *F. occitanica* *F. paniculata* subsp. *spadicea*, *F. rubra* subsp. *rubra*, *F. trichophylla*]<sup>1</sup>  
 DEVESA (1986a) [*F. ampla* subsp. *simplex*]<sup>1</sup>  
 DEVESA (1986b) [*F. hystrix*]<sup>1</sup>  
 DEVESA (1986c) [*F. cordubensis*]<sup>1</sup>  
 DEVESA (1987) [revisión para Andalucía Occidental]<sup>1</sup>  
 DEVESA & LUQUE (1988) [*F. ampla* subsp. *ampla*, *F. scariosa*]<sup>2</sup>  
 DEVESA & ROMERO (1981) [*F. capillifolia*]<sup>2</sup>  
 DEVESA *ET AL.* (1990) [*F. ampla* subsp. *ampla*, *F. arundinacea*, *F. durandoi* *F. elegans*, *F. paniculata* subsp. *multispiculata*, *F. triflora*]<sup>2</sup>  
 DEVESA *ET AL.* (2013) [Checklist del género en la Península Ibérica]<sup>1</sup>  
 FERNANDES (1950) [*F. elegans*]<sup>1</sup>  
 FERNANDES & QUEIRÓS (1969) [*F. ampla*, *F. arundinacea* var. *mediterranea*, *F. elegans*, *F. paniculata*]<sup>2</sup>  
 FERRERO & FUENTE (1996) [*F. brigantina*, *F. elegans*, *F. henriquesii*, *F. plicata*]<sup>2</sup>  
 FERRERO *ET AL.* (2002) [*F. gautieri*]<sup>1</sup>  
 FRANCO & ROCHA AFONSO, 1980 [*F. ampla* subsp. *ampla*, *F. ampla* subsp. *transtagana*, *F. arundinacea* subsp. *mediterránea*, *F. duriotagana*, *F. durissima*, *F. summilusitana*]<sup>1</sup>  
 FUENTE & ORTÚÑEZ (1988) [especies peninsulares]<sup>1</sup>  
 FUENTE & ORTÚÑEZ (1992) [*F. lasto*]<sup>1</sup>

- FUENTE & ORTÚÑEZ (1993) [*F. marginata* subsp. *andresmolinae*, *F. marginata* subsp. *marginata*]<sup>1</sup>
- FUENTE & ORTÚÑEZ (1994a) [*F. rivas-martinezii*]<sup>1</sup>
- FUENTE & ORTÚÑEZ (1994b) [*F. altopyrenaica*]<sup>1</sup>
- FUENTE & ORTÚÑEZ (1994c) [*F. hystrix*]<sup>1</sup>
- FUENTE & ORTÚÑEZ (1994d) [*F. plicata*]<sup>1</sup>
- FUENTE & ORTÚÑEZ (1994e) [*F. capillifolia*]<sup>1</sup>
- FUENTE & ORTÚÑEZ (1994f) [*F. summilusitana*]<sup>1</sup>
- FUENTE & ORTÚÑEZ (1994g) [*F. rivasmartinezii*]<sup>1</sup>
- FUENTE & ORTÚÑEZ (1994h) [*F. marginata* subsp. *andres-molinae*]<sup>1</sup>
- FUENTE & ORTÚÑEZ (1994i) [*F. marginata* subsp. *alopecuroides*]<sup>1</sup>
- FUENTE & ORTÚÑEZ (1995) [*F. ampla*, *F. henriquesii*]<sup>1</sup>
- FUENTE & ORTÚÑEZ (1996) [*F. arundinacea* subsp. *arundinacea*, *F. arundinacea* subsp. *mediterránea*, *F. fenas*, *F. pratensis*]<sup>1</sup>
- FUENTE & ORTÚÑEZ (1998) [*Festuca* sect. *Festuca*]<sup>1</sup>
- FUENTE & ORTÚÑEZ (1999) [*F. segimonensis*]<sup>1</sup>
- FUENTE & ORTÚÑEZ (2000) [*F. gredensis*]<sup>1</sup>
- FUENTE & ORTÚÑEZ (2001) [*F. burnati*, *F. elegans* subsp. *elegans*, *F. elegans* subsp. *merinoi*, *F. eskia*, *F. gautieri*, *F. pseudeskia*, *F. quadriflora*, *F. scariosa*, *F. x picoeuropeana*, *F. x souliei*]<sup>1</sup>
- FUENTE & SÁNCHEZ MATA (1986a) [*F. ovina* subsp. *borderei*, *F. rubra* var. *iberica*, *F. rubra* var. *nevadensis*]<sup>1</sup>
- FUENTE & SÁNCHEZ MATA (1986b) [*F. paucispicula*, *F. querana*, *F. rubra* var. *rothmaleri*]<sup>1</sup>
- FUENTE & SÁNCHEZ MATA (1987) [*F. nevadensis*, *F. rothmaleri*]<sup>1</sup>
- FUENTE & SÁNCHEZ MATA (1989) [*F. rubra* subsp. *juncea*]<sup>1</sup>
- FUENTE & SÁNCHEZ MATA (2014) [*F. carpetana*]<sup>1</sup>
- FUENTE ET AL. (1988) [*F. ovina* subsp. *frigida*, *F. plicata*, *F. reverchonii*, *F. rubra* subsp. *iberica*, *F. spadicea* var. *baetica*, *F. varia* subsp. *scoparia*, *F. varia* var. *lutea*, *F. varia* var. *gautieri*]<sup>1</sup>
- FUENTE ET AL. (1997) [especies vascas]<sup>1</sup>
- FUENTE ET AL. (1999a) [*F. hystrix*, *F. indigesta*, *F. longiauriculata*]<sup>1</sup>
- FUENTE ET AL. (1999b) [*F. aragonensis*, *F. curvifolia*, *F. longiauriculata*, *F. vettonica*]<sup>1</sup>
- FUENTE ET AL. (2001) [*F. capillifolia*, *F. clementei*, *F. frigida*, *F. gautieri*, *F. plicata*, *F. pseudeskia*, *F. reverchonii*, *F. scariosa*]<sup>2</sup>
- FUENTE ET AL. (2003) [*F. fenas*, *F. scariosa*]<sup>1</sup>
- GARCÍA GONZÁLEZ (1983) [*F. eskia*, *F. gautieri*, *F. glacialis*, *F. ovina* s.l., *F. paniculata*, *F. pirenaica*, *F. rubra* s.l.]<sup>3</sup>
- GUTIÉRREZ VILLARÍAS (1985) [*F. arvernensis*, *F. costei*, *F. hervieri*, *F. indigesta* subsp. *indigesta*, *F. indigesta* subsp. *aragonensis*, *F. indigesta* subsp. *hackeliana*, *F. vasconcensis*]<sup>2</sup>
- GUTIÉRREZ VILLARÍAS (1992a) [*F. capillifolia*]<sup>1</sup>
- GUTIÉRREZ VILLARÍAS (1992b) [*F. burnatii*]<sup>1</sup>
- GUTIÉRREZ VILLARÍAS & HOMET (1985a) [*F. eskia*, *F. gautieri*, *F. x picoeuropeana*]<sup>1</sup>
- GUTIÉRREZ VILLARÍAS & HOMET (1985b) [*F. varia*]<sup>1</sup>
- GUTIÉRREZ VILLARÍAS ET AL. (1992) [*F. eskia*, *F. gautieri*]
- GUTIÉRREZ VILLARÍAS ET AL. (1995) [*F. querana*]<sup>1</sup>
- GUTIÉRREZ VILLARÍAS ET AL. (1997) [*F. brigantina* subsp. *actiophyta*]<sup>1</sup>
- HALE (1989) [*F. henriquesii*]<sup>1</sup>
- INDA ET AL. (2013) [especies del subgénero *Schedonorus*]<sup>4</sup>
- KERGUÉLEN & MORLA (1985) [*F. graniticola*]<sup>1</sup>
- KERGUÉLEN & PLONKA (1988) [*F. costei*, *F. curvula*, *F. liviensis*, *F. longifolia*, *F. rubra* s.l.]<sup>1</sup>
- KÜPFER (1968, 1972) [especies pirenaicas y nevadenses]<sup>2</sup>
- KÜPFER (1969) [especies peninsulares]<sup>2</sup>
- KÜPFER (1971, 1974) [especies pirenaicas]<sup>2</sup>
- LITARDIÈRE (1936) [*F. burnati*, *F. ovina* s.l., *F. querana*, *F. rubra* s.l., *F. spadicea* s.l.]<sup>1</sup>
- LITARDIÈRE (1937) [*F. ovina* var. *molineri*]<sup>1</sup>
- LITARDIÈRE (1943) [*F. capillifolia*, *F. elegans*, *F. jabalambrensis*, *F. plicata*, *F. pumila*]<sup>1</sup>



- LITARDIÈRE (1947) [*F. ovina* s.l., *F. rubra* s.l.]<sup>1</sup>  
 LITARDIÈRE (1949) [*F. paniculata* aggr.]<sup>2</sup>  
 LITARDIÈRE (1950a) [*F. amethystina* var. *tremolsiana*]<sup>1</sup>  
 LITARDIÈRE (1950b) [*F. rubra* var. *rivularis*]<sup>1</sup>  
 LITARDIÈRE (1952a) [*F. ovina* s.l., *F. altissima*, *F. ampla*, *F. elatior*, *F. elegans*, *F. henriquesii*,  
*F. paniculata* s.l., *F. rubra* s.l., *F. gigantea*]<sup>1</sup>  
 LITARDIÈRE (1952b) [*F. ovina* subsp. *laevis*]<sup>1</sup>  
 LLAMAS ET AL. (2002) [*F. durandoi* subsp. *lívada*, *F. paniculata* subsp. *macrostachys*, *F. triflora*]<sup>1</sup>  
 LÓPEZ ET AL. (2016) [*F. alpina*, *F. glacialis*, *F. frigida*]<sup>1</sup>  
 LÓPEZ ET AL. (2017) [*F. marginata* s.l., *F. lambinonii*]<sup>1</sup>  
 LOUREIRO ET AL. (2007) [especies peninsulares]<sup>2</sup>  
 MARKGRAF-DANNENBERG (1967) [*F. ovina* subsp. *brigantina*]<sup>1</sup>  
 MARKGRAF-DANNENBERG (1975) [*F. ovina* subsp. *vasconensis*]<sup>1</sup>  
 MARKGRAF-DANNENBERG (1978) [*F. rothmaleri*, *F. gracilior*, *F. paniculata* subsp. *baetica*, *F.*  
*nigrescens* subsp. *microphylla*, *F. nevadensis*, *F. liviensis*, *F. ochroleuca* subsp. *heteroidea*]<sup>1</sup>  
 MARTÍNEZ-SAGARRA & DEVESA (2015) [*F. indigesta*]<sup>1</sup>  
 MARTÍNEZ-SAGARRA ET AL. (2017) [especies peninsulares]<sup>3</sup>  
 MAYOR ET AL. (1982, 1997) [*F. hystrix*]<sup>5</sup>  
 MUÑOZ (1991, 1992) [especies extremeñas]<sup>1,3</sup>  
 NAVA (1985) [*F. eskia*, *F. picoeuropeana*, *F. xjierru*]<sup>1</sup>  
 NAVA (1988) [*F. varia*]<sup>1</sup>  
 NOVA ET AL. (2006) [especies peninsulares]<sup>4</sup>  
 ORTÚÑEZ (1993) [sect. *Festuca*]<sup>1</sup>  
 ORTÚÑEZ & CANO-RUIZ (2013) [micromorfología de especies del subg. *Festuca*]<sup>4</sup>  
 ORTÚÑEZ & FUENTE (1995a) [*F. gracilior*, *F. ovina* subsp. *hirtula*]<sup>1</sup>  
 ORTÚÑEZ & FUENTE (1995b) [especies peninsulares]<sup>2</sup>  
 ORTÚÑEZ & FUENTE (1997) [*F. curvifolia*, *F. rivas-martinezii*, *F. summilusitana*]<sup>1</sup>  
 ORTÚÑEZ & FUENTE (2004) [*Festuca* sect. *Eskia*]<sup>2</sup>  
 ORTÚÑEZ & FUENTE (2010) [micromorfología de especies peninsulares]<sup>3</sup>  
 ORTÚÑEZ ET AL. (1995) [*F. hystrix*, *F. reverchonii*]<sup>1</sup>  
 PYKE (2013) [*F. inops*, *F. heteroidea*, *F. lemanii*, *F. michaelis*, *F. occitanica*, *F. stricta* var.  
*trachyphylla*, *F. tarraconensis*, *F. valentina*]<sup>1</sup>  
 PYKE ET AL. (2016) [*Festuca dertosensis*]<sup>1</sup>  
 QUEIRÓS (1974) [*F. rubra*, *F. ovina*, *F. ampla*]<sup>2</sup>  
 RIVAS MARTÍNEZ (1974) [*F. eskia*]<sup>5</sup>  
 RIVAS MARTÍNEZ (1976) [*F. hystrix*]<sup>5</sup>  
 RIVAS MARTÍNEZ (1978) [*F. rubra* subsp. *pruinosa*]<sup>1</sup>  
 SAINT-YVES (1909) [*F. indigesta* var. *hackelii*, *F. ovina* subsp. *hackelii*]<sup>1</sup>  
 SAINT-YVES (1913) [*F. burnatii*]<sup>1</sup>  
 SILVEIRA ET AL. (2000) [*F. ampla* subsp. *ampla*, *F. arundinacea* subsp. *mediterránea*, *F. elegans*,  
*F. nigrescens* subsp. *microphylla*, *F. paniculata* subsp. *multispiculata*, *F. rothmaleri*, *F.*  
*rubra* subsp. *rubra*, *F. summilusitana*]<sup>1</sup>  
 TORRECILLA ET AL. (2013) [especies de la sect. *Eskia*]<sup>1</sup>



# Capítulo 2

*Estudio de la anatomía foliar*

---



**Study of the leaf anatomy in cross-section in the Iberian species of  
*Festuca* L. (Poaceae) and its systematic significance**

---

Martínez-Sagarra, G., Abad, P. & Devesa, J. A.

Publicado en *Phytokeys* 83: 43-74 (2017)



PhytoKeys 83: 43–74 (2017)  
doi: 10.3897/phytokeys.83.13746  
http://phytokeys.pensoft.net

RESEARCH ARTICLE

A peer-reviewed open-access journal  
**PhytoKeys**  
Launched to accelerate biodiversity research

## Study of the leaf anatomy in cross-section in the Iberian species of *Festuca* L. (Poaceae) and its systematic significance

Gloria Martínez-Sagarra<sup>1</sup>, Pilar Abad<sup>1</sup>, Juan Antonio Devesa<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal, Universidad de Córdoba, Edificio Celestino Mutis, Campus de Rabanales, 14071 Córdoba, Spain

Corresponding author: Gloria Martínez-Sagarra (bv2masag@uco.es)

Academic editor: P. Jiménez-Mejías | Received 19 May 2017 | Accepted 22 June 2017 | Published 14 July 2017

**Citation:** Martínez-Sagarra G, Abad P, Devesa JA (2017) Study of the leaf anatomy in cross-section in the Iberian species of *Festuca* L. (Poaceae) and its systematic significance. *PhytoKeys* 83: 43–74. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.83.13746>

### Abstract

A study of the leaf anatomy in the species of the genus *Festuca* present in the Iberian Peninsula was made. A total of 68 taxa were included and 15 characters were measured in leaf cross-section. The major anatomical features of each taxonomic group were characterized, and some variability was observed in the taxa. The anatomical patterns observed were compared and discussed with the relationships suggested by the molecular analyses. The leaf outline, the presence or absence of complete girders, and the development degree of the bulliform cells were the main characters to differentiate among fescue species of the fine-leaved clade and those of the broad-leaved clade. The most useful character to segregate species groups within the different taxonomic sections was the arrangement of the sclerenchyma, and a remarkable variability of this character was found in the species of *Festuca* section *Festuca*, especially in those located in other lineages according to molecular markers. Most of the anatomical patterns were not exclusive of the sections or lineages, and only some taxa could be anatomically differentiated at species level based on a set of non-taxative characters. The discordant pattern observed in *F. henriquesii*, a species traditionally included in *Festuca* sect. *Festuca* that shared anatomical features with the species of “*F. rubra* complex”, suggests its possible inclusion in the sect. *Aulaxyper* pending further taxonomic and phylogenetic analyses.

### Keywords

*Festuca*, Iberian Peninsula, leaf anatomy, sclerenchyma arrangement

Copyright Gloria Martínez-Sagarra et al. This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY 4.0), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

## Introduction

*Festuca* L. is one of the largest genera within the family Poaceae with more than 450 species mostly distributed in the temperate and alpine zones of both hemispheres (Watson and Dallwitz 1992; Clayton et al. 2006 onwards). Some fescue species are economically important worldwide for their forage value (e.g., *Festuca arundinacea* Schreb.), as well as for their use in turfs (e.g., *F. rubra* L.), gardening (e.g., *F. glauca* Vill.), and soil fixation (e.g., *F. ovina* L.).

The Iberian Peninsula has been considered one of the main speciation centres of the genus *Festuca* (Saint-Yves 1930), with about 100 taxa (between 70 and 80 species) organized in ten sections and three subgenera (Cebolla and Rivas Ponce 2003a; Devesa et al. 2013). It comprises rhizomatous and cespitose perennial species, both diploid and polyploid (up to  $12x = 84$  chromosomes; Fuente et al. 2001; Loureiro et al. 2007), capable of growing in a wide variety of environments and habitats (Kerguélen and Plonka 1989). Many of them are endemic species adapted to high mountain conditions (e.g., *F. indigesta* Boiss. and *F. pseudeskia* Boiss.), but they also grow in wet pastures (many species of the “*F. rubra* complex”), river areas, and forest edges [e.g., *F. gigantea* (L.) Vill.], and on coastal rocky cliffs and fixed coastal dunes, being able to tolerate high environmental salt levels [e.g., *F. vasconensis* (Markgr.-Dann.) Auquier & Kerguélen and *F. juncifolia* Chaub.].

The phylogenetic analyses based on nuclear and chloroplast markers suggest that *Festuca* is a paraphyletic genus which should include other genera that were previously treated independently, such as *Lolium* L. and *Vulpia* C.C. Gmel. among others (e.g., Charmet et al. 1997; Torrecilla and Catalán 2002; Catalán et al. 2004; Inda et al. 2008). The fescue species are subdivided into two well supported clades: the “broad-leaved” and the “fine-leaved”, named so for the leaf shape of the species included in them. In general terms, the broad-leaved fescues have flat leaves, convolute or inrolled vernation, and the fine-leaved fescues have conduplicate or infolded leaves, and acicular, setaceous, or filiform innovation leaf blades (Catalán et al. 2007), although there are several exceptions (Namaganda and Lye 2008).

In the Iberian territory, the broad-leaved clade comprises the sects. *Schedonorus* (P. Beauv.) W.D.J. Koch (4 species), and *Plantynia* (Dumort.) Tzvelev (1 species) from subgenus *Schedonorus* (P. Beauv.) Peterm., the sect. *Phaeochloa* Griseb. (2 species) from subgenus *Drymanthele* Krecz. & Bobrov, and the sects. *Subbulbosae* Nyman ex Hack. (3 species), *Scariosae* Hack. (1 species), *Pseudoscariosa* Krivot. (1 species), and *Lojaconoa* Catalán & Joch. Müll. (2 species) from subgenus *Festuca*. The fine-leaved clade includes the sects. *Eskia* Willk. (5 species), and the more recently diverged sects. *Festuca* (subsections *Festuca* and *Exaratae* St.-Yves; ca. 45 species) and *Aulaxyper* Dumort. (ca. 15 species), all of them belonging to the subgenus *Festuca*. According to the molecular data, some species conventionally classified within sects. *Festuca* and *Aulaxyper* fall outside the clades that include their respective type species (Catalán et al. 2007), but the interspecific relations within those clades are not resolved or are poorly supported (Torrecilla et al. 2004).



The taxonomy of this genus is very complex due to the great morphological similarity between species and the high degree of overlap in the ranges of variation. The shortage of diagnostic morphological characters has favoured the study of complementary characters in order to clarify the taxonomic relationships between species and allow their correct identification. Anatomical features of the leaf blades in cross-section and those related to the micro-morphology of epidermal surfaces have been the main supplementary tools to add to the morphological characters used to characterize *Festuca* (e.g., Metcalfe 1960; Ellis 1976, 1979, 1986; Namaganda et al. 2009) and other genera of difficult taxonomy within the Poaceae family (e.g., López and Devesa 1991; Pimentel and Sahuquillo 2003; Kuzmanović et al. 2009; Gennaro and Morrone 2010; Ortúñez and Fuente 2010; Ortúñez and Cano-Ruiz 2013). Since Hackel (1882), leaf anatomy has been considered of taxonomic interest in the genus, and characters such as the outline of the leaf cross-section, the arrangement of sclerenchyma in relation to the vascular bundles, and the number of ribs and furrows are used around the world in combination with other morphological characters (e.g., Saint-Yves 1909; Metcalfe 1960; Ellis 1976; Markgraf-Dannenberg 1980; Kerguelen and Plonka 1989; Portal 1996; Clayton and Renvoize 1986; Fuente and Ortúñez 1998). The leaf anatomy has been especially investigated within the fine-leaved fescues clade, with a more complex taxonomy than the broad-leaved clade, and many taxa have been described or segregated mainly based on those anatomical characters (Namaganda et al. 2009).

Despite the extensive use of the leaf anatomy in *Festuca* and the importance of its systematics, many studies have evaluated environmental influences on the anatomical characters. Several authors have pointed out its restricted taxonomic value in *Festuca* (Connor 1960; Kjellqvist 1961; Aiken et al. 1985; Aiken and Consaul 1995; Ramesar-Fortner et al. 1995) and other grasses (Ruiz-Téllez et al. 1998; Gielwanowska et al. 2005; Kuzmanović et al. 2012; Olsen et al. 2013) because some features may be affected by ecological factors and by phenotype plasticity. However, although the identification of *Festuca* species using only anatomical variables is complex, most authors agree that it would reduce the possibilities of error and improve the separation of several similar taxa which were indistinguishable based on the morphology of vegetative and reproductive organs (Aiken et al. 1985).

In the Iberian Peninsula, leaf anatomy studies have usually been partial, accompanying species descriptions or in the treatments of regional Floras, and generally corresponding to iconographic details and diagrams or drawings of leaf cross-sections (e.g., Aizpuru et al. 1997; Fuente et al. 1997; Bolòs and Vigo 2001; Catalán 2009). On the occasion of the taxonomic study of the genus *Festuca* in the framework of the *Flora iberica* Project (Castroviejo et al. 1986–2017), the cross-section leaf anatomy of most species currently recognized for this territory have been analysed. In this work, we aim at improving our anatomical knowledge about the genus, and compare the leaf anatomy patterns with the latest molecular phylogenies.

## Material and methods

We analysed leaf sections in cross view of 68 Iberian taxa belonging to the subgenera *Festuca*, *Drymanthele*, and *Schedonorus* of the genus *Festuca*. Exceptionally, apart from the Iberian material, material from the French Pyrenees and from Andorra was selected. The species included and their nomenclature followed Devesa et al. (2013). The identification of the specimens was performed according to local Floras and monographs (Markgraf-Dannenberg 1980; Kerguélen and Plonka 1989; Fuente and Ortúñez 1998). Anatomical observations were based mainly on herbarium specimens from ABH, BC, COFC, FCO, GDAC, HUAL, MA, MAF, MGC, JACA, SANT and SEV (acronyms according to Thiers 2017), and also from fresh material collected in the field during the years 2012–2016 (specimens deposited in the COFC herbarium). About 400 preparations were made (several per individual). The list of plants examined anatomically, localities, and authorship of the species are given in Suppl. material 1.

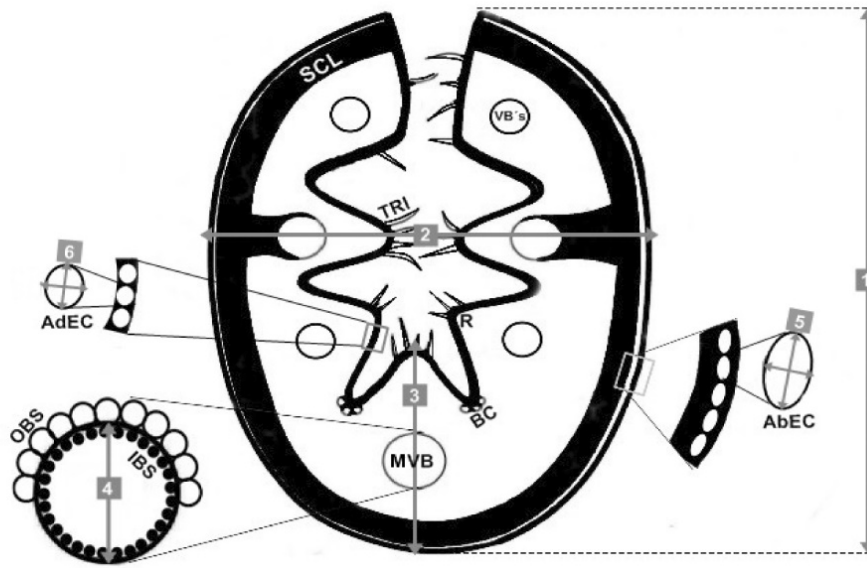
Free-hand cross-sections of the penultimate innovation leaf blades were made directly on fresh or dry material, and subsequently hydrated in water, following the framework proposed by López and Devesa (1991). The cross-sections were mounted in 50% lactic acid, which helped to clear the cells. Observations and measurements were taken using a Motic BA300 light microscope equipped with an ocular micrometer. Photographs of leaf cross-sections were obtained using a Moticom 2500 digital microscope camera, and edited with Motic Images Plus 2.0 software.

The leaf anatomical characters observed were compiled from those mentioned in the literature on genus *Festuca*, as the outline, the pattern of abaxial and adaxial sclerenchyma arrangement, length, width (when the leaves are flat, the width was measured as the sum of the two hemilimbs), thickness at the midrib, number of vascular bundles, number of ribs, and number of bulliform cells (viewed in the grooves contiguous to the median rib). Other additional characters were added for anatomical characterization of the species, such as median vascular bundle diameter/maximum size, number of outer and inner bundle sheath cells, sclerenchyma thickness at the midrib, trichome density of the adaxial surface (glabrous, sparsely aculeate, or densely aculeate) and its length, and length and width of abaxial and adaxial epidermal cells (referred to the cell lumen from the lateral side). The terminology for the anatomical characters was based on Ellis (1976) and Metcalfe (1960). The main characters studied and positions of measurements made on each cross-section are illustrated in Fig. 1, and the main types of arrangement of sclerenchyma in Fig. 2.

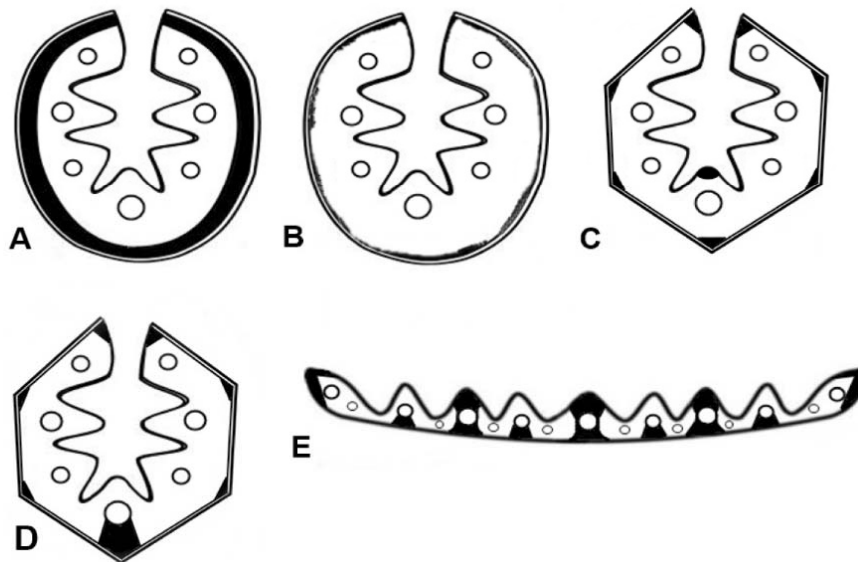
## Results and discussion

The studied anatomical characters in leaf cross view are summarized in Table 1. The species were grouped by subgenera and taxonomic sections according to traditional classification (Devesa et al. 2013), and subsequently were ordered by anatomical affinities. The lineage in which the fine-leaved species is located based on nuclear ITS and





**Figure 1.** Main characters observed in the leaf cross-sections and abbreviations. Lines in grey indicate measures: **1** length (only in species with conduplicate blades) **2** maximum width **3** thickness of the blade at the midrib **4** maximum size/diameter of the median vascular bundle (**MVB**) **5** length  $\times$  width of abaxial epidermal cells (**AbEC**) **6** length  $\times$  width of adaxial epidermal cells (**AdEC**). Sclerenchyma (**SCL**); vascular bundles (**VB's**); ribs (**R**); trichomes (**TRI**); outer bundle sheath cells (**OBS**); and inner bundle sheath cells (**IBS**).



**Figure 2.** Major types of arrangement of sclerenchyma found in the leaf cross-sections. In conduplicate leaf blades: **A** continuous ring **B** interrupted continuous ring **C** forming abaxial strands and an adaxial strand on the median rib **D** with an abaxial girder at the median vascular bundle. In flat leaf blades: **E** complete (abaxial and adaxial) girder at the first vascular bundles, abaxial girder at the second vascular bundles, third vascular bundles without associated sclerenchyma.

**Table 1.** Leaf anatomical characters analysed in cross-section and its variation range in *Festuca* species. General abbreviations: **MVB**, median vascular bundle; **OBS**, cells of outer bundle sheath; **IBS**, cells of inner bundle sheath. Abbreviations in the clade or lineage: **Fl**, fine-leaved clade; **Bl**, broad-leaved clade; **L**, lineage (see Fig. 3). Abbreviations in the outline: **U**, U-shaped; **V**, V-shaped; **Y**, Y-shaped; **F**, flat; **r**, rounded; **e**, elliptical; **s**, straight; **a**, angled; **IL**, innovations leaves; **CL**, cauline leaves. Abbreviations in the sclerenchyma pattern: **C**, continuous; **Ci**, continuous ring sometimes laterally thickened, broken or scarcely interrupted, never in strands; **NP**, not present; **S**, strands, but not in contact with the bundle sheath; **G**, girders. Sub-indices indicate location of the girder: **MVB**, presence of girder of sclerenchyma only in central vascular bundle (in fine-leaved species); **LVB**, presence of girder of sclerenchyma only in lateral vascular bundles (in fine-leaved species); **L**, girder of sclerenchyma at first order vascular bundles; **2**, girder of sclerenchyma at second order vascular bundles; **3**, girder of sclerenchyma at third order vascular bundles (in broad-leaved species); \* indicate girder-like extension of colourless cells near of the vascular bundles. Abbreviations in the OBS/IBS: **i**, OBS interrupted by sclerenchyma in the central vascular bundle; **nd**, no data. Abbreviations in the bulliform cells: **d**, developed; **ud**, undeveloped. Abbreviations in the trichomes of adaxial site section: **E**, densely aculeate; **A**, sparsely aculeate; **G**, glabrous. Numbers in square brackets indicates number of strands or strands plus girders. Letters and numbers in parentheses indicate uncommon values/character presence.

Taxa	Clade, lineage	Outline	Abaxial sclerenchyma pattern	Adaxial sclerenchyma pattern (in ribs)	Vascular bundles number	Ribs number	Length (mm)	Width (mm)	Thickness at the midrib (mm)	MVB max. size (µm)	OBS/IBS number	Sclerenchyma thickness at the midrib (µm)	Bulliform cells number	Adaxial site trichomes (µm)	Abaxial epidermal cells, L × W (µm)	Adaxial epidermal cells, L × W (µm)
A. SUBGENUS <i>FESTUCA</i>																
<i>Sect. Festuca</i>																
<i>F. hystrix</i>	Fl	Ur	C	S[1]	3	1	0.44–0.60	0.52–0.70	0.33–0.44	70–87.5	12–16/ 19–22	37.5–75	3(5), ud	E, 12.5–37.5 (67.5)	7.5–20 × 5–10	7.5–12.5 × 5
<i>F. reverchonii</i>	Fl	Ur	C (Ci)	S[1]	3	1	0.32–0.46	0.30–0.46	0.19–0.25	70–77.5	13–15/ 20–25	10–20	5(6), ud	E, 15–37.5	7.5–12.5 × 5–7.5	7.5–12.5 × 5–10
<i>F. atrovires</i>	Fl	Ur-e	C	NP or S[1]	5–7	1	0.54–0.68	0.37–0.52	0.24–0.30	67.50–80	10–13/ 21–23	12.5–50	3(4), ud	E(A), 15–47.5	7.5–15 × 5–10	7.5–12.5 × 5–10
<i>F. nipobolia</i>	Fl	Ue	C	NP or S[1]	(5)7	1	0.56–0.75	0.43–0.50	0.27–0.32	67.5–85	12–13/ 19–23	27.5–42.5	3, ud	E, 17.5–50	7.5–12.5 × 7.5–12.5	7.5–12.5 × 2.5–7.5
<i>F. brigantina</i> subsp. <i>brigantina</i>	Fl	Ue	C	NP	5–7	1	0.60–0.91	0.44–0.69	0.31–0.39	72.5–100	8–15/ 18–24	22.5–67.5	4–5, ud	E, 10–87.5	10–27.5 × 7.5–15	7.5–17.5 × 5–10
<i>F. gracilar</i>	Fl	Ue-r	C (Ci)	NP	7	1–3	0.52–0.73 (0.80)	0.32–0.54	0.19–0.28	62.5–85	11–13/ 19–23	27.5–60	3–5, ud	E, 10–50	12.5–20 × 7.5–12.5	5–12.5 × 5–7.5
<i>F. michaelis</i>	Fl	Vs or Ue	C (Ci)	NP	7	(1)3	0.64–0.93	0.49–0.65	0.28–0.36	77.5– 112.5	9–12/ 19–24	12.5–52.5	3, ud	E, 15–75 (112.5)	12.5–25 × 7.5–17.5	7.5–15 × 5–10
<i>F. valentina</i>	Fl	Ue-r	C	NP or S[1–3]	5–7	3(5)	0.72–0.80 (1.05)	0.51–0.74	0.30–0.47	82.5– 112.5	9–14/ 19–25	50–82.5	3–4(5), ud	E, 15–95	7.5–27.5 × 5–15	7.5–15 × 5–10

Taxa	Clade, lineage	Outline	Abaxial sclerenchyma pattern	Adaxial sclerenchyma pattern (in ribs)	Vascular bundles number	Ribs number	Length (mm)	Width (mm)	Thickness at the midrib (mm)	MVB max. size (µm)	OBS/IBS number	Sclerenchyma thickness at the midrib (µm)	Bulliform cells number	Adaxial site trichomes (µm)	Abaxial epidermal cells, L × W (µm)	Adaxial epidermal cells, L × W (µm)
<i>F. ochroleuca</i>	Fl	Vs or Ue	C (Ci)	NP	7(9)	1-3	0.54-0.86	0.42-0.69	0.20-0.33	65-107.5	7-13/ 16-27	15-55	3-4, ud	E, 22.5-40	12.5-20 × 7.5-12.5	7.5-12.5 × 5-10
<i>F. longitaricula</i>	Fl	Ue-r	C	NP or S[1-3]	7	1-3	0.51-0.84 (0.90)	0.50-0.68 (0.81)	0.30-0.41 (0.43)	77.5- 87.5	11-17/ 20-24	42.5-82.5	3-5, ud	E, 25-87.5	5-12.5 × 7.5-12.5	7.5-12.5 × 2.5-7.5
<i>F. vettonica</i>	Fl	Ue	C	S[3] (NP)	7	3	0.73-0.84	0.58-0.69	0.31-0.36	75.0- 82.5	11-12/ 20-24	37.5-67.5	3, ud	E, 25.0-75.0	12.5-20 × 7.5-15	5-7.5
<i>F. angonensis</i>	Fl	Ue	C (Ci)	NP or S[1]	5-7	1	0.52-0.73 (0.81)	0.34-0.50 (0.44)	0.25-0.36	65-100	9-16/ 19-24	20-57.5	2-3(4), ud	E, 12.5-75	12.5-20 × 7.5-17.5	10-15 × 7.5-10
<i>F. carpetana</i>	Fl	Ue	C	NP or S[1-2]	7(8)	1-3(5)	0.60-1.17 (0.69)	0.50-0.89 (0.61)	0.31-0.43 (0.50)	70-115	8-13/ 19-27	25-70	3-6, ud	E, 25-100	7.5-15 × 7.5-12.5	7.5-15 × 5-10
<i>F. summitulata</i>	Fl	Ue	C	NP or S[1-3]	5(6)-9 (10)	1-3(5)	0.66-1.20 (1.41)	0.54-0.88	0.26-0.55 (0.60)	70-152.5	7-17/ 21-28	12.5-97.5	3-5, ud	E, 27.5-122.5	7.5-22.5 × 7.5-20	7.5-15 × 5-12.5
<i>F. gredensis</i>	Fl	Ue	C	NP or S[1-3]	7-9	1-3(5)	0.67-1.34	0.57-0.94	0.32-0.49 (0.53)	85.0- 155.0	9-14/ 19-24	20-50	3-5, ud	E, 15-112.5 (125.0)	10-25 × 7.5-20	10-17.5 × 5-10
<i>F. altopyrenica</i>	Fl	Ue or Vs	C (Ci)	NP	7	1-3	0.90-1.15	0.61-0.95	0.31-0.41	75-112.5	8-12/ 19-23	22.5-32.5	3, ud	E, 27.5-75 (150)	10-20 × 7.5-20	7.5-12.5 × (5)7.5- 10
<i>F. yvesii</i>	Fl	Ue or Vs	C	NP	7-9	1-3	0.80-1.18	0.57-0.90 (0.72)	0.33-0.44 (0.50)	95-125	10-15/ 20-26	25-80	3-5, ud	E, 25-87.5	12.5-25 × 10-20	10-15 × 7.5-10
<i>F. indigesta</i>	Fl	Ue	C	NP or S[1-3]	7-9(11)	1(3)(5)	0.80-1.52	0.75-1.11	0.35-0.57	117.5- 130	13-15/ 20-26	62.5-87.5	3-5, ud	E, 45-125 (158)	10-15 × 7.5-12.5	7.5-17.5 × 5-10
<i>F. segimonensis</i>	Fl	Ur	C	S[3]	5-7(9)	3	0.70-1.1 (1.3)	0.69-1.02	0.38-0.67	80-107 (125)	10-16/ 20-26	37.5-50	4-6, ud	E, 32.5-100	12.5-17.5 × 7.5-12.5	12.5-20 × 5-7.5
<i>F. clementei</i>	Fl, L3	Ur-s	C, Ci, S[3] (3)5-7] or S+C <sub>MVB</sub>	S[1-3]	7	3(4)	0.45-0.58	0.52-0.66	0.28-0.38	62.5- 72.5	11-14/ 19-22	75-175	3-7, ud	E, 10-55	7.5-15 × 5-12.5	5-12.5 × 5-15
<i>F. liniensis</i>	Fl	Ue	C (Ci)	NP	8(9)	3	(0.87)0.91- 1.06	0.63-0.89	0.31-0.34	95-117.5	11-14/ 27-30	30-60	3-6, ud	E, 12.5-82.5	12.5-25 × 7.5-15	7.5-15 × 5-10
<i>F. glauca</i>	Fl	Ue	C (Ci)	NP	7(10)	1-3	0.79-1.15	0.55-0.76	0.30-0.36	85-107.5	11-12/ 24	40-50	3-4, ud	E, 50-125	17.5-37.5 × 15-32.5	7.5-17.5 × 5-12.5
<i>F. tusconensis</i>	Fl	Ue-r	C	NP	5-7	1	0.75-0.97	0.66-0.85	0.35-0.45	85-115	8-13/ 19-25	15-30	3-5, ud	E, 10-55	15-37.5 × 10-25	10-20 × 5-17.5
<i>F. brigantina</i> subsp. <i>actiophylla</i>	Fl	Ue-r	Ci or S[3-6]	NP	3-5	1	0.46-0.62 (0.94)	0.40-0.61 (0.87)	0.26-0.35 (0.48)	65-90 (100)	6-9/ 16-20	12.5-25	4-6, ud	E, 15-37.5	15-35 × 10-25	12.5-25 × 7.5-20
<i>F. marginata</i> subsp. <i>alope-curvides</i>	Fl	Ue or Vs	S[3] (C)	NP	7	3	0.75-0.90	0.47-0.62	0.29-0.40	80-117.5	10-15/ 21-27	10-100	3-4, ud	E, 25-47.5	10-25 × 7.5-15	7.5-15 × 5-15



Taxa	Clade, lineage	Outline	Abaxial sclerenchyma pattern	Adaxial sclerenchyma pattern (in ribs)	Vascular bundles number	Ribs number	Length (mm)	Width (mm)	Thickness at the midrib (mm)	MVB max. size (µm)	OBS/IBS number	Sclerenchyma thickness at the midrib (µm)	Bulliform cells number	Adaxial site trichomes (µm)	Abaxial epidermal cells, L x W (µm)	Adaxial epidermal cells, L x W (µm)
<i>F. rivis-martinezii</i>	Fl	Ue or Vs	S[3] (C)	NP	7(9)	3	0.70–1.02	0.60–0.90	0.25–0.44	85–117.5	11–22/ 21–33 (37)	35–60(95)	3–5, ud	E, (10)15–115	15–22.5 x 7.5–20	5–12.5 x 5–10
<i>F. marginata</i> subsp. <i>andres-molinae</i>	Fl	Ue Vs or Y	S[3] (C)	NP	7	(1)3	0.50–0.85	0.33–0.56	0.22–0.36	70–95	10–11/ 20–27	40–85	(1)3, ud	E, 10–60	15–22.5 x 7.5–10	5–12.5 x 7.5–10
<i>F. marginata</i> subsp. <i>marginata</i>	Fl	Ue, Vs or Y	S	NP	7(9)	(1)3	0.60–1.05	0.37–0.63	0.27–0.39	77.5–112.5	13–14/ 22–30	37.5–112.5	3–4, ud	E, (15)20–42.5	15–25 x 7.5–15	5–12.5 x 5–7.5
<i>F. frigida</i>	Fl	Ue or V	S[3]	NP	3	1	0.40–0.54	0.30–0.46	0.20–0.29	52.5–62.5	9–10/ 18–20	12.5–17.5	2–4, ud	A, 25–37.5	10–20 x 7.5–12.5	7.5–12.5 x 5–12.5
<i>F. alpina</i>	Fl	Ue or Vs <sub>(a)</sub>	S[3]	NP	3–4	1–3	0.45	0.36	0.20	57.5	12/ 17–20	30	4–5, ud	A, 25–37.5	15–20	7.5–12.5
<i>F. glacialis</i>	Fl	Ue	S[3–5(7)]	NP	3–5	1–3	0.34–0.62	(0.24) 0.32–0.46	0.16–0.28	52.5–82.5	9–13/ 14–22	15–25	4–6, ud	E, 10–72.5	15–22.5 x 7.5–12.5	7.5–12.5 x 5–10
<i>F. plicata</i>	Fl, L3	Va	S or S+G <sub>MVB</sub> [5(6)]	NP or S[1]	3(4)	(1)2	0.47–0.54	0.40–0.51	0.29–0.36	57.5–67.5	8–10/ 16–20	25–107.5	3–4, ud	A, 17.5–58	15–27.5 x 7.5–20 x 7.5–12.5	7.5–20 x 5–12.5
<i>F. capillifolia</i>	Fl, L3	Ua	S+G <sub>MVB</sub> (S) [7(9)]	NP or S[1–3]	5–7	1–3	0.35–0.61	0.43–0.59	0.19–0.30	67.5–75	10–13 (16) 15–23	25–142.5	3, ud	E, 50–77 (110)	22.5–30 x 12.5–32.5	7.5–10 x 5–12.5
<i>F. ampla</i>	Fl, L2	Ue–r or Ua	G <sub>VB</sub> [7–9]	S[3–5]	(6)7(8)	(4)5	(0.44)0.52–0.78	0.50–0.8 (0.9)	0.21–0.32 (0.34)	72.5–112.5	9–12 (16) 17–23	45–120	3–6, ud	E(A), 17.5–55	12.5–32.5 x 10–25	10–25 x 10–20
<i>F. querana</i>	Fl, L2	Ue or Vs	S+G <sub>IVB</sub> [5]	NP	7–9(10)	3	0.72–1.01	0.41–0.55	0.20–0.35	80–92.5	12–13/ 22–23	50–70	4–5, ud	E or A, 15–30	12.5–17.5 x 7.5–12.5	7.5–15 x 7.5–12.5
<i>F. borderei</i>	Fl, L3	Ue or Vs <sub>(a)</sub>	S+G <sub>MVB</sub> [7–9]	NP (S[1])	7–9	5	0.66–0.96	0.55–0.73	0.24–0.35	62.5–85	10–14/ 22–24	87.5–125	4–7, ud	E, 32.5–87.5 (22.5)	12.5–25 x 7.5–15	7.5–15 x 5–10
<i>F. henriquesii</i>	Fl	F(V)	S[(3)5–7(8)]	S[5–7]	7–9(15)	5–7(9)		2.0–3.36	0.31–0.44	100–120	14–16/ 21–29	32.5–37.5	6, d	G or A, 22.5–30	10–20(25) x 7.5–15	7.5–17.5 (17.5)

Sect. *Aulaxoip*

Taxa	Clade, lineage	Outline	Abaxial sclerenchyma pattern	Adaxial sclerenchyma pattern (in ribs)	Vascular bundles number	Ribs number	Length (mm)	Width (mm)	Thickness at the midrib (mm)	MVB max. size (µm)	OBS/IBS number	Sclerenchyma thickness at the midrib (µm)	Bulliform cells number	Adaxial site trichomes (µm)	Abaxial epidermal cells, L x W (µm)	Adaxial epidermal cells, L x W (µm)
<i>F. rubra</i> subsp. <i>rubra</i>	Fl	Vs	S[7(10)]	NP	5-7(8)	3-5(6)	0.55-1.25	0.40-0.75 (1.3)	0.25-0.42	67.5-102.5	9-10/18-20	15-72.5	4-6, ud	E, 22.5-55(105)	15-32.5 x 12.5-30	10-22.5 x 10-22.5 (27.5)
<i>F. rubra</i> subsp. <i>juncea</i>	Fl	Va	S[5-7]	NP or S[1]	(6)7	3-5	0.79-1.08 (0.71)	0.54-0.81	0.37-0.45	92.5-112.5	10-12/17-22	100-132.5	3-7, ud	A or E, 12.5-37.5	17.5-25 x 12.5-22.5	10-22.5 x 7.5-17.5
<i>F. rubra</i> subsp. <i>pruinosa</i>	Fl	Vs-a (U)	S[7]	NP	5(7)	3	0.78-1	0.58-0.75	0.35-0.56	77.5-105	8-12/18-25	37.5-125	4-5, ud	E, 15-37.5	17.5-35 x 7.5-17.5	7.5-17.5 x 5-17.5
<i>F. ibérica</i>	Fl	Vs	S[5-7]	NP	(3)5(7)	(1)3	0.36-0.63 (0.71)	0.33-0.52	0.19-0.34	62.5-85	9-12/17-22	30-50(100)	3-5, ud	E, (10)20-75(125)	17.5-27.5 x 10-22.5	10-17.5 x 7.5-20
<i>F. trichophylla</i>	Fl	Vs	S[(6)7]	NP	(4)5	1-3	0.47-0.57	0.33-0.49	0.24-0.30	57.5-90	9-12/15-19	50-62.5	3-5, ud	E, 25-62.5(107.5)	17.5-32.5 x 12.5-35 (42.5)	7.5-17.5 x 7.5-15
<i>F. ritularis</i>	Fl	Vs	S[5-7(8)]	NP	5-7	3(5)	0.61-1.06	0.55-0.90	0.29-0.50	85-92.5	9-12/17-21	14-20	3-5, ud	E, (18)25-100(120)	15-30 x 12.5-25 (37.5)	10-25 x 7.5-30
<i>F. nigrescens</i>	Fl	Vs	S[(6)7]	NP	5(6)	3	(0.42)0.59-0.80	0.38-0.60	0.20-0.35	62.5-77.5	8-9/17-19	35-77.5	4-5, ud	E(A), (10)20-37.5	15-30 x 7.5-17.5	7.5-17.5 x 7.5-20
<i>F. nevadensis</i>	Fl	V	S[(5)7-9]	S[5-7]	7(9)	5-7(8)	(0.65)0.75-1.30	0.74-1.25	0.23-0.45	82.5-120	9-13/16-21	50-120	3-5, ud	E, (20)42.5-125 (158)	20-40 x 12.5-22.5	12.5-22.5 x 7.5-15
<i>F. rothmaleri</i>	Fl	V	S[8-10]	NP	7-9	5-7	(0.56)0.79-1.07	0.41-0.85	(0.22)0.33-0.37	80-95	9-11/18-22	50-100	6-7, ud	E, (13)25-75(113)	12.5-30 x 7.5-12.5-27.5	7.5-17.5 x 7.5-22.5
<i>F. pyrenaica</i>	Fl, L3	Vs	S[9(11)]	NP or S[3]	7(9)	5(7)	0.57-0.92	0.52-0.61	0.17-0.25	57.5-75	9-10/15-21	22.5-25	3-4, ud	E, 15-37.5	12.5-20 x 10-20	7.5-15 (17.5) x 5-15
<i>F. juncea</i> folia	Fl	Ur-a	C or S[(6)7] (G <sub>sub</sub> )	S[3-5]	7	3-5	0.67-0.98 (1.55)	0.61-0.86	0.31-0.39 (0.47)	85-100	9-12/18-22	47.5-52.5	3-5, ud	E, 12.5-85	12.5-30 x 7.5-17.5	7.5-17.5 x 5-17.5
<i>F. heterophylla</i> subsp. <i>heterophylla</i>	Fl	Il, Va	S[5]	NP	3	1	0.36-0.39	0.34-0.41	0.23-0.26	47.5-67.5	nd/14-18	15-27.5	4-5, ud	A, 17.5-37.5	12.5-5 x 5-12.5	7.5-15 x 5-10
<i>F. heterophylla</i> subsp. <i>brunneophylla</i>	Fl	CL, F	S[9]	NP	7	5		2.32	0.16	85	nd/18	35-50	4-5, d	E, 10-102.5	12.5-30 x 10-12.5	10-12.5 (20)
<i>F. heterophylla</i> subsp. <i>brunneophylla</i>	Fl	Il, Va	S[(6)7]	NP	5-7	3	0.64-0.68	0.53-0.61	0.27-0.31	75-82.5	8-10/19-21	32.5-37.5	3-5, ud	A, 10-25	12.5-25 x 7.5-15	7.5-15 x 7.5-15
<i>F. heterophylla</i> subsp. <i>blanquetii</i>	Fl	CL, F	S[9]	NP	10	9-10		3.43	0.33	92.5	9/20	22.5	4-5, d	A, 12.5-14 (G)	17.5-27.5 x 12.5-15	7.5-20 x 5-20

Sect. *Esbia*

Taxa	Clade, lineage	Outline	Abaxial sclerenchyma pattern	Adaxial sclerenchyma pattern (in ribs)	Vascular bundles number	Ribs number	Length (mm)	Width (mm)	Thickness at the mid-rib (mm)	MVB max. size (µm)	OBS/IBS number	Sclerenchyma thickness at the midrib (µm)	Bulliform cells number	Adaxial site trichomes (µm)	Abaxial epidermal cells, L x W (µm)	Adaxial epidermal cells, L x W (µm)
<i>F. eskia</i>	Fl	Ue(F)	C	S[(6)7–13]	10–13 (17)	7–11 (13)	(0.75)0.89–1.10 (1.47)	0.72–1.02 (3.23)	0.27–0.38	80–102.5	10–13/17–22	30–75	3–5, ud	E, (13)20–65 (70)	7.5–20 x 5–12.5	7.5–12.5 x 5–10
<i>F. x piceovirens</i>	Fl	Ue-a	C	S[3–5(7)]	7(9)	3–5(7)	0.57–0.87	0.55–0.73	0.25–0.33	72.5–87.5	8–14/17–21	35–47.5	3–7, ud	E, 20–52.5	5–20 x 5–15	5–10 x 5–7.5
<i>F. burmatii</i>	Fl	Ue	C, Ci or S[7]	S[4–5(6)]	(5)7(9)	4–5(6)	(0.38)0.47–0.80 (0.90)	0.32–0.60	(0.19)0.26–0.32 (0.47)	57.5–8	7–10/13–16	20–62.5	3–5, ud	E, (17.5)22.5–57.5	17.5–30 x 10–17.5	7.5–12.5 x 7.5–10
<i>F. elegans</i>	Fl	Ue	C	NP	5	1	0.47–0.67 (0.70)	0.40–0.53	0.18–0.26 (0.30)	112.5–170	11–15/21–34	12.5–25	3–4, ud	E, (15)35–70	10–17.5 x 7.5–17.5	7.5–12.5 x 5–10
<i>F. gautieri</i>	Fl	Ua	C, Ci or S[7–9]	NP	5–7	1	0.44–0.67	0.53–0.60	0.28–0.46	72.5–92.5	9–14/17–24	25–75	4–7, ud	E, (10)20–42.5(47)	12.5–20 x 10–20	5–10 x 5–7.5
Sect. <i>Subbulbosae</i>																
<i>F. baetica</i>	Bl	Ur	(Ci or Ci+) G <sub>1,2</sub> (S <sub>3</sub> )	G* <sub>1</sub>	17–23	3	1.03–1.66	0.99–1.64	0.49–0.74	142.5–200	18–25/30–36	105–232.5	4–7, d	E, 7.5–27.5(32)	10–22.5 x 5–10	7.5–15 x 5–15
<i>F. paniculata</i> s.l.	Bl	Ur (Vs or F)	(C or Ci+) G* <sub>1</sub> +S <sub>2,3</sub>	G* <sub>1</sub> (S <sub>2,3</sub> )	13–20	3–9	1.0–2.14 (4.18)	0.95–1.96 (4.18)	0.35–0.53	90–132.5	13–15/20–30	50–150	4–10, d or ud	A, (7)10–22(30)	15–32.5 x 7.5–25	7.5–17.5 x 17.5
<i>F. danandoi</i>	Bl	Ur or Vs	S[10–13]	NP or S[1–2]	11–13	1–3	0.66–0.89	0.66–0.95	0.29–0.36	75–92.5	11–12/19–22	47.5–62.5	4–7, d or ud	A, 7.5–27.5(G)	15–27.5 x 10–25	5–17.5 x 7.5–15
Sect. <i>Lojacinoa</i>																
<i>F. coerulescens</i>	Bl	F	G <sub>1,2,3</sub>	G <sub>1,2,3</sub>	10–14	8–12	1.67–2.25	1.67–2.25	0.20–0.26	90–110	i/18–22	27.5–42.5	4–7, d	G or A, 5–12.5	7.5–17.5 x 10–17.5	7.5–12.5 x 7.5–15
<i>F. pattula</i>	Bl	F	G <sub>1,2</sub> +S <sub>3</sub>	G <sub>1</sub> +S <sub>2,3</sub>	12–17	11–16	(1.57)2.22–4.46	(1.57)2.22–4.46	0.15–0.35	75–107.5	i/20–21	20–50	4–9, d	G	25–47.5 (57.5) x 17.5–42.5	10–20 x 7.5–17.5
Sect. <i>Scariosae</i>																
<i>F. scariosa</i>	Bl	Ur (F)	C(Ci)+G <sub>1,2,3</sub>	G* <sub>1,2</sub>	14–19	11–15	(0.74)0.89–1.67	0.97–2.39	0.37–0.54	117.5–132.5	14–16 (i)/26–30	75–112.5	4–7, d or ud	A(E), 20–37.5(38)	7.5–15 x 2.5–10	5–12.5 x 5–10
Sect. <i>Pseudoscariosa</i>																
<i>F. pseudoscariosa</i>	Bl	Ur (F)	G* <sub>1,2</sub> (G <sub>3</sub> )	G* <sub>1,2</sub>	15–18	5–8(9)	1.12–2.37 (2.72)	1.12–2.37 (2.72)	0.41–0.63	85–112.5	8–13/19–27	185–225	4–5, d or ud	E, 25–42.5	10–15 x 7.5–12.5	7.5–17.5 x 5–7.5



Taxa	Clade, lineage	Outline	Abaxial sclerenchyma pattern	Adaxial sclerenchyma pattern (in ribs)	Vascular bundles number	Ribs number	Length (mm)	Width (mm)	Thickness at the midrib (mm)	MVB max. size (µm)	OBS/IBS number	Sclerenchyma thickness at the midrib (µm)	Bulliform cells number	Adaxial site trichomes (µm)	Abaxial epidermal cells, L × W (µm)	Adaxial epidermal cells, L × W (µm)
B. SUBGENUS <i>DRYMANITHELE</i>																
Sect. <i>Phaeochloa</i>																
<i>F. altissima</i>	Bl	F	G <sub>1,2,3</sub>	G <sub>1,2,3</sub>	25–32	23–30		5.44–10.16	0.12–0.27	87.5–92.5	i/ 18–22	22.5–47.5	5, d	G(A), 15–30	7.5–17.5 × 12.5–27.5	5–7.5 × 7.5–15
<i>F. lasto</i>	Bl	F	G <sub>1,2,3</sub>	G <sub>1,2,3</sub>	40–45	39–44		10.13–16.58 (20)	0.20/0.26–0.38	105–137.5	i/ 22–29	52.5–95	5–7, d	A, 7.5–45	10–15 × 10–22.5	7.5–15 × 10–17.5
C. SUBGENUS <i>SCHEDONORUS</i>																
Sect. <i>Schedonorus</i>																
<i>F. mediterranea</i>	Bl	F	G <sub>1</sub> +S <sub>2</sub>	S* <sub>1,2</sub>	7–20	(7)12–18		(1)1.24–7.09	0.23–0.34	82.5–110	11–17/18–25	57.5–80	(3)5–7, d	A, 15–37.5	10–15 × 20–25	12.5–22.5 × 17.5–25
<i>F. interrupta</i>	Bl	F	G <sub>1,2</sub> +S <sub>3</sub>	G* <sub>1,2</sub>	12–20	10–19		1.76–6.48	0.31–0.39	95–125	13–16/24–25	77.5–105	6–8, d	G or A, 30–42.5	10–15 × 12.5–22.5	12.5–22.5 × 27.5
<i>F. arundinacea</i>	Bl	F	G <sub>1,2</sub> (S <sub>3</sub> )	G* <sub>1</sub> +S <sub>2</sub> (S <sub>3</sub> )	13–17	11–15		4.30–12	0.23–0.28 (0.37)	95–130	12–15/22–24	62.5–75	5–9, d	G(A), 25–42.5	12.5–22.5 × 17.5–25	12.5–27.5 × 12.5–25
Sect. <i>Planypia</i>																
<i>F. gigantea</i>	Bl	F	G <sub>1,2,3</sub>	G <sub>1,2,3</sub>	29–35	29–31		1.3–14.13	0.30–0.32	100–120	i/ 20–23	82.5–117.5	5–6, d	G(A), 22.5–30	12.5–30 × 17.5–30 (37.5)	12.5–20 × 12.5–30 (37.5)

chloroplast *trnL* and *trnL-F* markers has been added when the molecular classification differs from the conventional one (Torrecilla and Catalán 2002; Torrecilla et al. 2004; Catalán et al. 2006, 2007; Nova et al. 2006; Inda et al. 2008). The main anatomical patterns found are discussed in relation to the two large clades recognized in molecular analyses within genus (*Festuca* s.str.) (Fig. 3): broad-leaved taxa and fine-leaved taxa (e.g., Charmet et al. 1997; Catalán et al. 2004; Inda et al. 2008). Illustrations of a selection of leaf cross-sections are provided in Figs 4–9.

### Leaf anatomy in the *Festuca* species of the fine-leaved clade

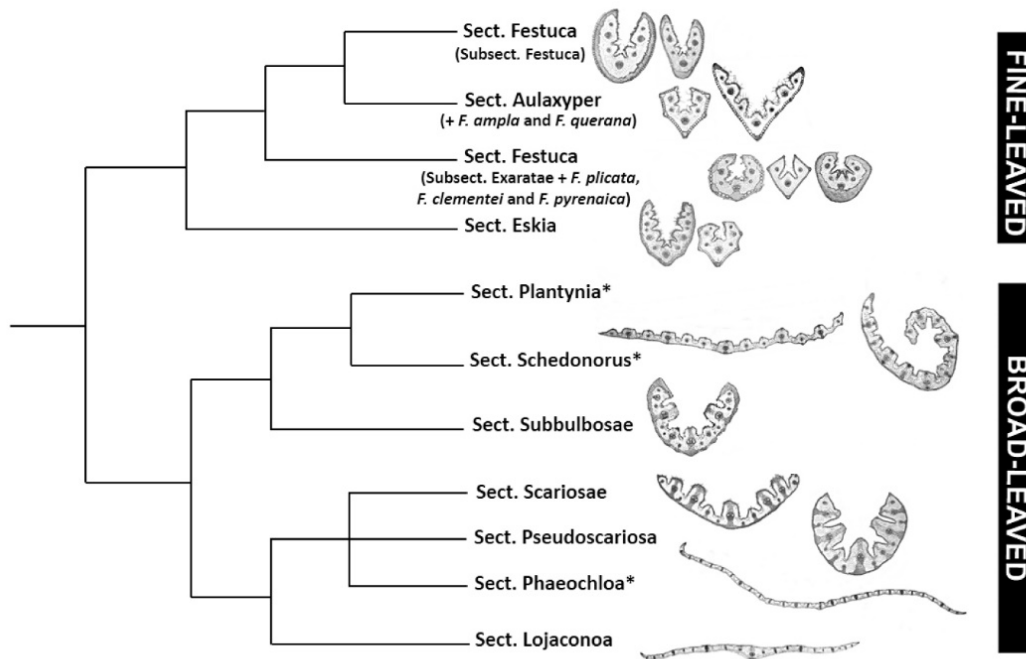
The fine-leaved fescues (see Fig. 3) present the outline of the blade in the transverse section usually conduplicate (from U- to V- or Y-shaped) and they usually do not exceed 1.5 mm in length, except for *F. henriquesii* and some rare forms of *F. eskia* with flat leaves (up to 3.3 mm wide). The sclerenchyma may be arranged in a continuous ring or forming strands that occasionally contact with the median or lateral vascular bundles, but never forming complete (abaxial and adaxial) sclerenchyma girders. The bulliform cells located in the intercostal zones are inconspicuous, and may even be absent (Table 1A, Figs 4–7).

This group comprises 3 taxonomic sections (sects. *Festuca*, *Aulaxyper*, and *Eskia*) which have been segregated into 4 different lineages according to the molecular phylogenies (e.g., Torrecilla et al. 2004; see Fig. 3). In those analyses, the location of some species from sects. *Festuca* (subsects. *Festuca* and *Exaratae*) and *Aulaxyper* differs slightly with the conventional classification (Fig. 3).

#### *Festuca* sect. *Festuca*

The sect. *Festuca* (34 species analysed) in its traditional circumscription has the most diversity in anatomical features among the fine-leaved species. Three main patterns were observed regarding the arrangement of the sclerenchyma. The first pattern arranges sclerenchyma in a continuous ring, sometimes interrupted by just a few cells. The second pattern presents the sclerenchyma arranged in strands at the margins and midrib, rarely opposite the vascular bundles. The third pattern shows strands opposite the vascular bundles, frequently contacting the median or lateral vascular bundles (namely abaxial girder).

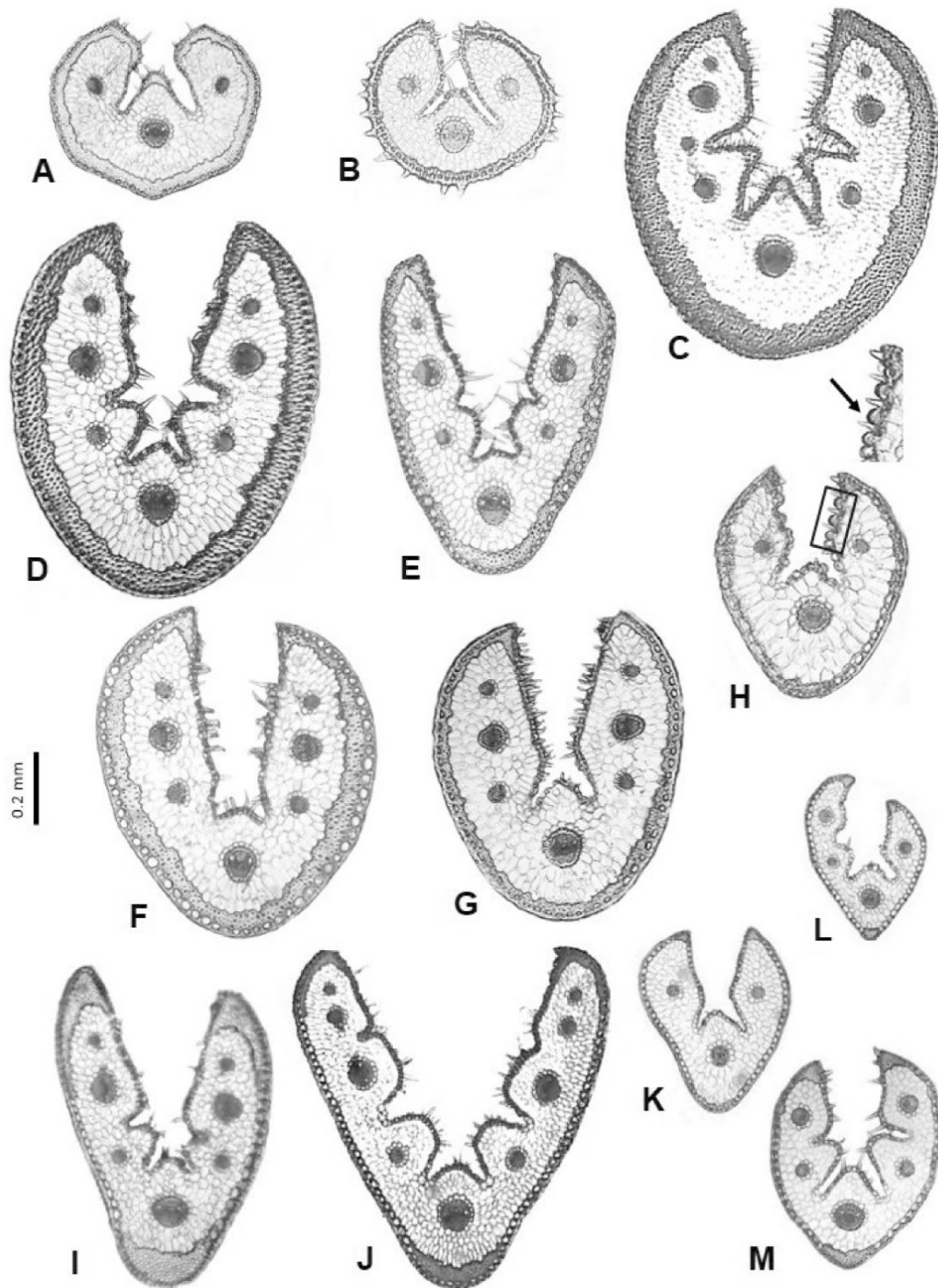
In the first pattern, the leaf is always conduplicate, often U-shaped and from elliptic to orbicular in outline, and may present from 3 to 9 (rarely 11) vascular bundles and from 1 to 3 (rarely 5) inconspicuous, slightly rounded ribs, with or without adaxial sclerenchyma strands (Table 1A, Fig. 4A–G). This is the most frequent anatomical model among the species of the sect. *Festuca* (subsect. *Festuca*) that dominate in high mountain pastures (about 21 species), although it is also present in the coastal taxa *F. vasconcensis*, *F. glauca*, and *F. brigantina* subsp. *actiophyta* (Table 1A).



**Figure 3.** Simplified cladogram showing the major supraspecific relations in *Festuca* s.str., based and adapted on phylogenetic trees from Catalán et al. (2004), and Inda et al. (2008). Main leaf anatomical patterns are exemplified in each line evolutive. Abbreviations: L1, lineage 1; L2, lineage 2; and L3, lineage 3. Asterisks indicate sections which have been included in other subgenera by several authors (sect. *Phaeochloa* in the subgenus *Drymanthele*, and sects. *Schedonorus* and *Plantynia* in the subgenus *Schedonorus*).

Traditionally, the species of sect. *Festuca* with this anatomical pattern have been included within the broad “*F. ovina* complex”, which in turn includes groups of species with greater or lesser taxonomic difficulty (cf. Cebolla and Rivas Ponce 1999; Foggi et al. 2006; Pyke 2013; López et al. 2016). As in most species of the sect. *Festuca*, they have intravaginal innovations and sheaths usually open, as well as great morphological similarity. Almost all of these species grow in places that are dry, windswept, and nutrient deficient. They share a set of anatomical xeromorphic features such as strongly conduplicate leaves, of greater diameter in cross-section, highly developed sclerenchyma on the abaxial face, thick cell walls and abundant cutinization, small-sized lumen of the epidermal cells, bulliform cells barely visible or very small and relatively undifferentiated from the rest, and high density of trichomes on the adaxial face (Fig. 4). Many studies have indicated that the thickness of the sclerenchyma, and sometimes its arrangement and distribution, may vary depending on the environmental conditions, age and development of the leaf (Aiken and Consaul 1995). The sclerenchymatous protection may have played a major role in the survival of many grass species in such extreme ecological environments, since it confers mechanical support and protection, and contribute to rolling or folding of leaves, reducing water loss in drought conditions (Wrobel et al. 2007). The amount of basal sclerenchyma (maximum values of sclerenchyma found in *F. valentina*, *F. longiauriculata*, *F. indigesta*, and *F. summilusitana*), pubes-





**Figure 4.** Leaf cross-sections of the *Festuca* sect. *Festuca* species from lineage 1. **A** *F. hystrix* **B** *F. reverchonii* **C** *F. segimonensis* **D** *F. indigesta* **E** *F. michaelis* **F** *F. glauca* **G** *F. vasconensis* **H** *F. brigantina* subsp. *actiophyta* (the arrow indicates inflated adaxial epidermal cells) **I** *F. marginata* subsp. *andres-molinae* **J** *F. rivas-martinezii* **K** *F. frigida* **L** *F. alpina* **M** *F. glacialis*. Scale bars: 0.2 mm.

cence, and the size of the trichomes (maximum density and values in *F. summilusitana*, *F. gredensis*, *F. indigesta*, and *F. glauca*) are characters with high variability at intra- and inter-species levels, and could be a response to micro-environmental differences, therefore those have been considered just as descriptive characters (Connor 1960; Aiken and Consaul 1995; Ramesar-Fortner et al. 1995).

The length of the leaf section and the number of vascular bundles and ribs facilitated species distinction such as *F. hystrix* and *F. reverchonii*, the species of this group with the smallest diameters, characterized by having 3 vascular bundles and 1 median rib with sclerenchyma (Table 1A, Fig. 4A, B). These two species also present unique morphological characters within *Festuca* sect. *Festuca* such as the apex of the leaf being noticeably flattened in the first, and helicoid and scabrous leaves in the latter (Ortúñez et al. 1995). The remaining species show a considerable overlap of these characters which hampers the identification based solely on their leaf anatomy (Table 1A). For example, anatomy was useless to discriminate the species of the most complex groups within the sect. *Festuca*, as seen in the species studied of the “*F. inops* group” (*F. michaelis*, *F. inops*, and *F. valentina*), and for the species of the “*F. indigesta* group” (e.g., *F. indigesta*, *F. summilusitana*, *F. gredensis*, and *F. yvesii*, among others) (Table 1A). Within the latter group, only for *F. segimonensis* the leaf anatomy helped in its identification as the taxon has a more or less orbicular outline and presents adaxial sclerenchyma strands on its 3 ribs, which are more pronounced (with somewhat compressed bases) than in the other species (Fig. 4C).

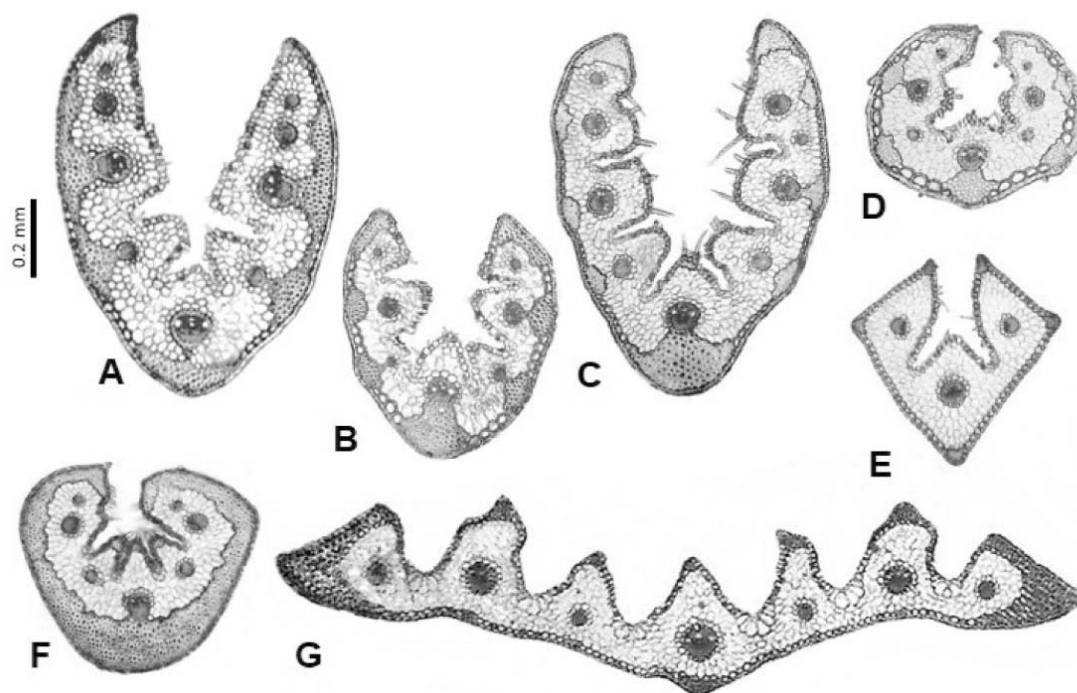
Coastal species tend to have the largest abaxial epidermal cells (most visible in *F. glauca*; Fig. 4F), although with overlapping and not significant values. Generally, their subepidermal cells on the adaxial face are more or less inflated, which is a highly variable character even within the same population but that has been used by Fuente and Ortúñez (1998) to distinguish between *F. vasconensis* (Fig. 4G) and other species. This character is also observed in *F. brigantina* subsp. *actiophyta* (absent in *F. brigantina* subsp. *brigantina*), another coastal taxon that was described from ultrabasic rocks of the northwest Iberian Peninsula (cf. Gutiérrez Villarías et al. 1997) and which is variable in the sclerenchyma arrangement (Table 1A, Fig. 4H). In this sense, it has been noted that, in addition to thick adaxial epidermis, plants growing near the sea present other adaptations against water loss under conditions of salt stress such as more-developed bulliform cells and atypical vascular bundles (Gielwanowska et al. 2005), although these characters were not observed in this study.

The molecular analyses group together all the species of sect. *Festuca* with continuous (or more or less interrupted) sclerenchyma within the first lineage of the fine-leaved clade (mostly subsect. *Festuca* species) (Fig. 3). Only *F. clementei* (Fig. 5F), a species that may have both continuous and discontinuous sclerenchyma, falls into lineage 3 together with the species of *Festuca* subsect. *Exaratae* and others close taxa (Fig. 3). Interestingly, in this species, the basal sclerenchyma is thicker and occasionally contacts the median vascular bundle (Table 1A), an anatomical feature that also appears in other phylogenetically related species (see below).



In the second pattern within sect. *Festuca*, the strands never make contact with the vascular bundles, and two variants can be recognized. The first variant is characterized by 3 strands of sclerenchyma, two marginal (apical in the cross-section) and one at midrib (basal in the cross-section), sometimes even visible externally on the leaf. The leaves are conduplicate, with elliptical cross-section, or in a V- or Y-shape, from 0.5 to 1 mm in length, with 7 (rarely 9) vascular bundles and 3 (more rarely 1) ribs without adaxial sclerenchyma strands (Table 1A). This pattern is present in *F. marginata* subsp. *alopecuroides*, *F. marginata* subsp. *andres-molinae*, *F. marginata* subsp. *marginata*, and *F. rivas-martinezii* which have traditionally been included in the “*F. marginata* group” (Fig. 4I, J). They are distributed over the centre, east, and northeast of the Iberian Peninsula, and some reach France. Some anatomical characters have been used in the taxonomy of this group such the ribs shape, which varies between rounded to more rarely truncate, and does not discriminate among these taxa, and the decurrence of the sclerenchyma strands (Kerguélen and Plonka 1989; Cebolla and Rivas Ponce 2003b). In the species studied, the arrangement of the marginal strands is very variable but that of the basal strand has taxonomic utility (although its observation requires some practice). It is decurrent in *F. marginata* subsp. *alopecuroides* and *F. rivas-martinezii* (Fig. 4J), and truncate and no decurrent in *F. marginata* subsp. *marginata* and *F. marginata* subsp. *andres-molinae* (Fig. 4I). Very rarely, the sclerenchyma was found to be continuous (Table 1A), making it very difficult in these cases to identify them from other “*F. ovina* complex” species. The species that share this anatomical pattern are included in lineage 1 of the fine-leaved clade (*Festuca* subsect. *Festuca*; Fig. 3). The AFLP and RADP markers seem to group these species together, although the *trnL* chloroplast marker does not discriminate affinities (Nova et al. 2006). In the second variant, the sclerenchyma may be arranged on the margins and the midrib, or also occasionally opposite some vascular bundles (Fig. 4K–M). The leaves are also conduplicate, but differ from the previous variant because the length of the leaf section is much smaller (0.34–0.62 mm), there are fewer vascular bundles (3 to 5), and the sclerenchyma strands are usually thinner, in addition to the adaxial trichomes being less abundant (Table 1A). This leaf model is that presented by the “*F. alpina* group” species which live in the alpine or subalpine habitats of the north (*F. alpina* and *F. glacialis*) and southeast (*F. frigida*) of the Iberian Peninsula. They are characterized by their small size, flexible leaves, and short panicles with few spikelets (López et al. 2016). The three species are phylogenetically very close (Catalán et al. 2007), and appear grouped within the lineage 1 (*Festuca* subsect. *Festuca*; Fig. 3).

In the third pattern, the sclerenchyma is opposite the vascular bundles, and frequently with an abaxial girder on the medial or lateral vascular bundle (Fig. 5A–E). This group includes species with anatomical characteristics intermediate between those of the previous species (lineage 1) and those of lineage 2 (mostly sect. *Aulaxyper* species, see below and Fig. 3). The majority of these species have a conduplicate leaf, and many of them are easily recognizable by their anatomy (Table 1A), an example being *F. plicata* (Fig. 5E) which has a trigonal or rhombic outline. *Festuca capillifolia* (Fig. 5D) presents an angular (polygonal) outline and differs from anatomically similar spe-



**Figure 5.** Leaf cross-sections of the *Festuca* sect. *Festuca* species from lineage 2: **A** *F. querana* **B** *F. ampla*; from lineage 3: **C** *F. borderei* **D** *F. capillifolia* **E** *F. plicata* **F** *F. clementei*; and unknown: **G** *F. henriquesii*. Scale bars: 0.2 mm.

cies such as *F. ampla* (Fig. 5B) because it does not present adaxial sclerenchyma on all of its ribs. *Festuca querana* (Fig. 5A) has a smooth outline and presents a more developed lateral abaxial sclerenchyma than the other species, even making contact with the vascular bundles, and neither does it present sclerenchyma on the ribs. The leaf anatomy of *F. borderei* (Fig. 5C) is similar to the previous species but it has a greater number of strands that in no case or very rarely contact the lateral vascular bundles and neither fuse abaxially. Interestingly, these anatomically heterogeneous species with unique anatomical patterns fall into a different clade from that formed by most species of sect. *Festuca* in the molecular trees (Catalán et al. 2004). Thus, *F. capillifolia* and *F. borderei*, which were already separated from the rest in the subsect. *Exaratae* due to morphological differences in their leaf sheaths (Saint-Yves 1922), are also differentiated in molecular phylogenies, being placed in a basal position (lineage 3) with respect to subsect. *Festuca* (lineage 1) and sect. *Aulaxyper* (lineage 2) (see Fig. 3). *Festuca plicata* seems to be more related to some species of the genus *Vulpia* and to the two previous species than to the rest of the species of subsect. *Festuca* (Catalán et al. 2004). Finally, *F. ampla* and *F. querana* are grouped together with the species of sect. *Aulaxyper* (Catalán et al. 2004; Nova et al. 2006), with which they share some anatomical characteristics.



Within this section, only one species, *F. henriquesii* (Table 1A, Fig. 5G), has a flat (or very broad V-shaped) leaf, with adaxial and abaxial strands on the margins and at the level of the vascular bundles which they do not make contact. Although there are no data on the phylogenetic relationships of this species, its leaf anatomy and some morphological characters such as closed leaf sheaths (Fuente and Ortúñez 1995) make it seem to be more related to the species of sect. *Aulaxyper* than those of sect. *Festuca*.

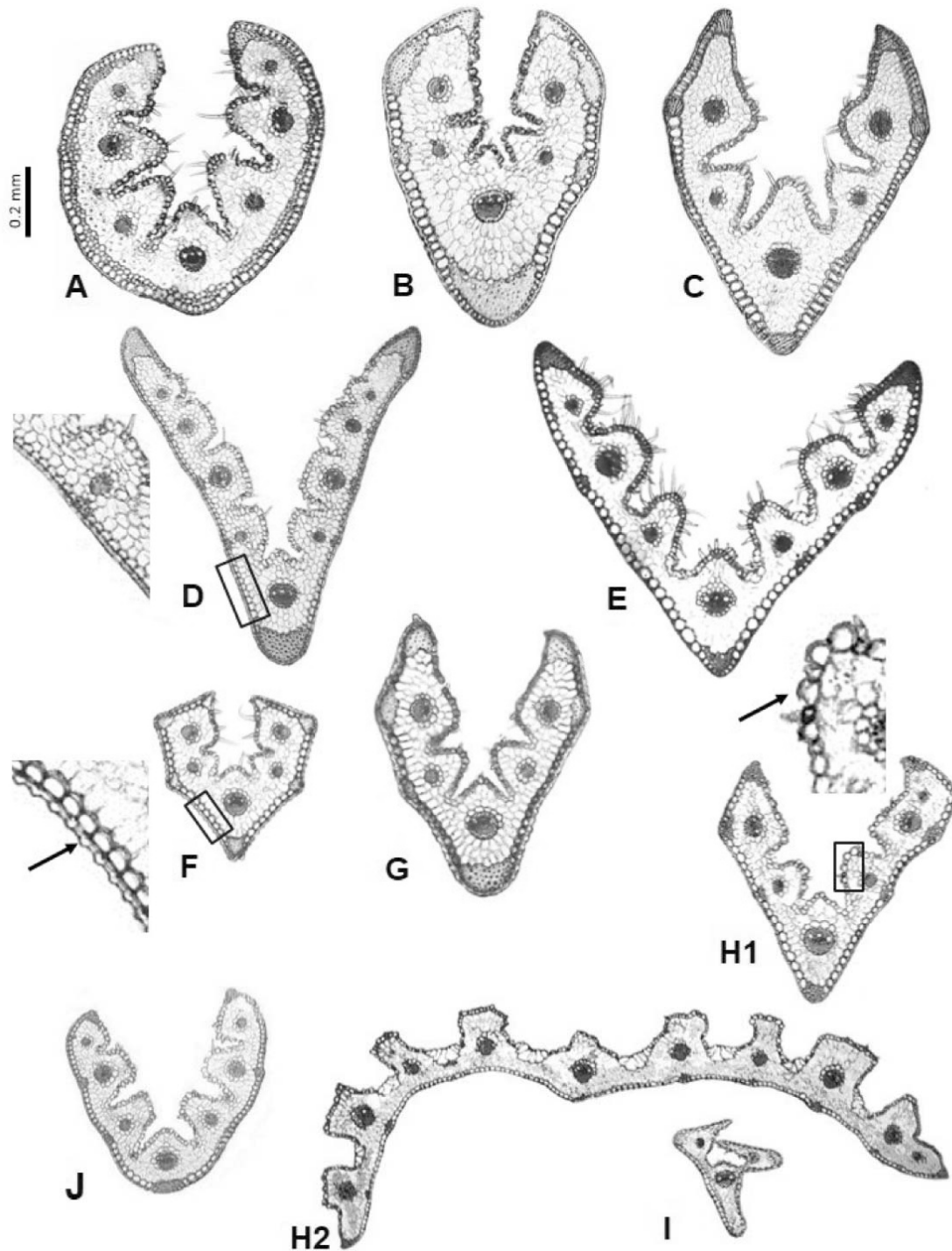
### *Festuca* sect. *Aulaxyper*

Almost all the species of this section (10 species analysed) share a pattern of abaxial sclerenchyma distribution of the leaves in strands opposite each of the vascular bundles, and at the leaf margins (Fig. 6). Although not very frequent, some species may present adaxial sclerenchyma on the ribs, which are well defined in this group. The leaves are frequently conduplicate, and exceptionally the cauline leaves may be flat (Table 1A). Only in *F. juncifolia* (Fig. 6A), a species that grows in the dunes and coastal sands in the north of the Iberian Peninsula, the abaxial strands frequently make contact forming a continuous or slightly disrupted ring. In most species, the leaf section has a polygonal outline (e.g., *F. iberica* and *F. nigrescens*; Fig. 6F, G), sometimes carinate (e.g., *F. rivularis* and *F. heterophylla*; Fig. 6C, H1, I), although with a great diversity of forms transitioning towards V-shaped (e.g., *F. rothmaleri* and *F. nevadensis*; Fig. 6D, E), and more rarely orbicular (*F. juncifolia*; Fig. 6A) or obovoid (some forms of *F. rubra* subsp. *pruinosa*, a species that is highly polymorphous in outline; Fig. 6B).

The only Iberian species of the genus with leaf dimorphism is *F. heterophylla* s.l., in which the cauline leaves are flat (Fig. 6H2) but those of the innovations are conduplicate and very narrow (especially in the subsp. *heterophylla*) (Fig. 6H1, I). In general, in the species of this section the abaxial epidermis cells are larger than those of the sect. *Festuca* (especially those in lineage 1), although variation in size was observed throughout the leaf cross-section, with greater values in the sides of the keel (remarkably in *F. rivularis*; Fig. 6). In addition, some of them are easily recognizable by their scalloped abaxial surface seen in cross-section (e.g., *F. iberica* and *F. trichophylla*; detail in Fig. 6F vs. not scalloped in Fig. 6D). In relation to the adaxial epidermis cells, it stands out that they are inflated in almost all the species of sect. *Aulaxyper* (Fig. 6, detail in Fig. 6H1), not only the coastal species as was the case in sect. *Festuca*. The thickness of the sclerenchyma strands, which has in some cases been used to separate some species (*F. nigrescens* vs. *F. iberica*), was found to be a very variable character, calling into question the taxonomic value that it had been given (Table 1A, Fig. 6F, G).

The species of sect. *Aulaxyper* (“*F. rubra* complex”) are characterized morphologically by their extravaginal innovations, with reddish-brown closed leaf sheath, generally fibrous (Hackel 1882). Most species live in woodland and meadows, on wet soils, and many are widely distributed throughout central, northern, and southwestern Europe (Markgraf-Dannenberg 1980). All the species of this group with the exception of





**Figure 6.** Leaf cross-sections of Iberian species of the *Festuca* sect. *Aulaxyper* from lineage 2: **A** *F. juncifolia* **B** *F. rubra* subsp. *pruinosa* **C** *F. rivularis* **D** *F. rothmaleri* (in detail abaxial surface not scalloped) **E** *F. nevadensis* **F** *F. iberica* (in detail scalloped abaxial surface) **G** *F. nigrescens* **H** *F. heterophylla* subsp. *braunblanquetii* (H1 innovation leaf, in detail inflated adaxial epidermal cells; H2 cauline leaf) **I** *F. heterophylla* subsp. *heterophylla* (innovation leaf); and from lineage 3: **J** *F. pyrenaica*. Scale bars: 0.2 mm.

*F. pyrenaica* (lineage 3) fall into lineage 2 (see Fig. 3), although, as also is the case in the sect. *Festuca*, the phylogenetic relationships between the species are not well defined. In *F. pyrenaica* the outline is elliptical or obovate, and neither does it present a girder in the median vascular bundle (Fig. 6J).

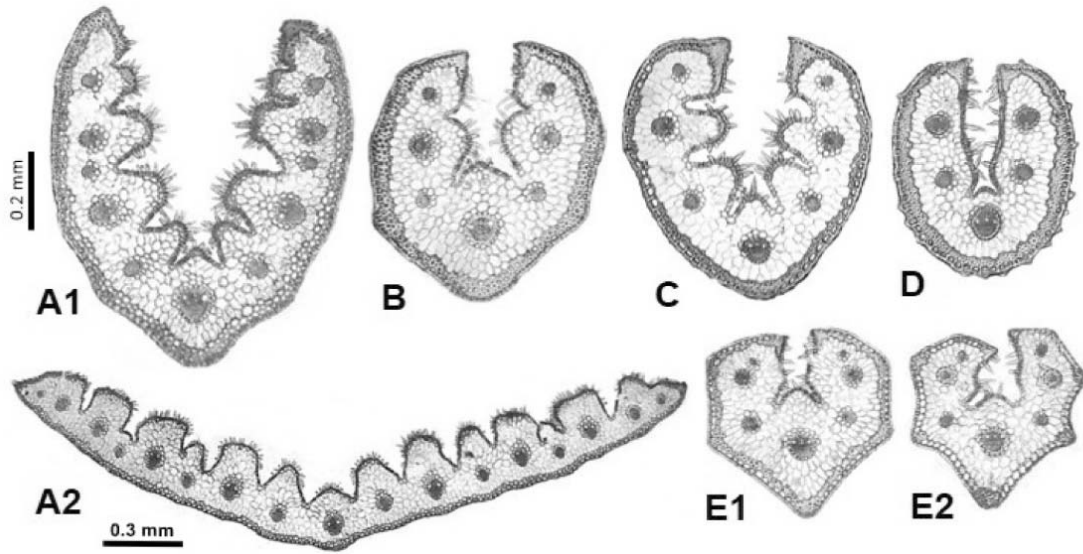
### *Festuca* sect. *Eskia*

The most frequent anatomical model for the species of this section is the sclerenchyma arranged in a continuous ring (Fig. 7A–E1), sometimes interrupted or forming irregular and decurrent strands as in *F. burnatii* (Fig. 7C), and only in *F. gautieri* might the sclerenchyma be continuous or arranged in well-defined or decurrent strands at the level of the vascular bundles (Fig. 7E2). The leaves are strongly conduplicate, although occasionally an individual of *F. eskia* was detected with more or less flat leaves (Fig. 7A2), both in the shoots from the sterile innovations and in the cauline leaves. This type of leaf was found in a plant that was growing in grassy and wet pastureland under the shelter of a rock, so it is possible that these variations are the result of phenotypic plasticity strongly influenced by environmental conditions. In fact, some *Festuca* species which have strongly folded leaves in dry places have been observed to have more or less flat leaves in moist conditions (Aiken et al. 1985).

In general, the sect. *Eskia* includes species with an outline that is elliptical (*F. elegans*; Fig. 7D), more or less obovate (*F. eskia* and *F. burnatii*; Fig. 7A1, C), sometimes slightly angular (*F. × picoeuropeana*; Fig. 7B), or markedly polygonal (*F. gautieri*; Fig. 7E1, E2), especially in those with sclerenchyma arranged in strands. In this sense, it has been shown that leaves with a more continuous sclerenchyma on the abaxial surface usually present a rounded and smooth outline, whereas those with sclerenchyma in strands have a more angular outline (Aiken and Consaul 1995). The largest leaf cross-section sizes are reached by *F. eskia* followed by *F. × picoeuropeana* and *F. burnatii*, while *F. gautieri* and *F. elegans* presented the smallest sizes (Table 1A). All of them have usually small-sized epidermal cells and abundant adaxial trichomes. They are glabrous on the abaxial surface, except *F. elegans* that is scabrous and also has a larger median vascular bundle diameter in proportion to the cross-section length (Fig. 7D, Table 1A). Section *Eskia* comprises species that share many anatomical features with the sect. *Festuca* but they are morphologically segregated from that section because they present broadly scarious lemmas and glumes and because of the shape of the ligule (Willkomm 1861; Fuente and Ortúñez 2001). The species of sect. *Eskia* inhabit alpine and subalpine pastures of the north of the Iberian Peninsula, being able to extend into the French Pyrenees, as well as in the mountains of the centre, northwest, and south of the Iberian Peninsula (Ortúñez and Fuente 2004; Torrecilla et al. 2013).

Anatomically, the *F. × picoeuropeana* hybrid shares intermediate anatomical characters with its parents, *F. eskia* and *F. gautieri*, mainly those referring to the outline, shape and number of ribs, and number of vascular bundles (Fig. 7B). Representatives from *Festuca* sect. *Eskia* were resolved as basal of the fine-leaved clade (Torrecilla et al. 2003, 2013).



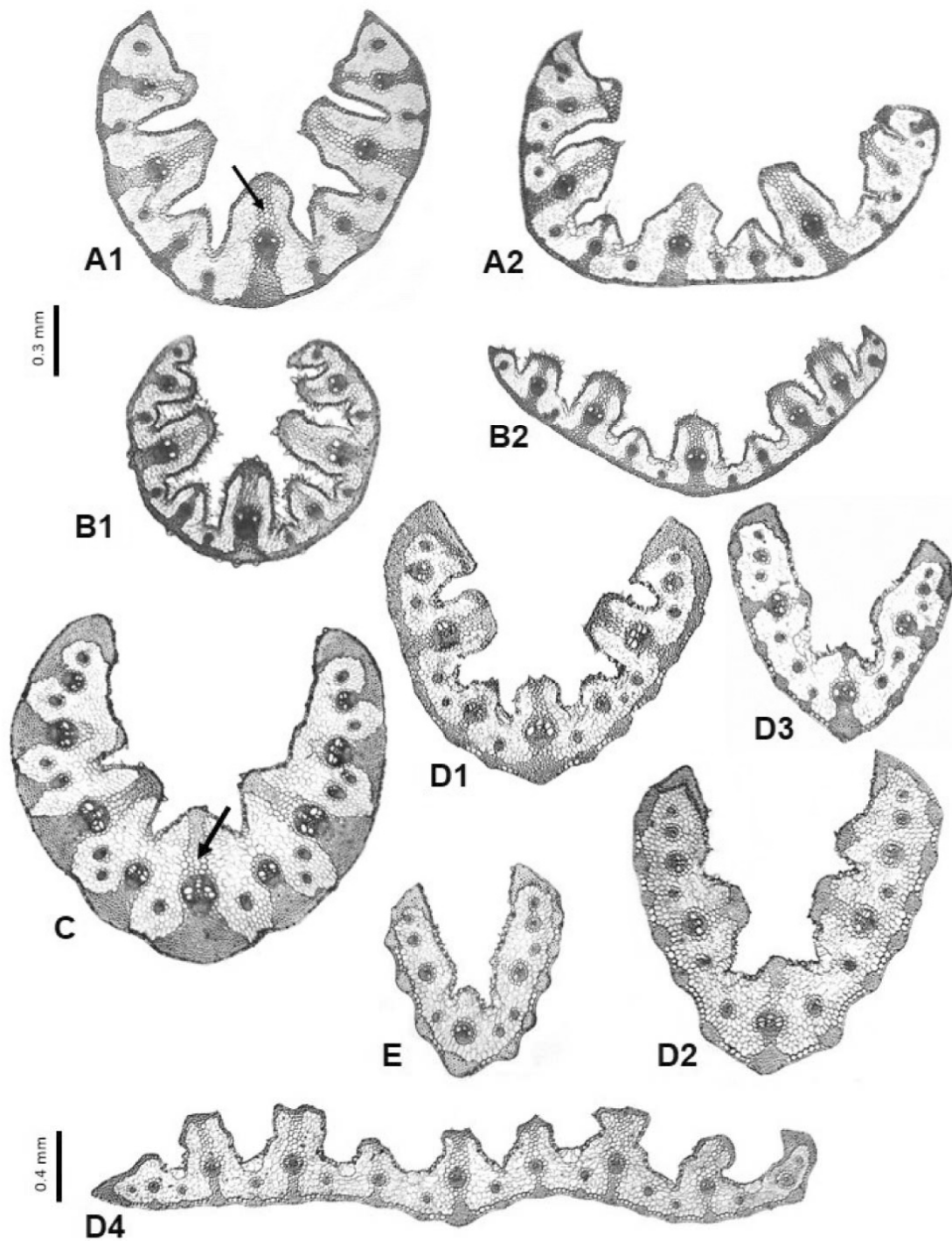


**Figure 7.** Leaf cross-sections of the *Festuca* sect. *Eskia* species. **A** *F. eskia* (A1 conduplicate leaf, A2 flat leaf) **B** *F. × picoeuropeana* **C** *F. burnatii* **D** *F. elegans* **E** *F. gautieri* (**E1** sclerenchyma in continuous ring, **E2** in strands). Scale bars: 0.2 mm (**A–E**), and 0.3 mm (**A2**).

### Leaf anatomy in the *Festuca* species of the broad-leaved clade

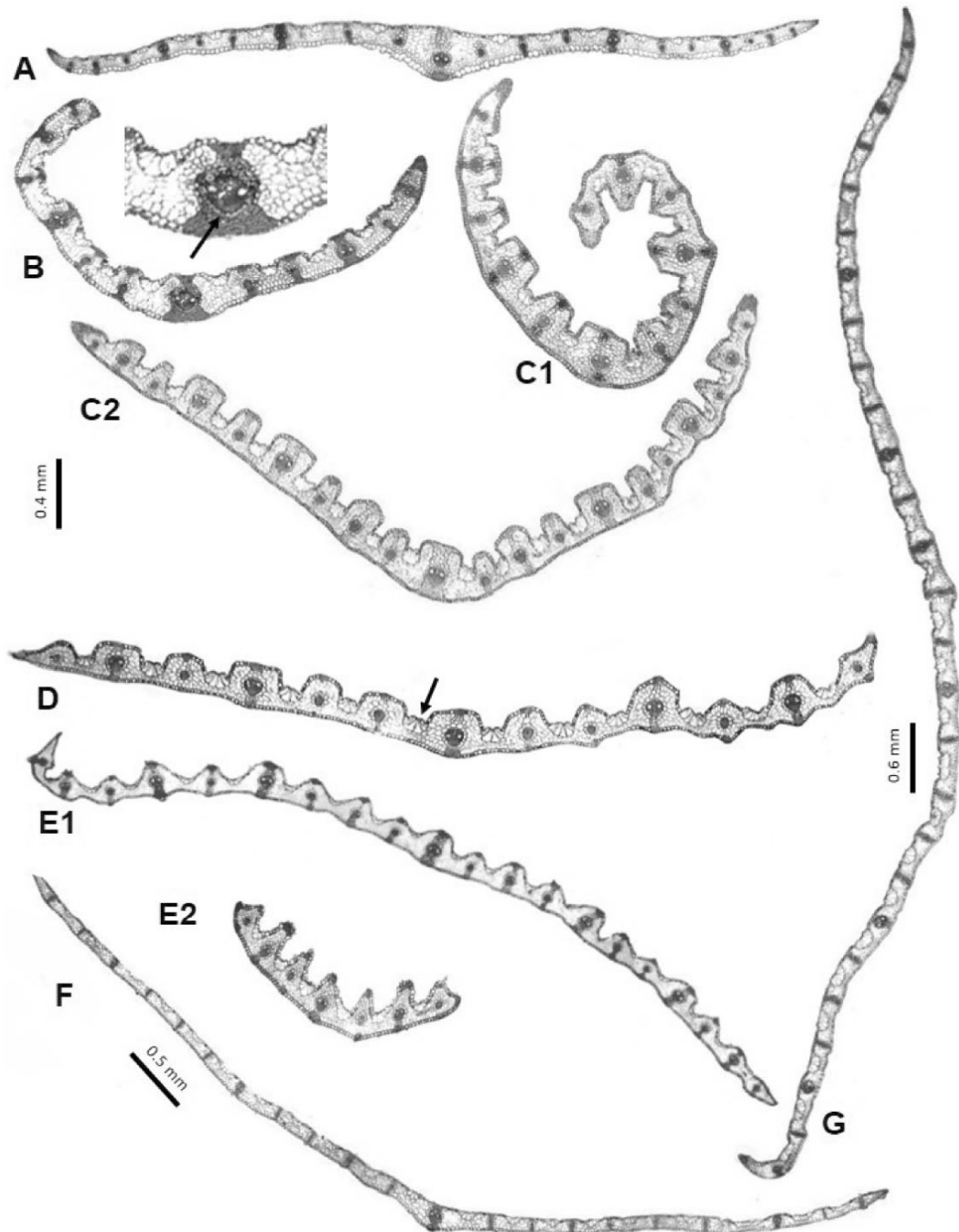
The broad-leaved taxa show two models of leaf cross-section: from narrowly flat (up to 2.4 mm wide, rarely reach 4 mm) to more generally conduplicate innovation leaf blades (up to 2.3 mm length) in the species of the sects. *Subbulbosae*, *Scariosae* and *Pseudoscariosa* (subgen. *Festuca*; Table 1A, Fig. 8); or completely flat (up to ca. 17 mm wide), with the leaves being more or less rolled up in prefoliation or under conditions of water stress (very visible especially in herbarium specimen sheets), as in the sects. *Lojaconoa* (subgen. *Festuca*; Table 1A, Fig. 9), *Phaeochloa* (subgen. *Drymanthele*; Table 1B), and sects. *Schedonorus* and *Plantynia* (subgen. *Schedonorus*; Table 1C).

Species of this clade present complete girders that extend from the vascular bundles to both the abaxial and the adaxial epidermis (except in *F. durandoi*), which can contact the abaxial face with a continuous or discontinuous ring. The girders may consist only of small sclerenchyma cells with thickened and lignified walls, sometimes interrupting the outer bundle sheath, or the outer sheath may possess girder-like extensions contacting with the sclerenchyma tissue, on both the abaxial and the adaxial faces. The density and size of the adaxial trichomes are less than in the fine-leaved fescues, particularly marked in the species with a completely flat leaf section where they may be glabrous or present small and very scattered aculei (Table 1). Noticeable in most species is the presence of large, highly developed bulliform cells in the intercostal spaces, making the leaf blade unfold (see exceptions in sects. *Subbulbosae*, *Scariosae* and *Pseudoscariosa*). In this great clade, 7 lineages are recognized that correspond to 7 well-defined taxonomic sections (Fig. 3), which have been distributed in three different subgenera.



**Figure 8.** Leaf cross-sections of the *Festuca* sects. *Pseudoscariosa* (A), *Scariosae* (B) and *Subbulbosae* (C–E) species. **A** *F. pseudeskia* (A1 conduplicate leaf, arrow pointing to the colourless cells; A2 flat leaf) **B** *F. scariosa* (B1 conduplicate leaf, B2 flat leaf) **C** *F. baetica* (arrow pointing to the colourless cells) **D** *F. paniculata* s.l. (D1 subsp. *multispiculata*, D2 subsp. *fontqueri*, D3 subsp. *pau*, D4 subsp. *longiglumis*) **E** *F. durandoi*. Scale bars: 0.3 mm (A–E), and 0.4 mm (D4).





**Figure 9.** Leaf cross-sections of the *Festuca* sects. *Lojaconoa* (A–B), *Schedonorus* (C–E), and *Phaeochloa* (F–G) species. **A** *F. patula* **B** *F. coerulescens* (arrow pointing to the sclerenchyma interrupting the cells of the outer median vascular bundle sheath) **C** *F. interrupta* (**C1** inrolled leaf, **C2** flat leaf) **D** *F. arundinacea* (arrow pointing to the bulliform cells) **E** *F. mediterranea* (**E1** mature leaf, **E2** immature leaf) **F** *F. altissima* **G** *F. lasto*. Scale bars: 0.4 mm (A–E), 0.5 mm (F), and 0.6 mm (G).

### *Festuca* sects. *Scariosae* and *Pseudoscariosa*

The sects. *Scariosae* (*F. scariosa*) and *Pseudoscariosa* (*F. pseudeskia*) have very similar anatomical patterns (Fig. 3). The leaves are more or less conduplicate, although sometimes they can have very extended blades and be almost flat, with the midrib only slightly differentiated (Fig. 8). They are characterized by the presence of adaxial and/or abaxial sclerenchyma girders (usually T-shaped on the adaxial side) in the first-order and second-order vascular bundles, associated with extensions of the bundle sheath composed of large, thin-walled, colourless cells of the same size as or larger than the outer bundle sheath cells, and girders or strands facing the third-order vascular bundles only on the abaxial face, or sometimes without sclerenchyma. The girders may finish in a sclerenchyma ring as in *F. scariosa* (Fig. 8B), or not as in *F. pseudeskia* (Fig. 8A). In cross-section, both species present deep heteromorphic furrows, rounded or sometimes truncate or slightly triangular. Bulliform cells are less developed in the conduplicate forms of these sections (Fig. 8A1, B1), sometimes unnoticeable, whereas they are far more developed in the extended or more or less flat forms (Fig. 8A2, B2). Epidermal cells are small in both species, especially those on the abaxial face in *F. scariosa*, most likely due to the presence of the continuous ring and a strongly cuticularized epidermis. They grow in the south and southeast of the Iberian Peninsula, and present mixed shoots and short rhizomes (Fuente and Ortúñez 2001). Given their morphological characteristics, both taxonomic sections have been included within the broad subgenus *Festuca*, although phylogenetic reconstructions show that they are more related to species of the sect. *Phaeochloa* (e.g., Torrecilla et al. 2003; Fig. 3), with which, however, they show major anatomical differences (Fig. 9, see below).

### *Festuca* sect. *Subbulbosae*

The anatomical model of the species of the sect. *Subbulbosae* hardly differs from the previous ones, except that complete girders (T-shaped and usually with colourless cells towards the adaxial epidermis) are only found in the main vascular bundles and are usually absent in the secondary vascular bundles (Fig. 8C–E). Anatomical differences have been found between species with regard to the arrangement of the sclerenchyma and the form and number of ribs (Fig. 8C–E). Some variations of *F. paniculata* s.l. have been found and these may correspond to different infraspecific categories (Fig. 8D1–D4). One variant is characterized by a flat section, a great number of vascular bundles, with complete girders in the first- and second-order vascular bundles, and strands in those of third-order, which never end in a ring on the abaxial face, and that could correspond with *F. paniculata* subsp. *longiglumis* (Fig. 8D4), the only subspecies of the “*F. paniculata* group” for which completely flat leaves have been described. More frequent is the variant characterized by having conduplicate (U- or V-shaped) leaves, whose arrangement of the abaxial sclerenchyma may be in the form of a continuous band (*F. paniculata* subsp. *multispiculata*; Fig. 8D1), an almost continuous band with



the base of the girders swollen (*F. baetica*; Fig. 8C), or in strands which confluent with the first-order vascular bundles (*F. paniculata* subsp. *fontqueri* and *F. paniculata* subsp. *pau*; Fig. 8D2, D3, respectively). *Festuca durandoi* (Fig. 8E) differs from all the foregoing species in that it presents neither complete sclerenchyma girders nor adaxial girders, and it has underdeveloped strands, generally smaller leaf length and width, and lateral ribs absent or inconspicuous.

The sect. *Subbulbosae* was also traditionally included in the subgenus *Festuca*, being characterized by the presence of intravaginal innovations, leaves with swollen bases that confer a sub-bulbous appearance, and split sheaths. However, phylogenetically it is located in the same clade as the sects. *Plantynia* and *Schedonorus* with which it has evident anatomical differences (Torrecilla and Catalán 2002).

#### *Festuca* sect. *Lojaconoa*

The leaf model of sect. *Lojaconoa* (*F. patula* and *F. coerulea*) shares many characteristics with the rest of the taxonomic sections with flat leaves (Fig. 3, Table 1B, C). *Festuca patula* (Fig. 9A) only presents girders in the primary and secondary vascular bundles, and has a greater number of vascular bundles. Its adaxial surface is almost smooth with the intercostal spaces defined only by the bulliform cells, and the midrib projects abaxially. *Festuca coerulea* (Fig. 9B) presents complete girders in all its vascular bundles, and generally has fewer vascular bundles and ribs, the latter being truncate and with relatively pronounced intercostal spaces. In both, the sclerenchyma girders interrupt the outer first-order bundle sheath cells in the adaxial and abaxial surfaces, and are not associated with colourless cells. These may sometimes be present but only associated with lower order vascular bundles towards the adaxial face. The margins finish in two sclerenchyma strands, and never have a ring on the abaxial face. In addition, the epidermal cells are clearly visible on the abaxial face, which is glabrous or slightly aculeate. They are the only species of the subgenus *Festuca* with totally flat leaf blades, and are characterized morphologically by basally swollen leaf sheaths (Müller and Catalán 2006).

#### *Festuca* sect. *Phaeochloa*

The anatomical pattern presented by the species of this section (*F. altissima* and *F. lasto*) is quite homogeneous (Fig. 9F, G), although with variability in width, and numbers of ribs and vascular bundles. In both, the sclerenchyma forms complete girders in all the vascular bundles and interrupts the outer bundle sheath cells in the adaxial and abaxial surfaces (Table 1B). They are two of the species with the greatest leaf widths of the entire genus (*F. lasto* is the largest of the genus with up to 16.6 mm, rarely 20 mm), and have practically smooth adaxial surfaces since the intercostal spaces defined by the bulliform cells are weakly or not at all developed. The bulliform cells are clearly visible, as in all the species with flat leaves of this clade. *Festuca lasto* grows in the south of the

Iberian Peninsula, while *F. altissima* inhabits wet zones of the north of this territory, and extends over Europe (Devesa et al. 2013). Both species are elsewhere characterized morphologically by extravaginal innovations and absence of auricles (Hackel 1882; Clayton and Renvoize 1986), and are included in the subgenus *Drymanthele*.

### *Festuca* sects. *Plantynia* and *Schedonorus*

In the species of these sections, the leaves are flat, with more or less open or fully expanded hemilimbs (Table 1C, Fig. 9). Only *F. interrupta* may have convolute leaves more or less inrolling from one margin (Fig. 9C). No clear anatomical models associated with these taxonomic sections can be appreciated. The species of the sect. *Schedonorus* (*F. interrupta*, *F. arundinacea* and *F. mediterranea*; Fig. 9C–E) only have complete girders in the primary and secondary vascular bundles. In addition, the sclerenchyma makes contact with adaxial extensions of colourless cells in the median vascular bundle, sometimes also in the abaxial site (seen in *F. arundinacea*). The ribs are well defined in all of these species, from truncate to rounded in *F. arundinacea* (Fig. 9D) and *F. interrupta*, in which they are peculiarly heteromorphic in size and form (Fig. 9C), while in *F. mediterranea* they range from rounded to triangular (Fig. 9E). In *F. gigantea* (sect. *Plantynia*), the girders are complete in all the vascular bundles and the outer sheath is interrupted, and the ribs are rounded or truncate. Of these species, *F. arundinacea* and *F. gigantea* have the largest leaf widths (up to 12 mm and 14 mm, respectively), while *F. interrupta* and *F. mediterranea* have the smallest (up to 6.5 mm and 7.1 mm, respectively). The bulliform cells appear markedly larger and inflated, and arranged in a fan shape in the intercostal areas in all of these species. The adaxial surface may be glabrous or slightly aculeate. All these species have been integrated into the subgenus *Schedonorus* (Inda et al. 2014), and are characterized morphologically by having sterile extravaginal shoots with cataphylls and clasping falcate auricles.

### Conclusion and final remarks

Leaf anatomy as seen in cross-section has certain limitations for the delimitation of species, although it has taxonomic value for the separation of some groups. How useful anatomical characters is closely related to the taxonomic level that one wants to discriminate. Thus, the anatomical differences between the species of the two major clades are evident, and there are many features that distinguish them. Fine-leaved fescues usually present strongly folded leaves, rarely flat, with continuous sclerenchyma or strands, but never forming complete girders nor having colourless cells associated with the girders, and with bulliform cells that are relatively unpronounced. Fescues of the broad-leaved clade may present a leaf blade from convolute to fully folded, almost always with sclerenchyma girders associated with colourless cells, and highly developed bulliform cells.

Within the fine-leaved fescues clade, the character that most discriminates the taxonomic sections, the groups of species, and the species, is the arrangement of the scler-



renchyma. Its analysis in species whose phylogenetic placement puts them in different lineages than what had been expected according to traditional taxonomy affects the previously recognized anatomical models, especially for the sects. *Festuca* and *Aulaxyper*. In species of the sect. *Festuca* included in lineage 1 (Fig. 3) and in the sect. *Eskia*, the leaves generally present smooth outlines, and there predominates a continuous or continuous-interrupted arrangement of the sclerenchyma, more rarely in strands in the margins and the midrib or opposite the vascular bundles. In contrast, in species of the sect. *Festuca* included in lineage 3 and lineage 2 (Fig. 3), the leaves have angular outlines, and there predominates discontinuous sclerenchyma opposite the vascular bundles.

The length and width of the leaf cross-section, and the number of vascular bundles and ribs overlap in most species of this clade, although they are useful for the differentiation of some taxa within the same taxonomic section and/or lineage. Only *F. henriquesii*, a species traditionally placed in the sect. *Festuca*, has a flat or a wide V-shaped leaf, and its pattern is very different from that typical of species of lineages 1 or 3 (Fig. 3). The arrangement of the sclerenchyma into strands without forming complete girders, the presence of developed ribs, and the number of vascular bundles suggest a greater affinity with the species of the sect. *Aulaxyper*, in which there are species whose leaf cross-sections present extended arms (*F. nevadensis* and *F. rothmaleri*) or are flat in their cauline leaves (*F. heterophylla*).

Species can neither be distinguished nor grouped together by the remaining characters studied, since they overlap to a great extent (especially in the number of outer/inner bundle sheaths cells, and the number of bulliform cells), and many of the variations found (e.g., thickness of the sclerenchyma, and abundance and length of the trichomes) may be responses to environmental conditions. The size of the lumen of the epidermal cells may be useful to differentiate certain species (*F. glauca*, *F. vasconensis*, *F. brigantina* subsp. *actiophyta*, *F. iberica*, and *F. trichophylla*), although some heterogeneity was found. Also, a major intraspecific variability was found, especially in the sclerenchyma pattern and the degree of folding of the leaf, which is particularly striking in *F. eskia*.

In the species of the broad-leaved clade, some anatomical features are associated with the shape of the leaf, which may be conduplicate or totally flat. The variations observed affect the size, the presence of girders, their arrangement relative to the vascular bundles, the presence of colourless cells, and the development and shape of the ribs. Thus, the species of the sects. *Scariosae*, *Pseudoscariosa*, and *Subbulbosae* are anatomically the most similar, but they are very different from those of the sect. *Lojaconoa* which has been included within the same subgenus *Festuca*. All except those of the sect. *Lojaconoa* have a leaf pattern that varies from conduplicate to more or less flat, very evident ribs, T-shaped girders, and a major overlap in the numbers of vascular bundles and ribs. The main differences between them have to do with the arrangement of the sclerenchyma with respect to the vascular bundles, and the presence of a ring that may or may not be continuous. *Festuca durandoi* is the species that is anatomically farthest from the rest of this group, it being the only one that has no complete sclerenchyma girders. In the remaining sections of the broad-leaved clade, the species have flat leaves and greater leaf width and numbers of vascular bundles and ribs, and some of them

may be recognized by the ribs being absent or poorly developed (*F. altissima*, *F. lasto*, and *F. patula*) or by whether or not the sclerenchyma contacts the outer bundle sheath towards the adaxial face.

The leaf anatomy has, on the one hand, a clear practical interest from an ecological and agronomic point of view for the early recognition (e.g., vegetative stages) of many species of *Festuca*. From a systematic view, anatomical patterns reinforce the morphological and molecular delimitation of some taxonomic sections or groups of taxa, although some of these patterns or models may appear in different sections or be very different in closely related sections. It would be interesting to assess anatomically all genera currently included in the genus *Festuca* s.l. (e.g., *Vulpia*, *Wangenheimia*, *Ctenoposis*, *Lolium* and *Castellia*, among others), whose leaf anatomy is less known because it is not a diagnostic character in their taxonomy, with the aim of exploring the global anatomical diversity patterns in the different lineages.

### Acknowledgements

We thank herbaria curators of the consulted herbaria for allowing us to examine their collections. This study was supported by a predoctoral grant to GM (BES-2012-059366) and the projects *Flora iberica* (CGL2008-02982-C03-03, CGL2011-28613-C03-02 and CGL2014-52787-C3-3-P) by the Spanish *Ministerio Economía y Competitividad*, and the European Union FEDER funds.

### References

- Aiken SG, Darbyshire SJ, Lefkovitch LP (1985) Restricted taxonomic value of leaf sections in Canadian narrow-leaved *Festuca* (Poaceae). *Canadian Journal of Botany* 63: 995–1007. <https://doi.org/10.1139/b85-135>
- Aiken SG, Consaul LL (1995) Leaf cross sections and phytogeography: A potent combination for identifying members of *Festuca* subgg. *Festuca* and *Leucopoa* (Poaceae), occurring in North America. *American Journal of Botany* 82: 1287–1299. <https://doi.org/10.2307/2446252>
- Aizpuru I, Aseginolaza C, Uribe-Echebarría PM, Urrutia P (1997) Catálogo florístico del País Vasco y territorios limítrofes. *Itinera Geobotanica* 10: 183–233.
- Bolòs O, Vigo J (2001) *Festuca*. In *Flora dels Països Catalans* 4: 329–358. Barcelona.
- Castroviejo S (1986–2017) *Flora iberica*. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- Catalán P, Torrecilla P, López JA, Olmstead RG (2004) Phylogeny of the festucoid grasses of subtribe Loliinae and allies (Poaceae, Pooideae) inferred from ITS and trnL-F sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 517–541. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.08.025>
- Catalán P, Torrecilla P, López Rodríguez JA, Müller J (2006) Molecular evolutionary rates shed new lights on the relationships of *Festuca*, *Lolium*, *Vulpia* and related grasses (Loliinae, Pooideae, Poaceae). *Current taxonomic research on the British & European Flora*. Botanical Society of the British Isles. Conference report 25: 45–70.



- Catalán P, Torrecilla P, López-Rodríguez JA, Müller J, Stace CA (2007) A systematic approach to subtribe Loliinae (Poaceae, Pooideae) based on phylogenetic evidence. *Aliso* 23: 380–405. <https://doi.org/10.5642/aliso.20072301.31>
- Catalán P (2009) *Festuca* L. In Blanca G, Cabezudo B, Cueto M, Fernández López C, Morales Torres C (eds.) *Flora Vascular de Andalucía Oriental 1*: 298–310. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Sevilla.
- Cebolla Lozano C, Rivas Ponce MA (1999) *Festuca indigesta* Boiss. subsp. *lagascae* Cebolla et Rivas Ponce subsp. *nova* et ses relations avec le complexe *Festuca indigesta* Boiss. Criteres utilises lors de son etude taxonomique. *Flora Mediterranea* 9: 131–146.
- Cebolla C, Rivas Ponce MA (2003a) Catálogo del género *Festuca* L. (Poaceae) en la Península Ibérica. *Candollea* 58(1): 189–213.
- Cebolla C, Rivas Ponce MA (2003b). Contribución al conocimiento del género *Festuca* L. en el noreste de Cataluña (Gerona, España). *Acta Botanica Barcinonensia* 49: 39–50.
- Charmet G, Ravel C, Balfourier F (1997) Phylogenetic analysis in the *Festuca-Lolium* complex using molecular markers and ITS rDNA. *Theoretical and Applied Genetics* 94: 1038–1046. <https://doi.org/10.1007/s001220050512>
- Clayton WD, Renvoize SA (1986) *Genera Gramineum: Grasses of the World*. Genera graminum. Grasses of the world. HMSO Books. London.
- Clayton WD, Vorontsova MS, Harman KT, Williamson H (2006 onwards) *GrassBase - The Online World Grass Flora*. London The Board of Trustees, Royal Botanic Gardens, Kew. <http://www.kew.org/data/grasses-db.html> [accessed 10 February 2017].
- Connor HE (1960) Variation in leaf anatomy in *Festuca novae-zelandiae* (Hack.) Cockayne and *F. matthewsu* (Hack.) Cheeseman. *New Zealand Journal of Botany* 3: 468–509.
- Devesa JA, Catalán P, Müller J, Cebolla C, Ortúñez E (2013) Checklist de *Festuca* L. (Poaceae) en la Península Ibérica. *Lagascalia* 33: 183–274.
- Ellis RP (1976) A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf-blade as viewed in transverse section. *Bothalia* 12: 65–109. <https://doi.org/10.4102/abc.v12i1.1382>
- Ellis RP (1979) A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12: 641–671. <https://doi.org/10.4102/abc.v12i4.1441>
- Ellis RP (1986) A review of comparative leaf blade anatomy in the systematics of the Poaceae: the past 25 years. In Soderstrom TR, Hilu KW, Campbell CS, Barkworth ME (eds) *Grass systematics and evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., 3–10 pp.
- Foggi B, Gherardi ME, Signorini MA, Rossi G, Bruschi P (2006) *Festuca inops* and *Festuca gracilior* (Poaceae): are they two different species?. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 239–258. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2006.00496.x>
- Fuente V, Ortúñez E (1995) *Festuca henriquesii* Hackel y *Festuca ampla* Hackel en la Península Ibérica. *Studia Botanica* 14: 129–141.
- Fuente V, Ortúñez E, Ferrero L (1997) Contribución al conocimiento del género *Festuca* L. (Poaceae) en el País Vasco y Sistema Ibérico septentrional (Península Ibérica). *Itinera Geobotanica* 10: 317–351.
- Fuente V, Ortúñez E (1998) Biosistemática de la sección *Festuca* del género *Festuca* L. (Poaceae) en la Península Ibérica. *EUA*. Madrid, 126 pp.

- Fuente V, Ortúñez E (2001) *Festuca* sect. *Eskia* (Poaceae) in the Iberian Peninsula. *Folia Geobotanica* 36: 385–421. <https://doi.org/10.1007/BF02899988>
- Fuente V, Ferrero L, Ortúñez E (2001) Chromosome counts in the genus *Festuca* L. section *Festuca* (Poaceae) in the Iberian Peninsula. *Botanical Journal of the Linnean Society* 137: 385–398. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2001.tb02333.x>
- Gennaro DD, Morrone O (2010) Anatomía foliar de *Sacciolepis* Nash (Poaceae). *Candollea* 65(2): 197–210. <https://doi.org/10.15553/c2010v652a3>
- Gielwanowska I, Szczuka E, Bednara J, Gorecki R (2005) Anatomical features and ultrastructure of *Deschampsia antarctica* (Poaceae) leaves from different growing habitats. *Annals of Botany* 96: 1109–1119. <https://doi.org/10.1093/aob/mci262>
- Gutiérrez Villarías I, Romero MI, Soñora X, Homet J (1997) A new subspecies of *Festuca brigantina* (Markgr.-Dann.) Markgr.-Dann. *Botanical Journal of the Linnean Society* 123: 249–255. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1997.tb01417.x>
- Hackel E (1882) *Monographia Festucarum Europaerum*. T. Fischer. Kassel & Berlin, 216 pp.
- Inda LA, Segarra-Morales JG, Müller J, Peterson PM, Catalán P (2008) Dated historical biogeography of the temperate Loliinae (Poaceae, Poideae) grasses in the Northern and southern hemispheres. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 932–957. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.11.022>
- Inda LA, Sanmartín I, Buerki S, Catalán P (2014) Mediterranean origin and Miocene–Holocene Old World diversification of meadow fescues and ryegrasses (*Festuca* subgenus *Schedonorus* and *Lolium*). *Journal of Biogeography* 41: 600–614. <https://doi.org/10.1111/jbi.12211>
- Kerguélen M, Plonka F (1989) Les *Festuca* de la flore de France (Corse comprise). *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest: Nouvelle Serie: Numero Special*. Niort, 10.
- Kjellqvist E (1961) Studies in *Festuca rubra* L., 1. Influence of environment. *Botaniska Notiser* 114: 403–408.
- Kuzmanović N, Šinžar-Sekulić J, Lakušić D (2009) Leaf anatomy of the *Sesleria rigida* Heuffel ex Reichenb. (Poaceae) in Serbia. *Botanica Serbica* 33: 51–67.
- Kuzmanović N, Šinžar-Sekulić J, Lakušić D (2012) Ecologically determined variation in leaf anatomical traits of *Sesleria rigida* (Poaceae) in Serbia-multivariate morphometric evidence. *Folia Geobotanica* 47(1): 41–57. <https://doi.org/10.1007/s12224-011-9104-y>
- López J, Devesa JA (1991) Contribución al conocimiento de la anatomía foliar de las Aveneae (Poaceae, Pooideae) del centro-oeste de España. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 48(2): 171–187.
- López E, Martínez-Sagarra G, Devesa JA (2016) Estudio taxonómico del complejo *Festuca alpina* (Poaceae, Pooideae) en la Península Ibérica. *Acta Botanica Malacitana* 41:19–31.
- Loureiro J, Kopecký D, Castro S, Santos C, Silveira P (2007) Flow cytometric and cytogenetic analyses of Iberian Peninsula *Festuca* spp. *Plant Systematics and Evolution* 269(1): 89–105. <https://doi.org/10.1007/s00606-007-0564-8>
- Markgraf-Dannenbergh I (1980) *Festuca* L. In: Tutin TG, Heywood VH, Burgess NA, Moore DM, Valentine DH, Walters SM, Webb DA (Eds) *Flora Europaea* V: 125–154. Cambridge University Press, Cambridge.
- Metcalfé CR (1960) *Anatomy of the Monocotyledons: Gramineae I*. Clarendon Press, Oxford.



- Müller J, Catalán P (2006) Notes on the infrageneric classification of *Festuca* L. (Gramineae). Taxon 55: 139–144. <https://doi.org/10.2307/25065535>
- Namaganda M, Lye KA (2008) A taxonomic comparison between tropical African and related European broad-leaved species of *Festuca* L. (Poaceae). South African Journal of Botany 74(2): 295–305. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2007.12.005>
- Namaganda M, Krekling T, Lye KA (2009) Leaf anatomical characteristics of Ugandan species of *Festuca* L. (Poaceae). South African Journal of Botany 75(1): 52–59. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2008.07.004>
- Nova PJ, Cruz M, Monte JV, Soler C (2006) Genetic relationships within and among Iberian fescues (*Festuca* L.) based on PCR-amplified markers. Genome 49(9): 1170–1183. <https://doi.org/10.1139/g06-077>
- Olsen JT, Caudle KL, Johnson LC, Baer SG, Maricle BR (2013) Environmental and genetic variation in leaf anatomy among populations of *Andropogon gerardii* (Poaceae) along a precipitation gradient. American Journal of Botany 100(10): 1957–1968. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200628>
- Ortúñez E, Fuente V (2004) Chromosome counts in the genus *Festuca* section *Eskia* (Poaceae) in the Iberian Peninsula. Botanical journal of the Linnean Society 146: 331–337. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2004.00320.x>
- Ortúñez E, Fuente V (2010) Epidermal micromorphology of the genus *Festuca* L. (Poaceae) in the Iberian Peninsula. Plant Systematics and Evolution 284(3): 201–218. <https://doi.org/10.1007/s00606-009-0248-7>
- Ortúñez E, Cano-Ruiz J (2013) Epidermal micromorphology of the genus *Festuca* L. subgenus *Festuca* (Poaceae). Plant Systematics and Evolution 299(8): 1471–1483. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0809-7>
- Ortúñez E, Palacio C, Fuente V (1995) *Festuca hystrix* Boiss. y *Festuca reverchonii* Hackel en la Península Ibérica. Acta Botanica Malacitana 20: 51–60.
- Pimentel M, Sahuquillo E (2003) Study of the leaf anatomy of the Iberian species of genus *Anthoxanthum* (Poaceae). Bocconea 16(2): 683–689.
- Portal R (1996) *Festuca* du Massif Central. Guide pratique pour leur étude. Published by the author, Vals-près-le-Puy, France.
- Pyke S (2013) Fescues of the Intravaginal group of *Festuca* L. section *Festuca* in the lowland and montane areas of the northeastern Iberian Peninsula. Collectanea Botanica 32: 43–57. <https://doi.org/10.3989/collectbot.2013.v32.005>
- Ramesar-Fortner NS, Dengler NG, Aiken SG (1995) Phenotypic plasticity in leaves of four species of arctic *Festuca* (Poaceae). Canadian Journal of Botany 73: 1810–1823. <https://doi.org/10.1139/b95-192>
- Ruiz-Téllez T, Devesa JA, López J (1998) Anatomical plasticity in species of *Deschampsia* P. Beauv. (Poaceae) in SW Europe (Iberian Peninsula). Acta Botanica Gallica 145(4): 281–305. <https://doi.org/10.1080/12538078.1998.10516308>
- Saint-Yves A (1909) Le *Festuca ovina* subsp. *Hackelli* St-Y. subsp. Nov. et le groupe *indigesta*. Bulletin de la Société Botanique de France 56(5): 356–367. <https://doi.org/10.1080/00378941.1909.10831423>
- Saint-Yves A (1922) Les *Festuca* de l’Afrique du Nord et des Iles Atlantiques. Candollea 1, 1.

- Saint-Yves A (1930) Aperçu sur la distribution géographique des *Festuca* Subgen. *Eu-Festuca*. *Candollea* 4: 146–165.
- Thiers B (2017) Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> [10 January 2017].
- Torrecilla P, Catalán P (2002) Phylogeny of broad-leaved and fine-leaved *Festuca* lineages (Poaceae) based on nuclear ITS sequences. *Systematic Botany* 27: 241–251.
- Torrecilla P, López-Rodríguez JA, Stančík D, Catalán P (2003) Systematics of *Festuca* L. Sects. *Eskia* Willk., *Pseudatropis* Kriv., *Amphigenes* (Janka) Tzvel., *Pseudoscariosa* Kriv. and *Scariosae* Hack. based on analysis of morphological characters and DNA sequences. *Plant Systematics and Evolution* 239(1): 113–139. <https://doi.org/10.1007/s00606-002-0265-2>
- Torrecilla P, López-Rodríguez JA, Catalán P (2004) Phylogenetic relationships of *Vulpia* and related genera (Poaceae, Poaceae) based on analysis of its and trnL-F sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 91: 124–158.
- Torrecilla P, Acedo C, Marques I, Diaz-Perez AJ, Lopez-Rodriguez JA, Mirones V, Sus A, Llamas F, Alonso A, Perez-Collazos E, Viruel J, Sahuquillo Sancho MD, Komac B, Manso JA, Segarra-Moragues JG, Draper D, Villar L, Catalan P (2013) Morphometric and molecular variation in concert: taxonomy and genetics of the reticulate Pyrenean and Iberian alpine spiny fescues (*Festuca eskia* complex Poaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 173(4): 676–706. <https://doi.org/10.1111/boj.12103>
- Watson L, Dallwitz MJ (1992) The grass genera of the world. CAB International, Wallingford.
- Willkomm M (1861) Poaceae. In: Willkomm M, Lange J (Eds) *Prodromus Florae Hispanicae Stuttgartiae*. Vol. 1, 33–118.
- Wrobel C, Coulman BE, Smith DL (2007) An investigation into the anatomical differences between flat and folded leaves in reed canarygrass (*Phalaris arundinacea* L.). *Canadian journal of plant science* 88: 339–342. <https://doi.org/10.4141/CJPS07025>

## Supplementary material I

### Additional information

Authors: Gloria Martínez-Sagarra, Pilar Abad, Juan Antonio Devesa

Data type: species data

Explanation note: List of taxa and localities of herbarium specimens used for the leaf cross-section anatomical study. Subgenera and taxonomic sections are arranged as in Table 1, and the taxa appear in alphabetical order within each section.

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (<http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/>). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.83.13746.suppl1>

**Supplementary material 1.** List of taxa and localities of herbarium specimens used for the leaf cross-section anatomical study. Subgenera and taxonomic sections are arranged as in Table 1, and the taxa appear in alphabetical order within each section.

**A. SUBG. FESTUCA**

**Sect. Festuca**

*Festuca airoides* Lam. **FRANCE. Pyrénées-Orientales:** Perpiñán, Portè-Puymorens, Pic Carlit, 10 Aug 2011, J.V. Ferrández Palacio (JACA 288525).

**SPAIN. Gerona:** Vall de Nuria, road to Pico Noufont from the Sanctuary of Núria, 23 Jul 2014, E. López & G. Martínez (COFC 61416); Vallter 2000 Ski Resort, Plans de Coma Armada, 9 Jul 1999, R. Gamarra & E. Ortúñez (JACA 55599); **Lérida:** Collada Barradós, Valle de Arán, 9 Jul 1992, P. Montserrat, J.A. Sesé & J.L. Benito (JACA 232692); Puig de la Baqueira, Valle de Arán, 09 Jul 1966, S. Rivas-Martínez (JACA 309295).

*Festuca alpina* Suter. **SPAIN. Lérida:** Espot, Sota el Bony de las Picardes, 20 Aug 2012, Guardiola & Petit (BC 926491).

*Festuca altopyrenaica* Fuente & Ortúñez. **SPAIN. Huesca:** Aisa, border with Borau, Sayerri, 17 Jul 1985, P. Montserrat & D. Gómez (JACA 233685); Aso de Sobremonte, Peñas de Aso, 9 Aug 1984, P. Montserrat et al. (JACA 128684); Borau, Las Blancas, Lecherín Alto, 22 Jul 1967, P. Montserrat & F. González Bz. (JACA 588767); Jaca, Oroel, 25 Jun 1991, P. Montserrat (JACA 106591); Plan, Collado Coronas, 16 Aug 1980, P. Montserrat & L. Villar (JACA 396980).

*Festuca ampla* Hack. **PORTUGAL. Algarve:** Fóia, 18 May 2016, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 63232); between Fóia and Monchique, 18 May 2016, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 63233). **SPAIN. Guadalajara:** Luzaga, 26 May 2013, G. Martínez & C. Morales (COFC 61513); *Ibidem*, 22 Jun 2013, C. Morales (COFC 61269); **Huelva:** El Arrayán, 27 Apr 2016, J.A. Devesa & S. Talavera (COFC 63228); Hinojos, Cancela Cabeza Rasa, 27 Apr 2016, J.A. Devesa & S. Talavera (COFC 63229); *Ibidem*, Las Palomas, 27 Apr 2016, J.A. Devesa & S. Talavera (COFC 63226); Villablanca, 28 May 1984, J. Arroyo, J.A. Mejías & S. Talavera (MA 454062); **Madrid:** Pedrezuela, Guadalix river Valley, 24 May 2013, G. Martínez & C. Morales (COFC 61518); **Málaga:** Antequera, La Fresneda state, Co mountain range, Peña Negra, lane to Enebral farmhouse, B. Cabezudo & F. Soriguer (MGC 83322); Colmenar, Tajos de Marchena, between Sierra Prieta and Camarolos mountain range, 15 Jul 2016, B. Cabezudo & F. Soriguer (MGC 83983); Sierra de las Nieves Natural Park, Los Quejigales, 28 Jun 2012, B. Cabezudo, R. Casimiro-Soriguer, J.A. Devesa & E. Ruiz de Clavijo (COFC 61015); **Segovia:** Villar de Sobrepeña, Duratón river canyon, 3 Jun 1982, C. Cebolla, M.A. Rivas & C. Soriano (MA 366378).

*Festuca aragonensis* (Willk.) Fuente & Ortúñez. **SPAIN. Soria:** Ágreda, Moncayo, pass between the top of Santuario and Moncayo peak, 27 Jun 1995, E. Ortúñez & L.M. Ferrero (MAF 159615); **Zaragoza:** Añón, Circo de Morca, 7 Jul 1999, D. Gómez & P.M. Uribe-Echebarría (JACA 507399); Tarazona, ascension to Moncayo from the Santuario, 25 May 2014, E. López & G. Martínez (COFC 61546); *Ibidem*, Moncayo, 27 Jun 1995, E. Ortúñez & L.M. Ferrero (MAF 159613 & MAF 159614); *Ibidem*, Pico Nariz, 20 Jun 2000, P.M. Uribe-Echebarría (JACA 48600); *Ibidem*, San Miguel glacier circus or of the Cucharón, 10 Jun 1999 (JACA 261412).

*Festuca borderei* (Hack.) Hack. in K. Richt. **FRANCE. Pyrénées-Orientales:** Err, Puigmal-N, 5 Jul 1986, P. Montserrat, L. Villar & G. Montserrat (JACA 456786). **SPAIN. Huesca:** Aneto, crests of Vallibierna, 17 Aug 1984, G. Montserrat (JACA 182884); Benasque, Mulleres peak, 19 Aug 1995, J.V. Ferrández & J.A. Sesé (JACA 237095); Benasque-Vallibierna, Aneto, under the Coronas hill, 29 Aug 1990, D. Gómez & P. Castro (JACA 221890); Gistain, Viados, Pico Machimala, 16 Aug 1990, P. Montserrat (JACA 207090); Panticosa, crests of Batans or Baldairán, Catieras, 8 Jul 1981, M. Arbellá & L. Villar (JACA 114381).



*Festuca brigantina* subsp. *actiophyta* Gutiérrez Villarías. **SPAIN. La Coruña:** between S. André de Teixido y Cariño, 1 Nov 1992, J. Amigo & M.I. Romero (FCO 19848); Sierra de La Capelada, O Bico, 22 Jun 1993, M.I. Gutiérrez Villarías, J. Amigo, M.I. Romero & J. Homet (FCO 19858, FCO 19859, FCO 19860 & FCO 19861); Sierra da La Capelada, O Bico, near S. André de Teixido, 1 Nov 1992, J. Amigo & M.I. Romero (FCO 19847); *Ibidem*, Vixia Herbeira, 23 Jun 1993, M.I. Gutiérrez Villarías, J. Amigo, M.I. Romero & J. Homet (FCO 19851 & FCO 19853).

*Festuca brigantina* subsp. *brigantina* (Markgr.-Dann.) Markgr.-Dann. **PORTUGAL. Tras-os-Montes:** Bragança, Alimonde, 12 Jun 2010, C. Aedo et al. (MA 823390); near Carracedo, 24 Jun 1966, P. Silva, B. Rainha & J. Martins (MA 286778); Carracedo, Sardeal, Serra da Nogueira, 17 Aug 1995, L.M. Ferrero (MA 787933); crossroads Mosqueira, 6 Jul 1994, S. Castroviejo & C. Aguilar (MA 681255).

*Festuca capillifolia* Dufour in Roem. & Schult. **SPAIN. Alicante:** Benifato, Sierra de Aitana, Font de Partagat, road to Pas de la Rabosa, 27 May 2014, M.A. Alonso, B. Crespo & G. Martínez (COFC 61531); **Almería:** Sierra de Gádor, Barranco de La Atalaya, 24 May 1995, E. Giménez & F. Gómez Mercado (HUAL 6088); Berja, Sierra de Gádor, Los Morrones from Pozo Lupión, 11 Jun 2014, E. López & G. Martínez (COFC 61573).

*Festuca carpetana* Fuente, Sánchez-Mata & Rivas Mart. **SPAIN. Madrid:** Alto del León, Puerto de Guadarrama, 24 Jun 2015, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61996 & COFC 62001); Alto de los Leones, track of the Puerto de Guadarrama to Peguerinos, 14 Jun 2014, G. Martínez & C. Morales (COFC 61537); Las Guarramas, Sierra de Guadarrama, 5 Jul 1977, S. Rivas-Martínez (MA 364194); La Morcuera, 25 Jul 1954, without collector (MA 773507); Puerto de Canencia, 24 Jun 2015, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 62003); Puerto de la Morcuera, near the Refugio de la Morcuera, 24 Jun 2015, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 62002); Puerto de Navacerrada, going up to the Alto de las Guarramillas, 14 Jun 2014, G. Martínez & C. Morales (COFC 61538); *Ibidem*, 24 Jun 2015, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 62138 & COFC 61986); Rascafría, Valcotos, climb to the laguna de Peñalara, 20 Jul 1996, Martín-Blanco (MA 594207).

*Festuca clementei* Boiss. **SPAIN. Granada:** Sierra Nevada, ascension to Veleta peak from the Posiciones, 24 Jul 2013, P. Barberá, J.A. Devesa, A. Díaz, E. León, E. López & G. Martínez (COFC 61232); *Ibidem*, Monachil, climb to Veleta, 12 Jul 2000, P. Catalán, J.A. López- Rodríguez, P. Torrecilla (MA 780512); *Ibidem*, summit of Veleta, 12 Jul 1986, B. Díez Garretas & A. Asensi (MGC 18778).

*Festuca frigida* (Hack.) K. Richt. **SPAIN. Granada:** Capileira, Sierra Nevada, Lagoon of Aguas Verdes, 6 Aug 2003, Díaz & Comino (MGC 54871); *Ibidem*, 7 Aug 2014, E. López & E. León (COFC 61410); Güejar-Sierra, Sierra Nevada, Corral del Mulhacén, Lagoon of La Mosca, 2 Oct 1975, Fdez. Casas & García Guardia (MA 394491).

*Festuca glacialis* Miégev. **SPAIN. Cantabria:** Hoyos Engros, Los Urrieles, 12 Aug 1986, Moreno (MA 681846); Picos de Europa, Camaleño, Horcados Rojos, 13 Aug 1987, Moreno (MA 681845); **Gerona:** Nuria to Noufonts, 5 Sep 1913, Sennen (MA 12129); **Huesca:** Aisa, Foya de Aragues, 12 Jul 1990, D. Gómez (MA 590631); *Ibidem*, Lecherín peak, 27 Aug 1985, D. Gómez & P. Montserrat (MA 478505); Monte Perdido, Torla, 7 Aug 1974, P. Montserrat (MA 286733 & MA 363080); Torla, Bujaruelo, 19 Aug 1992, P. Montserrat & Villar (MA 581466); **Palencia:** Velilla of Carrión river, Espigüete, 13 Jul 1995, Nieto Feliner et al. (MA 560276).

*Festuca glauca* Vill. **SPAIN. Gerona:** Cabo de Creus, climb to the Monasterio de Sant Pere de Rodas from Port de la Selva, 21 May 2012, J.A. Devesa & E. López (COFC 61169); La Escala, in the vicinity of the ruins of Ampurias, 22 May 2014, E. López & G. Martínez (COFC 62017).

*Festuca gracilior* (Hack.) Markgr.-Dann. **SPAIN. Barcelona:** Can Jorba, 14 Jun 1985, Nuet Badia & Panareda (BC 675576); **Lérida:** La Noguera, Mont Roig, 18 Jun 1984, Romo (BC 831554); **Tarragona:** Prades, 18 May 1952, Batalla (BC 124717).

*Festuca gredensis* Fuente & Ortúñez. **SPAIN. Ávila:** between Garganta del Villar and Navacepedilla de Corneja, Puerto de Chía, 4 Jul 2012, J.A. Devesa (COFC 61000 & COFC 61003); Plataforma de Gredos, 4 Jul 2012, J.A. Devesa (COFC 61002); *Ibidem*, 24 Jun 2015, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 62000);



Puerto del Pico, 4 Jul 2012, J.A. Devesa, (COFC 61001); *Ibíd*em, 23 Jun 2015, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61997); **Cáceres**: Tornavacas, Peñanegra towards La Garganta, 27 Jun 2012, E. López & M. López (COFC 60992); **Salamanca**: Candelario, birth of the Cuerpo de Hombre river, near the Refugio, 28 Jun 2012, E. López & M. López (COFC 61105); *Ibíd*em, Sierra de Candelario, La Covatilla Ski Resort, 23 Jun 2015, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61987 & COFC 62156).

*Festuca henriquesii* Hack. **PORTUGAL. Beira Alta**: Torre, Sierra de la Estrella, between Sabugueiro and Covilha, 22 Jun 2015, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 62030).

*Festuca hystrix* Boiss. **SPAIN. Álava**: Audicana, 17 Jun 1984, P.M. Uribe-Echebarría (MA 318743); **Burgos**: Lastras de las Eras, 10 Jul 2012, E. López & S. Patino (COFC 61121); **Granada**: Puebla de Don Fadrique, Sierra de Guillimona, Puerto de la Losa, 20 Jun 2013, E. López & G. Martínez (COFC 61264); Sierra Nevada, Collado de las Sabinas, 24 Jul 2013, P. Barberá, J.A. Devesa, A. Díaz, E. León, E. López & G. Martínez (COFC 61238 & COFC 61233); on the climb to the Veleta peak, Km-34, Las Sabinas, 9 Jul 2012, J.A. Devesa & M. López (COFC 60988); **Jaén**: Sierra de Cazorla, Campos de Hernán Perea, Refugio de la Monterilla, 3 Jun 2014, E. López & G. Martínez (COFC 62018); *Ibíd*em, Nava Noguera, 11 Jun 2015, E. León & G. Martínez (COFC 62047); Sierra de Mágina, on the road of ascent to Mágina peak from Mata-Bejid, 24 Jun 2013, J.A. Devesa, E. López & G. Martínez (COFC 61235, COFC 61236 & COFC 61237); Valdepeñas de Jaén, Sierra de la Pandera, on the descent from the military base, 11 Jun 2013, J.A. Devesa, E. López & G. Martínez (COFC 61234); *Ibíd*em, 30 May 2014, E. León & G. Martínez (COFC 61873); **Málaga**: Tolox, Sierra de las Nieves, Cueva del Oso hill, 9 Jul 2014, B. Cabezudo, G. Martínez & F. Soriguer (COFC 61577).

*Festuca indigesta* Boiss. **SPAIN. Almería**: Berja, Sierra de Gádor, base of the Morrones from Pozo Lupión, 11 Jun 2014, E. López & G. Martínez (COFC 61405); **Granada**: road from Guadix to Bayárcal, on the climb to Puerto de La Ragua, 12 Jul 2013, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61243); Sierra Nevada, Peñones de San Francisco, 9 Jul 2012, J.A. Devesa & M. López (COFC 60983); *Ibíd*em, 24 Jul 2013, P. Barberá, J.A. Devesa, A. Díaz, E. León, E. López & G. Martínez (COFC 61225); *Ibíd*em, on the climb to Veleta peak, Km-34, Las Sabinas, 9 Jul 2012, J.A. Devesa & M. López (COFC 60984); Puerto de la Ragua, 19 Jun 2013, E. López & G. Martínez (COFC 61242).

*Festuca liviensis* (Verg.) Markgr.-Dann. **ANDORRA. Andorra La Vieja**: 4 Jul 1992, C. Navarro et al. (MA 525958). **SPAIN. Gerona**: Planolas, 23 Jul 1967, Losa Quintana, Fernández Casas & Boldú (MA 415909); Sarèje, 26 Jun 1926, F. Sennen (MA 470016); **Lérida**: Sierra del Cadí, 25 Jul 1906, C. Pau (MA 59456); *Ibíd*em, 26 Jul 1906 (MA 59455).

*Festuca longiauriculata* Fuente, Ortúñez & Ferrero. **SPAIN. Almería**: Sierra de los Filabres, Calar Alto, near to observatory, 19 Jun 2013, E. López & G. Martínez (COFC 61278); **Granada**: Puerto de la Ragua, 12 Jul 2013, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61285); *Ibíd*em, road from Guadix to Bayarcal, 12 Jul 2013, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61279); *Ibíd*em, towards the pass, 19 Jun 2013, E. López & G. Martínez (COFC 61280); Sierra de Baza, El Raposo, 14 Jun 1984, J. Torres, G. Blanca & C. Morales (GDAC 26308); *Ibíd*em, 13 Jun 1985, J. Torres, G. Blanca & C. Morales (GDAC 26311); *Ibíd*em, Pico Padilla, 20 Jun 1985, J. Torres, G. Blanca & C. Morales (GDAC 26310).

*Festuca marginata* subsp. *alopecuroides* (Hack.) K. Rich. **FRANCE. Pyrénées-Atlantiques**: Lescun, Cayolar d'Anaye, 12 Jul 1998, Patino & Valencia (COFC 62171). **SPAIN. Alicante**: Benifato, Font de Forata, 6 Jul 1993, Solanas (ABH 7905); **Gerona**: Maçanet de la Selva, 31 May 1945, Font Quer (BC 868850); Olopte - Tossal d'Isovol, 28 Jun 2006, Romo & Nualart (BC 866340); Vall de Nuria, road to Pico Noufont from the Santuario de Nuria, 23 Apr 2014, E. López & G. Martínez (COFC 61578); **Huesca**: Formigal, 4 Jul 2013, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61460); **Lérida**: Serra del Cadí, Prat d'Aguiló, 9 Jul 1949, De Bolòs et al. (BC 822761).

*Festuca marginata* subsp. *andres-molinae* Fuente & Ortúñez. **SPAIN. Barcelona**: Montserrat, top of Montgros, 2 May 2003, Pyke & Pallàs (BC 905794); **Tarragona**: Alfara de Carles, NW of Vall Cervera, 17 May 1986, De Torres (BC 905474); Coll del Caragol, 8 Jun 1999, Navarro et al. (MA 626894); Monte

Caro, without date, Font Quer (BC 69748); **Zaragoza**: Calatayud, Embid de la Ribera, Peña de la Mora, 29 May 2006, Pyke (BC 905757).

***Festuca marginata* subsp. *marginata*** (Hack.) K. Rich. **ANDORRA. La Massana**: Arinsal, 5 Jul 1992, Montserrat & Benito (BC 878917). **FRANCE. Ardèche**: Near Mayres, Rocher d'Abraham, 1 Jul 1971, Auquier (MAF 96011); **Drôme**: Romans-sur-Isère, Les Balmes, 28 May 1972, Auquier et al. (MAF 98943); **Meurthe-et-Moselle**: Francheville, N of Toul, 5 May 1973, Auquier (MAF 98942); **Yvelines**: Gommécourt, 9 Jun 1980, De Retz (MAF 122776). **SPAIN. Gerona**: Llivia, in the mountain of Llivia Castle, 24 May 2014, E. López & G. Martínez (COFC 62021).

***Festuca michaelis*** Cebolla & Rivas Ponce. **SPAIN. Guadalajara**: between Copernal and Espinosa de Henares, 26 May 2013, G. Martínez & C. Morales (COFC 61334); road to Redueña, 28 May 2013, G. Martínez & C. Morales (COFC 61333); **Madrid**: Guadalix de la Sierra, in the abandoned quarry, 28 May 2013, G. Martínez & C. Morales (COFC 61330); Patones, Pontón de la Oliva, 24 May 2013, G. Martínez & C. Morales (COFC 61332); road from Torrelaguna to La Cabrera, 28 May 2013, G. Martínez & C. Morales (COFC 61331).

***Festuca niphobia*** (St.-Yves) Kerguélen. **ANDORRA. Ordino**: Coll d'Ordino, 5 Jul 1992, P. Montserrat, D. Gómez & J.L. Benito (JACA 172092); Coll d'Ordino-Casamanya, 5 Jul 1992, P. Montserrat, D. Gómez & J.L. Benito (JACA 175892 & JACA 175992).

***Festuca ochroleuca*** Timb.-Lagr. **SPAIN. Barcelona**: Borredà, next the hermitage of Sant Martí de Boatella, 15 Jun 2011, N. Ibáñez et al. (BC 923578); **Ibidem**. Riera de Merlés, 17 Jun 2015, E. López & G. Martínez (COFC 62087); **Gerona**, Sadernas, road to Sant Aniol d'Aguja, beside riera de Sant Aniol, 23 May 2014, E. López & G. Martínez (COFC 61583); Between San Jaime de Llierca and Santa Magdalena de Montpalau, 22 May 2014, E. López & G. Martínez (COFC 61585).

***Festuca plicata*** Hack. **SPAIN. Alicante**: Cocentaina, Summit of Mont Cabrer, 24 Jun 2013, C. Morales (COFC 61240); **Cádiz**: Grazalema, Sierra del Pinar, Cerro San Cristóbal and crest of Pinar, 1 Jul 2008, B. Cabezado, A.V. Pérez-Latorre, O. Gavira, M. Becerra & F. Soriguer (MGC 68480); **Córdoba**: Sierra de la Horconera, Pico Morrón, 3 Nov 2013, E. León & G. Martínez (COFC 61255); **Granada**: Sierra de Baza, Zújar, Cerro Javalcón, 12 Jul 1971, Fernández Casas (MA 415888).

***Festuca querana*** Litard. **SPAIN. Zamora**: Sierra de la Culebra, between Folgoso de la Carballeda and Pedroso de la Carballeda, 1 Jul 2014, E. López, G. Martínez & P. Bariego (COFC 61511).

***Festuca reverchonii*** Hack. **SPAIN. Granada**: Huéscar, Sierra de Guillimona, 9 Jun 1997, V. de la Fuente, L.M. Ferrero & E. Carrillo (MAF 159658); Sierra de Castril Natural Park, North sector of the park, 16 Jun 1992, C. Morales & C. Passera (GDAC 37556); **Jaén**: Santiago de la Espada, Calar de las Palomas, 3 Jun 1983, C. Soriano (MA 462161); Sierra de las Banderillas, top of Peña del Águila, 18 Jun 1976, F. Muñoz Garmendia & C. Soriano (MA 462162); Sierra de Cazorla, shelter of Rambla Seca, 3 Jun 2014, E. López & G. Martínez (COFC 61363).

***Festuca rivas-martinezii*** Fuente & Ortúñez. **SPAIN. Ávila**: Between Garganta del Villar and Navacepedilla de Corneja, Puerto de Chía, 4 Jul 2012, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61504); **Madrid**: Sierra de Guadarrama, Alto de los Leones, 14 Jun 2014, E. López (COFC 61498).

***Festuca segimonensis*** Fuente, Joch. Müll. & Ortúñez. **SPAIN. Albacete**: From Yeste to Calar de la Sima, 28 Jun 2016, J.L. Cánovas, J.A. Devesa, J. Guerra, J.F. Jiménez, G. Martínez & P. Sánchez (COFC 62563 & COFC 62564); **Granada**: Sierra de Guillimona, Jul 1907, E. Reverchon (MA 12046); **Ibidem**, 9 Jun 1997, V. de la Fuente, L.M. Ferrero & E. Carrillo (MAF 159667); Sierra de Castril, beside the northern border with Jaén province, 15 Jun 1994, F. Gómez Mercado & J.F. Mota (HUAL 12869); **Jaén**: Santiago de la Espada, 14 Jun 1956, L. Ceballos (MA 170016); Sierra de Castril, Jun 1903, E. Reverchon (MA 265492); Sierra de la Malessa, Jul 1904, E. Reverchon (MA 12045).

***Festuca summilusitana*** Franco & Rocha Afonso. **PORTUGAL. Beira Alta**: Manteigas, from Pousada de San Lorenzo toward Penhas Doradas, Serra da Estrela, 22 Jun 2015, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61985 & COFC 61998); **Ibidem**, Penhas da Saude, Serra da Estrela, Alto dos Livros, 24 Jun 2014, E. López,

J. Jansen, F.J. Valtueña & C.G. Relinque (COFC 61544); *Ibidem*, Tapada Dr. Antonio, 24 Jun 2014, E. López, J. Jansen, F.J. Valtueña & C.G. Relinque (COFC 61609); Sabugueiro, toward Torre, Serra da Estrela, 22 Jun 2015, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 62007); Torre, Serra da Estrela, 22 Jun 2015, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61999 & COFC 62033); Serra da Estrela, 15 Jun 1982, J. Guerra (MGC 41314); Serra da Estrela, Facarao, Jul 1906, M. Ferreira (MA 265608); Serra da Estrela, Poço do Inferno, 15 Jun 1949, R. Fernandes & Sousa (MA 286685). **SPAIN. León:** Molinaferrera, Bounzamariel Valley, 18 Jul 1947, without leg. (MA 12053); Morales del Arcediano, 14 Jun 1978, F. Llamas (MA 489037, MGC 12589 & MGC 13287); Ponferrada, Montes Aquilianos, near Pico Tesón, 12 Jul 1981, Lansac & Nieto (MA 503786); Sierra del Teleno, 18 Jul 1947 (MA 59411 & MA 59412); Tabladillo, Jul 1946 (MA 12057); Truchas, Sierra de la Cabrera, en el Vizcodillo, 5 Jul 1978, E. Temprano (MA 503788); Villalibre de Somoza, 2 Jul 1980, F. Llamas (MA 448005); **Orense:** Sierra do Invernadeiro, Fraga da Serra da Pena, 23 Jun 1973, S. Castroviejo (MA 197332); Sierra del Invernadeiro, near Pico Seixo, 5 Aug 1989, S. Castroviejo (MA 471663); **Zamora:** Porto, La Fraga, 19 Aug 1991, Aldasoro (MA 585401); *Ibidem*, reservoir of Cárdena, 19 Aug 1991, Aldasoro (MA 585304).

*Festuca valentina* (St.-Yves) Markgr.-Dann. **SPAIN. Alicante** Cocentaina, Sierra Mariola, Mont Cabrer, 15 Jun 2013, G. Martínez (COFC 61262, COFC 61263, COFC 61265 & COFC 61277); *Ibidem*, 24 Jun 2013, C. Morales (COFC 61258 & COFC 61259); *Ibidem*, Font del Povet, 24 Jun 2013, C. Morales (COFC 61261).

*Festuca vasconensis* (Markgr.-Dann.) Auquier & Kerguélen. **SPAIN. Asturias:** Oviedo, Cabo de Peñas, 14 Jul 2016, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 62834); **Cantabria:** San Vicente de la Barquera, Oyambre Natural Park, 14 Jul 2016, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 62829).

*Festuca vettonica* Fuente, Ortúñez & Ferrero. **SPAIN. Ávila:** La Serrota, 7 Aug 1983, M. Luceño (MA 508364); *Ibidem*, Canto de la Oración, Sierra de La Paramera, 22 Jun 1995, V. de la Fuente & L.M. Ferrero (MAF 159682).

*Festuca yvesii* Sennen & Pau. **ANDORRA. Ordino:** Casamanya Peak, 5 Jul 1992, D. Gómez & J.L. Remon (JACA 190592). *Ibidem*, 17 Aug 1998, E. Ortúñez & R. Gamarra (JACA 57599); **SPAIN. Gerona:** Vallter 2000 Ski Station, Plans de Coma Armada, 9 Jul 1999, E. Ortúñez & R. Gamarra (JACA 57699); **Huesca:** Jaca, Oroel-W, Barranco Fondo, 9 Jul 1986, P. Montserrat (JACA 478986); L'Empriu, Cerler, from Bacive, 5 Aug 1987, P. Monts, L.V. & D.G (JACA 138287); Plan, climb to Puig Alfà from the Collado de las Coronas, 16 Jul 1981, D. Gómez, F. Fillat & G. Montserrat (JACA 877581); **Lérida:** Ruda, 11 Jul 1992, P. Montserrat, J.L. Benito et al. (JACA 246592).

*Sect. Aulaxyper* Dumort.

*Festuca heterophylla* subsp. *braun-blanquetii* Fuente, Ortúñez & Ferrero. **SPAIN. Lérida:** Vall Ferrera, ravine d' Aixens, 31 Aug 2002, Aedo, Aizpuru & Pedrol (MA 700473); **Navarra:** from Puerto de Belagua to Isaba, 17 Jul 2012, J.A. Devesa & E. López (COFC 61137).

*Festuca heterophylla* subsp. *heterophylla* Lam. **SPAIN. Barcelona:** Torelló to Bellmunt, Jul 1910, Sennen (MA 12260); **Girona:** El Gironès, Aiguaviva, Masrocs river, 28 May 2009, J. Calvo (MA 789647).

*Festuca iberica* (Hack.) K. Richt. **PORTUGAL. Tras-os-Montes:** Alimonde, Serra da Nogueira, 30 Jun 2014, E. López & G. Martínez (COFC 61608). **SPAIN. Granada:** Baza Natural Park, Prados del Rey, 19 Jun 2014, E. López & G. Martínez (COFC 61551); **Guadalajara:** Luzaga, Luzaga camp, 26 May 2013, G. Martínez & C. Morales (COFC 61484); road from Cifuentes to Canredondo, 15 May 2013, G. Martínez & C. Morales (COFC 61479); **Jaén:** Sierra de Cazorla, Nava Noguera, 11 Jun 2015, E. León & G. Martínez (COFC 62046); **Zamora:** Moral de Sayago, proximity to the Villalcampo dam, 30 Jun 2014, P. Bariego, E. López & G. Martínez (COFC 61861).

*Festuca juncifolia* Chaub. **SPAIN. Cantabria:** San Vicente de la Barquera, Oyambre Natural Park, 14 Jul 2016, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 62830); **Vizcaya:** Gorniz, Gorniz beach, 9 Jul 2012, E. López & S. Patino (COFC 61117).

*Festuca nevadensis* (Hack.) K. Richt. **SPAIN. Almería:** Sierra de Gádor, surroundings of Pozo Lupión, 11 Jun 2014, E. López & G. Martínez (COFC 61869); **Granada:** Puebla de Don Fadrique, Sierra de Guillimona, Puerto de la Losa, 20 Jun 2013, E. López & G. Martínez (COFC 61308); **Jaén:** Sierra Mágina; ascent to the Pico Mágina from Mata-Bejid, 24 Jun 2013, J.A. Devesa, E. López & G. Martínez (COFC 61424); between Guadix to Bayarcal, Puerto de la Ragua, 12 Jul 2013, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61315).

*Festuca nigrescens* Lam. **SPAIN. Cantabria:** Santander, Puerto de San Glorio, viewpoint of the Collado de Llesba, 11 Jul 2012, E. López (COFC 61110); **Navarra:** Irati forest, 17 Jul 2012, J.A. Devesa & E. López (COFC 61111).

*Festuca pyrenaica* Reut. **SPAIN. Huesca:** Puerto de Sahún, between Chía and Plan, Sierra de Chía, 25 Jul 2014, E. López & G. Martínez (COFC 61415); Saravillo, Cotiella massif, from Circo de Gallinas to Cotiella, 23 Aug 1978, P y G. Montserrat (BC 636733); **Lérida:** Senet, La Colladeta, 9 Sep 2011, M. Guardiola & A. Petit (BC 877286).

*Festuca rivularis* Boiss. **SPAIN. Granada:** León, lagoon of Aguas Verdes, 7 Aug 2014, E. López & E. León (COFC 61429); **Huesca:** Formigal, 4 Jul 2013, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61459); **Soria:** Laguna Negra, 2 Jul 2013, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61450).

*Festuca rothmaleri* (Litard.) Markgr.-Dann. **SPAIN. Ávila:** Navarredonda, 04 Jul 2012, J.A. Devesa (COFC 61012); **Madrid:** Sierra de Guadarrama, Alto de los Leones, 14 Jun 2014, E. López (COFC 61496); **Zamora:** Ribadelago, Sanabria, 01 Jul 2014, P. Bariego, E. López & G. Martínez (COFC 61602).

*Festuca rubra* subsp. *juncea* (Hack.) K. Richt. **ANDORRA. Encamp:** Envalira pass, road to the Maia peak, 4 May 2014, E. López & G. Martínez (COFC 62394 & COFC 61995).

*Festuca rubra* subsp. *pruinosa* (Hack.) Piper. **SPAIN. Asturias:** Bañugues, near the Cabo de Peñas, 14 Jul 2016, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 62833); **Cantabria:** Islares, 13 Jul 2016, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 62828); **Guipúzcoa:** Fuenterrabia, Higuier lighthouse, 13 Jul 2016, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 62825).

*Festuca rubra* subsp. *rubra* L. **SPAIN. Burgos:** Puerto de Angulo, 10 Jul 2012, E. López & S. Patino (COFC 61108); **Gerona:** Vall de Nuria, road to Noufont peak from the Nuria Sanctuary, 23 Apr 2014, E. López & G. Martínez (COFC 61556); **Navarra:** climb to the Port of Belagua, 3 Jul 2013, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61456); **Orense:** road of climb to the mountain station of Cabeza de Manzaneda, 17 Jul 2013, E. López & G. Martínez (COFC 61488); **Palencia:** Puerto de Piedrasluengas, 11 Jul 2012, E. López (COFC 61112).

*Festuca trichophylla* (Gaudin) K. Richt. **SPAIN. Bisaurri:** Mount Baciero, Gabás, 4 Jul 1987, G. Montserrat & J.A. Sese (SANT 38198); **Huesca:** climb to the Ermita San Antón de Torla, 4 Jul 2013, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61445); **Tarragona:** Vallfogona de Riucorb, between Balneario and Segura, 17 Jun 2015, E. López & G. Martínez (COFC 62081).

#### **Sect. *Eskia* Will**

*Festuca burnatii* St.-Yves. **SPAIN. Asturias:** Macizo de Peña Ubiña, 15 Jun 1968, M. Mayor (SEV 24002); **Cantabria:** Santander, Puertos de Aliva, 15 Jul 1976, Casaseca, Ladero & G. López (MA 263193); **León:** El Soto, 15 Jul 1978, Castroviejo, G. López & E. Valdés-Bermejo (MA 547954); Ponferrada, Montes Aquilianos, near Peñalba de Santiago, 19 Jun 1981, Alamillo, Castroviejo, Fdez. Quirós & Nieto (MA 502941); Priaranza del Bierzo, Montes Aquilianos, Ferradillo, 18 Jul 1982, G. Nieto Feliner (MA 317267); Puerto de Cubillos, 13 Jun 1970, J. Andrés (SEV 16729).

*Festuca elegans* Boiss. **SPAIN. Ávila:** Navarredonda de la Sierra, near Navarredonda, 4 Jul 2012, J.A. Devesa (COFC 61007); **Cáceres:** Tornavacas, Peñanegra toward La Garganta, 27 Jun 2012, E. López & M. López (COFC 60993); **Ciudad Real:** Fuencaliente, in the picnic area next to the Camping de San Isidro, 7 Jun 2013, J.A. Devesa, E. López & G. Martínez (COFC 61517); **Granada:** Puerto de la Ragua, 12 Jul 2013, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61328); **Málaga:** Sierra de las Nieves Natural Park, Parauta, 28

Jun 2012, B. Cabezudo, R. Casimiro-Soriguer, J.A. Devesa & E. Ruiz de Clavijo (COFC 61008); **Zamora**: Ribadelago, Sanabria Lake, 1 Jul 2014, P. Bariego, E. López & G. Martínez (COFC 61607).

*Festuca eskia* Ramond ex DC. **ANDORRA. Encamp**: Puerto de Envalira, road to the Pic de Maia, 24 May 2014, E. López & G. Martínez (COFC 62016). **FRANCE. Bielsa tunnel**, 20 Jul 2016, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 63331). **SPAIN. Cantabria**: Las Segas peak, Peña Sagra mountain range, Lamasón, 3 Aug 1985, C. Aedo (MA 623669); **Huesca**: Astún, Truchas tarn, 21 Jul 2016, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 63334); **Palencia**: Fuentes Carrionas National Reserve, from Cardaño de Arriba to Peña Prieta, Natural Spring of Las Lomas, 22 Aug 1998, C. Dobeš & E. Vitek (MA 624583).

*Festuca gautieri* (Hack.) K. Richt. **SPAIN. Albacete**: Nerpio, Sierra de las Cabras, Southwest slope of the Macalón, 7 Jul 2001, J.M. Herranz & M.J. Martínez Lirola (MA 697087); **Alicante**: Carrascal de Alcoy, 7 Aug 1958, A. Rigual (MA 372937); **Cuenca**: Tajo river, upstream, 8 Jul 2008, L.M. Ferrero, A. Hamplová, J. M. Herranz, O. Mayoral, L. Medina, C. Soriano & A. Vela (MA 782935); **Gerona**: Cadí mountain range, pr. Arseguel, 23 Jul 1993, C. Aedo et al. (MA 529426); **Guipúzcoa**: Oñate, Sierra de Aizkorri, Artzamburu, 06 Jul 1985, J.A. Alejandro (MA 339954); **Jaén**: Sierra de Cazorla, Pico Cabañas, 6 Aug 1968, A. Segura Zubizarreta (MA 509156); **Navarra**: Coll de la Pierre de Saint Martín, on the border with Francia, 19 Jul 2016, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 63332); Isaba – France, Roncalia ski station, 19 Jul 2016, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 63333).

*Festuca × piceoalpina* Nava. **SPAIN. Asturias**: Collado de la Fragua, on Vega Redonda, Picos de Europa, 8 Dec 1983, C. Aedo (MA 623698); **Huesca**: Canfranc, Candanchú, El Tobazo, 21 Jul 1996, P. Catalán & V. Mirones (MA 780495); Ordesa National Park, Sierra Custodia, 11 Jun 1997, P. Catalán, V. Mirones (MA 780494); **Lérida**: Las Colladinas, 22 Jun 1996, P. Catalán & V. Mirones (MA 780496).

**Sect. Subbulbosae** Nyman ex Hack.

*Festuca baetica* (Hack.) K. Richt. **SPAIN. Granada**: Sierra Nevada, Peñones de San Francisco, 9 Jul 2012, J.A. Devesa & M. López (COFC 61186); **Jaén**: Sierra Mágina, downhill road from Almadén peak, 29 Jun 2013, J.A. Devesa, E. López & G. Martínez (COFC 61347); **Málaga**: Sierra de las Nieves Natural Park, Parauta, 28 Jun 2012, B. Cabezudo, R. Casimiro-Soriguer, J.A. Devesa & E. Ruiz de Clavijo (COFC 60990).

*Festuca durandoi* Clauson. *F. durandoi* subsp. *capillifolia* (Pau ex Willk.) Rivas Ponce, Cebolla & M. B. Crespo. **SPAIN. Castellón**: Espadán peak, 16 Jun 1988, C. Cebolla & M.A. Rivas Ponce (COFC 61596); **Madrid**: Puerto de Somosierra, 12 Aug 1992, prados, C. Cebolla & M.A. Rivas Ponce (COFC 61597).

*Festuca paniculata* (L.) Schinz & Thell. sl. **SPAIN. Burgos**: Espinosa de los Monteros, Puerto de Lunada, 10 Jul 2012, E. López & S. Patino (COFC 61116); **Guadalajara**: Luzaga, 26 May 2013, G. Martínez & C. Morales (COFC 61348); between Cifuentes to Canredondo, 25 May 2013, G. Martínez & C. Morales (COFC 61346); **Huesca**: Tarns of the Ayanet, 27 Jul 1992, C. Cebolla, López Rodríguez & M.A. Rivas Ponce (COFC 61599); **Salamanca**: Candelario, birth of the Cuerpo de Hombre river, near Refugio, 28 Jun 2012, E. López & M. López (COFC 61107); **Zamora**: Ribadelago, Sanabria lake, 1 Jul 2014, P. Bariego, E. López & G. Martínez (COFC 61548).

**Sect. Lojaconoa** Catalán & Joch. Müll.

*Festuca coerulea* Desf. **SPAIN. Cádiz**: Algeciras, Sierra de la Palma, 29 Apr 1991, Cebolla & Rivas Ponce (MA 529675); San Roque, Apr 1965, Borja, Mansanet & Monasterio (MA 181357); **Málaga**: Cortes de la Frontera, Las Alegrías farmhouse, 30 Apr 1983, A. Aparicio & S. Silvestre (MA 461551).

*Festuca patula* Desf. **SPAIN. Ciudad Real**: Fuencaliente, 7 Jun 2013, J.A. Devesa, E. López & G. Martínez (COFC 61407); **Córdoba**: Cabra, La Nava de Cabra, 19 Jun 2012, E. Triano, J.A. Devesa & E. López (COFC 61163); Hornachuelos, Guadalora river, 13 May 1993, R. Pinilla & R. Tamajón (COFC 22715); **Málaga**: Sierra de las Nieves Natural Park, Los Quejigales, 28 Jun 2012, B. Cabezudo, R. Casimiro-Soriguer, J.A. Devesa & E. Ruiz de Clavijo (COFC 60998).

**Sect. Scariosae** Hack.



*Festuca scariosa* (Lag.) Asch. & Graebn. **SPAIN. Almería:** Berja, Sierra de Gádor, next to Pozo Lupión, 11 Jun 2014, E. López & G. Martínez (COFC 61565); **Córdoba:** Cabra, Picacho de Cabra, 19 Jun 2012, J.A. Devesa, E. Triano & E. López (COFC 61166); **Granada:** road from Guadix to Bayarcal, climb to Port of La Ragua, 12 Jul 2013, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61326); Trevenque, Road from La Cortijuela farmhouse, 25 Jul 2013, P. Barberá, J.A. Devesa, A. Díaz, E. León, E. López & G. Martínez (COFC 61228); **Jaén:** Sierra de la Pandera, 11 Jun 2013, J.A. Devesa, E. López & G. Martínez (COFC 61426).

**Sect. *Pseudoscariosa*** Krivot.

*Festuca pseudeskia* Boiss. **SPAIN. Granada:** Sierra Nevada, Peñones de San Francisco, beside the university hostel, 9 Jul 2012, J.A. Devesa & M. López (COFC 60985); Ibidem, Peñones de San Francisco, 24 Jul 2013, P. Barberá, J.A. Devesa, A. Díaz, E. León, E. López & G. Martínez (COFC 61226).

**B. SUBG. DRYMANTHELE** Krecz. & Bobr.

**Sect. *Phaeochloa*** Griseb.

*Festuca altissima* All. **SPAIN. Cantabria:** Mount Robea, pr. Ledantes, Vega de Liébana, 13 Aug 1988, Carlos Aedo (MA 615670); **Lugo:** Seoane de Caurel, Devesa da Rogueira, 19 Jul 1989, S. Castroviejo, B. Casaseca & E. Rico (MA 483565).

*Festuca lasto* Boiss. **SPAIN. Málaga:** Birth of the Hoyo del Bote river, 28 Jun 2012, B. Cabezudo, R. Casimiro-Soriguer, J.A. Devesa & E. Ruiz de Clavijo (COFC 61011).

**C. SUBG. SCHEDONORUS** (P. Beauv.) Peterm.

**Sect. *Schedonorus*** (P. Beauv.) W.D.J. Koch

*Festuca arundinacea* Schreb. **SPAIN. Gerona:** road from Arbucies to Sant Hilari, 21 May 2012, J.A. Devesa & E. López (COFC 61172); **Huesca:** Nuestra Señora de Torla, 4 Jul 2013, J.A. Devesa & G. Martínez (COFC 61340); **Navarra:** between Erro and Roncesvalles, 16 Jul 2012, J.A. Devesa & E. López (COFC 61125).

*Festuca interrupta* Desf. **SPAIN. Alicante:** Cocentaina, climb to Mont Cabrer, Sierra Mariola, 15 Jun 2013, G. Martínez (COFC 61354); **Gerona:** between Port-Bou and Colera, 20 Aug 1981, J. Molero (COFC 52427).

*Festuca mediterranea* (Hack.) Rouy ex Prain

**SPAIN. Málaga:** Sierra de las Nieves Natural Park, Los Quejigales, 28 Jun 2012, B. Cabezudo, R. Casimiro-Soriguer, J.A. Devesa & E. Ruiz de Clavijo (COFC 60994).

**Sect. *Plantynia*** (Dumort.) Tzvelev

*Festuca gigantea* (L.) Vill. **SPAIN. Gerona:** Querallb, Freser river, 9 Aug 1985, J.A. Mejías, J. M. Polo & C. Romero (SEV 125668); **Huesca:** Pineta-La Larry, 6 Aug 1977, P. Montserrat (SEV 51705).

# Capítulo 3

*Estimación del tamaño genómico mediante  
citometría de flujo*

---



## INTRODUCCIÓN

La duplicación del genoma ha sido uno de los principales motores evolutivos en angiospermas, y ha jugado un papel muy importante en la formación de nuevas especies (Stebbins, 1950; Lewis, 1980; Grant, 1981; Soltis & Soltis, 1999; Leitch & Leitch, 2008; Soltis *et al.*, 2007, 2008, 2009). De hecho, se estima que alrededor del 70% de las angiospermas ha sufrido algún evento de duplicación genómica en su historia evolutiva (Masterson, 1994; Levy & Feldman, 2002), porcentaje que podría ser aún mayor según los últimos estudios (Cui *et al.*, 2006; Soltis *et al.*, 2009). A este fenómeno no han estado ajenas las gramíneas, de las que un alto porcentaje de sus especies son poliploides (p. ej., Paterson *et al.*, 2004; Yu *et al.*, 2005; Marques *et al.*, 2017), entre ellas algunas muy conocidas por su importancia en la alimentación humana (p. ej., *Oryza* y *Triticum*) y ganadera (p. ej., *Festuca* y *Brachypodium*).

La poliploidía implica la presencia de tres o más juegos cromosómicos idénticos en un organismo (Grant, 1981), y su frecuencia en angiospermas puede conocerse a partir de la información cromosómica resultante de conteos directos (se conoce de casi el 25% de la flora mundial; Stace, 2000). En la actualidad, existen también métodos indirectos para inferir el nivel de ploidía mediante la estimación del tamaño genómico por citometría de flujo (FCM, *Flow cytometry method*). En referencia al tamaño genómico, existe distinta terminología, estandarizada según la fase nuclear del material analizado. Así, el tamaño genómico holoploide, referido como valor 2C (*sensu* Greilhuber *et al.*, 2005), es la cantidad de ADN (expresada en picogramos o número de pares de bases) en un núcleo no replicado de un individuo en diplofase. El valor 1C de un organismo es la cantidad de ADN en el núcleo gamético no replicado, independientemente del nivel de ploidía del taxón, y es constante o característico de cada especie, aunque puede variar notablemente entre especies. Este tamaño genómico se conoce en más de 3500 especies de angiospermas, y puede variar desde 1C = 0.11 pg, en *Fragaria viridis*, hasta 1C = 127.4 pg, en *Fritillaria assyriaca* (Leitch & Bennett, 2004; Bennett & Leitch, 2012). El tamaño genómico monoploide o básico (valor Cx) se refiere a la cantidad de ADN de un set cromosómico de un organismo (Greilhuber *et al.*, 2005). Dicho con otras palabras, el valor 1C se refiere a la mitad de la cantidad de ADN somática o valor 2C, y el valor Cx es el valor 2C dividido por el nivel de ploidía.

La técnica FCM permite estimar la cantidad de ADN nuclear de una muestra vegetal previamente teñida con un fluorocromo e irradiada por un haz de luz, a través de

la medición de la fluorescencia emitida (Doležel *et al.*, 2007). Su empleo estuvo ligado inicialmente al ámbito biomédico, y posteriormente se ha ampliado a muchas otras disciplinas (Shapiro, 2003). El uso de esta técnica en plantas se ha incrementado notablemente desde que Galbraith *et al.* (1983) desarrollaran una metodología satisfactoria para aislar núcleos vegetales, y en la última década ha proporcionado información complementaria en estudios de sistemática y evolución, biología de poblaciones, ecología, y taxonomía (Loureiro *et al.*, 2010). El análisis del tamaño genómico (valor  $2C$ ) y del nivel de ploidía inferido (“*DNA ploidy level*” *sensu* Suda *et al.*, 2006) ha sido de gran importancia en el estudio de numerosos grupos de angiospermas como una herramienta de apoyo en propuestas o tratamientos taxonómicos de grupos complejos (p. ej., Lihová *et al.*, 2003; Cires *et al.*, 2009; Španiel *et al.*, 2008, 2011; Chumová *et al.*, 2015), y en estudios sobre la dinámica evolutiva del genoma y de los patrones de variación intergrupales (Šmarda *et al.*, 2008a,b; Balao *et al.*, 2010; Castro *et al.*, 2012). Además, las variaciones en el tamaño genómico se han correlacionado a veces con diferentes características fenotípicas, fisiológicas, ecológicas y reproductivas (Duškova *et al.*, 2010; Balao *et al.*, 2011). En este sentido, y a pesar de que el tamaño genómico es desconocido para alrededor del 97.5% de las especies de angiospermas (Bennett & Leitch, 2012), la percepción sobre la diversidad de citótipos, así como su distribución geográfica, ha cambiado en gran medida por las aportaciones derivadas del uso de la FCM (Castro & Loureiro, 2014). Entre las ventajas de esta técnica se encuentran su bajo coste económico, la rapidez en la preparación y procesado de las muestras, la poca cantidad de material que se necesita (basta un pequeño fragmento de planta), y el alto nivel de precisión obtenido (Suda & Trávníček, 2006). Además, no es necesario analizar células en división, y se pueden analizar muchos núcleos en poco tiempo (Galbraith, 1983). Se considera un método adecuado y fiable en la mayoría de los casos, para el que puede usarse tanto material fresco como seco, este último muy útil en estudios sistemáticos (Šmarda *et al.*, 2005; Šmarda & Stančík, 2006; Suda & Trávníček, 2006).

El uso de esta técnica en el género *Festuca* L. es de especial interés, ya que se trata de un género muy diversificado, con más de 450 especies en todo el mundo (Clayton & Renvoize 1986), cuya dificultad taxonómica puede explicarse en parte por la alta incidencia de la poliploidía: más del 70% de los taxones son poliploides (Malik & Thomas, 1966). El número cromosómico básico en *Festuca* es  $x = 7$ , y las dotaciones cromosómicas de sus especies oscilan entre  $2n = 14$  (diploide,  $2x$ ) y  $2n = 84$  cromosomas



(dodecaploide, 12x), habiéndose indicado también la existencia de cromosomas supernumerarios –o cromosomas B– en algunas de ellas (Fuente *et al.*, 2001).

El uso de la técnica FCM resulta particularmente útil en el estudio de este género para estimar de manera rápida, aunque indirecta, los niveles de ploidía. El tamaño genómico fue investigado por primera vez en *Festuca* mediante microdensitometría de núcleos teñidos con Feulgen (Seal, 1983), pero fueron Huff & Palazzo (1998) y Arumuganathan *et al.* (1999) los primeros en emplear el método FCM. Desde entonces, la técnica se ha perfeccionado y adecuado su metodología para las especies del género, lo que ha permitido detectar mucha variabilidad citogenética inter e intraespecífica. La mayoría de estos estudios se han llevado a cabo en taxones de *Festuca* centroeuropeos (Šmarda, 2006; Šmarda & Stančík, 2006; Šmarda & Bureš, 2006; Šmarda, *et al.*, 2005, 2010), y solo dos trabajos han evaluado la cantidad de ADN de algunas especies ibéricas (Loureiro *et al.*, 2007; Šmarda *et al.*, 2008a), o se han servido de la técnica para inferir o confirmar el número de cromosomas cuando es muy elevado (Pyke *et al.*, 2016).

En los últimos años, la técnica de hibridación fluorescente *in situ* (FISH, *Fluorescence in situ hybridization*), combinada con la FCM, ha permitido visualizar y distinguir secuencias específicas de ADN en cromosomas en el género *Festuca* (Loureiro *et al.*, 2007; Ezquerro-López *et al.*, 2017). Todos estos trabajos han revelado que existe una correlación positiva entre el número cromosómico y la cantidad nuclear de ADN para especies relacionadas filogenéticamente (cf. Loureiro *et al.*, 2007; Šmarda *et al.*, 2008a).

### **Objetivos**

Con carácter general, contribuir al conocimiento sobre el tamaño genómico en las especies ibéricas del género *Festuca*, e inferir a través de esta información la variabilidad en el nivel de ploidía en poblaciones y especies, de interés tanto para la delimitación de los taxones como para conocer los mecanismos de especiación en el grupo y las interrelaciones entre los taxones.

Más concretamente, los objetivos planteados fueron:

- a) Estimar el tamaño genómico holoploide (valor 2C) en especies ibéricas del género *Festuca* y determinar el nivel de ploidía inferido (basado en estimación de cantidad de ADN), con especial atención a los taxones de *Festuca* sect. *Festuca*.

- b) Comparar y contrastar el nivel de ploidía inferido con la información existente en la bibliografía del número cromosómico.
- c) Analizar el rango de variación del tamaño genómico en las especies peninsulares y discutir su implicación taxonómica en los grupos de mayor complejidad.
- d) Analizar la posible relación entre el tamaño genómico y la filogenia.
- e) En el caso de algunas especies seleccionadas, analizar si existen diferencias en la estimación de cantidad de ADN entre muestras de plantas vivas y las obtenidas a partir de plantas secas.

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

### ***Datos bibliográficos***

La información sobre el número cromosómico de las especies estudiadas se ha obtenido a partir de estudios previos (Tabla 1). También se ha revisado la bibliografía con información previa relativa al tamaño genómico (valor 2C) (Loureiro *et al.* 2007; Šmarda *et al.* 2008a; Bennett & Leitch, 2012).

### ***Material vegetal utilizado para FCM***

Se ha analizado la cantidad de ADN nuclear (valor 2C) en 50 taxones de *Festuca* procedentes de 134 poblaciones ibéricas diferentes, utilizando tanto material fresco como seco. El material fresco procedió de plantas vivas, recolectadas en diversas localidades de la Península Ibérica durante los años 2015 y 2016, siguiendo el siguiente protocolo: por cada individuo se seleccionaron entre 5-10 hojas de los brotes estériles, verdes y no deterioradas, que fueron guardadas en bolsas de plástico herméticas, humidificadas con unas gotas de agua, y conservadas en frío (a unos 4 °C) durante 3-5 días hasta su análisis (Figura 1). Siempre que fue posible se depositó un pliego testigo de cada individuo analizado en el herbario COFC (acrónimo según Thiers, 2017). El material seco se obtuvo de especímenes de herbario y de muestras conservadas en sílica gel, a ser posible con pocos años de antigüedad (de 1 a 4 años). El número de muestras analizadas con material seco dependió de su disponibilidad, y en algunos casos solo se analizó un individuo por población o por especie con el fin de explorar su nivel de ploidía (cf. Suda & Trávníček, 2006). En algunas especies se analizaron tanto muestras de plantas vivas como de plantas secas, a veces procedentes de la misma población pero herborizadas 1 ó 2 años antes, con

el fin de evaluar las diferencias en las estimaciones de tamaño genómico entre ambos tipos de material. Las localidades de los taxones analizados se recogen en la Tabla 2. Para cada muestra se especifica si el material analizado es fresco (F) o seco (S).

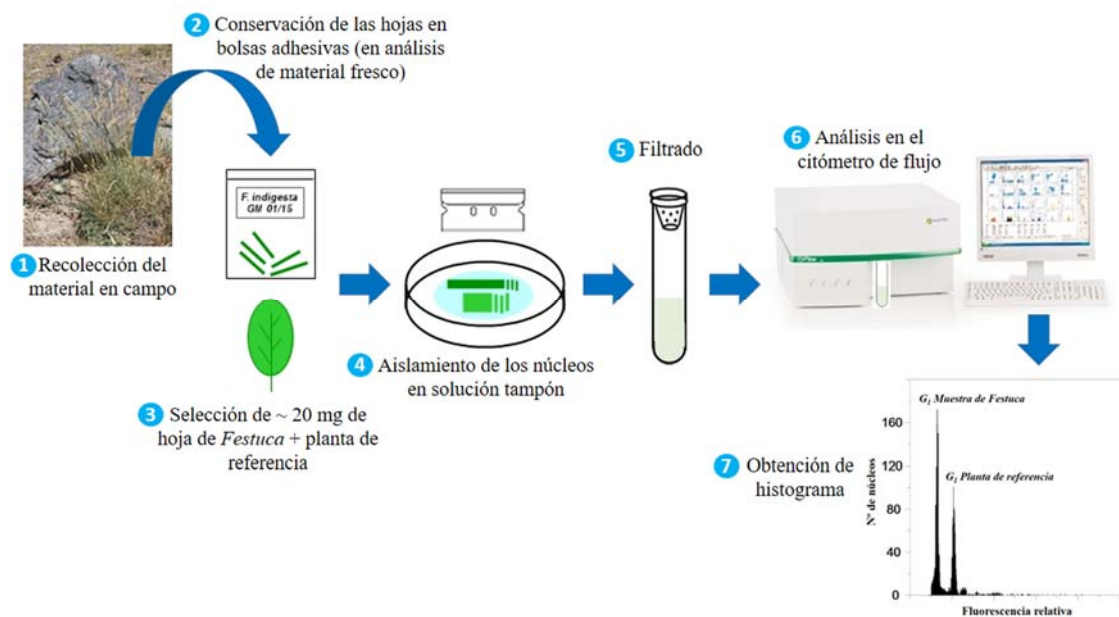
### *Análisis del tamaño genómico*

El tamaño genómico se cuantificó mediante citometría de flujo (FCM), siguiendo el procedimiento que se describe a continuación.

#### **I. Preparación de las suspensiones nucleares**

Para la preparación de las muestras se siguió el método de Galbraith *et al.* (1983), con ligeras modificaciones (Figura 1). Se utilizaron unos 20 mg de hoja del individuo de *Festuca* a analizar (la cantidad de material se ajustó en función de la concentración de núcleos en la muestra y la cantidad de residuos obtenidos en el histograma de la cantidad de ADN), y unos 20-50 mg de un estándar interno o planta de referencia con tamaño genómico conocido (se buscó una cantidad óptima en la que los picos de la fase G<sub>1</sub> de *Festuca* y del estándar fueran de altura similar en los histogramas de cantidad de ADN). Según la especie analizada, las plantas de referencia que se usaron fueron: *Pisum sativum* ‘Ctirad’ (2C = 9.09 pg de ADN, Doležel *et al.*, 1998), *Vicia faba* ‘Inovec’ (2C = 26.90 pg de ADN; Doležel *et al.*, 1992), o *Solanum lycopersicum* ‘Stupické polní rané’ (2C = 1.96 pg de ADN; Doležel *et al.*, 1992). La elección del estándar de referencia es un paso previo crítico, pues debe seleccionarse aquel cuyo tamaño genómico no coincida con el de la muestra estudiada con el objeto de evitar la superposición de los picos G<sub>1</sub>, y que a su vez no difiera de ésta más de dos veces, para reducir el riesgo de errores debido a la no linealidad del instrumento. Para ello, se analizó individualmente la cantidad de ADN de la muestra de *Festuca* a estudiar y la de los posibles patrones de referencia. Una vez seleccionado el estándar de referencia óptimo, ambos tejidos se depositaron en una placa de Petri, a la que se añadió 1 ml de solución tampón WPB (*woody plant buffer*, Loureiro *et al.*, 2007). Los tejidos se cortaron simultáneamente con una cuchilla o bisturí, con cortes limpios y finos, evitando que se secase el tampón. De esta manera, los núcleos intactos se liberan de las células, lo que favorece la obtención de un histograma de la cantidad de ADN con pocos desechos de fondo y coeficientes de variación (CV's) muy bajos (excepto para el material seco, donde generalmente son mayores; Suda & Trávníček, 2006).

Este homogeneizado se mezcló pipeteando varias veces, evitando la formación de burbujas, y se filtró a través de una malla de nylon de 50  $\mu\text{m}$ . A la suspensión filtrada, se adicionaron 50  $\mu\text{g/ml}$  del fluorocromo yoduro de propidio y 50  $\mu\text{g/ml}$  de ARNasa (Fluka, Buchs, Switzerland) para teñir el ADN y degradar el ARN de doble cadena, respectivamente, y se agitó suavemente. Concluidos estos pasos, la muestra quedaba lista para su análisis con el citómetro de flujo. Este protocolo fue realizado de forma independiente para cada individuo-muestra analizada.

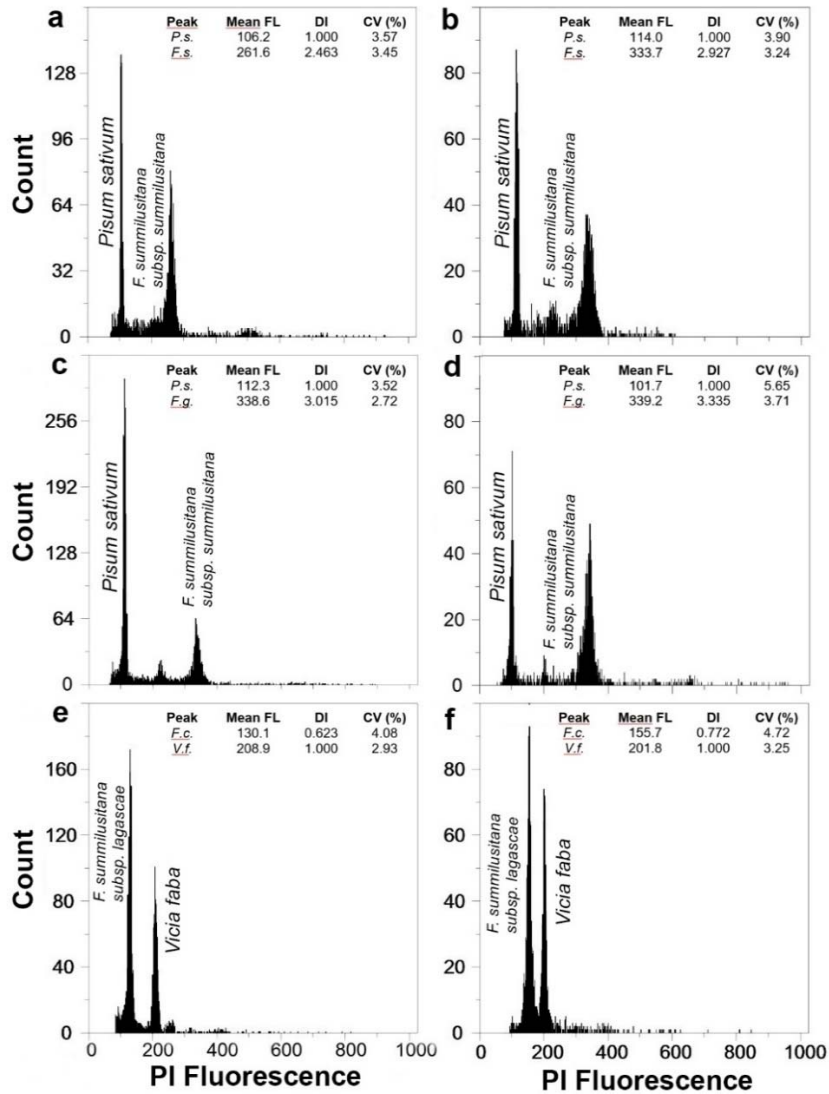


**Figura 1.** Esquema de la metodología empleada para la preparación de las muestras y su posterior análisis mediante citometría de flujo (FCM).

## II. Estimación de la cantidad de ADN nuclear en unidades absolutas (tamaño del genoma holoploide o valor 2C)

El método de citometría de flujo (FCM) mide la fluorescencia relativa de los núcleos teñidos, siguiendo la premisa de que la intensidad de fluorescencia es proporcional a la cantidad de ADN de la célula (Figura 2). Las muestras fueron analizadas en un citómetro de flujo Partec CyFlow Space (Partec GmbH., Görlitz, Germany) equipado con un láser verde de 532 nm, operando a 30 mW. Los resultados se obtuvieron mediante el software Partec FloMax v2.4d (Partec GmbH, Münster, Alemania), utilizando los siguientes gráficos: histograma de pulso de fluorescencia integral en escala lineal; fluorescencia vs. tiempo; y fluorescencia vs. dispersión de luz lateral (ambos en escala logarítmica). Cuando fue necesario, los desechos se eliminaron del análisis usando una región de *gating* definida en el gráfico de fluorescencia vs. dispersión de luz lateral.

Se analizaron al menos 5000 partículas por muestra. Sólo se aceptaron los coeficientes de variación (CV's) por debajo del 6.5% para muestras en fresco (Figura 2), y hasta de 8% para muestras en seco (cf. Suda & Trávníček, 2006; Doležel *et al.*, 2007).



**Figura 2.** Histogramas de fluorescencia relativa de núcleos aislados del estándar de referencia interno (*Vicia faba* o *Pisum sativum*) y de diferentes muestras de *Festuca*. Pico G<sub>1</sub> de *F. summilusitana* subsp. *summilusitana* (a-d) recolectada en: **a**, población de Manteigas; **b**, población en Sabugueiro; **c**, población de Puerto del Pico; y **d**, población en Gredos. Pico G<sub>1</sub> de *F. summilusitana* subsp. *lagascae* (e-f) recolectada en: **e**, población de Puerto de Guadarrama; y **f**, población de Canencia.

El tamaño del genoma holoploide (valor 2C) de las muestras fue estimado mediante la siguiente fórmula:

– Valor 2C de *Festuca* sp. (en picogramos de ADN)

$$= \frac{\text{posición media del pico G0/G1 de la muestra de Festuca}}{\text{posición media del pico G0/G1 del estándar}} \times \text{valor 2C del estándar}$$



El tamaño del genoma monoploide (valor 1Cx) fue estimado mediante la siguiente fórmula:

$$- \text{Valor } 1Cx \text{ de } Festuca \text{ sp. (en picogramos de ADN)} = \frac{\text{Valor } 2C \text{ (ver fórmula anterior)}}{\text{nivel de ploidía}}$$

### ***Inferencia del nivel de ploidía***

Para determinar el nivel de ploidía de las muestras analizadas, se cogieron como referencia los tamaños genómicos (valor 2C) obtenidos para los diploides de cada sección taxonómica en estudios previos. Para las sects. *Festuca* y *Aulaxyper* este valor estuvo comprendido entre  $2C = 3.8-5.8$  pg (Loureiro *et al.* 2007; Šmarda *et al.* 2008a), mientras que fue mayor para las sects. *Eskia* (6.1-8.9 pg), *Subbulbosae* (~ 7.6 pg) y *Schedonorus* (~ 6.5 pg) (no conocido para el resto de las secciones estudiadas; cf. Loureiro *et al.* 2007; Šmarda *et al.* 2008a; Kopecký *et al.* 2010; Ezquerro-López *et al.* 2017). En las muestras analizadas con material seco, el nivel de ploidía se asignó considerando también las diferencias de tamaño genómico que existen con respecto a las estimaciones en material fresco. Puesto que los niveles de ploidía de los individuos analizados no fueron comprobados con recuentos cromosómicos, se ha empleado siempre el término “nivel de ploidía inferido” (*DNA ploidy level* en inglés), indicándose así que es el estimado mediante FCM, de acuerdo con Suda *et al.* (2006).

En la Tabla 2 se especifica el número de individuos analizados para cada población, la media, la desviación típica, y los valores mínimos y máximos de la cantidad de ADN (tamaño genómico holoploide o valor 2C, en pg), la media del tamaño genómico monoploide (valor 1Cx, en pg), el coeficiente de variación medio del histograma de fluorescencia (CV, en %), el estándar de referencia empleado, y el nivel de ploidía inferido.

## **RESULTADOS**

### ***Frecuencia de la poliploidía***

La revisión bibliográfica de los recuentos cromosómicos reveló que cerca del 70% de las especies ibéricas de *Festuca* son poliploides, y que alrededor del 16% de los taxones presentan al menos dos números cromosómicos (sin contar cromosomas supernumerarios). Con respecto a los 50 taxones analizados en este trabajo, la incidencia

de la poliploidía supera en ellos el 60% (31 taxones) y se han reportado al menos dos niveles de ploidía consecutivos en 12 taxones (el 24%) (Tabla 1).

**Tabla 1.** Número cromosómico, nivel de ploidía y estimación del tamaño genómico por FCM de los taxones estudiados. Los taxones están ordenados alfabéticamente, y los datos relativos al número cromosómico están basados en Devesa *et al.* (2013), y en las referencias que dicho trabajo incluye. La circunscripción de los taxones de la sect. *Festuca*, así como su nomenclatura, siguen la propuesta taxonómica de esta Tesis. Se indica la información previa del tamaño genómico y la referencia bibliográfica mediante superíndices (<sup>a</sup>Loureiro *et al.* 2007; <sup>b</sup>Šmarda *et al.* 2008a), y se indica como 1<sup>a</sup> estimación cuando el dato proviene del presente estudio (véase Tabla 2 para información detallada). Abreviaturas: 2C, valor 2C; G.s., genome size; pg, picogramos; (S), 1<sup>a</sup> estimación obtenida a partir de material seco.

Taxón	Nº de cromosomas (2n) y nivel de ploidía	Estimación previa de G.s. (pg)
<b>Sect. Festuca</b>		
<i>F. airoides</i> subsp. <i>airoides</i> (= <i>F. airoides</i> )	14 (2x)	2C = 4,91 <sup>b</sup>
<i>F. airoides</i> subsp. <i>niphobia</i> (= <i>F. niphobia</i> )	28 (4x)	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<i>F. aragonensis</i>	28 (4x)	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<i>F. brigantina</i>	56 (8x)	2C = 17.08 <sup>a</sup> ; 2C = 20.12 <sup>b</sup>
<i>F. frigida</i>	14 (2x)	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<i>F. glauca</i>	42 (6x)	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<i>F. greuteri</i>	No conocido	1 <sup>a</sup> estimación
<i>F. hystrix</i>	14 (2x)	1 <sup>a</sup> estimación
<i>F. indigesta</i>	42 (6x), 56(8x)	1 <sup>a</sup> estimación
<i>F. inops</i> subsp. <i>inops</i> (incl. <i>F. michaelis</i> , <i>F. tarraconensis</i> , <i>F. gracilior</i> )	28 (4x)	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<i>F. inops</i> subsp. <i>valentina</i>	No conocido	1 <sup>a</sup> estimación
<i>F. longiauriculata</i>	14 (2x)	1 <sup>a</sup> estimación
<i>F. lambinonii</i> (incl. <i>F. rivas martinezii</i> s.l., <i>F. marginata</i> subsp. <i>alopecuroides</i> y <i>F. arvernensis</i> subsp. <i>costei</i> auct.)	14 (2x), 28 (4x)	2C = 3.89 (sub <i>F. arvernensis</i> subsp. <i>arvernensis</i> ) y 2C = 9.10 (sub <i>F. arvernensis</i> subsp. <i>costei</i> )
<i>F. ochroleuca</i> subsp. <i>heteroidea</i>	28 (4x)	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<i>F. reverchonii</i>	14 (2x)	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<i>F. segimonensis</i>	56 (8x)	1 <sup>a</sup> estimación
<i>F. summilusitana</i> subsp. <i>cebollae</i>	42 (6x)	1 <sup>a</sup> estimación
<i>F. summilusitana</i> subsp. <i>lagascae</i> (= <i>F. carpetana</i> )	42 (6x)	1 <sup>a</sup> estimación
<i>F. summilusitana</i> subsp. <i>summilusitana</i> (incl. <i>F. gredensis</i> y <i>F. granitcola</i> )	70 (10x), 84 (12x)	2C = 23.77 <sup>a</sup> , 2C = 21.83 <sup>b</sup>
<i>F. vasconensis</i> subsp. <i>actiophyta</i> (= <i>F. brigantina</i> subsp. <i>actiophyta</i> )	56 (8x)	1 <sup>a</sup> estimación
<i>F. vasconensis</i> subsp. <i>vasconensis</i>	42 (6x), 56 (8x)	1 <sup>a</sup> estimación
<i>F. vettonica</i>	14 (2x)	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<i>F. yvesii</i> subsp. <i>altopyrenaica</i> (= <i>F. altopyrenaica</i> )	28 (4x)	1 <sup>a</sup> estimación
<i>F. yvesii</i> subsp. <i>yvesii</i>	42 (6x), 56 (8x)	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<b>Grupo "Exaratae + F. plicata"</b>		
<i>F. capillifolia</i>	14 (2x)	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<i>F. clementei</i>	14 (2x)	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<i>F. plicata</i>	14 (2x)	1 <sup>a</sup> estimación
<b>Sect. Aulaxyper</b>		
<i>F. ampla</i>	28 (4x), 42 (6x)	2C = 8,74 <sup>a</sup> (sub <i>F. ampla</i> subsp. <i>ampla</i> ); 2C = 9,16 <sup>a</sup> (sub <i>F. ampla</i> subsp. <i>trastagana</i> )

### Capítulo 3. Estimación del tamaño genómico mediante citometría de flujo

<i>F. henriquesii</i>	14 (2x)	2C = 5.86 <sup>a</sup>
<i>F. iberica</i>	28 (4x), 42 (6x)	1 <sup>a</sup> estimación
<i>F. juncifolia</i>	56 (8x)	1 <sup>a</sup> estimación
<i>F. nevadensis</i>	70 (10x)	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<i>F. nigrescens s.l.</i>	42 (6x)	2C = 13.22 <sup>b</sup> ; 2C = 13.80 <sup>a</sup>
<i>F. querana</i>	28 (4x)	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<i>F. rothmaleri</i>	42 (6x), 56 (8x)	2C = 13.66 <sup>a</sup>
<i>F. rubra</i> subsp. <i>rubra</i>	42 (6x), 56 (8x)	2C = 17.66 <sup>a</sup> ; 2C = 13.68 <sup>b</sup>
<i>F. rubra</i> subsp. <i>pruinosa</i>	42 (6x)	2C = 12.69 <sup>a</sup> ; 2C = 12.89 <sup>b</sup>
<b>Sect. Eския</b>		
<i>F. elegans</i>	14 (2x), 28 (4x)	2C = 12.31
<i>F. eskia</i>	14 (2x)	1 <sup>a</sup> estimación
<i>F. gautieri</i>	14 (2x), 28 (4x)	2C = 6.12 <sup>b</sup> (en 2x)
<b>Sect. Subbulbosae</b>		
<i>F. baetica</i> subsp. <i>moleri</i>	28 (4x)	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<i>F. durandoi</i> subsp. <i>capillifolia</i> var. <i>livida</i>	14 (2x), 28 (4x)	2C = 14.66 <sup>b</sup>
<i>F. paniculata</i> subsp. <i>paniculata</i>	14 (2x)	2C = 7.65 <sup>b</sup>
<i>F. paniculata</i> subsp. <i>pau</i>	No conocido	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<b>Sect. Pseudoscariosa</b>		
<i>F. pseudeskia</i>	14 (2x)	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<b>Sect. Scariosae</b>		
<i>F. scariosa</i>	14 (2x)	1 <sup>a</sup> estimación
<b>Sect. Lojaconoa</b>		
<i>F. coerulescens</i>	14 (2x)	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<i>F. patula</i>	14 (2x)	1 <sup>a</sup> estimación (S)
<b>Sect. Schedonorus</b>		
<i>F. arundinacea</i> subsp. <i>arundinacea</i>	42 (6x)	2C = 17.22 <sup>b</sup>
<i>F. mediterranea</i>	42 (6x)	2C = 15.94 <sup>a</sup> (sub <i>F. arundinacea</i> subsp. <i>mediterranea</i> )

#### Variación del tamaño genómico holoploide y monoploide

La cantidad de ADN nuclear (valor 2C) se estimó mediante FCM en 471 individuos de 50 taxones (Tabla 2), siendo novedosos (primeras estimaciones) los datos relativos a 34 taxones (Tabla 1). Un total de 23 taxones fueron analizados tanto con material fresco como seco, 24 únicamente con material seco y los tres restantes solo con material fresco. Los histogramas de fluorescencia de la cantidad relativa de ADN nuclear mostraron diferentes picos G<sub>0</sub>/G<sub>1</sub> con coeficientes de variación (CV's) que difirieron según el tipo de material analizado. La mayoría de las muestras analizadas en fresco (el 95% de las estimaciones) mostraron CV's menores de 5%, con valores mínimos alcanzados del 2%, es decir, estimaciones fiables y uniformes para las poblaciones, y ninguna muestra superó un CV del 6,5% (Tabla 2). En las muestras en seco, los CV's obtenidos oscilaron entre 3%-8%, si bien la mayoría de las estimaciones (el 75%) presentaron CV's de entre 4-7% (Tabla 2).

Según las categorías de Leitch *et al.* (1998), alrededor de un tercio de los taxones analizados presentaron un tamaño genómico pequeño ( $2C \leq 7.0$  pg), mientras que el resto

lo presentaron intermedio ( $7.0 \text{ pg} < 2C \leq 28.0 \text{ pg}$ ), y en ninguno fue muy pequeño ( $2C < 2.8 \text{ pg}$ ), grande ( $28.0 \text{ pg} < 2C \leq 70 \text{ pg}$ ) o muy grande ( $2C > 70 \text{ pg}$ ). Las muestras secas presentaron siempre mayores tamaños genómicos que las muestras frescas, aunque la diferencia entre ambas fue menor de 2 pg en individuos de la misma población (Tabla 2).

En este estudio se analizaron representantes de ocho de las diez secciones reconocidas para el género en la Península Ibérica (Tabla 2), y se han encontrado diferencias sustanciales entre ellas en el tamaño genómico holoploide (valor  $2C$ ) y en el monoploide (valor  $1Cx$ ) (Tabla 3). En cuanto al tamaño del genoma holoploide, el mayor rango de variación se encontró entre las especies de la sect. *Festuca*, con el menor tamaño genómico en *F. lambinonii* ( $2C = 3.97 \text{ pg}$  en material fresco, y  $2C = 4.57 \text{ pg}$  en seco) y el mayor en *F. summilusitana* subsp. *summilusitana* ( $2C = 30.48 \text{ pg}$  en material fresco, y  $2C = 32.37 \text{ pg}$  en seco) (Tabla 2). Estas estimaciones se corresponden además con los valores mínimos y máximos registrados para el género en este estudio. En la sect. *Aulaxyper*, el tamaño genómico osciló entre  $2C = 8.38 \text{ pg}$ , en *F. iberica*, y  $2C = 17.49 \text{ pg}$ , en *F. rubra* subsp. *pruinosa* ( $2C = 7.40\text{-}21.87 \text{ pg}$  en muestras secas, para *F. henriquesii* y *F. nevadensis*). En la sect. *Eskia*, los mayores tamaños de genoma se obtuvieron en dos poblaciones de *F. elegans* ( $2C = 13.18\text{-}14.25 \text{ pg}$ , analizada con material seco), y los menores en *F. gautieri* ( $2C = 5.22\text{-}5.78 \text{ pg}$  en muestras frescas,  $2C = 6.25 \text{ pg}$  en secas).

En la sect. *Subbulbosae*, *F. durandoi* ( $2C = 6.72 \text{ pg}$ , en muestras frescas) y *F. paniculata* subsp. *paniculata* ( $2C = 7.81 \text{ pg}$ , en muestras secas) presentaron los menores tamaños genómicos, mientras que en *F. baetica* subsp. *moleri* y *F. paniculata* subsp. *pau* este valor estuvo comprendido entre  $2C = 14.80\text{-}15.37 \text{ pg}$  (en muestras secas). En las sects. *Scariosae* ( $2C = 6.26\text{-}6.98 \text{ pg}$ , en material fresco;  $2C = 7.76\text{-}8.43 \text{ pg}$ , en muestras secas) y *Pseudoscariosa* ( $2C = 6.31\text{-}6.54 \text{ pg}$ , en muestras frescas;  $2C = 7.59 \text{ pg}$ , en muestras secas) los tamaños genómicos estimados fueron similares. En la sect. *Lojaconoa* el tamaño genómico osciló entre  $2C = 7.80\text{-}8.68 \text{ pg}$  (en muestras secas). Por último, en la sect. *Schedonorus*, *F. mediterranea* ( $2C = 13.74 \text{ pg}$ , en muestras secas) mostró los menores tamaños de genoma, y *F. arundinacea* subsp. *arundinacea* los mayores ( $2C = 17.03\text{-}16.88 \text{ pg}$ , en muestras frescas;  $2C = 16.94\text{-}17.50 \text{ pg}$ , en muestras en secas).

### Capítulo 3. Estimación del tamaño genómico mediante citometría de flujo

**Tabla 2.** Estimación del tamaño genómico (cantidad de ADN nuclear) en los taxones estudiados de *Festuca*. Se proporcionan los valores de la media y la desviación estándar, y los valores mínimos y máximos del tamaño genómico holoploide (2C, pg) para cada taxón, así como el tamaño genómico monoploide (1Cx, pg), la media del coeficiente de variación (CV, %) de los picos G0/G1, el estándar de referencia, y el nivel de ploidía inferido por FCM. Para cada taxón se especifican las poblaciones y el número de individuos analizados, y el tipo de material usado en el análisis. Abreviaturas: F, fresco; S, seco; An, aneuploide.

Taxón	Material	n	Cantidad de ADN nuclear (pg)			CV (%)	Estándar	Nivel de ploidía (FCM)
			Media ± s.d.	Mín-máx	1Cx			
SUBGÉNERO FESTUCA								
SECT. <i>FESTUCA</i>								
<i>F. airoides</i> subsp. <i>airoides</i>								
Gerona: Vall de Nuria	S	2	5.10 ± 0.12	5.01-5.19	2.55	4.98	<i>Vicia faba</i>	2x
<i>F. airoides</i> subsp. <i>niphobia</i>								
Andorra, Puerto d'Envalira, camino hacia el Pic de Maia	S	2	10.63 ± 0.03	10.61-10.66	2.66	5.83	<i>Vicia faba</i>	4x
<i>F. aragonensis</i>								
Zaragoza: Moncayo	S	2	10.18 ± 0.65	9.72-10.64	2.55	5.72	<i>Vicia faba</i>	4x
<i>F. brigantina</i>								
Tras Os Montes. Alimonde, Sierra de Nogueira	S	2	19.49 ± 0.38	19.22-19.76	2.44	5.35	<i>Vicia faba</i>	8x
<i>F. frigida</i>								
Granada: Sierra Nevada, Laguna de Aguas Verdes	S	1	4.87	-	2.46	6.52	<i>Vicia faba</i>	2x
<i>F. glauca</i>								
Gerona: L' Escala, Cap de Creus	S	2	15.78 ± 0.21	15.93-15.63	2.63	6.76	<i>Vicia faba</i>	6x



***F. greuteri***

Almería: Sierra de María	S		15.28 ± 0.35	14.82-15.58	2.55	5.01	<i>Vicia faba</i>	6x
Granada: P. N. de Sierra de Baza, Prados del Rey	F	5	8.39 ± 0.18	8.21-8.62	2.10	3.89	<i>Vicia faba</i>	4x
	F	1	10.58	-	2.12	3.39	<i>Vicia faba</i>	An.
Granada: Sierra de Guillimona, Puerto de La Losa	F	5	12.84 ± 0.25	12.65-13.26	2.14	3.52	<i>Vicia faba</i>	6x
	S	4	13.64 ± 0.97	12.80-14.95	2.27	4.78	<i>Vicia faba</i>	6x
Jaén: Sierra de Mágina, Cerro Almadén	S	3	15.06 ± 0.45	14.75-15.58	2.51	6.51	<i>Vicia faba</i>	6x
Málaga: Villanueva del Rosario, Sierra de Camarolos	F	10	13.33 ± 0.17	13.12-13.58	2.22	3.95	<i>Vicia faba</i>	6x
	F	1	11.36	-	2.27	3.58	<i>Vicia faba</i>	An.
Málaga: Sierra de Tejada, La Maroma	F	8	8.34 ± 0.09	8.22-8.45	2.09	4.06	<i>Vicia faba</i>	4x

***F. hystrix***

Burgos: Puerto de Angulo	S	1	5.33	-	2.66	6.31	<i>Vicia faba</i>	2x
Jaén: Campos de Hernán Perea	S	1	5.03	-	2.52	6.13	<i>Vicia faba</i>	2x
Málaga: Sierra de las Nieves	S	1	5.32	-	2.66	5.35	<i>Vicia faba</i>	2x
Málaga: Sierra de Tejada	F	5	4.56 ± 0.11	4.42-4.70	2.28	4.18	<i>Vicia faba</i>	2x
Granada: Sierra de Guillimona, puerto de la Losa	F	5	4.57 ± 0.05	4.51-4.64	2.29	3.93	<i>Vicia faba</i>	2x
	F	1	5.28	-	1.76	3.37	<i>Vicia faba</i>	An.

***F. indigesta***

Almería: Sierra de Gádor, base de Los Morrones	S	4	20.28 ± 0.15	20.06-20.40	2.53	5.37	<i>Vicia faba</i>	8x
Granada: Sierra Nevada, Collado de las Sabinas	F	2	14.31 ± 0.04	14.28-14.34	2.39	4.01	<i>Vicia faba</i>	6x
	S	1	15.90	-	2.65	7.73	<i>Vicia faba</i>	6x
Granada: Sierra Nevada, Peñones de San Francisco	F	4	12.76 ± 0.14	12.56-12.88	2.13	4.39	<i>Vicia faba</i>	6x

### Capítulo 3. Estimación del tamaño genómico mediante citometría de flujo

	S	1	15.97	-	2.66	6.24	<i>Vicia faba</i>	6x
Granada: Sierra Nevada, Puerto de La Ragua	F	4	17.42 ± 0.07	17.35-17.51	2.18	3.41	<i>Vicia faba</i>	8x
	S	3	20.12 ± 0.24	19.93-20.38	2.52	5.40	<i>Vicia faba</i>	8x
Málaga: Sierra de las Nieves	S	4	28.86 ± 0.82	27.64-29.36	2.41	4.17	<i>Pisum sativum</i>	12x
<b><i>F. inops</i> subsp. <i>inops</i></b>								
Cuenca: entre Tragacete y Uña	F	6	22.38 ± 0.47	21.59-23.05	2.24	3.50	<i>Vicia faba</i>	10x
	F	1	9.31	-	2.32	4.40	<i>Vicia faba</i>	4x
Guadalajara: Carrascosa de Tajo	S	1	14.62	-	2.44	5.75	<i>Vicia faba</i>	6x
Guadalajara: Luzaga	S	1	14.82	-	2.47	6.87	<i>Vicia faba</i>	6x
	S	1	9.60	-	2.40	4.37	<i>Vicia faba</i>	4x
Madrid: Guadalix de la Sierra	S	2	14.70 ± 0.01	14.69-14.70	2.45	5.64	<i>Vicia faba</i>	6x
Madrid: Pontón de la Oliva	S	3	14.38 ± 0.13	14.30-14.53	2.40	5.52	<i>Vicia faba</i>	6x
Tarragona: Horta de San Juan, Parque Natural Els Ports	S	1	9.64	-	2.41	5.23	<i>Vicia faba</i>	4x
Tarragona: entre Tivissa y Llaberia	S	1	9.67	-	2.42	5.65	<i>Vicia faba</i>	4x
Teruel: Montes Universales, Orihuela-Griegos	F	6	8.38 ± 0.26	8.11-8.84	2.09	2.72	<i>Solanum lycopersicum</i>	4x
Teruel: Puerto del Portillo	F	8	8.54 ± 0.36	7.96-9.09	2.14	3.15	<i>Solanum lycopersicum</i>	4x
	F	1	10.57	-	2.11	3.01	<i>Solanum lycopersicum</i>	An.
<b><i>F. inops</i> subsp. <i>valentina</i></b>								
Alicante: Cocentaina, Sierra Mariola, Mont Cabrer	F	1	13.39	-	2.23	4.58	<i>Vicia faba</i>	6x
	S	5	15.11 ± 0.42	14.63-15.69	2.52	5.88	<i>Vicia faba</i>	6x
<b><i>F. longiauriculata</i></b>								
Almería: Sierra de los Filabres, Calar Alto	S	2	5.87	-	2.94	6.85	<i>Vicia faba</i>	2x
Almería: Sierra de Gádor, base de Los Morrones	S	4	5.93 ± 0.07	5.88-6.04	2.97	6.35	<i>Vicia faba</i>	2x

Capítulo 3. Estimación del tamaño genómico mediante citometría de flujo

Granada: Sierra de Baza, Prados del Rey	S	2	6.04 ± 0.20	5.89-6.18	3.02	5.41	<i>Vicia faba</i>	2x
	F	4	4.97 ± 0.08	4.88-5.06	2.45	3.52	<i>Vicia faba</i>	2x
Granada: Puerto de la Ragua	S	2	5.74	-	2.87	6.68	<i>Vicia faba</i>	2x
	F	6	4.99 ± 0.06	4.92-5.09	2.50	3.86	<i>Vicia faba</i>	2x
<b><i>F. lambinonii</i></b>								
Alicante: Sierra de Aitana, Font de Partagat	S	3	9.71 ± 0.23	9.48-9.94	2.43	5.06	<i>Vicia faba</i>	4x
Logroño: estación de Valdezcaray	F	13	3.97 ± 0.11	3.80-4.13	1.99	3.68	<i>Solanum lycopersicum</i>	2x
Madrid: Rascafría. subida al Puerto de la Morcuera	S	2	4.57 ± 0.54	4.19-4.95	2.29	5.57	<i>Vicia faba</i>	2x
Madrid: Sierra de Guadarrama, Alto de los Leones	S	1	4.41	-	2.05	7.50	<i>Vicia faba</i>	2x
Teruel: Puerto de Orihuela, pinar de las fuentes	F	5	4.05 ± 0.12	3.93-4.24	2.03	3.95	<i>Solanum lycopersicum</i>	2x
Zaragoza: Sierra del Moncayo, ca. Ermita del Moncayo	S	1	4.69	-	2.35	6.90	<i>Vicia faba</i>	2x
<b><i>F. ochroleuca</i> subsp. <i>heteroidea</i></b>								
Gerona: Sardenas, camino de Sant Aniol d'Aguja	S	1	5.12	-	2.56	5.84	<i>Vicia faba</i>	2x
<b><i>F. reverchonii</i></b>								
Jaén: Sierra de Cazorla. refugio de Rambla Seca	S	3	4.54 ± 0.34	4.25-4.91	2.27	6.19	<i>Vicia faba</i>	2x
<b><i>F. segimonensis</i></b>								
Albacete: subida desde Yeste al Calar de la Sima	F	20	21.56 ± 0.75	20.53-22.89	2.16	3.32	<i>Vicia faba</i>	10x
Jaén: sierra de Cazorla, refugio de Rambla Seca	F	7	17.34 ± 0.35	16.90-17.79	2.17	3.23	<i>Vicia faba</i>	8x
	S	2	19.11 ± 0.76	18.58-19.65	2.39	5.00	<i>Vicia faba</i>	8x
Jaén: sierra de Cazorla, Nava Noguera	F	4	17.65 ± 0.27	17.40-18.03	2.21	3.96	<i>Vicia faba</i>	8x
	S	3	19.13 ± 0.41	18.68-19.47	2.39	4.97	<i>Vicia faba</i>	8x
<b><i>F. summilusitana</i> subsp. <i>summilusitana</i></b>								
Ávila: Puerto del Pico, Sierra de Gredos	F	5	26.89 ± 0.55	25.98-27.48	2.24	3.39	<i>Pisum sativum</i>	12x

### Capítulo 3. Estimación del tamaño genómico mediante citometría de flujo

Ávila: Plataforma de Gredos, Sierra de Gredos	F	7	30.31 ± 0.49	29.68-31.16	2.12	2.50	<i>Pisum sativum</i>	14x
Ávila: Cepeda de La Mora, La Serrota	F	10	24.85 ± 0.62	23.34-25.46	2.07	3.18	<i>Pisum sativum</i>	12x
Ávila: Puerto de Chía	S	2	32.37 ± 0.53	31.99-32.74	2.31	4.13	<i>Pisum sativum</i>	14x
Cáceres: Tornavacas	S	1	32.28	-	2.31	3.68	<i>Pisum sativum</i>	14x
León: Villalibre de Somoza	S	3	24.67 ± 1.47	23.01-25.84	2.47	4.12	<i>Pisum sativum</i>	10x
Salamanca: La Covatilla, Sierra de Candelario	F	6	30.48 ± 0.73	29.85-31.91	2.18	3.21	<i>Pisum sativum</i>	14x
Cantabria: Puerto de San Glorio, Mirador del Collado de Llesba	S	2	19.31 ± 0.41	19.02-19.59	2.41	5.16	<i>Vicia faba</i>	8x
Zamora: Alto de San Juan	S	1	24.82	-	2.48	5.70	<i>Pisum sativum</i>	10x
Zamora: Sierra Segundera, Gencianal-Laguna de los Peces	S	1	24.11	-	2.41	4.39	<i>Pisum sativum</i>	10x
Portugal: Beira Alta: Manteigas, Sierra da Estrela	F	9	22.89 ± 0.91	21.44-24.17	2.29	3.24	<i>Pisum sativum</i>	10x
	S	1	24.05	-	2.41	3.82	<i>Pisum sativum</i>	10x
Portugal: Beira Alta: Sabugueiro, Sierra da Estrela	F	8	26.60 ± 0.35	26.18-27.15	2.21	3.02	<i>Pisum sativum</i>	12x
Portugal: Beira Alta: Torre, Sierra da Estrela	F	6	26.58 ± 0.87	25.20-27.71	2.22	3.44	<i>Pisum sativum</i>	12x
<b><i>F. summilusitana</i> subsp. <i>cebollae</i></b>								
Burgos: repetidor del Trigaza	F	10	14.01 ± 0.32	13.60-14.46	2.34	3.99	<i>Vicia faba</i>	6x
Logroño: estación de Valdezcaray	F	6	13.79 ± 0.15	13.62-13.98	2.30	4.23	<i>Vicia faba</i>	6x
Logroño/Soria: Puerto de Piqueras	F	10	17.42 ± 0.29	17.06-18.00	2.18	3.77	<i>Vicia faba</i>	8x
<b><i>F. summilusitana</i> subsp. <i>lagascae</i></b>								
Madrid: Puerto de Canencia	F	9	21.18 ± 0.62	20.51-22.31	2.12	4.15	<i>Vicia faba</i>	10x
Madrid: Puerto de Guadarrama, Alto de Los Leones	F	7	16.76 ± 0.23	16.57-17.21	2.10	3.18	<i>Vicia faba</i>	8x
	S	2	18.35 ± 0.32	18.12-18.58	2.29	5.88	<i>Vicia faba</i>	8x
Madrid: Puerto de Navacerrada	F	7	16.89 ± 0.24	16.63-17.36	2.11	3.18	<i>Vicia faba</i>	8x
	S	3	18.86 ± 1.03	18.05-20.01	2.36	6.25	<i>Vicia faba</i>	8x

Capítulo 3. Estimación del tamaño genómico mediante citometría de flujo

Madrid: Puerto de la Morcuera	F	4	17.39 ± 0.65	16.71-18.23	2.17	3.83	<i>Vicia faba</i>	8x
	S	1	18.89	-	2.36	7.44	<i>Vicia faba</i>	8x
<b><i>F. vasconensis</i> subsp. <i>actiophyta</i></b>								
A Coruña: Sierra da Capelada, Cariño-S. André de Teixido	F	4	22.52 ± 0.25	22.20-22.72	2.25	2.90	<i>Vicia faba</i>	10x
A Coruña: junto al mirador de Chao Monte	S	1	25.00	-	2.50	4.76	<i>Pisum sativum</i>	10x
A Coruña: Sierra de la Capelada, Pedra Chantada	S	2	20.45 ± 0.29	20.08-20.79	2.55	5.04	<i>Pisum sativum</i>	8x
<b><i>F. vasconensis</i> subsp. <i>vasconensis</i></b>								
A Coruña: Cabo Ortegal	F	4	23.31 ± 0.57	22.48-23.99	2.33	2.88	<i>Vicia faba</i>	10x
A Coruña: entre Cariño y Cabo Ortegal	F	3	18.51 ± 0.21	18.32-18.74	2.31	3.32	<i>Vicia faba</i>	8x
Asturias: Cabo de Peñas	F	3	18.29 ± 0.15	18.17-18.45	2.29	3.04	<i>Vicia faba</i>	8x
	S	2	19.54 ± 0.44	19.22-19.85	2.44	4.30	<i>Vicia faba</i>	8x
Cantabria: San Vicente de la Barquera, P. N. de Oyambre	F	5	19.36 ± 0.53	18.69-19.94	2.40	3.61	<i>Vicia faba</i>	8x
<b><i>F. vettonica</i></b>								
La Serrota, Canto de la Oración, Sierra de la Paramera	S	2	6.12 ± 0.12	6.00-6.24	3.06		<i>Pisum sativum</i>	2x
<b><i>F. yvesii</i> subsp. <i>yvesii</i></b>								
Huesca/Francia: salida del túnel de Bielsa	F	1	17.69	-	2.21	3.13	<i>Vicia faba</i>	8x
Huesca: Gistáin, subida al refugio de Biadós	F	4	17.02 ± 0.56	16.26-17.45	2.13	3.74	<i>Vicia faba</i>	8x
Huesca: Puerto de Sahún, entre Chía y Plan	S	3	18.47 ± 0.34	18.19-18.86	2.31	5.54	<i>Vicia faba</i>	8x
<b><i>F. yvesii</i> subsp. <i>altopyrenaica</i></b>								
Navarra/Francia: Col de Pierre Sant Martin	F	6	9.11 ± 0.31	8.67-9.54	2.28	4.20	<i>Vicia faba</i>	4x
GRUPO “ <i>EXARATAE</i> + <i>F. PLICATA</i> ”								
<b><i>F. clementei</i></b>								
Granada: Sierra Nevada, subida al pico Veleta	S	3	5.31 ± 0.19	5.13-5.50	2.66	5.71	<i>Vicia faba</i>	2x



### Capítulo 3. Estimación del tamaño genómico mediante citometría de flujo

---

#### *F. plicata*

Granada: Sierra de Baza, Los Payos	S	1	4.77	-	2.39	5.75	<i>Vicia faba</i>	2x
Jaén: Valdepeñas de Jaén, Sierra de la Pandera	S	2	4.82 ± 0.18	4.69-4.95	2.41	5.00	<i>Vicia faba</i>	2x

#### *F. capillifolia*

Alicante: Sierra de Aitana, Font de Partagat	S	3	7.98 ± 0.11	7.56-8.08	3.99	6.32	<i>Vicia faba</i>	2x
Málaga: Sierra de las Nieves, Puerto de los Pilonos	S	1	7.56	-	3.78	6.84	<i>Vicia faba</i>	2x

#### SECT. *AULAXYPER*

#### *F. ampla*

Córdoba: Las Lagunillas	S	1	9.52	-	2.38	7.36	<i>Vicia faba</i>	4x
-------------------------	---	---	------	---	------	------	-------------------	----

#### *F. henriquesii*

Portugal: Beira Alta: Sierra de la Estrela	S	1	7.40	-	3.70	6.11	<i>Vicia faba</i>	2x
--	---	---	------	---	------	------	-------------------	----

#### *F. iberica*

Granada: Puerto de la Ragua	S	1	9.47	-	2.37	6.71	<i>Vicia faba</i>	4x
Jaén: Sierra de Cazorla, Nava Noguera	S	1	15.60	-	2.60	6.93	<i>Vicia faba</i>	6x
Logroño/Soria: Puerto de Piqueras	F	1	12.92	-	2.15	3.64	<i>Vicia faba</i>	6x
Teruel: Puerto de Orihuela, Pinar de las Fuentes	F	3	8.38 ± 0.20	8.20-8.59	2.10	5.53	<i>Vicia faba</i>	4x
Zamora: Sierra Segundera, Gencianal-Laguna de los Peces	S	1	14.70	-	2.45	6.60	<i>Vicia faba</i>	6x

#### *F. juncifolia*

Cantabria: San Vicente de la Barquera, P. N. de Oyambre	F	1	17.03	-	2.13	4.05	<i>Vicia faba</i>	8x
Vizcaya: Muskiz, playa La Arena	S	1	18.54	-	2.32	6.21	<i>Vicia faba</i>	8x

#### *F. nevadensis*

Almería: Sierra de Gádor, Los Morrones	S	1	20.23	-	2.02	5.26	<i>Vicia faba</i>	10x
--	---	---	-------	---	------	------	-------------------	-----

### Capítulo 3. Estimación del tamaño genómico mediante citometría de flujo

Granada: P. N. Sierra de Baza, Prados del Rey	S	1	21.39	-	2.14	5.25	<i>Vicia faba</i>	10x
Jaén: Sierra de Cazorla, Rambla Seca	S	1	21.87	-	2.19	3.40	<i>Vicia faba</i>	10x
							<i>Vicia faba</i>	
<b><i>F. nigrescens</i></b>								
Huesca: Astún, ca. ibón de Truchas	F	1	13.48	-	2.25	3.83	<i>Vicia faba</i>	6x
Navarra: Roncesvalles, ermita de San Salvador de Ibañeta	F	1	14.11	-	2.35	4.02	<i>Vicia faba</i>	6x
Cantabria: Puerto de San Glorio, mirador del Collado de Llesba	S	1	14.97	-	2.50	7.55	<i>Vicia faba</i>	6x
Navarra/Francia: Puerto de Belagua-Col de Pierre Sant Martín	S	1	14.89	-	2.48	7.64	<i>Vicia faba</i>	6x
<b><i>F. querana</i></b>								
Zamora: Sierra de la Culebra	S	1	9.90	-	2.48	5.11	<i>Vicia faba</i>	4x
<b><i>F. rothmaleri</i></b>								
Cáceres: Tornavacas	S	2	8.69 ± 0.03	8.66-8.72	2.17	6.16	<i>Vicia faba</i>	4x
Sierra de Guadarrama, Alto de Los Leones	S	1	14.67	-	2.44	5.64	<i>Vicia faba</i>	6x
<b><i>F. rubra</i> subsp. <i>pruinosa</i></b>								
Cantabria: Islares	F	2	13.18 ± 0.34	12.94-13.42	2.20	3.83	<i>Vicia faba</i>	6x
Guipúzcoa: Fuenterrabía, faro de Higuier	F	1	13.56	-	2.26	3.68	<i>Vicia faba</i>	6x
Vizcaya: Muskiz, Punta del Castillo	S	1	14.15	-	2.36	5.85	<i>Vicia faba</i>	6x
Asturias: Bañuges, cerca del Cabo de Peñas	F	1	17.49	-	2.19	3.90	<i>Vicia faba</i>	8x
<b><i>F. rubra</i> subsp. <i>rubra</i></b>								
Huesca/Francia: salida del túnel de Bielsa	F	1	16.10	-	2.01	2.90	<i>Vicia faba</i>	8x
Palencia: Puerto de Piedrasluengas, junto al mirador	S	1	14.09	-	2.35	6.39	<i>Vicia faba</i>	6x
SECT. <b><i>ESKIA</i></b>								
<b><i>F. elegans</i></b>								
Ciudad Real: Fuencaliente, ca. Camping San Isidro	S	1	5.55	-	2.78	8.37	<i>Vicia faba</i>	2x

### Capítulo 3. Estimación del tamaño genómico mediante citometría de flujo

Málaga: Sierra de las Nieves, Pto. de los Pilones-Torrecilla	S	1	14.25	-	3.56	5.47	<i>Vicia faba</i>	4x
Cáceres: Tornavacas. Peñanegra hacia La Garganta	S	1	13.18	-	3.30	5.37	<i>Vicia faba</i>	4x
<b><i>F. eskia</i></b>								
Huesca: Astún, ca. del ibón de Truchas	F	2	6.06 ± 0.07	6.01-6.12	3.03	3.30	<i>Vicia faba</i>	2x
Huesca/Francia: túnel de Bielsa en dirección Francia	F	1	5.25	-	2.63	5.62	<i>Vicia faba</i>	2x
Andorra: Puerto d'Envalira, hacia el Pico de Maia	S	2	6.57 ± 0.20	6.42-6.71	3.29	6.12	<i>Vicia faba</i>	2x
<b><i>F. gautieri</i></b>								
Huesca: estación de esquí de Candanchú	S	1	6.25	-	3.48	6.96	<i>Vicia faba</i>	2x
Navarra: collado de la Piedra de San Martín, divisoria con Francia	F	1	5.22	-	2.61	6.00	<i>Vicia faba</i>	2x
Navarra: entre Isaba y Francia, estación de Roncalia	F	1	5.78	-	2.89	5.49	<i>Vicia faba</i>	2x
SECT. <b><i>SUBBULBOSAE</i></b>								
<b><i>F. baetica</i> subsp. <i>molerói</i></b>								
Granada: Sierra Nevada, Peñones de San Francisco	S	1	14.80	-	3.70	6.08	<i>Vicia faba</i>	4x
Jaén: Valdepeñas de Jaén, Sierra de la Pandera	S	1	15.37	-	3.84	5.98	<i>Vicia faba</i>	4x
<b><i>F. durandoi</i></b>								
Logroño/Soria: Puerto de Piqueras	F	1	6.72	-	3.36	4.67	<i>Vicia faba</i>	2x
<b><i>F. paniculata</i> subsp. <i>paniculata</i></b>								
Huesca: Candanchú	S	1	7.81	-	3.90	7.07	<i>Vicia faba</i>	2x
<b><i>F. paniculata</i> subsp. <i>pauí</i></b>								
Guadalajara: Cifuentes-Canredondo	S	1	15.25	-	3.81	5.07	<i>Vicia faba</i>	4x
SECT. <b><i>PSEUDOSCARIOSAE</i></b>								
<b><i>F. pseudeskia</i></b>								

Capítulo 3. Estimación del tamaño genómico mediante citometría de flujo

Granada: Sierra Nevada	F	3	6.40 ± 0.12	6.31-6.54	3.20	4.67	<i>Vicia faba</i>	2x
	S	1	7.59		3.80	5.00	<i>Vicia faba</i>	2x
SECT. <i>SCARIOSAE</i>								
<i>F. scariosa</i>								
Granada: Sierra Nevada Peñones de San Francisco	F	4	6.73 ± 0.34	6.26-6.98	3.37	5.12	<i>Vicia faba</i>	2x
Almería: Sierra de Gádor base de los Morrones	S	1	8.43	-	4.22	6.11	<i>Vicia faba</i>	2x
Córdoba: Picacho de Cabra	S	1	7.76	-	3.88	5.91	<i>Vicia faba</i>	2x
SECT. <i>LOJACONOA</i>								
<i>F. coerulescens</i>								
Cádiz: entre Sancti Petri y Cabo Roche, La Barrosa	S	1	8.68	-	4.34	7.13	<i>Vicia faba</i>	2x
<i>F. patula</i>								
Jaén: Despeñaperros. carretera hacia Aldeaquemada	S	1	7.80	-	3.90	7.74	<i>Vicia faba</i>	2x
SUBGÉNERO <i>SCHEDONORUS</i>								
SECT. <i>SCHEDONORUS</i>								
<i>F. arundinacea</i> subsp. <i>arundinacea</i>								
Burgos: Puerto de Angulo	S	1	17.50	-	2.92	7.03	<i>Vicia faba</i>	6x
Huesca: ermita de Nuestra Señora de Torla	S	1	16.94	-	2.82	7.53	<i>Vicia faba</i>	6x
Guipúzcoa: Fuenterrabía, faro de Higuier	F	1	17.03	-	2.84	2.72	<i>Vicia faba</i>	6x
Navarra: Roncesvalles, ca. ermita de San Salvador de Ibañeta	F	1	16.88	-	2.81	2.93	<i>Vicia faba</i>	6x
<i>F. mediterranea</i>								
Málaga: P. N. Sierra de las Nieves, Los Quejigales	S	1	13.74	-	3.43	7.11	<i>Vicia faba</i>	4x

Con respecto al tamaño genómico monoploide (valor 1Cx), las especies de las sects. *Festuca* (1Cx = 1.99-2.50 pg, en muestras frescas; 1Cx = 2.05-3.06 pg en muestras secas) y *Aulaxyper* (1Cx = 2.01-2.35 pg en muestras frescas; 1Cx = 2.02-2.60 pg, con un valor atípico de 3.06 pg, en muestras secas) presentaron los menores valores (Tabla 2, Figura 4). En las especies del grupo “*Exaratae* + *F. plicata*” el valor 1Cx fue excepcionalmente alto en *F. capillifolia*, y osciló entre 1Cx = 2.39-3.99 pg en muestras secas (*F. plicata* y *F. capillifolia*, respectivamente). En la sect. *Eskia* este valor osciló entre 1Cx = 2.61-3.03 pg, en muestras frescas, y 1Cx = 2.78-3.56 pg en muestras secas. En la sect. *Subbulbosae* el tamaño de genoma monoploide fue de 3.36 pg en muestras frescas (1Cx = 3.70-3.81 en muestras secas), y valores similares al anterior también se encontraron en las sects. *Pseudoscariosa* (1Cx = 3.20 pg; 1Cx = 3.80 en material seco), *Scariosae* (1Cx = 3.37 pg; 1Cx = 3.88-4.22 en material seco) y *Lojaconoa* (3.90-4.34 pg en material seco de *F. patula* y *F. coerulescens*, respectivamente), mientras que las especies de la sect. *Schedonorus* tuvieron valores algo menores que oscilaron entre 1Cx = 2.81-2.84 pg, en muestras frescas de *F. arundinacea* subsp. *arundinacea*; y 1Cx = 2.82-3.43 pg en muestras secas) (Tabla 2).

**Tabla 3.** Tamaño genómico de algunos taxones diploides ( $2n = 2x = 14$ ) representativos ordenados por secciones. Las estimaciones propias con material seco se indican con un asterisco. <sup>a</sup>, datos de Šmarda *et al.* (2008a). El valor 2C corresponde al valor medio estimado para cada especie.

	Sección	Taxón	Valor 2C (pg)	Valor 1Cx (pg)	
HOJA ESTRECHA	<i>Festuca</i>	<i>F. lambinonii</i>	4.01	2.00	
		<i>F. hystrix</i>	4.56	2.28	
		<i>Aulaxyper</i>	<i>F. alpina</i> <sup>a</sup>	4.39	2.20
		<i>Eskia</i>	<i>F. gautieri</i>	5.50	2.75
			<i>F. eskia</i>	5.65	2.83
HOJA ANCHA	<i>Pseudoscariosa</i>	<i>F. pseudeskia</i>	6.40	3.20	
	<i>Subbulbosae</i>	<i>F. durandoi</i>	6.72	3.36	
	<i>Scariosae</i>	<i>F. scariosa</i>	6.73	3.37	
	<i>Lojaconoa</i>	<i>F. patula</i> *	7.80	3.90	
		<i>F. coerulescens</i> *	8.68	4.34	
	<i>Schedonorus</i>	<i>F. pratensis</i> <sup>a</sup>	6.47	3.24	
	<i>Phaeochloa</i>	<i>F. altissima</i> <sup>a</sup>	8.94	4.47	

Los diploides de las secciones ubicadas en el linaje de “hoja ancha” (sects. *Pseudoscariosa*, *Subbulbosae*, *Scariosae*, *Lojaconoa*, *Schedonorus* y *Phaeochloa*) mostraron de un 13% a un 116% más cantidad de ADN (valor 2C) que los diploides de las sects. *Eskia*, *Aulaxyper* y *Festuca* (Tabla 3), y estas diferencias entre secciones fueron observadas también para los niveles de ploidía tetraploide y hexaploide, con valores 1Cx



siempre menores para las especies de las sects. *Festuca* y *Aulaxyper* (Tablas 2 y 3; Figura 4).

### ***Variación intraespecífica del tamaño genómico***

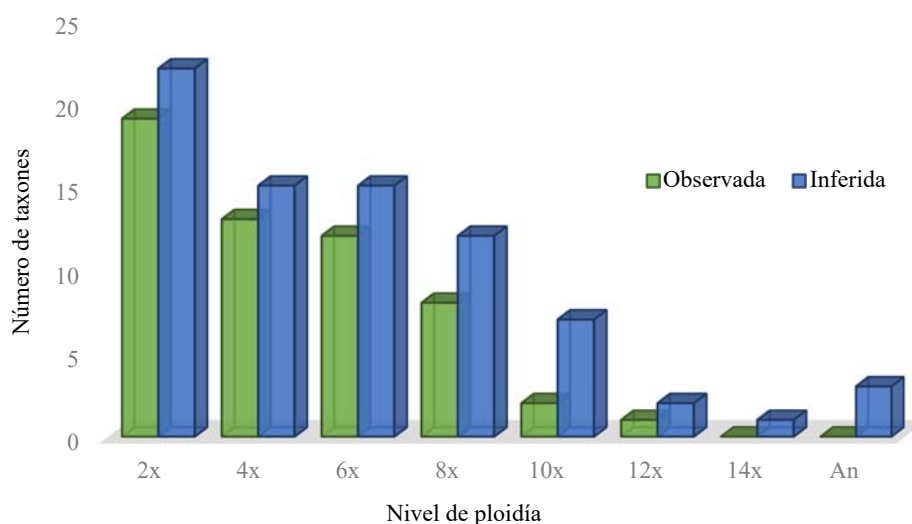
La mayor variación intraespecífica del tamaño genómico se ha observado en la sect. *Festuca*, seguida de las sects. *Aulaxyper* y *Eskia*, mientras que las especies de las sects. *Subbulbosae*, *Pseudoscariosa*, *Scariosae*, *Lojaconoa* y *Schedonorus* mostraron tamaños genómicos más o menos homogéneos (Tabla 2, Figura 3). Así, existieron diferencias de tamaño genómico sustanciales en 11 taxones de la sect. *Festuca* (*F. greuteri*, *F. hystrix*, *F. indigesta*, *F. inops* subsp. *inops*, *F. lambinonii*, *F. segimonensis*, *F. summilusitana* subsp. *summilusitana*, *F. summilusitana* subsp. *cebollae*, *F. summilusitana* subsp. *lagascae*, *F. vasconensis* subsp. *actiophyta* y *F. vasconensis* subsp. *vasconensis*), en cuatro taxones de la sect. *Aulaxyper* (*F. iberica*, *F. rothmaleri*, *F. rubra* subsp. *pruinosa* y *F. rubra* subsp. *rubra*) y en una especie de la sect. *Eskia* (*F. elegans*). Dentro de la sect. *Festuca*, *F. summilusitana* presentó la mayor variación en el tamaño genómico ( $2C = 13.60-31.91$  pg, valores máximos y mínimos en muestras frescas), siendo la subsp. *summilusitana* la más variable ( $2C = 21.44-31.91$  pg). Para todas estas especies, la variación intraespecífica de tamaño genómico estuvo asociada a la variabilidad que existe para este dato entre individuos de diferentes poblaciones. Por el contrario, la desviación estándar del contenido nuclear de ADN fue por lo general muy baja para individuos de una misma población en todas especies (sobre todo en las muestras analizadas en fresco), excepto en *F. inops* subsp. *inops* (Puerto del Portillo, Luzaga y Tragacete-Uña), *F. hystrix* (Sierra de Guillimona) y *F. greuteri* (Sierra de Baza y de Camarolos) (Tabla 2).

### ***Variación en el nivel de ploidía observado e inferido mediante FCM***

El nivel de ploidía inferido fue concordante con el nivel de ploidía observado por conteo cromosómico en 44 taxones analizados (un 88%), aunque 11 de ellos, nueve pertenecientes a la sect. *Festuca* (*F. hystrix*, *F. greuteri* var. *greuteri*, *F. indigesta*, *F. inops* subsp. *inops*, *F. segimonensis*, *F. summilusitana* subsp. *summilusitana*, *F. summilusitana* subsp. *cebollae*, *F. vasconensis* subsp. *actiophyta* y *F. vasconensis* subsp. *vasconensis*) y dos de la sect. *Aulaxyper* (*F. rothmaleri* y *F. rubra* subsp. *pruinosa*), mostraron además mayor variabilidad en el tamaño genómico del esperado

sobre la base de su número cromosómico, lo cual se relacionó con la existencia de uno o dos niveles de ploidía inferidos más de los conocidos con anterioridad o a la presencia de aneuploides (Tablas 1 y 2). Sólo tres taxones, *F. ochroleuca*, *F. summilusitana* subsp. *lagascae* y algunas poblaciones de *F. summilusitana* subsp. *summilusitana*, presentaron niveles de ploidía inferidos discordantes con los observados por conteo (Tablas 1 y 2).

El nivel de ploidía más frecuente para el género fue el diploide, si bien en conjunto dominaron los poliploides (Figura 3). Entre los poliploides, los niveles tetraploide y hexaploide fueron los más comunes, seguido del octoploide. Los niveles decaploide y dodecaploide fueron los más raros, aunque nuestros datos indicarían que el nivel 10x podría estar más representando en la sect. *Festuca* de lo que se ha citado en la bibliografía (p. ej., *F. segimonensis*, *F. inops* subsp. *inops*, *F. summilusitana* subsp. *lagascae* y *F. vasconensis*; Tabla 2). El nivel tetradecaploide (14x) solo se ha obtenido, por inferencia, en una población de *F. summilusitana* subsp. *summilusitana*, no conociéndose ningún registro directo de este nivel en todo el género (Tablas 1 y 2; Figura 3). De forma excepcional, en algunas especies analizadas en fresco, se han detectado valores de tamaño de genoma intermedios que apuntan a la posible presencia de aneuploides (3x en *F. hystrix*, y 5x en *F. greuteri* y en *F. inops* subsp. *inops*, Tabla 2; Figuras 3, 4a).



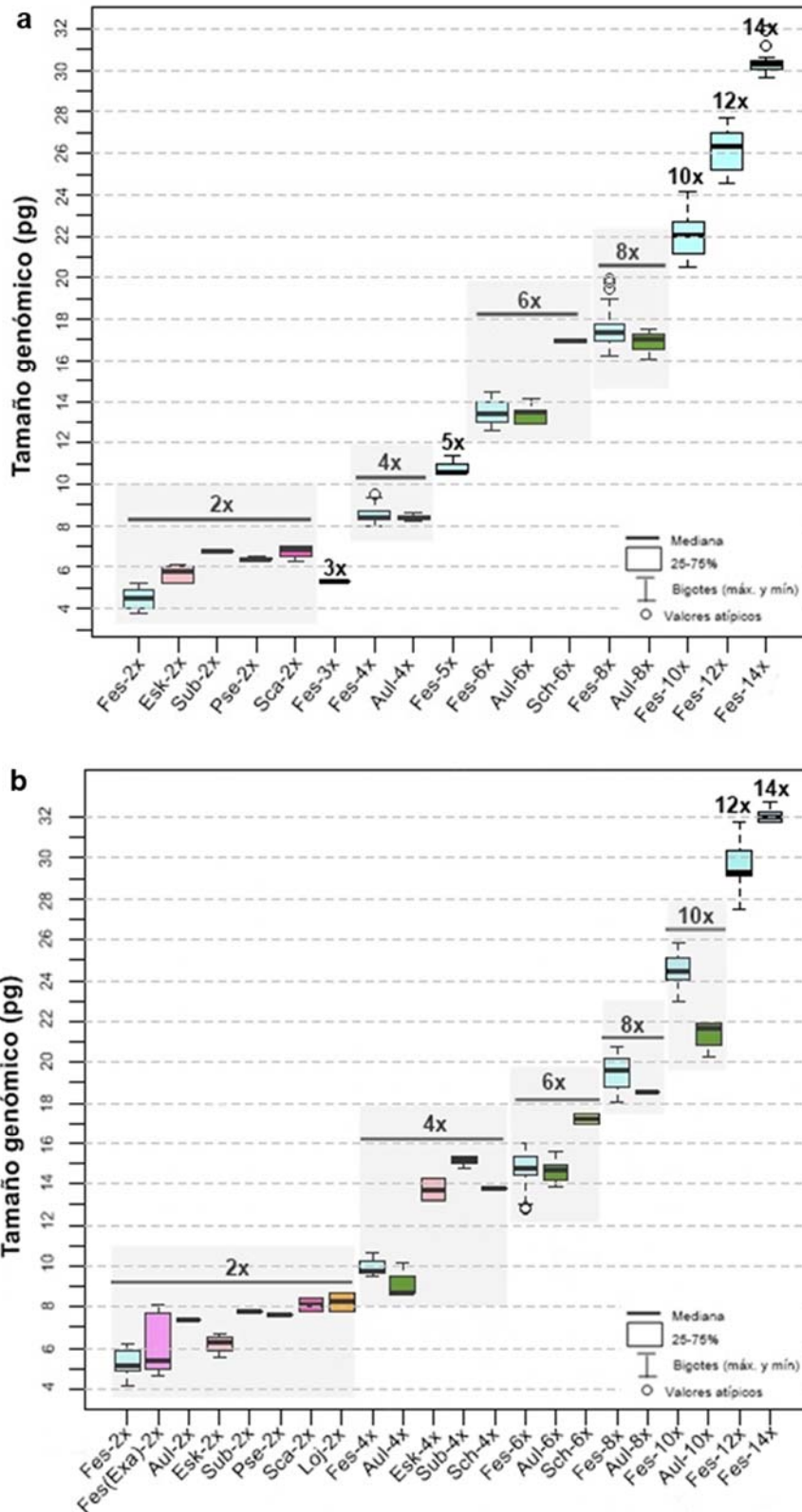
**Figura 3.** Gráfica comparativa de frecuencia entre los niveles de ploidía obtenidos mediante conteo cromosómico (ploidía observada) y aquellos obtenidos mediante estimación de tamaño genómico (ploidía inferida) para los taxones estudiados. Abreviatura: An, aneuploide.

Con respecto a la representatividad de los niveles de ploidía inferidos mediante FCM, en la sect. *Festuca* se infirieron los niveles  $2n = 2x$ ,  $3x$  (An),  $4x$ ,  $5x$  (An),  $6x$ ,  $8x$ ,

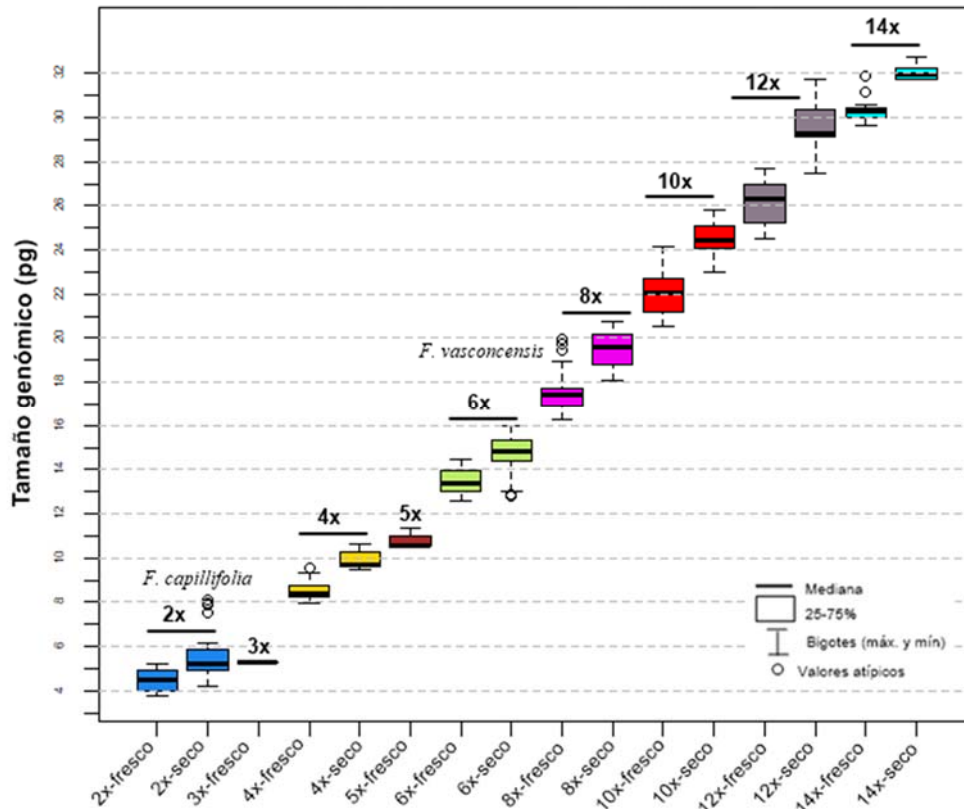
10x, 12x y 14x; en el grupo “*Exaratae* + *F. plicata*” solo el nivel 2x; en la sect. *Aulaxyper*, 2x, 4x, 6x, 8x y 10x (los taxones diploides apenas estuvieron representados en este estudio); en la sect. *Eskia*, 2x y 4x; en la sect. *Subbulbosae*, 2x y 4x (no se han estudiado los taxones hexaploides); en la sect. *Schedonorus*, 4x y 6x (no fueron analizados los taxones diploides), y para el resto de secciones (*Lojaconoa*, *Pseudoscariosae* y *Scariosae*), el nivel 2x (Figura 4).

Cada nivel de ploidía inferido está representado por un rango de tamaño genómico (valor 2C) que no solapa con el anterior y que es susceptiblemente mayor en las muestras secas (Figura 4a,b). Además, el rango de variación del valor 2C varía entre las especies de las diferentes secciones taxonómicas que integran el género. Así, para el mismo nivel de ploidía, los mayores tamaños genómicos fueron observados en las sects. *Pseudoscariosae*, *Subbulbosae*, *Scariosae*, *Lojaconoa* y *Schedonorus*. El valor 2C obtenido en las especies de la sect. *Eskia* fue intermedio entre el de las anteriores secciones y el de las sects. *Aulaxyper* y *Festuca* (Figura 4). Estas dos últimas secciones mostraron los menores valores de tamaño genómico del género en todos los niveles de ploidía, y sus rangos de variación fueron muy similares.

Para la sect. *Festuca* los rangos de tamaño genómico obtenidos para cada nivel de ploidía inferidos fueron los siguientes (valores mínimos y máximos; Figura 5): el diploide (2x inferido) osciló entre 2C = 3.80-5.24 pg en muestras frescas y 2C = 4.19-6.24 pg en muestras secas; el tetraploide (4x inferido) osciló entre 2C = 7.96-9.54 pg en material fresco y 2C = 9.48-10.66 pg en el caso de material seco; el hexaploide (6x inferido) osciló entre 2C = 12.56-14.46 pg en material fresco y 2C = 12.80-15.97 pg en el seco; el octoploide (8x inferido) varió de 2C = 26.26-19.76 pg en material fresco, con valores extremos para algunos individuos de *F. vasconensis*, y 2C = 18.05-20.79 pg en material seco; el decaploide (10x inferido) de 2C = 20.51-25.30 pg en fresco y 2C = 23.01-25.80 pg en seco; el dodecaploide (12x inferido) osciló de 2C = 24.53-27.71 pg en fresco, y 2C = 27.49-31.78 pg en seco; y el tetradecaploide (14x inferido) estuvo comprendido entre 2C = 29.68-31.91 pg en fresco y 2C = 31.75-32.74 pg en muestras secas. En el caso de los aneuploides, estos fueron observados solo en las muestras frescas y para su detección fue fundamental analizar varios individuos frescos de la misma especie y población (Figura 5). El rango de tamaño genómico obtenido en las especies del grupo “*Exaratae* + *F. plicata*” (2C = 4.96-5.50 pg) fue semejante al de los diploides de la sect. *Festuca* en material seco, con valores atípicos en *F. capillifolia* (2C = 7.56-8.08 pg) (Figura 5).



**Figura 4.** Box plots mostrando la variabilidad en el tamaño genómico obtenido (en picogramos) para cada sección y nivel de ploidía inferido (a-b). Tamaños genómicos estimados en **a**, material fresco; y **b**, material seco. Abreviaturas: Fes, sect. *Festuca*; Fes(Exa), grupo “*Exaratae* + *F. plicata*”; Aul, sect. *Aulaxyper*; Esk, sect. *Eskia*; Sub, sect. *Subbulbosae*; Pse, sect. *Pseudosariosa*; Sca, sect. *Scariosae*; Loj, sect. *Lojaconoa*; Sch, sect. *Schedonorus*.



**Figura 5.** Box plot del tamaño genómico que presenta cada nivel de ploidía inferido en *Festuca* sect. *Festuca*, según el tipo de muestra analizada (fresca o seca). En su elaboración se han incluido todas las muestras estudiadas de la sect. *Festuca* y del grupo “*Exaratae* + *F. plicata*”.

## DISCUSIÓN

La información sobre la dotación cromosómica es fundamental en estudios sistemáticos y evolutivos (Stuessy *et al.*, 2011). Son muchos los estudios que han confirmado que existe una correlación positiva entre la cantidad de ADN y el número cromosómico en el género *Festuca* (Loureiro *et al.*, 2007; Šmarda *et al.*, 2008a), validando el uso de la técnica de citometría de flujo (FCM) para la estimación del nivel de ploidía. En *Festuca* se conoce el número cromosómico de buena parte de las especies ibéricas (Ferrero, 1999; Ortúñez & Fuente, 1995; Fuente *et al.*, 2001), para las que se ha observado además una alta incidencia del fenómeno de la poliploidía, que en muchos casos ha servido para justificar o reforzar el reconocimiento taxonómico de algunas de ellas. Se han detectado desde especies diploides hasta dodecaploides, por lo que, en estudios que contemplen una amplia prospección, la técnica FCM se ha erigido en una herramienta fundamental para inferir niveles de ploidía, pues con ella se pueden testar, en poco tiempo, muchos individuos escogidos de forma aleatoria (Kron *et al.*, 2007),

paliándose así la dificultad que entraña el conteo de cromosomas mediante los procedimientos clásicos (análisis en meiosis o mitosis).

Las estimaciones de Huff and Palazzo (1998) y Šmarda *et al.* (2008a) fueron por lo general algo menores para las especies analizadas en fresco, si bien nuestros datos estuvieron en concordancia con Loureiro *et al.* (2007), y esta diferencia rutinaria pudo deberse al uso de diferentes protocolos y/o patrones de referencia. No obstante, tanto los rangos de tamaño genómico obtenido, como las diferencias entre especies, son congruentes con nuestro estudio.

Los resultados obtenidos ponen de manifiesto una elevada variación del tamaño genómico, tanto interespecífica como intraespecífica (Tabla 2), y sugieren también que la poliploidía es, en efecto, un importante mecanismo de especiación en el género *Festuca*.

#### ***Variación interespecífica del tamaño genómico***

Dentro de la familia Poaceae se estima que existe una diferencia de más de 65 veces en el valor 2C entre los taxones (<http://data.kew.org/cvalues>; Bennett & Leitch, 2012). Dentro de *Festuca*, los taxones implicados en este estudio difirieron hasta 8 veces en el tamaño del genoma holoploide (valor 2C), y alrededor de 2 veces para el valor 1Cx (en muestras frescas), valores acordes con los obtenidos previamente para el género (Huff & Palazzo, 1998; Loureiro *et al.* 2007; Šmarda *et al.* 2008a). Este rango de variación genómica es uno de los más altos con respecto a otros géneros de gramíneas, y contrasta con el de *Lolium* y *Vulpia*, ambos muy relacionados filogenéticamente con *Festuca*. En ambos géneros la variación del valor 2C es muy pequeña (Bennett & Leitch, 2012), lo cual se explica porque solo muestran un solo nivel de ploidía como sucede el *Lolium* (diploide,  $2n = 14$  cromosomas), o bien presentan poca variabilidad en los niveles de ploidía como ocurre en *Vulpia* (diploide, tetraploide o hexaploide,  $2n = 14, 28, 42$  cromosomas). No cabe duda de que la diferencia en los valores de tamaño genómico (2C) entre las especies de *Festuca* es debida, principalmente, a la considerable variación del nivel de ploidía que comprende, al menos, desde el diploide hasta el dodecaploide ( $2n = 14, 28, 42, 56, 70, 84$ ; según conteos cromosómicos).

El nivel de ploidía inferido en este trabajo fue concordante con los distintos citótipos que han sido descritos mediante conteo cromosómico para la mayoría de las



especies. El nivel diploide es el más frecuente (Figura 3), y lo presentan sobre todo especies endémicas de la Península Ibérica, y los endemismos íbero-magrebíes. Dubcovsky & Martínez (1992) señalaron que los diploides están concentrados sobre todo en Eurasia, apoyando esta área como un centro primario de diversificación de *Festuca*, lo que ha sido confirmado con posterioridad mediante análisis moleculares (Inda *et al.* 2008). También, se ha observado una alta incidencia de los niveles tetraploide y hexaploide (Figura 3), lo que coincide con la información previa a nivel de género (Malik & Thomas, 1966).

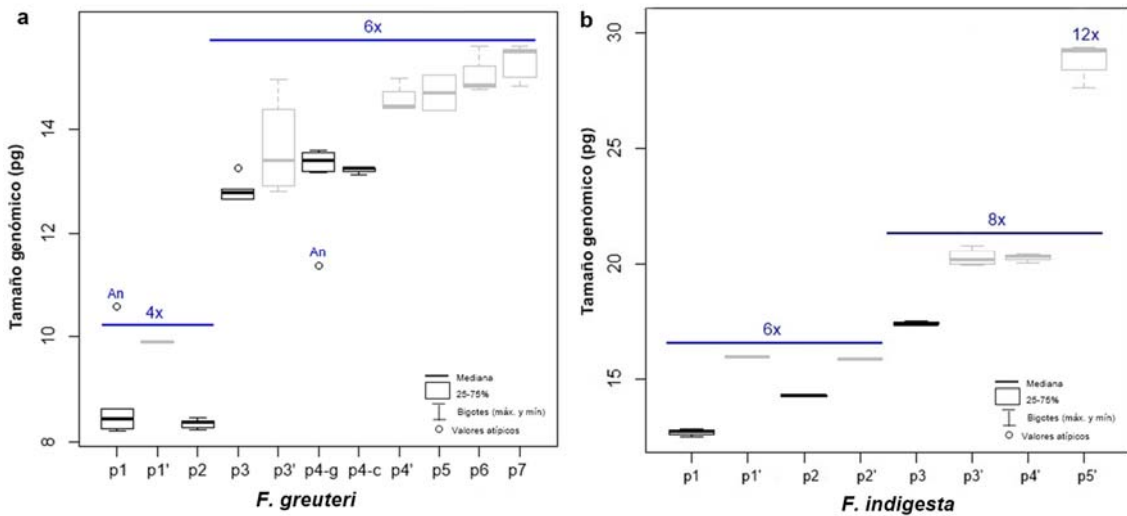
La detección morfológica de los taxones poliploides no es fácil, si bien a veces tienen un tamaño de las piezas florales ligeramente mayor que el de los diploides. Además, las especies poliploides son más heterogéneas morfológicamente que las diploides (*obs. pers.*) y coinciden con los grupos de especies de mayor dificultad taxonómica.

#### ***Variación intraespecífica del tamaño genómico***

Los primeros estudios citotaxonómicos en el género ya demostraron la existencia de distintos números cromosómicos en una misma especie (p. ej., Levitsky & Kuzmina, 1927; Stählin, 1929), lo que también se conocía en algunas especies peninsulares (véase Tabla 1). La existencia de variación intraespecífica del valor 2C en angiospermas es controvertida (Greilhuber, 1998, 2005; Murray, 2005), si bien son muchos los estudios que han demostrado una variabilidad significativa del tamaño genómico de no pocas especies, que no es atribuible a artefactos metodológicos (p. ej., Šmarda *et al.*, 2007; Suda *et al.*, 2007). Las duplicaciones genómicas han constituido un mecanismo muy importante de diversificación y adaptación en el género *Festuca*, al igual que en otras gramíneas (Levy & Feldman, 2002; Sampoux & Huyghe, 2009), por lo que el estudio a nivel poblacional del tamaño genómico y su relación con las características morfológicas observables, puede ser de utilidad en el estudio de los complejos poliploides.

El análisis de citometría de flujo ha puesto de manifiesto una alta variabilidad intraespecífica en el tamaño genómico, mayor que la anticipada por conteo cromosómico. Así, en algunos de los taxones estudiados, el tamaño genómico sugiere la existencia de algún nivel de ploidía inferido diferente al constatado por observación directa, ya que no puede explicarse solo por la presencia de cromosomas supernumerarios. Esto es particularmente notorio en las especies de la sect. *Festuca* (Tabla 2), en las que la

variación del tamaño del genoma está además muy relacionada con la notable diversidad morfológica observada, sobre todo en los caracteres cuantitativos.



**Figura 6.** Box plots mostrando el tamaño genómico (en pg) y el nivel de ploidía inferido para cada población analizada de **a**, *F. greuteri* var. *greuteri* (Baza, p1 y p1'; Tejada, p2; Guillimona, p3 y p3'; Camarolos, p4-g y p4-c; Mágina, p5', María, p6', Sagra, p7), *F. greuteri* var. *camarolensis* (Camarolos, p4-c); **b**, *F. indigesta* (Peñones de San Francisco, p1 y p1'; Las Sabinas, p2 y p2'; La Ragua, p3 y p3'; Gádor, p4'; S<sup>a</sup> de las Nieves (p5')). Las poblaciones donde solo se ha estudiado material seco se indican con un apóstrofe y con box plots grises.

Aunque no se ha estudiado estadísticamente, parece existir cierta relación a nivel intraespecífico entre las diferencias obtenidas en la cantidad de ADN y el tamaño de algunos caracteres (véase Capítulo 5.4). En algunas especies, estas diferencias se corresponden con una mínima diferenciación morfológica que permite el reconocimiento de entidades taxonómicas (p. ej., las subespecies de *F. summilusitana*; Figura 7), si bien en muchos taxones (*F. summilusitana* subsp. *summilusitana*, *F. inops* subsp. *inops*, *F. greuteri* var. *greuteri*, *F. segimonensis*, *F. indigesta* y *F. vasconensis*, entre otros) se han reportado diversos citótipos, que no se distinguen morfológicamente, y que han sido tratados como el mismo taxón (Figura 6a,b).

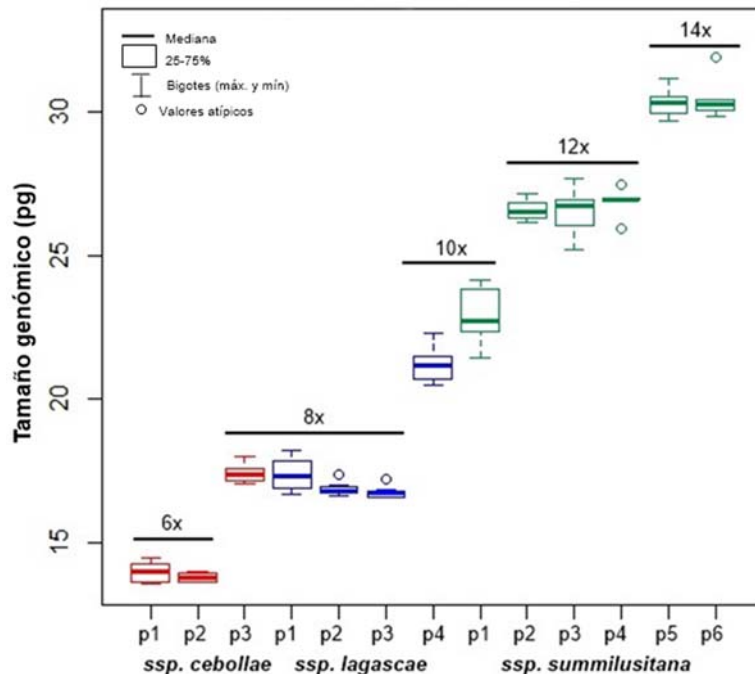
La variabilidad intraespecífica detectada se relaciona con las diferencias de tamaño genómico que existen entre las diferentes poblaciones de una misma especie (heterogeneidad interpoblacional). Si embargo, el valor 2C fue similar para todos los individuos analizados de la misma especie (homogeneidad intrapoblacional), excepto en *F. inops* subsp. *inops* (coexisten los niveles de ploidía inferidos: 4x y 10x, 4x y 6x, y 4x y aneuploide -5x-), *F. hystrix* (2x y aneuploide -3x-) y *F. greuteri* var. *greuteri* (4x y aneuploide -5x-, y 6x y aneuploide -5x-). En todas estas poblaciones heterogéneas se

observó un nivel de ploidía inferido dominante, con amplia representación en el territorio, y se detectó solo ocasionalmente algún individuo con una diferencia de tamaño suficiente como para explicar variaciones en el nivel de ploidía inferido (Tabla 2).

**Variación del tamaño genómico en grupos taxonómicos complejos**

**a) El complejo de *F. summilusitana* (Figura 7)**

*Festuca summilusitana* es una especie poliploide de gran complejidad taxonómica, cuya revisión ha permitido reconocer en la Península Ibérica 3 subespecies (véase capítulo 5), endémicas de la Península Ibérica: *F. summilusitana* subsp. *summilusitana*, *F. summilusitana* subsp. *lagascae* y *F. summilusitana* subsp. *cebollae*. Todas ellas guardan gran parecido morfológico entre sí, y en cada una de ellas se observa una gran variabilidad morfológica cuya causa podría estar, tal vez, relacionada con variaciones en el tamaño genómico. Para contrastar la hipótesis, se analizó el tamaño genómico de numerosos individuos y poblaciones de cada taxón implicado. Este estudio ha revelado la existencia de una variabilidad citogenética mayor de esperable por conteo cromosómico.



**Figura 7.** Box plots mostrando el tamaño genómico (en pg) y el nivel de ploidía inferido para cada población analizada de a, *F. summilusitana* subsp. *cebollae* (de color rojo; Trigaza, p1; Valdezcaray, p2; Piqueras, p3), *F. summilusitana* subsp. *lagascae* (de color azul; Morcuera, p1; Navacerrada, p2; Guadarrama, p3; Canencia, p4), y *F. summilusitana* subsp. *summilusitana* (de color verde; Manteigas, p1; Sabugueiro, p2; Torre, p3; Pto. del Pico, p4; Gredos, p5; Candelario, p6; estimaciones obtenidas en material seco no mostradas).

Los valores de tamaño genómico obtenidos en *F. summilusitana* subsp. *summilusitana* están en concordancia con los observados por Loureiro *et al.* (2007). Estos autores confirmaron el nivel de ploidía 10x (70 cromosomas) usando FCM ( $2C = 22.69$  pg), y hallaron por primera vez el nivel dodecaploide por conteo cromosómico y FCM ( $12x = 84$  cromosomas;  $2C = 25.67$  pg) en algunas poblaciones, siendo hasta la fecha el mayor nivel de ploidía conocido para las especies ibéricas del género (Figura 6). Estas estimaciones son muy similares a las obtenidas en el presente estudio para las poblaciones de la Sierra da Estrela ( $2C = 22.89$  pg para Manteigas, inferido como 10x, y  $2C = 26.58$ - $26.60$  pg, para Sabugueiro y Torre, inferido como 12x) (Figura 7).

Los tamaños genómicos son bastante homogéneos dentro de cada población, si bien hay cierta variación entre los individuos (hasta un 12% en la población de Manteigas), lo que indica la existencia de variación intraespecífica para este carácter, que en este caso no es suficiente para un nivel de ploidía inferido más. Este fenómeno ha sido muy documentado para otras especies no ibéricas del subgénero *Festuca* (p. ej., *F. rupicola* Heuff., *F. vaginata*, Willd., *F. polesica* Zapal., Šmarda, 2006; *F. pallens* Host, Šmarda & Bureš, 2006), y también se ha sugerido para *F. summilusitana* (Loureiro *et al.*, 2007), y se atribuye principalmente a la presencia de cromosomas B, y/o a la variación en la cantidad de ADN no codificante (Šmarda *et al.*, 2008a,b).

Los conteos cromosómicos de Fuente *et al.* (2001), indican que las poblaciones de Sierra de Gredos de la subsp. *summilusitana* son hexaploides ( $6x = 42$  cromosomas, sub *F. gredensis*), si bien los tamaños genómicos obtenidos para estas poblaciones son demasiado grandes para corresponder a ese nivel. Así, en la población del Puerto del Pico (Cáceres) se ha obtenido el valor medio  $2C = 26.89$  pg, que es similar al obtenido en los individuos dodecaploides de Sierra da Estrela, mientras que las poblaciones de Plataforma de Gredos (Ávila) y Candelario (Salamanca) presentaron mayores tamaños genómicos (valores medios  $2C = 30.31$ - $30.48$  pg), que se corresponden además con el mayor tamaño genómico conocido hasta la fecha en el género *Festuca* (Figura 6a). Debido a la discrepancia que existe entre el número cromosómico y el tamaño genómico, deberían realizarse conteos cromosómicos en estas poblaciones que respalden los hallazgos inferidos mediante FCM.

Las estimaciones para las poblaciones cantábricas de esta subespecie indican un nivel de ploidía 8x, si bien el material analizado procede de pliego y es escaso (Figura

6a). No obstante, los conteos realizados por Fuente *et al.* (2001) en la población del puerto de San Glorio (sub *F. yvesii*) confirman este nivel ( $2n = 2x = 56$  cromosomas).

*Festuca summilusitana* subsp. *lagascae* es un taxón hexaploide (Fuente *et al.*, 2001) que también presenta una notable variación en el tamaño genómico. Los valores  $2C$  obtenidos para las poblaciones madrileñas de Puerto de Los Leones, Navacerrada y Morcuera ( $2C = 16.76-17.39$  pg), están dentro del rango observado para otras especies octoploides (p. ej., *F. brigantina*,  $2C = 17.08$  pg, Loureiro *et al.*, 2007, *F. laevigata*,  $2C = 18.60$  pg, Smarda *et al.*, 2008a; *F. segimonensis*,  $2C = 17.34-17.65$  pg), mientras que las especies hexaploides de la sect. *Festuca* presentan valores menores, que oscilan entre  $2C = 12.76-14.31$  pg. El tamaño genómico obtenido en la población de Canencia (Madrid) fue el mayor para la subespecie ( $2C = 21.18$  pg), y es similar al que presentan otros decaploides del grupo (Figura 6a). En esta población se han encontrado las plantas más grandes de la especie, que se diferencian difícilmente de la subsp. *summilusitana*. Al igual que la subespecie anterior, o bien estamos ante el mayor tamaño genómico encontrado para el nivel de ploidía reportado ( $6x$ ), o la subespecie *lagascae* presenta poblaciones octoploides y decaploides, y la subespecie *summilusitana* dodecaploides y tetradecaploides.

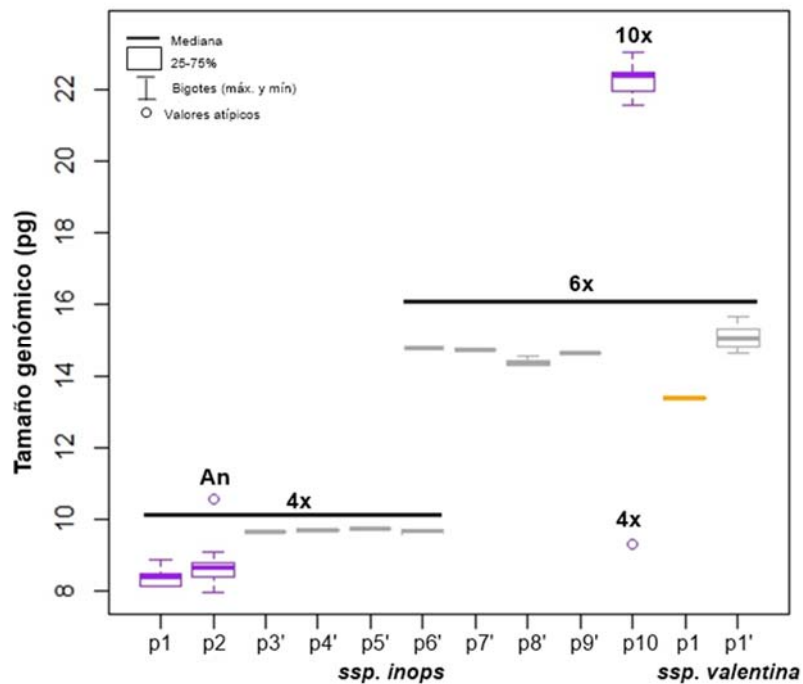
En el caso de *Festuca summilusitana* subsp. *cebollae*, también hay variación intraespecífica del tamaño genómico, siendo las poblaciones occidentales las que presentan los menores valores ( $2C = 13.79-14.01$  pg), que se corresponden con un nivel de ploidía inferido  $6x$ . Los conteos cromosómicos realizados por Fuente *et al.* (2001) en individuos de estas poblaciones apoyan este resultado ( $2n = 42$  cromosomas; sub *F. curvifolia*). En la población de Piqueras (en el límite entre Soria y La Rioja) se encontraron valores mayores ( $2C = 17.42$  pg), que se corresponden con un nivel de ploidía  $8x$  (Figura 6a), desconocido hasta la fecha.

La presencia de más de un nivel de ploidía (observado y/o inferido) en los taxones del complejo, el solapamiento parcial en el tamaño genómico de las distintas subespecies (p. ej., las plantas de Piqueras de *F. summilusitana* subsp. *cebollae* y las de Morcuera, Navacerrada y Guadarrama de *F. summilusitana* subsp. *lagascae*; y las plantas de Canencia de *F. summilusitana* subsp. *lagascae* y las de Manteigas de *F. summilusitana* subsp. *summilusitana*), y el gradiente de variación continuo en el nivel de ploidía inferido entre las poblaciones estudiadas, explican en parte la dificultad de segregación entre los taxones, posible únicamente por una intrincada combinación de caracteres morfológicos y

anatómicos. Además, en algunos casos, las ligeras diferencias morfológicas encontradas a nivel individual o poblacional son difuminadas al estudiar mayor número de individuos, como sucede en la subsp. *summilusitana*.

**b) El complejo de *F. inops* (Figura 8)**

Muy variable también en el tamaño genómico es *F. inops*, especie representada en el territorio peninsular por dos subespecies: *F. inops* subsp. *inops* y *F. inops* subsp. *valentina* (véase capítulo de Taxonomía). Los valores 2C obtenidos en *F. inops* subsp. *inops* (incl. *F. tarraconensis* y *F. michaelis*) sugieren la existencia de dos niveles más aparte del tetraploide ya conocido mediante conteos cromosómicos: el nivel hexaploide (2C = 14.30-14.82 pg, en material seco), y el decaploide (2C = 21.59-23.03 pg, en material fresco), este último encontrado en individuos de una población conquense cuya adscripción a la especie es inequívoca.



**Figura 8.** Box plots mostrando el tamaño genómico (en pg) y el nivel de ploidía inferido para cada población analizada de *F. inops* subsp. *inops* (Pto. Orihuela, p1; Pto. Portillo, p2; Els Ports, p3'; Tivissa-Llaberia, p4'; Montserrat, p5'; Luzaga, p6'; Carrascosa de Tajo, p7'; Pontón de la Oliva, p8'; Guadalix de la Sierra, p9'; Tragacete-Uña, p10), y *F. inops* subsp. *valentina* (Montcabrer, p1 y p1'). Las poblaciones donde solo se ha estudiado material seco se indican con un apóstrofe y con bordes grises en los box-plots.

Es importante señalar que para dicha subespecie se ha indicado el carácter diploide en las poblaciones del sureste de Francia e Italia (Foggi *et al.*, 2006), pero ningún conteo



cromosómico (Fuente *et al.*, 2001; Cebolla & Rivas Ponce, 2001), ni las estimaciones obtenidas aquí mediante FCM, han señalado la existencia de este nivel para el material ibérico del taxón.

Los tamaños genómicos encontrados en *F. inops* subsp. *valentina* sugieren un nivel de ploidía inferido 6x, que hasta la fecha no ha podido ser contrastado mediante conteo cromosómico.

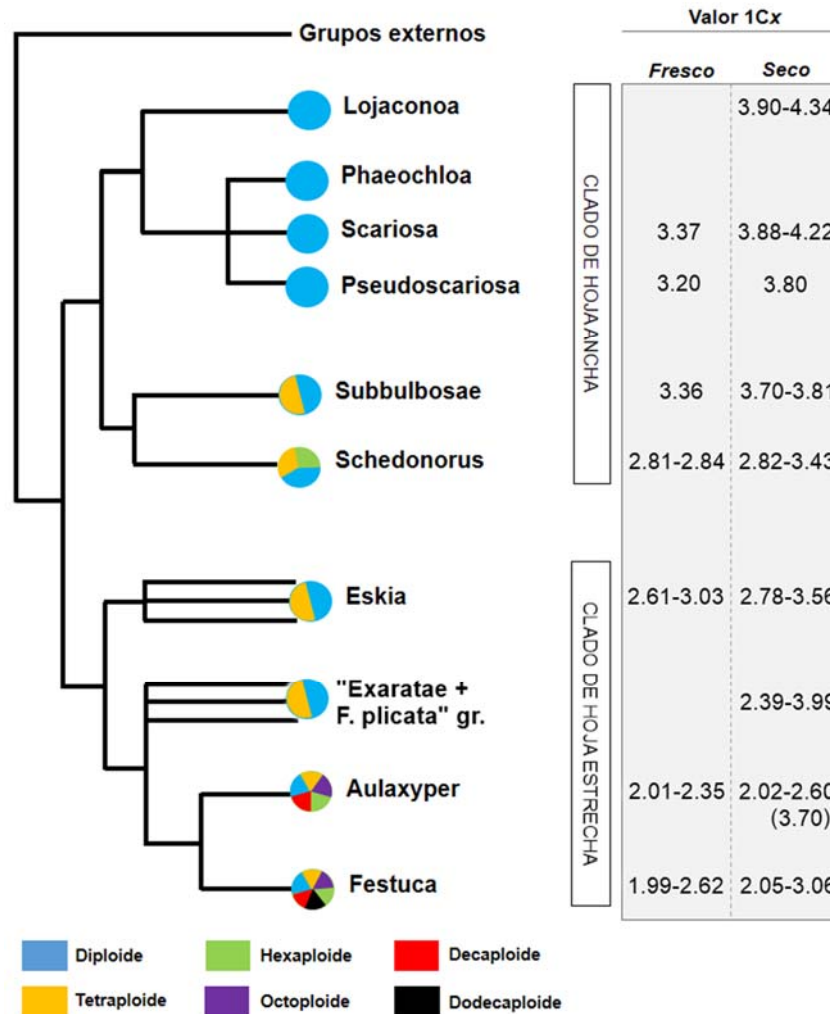
Existe heterogeneidad en el tamaño genómico al menos en dos poblaciones de *F. inops* subsp. *inops* (4x y 6x en Luzaga, y 4x y 10x en Tragacete-Uña; Figura 8), lo que podría estar detrás de la variabilidad morfológica intrapoblacional observada.

### ***Nivel de ploidía, tamaño genómico y filogenia***

En términos generales, los grupos basales incluyen taxones diploides, o poliploides de bajo nivel, mientras que en los grupos más derivados la especiación ha propiciado niveles más altos de ploidía (Figura 9). Así, en el clado de “hoja ancha”, las sects. *Lojaconoa*, *Scariosae*, *Phaeochloa*, y *Pseudoscariosa* comprenden taxones diploides, mientras que las sects. *Subbulbosae* y *Schedonorus* incluyen también tetraploides y hexaploides, si bien en esta última se ha obtenido hasta el nivel decaploide para algunos taxones marroquíes (Chandrasekharan *et al.*, 1972). En el clado de “hoja estrecha”, las sects. *Festuca* y *Aulaxyper* reúnen mayor número de taxones poliploides y en ellas se alcanzan los niveles de ploidía más altos del género (Figura 9), mientras que la sect. *Eskia* y el grupo “*Exaratae* + *F. plicata*” solo comprenden diploides y tetraploides. Las sects. *Festuca* y *Aulaxyper* están en pleno proceso de radiación y tienen una gran diversidad taxonómica, con muchas de sus especies adaptadas a ambientes de montaña, donde la poliploidía podría haber conferido mayores ventajas colonizadoras y adaptativas (Bennett, 1976; Madlung, 2013).

Por otro lado, se observaron diferencias destacables en el contenido de ADN nuclear entre las especies de *Festuca* pertenecientes a linajes diferentes. Las especies de “hoja ancha” mostraron mayores tamaños en el genoma monoploide (1Cx) con respecto a las de “hoja estrecha”. El mayor tamaño genómico monoploide del género se ha encontrado en el subgénero *Drymanthele*, siendo *F. altissima* (sect. *Phaeochloa*) la especie ibérica con el mayor valor 1Cx según estudios previos (1Cx = 4.47 pg; Šmarda *et al.* 2008a). Valores algo menores se han obtenido en las especies de las sects. *Lojaconoa*,

*Scariosae* y *Pseudoscariosa*, muy próximas filogenéticamente y consideradas los linajes más ancestrales de las *Festuca* de “hoja ancha” (Figura 9). La sección *Subbulbosae* muestra valores similares a los anteriores, mientras que las especies del subgénero *Schedonorus*, con las que presumiblemente está más relacionada, presentaron un menor genoma monoploide, que fue similar al de las especies de *Lolium* con las que conforma un clado monofilético (Bennett & Leitch, 2012).



**Figura 9.** Niveles de ploidía reportados por conteo cromosómico para las especies ibéricas que incluye cada sección, y tamaño genómico monoploide (valor 1Cx) obtenido en este trabajo en muestras frescas y secas. El paréntesis indica un valor dudoso (*F. henriquesii*). Árbol combinado simplificado de *Festuca s. str.*, basado en secuencias *ITS*, *trnLF*, *rps16* y *trnH-psbA* (ver árbol completo en Capítulo 4).

En el clado de las festucas de “hoja estrecha”, las especies de la sección *Eskia* mostraron los mayores valores de tamaño genómico monoploide (1Cx), lo que parece estar relacionado con su posición filogenética basal al resto. Las especies de las secciones *Festuca* y *Aulaxyper* presentaron los menores valores, mientras que *F. capillifolia* (grupo

“*Exaratae* + *F. plicata*”) mostró valores muy superiores (Tabla 2). Estas estimaciones deben ser comprobadas, pues los valores de las especies más próximas a ella (*F. clementei* y *F. plicata*) fueron similares a los de las sects. *Festuca* y *Aulaxyper*. El mayor valor del genoma monoploide en la sect. *Aulaxyper* fue dado a conocer por Loureiro *et al.* (2007) para *F. henriquesii* ( $1Cx = 2.93$  pg), valor que fue aún mayor en este estudio y que contrasta con el del resto de las especies de este grupo.

Se ha especulado que la variación en el tamaño y morfología de los cromosomas asociada a la evolución del género (Malik & Thomas, 1966; Loureiro *et al.*, 2007; Šmarda *et al.* 2008a) pueden explicar las diferencias observadas en el tamaño genómico entre las secciones.

### ***Consideraciones sobre las estimaciones en material seco***

El uso de material seco de herbario para cuantificar el tamaño genómico y estimar el nivel de ploidía abre una importante vía de trabajo en plantas, al permitir obtener datos sobre la diversidad de citótipos de una manera rápida y sobre gran número de poblaciones (Balao *et al.* 2009; Dušková *et al.* 2010; Sonnleitner *et al.* 2010). Tradicionalmente, las inferencias en el nivel de ploidía podían hacerse sobre material seco empleando otros métodos indirectos menos precisos, como son los análisis de la variación de tamaño de estomas y de granos de polen (Bidault, 1964). Dados los buenos resultados obtenidos en *Festuca*, el empleo de tejido seco en citometría de flujo permite, desde el punto de vista metodológico, un muestreo geográfico más amplio cuando la recolección de tejido fresco no es factible o el estudio cariológico es complejo por elevado número de cromosomas (Bainard *et al.* 2011). Además, permite detectar variaciones citogenéticas en el mismo material estudiado biométricamente. No obstante, a pesar de sus posibilidades, el estudio de material seco con FCM exige de ciertas precauciones. Según Suda & Trávníček (2006), debe evitarse la estimación del tamaño genómico absoluto en este tipo de tejidos, por el riesgo de que se encuentren mayores porcentajes de CV's, y por la pérdida de fluorescencia, si bien la fiabilidad de la estimación de ploidía no se ve comprometida en la mayoría de los casos. Consecuentemente, la interpretación de los resultados con muestras secas ha de hacerse con cautela y, de hecho, los resultados de los análisis de este tipo (aunque también con muestras en fresco) son siempre aproximativos, y siempre que sea posible deben de ser confirmados con análisis en muestras frescas y/o conteo cromosómico.

En el estudio efectuado, la predicción a partir de material seco de los diploides y de los poliploides de bajo nivel es más precisa que la de los poliploides altos, en los que las diferencias en el tamaño genómico son menores entre citótipos consecutivos (p. ej., en los niveles  $8x$  y  $10x$ ), y en todo caso tampoco permite la detección de aneuploides (Figura 4). Además, otra dificultad añadida es que en los poliploides de alto nivel, la variación del tamaño genómico es bastante continua, haciendo muy difícil a veces establecer el límite entre diferentes niveles de ploidía inferidos.

A diferencia de los resultados obtenidos por Šmarda (2006) y Suda & Trávníček (2006), los valores hallados en la cantidad de ADN de las especies estudiadas de *Festuca*, fueron siempre mayores en las muestras secas, algo que también se ha observado en otros géneros de angiospermas (Loureiro, *com. pers.*; Wefferling *et al.*, 2017). En todo caso, estos valores no se vieron afectados por el tiempo de conservación de las muestras (1-3 años), y fueron congruentes cuando se analizaron en diferentes días. Algunas especies estudiadas aquí –sobre todo las que se ubican en el linaje de las festucas de “hoja ancha”– deberían ser analizadas también con material fresco y en un mayor número de individuos con objeto de establecer aproximaciones más certeras, y confirmar así algunas estimaciones efectuadas.

## CONCLUSIONES

- Se aportan datos sobre el tamaño genómico y la incidencia de la poliploidía en 50 taxones ibéricos del género *Festuca*, siendo novedosa esta información en 34 de ellos.
- El tamaño genómico (valor  $2C$ ) en las especies estudiadas del género varía entre 3.80 pg y 31.91 pg, y el tamaño monoploide (valor  $1Cx$ ) entre 1.99 pg y 3.37 pg, valores máximos y mínimos obtenidos a partir de muestras frescas. En muestras secas las estimaciones fueron siempre mayores, y oscilaron entre  $2C = 4.41-32.74$  pg y  $1Cx = 2.02-4.34$  pg.
- Los niveles de ploidía inferidos fueron los esperados sobre la base de los conteos cromosómicos para la mayoría de los taxones estudiados, pero se ha encontrado una mayor diversidad citogenética a la esperada en 11 taxones, que sugiere la existencia de niveles de ploidía diferentes a los ya conocidos por conteo cromosómico.
- En la sect. *Festuca* se ha observado un amplio rango de variación del tamaño genómico, que se asocia a la alta incidencia de la poliploidía que muestra el grupo (valor  $2C$ ).

- Se ha detectado una variación intraespecífica sustancial del tamaño genómico holoploide (valor 2C) en 16 taxones del género, 11 de ellos pertenecientes a la sect. *Festuca*.

- La variación intraespecífica del nivel de ploidía inferido estuvo relacionada con las diferencias interpoblacionales en el tamaño genómico holoploide de los taxones. La variación intrapoblacional del valor 2C fue baja (hasta un 12%) y no estuvo asociada a diferencias en el nivel de ploidía inferido, excepto en algunas poblaciones de *F. inops* subsp. *inops*, *F. greuteri* var. *greuteri* y *F. hystrix*, y de forma ocasional.

- El tamaño genómico holoploide (valor 2C) obtenido en algunas poblaciones gredenses se asocia a un nivel de ploidía inferido tetradecaploide (14x), desconocido para el género y que discrepa con el hexaploide observado por conteo cromosómico.

- Las especies con mayor complejidad taxonómica incluyen taxones poliploides en los que se ha inferido varios niveles de ploidía, tres (4x, 6x, 10x) en *F. inops*, y hasta cinco (de 6x a 14x) en el caso de *F. summilusitana*.

- Se confirma la relación entre el tamaño genómico monoploide (valor 1Cx) y la filogenia del género. Las especies ubicadas en el linaje de “hoja ancha” presentaron, por lo general, mayores tamaños de genoma monoploide que las del linaje de “hoja estrecha”. Igualmente, los grupos basales de cada linaje mostraron valores 1Cx mayores que los grupos derivados.

- En las especies estudiadas del género *Festuca*, el uso de material seco de poca antigüedad ha dado resultados satisfactorios para inferir el nivel de ploidía de manera exploratoria. Las diferencias detectadas con respecto a las estimaciones procedentes de material fresco dificultaron comparaciones certeras sobre la variación del tamaño genómico entre los grupos más relacionados filogenéticamente.

## BIBLIOGRAFÍA

- Arumuganathan, K., Tallury, S. P., Fraser, M. L., Bruneau, A. H., & Qu, R. (1999) Nuclear DNA content of thirteen turfgrass species by flow cytometry. *Crop science* 39: 1518-1521.
- Bainard, J. D., Husband, B. C., Baldwin, S. J., Fazekas, A. J., Gregory, T. R., Newmaster, S. G., & Kron, P. (2011) The effects of rapid desiccation on estimates of plant genome size. *Chromosome Res* 19: 825-842.
- Balao, F., Casimiro-Soriguer, R., Talavera, M., Herrera, J. & Talavera, S. (2009) Distribution and diversity of cytotypes in *Dianthus broteri* as evidenced by genome size variations. *Ann. Bot.* 105:965-973.

- Balao, F., Valente, L. M., Vargas, P., Herrera, J. & Talavera, S. (2010) Radiative evolution of polyploid races of the Iberian carnation *Dianthus broteri* (Caryophyllaceae). *New Phytol.* 187: 542-551.
- Balao, F., Herrera, J. & Talavera, S. (2011) Phenotypic consequences of polyploidy and genome size at the microevolutionary scale: a multivariate morphological approach. *New Phytol.* 192: 256-265.
- Bennett, M. D. (1976) DNA amount, latitude, and crop plant distribution. *Environm. Exp. Bot.* 16: 93-108.
- Bennett, M. D. & Leitch, I. J. (2012) Plant DNA C-values database [database release 6.0]. <http://data.kew.org/cvalues/>
- Bidault, M. (1964) Relations entre la polyploïdie, les longueurs des cellules épidermiques et le diamètre des grains de pollen chez quelques types de *Festuca ovina* L. s. l. *Bull. Soc. Bot. France* 111: 111-119.
- Castro, M., Castro, S. & Loureiro, J. (2012) Genome size variation and incidence of polyploidy in Scrophulariaceae *sensu lato* from the Iberian Peninsula. *AoB PLANTS*: pls037.
- Castro, S. & Loureiro, J. (2014) El papel de la reproducción en el origen y la evolución de las plantas poliploides. *Ecosistemas* 23(3): 67-77.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (2001) *Festuca michaelis* (Poaceae), une nouvelle espèce pour la Péninsule Ibérique. *Fl. Medit.* 11: 363-371.
- Chandrasekharan, P., Lewis, E. J. & Borrill, M. (1972) Studies in *Festuca* II. Fertility relationships between species of sections *Bovinae* and *Scariosae*, and their affinities with *Lolium*. *Genetica* 43: 375-386.
- Chumová, Z., Krejčíková, J., Mandáková, T., Suda, J. & Trávníček, P. (2015) Evolutionary and taxonomic implications of variation in nuclear genome size: lesson from the grass genus *Anthoxanthum* (Poaceae). *PLoS ONE* 10: 1-17.
- Cires, E., Cuesta, C., Peredo, E. L., Revilla, M. A., Prieto, J. A. F. (2009) Genome size variation and morphological differentiation within *Ranunculus parnassifolius* group (Ranunculaceae) from calcareous screes in the northwest of Spain. *Pl. Syst. Evol.* 281:193-208
- Clayton, W. D. & Renvoize, S. A. (1986) *Genera graminum: grasses of the world*, HMSO Books, London.
- Cui, L., Wall, P. K., Leebens-Mack, J. H., Lindsay, B. G., Soltis, D. E., Doyle, J. J., Soltis, P. S., Carlson, J. E., Arumuganathan, K., Barakat, A., Albert, V. A., Ma, H., Pamphilis, C. W. (2006) Widespread genome duplications throughout the history of flowering plants. *Genome Res.* 16:738-749.
- Devesa, J. A., Catalán, P., Müller, J., Cebolla, C. & Ortúñez, E. (2013) Checklist de *Festuca* L. (Poaceae) en la Península Ibérica. *Lagasalia* 33: 183-274.
- Doležel, J., Sgorbati, S. & Lucretti, S. (1992) Comparison of three DNA fluorochromes for flow cytometric estimation of nuclear DNA content in plants. *Physiol. Pl.* 85:625-631.
- Doležel, J., Greilhuber, J. & Suda, J. (2007) Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. *Nat. Protoc.* 2: 2233-2244.



- Doležel, J., Greilhuber, J., Lucretti, S., Meister, A., Lysák, M. A., Nardi, L., & Obermayer, R. (1998) Plant genome size estimation by flow cytometry: inter-laboratory comparison. *Ann. Bot.* 82:17-26.
- Dubcovsky, J. & Martínez, A. (1992) Distribución geográfica de los niveles de ploidía en *Festuca. Parodiana* 7: 91-99.
- Dušková, E., Kolář, F., Sklenář, P., Rauchová, J., Kubešová, M., Fér, T., Suda, J. & Marhold, K. (2010) Genome size correlates with growth form, habitat and phylogeny in the Andean genus *Lasiocephalus* (Asteraceae). *Preslia* 82:127-148.
- Ezquerro-López, D., Kopecký, D., & Inda, L. Á. (2017) Cytogenetic relationships within the Maghrebian clade of *Festuca* subgen. *Schedonorus* (Poaceae), using flow cytometry and FISH. *Anales Jard. Bot. Madrid* 74: 1-9.
- Ferrero Lomas, L. M. (1999) Citogenética, evolución y biogeografía de las secciones *Festuca* L. (Intravaginales) y *Eskia* Willk. del género *Festuca* L. (Poaceae) en la Península Ibérica (Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid).
- Foggi, B., Gherardi, M. E., Signorini, M. A., Rossi, G. & Bruschi, P. (2006) *Festuca inops* and *Festuca gracilior* (Poaceae): are they two different species? *Bot. J. Linn. Soc.* 151: 239-258.
- Fuente, V., Ferrero, L. M. & Ortúñez, E. (2001) Chromosome counts in the genus *Festuca* L. section *Festuca* (Poaceae) in the Iberian Peninsula. *Bot. J. Linn. Soc.* 137: 385-398.
- Galbraith, D., Harkins, K., Maddox, J., Ayres, N., Sharma, D. & Firoozabady, E. (1983) Rapid flow cytometric analysis of the cell cycle in intact plant tissues. *Science* 220:1049-1051.
- Grant, V. (1981) *Plant speciation*. Columbia University Press, New York, USA.
- Greilhuber, J. (1998) Intraspecific variation in genome size: a critical reassessment. *Ann. Bot.* 82(suppl. A): 27-35.
- Greilhuber, J., Doležel, J., Lysák, M. A., Bennett, M. D. (2005) The origin, evolution and proposed stabilization of the terms 'genome size' and 'C-value' to describe nuclear DNA contents. *Ann. Bot.* 95: 255-260.
- Huff, D. R. & Palazzo, A. J. (1998) Fine fescue species determination by flow cytometry. *Crop. Sci.* 38: 445-450.
- Inda, L. A., Segarra-Moragues, J. G., Müller, J., Peterson, P. M. & Catalán, P. (2008) Dated historical biogeography of the temperate Loliinae (Poaceae, Pooideae) grasses in the northern and southern hemispheres. *Molec. Phylogen. Evol.* 46: 932-957.
- Kopecký, D., Havránková, M., Loureiro, J., Castro, S., Lukaszewski, A. J., Bartoš, J., Kopecká, J. & Doležel, J. (2010) Physical distribution of homoeologous recombination in individual chromosomes of *Festuca pratensis* in *Lolium multiflorum*. *Cytogenet Genome Res.* 129: 162-172.
- Kron, P., Suda J. & Husband B. C. (2007) Applications of flow cytometry to evolutionary and population biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38: 847-876.
- Leitch, I. J. & Bennett, M. D. (2004) Genome downsizing in polyploid plants. *Biol. J. Linn. Soc.* 82: 651-633.

- Leitch, A. R. & Leitch, I. J. (2008) Genomic plasticity and the diversity of polyploid plants. *Science* 320: 481-483.
- Levitsky, G. A., & Kuzmina, N. E. (1927) Karyological investigations on the systematics and phylogenetics of the genus *Festuca*. *Trudy Prikl. Bot. Genet. Selek.* 17: 3-21.
- Levy, A. A. & Feldman, M. (2002) The impact of polyploidy on grass genome evolution. *Plant Physiol.* 130: 1587-1593.
- Lewis, W. H. (1980) Polyploidy in angiosperms: Dicotyledons. In: Lewis W. H. (ed.). *Polyploidy: Biological relevance*: 241-268. Plenum Press, New York, New York, USA.
- Lihová, J., Tribsch, A. & Marhold, K. (2003) The *Cardamine pratensis* (Brassicaceae) group in the Iberian Peninsula: taxonomy, polyploidy and distribution. *Taxon* 52: 783-802.
- Loureiro, J., Kopecký, D., Castro, S., Santos, C., & Silveira, P. (2007) Flow cytometric and cytogenetic analyses of Iberian Peninsula *Festuca* spp. *Pl. Syst. Evolution* 269: 89-105.
- Loureiro, J., Trávníček, P., Rauchová, J., Urfus, T., Vít, P., Štech, M., Castro, S. & Suda, J. (2010) The use of flow cytometry in the biosystematics, ecology and population biology of homoploid plants. *Preslia* 82: 3-21.
- Madlung, A. (2013) Polyploidy and its effect on evolutionary success: old questions revisited with new tools. *Heredity* 110: 99-104.
- Malik, C. P. & Thomas, P. T. (1966) Karyotypic studies in some *Lolium* and *Festuca* species. *Caryologia* 19: 167-196.
- Marques, I., Loureiro, J., Draper, D., Castro, M., & Castro, S. (2018) How much do we know about the frequency of hybridisation and polyploidy in the Mediterranean region? *Pl. Biol. (Stuttgart)* 20: 21-37.
- Masterson, J. (1994) Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science* 264: 421-423.
- Murray, B. (2005) When does intraspecific C-value variation become taxonomically significant? *Ann. Bot.* 95: 119-125.
- Ortúñez, E. & Fuente, V. (1995) Reports 394-400 En: Kamari, G., Felber, F. & Garvari, F. (eds.) Mediterranean chromosome number reports, 5. *Fl. Medit.* 5: 261-373.
- Paterson, A. H., Bowers, J. E. & Chapman, B. A. (2004) Ancient polyploidization predating divergence of the cereals, and its consequences for comparative genomics. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 101: 9903-9908.
- Pyke, S., Sáez, L., Molero, J., & Garnatje, T. (2016) *Festuca dertosensis* (Poaceae), an overlooked fescue from the NE Iberian Peninsula. *Willdenowia* 46(3): 367-377.
- Sampoux, J. P. & Huyghe, C. (2009) Contribution of ploidy-level variation and adaptive trait diversity to the environmental distribution of taxa in the ‘fine-leaved fescue’ lineage (genus *Festuca* subg. *Festuca*). *J. Biogeogr.* 36: 1978-1993.
- Seal, A. G. (1983) DNA variation in *Festuca*. *Heredity* 50(3): 225-236.
- Shapiro, H. M. (2003) *Practical Flow Cytometry*, ed. 4. Wiley Liss, New York.
- Šmarda, P. 2006. DNA ploidy levels and intraspecific DNA content variability in Romanian fescues (*Festuca* L., Poaceae), measured in fresh and herbarium material. *Folia Geobot.* 41: 417-432.

- Šmarda, P. & Bureš, P. (2006) Intraspecific DNA content variability in *Festuca pallens* on different geographical scales and ploidy levels. *Ann. Bot.* 98: 665-678.
- Šmarda, P., & Stančík, D. (2006) Ploidy level variability in South American fescues (*Festuca* L., Poaceae): use of flow cytometry in up to 5 1/2-year-old caryopses and herbarium specimens. *Pl. Biol.* 8: 73-80.
- Šmarda, P., Bureš, P., & Horová, L. (2007) Random distribution pattern and non-adaptivity of genome size in a highly variable population of *Festuca pallens*. *Ann. Bot.* 100: 141-150.
- Šmarda, P., Bureš, P., Horová, L., Foggi, B. & Rossi, G. (2008a) Genome size and GC content evolution of *Festuca*: ancestral expansion and subsequent reduction. *Ann. Bot.* 101(3): 421-433.
- Šmarda, P., Bureš, P., Horová, L. & Rotreklová, O. (2008b) Intrapopulation genome size dynamics in *Festuca pallens* and the early stages of genome size evolution in plants. *Ann. Bot.* 102: 599-607.
- Šmarda, P., Horová, L., Bureš, P., Hralová, I. & Marková, M. (2010) Stabilizing selection on genome size in a population of *Festuca pallens* under conditions of intensive intraspecific competition. *New Phytol.* 187: 1195-1204.
- Šmarda, P., Müller, J., Vrána, J., & Kočí, K. (2005) Ploidy level variability of some Central European fescues (*Festuca* subg. *Festuca*, Poaceae). *Biologia (Bratislava)* 60(1): 25-36.
- Soltis, D. E. & Soltis, P. S. (1999) Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trends Ecol. Evol.* 14: 348-352.
- Soltis, D. E., Soltis, P. S., Schemske, D. W., Hancock, J. F., Thompson, J. N., Husband, B. C. & Judd, W. S. (2007) Autopolyploidy in angiosperms: have we grossly underestimated the number of species? *Taxon* 56: 13-30.
- Soltis, D. E., Bell, C. D., Kim, S & Soltis, P. S. (2008) Origin and early evolution of angiosperms. *Ann. New York Acad. Sci.* 1133: 3-25.
- Soltis, D. E., Albert, V. A., Leebens-Mack, J., Bell, C. D., Paterson, A. H., Zheng, C., Sankoff, D., Pamphilis, C. W., Wall, P.K. & Soltis, P. S. (2009) Polyploidy and angiosperm diversification. *Amer. J. Bot.* 96: 336-348.
- Sonnleitner, M., Flatscher, R., García, P. E., Rauchová, J., Suda, J., Schneeweiss, G. M., Hülber, K., Schönswetter, P. (2010) Distribution and habitat segregation on different spatial scales among diploid, tetraploid and hexaploid cytotypes of *Senecio carniolicus* (Asteraceae) in the Eastern Alps. *Ann. Bot.* 106: 967-977.
- Španiel, S., Marhold, K., Hodálová, I. & Lihová, J. (2008) Diploid and tetraploid cytotypes of *Centaurea stoebe* (Asteraceae) in Central Europe: morphological differentiation and cytotype distribution patterns. *Folia Geobot.* 43: 131-158.
- Španiel, S., Marhold, K., Filová, B. & Zozomová-Lihová, J. (2011) Genetic and morphological variation in the diploid–polyploid *Alyssum montanum* in Central Europe: taxonomic and evolutionary considerations. *Pl. Syst. Evol.* 294:1-25
- Stace, C. A. (2000) Cytology and cytogenetics as a fundamental taxonomic resource for the 20th and 21st centuries. *Taxon* 49: 451-477.
- Stählin, A. (1929) Morphologische und zytologische Untersuchungen an Gramineen. *Wiss. Arch. Landwirtsch., Abt. A* 1: 330-398.

- Stebbins, G. L. (1950) *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York, USA.
- Stuessy, T. F., Blösch, C., Villaseñor, J. L., Rebernick, C. A., & Weiss-Schneeweiss, H. (2011) Phylogenetic analyses of DNA sequences with chromosomal and morphological data confirm and refine sectional and series classification within *Melampodium* (Asteraceae, Millerieae). *Taxon* 60(2): 436-449.
- Suda, J. & Trávníček, P. (2006) Estimation of relative nuclear DNA content in dehydrated plant tissues by flow cytometry. *Curr Protoc Cytom.* 7-30.
- Suda, J., Krahulcová, A., Trávníček, P. & Krahulec, F. (2006) Ploidy level versus DNA ploidy level: an appeal for consistent terminology. *Taxon* 55: 447-450.
- Suda, J., Krahulcová, A., Trávníček, P., Rosenbaumová, R., Peckert, T., & Krahulec, F. (2007) Genome size variation and species relationships in *Hieracium* sub-genus *Pilosella* (Asteraceae) as inferred by flow cytometry. *Ann. Bot.* 100: 1323-1335.
- Thiers, B. (2017) *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>.
- Wefferling, K. M., Castro, S., Loureiro, J., Castro, M., Tavares, D., & Hoot, S. B. (2017) Cytogeography of the subalpine marsh marigold polyploid complex (*Caltha leptosepala* sl, Ranunculaceae). *Amer. J. Bot.* 104: 271-285.
- Yu, J., Wang, J., Lin, W., Li, S.G., Li, H., Zhou, J., Ni, P.X., Dong, W., Hu, S.N., Zeng, C.Q., et al. (2005) The genomes of *Oryza sativa*: A history of duplications. *PLoS Biol.* 3: e38. 266-281 pp.

# Capítulo 4

*Estudio filogenético*

---





## INTRODUCCIÓN

En la actualidad, el género *Festuca* se considera parafilético, y ha sido objeto de diversos estudios filogenéticos con marcadores moleculares con objeto de conocer las relaciones entre sus especies, y su origen evolutivo y/o biogeográfico (p. ej., Charmet *et al.*, 1997; Torrecilla & Catalán, 2002; Catalán *et al.*, 2004; Torrecilla *et al.*, 2004; Nova *et al.*, 2006; Inda *et al.*, 2008; Díaz-Pérez *et al.*, 2012; Minaya *et al.*, 2017; Pimentel *et al.*, 2017). Los análisis moleculares, basados en marcadores nucleares y cloroplásticos, han puesto de manifiesto que el género *Festuca s. str.* está estrechamente relacionado con otros géneros de la subtribu Loliinae (tribu Poaceae, subfamilia Pooideae), con los que forma un clado monofilético para el que se reconocen dos grandes linajes: el de “hoja ancha”, y el de “hoja estrecha” (Charmet *et al.*, 1997; Torrecilla & Catalán, 2002). No obstante, los marcadores moleculares habitualmente empleados (la región nuclear *ITS*, y las regiones cloroplásticas *trnL-F*, *trnL-T* o *trnL*), no han permitido resolver la filogenia de algunos grupos, pues las relaciones interespecíficas no quedan bien definidas (Inda *et al.*, 2008). La gran diversidad de secuencias incluso dentro de una misma especie (Gaut *et al.*, 2000), el alto nivel de polimorfismo detectado en las poblaciones (Nova *et al.*, 2006), y las relaciones reticulares (Šmarda *et al.*, 2008), dificultan el conocimiento sobre la evolución del género. En la familia Poaceae también se han empleado otros marcadores cloroplásticos, como el *matK*, *ndhF*, *rps16* y *trnH-psbA*, entre otros, con resultados relevantes para muchos taxones, pero que no han sido aún testados en *Festuca* (Shaw *et al.*, 2005; Soreng *et al.*, 2015; Saarela *et al.*, 2015, 2017).

### **Objetivos**

El objetivo principal de este estudio ha sido conocer las afinidades filogenéticas entre los taxones de *Festuca* con representación en la Península Ibérica. Para ello, se ha incrementado el número de taxones y poblaciones peninsulares analizadas con respecto a estudios previos, y se han secuenciado algunos taxones por vez primera. Además de los habituales marcadores *ITS* y *trnL-F*, se han secuenciado dos marcadores cloroplásticos que no han sido analizados previamente en el género (*rps16* y *trnH-psbA*), en el intento de mejorar la resolución en la filogenia, y sobre todo en lo concerniente a los taxones de la sección *Festuca*.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### *Material vegetal*

Se han analizado 102 individuos pertenecientes 50 taxones (44 especies), entre ellos 19 taxones que no habían sido analizados en estudios moleculares previos (cf. Catalán *et al.* 2004; Nova *et al.* 2006; Inda *et al.* 2008). La elección de las muestras de los taxones de la sección *Festuca* (objeto del estudio de esta Tesis) se realizó tras un estudio taxonómico y corológico preliminar, con el objeto de hacer un muestreo representativo de aquellos, y en la mayor parte de su área de distribución peninsular.

Para los análisis<sup>2</sup>, se utilizaron hojas de los brotes estériles, recolectadas *in situ* y preservadas en sílica gel (testigos conservados en el herbario COFC; acrónimos según Thiers, 2017), o bien obtenidas a partir de especímenes de herbario. En el primer caso, el acopio de material se efectuó mediante campañas de muestreo llevadas a cabo entre los meses de mayo y julio, durante el período 2011-2014. La lista de taxones, localidades y pliegos testigo se muestran en el Apéndice 1.

### *Extracción, amplificación y secuenciación de ADN*

El ADN se extrajo usando el kit comercial *DNeasy plant extraction minikit* (Qiagen, California), siguiendo las instrucciones del fabricante. Se amplificó la región nuclear *ITS* (usando los primers *ITS1* y *ITS4*; White *et al.*, 1990), y las siguientes regiones cloroplásticas: *trnL-F* (primers *trnC* y *trnF*; Taberlet *et al.*, 1991), el intrón *rps16* (primers *rps16F* y *rps16R*; Shaw *et al.*, 2005), y el espaciador intergénico *trnH-psbA* (primers *trnH<sup>GUG</sup>* y *psbA*; Shaw *et al.*, 2005). Los dos primeros marcadores han sido previamente utilizados en estudios sobre *Festuca* (Charmet *et al.*, 1997; Torrecilla & Catalán, 2002; Catalán *et al.*, 2004; Lloyd *et al.*, 2007), mientras que el *rps16* y, sobre todo, el *trnH-psbA*, se han usado en la subfamilia Pooideae (p. ej., Romaschenko *et al.*, 2012; Pimentel *et al.*, 2017).

Las reacciones de la PCR para un volumen total de 25 µl incluyeron los siguientes componentes: 2,5 µl de solución tampón, 2 µl de dNTP, 1,6 µl de MgCl<sub>2</sub>, 1 µl de cada primer, 0,3 µl de Taq polimerasa, 1 µl de suero de albúmina bovina (BSA), y 1 µl de ADN de cada muestra; el volumen final se alcanzó añadiendo la cantidad necesaria de

---

<sup>2</sup> Todos los análisis fueron llevado a cabo en laboratorio del Dpto. de Biología Molecular e Ingeniería Bioquímica de la Universidad Pablo de Olavide.

dH<sub>2</sub>O. Para el marcador *ITS* se añadió 1 µl de DMSO, y en las muestras más recalcitrantes se incrementó el volumen de MgCl<sub>2</sub> para amplificar el *trnL-F*.

El marcador *ITS* fue amplificado siguiendo las condiciones de PCR de Lloyd *et al.* (2007). Para las regiones cloroplásticas se usaron los siguientes parámetros: desnaturalización inicial 94°C/5', 30 ciclos × (94°C/1', 52°C/1', 72°C/1') y extensión final de 72°C/15', para la región *trnL-F*; 80°C/5', 35 × (94°C/30", 55°C/30", 72°C/1') y 72°C/5', para el marcador *rps16*, y finalmente 80°C/5', 35 × (94°C/30", 55°C/30", 72°C/1') y 72°C/10', para el marcador el *trnH-psbA*. La reacción de la PCR fue llevada a cabo en termocicladores T100 thermal cycler (Bio-Rad), y los productos resultantes de la PCR fueron purificados con el kit ExoSAP (USB, Cleveland, Ohio, USA), en ambos casos siguiendo las instrucciones de los fabricantes. Las compañías STAB VIDA (Portugal) y GATC Biotech (Alemania), proporcionaron los servicios de secuenciación.

### **Análisis filogenético**

En el presente estudio se han obtenido 374 nuevas secuencias de ADN (98 de *ITS*, 74 de *trnL-F*, 100 de *trnH-psbA* y 102 de *rps16*; Apéndice 1), que fueron visualizadas, junto con sus correspondientes cromatogramas, y alineadas utilizando MAFFT v.7 (Katoh & Standley, 2013), con el programa Geneious 10.0 (Biomatters, Auckland, Nueva Zelanda). En aquellos casos en que las secuencias presentaban alguna ambigüedad, estas se codificaron siguiendo el código internacional de la IUPAC (Cornish-Bowden, 1984). Todas las secuencias fueron verificadas utilizando Blast (Altschul *et al.*, 1990). Al objeto de completar el muestreo para el análisis filogenético, además de los taxones secuenciados en este estudio, se incluyeron un total de 197 secuencias extraídas de GenBank (95 del *ITS*, 88 del *trnL-F*, y 14 del *trnH-psbA*), previamente revisadas (Apéndice 1), procurando escoger para cada clado previsto al menos un representante propuesto en análisis moleculares previos (Torrecilla & Catalán 2002; Catalán *et al.*, 2004; Inda *et al.*, 2008; Pimentel *et al.*, 2017). Como grupos externos se escogieron representantes de las subtribus más afines (Parapholiinae, Dactylidinae y Cynosurinae) y de las más alejadas (Poinae, Coleanthinae, Aveninae, Sesleriinae, Brachypodieae, Meliceae y Stipeae). La longitud del alineamiento para cada una de las regiones analizadas fue de: 624 pb, para el marcador *ITS*; 1136 pb para el *trnL-F*; 726 pb para el *trnH-psbA*; y 823 pb para el *rps16*.

Todas las regiones se analizaron independientemente para testar la posible incongruencia entre marcadores. Una vez descartada esta, se combinaron las regiones cloroplásticas, y se procedió a realizar tres análisis: *ITS* en solitario, regiones cloroplásticas en solitario, y una vez analizada la concordancia de resultados se analizó una súper-matriz que contenía las secuencias alineadas para el *ITS* y todos los marcadores cloroplásticos.

Se utilizaron los dos métodos más comúnmente usados para la reconstrucción filogenética: máxima verosimilitud (MV) e inferencia bayesiana (IB), tal y como se encuentran implementados en el nodo de supercomputación CIPRES Science Gateway (Miller *et al.*, 2010).

Para la MV se utilizó el software RaxML-HPC2 v8.2.8 (Stamatakis, 2014), utilizando como modelo la opción por defecto GTRCAT, y permitiendo al programa realizar el bootstrap con 1000 réplicas seguidas de la búsqueda del mejor árbol posible. Los valores de bootstrap (BS) de 90%-100% fueron considerados como apoyo fuerte, 70%-89% como moderado, y 50%-69% como débil.

Para la IB se usó MrBayes 3.2.3 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003). Se siguió el Akaike Information Criterion (Akaike, 1974) como está implementado en Jmodeltest 2.1.6 (Darriba *et al.*, 2012), y se determinó que el modelo de sustitución más adecuado para el análisis era el GTR+G. En MrBayes se realizaron dos análisis independientes de  $50 \times 10^6$  generaciones, con dos cadenas Markov Chain Monte Carlo, y cuatro *swaps* por generación, muestreando parámetros y árboles cada 1000 generaciones. Se utilizó el programa Tracer v 1.6 (Rambaut *et al.*, 2014) para comprobar que el tamaño efectivo *a posteriori* del muestreo era suficiente. Los primeros 5000 árboles (10%) fueron descartados para asegurar que todas las muestras incluidas en el árbol de consenso habían llegado a converger. Solo probabilidades posteriores (PP) iguales o mayores de 0.9 se consideraron como apoyo fuerte.

## RESULTADOS

La exposición de los resultados se centra principalmente en los clados que incluyen las especies del género *Festuca s. str.*

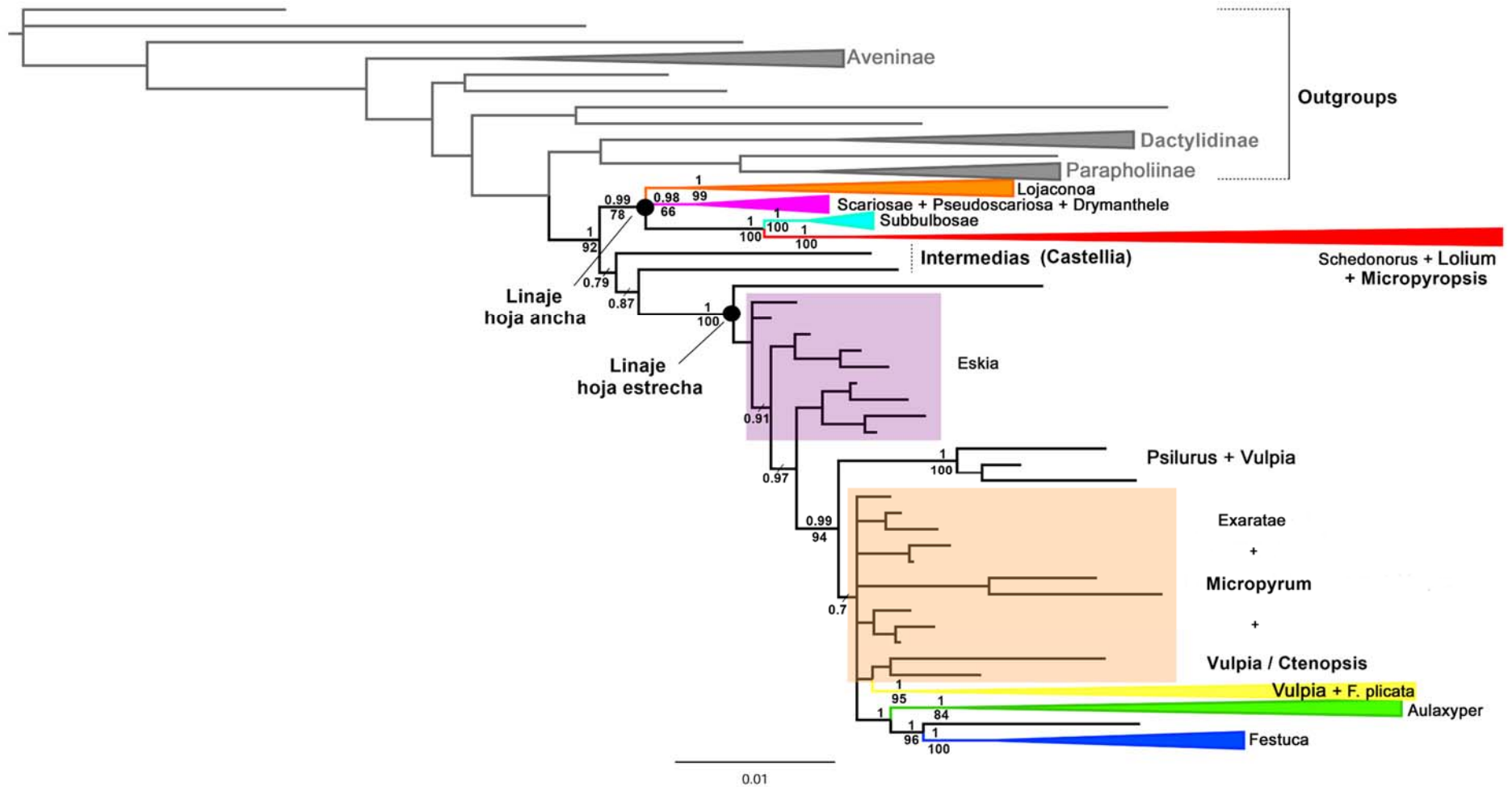
Los árboles filogenéticos de consenso obtenidos por los métodos de inferencia bayesiana (IB) y de máxima verosimilitud (MV) derivados de la matriz conjunta (*ITS* +

cloroplasto) se representan en las Figuras 1 y 2, y los de las regiones nuclear y cloroplástica en solitario en el Apéndice 2. En líneas generales, la topología de los árboles obtenidos a partir de la región *ITS* y de la región cloroplástica fue congruente para los principales clados en los dos métodos de inferencia utilizados (Apéndice 2). Del análisis combinado de las regiones *ITS* y cloroplástica, resultó un árbol (Figura 1) cuyas relaciones filogenéticas recibieron mayor apoyo (probabilidad posterior y bootstrap) que en los árboles resultantes del análisis independiente de las regiones estudiadas (Apéndice 2) y, en particular, los principales nodos obtuvieron mayor soporte estadístico en el árbol bayesiano de consenso (Figuras 1 y 2).

Los análisis de inferencia bayesiana y los de máxima verosimilitud confirmaron la parafilia del género *Festuca*, como lo demuestra la inclusión de algunos géneros de la subtribu Loliinae tradicionalmente considerados de forma independiente (de los aquí incluidos: *Lolium*, *Micropyropsis*, *Castellia*, *Wangenheimia*, *Vulpia*, *Psilurus*, *Micropyrum* y *Ctenopsis*). Las especies de estos géneros junto con las de *Festuca* conforman un clado fuertemente soportado en el árbol combinado *ITS* + cloroplasto (1 PP y 92% BS; Figura 1), e independiente de los grupos externos estudiados, siendo las subtribus Parapholiinae, Dactylidinae y Cynosurinae las más próximas filogenéticamente a Loliinae (Figura 2a y b; Apéndice 2).

Los análisis efectuados definieron dos grandes clados adentro de la subtribu Loliinae, las comúnmente llamadas *Festuca* de “hoja ancha”, y las de “hoja estrecha”. El linaje de “hoja ancha” se resolvió como monofilético en el árbol combinado (0.99 PP y 78% BS; Figura 1) y en el del marcador cloroplástico (0.95 PP y 89% BS; Apéndice 2c,d), pero no para la región *ITS*, donde formaron una politomía (Apéndice 2a,b). El linaje de “hoja estrecha” conformó un clado monofilético con buen apoyo estadístico en todos los análisis realizados (combinado con 1 PP, 100% BS; *ITS* con 1 PP, 87% BS; y cloroplasto > 0.9 PP, 96% BS; Figura 1 y Apéndice 2).

Las relaciones filogenéticas encontradas en los taxones de “hoja ancha” se reflejan en la Figura 2b. Muchos de los subclados con apoyo estadístico en el árbol combinado se corresponden con secciones reconocidas en el género *Festuca*, como *Lojaconoa* (1 PP, 99% BS), *Subbulbosae* (1 PP, 100% BS), *Scariosae* (1 PP, 100% BS), y *Pseudoscariosa* (1 PP, 100% BS). Las especies del subgénero *Schedonorus* (sects. *Plantynia* y *Schedonorus*) formaron un clado monofilético junto con representantes de los géneros



**Figura 1.** Esquema del árbol combinado de las secuencias *ITS* y de las cloroplásticas (*rps16*, *trnL-F*, y *trnH-psbA*) obtenido por máxima verosimilitud e inferencia bayesiana. Los números encima de las ramas indican valores de PP, y los de abajo de las ramas los valores de BS. Los nodos colapsados indican grupos monofiléticos, y los sombreados señalan grupos parafiléticos. Sólo se muestran valores de PP >0.5 y BS >50%.



*Lolium* y *Micropyropsis* (1 PP, 100% BS), sin bien las especies de *Lolium* constituyeron a su vez un subclado monofilético (1PP, 83% BS). La sect. *Subbulbosae* conformó un clado hermano al de *Schedonorus/Micropyropsis/Lolium* en los árboles combinados (1 PP, 100% BS). Consecuentemente, tal y como se reconoce hoy día, *Festuca* subgen. *Schedonorus* resulta ser parafilético, y en los análisis efectuados no queda resuelta la posición de su sección *Plantynia* (representada por *F. gigantea*). En los árboles obtenidos tampoco queda resuelta la sección *Phaeochloa* (subgénero *Drymanthele*), cuyas especies (*F. lasto* y *F. altissima*) formaron un clado monofilético junto con las especies de las secciones *Scariosae* y *Pseudoscariosa* (con apoyo fuerte en el árbol combinado de inferencia bayesiana; 0.98 PP). Tampoco se esclarece la relación entre las secciones anteriores y las secciones *Lojaconoa* y *Subbulbosae*, al quedar todas en ellas integradas en una politomía (Figura 2b) o en asociaciones sin apoyo estadístico (Apéndice 2).

En el clado de los taxones de “hoja estrecha” se delimitan varios linajes, que divergen de forma sucesiva, con apoyo solo en el árbol combinado de IB. Las especies de la sección *Eskia* aparecen en varios de ellos, evidenciando su carácter parafilético, y ocupando una posición basal respecto del resto de los taxones (Figura 1 y 2c). Las relaciones interespecíficas dentro de esta sección no quedan resueltas, pues las especies aparecen formando una politomía (Figura 2c). Con respecto a las relaciones intraespecíficas, tan solo las poblaciones de *F. elegans* (0.92 PP y 83% BS) y *F. gautieri* (0.96 PP y 60% BS) formaron clados con apoyo.

*Festuca capillifolia* y *F. borderei* quedaron emplazadas, junto con *F. clementei* y *F. pyrenaica*, en un grupo parafilético. En los árboles filogenéticos, todas ellas forman una politomía junto con el clado monofilético integrado por *F. plicata/Ctenopsis/Vulpia* p.p. (0.71 PP, 71% BS). Las especies de *Vulpia* p.p. formaron un clado hermano de *F. plicata*, fuertemente soportado en el árbol combinado (1 PP, 95% BS; Figuras 1 y 2c). El árbol combinado (Figura 2c) resolvió con buen apoyo la monofilia de *F. pyrenaica* (1 PP, 100% BS), *F. clementei* (0.97 PP, 91% BS) y *F. plicata* (1 PP, 93% BS), pero sólo en el ITS (Apéndice 2a,b) quedaron reunidas todos los representantes de *F. capillifolia* (1 PP, 94% BS).

En una posición derivada respecto de las especies anteriores (grupo “*Exaratae* + *F. plicata/Vulpia/Ctenopsis*”), se resolvieron dos clados hermanos: el que incluye a las especies de *Festuca* sect. *Aulaxyper* y *Vulpia bromoides* (1 PP, 84% BS), y el que incluye a las especies de *Festuca* sect. *Festuca* y *Wangenheimia* (1 PP, 96% BS).



Figura 2. Continúa en la siguiente página

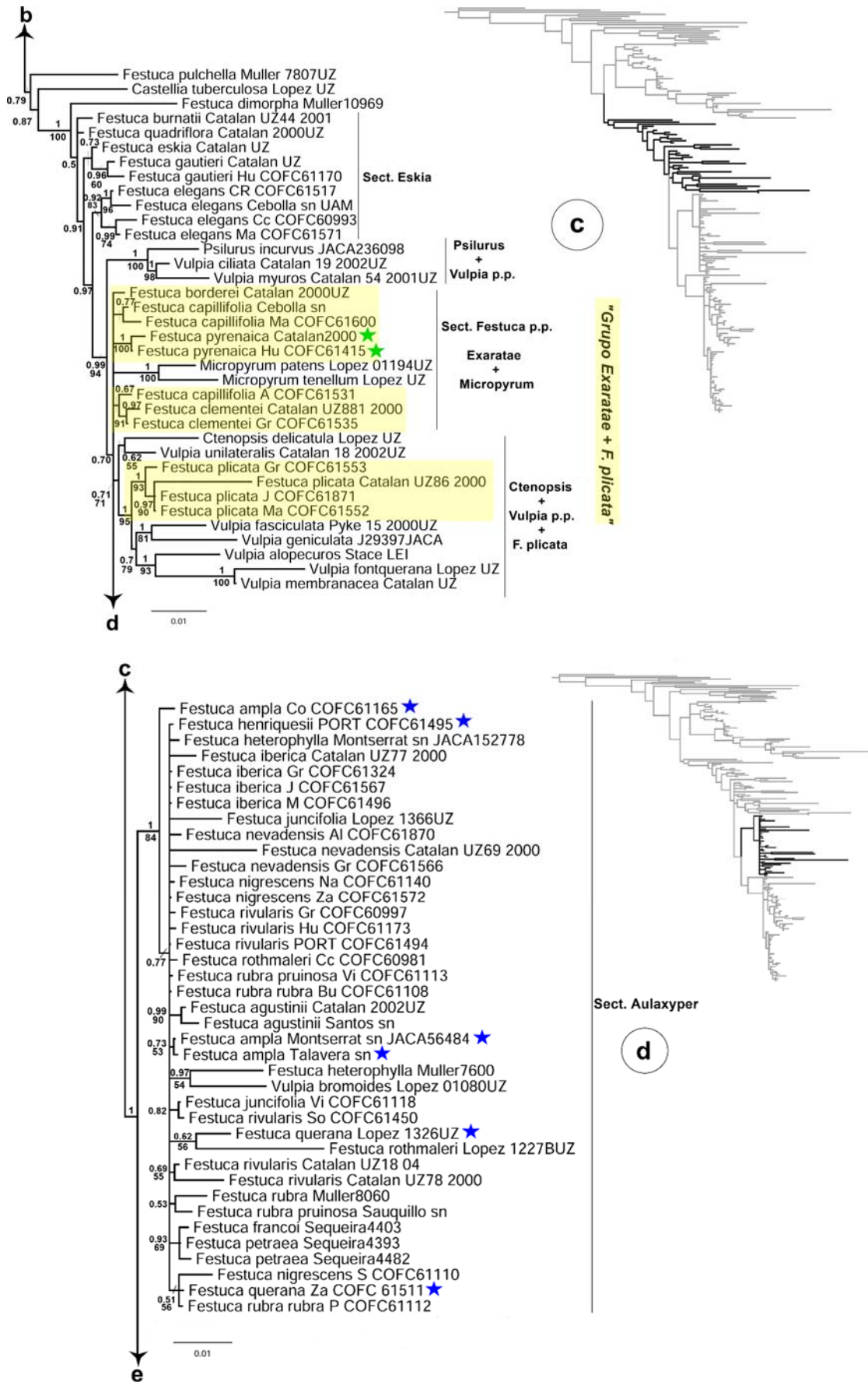
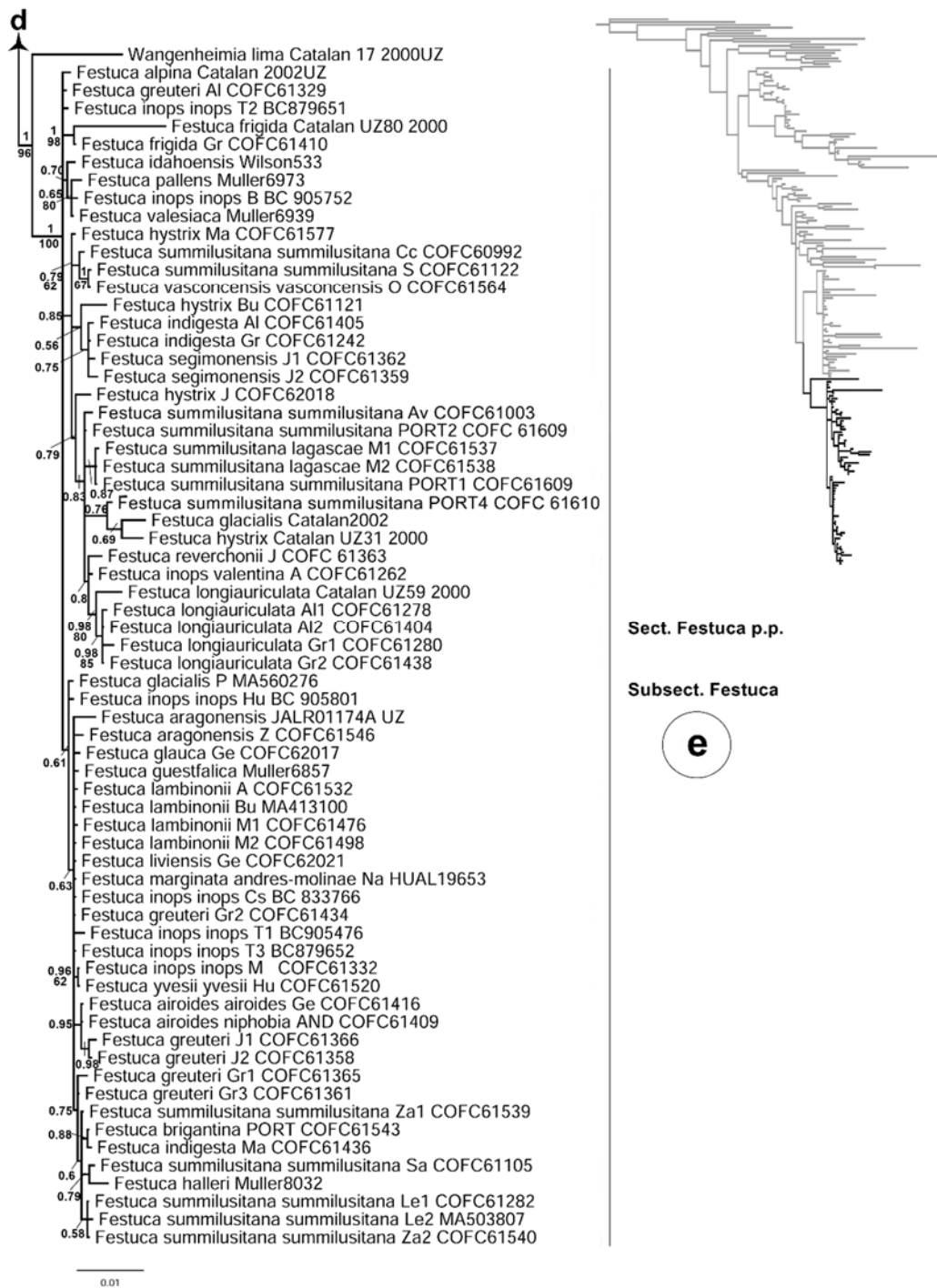


Figura 2. Continúa en la siguiente página



**Figura 2.** Árbol combinado de las secuencias ITS y cloroplásticas (*rps16*, *trnL-F*, y *trnH-psbA*) obtenido por máxima verosimilitud e inferencia bayesiana, dividido en los principales clados de *Festuca* estudiados. **a**, grupos externos lejanos; **b**, grupos externos cercanos y linaje de “hoja ancha” (sects. *Lojaconoa*, *Scariosae*, *Pseudoscariosa*, *Phaeochloa*, *Subbulbosae*, *Schedonorus* y *Plantynia*). Linaje de “hoja estrecha” (c-e), **c**, sect. *Eskia* y sect. *Festuca* p.p. (grupo “*Exaratae* + *F. plicata*”); **d**, sect. *Aulaxyper*; **e**, sect. *Festuca* (subsect. *Festuca*) Las estrellas indican las especies que filogenéticamente se emplazan en un clado diferente al de la sección donde habían sido ubicadas convencionalmente. Los números encima de las ramas indican valores de PP, y los de abajo los valores de BS. Sólo se muestran valores de PP > 0.5 y BS > 50%.

En el primero, además de las especies que convencionalmente han sido incluidas dentro de la sección *Aulaxyper* (con la excepción de *F. pyrenaica*, véase más arriba), también quedaron emplazadas *F. ampla*, *F. henriquesii* y *F. querana* (Figura 2d). En este clado se observaron algunas agrupaciones con bajo apoyo, y ninguna especie formó un grupo monofilético con todos los individuos analizados, a excepción del subclado que conforman las especies de macaronésicas (*F. francoi*, y *F. petraea*; Figura 2d).

En el segundo clado, las especies de la subsección *Festuca* se agruparon en un clado fuertemente monofilético (1 PP y 100% BS; Figura 2e), si bien, formaron una amplia politomía, y ninguna de las agrupaciones interespecíficas obtuvo apoyo estadístico fuerte por los dos métodos de inferencia analizados. No se demostró la monofilia para prácticamente ninguna de las especies incluidas en el análisis, excepto para *F. longiauriculata* (0.98 PP, 80% BS) y *F. frigida* (1 PP, 98% BS) (Figura 2e). La posición de los géneros *Castellia* y *Wangenheimia* varió entre los diferentes árboles (de *ITS* y cloroplasto), impidiendo extraer conclusiones sobre sus relaciones filogenéticas (Figura 2e y Apéndice 2). En el árbol combinado, el primero de ellos aparece en una posición no resuelta, intermedia entre las *Festuca* de “hoja ancha” y las de “hoja estrecha” (Figura 2c), mientras que *Wangenheimia* aparece en una posición basal a la subsección *Festuca* (1 PP, 96% BS; Figura 2e).

## DISCUSIÓN

La posición de los representantes de la subtribu Loliinae analizados, así como la de los grupos externos seleccionados coincide con los resultados obtenidos en estudios previos (p. ej., Torrecilla & Catalán 2002; Catalán *et al.*, 2004; Inda *et al.*, 2008). La filogenia confirma la existencia de dos grandes linajes en el género *Festuca* s.l., (*Festuca* de “hoja ancha”, y de “hoja estrecha”), y en cada uno de ellos los diferentes sublinajes se corresponden, básicamente, con las secciones taxonómicas actualmente reconocidas sobre la base de caracteres morfológicos (cf. Devesa *et al.* 2013). Este estudio pone de manifiesto la artificialidad de los tres subgéneros de *Festuca* descritos con representación en la Península Ibérica (*Festuca*, *Drymanthele* y *Schedonorus*), ninguno de ellos monofilético. El subgénero *Festuca* incluye, en su concepción tradicional, secciones pertenecientes a dos linajes diferentes: las sects. *Eskia*, *Festuca* y *Aulaxyper* (del linaje de “hoja estrecha”) y las sects. *Subbulbosae*, *Lojaconoa*, *Scariosae* y *Pseudoscariosa* (ubicadas en el linaje de “hoja ancha”). El subgénero *Drymanthele* (sect. *Phaeochloa*) es

parafilético, y tendría que reunir las sects. *Scariosae* y *Pseudoscariosa* para conformar un grupo monofilético. Lo mismo sucede en el subgénero *Schedonorus*, que únicamente mantendría el carácter monofilético si se incluye *Lolium* y *Micropyropsis*.

### ***Relaciones filogenéticas y morfológicas en las Festuca de “hoja ancha”***

La monofilia del linaje de las *Festuca* de “hoja ancha” no queda resuelta en todas las reconstrucciones filogenéticas, pero sí se confirma la inclusión en él de las especies de *Festuca* de las secciones *Scariosae*, *Pseudoscariosa*, *Lojaconoa*, de los subgéneros *Schedonorus* y *Drymanthele*, así como de los géneros *Lolium* y *Micropyropsis* (Figura 2b). Todos los miembros de este linaje comparten un conjunto de caracteres morfológicos (el denominado “síndrome de hoja ancha”; Catalán *et al.*, 2007), entre ellos: brotes extravaginales, con hojas de vaina robusta y provista de escamas coriáceas en su base –catafilos–, limbo plano, con vernación convoluta y con frecuencia con el primordio foliar dispuesto en espiral (supervoluta), y sección transversal foliar con trabéculas de esclerenquima conectando los haces vasculares con la cara abaxial y adaxial, aunque con algunas excepciones para cada clado (véase Capítulo 2).

Se constata la estrecha relación entre las especies de las secciones *Scariosae* y *Pseudoscariosa* (Figura 2b). *Festuca scariosa*, un endemismo ibero-marroquí, y *F. pseudeskia*, endémica de Sierra Nevada, comparten tener glumas y lemas con márgenes anchamente escariosos, ovario con ápice peloso, brotes estériles extravaginales, lígulas grandes, y limbo plano o conduplicado, carácter este último poco habitual entre las especies del linaje de “hoja ancha”. Ambas especies forman un clado con las de la sección *Phaeochloa* (*F. lasto* y *F. altissima*), aunque son muy diferentes morfológicamente (Figura 2b). La relación entre *F. scariosa* y *F. altissima* ya fue sugerida por Borrill *et al.* (1977), basándose en la habilidad de apareamiento cromosómico. La filogenia no respalda la monofilia de la sect. *Phaeochloa*, a pesar del parecido morfológico entre de *F. altissima*, un hexaploide euroasiático, y *F. lasto*, un endemismo íberomagrebí diploide. Ambas comparten la presencia de hojas con limbo plano y catafilos en la base, y piezas florales con márgenes estrechamente escariosos, caracteres que también también se encuentran en el subgénero *Schedonorus*, del que sin embargo están más alejadas filogenéticamente (véase Capítulo 5).

Otro grupo bien delimitado en la filogenia es el de *Festuca* sect. *Subbulbosae*, que se distingue morfológicamente por presentar la base de los tallos engrosada, entre otros



caracteres. Sin embargo, este estudio no resuelve las relaciones internas entre los representantes de las especies analizadas (*F. paniculata*, *F. baetica*, y *F. durandoi*), que aparecen reunidas en una politomía (Figura 2b). La mayoría de los taxones del grupo son diploides o poliploides de bajo nivel endémicos de la Península Ibérica, cuyas diferencias se basan principalmente en caracteres de la panícula y las espiguillas, y otros relativos a la sección transversal del limbo y a la epidermis abaxial (Cebolla & Rivas Ponce, 1988; véase Capítulo 2). *Festuca paniculata* es la especie más polimorfa y en la Península Ibérica comprende seis subespecies de difícil separación entre sí, y muy similares a *F. baetica*. El análisis tampoco ha logrado aclarar la relación entre sus categorías intraespecíficas.

Tradicionalmente, en la sect. *Subbulbosae* se incluían *F. coerulescens* y *F. patula* (Hackel, 1882; Cebolla & Rivas-Ponce, 2003; Llamas *et al.*, 2002; Torrecilla & Catalán, 2002; Devesa *et al.*, 2013), pero fueron segregadas posteriormente en una nueva sección, la sect. *Lojaconoa* (Müller & Catalán, 2006). Nuestros análisis corroboran la exclusión de ambas especies de la sect. *Subbulbosae*, y reafirman la estrecha afinidad filogenética entre *F. coerulescens* y *F. patula*, que conforman un clado con alto apoyo estadístico, alejado del que integra la sect. *Subbulbosae* (Figura 2b). *Festuca coerulescens* es un diploide endémico de la región mediterránea, que se caracteriza sobre todo por tener las vainas de las hojas de los brotes estériles fuertemente reticulado-fibrosa (Hackel, 1882; Maire, 1955), mientras que la íbero-magrebí *Festuca patula* (= *F. triflora*), también diploide y con vainas fibrosas, es fácilmente reconocible por sus panículas muy laxas, con ramas geminadas y flexuosas, y sus hojas con limbo plano y flácido (Devesa, 1987; Muñoz, 1991; Catalán, 2009) (véase Capítulo 2).

El clado filogenéticamente más emparentado con el de *Festuca* sect. *Subbulbosae* es el que integran las especies de *Festuca* subgen. *Schedonorus* junto con los géneros *Lolium* y *Micropyropsis* (Figura 2b). Las especies de este grupo poseen gran interés económico, lo que ha fomentado multitud de estudios a nivel genético y citológico que han puesto de manifiesto su parentesco (Malik & Thomas, 1966; Charmet *et al.*, 1997; Jauhar, 1993; Gaut *et al.*, 2000) y la frecuencia con que se hibridan ( $\times$  *Festulolium* Asch. & Graebn.; Jauhar, 1993; Kopecký *et al.*, 2008). Morfológicamente, las especies de este clado comparten la posesión de aurículas falcadas en la base del limbo foliar, carácter que no se encuentra en ningún otro grupo (Darbyshire, 1993; ver Capítulo 2). Los análisis filogenéticos parecen validar la hipótesis de que *Lolium* conformaría un subclado dentro

de *Festuca* subgen. *Schedonorus*, del que se diferencia por tener inflorescencia en espiga y espiguillas con solo una gluma, caracteres que tradicionalmente han respaldado su reconocimiento como género independiente (Watson & Dallwitz, 1992). Sin embargo, esta propuesta taxonómica (véase también Soreng *et al.*, 2015) no parece una solución satisfactoria de acuerdo con la filogenia resultante. La topología interna del clado *Schedonorus* (incl. *Lolium* y *Micropyropsis*) coincide en general con la obtenida por Inda *et al.* (2013) para las especies analizadas. El estudio confirma la estrecha relación entre *F. interrupta* y *F. mairei*, y revela la posición basal de *F. mediterranea*, todas ellas con distribución eminentemente íbero-magrebí. *Festuca arundinacea* queda incluida en el clado formado por *Micropyropsis*, *F. gigantea*, *F. pratensis* y *Lolium*. Nuestros análisis no resuelven las relaciones filogenéticas entre la sect. *Plantynia* y la sect. *Schedonorus* (Figura 2b), y cuestionan su reconocimiento, a pesar de que *F. gigantea* (sect. *Plantynia*) difiere morfológicamente del resto por el notable desarrollo de la arista del lema (Villar *et al.*, 1997; Bolòs & Vigo, 2001).

#### ***Relaciones filogenéticas y morfológicas en las Festuca de “hoja estrecha”***

Las reconstrucciones filogenéticas resuelven con suficiente apoyo el clado de las *Festuca* de “hoja estrecha” como grupo hermano del linaje anterior (Figura 1 y 2c). Las especies de este clado presentan brotes estériles intravaginales o extravaginales, y hojas con limbo por lo general conduplicado, sin puentes de esclerénquima completos en sección transversal. Dentro del grupo se delimitan cuatro linajes principales, reconocidos también taxonómicamente: el de *Festuca* sect. *Eskia*, en posición basal, el de las sects. *Festuca* p.p. (subsect. *Festuca*) y *Aulaxyper*, en una posición derivada, y el de las especies de la subsect. *Exaratae* y otras afines (grupo “*Exaratae* + *F. plicata*”), en posición basal o no suficientemente resuelta respecto de las dos anteriores.

Las especies del grupo basal (*Festuca* sect. *Eskia*) se caracterizan morfológicamente por presentar piezas florales (glumas y lemas) anchamente escariosas, lígulas grandes en algunas de ellas, y ovario peloso en el ápice. Estos caracteres también están presentes en *F. scariosa* y *F. pseudeskia*, razón por la que Fuente & Ortúñez (2001) las incluyeron en la sect. *Eskia*, pero dicha relación no tiene apoyo filogenético (Figura 2b,c), ni tampoco respaldo anatómico (véase Capítulo 2). La sect. *Eskia* constituye un grupo parafilético, y las relaciones internas no han sido resueltas para la mayoría de las especies. Según el árbol combinado, *F. gautieri* y *F. eskia* son especies hermanas, lo cual

podría estar detrás de su gran parecido morfológico. A pesar de su singularidad morfológica, la filogenia no aclara la posición de *Festuca burnatii* dentro de este grupo, que varió en los diferentes árboles. Se trata de un taxón endémico del norte peninsular, fácilmente reconocible por sus vainas corrugadas, ausentes en el resto de especies de la sección. Por último, *F. elegans* parece ser la especie más relacionada con los otros linajes de “hoja estrecha” (Figura 2c), y las dos subespecies reconocidas en ella (la subsp. *elegans* –representada en el análisis por los individuos de Málaga, Granada y Ciudad Real–, y la subsp. *merinoi* –representada por uno de Cáceres–) no obtuvieron apoyo filogenético.

Las especies de *Festuca* subsect. *Exaratae* (*F. capillifolia* y *F. borderei*), ocupan una posición basal respecto de la subsect. *Festuca* y de la sect. *Aulaxyper* (Figura 1 y 2c), confirmando el carácter parafilético de la sect. *Festuca* tal y como se viene reconociendo. Ambas especies forman una politomía con *F. clementei* y *F. pyrenaica*, incluidas hasta ahora en *Festuca* subsect. *Festuca* y *Festuca* sect. *Aulaxyper*, respectivamente (Devesa *et al.*, 2013). La subsect. *Exaratae* fue descrita por Saint-Yves (1922) por la particularidad de los bordes invaginados de la vaina, detalle que se ve solo en *F. capillifolia* y *F. borderei*, y que no cumplen en resto de taxones (Figura 2c). Los datos de la filogenia sugieren, por tanto, la imposibilidad de seguir reconociendo *Festuca* subsect. *Exaratae* tal y como fue definida (Saint-Yves, 1922; véase también Cebolla & Rivas Ponce, 2003; Fuente & Ortúñez, 1998; Devesa *et al.*, 2013). En dicha politomía aparece también *F. plicata* y algunas especies anuales del género *Vulpia* (Figura 2c), reafirmando el parentesco entre ambos géneros (cf. Catalán *et al.*, 2004). En conjunto, destacar que buena parte de las especies señaladas son endemismos ibéricos (1), íbero-norteafricanos (2) o íbero-franceses (2), por lo general diploides, muy diferentes desde el punto de vista morfológico y anatómico, y que solo pueden reunirse por ahora en un grupo parafilético provisional (grupo “*Aulaxyper* + *F. plicata*”; véase Capítulo 5) en tanto no queden resueltas sus relaciones, desde luego al margen de la sección *Festuca* en que habían sido incluidas la mayor parte de ellas.

La mayoría de las especies que han sido incluidas tradicionalmente en *Festuca* subsect. *Festuca* (el denominado grupo “*ovina*”) y en la sect. *Aulaxyper* (grupo “*rubra*”) han quedado respaldadas por la filogenia, apareciendo en dos clados monofiléticos hermanos con buen apoyo estadístico y bien delimitados morfológicamente (Figura 2d,e).

Las especies de *Festuca* sect. *Aulaxyper* integran un clado monofilético, junto con una especie de *Vulpia* (*Vulpia bromoides*; Figura 2d), género con el que hibridan con facilidad (Stace & Cotton, 1974). No obstante, la posición de *Vulpia* podría variar con la inclusión de más especies del género en las filogenias (p. ej., *V. muralis*), y es muy posible, como indican algunos autores, que queden fuera del clado *Aulaxyper* (cf. Catalán *et al.*, 2004; Inda *et al.*, 2008). Las especies de esta sección presentan rizomas más o menos desarrollados, brotes estériles tanto intravaginales como extravaginales, vainas foliares por lo general cerradas y fibrosas, y esclerénquima discontinuo en sección transversal foliar (Martínez-Sagarra *et al.*, 2017; Capítulo 2). En el clado se define una politomía que impide clarificar las relaciones entre sus especies (Figura 2d), y la topología de algunas de ellas podría ser reflejo más de un artefacto que un verdadero parentesco. Los datos obtenidos avalan la inclusión en esta sección del endemismo portugués *F. henriquesii*, lo que ya fue sugerido por Martínez-Sagarra *et al.* (2017) sobre la base de sus caracteres anatómicos. De igual forma, se confirma también la inclusión en ella de *F. ampla* y *F. querana* (Cebolla & Rivas Ponce, 2003; Devesa *et al.*, 2013), las dos únicas especies del grupo con brotes estériles solo intravaginales (como en las especies de la sect. *Festuca*), pero con caracteres anatómicos, de la vaina y de la panícula típicos de la sect. *Aulaxyper*.

La filogenia avala el reconocimiento de *Festuca* sect. *Festuca*, claramente monofilética (Figura 2e). La sección incluye especies de notable dificultad taxonómica (p. ej., Hackel, 1882; Piper, 1906; Markgraf-Dannenberg, 1980; Clayton & Renvoize, 1986; Wilkinson & Stace, 1991; Watson & Dallwitz, 1992), caracterizadas por presentar brotes estériles intravaginales, hojas con vaina por lo general abierta y compacta, y limbo convoluto provisto de gruesos reforzamientos internos de esclerénquima observables en sección transversal (véase Capítulo 2). Las relaciones filogenéticas entre las especies, nunca antes satisfactoriamente resueltas (Catalán *et al.*, 2004; Inda *et al.*, 2008), tampoco lo han podido ser ahora, a pesar de la inclusión de más taxones que los analizados en estudios previos, y de la secuenciación de nuevos marcadores. El clado aparece como una politomía en la que tan solo se diferencian algunos subclados con escaso apoyo (Figura 2e), algunos de ellos ni siquiera delimitados morfológicamente.

De especial interés son las agrupaciones que forman algunas poblaciones portuguesas de *F. summilusitana* subsp. *summilusitana* y las poblaciones madrileñas de *F. summilusitana* subsp. *lagascae* (Figura 2e y Apéndice 2), si bien muestran un apoyo

débil-moderado, y a veces no incluyen todos los individuos de una misma especie. Los dos taxones guardan un extraordinario parecido entre sí, y presentan gran heterogeneidad morfológica (p. ej., en el tamaño de las piezas florales) y citogenética (veáse Capítulo 3). Algunos clados se definen tan solo en algunos árboles, como el formado por las poblaciones de *F. summilusitana* del noroeste de la Península Ibérica (provincias de León y Zamora), muy cercanas geográficamente. Es interesante también la agrupación razonablemente apoyada de la población cántabra de *F. summilusitana* subsp. *summilusitana* y *F. vasconensis*, que sugiere la proximidad filogenética entre ambas especies, a pesar de sus diferencias morfológicas y ecológicas.

La filogenia corrobora la estrecha relación entre las poblaciones orientales de *F. indigesta* y *F. segimonensis* (Figura 2e). Son especies del sureste peninsular muy parecidas, pero diferenciables por la soldadura de la vaina de las hojas de los brotes estériles (véase Capítulo 5). También, el árbol de MV refleja la estrecha afinidad filogenética entre las dos subespecies reconocidas para *F. airoides* (subsp. *airoides* y subsp. *niphobia*), emplazadas en un clado con soporte moderado (70% BS; resultados no mostrados).

La dificultad encontrada también en este estudio para definir las relaciones entre las especies –sobre todo en las secciones *Festuca* y *Aulaxyper*–, se debe en parte a la poca variabilidad en las regiones de ADN analizadas hasta ahora, lo que sugiere un muy reciente origen del grupo (Inda *et al.*, 2008), y a la alta frecuencia de taxones poliploides que subyace a la heterogeneidad genética encontrada a nivel inter e intraespecífico (Soltis & Soltis, 2000). De hecho, las relaciones filogenéticas en los representantes de las especies diploides quedan resueltas con mayor apoyo en la filogenia de lo que lo hacen los poliploides, en los que los procesos de especiación tampoco han fijado las pocas variaciones morfológicas detectadas.

## CONCLUSIONES

- Los árboles filogenéticos basados en los marcadores *ITS* y cloroplásticos (*trnL-F*, *rps16* y *trnH-psbA*) confirman el carácter parafilético del género, y su topología está en concordancia con la obtenida en estudios previos.

- El análisis filogenético ha permitido conocer sobre todo las relaciones entre secciones, y precisar su circunscripción, pero en la mayoría de los casos no resuelve sus relaciones internas.

- En el linaje de las *Festuca* de “hoja ancha” se definen tres clados monofiléticos que se corresponden con las secciones *Lojaconoa*, *Subbulbosae*, y el formado por las secciones *Scariosae*, *Pseudoscariosa* y las especies *F. lasto* y *F. altissima* (del subgénero *Drymanthele*).

- Se corrobora que *F. scariosa* y *F. pseudeskia* no están relacionadas filogenéticamente con las especies de la sección *Eskia*, ni tampoco lo están *F. coerulescens* y *F. patula* con las de la sect. *Subbulbosae*, como se había sugerido anteriormente sobre la base de caracteres morfológicos.

- Se confirma el carácter parafilético de la sección *Festuca* en su concepción tradicional. La subsect. *Exaratae* se emplaza junto con otras especies en una posición basal respecto de la subsect. *Festuca* y la sect. *Aulaxyper*, lo que podría justificar su tratamiento como un grupo aparte (“*Exaratae* + *F. plicata*”) de la sect. *Festuca*.

- Se confirma el emplazamiento de *F. pyrenaica* y *F. clementei* en la politomía del grupo “*Exaratae* + *F. plicata*”, y la estrecha relación de *F. plicata* con las especies del género *Vulpia*.

- En el linaje de las *Festuca* de “hoja estrecha” solo se define un clado fuertemente monofilético: la sección *Festuca* (excl. grupo “*Exaratae* + *F. plicata*”). La monofilia de la sección *Aulaxyper* podría ser confirmada en estudios posteriores.

- La filogenia obtenida sugiere cambios en el tratamiento tradicional de algunas especies de las sects. *Festuca* y *Aulaxyper*: se demuestra por vez primera la afinidad de *F. henriquesii* con las especies de la sección *Aulaxyper*, y se confirma también el emplazamiento de *F. ampla* y *F. querana* en este clado.

- Los subgéneros *Festuca*, *Schedonorus* y *Drymanthele*, descritos sobre la base morfológica, no son monofiléticos, y su validez y circunscripción debe ser revisada.

- Se hace necesario emplear otros marcadores diferentes a los tradicionalmente utilizados, tal vez los sistemas de secuenciación masivos o de segunda generación (*NGS*, *next generation sequence*), si se quieren obtener resultados más concluyentes en las relaciones internas de las secciones *Festuca* y *Aulaxyper*.



**BIBLIOGRAFÍA**

- Akaike, H. (1974) A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans. Autom. Contr.* 19: 716-723.
- Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E. W. & Lipman, D. J. (1990) Basic local alignment search tool. *J. Mol. Biol.* 215: 403–410.
- Bolòs, O. & Vigo, J. (2001) *Flora dels Països Catalans*. Vol. 4. Barcino. Barcelona.
- Borrill, M., Kirby, M. & Morgan, W. G. (1977) Studies in *Festuca*. 11. Interrelationships of some putative diploid ancestors of the polyploid broad-leaved fescues. *New Phytol.* 78: 661-674.
- Catalán, P., Torrecilla, P., López, J. A. & Olmstead, R. G. (2004) Phylogeny of the festucoid grasses of subtribe Loliinae and allies (Poaceae, Pooideae) inferred from ITS and trnL-F sequences. *Mol. Phyl. Evol.* 31: 517-541.
- Catalán, P., Torrecilla, P., López, J. A., Müller, J. & Stace, C. A. (2007) A systematic approach to subtribe Loliinae (Poaceae, Pooideae) based on phylogenetic evidence. *Aliso* 23: 380-405.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (1988) Una nueva subespecie de *Festuca paniculata* (L.) Schinz & Thell. *Fontqueria* 21: 21-26.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (2003) Catálogo del género *Festuca* L. (Poaceae) en la Península Ibérica. *Candollea* 58: 189-213.
- Catalán, P. (2009) *Festuca* L. In G. Blanca, B. Cabezudo, M. Cueto, C. Fernández López & C. Morales Torres (eds.) *Flora Vascular de Andalucía Oriental* 1: 298-310. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Sevilla.
- Charmet, G., Ravel, C. & Balfourier, F. (1997) Phylogenetic analysis in the *Festuca-Lolium* complex using molecular markers and ITS rDNA. *Theor. Appl. Genet.* 94:1038–1046.
- Clayton, W. D. & Renvoize, S. A. (1986) *Genera graminum: grasses of the world*. HMSO Books. London.
- Cornish-Bowden A. (1985) Nomenclature for incompletely specified bases in nucleic acid sequences: recommendations 1984. *Nucleic Acids Res.* 13(9): 3021-3030.
- Darbyshire, S. J. (1993) Realignment of *Festuca* subgenus *Schedonorus* with the genus *Lolium* (Poaceae). *Novon* 3: 239-243.
- Darriba D., Taboada G. L., Doallo R. & Posada D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat. Methods* 9: 772.
- Devesa, J. A. (1987). *Festuca*. En: B. Valdés, S. Talavera & E. F. Galiano (eds.) *Flora Vascular de Andalucía Occidental* 3: 269-276. Ed. Ketres. Barcelona.
- Devesa, J. A., Catalán, P., Müller, J., Cebolla, C. & Ortúñez, E. (2013) Checklist de *Festuca* L. (Poaceae) en la Península Ibérica. *Lagascalía* 33: 183–274.
- Díaz-Pérez, A. J., Sequeira, M., Santos-Guerra, A., & Catalán, P. (2012) Divergence and biogeography of the recently evolved Macaronesian red *Festuca* (Gramineae) species inferred from coalescence-based analyses. *Molec. Ecol.* 21: 1702-1726.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1998) *Biosistemática de la sección Festuca del género Festuca L. (Poaceae) en la Península Ibérica*. EUA. Madrid.

- Fuente, V. & Ortúñez, E. (2001) *Festuca* L. section *Eskia* Willk. subgenus *Festuca* in the Iberian Peninsula. *Folia Geobot. Phytotax.* 36: 385-421.
- Fuente, V., E. Ortúñez & Ferrero, L. (1997) Contribución al conocimiento del género *Festuca* L. (*Poaceae*) en el País Vasco y Sistema Ibérico septentrional (Península Ibérica). *Itinera Geobot.* 10: 317-351.
- Gaut, B. S., Tredway, L. P., Kubik, C., Gaut, R. L., & Meyer, W. (2000) Phylogenetic relationships and genetic diversity among members of the *Festuca-Lolium* complex (*Poaceae*) based on ITS sequence data. *Pl. Syst. Evol.* 224: 33-53.
- Hackel, E. (1882) *Monographia Festucearum Europearum*, 216 pp. Kassel und Berlin.
- Inda, L. A., Segarra-Morales, J. G., Müller, J., Peterson, P. M., Catalán, P. (2008) Dated historical biogeography of the temperate *Loliinae* (*Poaceae*, *Poideae*) grasses in the northern and southern hemispheres. *Molec. Phylogen. Evol.* 46: 932-957.
- Inda, L. A., Sanmartín, I., Buerki, S., & Catalán, P. (2013) Mediterranean origin and Miocene-Holocene Old World diversification of meadow fescues and ryegrasses (*Festuca* subgenus *Schedonorus* and *Lolium*). *J. Biogeogr.* 41(3): 600-614.
- Jauhar, P. P. (1993) *Cytogenetics of the Festuca-Lolium complex: relevance to breeding*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 255pp.
- Kopecký, D., Lukaszewski, A. J., & Doležel, J. (2008). Cytogenetics of *Festulolium* (*Festuca* × *Lolium* hybrids). *Cytogenet Genome Res.* 120: 370-383.
- Katoh, K., Standley, D. M. (2013) MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molec. Biol. Evol.* 30: 772-780.
- Llamas, F., Acedo, C., Penas, A. & Pérez Morales, C. (2002) Una nueva subespecie de *Festuca paniculata* en la Cordillera Cantábrica. *Lagascalía* 22: 119-129.
- Lloyd, K. M., Hunter, A. M., Orlovich, D. A., Draffin, S. J., Stewart, A. V., & Lee, W. G. (2007) Phylogeny and biogeography of endemic *Festuca* (*Poaceae*) from New Zealand based on nuclear (ITS) and chloroplast (trnL-trnF) nucleotide sequences. *Aliso* 23: 406-419.
- Malik, C. P. & Thomas, P. T. (1966) Karyotypic studies in some *Lolium* and *Festuca* species. *Caryologia* 19: 167-196.
- Markgraf-Dannenber, I. (1980) *Festuca*. In: Tutin, T. G. et al. (eds.) *Flora Europaea* 5: 125-153. Cambridge.
- Maire, R. (1955) *Flore de l'Afrique du Nord*, vol. 3. Paris, France.
- Martínez-Sagarra, G., Abad, P. & Devesa, J. A. (2017) Study of the leaf anatomy in cross-section in the Iberian species of *Festuca* L. (*Poaceae*) and its systematic significance. *PhytoKeys* 83: 43-74.
- Miller, M. A., Pfeiffer, W., Schwartz, T. (2010) Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In: *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, 14 Nov 2010, New Orleans, LA. 1-8.
- Minaya, M., Hackel, J., Namaganda, M., Brochmann, C., Vorontsova, M. S., Besnard, G. & Catalán, P. (2017) Contrasting dispersal histories of broad-and fine-leaved temperate *Loliinae* grasses: range expansion, founder events, and the roles of distance and barriers. *J. Biogeogr.* 44: 1980-1993.
- Müller, J. & Catalán, P. (2006). Notes on the infrageneric classification of *Festuca* L. (*Gramineae*). *Taxon* 55: 139-144.

- Muñoz, A. (1991). *Festuca*. In: Devesa, J. A. (ed.) *Las gramíneas de Extremadura*: 33-41. Serie Monografías Botánicas. Universidad de Extremadura. Ed. Universitas. Badajoz.
- Nova, J. G., Cruz, M., Monte, J. V. & Soler, C. (2006) Genetic relationships within and among Iberian fescues (*Festuca* L.) base on PCR-amplified markers. *Genome* 49(9): 1170–1183.
- Pimentel, M., Escudero, M., Sahuquillo, E., Minaya, M. A. & Catalán, P. (2017) Are diversification rates and chromosome evolution in the temperate grasses (Pooideae) associated with major environmental changes in the Oligocene-Miocene? *PeerJ* 5:e3815.
- Piper, C. V. 1906. North American species of *Festuca*. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 10: 20-29.
- Rambaut, A., Suchard, M. A., Xie, D. & Drummond, A. J. (2014) *Tracer v1.6*, Available from <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer>
- Romaschenko, K., Peterson, P. M., Soreng, R. J., Garcia-Jacas, N., Futorna, O. & Susanna, A. (2012) Systematics and evolution of the needle grasses (Poaceae: Pooideae: Stipeae) based on analysis of multiple chloroplast loci, ITS, and lemma micromorphology. *Taxon* 61: 18–44
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J. P. (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574.
- Saarela, J. M., Wysocki, W. P., Barrett, C. F., Soreng, R. J., Davis, J. I., Clark, L. G., Kelchner, S. A., Pires, J. C., Edger, P. P., Mayfield, D. R., Duvall, M. R. (2015) Plastid phylogenomics of the cool-season grass subfamily: clarification of relationships among early-diverging tribes. *AOB PLANTS* 7: plv046.
- Saarela, J. M., Bull, R. D., Paradis, M. J., Ebata, S. N., Peterson, P. M., Soreng, R. J., & Paszko, B. (2017). Molecular phylogenetics of cool-season grasses in the subtribes Agrostidinae, Anthoxanthinae, Aveninae, Brizinae, Calothecinae, Koeleriinae and Phalaridinae (Poaceae, Pooideae, Poae, Poae chloroplast group 1). *PhytoKeys*, (87), 1-139.
- Saint-Yves, A. (1922) Les *Festuca* (subg. *Eu-Festuca*) de l’Afrique du Nord et des Iles Atlantiques. *Candollea* 1: 1-63.
- Shaw, J., Lickey, E. B., Beck, J. T., Farmer, S. B., Liu, W., Miller, J., Siripun, K. C. Winder, C. T., Schilling, E. E. & Small, R. L. (2005) The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *Amer. J. Bot.* 92: 142-166.
- Šmarda, P., Bureš, P., Horová, L., Foggi, B., Rossi, G. (2008) Genome size and GC content evolution of *Festuca*: ancestral expansion and subsequent reduction. *Ann. Bot. (Oxford)* 101: 421-433.
- Soltis, P. S. & Soltis, D. E. (2000) The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97(13): 7051-7057.
- Stace, C. A. & Cotton, R. (1974) Hybrids between *Festuca rubra* L. sensu lato and *Vulpia membranacea* (L.) Dum. *Watsonia* 10: 119-138.
- Stamatakis, A. (2014) RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30(9): 1312-1313.

- Soreng, T. R., Peterson, P. M., Romaschenko, K., Davidse, G., Zuloaga, F. O., Judziewicz, E. J., Filgueiras, T. S., Davis, J. I. & Morrone, O. (2015) A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *J. Syst. Evol.* 53: 117-137.
- Taberlet, P., L. Gielly, G. Pautou & Bouvet, J. (1991) Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Mol. Biol.* 17: 1105–1109.
- Thiers, B. (2017) *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih>.
- Torrecilla, P. & Catalán P. (2002) Phylogeny of broad-leaved and fine-leaved *Festuca* lineages (Poaceae) based on nuclear ITS sequences. *Syst. Bot.* 27(2): 241-251.
- Torrecilla, P., López Rodríguez, J. A. & Catalán, P. (2004) Phylogenetic relationships of *Vulpia* and related genera (Poeae, Poaceae) based on analysis of ITS and trnL-F sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 91: 124-158.
- Villar, L., Sesé, J. A., Ferrández, J. V., & Saule, M. (1997) *Atlas de la flora del Pirineo Aragonés*. Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón.
- Watson, L. & Dallwitz, M. J. (1992) *The grass genera of the world*. C A B International. Wallingford.
- White, T. J., Bruns, T., Lee, S., Taylor, J. (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis, M. A., Gelfand, D. H., Sninsky, J. J., White, T. J. (eds.) *PCR Protocols: a guide to methods and applications*. Academic Press, Inc., New York, pp. 315–322.
- Wilkinson, M. J. & Stace, C. A. (1991) A new taxonomic treatment of the *Festuca ovina* L. aggregate (Poaceae) in the British Isles. *Bot. J. Linn. Soc.* 106(4): 347-397.

**APÉNDICE 1.** Especies estudiadas de *Festuca* y otros géneros afines de la subtribu Loliinae, con indicación de su procedencia, recolector, número de recolector y/o número de herbario, *ITS*, *trnL-F*, *trnH-psbA* y *rps16*. Las “x” indican las secuencias inéditas obtenidas en este estudio para cada marcador analizado. Se añade el número de acceso en el caso de las secuencias extraídas de Genbank, y los superíndices indican la referencia bibliográfica original en la que se han publicado: <sup>a</sup> Torrecilla & Catalán (2002), <sup>b</sup> Catalán *et al.* (2004), <sup>c</sup> Inda *et al.* (2008), <sup>d</sup> Pimentel *et al.* 2017, <sup>e</sup> Romaschenko *et al.* (2010). Los guiones indican la ausencia de secuencia. Abreviatura para los países: ES, España; PT, Portugal; SL: Eslovenia; ET: Etiopía, SU: Suiza, USA: Estados Unidos, GE: Alemania, AN: Andorra, EN: Inglaterra. La clasificación de los grupos externos está acorde a Soreng *et al.* (2015). La inclusión de los taxones ibéricos en las secciones sigue Devesa *et al.* (2013), y se marca con un asterisco (\*) aquellos que han cambiado de emplazamiento según la filogenia obtenida. Dentro de cada grupo, los taxones están ordenados por orden alfabético.

SUBTRIBU LOLIINAE

*Festuca*

Subgén. *Festuca*.

Sect. *Festuca*. *F. airoides* subsp. *airoides*: ES, Gerona, Vall de Nuria, E. López & G. Martínez GM 98/14 (COFC 61416), x, x, x, x. *F. airoides* subsp. *niphobia*: AN, Puerto de Envalira, camino hacia el Pic Maia, E. López & G. Martínez GM114/14 (COFC 61409), x, x, x, x. *F. alpina*: ES, Huesca, Vallibierna, P. Catalán 2002 UZ, AF303415<sup>a</sup>, AF478522<sup>b</sup>, –, –, *F. ampla*\*: ES, Córdoba, Priego de Córdoba, J. A. Devesa, E. Triano & E. López; EL 01/12 (COFC 61165), x, x, x, x; Ávila, La Adrada, Montserrat & Rebollar s/n (JACA 56484), EF584921<sup>c</sup>, EF592953<sup>c</sup>, –, –, Huelva, Hinojos–Las Palomas, Talavera & Berjano s/n, EF584920<sup>c</sup>, EF592952<sup>c</sup>, –, –, *F. aragonensis*: ES, Zaragoza, Sierra del Moncayo, E. López & G. Martínez GM 128/14 (COFC 61546), x, x, x, x. Zaragoza, Moncayo, J. A. López Rodríguez 01174(A) UZ, AF519975<sup>b</sup>, AF495884<sup>b</sup>, –, –, *F. borderei*\*: ES, Huesca: Vallibierna. P. Catalán 19.98 UZ, AF303403<sup>a</sup>, AF478510<sup>b</sup>, –, –, *F. brigantina*: PT, Tras Os Montes, Alimonde, Serra da Nogueira, E. López & G. Martínez GM 53/14 (COFC 61543), x, x, x, x. *F. capillifolia*\*: ES, Alicante, Sierra de Aitana. Font de Partagat, sendero hacia el Pas de la Rabosa, M. A. Alonso, B. Crespo & G. Martínez GM 02/14 (COFC 61531), x, –, x, x; Málaga, Sierra de las Nieves, subida al Puerto de los Pilonos, B. Cabezudo, G. Martínez & F. Soriguer GM 88/14 (COFC 61600), x, x, x, x; Jaén, Cazorla. C. Cebolla & A. Rivas Ponce s/n UAM, AF303419<sup>a</sup>, AF478511<sup>b</sup>, –, –, *F. clementei*\*: ES, Granada, Sierra Nevada, Veleta, E. López & E. León EL 13/14 (COFC 61535), x, x, x, x; Ídem, P. Catalán, J. A. López Rodríguez & P. Torrecilla 81.2000 UZ, AF478482<sup>b</sup>, AF478524<sup>b</sup>, –, –, *F. frigida*: ES, Granada, Sierra Nevada, Laguna de las Aguas Verdes, E. López & E. León EL 11/14 (COFC 61410), x, x, x, x; Ídem, P. Catalán, J. A. López Rodríguez & P. Torrecilla 80.2000 UZ, AF478481<sup>b</sup>, AF478521<sup>b</sup>, –, –, *F. glacialis*: ES, Palencia, Velilla del río Carrión, cara N del Espigüete, G. Nieto Feliner *et al.* (MA 560276), x, x, x, x; Huesca, Cotiella, P. Catalán 7.98 UZ, AF303428<sup>a</sup>, AF478523<sup>b</sup>, –, –, *F. glauca*: ES, Gerona, L’Escala, cercanías de las ruinas de Ampurias, E. López & G. Martínez GM 90/14 (COFC 62017), x, x, x, x. *F. greuteri* var. *greuteri*: ES, Almería, Sierra de María, E. López & G. Martínez GM 21/13 (COFC 61329), x, x, x, x; Granada, Sierra de Baza, Prados del Rey, E. López & G. Martínez GM 38/14 (COFC 61434), x, x, x, x; ES, Granada, Sierra de la Guillimona, puerto de la Losa, E. López & G. Martínez GM22/14 (COFC 61365), x, –, x, x; Granada, Sierra de la Sagra,

*E. López & G. Martínez GM 19/14* (COFC 61361), x, x, x, x; Jaén, Sierra de Mágina, base del Pico Almadén hacia Mancha Real, *J. A. Devesa, E. López & G. Martínez GM 36/13* (COFC 61358), –, x, x, x; Jaén, Sierra Mágina, Pico Almadén, *J. A. Devesa, E. López & G. Martínez GM 33/13* (COFC 61366), –, x, x, x. ***F. henriquesii*\***: PT, Beira Alta: Covilhã, Serra da Estrela, Senhora da Boa Estrela, *E. López, J. Jansen, F. J. Valtueña & C. G. Relinque EL 09/14* (COFC 61495), x, x, x, x. ***F. hystrix***: ES, Burgos, Lastras de las Eras, *E. López & S. Patino EL14/12* (COFC 61121), x, x, x, x; Jaén, Cazorla, Campos de Hernán Perea, junto al Refugio de la Monterilla, *E. López & G. Martínez GM 16/14* (COFC 62018), x, x, x, x; Málaga, Tolox, Sierra de las Nieves, cerro de la Cueva del Oso, *B. Cabezudo, G. Martínez & F. Soriguer GM 86/14* (COFC 61577), x, x, x, x; Almería, Sierra de Gádor, *P. Catalán, J. A. López Rodríguez & P. Torrecilla 31.2000 UZ, AF478480<sup>b</sup>, AF478520<sup>b</sup>*, –, –, ***F. idahoensis***: EE.UU, Oregon, Deschutes County. *B. Wilson 533, EF584947<sup>c</sup>, AF533064<sup>b</sup>*, –, –, ***F. indigesta***: ES. Almería, Berja, Sierra de Gádor, Base de los Morrones desde Pozo Lupión, *E. López & G. Martínez GM 32/14* (COFC 61405), x, –, x, x. Granada: Puerto de la Ragua, *E. López & G. Martínez GM13/13* (COFC 61242), x, x, x, x; ES. Málaga: Tolox, Sierra de las Nieves, Vereda del puerto de los Pilonos al peñón de los Enamorados, *B. Cabezudo, G. Martínez & F. Soriguer GM 87/14* (COFC 61436), x, x, x, x. ***F. inops subsp. inops***: ES, Barcelona, Begues, Pla d'en Querol, *S. Pyke (BC 905752)*, x, –, x, x; Castellón, Pina de Montallgrao, pico de Santa Bárbara, *J. Riera & J. Güemes (BC 833766)*, x, –, x, x; Huesca Fraga, Valcuerna, culta hbb, *S. Pyke et al. (BC 905801)*, x, –, x, x; Madrid, Patones, Pontón de la Oliva, *G. Martínez & C. Morales* (COFC 61332), x, x, x, x; Tarragona, Begues, massif del Garraf, *S. Pyke (BC 879651)*, x, –, x, x; Tarragona, Benifallet, Coll de Murtero, *S. Pyke (BC 879652)*, x, –, x, x; Tarragona Massis del Port, Mas de Barberans, *De Torres (BC 905476)*, x, –, –, x. ***F. inops subsp. valentina***: Alicante, Concentaina, Sierra Mariola, Mont Cabrer, *G. Martínez GM 10/13* (COFC 61262), x, x, x, x. ***F. lambinonii***: ES, Alicante, Benifato, Sierra de Aitana, Font de Partagat, Sendero hacia el Pas de la Rabosa, *M. A. Alonso, B. Crespo & G. Martínez GM 01/14* (COFC 61532), x, x, x, x; Burgos, Contreras, Alto de San Carls, *Muñoz Garmedia, Pons–Sorolla, Sánchez García & Susanna (MA 413100)*, x, –, x, x; Madrid, Sierra de Guadarrama, Alto de los Leones, *E. López EL 03/14* (COFC 61498), x, –, x, x; Madrid, Rascafría, subida al Puerto de la Morcuera, *G. Martínez & C. Morales s/n* (COFC 61476), x, x, x, x. ***F. liviensis***: ES, Gerona, Montaña del Castillo de Llivia, *E. López & G. Martínez GM 110/14* (COFC 62021/bis), x, –, x, x. ***F. longiauriculata***: ES, Almería, Sierra de los Filabres, Calar Alto, *E. López & G. Martínez GM11/13* (COFC 61278), x, x, x, x; Almería, Sierra de Gádor, Los Morrones, *E. López & G. Martínez GM28/14* (COFC 61404), x, x, x, x; Granada, Sierra de Baza, prados del rey, *E. López & G. Martínez GM 39/14* (COFC 61438), x, x, x, x; Granada, Puerto de la Ragua, *E. López & G. Martínez GM 14/13* (COFC 61280), x, x, x, x; Almería, Sierra de los Filabres, Calar Alto, *P. Catalán, J. A. López Rodríguez & P. Torrecilla 59.2000 UZ, AF478479<sup>b</sup>, AF478518<sup>b</sup>, KJ529233<sup>d</sup>*, –, ***F. marginata subsp. andres–molinae***: ES, Navarra, Izánoz, a la ermita San Miguel de Izaga, *M. C. Sánchez & R. Ibáñez (HUAL 19653)*, x, –, x, x. ***F. pallens***: GE., Bayern, *J. Müller 6973, EF584958<sup>c</sup>, EF592990<sup>c</sup>*, –, –, ***F. plicata*\***: ES, Granada, Sierra de Baza, Los Payos, *E. López & G. Martínez GM 45/14* (COFC 61553), x, x, x, x; Jaén, Valdepeñas de Jaén, Sierra de la Pandera, *E. León & G. Martínez GM 07/14* (COFC 61871), x, x, x, x; Málaga, Sierra de las Nieves, cerro de la Cueva del Oso, *B. Cabezudo, G. Martínez & F. Soriguer GM 85/14* (COFC 61552), x, x, x, x; Granada, Sierra Nevada, Dornajo, *P. Catalán et al. 86.2000 UZ, AF478483<sup>b</sup>, AF478525<sup>b</sup>*, –, –, ***F. querana*\***: ES. Zamora, Sierra de la Culebra, entre Folgoso de la



Carballeda y Pedroso de la Carballeda, *E. López, G. Martínez & P. Bariego GM 70/14* (COFC 61511), x, x, x, x; Lugo, Monforte de Lemos, *J. A. López Rodríguez 1326 UZ*, AF532957<sup>b</sup>, AF533057<sup>b</sup>, –, –, *F. reverchonii*: ES, Jaén, Sierra de Cazorla, refugio de Rambla Seca, *E. López & G. Martínez GM 13/14* (COFC 61363), x, x, x, x. *F. segimonensis*: ES, Jaén, Sierra de Cazorla, Nava Noguera, *E. López & G. Martínez s/n* (COFC 61359), x, x, x, x; Jaén, Sierra de Cazorla, refugio de Rambla Seca, *E. López & G. Martínez GM12/14* (COFC 61362), x, x, x, x. *F. summilusitana subsp. lagascae*: ES, Madrid, Sierra de Guadarrama, Alto de los Leones, *G. Martínez & C. Morales GM 34/14* (COFC 61537), x, x, x, x; Madrid, Puerto de Navacerrada, Alto de las Guarramillas, *G. Martínez & C. Morales GM 36/14* (COFC 61538), x, x, x, x. *F. summilusitana subsp. summilusitana*: ES, Ávila, Entre Garganta del Villar y Navacedilla de Corneja, Puerto de Chía, *J. A. Devesa JADA 601* (COFC 61003), x, x, x, x; Cáceres, Tornavacas, Peñanegra hacia La Garganta, *M. López & E. López s/n* (COFC 60992), x, –, x, x; Cantabria, Collado de Llesba, Puerto de San Glorio, 11-VII-2012, *E. López* (COFC 61122). Salamanca, Candelario, sierra de Béjar y Candelario, nacimiento del río Cuerpo de Hombre, *E. López & M. López s/n* (COFC 61105), x, x, x, x. León, Truchas, Pico Teleno, *Castroviejo & Valdés Bermejo* (MA 503807), x, –, x, x; León, Villalibre de Somoza, *E. López & G. Martínez GM 119/13* (COFC 61282), x, x, x, x; Zamora, Galende, Sierra Segundera, entre el Gencianal y la Laguna de los Peces, *P. Bariego, E. López & G. Martínez GM 64/14* (COFC 61539), x, –, x, x. Zamora, Sanabria, Alto de San Juan, *P. Bariego, E. López & G. Martínez GM 68/14* (COFC 61540), x, –, x, x; PT, Beira Alta, Penhas de Saúde, Sierra da Estrela, Tapada Dr. Antonio, *E. López, J. Jansen, F. J. Valtueña & C. G. Relinque EL 05/14* (COFC 61609, a), x, x, x, x; Ídem, *EL 05/14L* (COFC 61609, b), x, –, x, x; PT, Beira Alta, Sierra da Estrela, Penhas de Saúde, Tapada Dr. Antonio, *E. López, J. Jansen, F. J. Valtueña & C. G. Relinque EL 05/14S* (COFC 61610), x, –, x, x. *F. vasconcensis subsp. vasconcensis*: ES. Asturias, faro de Cabo Peñas, *E. López & G. Martínez GM72/14* (COFC 61564), x, –, x, x. *F. valesiaca subsp. valesiaca*: GE, Thüringen. *J. Müller 6939*, EF584978<sup>c</sup>, EF593011<sup>c</sup>, –, –, *F. yvesii subsp. yvesii*: ES, Huesca, puerto de Sahún, entre Chía y Plan, camino de Ibón de Barbarisa, *E. López & G. Martínez GM 123/14* (COFC 61520), x, x, x, x.

*Sect. Aulaxyper. F. agustinii*: ES, Canarias, Tenerife, Anaga, Bailadero, *A. Santos s/n*, AY099005<sup>b</sup>, AY099003<sup>b</sup>, –, –, ; Canarias, La Palma, Bco. Los Tilos, *P. Catalán 2002 UZ*, EF584918<sup>c</sup>, EF592949<sup>c</sup>, –, –, *F. francoi*: PT, Azores, Terceira, Caldeira de St. Bárbara, *M. Sequeira 4403*, EF584939<sup>c</sup>, EF592972<sup>c</sup>, KJ529245<sup>d</sup>, –, *F. heterophylla*: FR, Pirineos Orientales, Forêt de Boucheville, *Montserrat & al. s/n* (JACA 152778), EF584944<sup>c</sup>, –, –, Bayern, Kreis Kelheim. *J. Müller 7600*, AF532958<sup>b</sup>, –, –, *F. iberica*: ES, Granada, Puerto de la Ragua, *E. López & G. Martínez GM15/13* (COFC 61324), x, x, x, x; Jaén, Sierra de Cazorla, Nava Noguera, *E. López & G. Martínez GM 11/14* (COFC 61567), x, x, x, x; Madrid, Sierra de Guadarrama, Alto de los Leones, *G. Martínez & C. Morales s/n* (COFC 61496), x, x, x, x ; Granada, Sierra Nevada, Borreguiles de S. Juan, *P. Catalán, J. A. López Rodríguez & P. Torrecilla 77.2000 UZ*, AY118087<sup>b</sup>, AF478516<sup>b</sup>, –, –, *F. juncifolia*: ES, Vizcaya, playa La Arena, Muskiz, *E. López & S. Patino EL 08/12* (COFC 61118), x, x, x, x. ES, Lugo Viveiro, Brieiro, Arenales de Area, *J. A. López-Rodríguez 1366 UZ*, AF478478<sup>b</sup>, AF478515<sup>b</sup>, –, –, *F. nevadensis*: ES. Almería: Sierra de Gádor, pozo Lupión, *E. López & G. Martínez GM 29/14* (COFC 61870), –, x, x, x. Granada, Sierra de Baza, Prados del Rey, *E. López & G. Martínez GM 40/14* (COFC 61566), x, x, x, x; Granada, Sierra Nevada, Dornajo, *P. Catalán, J. A. López Rodríguez & P. Torrecilla 69.2000 UZ*, AF478477<sup>b</sup>, AF478514<sup>b</sup>, –, –, *F. nigrescens*:

ES, Cantabria, Puerto de San Glorio, Mirador del Collado de Llesba, *E. López EL 23/12* (COFC 61110), x, x, x, x; Navarra, Puerto de Belagua, Col de Pierre Sant Martin, *J. A. Devesa & E. López JADA 611a* (COFC 61140), -, -, x, x, x; Zamora, Galende, Sierra Segundera, entre el Gencianal y la Laguna de los Peces, *P. Bariego, E. López & G. Martínez GM 67/14* (COFC 61572), x, x, x, x. ***F. petraea***: PT, Azores, St. Maria, Maia, *M. Sequeira 4393*, EF584961<sup>c</sup>, EF592993<sup>c</sup>, -, -; PT, Azores, Flores, St. Cruz, *M. Sequeira 4482*, EF584962<sup>c</sup>, EF592994<sup>c</sup>, -, -. ***F. pyrenaica*\***: ES, Huesca, Puerto de Sahún, entre Chía y Plan, *E. López & G. Martínez GM127/14* (COFC 61415), x, x, x, x; Huesca, Cotiella, *P. Catalán 6.98 UZ*, AF303423<sup>b</sup>, AF478517<sup>b</sup>, -, -. ***F. rivularis***: ES, Granada, Sierra Nevada, subida al pico Veleta, *J. A. Devesa & M. López s/n* (COFC 60997), x, x, x, x; Huesca, Candanchú, *J. A. Devesa & E. López s/n* (COFC 61173), x, x, x, x; Soria, Laguna Negra, *J. A. Devesa & G. Martínez GM46/13* (COFC 61450), x, x, x, x; PT, Covilhã, Serra da Estrela, Senhora da Boa Estrela, *E. López, J. Jansen, F. J. Valtueña & C. G. Relinque EL 06/14* (COFC 61494), x, x, x, x; ES, Granada, Sierra Nevada, Borreguiles de S. Juan, *P. Catalán, J. A. López Rodríguez & P. Torrecilla 78.2000 UZ*, AF478475<sup>b</sup>, AF478512<sup>b</sup>, KJ529242<sup>d</sup>, -, -; Huesca, Sallent de Gállego, El Petruso, *P. Catalán & J. Müller 18.04 UZ*, EF584967<sup>c</sup>, EF593000<sup>c</sup>, -, -. ***F. rothmaleri***: ES, Cáceres, Tornavacas, Peña Negra hacia la garganta, *E. López & M. López s/n* (COFC 60981), x, -, x, x; Madrid, Lozoya, *J. A. López Rodríguez 1227B UZ*, AF478476<sup>b</sup>, AF478513<sup>b</sup>, -, -. ***F. rubra***: SU, Valais, Desses SSE Ferret, *J. Müller 8060*, AY118088<sup>b</sup>, AY118099<sup>b</sup>, -, -. ***F. rubra subsp. pruinosa***: ES, Vizcaya, punta del castillo, Muskiz, *E. López & S. Patino EL 09/12* (COFC 61113/bis), x, -, -, x; Pontevedra, Cangas de Morrazo, Donon, *Sauquillo & Pimentel s/n*, EF584963<sup>c</sup>, EF592995<sup>c</sup>, -, -. ***F. rubra subsp. rubra***: ES, Burgos, Puerto de Angulo, *E. López & S. Patino EL 11/12* (COFC 61108), x, x, x, x; Palencia, Puerto de Piedraslenguas, *E. López EL 20/12* (COFC 61112), x, x, x, x.

**Sect. *Eskia*. *F. burnatii***: ES, Cantabria, Picos de Europa. *P. Catalán & P. Torrecilla 44.2001 UZ*, AY099007<sup>b</sup>, AY099002<sup>b</sup>, -, -. ***F. elegans***: ES, Cáceres, Tornavacas, Peña Negra hacia la garganta, *E. López & M. López* (COFC 60993), x, x, x, x; Ciudad Real, Fuencaliente, *J. A. Devesa, E. López & G. Martínez s/n* (COFC 61517), x, -, x, x; Málaga, Sierra de las Nieves, vereda del Puerto de los Pilonos a Torrecilla, *B. Cabezudo, G. Martínez & F. Soriguer GM 82/14* (COFC 61571), x, x, x, x; Granada, Baza, *Cebolla & A. Rivas Ponce s/n UAM*, AF303406<sup>a</sup>, AF478509<sup>b</sup>, -, -. ***F. eskia***: ES, Huesca, Benasque, *P. Catalán 57.97*, AF303412<sup>a</sup>, AF478508<sup>b</sup>, -, -. ***F. gautieri***: ES, Huesca, Candanchú, *J. A. Devesa & E. López EL 53/12* (COFC 61170), x, x, x, x; Girona, Pirineos, Nuria, *P. Catalán 41.97*, AF303414<sup>a</sup>, AF478507<sup>b</sup>, -, -. ***F. quadriflora***: FR, Pyrénées, Col de Baroude, *P. Catalán 12.98*, AF303413<sup>a</sup>, AF478506<sup>b</sup>, -, -.

**Sect. *Dimorpha*. *F. dimorpha***: FR, Alpes de Haute-Provence Col des Champs, *Korneck; s/n* (Herb. J. Müller 10969), AF519982<sup>b</sup>, AF519987<sup>b</sup>, -, -.

**Sect. *Amphigenes*. *F. pulchella subsp. pulchella***: SU, Bern, *J. Müller 7807 UZ*, AF519980<sup>b</sup>, AF519985<sup>b</sup>, KJ529251<sup>d</sup>, -.

**Sect. *Subbulbosae*. *F. baetica***: ES, Cádiz, Sierra de la Palma, *Cebolla & A. Rivas Ponce s/n UAM*, AF303405<sup>b</sup>, AF533049<sup>b</sup>, -, -. ***F. baetica subsp. moleroi***: ES, Granada, Sierra Nevada, peñones de San Francisco, *J. A. Devesa & M. López s/n* (COFC 61186), x, -, x, x; Jaén, Sierra Mágina, ascenso al pico Mágina, *J. A. Devesa, E. López & G. Martínez GM29/13* (COFC 61341), x, x, x, x. ***F. durandoi***: ES, Segovia, Riaza, *J. A. López Rodríguez 6-6-00 UZ*, AF543514<sup>b</sup>, AF533047<sup>b</sup>, -, -. ***F. paniculata subsp. multispiculata***: ES, Salamanca: Candelario, sierra de Béjar y Candelario, nacimiento del río Cuerpo de

Hombre, E. López & M. López; s/n (COFC 61107), x, -, x, x. ***F. paniculata* subsp. *paniculata***: ES, Huesca, Candanchú, J. A. Devesa & E. López EL 51/12 (COFC 61176), x, x, x, x; FR, Mont Aigoual, Cebolla & Rivas-Ponce s/n UAM, AF303407<sup>b</sup>, AF533046<sup>b</sup>, -, -. ***F. paniculata* subsp. *pauii***: ES, Guadalajara: Carretera de Cifuentes a Canredondo, G. Martínez & C. Morales s/n (COFC 61346), x, x, x, x. ***F. paniculata* subsp. *spadicea***: ES: Lugo, Folgoso do Caurel, J. A. López Rodríguez 1346 UZ, EF584971<sup>c</sup>, AF533048<sup>b</sup>, -, -.

Sect. *Lojaconoa*. ***F. coerulescens***: ES, Cádiz, Chiclana de la Frontera, La Barrosa, J. A. Devesa & G. Martínez JADA 670 (COFC 61613), x, x, x, x; Cádiz, Jerez de la Frontera, P. Catalán, J. A. López Rodríguez & P. Torrecilla 91.2000 UZ, AF538363<sup>b</sup>, AF533051<sup>b</sup>, -, -. ***F. patula***: ES, Ciudad Real, Fuencaliente, J. A. Devesa, E. López & G. Martínez JADA 638 (COFC 61407), x, -, x, x.; Jaén, Despeñaperros, Aldeaquemada, J. A. Devesa, E. López & G. Martínez EL 01/13 (COFC 61408), x, -, x, x; Cádiz, Grazalema, Bco. Ballesteros, P. Catalán, J. A. López Rodríguez & P. Torrecilla 95.2000 UZ, AF538362<sup>b</sup>, AF533052<sup>b</sup>, KJ529190<sup>d</sup>, -.

Sect. *Scariosae*. ***F. scariosa***: ES. Almería: Sierra de Gádor, proximidades de Pozo Lupión, E. López & G. Martínez GM 31/14 (COFC 61565), x, x, x, x; Córdoba, Cabra, Picacho de Cabra, J. A. Devesa, E. Triano & E. López EL 07/12 (COFC 61166), x, x, x, x; Almería, Serón, Sierra Filabres, Las Menas, P. Catalán, J. A. López Rodríguez & P. Torrecilla 62.2000 UZ, AF519978<sup>b</sup>, AY098999<sup>b</sup>, -, -.

Sect. *Pseudoscariosa*. ***F. pseudeskia***: ES, Granada: Sierra Nevada, peñones de San Francisco, P. Barberá, J. A. Devesa, A. Díaz, E. León, E. López & G. Martínez (COFC 61226), x, x, x, x; Granada, Sierra Nevada, Collado del Diablo, P. Catalán, J. A. López Rodríguez & P. Torrecilla 73.2000 UZ, AF519979<sup>b</sup>, AY099000<sup>b</sup>, KJ529192<sup>d</sup>, -.

Subgén. *Drymanthele*

Sect. *Phaeochloa*. ***F. altissima***: ES, Cantabria: Monte Robea, pr. Ledantes, Vega de Liébana, MA 615670, x, -, x, x. Lugo (MA 483565), x, x, x, x; FR, Aspe, P. Catalán 1.98, AF303411<sup>a</sup>, AF478505<sup>b</sup>, -, -. ***F. lasto***: ES. Cádiz: Sierra Bermeja, LEI s/n, AF303418<sup>b</sup>, AY098998<sup>b</sup>, -, -.

Subgén. *Schedonorus*

Sect. *Schedonorus*. ***F. arundinacea* subsp. *arundinacea***: ES, Burgos, Puerto de Angulo, E. López & S. Patino EL 13/12 (COFC 61123), x, x, x, x; ES. Huesca: ermita de Nuestra Señora de Torla, J. A. Devesa & G. Martínez GM 92/13 (COFC 61340), x, x, x, x. Lugo, Lán cara, Santa Bárbara, J. A. López Rodríguez 1081 UZ, AF519976<sup>b</sup>, AY098995<sup>b</sup>, KJ529201<sup>d</sup>, -. ***F. interrupta*** (= *F. fenas*): ES, Segovia, Condado de Castilnovo, J. A. López Rodríguez s/n UZ, AF532951<sup>b</sup>, AF533042<sup>b</sup>, -, -. ***F. mairei***: MA, Marrakech, Oukaimede, Cebolla & Rivas Ponce 4064 UAM, AF303424<sup>a</sup>, AY098996<sup>b</sup>, KJ529200<sup>d</sup>, -. ***F. mediterranea***: ES, Málaga, Sierra de las Nieves, Los Quejigales, B. Cabezudo, R. Casimiro-Soriguer, J. A. Devesa & E. Ruiz de Clavijo (COFC 60994), x, x, x, x. ***F. pratensis***: IN, Wilshire, Calne, P. Catalán 7.99, AF303421<sup>a</sup>, AF478503<sup>b</sup>, -, -.

Sect. *Plantynia*. ***F. gigantea***: ES, Navarra, Arce, I. Aizpuru & P. Catalán 1331.88 UZ, AF303416<sup>a</sup>, AF533043<sup>b</sup>, -, -.

\*\*\*\*\*

***Castellia tuberculosa***: ES, Cádiz, Sanlúcar de Barrameda, La Algaida, J. A. López Rodríguez s/n UZ, AF532954<sup>b</sup>, AF533053<sup>b</sup>, -, -.

- Ctenopsis delicatula*: ES, Madrid, Garganta de Los Montes, *J. A. López Rodríguez s/n UZ*, AF478499<sup>b</sup>, AF478537<sup>b</sup>, –, –.
- Lolium canariense*: ES, Islas Canarias, Tenerife, Las Cañadas, *A. Santos s/n*, AY228161<sup>b</sup>, AY228162<sup>b</sup>, –, –. *L. multiflorum*: ES, Lugo: Sarria, *J. A. López Rodríguez*; 01092 UZ, AF532946<sup>b</sup>, AF533038<sup>b</sup>, –, –. *L. perenne*: EN, Inglaterra (cv), s/n LEI, AF303401<sup>a</sup>, AF478504<sup>b</sup>, KJ529206<sup>d</sup>, –. *L. rigidum*: ES, Zaragoza: Vedado de Peñafior, *P. Catalán et al.*; 18.2000 UZ, AF532944<sup>b</sup>, AF533039<sup>b</sup>, KJ529205<sup>d</sup>, –. *L. temulentum*: ET, desconocida, semillas PI 195000; *USDA Pullman*, EF379087<sup>c</sup>, EF378985<sup>c</sup>, –, –.
- Micropyropsis tuberosa*: ES, Huelva, Almonte, *Romero-Zarco s/n*, AF532943<sup>b</sup>, AF533037<sup>b</sup>, –, –.
- Micropyrum patens*: ES, Madrid, Cadalso de los Vidrios, *J. A. López Rodríguez 01194 UZ*, AF478495<sup>b</sup>, AF495885<sup>b</sup>, –, –. *M. tenellum*: ES, Segovia, Navafria, *J. A. López Rodríguez s/n UZ*, AF478494<sup>b</sup>, AF478534<sup>b</sup>, –, –.
- Psilurus incurvus*: ES, Huesca, Estopiñan (JACA 236098), AF478493<sup>b</sup>, AF478533<sup>b</sup>, –, –.
- Vulpia alopecuros*: PT, Algave, Meia Praia, Lagos, *C. A. Stace LEI*, AF478491<sup>b</sup>, AF487617<sup>b</sup>, KJ529238<sup>d</sup>, –, –. *V. bromoides*: ES, Lugo, Laucara, *J. A. López Rodríguez 01080 UZ*, AF478485<sup>b</sup>, AF487616<sup>b</sup>, –, –. *V. ciliata*: ES, Zaragoza, Vedado de Peñafior, *P. Catalán 19.2002 UZ*, AY118094<sup>b</sup>, AY118104<sup>b</sup>, –, –. *V. fasciculata*: ES, Barcelona, Vilanova, *S. Pyke 15.2000 UZ*, AF478487<sup>b</sup>, AF478528<sup>b</sup>, KJ529228<sup>d</sup>, –, –. *V. fontqueriana*: ES, Segovia, Lastras de Cuellar, Nava del Pobo, *J. A. López Rodríguez 16-6-2000 UZ*, AF478488<sup>b</sup>, AF478529<sup>b</sup>, –, –. *V. geniculata*: ES, Sevilla, Constantina, *J29397 JACA*, AF478490<sup>b</sup>, AF478531<sup>b</sup>, KJ529214<sup>d</sup>, –, –. *V. membranacea*: ES, Cádiz, Sanlúcar de Barrameda, La Algaida, *P. Catalán 8.2002 UZ*, AY118090<sup>b</sup>, AY118101<sup>b</sup>, –, –. *V. myuros*: EE.UU, Washington, King Co, Seattle, Lake Forest Park, *P. Catalán 54.2001 UZ*, AY118092<sup>b</sup>, AY118103<sup>b</sup>, –, –. *V. unilateralis*: ES, Zaragoza, Vedado de Peñafior, *P. Catalán*; 18.2002 UZ, AY118095<sup>b</sup>, AY118106<sup>b</sup>, –, –.
- Wangenheimia lima*: ES, Zaragoza, Vedado de Peñafior, *P. Catalán, S. Pyke & P. Torrecilla 17.2000 UZ*, AF478498<sup>b</sup>, AF478536<sup>b</sup>, –, –.

---

#### Grupos externos

##### SUBTRIBU DACTYLIDINAE

*Dactylis glomerata* subsp. *hispanica*: ES, Zaragoza, Peñafior, *P. Catalán UZ*, AF393014<sup>a</sup>, AF533027<sup>b</sup>, –, –

*Lamarckia aurea*: ES, Zaragoza, Puente de la Almozara, *P. Catalán 14.2000 UZ*, AF532935<sup>b</sup>, AF533029<sup>b</sup>, –, –

##### SUBTRIBU CYNOSURINAE

*Cynosurus echinatus*: ES, Soria, Monte Valonsadero, *J. A. López Rodríguez s/n* (JACA 40698), AF532937<sup>b</sup>, AF533031<sup>b</sup>, –, –

##### SUBTRIBU PARAPHOLIINAE

*Catapodium rigidum*: ES, Segovia: Sepúlveda, *J. A. López Rodríguez*; s/n UZ, AF532940<sup>b</sup>, AF533034<sup>b</sup>, –, –

*Cutandia maritima*: ES, Valencia, El Saler, *P. Catalán 5.04 UZ*, EF584915<sup>c</sup>, EF592946<sup>c</sup>, –, –

*Hainardia cylindrica* (= *Monerma cylindrica*): ES: Zaragoza: Parque Tío Jorge, *S. Pyke s/n UZ*, AF532941<sup>b</sup>, AF533035<sup>b</sup>, –, –

*Parapholis incurva*: ES, Zaragoza, Vedado de Peñafior, *P. Catalán et al. 23.2000 UZ*, AF532942<sup>b</sup>,

AF533036<sup>b</sup>, –, –

***Sphenopus divaricatus***: ES, Zaragoza, Vedado de Peñaflores, P. Catalán, S. Pyke & P. Torrecilla 22.2000 UZ, AF532939<sup>b</sup>, AF533033<sup>b</sup>, –, –

SUBTRIBU POINAE

***Poa infirma***: ES: Zaragoza: La Jota, S. Pyke s/n UZ, AF393012<sup>a</sup>, AF488773<sup>b</sup>, –, –

SUBTRIBU COLEANTHINAE

***Puccinellia distans***: ES, Navarra, Lazagurría (JACA 207897), AF532934<sup>b</sup>, AF533024<sup>b</sup>, –, –

SUBTRIBU AVENINAE

***Avena eriantha***: ES, Madrid, Chinchón, J. A. López Rodríguez 032001 UZ, DQ336822<sup>c</sup>, AF533021<sup>c</sup>, –, –

–

***Deschampsia cespitosa***: USA: Colorado: Boulder Co: Rocky Mnt., P. Catalán s/n UZ, AF532929<sup>b</sup>, AF533026<sup>b</sup>, –, –

***Koeleria loweana*** (= *Parafestuca albida*): PT, Madeira, Pico do Arieiro, M. Sequeira 4033A UZ, AF532930<sup>b</sup>, AF533022<sup>b</sup>, –, –

SUBTRIBU SESLERIINAE PARL.

***Sesleria argentea***: ES, Navarra, Araxes, P. Catalán 21 UZ, AF532931<sup>b</sup>, AF533030<sup>b</sup>, –, –

TRIBU BRACHYPODIEAE

***Brachypodium distachyon***: SL, Ljubljana, LEI s/n, AF303399<sup>a</sup>, AF478500<sup>b</sup>, –, –

TRIBU STIPEAE

***Macrochloa tenacissima***: ES, S. Pyke 701 BC, GU254648<sup>c</sup>, GU254978<sup>c</sup>, –, –

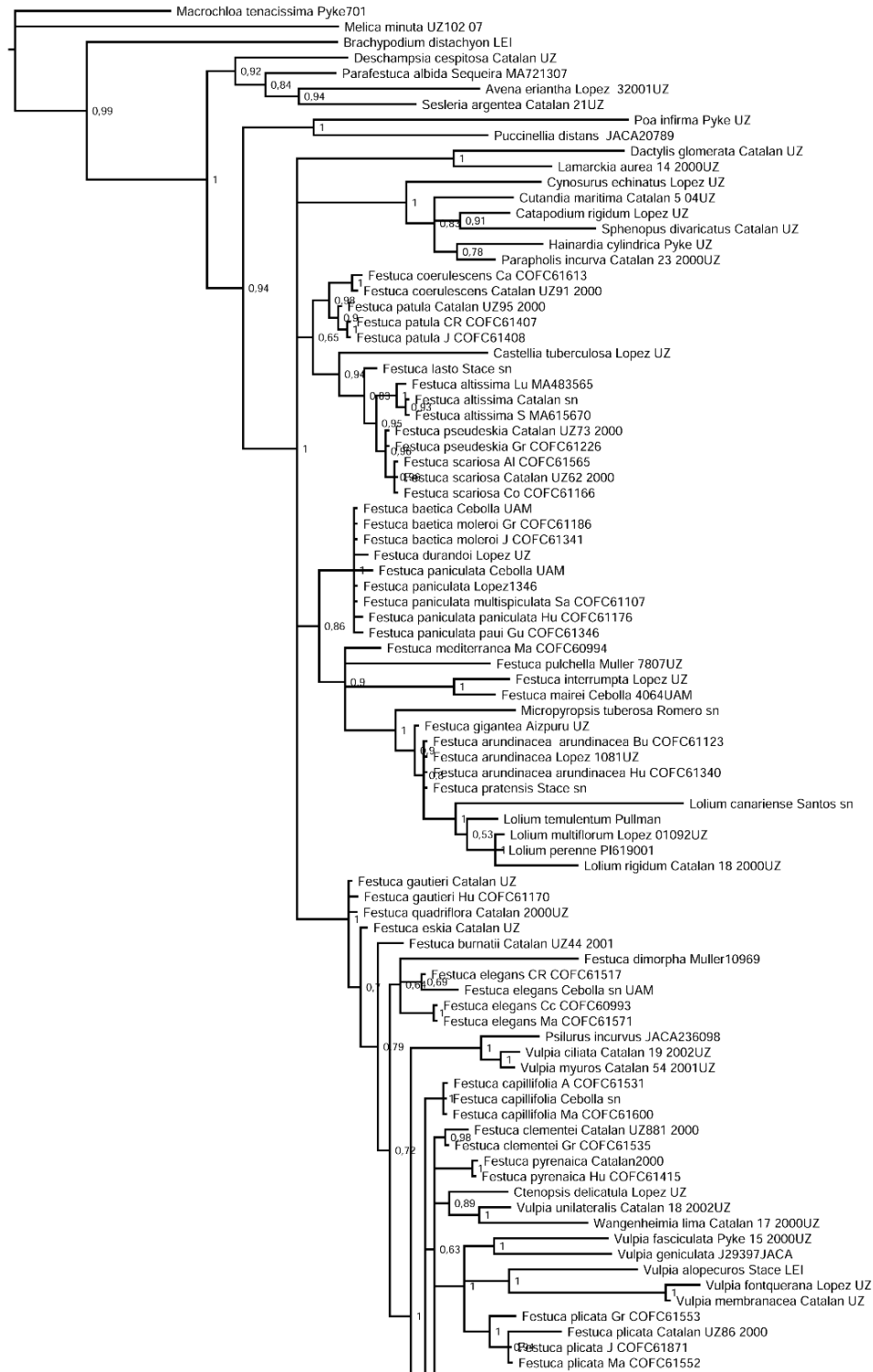
TRIBU MELICEAE

***Melica minuta***: ES, Córdoba. UZ 102.07, KP987450<sup>d</sup>, KJ529403<sup>d</sup>, KJ529122<sup>d</sup>, –, –

---

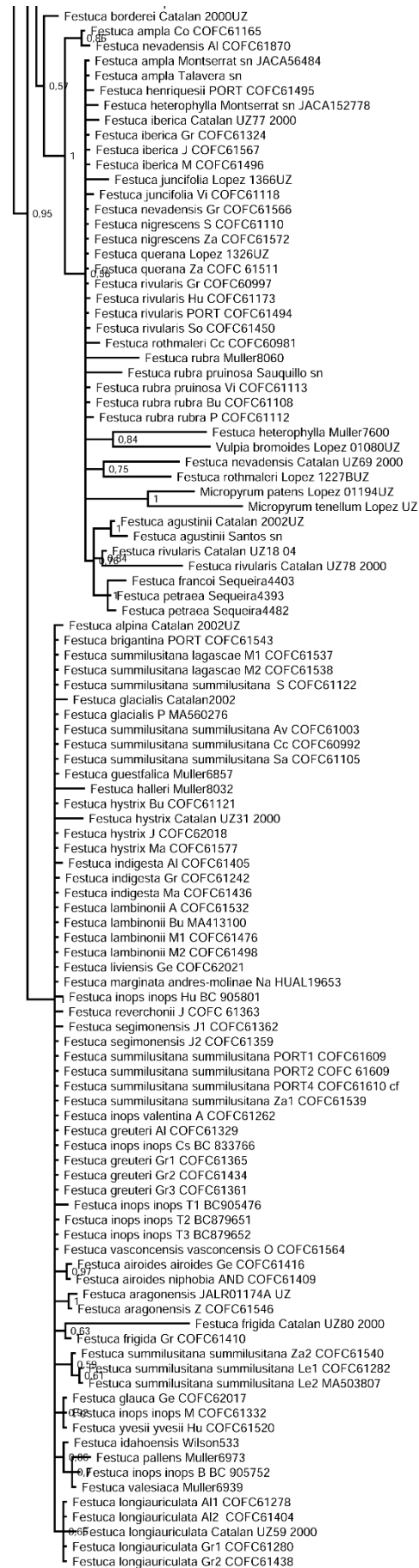
APÉNDICE 2. Árboles filogenéticos de las secuencias *ITS* y cloroplásticas (*rps16*, *trnLF*, y *trnH-psbA*) obtenidos por inferencia bayesiana y máxima verosimilitud.

a. Árbol consenso de las secuencias *ITS* obtenido por inferencia bayesiana



Continúa en la siguiente página



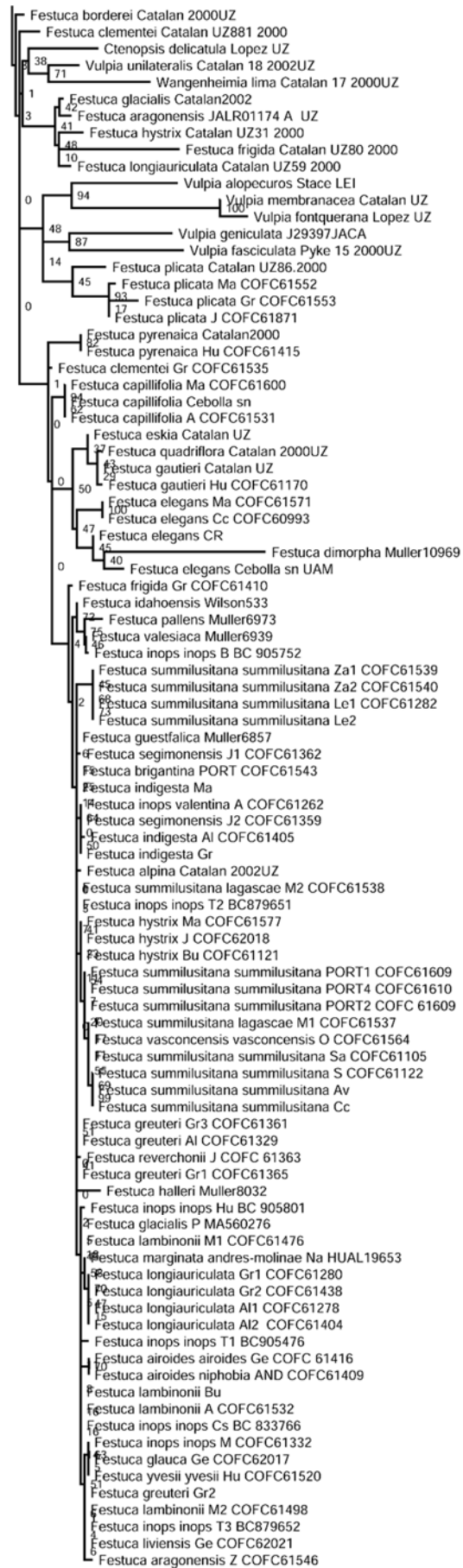


0.04

b. Árbol consenso de las secuencias *ITS* obtenido por máxima verosimilitud

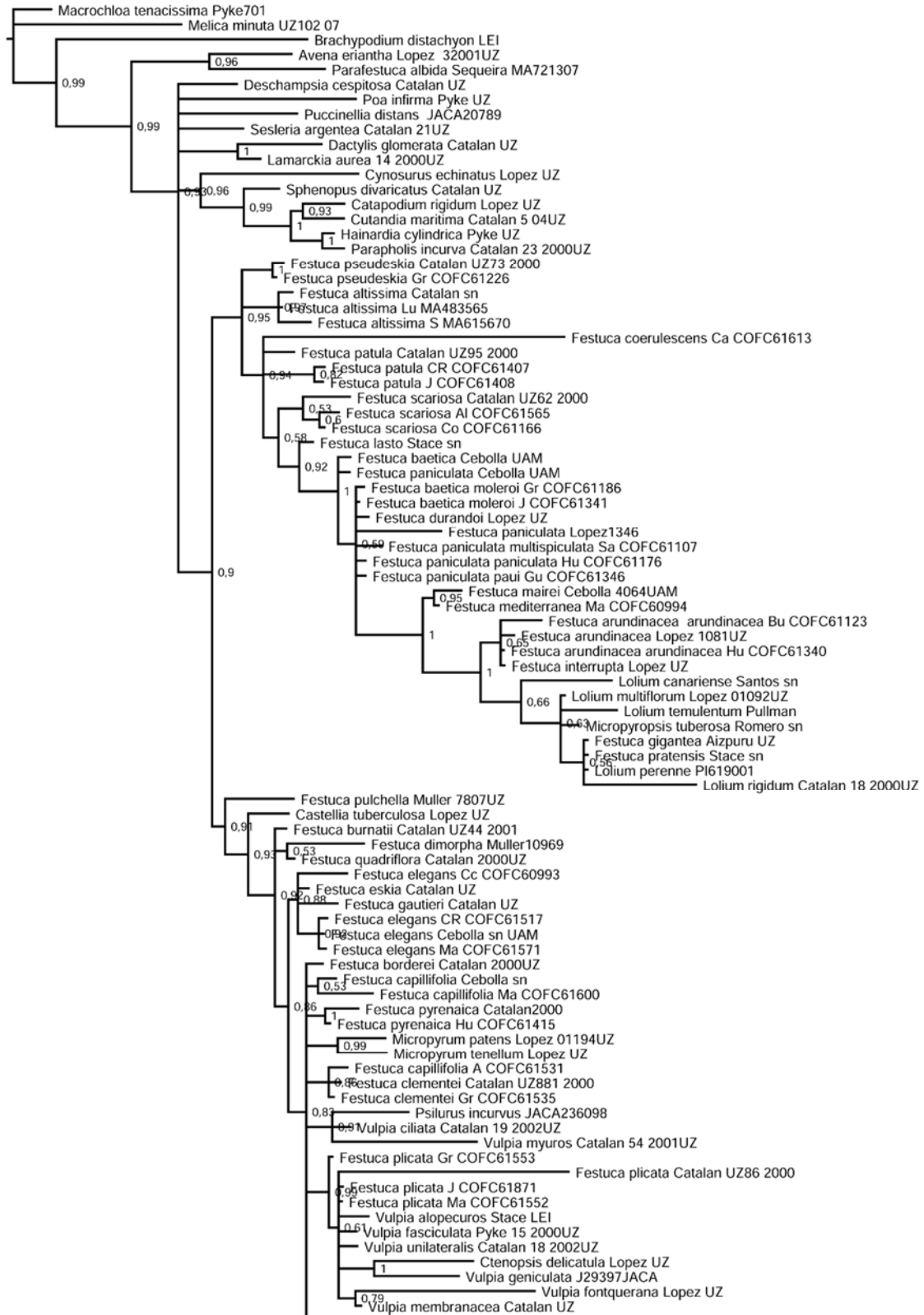


Continúa en la siguiente página

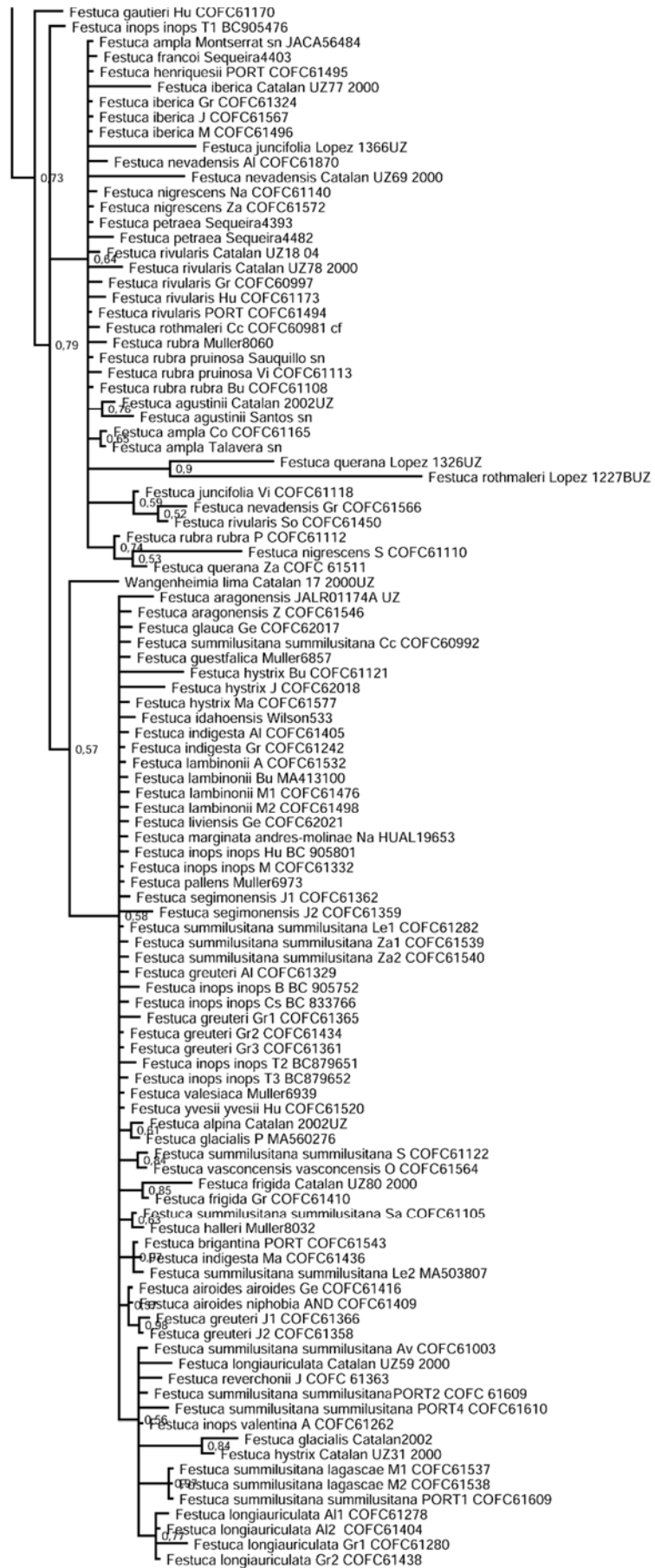


0.04

c. Árbol combinado de las secuencias cloroplásticas (*rps16*, *trnLF*, y *psbA*) obtenido por inferencia bayesiana

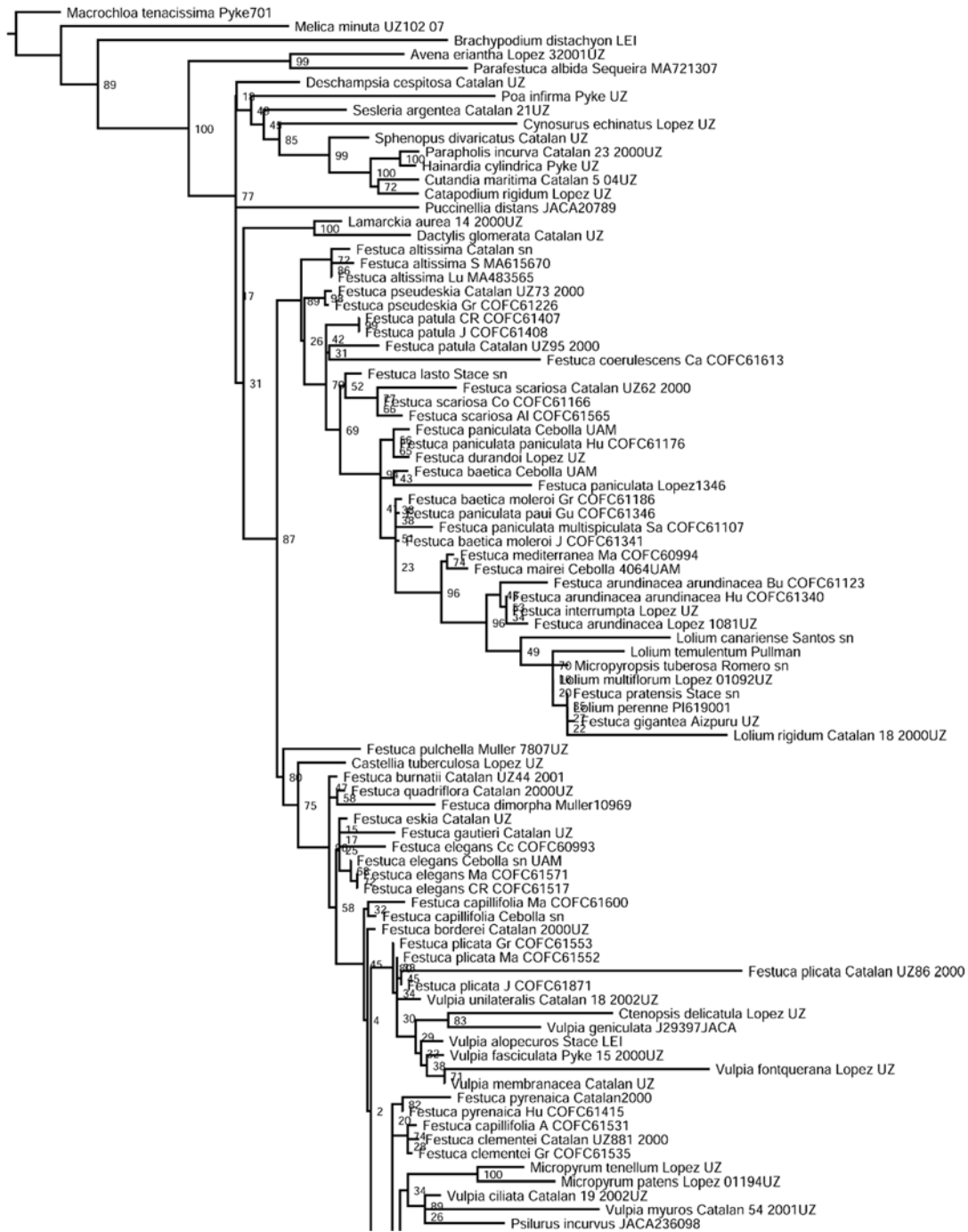


Continúa en la siguiente página

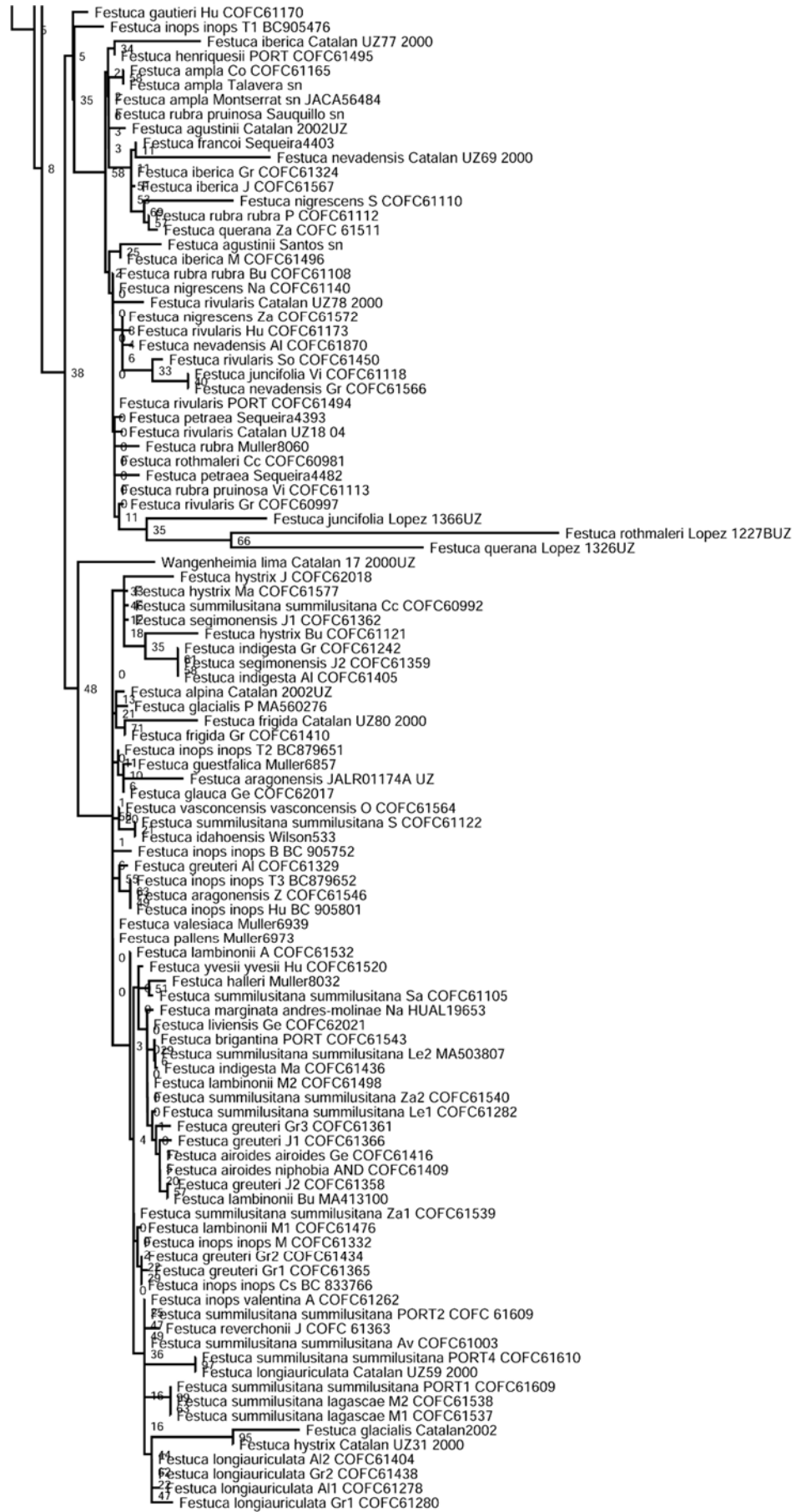


0.006

**d. Árbol combinado de las secuencias cloroplásticas (*rps16*, *trnLF*, y *psbA*) obtenido por máxima verosimilitud**



Continúa en la siguiente página



0.02





# Capítulo 5

*Estudio taxonómico y corológico*

---



**5.1. *Festuca indigesta* subsp. *indigesta* en la Sierra de Gádor (Almería, SE de España)**

---

Martínez-Sagarra, G. & Devesa, J. A.

Publicado en *Acta Botanica Malactiana* 40: 253-254 (2015)



- GERMISHUIZEN, B. J. PIENAAN, M. VAN WYK & A. NICHOLAS -1987- List of species of southern African plants. *Mem. Bot. Surv. S. Africa* 2 (1-2): 1-152 (pt. 1), 1-270 (pt. 2).
- PÉREZ LARA, J.M. -1886- Florula Gaditana. pars prima. *Anales Soc. Esp. Hist. Nat.*, 15: 186.
- SANZ ELORZA M., E.D. DANA SÁNCHEZ & E. SOBRINO VESPERINAS -2004- Atlas de las Plantas Alóctonas Invasoras en España. *Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.*
- VALDÉS, E. -1981- *Cotula australis* (Sieber ex Sprengel) Hooker fil. en Pontevedra (España). *Anales Jard. Bot. Madrid* 38(1): 316.
- <http://www.anthos.es/v22/page.php?page=intro> Anthos. 2006 [2011]. Sistema de información de las plantas de España. Real Jardín Botánico, CSIC Fundación Biodiversidad. Recurso electrónico en [www.anthos.es](http://www.anthos.es).
- Dirección de los autores. Bioscripts, Avda Reina Mercedes nº 31 (Local Fondo). Sevilla, España. \*Autor para correspondencia: [juanpedrosl@bioscriptsdb.com](mailto:juanpedrosl@bioscriptsdb.com)

**192. *FESTUCA INDIGESTA* SUBSP. *INDIGESTA* EN LA SIERRA DE GÁDOR (ALMERÍA, SE DE ESPAÑA)**

Gloria MARTÍNEZ-SAGARRA\* y Juan Antonio DEVESA

Recibido el 10 de septiembre de 2015, aceptado para su publicación el 19 de octubre de 2015

*Festuca indigesta* subsp. *indigesta* in the Gádor Mountains (Almería, SE Spain)

Palabras clave. Poaceae, *Festuca*, Península Ibérica, corología, Gádor, taxonomía.

Key words. Poaceae, *Festuca*, Iberian Peninsula, chorology, Gádor, taxonomy.

*Material estudiado:* ALMERÍA: Sierra de Gádor, Los Morrones, 2.205 m, 11/VII/2007, J. F. Mota, F. J. Pérez-García & F. Martínez-Herná (HUAL 18744). Berja, Sierra de Gádor, Base de los Morrones desde Pozo Lupión, 1.940 m, 11/VI/2014, E. López & G. Martínez (COFC 61405)

*F. indigesta* (sect. *Festuca*) es una especie ibero-marroquí (Catalán *et al.*, 2002) que fue descrita por Boissier (1838) de Sierra Nevada [*“Hab. in declivitatibus siccis in Sierra Nevada, abundantissima et pecoribus inutilis, vulgo “rompebarriga” dicta alt. 6500-8000”*]. Aquí aparece formando lastonares (Pérez Raya *et al.*,

Trabajo realizado gracias a la financiación del Ministerio Economía y Competitividad (antes de Ciencia e Innovación) a través de los proyectos Flora iberica CGL2008-02982-C03-03, CGL2011-28613-C03-02 y C CGL2014-52787-C3-3-P, cofinanciados por FEDER.

1990) y ocupando claros de matorral, en suelos pedregosos, protosuelos y grietas de rocas casi siempre ácidas, por lo general por encima de 1.900 m de altitud. Se trata de una especie hexaploide ( $2n = 42$ , referencias en Devesa *et al.*, 2013), con hojas muy rígidas y punzantes, provistas de esclerénquima subepidérmico continuo en la cara abaxial, como las presentan también muchas otras especies de zonas montanas o cacuminales de otras serranías peninsulares, alguna muy parecida desde el punto de vista morfológico aunque con diferente nivel de ploidía (p. ej., *F. gredensis* Fuente & Ortúñez, *F. summilusitana* Franco & Rocha Afonso, etc.). De hecho, algunas de ellas se ha identificado a veces como *F. indigesta* (p. ej., Guinea & Ceballos, 1978; Smythies, 1986), pero esta especie hasta la fecha se conocía en la Península Ibérica solo del núcleo central de Sierra Nevada y sus estribaciones orientales más próximas (Fuente & Ortúñez, 1998; Fuente *et al.*, 1999; Catalán, 2009).

Sin embargo, con motivo de la revisión del género *Festuca* para *Flora iberica*, se han detectado unas poblaciones relegadas a la zona cacuminal de la Sierra de Gádor (Almería), cuyas plantas se corresponden inequívocamente con el taxón de Boissier, que aparece aquí sobre substratos calcáreos. No obstante, en Los Morrones también pudo constatarse la notable abundancia de *F. longiauriculata* Fuente, Ortúñez & Ferrero (1999), un taxón muy relacionado con el anterior (véanse caracteres diferenciales en Fuente *et al.*, 2009) y con *F. segimonensis* Fuente, Joch. Müll. & Ortúñez (Fuente & Ortúñez, 1999), que ha sido citada también para la serranía (Giménez Luque & Gómez Mercado, 2001, sub *F. indigesta* subsp. *hackelii*). El hallazgo, por tanto, extiende el área de distribución peninsular de *F. indigesta* subsp. *indigesta* a la comarca de las Alpujarras, hasta ahora conocida solo de Sierra Nevada (Catalán, 2009).

## BIBLIOGRAFÍA

- BOISSIER, E. -1838- *Elenchus plantarum novarum*. Genevae.
- CATALÁN, P. -2009- *Festuca* L. In: G. Blanca, B. Cabezudo, M. Cueto, C. Fernández López & C. Morales Torres (eds.), *Flora Vascular de Andalucía Oriental* 1: 298-310. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla.
- CATALÁN, P., C. CEBOLLA & M.A. RIVAS PONCE -2002- *Festuca*. In: B. Valdés, M. Rejdali *et al.* -eds.- *Checklist of vascular plants of N Morocco with identification keys* 2: 788-794. C.S.I.C. Madrid.
- DEVESA, J. A., P. CATALÁN, J. MÜLLER, C. CEBOLLA & E. ORTÚÑEZ -2013- Checklist de *Festuca* L. (Poaceae) en la Península Ibérica. *Lagasalia* 33: 183-274.
- FUENTE, V. & E. ORTÚÑEZ -1998- *Biosistemática de la sección Festuca del género Festuca L. (Poaceae) en la Península Ibérica*. E.U.A. Madrid.
- FUENTE, V. & E. ORTÚÑEZ -1999- *Festuca segimonensis*, nom. nov. (Gramineae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 57: 178.
- FUENTE, V., E. ORTÚÑEZ & L. FERRERO -1999- A new species of *Festuca* L. (Poaceae) from the Iberian Peninsula. *Parlatorea* 3: 65-77.
- GIMÉNEZ LUQUE, E. & F. GÓMEZ MERCADO -2001- Novedades florísticas para la Sierra de Gádor (Almería, España). *Lazaroa* 22: 151-152.
- GUINEA, E. & A. CEBALLOS -1974- *Elenco de la flora Vascular Española*. ICONA. Madrid.
- PÉREZ RAYA, F., J. M. LÓPEZ NIETO, J. MOLERO & F. VALLE -1990- *Vegetación de Sierra Nevada. Guía Geobotánica de la Excursión de las X Jornadas de Fitosociología*. Excmº Aytº de Granada. Granada.
- SMYTHIES, B. E. -1986- Flora of Spain and the Balearic Islands. *Englera* 3(3).

Dirección de los autores. Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal. Universidad de Córdoba. Campus de Rabanales. Edif. Celestino Mutis. Ctra. de Madrid km. 396. 14 07 - Córdoba.\*Autor para correspondencia: bv1dealj@uco.es



**5.2. Estudio taxonómico del complejo *Festuca alpina* (Poaceae, Pooideae)  
en la Península Ibérica**

---

López, E., Martínez-Sagarra, G. & Devesa, J. A.

Publicado en *Acta Botanica Malacitana* 41: 19-31 (2016)



## ESTUDIO TAXONÓMICO DEL COMPLEJO *FESTUCA ALPINA* (POACEAE, POOIDEAE) EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

Eusebio LÓPEZ\*, Gloria MARTÍNEZ-SAGARRA y Juan Antonio DEVESA

Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal; Facultad de Ciencias;  
Universidad de Córdoba; Campus de Rabanales; Edificio José Celestino Mutis;  
ctra. de Madrid km. 396; 14071Córdoba; Spain.

\*Autor para correspondencia: bv2lonie@uco.es

Recibido el 4 de julio de 2016, aceptado para su publicación el 16 de julio de 2016

RESUMEN. *Estudio taxonómico del complejo Festuca alpina (Poaceae, Pooideae) en la Península Ibérica.* Se ha efectuado la revisión taxonómica del complejo *Festuca alpina* en la Península Ibérica. Se reconocen 3 especies para el territorio: *Festuca alpina*, *F. glacialis* y *F. frigida*. Se aporta una clave para la identificación de los taxones, así como su descripción morfológica, anatomía foliar, distribución geográfica, apetencias ecológicas, fenología y número cromosómico.

Palabras clave. *Festuca*, Península Ibérica, Poaceae, taxonomía.

ABSTRACT. *Taxonomic study of Festuca alpina complex (Poaceae, Pooideae) in the Iberian Peninsula.* A taxonomic revision of *Festuca alpina* complex in the Iberian Peninsula has been made. Three species are recognized in the territory: *Festuca alpina*, *F. glacialis* y *F. frigida*. A key for the identification of taxa is provided, also their morphological and leaf anatomy description, geographical distribution, ecology, phenology and chromosome number are given.

Key words. *Festuca*, Iberian Peninsula, Poaceae, taxonomy.

### INTRODUCCIÓN

El género *Festuca* L. comprende entre 360 (Watson & Dallwitz, 1992) y 450 especies, fundamentalmente de las regiones templadas (Clayton & Renvoize, 1986), con un centro primario de diversificación en Eurasia, donde

presenta la más alta diversidad específica (Catalán *et al.*, 2004; Inda *et al.*, 2008). En la Península Ibérica el género está representado por unas 73 especies, o por 98 taxones si se consideran las subespecies y variedades (Devesa *et al.*, 2013), pertenecientes a tres subgéneros: *Festuca*, *Drymanthele* Krecz. &

Bobr. y *Schedonorus* (P. Beauv.) Peterm.

El subgénero *Festuca* es el más diversificado en el territorio e incluye el 90% de las especies (Devesa *et al.*, 2013). Dentro de él, las secciones *Festuca* y *Aulaxyper* son las que albergan el mayor número de especies y se consideran las más complejas taxonómicamente. La primera reúne especies que en su gran mayoría presentan las hojas de los brotes estériles con tejido esclerenquimático dispuesto de manera continua hacia la cara abaxial (como en *F. indigesta*, *F. valentina*, *F. summilusitana*, etc.), y en la segunda, especies con el esclerénquima abaxial discontinuo, formando islotes. Dentro de la sección *Festuca* existen, sin embargo, algunos taxones con esclerénquima discontinuo, entre ellos un reducido grupo de especies localizadas en exclusiva en los pisos alpino o subalpino de algunas cordilleras, y caracterizadas por su pequeño porte, hojas no pungentes y panículas cortas con pocas espiguillas, reconocidas de aquí en adelante como complejo *Festuca alpina*. Este grupo comprende especies que recientes análisis moleculares han emplazado evolutivamente en el clado *Festuca* s. s. (Inda *et al.*, 2008), si bien algunos de sus caracteres, como sobre todo la morfología de las vainas de los brotes estériles (generalmente rojizas, cerradas y deshaciéndose en fibras en la madurez), recuerdan a los que pueden observarse en las especies de *Festuca* sect. *Aulaxyper*.

*Festuca alpina* Suter es un taxón diploide ( $2n = 14$ ) cuya presencia en la Península Ibérica ha sido controvertida, siendo indicada por primera vez para los Pirineos por Kerguélen & Plonka (1989), y posteriormente recogida en el catálogo de especies peninsulares de Cebolla & Rivas Ponce (2003), y en los tratamientos de Fuente & Ortúñez (1998) y Bolòs & Vigo (2001). Kerguélen *et al.* (1993) asignan todas las poblaciones pirenaicas de este taxón a la subsp. *riverae* Chas, Kerguélen & Plonka, si bien Foggi *et al.* (2012), en su revisión del complejo de *F. alpina* para

Francia e Italia, apoyados en herramientas estadísticas y filogenéticas, concluyen que no existen diferencias taxonómicas suficientes que permitan segregar las poblaciones pirenaicas del resto de poblaciones europeas.

Mucho mejor conocida y con una distribución más amplia es *Festuca glacialis* Miègev., un endemismo cántabro-pirenaico, también diploide ( $2n = 14$ ) muy similar a la especie anterior por su pequeño porte y caracteres anatómicos, con la que comparte además gran parte de su área de distribución, por lo que han sido frecuentemente confundidas. En tratamientos anteriores (e.g. Bolòs & Vigo, 2001, Fuente & Ortúñez, 1998), el mayor tamaño de las anteras y la menor longitud de la arista del lema en *Festuca glacialis*, se indican como los de mayor valor discriminante para la separación de ambos taxones.

Bolòs & Vigo (2001: 348) subordinan a *F. glacialis* el endemismo del Pirineo Oriental francés *Festuca prudhommei* Kerguélen & Plonka [= *F. glacialis* subsp. *prudhommei* (Kerguélen & Plonka) O. Bolòs & Vigo], indicando su presencia, aunque de forma muy escasa (“rarísima”), en el Pirineo oriental catalán.

Muy afín a estas, pero muy separada geográficamente de ambas, es *Festuca frigida* (Hack.) K. Richt., restringida a algunas de las zonas más altas de Sierra Nevada (Granada).

Con estos antecedentes, se abordó el estudio taxonómico del complejo *F. alpina* en la Península Ibérica, al objeto de discernir las afinidades y diferencias entre estos supuestos taxones y efectuar en su caso los ajustes nomenclaturales necesarios.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio morfológico y biométrico en el que se fundamenta esta contribución ha sido llevado a cabo *in situ* sobre poblaciones silvestres y principalmente en material



Carácter	<i>Festuca alpina</i>	<i>Festuca glacialis</i>	<i>Festuca frigida</i>
Aspecto general	nada o apenas pruinosa	pruinosa	no pruinosa
Tallo (cm)	hasta 20	hasta 34	hasta 13
Limbo de las hojas brotes estériles, longitud (cm)	0,9-7(10)	1-7(13)	1-3
Aurículas de las hojas de los brotes estériles (mm)	0-0,3 obtusas	0,1-0,4 obtusas	0,2-0,5 agudas
Lígulas de las hojas de los brotes estériles (mm)	0,15-0,2	0,2-0,4	0,2-0,5
Nº nervios del limbo de las hojas estériles	3-5	3-7	3
Aurículas de las hojas caulinares (mm)	0,1-0,5 obtusas	0,3-0,6 obtusas	0,4-1,3 agudas
Lígulas de las hojas caulinares (mm)	0,2-0,3	0,3-0,6	0,2-0,4
Panícula (cm)	1-3,5	1,3-4,5	0,7-2
Espiguilla (mm)	3,5-6	4,7-7,5	3-5,5
Nº flores fértiles por espiguilla	2-3(4)	3-5	2-4
Arista del segundo lema de la espiguilla (mm)	(1,1)1,5-3,2	0,5-1,8	1-2,3
Anteras (mm)	0,7-1,4(1,5)	1,1- 2,8	1,1-1,9

Tabla 1. Comparación de los principales caracteres discriminantes de los taxones del complejo *F. alpina* en la Península Ibérica.

recolectado por los autores y en el conservado en diferentes herbarios [BC, COFC, FCO, JACA, MA, MAF, MGC, SANT & SEV; abreviaturas según *Index Herbariorum* (Thiers, consultado en 2016)]. En total, se examinaron unos 180 ejemplares de herbario. También

se consultaron imágenes detalladas de tipos provenientes de los herbarios P y W.

En el material estudiado, las abreviaturas de las provincias españolas se corresponden con las adoptadas en *Flora iberica* (Castroviejo *et al.*, 1986).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El estudio del material ibérico de *Festuca glacialis* y *F. alpina* pone de manifiesto que los caracteres relativos al tamaño de las anteras y de la arista de los lemas no son discriminantes para la separación de ambos taxones (tab. 1). Así, en las plantas de *F. glacialis* procedentes principalmente de la Cordillera Cantábrica, las anteras son pequeñas, de 1,1-1,5 mm, valores similares a los de las plantas de *F. alpina*. De igual forma, el tamaño de la arista de los lemas presenta también cierto grado de solapamiento entre ambos taxones, siendo necesario el uso de otros caracteres secundarios, como la presencia de pruina o el número de nervios de las hojas en corte transversal, para poder segregar ambas especies.

En lo referente a la presencia de *Festuca prudhommei* Kerguélen & Plonka [= *F. glacialis* subsp. *prudhommei* (Kerguélen & Plonka) O. Bolòs & Vigo] en el territorio, no ha sido posible localizar el material identificado por Bolòs & Vigo (1995: 348) para el Pirineo Oriental (Alta Cerdanya). Tampoco se ha podido detectar la presencia de este taxón (supuestamente caracterizado por tener hojas más rígidas y bandas de esclerenquima más anchas en su corte transversal, entre otros caracteres —ver Plonka *et al.*, 1996—) entre los ejemplares ibéricos estudiados y que pueden asimilarse en su totalidad a *F. glacialis*.

Respecto de *F. frigida*, los caracteres relativos a la morfología de lígula y/o aurículas de las hojas caulinares son los de mayor valor diagnóstico y utilidad para su segregación de las dos especies cántabro-pirenaicas (tab. 1).

### Tratamiento taxonómico

#### Clave parcial de especies

1. Aurículas de las hojas caulinares de 0,4-1,3 mm, agudas; lígula de las hojas caulinares por lo general aguda ..... 3. *F. frigida*
- Aurículas de las hojas caulinares nulas o de 0,1-0,6 mm,

obtusas; lígula de las hojas caulinares obtusa 2

2. Lema de la 2ª flor con arista de (1,1)1,5-3,2 mm; anteras de 0,7-1,4(1,5) mm; planta nada o apenas pruinosa ..... 1. *F. alpina*
- Lema de la 2ª flor con arista de 0,5-1,8 mm; anteras de 1,1-2,8 mm, planta pruinosa 2. *F. glacialis*

#### 1. *F. alpina* Suter, Fl. Helvet. 1: 55 (1802)

≡ *Festuca ovina* subsp. *alpina* (Suter) Hack. in Bot. Centralbl. 8: 406 (1881)

= *Festuca alpina* subsp. *riverae* Chas, Kerguélen & Plonka in Lejeunia ser. 2, 142: 3 (1993) [Holotypus: "France, Hautes-Alpes: Montagne de l'Aurouze, rochers à l'arrivée au plateau de Bure en venant de «Superdévoluy», alt. 2500 m, calcaire. 31 VIII 1991, É. Chas" (herb. É. Chas; isotypi: LG, P)]

*Ind. loc.*: "Frequens in altioribus alpinis: Gemmio, Javernaz, Fouly, Enzeindaz, Richard, sur Champ. 1442" [Lectotypus: "An Festuca... En. Helv. p. 216 (?) Gen. VIII. n. 16 (?). A. ... (?)/Botan. p. B. nemorosa (?) varietas in Gemmio reperta?" (*manu* Haller senior) (P-Haller; Foggi *et al.*, 2012)].

Hierba perenne, cespitosa, con brotes estériles intravaginales, verde oscura o glauca, no o apenas pruinosa. Tallos hasta de 20 cm, erectos, cilíndricos —algo angulosos en su extremo—, estriados, glabros, generalmente con 1 nudo visible, tunicados en la base por vainas foliares marcescentes, imbricadas y ± pardusco-rojizas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes soldados casi en toda su longitud, escarioso-hialina al principio, glabra, con 3 nervios, marcescente aunque finalmente disgregable en fibras; aurículas 0,1-0,3 mm, obtusas, que rara vez faltan; lígula 0,15-0,2 mm, membranácea, truncada, cortamente ciliolada; limbo 0,9-7(10) cm x 0,2-0,5(0,6) mm, setáceo, conduplicado, de sección ± ovada, glabro, escábrido en su cara adaxial, ± obtuso, con 3-5 nervios. Hojas caulinares 1-2, similares a las de

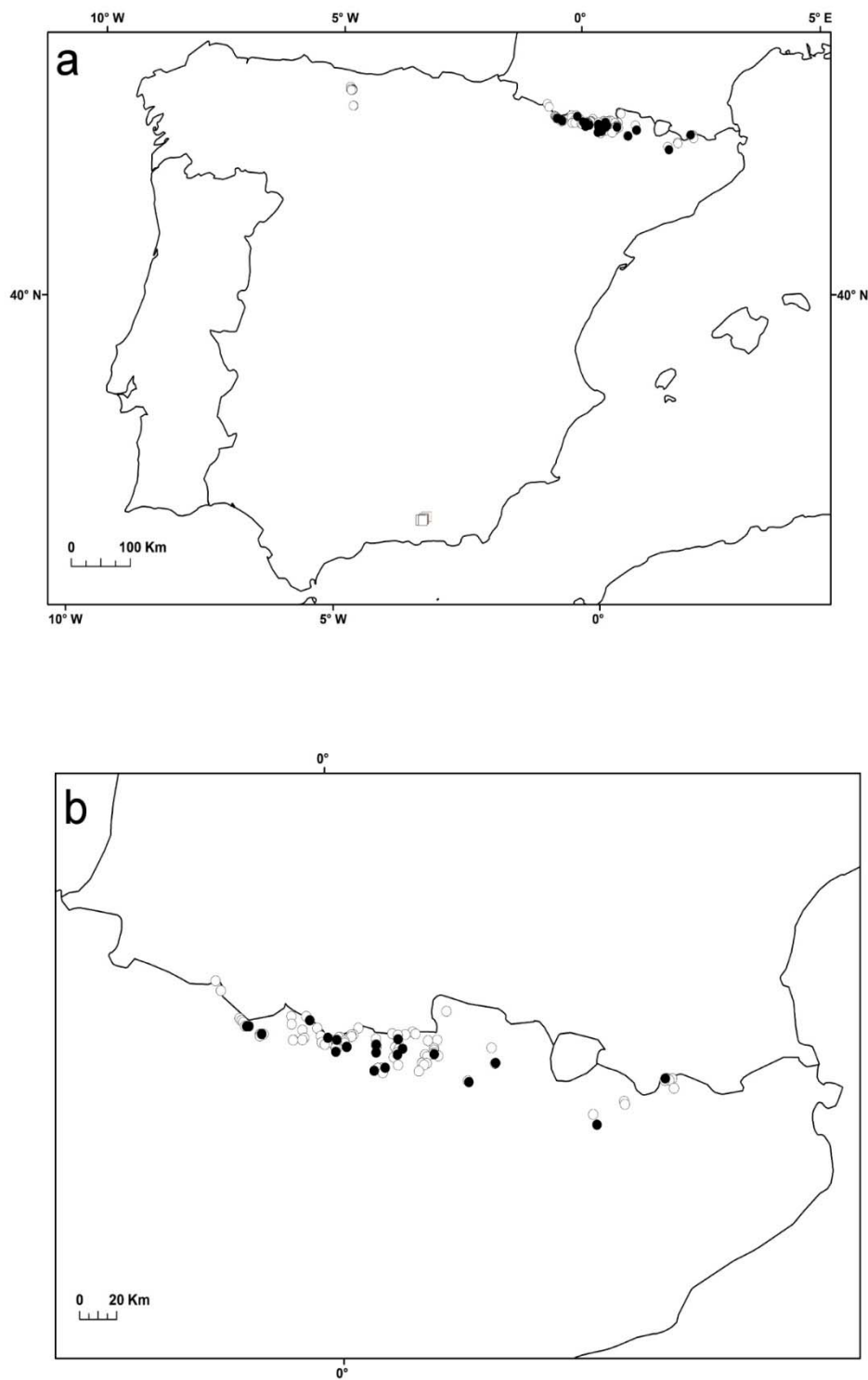


Figura 1. Área de distribución en la Península Ibérica de las especies estudiadas: *Festuca alpina* (●), *F. glacialis* (○) y *F. frigida* (□); a) distribución general; b) distribución centrada en el área pirenaica española.



los brotes estériles, con vaina abierta, aurículas de 0,1-0,5 mm, obtusas, lígula de 0,2-0,3 mm, obtusa y limbo de 0,5-4 cm x 0,2-0,4 mm. Inflorescencia 1-3,5 cm, en panícula ± laxa, ± ovado-oblonga, con 4-14 espiguillas y eje provisto de 3-8 nudos, glabro o algunos tramos antrorso-escábridos, sin ramas o con 1-3 ramas –sobre todo hacia la base–, solitarias, trígonoas, adpresas o erecto-patentes. Espiguillas 3,5-6 mm, comprimidas lateralmente, elípticas, por lo general variegado-purpúreas o completamente purpúreas, pedunculadas, con pedúnculo de 0,5-3,5 mm, ligeramente engrosado en el extremo, con 2-3(4) flores fértiles y a menudo con 1 flor estéril apical y ± rudimentaria. Glumas 2, desiguales, escariosas en los márgenes, agudas, con frecuencia provistas de acúleos en los bordes y hacia el ápice, sobre todo la superior, variegado-purpúreas; la inferior de 1,9-3,3 mm, linear-lanceolada, con 1 o 3 nervios, y la superior de 2,8-3,8 mm, lanceolada o lanceolado-acuminada, con 3 nervios. Raquilla con artejos irregularmente antrorso-escábridos. Lema 2,9-4,2 mm, ovado-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes escariosos, en ocasiones aculeado en el borde hacia el ápice, variegado-purpúreo o purpúreo, con 5 nervios; callo elíptico u orbicular; lema de la flor inferior con arista de 0,7-1,8 mm, la de la segunda flor de (1,1)1,5-3,2 mm, y hasta de 3,5 mm en el resto, escábrida. Pálea 2,6-3,6 mm, similar al lema, bidentada, con 2 quillas escábridas hacia el ápice. Lodículas 0,6-0,8 mm, bilobadas o bifidas. Anteras 0,7-1,4(1,5) mm, lineares, amarillas o purpúreas. Ovario glabro. Cariopsis 1,8-2,3 mm, no adherida a la pálea. *Florece de julio a septiembre.*

*Número cromosómico:*  $2n = 14$  (Seal, 1983; Kerguelen *et al.*, 1993, sub *F. alpina* subsp. *riverae*; Fuente *et al.*, 2001, sub *F. alpina* subsp. *riverae*).

*Observaciones anatómicas.*— hojas de los brotes de sección ± ovada, con esclerenquima subepidérmico discontinuo, reducido a 3 islotes esclerenquimáticos hacia el envés, con 3-5 nervios, 2-5 valles y 1-5 costillas; cara adaxial con superficie escábrida y cara abaxial glabra.

*Distribución general:* C y SW de Europa (España, Francia, Suiza Alemania, Austria, Croacia, Eslovenia e Italia).

*Distribución en el territorio:* C y W de los Pirineos. (And)<sup>1</sup>. **Esp.:** B Ge Hu L (fig. 1).

*Hábitat:* prados pedregosos, gleras, crestas rocosas, fisuras y grietas sobre substratos calcáreos; 1750-3300 m.

#### Material estudiado

ESPAÑA. **Barcelona.** Saldes, Montaña del Pedraforca, bajo el Pollegó inferior, 1-VIII-1999, Ferrández (JACA 650499). **Gerona.** Pirineos, Nuria a Noufonts, 5-IX-1913, Sennen (MA 12128). **Huesca.** Aísa, Garganta de Aísa, 27-VIII-1985, D. Gómez & P. Montserrat (JACA 317885). Aísa, N del Pico Lecherín, 27-VIII-1985, D. Gómez & P. Montserrat (JACA 321185). Canfranc, Collarada, subiendo desde el Collado de Ip, 31-VII-1985, Villar *et al.* (JACA 258085). Fanlo, bajando de la Brecha de Rolando, 29-VIII-2001, Villar *et al.* (JACA 265555). Fanlo, Sola de la S<sup>a</sup> Custodia, Cdo. de Arenas, 14-VII-1981, Arbella & Villar (JACA 130181). Gistaín, al W del collado de Eriste, 5-VIII-1981, P. Montserrat (JACA 229981). Ibon de la Vasa la Mora - Collado de Aibon, 13-VIII-1985, G. Montserrat (JACA 845585). Monte Perdido, Ordesa, Torla, 12-IX-1992, Grasa (JACA 416892). Pico Vallibierna, 30-VIII-1998, Catalán (JACA 129898). Puerta Solans, Sin-Sierra Bacivosa, 2-VIII-1992, Ferrández (JACA 492592). Puertolas-Bielsa, 4-VIII-1991, Ferrández (JACA 335491). Sahún, Aigüeta la Vall, Collado de la Ribereta, 19-VIII-1992, Sesé & Ferrández (JACA 368292). Sahún, circo del Forcau, 26-VIII-1994, Ferrández & D. Gómez (JACA 181694). Saravillo, Santa Isabel - Entremón, 8-VII-1983, G. Montserrat (JACA s.n.). Sin - Bielsa, El Cao - Barleto, 1-VIII-1992, Ferrández (JACA 490092). Torla - Vignemale, 19-IX-1992, Grasa (JACA 422592).

<sup>1</sup>No se ha podido estudiar material procedente de Andorra, pero tenemos certeza de la posible presencia de *F. alpina* en este territorio (Barnola, 1919: 16; Losa & Montserrat, 1951: 165; Carrillo *et al.*, 2008: 194)



Vallibierna, 30-VIII-1998, Catalán (BC 905730). Villanúa, Monte Collarada, 11-VIII-1967, P. Montserrat (JACA 575167). Villanúa, Pico Collarada, 11-VIII-1967, P. Montserrat (JACA 573567). **Lérida**. Boi, Sota el Cerví, 7-IX-2011, Guardiola & Petit (BC 877274). Esport, Sota el Bony de las Picardes, 20-VIII-2012, Guardiola & Petit (BC 926491).

**2. *F. glacialis*** Miègev. in Bull. Soc. Bot. France 21: IX (1874)

≡ *Festuca ovina* var. *glacialis* (Miègev.) Hack. in Bot. Centralbl. 8: 406 (1881)

≡ *Festuca halleri* var. *glacialis* (Miègev.) Nyman, Consp. Fl. Eur.: 829 (1882)

≡ *Festuca ovina* subsp. *glacialis* (Miègev.) Asch. & Graebn., Syn. Mitteleur. Fl. 2(1) 485 (1900)

≡ *Festuca halleri* subsp. *glacialis* (Miègev.) Brand, Koch's Syn. deutschen schweizer Fl., ed. 3, 3: 2771 (1907)

≡ *Festuca frigida* var. *glacialis* (Miègev.) Grossh., Fl. Kavk., ed. 2, 1: 287 (1939)

= *Festuca ovina* f. *pusilla* St.-Yves in Bull. Soc. Bot. France 71: 119 (1924) [*Ind. loc.*: "Pyrénées-Orientales: Pic de la Vache; lacs du Carlitte; signal de Campcardos.- Catalogne: Nuria à Noufont's"]

≡ *Festuca glacialis* f. *pusilla* (St.-Yves) Krajina in Veröff. Geobot. Inst. Rübél 10: 5 (1933)

- *F. glacialis* subsp. *prudhommei* sensu O. Bolòs & Vigo, Fl. Països Catalans 4: 348 (1995), non *Festuca prudhommei* Kerguélen & Plonka, *Lejeunia*, ser. 2, 142: 17 (1993)

*Ind. loc.*: "Crescit in montibus Pyrenaeis, in valle Héas, in cacuminibus glacialibus montium Gabiédu, Canaou, Trémouse, Camp-Long, et alibi" [*Syntypus*: herb. T. Husnot (P); Kerguélen & Plonka (1989)].

Hierba perenne, cespitosa, con brotes estériles intravaginales, glauca, pruinosa. Tallos hasta de 34 cm, erectos, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros, con 1-2 nudos visibles, glabros, tunicados

en la base por vainas foliares marcescentes, imbricadas y ± pardusco-rojizas o grisáceas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes soldados casi en toda su longitud, tubulosa, frecuentemente engrosada en la base, escarioso-hialina al principio, transversalmente rugosa o corrugada, glabra, glabriúscula o menos frecuentemente algo escábrida –hasta pelosilla–, con 3-5 nervios, marcescente aunque finalmente disgregable en fibras; sin aurículas o con aurículas de 0,1-0,4, obtusas; lígula 0,2-0,4 mm, membranácea, truncada, cortamente ciliolada; limbo 1-7(13) cm x 0,2-0,6(0,7) mm, setáceo, conduplicado, de sección ± ovada, glabro, escábrido en su cara adaxial, ± obtuso, con 3-7 nervios. Hojas caulinares 1-2, similares a las de los brotes estériles pero con vaina abierta; con aurículas de 0,3-0,6 mm, obtusas; lígula 0,3-0,6 mm, obtusa; limbo 0,5-2,4 cm x 0,3-0,6 mm. Inflorescencia 1,3-4,5 cm, en panícula ± ovado-oblonga, ± laxa, con 4-10(13) espiguillas y eje provisto de 3-9 nudos, irregularmente antrorso-escábrido, sin ramas o con 1-3 ramas –sobre todo hacia la base–, solitarias, trígonas, adpresas o ± erecto-patentes. Espiguillas 4,7-7,5 mm, comprimidas lateralmente, elípticas, generalmente variegado-purpúreas, pedunculadas, con pedúnculo de 0,3-3,5 mm, ligeramente engrosado en el extremo, con 3-5 flores fértiles y generalmente con 1 flor estéril apical y ± rudimentaria. Glumas 2, desiguales, escariosas en los márgenes, agudas, con acúleos en los bordes y hacia el ápice, sobre todo en la superior, variegado-purpúreas; la inferior de 2,5-4 mm, linear-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de (2,4)3,1-4,6 mm, lanceolada o lanceolado-acuminada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 3,4-4,9 mm, ovado-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes escariosos, aculeado en el borde hacia el ápice, variegado-purpúreo, con 5 nervios; callo elíptico u orbicular; lema de la flor inferior con arista de 0,2-1,3 mm, en la de la segunda flor de 0,5-1,8 mm, y hasta de 2 mm



en el resto, escábrida. Pálea 2,9-4,4 mm, similar al lema, bidentada, con 2 quillas escábridas hacia el ápice. Lodículas 0,6-1 mm, bilobadas o bifidas. Anteras 1,1-2,8 mm, lineares, amarillas o purpúreas. Ovario glabro. Cariopsis no estudiada. *Florece de junio a octubre.*

*Número cromosómico:*  $2n = 14$  (Stählin, 1929; Kerguelen, 1975).

*Observaciones anatómicas.-* hojas de los brotes de sección ± ovada, con esclerenquima subepidérmico discontinuo reducido a 3-5 islotes esclerenquimáticos hacia el envés, con 3-7 nervios, 2-6 valles y 1-5 costillas; cara adaxial con superficie escábrida principalmente sobre las costillas, y cara abaxial glabra. Los caracteres referidos a la morfología de su epidermis fueron estudiados por García González (1983: 395).

*Distribución general:* España y S de Francia.

*Distribución en el territorio:* N y NE de España (Pirineos y Cordillera Cantábrica). (**And**)<sup>1</sup>. **Esp.:** B Ge Hu L Le Na O P S (fig. 1).

*Hábitat:* gleras, grietas y fisuras de roquedos, y en pastizales sobre protosuelos y suelos pedregosos muy expuestos, en substratos básicos o silíceos; (1300)1650-3120 m.

### Material estudiado

ESPAÑA. **Asturias.** Picos de Europa, Hoyo de los Cabrones, 10-VIII-1976, Laínz (MAF 99456). Collado de la Canalona, 19-VII-1991, Nava & Gutierrez (FCO 18858). **Barcelona.** Tosa d'Alp, 5-VII-2003, Pyke *et al.* (BC 863706). **Cantabria.** Cabaña Verónica, Macizo Central, Picos de Europa, 28-VII-1981, Mayor *et al.* (FCO 09617). Espinama, cara N cumbre del Llambrión, 3-IX-1988, P. Montserrat *et al.* (JACA 294288); *ibidem*, Garganta de Hoyo Grande, laderas del Llambrión, 3-IX-1988,

P. Montserrat *et al.* (JACA 293088); *ibidem*, La Vueltona - Cabaña Verónica, Pico Llambrión, 3-IX-1988, P. Montserrat *et al.* (JACA 290588 & JACA 290688). Hoyos Engros, Los Urrieles, 12-VIII-1986, Moreno (MA 681846). La Vueltona, 27-VII-1981, Mayor *et al.* (FCO 09601). Peña Vieja, refugio Verónica, sin fecha, Borja (MAF 101150). Picos de Europa, Camaleño, Horcados Rojos, 13-VIII-1987, Moreno (MA 681845). **Gerona.** Alp-Urús, La Masella, Coma Oriola, La Baixa Cerdanya, 29-VI-2006, Romo *et al.* (BC 864182). Nuria a Noufonts, 5-IX-1913, Sennen (MA 12129). Nuria, Nou Creus, 2-IX-1914, Sennen (BC 69835 & MA 12127). Vall de Ribes, Balandrau, Coma de Vaca, 15-VIII-1971, Vigo & Anglada (BC 612908). Vall de Ribes, Clot de l'Òs, Coma de Vaca, 4-VIII-1972, Vigo (BC 616684). Vall de Ribes, Coll de Carencà, 25-VIII-1970, Vigo (BC 616694). Vall de Ribes, Coll de Noufonts, 22-VIII-1971, Vigo & Anglada (BC 616691). Vall de Ribes, Coma de Vaca, 25-VIII-1970, Vigo (BC 616690). Vall de Ribes, Noucreus, 22-VIII-1971, Vigo & Anglada (BC 616693); *ibidem*, 25-VIII-1970, Vigo (BC 616693). Vall de Ribes, Pics de la Vaca, 25-VIII-1970, Vigo (BC 616692). **Huesca.** Aisa - Borau, Blancas - Lecherines, 30-VII-1986, G. Montserrat & Remón (JACA 811486). Aisa, Foya de Aragües, 12-VII-1990, D. Gómez (BC 833388, JACA 169890, MA 590631 & MAF 156580). Aisa, Karst de las Llanas y La Gorreta, 17-VIII-1989, D. Gómez & Remón (JACA 190789). Aisa, N del Pico Lecherín, 27-VIII-1985, D. Gómez & P. Montserrat (JACA 320885 & MA 478505). Aisa, Tortiellas Alto, 8-VIII-1975, Romo (BC 630861). Aneto, collado de Llauset, 17-VIII-1984, Villar & D. Gómez (JACA 166184 & JACA 166384). Aneto, crestas de Vallibierna, 17-VIII-1984, G. Montserrat (JACA 182684 & JACA 182789); *ibidem*, 17-VIII-1984, Villar & D. Gómez (JACA 168984). Aneto, Estany de Llauset, 17-VIII-1984, P. Montserrat *et al.* (JACA 156884). Ansó, Linzola - Tres Reyes, Mesa de los Tres Reyes, 12-IX-1972, Villar (JACA 10198972). Aragües del Puerto, Bernera, 13-VIII-1970, P. Montserrat & Villar (JACA 535570); *ibidem*, 7-VIII-1985, P. Montserrat & D. Gómez (JACA 266885). Aragües del Puerto, Valle de los Sarrios, 17-VIII-1986, D. Gómez & Aseginolaza (JACA 798486). Benasque, 18-VIII-1995, Ferrández & Sesé (JACA 231695). Benasque, Cerler, Tuca de Roques Trencades, 20-VIII-1982, Villar & D. Gómez (JACA 188182). Benasque, P. Rusell - Collado Boquetins, 9-IX-1994, Sesé & Ferrández (JACA 201294). Benasque, pico de Alba, 29-VII-1995, Sesé (JACA 465095 & JACA

<sup>1</sup>No se ha podido estudiar material procedente de Andorra, pero tenemos certeza de la posible presencia de *F. glacialis* en este territorio (Barnola, 1919: 16, sub *F. halleri*; Losa & Montserrat, 1951: 165; Carrillo *et al.*, 2008: 443)



- 463495). Benasque, Pico Tempestades, 9-IX-1994, Sesé & Ferrández (JACA 194394). Benasque, pico Vallibierna, 12-VIII-1992, Patino (COFC 62157). Benasque, Valle de Estós, Lago de Gías, 27-VIII-1992, Villar *et al.* (JACA 392592); *ibídem*, Puerto de Gias-Barranco de Clarabide, 27-VIII-1992, Villar *et al.* (JACA 397192); *ibídem*, pico del Seil de la Baquo, 31-VII-1995, Ferrández (JACA 611695). Benasque, valle de Lliterola, bajo la Punta Lliterola, sobre el Ibón Blanco, 12-VIII-1995, Ferrández (JACA 624695). Benasque, Valle de Mulleres, 19-VIII-1995, Ferrández & Sesé (JACA 233295). Bielsa, Balcón de la Pineta - Lago de Marbore, 22-VIII-1991, P. Montserrat (JACA 250691). Bielsa, Circo de Pineta, 22-VIII-1991, P. Montserrat *et al.* (JACA 243091). Bielsa, collado Puertas, bajo la Munia, 23-VIII-1991, P. Montserrat *et al.* (JACA 235191 & JACA 235991); *ibídem*, Barranco del Clot, 23-VIII-1991, P. Montserrat *et al.* (JACA 234791). Bielsa, N del Collado De Añisclo, Pineta, 8-VIII-1991, P. Montserrat *et al.* (JACA 205091). Bielsa, Urdiceto, Puerto de Urdiceto, 13-VIII-1985, Villar & Saule (JACA 292085). Bielsa, valle de Chisagüés, Pico de Robiñera, 4-VIII-1994, Ferrández (JACA 275294). Bielsa, Valle de Pinarra, Puerto Viejo-Ibón de la Pinarra, 26-VII-1993, Sesé (JACA 117993). Bielsa, Valle de Pineta, Puerto de la Forqueta al Puerto Viejo, 26-VII-1993, Sesé (JACA 115993). Canfranc, Circo de Ip, 19-VII-1989, Ferrández (JACA 444489). Canfranc, Collarada, collado de Ip, 31-VII-1985, Villar *et al.* (JACA 258185). Castanesa, Ampriu - Bacibé, 6-VIII-1982, P. Montserrat & Dussaussois (JACA 166282). Castanesa, orillas del Lago de Bacibé, 6-VIII-1982, P. Montserrat & Dussaussois (JACA 163782). Castanesa, pico de Castanesa 6-VIII-1986, P. Montserrat & Villar (JACA 544786 & JACA 544886). Cerler - Benasque, Tuca de Roques Trencades - Picos de Castanesa, 20-VIII-1982, Villar & D. Gómez (JACA 188082). Cerler, 10-VIII-1989, P. Montserrat *et al.* (JACA 184889). Chía, umbría de la Sierra Vieja, 15-VIII-1985, G. Montserrat (JACA 851985). Cotiella, Macizo de Cotiella, VII-1998, Pyke (BC 905770). Cotiella, Saravillo, subida al Circo Gallinas desde Ibón de Plan, 23-VIII-1978 P. & J. Montserrat (BC 632883). Entremón, cumbre del Mobisón Grande, 14-VII-1991, Ferrández (JACA 322291). Faja Luenga, Fanlo de Vio, 21-VII-1987, P. Montserrat *et al.* (JACA 104387). Fanlo, collado de Añisclo, 8-VIII-1991, P. Montserrat *et al.* (JACA 207691). Fanlo, Faja de Luenga-Millaris, 27-VII-1990, Villar (JACA 189990). Fanlo, Góriz - Collado de Góriz, 30-VI-1982, Villar & Arbella (JACA 63182). Fanlo, Monte Perdido, 10-VIII-1993, D. Gómez (JACA 159193 & JACA 162293). Fanlo-Bielsa, Col d'Añisclo, 6-VIII-1984, Saule (JACA 372689). Gistain, Barranco de Eriste, 5-VIII-1981, P. Montserrat (JACA 220281). Gistain, sobre el Ibón o de Añes Cruces, 29-VIII-2000, Ferrández (JACA 279500 & JACA 279500A). Gistain, Viados, Pico Senal, 16-VIII-1990, P. Montserrat (JACA 203390); *ibídem*, Pico Machimala, 16-VIII-1990, P. Montserrat (JACA 208690). Hoz de Jaca, Ibón de los Asnos, 18-VII-1981, P. Montserrat (JACA 160781); *ibídem*, P<sup>a</sup> Blanca, Peña Roya - Portillo Chetro, Ibón de los Asnos - Sabocos, 4-VIII-1981, Villar (JACA 199081). L'Emprú, Cerler, 6-VIII-1982, P. Montserrat & Dussaussois (JACA 167582, JACA 167682, JACA 169982 & JACA 171782). Liri, Solana del Gallinero, 13-VIII-1992, Ferrández & Sesé (JACA 333192). Mondarruego, vertiente S Catatuero, 19-VII-1929, Cuatrecasas (MA 157827). Montanuy, Picos de Vallibierna, Ibón Chelat, 23-VII-1995, Ferrández (JACA 607595). Monte Perdido, Fanlo, 10-IX-1987, Villar *et al.* (JACA 187887). Monte Perdido, Torla, 7-VIII-1974, P. Montserrat (BC 626183, JACA sn, MA 363080, MA 286733, MAF 97749 & SEV 26692). Monte Tabacor, Fanlo de Vio, 21-VII-1987, P. Montserrat *et al.* (JACA 106887). Ordesa, Torla, Faja de la Flores - Cotatuero, 3-IX-1992, P. Montserrat, Villar & R. Pérez (JACA 414392). Panticosa - Torla, Collado de Tendeñera - Tendeñera, 5-VIII-1981, Villar (JACA 206881). Panticosa, Batans o Baldairán, 8-VII-1981, Arbella & Villar (JACA 113981 & JACA 114081). Panticosa, Ibón de los Asnos, 18-VII-1981, P. Montserrat (JACA 160881); *ibídem*, Ibon de Tebarray, 27-VII-1989, Villar (JACA 172189). Puertolas, base de Tres Marías, 4-VIII-1991, Ferrández (JACA 334691 & JACA 331891). Refugio de Góriz, 22-VII-1965, Rivas-Martínez *et al.* (MAF 103000). Sahún, Aigüeta la Vall, Collado de la Ribereta, 19-VIII-1992, Sesé & Ferrández (JACA 368492 & JACA 368592); *ibídem*, Pleta de la Vall, 19-VIII-1992, Sesé & Ferrández (JACA 357392 & JACA 357492). Sahún, vertiente Sur del Posets, 25-VIII-1994, Ferrández & D. Gómez (JACA 169594, JACA 172194 & JACA 175694). Sallent de Gállego, Barranco del Portet-Collado Fenás, 22-VII-1993, Villar & Sesé (JACA 109693). San Juan de Plan, cresta al sur de Barbarisa, 21-VIII-1981, P. Montserrat *et al.* (JACA 246581). San Juan de Plan, cresta de la Estiveta y ladera Barbarisa, 21-VIII-1981, P. Montserrat *et al.* (JACA 244981). San Juan de Plan, Lagos de Millares - Agujas de Leners, 19-VIII-1993, Ferrández & J.A. Sesé (JACA 172893); *ibídem*, Valle de Millares, 19-VIII-1993, Ferrández & Sesé (JACA 168993). Saravillo, Cotiella, Ibon Seco, Circo Gallinas, 23-VIII-1978, P. Montserrat *et al.* (JACA 383278). Sierra Negra, Castanesa, 6-VII-1924, Cuatrecasas (BC 69836). Sin - Bielsa, Cao y Barleto, 1-VIII-1992, Ferrández (JACA 490192). Soaso, 17-VII-1965,



Rivas-Martínez *et al.* (MAF 102999). Torla - Panticosa, Cimas de Tendeñera, 5-VIII-1981, Villar (JACA 210281). Torla, Bujaruelo, 19-VIII-1992, P. Montserrat & Villar (MA 581466); *ibidem*, Gabieto, 19-VIII-1992, P. Montserrat & Villar (JACA 346192); *ibidem*, Puerto Bernatuara, 7-VIII-1985, Villar & Chocarro (JACA 276185). Torla, Cabecera del Ara, Col d'Arratille, 3-IX-1993, Sesé & Benito (JACA 210693); *ibidem*, Col d'Oulettes, 3-IX-1993, Sesé & Benito (JACA 208193). Torla, Ordesa, Faja de Pelay, 12-VIII-1971, Gallego & Pipio (JACA 869671); *ibidem*, Gradas del Soaso, río Arazas, 7-VIII-1971, Gallego & Pipio (JACA 836471). Valle de Bagüena, Ibón Alto, 5-IX-1993, Ferrández (JACA 257493). Villanúa, Los Campaniles, 20-VII-1989, Ferrández (JACA 442889). Villanúa, subida a Collarada, 24-VIII-1976, J.M. Montserrat (JACA 169576); *ibidem*, Pico Collarada, 12-VIII-1995, Sesé (JACA 222195). **León**. Jou Trasllambrión, 13-IX-1977, García González (JACA 112385); *ibidem*, Pico Tesorero, 13-IX-1977, García González (JACA 112285). Llambrión, 2-X-1977, García González (JACA 112485). Valdeón, Valle del Agua, 8-VII-1981, García González (JACA 114081). Velilla de Carrión - Cardaño, Pigo Espigüete, 11-VIII-1953, P. Montserrat (JACA 13553). **Lérida**. Canal de les Estanyeres, 6-IX-2006, Guardiola & Petit (BC 870883). Clots de Montanyó, 16-VIII-2005, Petit & Guardiola (BC 871001). Bacibé, 18-VII-1924, Cuatrecasas (BC 69837). Serra del Cadí, Pas del Cortils, 8-VII-1949, A. de Bolòs *et al.* (BC 820943). Sota el Coll d'Erta, Vall de Boí, 10-VIII-1978, Carrillo & Ninot (JACA 643591). Vilamós, 25-VIII-1995, Villar *et al.* (JACA 248394). **Navarra**. Alto Roncal, collado de la Piedra de San Martín - Pico Anie, 3-VII-2006, Amigo *et al.* (SANT 57111). **Palencia**. Valverde de la Sierra, Espigüete, 12-VIII-1972, P. Montserrat & Villar (JACA 635772). Velilla del Rio Carrión, cara N del Espigüete, 13-VII-1995, Nieto Feliner *et al.* (MA 560276).

**3. *F. frigida*** (Hack.) K. Richt., Pl. Eur. 1: 97 (1890) (fig. 2)

≡ *Festuca ovina* subsp. *frigida* Hack. in Bot. Centralbl. 8: 406 (1881) [basión.]

≡ *Festuca ovina* var. *frigida* Hack. in Bot. Centralbl. 8: 406 (1881)

≡ *Festuca halleri* subsp. *frigida* (Hack.) Nyman, Consp. Fl. Eur.: 829 (1882)

≡ *Festuca ovina* subsp. *frigida* var. *genuina* Hack., Monogr. Festuc. Eur.: 115 (1882), nom. inval.

– *Festuca halleri* sensu Boiss., Voy. Bot. Espagne 2: 672 (1844), non *F. halleri* All., Fl. Pedem. 2: 253 (1785)

*Ind. loc.*: “Sierra Nevada, subnivale Region” [“in pratis turfosis regionis nivalis Sierrae Nevadae inter 2800-3100 m rara. Borregil de S. Juan 2840 m”; Hackel (1882: 115)] [*Lectotypus*: “Hispania: In pratis turfosis Srae. / Nevadae l. d. Borreguil de San Juan / 2800 m / In itinere hispanico-lusitanico / 1-VIII 1876 / leg. E. Hackel” (W 7531, Fuente *et al.* (1988)].

Hierba perenne, cespitosa, con brotes estériles intravaginales o más rara vez extravaginales, verde oscura o glauca, no pruinosa. Tallos hasta de 13 cm, erectos o ascendentes, en ocasiones algo flexuosos en la parte superior, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros, con un 1 nudo visible o ninguno, glabros, tunicados en la base por vainas foliares marcescentes, imbricadas y ± pardusco-rojizas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes soldados casi en toda su longitud, escarioso-hialina al principio, glabra o glabriúscula, con 3-7 nervios, marcescente aunque finalmente disgregable en fibras; aurículas 0,2-0,5 mm, agudas; lígula 0,2-0,5 mm, membranácea, ± aguda, rara vez truncada, cortamente ciliolada; limbo 1-3 cm x 0,2-0,6 mm, estrechamente linear, conduplicado, de sección ± ovada, glabro, glauco, agudo, con 3 nervios. Hojas caulinares 1-2, similares a las de los brotes estériles, con vaina abierta, aurículas de 0,4-1,3 mm, agudas, lígula de 0,2-0,4 mm, por lo general aguda, y limbo de 0,3-2 cm x 0,3-0,6 mm. Inflorescencia 0,7-2 cm, en panícula estrechamente ovado-oblonga, laxa, con (2)3-8 espiguillas y eje provisto de (1)2-7 nudos, antrorso-escábrido, sin ramas. Espiguillas 3-5,5 mm, comprimidas lateralmente, elípticas, generalmente teñidas de púrpura, pedunculadas, con pedúnculo de 0,5-3 mm, ligeramente engrosado en el extremo, con

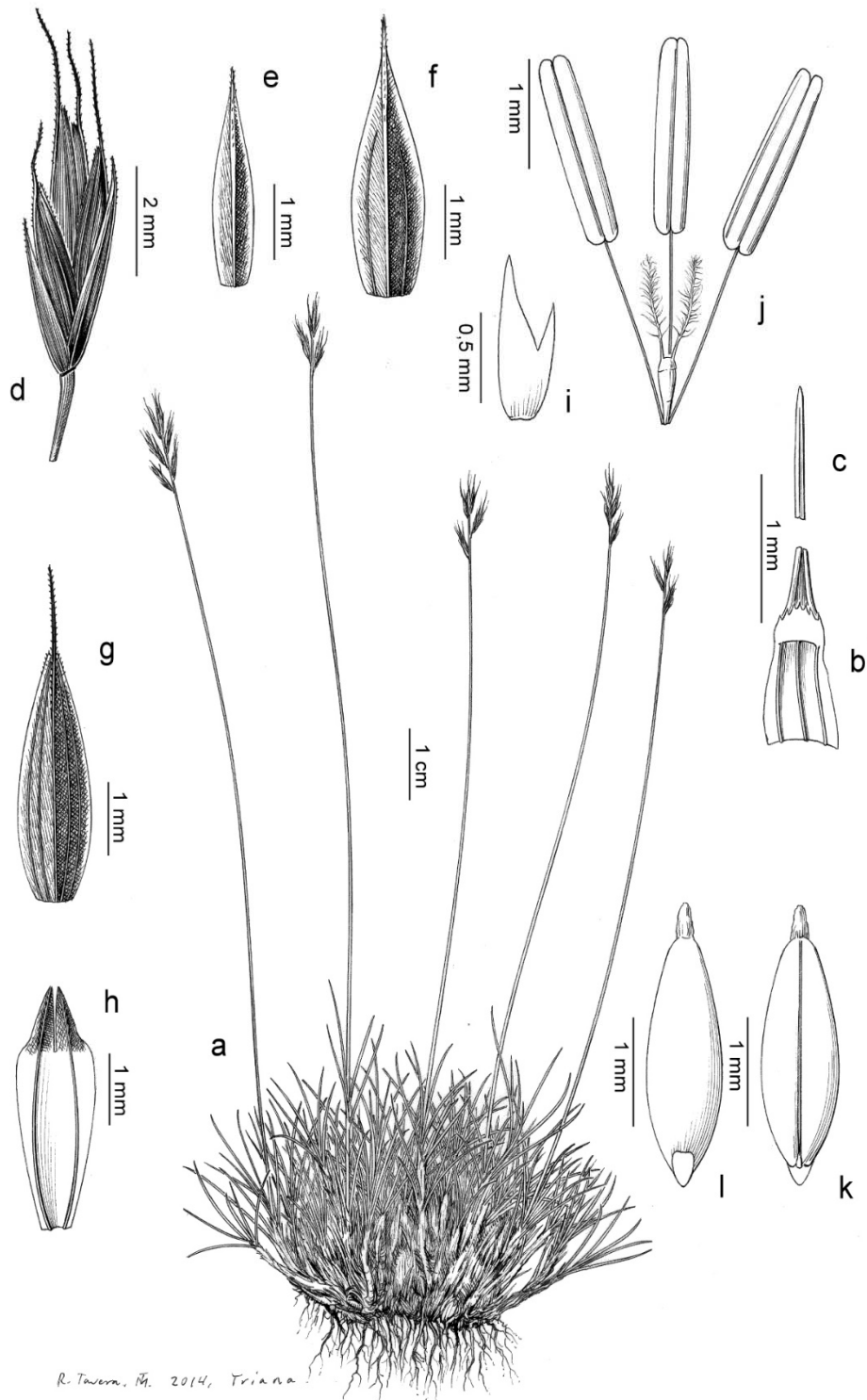


Figura 2. *Festuca frigida*, a-j) Laguna de Aguas Verdes, Sierra Nevada, Granada (COFC 61410); k, l) Monte Pelado, Sierra Nevada, Granada (MA 12130): a) hábito; b) detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; c) detalle del ápice del limbo foliar; d) espiguilla; e) gluma inferior, en vista abaxial; f) gluma superior, en vista abaxial; g) lema, en vista abaxial; h) pálea, en vista abaxial; i) lodícula; j) verticilos sexuales; k) cariopsis en vista adaxial; l) cariopsis en vista abaxial.



2-4 flores fértiles y en ocasiones con 1 flor estéril apical y ± rudimentaria. Glumas 2, desiguales, ± escariosas en los márgenes, acuminadas, mucronadas o ligeramente aristadas, en ocasiones con acúleos en los bordes de la mitad superior, de verdoso-purpúreas a purpúreas; la inferior de 1,7-3(4,3) mm, ovado-lanceolada o lanceolada, acuminada en el ápice, con 1 o 3 nervios, y la superior de 2,3-4,5 mm, ovado-lanceolada o lanceolada, acuminada, mucronada o aristada en el ápice, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 2,2-4 mm, obovado-lanceolado, aristado, con márgenes estrechamente escariosos en el tercio superior, glabro o glabriúsculo en el dorso, con acúleos en los bordes de la mitad superior, por lo general ± purpúreo, con 5 nervios; callo circular o elíptico; lema de la flor inferior con arista de 0,6-1 mm, la de la segunda flor de 1-2,3 mm, y hasta de 2,4 mm en el resto, escábrida. Pálea 2,3-3,5 mm, similar o algo más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas superiormente. Lodículas 0,6-0,7 mm, bilobadas o bífidas. Anteras 1,1-1,9 mm, obovado-lanceoladas, amarillento-verdosas. Ovario glabro. Cariopsis 2-2,3 mm, no adherida a la pálea. *Florece de julio a octubre.*

*Número cromosómico:*  $2n = 14$  (Fuente *et al.*, 2001).

*Observaciones anatómicas.*- hojas de los brotes de sección ovada, con esclerenquima subepidérmico discontinuo, reducido a 3 islotes esclerenquimáticos hacia el envés, con 3 nervios, 2 valles y 1 costilla; caras adaxial y abaxial glabras.

*Distribución:* SE de España (Sierra Nevada). **Esp.:** Gr (fig. 1).

*Hábitat:* praderas higroturbosas crioromediterráneas, generalmente encharcadas, sobre suelos ácidos; (2300)2800-3100(3200) m.

### Material estudiado

ESPAÑA. **Granada.** Alcazaba, 28-VIII-1923, Font Quer (BC 69787). Capileira, Laguna de Aguas Verdes, 6-VIII-2003, Díaz & Comino (MGC 54871); *ibidem*, 07-VIII-2014, E. López & León (COFC 61410). Güejar-Sierra, Sierra Nevada, Corral del Mulhacén, Laguna de la Mosca, 2-X-1975, Fdez. Casas & García Guardia (MA 394491). Picacho del Veleta, 23-VII-1891, Lomax (MA 12153). Sierra Nevada, 1961, Segura Zubizarreta (MA 363095); *ibidem*, 26-VIII-1923, Cuatreacabras & Font Quer (MAF 68961). Sierra Nevada, Capileira, Laguna del Mojano, 12-VII-2000, Catalán *et al.* (MA 780485). Sierra Nevada, Monte Pelado, 26-VIII-1923, Cuatreacabras & Font Quer (MA 12130 & MAF 27443).

### BIBLIOGRAFÍA

- BARNOLA, J.M. -1919- *Flora vascular del Principado de Andorra*. Gasca. Zaragoza.
- BOLÒS, O. & J. VIGO -1995- *Festuca L. In: Bolòs, O. & J. Vigo -eds.- Flora dels Països Catalans 4: 329-357*. Barcino. Barcelona.
- CARRILLO, E., A. MERCADÉ, J.M. NINOT, J. CARRERAS, A. FERRÉ & X. FONT -2008- *Check-list i Llista vermella de la flora d'Andorra*. Centre d'estudis de la neu i de la muntanya d'Andorra (CENMA) de l'Institut d'Estudis Andorrans (IEA).
- CASTROVIEJO, S., M. LAÍN, G. LÓPEZ, P. MONTSERRAT, F. MUÑOZ GARMENDIA, J. PAIVA & L. VILLAR (eds.) -1986- *Flora Iberica, 1 (Lycopodiaceae-Papaveraceae)*. Real Jardín Botánico. CSIC. Madrid.
- CATALÁN, P., P. TORRECILLA, J.A. LÓPEZ & R.G. OLMSTEAD -2004- Phylogeny of the festucoid grasses of subtribe *Loliinae* and allies (*Poeae, Pooideae*) inferred from ITS and trnL-F sequences. *Mol. Phyl. Evol.* 31: 517-541.
- CEBOLLA, C. & M.A. RIVAS PONCE -2003- Catálogo del género *Festuca L.* (Poaceae) en la Península Ibérica. *Candollea* 58: 189-213.
- CLAYTON, W.D. & S.A. RENVOIZE -1986- *Genera graminum. Grasses of the world*. HMSO Books. London.
- DEVESA, J.A., P. CATALÁN, J. MÜLLER, C. CEBOLLA & E. ORTUÑOZ -2013- Checklist de *Festuca L.* (Poaceae) en la Península Ibérica. *Lagascalia* 33: 183-274.



- FOGGI, B., G. PAROLO, P. SMARDA, A. COPPI, L. LASTRUCCI, D. LAKUSIC, R. EASTWOOD & G. ROSSI -2012- Revision of the *Festuca alpina* group (*Festuca* section *Festuca*, Poaceae) in Europe. *Bot. J. Linn. Soc.* 170: 618-639.
- FUENTE, V. & E. ORTÚÑEZ -1998- *Biosistemática de la sección Festuca del género Festuca L. (Poaceae) en la Península Ibérica*. EUA. Madrid.
- FUENTE, V., D. SÁNCHEZ & J. MORENO -1988- Sobre el género *Festuca* L. (Gramineae). Tipificaciones en el herbario original de E. Hackel. *Candollea* 43: 513-520.
- FUENTE, V., L.M. FERRERO & E. ORTÚÑEZ -2001- Chromosome counts in the genus *Festuca* L. section *Festuca* (Poaceae) in the Iberian Peninsula. *Bot. J. Linn. Soc.* 137: 385-398.
- GARCÍA GONZÁLEZ, R. -1983- Epidermis foliares de algunas especies de *Festuca*, *Poa* y *Bellardiochloa* en Pirineo Occidental. *Anales Jard. Bot. Madrid* 39: 389-404.
- HACKEL, E. (1882) *Monographia Festucearum Europearum*. T. Fischer. Kassel & Berlin.
- INDA, L.A., J.G. SEGARRA-MORALES, J. MÜLLER, P.M. PETERSON & P. CATALÁN -2008- Dated historical biogeography of the temperate *Loliinae* (Poaceae, Poideae) grasses in the Northern and southern hemispheres. *Mol. Phyl. Evol.* 46: 932-957.
- KERGUÉLEN, M. -1975- Les gramineae (Poaceae) de la flore française. Essai de mise au point taxonomique et nomenclaturale. *Lejeunia* ser. 2, 75.
- KERGUÉLEN, M. & F. PLONKA -1989- Les *Festuca* de la flore de France (Corse comprise). *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest* ser. 2, 10.
- KERGUÉLEN, M., F. PLONKA & É. CHAS -1993- Nouvelle contribution aux *Festuca* (Poaceae) de France. *Lejeunia*, ser. 2, 142: 1-42.
- LOSA, M. & P. MONTSERRAT -1950- *Aportación al conocimiento de la flora de Andorra. Primer Congreso Internacional del Pirineo*. CSIC. Zaragoza.
- PLONKA, F., J. PRUDHOMME, C. CHAFFIN & M. KERGUÉLEN -1996-. *Festuca prudhommei* Kerguelen & Plonka, une espèce encore mal connue. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest* ser. 2, 27: 23-34.
- PORTAL, R. -1999- *Festuca de France. Vals-près-le-Puy*. France.
- SEAL, A.G. -1983- DNA variation in *Festuca*. *Heredity* 50: 225-236.
- STÄHLIN, A. -1929- Morphologische und zytologische Untersuchungen an Gramineen. *Wiss. Arch. Landwirtsch., Abt. A* 1: 330-398.
- THIERS, B. -consultado en 2016- Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>.
- WATSON, L. & M.J. DALWITZ -1992- *The grass genera of the world*. C.A.B. International. Wallingford.



### **5.3. Taxonomic treatment of the *Festuca marginata* group (Pooideae, Poaceae) on the Iberian Peninsula (SW Europe)**

---

López, E., Martínez-Sagarra, G. & Devesa, J. A.

Publicado en *Phytotaxa* 319(3): 201-224 (2017)



## Taxonomic treatment of the *Festuca marginata* group (Pooideae, Poaceae) on the Iberian Peninsula (SW Europe)

EUSEBIO LÓPEZ<sup>1</sup>, GLORIA MARTÍNEZ-SAGARRA & JUAN ANTONIO DEVESA

*Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal; Facultad de Ciencias; Universidad de Córdoba; Campus de Rabanales; Edificio José Celestino Mutis; ctra. de Madrid km. 396; 14071-Córdoba; Spain. <sup>1</sup>E-mail address: bv2lonie@uco.es*

### Abstract

A taxonomic revision of the species of the *Festuca marginata* group on the Iberian Peninsula is presented. Traditionally, this group has included several taxa of *Festuca* sect. *Festuca* characterized mainly by having three strands of sclerenchyma in the leaf blade and whose delimitation is difficult. To clarify taxonomy of this group, a morphological, anatomical, chorological and ecological study was performed on 246 specimens from herbaria and wild populations, and 21 morphological and anatomical characters were studied biometrically in 72 specimens from 65 different locations. A new taxonomic treatment of the group is derived from the results of the analyses. *Festuca marginata*, a species distributed over the east and northeast of the territory, is recognized with two subspecies: subsp. *marginata*, which is widely distributed in France but has a restricted distribution in the Pyrenean area, and subsp. *andres-molinae*, endemic in the east and northeast of the Iberian Peninsula. *Festuca lambinonii*, widely distributed in the mountains of the centre, east and northeast of the territory, is also recognized. An identification key, descriptions, synonyms, distribution, phenology, and ecology data are provided for the three taxa recognized.

### Resumen

Las especies del grupo *Festuca marginata* han sido objeto una revisión taxonómica en la Península Ibérica. Tradicionalmente, este grupo ha incluido varios taxones de *Festuca* sect. *Festuca* de difícil delimitación caracterizados principalmente por tener tres bloques de esclerénquima en la sección transversal de la lámina foliar. Se ha realizado un estudio morfológico, anatómico, corológico y ecológico en 246 especímenes de herbario y de poblaciones silvestres, y un estudio biométrico de 21 caracteres morfológicos y anatómicos en 72 especímenes procedentes de 65 localidades distintas. De los resultados obtenidos de ambos estudios se deriva un nuevo tratamiento taxonómico del grupo. *Festuca marginata*, una especie distribuida por el este y noreste del territorio, se reconoce aquí con dos extremos de variación: subsp. *marginata*, ampliamente distribuida en Francia, pero con distribución restringida a unas pocas poblaciones del área pirenaica, y la subsp. *andres-molinae*, endemismo del este y noreste peninsular. Además, se reconoce también para el territorio *F. lambinonii*, ampliamente distribuida en las montañas del centro, este y noreste. Se aporta una clave de identificación de los tres taxones reconocidos, así como su descripción, sinonimias y datos sobre distribución, fenología y ecología.

**Key words:** CATPCA, chorology, fescue, Mediterranean flora, Spain, taxonomy

### Introduction

The genus *Festuca* Linnaeus (1753: 73) comprises between 360 and 450 species and its highest taxonomic diversity is concentrated in temperate regions (Clayton & Renvoize 1986, Watson & Dallwitz 1992). In the Iberian Peninsula *Festuca* is represented by some 73 species and 98 taxa (if subspecies and varieties are considered; Devesa *et al.* 2013) belonging to three subgenera: *Festuca*, *Drymanthele* Kreczetowicz & Bobrov in Komarov (1934: 532) and *Schedonorus* (Beauvois 1812: 99) Petermann (1849: 643). The subgenus *Festuca*, with more than 60 species divided into seven sections, is the most diverse in the Iberian Peninsula (Devesa *et al.* 2013). Of these, the section *Festuca* has the greatest diversity, with 39 species according to Devesa *et al.* (2013), and a high degree of complexity that has been studied only partially in taxonomic treatments (e.g., Bolòs & Vigo 1995, Fuente & Ortúñez 1998).



The disposition of abaxial sclerenchyma in foliar anatomy is one of the most important diagnostic characters used to distinguish species within *Festuca* sect. *Festuca*. Many species in this section are characterized by having a continuous band of sclerenchyma in leaf blades [e.g., *F. indigesta* Boissier (1838: 91), *F. valentina* (Saint-Yves 1925: 1010) Markgraf-Dannenberg (1978: 328), *F. summilusitana* Franco & Rocha (1980: 94)]. In some species, however, the sclerenchyma forms isolated strands in the leaf blade (Fuente & Ortúñez 1998). These strands can be numerous and the leaf lamina flat [e.g., *F. henriquesii* Hackel (1882: 126)] or convolute [e.g., *F. capillifolia* Dufour in Roemer & Schultes (1817: 735), *F. borderei* (Hackel 1882: 113) Richter (1890: 97)], or disposed in triplets (two marginal strands and one near the midrib). In the latter case, the cross-section of the lamina may be markedly trigonous [*F. plicata* Hackel (1877: 48)], elliptical or circular. This last type is present in *F. frigida* (Hackel 1881: 406) Richter (1890: 97), *F. alpina* Suter (1802: 55) and *F. glacialis* Miégevill (1874), species of small size and with very thin leaves that grow at the highest elevations of the Cantabric Mountains, the Pyrenees and Sierra Nevada, and whose circumscriptions are clear (Foggi *et al.* 2012, López *et al.* 2016).

Plants with leaf blades with three strands of sclerenchyma are also present in populations from the centre, north and northeast of the Iberian Peninsula related to *Festuca marginata* (Hackel 1882: 108) Richter (1890: 96), in the broadest sense. These plants are often pruinose, and the marginal sclerenchyma strands are often identifiable externally on the leaf, sometimes visible to the naked eye (Kerguélen & Plonka 1989). These plants, hereafter referred to as the *Festuca marginata* group, include *F. marginata* s.l. and the morphologically similar taxa cited in the Iberian territory as *F. rivas-martinezii* Fuente & Ortúñez (1994: 25), *F. arvernensis* subsp. *costei* (St.-Yves in Litardière 1923: 107) Auquier & Kerguélen (1978: 22) and *F. longifolia* subsp. *longifolia* Thuillier (1799: 50).

Most of the north and northeast Iberian populations of these plants have been included in *Festuca marginata*, a morphologically diverse diploid species ( $2n = 14$ ; Huon 1970) described from France (Hackel 1882) and distributed in France and the Iberian Peninsula (Euro+Med 2006). Four subspecies of *F. marginata* have been recognized in the Iberian Peninsula: subsp. *marginata*, subsp. *alopecuroides* (Hackel 1882: 108) Richter (1890: 96), subsp. *andres-molinae* Fuente & Ortúñez (1993: 107) and subsp. *gallica* (Hackel ex Charrel 1920: 5) Breistroffer (1963: 79). Different taxonomic approaches to the group in the Iberian territory have variously recognized these infraspecific taxa. Thus, Bolòs & Vigo (1995) differentiated three subspecies: *marginata*, *alopecuroides* and *gallica* for Catalanian territory; Fuente & Ortúñez (1998) recognized only subsp. *alopecuroides* and subsp. *andres-molinae*; and Cebolla & Rivas Ponce (2003), in their catalogue of Iberian fescues, recognized all four subspecies.

*Festuca marginata* subsp. *marginata* is widely distributed in France but scarcely in the Iberian Peninsula (only in low zones of Pyrenees), where it is only recognized by some authors (Bolòs & Vigo 1995, Cebolla & Rivas Ponce 2003). This taxon is characterized by having thick strands of not decurrent sclerenchyma in the leaf blades, a generally pruinose appearance and mucicous, mucronate or short-awned lemmas (0–0.5(0.7) mm; Kerguélen & Plonka 1989).

*Festuca marginata* subsp. *alopecuroides*, recognized at species rank as *F. lambinonii* Kerguélen (1983: 59), is a diploid taxon too ( $2n = 14$ ; Huon 1970) recorded for the eastern Pyrenees (Fuente & Ortúñez 1998, Devesa *et al.* 2013, Kerguélen & Plonka 1989). It differs from *F. marginata* subsp. *andres-molinae*, which is also diploid ( $2n = 14$ ; Fuente & Ortúñez 1993, Ortúñez & Fuente 1995, Fuente *et al.* 2001), by the morphology of the lemmas (mucicous or mucronate in subsp. *andres-molinae* vs. awned in subsp. *alopecuroides*) and the morphology of sclerenchyma strands in leaf cross-section (thick strands in subsp. *andres-molinae* vs. thin strands in subsp. *alopecuroides*; Fuente & Ortúñez 1998). *Festuca marginata* subsp. *andres-molinae* is distributed throughout the northeast of Spain, where it is endemic (Fuente & Ortúñez 1998, Devesa *et al.* 2013).

*Festuca marginata* subsp. *gallica* ( $2n = 14$ ; Kerguélen 1975) was described from southeastern France. According to some authors this taxon does not reach the Iberian Peninsula (Kerguélen & Plonka 1989, Fuente & Ortúñez 1998), but others have recorded it in eastern Spain (Litardière 1952, Bolòs & Vigo 1995, Cebolla & Rivas Ponce 2003). Henceforth, the Iberian populations of this taxon will be referred to as *F. marginata* subsp. *gallica* auct. hisp. The French populations of *F. marginata* subsp. *gallica* differ from *F. marginata* subsp. *marginata* in the degree of pruinosity (plants pruinose in subsp. *marginata* vs. plants not pruinose in subsp. *gallica*; Kerguélen & Plonka 1989). However, this character is highly variable, and both subspecies have been treated as synonyms in recent floras (e.g., Tison & De Focault 2014).

Several other taxa are related to the *F. marginata* group. One is *F. rivas-martinezii* Fuente & Ortúñez (1994: 25) [= *F. longifolia* subsp. *rivas-martinezii* (Fuente & Ortúñez) Cebolla, López Rodr. & Rivas Ponce in Cebolla *et al.* (1997: 33)], which includes two subspecies. *Festuca rivas-martinezii* subsp. *rivas-martinezii* is a diploid described from the Sierra de Guadarrama (Madrid province) and has been differentiated from other *F. marginata* taxa mostly by the greater recurrence of the sclerenchyma strands in the leaf cross-section (Fuente & Ortúñez 1994, 1998). *Festuca rivas-martinezii* subsp. *rectifolia* Fuente, Ortúñez & Ferrero Lom. in Fuente *et al.* (1997: 319) was described from north of



Spain (Álava province) and differentiated from the previous subspecies based on the chromosome number (tetraploid,  $2n = 28$ ) and the shape of the blades when dry (straight vs. helically curved in subsp. *rivas-martinezii*). *Festuca burgundiana* Auquier & Kerguélen (1978: 63), described from central France and noted in the Iberian Peninsula by Gutiérrez Villarías (1985), likely corresponds to *F. rivas-martinezii* subsp. *rectifolia* according to Fuente *et al.* (1997).

Another taxon associated with the *Festuca marginata* group is *F. arvernensis* subsp. *costei* ( $2n = 14$ ; Kerguélen 1987), recorded in the eastern Pyrenees by Kerguélen & Plonka (1989), far from the core tetraploid French populations ( $2n = 28$ ; Kerguélen 1975, Auquier & Kerguélen 1978, Šmarda *et al.* 2008) from where *F. arvernensis* subsp. *costei* was described (“Ardèche”). Although this taxon, as *F. costei* (St.-Yves) Markgraf-Dannenberg (1978: 327), was cited from the centre of Spain in *Flora Europaea* (Markgraf-Dannenberg 1980), we have verified that these specimens correspond to *F. rivas-martinezii* (Fuente & Ortúñez 1994). The leaf blade in this taxon also has decurrent sclerenchyma strands (Kerguélen & Plonka 1989).

*Festuca longifolia* has been noted in the Iberian territory (central and eastern Pyrenees) by Kerguélen & Plonka (1989) and Cebolla & Rivas Ponce (2003), but not by Fuente & Ortúñez (1998) in their review of sect. *Festuca* in the Iberian Peninsula. *Festuca longifolia* s.s. ( $2n = 28$ ; Auquier & Kerguélen 1978) is very similar morphologically to the other taxa of the *F. marginata* group and has been differentiated from the rest of the group by having leaf blade sclerenchyma either forming three lengthy decurrent strands, or present as a continuous or interrupted ring. This last pattern has occasionally been observed in other taxa of the group such as *F. marginata* subsp. *alopecuroides* (E. López, G. Martínez & J.A. Devesa, pers. obs.) or *F. rivas-martinezii* s.l. (Fuente & Ortúñez 1998).

From the perspective of phylogenetic relationships, populations of taxa belonging to the *Festuca marginata* group (*F. arvernensis* subsp. *costei*, *F. marginata* subsp. *alopecuroides*, *F. rivas-martinezii* subsp. *rivas-martinezii* and *F. rivas-martinezii* subsp. *rectifolia*) studied by Nova *et al.* (2006) grouped together and were well differentiated from other species of *Festuca* sect. *Festuca* based on molecular markers (AFLPs and RAPDs), but the chloroplast marker *trnL* did not resolve the relationships among species.

The objectives of this study were to (1) characterize the similarities and differences among taxa of the *Festuca marginata* group, and (2) produce a revised taxonomic treatment for the group.

## Materials and Methods

Phenotypic variability of the *Festuca marginata* group was investigated on material from the herbaria ABH, BC, COFC, HGI, HUAL, JACA, MA, MAF, SALA, SEV and UPOS (abbreviations according to Thiers 2016). Images of types housed in the herbaria G and LE were consulted. The type specimens studied or consulted are marked with an exclamation mark (!) in the taxonomic treatment. Plants were also collected from several Iberian Peninsula localities (voucher specimens deposited in COFC). In total, 246 specimens were examined morphologically, including characters widely used in *Festuca* and others that appeared variable based on our observations (e.g., distance of lowest node from base of plant). Ecological and chorological remarks are based on specimen label data and our field observations.

Of these 246 specimens, 72 specimens from 65 different locations of the five taxa studied (*Festuca marginata* subsp. *marginata*: 12 specimens from 7 locations; *F. marginata* subsp. *alopecuroides*: 16 specimens from 15 locations; *F. rivas-martinezii*: 14 specimens from 14 locations; *F. marginata* subsp. *gallica auct. hisp.*: 15 specimens from 14 locations; and *F. marginata* subsp. *andres-molinae*: 15 specimens from 15 locations) were chosen for further morphometric analyses. These specimens included all (or almost all) the characters analyzed (Table 1) and were selected to represent maximally the morphological variability of each taxon and their areas of distribution in the Iberian Peninsula (Table 2). The rest of the taxa of *Festuca marginata* group cited by some authors in the Iberian Peninsula (*F. arvernensis* subsp. *costei*, *F. longifolia* subsp. *longifolia* and *F. rivas-martinezii* subsp. *rectifolia*) were included only in the phenotypic study, because of the lack of Iberian material in herbaria and/or their controversial presence in the territory.

The 72 specimens were assigned *a priori* to each taxon by identification keys (e.g., Markgraf-Dannenberg 1980, Kerguélen & Plonka 1989, Bolòs & Vigo 1995, Fuente *et al.* 1997, Fuente & Ortúñez 1998, Tison & De Foucault 2014) and morphological, ecological and chorological information from previous taxonomic treatments and Floras. Specimens of *F. marginata* subsp. *marginata* (10 specimens) and *F. marginata* subsp. *alopecuroides* (2 specimens) from French locations were also analyzed to represent the broadest distribution possible and, in the case of *F. marginata* subsp. *marginata*, because of the lack of records (herbarium vouchers) from the Iberian Peninsula. The type specimens were not used in the statistical analysis, because the analysis includes characters whose observation requires dissection

(e.g., floral characters, leaf anatomy characters), which is inadvisable in this historical material. The vegetative, reproductive and anatomical characters studied were those that were easily observed and measurable on herbarium specimens using simple laboratory equipment and that have been used as diagnostic features in the characterization of the *Festuca marginata* group in recent floras and monographs (e.g., Markgraf-Dannenberg 1980, Kerguélen & Plonka 1989, Bolòs & Vigo 1995, Portal 1996, Fuente & Ortúñez 1998). A total of 19 morphological (17 quantitative and 2 qualitative) and 2 anatomical (1 quantitative and 1 qualitative) characters were studied (Table 1). Some diagnostic characters previously used were not included because they are highly variable in the same individual (e.g., thickness of sclerenchyma bands, morphology of inner ridges; E. López, G. Martínez & J.A. Devesa, pers. obs.) or not informative within the group (e.g., shape of leaf blade outline in cross section).

TABLE 1. Morphological and anatomical characters with abbreviations used in CATPCA analysis. \* mean of 3 measurements per individual; \*\* mean of 5 measurements per individual; \*\*\* mean of 2 measurements per individual.

Character abbreviation	Character description, units
CL	Culm length, cm*
FL	Tiller leaf blade length, cm**
FD	Tiller leaf blade width, mm**
HN	Distance of lowest node from base of plant, cm
AU	Tiller leaves auricles length, mm*
SR	Sheath ribs number of the tiller leaves
CF	Uppermost culm leaf blade length, cm***
PL	Longest panicle length, cm
SL	Spikelets length, mm**
G1	Lower glume length, mm**
G2	Upper glume length, mm**
WG2	Upper glume half-width, mm*
LL	Lemma length, mm**
WL	Lemma half-width, mm*
AL	Awn of lemma length, mm**
LP	Palea length, mm*
AS	Anthers length, mm***
PP	Scabridity of culm below the panicle (1 = glabrous; 2 = slightly scabrid; 3 = very scabrid)
SC	Scabridity of abaxial surface of tiller leaves blade (1 = glabrous; 2 = slightly scabrid; 3 = very scabrid)
NLN	Tiller leaves vascular bundles number
ALS	Distribution of sclerenchyma in tiller leaf blade cross-section (1 = interrupted; 2 = in 3 thin strands, the median strand decurrent; 3 = in 3 thick strands, the median strand not decurrent)

On herbarium sheets with multiple specimens, the more developed individual was chosen for the morphometric analysis. Two, three or five measurements of almost every quantitative character were made (whenever possible) on different parts of a plant to encompass individual variation (see Suppl. Data, Table S1). Average values for each character from an individual were used in the analyses (Table 1). Floral characters were observed and measured under a 6.3–40× Leica stereo-microscope (model S6 D). Leaf blade cross-sections were observed under a 100–1000× Motic microscope (model BA300). The anatomical characters were observed in leaf cross-sections processed following Devesa (1992). The qualitative characters were converted to multistate characters with scales for ranking (see PP, SC and ALS characters in Table 1). We adopted standard measurements and terminology (cf. Foggi *et al.* 1999, 2006, 2012) according to with Hackel (1882) and Ellis (1976). Quantitative characters were tested for pairwise correlations (Spearman rank correlation). None was highly correlated ( $p < 0.9$ , cf. Foggi *et al.* 2012) so all characters were utilized in the analysis.



TABLE 2. Specimens analyzed morphometrically for Categorical Principal Components Analysis (CATPCA).

Specimens	Country	Region	Locality	Herbarium code
<i>Festuca marginata</i> subsp. <i>marginata</i>				
1	ANDORRA	Andorra	Andorra la Vella, Arinsal	BC 878917
2	FRANCE	Ardèche	near Mayres, Rocher d'Abraham	MA 286731
3	FRANCE	Ardèche	near Mayres, Rocher d'Abraham	MAF 96011
4	FRANCE	Drôme	Romans	MA 12082
5	FRANCE	Drôme	Romans-sur-Isère, Les Balmes	MA 286729
6	FRANCE	Drôme	Romans-sur-Isère, Les Balmes	MAF 98943
7	FRANCE	Meurthe-et-Moselle	Francheville, N of Toul	MA 363067
8	FRANCE	Meurthe-et-Moselle	Francheville, N of Toul	MAF 98942
9	FRANCE	Seine-et-Marne	Chateau-Landon, Pont-Franc	MA 466216
10	FRANCE	Yvelines	Gommécourt	MA 378091
11	FRANCE	Yvelines	Gommécourt	MAF 122776
12	SPAIN	Gerona	Llivia	COFC 62021
<i>Festuca marginata</i> subsp. <i>alopecuroides</i>				
13	FRANCE	Pyrénées-Atlantiques	Lescun, Cayolar d'Anaye	COFC 62171
14	FRANCE	Pyrénées-Atlantiques	Lescun, Cayolar d'Anaye	COFC 62751
15	SPAIN	Barcelona	Bagà - Coll de Pal	BC 863694
16	SPAIN	Gerona	Arbucies - Sant Hilari	COFC 61171
17	SPAIN	Gerona	Coll d'Ares	COFC 61582
18	SPAIN	Gerona	La Molina, Alp, Tosa d'Alp	BC 866330
19	SPAIN	Gerona	Maçanet de la Selva, Empalme	BC 868850
20	SPAIN	Gerona	Olopte - Tossal d'Isovol	BC 866340
21	SPAIN	Gerona	Vall de Nuria, Pico Noufont - Sanctuary	COFC 61578
22	SPAIN	Gerona	Vall de Ribes, Campelles	BC 612918
23	SPAIN	Gerona	Vall de Ribes, Queralbs	BC 612926
24	SPAIN	Lérida	Bossost, Vall de Aran	BC 610263
25	SPAIN	Lérida	Espot, Ribera de Peguera	BC 78531
26	SPAIN	Lérida	Monteixo, Àreu	BC 69860
27	SPAIN	Lérida	Serra del Cadí, Prat d'Aguiló	BC 822761
28	SPAIN	Lérida	Vall d'Aran	BC 616728
<i>Festuca rivas-martinezii</i>				
29	SPAIN	Ávila	Pass of Chía	COFC 61504
30	SPAIN	Ávila	Sierra de Ojos Albos, Los Regajales	MA 411422
31	SPAIN	Ávila	Valle de Amblés, Puerto de Menga	MA 213638
32	SPAIN	Burgos	Miranda, Monte de Quintana	MA 59462
33	SPAIN	Guadalajara	Cantalojas, Valle del Lillas	MA 498996
34	SPAIN	Madrid	Monte de Valdelatas	MA 11918
35	SPAIN	Madrid	Pass of Canencia	COFC 62012

...Continued on next page

**Capítulo 5.3. Taxonomic treatment of the *Festuca marginata* group on the Iberian Peninsula**

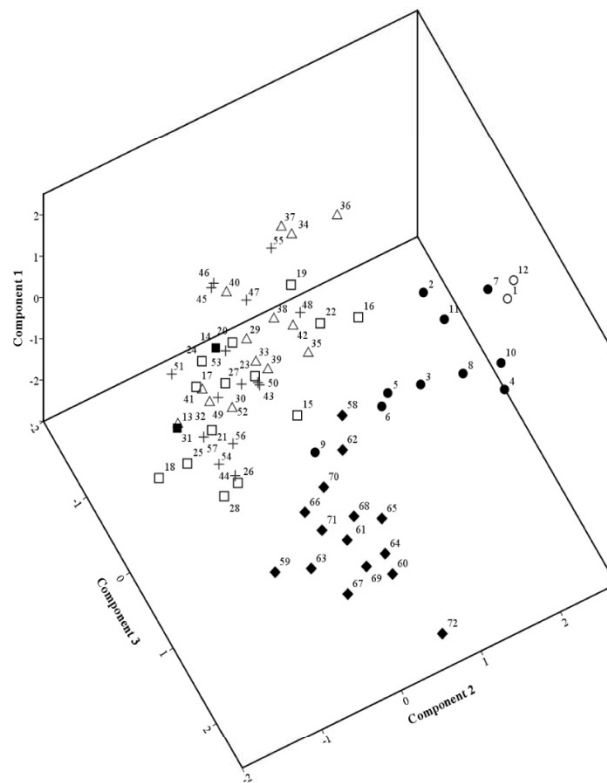
TABLE 2. (Continued)

Specimens	Country	Region	Locality	Herbarium code
36	SPAIN	Madrid	Rascafría, Pass of Morcuera	COFC 61476
37	SPAIN	Madrid	Sierra de Guadarrama, Alto de los Leones	COFC 61498
38	SPAIN	Segovia	Navares de las Cuevas, Peñacuerno	MA 569262
39	SPAIN	Segovia	Pass of La Quesera, Hayedo de la Pedrosa	MA 373324
40	SPAIN	Segovia	Prádena	MA 837394
41	SPAIN	Soria	Montenegro de Cameros	MA 59383
42	SPAIN	Zaragoza	Sierra del Moncayo	COFC 61502
<i>Festuca marginata</i> subsp. <i>gallica</i> auct. <i>hisp.</i>				
43	SPAIN	Alicante	Benifato, Font de Partagat	COFC 61532
44	SPAIN	Alicante	La Torre de les Maçanes	ABH 10221
45	SPAIN	Alicante	Quatretondeta, Hort dels Frares	ABH 4146
46	SPAIN	Alicante	Sierra de Aitana, Benifato	ABH 4148
47	SPAIN	Alicante	Sierra de Aitana, Alcoleja, Font del Espinar	ABH 4149
48	SPAIN	Alicante	Sierra de Aitana, Benifato, Font de Forata	ABH 7905
49	SPAIN	Alicante	Sierra de Aitana, Benifato, Font de Forata	ABH 4152
50	SPAIN	Alicante	Sierra de Aitana, Benifato, Pas de la Rabosa	ABH 4150
51	SPAIN	Alicante	Sierra de Aitana, Benifato, Penya Alta	ABH 3990
52	SPAIN	Castellón	Algimia de Almonacid, Sierra de Espadán	ABH 69189
53	SPAIN	Castellón	Sant Joan de Penyagolosa, El Rebollar	BC 602328
54	SPAIN	Castellón	Vistabella del Maestrat	BC 602323
55	SPAIN	Guadalajara	Checa, Fuente del Hocinillo	SALA 59938
56	SPAIN	Teruel	Sierra de Javalambre	BC 69771
57	SPAIN	Valencia	Cortes de Pallás	BC 81272
<i>Festuca marginata</i> subsp. <i>andres-molinae</i>				
58	SPAIN	Albacete	Bonete - Alpera	ABH 47678
59	SPAIN	Barcelona	Castanyadell	BC 69819
60	SPAIN	Barcelona	Montserrat, Montgros	BC 905794
61	SPAIN	Burgos	Encio	BC 75589
62	SPAIN	Burgos	Hoyos del Tozo	MA 339373
63	SPAIN	Burgos	Pancorbo, Barranco de Barbalante	BC 68895
64	SPAIN	Burgos	Valle de las Calderechas	MA 12112
65	SPAIN	Lérida	Montsec d'Ares	BC 915983
66	SPAIN	Navarra	Izánoz, San Miguel de Izaga	HUAL 19653
67	SPAIN	Tarragona	Coll del Caragol	MA 626894
68	SPAIN	Tarragona	Monte Caro	BC 69748
69	SPAIN	Tarragona	Ports de Tortosa	BC 636267
70	SPAIN	Tarragona	Vall Cervera, Alfara de Carles	BC 905474
71	SPAIN	Teruel	Monreal del Campo	BC 69701
72	SPAIN	Zaragoza	Calatayud, Sierra de Vicort	BC 905817

Statistical analyses were performed using the SPSS statistical package (IBM Corp. 2011). To determine the characters that best discriminate among the five taxa studied, the qualitative and quantitative characters were first subjected to a categorical principal component analysis (CATPCA). This method is suitable for analyzing nominal (qualitative) data combined with numeric data (Linting & Van der Kooij 2012) while reducing the dimensionality of the data. The variation of all the quantitative characters using in the multivariate analyses is shown using box plots.

## Results

The results of CATPCA, considering quantitative and qualitative features, were plotted in a 3D scattergram (Fig. 1). The first two components accounted for 31.13% (Component 1) and 14.03% (Component 2) of the total variance, while the third component only accounted for 11.28% (Component 3). In the aggregate, the three components accounted for 56.44% of the variance (Table 3).



**FIGURE 1.** Three-dimensional scattergram of Categorical Principal Component Analysis (CATPCA) showing relative position of specimens of *Festuca marginata* subsp. *marginata* -Iberian specimens- (○), *F. marginata* subsp. *marginata* -French specimens- (●), *F. marginata* subsp. *alopecuroides* -Iberian specimens- (□), *F. marginata* subsp. *alopecuroides* -French specimens- (■), *F. rivas-martinezii* (△), *F. marginata* subsp. *gallica auct. hisp.* (+) and *F. marginata* subsp. *andres-molinae* (◆) as defined by the three greatest principal component scores (the three components account for 56.44% of the variance). Numbers correspond to the specimens listed in Table 2.

The highest eigenvalues of the analysis were concentrated in Component 1, where the highest values (all of them over 0.4) were identified for the length and width of the tiller leaf blade, and the lengths of longest panicle, spikelet, lower glume, upper glume, lemma and palea. For Component 2, characters with the highest eigenvalues (all of them over 0.3) were the lengths of culm, tiller leaf blade and culm leaf blade, and the number of tiller leaves vascular bundles. Characters with the highest eigenvalues of Component 3 (all of them over 0.4) were the length of lemma awn and the distribution of sclerenchyma in leaf cross-section (Table 3). The three components delimit a cluster (upper right) of specimens of *Festuca marginata* subsp. *marginata* (from Iberian and French locations) and a cluster (lower right) of specimens of *F. marginata* subsp. *andres-molinae*. Specimens of these taxa are mostly separated from one other, except

for one specimen of *F. marginata* subsp. *marginata* (no. 9) from a French location that groups with specimens of subsp. *andres-molinae*. A group on the left side of plot comprises the rest of the specimens of the *F. marginata* group; all of the taxa represented by these specimens overlap (Fig. 1).

Unlike the quantitative characters related to reproductive organs and leaves, the qualitative characters have low eigenvalues (Table 3) and were mostly not useful in differentiating the taxa. The exception was the distribution of sclerenchyma observed in leaf cross-section, which accounted for the greatest proportion of variance in Component 3, showing its utility in differentiating the taxa.

TABLE 3. Eigenvalues of the principal Categorical Principal Components Analysis (CATPCA).

Character	Eigenvalues		
	C1	C2	C3
CL	0.3110	<b>0.3765</b>	0.0128
FL	<b>0.4853</b>	<b>0.3373</b>	0.0003
FD	<b>0.5096</b>	0.0329	0.1391
HN	0.3024	0.1070	0.0717
AU	0.0295	0.0023	0.1671
SR	0.0073	0.1603	0.2307
CF	0.2987	<b>0.3332</b>	0.0275
PL	<b>0.4515</b>	0.1771	0.0349
SL	<b>0.4047</b>	0.0405	0.1312
G1	<b>0.4556</b>	0.1104	0.2206
G2	<b>0.5407</b>	0.0963	0.1017
WG2	0.3578	0.2517	0.0055
LL	<b>0.6373</b>	0.0949	0.0297
WL	0.3785	0.0940	0.0865
AL	0.1176	0.0527	<b>0.4512</b>
LP	<b>0.6499</b>	0.0814	0.0033
AS	0.3406	0.0018	0.0372
PP	0.0474	0.0178	0.0365
SC	0.1291	0.0034	0.0644
NLN	0.0525	<b>0.3115</b>	0.0008
ALS	0.0313	0.2631	<b>0.5155</b>
<b>% of total variance</b>	<b>31.135</b>	<b>14.030</b>	<b>11.277</b>
<b>Accumulated % of total variance</b>		<b>45.165</b>	<b>56.442</b>

\*Significant eigenvalues are marked in bold.

The box plots of the quantitative diagnostic features (Fig. 2) for the five taxa analyzed show that the ranges of variation of most of these characters overlap to such an extent that none should be used to separate any taxon from any other. The lemma awn length and the anatomical character related to the disposition of the sclerenchyma in leaf cross-section are the best discriminatory characters to differentiate *Festuca marginata* subsp. *marginata* and *F. marginata* subsp. *andres-molinae* from the remainder of the *F. marginata* group. The following characters are the best ones to differentiate between *Festuca marginata* subsp. *marginata* and *F. marginata* subsp. *andres-molinae*: length of culm, tiller and culm leaf blade, the width of tiller leaf blade and the distance of lowest node from base of plant

The basic descriptive statistics for the measured characters in the five studied groups are presented in Table 4 (the raw data can be consulted in Supp. Data, Table S1).



TABLE 4. Basic statistics (maximum, minimum, mean, standard deviation, variance, standard error, medium and 25% and 75% percentile) for characters in the taxa studied. SD, standard deviation; SE, standard error.

	CL	FL	FD	HN	AU	SR	CF	PL	SL	G1	G2	WG2	LL	WL	AL	LP	AS	PP	SC	NLN	ALS
<i>F. marginata</i>																					
<i>subsp. marginata</i>																					
(12 specimens)																					
Min.	16	6	0.6	2.5	0	7	3	6	5.5	1.7	2.4	0.8	3.7	1	0	3.2	1.9	1	1	7	3
Max.	70	24.5	1.1	6	0.3	9	8.5	12	10	3.8	4.4	1.2	5.5	1.4	1.4	5.6	2.9	1	1	9	3
Mean	46.118	13.408	0.747	4.375	0.167	7.667	5.161	8.125	7.137	2.562	3.375	0.958	4.627	1.189	0.625	4.217	2.363	1.000	1.000	8.000	3.000
SD	186.289	17.970	0.012	1.233	0.005	0.970	2.409	3.733	1.064	0.247	0.204	0.013	0.207	0.014	0.117	0.328	0.116	0.000	0.000	1.091	0.000
Variance	13.649	4.239	0.111	1.110	0.073	0.985	1.552	1.932	1.032	0.497	0.452	0.113	0.455	0.119	0.343	0.573	0.340	0.000	0.000	1.044	0.000
SE	31.948	2.320	0.002	0.356	0.001	0.280	0.502	1.078	0.137	0.032	0.026	0.002	0.027	0.002	0.015	0.055	0.027	0.000	0.000	0.315	0.000
Median	48.5	13	0.7	4.25	0.2	7	5	7.25	7	2.5	3.35	1	4.5	1.2	0.6	4.15	2.3	1	1	8	3
25th percent.	37	10	0.7	3.875	0.1	7	4	6.875	6.5	2.2	3	0.9	4.275	1.1	0.4	3.7	2.15	1	1	7	3
75th percent.	52.75	15.625	0.8	5.125	0.2	9	6	9.5	7.7	3	3.7	1	5	1.3	0.825	4.625	2.7	1	1	9	3

...Continued on next page

TABLE 4. (Continued)

	CL	FL	FD	HN	AU	SR	CF	PL	SL	GI	G2	WG2	LL	WL	AL	LP	AS	PP	SC	NLN	ALS
<i>F. marginata</i>																					
subsp. <i>alopecuroides</i>																					
(16 specimens)																					
Min.	15	2	0.5	1	0	5	1	4	5.2	2	2.8	0.9	3.8	1	0.7	3.5	2	1	1	5	1
Max.	56	19.5	1.3	5.5	0.3	9	10	15.5	9	3.9	4.6	1.3	6	1.5	2.6	5.1	2.8	2	1	7	2
Mean	30.616	7.590	0.688	2.875	0.172	7.375	3.633	6.563	6.821	2.766	3.709	1.081	4.843	1.279	1.376	4.315	2.304	1.188	1.000	6.750	1.938
SD	129.974	16.538	0.016	2.050	0.005	1.717	3.913	8.396	0.696	0.180	0.189	0.013	0.228	0.016	0.255	0.136	0.047	0.163	0.000	0.467	0.063
Variance	11.401	4.067	0.125	1.432	0.073	1.310	1.978	2.898	0.834	0.425	0.435	0.112	0.477	0.127	0.505	0.368	0.216	0.403	0.000	0.683	0.250
SE	19.821	1.849	0.002	0.513	0.001	0.429	0.714	2.099	0.080	0.020	0.021	0.002	0.025	0.002	0.029	0.020	0.009	0.041	0.000	0.117	0.016
Median	26	7	0.7	2.5	0.2	7	3.25	5.5	7	2.7	3.65	1.1	4.9	1.3	1.2	4.3	2.3	1	1	7	2
25th percent.	21.5	4	0.6	1.875	0.1	7	2	5	6.05	2.5	3.4	1	4.5	1.2	1	4	2.1	1	1	7	2
75th percent.	39.5	9.125	0.7625	4	0.2	9	4.875	7.125	7.45	3	4	1.2	5.125	1.4	1.725	4.6	2.5	1	1	7	2

....Continued on next page

TABLE 4. (Continued)

	CL	FL	FD	HN	AU	SR	CF	PL	SL	G1	G2	WG2	LL	WL	AL	LP	AS	PP	SC	NLN	ALS
<i>F. rivis-martinezii</i>																					
(14 specimens)																					
Min.	14	2	0.4	1	0.1	7	1.5	3.8	5.1	1.5	2.5	0.8	3.7	1	0.7	3.5	1.8	1	1	7	1
Max.	47	21	0.9	6	0.6	9	8.5	10	8.5	2.9	4	1.1	5.5	1.6	2	4.8	2.8	3	1	9	2
Mean	29.829	7.011	0.674	2.857	0.258	8.000	3.573	6.607	6.583	2.104	3.084	0.962	4.410	1.290	1.236	4.087	2.191	1.143	1.000	7.286	1.929
SD	92.436	13.642	0.008	1.978	0.011	1.077	2.576	3.951	0.694	0.098	0.135	0.006	0.131	0.021	0.096	0.098	0.071	0.286	0.000	0.527	0.071
Variance	9,614	3,694	0,087	1,406	0,107	1,038	1,605	1,988	0,833	0,314	0,368	0,079	0,362	0,145	0,309	0,313	0,267	0,535	0,000	0,726	0,267
SE	14.995	1.631	0.001	0.529	0.002	0.288	0.505	1.056	0.086	0.012	0.016	0.001	0.016	0.003	0.011	0.016	0.015	0.076	0.000	0.141	0.019
Median	29	7	0.7	3	0.2	8	3.5	6.25	6.5	2.1	3.1	1	4.45	1.3	1.2	4.1	2.2	1	1	7	2
25th percent.	22	4	0.6	1.625	0.2	7	2.5	4.9	6	1.9	2.725	0.9	4.125	1.2	1	3.9	2.025	1	1	7	2
75th percent.	38	9.5	0.7	3.875	0.3	9	4	8	7.3	2.275	3.3	1	4.6	1.4	1.4	4.3	2.3	1	1	7	2

...Continued on next page

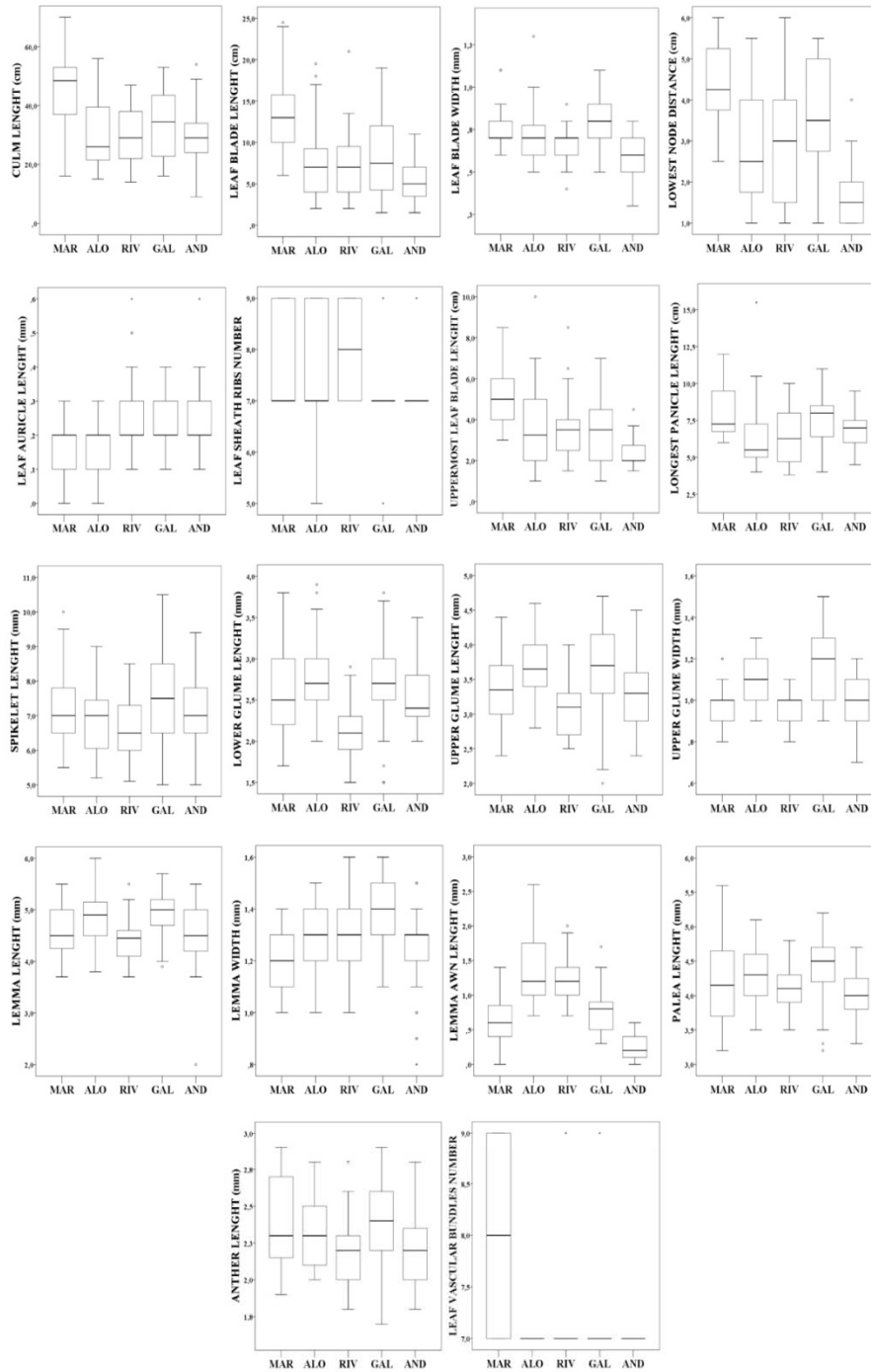
TABLE 4. (Continued)

	CL	FL	FD	HN	AU	SR	CF	PL	SL	G1	G2	WG2	LL	WL	AL	LP	AS	PP	SC	NLN	ALS
<i>F. marginata</i>																					
subsp. <i>gallica</i> auct. hisp																					
(15 specimens)																					
Min.	16	1.5	0.5	1	0.1	5	1	4	5	1.5	2	0.9	3.9	1.1	0.3	3.2	1.7	1	1	7	1
Max.	53	19	1.1	5.5	0.4	9	7	11	10.5	3.8	4.7	1.5	5.7	1.6	1.7	5.2	2.9	3	2	9	2
Mean	34.188	8.247	0.776	3.633	0.246	7.000	3.559	7.360	7.600	2.677	3.676	1.169	4.921	1.396	0.777	4.444	2.365	1.200	1.133	7.133	1.933
SD	128.302	22.536	0.021	1.981	0.007	0.571	3.096	3.961	1.376	0.239	0.363	0.031	0.164	0.020	0.098	0.207	0.097	0.314	0.124	0.267	0.067
Variance	11.327	4.747	0.146	1.407	0.082	0.756	1.760	1.990	1.173	0.489	0.603	0.176	0.405	0.140	0.313	0.455	0.311	0.561	0.352	0.516	0.258
SE	22.681	2.602	0.002	0.511	0.001	0.148	0.660	1.023	0.159	0.028	0.042	0.005	0.019	0.003	0.011	0.031	0.019	0.081	0.032	0.069	0.017
Median	34.5	7.5	0.8	3.5	0.2	7	3.5	8	7.5	2.7	3.7	1.2	5	1.4	0.8	4.5	2.4	1	1	7	2
25th percent.	23.125	4.25	0.7	2.75	0.2	7	2.125	6.4	6.5	2.5	3.3	1	4.7	1.3	0.5	4.2	2.225	1	1	7	2
75th percent.	43.25	12	0.9	5	0.3	7	4.5	8.5	8.5	3	4.15	1.3	5.2	1.5	0.9	4.7	2.575	1	1	7	2

...Continued on next page

TABLE 4. (Continued)

	CL	FL	FD	HN	AU	SR	CF	PL	SL	G1	G2	WG2	LL	WL	AL	LP	AS	PP	SC	NLN	ALS
<i>F. marginata</i>																					
<i>subsp. andres-molinae</i>																					
(15 specimens)																					
Min.	9	1.5	0.3	1	0.1	7	1.5	4.5	5	2	2.4	0.7	3.7	0.8	0	3.3	1.8	1	1	7	1
Max.	54	11	0.8	4	0.6	9	4.5	9.5	9.4	3.5	4.5	1.2	5.5	1.5	0.6	4.7	2.8	1	2	7	3
Mean	28.934	5.433	0.602	1.767	0.224	7.133	2.329	6.833	7.150	2.528	3.309	0.978	4.589	1.231	0.241	4.005	2.217	1.000	1.333	7.000	2.867
SD	96.327	5.658	0.013	0.745	0.007	0.267	0.597	1.702	0.901	0.142	0.217	0.016	0.189	0.029	0.025	0.113	0.072	0.000	0.238	0.000	0.267
Variance	9.815	2.379	0.116	0.863	0.086	0.516	0.773	1.305	0.949	0.377	0.465	0.128	0.435	0.169	0.157	0.335	0.267	0.000	0.488	0.000	0.516
SE	15.626	0.653	0.002	0.192	0.001	0.069	0.113	0.440	0.108	0.016	0.025	0.002	0.022	0.004	0.003	0.017	0.015	0.000	0.061	0.000	0.069
Median	29	5	0.6	1.5	0.2	7	2	7	7	2.4	3.3	1	4.5	1.3	0.2	4	2.2	1	1	7	3
25th percent.	24	3.5	0.5	1	0.2	7	2	6	6.5	2.3	2.9	0.9	4.2	1.2	0.1	3.8	2	1	1	7	3
75th percent.	34	7	0.7	2	0.3	7	2.625	7.5	7.775	2.8	3.6	1.1	5	1.3	0.4	4.225	2.35	1	2	7	3



**FIGURE 2.** Box plots describing the variation of the quantitative characters for the taxa studied: (MAR) *Festuca marginata* subsp. *marginata*, (ALO) *F. marginata* subsp. *alopecuroides*, (RIV) *F. rivas-martinezii*, (GAL) *F. marginata* subsp. *gallica auct. hisp.* and (AND) *F. marginata* subsp. *andres-molinae*. The box plots show the median (horizontal midline), 25%–75% quartile range (box), 10%–90% percentile range (whiskers), outliers (○, 1%–99%) and extreme outliers (\*). All leaf measurements refer to tiller leaves except the box plot entitled “Uppermost leaf blade length” which refer to culm leaves.



The results of the morphological and anatomical analysis performed on all specimens studied show a great variability of the major diagnostic character previously used and their usefulness is discussed below. A summary of the phenotypic variability of the taxa recognized is given in Table 5.

The ranges of morphological characters shown in the new taxonomic treatment are the result of two sets of values: those obtained in statistical analyses (CATPCA and basic descriptive analysis) and those obtained in the phenotypic study of all the consulted specimens.

TABLE 5. Comparison of the main diagnostic characters of the taxa here recognized in the morphological and anatomical analysis. All leaf measurements refer to tiller leaves.

Character	<i>Festuca marginata</i> subsp. <i>marginata</i>	<i>F. marginata</i> subsp. <i>andres-molinae</i>	<i>F. lambinonii</i>
Leaf blade length (cm) × width (mm)	6–30 × 0.6–1.1	1.5–13 × (0.3)0.4–0.8	1.5–25 × 0.4–1.3
Distance of lowest node from base of plant (cm)	2–6	1–4	1–6
Panicle length (cm)	5–12	2.2–9.5(14)	2.5–11(15.5)
Panicle shape	ovate-oblong	cylindrical	ovate-oblong
Panicle: number of branches	4–9	1–4(7) or not branched	1–8
Spikelet length (mm)	5.5–11	5–8.5(9.4)	5–10.5(13)
Second basal lemma awn length (mm)	muticous or 0.1–1.4	muticous or 0.1–0.6	(0.3)0.4–3(3.5)
Number of leaf blade vascular bundles	7–9	7(9)	5–9
Abaxial sclerenchyma in tiller leaf cross-section	3 thick strands, median strand not decurrent	3 thick strands, median strand not decurrent (rarely continuous or interrupted)	3 thin strands, median strand decurrent (rarely continuous or interrupted)

## Discussion

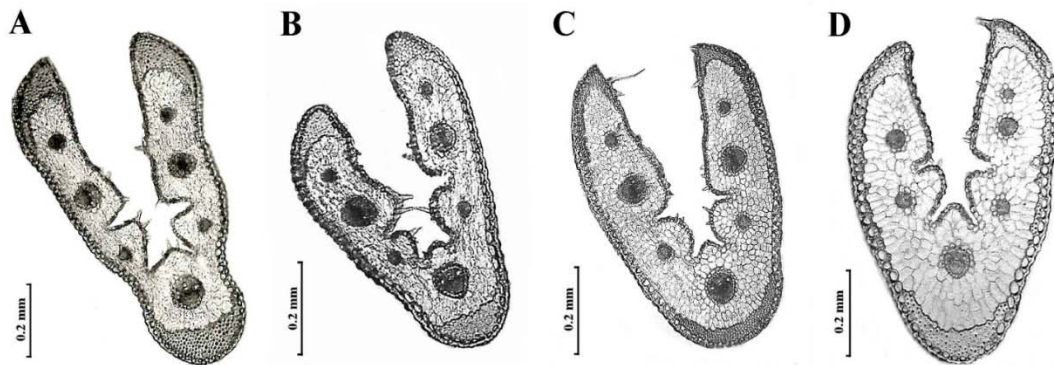
Our multivariate analysis distinguishes three clusters of specimens. One includes individuals identified as *Festuca marginata* subsp. *alopecuroides*, *F. rivas-martinezii* and *F. marginata* subsp. *gallica* auct. hisp., the second includes individuals of *F. marginata* subsp. *marginata*, and the third includes individuals identified as *F. marginata* subsp. *andres-molinae*. Given the strong overlap among all individuals and taxa in the first cluster, we choose to recognize that cluster as a single taxon, for which the oldest binomen available at species level is *F. lambinonii* Kerguélen.

*Festuca lambinonii* is clearly separated from the rest of specimens of the *F. marginata* group in the analysis. The two clusters of *F. marginata* subsp. *marginata* and *F. marginata* subsp. *andres-molinae* are mostly distinct, with the exception of one individual which overlaps. We recognize these two clusters of individuals as subspecies, supported by their similar morphologies.

In the three-dimensional scattergram of CATPCA (Fig. 1) the Andorran (no. 1) and Spanish (no. 12) specimens of *Festuca marginata* subsp. *marginata* appear adjacent to French specimens of the same taxon. Given these results, we conclude these plants from the northern edge of the Iberian Peninsula [low zones of Andorra and in the nearby locality of Llivia (Gerona province)] growing on limestone soils, with large leaves and panicles, lemma muticous or with awn of 0.1–1.4 mm and thick sclerenchyma strands with the median not decurrent (Fig. 3a), correspond to *Festuca marginata* subsp. *marginata* (= *F. marginata* subsp. *gallica*), a taxon widely distributed in France but scarcely distributed in the Iberian Peninsula.

The delimitation of the specimens of the Iberian endemic *Festuca marginata* subsp. *andres-molinae* (nos. 58–72 in Fig. 1) is supported by the CATPCA results. These plants are morphologically similar to *F. marginata* subsp. *marginata*. Both taxa have leaf cross-sections with three thick strands of sclerenchyma, the median strand not decurrent (Fig. 3a, b), and muticous or shortly awned lemmas. *Festuca marginata* subsp. *andres-molinae* differs from *F. marginata* subsp. *marginata* by its small size (culm, distance of lowest node from base of plant, leaves, panicles; see Table 5) and its narrow and cylindrical panicles (vs. ovate-oblong in *F. marginata* subsp. *marginata*). The lemma

length and panicle morphology of *F. marginata* subsp. *andres-molinae* resembles that of *F. valentina*, which has lemma mucicous or with awn of 0.1–1(1.1) mm and panicle cylindrical or narrowly ovate-oblong (E. López, G. Martínez & J.A. Devesa, unpublished data). This species was not included in our analysis because of its clearly continuous sclerenchyma disposition in leaf blades.



**FIGURE 3.** Tiller leaf cross-sections: A. *Festuca marginata* subsp. *marginata* (FRANCE. Ardèche: Near Mayres, Rocher d'Abraham, 1 July 1971, Auquier; MAF 96011). B. *Festuca marginata* subsp. *andres-molinae* (SPAIN. Barcelona: Monte Caro, without date, Font Quer; BC 69748). C. *Festuca lambinonii* (SPAIN. Ávila: Garganta del Villar - Navacepedilla de Corneja, Pass of Chía, 4 July 2012, Devesa & G. Martínez; COFC 61504). D. *Festuca lambinonii* -with interrupted sclerenchyma- (SPAIN. Huesca: Formigal, 4 July 2013, Devesa & G. Martínez; COFC 61460).

The plants of the Pyrenean populations described as *Festuca marginata* subsp. *alopecuroides* (nos. 13–28 in Fig. 1) have awned lemmas [0.7–3(3.5) mm] and a leaf cross-section with the sclerenchyma arranged in three thin strands with the median strand decurrent (Fig. 3c). Similar to these are the plants found in the centre of the territory described as *F. rivas-martinezii* (nos. 29–42 in Fig. 1). Both are diploid and have similar ecological preferences, living in montane areas on acid substrates. However, we observed in the phenotypic study that plants of *F. rivas-martinezii* are usually more pruinose than plants of the Pyrenean populations, but this is a highly variable character even among specimens of the same population. With no further characters to facilitate their separation but with a clear differentiation from specimens of *F. marginata* s.s. in the CATPCA (Fig. 1), we consider the two patterns of variation to correspond to the same taxon, *F. lambinonii*. The same is true for plants of the central and east-central Iberian Peninsula that live at lower altitudes and on basic substrates (nos. 43–57 in Fig. 1). Some authors identify them as *F. marginata* subsp. *gallica* (e.g., Bolòs & Vigo 1995), but these plants have the leaf sclerenchyma disposed in three thin strands with the median strand decurrent. Also, they are clearly pruinose, and their lemmas have a smaller awn [(0.3)0.4–1.7 mm]. These characters can be observed in *F. lambinonii*, from which they do not differ, as demonstrated by the CATPCA in Fig. 1.

The broad study of phenotypic variability revealed that most of the plants from north-central Iberian Peninsula described as *Festuca rivas-martinezii* subsp. *rectifolia* (Fuente *et al.* 1997) and most of the Iberian plants identified as *F. arvernensis* subsp. *costei* (Auquier & Kerguélen 1978, Bolòs & Vigo 1995, Cebolla & Rivas Ponce 2003) belong to *F. lambinonii*. Plants identified by some authors as *F. longifolia* subsp. *longifolia* (Kerguélen & Plonka 1988, Cebolla & Rivas Ponce 2003), having continuous or interrupted sclerenchyma in leaf cross-section (Fig. 3d), fall within the morphological variability of *F. lambinonii*. Although infrequent, continuous sclerenchyma has previously been observed in other taxa related to the *F. marginata* group, such as *F. arvernensis* subsp. *costei* (Kerguélen & Plonka 1988), and in other populations of *F. lambinonii*, a species in which both types of sclerenchyma can be observed in the same specimen.

### Taxonomic treatment

#### Key to *Festuca marginata* and *Festuca lambinonii*

1. Lemma of the second basal floret of the spikelet mucicous, mucronate or with an awn 0.1–1.4 mm; tiller leaf blade with three thick strands of sclerenchyma, the median strand not decurrent..... **1. *Festuca marginata***



- Lemma of the second basal floret of the spikelet with an awn (0.3)0.4–3(3.5) mm; tiller leaf blade with three thin strands of sclerenchyma, the median strand decurrent.....**2. *Festuca lambinonii***

**1. *Festuca marginata*** (Hackel 1882: 108) Richter (1890: 96). *Festuca ovina* var. *marginata* Hackel (1882: 108). *Festuca ovina* var. *marginata* subvar. *typica* Hackel (1882: 108), *nom. inval.* *Festuca ovina* subsp. *marginata* (Hack.) Rouy (1913: 211). *Festuca laevis* subsp. *marginata* (Hack.) Fournier (1928: 588). Lectotype (designated by Alexeev 1988):—FRANCE. Puy-de-Dôme: Chanturges, near Clermont-Ferrand, *Héribaud* (LE!)

Perennial herb, tufted, culm up to 70 cm. Lowest node 1–6 cm above base of plant. Tiller leaf sheath with margins free or fused about 1/2 their length, ligule 0.1–0.4 mm, auricles absent or 0.1–0.4(0.6) mm. Blades 1.5–30 cm × (0.3)0.4–1.1 mm, narrowly linear, curved, or lightly curved distally in a spiral, somewhat stiff and weakly prickled conduplicate, glabrous, somewhat scabrid at the apex, rarely entirely scabrid, pruinose or not, with 7–9 ribs and sclerenchyma in three thick strands, and the median strand not decurrent, rarely continuous or interrupted. Panicle 2.2–12(14) cm, lax or condensed, cylindrical to ovate-oblong, with 1–9 branches or not branched. Spikelets 5–11 mm, with peduncle 0.5–6 mm, with (3)4–7 fertile flowers and frequently 1 sterile and rudimentary apical flower. Glumes narrowly scarious on the margins, acuminate, glabrous or ciliolate at the top margin, the lower 1.7–3.8 mm and the upper 2.4–4.5 mm. Lemma 3.5–5.7 mm, obovate-lanceolate, acuminate, with narrowly scarious margins in at least the upper third, sometimes ciliate, glabrous or scabrid distally on the back, that of the basal flower muticous or with a mucro or awn of 0.1–0.6 mm, that of the second basal flower muticous, mucronate or with awn of 0.1–1.4, and up to 1.8 mm in the rest. Anthers 1.8–2.9 mm. Ovary glabrous. Caryopsis 2.7–3.1 mm.

**Key to the subspecies of *Festuca marginata***

1. Panicle 5–12 cm, ovate-oblong, with 4–9 branches ..... **a. subsp. *marginata***  
 - Panicle 2.2–9.5(14) cm, cylindrical, with 1–4(7) branches or not branched..... **b. subsp. *andres-moliniae***

**a. subsp. *marginata***

*Festuca ovina* var. *timbalii* Hackel (1882: 108). *Festuca ovina* subsp. *timbalii* (Hack.) Richter (1890: 96). *Festuca timbalii* (Hack.) Kerguélen (1983: 61). *Festuca ovina* var. *timbalii* (Hack.) Rouy (1913: 212). Lectotype (designated by Kerguélen 1983):—FRANCE. Haute-Garonne: Caraman, August 1874, *Timbal-Lagrange* (W).  
*Festuca ovina* var. *gallica* Hackel ex Charrel (1920: 5). *Festuca ovina* subvar. *hervieri* St.-Yves in Litardière (1923: 105, 106). *Festuca laevis* subsp. *gallica* (Hackel ex Charrel) Fournier (1928: 587). *Festuca duriuscula* var. *gallica* (Hackel ex Charrel) Fournier (1935: 80). *Festuca hervieri* (St.-Yves) Patzke (1962: 213). *Festuca marginata* subsp. *gallica* (Hack. ex Charrel) Breistroffer (1963: 79). Lectotype (designated by Kerguélen 1975):—FRANCE. Drôme: Romans, banks of Isère, calcareous hills, June 1894, *Hervier* (G!).

Lowest node 2–6 cm above base of plant. Tiller leaf blade 6–30 cm × 0.6–1.1 mm, auricles absent or 0.1–0.3 mm, with 7–9 vascular bundles. Uppermost cauline leaf 4.5–9 cm. Panicle 5–12 cm, condensed, ovate-oblong, with 4–9 branches. Spikelets 5.5–11 mm, green, yellowish, or slightly greenish-purple. Lemma of the basal flower muticous or with awn of 0.1–0.9 mm, that of the second basal flower muticous or with awn of 0.1–1.4 mm, and up to 1.8 mm in the rest.

**Ecology and distribution:**—Forest fringes and clearings, roadsides, and embankments, on calcareous substrates; 1250–1650 m; flowering from May to July. Pyrenees and most of France (Fig. 4).

**Additional specimens examined:**—ANDORRA. Andorra La Vella, Arinsal, 5 July 1992, *Montserrat & Benito s.n.* (BC 878917, JACA 182492). FRANCE. Ardèche: Near Mayres, Rocher d’Abraham, 1 July 1971, *Auquier F1114* (MA 286731, MAF 96011). Drôme: Romans, banks of Isère, June 1894, *Hervier s.n.* (G 164992); idem, June 1897, *Hervier s.n.* (MA 12082); Romans-sur-Isère, Les Balmes, 28 May 1972, *Auquier et al. F1138* (MA 286731, MAF 98943). Meurthe-et-Moselle: Francheville, N of Toul, 5 May 1973, *Auquier F1189* (MA 363067, MAF 98942). Puy-de-Dôme: Chanturges, near Clermont-Ferrand, without date, *Héribaud s.n.* (LE 9826). Seine-et-Marne: Chateau-Landon, Pont Franc, 2 June 1929, *Chouard s.n.* (MA 466216). Yvelines: Gommécourt, 9 June 1980, *De Retz 80379* (MA 378091, MAF 122776). SPAIN. Gerona: Llívia, castle, 24 May 2014, *E. López & G. Martínez GM110/14* (COFC 62021).

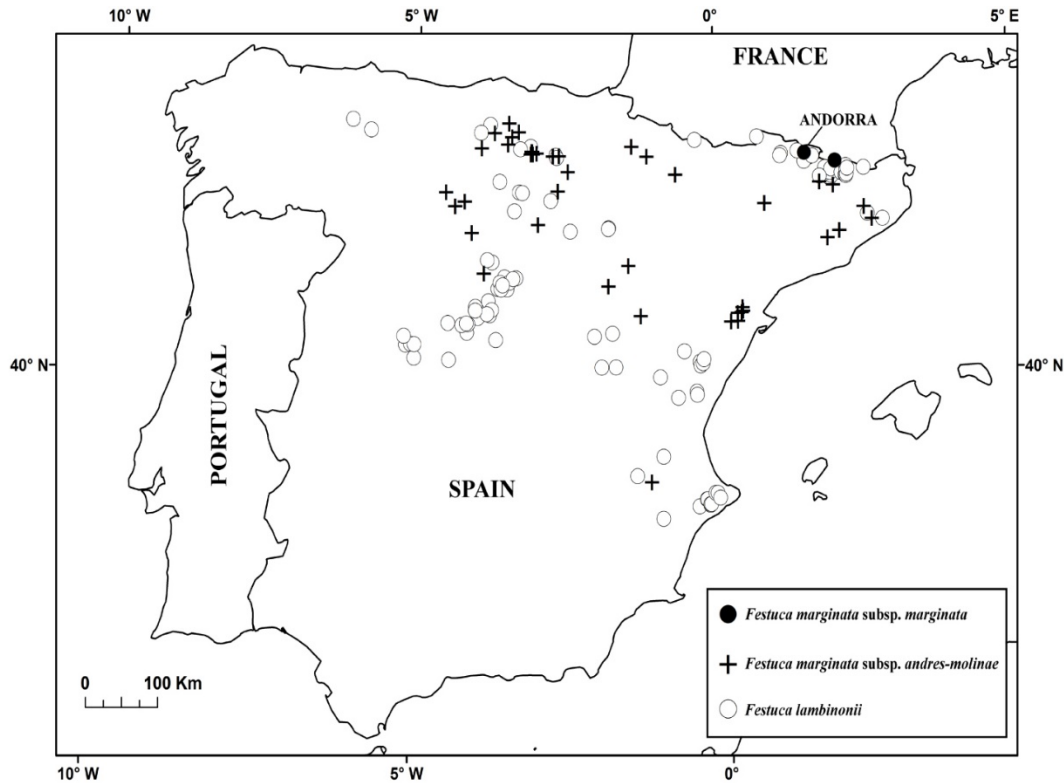


FIGURE 4. Distribution map of *Festuca marginata* subsp. *marginata*, *F. marginata* subsp. *andres-molinae* and *F. lambinonii* in the Iberian Peninsula.

**b. subsp. *andres-molinae*** Fuente & Ortúñez (1993: 107). Holotype:—SPAIN. Burgos: Covarrubias, 23 June 1978, *Izco & Molina* (MAF 136501!)

Lowest node 1–4 cm above base of plant. Tiller leaf blade 1.5–13 cm × (0.3)0.4–0.8 mm, auricles 0.1–0.4(0.6) mm, with 7(9) vascular bundles. Uppermost cauline leaf 1–4(5.5) cm. Panicle 2.2–9.5(14) cm, lax or condensed, cylindrical, with 1–4(7) branches or not branched. Spikelets 5–8.5(9.4) mm, green, yellowish, or slightly greenish-purple. Lemma of the basal flower muticous or with awn of 0.1–0.6 mm, that of the second basal flower muticous or with awn of 0.1–0.6 mm, and up to 1 mm in the rest.

**Ecology and distribution:**—Holm oak and Portuguese oak woods, scrub mesoxerophilic brome and grass lands on calcareous substrates; (180)520–1550 m; flowering from May to August. Endemic to the NE and E Iberian Peninsula (Fig. 4).

**Additional specimens examined:**—SPAIN. Álava: Pipaón, Pass of Recelle, July 1933, *Losa s.n.* (MA 11934). Albacete: Bonete, Bonete - Alpera, Sierra del Mugrón, 29 May 2003, *Crespo et al. s.n.* (ABH 47678). Barcelona: Alt Berguedà, La Clusa, crest of Baga de Sant Romà, 10 July 1976, *Rosell s.n.* (BC 624959); Castanyadell, June 1869, *Masferrer s.n.* (BC 69819); Montcau, 16 June 1946, *De Bolòs s.n.* (BC 102112); Montserrat, top of Montgros, 2 May 2003, *Pyke & Pallàs s.n.* (BC 905794); Serra de Pedraforca, crags of Gresolet, 1 August 1926, *Font Quer & Cuatrecasas s.n.* (BC 868896). Burgos: Bujedo, 8 June 1924, *Eliás s.n.* (MA 11957); Covarrubias, 23 June 1978, *Izco & Molina s.n.* (MAF 136501); Encio, 30 May 1906, *Sennen & Eliás s.n.* (BC 75589, BC 86470, MA 59444); Hoyos del Tozo, 15 June 1985, *Alejandro s.n.* (MA 339373); Los Altos, Tudanca, Ciudad de Ebro, 3 June 2006, *Benito Aparicio s.n.* (SALA 145422); Medina de Pomar - Santurde, 20 June 1992, *Elorza et al. s.n.* (COFC 62160); Merindad de Cuesta - Urria, Mijangos, river Nela, 3 July 1998, *Fernández & Patino s.n.* (COFC 62159); idem, Quintana de Entrepeñas, 6 June 1993, *Elorza & Patino s.n.* (COFC 62158); Montes Obarenes, 16 June 1912, *Eliás s.n.* (MA 11976); Pancorbo, 24 May 1909, *Eliás s.n.* (MA 59514); idem, Barranco de Barbalante, 9 June 1914, *Font Quer s.n.* (BC 68895, MA 12088); Valle de las Caderechas, June, *Losa s.n.* (MA 12112, MA 466279). Girona: Sant Feliu de Buixalleu, Castell de Montseriu, 30 May 1986, *Vilar s.n.* (HGI 10065). La Rioja: around Logroño, without date, *Zubia s.n.* (MA 11933); Nieva de Cameros, July 1905, *Pau s.n.* (MA 59454); San Vicente de la Sonsierra, Peñacerrada - Rivas de Tereso, 16



July 1996, *De la Fuente & Ortúñez s.n.* (MAF 159650). Lérida: Montsec d'Ares, Colobó, 12 June 1980, *Romo s.n.* (BC 915983); Vilanova de la Sal, 12 May 1933, *Font Quer s.n.* (BC 111181). Navarra: Izánoz - San Miguel de Izaga, 12 June 2008, *Sánchez & Ibáñez s.n.* (ABH 53373, HUAL 19653, MA 806370, MAF 168302, SALA 136681). Palencia: Quintana del Puente, 13 June 1987, *C. López & Romero Abelló s.n.* (MA 619548); ídem, 18 June 1988, *C. López et al. s.n.* (MA 627237); ídem 15 July 1988, *Carrasco et al. s.n.* (MA 627252); San Cebrián, 15 July 1989, *Carrasco et al. s.n.* (MA 617529); Villamediana, near road to Astudillo, 15 July 1989, *Carrasco et al. s.n.* (MA 617529). Segovia: Sebulcor, 12 June 1983, *Romero s.n.* (SALA 40424). Soria: Silvestre de Navaleno, 14 September 1932, *Villar s.n.* (MA 157790). Tarragona: Alfara de Carles, NW of Vall Cervera, 17 May 1986, *De Torres s.n.* (BC 905474); Coll del Caragol, 8 June 1999, *Navarro et al. CN-2373* (MA 626894); Massis del Port, Tortosa, Barranc d'Aigua Donzella, 20 July 1987, *De Torres s.n.* (BC 905497); ídem, Font del Caragol - Els Bassis, Tortosa, 26 June 1983, *De Torres s.n.* (BC 905473); ídem, Les Clotes, Horta de Sant Joan, 16 June 1987, *De Torres s.n.* (BC 905499); ídem, Millers, La Sénia, 26 June 1983, *De Torres s.n.* (BC 905496); ídem, Tres Pins, Roquetes, June 1982, *De Torres s.n.* (BC 905498); Monte Caro, without date, *Font Quer s.n.* (BC 69748); Ports de Tortosa, Els Bassis, 18 June 1935, *Font Quer & Rothmaler s.n.* (BC 636267). Teruel: Monreal del Campo, without date, *Benedicto s.n.* (BC 69701). Valladolid: Encinas de Esgueva, Fuenteblanca, Cañada de Vadetorres, 14 June 1981, *Fernández JF472* (MA 548287). Zaragoza: Dam of Yesa, Channel of Berdún, 30 June 1991, *De la Fuente & Ortúñez s.n.* (MAF 159651); Calatayud, without date, *Pyke s.n.* (BC 905816); ídem, Embid de la Ribera, Peña de la Mora, 29 May 2006, *Pyke SBP5152* (BC 905757); ídem, Sierra de Vicort, without date, *Pyke s.n.* (BC 905817); Campillo de Aragón, Ribera de la Hoz, 25 June 2003, *Ladero et al. s.n.* (SALA 115118).

**2. *Festuca lambinonii*** Kerguélen (1983: 59) (Fig. 5). *Festuca ovina* subvar. *alopecuroides* Hackel (1882: 108). *Festuca marginata* subsp. *alopecuroides* (Hack.) Richter (1890: 96). *Festuca ovina* var. *alopecuroides* (Hack.) Rouy (1913: 212). Lectotype (designated by Kerguélen 1983: 59):—FRANCE. Pyrénées-Orientales: Prades, font de Comps, 7 July 1872, Timbal-Lagrave (W)

*Festuca ovina* subvar. *platyphylla* Saint-Yves (1924: 41). Lectotype: not designated, probably in Saint-Yves' Herbarium of *Festuca* housed in G (Kerguélen 1983); Isolectotype in MPU (Kerguélen 1983: 59):—FRANCE. Pyrénées-Orientales: Vallon de Ria, May 1897, Sennen.

*Festuca rivis-martinezii* Fuente & Ortúñez (1994: 25). *Festuca longifolia* subsp. *rivis-martinezii* (Fuente & Ortúñez) Cebolla, López Rodr. & Rivas Ponce in Cebolla *et al.* (1997: 33). Holotype:—SPAIN. Madrid: Sierra de Guadarrama, pass of Navafría, 15 June 1989, *Ortúñez & De la Fuente* (MAF 137908!).

*Festuca rivis-martinezii* subsp. *rectifolia* Fuente, Ortúñez & Ferrero Lom. in Fuente *et al.* (1997: 319). *Festuca rectifolia* (Fuente, Ortúñez & Ferrero Lom.) Cebolla & Rivas Ponce (2003: 210). Holotype:—SPAIN. Vitoria: Pipaón, pass of Herrera, Sierra de Cantabria, 16 July 1996, *De la Fuente, Ortúñez & Ferrero 234* (MAF 152600!).

*Festuca longifolia* auct. non *Festuca longifolia* Thuillier (1799: 50).

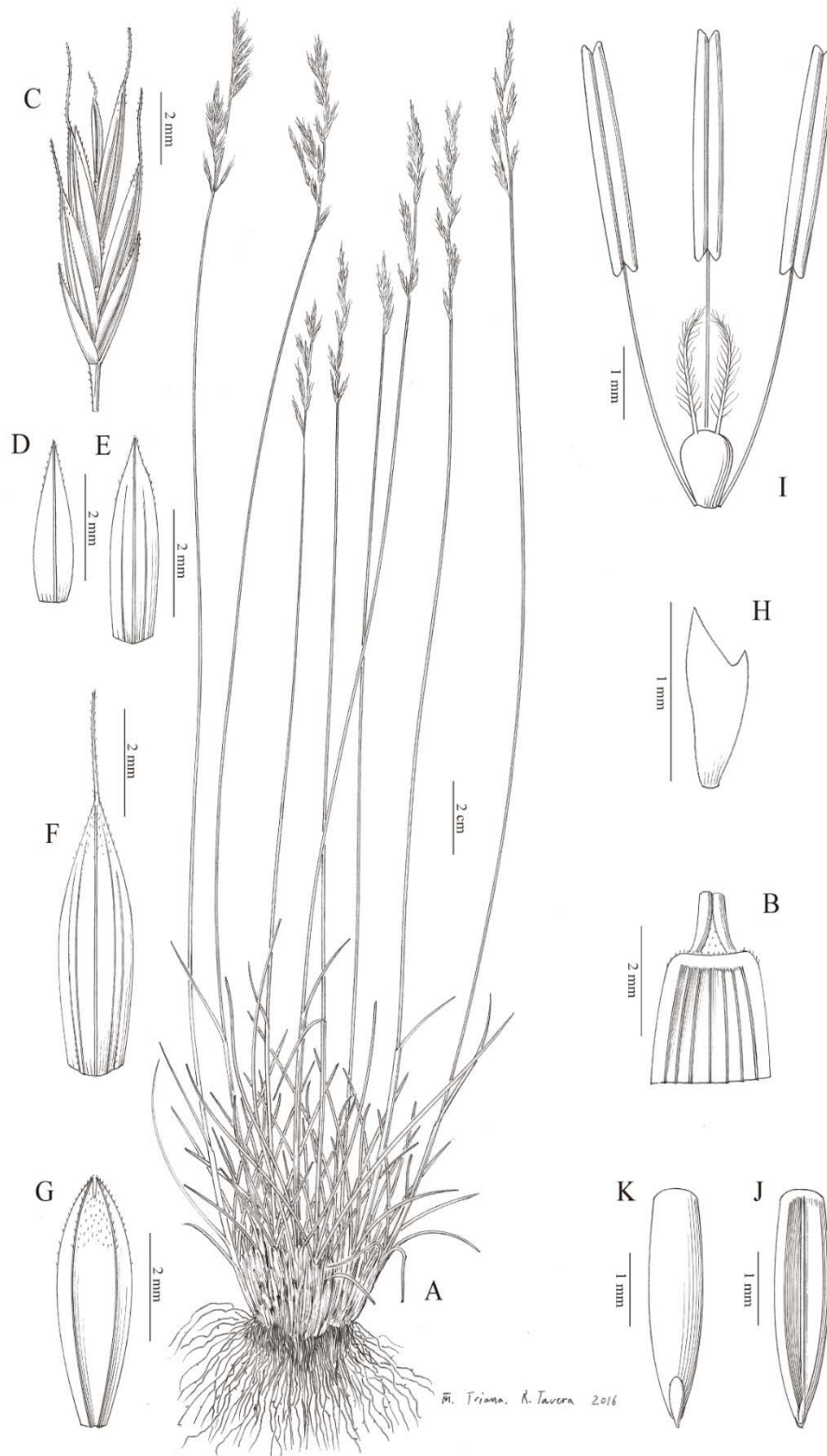
*Festuca arvernensis* subsp. *costei* auct. non *Festuca costei* (St.-Yves) Markgraf-Dannenberg (1978: 327).

*Festuca burgundiana* auct. non *Festuca burgundiana* Auquier & Kerguélen (1978: 63).

*Festuca marginata* subsp. *gallica* auct. non *Festuca marginata* subsp. *gallica* (Hackel ex Charrel 1920: 5) Breistroffer (1963: 79).

Perennial herb, tufted, culm up to 76 cm. Lowest node 1–6 cm above base of plant. Tiller leaf sheath with margins free or fused about 1/2 their length, ligule 0.1–0.5 mm, auricles absent or of 0.1–0.7 mm. Blades 1.5–25 cm × 0.4–1.3 mm, narrowly linear, curved, or lightly curved distally in a spiral, somewhat stiff and weakly prickled, conduplicate, glabrous, somewhat scabrid at the apex, usually pruinose, with 5–9 ribs and sclerenchyma in three thin strands, the median strand decurrent, rarely continuous or interrupted. Panicle 2.5–11(15.5) cm, condensed, ovate-oblong, with 1–8 branches. Spikelets 5–10.5(13) mm, with peduncle 0.5–6 mm, with (2)3–8(12) fertile flowers and frequently 1 sterile and rudimentary apical flower. Glumes narrowly scarious on the margins, acuminate, glabrous or ciliolate at the top margin, the lower 1.5–4 mm and on the upper 2–5 mm. Lemma 3.6–6 mm, obovate-lanceolate, acuminate, with narrowly scarious margins in at least the upper third, sometimes ciliate, glabrous or scabrid distally on the back, that of the basal flower with a mucro or awn of 0.1–1.5(1.8) mm, that of the second basal flower with an awn of (0.3)0.4–3(3.5) mm, and up to 3.5 mm in the rest. Anthers 1.7–2.9(3.1) mm. Ovary glabrous. Caryopsis 2.5–2.8 mm.

**Ecology and distribution:**—Montane and subalpine herb and grasslands, rocky areas, roadsides and cleared Pyrenean oak, pine, and Spanish juniper woodlands, and abandoned cropland, on siliceous or calcareous substrates; 800–2300 m; flowering from (April) May to September. C, N and E of the Iberian Peninsula (Andorra, Spain and France) (Fig. 4).



**FIGURE 5.** *Festuca lambinonii* (SPAIN. Gerona: Coll d'Ares, 23 May 2014, E. López & G. Martínez; COFC 61582): A. Habit. B. Detail of the apex of the sheath and ligule in adaxial view. C. Spikelet. D. Lower glume in abaxial view. E. Upper glume in abaxial view. F. Lemma in abaxial view. G. Palea in abaxial view. H. Lodicule. I. Sexual whorls. J. Caryopsis in abaxial view. K. Caryopsis in abaxial view.



**Additional specimens examined:**—ANDORRA. Andorra La Vella, 20 May 1992, *P. Montserrat s.n.* (BC 878916); Cortal d'Encamp, 10 July 1981, *Van Buggenhout s.n.* (MAF 160324); Pass of Envalira, Pic Maia, 4 May 2014, *E. López & G. Martínez GM117/14* (COFC 61994). FRANCE. Pyrénées-Atlantiques: Lescun, Cayolar d'Anaye, 12 July 1998, *Patino & Valencia s.n.* (COFC 62171, COFC 62751). SPAIN. Álava: Peñacerrada, Puerto de Herrera - Peñacerrada, 16 July 1996, *De la Fuente et al. s.n.* (MAF 159665); Pipaón, Pass of Herrera, 16 July 1996, *De la Fuente et al. s.n.* (MAF 152600). Albacete: Higuera, El Molatón, 28 May 2003, *Crespo et al. s.n.* (ABH 47552). Alicante: Confrides, Sierra de la Serrella, Penyes del Albardar, 24 June 1993, *Solanas s.n.* (ABH 19335); La Torre de les Maçanes, Sierra del Rentonar, 8 June 1994, *Serra et al. s.n.* (ABH 10221); Parcent, Sierra del Carrascal, 11 June 1997, *Signes & Soler 7203-JXS* (MA 590188); Quatretondeta, Hort dels Frares, 17 June 1989, *Solanas s.n.* (ABH 4146, MA 534054); Sierra de Aitana, 9 July 1958, *Fabregat s.n.* (ABH 23333); ídem, Alcoleja, Font del Espinar, 23 July 1989, *Solanas s.n.* (ABH 4149); ídem, Benifato, Font de Forata, 18 June 1992, *Solanas s.n.* (ABH 4148, ABH 4152); ídem, 6 July 1993, *Solanas s.n.* (ABH 7905); ídem, Font de Partagat, 22 June 2005, *Alonso et al. s.n.* (ABH 49511); ídem, Font de Partagat, Pas de la Rabosa, 25 May 2014, *Alonso et al. GM01/14* (COFC 61532); ídem, 2 July 1992, *Solanas s.n.* (ABH 4147, ABH 4150, MAF 141882); ídem, 9 July 1972, *Fabregat s.n.* (ABH 23332); ídem, Penya Alta, 28 May 1992, *Solanas et al. s.n.* (ABH 3990); Vall de Laguart, Sierra de la Carrasca, 14 June 1997, *Signes & Soler 7303-JXS* (MA 590378); ídem, Sierra del Peñón, Benimaurell, 22 May 1993, *Soler 579* (MA 548676); Villena, Sierra de Salinas, 4 July 1993, *Rigual et al. s.n.* (ABH 6484). Ávila: Garganta del Villar - Navacepedilla de Corneja, Pass of Chía, 4 July 2012, *Devesa & G. Martínez JADA601-3* (COFC 61504); Hoyocasero, Pinar de Hoyocasero, 15 June 2013, *Luceño & Maguilla s.n.* (UPOS 5285); La Serrota, Canto de la Oración, Sierra de la Paramera, 22 June 1995, *De la Fuente & Ferrero s.n.* (MAF 159659); Puerto del Pico, 23 June 2015, *Devesa & G. Martínez JADA696B* (COFC 62035); Sierra de Ojos Albos, Los Regajales, 3 July 1984, *Burgaz et al. s.n.* (MA 408110, MA 411398, MA 411422); Valle de Amblés, Puerto de Menga, 26 July 1976, *Fuertes Lasala s.n.* (MA 213638); Villanueva del Campillo, 21 May 1995, *De la Fuente s.n.* (MAF 159660). Barcelona: Bagà - Coll de Pal, 5 July 2003, *Pyke s.n.* (BC 863692, BC 863694, BC 863695); Coll de Pal, 5 July 2003, *Pyke s.n.* (BC 863693, BC 863696, BC 863697); ídem, between Bagà and the pass, 5 July 2003, *Pyke s.n.* (BC 863691). Burgos: Contreras, Alto de San Carlos, 18 July 1979, *Muñoz Garmendia et al. 507* (MA 413100); Gamonal, 16 June 1914, *Font Quer s.n.* (MA 59487); Miranda, Monte de Quintana, without date, *Losa s.n.* (MA 59462); Miranda, without date, *Losa s.n.* (MA 146418); Pineda de la Sierra, 26 June 1914, *Font Quer s.n.* (MA 59486); ídem, 5 September 1998, *Ferrero et al. s.n.* (MAF 159662); ídem, valley of Carmina Mine, 29 June 2006, *Benito Aparicio s.n.* (SALA 145420); Quintanabaldo - Puente de y, 5 June 2004, *Benito Alonso s.n.* (SALA 124554). Cantabria: Serna, Hermandad de Campó de Suso, 6 July 1983, *Aedo s.n.* (MA 615675). Castellón: Algimia de Almonacid, 20 June 2012, *Alonso et al. s.n.* (ABH 69212); ídem, Sierra de Espadán, 19 June 2012, *Alonso et al. s.n.* (ABH 69189); Penyalosa, July 1962, *Vigo s.n.* (BC 602321); Sacañet, Navas de Torrijas, 8 July 1895, *Pau s.n.* (MA 12033); Sant Joan de Penyalosa, El Rebolgar, 13 July 1962, *Vigo s.n.* (BC 602328); Vistabella del Maestrat, 25 June 1963, *Vigo s.n.* (BC 602323); ídem, July 1963, *Vigo s.n.* (BC 602329, BC 602332, BC 602335); Vistabella del Maestrat - Tossal Marinat, July 1963, *Vigo s.n.* (BC 602322). Cuenca: Beteta, 13 July 1932, *Caballero s.n.* (MA 146746); Serranía de Cuenca, Uña, June 1962, *Borja s.n.* (MAF 75939); Sierra de Valdemeca, 20 July 1974, *G. López s.n.* (SALA 56625); Forest areas of Alto Júcar, 29 June 1966, *Rivas Goday & Borja s.n.* (MAF 75095). Gerona: Alp, 7 June 1993, *Soriano & Ninot s.n.* (MAF 143230); Arbúcies, Espinalves, 25 May 2003, *Pyke s.n.* (BC 905799); Arbúcies - Sant Hilari, 21 May 2012, *Devesa & E. López 582B* (COFC 61171); Coll d'Ares, 23 May 2014, *E. López & G. Martínez GM95/14* (COFC 61581, COFC 61582); La Molina, Alp, Tosa d'Alp, 9 July 2006, *Romo et al. s.n.* (BC 866330); Maçanet de la Selva, Empalme, 31 May 1945, *Font Quer s.n.* (BC 868850); Olopte - Tossal d'Isovol, 28 June 2006, *Romo & Nualart R-14130* (BC 866340); Ribes de Freser, 14 February 2003, *Pyke s.n.* (BC 905798); Vall de Nuria, Pico Noufont - Sanctuary, 23 July 2014, *E. López & G. Martínez GM109/14* (COFC 61578); Vall de Ribes, Angelats, 3 July 1971, *Vigo s.n.* (BC 612913); ídem, 4 September 1972, *Vigo s.n.* (BC 612929); ídem, Bosc de Ribes, 24 July 1972, *Vigo s.n.* (BC 612921); ídem, Campelles, 14 August 1972, *Vigo s.n.* (BC 612890); ídem, 3 July 1971, *Vigo s.n.* (BC 612918, BC 612922); ídem, Capdevila, 18 June 1970, *Vigo s.n.* (BC 612928); ídem, Gorges del Freser, 21 July 1972, *Vigo s.n.* (BC 612914); ídem, Les Guilleumes, 1 July 1972, *Vigo s.n.* (BC 612912); ídem, Pedrisses, 25 July 1970, *Vigo & Anglada s.n.* (BC 612925); ídem, Planoles, 21 June 1970, *Vigo & Anglada s.n.* (BC 612931); ídem, Planoles - Dòrria, 10 July 1972, *Vigo s.n.* (BC 612915); ídem, Queralbs, 17 June 1971, *Vigo s.n.* (BC 612926); ídem, 24 June 1971, *Vigo & Anglada s.n.* (BC 612920, BC 612923); ídem, Queralbs, Torrent del Forn, 21 July 1972, *Vigo s.n.* (BC 612916). Guadalajara: Cantalojas, Valle del Lillas, 11 June 1986, *Burgos & Cardiel s.n.* (MA 498996); Checa, Fuente del Hocinillo, 21 May 1995, *Martín Ballesteros 1120* (SALA 59938). Huesca: Formigal, 4 July 2013, *Devesa & G. Martínez GM72/13* (COFC 61460); La Peña, 20 May 1998, *Pyke s.n.* (BC 905815). León: Sena de Luna, La Collada de Aralla, 17 July 1995, *De la Fuente & Ferrero s.n.* (MAF 159663); Torre de Babia, 29 June 1991, *Gómiz s.n.*



(MA 569900). Lérida: Bossost, Vall de Aran, 8 June 1874, *Compañó s.n.* (BC 610263); Espot, Ribera de Estanyets, 10 July 1934, *Rothmaler s.n.* (BC 78532); ídem, Ribera de Peguera, 12 July 1934, *Rothmaler s.n.* (BC 78531); Monteixo, Àreu, 2 August 1911, Font Quer *s.n.* (BC 69860); Serra del Cadí, Prat d'Aguiló, 9 July 1949, *De Bolòs et al. s.n.* (BC 822761); Vall d'Aran, without date, *Costa s.n.* (BC 616728). Madrid: Cadalso de los Vidrios, July 1956, *Borja s.n.* (MA 201986); top of Las Guarramillas, August 1911, *Beltrán s.n.* (MA 59467); Lozoya, Pass of Navafria, 20 June 1998, *Ferrero s.n.* (MAF 159661); Miraflores de la Sierra, June 1961, *Borja s.n.* (MA 201987); Monte de Valdelatas, without date, *Cutanda s.n.* (MA 11918, MA 11919); Montejo de la Sierra, Hayedo de Montejo, 6 June 2012, *Manzano s.n.* (MAF 174093, MAF 174097, MAF 174098, MAF 174099, MAF 174100, MAF 174101); Pico Abantos, June 1988, *Ortúñez s.n.* (MAF 159664); Pass of Canencia, 12 June 1999, *Rojo s.n.* (MAF 160654); ídem, 24 June 2015, *Devesa & G. Martínez JADA702B* (COFC 62039); ídem, 28 May 2013, *G. Martínez & C. Morales s.n.* (COFC 62012); ídem, 9 July 1956, *without collector s.n.* (MA 548773); ídem, El Rasero, 9 July 1956, *without collector s.n.* (MA 548787, MA 548790); Pass of Navafria, 15 June 1989, *Ortúñez & De la Fuente s.n.* (MAF 137908); Rascafría, Pass of Morcuera, 14 June 2014, *G. Martínez & C. Morales GM37/14* (COFC 61476); Robregordo, 19 June 1918, *C. Vicioso s.n.* (MA 11960); Sierra de Guadarrama, Alto de los Leones, 14 June 2014, *E. López EL03/14* (COFC 61498); ídem, June 1964, *Borja s.n.* (MA 195514, MAF 66348, MAF 72158, SEV 6310); Sierra de Guadarrama, June 1958, *A. Rodríguez s.n.* (MA 186145); ídem, July 1963, *Borja s.n.* (MA 201988); ídem, June 1964, *Borja & A. Rodríguez s.n.* (MA 186122); Pass of Guadarrama, without date, *Cutanda s.n.* (MA 11962). Segovia: Cerezo de Arriba, 31 May 2002, *Rojo s.n.* (MAF 163831); ídem, Peak of El Lobo, 18 June 1983, *T. Romero s.n.* (MA 569177); La Granja de San Ildenfonso - Torrecaballeros, 21 June 1985, *R. García 989* (MA 837393); Navares de las Cuevas, Peñacuerno, 27 June 1984, *T. Romero s.n.* (MA 569262); Navas del Espinar, 13 July 1974, *Ladero & Rivas Goday s.n.* (SALA 23147); Prádena, 7 June 1987, *García Adá 3725RG* (MA 837394); Pass of La Quesera, Hayedo de la Pedrosa, 7 July 1985, *Luceño et al. s.n.* (MA 373324); Pass of Los Leones, N face, 4 July 1975, *Fernández Casas 507* (MA 412010); San Rafael, 14 June 1924, *Villar s.n.* (MA 157793); Sierra de Guadarrama, Valsain, July 1916, *Vicioso s.n.* (MA 11951, MA 11952); Sigüero, 4 June 1985, *T. Romero s.n.* (MA 569179); Torreadrada, Fuente Merina, 27 June 1984, *T. Romero s.n.* (MA 569263); Somosierra, without date, *Cuatrecasas s.n.* (MA 11966). Soria: Montenegro de Cameros, June, *Caballero s.n.* (MA 59383); ídem, Pico Berezoles, 20 July 2005, *Molina & Montamarta s.n.* (MA 737470); Soria, eastern slopes of the Castle, 10 June 1946, *Montserrat s.n.* (BC 112329). Teruel: Sierra de Gúdar, Valdelinares, August 1954, *without collector s.n.* (MA 186119); Sierra de Javalambre, 9 July 1895, *Pau s.n.* (BC 69771). Valencia: Cortes de Pallás, 5 June 2003, *Ferrer & Guara 03/1294* (BC 81272, BC 82558). Zaragoza: Sierra del Moncayo, between parking and the Sanctuary of Moncayo, 30 July 2013, *Devesa & G. Martínez GM49/13* (COFC 61499, COFC 61501, COFC 61502, COFC 61503, COFC 61505, COFC 61509); ídem, Sanctuary, 10 July 1994, *Aedo et al. CA3122* (MA 544194); Tarazona, Moncayo, Pass of Castilla, 19 June 2002, *P. García & Linares s.n.* (BC 862861).

### Acknowledgements

We thank Dr Rodríguez Riaño, University of Extremadura, for his help with the statistical analysis, and all those responsible for the cited herbaria and institutions. We also thank Dr Jeff Saarela and the anonymous reviewers for kindly providing extensive and detailed reviews of earlier drafts of this manuscript. This study was supported by a predoctoral grant to GM (BES-2012-059366) and the projects *Flora iberica* (CGL2008-02982-C03-03, CGL2011-28613-C03-02 and CGL2014-52787-C3-3-P) from Spanish *Ministerio de Economía y Competitividad*, and the ERDF funds.

### References

- Alexeev, E. (1988) The fescue of the South-East of France: *Festuca hervieri* or *Festuca marginata*. *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelej Prirody. Otdel biologicheskii* 93: 115–117.
- Auquier, P. & Kerguélen, M. (1978) Un groupe embrouillé de *Festuca* (*Poaceae*); les taxons désignés par l'épithète "glauca" en Europe Occidentale et dans les régions voisines. *Lejeunia ser.* 2 89: 1–82.
- Beauvois, A.M.F.J.P. de (1812) *Essai d'une nouvelle agrostographie; ou nouveaux genres des Graminées; avec figures représentant les caractères de tous les genres...* Published by the autor, Paris, 182 pp.
- Boissier, E. (1938) *Elenchus plantarum novarum [...]* Lador & Ramboz, Genève, 94 pp.

- Bolòs, O. & Vigo, J. (1995) *Festuca* L. In: Bolòs, O. & Vigo, J. (Eds.) *Flora dels Països Catalans 4*. Barcino, Barcelona, pp. 329–357.
- Breistroffer, M. (1963) Flore abrégée de Dious (Drôme). *Bulletin de la Société botanique de France* 110 (Session Extraord.): 42–143.  
<https://doi.org/10.1080/00378941.1963.10835446>
- Cebolla, C., López Rodríguez, J., Postigo, J. & Rivas Ponce, M.A. (1997) Matritensis plantarum vascularium catalogus Poaceae. *Fontqueria* 49, 87 pp.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M.A. (2003) Catálogo del género *Festuca* L. (Poaceae) en la Península Ibérica. *Candollea* 58: 189–213.
- Charrel, L. (1920) Le *Festuca ovina*. Clef dichotomique, synonymie. *Bulletin trimestriel de la Société Botanique et Géologique du Var et de la Corse [Toulon]* 18: 4–7.
- Clayton, W.D. & Renvoize, S.A. (1986) *Genera graminum. Grasses of the world*. HMSO Books, London, 389 pp.
- Devesa, J.A. (1992) *Anatomía foliar y palinología de las gramíneas extremeñas*. Universidad de Extremadura, Badajoz, 397 pp.
- Devesa, J.A., Catalán, P., Müller, J., Cebolla, C. & Ortúñez E. (2013) Checklist de *Festuca* L. (Poaceae) en la Península Ibérica. *Lagascalia* 33: 183–274.
- Ellis, R.P. (1976) A procedure for stadardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf-blade as viewed in transverse section. *Bothalia* 12 (1): 65–109.  
<https://doi.org/10.4102/abc.v12i1.1382>
- Euro+Med (2006) Euro+Med PlantBase - the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. Published on the Internet: <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/> (accessed 1 September 2017)
- Foggi, B., Rossi, G. & Signorini, M.A. (1999) The *Festuca violacea* aggregate in the Alps and Apennines (central southern Europe). *Canadian Journal of Botany* 77: 989–1013.  
<https://doi.org/10.1139/b99-054>
- Foggi, B., Gherardi, M.E., Signorini, M.A., Rossi, G. & Bruschi, P. (2006) *Festuca inops* and *Festuca gracilior* (Poaceae): are they two different species? *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 239–258.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2006.00496.x>
- Foggi, B., Parolo, G., Smarda, P., Coppi, A., Lastrucci, L., Lakusic, D., Eastwood, R. & Rossi, G. (2012) Revision of the *Festuca alpina* group (*Festuca* section *Festuca*, Poaceae) in Europe. *Botanical Journal of the Linnean Society* 170: 618–639.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01313.x>
- Fournier, P.V. (1928) *Flore complétive de la plaine française...* Published by the autor, Paris, 632 pp.
- Fournier, P.V. (1935) *Les quatre flores de la France [...]* Published by the autor, Poinson-lès-Grancey, pp. 65–160.
- Franco, J. Do & Rocha, M.L. (1980) Notas sobre *Festuca* spp. de Portugal. *Boletim da Sociedade Broteriana ser. 2* 54: 87–97.
- Fuente, V., Ferrero, L.M. & Ortúñez, E. (2001) Chromosome counts in the genus *Festuca* L. section *Festuca* (Poaceae) in the Iberian Peninsula. *Botanical Journal of the Linnean Society* 137: 385–398.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2001.tb02333.x>
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1993) *Festuca marginata* subsp. *andresmolinae*, subsp. nov. para la Península Ibérica. *Botanica Complutensis* 18: 105–112.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1994) A new species of *Festuca* L. from Spain. *Botanical Journal of the Linnean Society* 114: 23–30.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1994.tb01921.x>
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1998) *Biosistemática de la sección Festuca del género Festuca L. (Poaceae) en la Península Ibérica*. UAM Ediciones, Madrid, 126 pp.
- Fuente, V., Ortúñez, E. & Ferrero, L. (1997) Contribución al conocimiento del género *Festuca* L. (Poaceae) en el País Vasco y Sistema Ibérico septentrional (Península Ibérica). *Itinera geobotánica* 10: 317–351.
- Gutiérrez Villarías, M.I. (1985) Estudio cariológicos sobre algunas especies de *F. ovina* L. s.l. *Boletín de Ciencias de la Naturaleza I.D.E.A.* 35: 103–109.
- Hackel, E. (1877) Diagnoses Graminum novorum vel minus cognitorum, quae in itinere hispanico-lusitanico 1876 legit et descripsit. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 27: 46–49.  
<https://doi.org/10.1007/BF01615744>
- Hackel, E. (1881) Die verwandtschaftlichen Beziehungen und die geographische Verbreitung der europäischen *Festuca*-Arten. *Botanisches Centralblatt* 8: 406.
- Hackel, E. (1882) *Monographia Festucearum Europearum*. T. Fischer, Kassel and Berlin, 216 pp.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.15610>
- Huon, A. (1970) Les fétuques de l'Ouest de la France. Recherches de biosystématique et de biogéographie. *Botanica rhodonica. Série A* 9: 1–298.
- IBM Corporation (2011) *IBM SPSS Statistics 20 Core System User's Guide*. 428 pp. Available from: <http://www.ibm.com> (accessed 1 September 2017)
- Kerguelen, M. (1975) Les gramineae (Poaceae) de la flore française. Essai de mise au point taxonomique et nomenclaturale. *Lejeunia ser.*



- 275: 1–343.
- Kerguélen, M. (1983) Les graminées de France au travers de “Flora Europaea” et de la “Flore” du C.N.R.S. *Lejeunia ser.* 2 110: 1–77.
- Kerguélen, M. (1987) Données taxonomiques, nomenclaturales et chorologiques pour une révision de la flore de France. *Lejeunia ser.* 2 120: 1–264.
- Kerguélen, M. & Plonka, F. (1988) Le genre *Festuca* dans la flore française. Taxons nouveaux, observations nomenclaturales et taxinomiques. *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest, ser.* 2 19: 15–30.
- Kerguélen, M. & Plonka, F. (1989) Les *Festuca* de la flore de France (Corse comprise). *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest, n.s.* 10: 1–368.
- Komarov, V.L. (Ed.) (1934) *Flora URSS [...] Vol. 2.* Akademii Nauk SSSR, Saint Petersburg [Leningrad], 756 pp.
- Linnaeus, C. (1753) *Species plantarum.* L. Salvius, Stockholm, 1200 pp.
- Linting, M. & Van der Kooij, A. (2012) Nonlinear principal components analysis with CATPCA: a tutorial. *Journal of Personality Assessments* 94: 12–25.  
<https://doi.org/10.1080/00223891.2011.627965>
- Litardière, R. de (1923) Contribution à l'étude des *Festuca* (subgen. *Eu-Festuca*) du Nord de la France (Nord, Pas-de-Calais) et de la Belgique. *Bulletin Société Royale Botanique du Belgique* 55: 92–123.
- Litardière, R. de (1952) Sur la répartition en Espagne des *Festuca* du groupe du *F. ovina* L. subsp. *laevis* Hack. (var. *gallica* St.-Yves et var. *marginata* Hack.). *Anales del Instituto Botánico A.J. Cavanilles* 10: 291–300.
- López, E., Martínez-Sagarra, G. & Devesa, J.A. (2016) Estudio taxonómico del complejo *Festuca alpina* (Poaceae, Pooideae) en la Península Ibérica. *Acta Botanica Malacitana* 41: 19–31.
- Markgraf-Dannenberg, I. (1978) New taxa and names in European *Festuca* (Gramineae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 76: 322–328.
- Markgraf-Dannenberg, I. (1980) *Festuca.* In: Tutin T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M. & Webb, D.A. (Eds.) *Flora Europaea* 5. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 125–153.
- Miégeville, M. l'abbé (1874) Étude d'une graminée pyrénéenne de la Région des Neiges. *Bulletin de la Société Botanique de France, Session Extraordinaire Tenue à Gap* 21: 9–11.  
<https://doi.org/10.1080/00378941.1874.10829900>
- Nova, P.G.J., de la Cruz, M., Monte, J.V. & Soler, C. (2006) Genetic relationships within and among Iberian fescues (*Festuca* L.) based on PCR-amplified markers. *Genome* 49: 1170–1183.  
<https://doi.org/10.1139/g06-077>
- Ortúñez, E. & Fuente, V. (1995) Reports 394–400. In: Kamari, G., Felber, F. & Garvari, F. (Eds.) Mediterranean chromosome number reports, 5. *Flora Mediterranea* 5: 261–373.
- Patzke, E. (1962) *Festuca hervieri* (St.-Yves) Patzke *grad. Nov.*, Französischer Schwingel, eine neue westeuropäische Art. *Decheniana* 114 (2): 212–213.
- Petermann, W.L. (1849) *Deutschlands Flora.* Georg Wigand's Verlag, Leipzig, 668 pp.
- Portal, R. (1996) *Festuca du Massif Central. Guide pratique pour leur étude.* Published by the author, Vals-près-le-Puy, 196 pp.
- Richter, K. (1890) *Plantae Europaeae, vol. 1.* Engelmann, Leipzig, 378 pp.
- Roemer, J.J. & Schultes, J.A. (1817) *Caroli a Linné equitis Systema vegetabilium [...] Vol. 2.* J.G. Cottae, Stuttgartiae, 964 pp.
- Rouy, G. (1913) *Flore de France* 14. Fils d'Emile Deyrolle, Paris, 562 pp.
- Saint-Yves, A. (1924) *Festucearum varietates novae* (Subg. *Eu-Festuca*). *Bulletin de la Société botanique de France* 71: 28–43.  
<https://doi.org/10.1080/00378941.1924.10833526>
- Saint-Yves, A. (1925) Le *Festuca ovina* L. subsp. *indigesta* Hack. *Candollea* 72: 995–1012.
- Šmarda, P., Bureš, P., Horová, L., Foggi, B. & Rossi, G. (2008) Genome size and GC content evolution of *Festuca*: ancestral expansion and subsequent reduction. *Annals of Botany* 101: 421–433.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcm307>
- Suter, J.R. (1802) *Flora helvetica [...] vol. 1.* Orell, Fuessli & Comp., Zurich, 345 pp.
- Thiers, B. (2016) *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff.* New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (accessed 1 September 2017)
- Thuillier, J.L. (1799) *La Flore des environs de Paris [...] Nouvelle édition.* Paris, 550 pp.
- Tison, J.M. & De Foucault, B. (2014) *Flora Gallica - Flore de France.* Biotope, Mèze, 1196 pp.
- Watson, L. & Dallwitz, M.J. (1992) *The grass genera of the world.* C.A.B. International, Wallingford, 1038 pp.

#### **5.4. Revisión taxonómica de la sección *Festuca* en la Península Ibérica**

---





## INTRODUCCIÓN

En este capítulo se tratan los taxones que tradicionalmente se incluían en *Festuca* sect. *Festuca*, para la que se reconocían dos subsecciones, *Festuca* y *Exaratae*, atendiendo a características morfológicas de la vaina. La primera es claramente monofilética, y está bien caracterizada morfológicamente. Por el contrario, la subsección *Exaratae* (incluye *F. capillifolia* y *F. borderei*) conforma en las filogenias un grupo parafilético, segregado del anterior, e integrado por varias especies heterogéneas respecto a sus caracteres morfológicos y anatómicos. En este grupo se encuentran también *F. clementei*, *F. pyrenaica* (no tratada en este estudio por estar tradicionalmente ubicada en la sect. *Aulaxyper*) y *F. plicata*, esta última más relacionada con las especies de *Vulpia*. Todas ellas se han excluido de la sect. *Festuca* y en la taxonomía que sigue vienen encuadradas en el grupo “*Exaratae* + *F. plicata*”.

También se han estudiado tres especies (*F. ampla*, *F. querana* y *F. henriquesii*) que tradicionalmente se incluían en la sect. *Festuca*, pero que claramente deben integrarse en la sect. *Aulaxyper*. Estas especies se han tratado en el apartado “*Especies excludendae*”.

Para la revisión taxonómica se han estudiado más de 4.200 especímenes (incl. duplicados) conservados en los herbarios ABH, ARAN, BC, COA, COFC, COI, FCO, GDA/GDAC, HUAL, JACA, LEB, MA, MAF, MGC, MUB, SALA/SALAF, SANT, y SEV (acrónimos de acuerdo con Thiers, 2017). Casi todos los taxones estudiados han sido recolectados *in situ* durante los años 2013-2017, material que en su mayor parte se encuentra almacenado en el herbario COFC.

El tratamiento taxonómico propuesto en el presente estudio va precedido de una descripción de los principales caracteres de interés taxonómico. Los taxones se han ordenado de acuerdo con su afinidad fenética y/o evolutiva respecto de la especie tipo, y para cada uno de ellos se aporta una descripción morfológica detallada, sinonimias, número cromosómico reportado en la literatura, datos sobre distribución mundial y peninsular (para la abreviatura de las provincias véase <http://www.floraiberica.es/generalidades/introduccion.php>), fenología de la floración e información sobre las apetencias ecológicas. Casi todos ellos se acompañan de iconografía sobre su aspecto y principales caracteres morfológicos, y de algunos detalles microscópicos relativos a la sección transversal del limbo de las hojas de los brotes

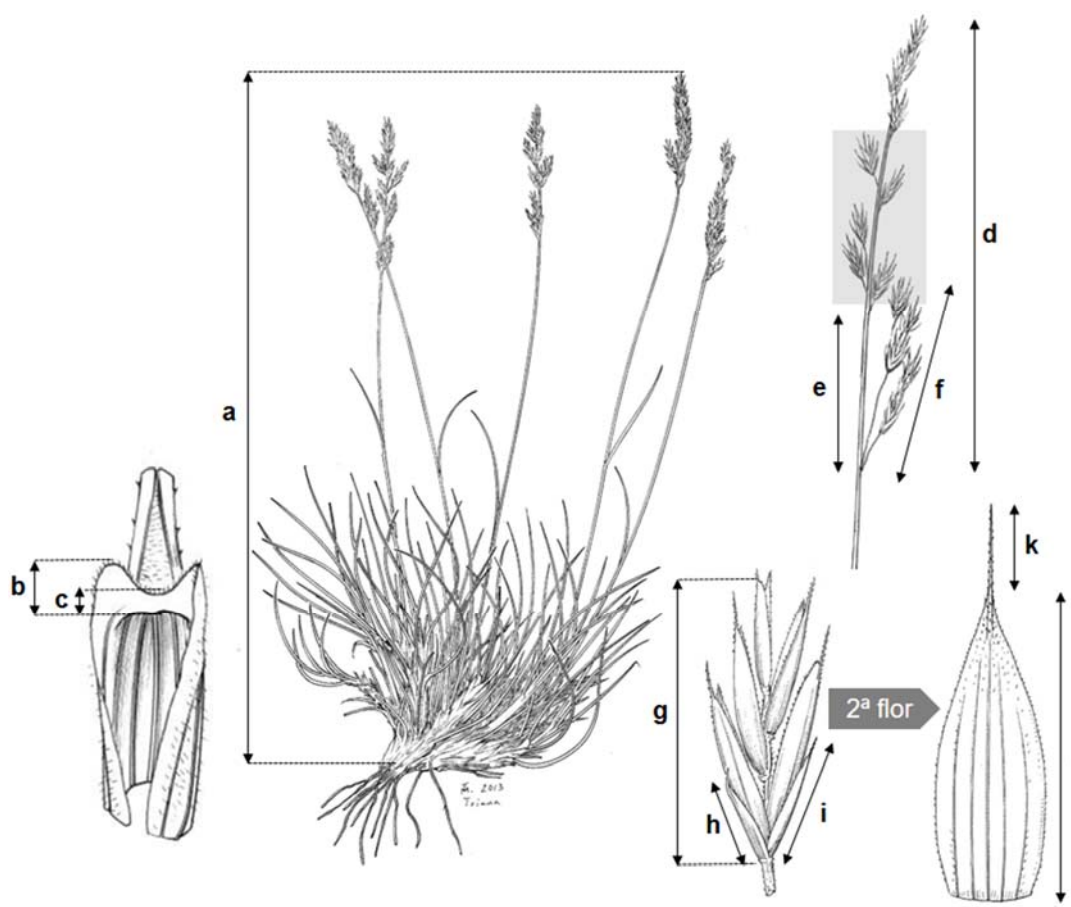
estériles. Para este último carácter se seleccionaron los modelos anatómicos más frecuentes para cada taxón. En algunos casos se incorporan, además, imágenes sobre el material tipo y/o del taxón en su ambiente natural.

En algunas especies (*F. summilusitana* y *F. inops*), los análisis biométricos de los principales caracteres taxonómicos se han representado en box plots. Para su realización, siempre que fue posible, se escogieron entre 20-30 especímenes completos (que presentaran todos los caracteres) de cada taxón, intentando recoger todo el rango geográfico de distribución y representar la diversidad morfológica. Los caracteres cualitativos fueron categorizados. Los caracteres florales se midieron bajo un estereomicroscopio Leica (modelo S6 D) de 6.3-40×. Las secciones florales se observaron en un microscopio Motic (model BA300) de 100-1000× con un calibre incorporado.

Por último, señalar que se ha elaborado también una clave dicotómica para el reconocimiento de los taxones estudiados, si bien su valor es solo limitado pues requiere previamente el reconocimiento de que pertenecen a la sección estudiada. Además, todos ellos han de enmarcarse, con vistas a *Flora iberica*, en una clave general que contemple todas las especies del género, y en la que algunas de aquellas pueden reubicarse atendiendo a caracteres muy artificiales que garanticen su reconocimiento desde el punto de vista práctico.

## Caracteres taxonómicos

Se relacionan a continuación los principales caracteres morfológicos de interés taxonómico, utilizados para la descripción e identificación de los taxones. Están referidos a los taxones de la sect. *Festuca*, y se precisa cuando son relativos a las especies que se han segregado de ella. Su medición o valoración se ha realizado en individuos plenamente desarrollados, preferentemente en antesis. Para la terminología se ha seguido Font Quer (2001). En la Figura 1 se detallan los caracteres analizados y el modo en que han sido efectuadas las mediciones.



**Figura. 1.** Selección de algunos caracteres analizados para la descripción de los taxones, y mediciones efectuadas (a-k). **a**, longitud del tallo; **b**, longitud de las aurículas; **c**, longitud de la lígula; **d**, longitud de la panícula (sombreada la fracción de espiguillas medidas); **e**, longitud del primer entrenudo; **f**, longitud de la primera rama; **g**, longitud de la espiguilla (excluye la arista de la flor terminal); **h**, longitud de la gluma inferior; **i**, longitud de la gluma superior; **j**, longitud del lema (referida siempre a la 2ª flor, excluyendo la arista); **k**, longitud de la arista.

## Hábito

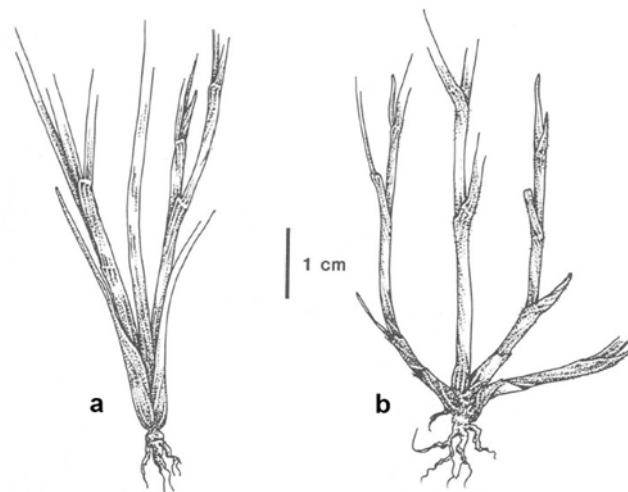
Hierbas perennes, cespitosas, rara vez con rizoma visible, y nunca con estolones. Por lo general forman macollas muy densas.

### *Tallos*

Escaposos, que se forman solo para portar la inflorescencia. Son siempre erectos, estriados o estriado-acostillados, verdes, o más o menos teñidos de púrpura, por lo general con 1-3 nudos visibles y casi siempre ubicados hacia la base, a veces ocultos por las hojas de los brotes estériles. Por lo general son de escaso tamaño (entre 8 y 65 cm), lo que contrasta con los de otras especies del género (p. ej., *F. altissima* o *F. lasto*, que pueden alcanzar casi 2 m). Se trata de un carácter muy variable a nivel intraespecífico, que depende en gran medida de las condiciones ecológicas en que crece la planta. En la descripción de los taxones, el tamaño de los tallos incluye la panícula (Figura 1a).

### *Hojas*

Aunque en casi todas las especies los escapos florales pueden portar alguna hoja (hojas caulinares), la mayor parte de ellas aparecen en el extremo de brotes estériles (en adelante, hojas de los brotes estériles), en los que las yemas permanecen ocultas y están rodeadas por sus vainas, que aparecen superpuestas y perduran durante casi toda la vida de la planta. La emergencia de nuevas hojas y escapos floríferos sucede entre las vainas de las hojas más viejas (crecimiento intravaginal; Figura 2a), a diferencia de las especies de la sect. *Aulaxyper*, que lo hacen tras hendir la vaina foliar y salir al exterior por su base (crecimiento extravaginal; Figura 2b).



**Figura 2.** Tipos de crecimiento de los brotes estériles intravaginales. **a**, crecimiento intravaginal; **b**, crecimiento extravaginal. Adaptado de Stace *et al.* (1992).

Se trata de un carácter a veces difícil de apreciar y que, en la práctica, se concreta observando si las hojas de los brotes estériles salen de la abertura distal de las vainas foliares. Las hojas caulinares son por lo general muy escasas (1-2 visibles, las más basales

generalmente tapadas por las hojas de los brotes estériles), aparecen en disposición dística y son por lo general similares a las de los brotes estériles (ver excepciones en *Especies excludendae*).

### **Vaina**

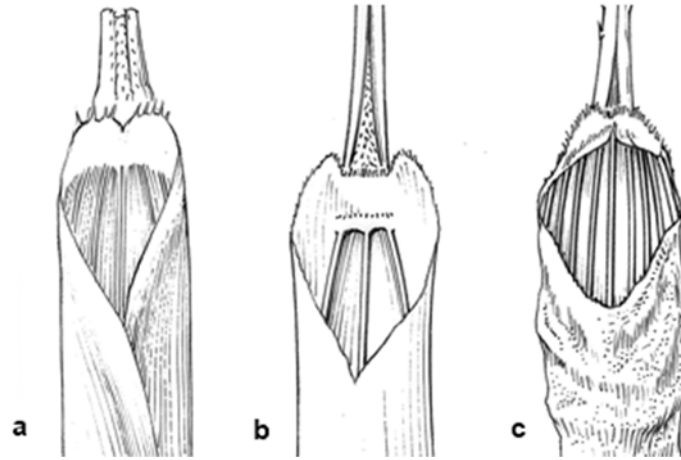
En la mayor parte de las especies de la sección *Festuca* la vaina está abierta distalmente, al menos un cuarto de su longitud, por lo que sus bordes o márgenes están libres distalmente y aparecen solapados (Figura 3a). Más rara vez, en algunas especies las vainas foliares son cerradas y, en este caso, los bordes están unidos y forman un tubo (p. ej., *F. glacialis*, *F. frigida*, *F. alpina*, *F. hystrix* y *F. segimonensis*), truncado, o más o menos escotado en la parte superior (Figura 3b). Se trata de un carácter taxonómico de gran valor, tradicionalmente usado en la taxonomía del género (p. ej., Hackel, 1882; Saint-Yves, 1913, 1922; Alexeev, 1972; Kerguelen & Plonka, 1989; Fuente & Ortúñez, 1998), si bien en el caso de que la vaina sea abierta, el detalle sobre el mayor o menor grado en que lo está —al que aluden muchos autores— posee escaso valor taxonómico, ya que está muy influenciado por el tamaño de la planta y de las hojas, así como de la fase vegetativa en que se observa el material. Muchas especies del grupo “*Exaratae* + *F. plicata*” presentan las vainas cerradas (formando un tubo en *F. clementei* y *F. plicata*). Para la observación de la soldadura de la vaina (a veces muy difícil en el material seco), deben observarse siempre las vainas de las hojas más jóvenes y, como regla general y a efectos comparativos, debe escogerse siempre la de la penúltima hoja de los brotes estériles<sup>1</sup>.

De interés también es la consistencia de la vaina. Por lo general, las vainas jóvenes suelen ser herbáceas o, a veces, escarioso-hialinas. En la madurez, las primeras tienen consistencia papirácea y son compactas (p. ej., *F. indigesta*), mientras que las escarioso-hialinas suelen degradarse y quedar a menudo reducidas a fibras que se corresponden con los nervios (p. ej., *F. hystrix*). En *F. clementei* y *F. plicata* (grupo “*Exaratae* + *F. plicata*”) las vainas se deshacen en fibras plegadas horizontalmente, lo que confiere a la base de la

<sup>1</sup> Para ello, las hojas más viejas deben quitarse (limbo y vaina) hasta llegar a la última vaina, que suele ser siempre la que se ve por encima del resto. Cuidadosamente, se pone en vista posterior y, en los casos en que la vaina está abierta, para ver el grado de soldadura, conviene ayudarse con la punta de una lanceta, que se introduce con cuidado hasta llegar la zona de contacto (donde se fusionan). Otra opción, es cortar con una cuchilla o bisturí la parte anterior de la vaina de forma que pueda extenderse en un plano y observar hasta qué altura los márgenes se encuentran separados (Alexeev, 1972; Fuente & Ortúñez, 1998), o hacer cortes transversales de la vaina.



planta un aspecto corrugado muy particular (Figura 3c), que solo aparece también en *F. burnatii* (sect. *Eskia*).



**Figura 3.** Tipos de vainas. **a**, abierta, con los bordes solapados; **b**, cerrada, formando un tubo; **c**, cerrada y corrugada.

Respecto al indumento de las vainas, estas pueden ser lisas (p. ej., *F. longiauriculata*), escabriúsculas o más o menos escábridas (p. ej., *F. hystrix*, *F. segimonensis*), o incluso hírtulas (p. ej., *F. summilusitana* subsp. *summilusitana*). Éste carácter, no obstante, es muy variable entre los diferentes individuos de un mismo taxón.

### *Aurículas*

Son prolongaciones de la parte superior de la vaina, a diferencia de las aurículas foliares que presentan las especies de la sect. *Schedonorus* (p. ej., *F. arundinacea*). Son de consistencia membranosa o herbácea, y de tamaño variable. En las especies de la sección *Festuca* son pequeñas [por lo general de 0,1 a 1,4(1,8) mm; en *F. reverchonii* superan este tamaño y pueden alcanzar hasta 2,5(3,2) mm], y pueden ser obtusas (en la mayoría de las especies), de obtusas a ± agudas (p. ej., *F. hystrix*, *F. longiauriculata*, *F. frigida*) o agudas (*F. reverchonii*), casi siempre cilioladas en el ápice. A veces, las aurículas de una hoja pueden ser algo desiguales. En las especies del grupo “*Exaratae* + *F. plicata*” las aurículas pueden incluso faltar y ser tan solo expansiones de la propia lígula, como sucede también en *F. ampla* y *F. henriquesii* (ver *Especies excludendae*). Es un carácter diagnóstico de gran importancia para algunos taxones (p. ej., *F. longiauriculata*, *F. reverchonii*, *F. summilusitana* y *F. inops*). Sus medidas se han tomado siempre en las vainas de las penúltimas hojas (Figura 1b).

### **Lígula**

Todas las especies presentan una lígula membranácea, más o menos truncada, por lo general ciliolada en el ápice, y de pequeño tamaño (Figura 1c), lo que contrasta con el gran tamaño que tiene en especies de otras secciones (p. ej., sects. *Eskia* y *Scariosae*).

### **Limbo**

Los detalles del limbo se refieren siempre a las hojas de los brotes estériles. Siempre se han seleccionado las más jóvenes –generalmente las penúltimas–.

Es siempre linear, capiliforme, setáceo o junciforme, de pequeño diámetro (0,2-1,5 mm), convoluto o conduplicado. Solo en *F. henriquesii* y en *F. ampla* (*Especies excludendae*) el limbo de las hojas puede ser más o menos plano o en forma de V. Son erectos, erecto-patentes, más o menos arqueados o incluso recurvos, más rara vez son algo sigmoides hacia el ápice o incluso helicoidales, como sucede en *F. reverchonii*. Su ápice puede ser obtuso o agudo y, en este último caso, puede prolongarse en un acumen, que a veces puede llegar a ser punzante e incluso hiriente (*F. indigesta*). En algunas especies el limbo es siempre de pequeño tamaño (p. ej., *F. hystrix* y *F. frigida*), pero en la mayoría se trata de un carácter muy variable (*F. summilusitana*, *F. yvesii*, *F. indigesta*, etc.), relacionado con el tamaño del tallo y las condiciones ambientales.

Por lo general, los limbos son glabros (excepto en *F. vasconensis* subsp. *actiophyta*), lisos o con algunos acúleos pequeños –a veces apenas visibles– y dispersos, a menudo más abundantes hacia la parte distal (p. ej., *F. airoides*), cuyo interés taxonómico es limitado por ser muy variable, aunque en alguna especie (*F. hystrix*) son conspicuos en los márgenes hacia el ápice del limbo, y tienen valor diagnóstico. Algunas especies tienen hojas con limbo densamente escábrido hasta el punto de ser claramente ásperas al tacto, como sucede por ejemplo en *F. reverchonii*, *F. brigantina* y *F. inops*, en *F. capillifolia* y *F. clementei* (grupo “*Exaratae* + *F. plicata*”), o en *F. ampla* (“*Especies excludendae*”), entre otras.

### **Anatomía foliar<sup>2</sup>**

En las descripciones de los taxones se incluyen caracteres relativos a la sección transversal del limbo de las hojas de los brotes estériles, tanto en lo concerniente a la

<sup>2</sup> Este carácter es objeto de un estudio específico en el Capítulo 2.

morfología del contorno, como a la disposición del esclerénquima y el número de nervios (haces vasculares), valles, y costillas.

En la mayoría de los taxones de la sect. *Festuca*, la sección del limbo es por lo general elíptica, obovada, orbicular, o en forma de V, el número de nervios oscila de 3-9(11), y el de costillas entre 1 y 3(5). El esclerénquima es continuo en la cara abaxial (p. ej., *F. indigesta*), a veces algo interrumpido (p. ej., *F. vasconensis*), y en un pequeño grupo de especies el esclerénquima aparece dispuesto en islotes más o menos delimitados (*F. lambinonii*, *F. marginata*, *F. frigida*, *F. alpina* y *F. glacialis*). Su espesor es variable, y pueden encontrarse circunstancialmente variaciones a nivel individual del modelo anatómico típico para la especie (p. ej., interrupción del esclerénquima en las especies con anillo continuo; o mayor recurrencia en el esclerénquima en las especies con islotes), lo que está relacionado con las condiciones ambientales en las que crece la planta. En los taxones de la sect. *Festuca*, el esclerénquima de la cara abaxial nunca contacta con los nervios, una casuística que sí es frecuente en las especies del grupo “*Exaratae* + *F. plicata*” (véase capítulo de Anatomía) y en las *Especies excludendae*, en las que además el esclerénquima suele disponerse en islotes opuestos a los nervios.

### ***Inflorescencia***

Es una panícula densa, más o menos interrumpida, cuya forma y disposición de las ramas varía en función de la madurez. En las panículas preantésicas y postantésicas las ramas son erectas o erecto-patentes, y se disponen de forma más o menos adpresa –a veces con las espiguillas dispuestas unilateralmente sobre las ramas, como en *F. summilusitana* subsp. *lagascae*–, pero en la antesis pueden llegar a ser más o menos patentes, por lo que la forma de la inflorescencia depende del momento de observación.

De la panícula se ha analizado su longitud, el número de nudos, el número ramas por nudo, la longitud del primer entrenudo, así como la de la primera rama y el número de espiguillas que porta (Figura 1d-f), pero estos caracteres no tienen aquí el valor diagnóstico (excepto en *F. marginata*) que al parecer tienen en otras secciones del género (sect. *Subbulbosae*).

### ***Espiguillas***

Son pedunculadas, están comprimidas lateralmente y poseen un contorno más o menos elíptico. Son verdes o algo variegado-purpúreas, y en el caso de *F. clementei* o *F.*

*borderei* (grupo “*Exaratae* + *F. plicata*”) están fuertemente teñidas de púrpura. Su tamaño varía entre 3,8-11,5 mm, y están integradas por un número de flores que oscila entre 3 y 8, sin entrar en este cómputo la flor terminal, casi siempre poco desarrollada y estéril.

Para las medidas de la espiguilla y sus piezas florales se escogieron siempre las de la parte media de la panícula. La longitud de la espiguilla comprende desde la base de las glumas hasta la flor terminal, excluyendo su arista (Figura 1g).

### **Glumas**

Son siempre 2, desiguales, la inferior menor y con 1 nervio, y la superior con 3. Son de linear-lanceoladas a ovado-lanceoladas, agudas, y de bordes estrechamente escariosos (Figura 1h,i). Pueden ser lisas o presentar acúleos hacia el ápice o en el nervio medio, y en algunas especies pueden ser ciliadas en el dorso y en los bordes (p. ej., *F. yvesii*).

### **Lema**

Es por lo general ovado-lanceolado, tiene 5 nervios longitudinales –a veces muy poco marcados en el dorso– y puede acabar en un mucrón (p. ej., *F. inops*), o en una arista escábrida de tamaño variable. Suele estar imperceptiblemente aculeado hacia la zona apical, aunque a veces es densamente escábrido, o incluso peloso en el dorso (p. ej., algunos individuos de *F. vasconensis* y de *F. inops* subsp. *inops*), por lo general con bordes glabros (con frecuencia algo ciliolados), o bien claramente ciliados (cilios hasta de 0,2 mm; p. ej., *F. yvesii*). A efectos comparativos, se han usado las medidas del segundo lema de la espiguilla (Figura 1j)

### **Pálea**

Herbáceo-membranácea, algo reforzada en los márgenes, bidentada, con 2 quillas más o menos escábridas distalmente y a veces también en el dorso, subigual o poco menor que el lema, aunque durante la preantesis y en la fructificación puede variar ligeramente.

### **Lodículas**

Son siempre 2, membranáceas, con el ápice desigualmente bifido o bilobado, rara vez entero. Su tamaño es similar al del ovario, aunque depende en gran medida del estado de desarrollo de la flor.

***Estambres***

Son siempre son 3, exertos, con anteras lineares. En las descripciones efectuadas el color indicado para las anteras es el observado al natural: por lo general blanquecinas y teñidas de morado, o amarillentas (en seco viran a menudo a un amarillento-anaranjado).

***Ovario***

Es obovado-oglongo y glabro, rarísima vez con algunos pelos en el ápice, casi imperceptibles (observado solamente en algunos individuos de *F. plicata*, grupo “*Exaratae* + *F. plicata*”).

***Cariopsis***

Es oblongo-elíptica, y por lo general fusiforme, glabra. Está comprimida dorsalmente, y más o menos adherida a la pálea.

## TRATAMIENTO TAXONÓMICO

FESTUCA L., Sp. Pl.: 73 (1753) [Gen. Pl. ed. 5: 33 (1754)]

Tipo: *Festuca ovina* L. [Nash, 1913: 269]

Subgen. **Festuca**

### SECCIÓN FESTUCA

*Festuca* subsect. *Legitimae* St.-Yves in Candollea 1: 4 (1922), nom. inval.

Plantas perennes, densamente cespitosas. Brotes estériles intravaginales. Hojas de los brotes estériles con vaina abierta al menos en el tramo distal o cerrada en toda su longitud –en 5 especies–, que no se deshace en fibras en la madurez, o lo hacen muy rara vez, por lo general de consistencia herbácea al principio, y papirácea y de coloración pajiza en la madurez, a veces escarioso-hialina; limbo con sección transversal mostrando el esclerénquima subepidérmico continuo hacia la cara abaxial –a veces algo interrumpido–, o bien discontinuo, dispuesto en 3 islotes gruesos –dos marginales y uno opuesto a la costilla de la haz central–, o en 3-7 islotes delgados opuestos a los nervios.

### Clave para las especies<sup>3</sup>

1. Limbo de las hojas peloso ..... **12. F. vasconensis**  
– Limbo de las hojas glabro ..... 2
2. Vaina cerrada, corrugada, con fibras longitudinales y transversales, sin aurículas..... 3  
– Vaina abierta y con los bordes solapados, o cerrada pero entonces nunca corrugada, si fibrosa nunca con fibras transversales, por lo general con aurículas más o menos desarrolladas...4
3. Limbo de sección por lo general ± circular, con 5-7 nervios, antrorso-escábrido (áspero al tacto inverso); lemas con arista de (0,3)0,4-1,4 mm ..... **27. F. clementei**  
– Limbo de las hojas de sección ± trígona, con 3(4) nervios, liso; lemas con arista de (1,7)2-4,7(5) mm..... **28. F. plicata**
4. Hojas con aurículas de (0,8)1-2,5(3,2) mm, y limbo sigmoide o helicoidal distalmente..... **6. F. reverchonii**  
– Hojas sin aurículas, o estas de 0,05-1,4(1,8) mm, y limbo recto o ± curvo ..... 5

<sup>3</sup> Incluye solo las especies de *Festuca* sect. *Festuca*, y las estudiadas del grupo “*Exaratae* + *F. plicata*”. Salvo que se indique lo contrario, toda referencia a las hojas se refiere a las de los brotes estériles. Las medidas del lema se corresponden siempre con las de la segunda flor de cada espiguilla. La abertura de la vaina se observa en la de la penúltima hoja.

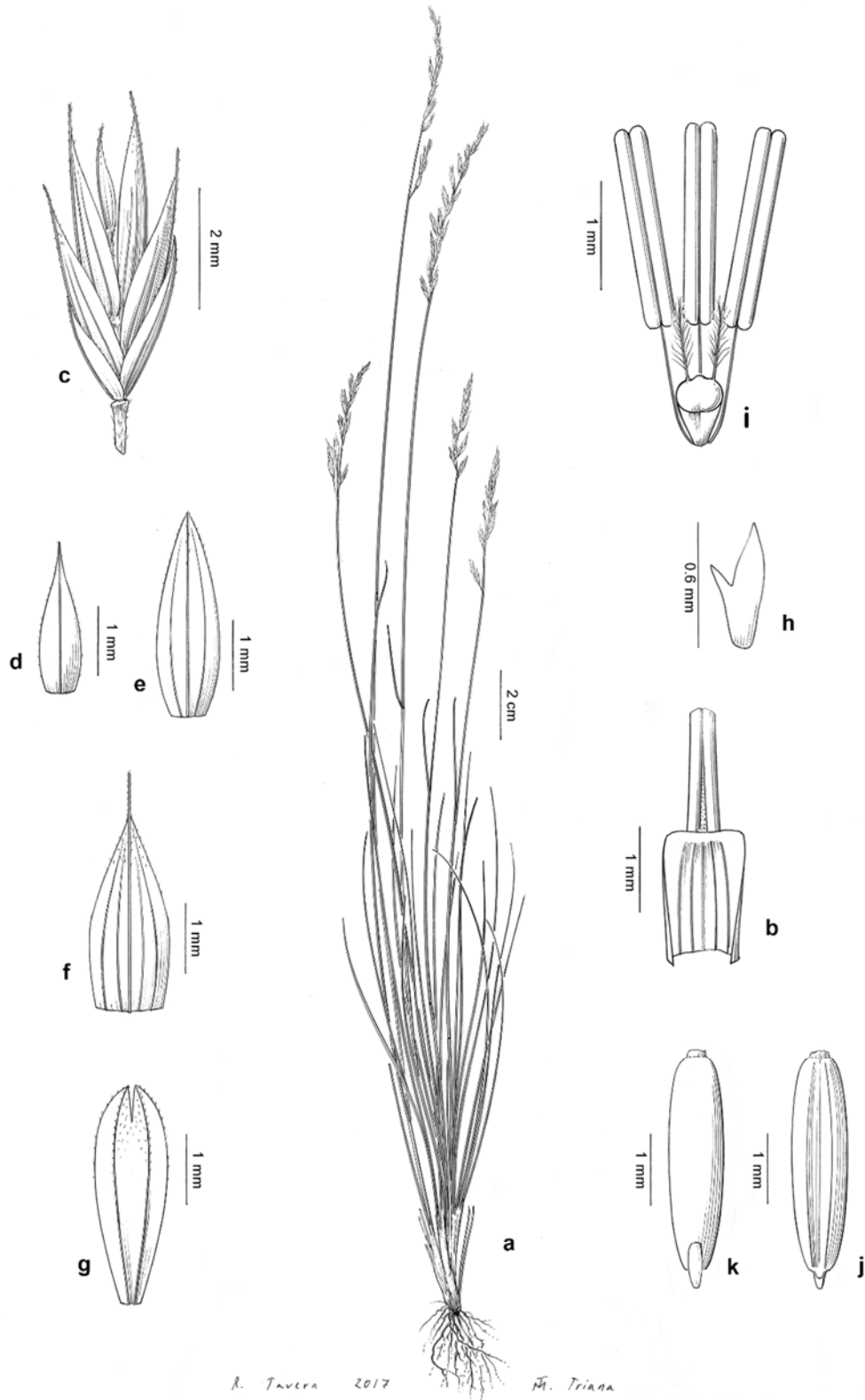


5. Hojas con ápice espatulado-acuminado, aplanado y de bordes antrorso-escábridos; sección transversal del limbo con esclerénquima continuo, y 3 nervios; vaina cerrada..... **7. F. hystrix**
- Hojas con ápice agudo o acuminado, no aplanado, y de bordes lisos; sección transversal del limbo con esclerénquima discontinuo, o continuo pero entonces con 5-9(11) nervios; vaina abierta o cerrada..... 6
6. Sección transversal del limbo de todas las hojas mostrando el esclerénquima en islotes individualizados ..... 7
- Sección transversal del limbo de las hojas mostrando el esclerénquima continuo o a lo más interrumpido, nunca en islotes individualizados, si discontinuo entonces excepcionalmente en algunas hojas externas ..... 13
7. Hojas con vaina ± rojizo-purpúrea hacia la base, sin aurículas, y limbo antrorso-escábrido (áspero al tacto inverso); panícula 4-20(30) cm ..... **25. F. capillifolia**
- Hojas con vaina pajiza o marrón hacia la base, con aurículas de 0,1-0,7 mm, y limbo liso; panícula 0,7-12(15) cm..... 8
8. Hojas con vaina truncada en el su extremo distal por desprenderse el limbo mediante una línea de abscisión transversal (el conjunto de las vainas aparecen enfundadas de manera telescópica), mostrando este último 7-9 islotes de esclerénquima en sección transversal..... **26. F. borderei**
- Hojas con vaina no truncada en el su extremo distal, y limbo con 3-5(7) islotes de esclerénquima en sección transversal..... 9
9. Hojas con limbo de (0,3)0,4-1,3 mm de grosor, mostrando el esclerénquima dispuesto en 3 islotes más o menos gruesos –dos marginales y uno basal–, 5-9 nervios, y vaina abierta distalmente; panícula 2,2-12(15,5) cm; espiguillas 5-11(13) mm; tallos por lo general de más de 30 cm..... 10
- Hojas con limbo de 0,2-0,6(0,7) mm de grosor, mostrando el esclerénquima dispuesto en 3-5(7) islotes delgados –por lo general enfrentados a los nervios–, 3-7 nervios, y vaina cerrada en toda su longitud; panícula 0,7-4,5 cm; espiguillas 3-7,5 mm; tallos hasta de 34 cm..... 11
10. Lemas míticas, mucronadas o con arista de 0,1-1,4 mm; sección transversal del limbo de las hojas mostrando el islote de esclerénquima basal no decurrente ..... **20. F. marginata**
- Lemas con arista de (0,3)0,4-3(3,5) mm; sección transversal del limbo de las hojas mostrando el islote de esclerénquima basal decurrente..... **21. F. lambinonii**
11. Hojas caulinares con aurículas de 0,4-1,3 mm, agudas..... **22. F. frigida**
- Hojas caulinares con aurículas nulas, o de 0,1-0,6 mm, obtusas ..... 12
12. Lemas con arista de 0,5-1,8 mm; anteras 1,1-2,8 mm; planta pruinosa ..... **23. F. glacialis**
- Lemas con arista de (1,1)1,5-3,2 mm; anteras 0,7-1,4(1,5) mm; planta nada o apenas pruinosa ..... **24. F. alpina**
13. Vaina de las hojas cerrada, tubulosa, con los bordes soldados en toda su longitud..... **8. F. segimonensis**
- Vaina de las hojas abierta, con los bordes solapados al menos en el extremo distal ..... 14
14. Lemas pelosos en el dorso y/o con los márgenes ciliados ..... 15
- Lemas glabros en el dorso y en los márgenes ..... 26

15. La mayoría de las espiguillas de (3,8)4-7(7,8) mm..... 16  
 – La mayoría de las espiguillas de 6-11,5 mm..... 20
16. Lema 2,8-3,5(3,7) mm; anteras 1,3-1,8 mm; gluma superior 2,5-3,2 mm.....  
 ..... **2. F. airoides**  
 – Lema 3,4-5,5 mm; anteras (1,6)1,7-3,1 mm; gluma superior 3-4,3(4,5) mm ..... 17
17. Limbo de las hojas (2,5)4,5-16(22) cm × 0,2-0,5 mm, mostrando en sección transversal el esclerénquima continuo o con mucha frecuencia interrumpido o dispuesto en 3-5 islotes apenas individualizados; tallos hasta de 40(50) cm ..... **1. F. ovina**  
 – Limbo de las hojas (2)3,8-10,5 cm × (0,35)0,4-0,9 mm, mostrando en sección transversal el esclerénquima continuo; tallos hasta de 10-30 cm ..... 18
18. Limbo de las hojas antrorso-escábrido (áspero al tacto inverso); aurículas 0,1-0,2 mm..... **2. F. airoides**  
 – Limbo de las hojas liso, a lo más con algún acúleo en el ápice; aurículas 0,05-0,3(0,4) mm.. 19
19. Limbo de las hojas de 0,4-0,7 mm de grosor, mostrando 5-7 nervios en sección transversal y 1 costilla; espiguillas de 5,3-7(7,8); lema 3,6-4,7(5) mm.....**3. F. aragonensis**  
 – Limbo de las hojas de (0,5)0,6-0,9 mm de grosor, mostrando 7-9 nervios en sección transversal y 1(3) costillas; espiguillas de (5,5)6-8(8,5) mm; lema 4,3-5,5 mm ..... **11. F. yvesii**
20. Limbo de las hojas antrorso-escábrido; lema mútico, mucronado o con arista de 0,1-1(1,1) mm..... **15. F. inops**  
 – Limbo de las hojas liso, si antrorso-escábrido entonces lema con arista de (1)1,5-2 mm ..... 21
21. Sección transversal del limbo de las hojas con 1 costilla y células epidérmicas de la cara adaxial hinchadas ..... **12. F. vasconensis**  
 – Sección transversal del limbo de las hojas con 1-3(5) costillas y células epidérmicas de la cara adaxial no hinchadas ..... 22
22. Hojas glaucas ..... **13. F. glauca**  
 – Hojas verdes..... 23
23. Panícula de (1,7)2,3-9,7(12,6) cm; tallos de (0,3)0,4-0,9 mm de diámetro, hojas con limbo de (1,5)2-28(35) cm, y aurículas 0,1-0,7 mm; espiguillas de (6)6,5-11,5 mm..... 24  
 – Panícula de 2-5 cm; tallos de 0,3-0,6 mm de diámetro, hojas con limbo de 2-7(8) cm, y aurículas inapreciables, o de 0,05-0,2 mm; espiguillas de (5,5)5,7-8,5(9) mm..... 25
24. Tallos por lo general pelosos bajo la panícula, a veces escábridos; limbo de 8-28(35) cm × 0,3-0,9 mm, de setáceo a filiforme, poco o nada rígido, con sección transversal de contorno obovado, elíptico o poligonal, mostrando el esclerénquima continuo o interrumpido, a veces dispuesto en islotes solo en las más externas ..... **18. F. ochroleuca**  
 – Tallos glabros o escabriúsculos bajo la panícula; limbo de 3-18(26) cm x 0,6-1,1 mm, de setáceo a junciforme, rígido, con sección transversal de contorno elíptico, mostrando el esclerénquima siempre continuo ..... **11. F. yvesii**
25. Limbo de las hojas mostrando en sección transversal 7 nervios y 1 ó 3 costillas; gluma inferior de (2)2,5-3 mm; arista de (1)1,5-2 mm ..... **17. F. occitanica**  
 – Limbo de las hojas mostrando en sección transversal 5 ó 7 nervios y 1(2) costillas; gluma inferior de (2)2,3-3,5(3,8) mm; arista de (1)1,3-2,3(2,9) mm ..... **10. F. summilusitana**

26. Hojas con el limbo punzante e hiriente (en fresco) ..... **9. F. indigesta**  
 – Hojas con el limbo rígido, pero ni punzante ni hiriente (en fresco)..... 27
27. Hojas con aurículas de 0,3-1,4(1,8) mm ..... 28  
 – Hojas con aurículas de 0,05-0,6(0,7) mm ..... 29
28. Hojas con limbo liso; panícula (2)2,5-5(6) cm; espiguillas (4,7)5,2-7,5(8,5) mm; lemas (3,2)3,4-4,4(4,7) mm, con arista de (0,7)0,9-1,8(2) mm ..... **5. F. longiauriculata**  
 – Hojas con limbo antrorso-escábrido (áspero al tacto inverso); panícula 4-8(9,5) cm; espiguillas 7-10(11,5) mm; lemas 4,4-6,4(6,7) mm, con arista de 0,1-0,9(1) mm ..... **15. F. inops**
29. La mayoría de las espiguillas de (3,8)4-7(7,8) mm..... 30  
 – La mayoría de las espiguillas de 6-11,5 mm..... 34
30. Sección transversal del limbo de las hojas mostrando (2)3 costillas, y 5-7 nervios.....  
 ..... **4. F. vettonica**  
 – Sección transversal del limbo de las hojas mostrando 1 costilla, y (5)7 nervios ..... 31
31. Lema 2,8-3,5(3,7) mm; anteras 1,3-1,8 mm; gluma superior 2,5-3,2 mm.....  
 ..... **2. F. airoides**  
 – Lema 3,4-4,7(5) mm; anteras (1,6)1,7-2,5(2,7) mm; gluma superior 3-4,3(4,5) mm ..... 32
32. Limbo de las hojas (2,5)4,5-16(22) cm × 0,2-0,5 mm, mostrando en sección transversal el esclerénquima continuo o con mucha frecuencia interrumpido o dispuesto en 3-5 islotes apenas individualizados; tallos hasta de 40(50) cm ..... **1. F. ovina**  
 – Limbo de las hojas (2)3,8-10,5 cm × (0,35)0,4-0,7 mm, mostrando en sección transversal el esclerénquima continuo; tallos hasta de 10-25 cm ..... 33
33. Limbo de las hojas antrorso-escábrido (áspero al tacto inverso); aurículas 0,1-0,2 mm..... **2. F. airoides**  
 – Limbo de las hojas liso, a lo más con algún acúleo en el ápice; aurículas 0,05-0,3(0,4) m.....  
 ..... **3. F. aragonensis**
34. Limbo de las hojas antrorso-escábrido ..... 35  
 – Limbo de las hojas liso..... 38
35. Lemas con arista de 1,6-2,5(3) mm ..... **16. F. greuteri**  
 – Lemas místicas, o con arista de 0,1-1,5(1,7) mm ..... 36
36. Hojas glaucas, con 1 costilla en la sección transversal del limbo; lemas con arista de 0,9-1,5(1,7) mm ..... **14. F. brigantina**  
 – Hojas verdes, con 1-3 costillas en la sección transversal del limbo; lemas con arista de 0,1-1,3(1,5) mm ..... 37
37. Limbo de las hojas mostrando 7 nervios y 1-3 costillas en sección transversal..... **15. F. inops**  
 – Limbo de las hojas mostrando 7(9) nervios y 3-5 costillas en sección transversal..... **16. F. greuteri**
38. Limbo de las hojas mostrando en sección transversal el esclerénquima interrumpido, de contorno obovado o en forma de V, y 7-9 nervios; lemas con arista de (0,5)0,8-1,5(2) mm ..... **19. F. liviensis**  
 – Limbo de las hojas mostrando en sección transversal el esclerénquima continuo o, si interrumpido, entonces de contorno circular y 5-7 nervios nervios, y lema con arista de 0,3-2,6(3,2), o bien de poligonal a obovado y entonces lema con arista de 1,4-2,5 mm...39

39. Limbo de las hojas mostrando en sección transversal 1 costilla y células epidérmicas de la cara adaxial por lo general hinchadas.....**12. F. vasconensis**  
 – Limbo de las hojas en sección transversal 1-3(5) costillas y células epidérmicas de la cara adaxial no hinchadas ..... 40
40. Hojas glaucas (plantas de regiones y ambientes costeros) ..... **13. F. glauca**  
 – Hojas verdes (plantas de montañas del interior) ..... 41
41. Panícula de 2-5 cm; tallos de 0,3-0,6 mm de diámetro, hojas con limbo de 2-7(8) cm, y aurículas inapreciables, o de 0,05-0,2 mm; espiguillas de (5,5)5,7-8,5(9) mm..... 42  
 – Panícula de (1,7)2,3-9,7(12,6) cm; tallos de (0,3)0,4-0,9 mm de diámetro, hojas con limbo de (1,5)2-28(35) cm, y aurículas 0,1-0,7 mm; espiguillas de (6)6,5-11,5 mm..... 43
42. Limbo de las hojas mostrando en sección transversal 7 nervios y 1 ó 3 costillas; gluma inferior de (2)2,5-3 mm; arista de (1)1,5-2 mm ..... **17. F. occitanica**  
 – Limbo de las hojas mostrando en sección transversal 5 ó 7 nervios y 1(2) costillas; gluma inferior de (2)2,3-3,5(3,8) mm; arista de (1)1,3-2,3(2,9) mm ..... **10. F. summilusitana**
43. Hojas con limbo de (1,5)2-9(11) cm; tallos de 8-32(40) cm; panícula (1,7)2,3-5,8(6,5) cm..... **10. F. summilusitana**  
 – Hojas con limbo de 8-28(35) cm, tallos de (15)20-53(60) cm; panícula (2,6)3,4-9,7(12,6) cm..... 44
44. Hojas con limbo de 0,3-0,9 mm de diámetro, mostrando en sección transversal 7-9 nervios; panícula 5-7,5 cm; espiguillas 6,5-9,5 mm; gluma inferior 2,5-3,6 mm, la superior de 3,7-5,1 mm..... **18. F. ochroleuca**  
 – Hojas con limbo de (0,5)0,6-1,2(1,4) mm de diámetro, mostrando en sección transversal (6)7(9) nervios; panícula (2,6)3,4-9,7(12,6) cm; espiguillas (6,5)7-11,5 mm; gluma inferior 2,5-4,3(5,1) mm, la superior de (3,4)3,8-5,8(6,1) mm..... **10. F. summilusitana**



**Lámina 1.** *Festuca ovina* subsp. *hirtula*, (a-i) Mendibil, Baztán, Navarra (ARAN 27707); (j, k) Zugarramurdi, Navarra (ARAN 27706): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales; **j**, cariopsis en vista adaxial; **k**, cariopsis en vista abaxial.

**1. F. ovina** L., Sp. Pl.: 73 (1753)

subsp. **hirtula** (Hack. ex Travis) M.J. Wilk. in Bull. Soc. Échange Pl. Vasc. Eur. Occid. Bassin Médit. 20: 72 (1985)

*Festuca ovina* subvar. *hirtula* Hack. ex Travis in Bot. Exch. Club Soc. Brit. Isles 3(6): 512 (1914) [basión.]

*Festuca capillata* var. *hirtula* (Hack. ex Travis) Howarth in Bot. J. Linn. Soc. 47: 31 (1925)

*Festuca tenuifolia* var. *hirtula* (Hack. ex Travis) Howarth in Rep. Bot. Soc. Exch. Club Brit. Isles 13: 339 (1948)

*Festuca tenuifolia* f. *hirtula* (Hack. ex Travis) Auquier in Lejeunia ser. 2, 53: 4 (1970)

*Festuca ophioliticola* subsp. *hirtula* (Hack. ex Travis) Auquier in Bull. Jard. Bot. Belg. 47: 110 (1977)

*Festuca filiformis* subsp. *hirtula* (Hack. ex Travis) Kerguélen in Bull. Soc. Bot. France 125: 119 (1978)

*Festuca hirtula* (Hack. ex Travis) Kerguélen in Cah. Naturalistes, nov. ser., 38(1): 6 (1982)

*Festuca ovina* subsp. *hirtula* (Hack. ex Travis) M. Wilkinson in Soc. Échange Pl. Vasc. Eur. Occid. Médit. 20: 73 (1985)

*Festuca guestfalica* subsp. *hirtula* (Hack. ex Travis) Dengler in Kieler Not. Pflanzenk. 25/26: 8 (1999)

*Ind. loc.*: “Grassy banks near Coniston, Great Britain”.

*Lectotipo*: “Grassy banks near Coniston (Grande-Bretagne, Vc 69), June 1913, Travis (The Botanical Exchange Club of the British Isles)” (herb. Hack., W 39141 imagen!; Auquier, 1970) (Foto 1).

*lc.*: lám. 1 (véanse también Fuente & Ortúñez, 1998: 94; Portal, 1999: 226).

Hierba perenne, cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 40(50) cm × 0,3-0,6 mm, erectos, cilíndricos –algo angulosos en su extremo-, estriados, pelosos, escábridos o escabriúsculos al menos bajo la inflorescencia, verdes, con 1-2 nudos visibles próximos a la base o en el tercio inferior, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres casi hasta



la base, herbácea al principio y pajiza en la madurez, glabra, lisa o a veces escábrida hacia la parte superior, con 5-7 nervios –a veces los de los extremos menos marcados–, marcescente, que no se disgrega en fibras en la madurez; aurículas 0,05-0,2 mm, obtusas, ligeramente cilioladas en el ápice; lígula 0,1-0,2 mm, membranácea, truncada, brevemente ciliolada; limbo (2,5)4,5-16(22) cm × 0,2-0,5 mm, capiliforme, ± recto, ± flexible, no pungente, conduplicado, de sección obovado-carinada –mostrando el esclerénquima subepidérmico continuo o interrumpido, a veces dispuesto en 3-5 islotes muy decurrentes en la cara abaxial y que faltan en la adaxial, 5(7) nervios, 2 valles y 1 costilla, con cara adaxial escábrida, especialmente sobre las costillas, y cara abaxial lisa (Figura 1)–, verde, glabro, liso o a menudo con acúleos antrorsos al menos hacia el ápice, éste obtuso, aculeado. Hojas caulinares 1-2, similares a las de los brotes estériles, con aurículas de 0,1-0,3 mm, lígula de 0,1-0,2 mm, y limbo de 1,4-8,5 cm × 0,4-0,5 mm. Inflorescencia (2,3)2,7-7(9) cm, en panícula densa, linear-oblonga, con 8-35 espiguillas, y raquis provisto de 8-12 nudos –entrenado más bajo de 0,9-2(2,4) cm–, densamente antrorso-escábrido, con 2-5 ramas hacia la base –primera rama de 0,9-2,5(3) cm, casi siempre simple, con (2)3-7(10) espiguillas–, solitarias, trígonas, erectas y ± adpresas. Espiguillas (4)5-6,5 mm, comprimidas lateralmente, elípticas u oblongo-elípticas, verdes o ligeramente verdoso-purpúreas, con pedúnculo de 0,7-4 mm, ligeramente engrosado en el extremo, (2)3-5(6) flores fértiles y 1 flor estéril apical y ± rudimentaria, a veces difícilmente apreciable por estar incluida en el lema inferior. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos y ciliolados, con acúleos en toda la mitad superior o en el nervio medio hacia el ápice, o a veces ± lisas, agudas, verdes o ligeramente verdoso-purpúreas en el ápice; la inferior de 2-2,9(3,1) mm, linear-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de 3-3,8(4,1) mm, ovado-lanceolada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 3,4-4,4(4,6) mm, ovado-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes escariosos, ligeramente ciliolados al menos en su parte apical y basal, y acúleos antrorsos en la mitad superior del dorso o al menos sobre el nervio medio, más rara vez liso, verdoso o verdoso-purpúreo en los márgenes y hacia el ápice, con 5 nervios; callo circular o elíptico; lema de la flor inferior con arista de (0,2)0,3-1 mm, el de la segunda flor con arista de 0,4-1,3 mm, y hasta de 1,5 mm en el resto, escábrida. Pálea 3,2-4,2 mm, subigual o poco más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Lodículas de 0,7-0,9 mm, subenteras, bífidas o bilobadas. Anteras (1,6)1,8-2,1 mm, lineares, amarillas,

variegado-purpúreas hacia el ápice. Ovario glabro. Cariopsis 2,2-2,7 mm, adherida a la pálea.



**Figura 1.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. ovina* subsp. *hirtula*.

**Número cromosómico:**  $2n = 28$  (en poblaciones ibéricas: Huon, 1970; Fuente *et al.*, 2001; Catalán & García Herrán, 1990, sub *F. ovina* subsp. *ophiolitica*; en poblaciones no ibéricas: Auquier, 1977; Kerguelen & Plonka, 1989).

**Floración:** de (abril) mayo a julio.

**Distribución mundial:** Islas Británicas, Países Bajos, Bélgica, Francia y España.

**Distribución peninsular:** norte de España. **Esp.:** Na SS (Mapa 1).

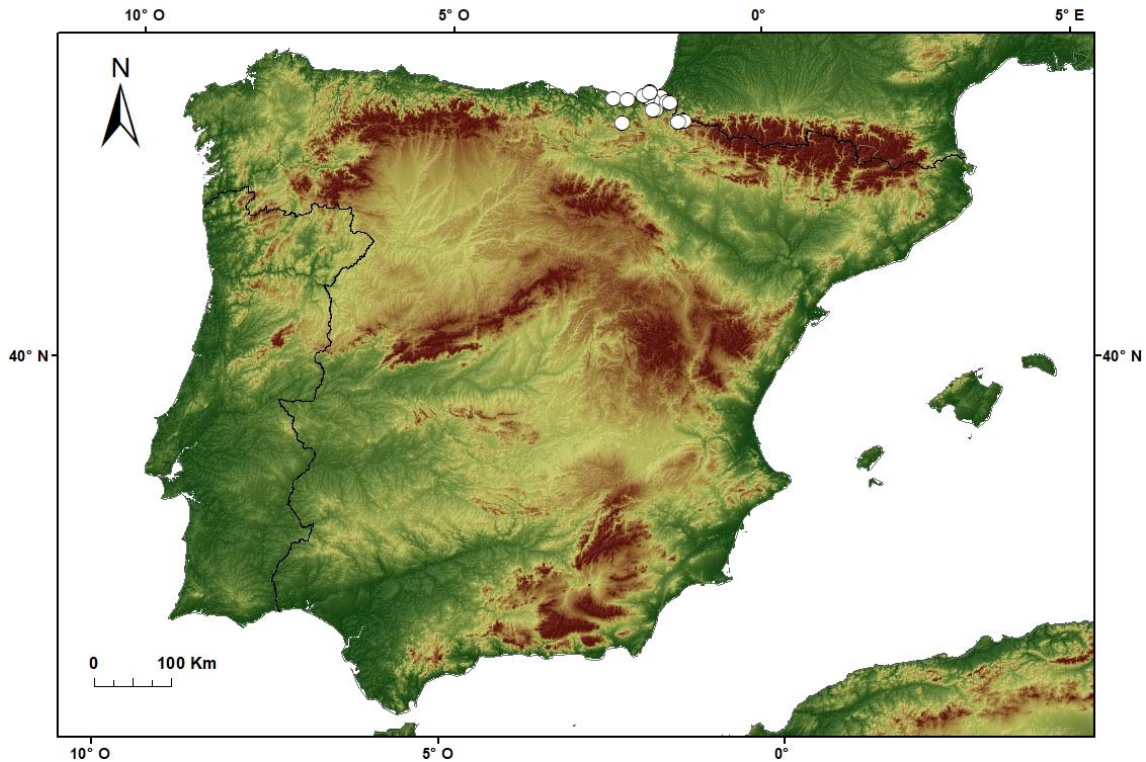
**Ecología:** pastos en suelos húmedos, herbazales, claros de brezal y fisuras de roquedos, por lo general en substratos ácidos (areniscas, cuarcitas y granitos); 20-1.540 m.

#### **Observaciones.-**

A diferencia de *Festuca ovina* L. subsp. *ovina*, que es diploide ( $2n = 14$ ) y no alcanza el territorio peninsular (Foggi & Müller, 2009), esta subespecie reúne plantas tetraploides ( $2n = 28$ ) distribuidas por el oeste de Europa, si bien es relativamente escasa y está muy localizada en el norte de la Península Ibérica. Se trata de un taxón poco conocido (Kerguelen & Plonka, 1989; Portal, 1996, 1999), y difícil de distinguir de otras subespecies de *F. ovina*, también tetraploides (Wilkinson & Stace, 1991), una de ellas citada en el territorio: *Festuca ovina* subsp. *guestfalica* (Rchb.) K. Richt., Pl. Eur. 1: 93 (1890) (Cebolla & Rivas Ponce, 2003a). Sin embargo, todo el material peninsular estudiado responde al mismo patrón morfológico, y se identifica aquí con la subsp. *hirtula*.



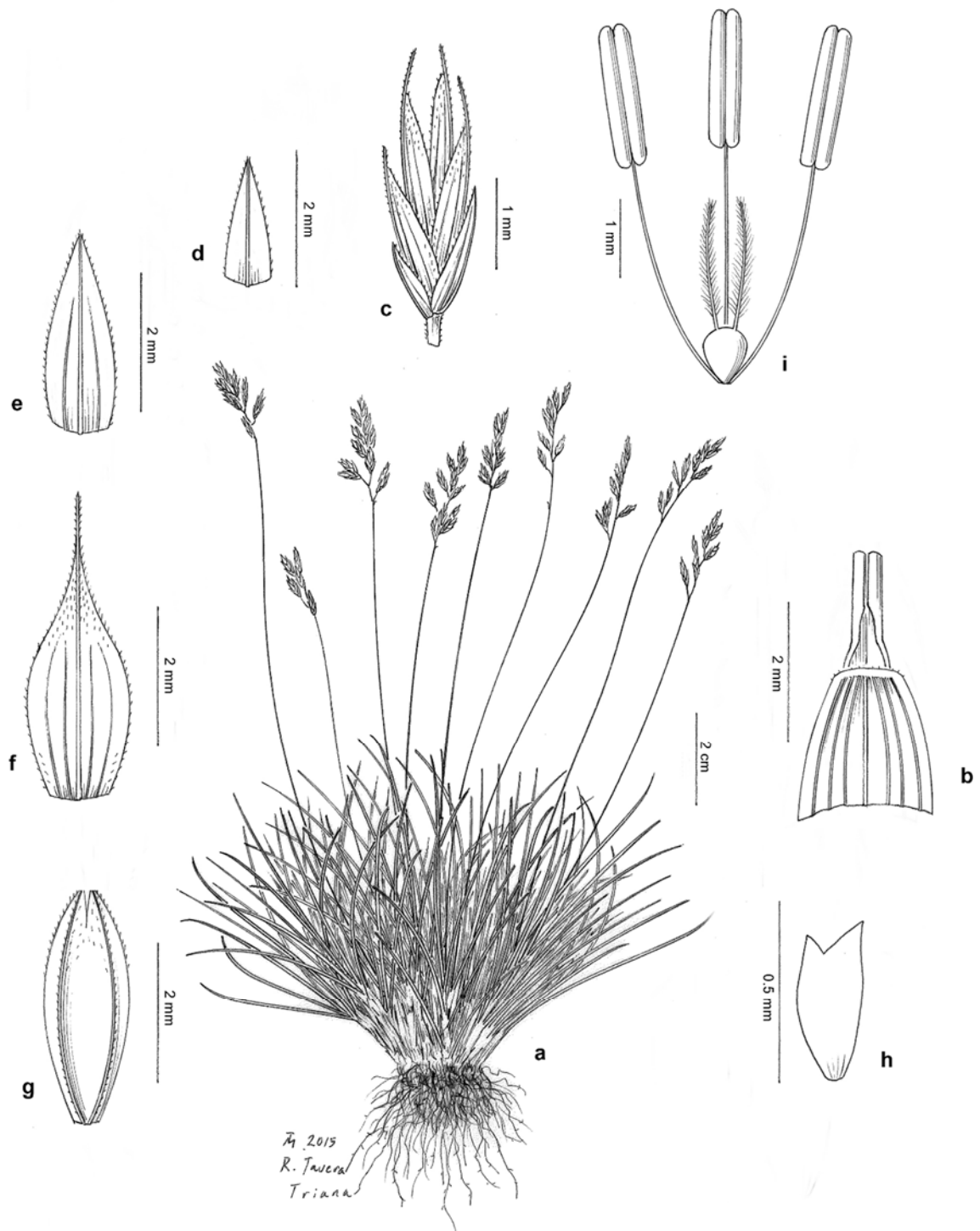
Foto 1. Lectotipo de *F. ovina* subvar. *hirtula* (herb. Hack., W 39141)



**Mapa 1.** Área de distribución de *F. ovina* subsp. *hirtula* en la Península Ibérica.

**Material estudiado:**

ESPAÑA. **Guipúzcoa.** Abendaño, 28-IV-1978, *equipo pinos* (ARAN 6443). Fuenterrabía, monte Jaizquíbel, 2-V-1981, *P. Catalán* (ARAN 27713). Loma de Jaizquíbel, VI-1850, *Willkomm* (MA 11920 & MA 149101); ídem, 16-V-1978, *equipo pinos* (ARAN 6447). Mutiloa, 8-V-1978, *equipo pinos* (ARAN 6448). Mutriku, 28-V-1988, *P. Catalán* (ARAN 27714). Oiartzun, Bianditz, 14-V-1983, *P. Catalán* (ARAN 27699). Pasaia, Jaizquíbel, 25-V-1983, *P. Catalán* (ARAN 27700 & ARAN 27710). Sistiaga, 10-V-1978, *equipo pinos* (ARAN 6445). **Navarra.** Aranz, Mendaur, 10-VII-1984, *P. Catalán* (ARAN 27711). Baztan, Mendibil, 15-VI-1985, *Aizpuru, Catalán & Aedo* (ARAN 27707). Baztan, Otxondo, 1-IV-1988, *Aldezabal, García Herrán & Catalán* (ARAN 27715). Bera, Monte Larrum, 20-VI-1981, *Aizpuru & Catalán* (ARAN 27712). Erro, Mendixuri, 25-VI-1987, *Aizpuru & Catalán* (ARAN 27703 & ARAN 27705). Ituren, Ekaitza, 4-IX-1984, *sin recolector* (ARAN 27702). Lesaka, Agiña, 6-VI-1987, *Aizpuru & Catalán* (ARAN 27704). Roncesvalles, Oranzurieta, 19-VIII-1985, *Aizpuru & Catalán* (ARAN 27708 & ARAN 27709). Zugarramurdi, 15-VI-1985, *Aizpuru, Catalán & Aedo* (ARAN 27706).



**Lámina 2a.** *Festuca airoides* subsp. *airoides*, (a-i) camino a Pico Noufontes desde el Santuario de Nuria, Vall de Nuria, Gerona (COFC 61416): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales.



2. **F. airoides** Lam., Encycl. 2: 464 (1788)

*Festuca ovina* subsp. *airoides* (Lam.) O. Bolòs & Vigo, Fl. Països Catalans: 351 (2001)

*Ind. loc.*: “Nous avons trouvé cette plante sur le Mont-d'Or.” .

*Lectotipo*: “LAMARCK. Monts-Dore, Auvergne (France)” (P imagen!; Kerguelen, 1975) (Foto 2).

*Ic.*: lám. 2a (véanse también Kerguelen & Plonka, 1989: 108; Fuente & Ortúñez, 1998: 76; Portal, 1999: 84).

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos (6)8-25 cm × 0,2-0,5 mm, erectos, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, hirtulos o densamente escábridos al menos bajo la inflorescencia, más rara vez escabriúsculos, verdes o ligeramente verdoso-purpúreos, con 1 nudo visible hacia la parte inferior, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres salvo en el 1/3-1/4 inferior, verde y herbácea al principio, papirácea y marrón en la madurez, glabra, lisa, escabriúscula o escábrida, con 7 nervios, que no se disgrega en fibras en la madurez; aurículas 0,05-0,2 mm; lígula 0,1-0,3 mm, membranácea, truncada, ciliolada; limbo 2,5-11 cm × (0,2)0,3-0,7 mm, capiliforme o setáceo, recto o curvado, rígido o no, conduplicado, de sección elíptica u obovado-elíptica –mostrando el esclerénquima subepidérmico continuo hacia la cara abaxial y a veces sobre la costilla central en la cara adaxial, 5-7 nervios, 2 valles y 1 costilla, cara adaxial escábrida, especialmente sobre las costillas, y cara abaxial lisa, rara vez con algún acúleo (Figuras 2.1 y 2.2)–, verde, glabro, a menudo escabriúsculo o escábrido al menos hacia el ápice, a veces ± hirtulo en la base, con ápice obtuso o agudo, aculeado, no pungente. Hojas caulinares 1(2), similares a las de los brotes estériles, aurículas de 0,1-0,3 mm, lígula de 0,1-0,4 mm, y limbo de 1-5 cm × 0,3-0,5(0,6) mm. Inflorescencia (1,5)2-4,5 cm, en panícula densa, de linear a oblongo-elíptica, con 6-28 espiguillas, y raquis provisto de (5)6-11 nudos –entrenado más bajo de (0,5)0,7-1,3 cm–, densamente antrorso-escábrido, con 1-3(4) ramas hacia la base –primera rama simple, de 0,7-1,3 cm y con 2-4 espiguillas, rara vez reducida a 1 espiguilla–, solitarias, erectas y ± adpresas. Espiguillas 3,8-6,7(7,5) mm, comprimidas lateralmente, elípticas, verdoso-purpúreas, con pedúnculo de 0,5-1,6(2,6) mm, ligeramente engrosado en el extremo, 3-6 flores



fértiles y a veces con 1 estéril apical y  $\pm$  rudimentaria. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, agudas o atenuadas, cilioladas en los bordes y con acúleos dispersos en los bordes y hacia el ápice en el nervio medio, verdoso-purpúreas; la inferior de 1,5-3,3(3,5) mm, linear-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de 2,5-4(4,4) mm, con frecuencia subigual al lema, ovado-lanceolada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 2,8-4,4(5) mm, ovado-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes escariosos, aculeado en la mitad superior del dorso y sobre el nervio medio, verdoso-purpúreo en los márgenes, ciliolado –a veces más o menos desarrollados–, con 5 nervios; callo circular o elíptico; lema de la flor inferior con arista de 0,5-1,4 mm, el de la segunda flor con arista de 0,7-2,2 mm, y hasta de 2,3 mm en el resto, antrorso-escábrida. Pálea 2,9-4,1 mm, subigual al lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Lodículas 0,5-0,8 mm bilobuladas. Anteras 1,3-2,5(2,7) mm, lineares, amarillas. Ovario glabro. Cariopsis 2,2-2,5 mm, adherida a la pálea<sup>4</sup>.

**Número cromosómico:**  $2n = 14, 28$  (ver subespecies).

**Floración:** de julio a agosto.

**Ecología:** pastos orófilos, substratos ácidos y básicos; 2.000-2.900 m.

**Distribución general:** España y Francia.

**Distribución peninsular:** centro y este de los Pirineos. **And. Esp.:** (B) Ge (Hu) L (Mapa 2).

#### **Observaciones.-**

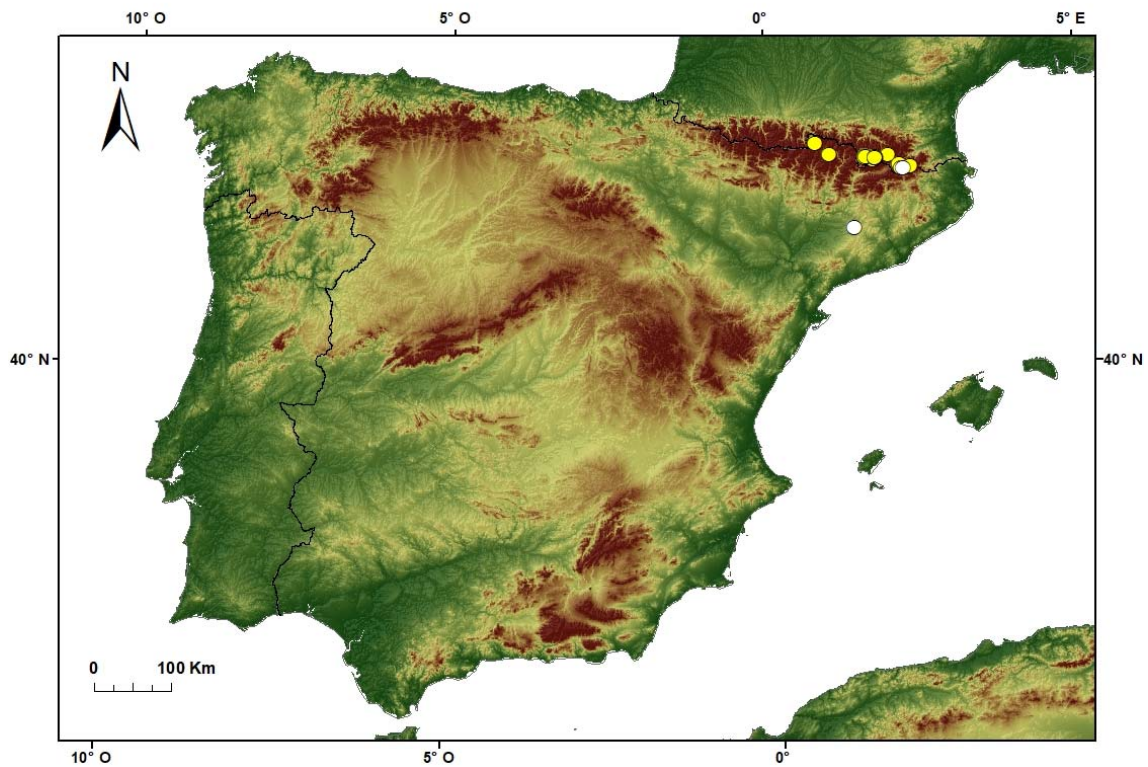
*Festuca airoides* es un taxón descrito del macizo central francés, y cuya distribución en los Pirineos es objeto de controversia. Para muchos autores pirenaicos es muy frecuente en el Pirineo Central y Oriental, desde Huesca a Gerona (Villar *et al.*, 2001), área que Bolòs & Vigo (2001) amplían aquí (Alta Cerdaña, Sierra del Cadí, Ripollès, etc.) y extienden hasta el Montseny (Barcelona), donde dicen que es abundante (Vigo, 1984, 1983). Sin embargo, Kerguélen & Plonka (1989) restringen su presencia tan solo a una localidad del Pirineo Oriental francés (el macizo de Carlitte), y el resto de citas pirenaicas las asocia a *F. niphobia*. Adicionalmente, algunos autores (Rivas-Martínez, 1974; Vigo, 1979, 1983) han identificado estas plantas como *F. supina* Schur, un taxón

---

<sup>4</sup> Hasta ahora no se han podido estudiar cariopsis. Información a partir de Fuente & Ortúñez (1998) y Kerguélen & Plonka (1989).

también diploide descrito de los Montes Cárpatos, y que Markgraf-Dannenberg (1980) sinonimizó a *F. airoides*. La relación entre *F. supina* y *F. airoides* no está clara para algunos autores (Kerguélen, 1975; Kerguélen & Plonka, 1989; Portal, 1996), siendo una cuestión taxonómica aún por resolver, aunque en cualquier caso el nombre válido para el taxón pirenaico es *F. airoides*, que es el más antiguo disponible en su categoría.

Sobre la base del estudio efectuado, se reconocen dos pautas de variación con categoría de subespecie. Por un lado, *F. airoides* subsp. *airoides*, que incluye las plantas con diámetro foliar y piezas florales menores, muy localizadas en el Valle de Núria – aunque salpican otras localidades del Pirineo oriental–, y *F. airoides* subsp. *niphobia*, ampliamente distribuida por el Pirineo central y oriental. Se trata de dos taxones muy parecidos, en cuyas diferencias biométricas subyacen probablemente las diferencias en el nivel de ploidía, y entre los que se han detectado algunos individuos de carácter transicional<sup>5</sup>.



**Mapa 2.** Área de distribución de *F. airoides* subsp. *airoides* (círculos blancos) y *F. airoides* subsp. *niphobia* (círculos amarillos) en la Península Ibérica.

<sup>5</sup> Nuria, Nou Creus, 2-IX-1914, *F. Sennen* (MA 11886).



Foto 2.1. Lectotipo de *F. airoides* (herb. Lamarck, P)

*Clave para las subespecies*

1. Hojas de los brotes estériles con limbo de (0,2)0,3-0,5 mm de diámetro; panícula con 6-14 espiguillas; espiguillas 3,8-5,5(6) mm; gluma inferior 1,5-2,5 mm, la superior 2,5-3,2 mm; lema 2,8-3,5(3,7) mm, el de la segunda flor con arista de 0,7-1,6 mm; anteras 1,3-1,8 mm..... **a. subsp. airoides**
- Hojas de los brotes estériles con limbo de (0,35)0,4-0,7 mm de diámetro; panícula con 8-28 espiguillas; espiguillas 4,5-7(7,5) mm; gluma inferior (2)2,3-3,3(3,5) mm, la superior de 3-4(4,3) mm; lema 3,5-4,3(4,5) mm, el de la segunda flor con arista de 0,8-2,2 mm; anteras 1,7-2,5(2,7) mm ..... **b. subsp. niphobia**

**a. subsp. airoides**

*Festuca montis-aurei* Delarbre, Fl. Auvergne: 86 (1795) [*Ind. loc.*: "J'ai découvert cette plante au Mont-d'Or, aux environs des sources de la Dordogne en 1756"]

*Festuca alpina* var. *montis-aurei* (Delarbre) Nyman, Consp. Fl. Eur.: 829 (1882)

*Festuca supina* auct. pyr., non *F. supina* Schur, Enum. Pl. Transsilv.: 784 (1866)

Tallos (6)8-20(25) cm, de escabriúsculos a densamente escábridos o hírtulos al menos bajo la inflorescencia. Hojas de los brotes estériles con vaina glabra o escabriúscula, con 5-7 nervios visibles; aurículas 0,05-0,1 mm; limbo 2,5-7,5 cm × (0,2)0,3-0,5 mm, capiliforme, recto o algo curvo, poco rígido, glabro, liso o escabriúsculo. Inflorescencia (1,5)2-4,3 cm, densa, linear, con 6-14 espiguillas, y raquis provisto de (5)6-9 nudos, con 1-3 ramas hacia la base. Espiguillas 3,8-5,5(6) mm, con 3-4(5) flores fértiles. Gluma inferior 1,5-2,5 mm, la superior 2,5-3,2 mm. Lema 2,8-3,5(3,7) mm, por lo general aculeado hacia la mitad apical, el de la flor inferior con arista de 0,5-1 mm, el de la segunda flor con arista de 0,7-1,6 mm, y el resto con arista hasta 1,5 mm. Anteras 1,3-1,8 mm.

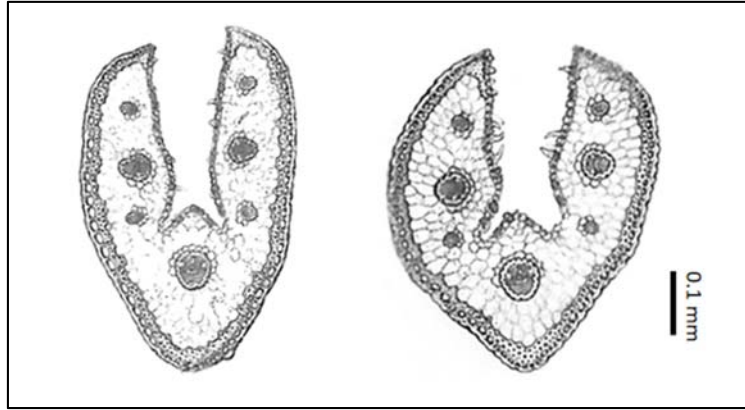
**Número cromosómico:**  $2n = 14$  (Kerguelen, 1975). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de julio a agosto.

**Ecología:** pastos alpinos, crestas, preferentemente silíceo, puntualmente sobre calizas, 2.000-2.600 m.

**Distribución general:** España y Francia (Pirineos y macizo central francés).

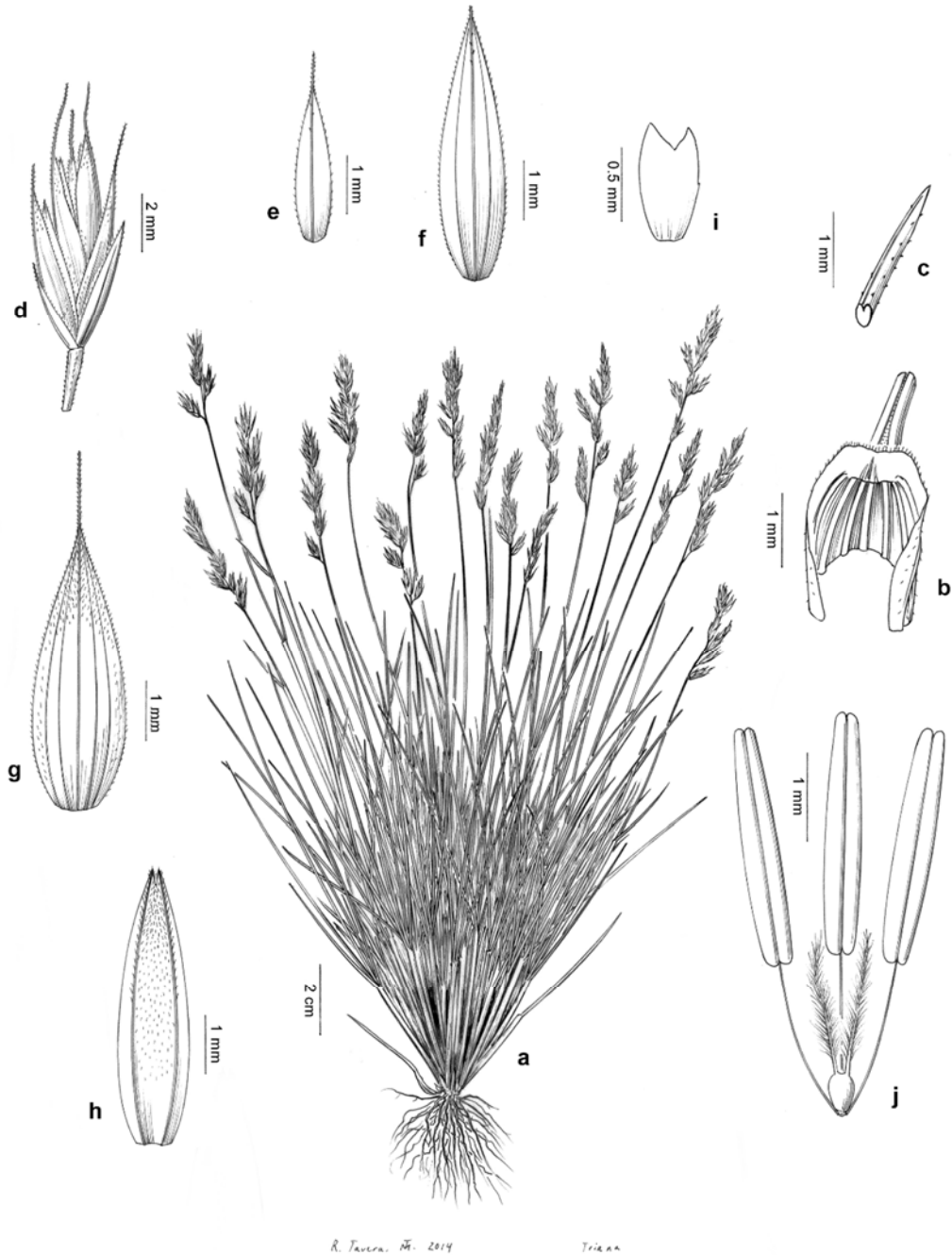
**Distribución peninsular:** noreste de España. **Esp.:** Ge L (Mapa 2).



**Figura 2.1.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. airoides* subsp. *airoides*.

**Material estudiado:**

ESPAÑA. **Gerona.** Cima de Gra de Fajol, 29-VIII-1928, *J. Cuatrecasas* (MA 11928). Nuria, Val de Mulleres, 2-IX-1914, *F. Sennen* (MA 11885). Vall de Nùria, camino a Pico Noufonts, 23-VII-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61416 y COFC 61417). **Lérida-Barcelona.** Puerto de Comabella, 17-VII-1969, *J. Fernández Casas* (MA 415890).



**Lámina 2.2.** *Festuca airoides* subsp. *niphobia*, (a-k) Puerto de Envalira, camino hacia el Pic Maia, Andorra (COFC 61409): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, detalle del ápice del limbo foliar; **d**, espiguilla; **e**, gluma inferior, en vista abaxial; **f**, gluma superior, en vista abaxial; **g**, lema, en vista abaxial; **h**, pálea, en vista abaxial; **i**, lodícula; **j**, verticilos sexuales.



**b. subsp. niphobia** (St.-Yves) Martínez-Sagarra, **comb. nov.**

*Festuca ovina* subvar. *niphobia* St.-Yves in Bull. Soc. Bot. France 71: 29 (1924)  
[basión.]

*Festuca niphobia* (St.-Yves) Kerguélen in Bull. Soc. Bot. France 123: 320  
(1976)

*Festuca ovina* f. *crassior* St.-Yves in Bull. Soc. Bot. France 71: 30 (1924) [*Ind. loc.*:  
"En mélange avec le type (= *F. ovina* subvar. *niphobia*); beaucoup plus  
rare"]

*Festuca ovina* var. *molinieri* Litard. in Bull. Soc. Bot. France 84: 101 (1937) [*Tipo*:  
"Hab. in pascuis alpinis lapidosis, solo schistose, Andorrae: in jugo «En  
Valira» dicto, ad alt. 2.410 m., ubi cl. R. Molinier d. 25 augusti 1936  
invenit.— Tipo in Herb. R. de Litardière", no visto<sup>6</sup>]

*Festuca indigesta* subsp. *molinieri* (Litard.) Kerguélen in Lejeunia, ser. 2, 75:  
159 (1975)]

*Festuca ovina* subsp. *molinieri* (Litard.) O.Bolòs & Vigo, Fl. Països Catalans 4:  
351 (2001)

*Festuca molinieri* (Litard.) Rivas Mart. in Itinera Geobot. 18(2): 485 (2011)

*Festuca ovina* var. *marchandii* Litard. in Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 79: 275  
(1944) [*Ind. loc.*: "Hab. in Pyrenaeis, in monte "Serre del Bouc" dicto, prope  
Melles (Haute-Garonne), ubi cl. Marchand ann. 1816 legit. - Tipo in Herb.  
Lap., no visto"]

*Festuca verguini* Sennen, nom. nud. in sched. (MA 11890!)

*Ind. loc.*: "France: très répandu dans la région alpine des Pyrénées-Orientales; plus  
rare dans les Hautes-Pyrénées. Andorre: Pic d'Embalire, herb. Gaud. (herb.  
Lausanne). Catalogne: Combe de Mourrens. Vieille-Castille: Penalara, leg. Boiss.  
et Reut. sub *F. recurvifolia* Lag. (ex herb. Boiss. in herb. Laus.)".

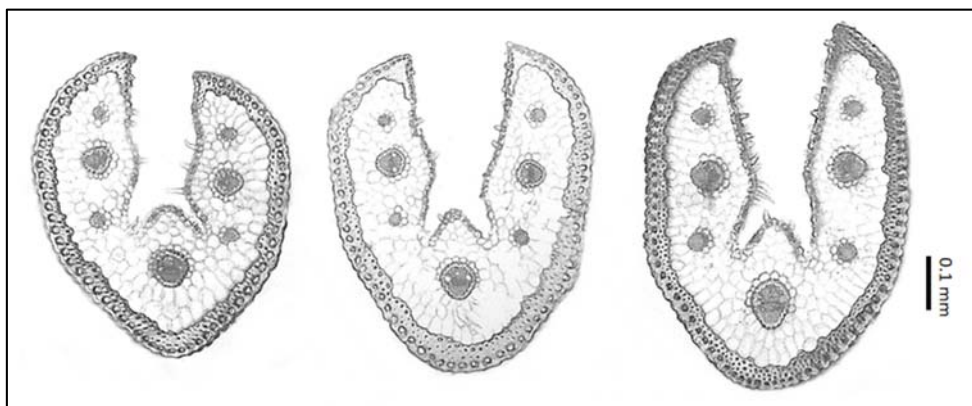
*Lectotipo*: "Pl. de France n° 7 – Vallée de Llo / Pyr.-Orientales.-) / Crête entre la  
Pique del Qué et Serre des Clots / alt. 2380 m, 5 Juillet 1914 / E. J. Neyraud." (G  
164938 imagen!, ejemplar derecho –designado aquí–; Kerguélen & Plonka, 1988a)  
(Foto 2b).

---

<sup>6</sup> Se ha revisado el herbario de Litardière disponible a través de la web del Herbario de Génova, y no se ha encontrado material alguno que pueda ser seleccionado como tipo.

*Ic.*: lám. 2b (véanse también Kerguélen & Plonka, 1989: 220; Fuente & Ortúñez, 1998: 92; Portal, 1999: 212).

Tallos 10-25 cm, de hirtulos a densamente escábridos al menos bajo la inflorescencia. Hojas de los brotes estériles con vaina de glabra a densamente escábrida o hirtula, con 5-7 nervios visibles; aurículas 0,1-0,2 mm; limbo (3,5)5-11 cm × (0,35)0,4-0,7 mm, capiliforme, erecto, recto o curvado, ± rígido, por lo general escabriúsculo o escábrido al menos hacia el ápice. Inflorescencia 2,1-4,5 cm, linear, densa y por lo general con las espiguillas de la zona media aglomeradas, con 8-28 espiguillas, y raquis provisto de 6-10 nudos, con 1-3 ramas hacia la base. Espiguillas 4,5-7(7,5) mm, con 3-6 flores fértiles. Gluma inferior de (2)2,3-3,3(3,5) mm y la superior de 3-4(4,3) mm. Lema 3,4-4,3(4,5) mm, densamente aculeado en la mitad apical y excepcionalmente con cilios en los márgenes, el de la flor inferior con arista de (0,5)0,7-1,4 mm, el de la segunda flor con arista de 0,8-2,2 mm y el resto con arista hasta 2,3 mm. Anteras 1,7-2,5(2,7) mm.



**Figura 2.2.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. airoides* subsp. *niphobia*.

**Número cromosómico:**  $n = 14$  (Fuente *et al.*, 2001, en material francés);  $2n = 28$  (Kerguélen, 1975, 1983, en material andorrano; Fuente *et al.*, 2001, en material francés). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de julio a agosto.

**Ecología:** pastos alpinos, en crestas, terrenos pedregosos y claros de pinar; 2.000-2.900 m.

**Distribución general:** España y Francia.

**Distribución peninsular:** noreste de España. **And. Esp.:** Ge L (Mapa 2).



Foto 2.2. Lectotipo de *F. ovina* subvar. *niphobia* (G 164938)

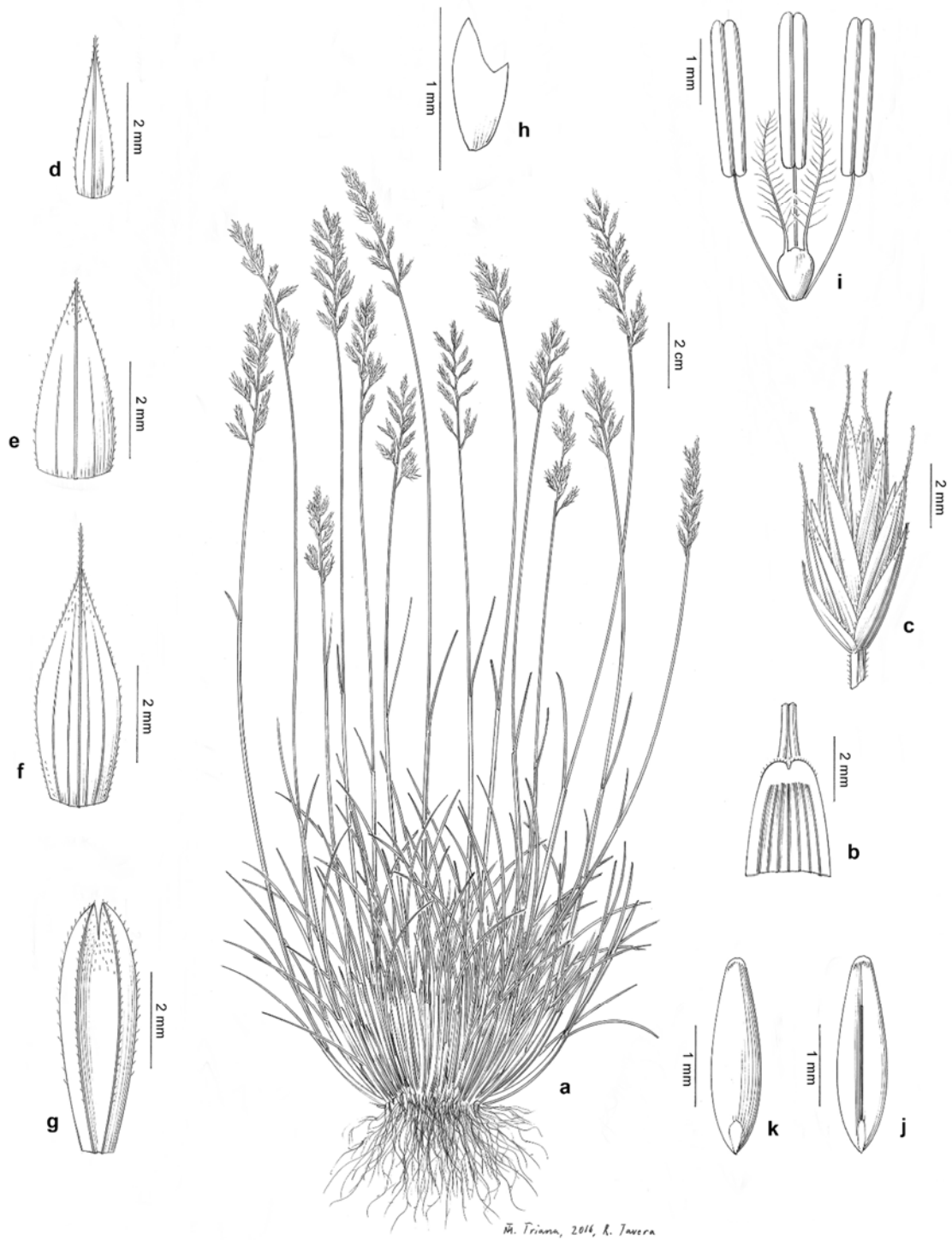
**Observaciones.-**

Las plantas de mayor porte y con tamaños de anteras y piezas florales más grandes (al menos del lema) se localizan en el Port d'Envalira (Andorra), que es el locus clásico

de *Festuca ovina* var. *molineri* (Saint Yves, 1924). El estudio del material pirenaico muestra que las plantas andorranas parecen constituir tan solo el extremo de variación de la subsp. *niphobia*, a la cual se adscriben, y cuya variabilidad morfológica es más amplia. Taxón variable en la rigidez y presencia de acúleos del limbo, y en la presencia y densidad de indumento bajo la panícula.

**Material estudiado:**

ANDORRA. **Encamp.** Pas de la Casa, Pic Maià, 28-VII-2011, A. Pujadas (COA 52162). Pas de la Casa, Envalira, Pic Nègre, 27-VII-2008, A. Pujadas (COA 52903 & 52904). Port d'Envalira, 30-VII-1991, I. Aizpuru (MA 714111). Port d'Envalira, camino hacia el Pic Maia, 24-VII-2014, E. López & G. Martínez (COFC 61409) Subida de Grau-Roig a Estanys dels Pessons, 3-VII-1992, C. Navarro et al. (MA 525600). **Canillo-Ordino.** Coll de Ordino, camino del Pic de Casamanya, 5-VII-1992, G. Nieto Feliner (MA 514894). Coll d'Ordino-Casamanya, 5-VII-1992, P. Montserrat, D. Gómez & J. L. Benito (JACA 172092, 175892 & 175992). ESPAÑA. **Gerona.** Cerdagne, Col de Finestrelles, 12-VIII-1919, F. Sennen (MA 11889). Cerdagne, Le Cambredase, 4-VIII-1915, F. Sennen (MA 11890). Vallter 2000 estación de Esquí, Plans de Coma Armada, 09-VII-1999, R. Gamarra & E. Ortúñez (JACA 55599). **Lérida.** Collada Barradós, Valle de Arán, 09-VII-1992, P. Montserrat, J. A. Sesé & J. L. Benito (JACA 232692). Esterri D'Aneu, Vall Gerber, Pico de Bassiero, 27-VII-2003, J. V. Ferrández Palacio (JACA 276195). Puig de la Baqueira, valle de Arán, 9-VII-1966, S. Rivas Martínez (MA 538339, MA 538415 & JACA 309295). FRANCIA. Pirineos Orientales, por encima del Pas de la Casa, entre l'Etang Nègre y el nacimiento de l'Ariège, cerca de la frontera andorrana, 25-VII-1982, B. de Retz (JACA 267387).



**Lámina 3.** *Festuca aragonensis*, (a-i) Moncayo, Zaragoza (COFC 61546): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales; **j**, cariópsis en vista adaxial; **k**, cariópsis en vista abaxial

**3. F. aragonensis** (Willk.) Fuente & Ortuñez in Itinera Geobot. 10: 347 (1997) (Foto 3.1)

*Festuca indigesta* var. *aragonensis* Willk. in Willk. & Lange, Prodr. Fl. Hispan. 1: 94 (1861) [basión.]

*Festuca ovina* subvar. *aragonensis* (Willk.) St.-Yves in Candollea 1: 6 (1922)

*Festuca indigesta* subsp. *aragonensis* (Willk.) Kerguélen in Lejeunia ser. 2, 75: 158 (1975)

*Ind. loc.*: “in Aragón, monte Moncayo ad 5000', Wk.”

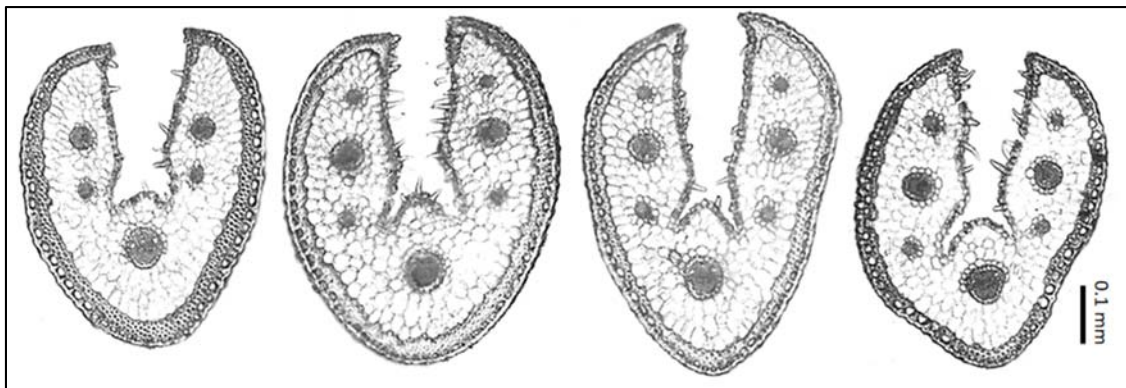
*Lectotipo*: “in glareosis summi jugi montis Moncayo, 15 julii 1850” (herb. Willk., COI 38003!, ejemplar izquierdo –designado aquí–; Fuente *et al.*, 1997) (Foto 3.2)

*Ic.*: lám. 3 (véase también Fuente & Ortúñez, 1998: 90)

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos 10-22(25) cm × 0,3-0,5 mm, erectos, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros, lisos o escabriúsculos o a veces escábridos bajo la inflorescencia, verdes o ligeramente verdoso-purpúreos, con 0-1 nudo visible y próximo a la base, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres en 1/2 distal, verde y herbácea al principio, papirácea, pajiza o marrón en la madurez, glabra, lisa, con 5-7 nervios, marcescente, que no se disgrega en fibras en la madurez; aurículas 0,05-0,3(0,4) mm, obtusas y redondeadas, brevemente cilioladas en el ápice; lígula 0,1-0,2(0,3) mm, membranácea, truncada, algo cilioladas en el ápice; limbo (2)3,8-6(7,5) cm × 0,4-0,7 mm, setáceo, recto o algo curvado, rígido, no pungente, conduplicado, de sección elíptica u obovado-elíptica –mostrando el esclerénquima subepidérmico continuo en la cara abaxial, más rara vez algo interrumpido, y a veces con un islote coincidente con las costillas en la cara adaxial, 5-7 nervios, 2 valles y 1 costilla, cara adaxial con superficie escábrida, y cara abaxial lisa (Figura 3)–, con ápice agudo, glabro, liso o algo aculeado hacia el ápice. Hojas caulinares 1, similar a las de los brotes estériles, con aurículas de 0,1-0,3 mm, lígula de 0,1-0,3(0,4) mm, y limbo de 1,5-2,5 cm × 0,4-0,6 mm. Inflorescencia (2,3)2,7-4,5(5) cm, en panícula densa, linear-oblonga, con 10-16(18) espiguillas, y eje provisto de 7-8 nudos –entrenado más bajo de 0,6-0,9 cm–, densamente antrorso-escábrido, con 2-3 ramas –primera rama simple, de 1,2-1,9 cm y con (2)3-4 espiguillas–, solitarias, erectas y ± adpresas. Espiguillas 5,3-7(7,8) mm, comprimidas lateralmente, elípticas u oblongo-elípticas, verdes o verdoso-purpúreas,



pedunculadas, con pedúnculo de 0,6-1,5(1,9) mm, ligeramente engrosado en el extremo, 3-6 flores fértiles y 1 flor estéril apical y  $\pm$  rudimentaria. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, ciliolados, con acúleos dispersos en los bordes y a veces también en el nervio medio hacia el ápice, agudas o atenuadas, verdoso-purpúreas; la inferior de 2,1-3,2 mm, linear-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de (3)3,2-4,3(4,5) mm, ovado-lanceolada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 3,6-4,7(5) mm, ovado-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes escariosos, lisos o más rara vez con tricomas hacia el tercio superior, liso o inconspicuamente antrorso-escábrido en el dorso hacia la parte distal, verdoso o verdoso-purpúreo en los márgenes, con 5 nervios; callo  $\pm$  elíptico; arista del lema de la flor inferior de 0,5-1 mm, el de la segunda flor con arista de 0,5-1,5(1,7) mm, y hasta de 1,5(1,7) mm en el resto, escábrida. Pálea (3,5)3,7-4,3 mm, subigual o poco más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Lodículas 0,7-0,8 mm, bilobuladas. Anteras 1,7-2,5(2,7) mm, lineares, amarillas. Ovario glabro. Cariopsis 2-2,4 mm  $\times$  ca. 0,6-0,7 mm, adherida a la pálea, glabra.



**Figura 3.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. aragonensis*.

**Número cromosómico:**  $2n = 28 + 0-6B$  (Ortúñez & Fuente, 1995, sub *F. indigesta* subsp. *aragonensis*; Fuente *et al.*, 2001);  $n = 14 + 0-4B$  (Fuente *et al.*, 2001). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de mayo a agosto.

**Distribución mundial:** endemismo de la Península Ibérica.

**Distribución peninsular:** noreste de España (Sierra del Moncayo). **Esp.:** So Z (Mapa 3).

**Ecología:** en claros de matorral, gleras, pedregales y roquedos sobre substrato ácido; (1.500)1.700-2.315 m.



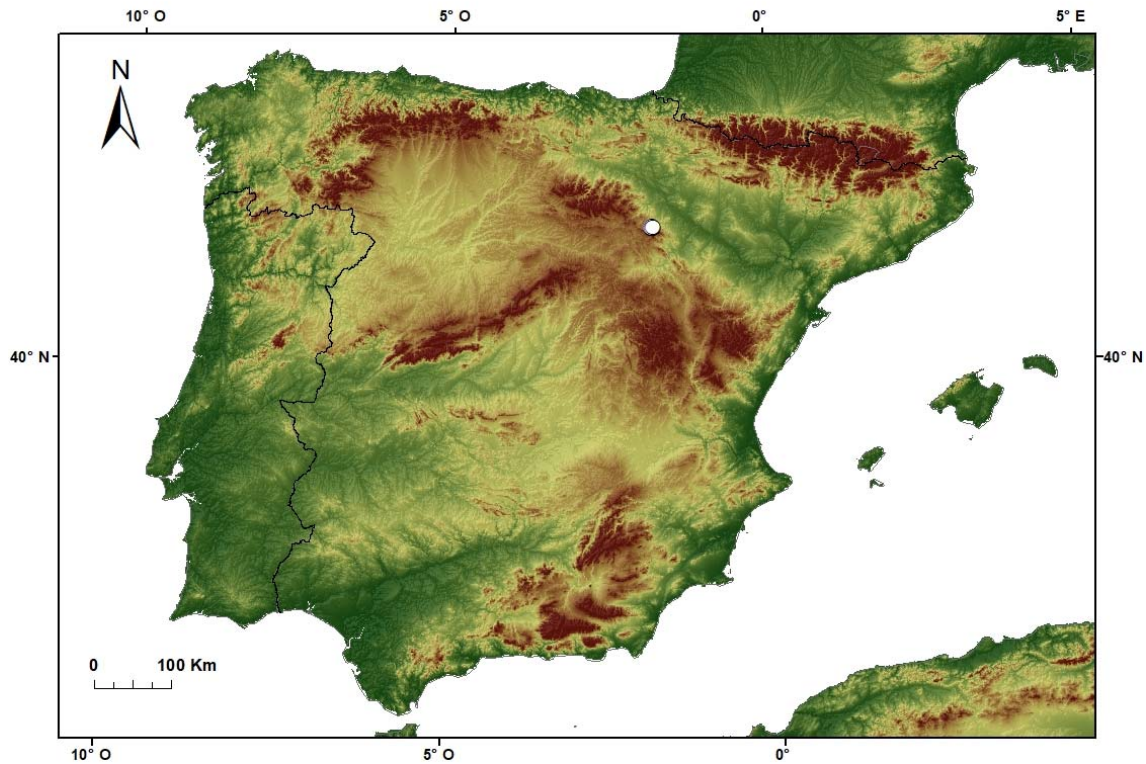
Foto 3.2. Lectotipo de *F. indigesta* var. *aragonensis* (herb Willk., COI 38003).

**Observaciones.-**

Taxón descrito de la Sierra del Moncayo (Willkomm, 1861; sub *F. indigesta* var. *aragonensis*), de donde es endémico, pero que ha sido interpretado de manera errónea por algunos autores. Markgraff-Dannenmberg (1980) identifica como *F. indigesta* subsp. *aragonensis* las plantas pequeñas de taxones parecidos, por lo que extendió su

distribución a otras montañas de España, norte de Portugal, y el suroeste de Francia. Esto mismo explica las citas del taxón en el noroeste de África (Catalán *et al.*, 2002; Dobignard & Chatelain, 2010) y la identificación bajo este nombre de muchas plantas en los herbarios estudiados, que son en realidad ejemplares de pequeño tamaño pertenecientes a otros taxones (p. ej., *F. summilusitana* subsp. *lagascae*, *F. vettonica*, etc.).

La plantas de esta especie tienen gran parecido con las plantas hexaploides de *F. summilusitana* subsp. *cebollae* que viven en las cercanas sierras de Urbión, Neila y Demanda, de las que se diferencian principalmente por las lemas con arista de menor tamaño, aunque algunos individuos son de difícil adscripción. Se parecen también a las de *F. summilusitana* subsp. *lagascae*, de las que difieren por sus aurículas de menor tamaño, al igual que lo son también la arista de las lemas, las piezas florales y el diámetro del limbo de las hojas de los brotes estériles.



Mapa 3. Área de distribución de *F. aragonensis* en la Península Ibérica.

**Material estudiado:**

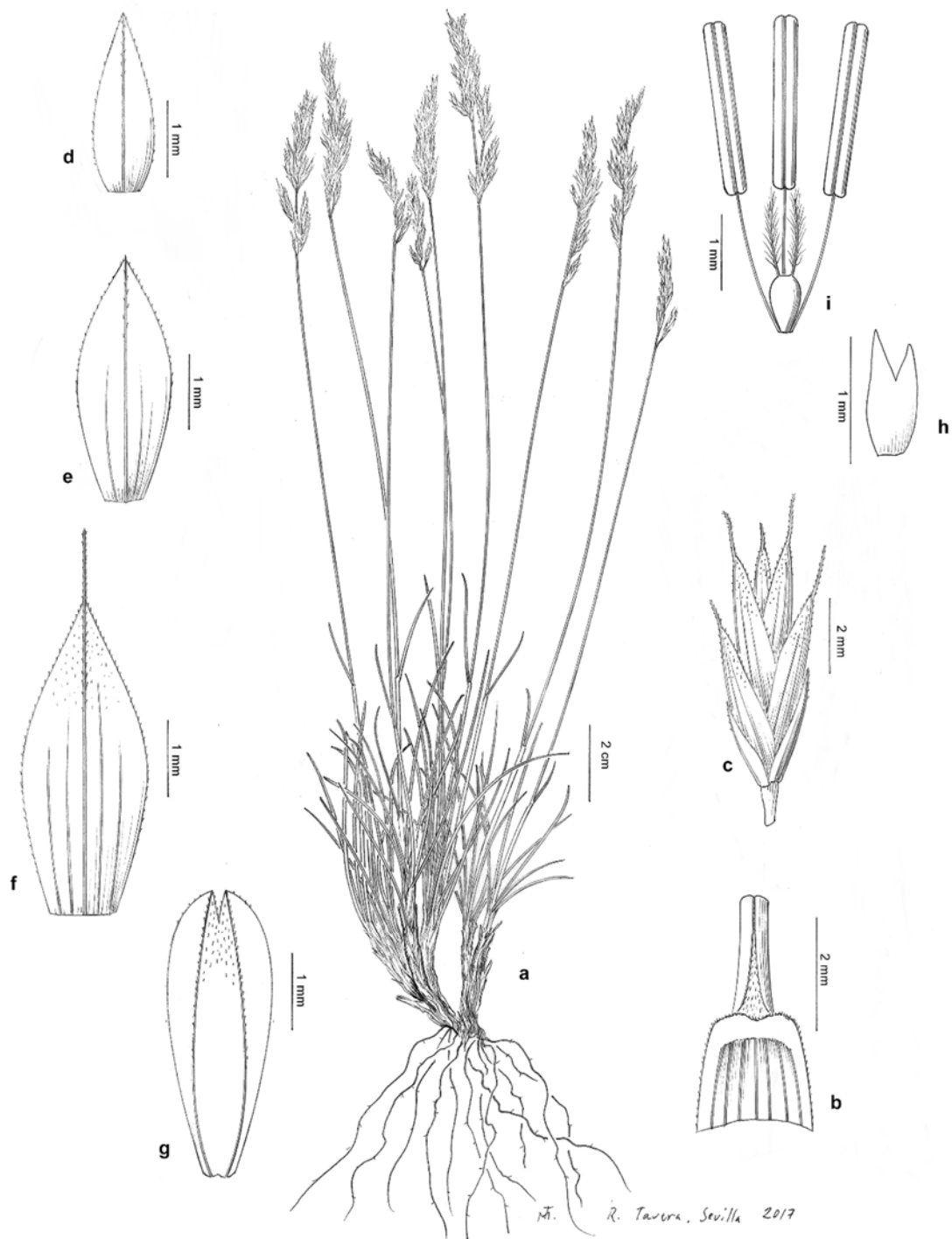
**Soria.** Ágreda, Sierra del Moncayo, 1-VI-1933, L. Ceballos (MA 12068); ídem, 17-VII-1935, C. Vicioso (MA 12071). "Herbarium Willkommii / In glareosis summi jugi montis Moncayo / 15 julii 1850" (COI 38003). Moncayo, collado entre el alto del Santuario y el pico Moncayo, Ágreda, 27-VI-1995, E. Ortúñez & L. M. Ferrero (MAF 159615). **Zaragoza.** Añón, circo de Morca parte sur, 7-VII-1999, D. & P. M. Uribe Echebarría (JACA 507399). Tarazona, circo





**Foto 3.1.** Hábito de *F. aragonensis*. Porte (Sierra del Moncayo, Zaragoza, España).

glaciar de San Miguel o del Cucharón, 10-VI-1999, *D. & G. Gómez & P. M. Uribe Echebarría* (JACA 261412). Tarazona, pico Nariz, 20-VI-2000, *P. M. Uribe Echebarría* (JACA 48600). Cumbre del Moncayo, 5-VIII-1898, *Vicioso* (MA 12062 & MA 12063); ídem, por encima del santuario camino de la cima, 27-VI-1995, *E. Ortúñez & L. M. Ferrero* (MAF 159613 & MAF 159614); ídem, 10-VI-2001, *P. Catalán, J. A. López Rodríguez, P. Torrecilla & D. Stancik* (MA 780482); ídem, 25-V-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61546); ídem, 1-VII-2003, *R. Alonso* (LEB 82260).



**Lámina 4.** *Festuca vettonica*, (a-i) La Serrota, Ávila (MAF 159682): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales preantésicos.

**4. F. vettonica** Fuente, Ortúñez & Ferrero in Lazaroa 20: 5 (1999)

*Holotipo*: “Spain, Ávila, Cepeda de la Mora, La Serrota, Canto de la Oración, 30TUK2883, 1950 m, 22-VI-1995, Leg. V de la Fuente & L.M. Ferrero” (MAF 157258!) (Foto 4).

*Ic.*: lám 4 (véase también Fuente *et al.*, 1999b: 4).

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos de 9-26 cm × 0,3-0,6 mm, erectos, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros, lisos, de verdes a verdoso-purpúreos o pardusco-rojizos, con (0)1 nudo visible, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres en 1/3-1/4 distal, verde y herbácea al principio y pajiza en la madurez, glabra, lisa, con 7 nervios, marcescente, que no se disgrega en fibras en la madurez; aurículas 0,2-0,5(0,6) mm, obtusas, brevemente cilioladas en el ápice; lígula (0,1)0,2-0,5 mm, membranácea, truncada, brevemente ciliolada; limbo 1,8-5 cm × 0,5-0,8 mm, setáceo, recto o ± erecto-curvado, rígido, no pungente, conduplicado, de sección elíptica u obovado-elíptica –mostrando el esclerénquima subepidérmico continuo hacia la cara abaxial y a veces formando islotes coincidentes con las costillas en la cara adaxial, (5)7 nervios, (3)4 valles y (2)3 costillas, con cara adaxial escábrida, especialmente sobre las costillas, y cara abaxial lisa (Figura 4)–, glabro, liso, con ápice agudo y ± aculeado. Hojas caulinares 1, similar a las de los brotes estériles, con aurículas de 0,3-0,6 mm, lígula de 0,2-0,4 mm, y limbo de 1-2,7 cm × 0,3-0,5 mm. Inflorescencia 1,8-4,5 cm, en panícula densa, linear-oblonga, con 9-20 espiguillas y raquis provisto de 6-10 nudos –entrenado más bajo de 1-1,5 cm–, antrorso-escábrido, con (1)2-4 ramas hacia la base –primera rama casi siempre simple, de 1,2-2 cm y con 2-7 espiguillas–, solitarias, erectas y ± adpresas. Espiguillas (4,8)5-6,5(7) mm, comprimidas lateralmente, oblongo-elípticas, verdes o verdoso-purpúreas, con pedúnculo de 0,5-2,1 mm, ligeramente engrosado en el extremo, 3-4 flores fértiles y 1 estéril apical y ± rudimentaria, a veces difícilmente apreciable. Glumas 2, desiguales, escariosas en los márgenes, agudas o acuminadas, cilioladas, lisas o con algún acúleo en el dorso, verdoso-purpúreas o predominantemente purpúreas; la inferior de (1,8)2-2,6 mm, linear-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de 2,7-3,5 mm lanceolada o lanceolada-acuminada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 3,8-4,4 mm, oblongo-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes escariosos, ± escábrido sobre el nervio central y también hacia el ápice, verde o



variegado-purpúrea en el ápice y en los márgenes, con 5 nervios; callo elíptico; arista del lema de la flor inferior de (0,6)0,7-1,1 mm, el de la segunda flor con arista de 0,7-1,3(1,7) mm, y hasta de 1,8 mm el resto, escábrida. Pálea 3,7-4,2 mm, subigual o poco más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Lodículas 0,6-0,7 mm, bífidas. Anteras (1,6)2-2,5 mm, lineares, variegado-purpúreas al principio o amarillo claro. Ovario glabro. Cariopsis no estudiada.

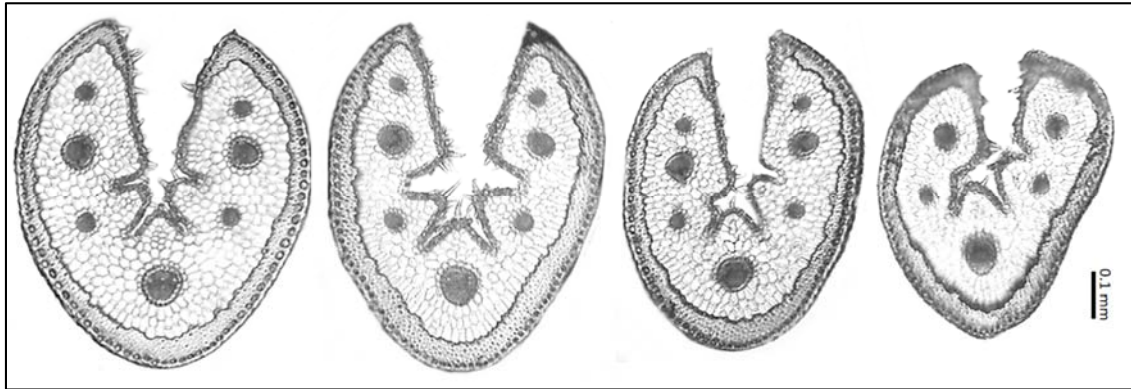
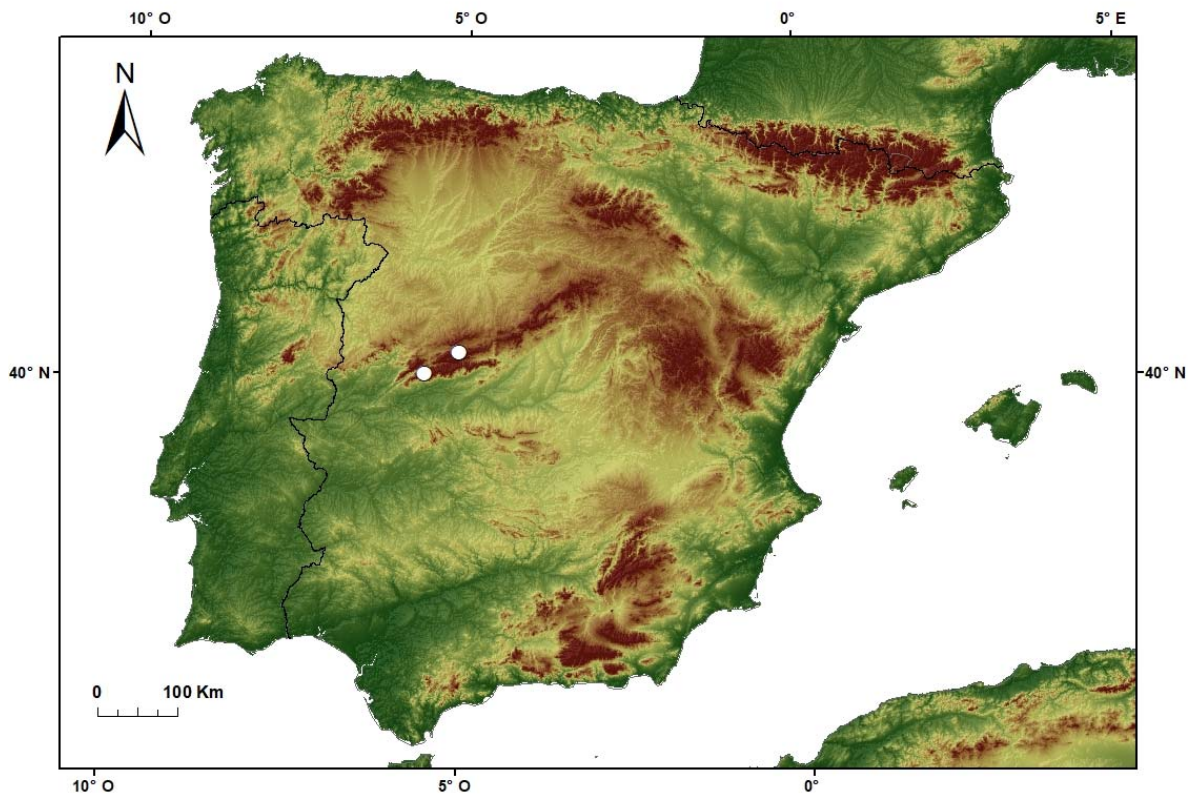


Figura 4. Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. vettonica*.



Mapa 4. Área de distribución de *F. vettonica* en la Península Ibérica.



Foto 4. Holotipo de *F. vettonica* (MAF 157258).

**Número cromosómico:**  $2n = 14$  (Fuente *et al.*, 1999b; Fuente *et al.*, 2001). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de junio a julio.

**Distribución mundial:** endemismo de la Península Ibérica.

**Distribución peninsular:** centro de la Península Ibérica (Sierra de Gredos). **Esp.:** Av (Mapa 4).

**Ecología:** pastos psicroxerófilos, sobre substratos ácidos (granitos); 1.900-2.300 m.

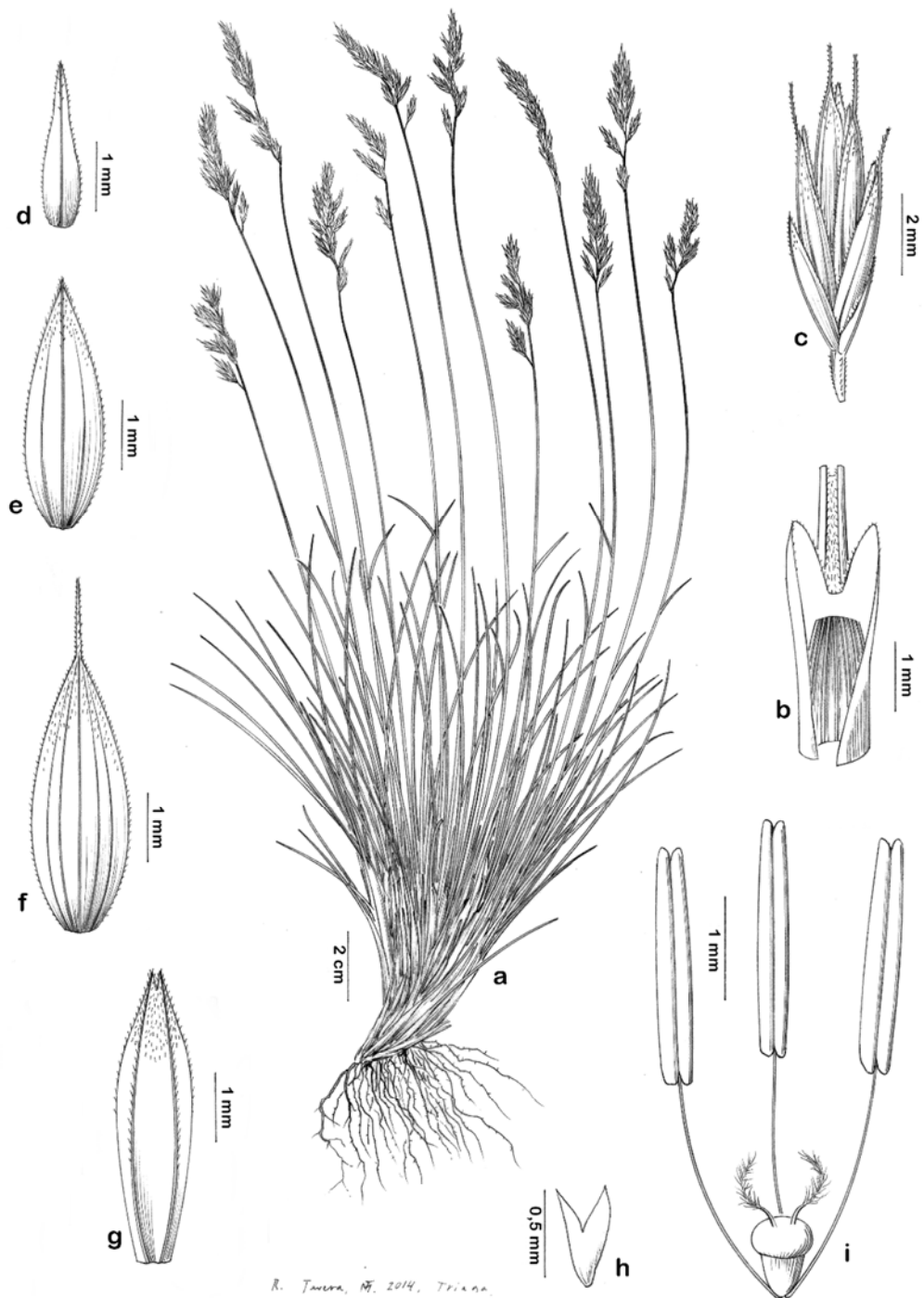
**Observaciones.-**

Taxón diploide poco frecuente y de distribución muy localizada en la Sierra de Gredos, donde llega a coexistir con *Festuca summilusitana* subsp. *summilusitana* (p. ej., en La Serrota), y del que se diferencia bien por tener menores tamaños de tallos, panículas y piezas florales.

**Material estudiado:**

ESPAÑA. **Ávila.** Cepeda la Mora, La Serrota, Canto de la Oración, 22-VI-1995, V. de la Fuente & L. M. Ferrero (MAF 157258 & MAF 159682). La Serrota, 7-VII-1983, M. Luceño (MA 508364); ídem, 2-VII-2016, G. Martínez & A. Martínez (COFC 62569). Navalguijo, Sierra de Gredos, 29-VI-1986, M. Luceño & P. Vargas (MA 515488).





**Lámina 5.** *Festuca longiauriculata*, (a, c-i) Calar Alto, Sierra de los Filabres, Almería (COFC 61278); b, puerto de la Ragua, Granada (COFC 61280): a, hábito; b, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; c, espiguilla; d, gluma inferior, en vista abaxial; e, gluma superior, en vista abaxial; f, lema, en vista abaxial; g, pálea, en vista abaxial; h, lodícula; i, verticilos sexuales.

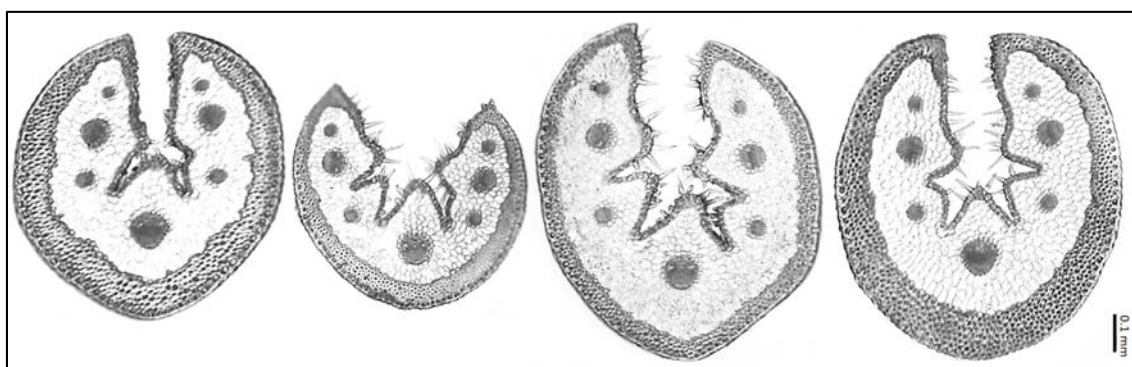
**5. F. longiauriculata** Fuente, Ortúñez & Ferrero in Parlatoarea 3: 67 (1999) (Foto 5.1)

*Holotipo*: “Spain, Almería, Fiñana, Alto de Padilla, 30SWG1923, 2000 m, 9-IV-1997, V. Fuente, L. M. Ferrero & E. Carrillo” (MAF 155112!) (Foto 5.2).

*Ic.*: lám 5 (véase también Fuente *et al.*, 1999a: 68)

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 30(40) cm × 0,3-0,6 mm, erectos o erecto-ascendentes, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros, lisos o a veces escabriúsculos bajo la inflorescencia, rarísima vez pubérulos, de verdes a verdoso-purpúreos o pardusco-rojizos en la vejez, con 0-1 nudo visible y próximo a la base, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres en 1/4-1/3 distal, verde y herbácea al principio, escarioso-hialinas y pajiza en la vejez, glabra, lisa, con 7-9 nervios –a veces los de los extremos poco marcados o no llegan al final–, marcescente, que por lo general se disgrega en fibras al final; aurículas (0,2)0,3-0,8 mm y ± obtusas en las hojas más antiguas, y de 0,4-1,4(1,8) mm y de ± obtusas a ligeramente agudas en las jóvenes, brevemente cilioladas en el ápice; lígula 0,2-0,5 mm en las hojas viejas y de 0,4-1 mm en las jóvenes, membranácea, truncada, ciliolada; limbo (2)3-9(12) cm × (0,4)0,5-0,8(0,85) mm, setáceo, ± recto o erecto-curvado, rígido, a veces algo pungente, conduplicado, de sección elíptica o ± circular –mostrando el esclerénquima subepidérmico continuo hacia la cara abaxial y a veces formando islotes coincidentes con las costillas en la cara adaxial, 7 nervios, 2-4 valles y 1-3 costillas, con cara adaxial escábrida, especialmente sobre las costillas, y cara abaxial lisa (Figura 5)–, verde, glabro, liso, con ápice agudo y acuminado, liso o con algún acúleo. Hojas caulinares 1, similar a las de los brotes estériles, aurículas de (0,2)0,3-0,9(1,2) mm, lígula de 0,2-0,8 mm, y limbo de 0,8-3,5(6) cm × 0,4-0,6 mm. Inflorescencia (2)2,5-5(6,5) cm, en panícula densa, linear-oblonga, con (10)14-31(39) espiguillas, y raquis provisto de 7-11(15) nudos –entrenado más bajo de (0,7)0,8-1,5(1,8) cm–, densamente antrorso-escábrido, con (2)3-4(6) ramas hacia la base –primera rama casi siempre simple, de 1,1-2(2,5) cm y con (2)3-7(8) espiguillas, rara vez reducida a 1 espiguilla–, solitarias, erectas y ± adpresas. Espiguillas (4,7)5,2-7,5(8,5) mm, comprimidas lateralmente, elípticas u oblongo-elípticas, verdes o verdoso-purpúreas, con pedúnculo de 0,6-2,6 mm, ligeramente engrosado en el extremo, 3-6(7) flores fértiles y 1 flor estéril apical y ± rudimentaria, a veces difícilmente apreciable –incluida a veces en el lema inferior–. Glumas 2, desiguales,

con márgenes estrechamente escariosos y ciliolados, con acúleos dispersos en los bordes de la mitad superior y a veces también en el nervio medio hacia el ápice, agudas o acuminadas, con más frecuencia verdoso-purpúreas, a veces muy teñidas de púrpura; la inferior de (1,8)2-2,9(3,2) mm, linear-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de (2,7)2,9-3,9(4,2) mm, ovado-lanceolada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema (3,2)3,4-4,4(4,7) mm, ovado-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes escariosos ligeramente ciliolados, y acúleos antrorsos en la mitad superior del dorso y sobre el nervio medio, verdoso o verdoso-purpúreo en los márgenes y hacia el ápice, con 5 nervios; callo circular o elíptico; lema de la flor inferior con arista de (0,4)0,5-1,4 mm, el de la segunda flor con arista de (0,7)0,9-1,8(2) mm, hasta de 2(2,3) mm en el resto, escábrida. Pálea 3,4-4(4,5) mm, subigual o poco más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Lodículas de 0,6-0,9 mm, bífidas o bilobadas. Anteras 1,5-2,3(2,8) mm, lineares, blanquecinas o de un amarillo claro y variegado-purpúreas hacia el ápice. Ovario glabro. Cariopsis 2,5-3,1 mm, adherida a la pálea.



**Figura 5.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. longiauriculata*.

**Número cromosómico:**  $2n = 14$  (Fuente *et al.*, 1999a; Fuente *et al.*, 2001). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

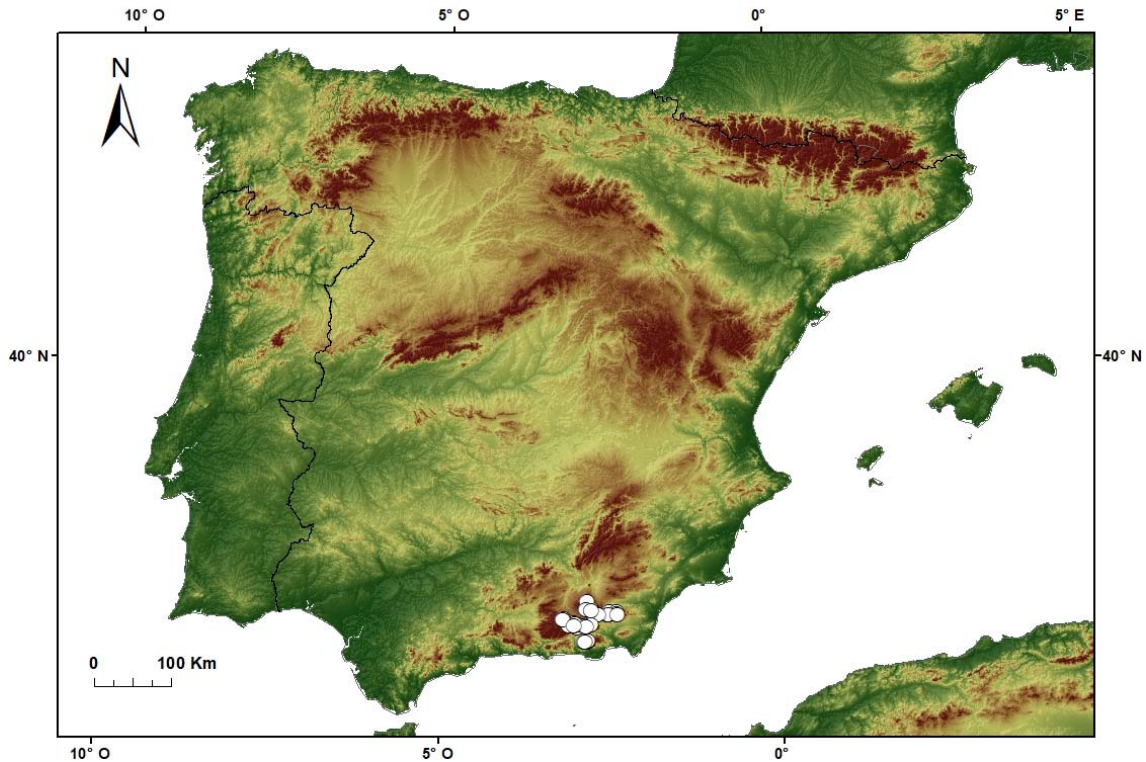
**Floración:** de (abril) mayo a julio.

**Distribución mundial:** endemismo de la Península Ibérica.

**Distribución peninsular:** sureste de la Península Ibérica (Alpujarras, Sierra de Baza, Sierra de los Filabres, Sierra de Gádor y Sierra Nevada). **Esp.:** Al Gr (Mapa 5).

**Ecología:** pastos, claros de bosque y matorral xeroacántico de montaña, en substrato ácido (esquistos) o básico (calizas); 1.600-2.200 m.





Mapa 5. Área de distribución de *F. longiauriculata* en la Península Ibérica.

**Observaciones.-**

La especie coexiste con *F. indigesta* y *F. hystrix* en algunas zonas de su área de distribución, con las que había sido confundida (Fuente *et al.*, 1999a). Con la primera lo hace en Sierra Nevada (en el Puerto de la Ragua) y en Sierra de Gádor (Almería), mientras que con *F. hystrix* puede coexistir solo de manera muy puntual en algunas sierras calcáreas del complejo Nevado-Filábride (p.ej., Tetica de Bacares, Almería), Sierra de Gádor y Sierra de Las Nieves. *Festuca longiauriculata* se diferencia de *F. indigesta* sobre todo en el menor tamaño de las piezas florales. De *F. hystrix* se diferencia en que las hojas de los brotes estériles de *F. longiauriculata* tienen el ápice del limbo agudo (y no aplastado), y en las vainas, que son abiertas en su parte distal (y no cerradas) y tienen mayor número de nervios (siete, y no tres). En los herbarios consultados, las plantas de la Sierra de Gádor habían sido identificadas como *F. segimonensis* (sub *F. indigesta* subsp. *hackeliana*), especie con la que no coexiste, y que se diferencia de *F. longiauriculata* por tener las hojas de los brotes estériles con vaina cerrada y piezas florales por lo general de mayor tamaño, entre otros caracteres. *Festuca longiauriculata* también coexiste en Sierra de Baza (Granada) con *F. greuteri* var. *greuteri*, taxón que había pasado desapercibido y que se describe en este estudio.



**Foto 5.1.** Hábito de *F. longiauriculata*, y detalles de la panícula y de las aurículas de la vaina (Calar Alto, Sierra de Los Filabres, Almería, España).

En algunas poblaciones almerienses (Calar Alto y Tetica de Bacares), aparecen puntualmente individuos de *F. longiauriculata* con hojas excepcionalmente gruesas y pungentes, que recuerdan a las de *F. indigesta*, pero las aurículas, muy prominentes, y los menores tamaños de las piezas florales se ajustan sin duda a la variabilidad típica de la especie.

**Material estudiado:**

ESPAÑA. **Almería.** Sierra de los Filabres, 3-VI-1929, *E. Gros* (MA 12058); ídem, 1-VII-1979, *F. Alcaraz* (MUB 2157); ídem, 16-VII-1991, *J. Peñas* (HUAL 7491); ídem, 17-VII-1991, *J. Peñas* (HUAL 7497). Sierra de Los Filabres, carretera de Bacares a Velefique, Collado Bajo, 29-VI-2017, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 64311). Sierra de los Filabres, Barranco de Las Cañadillas, próx. Pico Los Chisperos, 6-VI-1991, *J. Peñas* (HUAL 7495). Sierra de los Filabres, frente al Pico de Ruero, 27-VII-1991, *J. Peñas* (HUAL 7498). Fondón, Sierra de los Filabres, Morrón del Observatorio, 7-VII-2000, *P. Catalán & J. A. Rodríguez* (MA 780488). Sierra de los Filabres, Calar Alto, 25-VII-1984, *F. Alcaraz* (MUB 11941); ídem, próx. al observatorio, 19-VI-2013, *E. López & G. Martínez* (COFC 61278); ídem, 29-VI-2017, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 64315 & COFC 64316). Sierra de Los Filabres, Calar del Gallinero, 29-VI-2017, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 64320). Sierra de Los Filabres, Tetica de Bacares, 29-VI-2017, *J.*



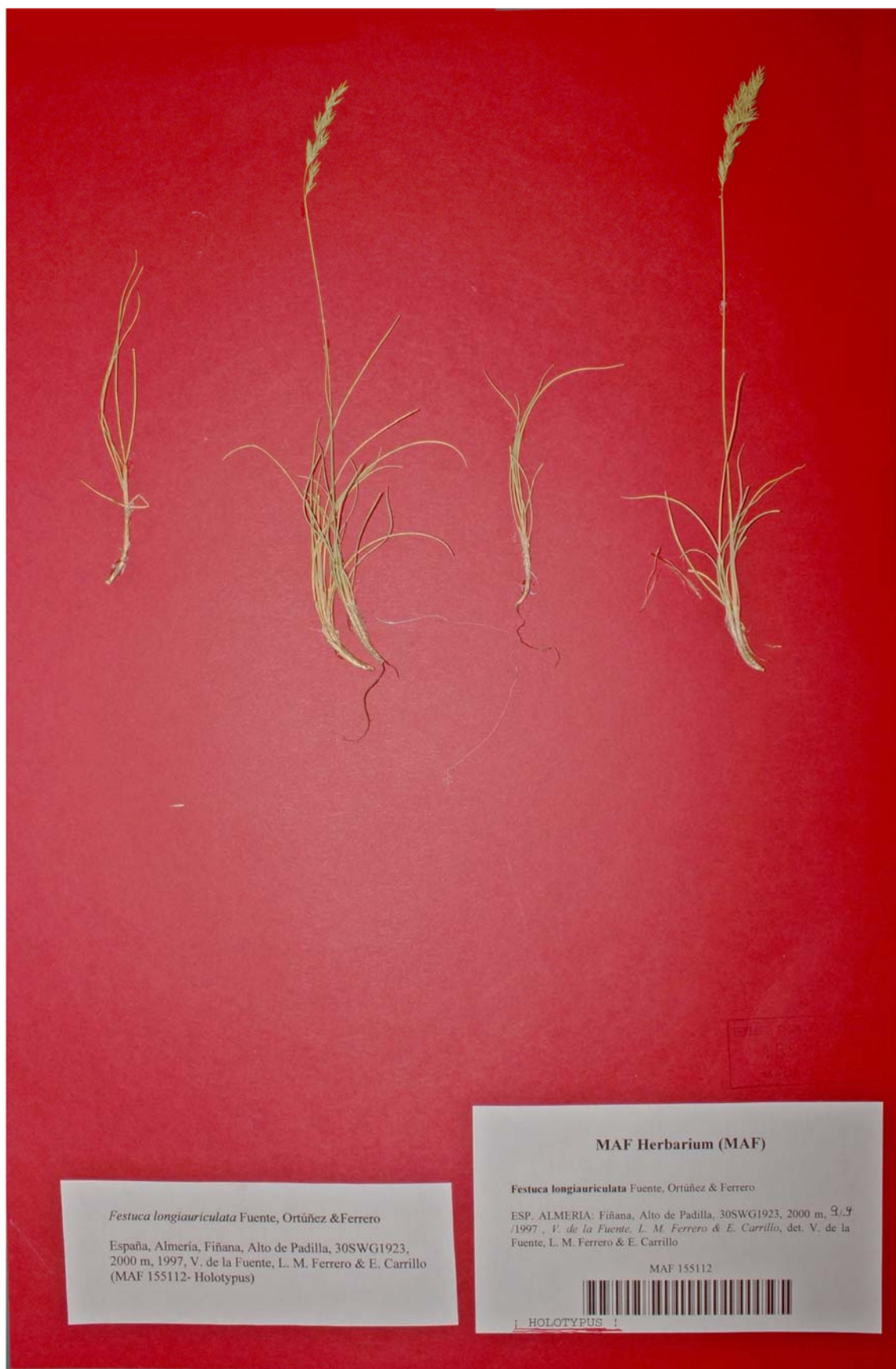
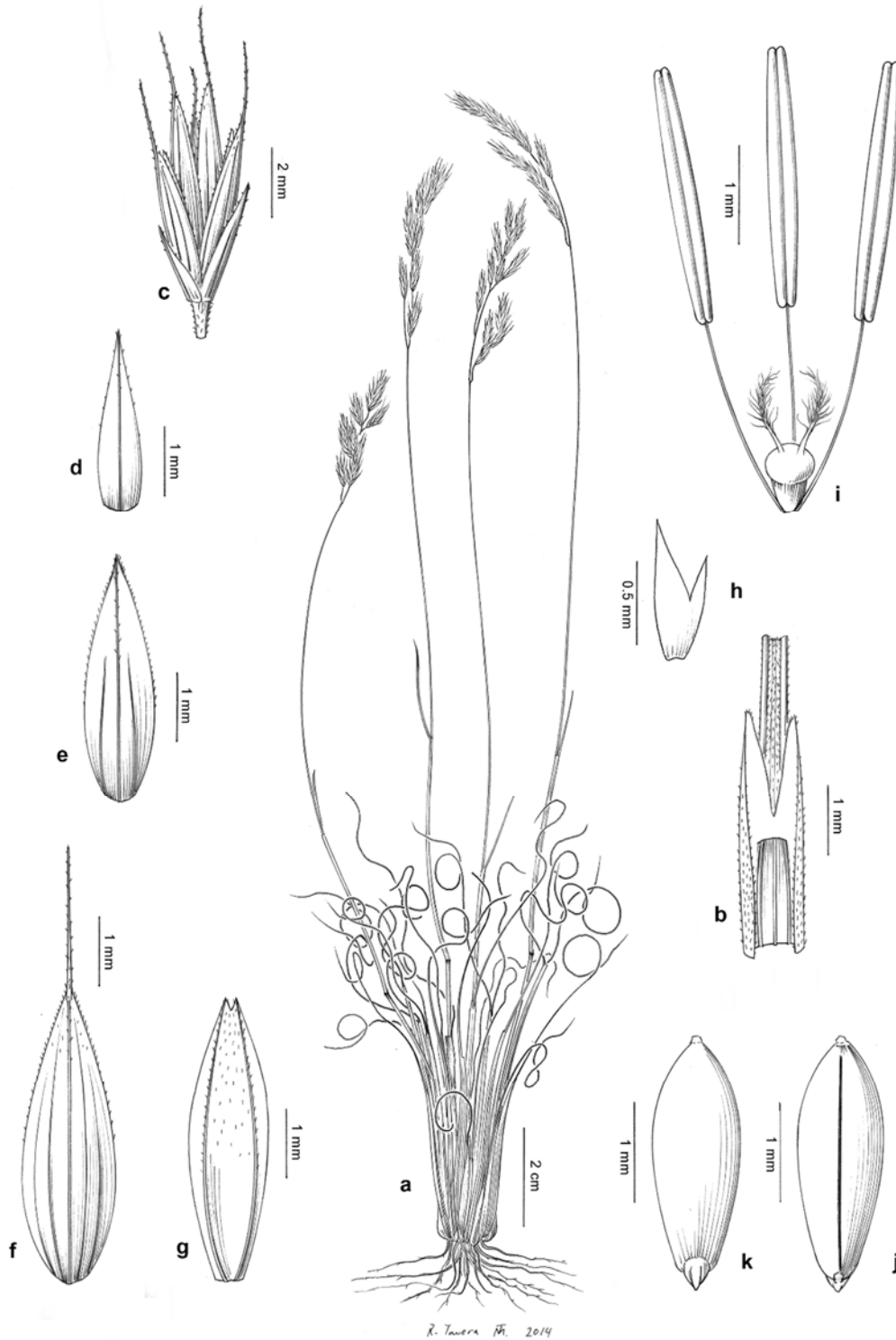


Foto 5.2. Holotipo de *F. longiauriculata* (MAF 155112).

A. Devesa & G. Martínez (COFC 64310, COFC 64312, COFC 64313 & COFC 64314). Sierra de los Filabres, Velefique, próximo al Collado de la Herradura, 23-VI-1991, *J. Peñas* (HUAL 7496). Fiñana, Alto de Padilla, 9-IV-1997, *V. de la Fuente, L. M. Ferrero & E. Carrillo* (MAF 155112; holotipo & 159648; isotipo). Sierra de Gádor, Los Morrones, 6-VII-1996, *E. Giménez & F. Gómez Mercado* (HUAL 6068); ídem, 8-VII-1997, *E. Giménez & F. Gómez Mercado* (HUAL 1251 & HUAL 6067); ídem, 16-VII-1996, *E. Giménez & F. Gómez Mercado* (HUAL 6070); ídem, 8-VII-1997, *E. Giménez & F. Gómez Mercado* (HUAL 6066). Sierra de Gádor, Morrón de Mariné, 19-VI-1991, *J. Cabello, J. F. Mota & J. Peñas* (HUAL 13248 & HUAL 13249). Sierra de Gádor, Pecho de Santa Isabel, 5-VII-1996, *E. Giménez & F. Gómez* (HUAL 5961 & HUAL 6072). Sierra de Gádor, Base de los Morrones desde Pozo Lupión, 11-VI-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61404). Sierra Nevada, Cerro del Almírez, Laujar, 8-VII-1990, *A. Pujadas, N. Oyonarte & J. García de Miguel* (COA 51083). Sierra Nevada, Pico del Buitre, 2-VI-1995, *Gabriel Blanca* (GDAC 39401). Puerto de la Ragua, cumbre W del Chullo, 12-VI-1967, *P. W. Ball, A. O. Chater, I. K. Ferguson & B. Valdés* (SEV 265681). **Granada**. Aldeire, barranco del Gallego, 16-VI-1988, *B. Valdés, S. Talavera, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz & J. M. Romero* (SEV 152561). Entre El Marquesado y Alquife, Cerro de los Pinos, *B. Valdés, S. Talavera, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz & J. M. Romero* (SEV 152553 & 152554). Laroles, Barranco del Hornillo, 22-VI-1976, *J. Molero Mesa* (GDA 12166). Sierra de Baza, Prados del Rey, 19-VI-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61438); ídem, 22-VII-2015, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62116). Sierra de Baza, subiendo a El Raposo, 14-VI-1984, *J. Torres, G. Blanca & C. Morales* (GDAC 26308); ídem, 13-VI-1985, *J. Torres, G. Blanca & C. Morales* (GDAC 26311). Sierra de Baza, Pico Padilla, 20-VI-1985, *J. Torres, G. Blanca & C. Morales* (GDAC 26310). Sierra de Baza-Los Filabres, próximo a Dos Picos, 16-VII-1991, *J. Peñas* (HUAL 7490); ídem, 22-VI-1994, *J. Peñas* (HUAL 7488). Sierra de Baza-Los Filabres, bajo Pico Padilla, 24-VII-1991, *J. Peñas* (HUAL 7493). Sierra Nevada, A. T. Romero (GDAC 24611). Sierra Nevada, Jeres del Marquesado, 23-VI-1950, Jerónimo (SALA 49204, SANT 32579 & SEV 205027). Sierra Nevada, Arroyo del Alcázar, 16-VI-1988, *B. Valdés, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz, J. M. Romero* (SEV 136368). Sierra Nevada, alrededores de la Laguna Seca, 15-VIII-1992, *A. Pallarés* (MA 648950). Sierra Nevada, Bayárcal, laderas del Bco. Anchuelo, VI-1992, *A. Pallarés* (MA 648960). Puerto de la Ragua, 11-VII-1978, *Fuertes, Ladero & C. Navarro* (SALAF 3091 & SEV 93186). Puerto de la Ragua, Barranco del Hornillo, 5-IV-1998, *E. Ortúñez* (MAF 159647). Puerto de la Ragua, ctra de Guadix a Bayarcal, 12-VII-2013, *J.A. Devesa & G. Martínez* (COFC 61279, COFC 61281 & COFC 61284). Puerto de la Ragua, detrás del albergue, 19-VI-2013, *E. López & G. Martínez* (COFC 61280); ídem, 12-VII-2013, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 61285); ídem, 22-VII-2015, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62119). Entre el Puerto de la Ragua y el Puerto de los Lobos, Ferreira, 17-VII-1972, *M. Ladero & E. Valdés Bermejo* (SALA 140310).



**Lámina 6.** *Festuca reverchonii*, (a-k) refugio de Rambla Seca, Sierra de Cazorla, Jaén (COFC 61363): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales; **j**, cariosopsis en vista adaxial; **k**, cariosopsis en vista abaxial.

**6. F. reverchonii** Hack. in Oesterr. Bot. Z. 53: 30 (1903) (Foto 6.1)

*Ind. loc.*: “Hispania: S<sup>ra</sup> del Pinar, in aridis calcareis, 1900 m.s.m. leg. E. Reverchon (ann. 1900)”

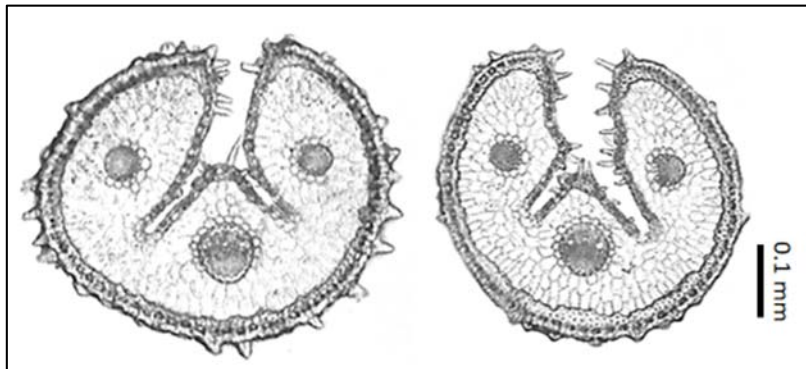
*Lectotipo*: ELISÉE REVERCHON – PLANTES D’ESPAGNE 1900 / PROVINCE DE GRENADE / N° 168 / ... / Sierra del Pinar, lieux arides, sur le / calcaire, 1.900 metres. Juillet...” (herb. Hack., W 8167 imagen!, ejemplar de la izquierda; Fuente *et al.*, 1988) (Foto 6.2)

*Ic.*: lám. 6 (véanse también Ortúñez *et al.*, 1995: 57; Fuente & Ortúñez; 1998: 52).

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 30(40) cm × 0,3-0,5 mm, erectos o erecto-ascendentes, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros, lisos o antrorso-escabriúsculos bajo la inflorescencia, verdes, con 1 nudo visible y próximo a la base, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas, un poco engrosadas en la base. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres casi hasta la base, herbáceo-papirácea, antrorso-escábrida, más rara vez glabrescente en las viejas, con 3 nervios, verdosa al principio, marcescente, papirácea y de color pajizo en la madurez, que no se disgrega en fibras; aurículas (0,8)1-2,5(3,2) mm, agudas, a menudo escabriúsculas y brevemente cilioladas en el ápice; lígula 0,8-1,5 mm, membranácea, truncada, ciliolada; limbo (1,6)2-7,5(9,5) cm × (0,25)0,3-0,4(0,45) mm, capiliforme, helicoidal en su extremo, conduplicado, de sección ± circular –mostrando el esclerénquima subepidérmico continuo en la cara abaxial, e integrado por 1 islote coincidente con las costilla en la cara adaxial, 3 nervios, 2 valles y 1 costilla, con cara adaxial provista de tricomas o acúleos sobre las costillas, y cara abaxial escábrida (Figura 6)–, glauco, densamente antrorso-escábrido, ápice obtuso o agudo. Hojas caulinares 1, similares a las de los brotes estériles, con aurículas de (0,8)1-1,7 mm, lígula de 0,7-1,7 mm, y limbo de 1,1-4 cm × 0,3-0,4 mm, recto, no helicoidal en su extremo. Inflorescencia 2,3-4,8 cm, en panícula densa, linear-oblonga, con 13-27 espiguillas, y raquis provisto de 7-11 nudos –entrenado más bajo de 0,7-1,2 cm–, antrorso-escábrido, con (2)3-5 ramas hacia la base –primera rama casi siempre simple, de 1,2-2 cm y por lo general con (2)4-6 espiguillas, rara vez 1–, solitarias, trígonas, erectas y ± adpresas, erecto-patentes en la anthesis. Espiguillas 5,5-6,5(7) mm, comprimidas lateralmente, elípticas, verdes o ligeramente verdoso-purpúreas, con pedúnculo de 0,6-2,8(3) mm,



ligeramente engrosado en el extremo, (3)4-5 flores fértiles y 1 flor estéril apical y  $\pm$  rudimentaria. Glumas 2, desiguales, escariosas y cilioladas en los márgenes, con acúleos dispersos en los bordes y en el tercio distal del nervio central, agudas o acuminadas, verdes; la inferior de 2,2-3,2 mm, linear-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de 2,8-3,5(4) mm, ovada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 3,8-4,5(5) mm, lanceolado, agudo, aristado, con márgenes escariosos, ciliolados en el tercio superior y hacia la base, antrorso-escábrido en la mitad superior del dorso y sobre el nervio medio, verdoso o verdoso-purpúreo en los márgenes y hacia el ápice, con 5 nervios; callo elíptico; lema de la flor inferior con arista de 1,2-2,5 mm, y el de la segunda flor con arista de 1,6-3,3 mm subterminal, escábrida. Pálea 3,7-4,3 mm, subigual o poco más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Lodículas 0,8-0,9 mm, bífidas o bilobuladas. Anteras 2-2,4 mm, lineares, amarillas. Ovario glabro. Cariopsis c. 2,5 mm, adherida a la pálea.



**Figura 6.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. reverchonii*.

**Número cromosómico:**  $2n = 14$  (Fuente *et al.*, 2001). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de mayo a julio.

**Distribución mundial:** endemismo de la Península Ibérica.

**Distribución peninsular:** sureste de España (Sierra de Cazorla, Segura, Castril y Guillimona) **Esp.:** Gr J (Mapa 6).

**Ecología:** roquedos, y pastos en suelos pedregosos crioturbados, en calizas y dolomías; 1.580-2.080 m.



**Foto 6.1.** Hábito de *F. reverchonii* (Sierra de Cazorla, Jaén, España) al fondo; a la izquierda detalle de la inflorescencia, vainas y aurícula.

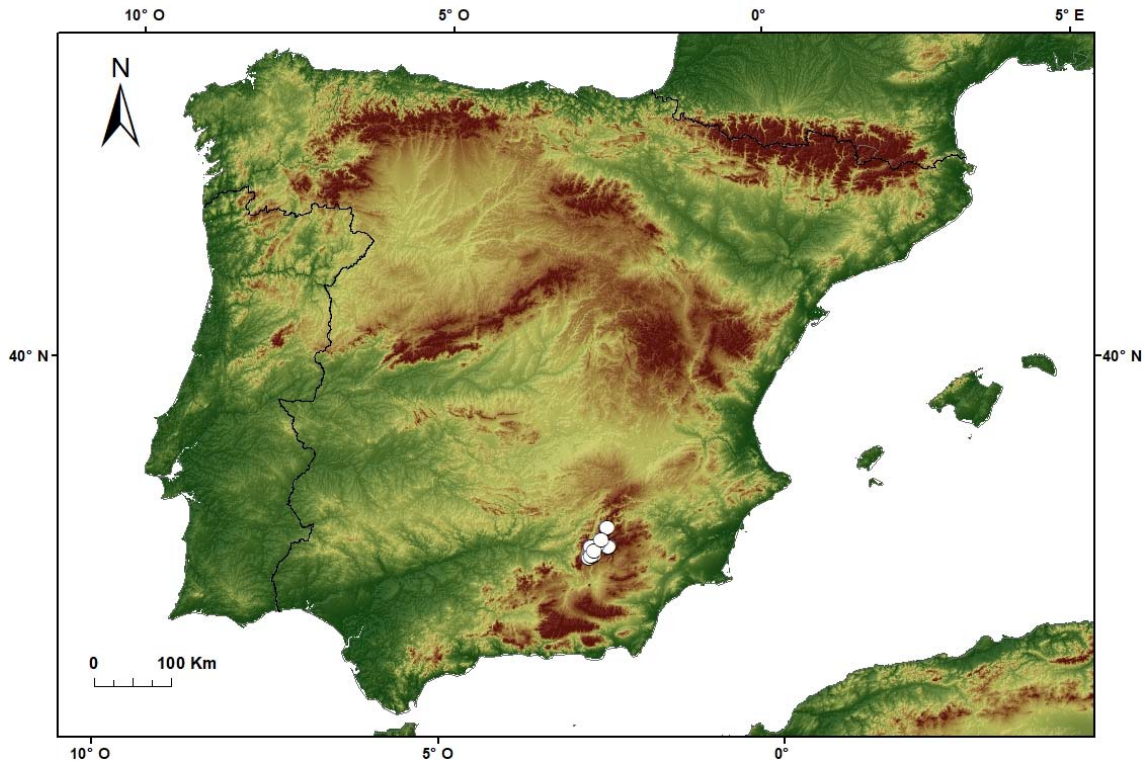
**Observaciones.-**

Especie fácilmente reconocible por sus hojas con limbo helicoidal (cuando están sometidas a pastoreo este carácter no es apreciable), de color glauco, y densamente escábrido, además de por sus aurículas agudas y largas, y lemas notablemente aristados, entre otros caracteres (Foto 6.1).





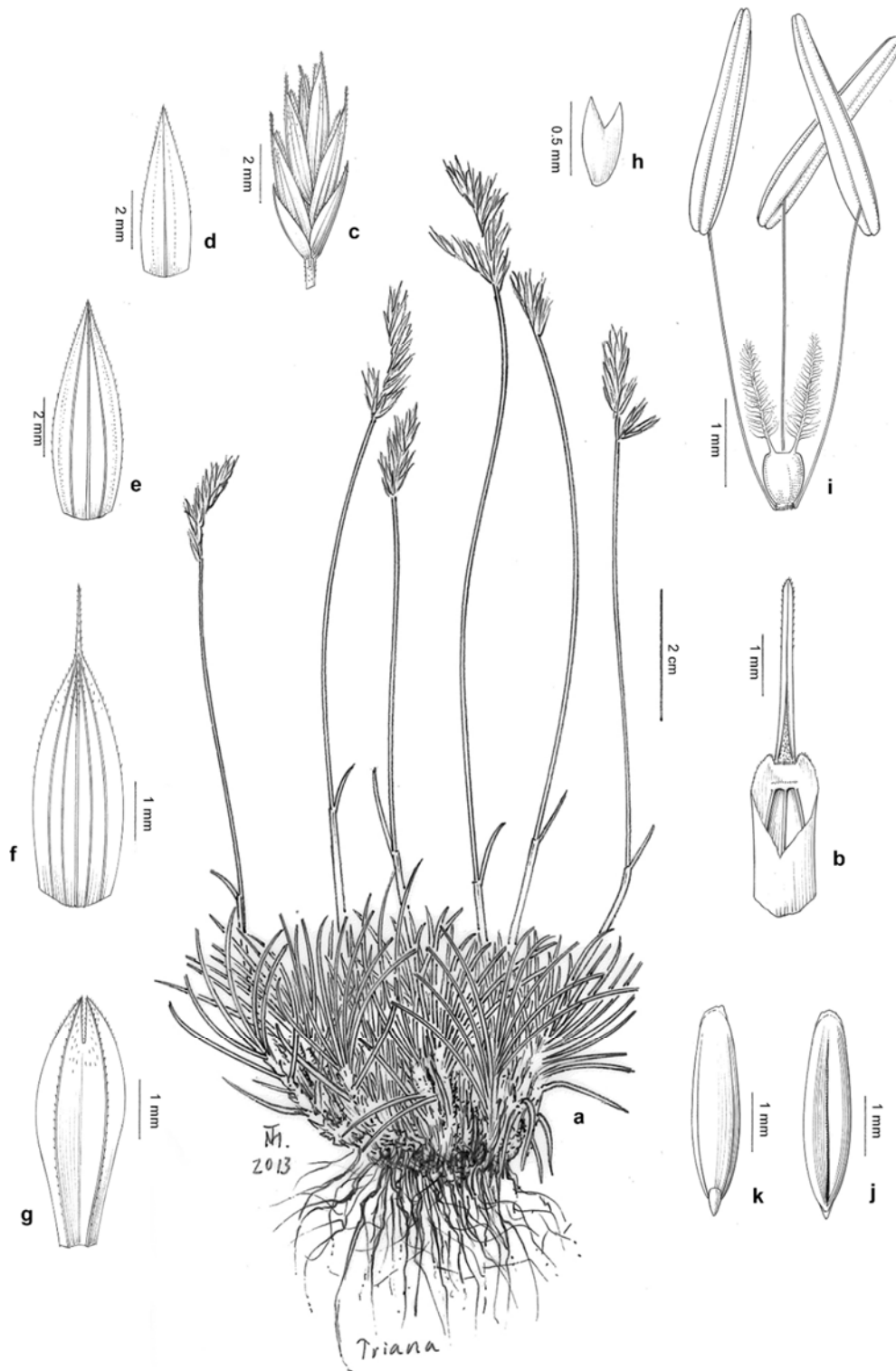
Foto 6.2. Lectotipo de *F. reverchonii* (herb. Hackel, W 8167).



**Mapa 6.** Área de distribución de *F. reverchonii* en la Península Ibérica.

**Material estudiado:**

ESPAÑA. **Granada.** Parque Natural de la Sierra de Castril, sector norte, 16-VI-1992, *C. Morales & C. Passera* (GDAC 37556). Sierra Guillimona [sub Grimona], 1-VII-1907, *E. Reverchon* (MA 12164); ídem, Huéscar, 9-VI-1997, *V. de la Fuente, L. M. Ferrero & E. Carrillo* (MAF 159657, MAF 159658 & MAF 159659). **Jaén.** Cazorla, Sierra de las Empanadas, 15-VI-1976, *F. Muñoz Garmendia & C. Soriano* (MA 462163). Sierra de Cazorla, refugio de Rambla Seca, 3-VI-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61363). Santiago de la Espada, Calar de las Palomas, 3-VI-1983, *C. Soriano* (MA 462161). Santiago de la Espada, Sierra de las Banderillas, cima de la Peña del Águila, 18-VI-1976, *F. Muñoz Garmendia & C. Soriano* (MA 462162). Santiago de la Espada, Campos de Hernán Perea, 20-VIII-1976, *F. Muñoz Garmendia & C. Soriano* (MA 462159). Santiago de la Espada, cerro Almorchón, 2-XI-1984, *C. Soriano* (MA 462160). Sierra Cabrilla, VII-1906, *E. Reverchon* (MA 12165). Sierra Segura, VII-1906, *E. Reverchon* (MA 12163). Sierra de la Malessa, VII-1906, *E. Reverchon* (MA 12162). Sierra del Pozo, Nava Noguera, 2-VI-1987, *F. Gómez Mercado* (HUAL 15547). Sierra de Castril, VII-1903, *E. Reverchon* (MA 12161).



**Lámina 7.** *Festuca hystrix*, (a,b) cumbre de la sierra de la Pandera, Jaén (COFC 61234); (c-i) subida al Pico Mágina, Sierra de Mágina, Jaén (COFC 61235); (j,k) entre Uña y Tragacete, Cuenca (MGC 4773): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales; **j**, cariopsis en vista adaxial; **k**, cariopsis en vista abaxial.

7. *F. hystrix* Boiss., Elench. Pl. Nov.: 89 (1838) (Fotos 7.1 y 7.2)

*Festuca duriuscula* var. *hystrix* (Boiss.) Boiss., Voy. Bot. Espagne 2: 671 (1844)

*Festuca indigesta* var. *hystrix* (Boiss.) Willk. in Willk. & Lange, Prodr. Fl. Hispan. 1: 94 (1861)

*F. curvifolia* Lag. ex Lange in Vidensk. Meddel. Dansk Naturhist. Foren. Kjøbenhavn 1860(1): 51 (1861), nom. superf., illeg.

*F. hystrix* subvar. *scabra* St.-Yves in Bull. Soc. Bot. France 71: 120 (1924) [*Ind. loc.*: "Sierra de Villa Verde, Bourgeau Pl. Esp. 1850, n° 933 sub.: "*F. duriuscula* L." (herb. Mus. Paris et herb. Deless., no visto); Sierra de Javalambre, Dorfler Herb. norm. n° 3393 (herb. Deless., no visto)"]

*Festuca pumila* sensu Willkomm in Linnaea 25: 66 (1852), p.p., non Chaix (1785)

*Festuca hystrix* f. *longiaristata* Pau in sched. (MA 12189!), nom. nud.

*Ind. loc.*: "Habitat in Sierra Tejada, Sierra de Tolox, inter rupes, Sierra Nevada in calcareis. Alt. 4000'-7000'."

*Lectotipo*: "in calcareis siccis mont. regn. Granat. Jun. 1837, Alt. 4000'-7000'" (herb. Boiss, G 164927 imagen!, ejemplar de la derecha; Burdet *et al.*, 1981) (Foto 7.3).

*Ic.*: lám 7 (véanse también Devesa, 1987: 275; Ortúñez *et al.*, 1995: 53; Fuente & Ortúñez, 1998: 54).

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 28(40) cm × 0,3-0,6 mm, erectos o erecto-ascendentes, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros, lisos o a veces antrorso-escabriúsculos bajo la inflorescencia, a menudo teñidos de púrpura, con 0-1 nudo visible y próximo a la base, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas, plateadas o ± blanquecinas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes soldados en toda su longitud –las de las hojas más antiguas por lo general rotas y abiertas–, tubulosa, con el borde superior truncado más o menos oblicuamente, escarioso-hialina, glabra, lisa o escabriúscula, con 3 nervios, marcescente, que se disgrega en fibras en la madurez; aurículas 0,3-0,7(0,9) mm, ± triangulares, brevemente cilioladas en el ápice; lígula 0,2-0,4(0,7) mm, membranácea, truncada, ciliolada; limbo (0,5)0,7-4(6) cm × (0,3)0,4-0,6 mm, setáceo, curvo, rígido, no pungente, conduplicado, aplanado en el ápice –espatulado– y en el resto de sección de



circular a  $\pm$  poligonal-cuadrangular –mostrando el esclerénquima subepidérmico continuo en la cara abaxial e integrado por 1 islote coincidente con la costilla en la cara adaxial, 3 nervios, 2 valles y 1 costilla, cara adaxial escábrida, y cara abaxial glabra, lisa o con algún acúleo disperso (Figura 7)–, glauco o verde-azulado, glabro, antrorso-escabriúsculo al menos en los bordes de la zona aplanada, con el ápice de obtuso a agudo, a menudo acuminado. Hojas caulinares 1(2), similares a las de los brotes estériles pero con vaina abierta, con 3-5 nervios, aurículas de 0,4-1,3 mm, lígula de (0,2)0,3-0,6(0,7) mm, y limbo de 0,5-1 cm  $\times$  0,3-0,6 mm. Inflorescencia 1-3,8(4) cm, en panícula densa, linear, con (5)6-13 espiguillas, y raquis provisto 4-8(9) nudos –entrenado más bajo de (0,35)0,5-1,1 cm–, antrorso-escábrido, con 1-2 ramas hacia la base –nudo inferior con 1 rama, simple, a veces reducida a 1 espiguilla, de 0,8-1,5 cm–, con 1-4 espiguillas, solitarias, trígonoas, erectas y  $\pm$  adpresas, poco o nada erecto-patentes en la anthesis. Espiguillas (5)5,4-8,2(8,5) mm, comprimidas lateralmente, elípticas, verdes o con mucha frecuencia verdoso-purpúreas, con pedúnculo de 0,6-2(3) mm, ligeramente engrosado en el extremo, 3-6 flores fértiles y 1 flor estéril apical y  $\pm$  rudimentaria. Glumas 2, desiguales, estrechamente escariosas y cilioladas en los márgenes, lisas o con algún acúleo en los bordes y en el tercio distal del nervio central, agudas o acuminadas, verdes o más frecuentemente verdoso-purpúreas; la inferior de (1,7)2-3,2 mm, lanceolada, con 1 nervio, y la superior de (2,6)2,9-4(4,2) mm, ovado-lanceolada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 3,5-4,7(5,2) mm, ovado-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes estrechamente escariosos, ciliolados en el tercio superior y hacia la base, antrorso-escábrido en la mitad superior del dorso, verdoso o verdoso-purpúreo en los márgenes y hacia el ápice, con 5 nervios; callo circular o elíptico; lema de la flor inferior con arista de (0,2)0,3-1,1(1,5) mm, el de la segunda flor con arista de (0,3)0,5-1,6 mm, y hasta de 1,6(1,8) mm en el resto, escábrida. Pálea 3,3-4,5(5,1) mm, subigual o algo más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Lodículas 0,6-0,9 mm, bidentadas o bilobuladas. Anteras (1,5)1,7-2,8 mm, lineares, amarillas. Ovario glabro. Cariopsis 2,4-2,9 mm, adherida a la pálea.

**Número cromosómico:**  $2n = 14$  (Fuente *et al.*, 2001), 28? (Ortúñez & Fuente, 1995). Aunque Ortúñez & Fuente (1995) dieron a conocer también el nivel de ploidía tetraploide ( $2n = 28$ ) para un individuo recolectado en Guadalajara (entre Cifuentes y Canredondo), este valor no ha vuelto a repetirse en otros conteos cromosómicos (Fuente *et al.*, 2001), por lo que pudiera haber sido una confusión con *F. inops* subsp. *inops*, otro taxón

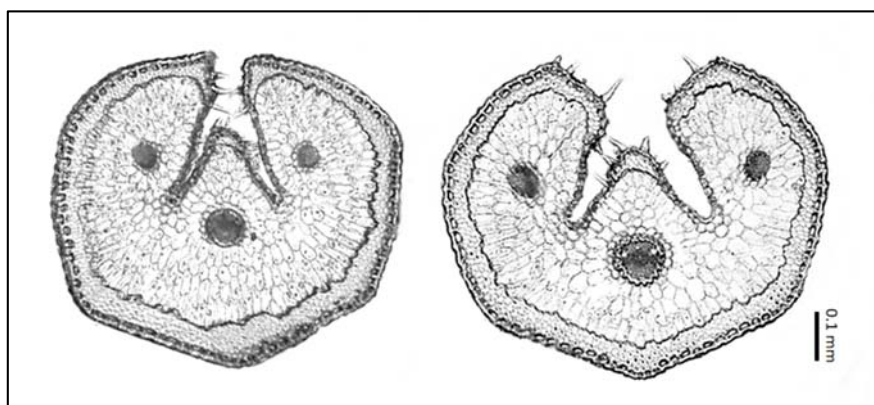
tetraploide (Cebolla & Rivas Ponce, 2001) con apetencias ecológicas similares. Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de (abril) mayo a julio.

**Distribución mundial:** Península Ibérica, y noroeste de África (Marruecos).

**Distribución peninsular:** norte, este y sur de España. **Esp.:** A Ab Al (B) (Bi) Bu Ca Co Cs Cu Gr Gu J Le Lo M Ma Mu Na O (Or) P S Sg So T Te V Va Vi Z (Za) (Mapa 7).

**Ecología:** pastos en claros de tomillares, enebrales, sabinares, pinares y encinares, parameras y zonas montanas en general, en protosuelos y suelos pedregosos, rellanos y fisuras de rocas calcáreas, margas, dolomías y yesos; (500)600-2.384 m. Para más información sobre sus apetencias ecológicas véanse Mayor *et al.* (1982) y Mayor & Fernández Benito (1997).

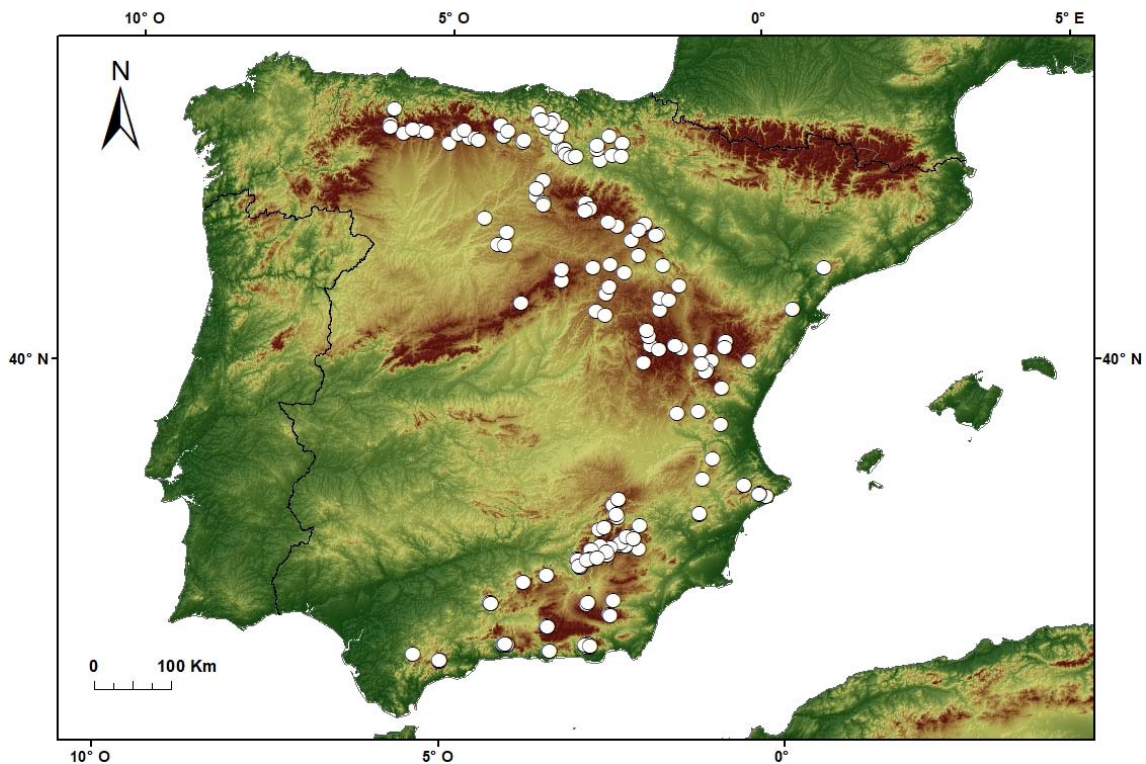


**Figura 7.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. hystrix*.

#### **Observaciones.-**

El estudio de los materiales de herbario para la elaboración de la síntesis de la sección, ha puesto de relieve la extraordinaria frecuencia con que aparecen ejemplares asignados erróneamente a esta especie. Tradicionalmente, a la especie se la solía reconocer por su pequeño porte y sus hojas muy cortas, rígidas y fuertemente curvas (cuando las hojas son de mayor tamaño suelen ser menos arqueadas), características que también comparten muchas otras especies de la sección, sobre todo aquellas que viven en las cumbres y otros lugares expuestos a una fuerte insolación y muy venteados. Sin embargo, *F. hystrix* combina caracteres que la diferencian claramente, entre ellos que las hojas de sus brotes estériles tienen la vaina cerrada, escarioso-hialina, y recorrida por 3

nervios (al igual que en la sección transversal foliar), además del característico ápice del limbo aplanado (Foto 7.2a).



Mapa 7. Área de distribución de *F. hystrix* en la Península Ibérica.

**Material estudiado:**

ESPAÑA. **Álava.** Audicana, 17-VI-1984, *P. M. Uribe-Echebarría* (MA 17801, MA 318743, MAF 125324, MGC 17801, SALA 38006 & SEV 118291). Campezo, San Román de Campezo, La Muela, 16-VI-1999, *P. M. Uribe-Echebarría* (SALA 100852). Entre Peñaserrada y Vitoria, bajo el Puerto de Vitoria, 26-V-1982, *B. de Retz* (MA 367190). Monte Recilla, 11-V-1989, *S. Patiño & J. Valencia* (SESTAO s/n). Peñaserrada y Vitoria, bajo el Puerto de Vitoria, 26-V-1982, *B. de Retz* (MAF 132660, MA 367190 & SALAF 18515). Salvatierra, Parzonería de Entzia, Sierra de Itaida, alto del Mojón, 24-VI-1998, *A.H.I.M.* (COA 27917 & VIT 55708). **Albacete.** Sierra de Alcaraz, cumbres pedregosas de la Almenara, VI-1962, *J. Borja* (MA 204459). Sierra de Alcaraz, Monte Almenara, 08-IX-1950, *S. Rivas & A. Monasterio* (MAF 84519). Sierra de Alcaraz, Pico Almenara, Bogarra, 16-VI-2016, *J. L. Cánovas, J. F. Jiménez & P. Sánchez* (COFC 62567). **Almansa,** 3-VI-1891, *Porta & Rigo* (MA 12193). El Calar, VII-1984, *P. Sánchez* (MUB 27226). Las Cabras, El Macalón, Sierra de Taibilla, 02-VII-2004, *J. F. Jiménez* (MUB 103915). Sierra de Taibilla, Nerpio, 28-V-1987, *A. Izuzquiza, E. Dorda, R. Elvira & E. Villanueva* (MA 411418). Sierra de Taibilla, pr. El Malacón, Nerpio, 14-VII-2016, *P. Sánchez, J. F. Jiménez & J. L. Cánovas* (MUB s/n). Malejón de Moropeche, Yeste, 11-VI-2016, *J. L. Cánovas & P. Sánchez* (MUB s/n). Próx. a Poyo Alrós, Yeste, 3-VII-2016, *J. L. Cánovas & P. Sánchez* (MUB s/n). **Alicante.** Sierra de Aitana, 30-VI-1904, *C. Pau* (MA 12189). Sierra de Aitana, Confrides, 09-VII-1958, *A. Rigual* (ABH 23323 & MA 372944); ídem, Pas de la Rabosa, 9-VII-1972, *A. Rigual* (MA 372936); ídem, 27-V-2014, *M.A. Alonso, M. B. Crespo & G. Martínez* (COFC 61530). Sierra

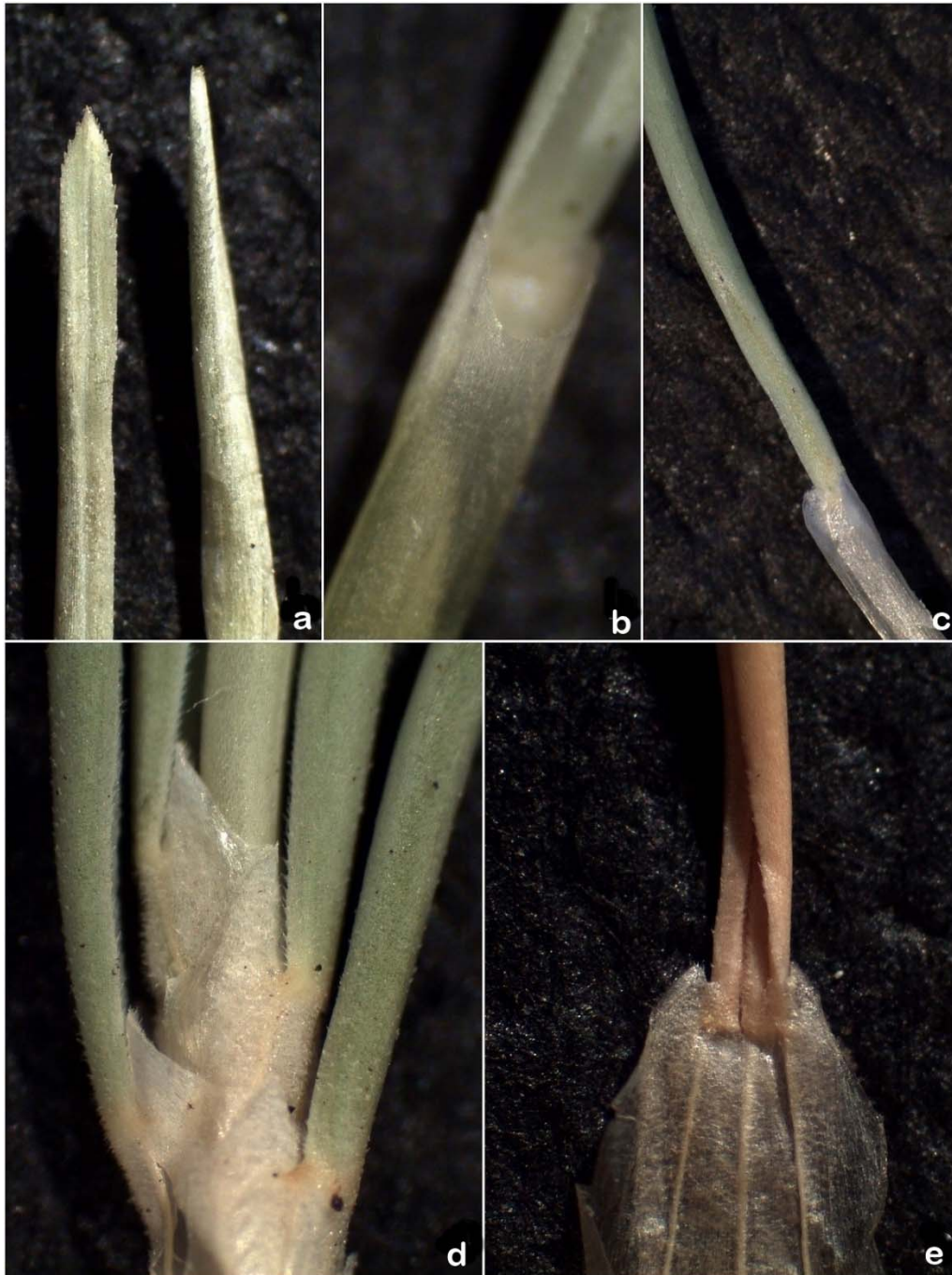




**Foto 7.1.** Hábito de *F. hystrix* en Puerto de La Losa, Sierra de Guillimona, Granada (imagen de fondo); arriba, en Campos de Hernán Perea, Jaén; abajo, en Sierra de Tejeda, Málaga.

de Mariola, Montcabrer, 11-VI-1896, *C. Pau* (MA 12190); ídem, 9-VI-1963, *A. Rigual* (MA 372935); ídem, 15-VI-2013, *G. Martínez* (COFC 61257). Polop, cova Polida, 27-V-1955, *A. Rigual* (MA 371043). **Almería.** Sierra de los Filabres, 14-VI-1929, *E. Gros* (MA 12184). Sierra de los Filabres, Calar del Gallinero, 10-VI-1989, *G. Nieto Feliner & A. Izuzquiza* (MA 468873); ídem, 29-VI-2017, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 64317). Sierra de Gádor desde Castala, cerro del Morrón de la Parra, 9-VII-1996, *M. A. Carrasco, A. Aparicio, F. García Martín & M. Velayos* (MA 591145). Sierra de Gádor, Dos Hermanas, 24-V-1995, *E. Giménez & F. Gómez Mercado* (HUAL 5955). Sierra de Gádor, Los Morrones, 6-VII-1996, *E. Giménez & F. Gómez*





**Foto 7.2.** Detalles de la hoja en *F. hystrix*. Limbo foliar: **a**, ápice aplanado, con acúleos en los márgenes (visión frontal y lateral). Vaina foliar (b-e): **b**, vaina cerrada; **c**, vaina partida por la mitad para mostrar los márgenes antes unidos; **d**, vainas imbricadas; **e**, vaina partida para mostrar sus tres nervios, en vista abaxial.

*Mercado* (HUAL 5957); ídem, 8-VII-1997, *E. Giménez & F. Gómez Mercado* (HUAL 5958). Sierra de Gádor, Lote de Bardagí, 18-VI-1988, *B. Valdés, S. Talavera, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz & J. M. Romero* (SEV 204978). Sierra de Gádor, Morrón de Mariné, 19-VI-1991, *J. Cabello, J. F. Mota & J. Peñas* (HUAL 13254). Sierra de Gádor, parte baja de El Morrón, Llanos del Sabinar, sin fecha, *B. Valdés, S. Talavera, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz, J. M. Romero* (SEV 204977).



Sierra de Lúcar, 3-VI-1995, *F. Bruno Navarro* (GDAC 42940). **Burgos**. Ameyugo, 16-VI-1908, *H. Elías* (MA 12196 & SEV 6305); ídem, 10-V-1910, *H. Elías* (MA 12201). Atapuerca, VI-1925, *L. M. Losa* (MA 59508). Buggedo, 13-VI-1906, *Sennen & Elías* (MA 12197). Condado de Treviño, Uzquiano, 3-VI-1983, *Loidi* (MAF 113029). Covarrubias, prado de los Ladrillos, 1-VII-1998, *P. Galán Cela & M. Rodrigo Juarros* (MA 750077). Frías, Monte de Valdemoro, 16-V-1993, *S. Patiño & J. Valencia* (SESTAO s/n). Hontorio de la Cantera, 16-V-2004, *J. L. Benito Alonso* (SALA 124548). Lastras de las Eras, carretera de acceso a las canteras, 10-VII-2012, *E. López & S. Patiño* (COFC 61121). Medina de Pomar, Quincoces-Relloso, 26-V-1990, *S. Patiño, J. Valencia & P. M. Uribe-Etxebarria* (SESTAO s/n). Medina de Pomar, Santurde, 20-VI-1992, *S. Patiño, J. Valencia & J. Elorza* (SESTAO s/n). Burgos, Monte de la Aladesa, c. Burgos, 8-VI-1914, *Font Quer* (MA 59492); ídem, 14-V-1914, *Font Quer* (MA 59494). Monte Humión, Hoyo Becerril, 07-VI-1985, *I. García Mijangos*, (MAF 146014). Monte Humión, subida por Cubilla, 7-VII-1988, *I. García Mijangos* (MA 549577); ídem, 17-VI-1989, *I. García Mijangos* (MA 549574). Pancorbo, 2-VI-1895, *M. Gandoger* (MA 59510). Quintana-Entrepeñas, 23-V-1993, *S. Patiño* (SESTAO s/n). Retuerta, Quintanilla del Coco y Covarrubias, monte Majadal, 22-V-1999, *M. Rodrigo Juarros* (MA 750078). Silanes, 8-VII-1909, *H. Elías* (MA 11967). Valle de Losa, Quintanilla la Ojeda, 27-V-1992, *S. Patiño & J. Valencia* (SESTAO s/n). Valle de Mena, apeadero de Ungo-nava, 27-V-1990, *S. Patiño, J. Valencia & P. M. Uribe-Etxebarria* (SESTAO s/n). **Cádiz**. Grazalema, subida al Pico de San Cristóbal, 18-VII-1984, *J. A. Devesa & C. Romero* (SEV 119017). **Santander**. Celada-Marlantes, Campoo de En medio, 6-VII-1987, *Aedo, Herrá, Laínz & Moreno* (MA 681847). Espinosa de los Monteros, 24-VI-1926, *Font-Quer* (MA 12198). Mataporquera, 13-VI-1952, *E. Guinea* (MA 447766). Mataporquera, Valdeolea, 16-V-1987, *C. Aedo* (MA 615674). Paracuelles, Hermandad de Campoo de Suso, 12-VII-1977, *sin recolector* (MA 681850). Páramo de La Lora, Valderredible, 29-VI-1983, *sin recolector* (MA 681849). Soba, 17-VII-1996, *J. Valencia* (SESTAO s/n). Villaescusa de Ebro, Valderredible, 28-V-1985, *Aedo, Herrá, Laínz & Loriente* (MA 681848). Picos de Europa, Fuente Dé, 18-VII-2013, *E. López & G. Martínez* (COFC 63769). **Castellón**. Peñagolosa, VI-1895, *C. Pau* (MA 12191). Sierra de El Toro, La Juliana, VI-1903, *C. Pau* (MA 59509). **Córdoba**. Sierra de la Horconera, Pico Bermejo, 29-VI-1981, *E. Hernández et al.* (COA 11255); ídem, 4-VII-1984, *J. A. Devesa & J. Pastor* (SEV 114528); ídem, 6-VI-2017, *J. A. Devesa, I. Hidalgo & G. Martínez* (COFC 64059). Sierra de la Horconera, Pico Morrión, 16-V-1980, *M. J. Gallego, C. Romero & S. Silvestre* (SEV 116990); ídem, 3-XI-2013, *E. León & G. Martínez* (COFC 61256). **Cuenca**. El Ojuelo, bajando hacia el Tajo, 8-VII-2008, *L. M. Ferrero, A. Hamplová, J. M. Herranz, O. Mayoral, L. Medina, C. Soriano & A. Vela* (MA 783327). Uña-Tragacete, serranía de Cuenca, 29-VI-1965, *R. Goday & J. Borja* (MA 204462, MA 286714, MAF 68774, MAF 75094, MAF 103529, MGC 4773 & SALA 1673). **Granada**. Alhama de Granada, P. N. Sierra Tejeda, Almijara y Alhama, de las Llanadas a la Tacita de Plata, 30-VI-2015, *F. Soriguer* (MGC 81459); ídem, vereda entre el Salto del Caballo y La Maroma, 14-VI-2006, *O. Gavira & F. Soriguer* (MGC 72490); ídem, subida a la Maroma, entre Tacita de Plata y Cumbre, 23-VI-2004, *B. Cabezudo, G. Caballero, A. V. Pérez Latorre & O. Gavira* (MGC 59892). Sierra Guillimona, 06-VI-2002, *L. Gutiérrez* (GDA 47910); ídem, Cuerda de los Mirabetes, 23-VI-1988, *B. Valdés, S. Talavera, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz & J. M. Romero* (SEV 204983). Sierra Guillimona, La Losa, 05-VI-1978, *F. Alcaraz* (MUB 3044). Sierra Guillimona, cuerda junto al Puerto del Pinar, Huéscar, 10-VI-1997, *V. de la Fuente, E. Carrillo*



Figura 7.3. Lectotipo de *F. hystrix* (herb. Boiss., G 164927).

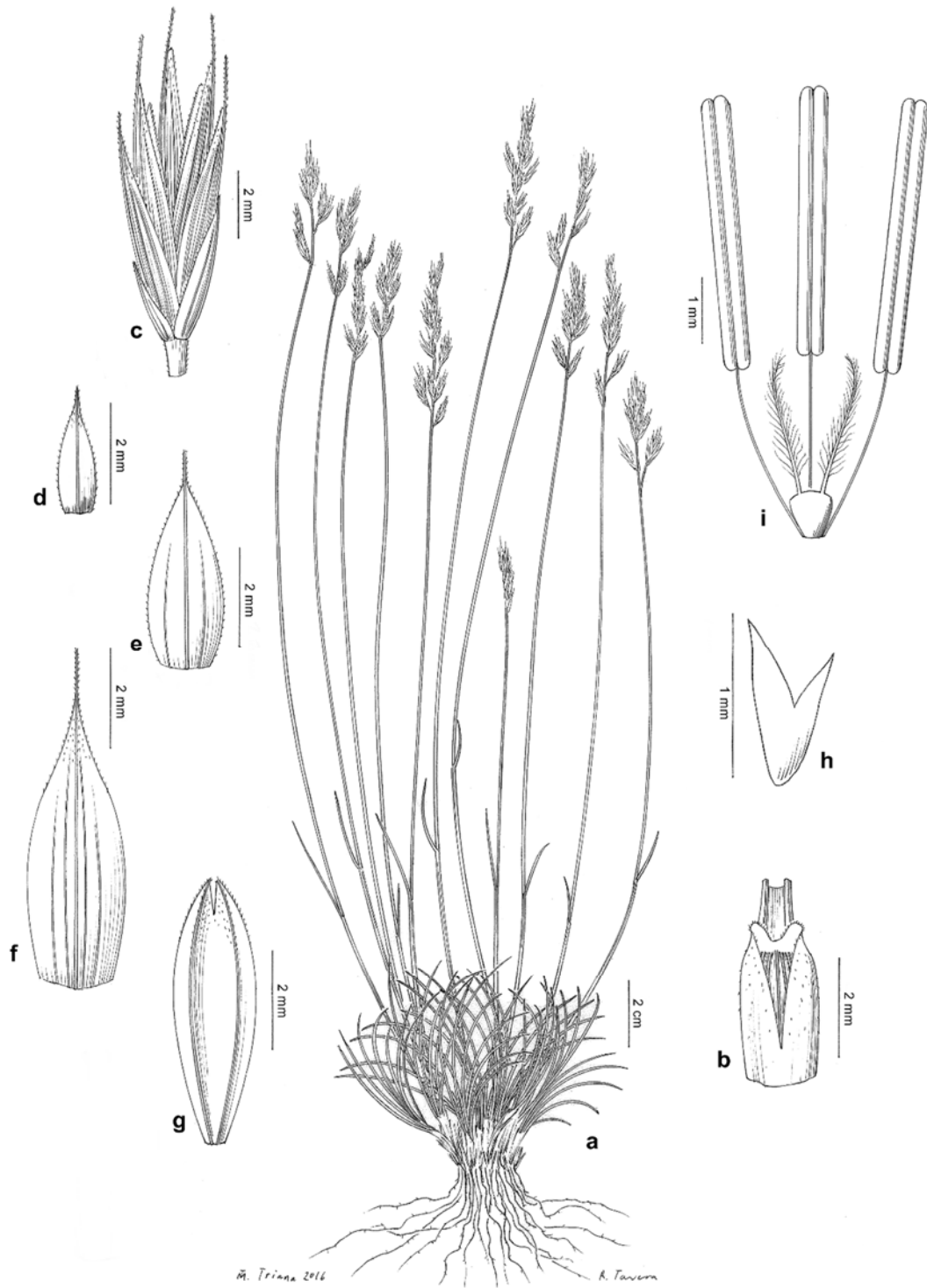
& L. M. Ferrero (MAF 159641). Sierra de Guillimona, puerto de La Losa, Puebla de Don Fadrique, 20-VI-2013, E. López & G. Martínez (COFC 61264); idem, 23-VII-2015, J. A. Devesa & G. Martínez (COFC 62129). Sierra de Baza, Los Blanquizales, 13-VI-1985, J. Torres, G. Blanca & C. Morales (GDAC 26291). Sierra de Baza, Santa Bárbara, 21-VI-1988, B. Valdés, S.

Talavera, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz, J. M. Romero (SEV 205021). Sierra de la Sagra, 24-VI-1988, B. Valdés, S. Talavera, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz & J. M. Romero (SEV 204962 & SEV 204963). Sierra de Lújar, Los Pelaos, 4-VI-1980, A. T. Romero (GDAC 24604); ídem, cerca del repetidor, 20-V-1987, J. F. Mota & Matthias Buck (GDAC 26760). Sierra Nevada, Collado de las Sabinas, 4-VII-1990, A. L. Márquez, L. Bootello, C. Moreno & D. Navas (MGC 30094); ídem, 9-VII-2012, J. A. Devesa & M. López (COFC COFC 60988 & COFC 61189); ídem, 24-VII-2013, P. Barberá, J.A. Devesa, A. Díaz, E. León, E. López & G. Martínez (COFC 61238); ídem, 24-VII-2016, E. León & G. Martínez (COFC 62847). Sierra Nevada, Dornajo, 3-VI-1970, *sin recolector* (MA 647969). **Guadalajara.** Campisábalos, 11-V-1978, M. A. Rivas & C. Soriano (MA 366371). Checa, páramo sobre Las Juntas del Hoz de Seca, 7-VI-2009, J. Arias, L. M. Ferrero, A. Horcada, R. Ibáñez, J. A. Martínez, L. Medina, S. Saiz, A. Samper, A. Vela & S. Villegas (MA 809061). Entre Cifuentes y Cañarredonda, VI-1992, V. de la Fuente & E. Ortúñez (MAF 159639). Estrégana, 11-VI-1970, Fernández Casas (MA 415577). Masegoso de Tajuña, 13-V-1970, Bellot, Carballal & Ron (MA 195520). Peralejos de las Truchas, sin fecha, A. Molina & I. González Agejas (MA 612333). Río Piedra, cerca de Embid, 6-VII-1959, E. Fernández Galiano (MA 187400 & SEV 220533). Saúca, 22-V-1987, P. Montserrat & L. Villar (MA 479074, SALA 86134 & SALA 125144). Sierra Castillos de Zafra, Cubillejo del Sitio, 8-V-1929, C. Vicioso (MA 12194). **Jaén.** Cazorla, 23-VI-1983, J. Herrera (SEV 258735); ídem, Caballo de Fuente Acero, 18-VI-1975, González Rebollar, Muñoz Garmendia & Soriano (MA 482500 & SEV 204941); ídem, 19-VI-1975, González Rebollar, Muñoz Garmendia & Soriano (MA 462166). Cazorla, collado de Prado Redondo, 22-VI-1975, J. L. González Rebollar & C. Soriano (MA 462165 & MA 482245). Cazorla, Pico Cabañas, 10-VII-1977, J. E. Hernández & H. Sainz (COA 42321). La Losa, 19-V-1981, F. Alcaraz (MUB 7252). Quesada, Puerto Llano, 26-VI-1975, González Rebollar, Muñoz Garmendia & Soriano (MA 462169 & MA 482573). Quesada, vertiente occidental del Pico Cabañas, 20-VI-1975, González Rebollar, Muñoz Garmendia & Soriano (MA 482576 & MA 462164). Santiago de la Espada, ladera E de la Sierra de Banderillas, 18-VI-1976, González Rebollar, Muñoz Garmendia & Soriano (MA 482242 & MA 462167). Segura de la Sierra, Barranco del río Madera, Calarejos, 4-VII-1980, Pajarón (MA 508920). Segura de la Sierra, El Yelmo, 21-VI-1979, Pajarón & Rodríguez Pascual (MA 508923). Jaén, Sierra de Cazorla, Campos de Hernán Perea, junto al Refugio de la Monterilla, 3-VI-2014, E. López & G. Martínez (COFC 62018). Sierra de Cazorla, Cerro de Cabañas, 18-VI-2007, F. J. Mota, F. J. Pérez-García & F. Martínez-Herná (HUAL 18706). Sierra de Cazorla, Nava Noguera, 11-VI-2015, E. León & G. Martínez (COFC 62047). Sierra de Cazorla, Pico Cabañas, 19-VI-1980, A. T. Romero & G. Blanca (GDAC 24605). Sierra de Cazorla, Segura y Las Villas, Puerto del Tejo, 9-V-1996, M. L. Osorio (COA 29759). Sierra de la Cabrilla, VI-1905, E. Reverchon (MA 265491); ídem, 18-VI-1986, F. Gómez Mercado (HUAL 15520); ídem, 4-VII-1975, Muñoz Garmendia (MA 482243); ídem, Alto de la Cabrilla, 28-VI-1986, F. Gómez Mercado (HUAL 14980); ídem, Torcas de la Cueva, 23-VI-1980, J. A. Devesa, T. Luque, A. Romero & S. Talavera (SEV 268577). Sierra de Mágina, en el camino de subida al Pico Mágina desde Mata-Bejid, 24-VI-2013, J. A. Devesa, E. López & G. Martínez (COFC 61235, COFC 61236 & COFC 61237). Sierra de Mágina, Huelma, camino de La Cañada de las Cruces, 21-V-2004, J. Navarro & F. Gómez Mercado (HUAL 20841). Sierra de la Pandera, Valdepeñas de Jaén, 11-VI-2013, J. A. Devesa, E. López & G. Martínez (COFC 61234); ídem, 30-V-2014, E. León & G. Martínez (COFC 61873). Sierra de Segura, 13-VI-1956, A. Rodríguez (MA 200656). Sierra del Pozo, Alto de Valdetrillos, 27-VI-1987, F. Gómez Mercado (HUAL 15545). Sierra del Pozo, Peña Juana, 4-VII-1986, F. Gómez Mercado (HUAL 15572). Sierra del Pozo, próx. Puertollano, 3-VII-1986, F. Gómez Mercado

(HUAL 15570). Sierra Seca, El Chaparral, 29-VI-1988, *B. Valdés, S. Talavera, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz & J. M. Romero* (SEV 204924). **León**. Besande, 20-VI-1969, *Malato-Beliz* (MA 286699). Carbonera, Geras, 28-VI-1980, *Losa Quintana* (GDAC 12605). Hoces de Baldeteja, 12-VII-1977, *L. Pacheco* (MGC 12517). Monte Fontún, 5-V-1979, *Losa Quintana* (MA 363641). Prado de la Guzpeña, 13-VI-2001, *R. Alonso & E. de Paz* (GDA 53556, HUAL 19475, MA 790023, MAF 167597 & SALA 126048). Puente Orugo, San Emiliano, 10-V-1984, *C. Aedo* (MA 623668). Valle del Marqués, Rodillazo, Cármenes, 24-V-1997, *E. Puente* (MAF 154110). Villargusán, 13-VI-1970, *G. Martínez* (SALA 8054). **Logroño**. Viniegra de Arriba, 27-VII-1985, *A. Segura Zubizarreta* (MA 465179 & SALAF 22207). **Madrid**. Alameda del Valle, 20-V-1980, *F. Fernández González & A. Molina* (MAF 121339); ídem, 28-V-1981, *F. Fernández González* (MAF 121338). **Málaga**. P. N. Sierra de las Nieves, 27-V-2009, *J. F. Mota, F. J. Pérez-García & F. Martínez-Herná* (HUAL 20997). P. N. Sierra de las Nieves, Yunquera, entre la Cañada de los Hornillos y el Peñón de los Enamorados, 18-VI-1998, *B. Cabezudo, A. V. Pérez-Latorre, Y. G. I, P. Navas & D. Navas* (MGC 46799-2). Sierra de las Nieves, Tolox, cresterío entre la cueva del Oso y Cerro Alto, 2-VII-2014, *B. Cabezudo, A. V. Pérez Latorre & F. Soriguer* (MGC 79648). Sierra de las Nieves, Tolox, cerro de la Cueva del Oso, 9-VII-2014, *B. Cabezudo, G. Martínez & F. Soriguer* (COFC 61577). Sierra de Almirajara, Sedella, 14-VI-1994, *A. Aparicio, M. A. Carrasco, F. Martín & M. Velayos* (MA 543972). Sierra Tejada, 31-V-1966, *Rivas Goday & Borja Carbonell* (MAF 69487 & MAF 105223). Sierra Tejada, Alcaucín, 30-VI-1978, *P. Cubas, G. López & M. Moreno* (MA 448272). Sierra Tejada, La Maroma, 20-VI-1980, *J. M. Nieto* (MGC 7516); ídem, 27-V-1982, *J. M. Nieto* (MGC 20455). Sierra Tejada, Almirajara y Alhama, Fuente de la Colmena, 17-VI-2003, *A. V. Pérez Latorre, G. Caballero & D. Navas* (MGC 61748). Sierra Tejada, base de La Maroma, orientación a la Llanada, 21-VII-2015, *B. Cabezudo, J. A. Devesa, G. Martínez & A. V. Pérez Latorre* (COFC 62123 & COFC 62124). **Murcia**. Murcia, Moratalla, Revolcadores, 07-VI-1981, *Caridad Selma* (MUB 17129); ídem, 23-V-1987, *Alcaraz et al.* (MUB 25327); ídem, 9-VII-1998, *MACV* (MUB 103911); Moratalla, Sierra de Mojantes, 24-V-1988, *Alcaraz & de la Torre* (MUB 7729). Moratalla, Sierra de Taibilla, 24-V-1988, *Alcaraz & de la Torre* (MUB 7738). Moratalla, subida a Cantalar, 09-VI-1983, *Caridad Selma* (MUB 17130). Sierra de Villafuerte, fuente del Cantalar, 13-VI-2004, *C. Aedo* (MA 715543). Sierra del Carche, Jumilla, 17-IV-1981, *F. Alcaraz* (MUB 5679); ídem, 13-VI-1982, *F. Alcaraz* (MUB 8053). Sierra Villafuerte, Moratalla, 11-V-1997, *sin recolector* (MUB 103907). Subida al Pico Revolcadores, cara oeste, 16-VII-2011, *A. Pujadas, M. López & E. López* (COA 51898 & COA 51913). **Navarra**. Nazar, Peña Gallet, 16-VI-1987, *P. M. Uribe-Echebarría* (MA 465601). **Oviedo**. Lena, Puerto de la Cubilla, La Almagrera, 26-VI-1997, *Mayor, Fernández Casado, Fernández-Carvajal, Vera & Lastra* (GDA 41868, MA 593859, MAF 153955 & SALA 94504). **Palencia**. Entre Villafría de la Peña y Castrejón de la Peña, 13-VII-1980, *J. A. Devesa, M. J. Gallego, T. Luque & S. Talavera* (SEV 265720). Dehesa de Montejo, valle de Tosande, 14-VII-1995, *E. Monasterio et al.* (MA 560633). Hontoria de Cerrato, El Cerrato, 6-VI-2007, *J. F. Mota, F. J. Pérez-García & J. M. Martínez* (HUAL 18732). Velilla del río Carrión, pico Espigüete, alrededores del refugio, 13-VII-1995, *C. Aedo, J. J. Aldasoro, T. Almaraz, I. Alvarez, X. Giráldez, J. Güemes, A. Guillén, C. Hurones, M. Mayol, E. Monasterio Huelin, F. Muñoz Garmendia, C. Navarro, G. Nieto Feliner, A. Prunell, E. Rico, V. Rodríguez Gracia, J. A. Roselló, Ll. Sáez, R. Silva & E. Valdés Bermejo* (MA 560060). Villafría de la Peña, Ermita del Brezo, 10-VII-1995, *C. Aedo, J. J. Aldasoro, T. Almaraz, I. Alvarez, X. Giráldez, J. Güemes, A. Guillén, C. Hurones, M. Mayol, E. Monasterio Huelin, F. Muñoz Garmendia, C. Navarro, G. Nieto Feliner, A. Prunell, E. Rico, V. Rodríguez Gracia, J. A. Roselló, Ll. Sáez, R. Silva & E. Valdés Bermejo* (MA 559884). **Segovia**. Grado del Pico, El Tornillarón, 28-V-1992, *Izuzquiza* (MA 518788). **Soria**. Almaluez,

7-VI-1934, L. Ceballos (MA 12199). Cardejón, 18-V-1961, A. Segura Zubizarreta (MA 363623). Carretera Soria-Moncayo, km 169, 10-VI-2001, J. A. López-Rodríguez (MA 780479). Cerro del Morón, pr. Beratón, 10-VII-1994, C. Aedo *et al.* (MA 544093). Deza, 29-V-1977, A. Segura Zubizarreta (MA 363620). Entre Adradas y Sauquillo del Campo, 30-V-1988, Muñoz Garmendia & J. Pedrol (MA 438358). Espejo de Tera, 23-V-1966, A. Segura Zubizarreta (MA 363622). Monte Urbión, VI-1920, M. Losa (MA 12195). Montenegro de Cameros, Puerto de Santa Inés, 28-VI-1995, E. Ortúñez & L. M. Ferrero (MAF 159640). Peña Redonda, ca. Cervera de Pisuerga, 9-VIII-1914, Font Quer (MA 59502). Rello, 13-VI-1968, A. Segura Zubizarreta (MA 364190). Renieblas, 10-VI-1972, A. Segura Zubizarreta (MA 364192 & MA 364204). Sierra Madero, 10-VI-1934, C. Vicioso (MA 12200). Torralba, Sierra Ministra, 22-VII-1960, E. F. Galiano (MA 187401). **Tarragona.** Cumbre del Monte Caro, 15-VI-1915, P. Font Quer (MA 59495). Montsant, Serra Major, 31-V-1996, M. Mayol & L. Sáez (MA 592740). Ports de Tortosa, Tossa del Caro, 18-VI-1996, A. M. Romo (MA 628230, MAF 157951 & SALA 117760). **Teruel.** Teruel, sin fecha, Benedicto (MA 12188). Calanda Santa Bárbara, sin fecha, *sin recolector* (MA 11972). La Puebla de Valverde, 2-VI, C. Pau (MA 59493). Montes Universales de Frías, 16-VI-1969, Rivas Goday & Ladero Álvarez (MAF 94543). Puerto del Portillo, pasado Guadaciar, 21-VI-2016, J. A. Devesa & G. Martínez (COFC 62860). Sierra de Albarracín, 1926, Zapater (MA 12186); ídem, 1985, D. Almagro (MA 12187). Sierra de Albarracín, Muela de Jabalón, 11-VII-1969, Izco, Ladero & Rivas Goday (MAF 101531). Sierra de Gúdar, 7-VIII-1960, J. Borja (MAF 65240 & MAF 72155); ídem, Alcalá de la Selva, 29-VI-1955, E. Paunero (MA 183991). Sierra de Javalambre, 16-V-1987, M. Costa *et al.* (MA 465178 & MAF 134810); ídem, 26-V-1987, M. Costa *et al.* (SALAF 22206). Pico de Javalambre, 23-VI-1998, Aedo, Castroviejo, Guillén & Laínz (MA 611936). Sierra de Valacloche, 1892, E. Reverchon (SEV 138088 & SEV138092). **Valencia.** Sierra de Ayora, 21-VI-1906, C. Pau (MA 12192). Sierra de Chiva, VI, C. Pau (MA 59501). Sierra de Negrete, próx. Utiel, V-1976, J. Mansanet & G. Mateo (MA 440409 & SEV 233558). **Valladolid.** Encinas de Esgueva, 30-X-1985, J. L. Fernández Alonso (MA 294298). Peñafiel, Anraso, 21-VI-1984, T. Romero (MA 569187 & SALA 40427). Quintanilla de Arriba, La Encina, 24-V-2003, P. Bariego (SALA 126503). **Zaragoza.** Calatayud, 24-V-1910, C. Vicioso (MA 59511 & MA 12185). Las Cuerlas, Gallocanta, 31-V-1981, D. Gómez & G. Monserrat (MA 478506). Páramo de Daroca, 15-VI-1969, Rivas Goday, Izco & Ladero (MAF 91310). Purujosa-Alcala, Peñas de Herrera, 21-VI-1988, D. Gómez, A. Martínez & L. Villar (MA 479073, SALA 86133 & SALA 125145).





**Lámina 8.** *Festuca segimonensis* (a-i) refugio de la Monterilla, Sierra de Cazorla, Jaén (COFC 61360): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales.

**8. F. segimonensis** Fuente, Joch. Müll. & Ortúñez in Anales Jard. Bot. Madrid 57: 178 (1999) (Foto 8.1)

*Festuca ovina* subsp. *hackelii* St.-Yves in Bull. Soc. Bot. France 56: 356 (1909)  
[nom. subst.]

*Festuca ovina* var. *hackeliana* St.-Yves in Candollea 1: 6 (1922)

*Festuca indigesta* subsp. *hackeliana* (St.-Yves) Markgr.-Dann. in Bot. J. Linn. Soc. 76: 328 (1978)

*Festuca indigesta* subsp. *hackelii* (St.-Yves) Franco & Rocha Afonso in Bol. Soc. Brot., ser. 2, 54: 97 (1980)

*Festuca hackelii* (St.-Yves) Prain, Index Kewensis, Suppl. 4: 90 (1913), non *Festuca hackelii* K. Richt., Pl. Eur. 1: 101 (1890)

*Ind. loc.*: “in montibus siccis calcareisque Hispaniae. Provincia Granatensis: Sierra Grimona, 1800 m.s.m.; Sierra Segura, 1800 m. s. m. Provincia Gienna (Jaen): Sierra de Castril, 1900 m.s.m.; Sierra Cabrilla, 1800 m.s.m. Jun., Juli; leg. E. Reverchon”

*Lectotipo*: “Sierra Segura, lieux arides et calcaires, 1800 m, juillet, 1906, rare” (herb. Reverchon n° 1220, P, no visto; Fuente & Ortúñez, 1998). *Isolectotipo*: MA 12044! (Foto 8.2).

*lc.*: lám. 8 (véase también Fuente & Ortúñez, 1998: 80, sub *F. hackelii*)

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 42 cm × 0,4-0,7 mm, erectos o erecto-ascendentes, cilíndricos –algo angulosos en su extremo, estriados, glabros, lisos o escabriúsculos bajo la inflorescencia y excepcionalmente bajo el nudo, verdes o con menos frecuencia ligeramente verdoso-purpúreos, con 0-1 nudo visible y próximo a la base, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes soldados en toda su longitud al menos en las penúltimas –muy excepcionalmente abierta y de márgenes solapados en su parte distal–, tubulosa, con el borde superior truncado oblicuamente o escotado, herbácea, pajizo-pardusca o escarioso-hialina, glabra, lisa o a menudo retrorso-escábrida al menos hacia la parte terminal, con 5-9 nervios, que a veces se disgrega en fibras al final; aurículas (0,2)0,3-0,8(1,1) mm, obtusas, ligeramente cilioladas en el ápice; lígula 0,2-0,6 mm, membranácea, truncada, ciliolada; limbo (1)1,5-7(9) cm × 0,6-1,1(1,3)

mm, de setáceo a junciforme, recto o curvado, conduplicado, glabro, liso, de sección  $\pm$  circular –mostrando el esclerénquima subepidérmico continuo en la cara abaxial y por lo general formando islotes coincidentes con las costillas en la cara adaxial, 5-7(8) nervios, 4 valles y 3 costillas prominentes, a veces algo estrechadas en la base, cara adaxial con superficie escábrida, y cara abaxial glabra (Figura 8)–, con ápice agudo, poco o nada aculeado, a veces  $\pm$  pungente. Hojas caulinares 1-2, similares a las de los brotes estériles pero con vaina abierta, con aurículas de (0,3)0,4-0,8(1) mm y por lo general desiguales, lígula de 0,4-0,7 mm, y limbo de 0,8-3 cm  $\times$  0,5-0,8 mm. Inflorescencia (1,7)2-6(6,5) cm, en panícula densa, linear o linear-oblonga, con 14-25 espiguillas, y raquis provisto de 6-12 nudos –entrenado más bajo de 0,7-1,6(2) cm–, densamente antrorso-escábrido, con (0)2-4(5) ramas hacia la base –la primera de 1-3(3,5) cm, casi siempre simple, con 3-5 espiguillas, rara vez solo 1–, solitarias, erectas y  $\pm$  adpresas. Espiguillas (6)6,5-10 mm, comprimidas lateralmente, elípticas, verdes o verdoso-purpúreas, con pedúnculo de 0,5-3 mm, ligeramente engrosado en el extremo, (3)4-6 flores fértiles y 1 flor estéril apical y  $\pm$  rudimentaria. Glumas 2, desiguales, estrechamente escariosas y cilioladas en los márgenes, lisas o con acúleos dispersos en los bordes y a veces también en el nervio medio hacia el ápice, agudas o atenuadas, verdes o verdoso-purpúreas; la inferior de (1,8)2,2-4,2(4,3) mm, linear-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de (2,7)3,3-5,2(5,5) mm, lanceolada u ovado-lanceolada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 4,3-6,3(6,5) mm, ovado-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes escariosos, brevemente ciliolados, imperceptiblemente aculeado sobre el nervio medio en la mitad superior del dorso, verdoso o verdoso-purpúreo en los márgenes, con 5 nervios; callo circular o elíptico; lema de la flor inferior con arista de 0,5-1,4 mm, el de la segunda flor con arista de (0,7)0,9-2(2,4) mm, y hasta de 2,7 mm en el resto, escábrida. Pálea (4,1)4,5-5,8(6) mm, subigual al lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Lodículas 0,7-0,9 mm, bífidas o bilobuladas. Anteras 2-3,2(3,4) mm, lineares, blanquecino-amarillentas. Ovario glabro. Cariopsis 2,8-3,5 mm, adherida a la pálea.

**Número cromosómico:**  $2n = 56 + 0-2B$  (Fuente *et al.*, 2001). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de mayo a julio.

**Distribución mundial:** endemismo de la Península Ibérica.

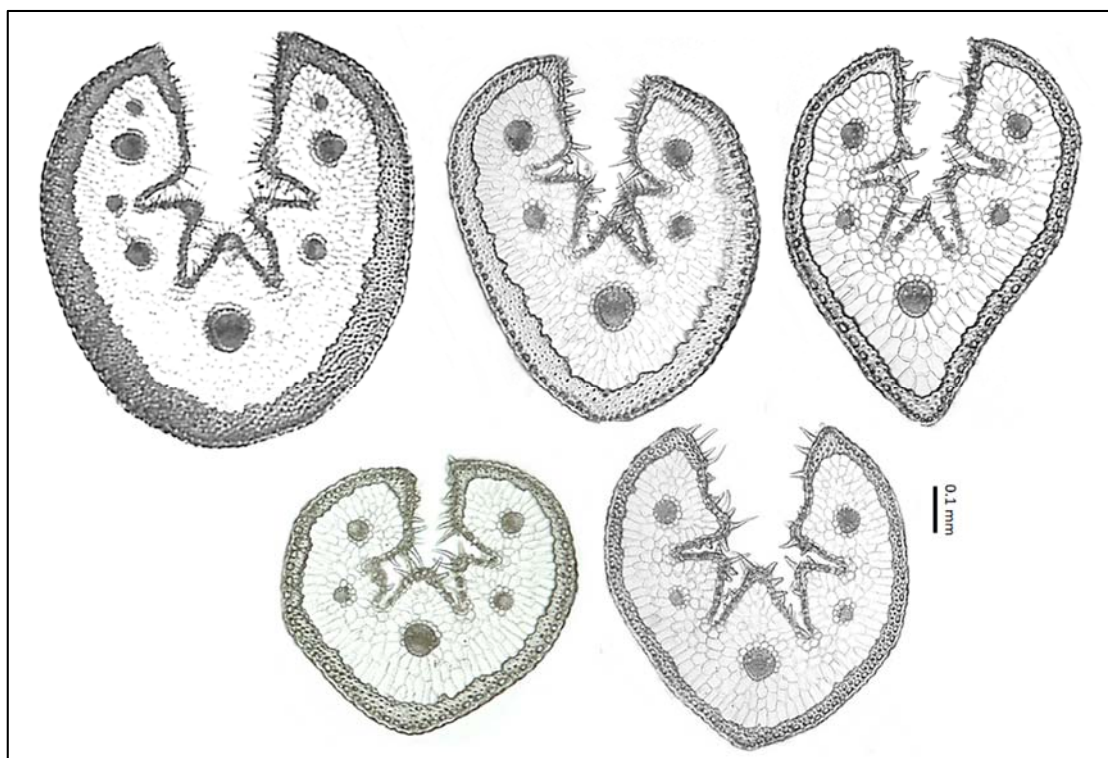
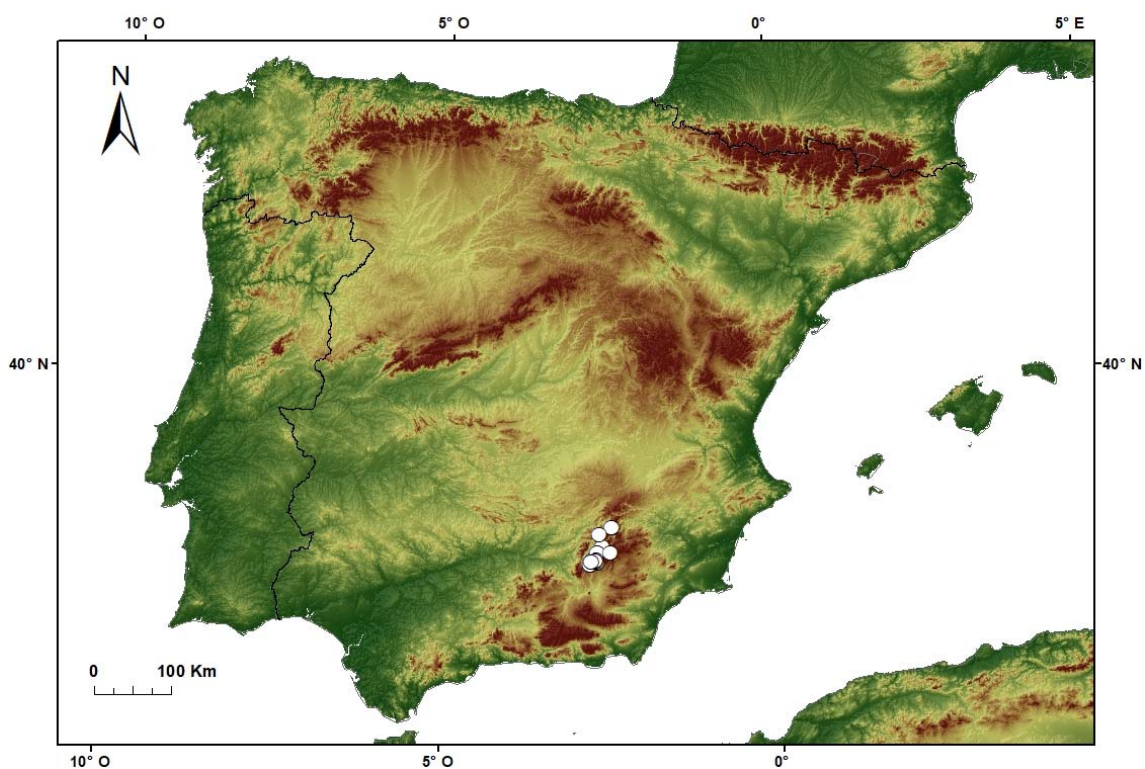


Figura 8. Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. segimonensis*.



Mapa 8. Área de distribución de *F. segimonensis* en la Península Ibérica

**Distribución peninsular:** sureste de España (sierras Béticas: sierras de Alcaraz, Castril, Cazorla y Segura, y Guillimona). **Esp.:** Ab Gr J (Mapa 8)

**Ecología:** pastos orófilos, roquedos y repisas, pedregales y protosuelos, en substratos calcáreos; 1.430-2.000 m.

**Observaciones.-**

La especie se extiende por las sierras de Cazorla, Segura y Castril (Jaén), Guillimona (Granada), Alcaraz (Albacete), y otras sierras menores aledañas. Se descarta su presencia en las sierras de Trevenque-Almijara, Alpujarras (Granada), Gádor (Almería), Mágina (Jaén) y Camarolos (Málaga), pues las citas previas para estas serranías (cf. Moreno Saiz & Sainz Ollero, 1992; Pallarés, 1994; Giménez & Mercado, 2001; Catalán 2009; Devesa *et al.*, 2013; Molero & Marfil, 2017) corresponden a errores de identificación con diversas especies, entre ellas *F. indigesta*, *F. longiauriculata*, *F. hystrix* y *F. greuteri*, siendo las dos últimas las únicas que realmente pueden coexistir con *F. segimonensis*. En las sierras de Guillimona, Castril y Cazorla puede coexistir puntualmente con *Festuca greuteri* var. *greuteri*, pero ambos taxones pueden diferenciarse por la soldadura de la vaina (cerrada en *F. segimonensis*, y abierta en *F. greuteri*), la anatomía del limbo de las hojas de los brotes estériles en sección transversal (contorno, número de nervios y forma de las costillas), y el tamaño de la arista y de las aurículas (generalmente mayores en *F. segimonensis*), entre otros caracteres (Figura 8). Los individuos de *F. segimonensis* de menor tamaño –muy frecuentes por ejemplo en la Sierra de Cazorla– han sido a menudo confundidos con *F. hystrix*, especie con la que también convive, pero de la que se diferencia en el número de nervios [3 en *F. hystrix*, y 5-7(8) en *F. segimonensis*] y de costillas (1 en *F. hystrix*, y 3 en *F. segimonensis*) de la sección transversal del limbo, así como por la forma del ápice del limbo, que es aplanado, y presenta acúleos en los márgenes del ápice en el caso de *F. hystrix*, y es circular y carece de acúleos en *F. segimonensis*.

Algunos autores han subordinado la especie a *F. indigesta*, un taxón muy próximo filogenéticamente (véase Capítulo 4), con el que comparte algunos caracteres. Sin embargo, *F. segimonensis* no tiene el limbo de las hojas de los brotes estériles punzante e hiriente como *F. indigesta*, tiene la vaina foliar cerrada, y el limbo muestra menor número de nervios en sección transversal [5-7(8) en *F. segimonensis*, y 7-9(11) en *F. indigesta*].





**Foto 8.1.** *F. segimonensis*. De arriba abajo y de izquierda a derecha, detalles del ápice foliar en vista lateral y posterior; detalle de las vainas; parte distal de la vaina con diferentes grados de escotadura: escotada, ligeramente solapada, y abierta; detalle de las aurículas en vista lateral (nótese el indumento de la vaina).

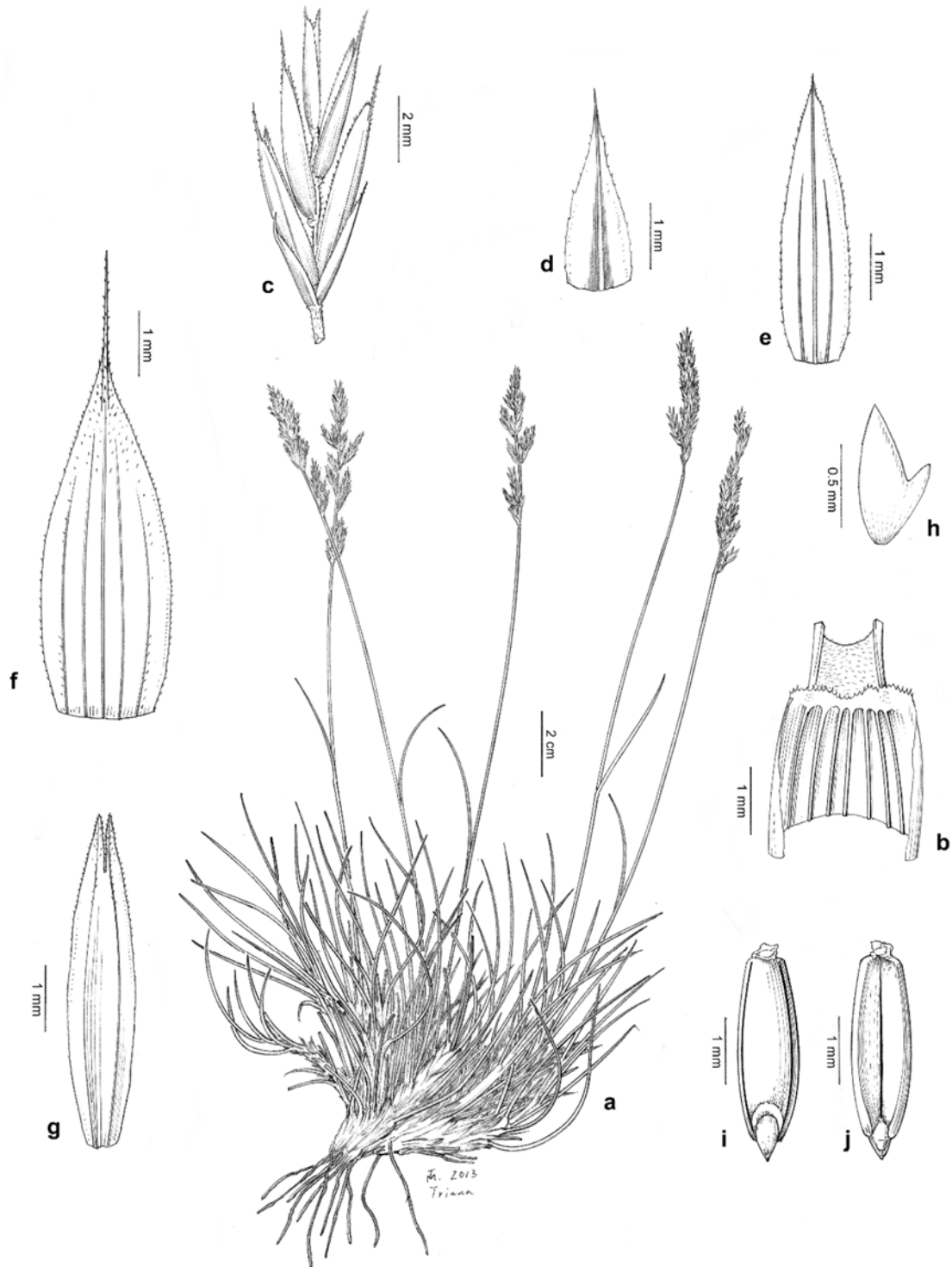


Foto 8.2. Isolectotipo de *F. ovina* subsp. *hackelii* (herb. Reverchon, MA 12044)

**Material estudiado:**

ESPAÑA. **Albacete.** Poyo Alrós, Yeste, 3-VII-2016, *J. L. Cánovas & P. Sánchez* (MUB s/n). Subida desde Yeste a Calar de la Sima, 28-VI-2016, *J. L. Cánovas, J. A. Devesa, J. Guerra, J. F. Jiménez, G. Martínez & P. Sánchez* (COFC 62563 & 62564); ídem, 18-VI-2016, *J. L. Cánovas & P. Sánchez* (COFC 62565). **Granada.** Huéscar, Sierra Guillimona, 9-VI-1997, *V. de la Fuente, L. M. Ferrero & E. Carrillo* (MAF 159667). Sierra de Castril, 14-VII-1992, *C. Morales & C. Passera* (GDAC 37638); ídem, acceso a la zona norte, 14-VII-1992, *C. Morales & C. Passera* (GDAC 37555) Ídem, sector norte del parque, 8-VII-1992, *C. Passera & C. Morales* (GDAC 37554); ídem, 16-VI-1992, *C. Morales & C. Passera* (GDAC 37556). Sierra de Castril, junto al límite norte con la provincia de Jaén, 8-VI-1994, *F. Gómez Mercado & J. F. Mota* (HUAL 12877); ídem, 15-VI-1994, *F. Gómez Mercado & J. F. Mota* (HUAL 12869). Sierra de Castril, cerca de la Laguna, 8-VII-1992, *C. Morales & C. Passera* (GDAC 37558). Sierra de La Cabrilla, próximo Cortijo La Cabrilla, 8-VI-1987, *F. Gómez Mercado & J. F. Mota* (HUAL 15569); ídem, 28-VI-1986, *F. Gómez Mercado* (HUAL 15568). Sierra Guillimona [sub Grimona], VII-1907, *E. Reverchon* (MA 12046 & MA 12060). ELISÉE REVERCHON-PLANTES D'ESPAGNE 1906 / Province de Grenade / N° 1220 / Sierra de Segura, lieux arides et / calcaires, 1.800 mètres. Juillet. Rare (MA 12044). **Jaén.** Calar Palomas, 14-VI-1956, *Bellot & Casaseca* (MA 447991 & MA 447989, mezcla con *F. greuteri*). Santiago de la Espada, 14-VI-1956, *L. Ceballos* (MA 170016). Santiago de la Espada, Campos de Hernán Perea, 23-VI-1975, *González Rebollar, Muñoz Garmendia & Soriano* (MA 482572, MA 462168 & SALA 50246). Sierra de Cazorla, Campos de Hernán Perea, refugio de La Monterilla, 4-VI-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61360). Sierra de Castril, VI-1903, *E. Reverchon* (MA 265492); ídem, VII-1903, *E. Reverchon* (MA 12047); ídem, 1903, *sin recolector* (MA 146452). Sierra de Cazorla, alrededores del refugio de Rambla seca, 11-VI-2015, *E. León & G. Martínez* (COFC 62006); ídem, 3-VI-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61362). Sierra de Cazorla, Nava Noguera, 11-VI-2015, *E. León & G. Martínez* (COFC 62005). Sierra de Cazorla, entre el Parador Nacional de Cazorla y el Cortijo de La Cabrilla, 3-VI-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61359). Sierra de la Malessa, VII-1904, *E. Reverchon* (MA 12045). Sierra Seca, El Chaparral, 29-VI-1988, *B. Valdés, S. Talavera, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz, J. M. Romero* (SEV 204973 & 204923).





**Lámina 9.** *Festuca indigesta* subsp. *indigesta*, (a-g) Peñones de San Francisco, Sierra Nevada, Granada (COFC 60893); (h) Las Sabinas, subida al Veleta, Sierra Nevada, Granada (COFC 60984); (k,l) Collado del Diablo, hacia el refugio San Francisco, Monachil, Sierra Nevada, Granada (MA 780514): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiquilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, cariopsis en vista adaxial; **j**, cariopsis en vista abaxial.

**9. F. indigesta** Boiss., Elench. Pl. Nov.: 91 (1838)

subsp. **indigesta** (Foto 9.1)

*Festuca duriuscula* var. *indigesta* (Boiss.) Boiss., Voy. Bot. Espagne 2: 671 (1845)

*Festuca ovina* subsp. *indigesta* (Boiss.) Hack. in *Bot. Centralbl.* 8: 405 (1881)

Monogr. Festuc. Eur: 99 (1882)

*Festuca duriuscula* subsp. *indigesta* (Boiss.) P. Fourn., *Quatre Fl. France* ed. 2: 79 (1946)

*Festuca ovina* subvar. *boissieri* St.-Yves in *Candollea* 1: 6 (1922), nom. inval.

*Ind. loc.*: “Hab. in declivitatibus siccis in *Sierra Nevada* abundantissima et pecoribus inutilis, vulgo *Rompebarriga* dicta. Alt. 6500-8000”.

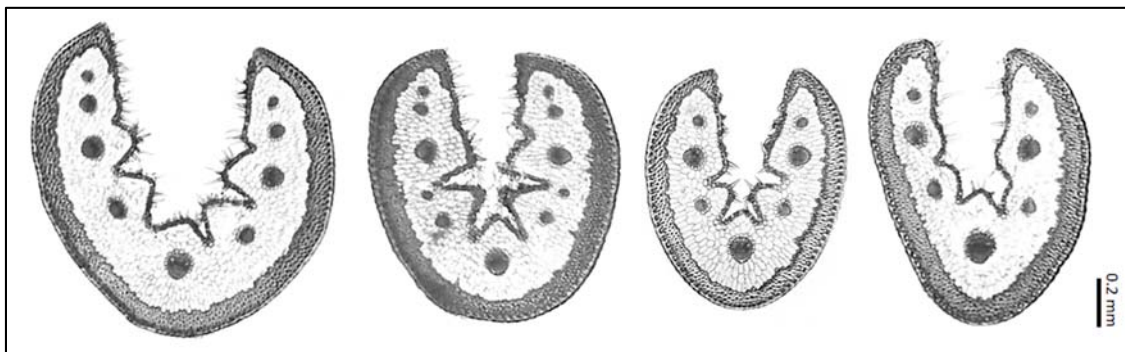
*Lectotipo*: “HERB. E. BOISSIER. / *Festuca indigesta* Boiss. *El. N° 194* / in declivitatibus siccis *Sierra Nevada* / jul. 1837. Alt. 6500'-8000” (herb. Boiss., G 164936 imagen!; Burdet *et al.*, 1981; Fuente *et al.*, 1999a) (Foto 9.2). *Isolectotipos*: MA 12052!, G imagen!, P imagen!, W imagen!.

*Ic.*: lám. 9 (véase también Fuente & Ortúñez, 1998: 84).

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 50 cm × (0,5)0,6-0,9 mm, erectos o erecto-ascendentes, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros, lisos o más rara vez antrorso-escabriúsculos bajo la inflorescencia, con (0)1-2 nudos visibles, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres en 1/3-1/2 distal, herbácea al principio, y papirácea y de color pajizo al final, glabra, lisa o a veces retrorso-escábrida, con 7-9(11) nervios visibles, marcescente, que no se disgrega en fibras en la madurez; aurículas 0,2-0,8(1) mm, obtusas, cilioladas en el ápice; lígula 0,2-0,6(0,8) mm, membranácea, truncada, ciliolada; limbo (3)4-10,5(13,5) cm × 0,7-1,1(1,3) mm, junciforme, recto o curvado, rígido, muy pungente, punzante, conduplicado, con sección de elíptica a obovada –mostrando el esclerénquima subepidérmico continuo en la cara abaxial, a veces dispuesto en sobre algunas costillas en la cara adaxial, 7-9(11) nervios, 4-5(6) valles y 3-5 costillas, con cara adaxial escábrida en toda la superficie, y cara abaxial lisa (Figura 9)–, verde –a veces solo ligeramente pruinoso en la base–, glabro, liso, con ápice agudo, acuminado, poco o nada aculeado. Hojas caulinares 1(2), similares a las de los brotes estériles, con aurículas de 0,2-0,7 mm, lígula de 0,3-0,6 mm, y limbo de (1,1)2-



5,5(7) cm × 0,6-0,9 mm. Inflorescencia (3)3,5-8,5 cm, en panícula densa, ovado-lanceolada, con (9)13-28(33) espiguillas, y raquis provisto de (6)8-13(14) nudos –entrenado más bajo de 0,9-2,7(3,3) cm–, densamente antrorso-escábrido, con 2-4(5) ramas –primera rama simple, de 1,5-3,5(4) cm y con (3)4-7(8) espiguillas–, solitarias, erectas y ± adpresas, poco o nada erecto-patentes en la anthesis. Espiguillas (6,5)7-10,5(12) mm, comprimidas lateralmente, elípticas, verdes o ligeramente verdoso-purpúreas, con pedúnculo de (0,5)0,7-4 mm, ligeramente engrosado en el extremo, 4-7(8) flores fértiles y 1 flor estéril apical y ± rudimentaria. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, cilioladas, lisas o con acúleos dispersos en los bordes y en el nervio medio hacia el ápice, agudas o acuminadas, verdes o verdoso-purpúreas; la inferior de (2,4)2,7-4,2(4,5) mm, linear-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de (3,6)3,9-5,3(6) mm, ovado-lanceolada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema (4,3)4,5-6(6,5) mm, ovado-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes estrechamente escariosos, ciliolados en el tercio superior, imperceptiblemente aculeada en la mitad superior del dorso, verdoso o verdoso-purpúreo en los márgenes y hacia el ápice, con 5 nervios; callo circular o elíptico; lema de la flor inferior con arista de (0,5)0,6-1,3 mm, y el de la segunda flor con arista de (0,5)0,8-1,8(2,3) mm, y hasta de 2,1(2,5) mm en el resto, escábrida. Pálea (4)4,2-5,5(5,9) mm, subigual o algo más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Anteras (1,9)2,3-3,2(3,5) mm, lineares, amarillas. Ovario glabro. Lodículas de 1-1,1 mm, bífidas o bilobadas. Cariopsis 2,8-3,6(4) mm.



**Figura 9.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. indigesta*.

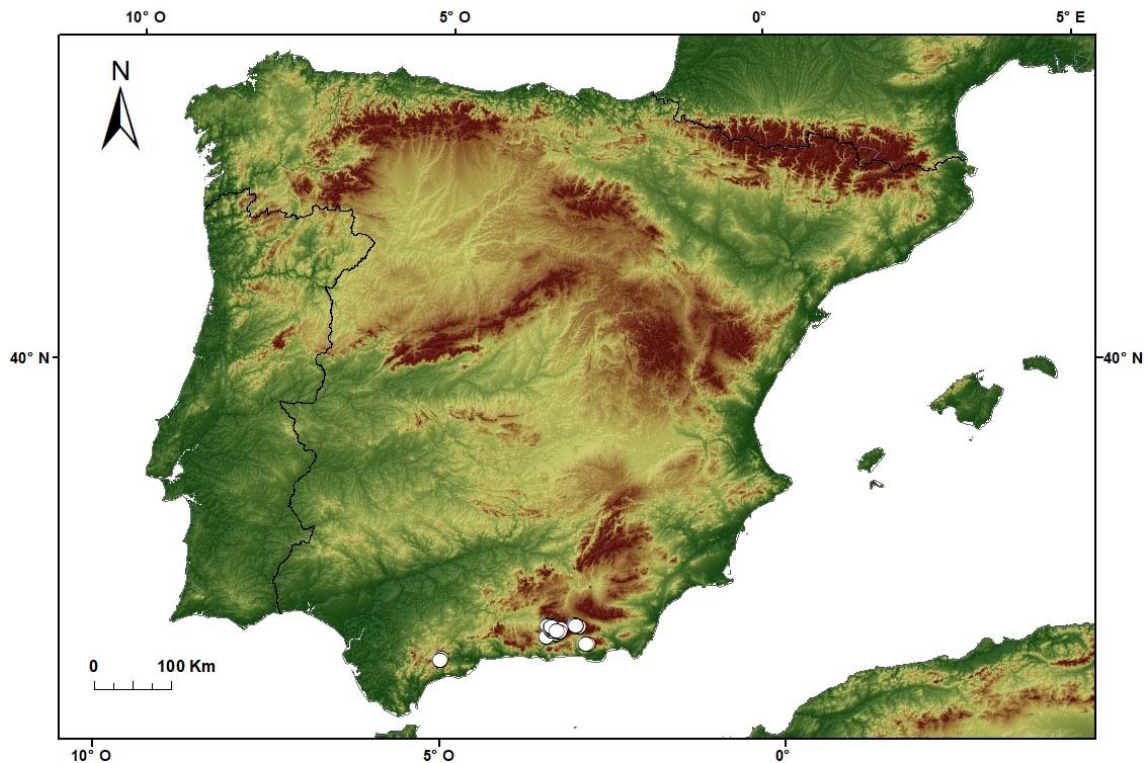
**Número cromosómico:**  $2n = 42, 56$  (Fuente *et al.*, 2001). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de mayo a agosto.

**Distribución mundial:** Península Ibérica y noroeste de África (Marruecos).

**Distribución peninsular:** sureste de España (Sierra Nevada, Sierra de Gádor, y Sierra de las Nieves). **Esp.:** Al Gr Ma (Mapa 9).

**Ecología:** pastos psicroxerófilos, entre el matorral xeroacántico (enebrales-piornales), en sustratos ácidos (esquistos y pizarras) y básicos (calizas); 1.340-2.800 m.



Mapa 9. Área de distribución de *F. indigesta* en la Península Ibérica.

**Observaciones.-**

Inicialmente, el taxón se conocía solo de Sierra Nevada y sus estribaciones más orientales (Puerto de la Ragua; Fuente & Ortúñez, 1998; Catalán, 2009; Devesa *et al.*, 2013), área que ha sido extendida recientemente a la Sierra de Gádor (Almería), la población más suroriental conocida en el territorio para la especie (Martínez-Sagarra & Devesa, 2015). En este estudio también se amplía su distribución a la Sierra de las Nieves, la primera cita de *F. indigesta* subsp. *indigesta* en la provincia de Málaga. Aquí las plantas crecen a menor altitud (1.340-1.750 m), y muestran ligeras diferencias respecto al resto de las poblaciones estudiadas, pues las hojas de los brotes estériles no llegan a ser tan hirientes y, además, en estas plantas se ha detectado un nivel de ploidía inferido diferente al de las poblaciones orientales (véase Capítulo 3), por lo que van a ser objeto de un estudio especial más adelante. Su presencia en el NW de Marruecos (Catalán *et al.*, 2002;

Fennane, 2014) será también objeto de estudio, pues el material analizado hasta la fecha se corresponde con *F. indigesta* subsp. *infesta* (Hack. ex Trab.) Trab.



**Foto 9.1.** *F. indigesta*. Hábito, y detalles del ápice de las hojas de los brotes estériles y de la vaina en vista posterior y lateral.

A esta especie se han subordinado taxones (cf. Saint-Yves, 1909; Kerguélen, 1975; Markgraf-Dannenberg, 1980; Cebolla & Rivas Ponce, 1999) que, en mayor o menor medida, comparten algunas de las características generales –aunque no la extrema pungencia del limbo de sus hojas– [p.ej., *F. indigesta* subsp. *hackelii* (= *F. segimonensis*), *F. indigesta* subsp. *aragonensis* (= *F. aragonensis*), *F. indigesta* subsp. *lagascae* (= *F. summilusitana* subsp. *lagascae*), *F. indigesta* subsp. *molineri* (= *F. airoides* subsp. *niphobia*)], y que actualmente son considerados como especies independientes, o bien se



han subordinado a otras. En los herbarios es frecuente que muchas de las plantas de la sección *Festuca* que crecen en los principales sistemas montañosos ibéricos se hayan identificado como *F. indigesta*, o hayan sido consideradas de manera general como pertenecientes al grupo “*indigesta*” (cf. San Miguel, 2009; Cebolla & Rivas Ponce, 1999), por presentar todas ellas un síndrome morfológico parecido (plantas de talla baja densamente cespitosas que forman macollas bien individualizadas, con limbos rígidos y algo arqueados, con panículas cortas y densas, etc.) consecuencia de su adaptación al tipo de hábitat extremo cacuminal, o de media y alta montaña.

### **Material estudiado:**

ESPAÑA. **Almería.** Sierra de Gádor, Los Morrones, 11-VII-2007, *J. F. Mota, F. J. Pérez-García & F. Martínez-Herná* (HUAL 18744); ídem, base de los Morrones desde Pozo Lupión, 11-VI-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61405); ídem, 21-VII-2018, *M. Cueto, J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 65818 & COFC 65819). Sierra Nevada, Puerto de la Ragua, cumbre W del Chullo, 12-VI-1967, *P. W. Ball, A. C. Chater, I. K. Ferguson & B. Valdés* (MA 187065 & SEV 265681). **Granada.** Herb. E. Boissier / *Festuca indigesta* Boiss. El. Nº 194 / in declivitatibus siccis Sierra Nevada. / Jul. 1837 / Alt. 6500’-8000’ (MA 12052). Sierra Nevada, VIII-1891, *Porta et Rigo* (MA 12049); ídem, 10-VII-1953, *sin recolector* (MA 176265); ídem, 6-VIII-1978, *E. Fuertes Lasala* (MA 247328); ídem, 1964, *sin recolector* (MA 492757); ídem, 29-VII-1971, *G. Bocquet* (SEV 204908); ídem, 6-VII-1970, *sin recolector* (MA 647970 & MA 647968); ídem, VI-1973, *P. del Campo* (MA 12043); ídem, V, *López Seoane* (MA 12159). Sierra Nevada, próximo al Albergue Universitario, 16-VII-1981, *C. Romero* (MGC 8739); ídem, 9-VII-2012, *J. A. Devesa & M. López* (COFC 60983, COFC 61185 & COFC 60983); ídem, 24-VII-2013, *P. Barberá, J. A. Devesa, A. Díaz, E. León, E. López & G. Martínez* (COFC 61225); ídem, VI, V. *López Seoane* (MA 11938); ídem, VI-1969, *F. Esteve* (GDA 6136 & GDA 58651); ídem, 13-VII-1970, *Fernández Casas* (MA 415926). Sierra Nevada, faldas del Pico Veleta, cerca del viejo observatorio astronómico, 4-VII-2010, *E. Glazkova & A. Quintanar* (MA 836398). Sierra Nevada, del Albergue a la Laguna, 15-VII-1953, *J. Muñoz Medina* (GDA 58652). Sierra Nevada, Alto del Chorrillo, 8-VII-1972, *sin recolector* (MA 754147). Sierra Nevada, Barranco de San Juan, 29-VII-1979, *A. T. Romero & C. Morales* (GDAC 24614). Sierra Nevada, Hoya de San Juan, 5-VII-1971, *Fernández Casas* (MA 418418). Sierra Nevada, Barranco del Poqueira, 1-VI-1902, *C. Pau* (MA 12050). Sierra Nevada, Borreguil de San Juan, 7-VII-1987, *A. Pujadas* (COA 51086). Sierra Nevada, Mojón del Trigo, 14-VII-2010, *E. León, E. López & M. López* (COA 51305); ídem, 18-VII-1986, *J. Susín & M. Baena* (COA 51092). Sierra Nevada, Pista Borreguiles, 12-VII-1981, *E. Hernández & M. Clemente* (COA 42326). Sierra Nevada, Borreguiles de Monachil, 14-VII-1968, *sin recolector* (MA 754144). Sierra Nevada, Collado del Diablo, hacia el refugio San Francisco, Monachil, 12-VII-2000, *P. Catalán, J. A. López Rodríguez & P. Torrecilla* (MA 780514 & MA 780516). Sierra Nevada, Collado de las Sabinas, Güéjar Sierra, 8-VII-1987, *A. Pujadas* (COA 51087); ídem, 4-VII-1990, *C. Moreno, A. L. Márquez, L. Bootello & D. Navas* (MGC 29960); ídem, 27-VI-1996, *J. Peñas* (GDA 49848); ídem, *H. S. Nava* (FCO 32989, FCO 32992 & FCO 32993); ídem, 27-VII-2010, *T. Navarro, C. Rodríguez & F. Soriguer* (MGC 72145 & MGC 72157); ídem, 9-VII-2012, *J. A. Devesa & M. López* (COFC 60984 & COFC 61181); ídem, 24-VII-2013, *P. Barberá, J. A. Devesa, A. Díaz, E. León, E. López & G.*

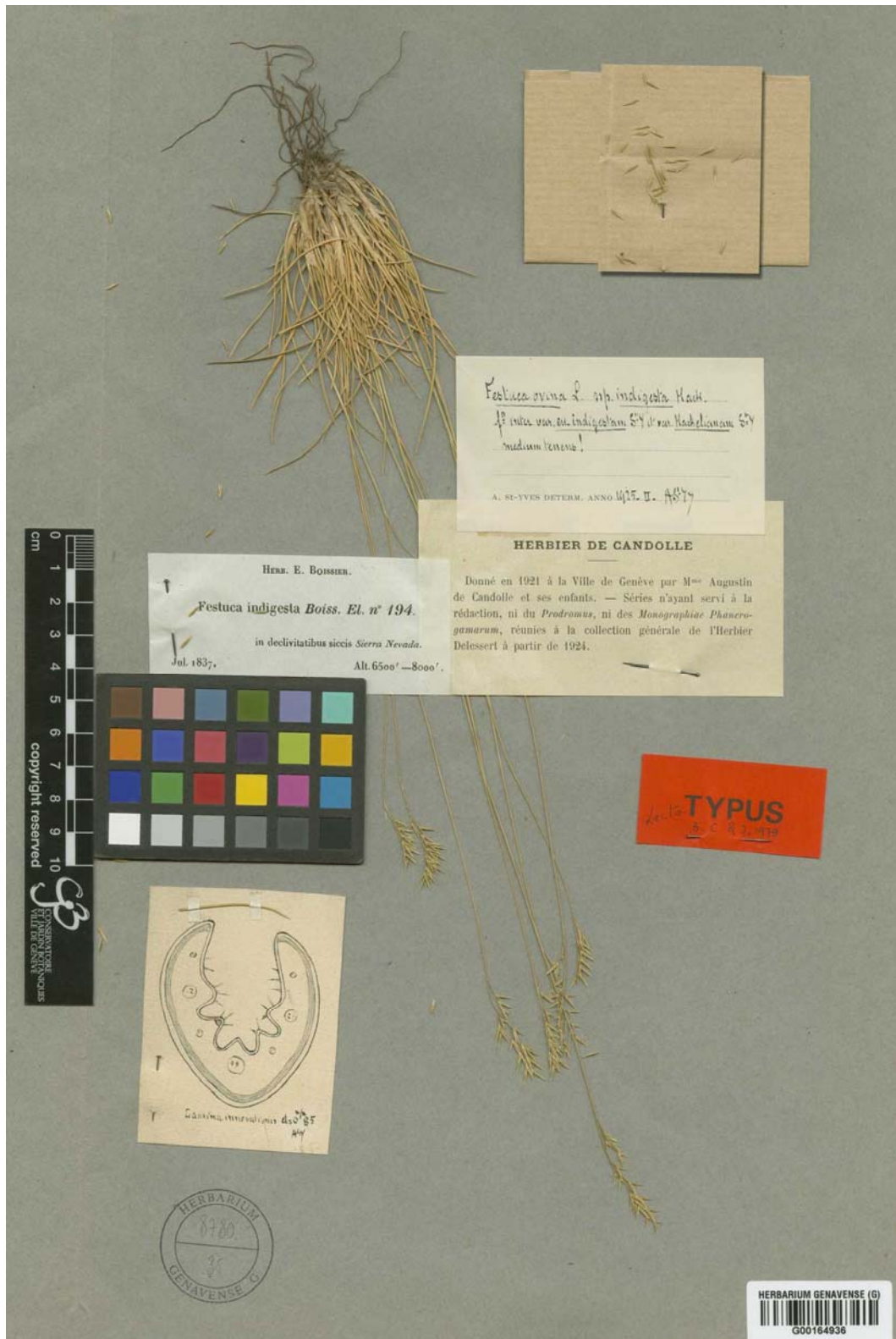
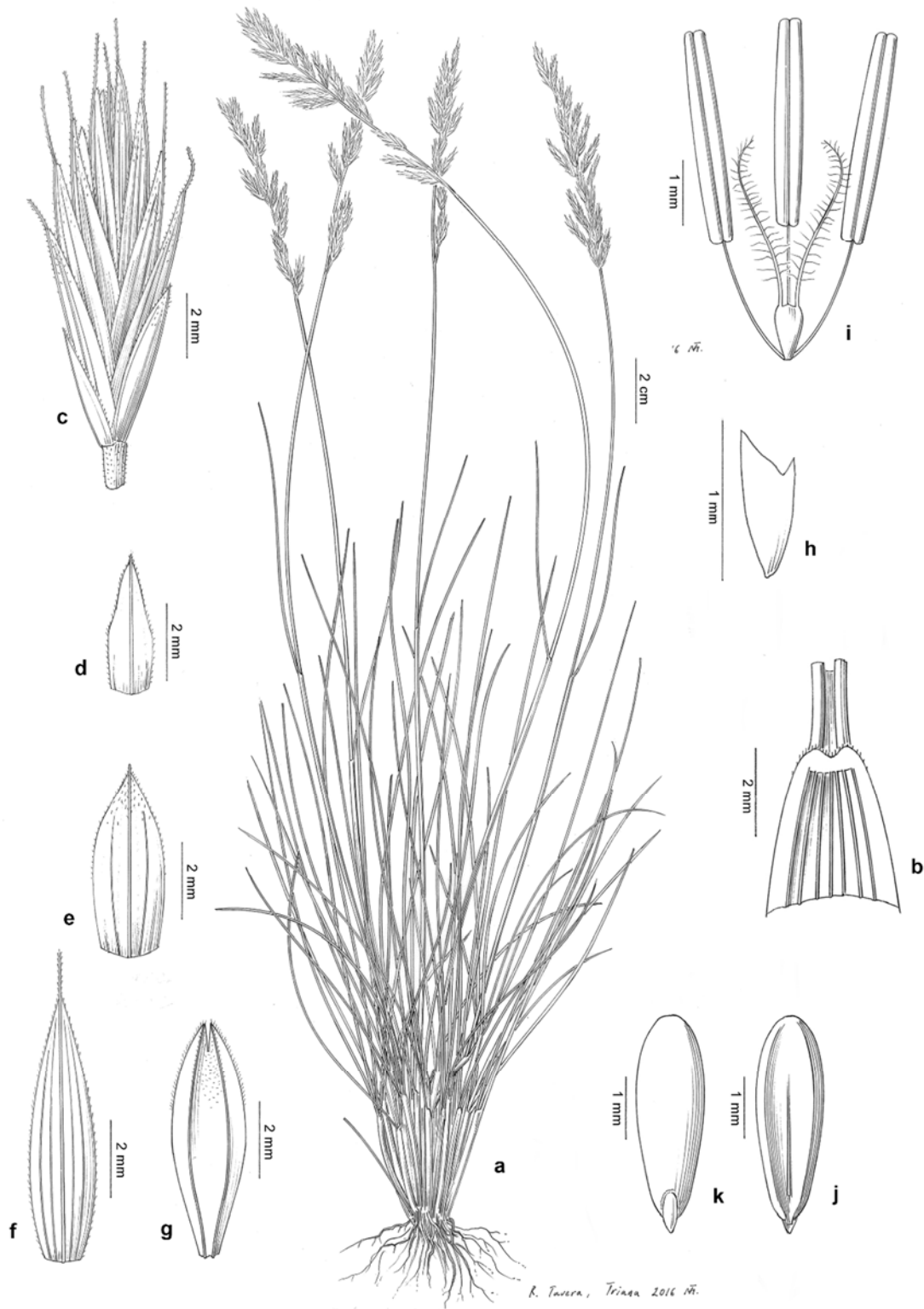


Foto 9.2. Lectotipo de *F. indigesta* (herb. Boiss., G 164936)

Martínez (COFC 61241); ídem, 24-VII-2016, E. León & G. Martínez (COFC 62846). Sierra Nevada, Dornajo, 23-V-1980, A. T. Romero & C. Morales (GDAC 24609); ídem, 12-VII-2000, P. Catalán, J. A. López-Rodríguez & P. Torrecilla (MA 780506). Sierra Nevada, Horcajo de Trevélez, 8-VIII-1923, F. L. et Gros (SANT 7098); ídem, 15-VIII-1923, Font Quer (MA 12051).



Sierra Nevada, mirador de Trevélez, 28-VI-1976, *E. Hernández & M. Clemente* (COA s/n). Sierra Nevada, Hoya de la Mora, 16-VII-1965, *sin recolector* (MA 754143); ídem, 14-VI-2012, *M. López, A. Díaz & E. León* (COA 52222, FCO 33696 & GDA 59906). Sierra Nevada, río Culo de Perro, 11-VII-1976, *L. García* (GDAC 3545). Sierra Nevada, alrededores de la Laguna de la Caldera, 6-VIII-1978, *E. Fuertes* (MA 213636, MA 247308 & MA 263287). Sierra Nevada, Laguna de las Yeguas, Dílar, 12-VII-1986, *C. J. Valle & T. Ruiz Téllez* (SALA 140368). Sierra Nevada, Loma de las Yeguas, 27-VI-1996, *H. S. Nava* (FCO 32991). Sierra Nevada, Observatorio Astronómico hacia Laguna de las Yeguas, 19-VII-1986, *J. Susín & M. Baena* (COA 51090). Sierra Nevada, Loma Dílar, 21-VII-1985, *B. Fz. De Betoño & J. A. Alexandre* (MA 339411). Sierra Nevada, bajando a Siete Lagunas, 24-VII-1980, *A. T. Romero* (GDAC 24610). Sierra Nevada, Laguna Seca, Huéneja, 9-VII-2000, *P. Catalán, J. A. López Rodríguez & P. Torrecilla* (MA 780487). Sierra Nevada, vertiente occidental del Mulhacén, 4-VI-1995, *S. Rivas-Martínez* (MA 788221 & SANT 57739); ídem, 15-VII-1996, *Fco. Bruno Navarro* (GDAC 42015). Sierra Nevada, Peñones de San Francisco, 30-VII-1976, *Díaz & Navarro* (FCO 20761 & FCO 19709); ídem, 6-VII-1979, *M. J. Díez* (SEV 268559); ídem, VIII-1976, *J. A. Gil & M. Casares* (GDAC 3609); ídem, 3-VII-1980, *A. T. Romero & C. Morales* (GDAC 24612); ídem, 27-VI-1996, *H. S. Nava* (FCO 32990); ídem, Albergue, 15-VII-1950, *sin recolector* (GDA 30571, GDA 30572, GDA 30574, GDA 30575, GDA 30576, GDA 30578, GDA 30579 & GDA 30580); ídem, 9-VII-1950, *sin recolector* (GDA 30577); ídem, sin fecha, *sin recolector* (GDA 45740 & SALA 57320); ídem, 25-VII-1970, *sin recolector* (MA 647971 & MA 647967); ídem, 7-VII-1981, *M. C. Fernández-Carvajal* (FCO 19021); ídem, 12-VII-1984, *A. Pujadas & P. Poyato* (COA 51091 & COA 51302); ídem, 8-VII-1987, *J. Susín & M. Baena* (COA 51093); ídem, 30-VI-1982, *I. Arroyo, I. Fernández & J. Pastor* (SEV 204897, SEV 204895 & SEV 204898); ídem, sin fecha, *F. Esteve* (MA 265494, MA 265495, MA 453576 & SEV 55506); ídem, 23-VII-1967, *sin recolector* (MA 754145). Sierra Nevada, Pico Portezuelo, Capileira, 2-VII-1948, *Bellot & Casaseca* (SANT 2286). Sierra Nevada, Puente de San Jerónimo, 21-VII-1978, *B. Cabezudo, P. Candau et al.* (SEV 204916); ídem, 26-VI-1980, *J. A. Devesa, T. Luque, A. Romero & S. Talavera* (SEV 268581). Sierra Nevada, Puerto de la Ragua, 12-VII-1980, *A. T. Romero & C. Morales* (GDAC 24613); ídem, 22-VII-1973, *Valdés* (MA 548845); ídem, 11-VII-1978, *Ladero & Fuertes* (MA 246092 & SALA 2311); ídem, 25-VII-1992, *A. Pallarés* (MA 648944 & MA 648968); ídem, 12-VII-2013, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 61307); ídem, 19-VI-2013, *E. López & G. Martínez* (COFC 61242). Sierra Nevada, Puerto de la Ragua, Monte Ferreira, 12-VII-1980, *A. T. Romero & C. Morales* (GDAC 24613). Sierra Nevada, Puerto de la Ragua, carretera de Guadix a Bayárcal, km 21, 12-VII-2012, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 61243); ídem, Solynieve, 7-VII-1968, *sin recolector* (MA 754146). Sierra Nevada, Valle de Lanjarón, 7-VIII-1930, *C. Vicioso & L. Ceballos* (MA 59505); ídem, 10-VIII-1930, *Ceballos & C. Vicioso* (MA 12048). Sierra Nevada, subida al Veleta, 16-VII-1981, *C. Romero* (MGC 8717, SALA 23561 & SEV 69138); ídem, 20-VII-1981, *M. F. & S. G. Gardner* (SEV 72877); ídem, 4-VII-1988, *A. V. Pérez-Latorre* (MGC 23754); ídem, 20-VII-1995, *R. J. Louzán & I. Pulgar* (SANT 32085); ídem, 9-VII-2012, *J. A. Devesa & M. López* (COFC 60982). Pico Veleta, 12-VII-1986, *C. Aedo* (MA 615634). **Málaga.** Tolox, Sierra de las Nieves, cerro de la Cueva del Oso, 9-VII-2014, *B. Cabezudo, G. Martínez & F. Soriguer* (COFC 61435 & COFC 61435). Tolox, Sierra de las Nieves, vereda del Puerto de los Pilones al Mirador del Caucón, 31-V-2011, *F. Soriguer & S. Trella* (MGC 73944); ídem, vereda del Puerto de los Pilones al Peñón de los Enamorados, 9-VII-2014, *B. Cabezudo, G. Martínez & F. Soriguer* (COFC 61436); ídem, pasado el Puerto de Los Pilones, 28-VI-2012, *B. Cabezudo, R. Casimiro-Soriguer, J. A. Devesa & R. Ruiz de Clavijo* (COFC 61016). Yunquera, Sierra de Las Nives, entre pinsapar y Peña Enamorados, 4-VII-1991, *B. Cabezudo, J. M. Nieto, A. V. Pérez Latorre & J. J. Vera* (MGC 35781).



**Lámina 10.1.** *Festuca summilusitana*, (a-i) Manteigas, Beira Alta (COFC 61985); (j, k) Alto de San Juan, Zamora (COFC 61540): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales; **j**, cariópsis en vista adaxial; **k**, cariópsis en vista abaxial.

**10. F. summilusitana** Franco & Rocha Afonso in Bol. Soc. Brot. ser. 2, 54: 94 (1980)

*Ind. loc.*: “Habitat in Lusitaniae occidentali-borealis rupium montanorum fissuris”

*Holotipo*: “Werner Rothmaler, Fl. Lusit. N° 13685. S<sup>a</sup> da Estrela, in saxosis graniticis subalpinis l. Os Cantaros supra Nave de S. António, alt. 1700 m, 17-VI-1938” (COI 11024!, ejemplar izquierdo –designado aquí–) (Foto 10.1).

*lc.*: lám.10.1 (véase también Fuente & Ortúñez, 1998: 82)

Hierba perenne, cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos 8-53(60) cm × 0,3-0,9 mm, erectos o erecto-ascendentes, cilíndricos –algo angulosos en su extremo-, estriados, glabros, de lisos a escábridos bajo la inflorescencia, generalmente verdes o a veces verdoso-purpúreos, con 0-1 nudos visibles y próximos a la base, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres en 2/3-½(1/4) distal, herbácea al principio, papirácea y pajiza en la madurez, consistente, lisa, escabriúscula, escábrida o pubérulo-hírtula, con (5)7(9) nervios, marcescente, que no se disgrega en fibras; lígula 0,2-0,7 mm, membranácea, truncada, ciliolada; aurículas 0,05-0,7 mm, redondeadas, obtusas, algo cilioladas en el ápice; limbo (1,5)2-24(27) cm × 0,4-1,2(1,4) mm, de setáceo a casi junciforme, conduplicado, erecto-curvado hacia el ápice, ± rígido y pungente, conduplicado, de sección elíptica, obovada o ± circular –mostrando el esclerénquima subepidérmico continuo en la cara abaxial, con 5-7(9) nervios, 2-4 valles y 1-3(5) costillas, con cara adaxial escábrida en toda la superficie, y cara abaxial glabra–, liso o a veces hírtulo solo en la base –en la zona de contacto con la vaina, cuando esta es pubérulo-hírtula–, con ápice ± agudo, generalmente aculeado. Hojas caulinares 1(2), similares a las de los brotes estériles, con vaina abierta, aurículas de 0,3-0,5 mm, a veces desiguales, lígula 0,2-0,6(0,7) mm, y limbo 0,8-5(8,7) cm × 0,4-0,7 mm. Inflorescencia (1,7)2,3-9,7(12,6) cm, en panícula densa, ovado-lanceolada, a veces unilateral en la preantesis, con (6)9-38 espiguillas, eje provisto de 6-14 nudos y con el entrenudo más bajo de 0,7-2,8(3,2) cm, densamente antrorso-escábrido, con 1-6 ramas –primera rama simple o a veces ± ramificada, de 1,1-5 cm y con 2-7(10) espiguillas–, solitarias, erectas y ± adpresas. Espiguillas (5,5)5,7-11,5 mm, comprimidas lateralmente, oblongo-elípticas, verdes o ligeramente verdoso-purpúreas, con pedúnculo de 0,5-7,5 mm, ligeramente engrosado en el extremo, (3)4-6(7) flores fértiles y 1 flor estéril apical y ± rudimentaria. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, cilioladas y con acúleos cortos dispersos en los bordes y a veces también en

el nervio medio hacia el ápice, agudas, atenuadas o acuminadas, verdoso-purpúreas; la inferior de (2)2,3-4,3(5,1) mm, linear-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de (3)3,3-5,8(6,1) mm, ovado-lanceolada. Lema (3,8)4-6,7(7) mm, ovado-lanceolado u oblongo-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes escariosos, glabro, liso o con acúleos antrorso-escábridos en la mitad superior, a veces con tricomas en los márgenes; el de la flor inferior con arista de (0,2)0,5-1,8(2,1) mm, el de la segunda flor con arista de (0,6)0,7-2,6(3,2) mm y hasta de 3,2 mm en el resto, escábrida. Pálea (4,2)4,4-6,2(6,5) mm, subigual al lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Lodículas 0,8-1 mm, bífidas o bilobadas. Anteras 1,6-3,5(3,7) mm, lineares, amarillas. Ovario glabro. Cariopsis 3-3,4 mm.

**Número cromosómico:**  $2n = 42, 56, 70, 84$  (ver subespecies).

**Floración:** de mayo a agosto.

**Distribución mundial:** endemismo de la Península Ibérica (España y Portugal).

**Distribución peninsular:** centro, noroeste y norte de la Península Ibérica. **Esp.:** Av Bu Cc Gu Le Lo Lu M O Or P S Sa Sg So Za. **Port.:** BA BB (BL) DL Mi TM.

**Ecología:** pastos, claros de matorral, gradas de soliflucción y roquedos, preferentemente sobre substrato ácido y en algunos enclaves básicos; 900-2.400 m.

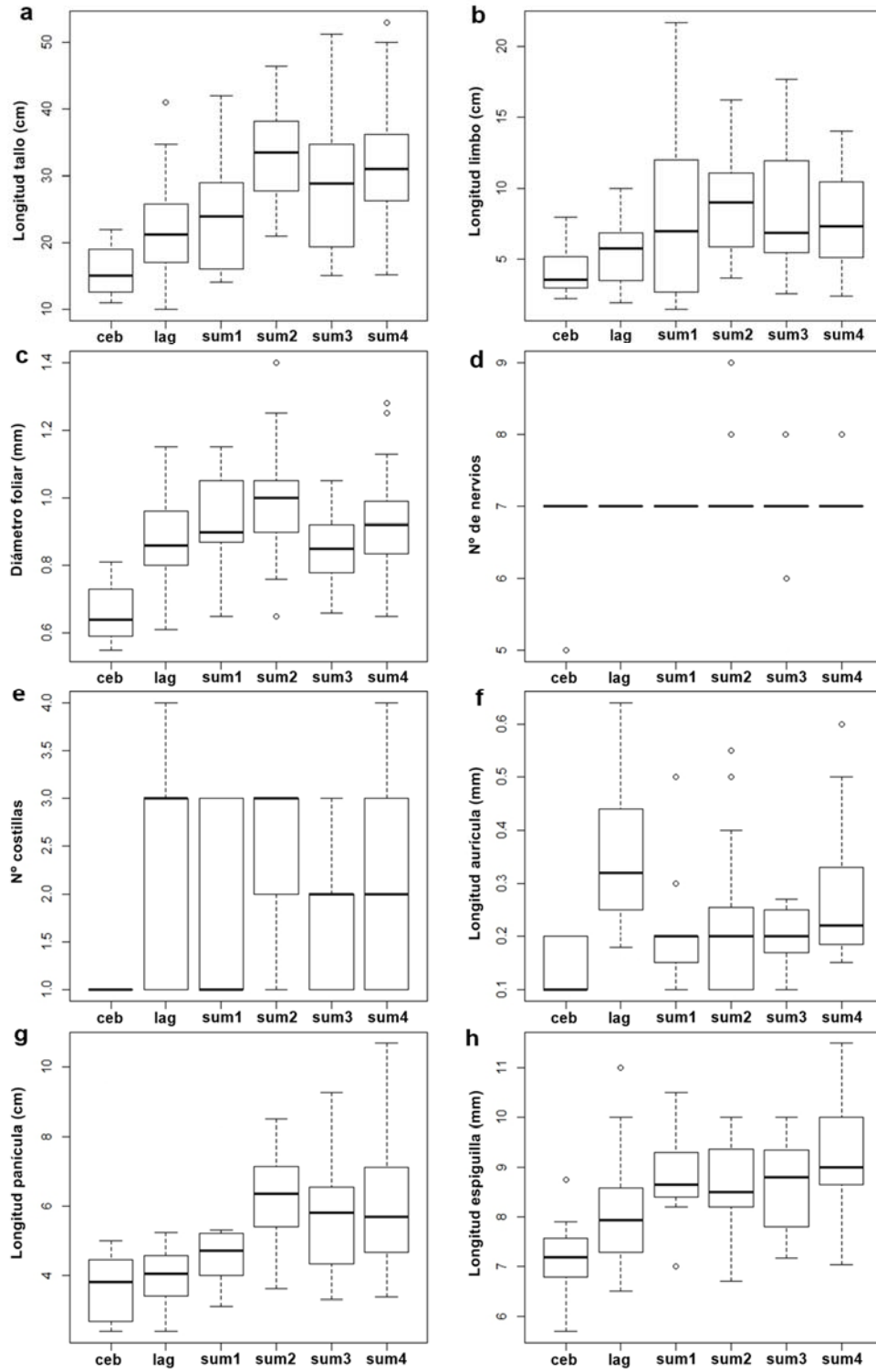
#### **Observaciones.-**

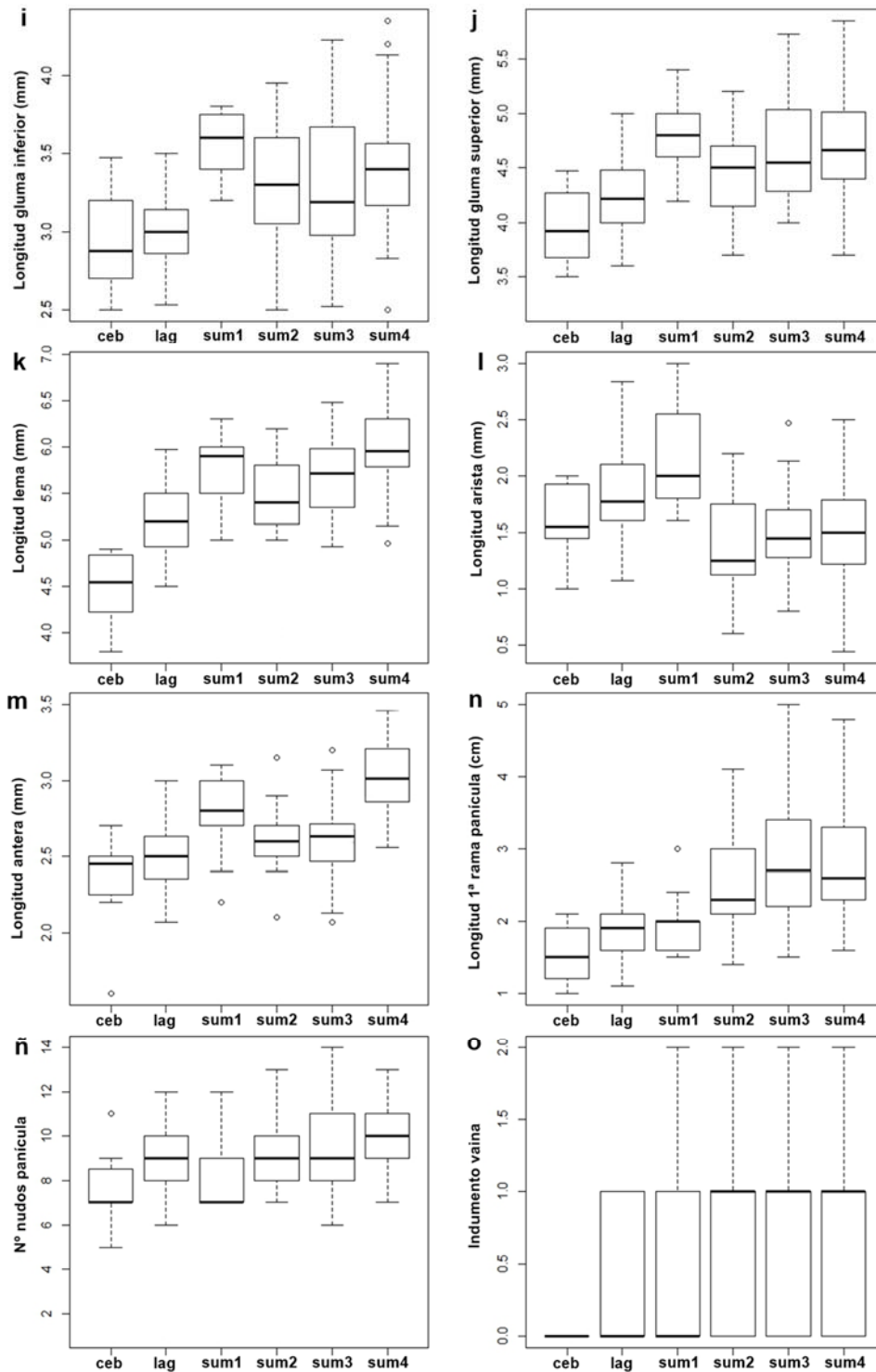
Especie muy variable, especialmente en el porte, el diámetro del limbo de las hojas de los brotes estériles y el tamaño de las piezas florales, variabilidad que ha propiciado la descripción de varios taxones adicionales, tales como *F. gredensis* (Sierra de Gredos, 6x), *F. granitcola* (Sierra de Manzaneda, 10x) y *F. carpetana* (Sierra de Guadarrama, 6x, descrita originalmente como *F. indigesta* subsp. *lagascae*). En el reconocimiento de los taxones anteriores han sido muy decisivas las diferencias en el número cromosómico y su distribución geográfica, pues los caracteres morfológicos utilizados como diagnósticos –y las claves *ad hoc* existentes– no permiten por lo general su identificación si no se conoce previamente la procedencia del material. De hecho, una primera aproximación a la diversidad descrita, puso en evidencia la existencia de numerosas formas transicionales entre los taxones que, en el mejor de los casos, recoge una tendencia de variación en ellos y no toda la variabilidad que puede apreciarse.

Para testar la bondad de todos los taxones involucrados, se ha efectuado un estudio biométrico en gran número de individuos pertenecientes a poblaciones procedentes de todo su ámbito de distribución. Se han seleccionado poblaciones que se corresponden con el área de los supuestos taxones, en concreto: poblaciones del noreste de España (sierras de Urbión, Neila y Demanda), previamente incluidas en *F. carpetana* (“ceb”); poblaciones de la Sierra de Guadarrama (identificadas como *F. carpetana*; “lag”); poblaciones de *F. summilusitana* del norte de España (Picos de Europa), asentadas sobre calizas (“sum1”); poblaciones de *F. summilusitana* del noroeste de España (incluida la población tipo de *F. graniticola*, “sum2”); poblaciones portuguesas de *F. summilusitana* (Sierra da Estrela; “sum3”); poblaciones de *F. summilusitana* de la Sierra de Gredos (identificadas como *F. gredensis*; “sum4”).

De los boxplots obtenidos a partir de los caracteres diagnósticos analizados (Figura 10), se desprende la extraordinaria dificultad para establecer límites claros en la delimitación de los taxones, íntimamente relacionados y en los que la poliploidía ha jugado un papel muy importante como causa de la variabilidad y, en su caso, de la especiación (véase Capítulo 3). Las poblaciones del noreste de España se segregan del resto por sus aurículas más exiguas, panículas y piezas florales (lemas) por lo general de menor tamaño, y son las únicas que pueden presentar 5 nervios en sección transversal foliar (Figura 10.1g, h, k, d). El resto de las plantas estudiadas responden globalmente a dos pautas de variación ligeramente diferentes. Una de ellas incluye las plantas con tallos, panículas y piezas florales de mayor tamaño, y hojas con vaina lisa o con frecuencia escábrida o pubérulo-hírtula, descritas como *F. summilusitana* (sum1, sum2 –incluida *F. graniticola*– y sum3) y *F. gredensis* (sum4), que no se pueden separar por existir un solapamiento total de los caracteres (Figura 10.1). La segunda pauta se corresponde con las plantas descritas como *F. carpetana* (lag), con valores de ambos caracteres ligeramente menores, y vainas lisas o a lo más escábridas (Figura 10.1). Estas tres pautas de variación, consideradas aquí con categoría de subespecie, son muy variables desde el punto de vista morfológico, variabilidad que es consecuencia no solo de los diferentes niveles de ploidía detectados mediante FCM (véase Capítulo 3), sino también de la notable plasticidad fenotípica que la especie en general muestra según las características del medio y la presión del pastoreo.







**Figura 10.1.** Box plots de una selección de caracteres morfológicos de interés taxonómico en los taxones analizados (ver texto): ceb (*F. summilusitana* subsp. *cebolae*; n = 12), lag (*F. summilusitana* subsp. *lagascae*; n = 41), sum1 (*F. summilusitana* subsp. *summilusitana*, poblaciones del Sistema Cantábrico sobre calizas; n = 11), sum2 (*F. summilusitana* subsp. *summilusitana*, poblaciones noroccidentales, incluye *F. graniticola*; n = 24), sum3 (*F. summilusitana* subsp. *summilusitana*, poblaciones de Sierra da Estrella; n = 45), y sum 4 (*F. summilusitana* subsp. *summilusitana*, poblaciones de Sierra de Gredos; n = 35). Los taxones se han ordenado atendiendo a las diferencias en tamaño genómico encontradas (véase Capítulo 3). Indumento de la vaina: 0, glabro; 1, escábrido; 2, de densamente escábrido a pubescente.



*Clave para las subespecies*

1. Hojas con aurículas de 0,05-0,2 mm; lema (3,8)4-5,2 mm; limbo de las hojas de los brotes estériles con 5-7 nervios; panícula 2-5 cm..... **c. subsp. cebollae**
- Hojas con aurículas de (0,1)0,2-0,7 mm; lema (4,3)4,5-6,7(7) mm; limbo de las hojas de los brotes estériles con (6)7(9) nervios; panícula 2-5 cm .....2
2. Tallos (15)20-53(60) cm; panícula (2,6)3,4-9,7(12,6) cm; vaina lisa o pubérulo-hirtula..... **a. subsp. summilusitana**
- Tallos 8-32(40) cm; panícula (1,7)2,3-5,8(6,5) cm; vaina lisa o escábrida.....  
..... **b. subsp. lagascae**

**a. subsp. summilusitana**

*Festuca graniticola* Kerguélen & Morla in Anales Jard. Bot. Madrid 42: 156 (1985)

[*Holotipo*: “Hispania: Orense, sierra de Cabeza de Manzaneda, 14-VIII-1983, leg. Morla” (MA 278879!); *Isotipos*: JACA, LG.]

*Festuca summilusitana* subsp. *graniticola* (Kerguélen & Morla) Rivas. Mart. & Fern. Prieto in Itinera Geobot. 2: 485 (2011)

*Festuca gredensis* Fuente & Ortúñez in Lazaroa 21: 4 (2000) [*Holotipo*: “España, Ávila, puerto de la Peña Negra, Sierra de Villafranca, 30 TUK07, 1910 m, 18-VI-1992, V. de la Fuente & E. Ortúñez” (MAF 159308!)].

*Festuca summilusitana* subsp. *gredensis* (Fuente & Ortúñez) Rivas. Mart., Fuente & Ortúñez in Itinera Geobot. 2: 485 (2011)

*Festuca gredensis* Pau, in sched. (MA 13141!), nom. nud.

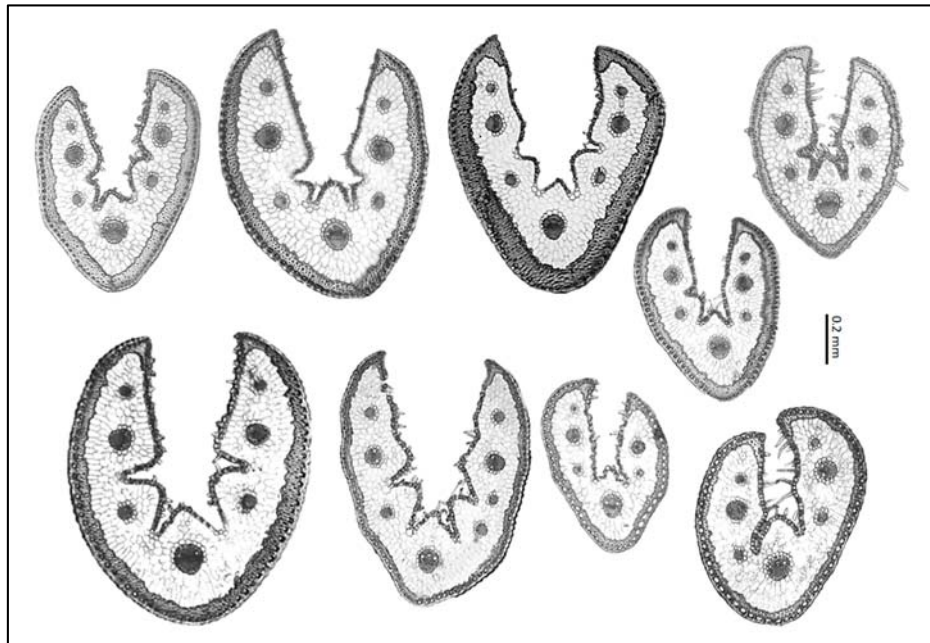
*Festuca ovina* auct. lusit., non L.

*Festuca ovina* var. *duriuscula* auct. lusit., non Hackel

*Festuca ovina* var. *durissima* auct. lusit., non (Hackel) St.-Yves

Tallos por lo general de (15)20-53(60) cm × 0,5-0,9 mm. Hojas de los brotes estériles con vaina lisa, escábrida o pubescente, aurículas de 0,1-0,5(0,6) mm, y limbo de 2,5-24(27) cm × (0,5)0,6-1,2(1,4) mm, con 1-3 costillas en la cara adaxial, y (6)7(9) nervios (Figura 10.2). Panícula (2,6)3,4-9,7(12,6) cm. Espiguillas (6,5)7-11,5 mm, con (3)4-6(7) flores fértiles. Gluma inferior 2,5-4,3(5,1) mm, la superior de (3,4)3,8-5,8(6,1)

mm. Lema (4,5)4,8-6,7(7) mm, glabra, rarísima vez con tricomas en los bordes, la de la segunda flor con arista de (0,6)0,7-2,3(2,5) mm. Anteras (2)2,3-3,5(3,7) mm.



**Figura 10.2.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. summilusitana* subsp. *summilusitana*.

**Número cromosómico:**  $2n = 70 + 0-4B$  (Kerguelen & Morla, 1985, sub *F. graniticola*; Fuente *et al.*, 2001; Loureiro *et al.*, 2007),  $2n = 84$  (Loureiro *et al.*, 2007);  $2n = 42$  (Ortúñez & Fuente, 1995; Fuente & Ortúñez, 2000, sub *F. gredensis*; Fuente *et al.*, 2001, sub *F. gredensis*);  $n = 35 + 0,1,2B$  (Fuente *et al.*, 2001);  $n = 21 + 0,2B$  (Fuente *et al.*, 2001, sub *F. gredensis*). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de junio a agosto.

**Distribución mundial:** endemismo de la Península Ibérica (España y Portugal).

**Distribución peninsular:** centro-oeste y cuadrante noroccidental de la Península Ibérica.

**Esp.:** Av Cc Le Lu O Or P S Sa Za. **Port.:** BA BB (BL) DL Mi TM.

**Ecología:** pastos de montaña, en claros de matorral y repisas de roquedos, preferentemente sobre substrato ácido, a veces también en enclaves calizos; 900-2.400 m.

**Observaciones.-**

La subespecie, que se extiende por todo el cuadrante NW de la Península Ibérica y el extremo occidental del Sistema Central, muestra gran variabilidad, incluso a nivel



poblacional. Tal y como se define aquí, *F. summilusitana* subsp. *summilusitana* incluye las plantas de *F. graniticola* y de *F. gredensis*. La distinción entre *F. summilusitana* y *F. gredensis* ha estado principalmente soportada por las diferencias en el nivel de ploidía (10x y 12x en *F. summilusitana* vs. 6x en *F. gredensis*), pero los caracteres morfológicos y anatómicos que señalaron Fuente & Ortúñez (1998) para segregar ambas especies (cierre de la vaina, número de nervios en sección transversal y costillas adaxiales) están totalmente solapados y no permiten su distinción. El análisis biométrico efectuado aquí no muestra diferencias entre las plantas de las poblaciones de *F. summilusitana* –tanto lusitanas como del cuadrante NW ibérico– y las de *F. gredensis*, y revela que las plantas de Gredos pueden representar tan solo un extremo de la variabilidad de la misma especie, con tamaños ligeramente mayores para algunos caracteres (espiguilla, lema y antera; Figura 10.1.h, k, m), una tendencia de variación incipiente, con solapamiento casi total en los caracteres estudiados (Figura 10a-o). Aunque no se ha estudiado estadísticamente, este gradiente de variación continua parece reflejar las variaciones encontradas en el tamaño genómico (niveles de ploidía inferidos: 10x y 12x en *F. summilusitana* vs. 12x y 14x en *F. gredensis*; ver Capítulo 3), más que las variaciones cromosómicas que se han documentado en la bibliografía (10x y 12x en *F. summilusitana* vs. 6x en *F. gredensis*) y, de hecho, las poblaciones donde se han registrado los mayores tamaños de variación fenotípica para los caracteres florales se corresponden con las poblaciones gredenses con mayor nivel de ploidía inferido (14x, en Plataforma de Gredos, Tornavacas, etc.).

Como en el caso anterior, las plantas de la Sierra de Manzaneda (Orense), descritas como *F. graniticola* (Figura 10.1; incluidas en el box plot de las poblaciones nororientales, sum2) y con número cromosómico  $2n = 70$  (10x), no muestran diferencias morfológicas con las de las poblaciones del Sistema Central y del resto del noroeste peninsular, por lo que dicho binomen se incluye también entre las sinonimias de *F. summilusitana* subsp. *summilusitana*

Entre poblaciones, se ha observado cierta variación de las plantas en relación con la rigidez y el diámetro foliar del limbo, que parece estar relacionada con las condiciones ambientales y la altitud. Así, las plantas con hojas de limbo menos grueso y menos rígido abundan sobre todo en las sierras donde el efecto continental es menos acusado (p. ej., sierra de la Estrella y Gêres, Portugal), mientras que las que lo tienen más grueso y rígido predominan más hacia el interior, por ejemplo en la Sierra de Gredos (p. ej. en Plataforma de Gredos y Sierra de Candelario), sierras de León (p. ej. en Sierra del Teleno), y de

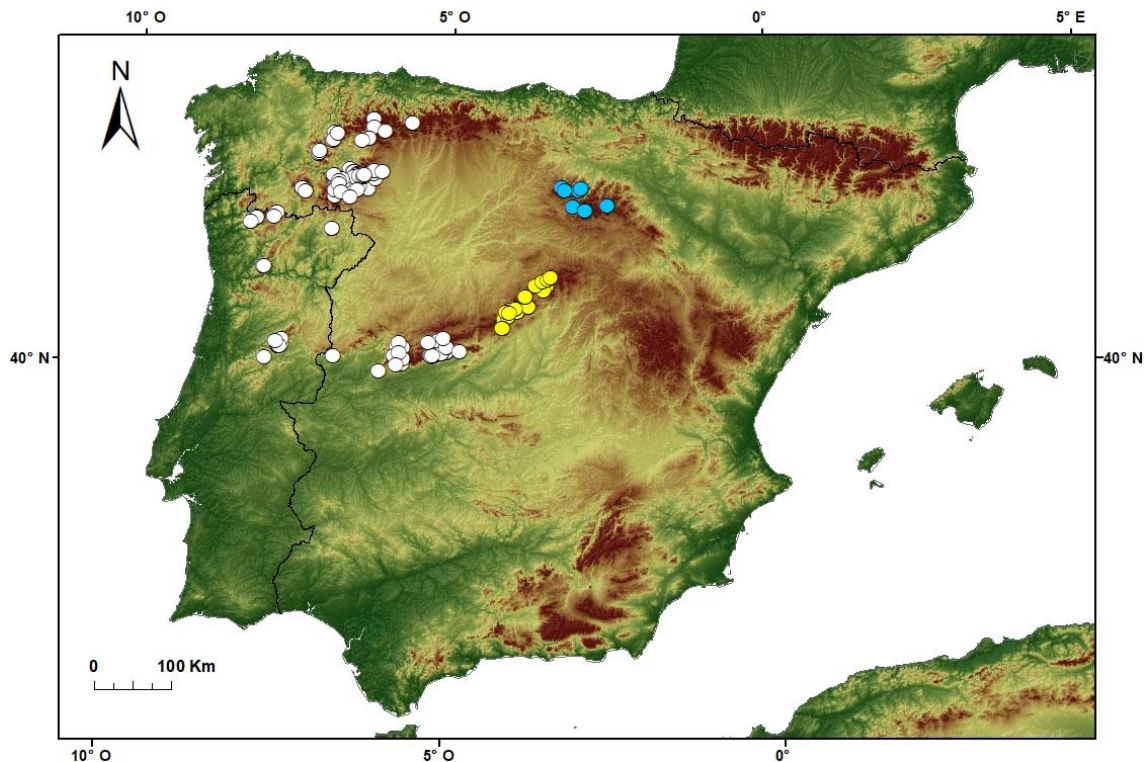
Orense (Sierra do Invernadeiro). Estas últimas recuerdan por su hábito a las de *F. indigesta*, pero las hojas nunca son tan punzantes para llegar a ser hirientes, carácter de difícil observación en material seco. También, destacar que a mayor altitud las plantas suelen ser más pequeñas y entonces se parecen mucho a las de *F. summilusitana* subsp. *lagascae*, pero esta misma expresión es frecuente también en los enclaves menos propicios (p.ej., lugares pisoteados), y este desarrollo desviante respecto del morfo típico de la especie ha dado lugar a identificaciones erróneas (p.ej., *F. aragonensis*). Sin embargo, el estudio genómico de estas variantes fenotípicas siempre ha respaldado su pertenencia a un mismo taxón (véase Capítulo 3).



**Foto 10.2.** Hábito de *F. summilusitana* subsp. *summilusitana* (Sierra da Estrela, Portugal).

Respecto de las poblaciones del Sistema Cantábrico asentadas sobre calizas, señalar el pequeño tamaño de las plantas y la ligera tendencia al mayor desarrollo de la arista del lema, carácter que explica que fueran identificadas como *F. yvesii* por Fuente *et al.* (2001), pero no comparten los largos cilios en los bordes de los lemas tan característicos de esta última especie. Esta incipiente tendencia de variación, tal vez relacionada con el nivel de ploidía que presentan (8x, véase Capítulo 3), confiere cierta

singularidad a estas poblaciones en las que, no obstante, las plantas muestran todos sus caracteres solapados con las de *F. summilusitana*, lo que hace imposible su segregación.



**Mapa 10.** Área de distribución de *F. summilusitana* subsp. *summilusitana* (círculos blancos), *F. summilusitana* subsp. *lagascae* (círculos amarillos) y *F. summilusitana* subsp. *cebollae* (círculos azules) en la Península Ibérica.

**Material estudiado:**

ESPAÑA. **Ávila.** Altos del Puerto de Mijares, 10-VII-1973, *G. López & E. Valdés-Bermejo*, (MA 450024). Entre Garganta del Villar y Navacedilla de Corneja, Puerto de Chía, 4-VII-2012, *J. A. Devesa*, (COFC 61000 & COFC 61003). Hoyocasero, La Cordillera, 22-VI-1983, *M. Luceño* (MA 515490). La Serrota, Canto de la Oración, Sierra de la Paramera, 22-VI-1995, *V. de la Fuente & L. M. Ferrero* (MAF 159636). Navarredonda de Gredos, 21-V-1982, *S. Rivas Martínez, P. Cantó & D. Sánchez Mata*, (MAF 155198). Plataforma de Gredos, 24-VI-2015, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62000 & COFC 63494); ídem, 4-VII-2012, *J. A. Devesa* (COFC 61002). Puerto de Peña Negra, Sierra de Villafranca, 18-VI-1992, *V. de la Fuente & E. Ortúñez* (MAF 159308, *Holotipo* de *F. gredensis*); ídem, 5-VII-1983, *M. Luceño* (MA 515487). Puerto del Pico, 20-V-1982, *P. Cantó & D. Sánchez Mata* (MAF 155205); ídem, 23-VI-2015, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 61997 & COFC 62034). San Juan de Gredos, Plataforma de Gredos, 1-VII-1998, *L. M. Ferrero & E. Carrillo* (MAF 159635). Sierra de Gredos, 26-VII-1907, *C. Pau* (MA 13141 & MA 59500); ídem, 15-VII-1959, *A. Rodríguez*, (MA 201983). Sierra de Gredos, Excomuniones-Barrerones, 20-VI-1960, *S. Rivas Martínez*, (MAF 145284). Sierra de Gredos, Hoyos del Espino, 10-VI-1962, *Matías Mayor* (MAF 145281). Sierra de Gredos, Los Galayos, 13-VII-1975, *Rivas-Martínez* (MA 558088 & MAF 145288). Sierra de Gredos, Majarreina, zona Solana de Ávila, 20-VII-2004, *D. García, J. Blanco, S. Ramos & F. M. Vázquez* (COFC 62928). Sierra de Gredos, Prado Pozas, 8-VII-1989, *J. Röthlisberger* (MAF 131680); ídem, VII-1960, *S.*

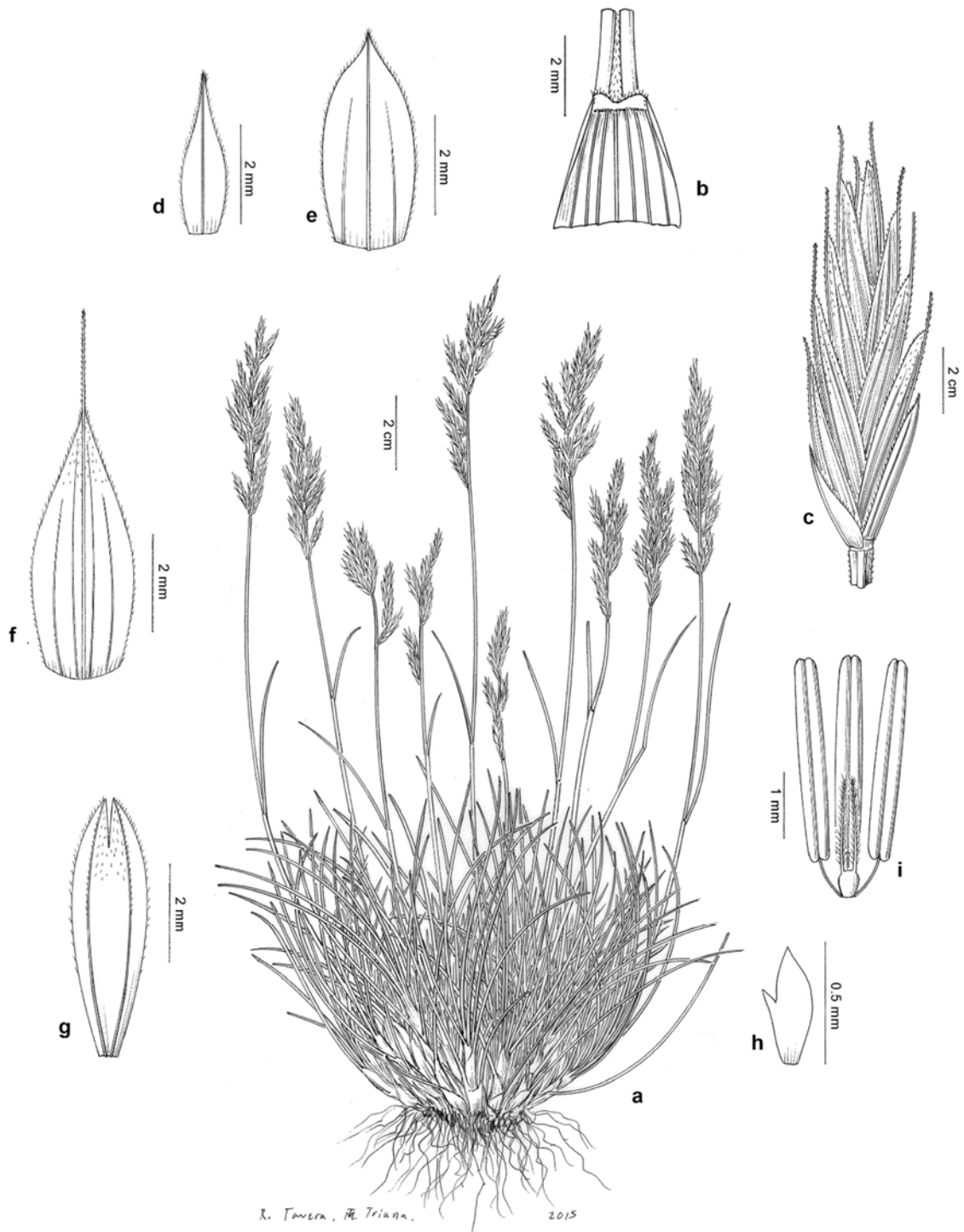


*Rivas Martínez* (MAF 145283). Venta del Obispo, 20-VII-1945, *sin recolector* (MA 59360). Venta Rasquilla, sierra de Gredos, 15-VII-1958, *A. Rodríguez* (MA 490605 & MA 201949). **Cáceres**. El Torno, 23-VII-1975, *Carrasco & Fernández Casas* (MA 394271). Garganta la Olla, Sierra de Tormantos, 26-VI-1990, *Valle & Amor* (SALAF 23726). Garganta la Serrá, 29-V-2007, *J. Blanco, M. Gutiérrez & F. M. Vázquez* (COFC 62923). Tornavacas, de Garganta la Serrá a Portilla de Jaranda, 23-VI-2003, *J. Blanco, S. Ramos & F. M. Vázquez* (COFC 62922). Tornavacas, Peñanegra hacia La Garganta, 27-VI-2012, *M. López & E. López*, (COFC 60992). Tornavacas, Pico del Calvitero, 19-VII-1988, *J. A. Devesa & P. Gómez* (MA 503703, MA 521976 & MGC 40020). **León**. Alto del Peñón, La Cabrera, 20-VII-1995, *M. E. García et al.* (LEB 77794). Campo Romo, La Baña, Encinedo, 14-VII-1994, *E. Alonso* (LEB 60238). Candín, Sierra de Ancares, entre Cuiña y Peñas Apañadas, 19-VI-1996, *V. de la Fuente & L. M. Ferrero* (MA 159676). Castrillo de Cabrera, 20-VII-1995, *M. E. García et al.* (LEB 77800); ídem, Cabeza de Yegua, 10-VII-2003, *L. González de Paz* (LEB 98967 & LEB 98968). Castillo de Cabrera, Portillinos, Sierra del Teleno, 21-VII-2004, *L. González de Paz* (LEB 98962). Catoute, 24-VII-1982, *E. Postigo* (MA 502615). Corporales, 26-VI-1993, *E. Puente & M. J. López* (LEB 50397); ídem, 9-VII-1992, *F. Llamas & C. Acedo* (LEB 43001). Encinedo, 3-VI-2004, *L. González de Paz* (LEB 98965); ídem, Alto del Carbajal, 21-VI-2002, *L. González de Paz* (LEB 98975). Encinedo, La Baña-Silván, 12-VI-2004, *L. González de Paz* (LEB 98964); ídem, 20-VI-2002, *L. González de Paz* (LEB 98976). Encinedo, Peña Surbia, 4-VII-2002, *L. González de Paz* (LEB 98974). Encinedo, senda del Lago de La Baña, 9-VII-2004, *L. González de Paz* (LEB 98963). Encinedo, Sestil-Valdebuvey, 4-VII-2002, *L. González de Paz* (LEB 98972). Encinedo, Valdebuvey-Escrita, límite con Orense, 4-VII-2002, *L. González de Paz* (LEB 98973). La Baña, 20-VII-1995, *M. E. García et al.* (LEB 77795 & LEB 77802). Millaró, Pico Brañacaballo, VIII-1983, *C. Romero Rodríguez* (MA 777635). Molinaferrera, valle de Bouzamariel, 18-VII-1947, *F. Bernis* (MA 12053). Morales del Arcediano, 20-VII-1978, *F. Llamas* (LEB 42999 & LEB 55120); ídem, 14-VI-1978, *F. Llamas* (MA 489037); ídem, 14-VI-1988, *F. Llamas & C. Acedo* (FCO 16436). Morredero, Campa de las Ovejas, 3-V-1997, *A. Penas et al.* (LEB 60918). Peña Longa, 20-VIII-1982, *L. Herrero* (LEB 18407). Peña Rubia, Teixeira, VIII-2000, *C. Romero Rodríguez* (MA 768007). Pico Catoute, 16-VII-1985, *A. Penas* (LEB 42338, mezcla con *F. nigrescens*). Ponferrada, Montes Aquilianos, cerca del Pico Tesón, 12-VII/1981, *Lansac & Nieto* (MA 503786); ídem, por encima de Peñalba de Santiago, 19-VI-1981, *Alamillo, Castroviejo, Fdez-Quirós & Nieto* (MA 503780); ídem, 5-VII-1978, *E. Temprano* (MA 503014). Santiago Millas, 14-VI-1978, *F. Llamas* (LEB 43000). Sierra del Teleno, 26-VI-1993, *E. Puente & M. J. López Pacheco* (LEB 50361); ídem, VII-1946, *F. Bernis* (MA 12056); ídem, sin fecha, *F. Bernis* (MA 59412); ídem, 11-VI-2008, *F. Gómiz* (LEB 94539); ídem, 18-VII-1947, *F. Bernis* (MA 59411). Sena de Lena, Abelgas, Pico Penouta, 25-VII-1998, *J. Valencia* (SESTAO 533 & 528). Tabladillo, VII-1946, *F. Bernis* (MA 12057). Trabazos, 20-VII-1995, *M. E. García et al.* (LEB 77812, LEB 77813, LEB 77814 & LEB 77815). Truchas, cerro del Teleno, 16-VII-2002, *L. González de Paz* (LEB 98971). Truchas, Corporales, desembocadura del arroyo de las Rubias en el río Eria, 10-VI-2003, *L. González de Paz* (LEB 98970); ídem, La Fuentecina, subiendo al Morredero, Sierra del Teleno, 18-VI-1996, *V. de la Fuente & L. M. Ferrero* (MAF 159677). Truchas, Puerto de Peña Aguda, Corporales, 10-VI-2003, *L. González de Paz* (LEB 98969); ídem, Sierra de la Cabrera, en el Vizcodillo, 5-VII-1978, *E. Temprano* (MA 503788). Truchas, Sierra del Teleno, cerca de Corporales, 17-VII-1982, *G. Nieto Feliner* (MA 503010). Truchas, subida al Pico Teleno desde Corporales, 5-VII-1978, *E. Temprano* (MA 503795). Truchas, 9-VII-1981, *Lansac & Nieto* (MA 503779). Truchas, Teleno, 13-VIII-2003, *L. González de Paz* (LEB 98966). Truchas, zona cacuminal del Pico Teleno, 14-VIII-1977, *Castroviejo & Valdés-Bermejo* (MA 503012); ídem, 17-VII-1982 *G. Nieto Feliner* (MA 503011). Truchas, Villar del Monte, 17-VII-

2001, *L. González de Paz* (LEB 98978). Truchas, Puerto de Peña Aguda, Corporales, 10-VI-2003, *González de Paz* (LEB 98969). Truchas, Truchillas, 8-VII-1994, *F. Alonso* (LEB 60221). Villalibre de Somoza, 2-VII-1980, *F. Llamas* (MA 448005); ídem, 18-VI-1980, *F. Llamas* (MA 489509); ídem, carretera rural en dirección W, a 1 Km del pueblo, 18-VII-2013, *E. López & G. Martínez* (COFC 61282). Villaseca de Laciana, 13-VII-1970, *R. Goday, Borja, Izco, Valdés & Ladero* (FCO 6792). **Lugo**. Folgoso do Courel, Moreda, por la entrada a la Nigueira desde O Couto, 28-VII-2005, *J. Amigo & M. R. Guitián* (SANT 54039). Peña Rubia, 21-VII-1952, *Bellot & Casaseca* (MA 492329). Verdea de Piornedo, 23-VII-1952, *Bellot & Casaseca* (MA 492229). **Orense**. Carballeda, a 3 km de Soutadoiro, hacia Riodolas, 25-VI-1985, *S. Ortiz* (SANT 23625). Carballeda, Casaio, zona de la ermita de la desviación al Teixadal, 1-VII-1984, *S. Ortiz* (SANT 23622); ídem, 16-VI-1983, *sin recolector* (SANT 33961). Carballeda, El Sestil, alto entre Casaio y La Baña, camino de Peña Trevinca, 24-V-1996, *V. de la Fuente & L. M. Ferrero* (MAF 159670). Carballeda, entre el alto de Trevinca norte y el refugio, sin fecha, *S. Ortiz* (SANT 33946). Carballeda, macizo de Peña Trevinca, ca. de la cumbre del Vadebuey, sin fecha, *S. Ortiz* (SANT 33948). Frada da serra da Pena, Sierra do Invernadeiro, 23-VI-1973, *S. Castroviejo* (MA 549503). Macizo de Peña Trevinca, Carballeda, entre el refugio y el final del camino hacia el alto, 17-VI-1983, *sin recolector* (SANT 33950). Carballeda, maacizo de Peña Peña Trevinca, nacimiento del río Sotillo, sin fecha, *sin recolector* (SANT 33949). Peña Trevinca, Sierra Segundera, 19-VIII-1995, *L. M. Ferrero* (MAF 159675). Peña Trevinca, Carballeda, cumbre Valdebuey, sin fecha, *sin recolector* (MAF 145280). Sierra do Invernadeiro, Fraga da Serra da Pena, 23-VI-1973, *S. Castroviejo* (MA 197332). Sierra do Invernadeiro, pr. Pico de Seixo, 5-VIII-1989, *S. Castroviejo* (MA 471663). Sierra do Invernadeiro, subida al Ameixón dos Abroxos, 22-VI-1973, *S. Castroviejo* (MA 197295 & MA 197334). **Oviedo**. Somiedo, Vega Pernouta, 26-VIII-1985, *I. Aizpuru* (MA 714131). **Palencia**. Agujas de Redondo, 23-VII-1988, *L. Herrero* (LEB 40508). Castros Negros, 17-VIII-1986, *M. E. García* (LEB 42886). Peña Labra, 26-VII-1952, Láinz (SANT 6964, 6965). **Salamanca**. Candelario, nacimiento del río Cuerpo de Hombre, ca. del Refugio, 28-VI-2012, *E. López & M. López* (COFC 61105 & COFC 61167). Monte Jalama, 2-VII-1982, *A. Valdés Franzi* (MA 558047 & MAF 145273). Sierra de Béjar, sin fecha, *M. Mayor*, (FCO 6795). Sierra de Candelario, estación de esquí de La Covatilla, 23-VI-2015, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 61987 & COFC 62156). **Santander**. Boca de Huérgano, Boquerón de Tarna, Puerto de San Glorio, 18-VII-1995, *V. de la Fuente & L. M. Ferrero* (MAF 159688). Collado de Llesba, Puerto de San Glorio, 18-VII-2013, *E. López & G. Martínez* (COFC 63771); ídem, 11-VII-2012, *E. López* (COFC 61122). Hermandad de Campoo de Suso, subida al Pico Tres Mares, Sierra de Peña Labra, 19-VII-1995, *V. de la Fuente & L. M. Ferrero* (MAF 159687). Picos de Europa, Fuente Dé, en las cercanías de la subida del teleférico, 18-VII-2013, *E. López & G. Martínez* (COFC 63772 & COFC 63773). Puerto de Áliva, Espinama, 22-VII-1954, *Casaseca* (SANT 9083). **Zamora**. Alto de San Juan, en la cumbre junto a las antenas, 1-VII-2014, *P. Bariego, E. López & G. Martínez* (COFC 61540). Galende, Sierra Segundera, entre el Gencianal y la Laguna de los Peces, 1-VII-2014, *P. Bariego, E. López & G. Martínez* (COFC 61539). Porto, embalse de Cárdena, 19-VIII-1991, *Aldasoro* (MA 585304). Porto, la Fraga, 19-VIII-1991, *Aldasoro* (MA 585401). Porto, Moncalvo, 10-VII-1992, *Aldasoro* (MA 585402); ídem, Trevinca, 15-VIII-1991, *Aldasoro* (MA 585302). Presa de Puente Porto, 7-VIII-1964, *Bellot & Casaseca* (MA 494378). Rosinos de la Requejada, Escuredo, sierra de la Cabrera, base del Vizcodillo, 15-VIII-2001, *P. Bariego* (SALA 131808). PORTUGAL. **Beira Alta**. Serra da Estrela, 15-VI-1982, *J. Guerra* (MGC 41314, MGC 41324 & MGC 43547); ídem, Alto da Torre, 26-V-1995, *V. de la Fuente & L. M. Ferrero* (MAF 159669). Serra da Estrela, Cântaro Gordo, 4-VII-1996, *M. Sequeira & T. Malfeito* (MA 808618). Serra da Estrela, enfrente de la estatua de N. Sra da Boa Estrela, 22-VI-2006, *F. Sales, M. Cristina & V. Ramos* (COI 33128). Serra da Estrela,



Covão do Curral, 23-VI-2005, *F. Sales, I. Hedge & M. Cristina* (COI 33239, COI 33241 & COI 33242). Serra da Estrela, Covão do Meio, 26-V-1995, *V. de la Fuente & L. M. Ferrero* (MAF 159668); ídem, Facarão, VII-1906, *M. Ferreira* (MA 265608). Serra da Estrela, Lagoa Comprida, 22-VI-2005, *F. Sales, I. Hedge & M. Cristina* (COI 33027). Serra da Estrela, Lagoa Seca, VIII-1914, *M. Ferreira* (COI 11026). Serra da Estrela, Manteigas, Penhas Douradas, 22-VI-2015, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 61985 & 61998). Serra da Estrela, Nave de S. António, 17-VI-1938, *W. Rothmaler* (COI 11024, *tipo*). Serra da Estrela, Penhas da Saúde, Tapada Dr. António, 24-VI-2014, *E. López, J. Jansen, F. J. Valtueña & C. G. Relinque* (COFC 61609 & COFC 61610); ídem, Alto dos Livros, 24-VI-2014, *E. López, J. Jansen, F. J. Valtueña & G. Relinque* (COFC 61544). Serra da Estrela, Poço do Inferno, 15-VI-1949, *R. Fernandes & Sousa* (MA 286685). Serra da Estrela, Sabugueiro, 22-VI-2015, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62007); ídem, entre Sabugueiro y Lagoa Comprida, 18-VI-2005, *F. Sales, I. Hedge & M. Cristina* (COI 33043); ídem, entre Sabugueiro and Covilhã, 22-VI-2015, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 61999 & COFC 62033). Serra da Estrela, Torre, 19-VI-2005, *F. Sales, I. Hedge & M. Cristina* (COI 33023). Serra da Estrela, Vale do Rossim, 23-VI-2005, *F. Sales, I. Hedge & M. Cristina* (COI 33237). **Beira Baixa.** Serra de Cebola, 10-VI-2003, *M. Ladero, C. Pinto Gomes & F. J. Glez. Iglesias* (SALA 111073). Junto a la marca geodésica Cebola, 03-VI-1996, *P. Silveira* (COI 11021). Fajão, carretera a Serra de Cebola, 13-V-1997, *P. Silveira* (COI 11020). **Douro Litoral.** Ca. de Nossa Senhora do Marão, 22-VIII-1996, *L. M. Ferrero* (MAF 159672). **Minho.** Serra do Gerês, pico de Barrageira, 6-VII-1928, *Cuatrecasas* (MA 11977); ídem, camino de Leonte a Barrageira, 3-VII-1948, *R. Fernandes & Sousa* (MA 286613). Serra do Gerês, entre Carris e Altar dos Cabrões, 11-VII-1958, *Malato Beliz et al.* (MA 181363 & MA 286614). Serra do Gerês, Courral de (ileg.), 3-VII-1948, *Silva et al.* (MA 286611). Serra do Gerês, margen derecho del río Homem, 20-VI-1996, *V. de la Fuente & L. M. Ferrero* (MAF 159674). **Tras-Os-Montes.** Serra da Nogueira, Alto da Carroceira, subida a Nossa Senhora da Serra, junto a la carretera del cruce de Sao, 22-VIII-1996, *L. M. Ferrero* (MAF 159673). Serra da Nogueira, Bragança, ctra. a Nossa Senhora da Serra, 12-VI-2010, *C. Aedo et al.* (MA 823357). Padornelos-Montalegre, Serra do Larouco, 20-VI-1996, *D. Soutinho & A. L. Crespi* (LEB 79080). Vila Real, Carris, 22-VI-1996, *M. Sequeira* (MA 809824). Vila Real, Montalegre, Parque de Peneda-Gerês, Serra de Larouco, 11-VI-2010, *C. Navarro et al.* (MA 824490 & SANT 65497)



**Lámina 10.2.** *Festuca summilusitana* subsp. *lagascae*, (a-i) Puerto de Navacerrada, Madrid (COFC 61538): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales.

**b.** subsp. **lagascae** (Cebolla & Rivas Ponce) Martínez Sagarra, **comb. nov.** (Foto 10.3)

*Festuca indigesta* subsp. *lagascae* Cebolla & Rivas Ponce in Fl. Medit. 9: 141  
(1999) [basi6n]

*Festuca indigesta* subsp. *curvifolia* Rivas Mart. & al. in Itinera Geobot. 15: 701  
(2002), nom. illeg.

*Festuca carpetana* Fuente, Sanchez-Mata & Rivas Mart. in Lazaroa 35: 133 (2014)  
[*Ind. loc.*: “In fissuris superior reg. subalpina monts. Carpetan. Supra  
Navacerrada (Castellanova), legit. J. Lange, 21.06.1852 (K imagen!) ...  
*Isolectotipo* en P) (cf. Ortunez & Fuente, 1997)”]

*Holotipo*: “Espana, Madrid, Rascafra, Cabezas de Hierro, 30 TVL21, 2383 m, 27  
Jun 1997, C. Cebolla & J. A. Lopez Rodriguez” (MA 680343!) (Foto 10.4).

*Ic.*: lam. 10.2 (vease tambien Fuente & Ortunez 1998: 88, sub *F. curvifolia*).

Tallos por lo general de 8-32(40) cm  $\times$  0,5-0,7 mm. Hojas de los brotes esteriles con vaina glabra, lisa o cortamente escabrida, con aurculas de 0,2-0,7 mm, y limbo de (1,5)2-9(11) cm  $\times$  0,5-0,8(1) mm, con 1-3 costillas en la cara adaxial, y 7 nervios (Figura 10.3). Pancula (1,7)2,3-5,8(6,5) cm. Espiguillas (6)6,5-10(11,5) mm, con (3)4-7(8) flores feriles. Gluma inferior (2)2,4-3,6(4) mm, la superior de (3,1)3,4-4,8(5,3) mm. Lema (4,3)4,5-5,8(6,2) mm, lisa en los bordes, la de la segunda flor con arista de (1,2)1,3-2,6(3,2) mm. Anteras 2-3(3,2) mm.

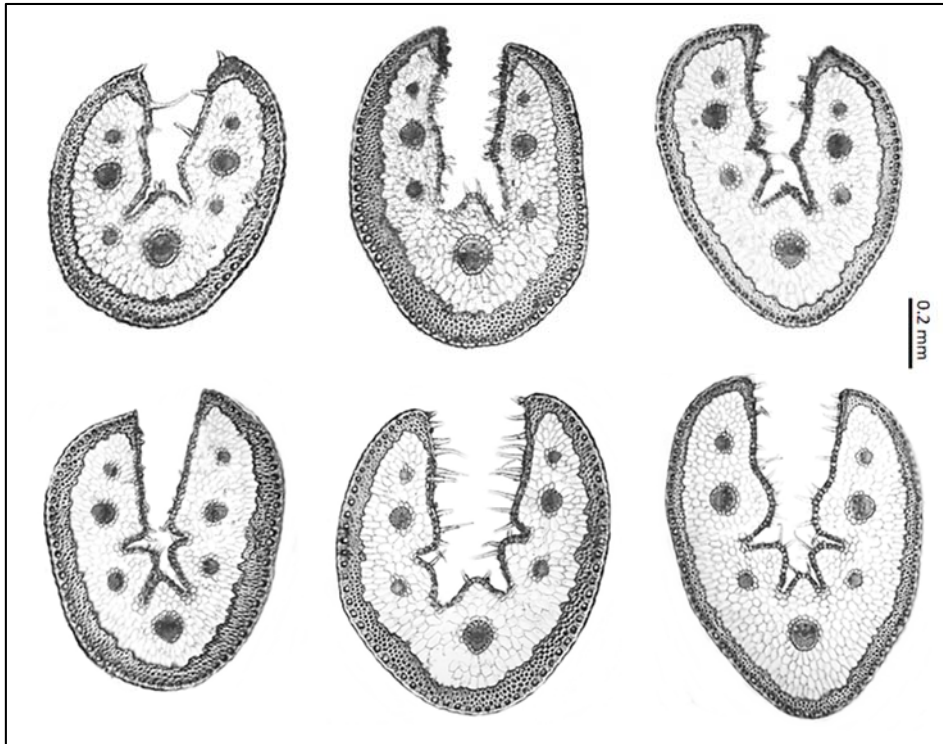
**Numero cromosmico**:  $2n = 42$  (Ortunez & Fuente, 1995, sub *F. curvifolia*);  $n = 21$  (Fuente *et al.*, 2001, sub *F. curvifolia*). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploida vease Captulo 3.

**Floraci6n**: de mayo a julio (agosto).

**Distribuci6n mundial**: endemismo de la Pennsula Iberica.

**Distribuci6n en la Pennsula**: centro de Espana (Sierras de Guadarrama, Somosierra y Ayllon). **Esp.**: Gu M Sg (Mapa 10).

**Ecologa**: pastos psicroxerofilos, en claros de matorral y pinar, gradas de solifluci6n, repisas y roquedos; sobre substratos cidos (granitos); 1.530-2.400 m.



**Figura 10.3.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. summilusitana* subsp. *lagascae*.

**Observaciones.-**

Las plantas de esta subespecie, localizada en la parte más oriental del Sistema Central (sierras de Guadarrama, Somosierra y Ayllón), presentan tallos, panículas y piezas florales de menor tamaño que las de la subespecie anterior, además de hojas por lo general fuertemente curvas –aunque se trata de un carácter muy variable–. Ambas subespecies muestran niveles de ploidía diferentes, lo que parece estar detrás de las variaciones morfológicas observadas. Aunque los conteos cromosómicos indican  $2n = 42$  cromosomas en *F. summilusitana* subsp. *lagascae* (nivel de ploidía  $6x$ ; Fuente *et al.*, 2001), el análisis del tamaño genómico realizado en diferentes poblaciones de la Sierra de Guadarrama (véase Capítulo 3) indica que la variabilidad en tamaño genómico podría ser aún mayor (con niveles de ploidía inferidos de  $8x$  y  $10x$ ).

En las poblaciones del Puerto de Los Leones y, sobre todo, en Canencia, aparecen algunos individuos de mayor porte y con mayor tamaño de las piezas florales, que se separan con dificultad de las plantas de *F. summilusitana* subsp. *summilusitana*. Ambas localidades son las de menor altitud dentro del área de distribución de la subespecie, y en ellas los individuos atípicos referidos crecen sobre todo al amparo del matorral o en zonas húmedas dentro de pinares de *P. sylvestris*. Además, en las plantas de Canencia –tanto las



atípicas como las típicas– se ha inferido por FCM el mayor nivel de ploidía (10x) detectado en la subsp. *lagascae*, lo que también podría explicar la mayor variabilidad fenotípica encontrada (Capítulo 3).

En el extremo inferior de su rango de variación, las plantas de *F. summilusitana* subsp. *lagascae* solapan en sus caracteres con las de la subsp. *cebollae*, pero se separan de estas sobre todo por el mayor tamaño de las aurículas, y de piezas florales.



**Foto 10.3.** Hábito de *F. summilusitana* subsp. *lagascae* (Puerto de La Morcuera, Sierra de Guadarrama, España).





Foto 10.4. Holotipo de *F. indigesta* subsp. *lagascae* (MA 680343).

**Material estudiado:**

ESPAÑA. **Guadalajara.** Puerto de la Quesera, Sierra de Ayllón, 20-VII-1989, *Fuente & Ortúñez* (MAF 175951). **Madrid.** Alto de la Guarrama, 4-VII-1977, *S. Rivas Martínez* (FCO 19314 & MA 490385) Ídem [Alto de Los Leones de Castilla], VI-1964, *J. Borja Carbonell* (SANT 53274); ídem, 5-VI-1967, *Borja & Demetrio* (SANT 53275). Cercedilla, Navacerrada, 23-V-1912, *C. Vicioso* (MA 202002); ídem, 21-VII-1953, *J. Serres* (MA 160129). El Escorial, cumbre de Abantos, 24-VII-1982, *P. Cantó & D. Sánchez Mata* (MAF 155204). Guarramillas, VII-1929, *M. M. Martínez* (MA 176266). La Morcuera, 25-VII-1954, *sin recolector* (MA 773507); ídem, 24-VI-2015, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62002 & 62004). Las Guarramas, 5-VII-1977, *S. Rivas Martínez* (MA 364194). Lozoya, alto del Puerto de Navafría, 20-VI-1998, *L. M. Ferrero* (MAF 159626). Montejo de la Sierra, 21-VII-1979, *J. E. Hernández, B. Hidalgo & M. Clemente* (COA 11249); ídem, 30-IV-1979, *A. Cristi* (COA 42329). Peñalara, 31-VII-1934, *sin recolector* (SANT 2280); ídem, 8-VII-1975, *sin recolector*; ídem, 29-VI-1982, *E. Hernández et al.* (COA 11245); ídem, 8-VIII-1948, *Rivas & Monasterio* (SANT 2290); ídem, 11-VII-1973, *Rivas-Martínez, Izco & Costa* (MAF 145291); ídem, 2-IX-1989, *E. Ortúñez* (MAF 159620). Peñalara, cumbre de Dos Hermanas, 25-VIII-1957, *S. Rivas Martínez* (MAF 145285); ídem, 8-VI-1989, *E. Ortúñez* (MAF 159631). Pico de la Cebollera, Somosierra, 29-V-1943, *F. Bellot* (SALA 1674). Pista del Puerto de Guadarrama a Peguerinos, 14-VI-2014, *G. Martínez & C. Morales* (COFC 61537); ídem, *E. López* (COFC 61545); ídem, 24-VI-2015, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 61996 & COFC 62001). Puerto de Canencia, V-1997, *V. de la Fuente & E. Ortúñez* (MAF 159625); ídem, 28-V-2013, *G. Martínez & C. Morales* (COFC 61542); ídem, 24-VI-2015, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62003). Puerto de Canencia, El Rasero, 9-VII-1956, *sin recolector* (SANT 39187). Puerto de Cotos, 21-III-1976, *E. Valdés* (MA 531425); ídem, 27-V-1990, *M. I. Gutiérrez Villarías & J. Homet* (FCO 19804, FCO 19805 & FCO 19806). Puerto de Navacerrada, en las bases de la pista de esquí, 24-VI-2015, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 61986 & COFC 62138). Puerto de Navacerrada, hacia el Alto de las Guarramillas, 14-VI-2014, *G. Martínez & C. Morales* (COFC 61538). Puerto de Navacerrada, Siete Picos, 12-IX-1989, *E. Ortúñez* (MAF 159619). Siete Picos, VII-1929, *M. M. Martínez* (MA 176267). Puerto de Somosierra, 22-VII-1973, *Rivas-Martínez, Izco & Costa* (MAF 145290). Rascafría, Cabezas del Hierro, 27-VII-1997, *C. Cebolla & J. A. López Rodríguez* (MA 680343, *tipo*); ídem, 26-VII-1980, *S. Rivas-Martínez* (SANT 35623). Rascafría, Pingarrón, Puerto de Cotos, 15-VII-1997, *S. Rivas Martínez & J. A. Molina* (MAF 163669). Rascafría, Valcotos, subida a la laguna de Peñalara, 20-VII-1996, *Martín Blanco* (MA 594207). Sierra de Guadarrama, 5-VII-1977, *Borja et al.* (LEB 12134). Sierra de Malagón, vertiente NE, Puerto de Malagón, 14-VI-2010, *E. León, E. López, A. Pujadas & M. López* (COA s/n). Somosierra, VI-1964, *M. Mayor* (FCO 19707). **Segovia.** Cerezo de Arriba, El Lobo, 16-VII-1983, *T. Romero* (SALA 40425). El Espinar, cima del Pico del Oso, 22-VI-2001, *M. Sanz Elorza* (MA 694998). Estación de La Pinilla, Pico del Lobo, Sierra de Ayllón, VIII-1990, *E. Ortúñez* (MAF 159630). Lozoya, Puerto de Navafría, El Nevero, 4-VII-1999, *S. Patino & J. Valencia* (SESTAO 13410). Navafría, subida desde el Puerto de Navafría al Nevero, 27-V-1997, *L. M. Ferrero & E. Carrillo* (MAF 159621). Prádena, 14-VII-1985, *T. Romero* (SALA 40426).

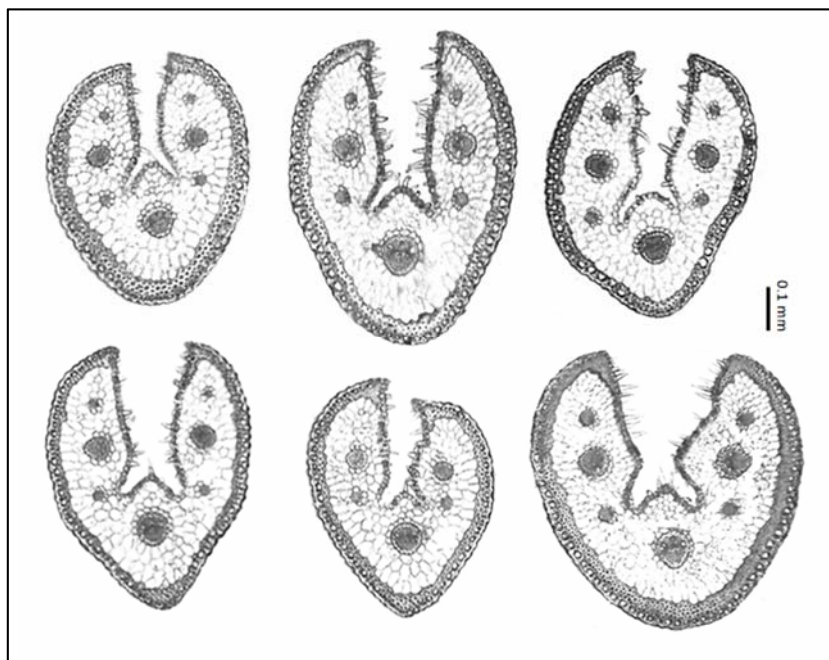


Foto 10.5. Holotipo de *F. summilusitana* subsp. *cebollae* (COFC 65826).

c. subsp. **cebolae** Martínez Sagarra, **subsp. nov.**<sup>7</sup> (Foto 10.5)

*Holotipo*: ESP. Burgos: antenas del Trigaza, 42°16'24"N 3°15'19"W, 1640 m, 20/06/2016, sustrato ácido, prados de altura y bosquetes dispersos de *Pinus sylvestris*, J. A. Devesa & G. Martínez-Sagarra, 728-3 (COFC 65826) (Foto 10.5)

Tallos por lo general de 10-23(30) cm × 0,3-0,6 mm. Hojas de los brotes estériles con vaina glabra, por lo general lisa, con aurículas de 0,05-0,2 mm, y limbo de 2-6(8) cm × 0,4-0,8(0,9) mm, con 1(2) costilla en la cara adaxial, y 5-7 nervios (Figura 10.4). Panícula 2-5 cm. Espiguillas (5,5)5,7-8(9) mm, con (3)4-6 flores fértiles. Gluma inferior (2)2,3-3,5(3,8) mm, la superior de (3)3,3-4,5 mm. Lema (3,8)4-5,2 mm, glabra o con tricomas en los bordes, la de la segunda flor con arista de (1)1,3-2,3(2,9) mm. Anteras 1,6-2,8(3) mm.



**Figura 10.4.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. summilusitana* subsp. *cebolae*.

**Número cromosómico:**  $2n = 42$  (sub *F. curvifolia*, Fuente *et al.*, 2001). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de junio a agosto.

**Distribución mundial:** endemismo de la Península Ibérica.

<sup>7</sup> La descripción del taxón en inglés, de acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas (2011), se hará en la publicación correspondiente.



**Distribución peninsular:** norte de España (Sierras de Urbión, Demanda y Neila). **Esp.:** Bu Lo So.

**Ecología:** pastos, claros de matorral y roquedos; sobre substrato ácido; (1.120)1.640-2.270 m.

**Observaciones.-**

Las plantas de esta subespecie que habitan en la Sierra de La Demanda (Trigaza, Valdezcaray y Pico de San Lorenzo, provincias de Burgos y La Rioja), presentan hojas con limbos finos (0,4-0,7 mm) y 5-7 nervios en sección transversal, por lo que se parecen a *F. aragonensis*, de la que se diferencian por el mayor tamaño de la arista y de las piezas florales. En las Sierras de Urbión, Neila y Cebollera (Soria, Burgos y La Rioja) las plantas presentan por lo general limbos de mayor grosor (hasta de 0,8 mm) y 7 nervios en sección transversal, diferenciándose de *F. summilusitana* subsp. *lagascae* sobre todo por el menor tamaño de sus aurículas y de las piezas florales (gluma superior y lema). En todas estas poblaciones es común encontrar lemas con cilios en los bordes y tallos densamente pelosos al menos bajo la panícula, caracteres que nunca se encuentran en *Festuca summilusitana* subsp. *lagascae*.

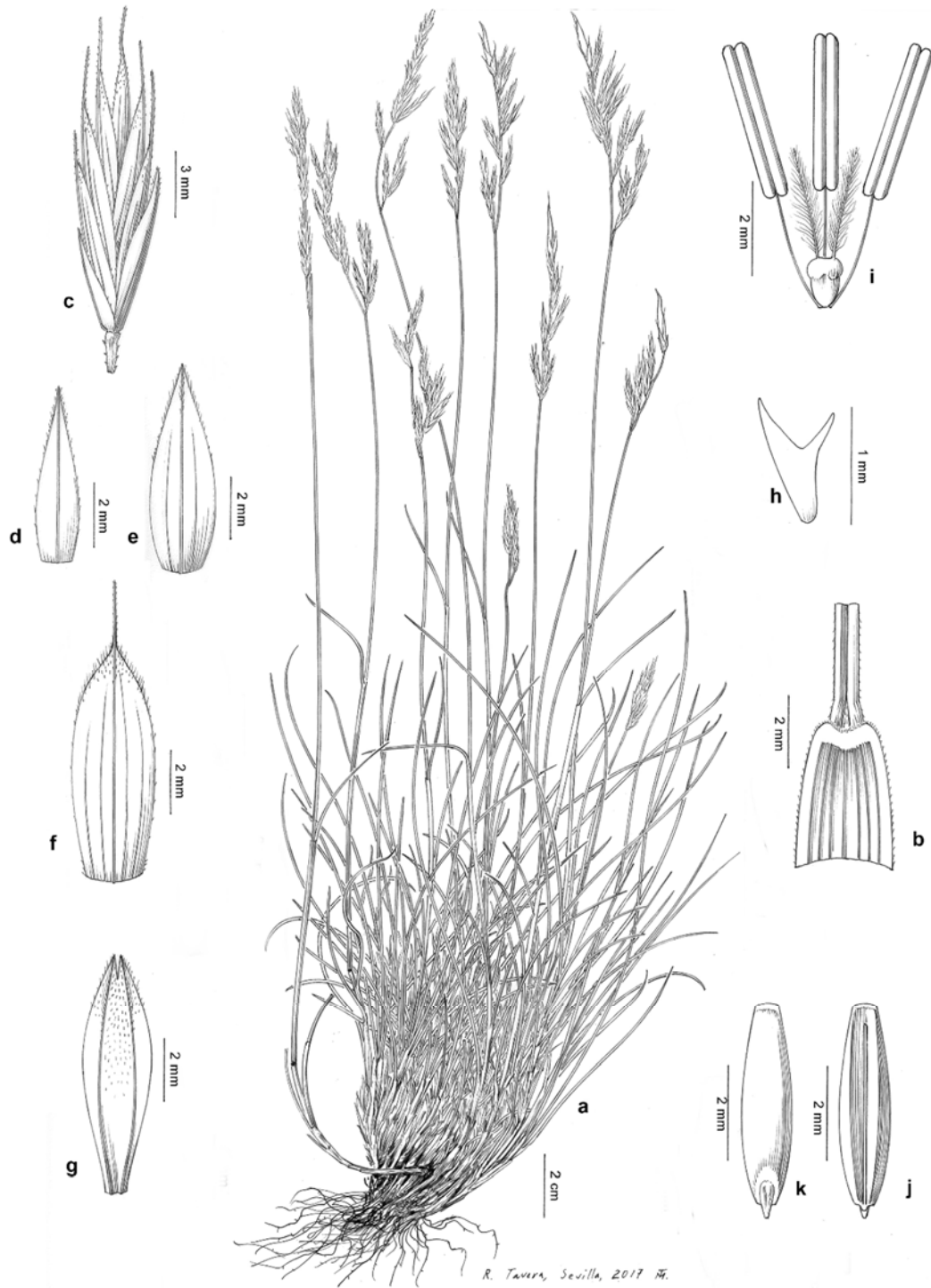


Foto 10.5. Hábito de *F. summilusitana* subsp. *cebollae* (Valdezcaray, España).



**Material estudiado:**

ESPAÑA. **Burgos.** Alto de la Campiña, Sierra de Neila, 29-VI-1995, *E. Ortúñez & L. M. Ferrero* (MAF 159627). Pico Trigaza, Sierra de la Demanda, 12-VII-1977, *F. Bellot, M. A. Carrasco, S. Castroviejo & E. Fuentes* (MA 806419); ídem, 10-VIII-1978, *E. Fuentes* (MA 806421); ídem, 15-VII-1996, *V. de la Fuente, E. Ortúñez & L. M. Ferrero* (MAF 159628); ídem, 10-VIII-1978, *E. Fuentes*; ídem, 20-VI-201, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62840). Sierra de la Demanda, Dehesa Nueva, 16-V-1975, *E. Fuentes* (MA 806425). Sierra de la Demanda, refugio de San Millán, 5-VII-1975, *E. Fuentes* (MA 806423). Roquedos sobre el Arlanzón, 19-VI-1976, *E. Fuentes* (MA 806422). **Logroño.** Estación de Valdezcaray, subiendo al Pico, 20-VI-2016, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62842). Pico San Lorenzo, Sierra de la Demanda, 15-VII-1996, *V. de la Fuente, E. Ortúñez & L. M. Ferrero* (MAF 159629). Valvanera, 17-VII-1935, *F. Cámara* (MA 12066). **Soria.** Sierra de Urbión, 8-VII-1998, *C. Cebolla & Rivas Ponce* (herb. personal Cebolla & Rivas Ponce, s/n); ídem, entre Llanos de la Sierra y pico Urbión, 28-VI-1995, *E. Ortúñez & L. M. Ferrero* (MAF 159622 & MAF 159623). Sierra de Urbión, Laguna Negra hacia el Collado, 8-VII-1998, *C. Cebolla & Rivas Ponce* (herb. personal Cebolla & Rivas Ponce, s/n). Pico de Urbión, 23-IX-1972, *A. Segura Zubizarreta* (MA 363645); ídem, 21-VIII-1961, *A. Segura Zubizarreta* (MA 364185); ídem, 31-VII-1958, *A. Segura Zubizarreta* (MA 363618); ídem, 8-VII-1914, *P. Font Quer* (MA 59540). Puerto de Piqueras, 21-VI-2016, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62848). Puerto de Santa Inés, 7-VII-1998, *C. Cebolla & Rivas Ponce* (herb. Cebolla & Rivas Ponce, s/n).



**Lámina 11.1.** *Festuca yvesii* (a-k) Gistaín, Huesca (COFC 62798): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales; **j**, cariopsis en vista adaxial; **k**, cariopsis en vista abaxial.

11. *F. yvesii* Sennen & Pau in Treb. Inst. Catalana Hist. Nat. 3: 250 (1917)

*Ind. loc.*: “Hab.- Pyrénées de Catalogne, Núria en montant à Noucreus, vers 2.700 m”

*Lectotipo*: “Catalogne: Pyrénées à Nuria, éboulis / de Noucreus - 2700 m / 1914-2-IX” (herb. Sennen, Pl. Esp. N° 2094, BC 85895!; Vigo, 1983) (Foto 11.1)

*Ic.*: lám. 11.1 (véanse también Fuente & Ortúñez, 1998: 70; Kerguelén & Plonka, 1989: 290; Portal, 1999: 292).

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 9-45(50) cm × 0,3-0,8 mm, erectos, cilíndricos, estriados o acostillados, verdes, con (0)1 nudo visible hacia la parte inferior, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres en ½-3/4 distal, herbácea al principio, papirácea y pajiza en la madurez, consistente, glabra, lisa o pubérulo-hírtula, marcescente, que no se disgrega en fibras en la madurez; aurículas 0,1-0,3(0,5) mm, redondeadas, obtusas y cilioladas o ciliadas; lígula 0,1-0,3(0,5) mm, membranácea, truncada, ciliolada; limbo 1,5-18(26) cm × (0,5)0,6-1,1 mm, de setáceo a casi junciforme, erecto-curvado hacia el ápice, ± rígido, a veces algo pungente, conduplicado, de sección elíptica –mostrando el esclerenquima subepidérmico continuo en la cara abaxial, con 7-9 nervios, 2-4 valles y 1-3 costillas, con cara adaxial escábrida en toda la superficie, y cara abaxial lisa–, verde, glabro, liso, a veces hírtulo solo en la base –en la zona de contacto con la vaina, cuando esta es pelosa–, con ápice agudo, aculeado. Hojas caulinares 1-2, similares a las de los brotes estériles, aurículas de 0,1-0,4 mm, lígula de 0,1-0,4 mm, y limbo 0,8-6 cm × 0,4-0,8 mm. Inflorescencia 2-8 cm, en panícula densa, de linear-oblonga a ovado-lanceolada, con (5)9-18 espiguillas, y eje provisto de 5-11 nudos y con el entrenudo más bajo de 0,5-2,7(3,4) cm, antrorso-escábrido, con (0)1-3(4) ramas –primera rama simple, de 0,9-3 cm y con 2-6 espiguillas–, solitarias, erectas y ± adpresas, poco o nada erecto-patentes en la antesis. Espiguillas (5,5)6-11(11,5) mm, comprimidas lateralmente, elípticas, verdes o con mucha frecuencia verdoso-purpúreas, con pedúnculo de 0,7-4 mm, ligeramente engrosado en el extremo, con 3-7(8) flores fértiles y 1 flor estéril apical y ± rudimentaria, ocasionalmente las terminales malformadas. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, lisas, cilioladas o a veces ciliadas en los márgenes hacia la mitad apical, agudas, por lo general acuminadas o brevemente mucronadas, verdes o algo teñidas de púrpura en los

márgenes; la inferior de (2)2,2-4,5 mm, lanceolada, con 1 nervio, y la superior de 3-5,4(5,6) mm, ovado-lanceolada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 4,3-6,4 mm, oblongo-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes estrechamente escariosos, diminutamente antrorso-escábrido en la parte distal del dorso, con cilios hasta de 0,2 mm en la mitad superior, más rara vez con cilios de pequeño tamaño, verde o con frecuencia ligeramente teñido de purpúrea en los márgenes y hacia el ápice, con 5 nervios; callo elíptico; el de la flor inferior con arista de (0,5)0,7-2,2 mm, y el de la segunda flor de (0,8)1-3,3 mm, hasta de 3,5(4) mm en el resto, escábrida. Pálea 4,1-6,2 mm, subigual o poco más corta que el lema, bidentada, a veces muy pelosa en la parte anterior, con 2 quillas densamente escábridas. Lodículas 0,8-1,1 mm, bidentadas o bilobuladas. Anteras 2,3-3,6 mm, lineares, blanquecino-moradas al principio y posteriormente amarillas. Ovario glabro. Cariopsis 2,7-3,6 mm, adherida a la pálea.

**Número cromosómico:**  $2n = 28, 42, 56$  (ver subespecies).

**Floración:** de junio a agosto.

**Distribución mundial:** España y Francia.

**Distribución peninsular:** Pirineos orientales y centrales. **And. Esp.:** Ge Hu L Na.

**Ecología:** pastos de alta montaña y claros de matorral, sobre substrato ácido y básico; (1.300)1.600-2.770 m.

#### **Observaciones.-**

Especie muy polimorfa, cuyo carácter más distintivo lo constituyen sus lemas, largamente aristados (arista hasta de 3,3 mm), y con cilios largos (hasta de 0,2 mm) en los bordes. En ella pueden observarse dos pautas de variación sobre la base de diferencias en el tamaño de la planta y de las piezas florales, y que se corresponden con *F. yvesii* y *F. altopyrenaica* Fuente & Ortúñez. No obstante, entre ambas tendencias hay plantas que muestran cierto solapamiento en los caracteres, e individuos de difícil adscripción. Ambos tipos de plantas muestran además diferencias en el número cromosómico, y tienen una distribución espacial algo diferenciada –solapan tan solo en algunos puntos del Pirineo central (por ej., Aisa, Collado de las Blancas, Sayerri, etc., todos ellos muy próximos)–, que apoya el reconocimiento de ambos taxones, considerados aquí con el rango de subespecie.



Foto 11.1 Lectotipo de *F. yvesii* (BC 85895).



*Clave para las subespecies*

1. Limbo de las hojas de los brotes estériles de 3-18(26) cm de longitud; espiguillas 7-11(11,5) mm, con (3)4-7(8) flores fértiles; lema (4,8)5-6,4 mm; tallos por lo general de 30-45(50) cm.....**a. subsp. yvesii**
- Limbo de las hojas de los brotes estériles 1,5-7 cm de longitud; espiguillas (5,5)6-8(8,5) mm, con 3-5 flores fértiles; lema 4,3-5,5 mm; tallos por lo general de 9-30 cm ....  
..... **b. subsp. altopyrenaica**

**a. subsp. yvesii** (Foto 11.2)

*Festuca ovina* subvar. *durissima* Hack., Monogr. Festuc. Eur.: 92 (1882) [*Ind. loc.*: “in plerisque regionibus Europae occidentalis et australis, rarior in media, rarissima ut videtur in boreali et Orientali”. *Lectotipo*: Vallée de Caranca, VII 1877, Gautier (herb. Hackel, W 8980 imagen!); Foggi & Signorini, 2004]

*Festuca duriuscula* subsp. *durissima* (Hack.) K. Rich., Pl. Eur. 1: 94 (1890)

*Festuca ovina* var. *durissima* (Hack.) Gautier, Cat. Fl. Pyrénées-Orientales: 452 (1897)

*Festuca duriuscula* subvar. *durissima* (Hack.) St.-Yves in Bull. Soc. Bot. France 56: 358, 363 (1909)

*Festuca ovina* subsp. *durissima* (Hack.) Rouy, Fl. France 14: 214 (1913)

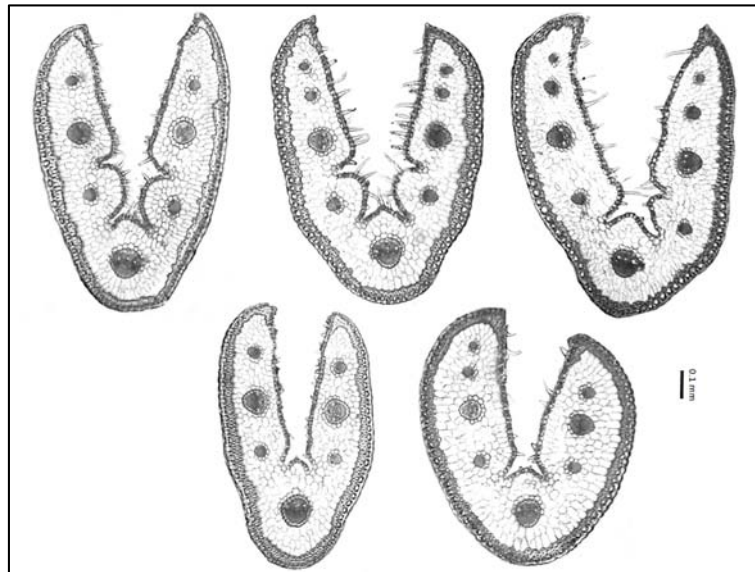
*Festuca durissima* (Hack.) Rouy ex Prain, Index Kewensis, Suppl. 5: 106 (1921)

*Festuca indigesta* subsp. *durissima* (Hack.) O. Bolòs, Vigo, Masalles & Ninot, *Fl. Man. Països Cat.*: 1092 (1990)

*Festuca indigesta* sensu Godron in Gren. & Godron, Fl. France 3: 573 (1856), non *Festuca indigesta* Boiss., Elench. Pl. Nov.: 91 (1838)

Tallos por lo general de 30-45(50) cm × 0,5-0,8 mm. Hojas de los brotes estériles con vaina glabra, lisa o pubescente, aurículas de 0,1-0,3(0,5) mm, y limbo de 3-18(26) cm × 0,6-1,1 mm, con 7-9 nervios, 2-4 valles y 1-3 costillas (Figura 11.1). Panícula 3,5-8 cm. Espiguillas 7-11(11,5) mm, con (3)4-7(8) flores fértiles, ocasionalmente las terminales malformadas. Gluma inferior (2,6)2,8-4,3 mm, la superior de (3,5)3,9-5,4(5,6) mm. Lema (4,8)5-6,4 mm, con cilios en los bordes hasta de 0,2 mm –sobre todo hacia la

mitad superior—, más rara vez con cilios de pequeño tamaño o glabra; la de la segunda flor de (1,3)1,5-3,3 mm. Anteras 2,4-3,6 mm.



**Figura 11.1.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) de *F. yvesii* subsp. *yvesii*.

**Número cromosómico:**  $2n = 42$  (Kerguélen, 1975, sub *F. durissima*, en plantas de la frontera francesa);  $2n = 56$  (Küpfer, 1968, en plantas de la localidad tipo; Fuente *et al.*, 2001, en plantas pirenaicas de España y Andorra). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de junio a agosto.

**Distribución mundial:** España y Francia.

**Distribución peninsular:** Pirineos orientales y centrales. **And. Esp.:** Ge Hu L (Mapa 11).

**Ecología:** pastos, pedregales, preferentemente sobre sustratos ácidos; 1.600-2.600 m.

**Observaciones.-**

Taxón descrito de los Pirineos orientales y que alcanza también los Pirineos centrales, donde contacta puntualmente con la subsp. *altopyrenaica*. Aunque *F. yvesii* subsp. *yvesii* incluye las plantas de mayor tamaño, se ha observado una alta variabilidad, que propicia que los individuos pequeños puedan ser difíciles de distinguir de la subsp. *altopyrenaica* aunque, por lo general, presentan mayores valores en las piezas florales y en el tamaño de la arista. Esta variabilidad pudiera estar relacionada con los niveles de ploidía ( $6x$  y  $8x$ ) detectados en el taxón.

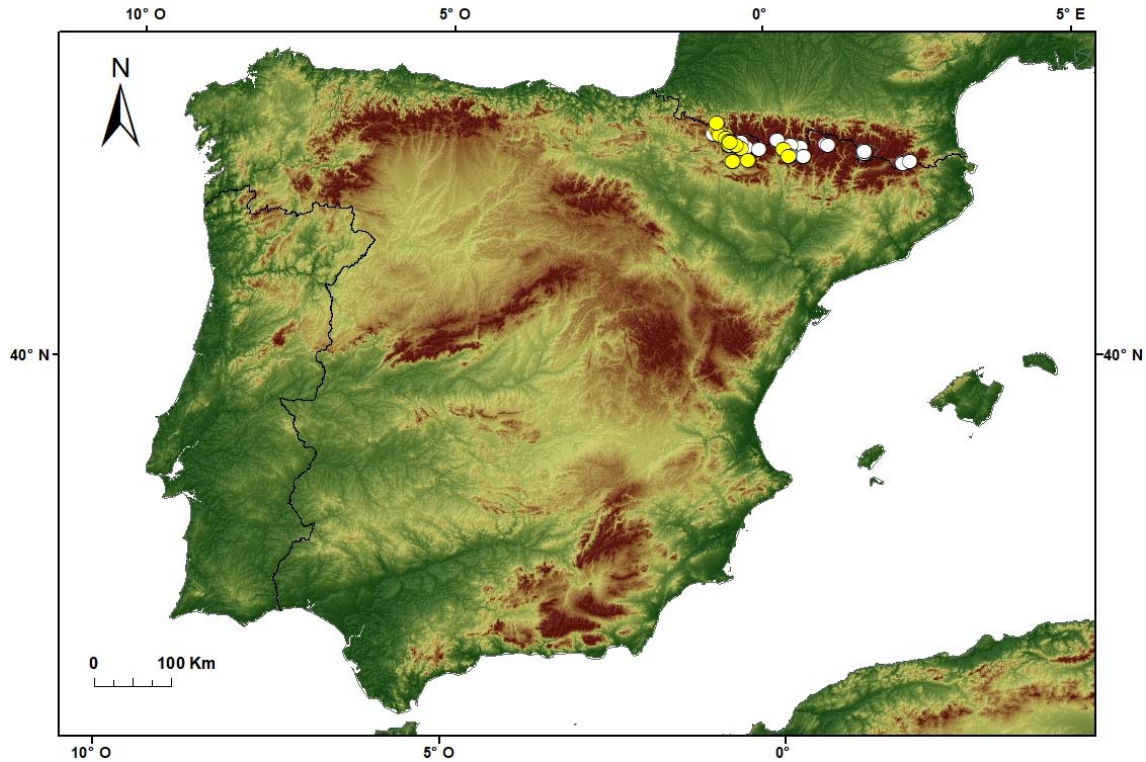


**Foto 11.2.** Hábito de *F. yvesii* subsp. *yvesii* (Puerto de Sahún, Huesca).

***Material estudiado:***

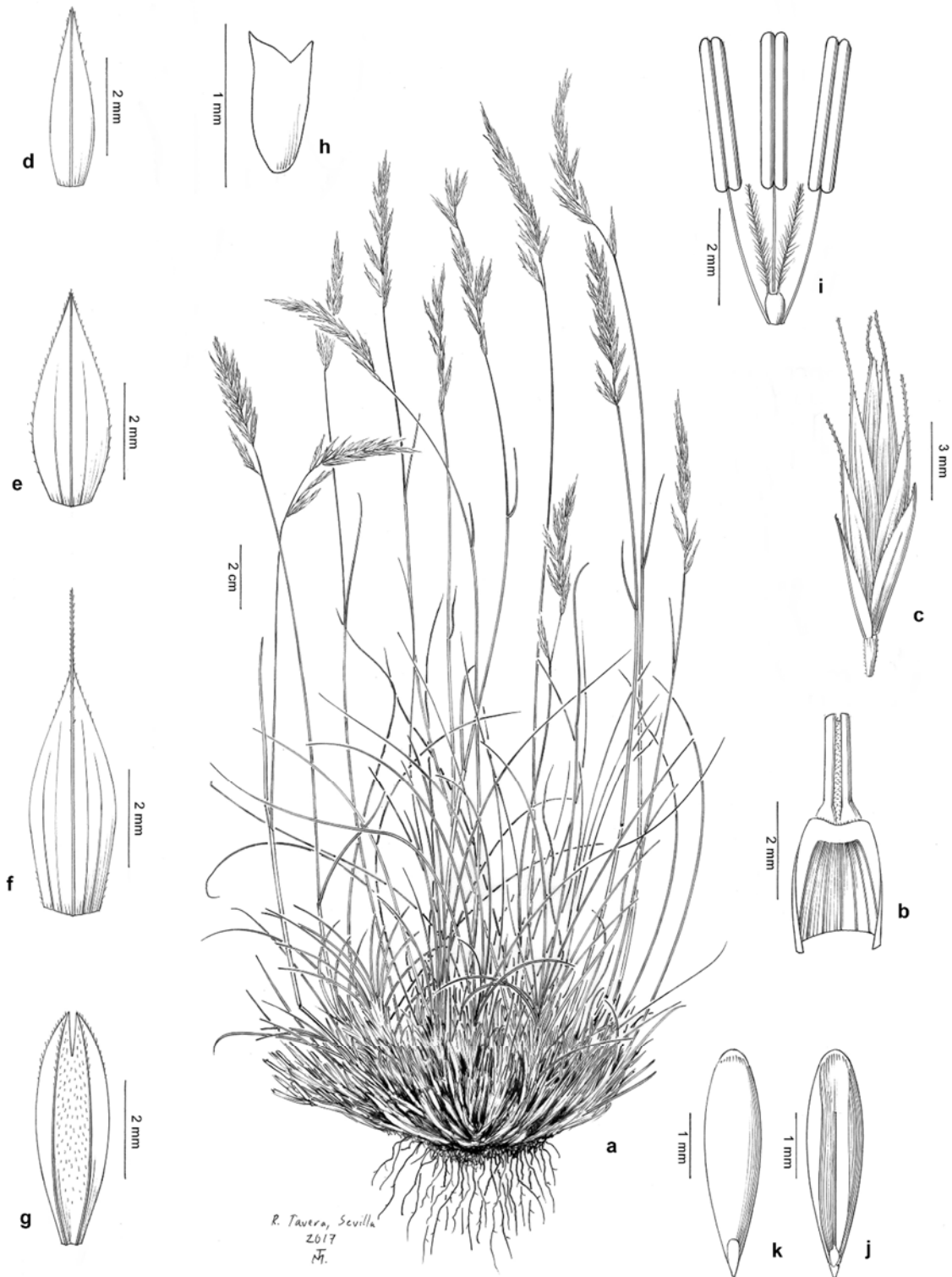
ANDORRA. **Ordino.** Coll de Ordino, camino hacia Pico Casamanya, 17-VIII-1998, *E. Ortúñez & R. Gamarra* (JACA 57599). Pico Casamanya, 5-VII-1992, *D. Gómez & J. L. Remon* (JACA 190592). ESPAÑA. **Gerona.** Vall de Nuria, camino a Pico Noufont desde el Santuario de Nuria, junto al cruce hacia el albergue, 23-V-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61522, COFC 61523, COFC 61524, COFC 61525). Vallter 2000 estación de Esquí, Plans de Coma Armada, 9-VII-1999, *E. Ortúñez & R. Gamarra* (JACA 57699). **Huesca.** Aisa, ladera W de Sayerri, límite con Borau, 17-VII-1985, *P. Montserrat & D. Gómez* (JACA 233585). Benasque, valle de Lliterola, cima del pico de Estós o Tuca del Daliu, 12-VIII-1997, *J. V. Ferrández* (JACA 361097). Bielsa,





**Mapa 11.** Área de distribución de *F. yvesii* subsp. *yvesii* (círculos blancos) y *F. yvesii* subsp. *altopyrenaica* en la Península Ibérica (círculos amarillos).

túnel de Bielsa-Aragnouet, 20-VII-2016, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62867). Biescas, Bupal ciudad residencial, 04-VII-2013, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 61526 & COFC 63774). Bielsa, ibones de Barlets, 1-VIII-1992, *J. V. Ferrández* (JACA 489392A). Ca. Cdo. Sahún, La Sentina, 16-VII-1994, *P. Montserrat* (JACA 149594). Cerler, al NE del Refugio de El Ampriu, 6-viii-1982, *M. Montserrat & G. Dussaussois* (JACA 153582). Gistaín, Barranco de Eriste, 5-VII-1981, *P. Montserrat* (JACA 219881); ídem, subida al refugio de Biadós, 20-VII-2016, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62798); ídem, cerca de la Señal de Biados, 16-VIII-1990, *P. Montserrat* (JACA 201090). Jaca, Barranco Fondo, 9-VII-1986, *P. Montserrat* (JACA 478986). Plan, Puig Alfar, 18-06-1981, *G. Montserrat & F. Fillat* (JACA 850581); ídem, subida a Puig Alfar desde el collado de las Coronas, 16-07-1981, *D. Gómez, F. Fillat & G. Montserrat* (JACA 877581). Torla, subida a la ermita de San Antón, 4-VII-2013, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 61519). Tramacastilla de Tena, 17-VII-1980, *L. Villar*, JACA 284280). Puerto de Sahún, entre Chía y Plan, camino de Ibón de Barbarisa, 25-V-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61520 & COFC 61521). San Juan de Plan, crestas al sur de Barbarisa, 21-VIII-1981, *P. & G. Montserrat & D. Gómez* (JACA 246381); ídem, cresta de la Estiveta y ladera Barbarisa, 21-08-198, *P. Montserrat et al.* (JACA 244781). **Lérida.** Puerto de la Bonaigua, Salardú, 10-VIII-1985, *V* (SEV 126082). Ruda, 11-VII-1992, *P. Montserrat et al.* (JACA 246592).



**Lámina 11.2.** *Festuca yvesii* subsp. *altopyrenaica* (a-j) Collado de la Piedra de San Martín, Navarra (COFC 62799): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y ligula, en vista adaxial; **d**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales; **j**, cariopsis en vista adaxial; **k**, cariopsis en vista abaxial.



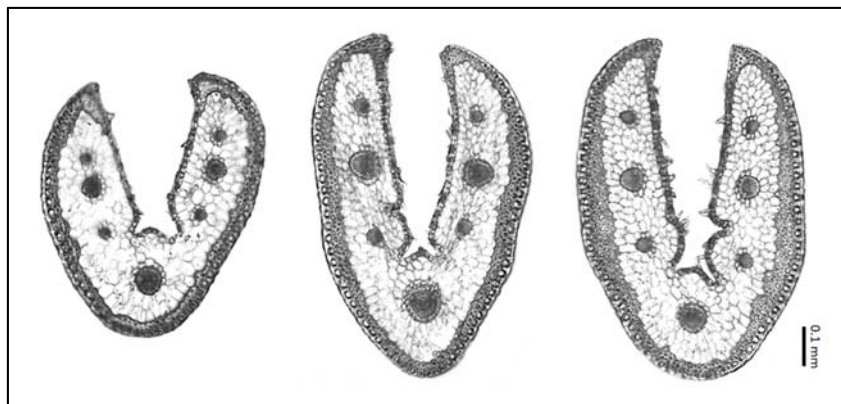
**b. subsp. *altopyrenaica*** (Fuente & Ortúñez) Martínez-Sagarra, **comb. nov.** (Lámina 11.2)

*Festuca altopyrenaica* Fuente & Ortúñez in Fontqueria 40: 36 (1994)

*Ind. loc.*: “España, Huesca, Pico Tres Hombres, 30TYN13, 2770 m, de la Fuente, 29-VI-1991” (MAF 140156!) (Foto 11.3)

*Ic.*: lám 11.2 (véanse también Kerguelén & Plonka, 1989:194 sub *F. indigesta* subsp. *aragonensis*; Fuente & Ortúñez, 1994: 37; 1998: 86; Portal, 1999: 94).

Tallos generalmente de 9-30 cm × 0,3-0,6 mm. Hojas de los brotes estériles con vaina glabra, lisa, aurículas de 0,1-0,3 mm, y limbo de 1,5-7 cm × (0,5)0,6-0,9 mm, con 7-9 nervios, 2(4), 1(3) costillas (Figura 11.2). Panícula 2-5 cm. Espiguillas (5,5)6-8(8,5) mm, con 3-5 flores fértiles. Gluma inferior (2)2,2-3,3 mm, la superior de 3-4,5 mm. Lema 4,3-5,5 mm, con cilios hasta de 0,2 mm en los márgenes sobre todo hacia la mitad superior, más rara vez con cilios de pequeño tamaño, o glabro; la de la segunda flor de (0,8)1-2(2,5) mm. Anteras 2,3-3,3 mm.



**Figura 11.2.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. yvesii* subsp. *altopyrenaica*.

**Número cromosómico:**  $2n = 28$  (Fuente & Ortúñez, 1994). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de junio a agosto.

**Distribución mundial:** España y ¿Francia?. Su presencia en el país vecino fue indicada por Portal (1999) y Foggi & Müller (2009), aunque de acuerdo con Tison & Foucault (2014) las citas francesas de esta especie se corresponden con *F. ochroleuca*.

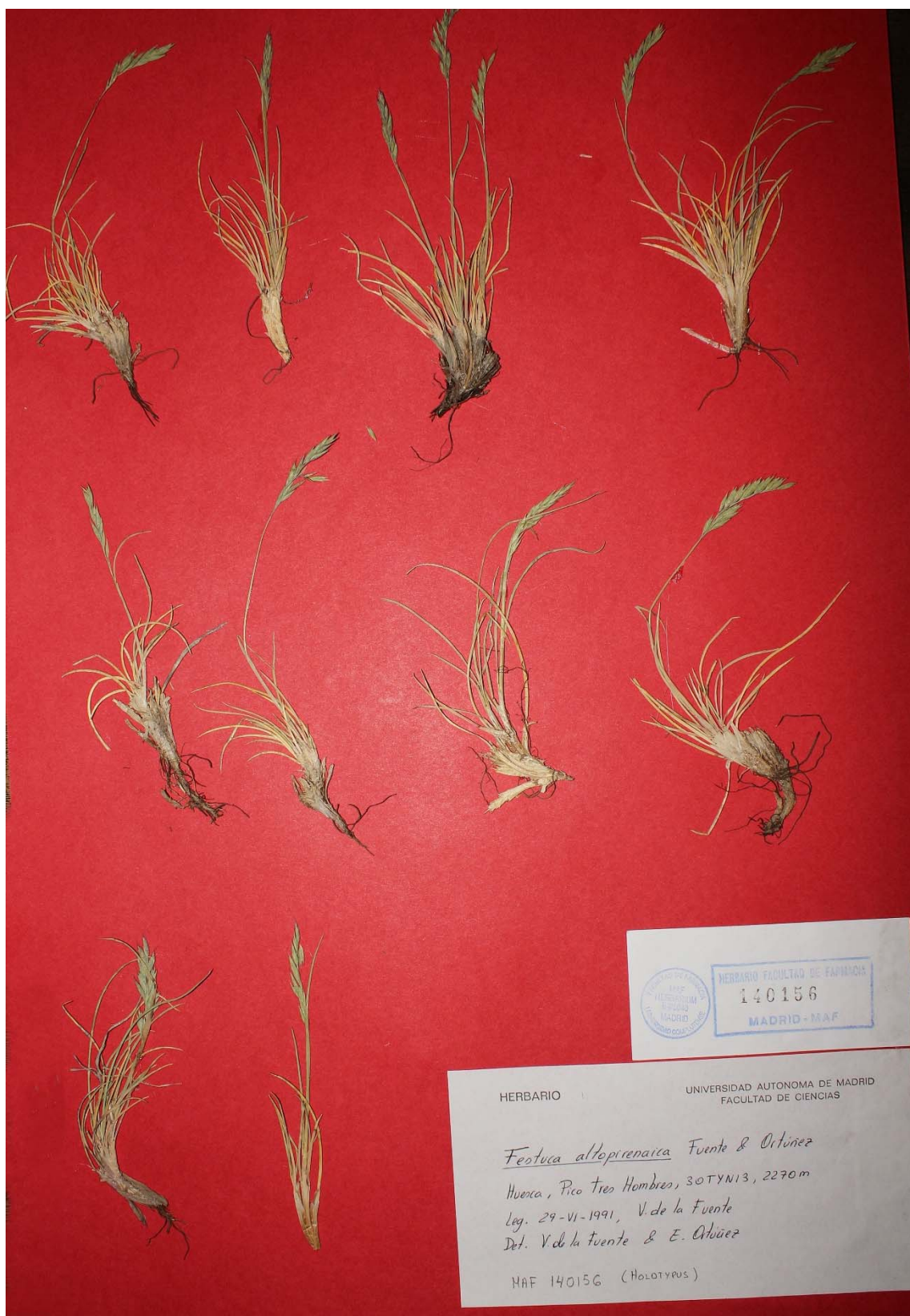


Foto 11.3. Holotipo de *F. altopirenaica* (MAF 140156)

**Distribución peninsular:** Pirineos centrales. **Esp.:** Hu Na

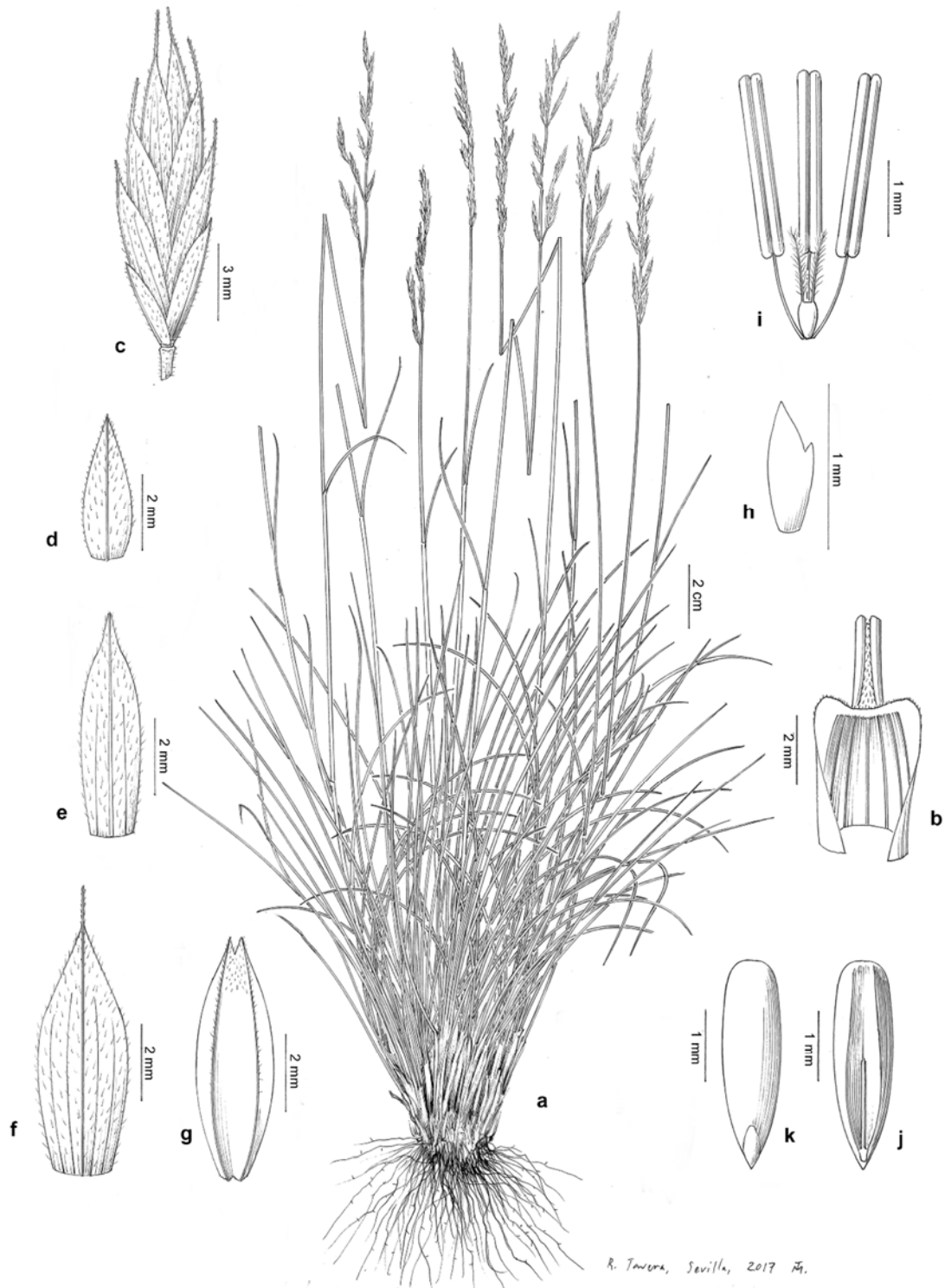
**Ecología:** pastos, preferentemente en suelos pedregosos, canchales, repisas y roquedos, en exposiciones soleadas, sobre substratos básicos; 1.600-2.770 m.

**Observaciones.-**

Como es típico en la especie, el esclerénquima foliar se dispone siempre en anillo continuo, pero aquí es a veces más grueso en los laterales, hecho que recuerda al patrón anatómico de *F. liviensis*, especie de la que no obstante se diferencia por la arista del lema, por lo general más grande, y la frecuente presencia de cilios en sus bordes. Muy rara vez el esclerénquima foliar puede interrumpirse hacia la base (en observación transversal), hecho que a nivel individual no es infrecuente en casi todas las especies de *Festuca* sect. *Festuca* con esclerénquima dispuesto en anillo continuo, y que está relacionado con las características ambientales.

**Material estudiado:**

ESPAÑA. **Huesca.** Aisa, ladera W de Sayerri, límite con Borau, 17-VII-1985, *P. Montserrat & D. Gómez* (JACA 233685). Aisa, El Bozo, 19-VII-1967, *P. Montserrat & G. Rodríguez* (JACA 422267). Aisa, junto al Pozo de las Chovas, Lecherín, 17-VII-1985, *P. Montserrat, L. Villar & D. Gómez* (JACA 235485). Ansó, W del Cdo. De Petraficha, 2-VII-1975, *P. Montserrat* (JACA 282775); ídem, loma del Sobrante, Linza, 1-VII-1991, *P. Montserrat & D. Gómez* (JACA 121291A); ídem, Agua Tuerta, 23-VI-1975, *L. Villar* (JACA 10048975); ídem, Linzola, 9-VII-1975, *L. Villar* (JACA 10087675). Aso de Sobremonte, S Peñas de Aso, 9-VIII-1984, *P. Montserrat et al.* (JACA 128684). Bielsa, Bco. de Pardinas, 17-VII-1992, *J. V. Ferrández* (JACA 486092). Borau, collado entre Rigüelo y la Magdalena, 22-VII-1971, *P. Montserrat* (JACA 517071); ídem, Magdalena, pie Mallos de Lecherín, 17-VII-1985, *P. Montserrat, L. Villar & D. Gómez* (JACA 239185); ídem, Las Blancas, 16-VII-1970, *P. Montserrat & L. Villar* (JACA 353970); ídem, 22-VII-1967, *P. Montserrat & F. González Bz* (JACA 581467); ídem, Lecherín Alto, 22-VII-1967, *P. Montserrat & F. González Bz* (JACA 588767); ídem, Sayerri, 16-VII-1970, *P. Montserrat & L. Villar* (JACA 345670). Candanchú, estación de esquí, 18-VII-2012, *J. A. Devesa & E. López* (COFC 61175). Castanesa, ca. del Lago Bacibé, 6-VIII-1982, *P. Montserrat & G. Dussaussois* (JACA 161082). Hecho, Bco. Estriviella, 12-VII-1975, *L. Villar* (JACA 10109175); ídem, Costatiza-Secús, 27-VIII-1975, *L. Villar* (JACA 10165275); ídem, Selva de Oza, 4-VIII-1973, *L. Villar* (JACA 10040773). Pico Tres Hombres, 29-VI-1991, *V. de la Fuente* (MAF 140156). Plan, Collado Coronas, 16-VIII-1980, *P., G. & L. Villar* (JACA 396980). Villanúa, subida a Collarada W, 24-VIII-1976, *J. M. Montserrat* (JACA 171976). **Navarra.** Collado de la Piedra de San Martín, en la divisoria con Francia, subida desde Isaba, 19-VII-2016, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62799).



**Lámina 12.1** *F. vasconensis* subsp. *vasconensis*, (a-i) Parque Natural de Oyambre, San Vicente de la Barquera, Santander (COFC 62829); (j, k) cabo de Peñas, Asturias (FCO 6791): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales; **j**, cariosopsis en vista adaxial; **k**, cariosopsis en vista abaxial.

12. **F. vasconensis** (Markgr.-Dann.) Auquier & Kerguélen in Bull. Soc. Bot. France 123: 320 (1976) (Foto 12.1)

*Festuca ovina* var. *vasconensis* Markgr-Dann. in Bull. Centr. Études Sci. 10: 321: 321 [basi3n]

*Holotipo*: “R. Tüxen, Ondres-Plage, V-1959” (Z 17974 imagen!) (Foto 12.2)

*Ic.*: lám. 12.1 (véanse también Kerguélen, 1979: 571; Kerguélen & Plonka, 1989: 286; Fuente & Ortúñez, 1998: 72; Portal, 1999: 286)

Hierba perenne, densamente cespitosa, rara vez rizomatosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 40 cm × 0,5-0,7(0,8) mm, erectos o erecto-ascendentes, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabrescentes, escabriúsculos, antrorso-escábridos, pubérulos o pubescentes bajo la inflorescencia o en toda su longitud, verdes, con 0-1 nudo visible, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres en los 2/3-3/4 distales, verde y herbácea al principio y papirácea y de color pajizo al final, glabra, lisa o escábrida, con 3-7 nervios visibles, marcescente, que no se disgrega en fibras en la madurez; aurículas 0,1-0,4 mm, obtusas, cilioladas en el ápice; lígula 0,1-0,4 mm, membranácea, truncada, ciliolada; limbo 2-25 cm × 0,4-0,8(1) mm, capiliforme, setáceo o ± junciforme, erecto, recto o curvado, flexible o ± rígido, no pungente, conduplicado, de sección ± circular u obovada –mostrando el esclerénquima subepidérmico continuo o fuertemente interrumpido en la cara abaxial, o bien discontinuo en 3-7 islotes decurrentes, ausente en la cara adaxial, 3-7 nervios, 2 valles y 1 costilla, con cara adaxial escábrida en toda la superficie, y cara abaxial lisa; a veces células epidérmicas grandes y circulares en la cara abaxial y en ocasiones infladas en la cara adaxial–, verde, glabro, liso, con ápice ± agudo u obtuso, nada o poco aculeado. Hojas caulinares 1-2, similares a las de los brotes estériles, con aurículas de 0,1-0,5 mm, obtusas, lígula de 0,2-0,3 mm, y limbo de 0,7-4,5(6) cm × 0,3-0,8 mm. Inflorescencia 1,8-6(7,5) cm, en panícula densa, linear o elíptico-oblonga, contraída, con 5-26(32) espiguillas, y raquis provisto de 5-11 nudos –entrenado más bajo de 0,7-1,5(2) cm–, densamente antrorso-escábrido, con 0-3(5) ramas hacia la base –primera rama simple, de 1-2,2(3,5) cm y con 1-6(7) espiguillas–, solitarias, trígonoas, erectas y ± adpresas, poco o nada erecto-patentes en la anthesis. Espiguillas (5)5,5-8,5(9,5) mm, comprimidas lateralmente, elípticas, verdes, con pedúnculo de 0,9-4



mm, ligeramente engrosado en el extremo, con 2-6 flores fértiles, la terminal estéril y  $\pm$  rudimentaria. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, cilioladas, glabras, con acúleos dispersos en los bordes de la mitad superior –a veces también en el nervio medio hacia el ápice–, o con cilios en los márgenes, más rara vez con tricomas en el dorso, agudas o acuminadas, verdes; la inferior de (2,1)2,3-3,5 mm, linear-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de (3,2)3,5-5(5,3) mm, ovado-lanceolada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos o pubescentes. Lema 4-5,8(6,2) mm, ovado-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes estrechamente escariosos, por lo general ciliolados en el tercio superior y a veces también en la base, glabro, con acúleos en la mitad superior del dorso y en el nervio medio, o densamente peloso, verde, con 5 nervios; callo  $\pm$  elíptico; lema de la flor inferior con arista de 0,3-1,5(2,2) mm, el de la segunda flor con arista de 0,3-2,5(3,3) mm, y hasta de 3 mm en el resto, escábrida. Pálea (3,8)4-5,6(6,1) mm, subigual o algo más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Anteras 2-2,8(3,3) mm, lineares, amarillas o variegado-purpúreas. Ovario glabro. Lodículas 0,8-1 mm, bífidas o bilobadas. Cariopsis 2,5-3,5 mm.

**Número cromosómico:**  $2n = 42, 56$  (ver subespecies).

**Floración:** de mayo a julio (agosto).

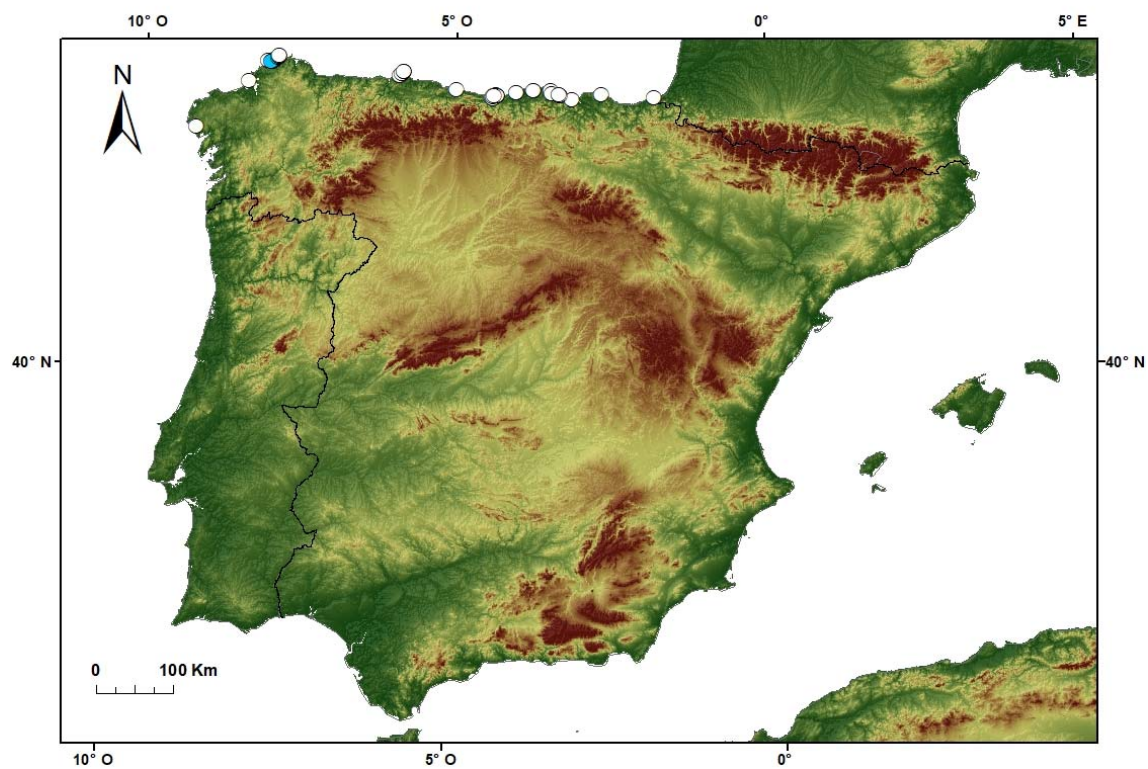
**Distribución mundial:** España y suroeste de Francia.

**Distribución peninsular:** norte de España. **Esp.:** Bi C (Lu) O S SS (Mapa 12).

**Ecología:** dunas fijas, arenales, matorrales, y acantilados costeros; 0-610 m.

#### **Observaciones.-**

Sobre la base de los caracteres morfológicos y anatómicos estudiados, se reconocen aquí dos subespecies. Por un lado, *F. vasconensis* subsp. *vasconensis*, que incluye las plantas con arista del lema de 0,3-1,6(2) mm, hojas con limbos glabros y lisos,  $\pm$  rígidos, con 5-7 nervios en sección transversal, muy extendidas por toda la costa norte de la Península Ibérica. Por otro, *F. vasconensis* subsp. *actiophyta*, que incluye plantas con arista del lema por lo general de (1,3)1,5-2,5(3) mm, hojas con limbos pelosos,  $\pm$  flácidos, con 3-5(7) nervios en sección transversal, que reúne las plantas de unas poblaciones del noroeste de España (Sierra da Capelada, La Coruña), que crecen en rocas ultrabásicas, en contacto parcial con la anterior.



**Mapa 12.** Área de distribución de *F. vasconensis* subsp. *vasconensis* (círculos blancos) y *F. vasconensis* subsp. *actiophyta* (círculo azul).



**Foto 12.1.** Hábito de *F. vasconensis* subsp. *vasconensis* (Cabo de Peñas, Asturias, España)



Foto 12.2. Holotipo de *F. ovina* subsp. *vasconensis* (Z 17974)

*Clave para las subespecies*

- 1.- Hojas de los brotes estériles con limbo glabro, de 0,5-0,8(1) mm de grosor; lema con arista de 0,3-1,6(2) mm..... **a. subsp. vasconensis**  
– Hojas de los brotes estériles con limbo peloso, de 0,4-0,6(0,7) mm de grosor; lema con arista de (1,3)1,5-2,5(3) mm..... **b. subsp. actiophyta**

**a. subsp. vasconensis**

*Festuca ovina* subsp. *vasconensis* Markgr.-Dann. in Bull. Centr. Études Sci. 10: 321 (1975) [basión.]

Tallos glabrescentes, escabriúsculos, antrorso-escábridos o pubérulos solo bajo la inflorescencia. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres en los 2/3-3/4 distales, glabra, lisa o más rara vez escabriúscula, con 5-7 nervios visibles; limbo 5-25 cm × 0,5-0,8(1) mm, setáceo o ± junciforme, recto o erecto-curvado, rígido, sección de ± circular a obovada –mostrando el esclerénquima subepidérmico continuo o fuertemente interrumpido en la cara abaxial, ausente en la cara adaxial, 5-7 nervios, 2 valles y 1 costilla, con cara adaxial escábrida en toda la superficie, y cara abaxial lisa; células epidérmicas grandes y circulares en la cara abaxial y en ocasiones infladas en la cara adaxial (Figura 12.1)–, con ápice ± agudo. Hojas caulinares con limbo de 1-4,5(6) cm × 0,5-0,8 mm. Inflorescencia 2,5-6(7,5) cm, elíptico-oblonga. Espiguillas 6-8,5(9,5) mm, con 3-6 flores fértiles. Gluma inferior de (2,2)2,5-3,5 mm, y la superior de (3,3)3,5-4,7(5,2) mm. Lema (4)4,2-5,6(5,8) mm, el de la flor inferior con arista de 0,3-1,5 mm, el de la segunda flor con arista de 0,3-1,6(2) mm, y hasta de 2 mm en el resto.

**Número cromosómico:**  $2n = 42$  (Huon, 1968, 1970; Kerguélen, 1976; Markgraf-Dannenberg, 1980; Gutiérrez Villarías, 1985)  $2n = 56$  (Huon, 1970; Fuente *et al.*, 2001). Los recuentos octoploides se corresponden con plantas de poblaciones españolas, mientras que los hexaploides pertenecen a plantas francesas y, más excepcionalmente, a plantas de poblaciones españolas fronterizas (cf. Huon, 1970). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

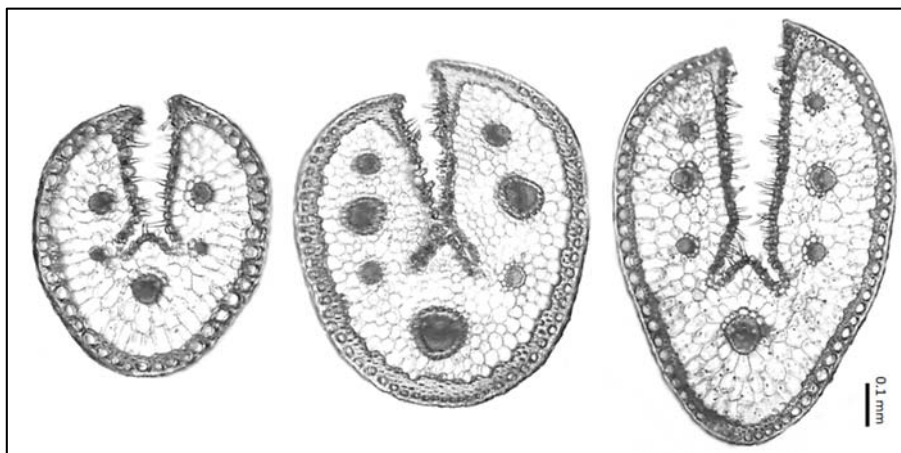
**Floración:** de mayo a julio (agosto).

**Distribución mundial:** España y SW de Francia.



**Distribución peninsular:** norte de la Península Ibérica. **Esp.:** Bi C (Lu) O S SS (Mapa 12).

**Ecología:** dunas fijas, arenales y acantilados costeros; 0-400 m.



**Figura 12.1.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. vasconensis* subsp. *vasconensis*.

#### **Observaciones.-**

Especie que crece en áreas litorales del norte peninsular, si bien se han encontrado plantas de las mismas características en zonas de mayor altitud y relativamente alejadas de la influencia marina.

El carácter relativo a la pelosidad del dorso del lema, señalado como diagnóstico para el taxón por Fuente & Ortuñez (1998), es extremadamente variable, incluso dentro de una misma población, donde pueden encontrarse plantas con lemas glabrescentes, con algunos acúleos dispersos, y otras que los presentan pubescentes en todo el dorso, a veces incluso con los márgenes ciliados. Aunque no es común, se han observado algunos individuos con rizomas, sobre todo en aquellas plantas de dunas y arenales costeros. También se han detectado algunas poblaciones con fenómenos de pseudoviviparismo en algunas de las espiguillas (p. ej., Asturias: Cabo de Peñas, COFC 61564), fenómeno muy raro en esta especie. Respecto de la arista del lema, las plantas estudiadas de poblaciones francesas presentan los menores tamaños (0,2-0,8 mm), mientras que en las de las poblaciones ibéricas se ha encontrado gran variabilidad en el tamaño, que oscila entre 0,3 a 1,6(2) mm, mostrando el mayor tamaño las plantas de las poblaciones más occidentales (Cabo de Peñas, en Asturias, y las poblaciones de la costa gallega). Así, en el extremo más occidental de su área de distribución, aparecen individuos de transición con *F. vasconensis* subsp. *actiophyta*, en los que la arista del lema puede alcanzar mayor



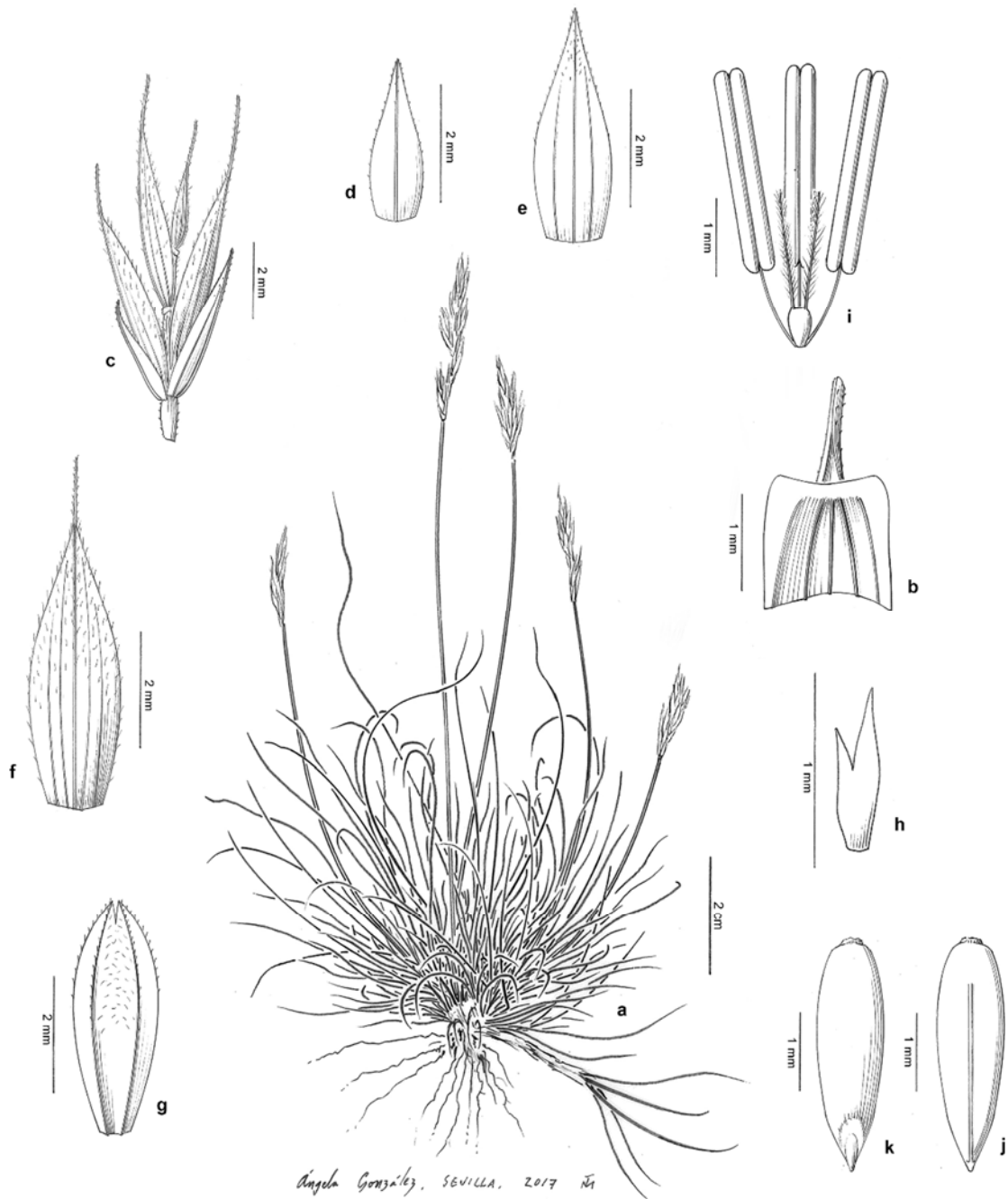
tamaño y las plantas son de menor porte, si bien los limbos de las hojas son siempre glabros, más o menos gruesos, y con 5-7 nervios en sección transversal, como en la subsp. *vasconensis*.

**Material estudiado<sup>8</sup>:**

ESPAÑA. **Coruña.** Cabo Ortegal, 14-VII-2016, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62835 & COFC 62836\*); ídem, Cariño, 23-VI-1993, *Xavier Soñora, S. Ortiz, J. Rodríguez-Oubiña & R. J. Louzán* (FCO 31836\*). Capelada, Monte Curotelo, 4-VII-1993, *Xavier Soñora* (SANT 31815\*). Carnota, Montes do Pindo, alrededores de Moa, 23-VI-1995, *R. I. Louzán* (LEB 74326, MA 634625, SANT 41143, SANT 41144 & SANT 41831). Ferrol, Prioriño Chico, 25-VII-2001, *J. Fagúndez* (SANT 61959). Punta Candieira, A Capelada, 25-VI-2001, *S. Ortiz & M. I. G. Buide* (SANT 48925). S. Andrés de Teixido, Serra da Capelada, Pedra Chantada, 2-VII-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61603\*). **Oviedo.** Concejo de Gozón, Cabo de Peñas, 18-VI-1981, *M. I. Gutiérrez Villarías* (FCO 17506, FCO 17507, FCO 17508 & FCO 17509); ídem, proximidades del faro, 2-VII-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61564); ídem, 14-VII-2016, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62834); ídem, acantilados del Cabo Peñas, 12-V-1973, *Díaz & Navarro* (FCO 6791). Playa de Verdicio, 18-VI-1981, *M. I. Gutiérrez Villarías* (FCO 17510 & FCO 17511); ídem, 19-X-1982, *M. I. Gutiérrez Villarías* (FCO 17504). Playa de Xagó, 19-X-1982, *M. I. Gutiérrez Villarías* (FCO 17505). Concejo de Ribadesella, Castro de las Arenas, 13-VI-2006, *E. Miguel, S. Patino & AHIM* (SESTAO s/n). **Santander.** Abaño, San Vicente de la Barquera, 4-VIII-1984, *C. Aedo* (MA 623686). Boria, pr. San Vicente de la Barquera, 8-IX-1984, *C. Aedo* (MA 623684). Castro-Urdinales, Oriñón, 24-VI-1993, *S. Patino* (SESTAO s/n); ídem, 8-VI-1993, *J. Elorza & S. Patino* (SESTAO s/n); ídem, V-1959, *R. Tüxen* (FCO 17497). Comillas, 9-V-1952, *Laínz* (SANT 6963). Cuchía, Miengo, dunas de Marzán, 11-VI-1970, *E. Loriente* (MA 681875); ídem, 5-V-1974, *E. Loriente* (MA 681689). La Acebosa, San Vicente de la Barquera, 24-VI-1984, *C. Aedo* (MA 623660). Laredo, El Puntal, 8-VI-1993, *J. Elorza & S. Patino* (SESTAO s/n); ídem, Playa del Regatón, 10-VI-1995, *J. Elorza & J. Valencia* (SESTAO s/n). Los Tomases, San Vicente de la Barquera, 4-VIII-1984, *C. Aedo* (MA 623687). Merón, San Vicente de la Barquera, 23-VII-1983, *C. Aedo* (MA 623690). Oyambre, San Vicente de la Barquera, 21-VII-1984, *C. Aedo* (MA 623689); ídem, 4-VIII-1984, *C. Aedo* (MA 623685); ídem, 28-VIII-1984, *C. Aedo* (MA 623688); ídem, playa de Oyambre, 14-VII-2016, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62829); ídem, 6-IV-1983, *J. A. Fernández Prieto* (FCO 17529). Santoña, Playa Berria, 30-VI-1993, *J. Elorza & S. Patino* (SESTAO s/n). Somo, Ribamontan al Mar, 5-VI-1985, *C. Aedo* (MA 615651 & MA 623697). Sonabia, 9-VI-1997, *J. Loidi, N. A. Laskurain & A. Berastegi* (MA 628221). Sonabia playa, 9-VI-1997, *A. Berastegi, N. A. Laskurain & J. Loidi* (SALA 117766). **Guipúzcoa.** Fuenterrabía, IV-1895, *M. Gandoger* (MA 12219). **Vizcaya.** Punta del Castillo, 9-VII-2012, *E. López & S. Patiño* (COFC 61113 & COFC 64395).

---

<sup>8</sup> Los asteriscos (\*) indican plantas de *F. vasconensis* subsp. *vasconensis* con valores algo desviantes y transicionales con los de *F. vasconensis* subsp. *actiophyta*.



**Lámina 12.2.** *Festuca vasconensis* subsp. *actiophyta*, (a-k) entre Cariño y Santo André de Teixido, La Coruña (COFC 62838): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales; **j**, cariópsis en vista adaxial; **k**, cariópsis en vista abaxial.

**b. subsp. actiophyta** (Gutiérrez Villarías) Martínez-Sagarra, **comb. nov.**

*Festuca brigantina* subsp. *actiophyta* Gutiérrez Villarías in Bot. J. Linn. Soc. 123: 252 (1997) [basión.]

*Festuca actiophyta* (Gutiérrez Villarías) Izco & Rivas Mart. in Act. Bot. Malac. 42(2): 242 (2017)

*Holotipo*: “La Coruña; Serra de La Capelada, O Bico / 29TNJ3982, 300 m, fisuras de serpentinas, 22-junio-1993 / fisuras de serpentinas / Legit.: M<sup>a</sup>. I. Gutiérrez Villarías, J. Amigo, M<sup>a</sup>.I. Romero & J. Homet” (FCO 19857 imagen!, ejemplar izquierdo) (Foto 12.3). *Isotipos*: FCO! & SANT!

*Ic.*: lám. 12.2 (véase también Gutiérrez Villarías *et al.*, 1997; figs. 1-3, solo detalles morfológicos y anatómicos)

Tallos antrorso-escábridos o pubescentes bajo la inflorescencia o en todo el tallo, más rara vez glabrescentes. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres en los 2/3 distales, glabra, lisa o escábrida, con 3-7 nervios visibles; limbo 2-15(20) cm × 0,4-0,6(0,7) mm, setáceo o capiliforme, erecto, recto o curvado, flexible o ± rígido, de sección ± circular u obovada –mostrando el esclerénquima subepidérmico discontinuo en 3-7 islotes decurrentes o a veces fuertemente interrumpido en toda cara abaxial, ausente en la cara adaxial, 3-5(7) nervios, 2 valles y 1 costilla, con cara adaxial escábrida en toda la superficie, y cara abaxial con tricomas hasta de 0,2 mm, células epidérmicas grandes y circulares en la cara abaxial y frecuentemente infladas en la cara adaxial (Figura 12.2)–, con ápice ± obtuso. Hojas caulinares con limbo de 0,7-2,9 cm × 0,3-0,6 mm. Inflorescencia 1,8-5(6,5) cm, linear. Espiguillas (5)5,5-8,5(9) mm, con 2-5 flores fértiles. Gluma inferior de (2,1)2,3-3,5 mm, y la superior de (3,2)3,5-5(5,3) mm. Lema 4-5,8(6,2) mm, el de la flor inferior con arista de 0,8-1,4(2,2) mm, el de la segunda flor con arista de (1,3)1,5-2,5(3) mm, y hasta de 3 mm en el resto.

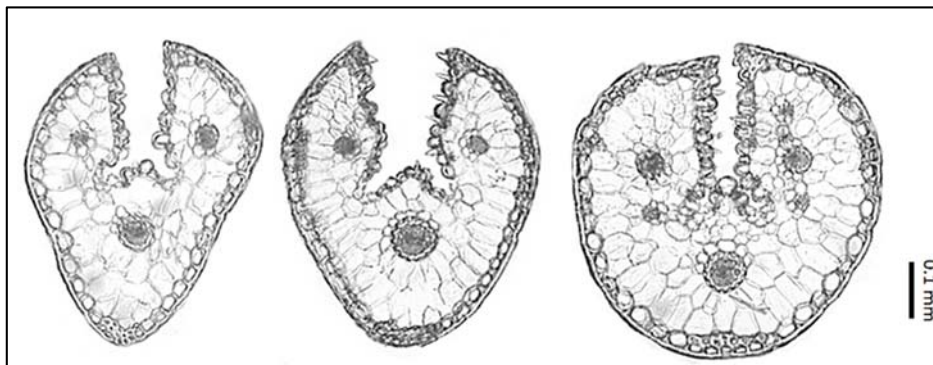
**Número cromosómico**:  $n = 28 + 0-2B$  (Ferrero, 1999). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía inferido véase Capítulo 3.

**Floración**: de mayo a julio.

**Distribución mundial**: endemismo del noroeste de la Península Ibérica.

**Distribución peninsular**: noroeste de España (Sierra da Capelada). **Esp.**: C.

**Ecología:** fisuras y grietas de afloramientos rocosos ultrabásicos (serpentinias), en repisas de acantilados, cumbres pedregosas y pastos sobre suelos esqueléticos; (195)300-610 m.



**Foto 12.2.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. vasconcensis* subsp. *actiophyta*.

### **Observaciones.-**

El taxón, propio de los suelos ultrabásicos de la Sierra de Capelada (A Coruña), fue descrito por Guiérrez Villariás *et al.* (1997) como una subespecie de *Festuca brigantina*, un taxón octoploide del NE de Portugal (Ferrero & Fuente, 1996; Fuente *et al.*, 2001; Loureiro *et al.*, 2007) que crece en serpentinias, y con el que apenas comparte caracteres más allá de los propios de la sección *Festuca*. Así, *F. vasconcensis* subsp. *actiophyta* presenta, al igual que *F. vasconcensis* subsp. *vasconcensis*, tallos por lo general escábridos o pubescentes bajo la inflorescencia, lemas glabros o con mucha frecuencia pelosos en el dorso, y sección del limbo de las hojas de contorno circular u obovado, mostrando 3-7 nervios, y células epidérmicas abaxiales y adaxiales generalmente infladas, caracteres que no presenta *F. brigantina* (cf. Romero Buján, 2005). Además, aunque ambos taxones tienen preferencias por el mismo tipo de substrato, tienen sin embargo apetencias ecológicas muy diferentes. *Festuca vasconcensis* subsp. *actiophyta* crece en fisuras de rocas con gran influencia marina, mientras que *F. brigantina* habita en claros de matorral de zonas montañas, en suelos pedregosos más o menos esqueléticos.

Existen plantas intermedias o transicionales entre ambas subespecies en los acantilados marinos de Cabo Ortegal (La Coruña), muy cerca del locus clásico de la subespecie *actiophyta* (p. ej., COFC 62835, COFC 62836).

El taxón está recogido en la Lista Roja 2000 como “En Peligro”, y como “vulnerable” en otras estimaciones (Gómez-Orellana & Ortiz, 2004; Moreno, 2008).

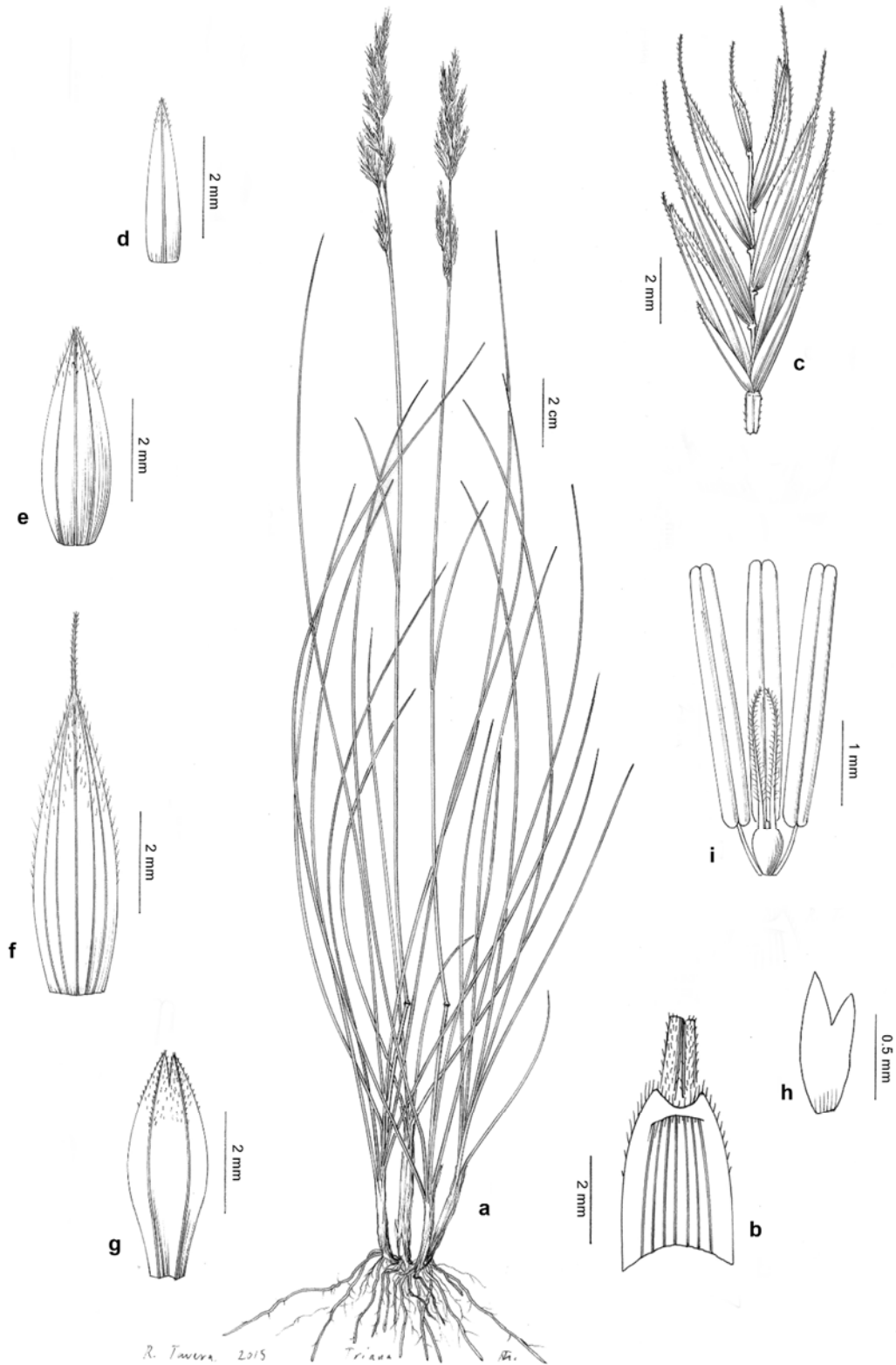


Foto 12.3. Holotipo de *F. brigantina* subsp. *actiophyta* (FCO 19857, ejemplar de la izquierda).



**Material estudiado:**

ESPAÑA. A **Coruña**. Cariño, Monte Limo, 26-VI-1991, *Xavier Soñora* (SANT 31929). Cedeira, Sierra da Capelada, Vixía Herbeira, 28-VI-1991, *Xavier Soñora* (SANT 31924); ídem, 23-VI-1993, *M. I. Gutiérrez Villarías, J. Amigo, M. I. Romero & J. Homet* (FCO 19850, 19851, 19852, 19853, 19854, 19863, 19864, 19872); ídem, 23-VI-1993, *J. Amigo et al.* (SANT 37374); ídem, 13-VI-2001, *S. Ortiz & L. Orellana* (SANT 45097). Sierra da Capelada, entre S. Andrés de Teixido y Cariño, 1-XI-1992, *J. Amigo & M. I. Romero* (FCO 19848); ídem, km 4 ctra. DP2205, 14-VII-2016, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62838). Sierra da Capelada, hacia S. Andrés de Teixido, mirador de O Bico, 27-VII-2014, *J. Amigo & M. I. Romero* (SANT 60111). Sierra da Capelada, O Bico, 22-VI-1993, *M. I. Gutiérrez Villarías, J. Amigo, M. I. Romero & J. Homet* (FCO 19858, 19859, 19860, 19861, 19862, 19866 & SANT 31781); ídem, 23-VI-1993, *M. I. Gutiérrez Villarías, J. Amigo, M. I. Romero & J. Homet* (FCO 19867, 19868, 19869, 19870, FCO 19871); ídem, 1-XI-1992, *J. Amigo & M. I. Romero* (FCO 19846, 19847, 19849 & SANT 31780). Sierra da Capelada, junto al mirador de Chao do Monte, 2-VII-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61868).



**Lámina 13.** *Festuca glauca*, (a-i) Cabo de Creus, Gerona (COFC 61169): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales.

13. *F. glauca* Vill., Hist. Pl. Dauphiné 2: 99 (1787)

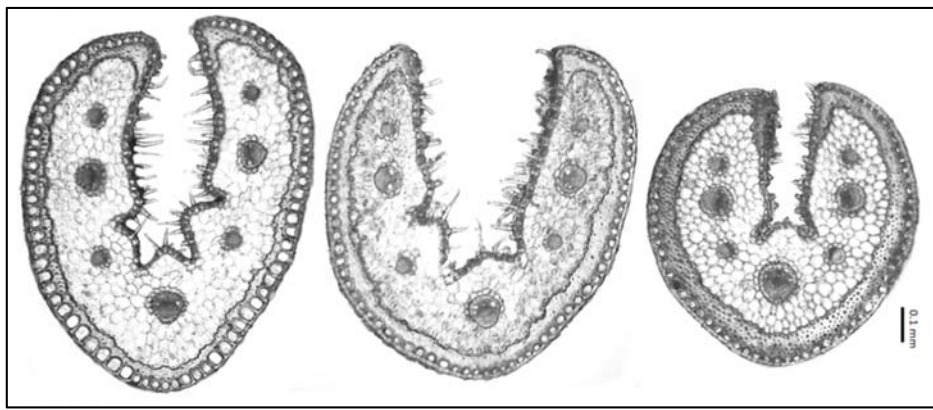
*Ind. loc.*: "... jardin du Roi".

*Lectotipo*: "cultivée au Jardin du Roi" (herb. Jussieu n° 2397, P 661740 imagen!; ejemplar del extremo izquierdo –designado aquí–; Kerguélen, 1975) (Foto 13)

*Ic.*: lám. 13 (véanse también Kerguélen, 1979: 568; Kerguélen & Plonka, 1989: 176; Portal, 1999: 166).

Hierba perenne, cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 50 cm × 0,5-0,8 mm, erectos o ascendentes, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros, lisos o rara vez escábridos bajo la panícula, verdes o glaucos, pruinosos, con 1-2 nudos visibles, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas, herbáceas al principio y pajizas o parduscas en la vejez. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes casi siempre libres en 3/4 o más de su longitud, herbácea, glabra, lisa escabriúscula o escábrida, con 7 nervios, marcescente, que no se disgrega en fibras en la madurez; aurículas 0,1-0,4 mm, obtusas, cilioladas en el ápice; lígula 0,1-0,4 mm, membranácea, truncada, ciliolada; limbo 6-29 cm × 0,5-1,3 mm, setáceo o junciforme, curvado o flexuoso hacia el extremo, rígido, conduplicado, de sección ± elíptica –mostrando el esclerénquima subepidérmico continuo en la cara abaxial, (6)7-9 nervios, con 2-4 valles y 1-3 costillas, con cara adaxial escábrida y cara abaxial lisa (Figura 13)–, glabro, liso, glauco, con ápice agudo, liso o ligeramente aculeado. Hojas caulinares 1-2, similares a las de los brotes estériles, con aurículas de 0,2-0,4 mm, obtusas, lígula de 0,2-0,3 mm, y limbo de 2-9 cm × 0,5-0,7 mm. Inflorescencia (3)4-10 cm, en panícula ± densa, ± ovado-oblonga, con 9-31 espiguillas, y raquis provisto de 9-15 nudos –entrenado más bajo de 1-2,6 cm–, antrorso-escábrido, con 2-7 ramas –primera rama simple, de 2,7-4 cm y con 5-7(9) espiguillas– hacia la base, solitarias, trígonas, adpresas o erecto-patentes. Espiguillas 6-10 mm, comprimidas lateralmente, elípticas, verdes o glaucas, glabras o raramente pelosas, con pedúnculo de 0,5-7 mm, ligeramente engrosado en el extremo, 3-7 flores fértiles y a menudo también con 1 flor estéril apical y ± rudimentaria. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, y ciliolados en la parte distal, a veces con algún acúleo imperceptible sobre el nervio medio, acuminadas, verdes o glaucas; la inferior de 2,4-4,5 mm, estrechamente ovado-lanceolada o lanceolada, acuminada en el ápice, con 1 nervio, y la superior de 3,8-5,8 mm, ovado-lanceolada o lanceolada,

acuminada, 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 4,3-6 mm, obovado-lanceolado, aristado, con márgenes estrechamente escariosos, glabro y ligeramente aculeado en el dorso, o rara vez hirsuto, en ocasiones ciliado en los márgenes, verde o glauco, con 5 nervios; callo circular o elíptico; lema de la flor inferior con arista de 0,5-1,8 mm, el de la segunda flor con arista de 1,2-3,5 mm, y hasta de 3,5 mm el resto, escábrida. Pálea 4-5,8 mm, similar o algo más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas superiormente. Lodículas 0,8-0,9 mm, enteras, bilobadas o bifidas. Anteras 1,9-2,9 mm, linear oblongas, amarillentas o  $\pm$  teñidas de morado. Ovario glabro. Cariopsis no estudiadas.



**Figura 13.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. glauca*.

**Número cromosómico:**  $2n = 42$  (Auquier & Kerguelen, 1977). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía inferido véase Capítulo 3.

**Floración:** de abril a agosto.

**Distribución mundial:** España y Francia; naturalizada en Gran Bretaña (Wilkinson & Stace, 1991), aunque no debe ser raro que aparezca en otras partes de Europa, pues se cultiva en jardinería (ver comentarios).

**Distribución peninsular:** noreste de España. **Esp.:** B Ge (Mapa 13).

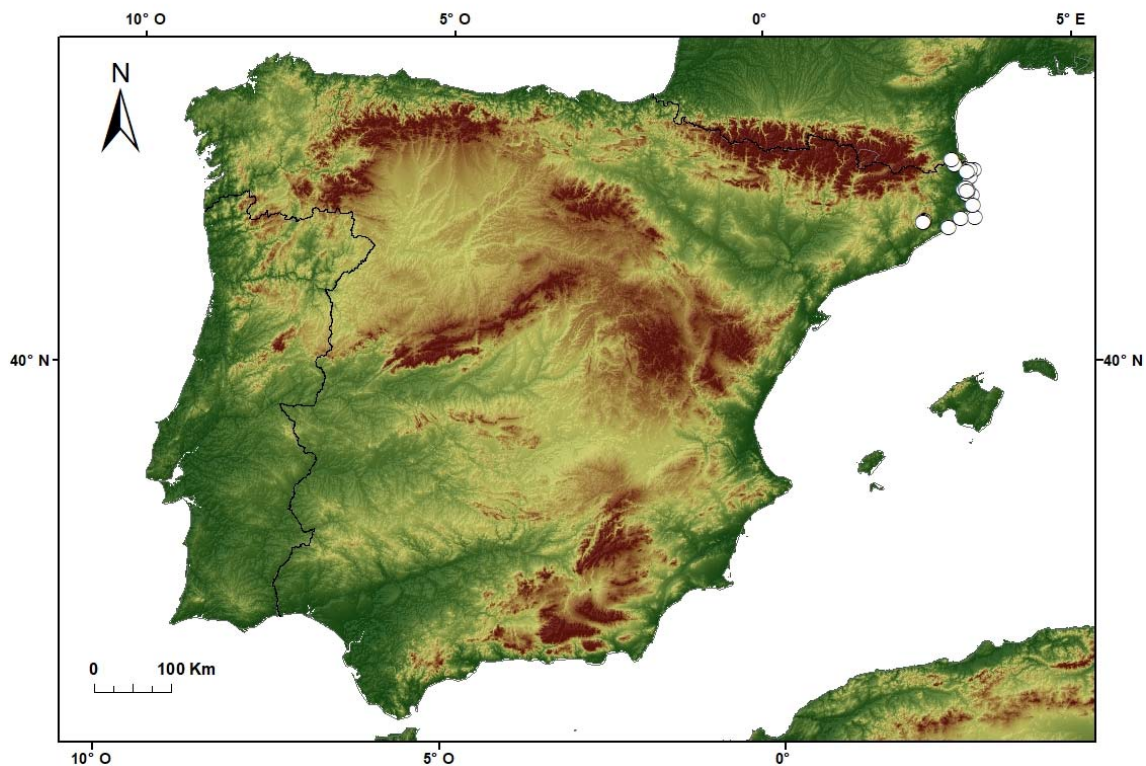
**Ecología:** roquedos y arenas costeras fijadas, pinares y sabinares en ambiente marino, rara vez en enclaves rocosos del interior (Montseny), en suelos de naturaleza silíceas; 5-1.640 m.

**Observaciones.-**

La especie vive principalmente en la costa gerundense, aunque alcanza puntualmente enclaves a mayor altitud en la provincia de Barcelona. Presenta cierta

variabilidad en lo concerniente a la pruinosidad de las plantas, la presencia de tricomas en las piezas florales, y en el grosor del anillo de esclerenquima en la sección transversal del limbo de las hojas, aunque por lo general es bastante grueso. Los individuos con hojas más pequeñas y duras se diferencian con dificultad de *F. yvesii* y de otros taxones afines.

Su frecuente mención en distintas floras europeas puede deberse a la aplicación del binomen *F. glauca* a muchas especies pruinosas del grupo “*ovina*” (Auquier & Kerguélen, 1977). En los herbarios españoles muchas plantas identificadas bajo esta especie –sobre todo las pruinosas– se corresponden en realidad con otros taxones (p. ej., *F. lambinonii* y *F. liviensis*, entre otros).



**Mapa 13.** Área de distribución de *F. glauca* en la Península Ibérica.

**Material estudiado:**

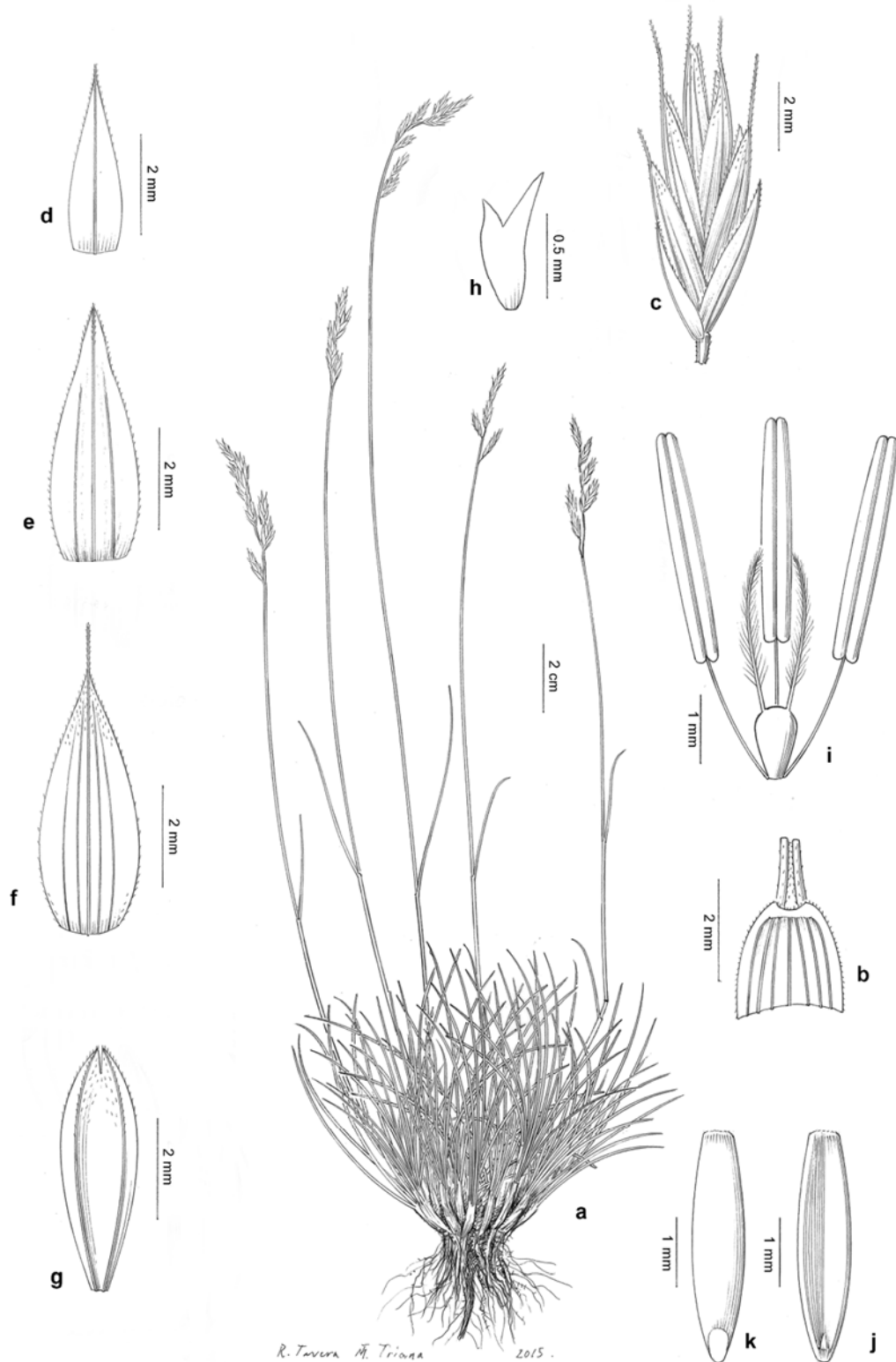
ESPAÑA. **Barcelona.** Fogars de Monclús, Turó de l'Home, cara NO, 6-VIII-2014, *S. Pyke* (BC 940038). Montseny, Agudes, VII-1907, *M. Llenas* (BC 69887). Barcelona/Gerona, Cerca de Turó d'Home, cumbre de Montseny, camino hacia Les Agudes, 22-VI-2003, *S. Pyke* (BC 905777). **Gerona.** Baix Empordà, La Meda Gran, 4-III-1972, *O. Bolòs, J. Vigo et al.* (BC 653404); ídem, La Meda Gran, prop l'embarcador, 9-V-1972, *O. Bolòs, J. Vigo et al.* (BC 653403). Blanes, Jardí Botanic Marimurtra, 19-V-2004, *S. Pyke* (BC 905737). Cabo de Creus, subida al Monasterio de Sant Pere Rodas desde Port de la Selva, 21-V-2012, *J. A. Devesa & E. López* (COFC 61169). Cadaqués, Torrent de St. Pius V, 21-V-1917, *Gros* (SANT 7100). Cap de Creus, Port de la Selva, 22-VI-2002, *S. Pyke* (BC 905738). Espolla, pentes du Castellar, 22-IV-1908, *Fre. Sennen* (BC





Foto 13. Lectotipo de *F. glauca* (herb. Jussieu Nr. 2397, P 661740).

879662). Illes Medes, Meda Gran, 23-V-1949, *P. Font Quer* (BC 868903). L'Escala, 31-V-2003, *S. Pyke* (BC 905746 & JACA R275033); ídem, L'Escala, Ampúrias, 9-VIII-2003, *S. Pyke* (BC 905744); ídem, 31-V-2003, *S. Pyke* (BC 905745); ídem, 22-V-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 62017); ídem, dunas antiguas hacia Albons, 24-VI-2013, *S. Pyke* (BC 932639); ídem, hacia Montgó, 25-IX-2005, *S. Pyke* (BC 905741). La Galladera, Cadaqués, 14-V-1917, *Font Quer* (BC 69816). Monts de l'Albera, frontera con Francia, 13-VIII-2011, *S. Pyke* (BC 917367). Palafrugell, Aigua Xelida, 10-VI-1984, *Herb. Miquel Ferrer* (BC 873705). Penya-segats del Cavall Bernat, La Platja d'Aro, Baix Empordà, 8-VII-1945, *L. Villar* (BC 674687). Port de la Selva, Cap de Creus, 22-VI-2002, *S. Pyke* (BC 878836). Rosas, 5-VII-1908, *Fre. Sennen* (BC 879661). San Feliu de Guixols, 22-VIII-2001, *S. Pyke* (BC 905739); ídem, 23-VI-2003, *S. Pyke* (BC 905740). Torrent de St. Pius V, 21-V-1917, *Gros* (BC 110480). Torroella de Montgrí, Santa Caterina, 25-IV-1948, *Font Quer* (BC 868927).



**Lámina 14.** *Festuca brigantina*, (a-i) Serra da Nogueira, Alimonde, Tras-Os-Montes (COFC 61543): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales; **j**, cariopsis en vista adaxial; **k**, cariopsis en vista abaxial.

**14. F. brigantina** (Markgr.-Dann.) Markgr.-Dann. in Bot. J. Linn. Soc. 76: 328 (1978)

*Festuca ovina* subsp. *brigantina* Markgr.-Dann. in Agron Lusit. 28: 69 (1967)  
[basi6n.]

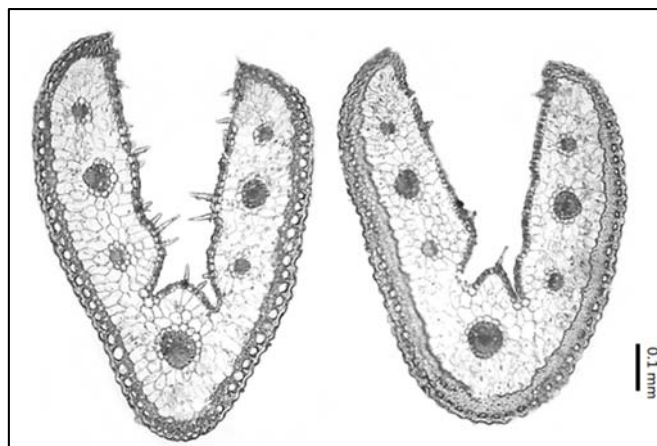
*Holotipo*: “Lusitania: Prov. Trás-os-Montes e Alto Douro, Bragança pr. Carrazedo, in saxosis serpentinosi, ca. 860 m.s.m., Leg. P. Silva, B. Rainha & S. Martins nº 7655, 24.VI.1966” (LISE, no visto). *Isotipos*: COI 10919!, MA 286778! (Foto 14).

*Ic.*: lám 14 (véase también Fuente & Ortúñez, 1998: 98).

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 37(48) cm × 0,5-0,7 mm, erectos o erecto-ascendentes, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros y lisos, con 0-1 nudo visible, verdes o purpúreo-rojizos en la madurez. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes abiertos hasta la mitad, de consistencia herbáceo-papirácea, verdosas al principio y color pajizo o marrón después, glabra, de lisa a retrorso-escabriúscula, con (5)7 nervios, marcescente, que no se disgrega en fibras en la madurez; lígula (0,1)0,2-0,4, membranácea, truncada, ciliolada, con aurículas 0,1-0,3(0,4), cortas, cilioladas y obtusas; limbo (1,5)3-11(17) cm × 0,6-0,9 mm, recto o ± curvado, setáceo, glauco y pruinoso, conduplicado, escabriúsculo o escábrido al menos hacia el ápice, con ápice de obtuso a ± agudo y muy aculeado, no pungente. Hojas caulinares 1, similar a las de los brotes estériles, con aurículas de 0,2-0,3 mm, lígula de 0,2-0,3 mm, y limbo de 0,7-4 cm × 0,5-0,7 mm. Panícula 2-5,5(7) cm, linear, densa, con 6-11 espiguillas y raquis antrorso-escábrido, provisto de (5)6-11 nudos y (0)1-2(4) ramas, solitarias, erectas y ± adpresas, con el entrenudo más bajo de 0,8-1,5 mm y la primera ramificación de 1-2,5 cm, simple, con 3-7 espiguillas. Espiguillas 6,5-9,5(10) mm, comprimidas lateralmente, de lanceoladas a elípticas, verdes o variegado –purpúreas, con pedúnculo de 0,6-3,3 mm, ligeramente engrosado en el extremo, 4-6(7) flores fértiles y a veces con 1 estéril apical y ± rudimentaria, a menudo caediza. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, agudas o atenuadas, cilioladas en los márgenes y poco aculeadas en nervio central, verdes o variegado-purpúreas; la inferior de (2,2)2,4-3,2(3,7) mm, linear-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de 3,3-4,7(5,4) mm, lanceolada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 4,4-5,5(6) mm, oblongo-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes escariosos y aculeados sobre el nervio central, verdes o



purpúreo-variegado, con 5 nervios; callo elíptico; arista del lema de la flor inferior de 0,4-1,2 mm, de 0,9-1,5(1,7) mm en la segunda y de hasta 2 mm en el resto. Pálea 4,4-5,4 mm, subigual al lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Anteras 2-3,1 mm, lineares, que viran de variegado purpúreas (blancas-purpúreas) a amarillas. Ovario glabro. Cariopsis 3-3,5 mm. Lodículas ca. 0,7-0,9 mm, ligeramente bilobadas.



**Figura 14.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. brigantina*.

**Número cromosómico:**  $2n = 56 + 0-2B$  (Ferrero & Fuente, 1996; Fuente *et al.*, 2001; Loureiro *et al.*, 2007). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía inferido véase Capítulo 3.

**Floración:** de mayo a julio.

**Ecología:** pastos y claros de bosque (encinares) y matorral, sobre suelos pedregosos, en serpentinas; 800-1.100 m.

**Distribución general:** endemismo de la Península Ibérica.

**Distribución peninsular:** noreste de Portugal. **Port.:** TM.

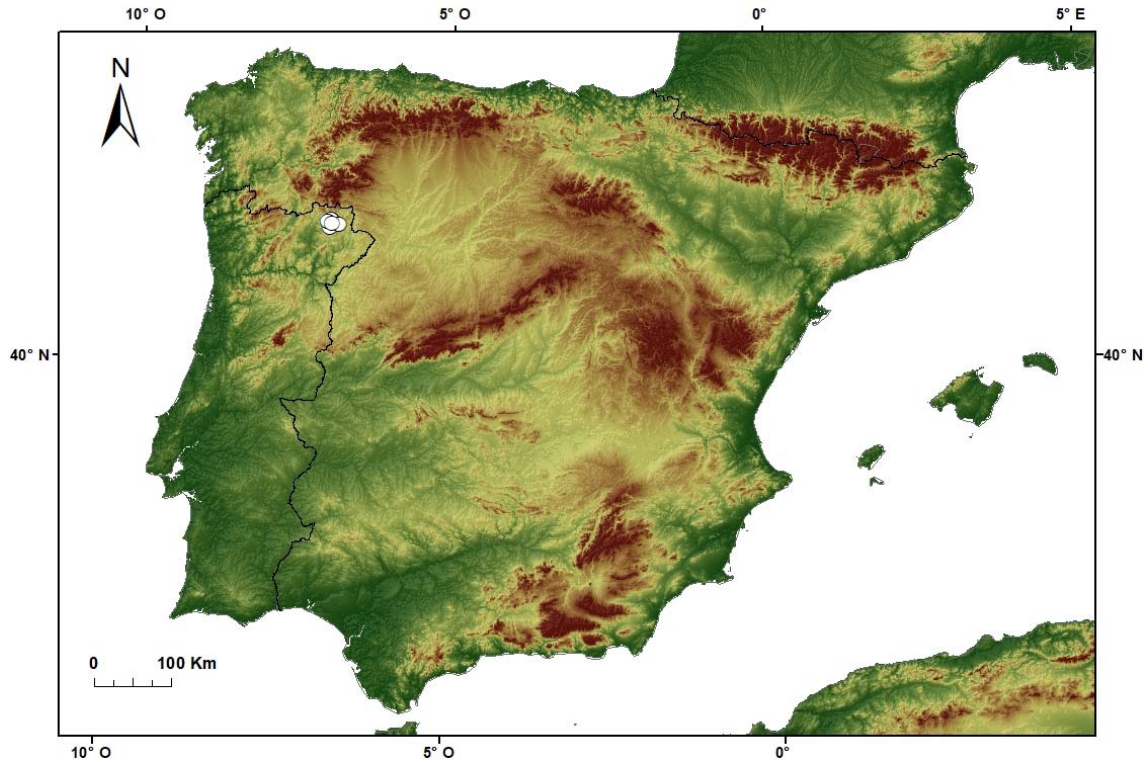
**Material estudiado:**

PORTUGAL. **Tras-Os-Montes.** Bragança, Alimonde, Serra da Nogueira, 30-VI-2014, P. Bariego, E. López & G. Martínez (COFC 61543); ídem, 12-VI-2010, C. Aedo, C. Aguiar, I. Aizpuru, P. Alves, A. Carvalho, A. Chapin, M. B. Crespo, J. L. Fernández Alonso, J. Güemes, A. Herrero, J. Paiva, J. Pedrol, A. Prunell, A. Quintanar, E. Rico, E. Sahuquillo, M. Sequeira & S. Villegas (MA 823390); Bragança, Cruce Mosqueira, 6-VII-1994, S. Castroviejo, C. Aguiar, B. Casaseca, M. Carrasco & J. Capelo (MA 681255 & SANT 53917). Bragança, Formil, 8-V-1993, A. Penas & L. Herrero (LEB 103568); ídem, A. Penas, C. Aguiar, L. Herrero & J. H. Capelo (LEB 51779). Bragança, Gostei, después del cruce de las Corriças en dirección a Serra da Nogueira, 16-VI-1991, C. Aguiar (FCO 19835 & FCO 19836). Braganza, pr. Carrazedo, 24-VI-1966, P. Silva, B. Rainha & J. Martins (COI 10919 & MA 286778); ídem, junto a la aldea, 24-



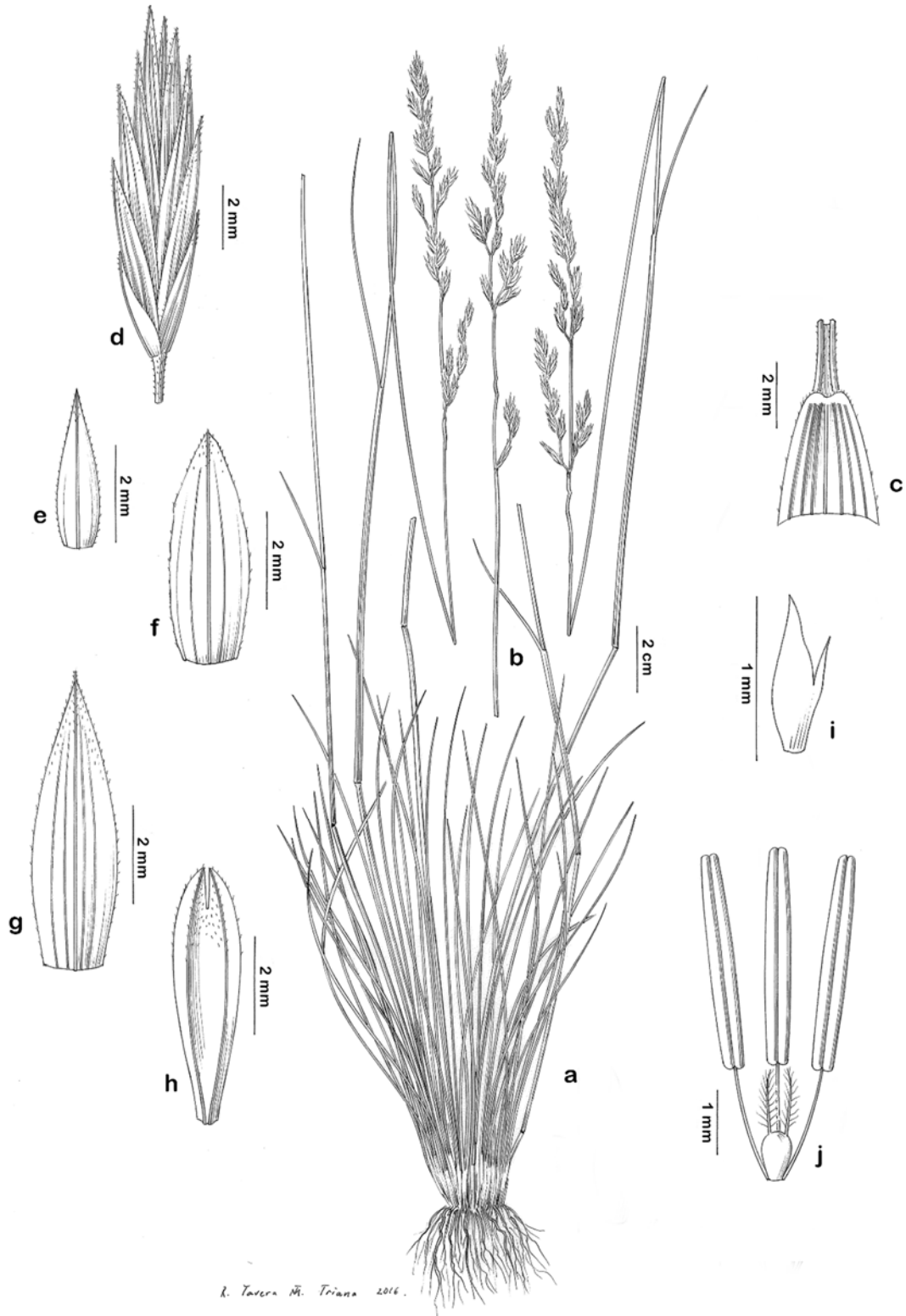


Foto 14. Isotipo de *F. ovina* subsp. *brigantina* (COI 10919)



**Mapa 14.** Área de distribución de *F. brigantina* en la Península Ibérica.

VI-1994, *C. Aguiar* (LEB 61052); ídem, 1-V-1993, *J. Amigo* (SANT 37381). Braganza, Vinhais, Vila Boa de Ousilhão, 9-V-1993, *A. Penas & L. Herrero* (LEB 103567). Sardoal, serra da Nogueira, 17-VIII-1995, *L. M. Ferrero* (MA 787933 & MAF 159618). Desvío hacia Santuario de Nossa Senhora da Serra desde la carretera de Nogueira a Edrosa, 17-III-1995, *L. M. Ferrero* (MAF 159617).



**Lámina 15.** *Festuca inops* subsp. *inops*, (a-j) entre Copernal y Espinosa de Henares, Guadalajara (COFC 61334): **a**, hábito; **b**, tallo florido; **c**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **d**, espiguilla; **e**, gluma inferior, en vista abaxial; **f**, gluma superior, en vista abaxial; **g**, lema, en vista abaxial; **h**, pálea, en vista abaxial; **i**, lodícula; **j**, verticilos sexuales.

**15. F. inops** De Not., Repert. Fl. Ligust.: 466 (1844)

*Festuca ovina* subvar. *inops* (De Not.) Hack. Monogr. Festuc. Eur.: 95 (1882)

*Ind. loc.*: “In pascuis aridis montis Gazzo supra Sestri a Ponente”.

*Lectotipo*: “*Festuca inops* Dntrs / Monte Gazzo / 6.1843” (GDOR, no visto; Foggi *et al.*, 2006). *Sintipo*: FI 7029 imagen!, ejemplar superior izquierdo (Foggi *et al.*, 2006) (Foto 15.1).

*Ic.*: lám 15.1 (véanse también Kerguélen & Plonka, 1989: 178; Fuente & Ortúñez, 1998: 96; Portal, 1999: 170; Pyke, 2013: 49)

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 65(75) cm × (0,3)0,4-0,6 mm, erectos o ascendentes, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros, lisos o más rara vez escábridos bajo la inflorescencia, verdes o verdoso-purpúreos, con (0)1-2 nudos visibles, glabros, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres hasta 1/2 o 1/3, herbácea al principio, papirácea y pajiza al final, glabra, lisa o hirtulo-escábrida, con 5-7 nervios, marcescente, que no se disgrega en fibras en la madurez; aurículas de 0,1-0,9 mm, obtusas, cilioladas en el ápice; lígula 0,1-0,6 mm, membranácea, truncada, ciliolada; limbo 2-21 cm × (0,3)0,4-0,9 mm, capiliforme o setáceo, recto o poco curvado, a veces sigmoide en el extremo, poco rígido, no pungente, conduplicado, de sección obovada o elíptica –mostrando hacia la cara abaxial el esclerénquima subepidérmico continuo, con 5-7 nervios, cara adaxial escábrida, con 2-4 valles y 1-3(5) costillas, y la abaxial lisa o con acúleos dispersos (Figuras 15.1 y 15.2)–, glabro, de liso a con más frecuencia antrorso-escábrido en toda su longitud, glauco, con frecuencia pruinoso, ápice obtuso o ± agudo, por lo general aculeado. Hojas caulinares 1-2, similares a las de los brotes estériles, con aurículas de 0,2-0,7 mm, lígula de 0,2-0,4 mm, y limbo de 0,8-6 cm × 0,3-0,6(0,7) mm. Inflorescencia 3-12(16) cm, en panícula ± condensada, cilíndrica o estrechamente ovado-oblonga, con 5-29(57) espiguillas, y eje provisto de 5-11(13) nudos, antrorso-escábrido, no ramificado o con 1-4 ramas sobre todo hacia la base, trígonas, adpresas o erecto-patentes. Espiguillas (4,5)5-11,5 mm, comprimidas lateralmente, elípticas, verdes o verdoso-purpúreas, con pedúnculo de 0,5-7,5 mm, ligeramente engrosado en el extremo, 3-8(9) flores fértiles y en ocasiones también con 1 flor estéril apical y ± rudimentaria. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente

escariosos y a menudo ciliolados, acuminadas, verdes o verdoso-purpúreas; la inferior de 1,8-4,1(4,3) mm, estrechamente ovado-lanceolada o lanceolada, con 1 nervio, y la superior de 2,8-5,4(6) mm, lanceolada u ovado-lanceolada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 3,7-6,4(6,7) mm, lanceolado u ovado-lanceolado, agudo, mútico, mucronado o cortamente aristado, con márgenes estrechamente escariosos y por lo general ciliolados, liso o aculeado distalmente en el dorso, o a veces hirsutos en toda la superficie, verde o verdoso-purpúreo, con 5 nervios; callo elíptico o circular; lema de la flor inferior mútico o con mucrón o arista de 0,1-0,6(1,1) mm, el de la segunda flor con mucrón o arista 0,1-1(1,1) mm, y el resto con arista hasta de 1,2(1,5) mm, escábrida. Pálea 3,5-6 mm, subigual al lema, bidentada, con 2 quillas escábridas hacia la parte apical. Anteras 1,7-3,5 mm, linear-oblongas, amarillento-verdosas. Ovario glabro. Lodículas 0,8-1 mm, de bifidas a bilobadas. Cariopsis 2,7-3,3 mm.

**Número cromosómico:**  $2n = 14, 28 + 0-2B$  (ver subespecies).

**Floración:** de mayo a julio.

**Distribución mundial:** España, SE de Francia y NW de Italia.

**Distribución peninsular:** este y centro de España. **Esp.:** A Av B Cs Cu Ge Gu Hu L M Mu T Te V Va Z (Mapa 15).

**Ecología:** pastos xerófilos de media montaña, claros de matorral y repisas rocosas, en substratos calcáreos; 160-1.650(2.000) m.

#### **Observaciones.-**

La especie ha sido tradicionalmente incluida en el denominado grupo “*gracilior/inops*”, que incluye plantas con limbos por lo general escábridos –ásperos al tacto–, lemas múticos o cortamente aristados, y esclerénquima formando un anillo continuo en la cara abaxial del limbo (en sección transversal). Este taxón fue descrito del noroeste de Italia, de donde se pensaba que era endémico (Markgraf-Dannenberg, 1978), pero para su correcta delimitación y nomenclatura ha sido fundamental aclarar la identidad de *F. gracilior* (Hack.) Markgr.-Dann, taxón basado en *Festuca ovina* subvar. *gracilior* Hack. que había sido descrito con plantas España (Montserrat), Francia e Italia (Alpes Marítimos). Al respecto, Foggi *et al.* (2006) han argumentado que *F. gracilior* y *F. inops* son una misma entidad, que ha de ser denominada bajo el último binomen, y que comprende plantas diploides ( $2n = 14$ ; Kerguélen, 1975; Kerguélen & Plonka, 1989;

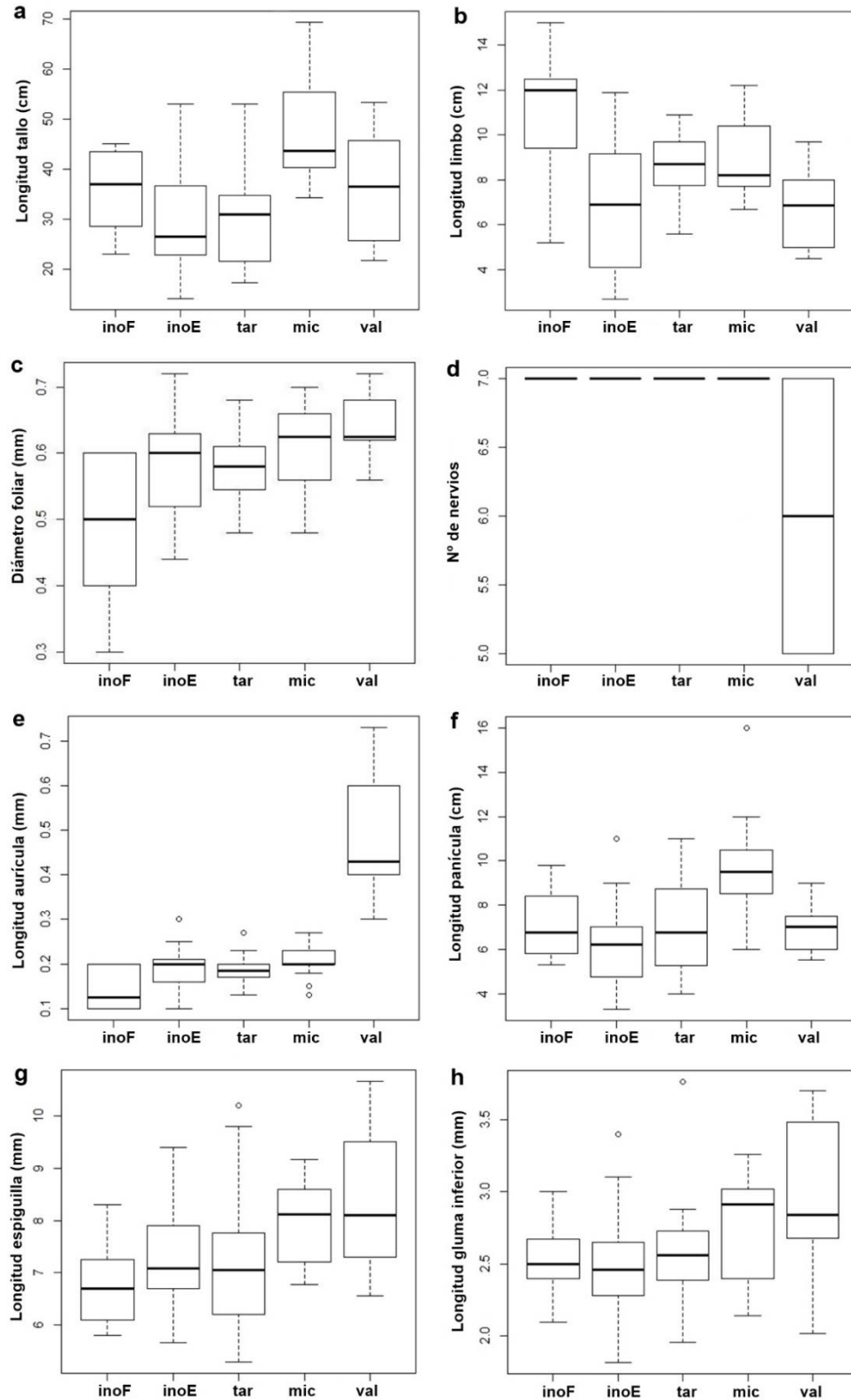


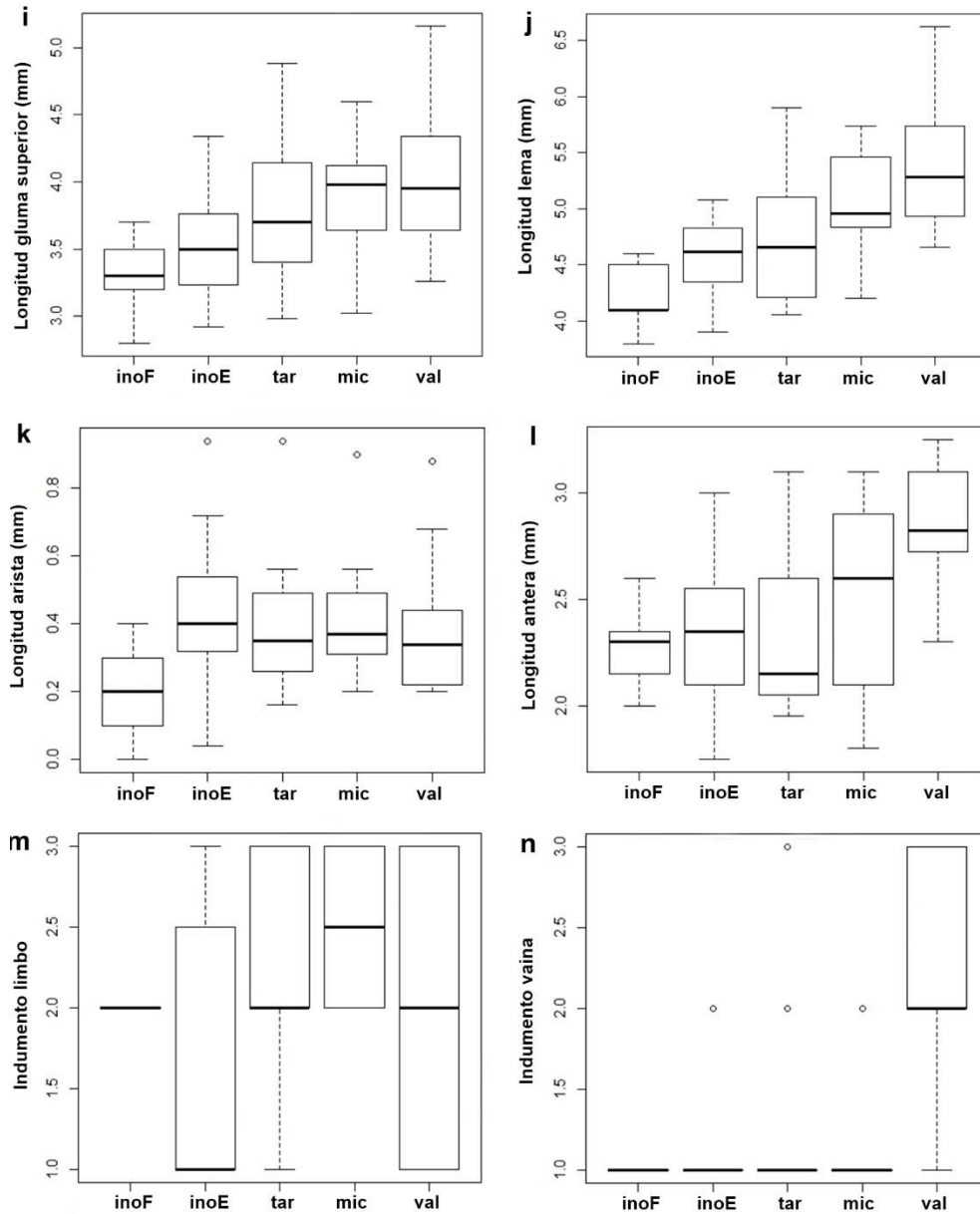
Bechi & Miceli, 1995; Portal, 1999). Sin embargo, en su estudio, estos autores no aclararon la entidad de las plantas ibéricas de *F. gracilior* y de otras supuestas especies del grupo “*gracilior/inops*” (*F. tarraconensis*, *F. michaelis* y *F. valentina*), de las que se limitaron a señalar su carácter tetraploide, según se deduce de los escasos recuentos realizados hasta la fecha ( $2n = 4x = 28 + 0-2B$  cromosomas; Cebolla & Rivas Ponce, 2001; Fuente *et al.*, 2001), a excepción de *F. valentina*, de la que no existe ningún conteo. Esta indefinición por parte de los monógrafos del grupo, es la duda sobre la identidad de las plantas españolas, que algunos autores reunieron bajo *F. gracilior* (Fuente & Ortúñez, 1998), y otros mantienen como especies diferentes pero sin indicar caracteres diagnósticos que permitan su distinción (Cebolla & Rivas Ponce, 2001; Pyke, 2013). Lo cierto es que, con independencia del número cromosómico, las plantas de todos estos taxones guardan un extraordinario parecido.

Para aclarar la taxonomía del grupo, se ha efectuado un estudio biométrico basado en numerosos individuos del grupo “*gracilior/inops*” pertenecientes a poblaciones representativas de todos los supuestos taxones. En concreto, se han utilizado plantas procedentes de poblaciones del noreste de España identificadas como *F. gracilior* (= *F. inops*; “inoE”), otras también del NE identificadas como *F. tarraconensis* (“tar”), y plantas del centro-este de España, de donde fue descrita *F. michaelis* (“mic”), además de individuos de una población del sureste de Francia identificados como *F. gracilior* (= *F. inops*; “inoF”).

Como se observa en los box plots (Figura 15.1), las plantas de las poblaciones ibéricas son indistinguibles morfológica y anatómicamente de las plantas francesas –estas últimas con tamaños florales ligeramente menores, pero que solapan con las anteriores– a pesar de las diferencias en el número cromosómico, y su variabilidad queda incluida, por tanto, en *F. inops*. Dentro de las poblaciones ibéricas, existe un solapamiento casi total para los caracteres estudiados entre los individuos del noreste peninsular (identificados como *F. tarraconensis* y *F. gracilior*), y un también un fuerte solapamiento entre estos y los del centro-este peninsular, identificados como *F. michaelis*, aunque en estos últimos hay una ligera tendencia al mayor tamaño de tallo, panícula y piezas florales (Figura 15.1a, f-j, l), sin que pueda ser determinante para su segregación (Figura 15.1 a-n). Muy parecidas a este conjunto son las plantas de las poblaciones de la Sierra de Mariola (locus clásico de *F. valentina*), que se segregan claramente de las anteriores por el tamaño de la aurícula, el número de nervios y la presencia de indumento en la vaina

(Figura 15.1 d, e, n). Estas plantas, junto con las del centro peninsular, son las que alcanzan mayores tamaños en sus piezas florales (Figura 15.1 g-j, l), lo que parece estar relacionado con la variabilidad del tamaño genómico encontrada en estas poblaciones (ver Capítulo 3).





**Figura 15.1.** Box plots de una selección de caracteres morfológicos para los supuestos taxones analizados del grupo “*gracilior/inops*”: inoF (población francesa de *F. inops*, n = 5), inoE (poblaciones españolas del noreste identificadas como *F. inops*, n = 31), tar (poblaciones del noreste identificadas como *F. tarraconensis*, n = 16), mic (poblaciones del centro identificadas como *F. michaelis*, n = 16) y val (*F. valentina*, n = 10).

Sobre la base de estos resultados, se evidencian en *F. inops* dos pautas de variación claras, que se reconocen aquí con categoría de subespecie: *F. inops* subsp. *inops*, ampliamente distribuida por el cuadrante noreste de España, Francia e Italia, y *F. inops* subsp. *valentina*, un endemismo del sureste de España, muy localizado en la Sierra de Mariola (Alicante) y sierras aledañas.



Foto 15.1. Sintipo de *F. inops* (FI 7029)

*Clave para las subespecies*

1. Hoja de los brotes estériles con aurículas de 0,1-0,3 mm, y limbo con 7 nervios en sección transversal; vainas por lo general glabras ..... **a. subsp. inops**
- Hoja de los brotes estériles con aurículas de 0,3-0,9 mm, y limbo con 5 ó 7 nervios en sección transversal; vainas por lo general hírtulas ..... **b. subsp. valentina**

**a. subsp. inops** (Foto 15.2)

*Festuca ovina* subvar. *gracilior* Hack., Monogr. Festuc. Eur.: 90 (1882), basión.

[*Lectotypus*: “Herbier Émile Burnat, Vevey (Suisse) / Près Bouyon, frequent / Massif du Cheiron / (Alpes-Maritimes) / 26 mai 1879, leg. E. Burnat / identification «F. Ovina ... subvar. gracilior determ. E. Hackel»”; G imagen!, Kerguélen, 1987)]

*Festuca duriuscula* subsp. *gracilior* (Hack.) K. Rich., Pl. Eur.: 1: 94 (1890)

*Festuca ovina* var. *gracilior* (Hack.) Asch. & Graebn., Syn. Mitteleur. Fl. 2(1): 470 (1900)

*Festuca ovina* f. *gracilior* (Hack.) Steiger in Verh. Naturf. Ges. Basel 18: 188 (1906)

*Festuca duriuscula* var. *gracilior* (Hack.) Rouy, Fl. France 14: 213 (1913)

*Festuca gracilior* (Hack.) Markgr.-Dann. in Bot. J. Linn. Soc. 76: 325 (1978), nom. illeg.

*Festuca ovina* var. *tarraconensis* Litard. in Candollea 10: 121 (1945) [*Ind. loc.*:

“Hab. in Hispania orientali, Prov. Tarragona, Cardó, in declivibus calcareis collis «del Murtero» dictis, ad alt. 750 m.s.m., ubi cl. Font Quer d. 27 maji 1942 invenit.- *Tipo* in hb. Inst. Bot. barcinonensis et in hb. R. Lit.”. *Lectotipo*: “In declivibus calc. collis «del Murtero» dictis, 750 m alt. / (Cardó-Tarragona) / F.Q., 27 maji 1942 (BC 93051!)”

*Festuca tarraconensis* (Litard.) Romo in Willdenowia 16: 115 (1986)

*Festuca cinerea* var. *tarraconensis* (St.-Yves) Breistr. in Bull. Soc. Bot. France 110, 89e Sess. Extr.: 77 (1961)

*Festuca michaelis* Cebolla & Rivas Ponce in Fl. Medit. 11: 363 (2001) [*Holotipo*:

“España, Madrid, Torrelaguna, quejigar de Valgallegos, 30TVL5020, 800 m, 18-V-1996, C. Cebolla & M.A. Rivas Ponce” (MA 658208!)]



*Festuca lemanii* auct. hisp. non *F. lemanii* Bastard., Ess. Fl. Maine Loire: 36 (1809), p.p.

Tallos hasta de 65(75) cm. Hojas de los brotes estériles con vaina glabra o muy rara vez retrorso-escábrida –sobre todo en los individuos con lemas hírtulas–; aurículas de 0,1-0,3 mm, a veces imperceptibles; limbo glabro, de ± liso a fuertemente escábrido, mostrando 7 nervios en sección transversal (Figura 15.2). Panícula 3-12(16) cm. Espiguillas (4,5)5-11,5 mm. Gluma inferior 1,8-3,7(4) mm, la superior de 2,8-4,7(5,3) mm. Lema 3,7-6 mm, liso o ligeramente aculeado en el dorso hacia la parte distal, a veces escábrido o pubescente en toda la superficie, con márgenes ciliolados o veces ciliados, el de la segunda flor místico o con arista de 0,1-1(1,1) mm.

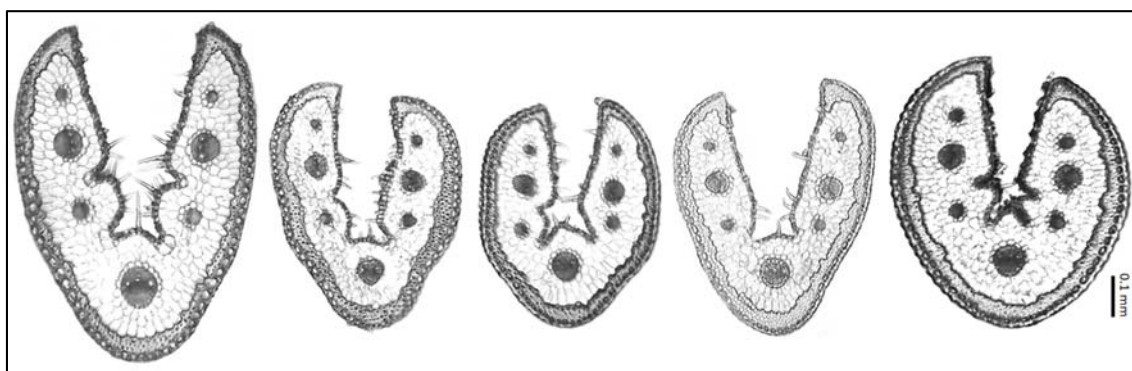
**Número cromosómico:**  $2n = 28$  (sub *F. michaelis*, Cebolla & Rivas Ponce, 2001; sub *F. gracilior*, Fuente *et al.*, 2001),  $2n = 28 + 0-2B$  (sub *F. gracilior*; Fuente *et al.*, 2001),  $n = 14$  (sub *F. gracilior*; Fuente *et al.*, 2001). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de mayo a julio (agosto).

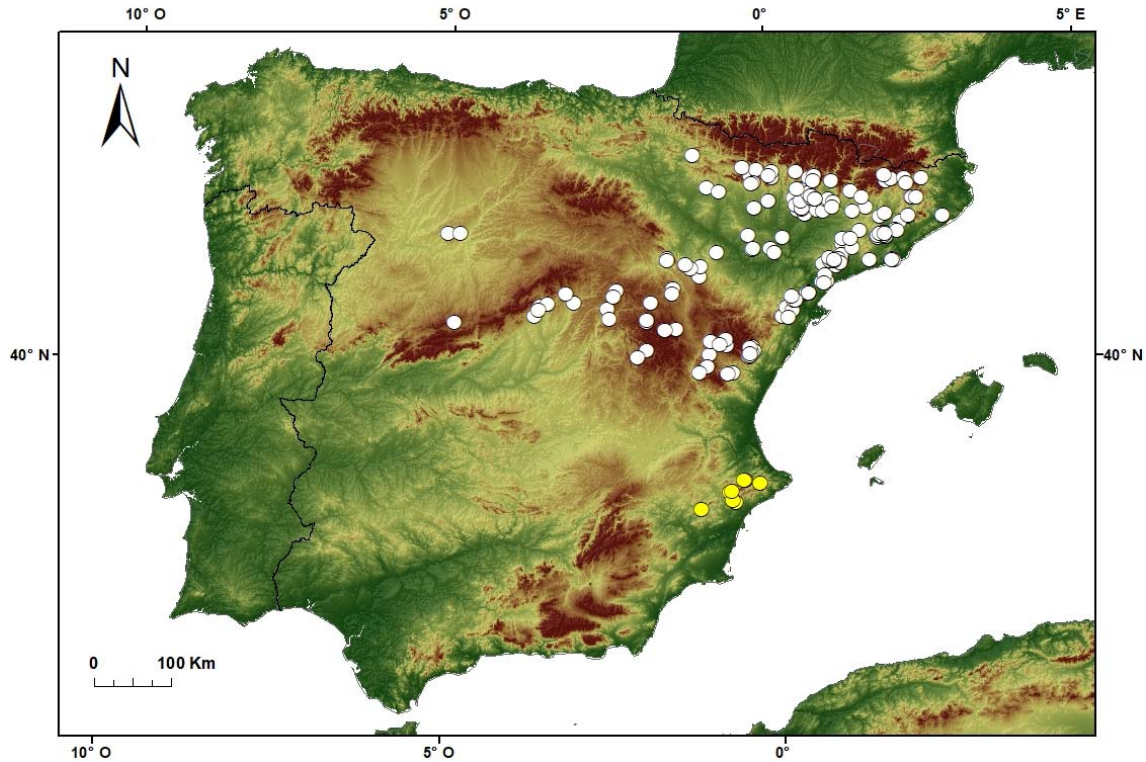
**Distribución mundial:** España, Francia e Italia.

**Distribución peninsular:** centro-este y noreste de la Península Ibérica. **Esp.:** Av B Cs Cu Ge Gu Hu L M T Te V Va Z (Mapa 15).

**Ecología:** pastos xerófilos meso y supramediterráneos, claros de encinar, pinares y matorrales, taludes y repisas rocosas, en substratos calcáreos; 160-1.650(2.000) m.



**Figura 15.2.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. inops* subsp. *inops*.



**Mapa 15.** Área de distribución de *Festuca inops* subsp. *inops* (círculos blancos) y de *F. inops* subsp. *valentina* (círculos amarillos).

**Observaciones.-**

Taxón calcícola que crece en la baja y media montaña del noreste y centro-este de la Península Ibérica, del que se ha encontrado un pliego con material procedente de Ávila (Muñogalindo) y dos de Valladolid (San Pelayo y Villanubla), en ecologías típicas de la especie y claramente asignables a este taxón, pero muy alejados del área normal de distribución.

Se trata de un taxón altamente polimorfo, muy variable sobre todo en el tamaño de los tallos y de las piezas florales, así como en la presencia y densidad de acúleos en los limbos de las hojas y en el dorso de los lemas. Las plantas más robustas y de panículas más grandes (hasta de 12 cm, rara vez hasta de 16 cm) son frecuentes en las poblaciones del centro-este de la Península Ibérica, y fueron descritas como *F. michaelis*. En estas poblaciones, los limbos de las plantas son por lo general densamente escábridos, como sucede en no pocos individuos del noreste peninsular, sobre todo en los descritos como *F. tarraconensis*. No obstante, en la Sierra del Cardó (locus clásico de *F. tarraconensis*) se han observado plantas con limbos foliares glabriúsculos, poco o nada ásperos al tacto, evidenciando la variabilidad de este carácter sobre todo en las poblaciones

septentrionales. La pilosidad de las espiguillas es también un carácter muy variable, y aparece solo en algunos individuos de las poblaciones más nororientales. Aquí se han encontrado individuos con lemas hírtulos o densamente escábridos<sup>9</sup>, que pueden coexistir con otros de lemas glabros, una expresión fenética que carece de valor taxonómico en el taxón, aunque esta variación no se ha observado en las poblaciones del centro peninsular, que pueden ser lisas o más o menos aculeadas en el dorso hacia la zona apical.

El taxón reúne plantas por lo general con hojas finas, rectas o algo sigmoides hacia el ápice. Sin embargo, y de manera puntual, en zonas altas de Teruel (Montes Universales y cumbre del Javalambre), se han encontrado plantas de pequeño porte con hojas más rígidas y algo arqueadas, difíciles de segregar de las especies del grupo “*indigesta*” (p. ej., *F. aragonensis*), excepto por el menor tamaño de la arista. También puede confundirse con *F. marginata* subsp. *andres-molinae*, taxón con el que comparte área de distribución y la presencia de lemas mucronados o cortamente aristados, si bien se diferencian en la disposición del esclerénquima en sección transversal foliar.

Como es típico en el grupo, la sección transversal del limbo muestra el esclerénquima subepidérmico formando un anillo continuo, por lo general grueso, aunque pueden encontrarse individuos con esclerénquima más fino y, en ocasiones, algo interrumpido. Esto sucede, por ejemplo, en algunas plantas procedentes de Barcelona y Gerona, que por presentar esta peculiaridad fueron identificadas por Cebolla & Rivas Ponce (2003b) y Pyke (2013) como *F. lemanii*, un taxón hexaploide descrito del centro-este de Francia y neotipificado por Wilkinson & Stace (1988), del que poco se sabe acerca de su distribución a nivel mundial (Euro+Med lo da para España, Francia, Alemania, Bélgica, Gran Bretaña, y otros países de los Balcanes; cf. Kerguélen & Plonka, 1989; Portal, 1999; Wilkinson & Stace, 1991). Las plantas peninsulares identificadas como *F. lemanii*, además de presentar a veces el esclerénquima discontinuo, son variables en cuanto al indumento del limbo foliar (liso o fuertemente escábrido) y del dorso del

<sup>9</sup>Por ejemplo: Bages, Monistrol de Montserrat, vía del cremallera (BC 675574 individuos con espiguillas escábridas y otro con lemas glabras); Sierra de Montserrat (COFC 62086 y BC 831709, con espiguillas escábridas y panículas pequeñas, vs. BC 905756, ejemplar de la misma sierra cultivado con espiguillas glabras e individuos grandes vigorosos); Llaberia, BC 627534; Muntanyes de Prades, BC 940292; Horta, BC 69747; Montblanc, BC 124711; La Pena, BC 124705; Sanauja, BC 111103; La Pobla de Claramunt, BC 631118; Vall de Ribes, BC 612871; Vallfogona de Riucorb, BC 111186; Serra de Sauva Negra, BC 103163; Igualada, BC 69804), a veces ciliadas en los márgenes (p. ej. Montsant, BC 69810; Penyagolosa, BC 149277; Sierra del Cardó, BC 93052 y BC 868908; Els Motllats, BC 124710 y BC 940292; Massis del Port, BC 905504 y 905476; Vistabella del Maestrat, BC 602326 y BC 144915; Castelldefels, BC 69795; Sanauja, BC 831708; Begues, BC 905750; Granera, BC 111122; Montserrat, BC 868922; Sierra de Albarracín, MA 59533; Teruel, MA 59517; Javalambre, MA 12069).

lema (liso o escábrido), y en la longitud de la arista (0,3-2 mm), pero no es posible segregarnos de *F. inops* subsp. *inops*, en las que se incluirían aquellas con lemas cortamente aristados, y en *F. occitanica* las de arista larga. De hecho, *F. inops* subsp. *inops* y *F. occitanica* son dos taxones muy parecidos, con apetencias ecológicas similares (garrigas calcáreas), diferenciables solo por la longitud de la arista del lema, por lo que no es infrecuente que hayan sido confundidos.

La notable variabilidad morfológica encontrada en el taxón pudiera estar relacionada con la variación en el tamaño genómico, pues el análisis mediante citometría de flujo efectuado en el presente estudio ha puesto de manifiesto cierta heterogeneidad a nivel intra e interpoblacional (ver Capítulo 3). Así, el nivel de ploidía inferido en las poblaciones estudiadas es 4x (en poblaciones catalanas), 6x (en poblaciones del centro-este, aunque coexistiendo en algunos casos con individuos 4x) y 10x, este último solo en una población de Cuenca (entre Tragacete y Uña).

#### ***Material estudiado.-***

ESPAÑA. **Ávila.** Muñogalindo, Valle de Amblés, 21-VI-1977, *Fuertes & Ladero* (MA 213637). **Barcelona.** Anoia, El Bruc, camí de can Maçana al coll de Guirló, 1-VII-1984, *J. Nuet Badia* (BC 675573); ídem, 23-VI-1982, *J. Nuet Badia & J.M. Panareda* (BC 687513); ídem, camí del coll de Guirló a la Portella, 11-VII-1982, *J. Nuet Badia* (BC 675568). Anoia, El Bruc, Can Jorba, 14-VI-1985, *J. Nuet Badia & J.M. Panareda* (BC 675576); ídem, carena de Puiglllobí, 22-VI-1984, *J. Nuet Badia & J.M. Panareda* (BC 675553, BC 67558 & BC 675541); ídem, carretera de can Maçana al Monasterio de Montserrat, 22-VI-1984, *J. Nuet Badia & J. M. Panareda* (BC 675554). Anoia, El Bruc, cova del Tambor, 13-IV-1982, *J. Nuet Badia* (BC 675563); ídem, entre el Bisbe y la Monja, 23-VI-1982, *J. Nuet Badia & J. M. Panareda* (BC 675580); ídem, entre el Col de Guirló y la Roca Foradada, 1-VII-1984, *J. Nuet Badia* (BC 675577 & BC 675585); ídem, la Torre Alta, 1-V-1983, *J. Nuet Badia* (BC 675544); ídem, Sant Pau Vell, 23-VI-1982, *J. Nuet Badia & J.M. Panareda* (BC 941226); ídem, La Pobla de Claramunt, coma del Rominyal, 11-VI-1983, *J. Nuet Badia* (BC 675569). Baga del Catllarás, N.D. de Falgars, 29-V-1945, *Font Quer & A. de Bolòs* (BC 96261). Bages, Monistrol de Montserrat, al S. de l'ermita de Sant Jeroni, 5-VI-1984, *J. Nuet Badia & J.M. Panareda* (BC 675542); ídem, Monistrol de Montserrat, camí de can Pinyó, 26-VI-1984, *J. Nuet Badia* (BC 675559); ídem, Monistrol de Montserrat, camí del Cremallera, 31-V-1984, *J. Nuet Badia* (BC 675555 & BC 675543); ídem, Monistrol de Montserrat, coll al NW del turó del Moro, 5-VI-1984, *J. Nuet Badia & J. M. Panareda* (BC 675572); ídem, Monistrol de Montserrat, pou del Saurí, 1-VII-1984, *J. Nuet Badia* (BC 675573); ídem, Monistrol de Montserrat, sobre el pla dels Ocells, 30-VIII-1981, *J. Nuet Badia* (BC 675566); ídem, Monistrol de Montserrat, vía del cremallera, 9-VI-1981, *J. Nuet Badia* (BC 675574); ídem, Monistrol de Montserrat, camino de l'Aurel, 1-VII-1984, *J. Nuet Badia* (BC 675571); ídem, Santa Cecilia de Montserrat, al N de la roca del Moro, 6-VII-1983, *J. Nuet Badia & J.M. Panareda* (BC 675557); ídem, Santa Cecilia de Montserrat, monasterio de Sta. Cecilia, 4-V-1984, *J. Nuet Badia & J.M. Panareda* (BC 675564). Baix Llobregat, Collbató, ermita de Santa Magdalena, 25-V-1986, *J. Nuet Badia* (BC 675556). Baix Llobregat, Collbató, obaga de l'Albarda Castellana, 5-VI-1984, *J.*





Foto 15.2. Hábito de *F. inops* subsp. *inops* (Horta de Sant Joan, Tarragona)



*Nuet Badia & J.M. Panareda* (BC 675575). Baix Llobregat, Collbató, serra de las Papparres, 5-VI-1984, *J. Nuet Badia & J.M. Panareda* (BC 675584). Baix Llobregat, Collbató, l'Albarda Castellana, 5-VI-1984, *J. Nuet Badia & J.M. Panareda* (BC 675578). Begues, 24-VI-1945, *A. de Bolos* (BC 100664); ídem, massif del Garraf, 24-VI-2014, *S. Pyke* (BC 879651). Begues, Pla d'en Querol, 9-VI-2008, *S. Pyke* (BC 905752); ídem, 7-VI-2008, *S. Pyke* (BC 905750); Begues, Massif del Garraf, 2-VI-2003, *S. Pyke* (BC 905751). Castellnou de Bages, 15-V-1912, *Font Quer* (BC 69870). Entre Bagá y Pallers de Dalt, 15-VI-1969, *J. Fernández Casas* (MA 415889 & MA 415987). Granera, 24-V-1931, *Font Quer* (BC 111178); ídem, 24-V-1931, *Font Quer* (BC 111122). Guardiola de Berguedà, Canal de la Serp, 17-IV-1948, *sin recolector* (BC 868924). La Pobla de Claramunt, cima del Mollons, 9-VI-1978, *J. Nuet Badia* (BC 631118 & BC 675565). Manlleu, 15-VI, *Hno. Gonzalo* (MA 771580); ídem, 15-VI, *Hno. Gonzalo* (BC 261366 & BC 69760); ídem, Manlleu et S. Hipólito, VI-1919, *Hno. Gonzalo* (BC 69888 & BC 879653); ídem, Manlleu vers la Devesa, 12-V-1918, *Hno. Gonzalo* (BC 879654); ídem, hacia el cerro del Poquí, 7-VI-1918, *Hno. Gonzalo* (BC 879655). Monserrat, 24-VI-1871, *Her. M. Compañó* (BC 609911); ídem, 24-VI-1905, *Marcet* (BC 24593); ídem, 16-VI-1997, *B. Foggi* (MAF 159632); ídem, 24-VI-1871, *Herb. M. Compañó* (BC 616488); ídem, 1-VI-1905, *Marut*, (MA 146368); ídem, VI-1904, *A. Marcel* (MA 11946); ídem, Collbató, Sant Joan, 6-VI-1949, *sin recolector* (BC 831709); ídem, 7-VI-1949, *sin recolector* (BC 868922). Osona, Balenyà, Puigsagordi, 14-V-2012, *I. Soriana et al.* (BC 878302). Pla de Basses sobre Castelldefels, 7-VI-1917, *Font Quer* (BC 69794 & BC 69795); ídem, pr. Barcelona, 7-VI-1917, *Font Quer* (BC 111184 & BC 111183). Plateau de Begues vers Le Telegramme, 2-VII-1917, *Sennen* (BC 69958). Igualada, 30-V-1926, *Font Quer* (BC 69804, BC 69805 & BC 69806). S. Llorenç del Munt, sin fecha, *Herb. A. C. Costa* (BC 616485); ídem, Montcau, 4-V-2011, *A. Salvat, D. Beltrán, S. Pyke & E. Ollé* (BC 915237). Sant Martí de Sescorts, Riera de les Gorgues - Sant Martí, 16-VI-2011, *A. Salvat, De. Beltran, C. Cases & S. Pyke* (BC 915194). Serra de Sauva Negra, 27-VI-1945, *A. & O. de Bolòs* (BC 103163). Serralada de Montserrat, Montgros, 25-VIII-2001, *S. Pyke & J. Pallàs* (BC 905759). Sierra de Montserrat, Alto de El Bruc, 17-VI-2015, *E. López & G. Martínez*, (COFC 62086); ídem, Les Agulles, 2-V-2003, *S. Pyke & J. Pallàs* (BC 905756). Suria, ubaga d'Antius, 9-VI-1912, *Herb. P. Font Quer* (BC 69869). Vallés, Terrassa, Torre d l'Angel, 16-VI-1947, *A. & O. de Bolòs* (BC 941213). **Castellón**. Alt Maestrat, Peñagolosilla, VII-1963, *J. Vigo* (BC 373768). Vistabella, VIII-1963, *J. Vigo* (BC 373769). Vistabella del Maestrat, vora el Mas de la Cambra, VII-1963, *J. Vigo* (BC 602334). Barracas, 27-V-1947, *P. Font Quer* (BC 932986). Benifasar et inter Fredes, 24-VI-1917, *C. Pau* (MA 59506). Vistabella, 11-VI-1958, *M. Calduch* (BC 144915). Penyagolosa, VII-1963, *J. Vigo* (BC 602325). Pina de Montalgrao (L'Alt Palancia), pico de Santa Bárbara, 4-VIII-1992, *J. Riera & J. Güemes* (BC 833766, SALA 60730, JACA 458095, MAF 149523). St. Joan de Penyagolosa, VII-1963, *J. Vigo* (BC 602327, BC 602333 & BC 373770); ídem, Vistabella, 11-VII-1954, *M. Calduch* (BC 149277). Vistabella del Maestrat, VII-1963, *J. Vigo* (BC 373771, BC 373772, BC 602326, BC 602331, BC 602339, BC 602340, BC 602341). Vistabella del Maestrat, vora el Mas de la Lloma, VII-1963, *J. Vigo* (BC 602330); ídem, Tossal Marinet, VII-1963, *J. Vigo* (BC 602320); ídem, Vistabella del Maestrat - Mas del Pont, VII-1963, *J. Vigo* (BC 602324). **Cuenca**. Entre Tragacete y Uña, 22-VI-2016, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62665). Villalba de la Sierra, ribera del Júcar a la altura de El Ventano del Diablo, 15-V-1995, *C. del Palacio & L. M. Ferrero* (MAF 159634). **Gerona**. Ripoll, S. Quintí, 7-VII-1914, *Fre. Sennen* (BC 879656). Vall de Bianya, vía romana del Capsacosta, prop de San Garrotxa, 16-VI-1987, *X. Viñas* (HGI 17369). Vall de Ribes, entre Ribes de Freser y Campdevànol, 20-VI-1972, *J. Vigo & A. Anglada* (BC 612871). **Guadalajara**. Anguita, camino de Luzaga, 22-VI-2013, *C. Morales* (COFC 61270, COFC 61271 & COFC 61272). Ctra. de Cifuentes a Canredondo, 25-V-2013, *G. Martínez & C. Morales*, (COFC 61527). Desvío a Carrascosa de Tajo, junto a la

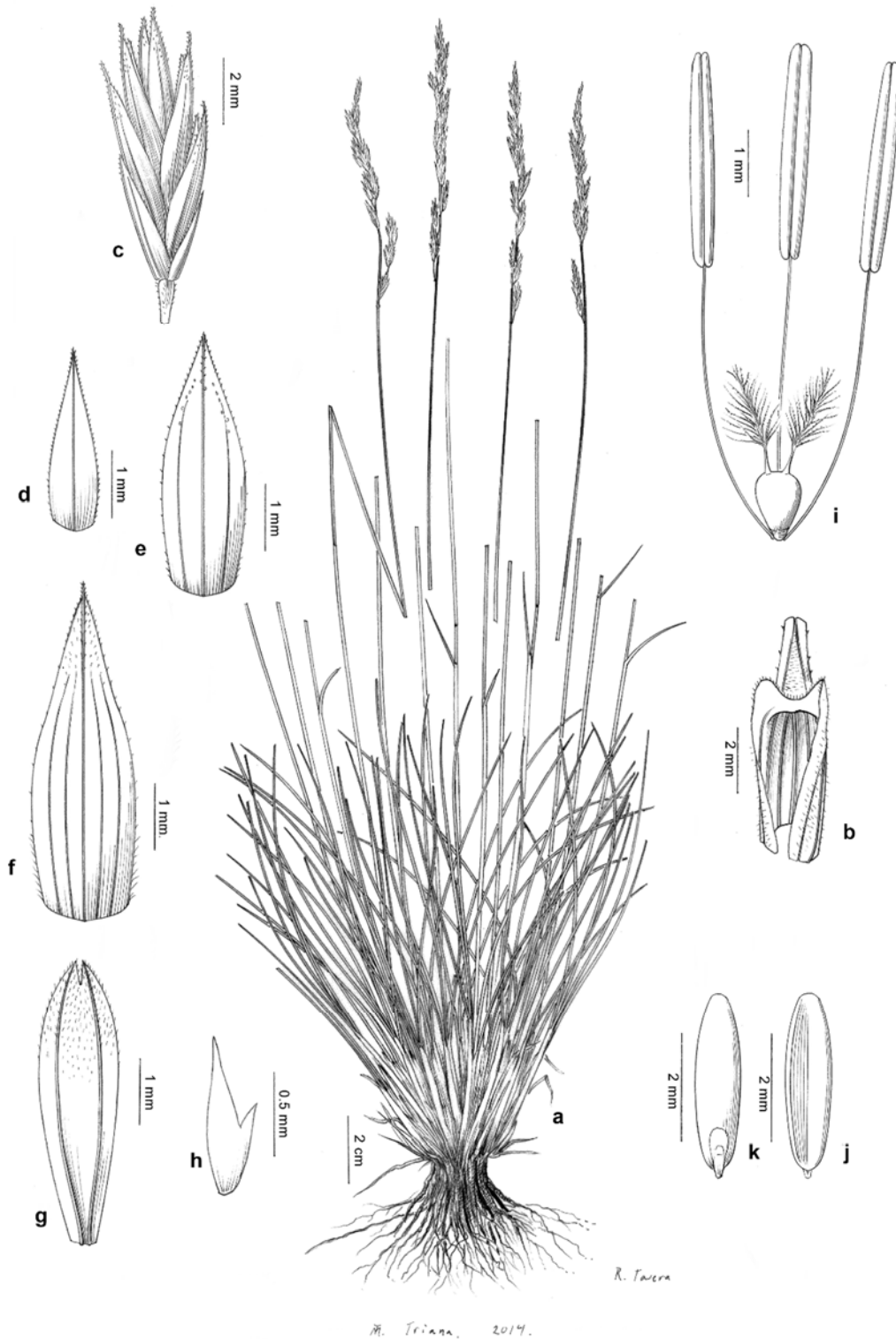
ctra., 25-V-2013, *G. Martínez* & *C. Morales* (COFC 61528). Entre Copernal y Espinosa de Henares, 26-V-2013, *G. Martínez* & *C. Morales* (COFC 61334). Entre Rueda y Molina de Aragón, 6-VII-1959, *E.F. Galiano* (SEV 265702). Entre Tamajón y Cogolludo, 24-V-1964, *M. Mayor* (FCO 6796). Luzaga, 26-V-2013, *G. Martínez* & *C. Morales* (COFC 61529). Peralejos de la Truchas, loma del Pajar, 5-VII-2013, *C. Morales* (COFC 61273). Taravilla, río Cabrillas, límite del municipio con Tergaza, 5-VII-2013, *C. Morales* (COFC 61276). **Huesca.** Arén, entre Arén y Sobrecastell, 2-VI-1986, *G. Montserrat* (JACA 678386). Baells, La Sierra, 17-V-1998, *J. V. Ferrandez* (JACA 234198). Ballobar, margen derecha del río Cinca, 27-V-1985, *L. Villar et al.* (JACA 150185). Benabarre, Estaña, Estanque Grande de Abajo, 11-V-1995, *J. V. Ferrández* (JACA 542395); ídem, Mas de Piniés, 4-VI-1986, *G. Montserrat* (JACA 689986); ídem, Monte Calvera, 25-VI-1987, *G. Montserrat* (JACA 612687 & JACA 612787). Calasanz, ladera sur del Cugulla, 5-V-1991, *J.V. Ferrández* (JACA 300891). Camporrels, Monte de los Martires, 6-VI-1987, *P. & G. Montserrat* (JACA 541087). Candasnos, La Valcuerna, ctra. a Caspe, 4-VI-1980, *P. & G. Montserrat* (JACA 149080). Candasnos-Fraga, frete al Barranco del Infierno, La Valcuerna, 1-VI-1985, *L. Villar & G. Montserrat et al.* (JACA 163885). Canelles, cerca de la presa de Canelles, 27-V-1987, *G. Montserrat* (JACA 424887); ídem, presa del embalse de Canelles, 27-V-1987, *G. Montserrat* (JACA 416887). Pista de Sarsa de Surta a Las Bellostas, 11-VI-1982, *P., J. M. & G. Montserrat* (BC 927492). Castillonroy, barranco del Molino y pantano de Baldellou, 28-V-1987, *G. Montserrat* (JACA 448887); ídem, barranco de la acequia de Salellas, Baldellou, 27-V-1987, *G. Montserrat* (JACA 433987); ídem, carretera a Pantano de Santa Ana, 10-V-1987, *P. Montserrat* (JACA 41587); ídem, embalse de Santa Ana, entre la presa y la ermita, 28-V-1987, *G. Montserrat* (JACA 442187); ídem, encima del primer túnel, carretera al Pantano de Santa Ana, 13-V-1985, *P. Montserrat* (JACA 143385); ídem, Monte Santa Ana, 5-VI-1987, *P. Montserrat & G. Montserrat* (JACA 517687); ídem, Pantano de Santa Ana, solana de Pinana, 6-VI-1987, *P. & G. Montserrat* (JACA 524887); ídem, peña rocosa junto a la presa de Santa Ana, 28-V-1987, *G. Montserrat* (JACA 438087); ídem, peñascos sobre el pueblo, 6-VI-1987, *P. & G. Montserrat* (JACA 527987). Cerca de Peraltilla, lado derecho carretera a Barbastro, 14-VI-1984, *P. Montserrat* (JACA 31884). Cornudella de Baliera, Arén, 23-VII-2006, *S. Pyke* (BC 905747). Cuenca del Río Guarga, pista a Nocito, loma Cononieta, 25-VI-1982, *J.M. Montserrat* (BC 927488). Egea de Turbon, barranco junto al pueblo, 20-VI-1987, *P. & G. Montserrat et al.* (JACA 584087 & JACA 584187). Entre Cañardo y Molino de Escartín, 11-VI-1982, *P., J. M. & G. Montserrat* (BC 927491). Estopiñán del Castillo, 5-VI-1988, *P. Montserrat* (JACA 151288); ídem, barranco de las Fontetas, 15-VI-1996, *J.V. Ferrandez* (JACA 349296). Fraga, Valcuerna, 10-VI-2003, *K. Romaschenko & S. Pyke* (BC 906495); ídem, 31-V-2006, *S. Pyke* (BC 905801). Guara, 30-VI-1972, *P. Montserrat & L. Villar* (JACA 381572). Guara, cerca de San Cosme, 1-VII-1972, *P. Montserrat & L. Villar* (JACA 412672). La Torrecilla, campos de cultivo junto a la carreterade Arcusa, 11-VI-1982, *P. JM. & G. Montserrat* (BC 927486). Lascuarre, Sierra del Castillo, 23-V-2010, *N. Nualart & D. Pérez Prieto* (BC 873255). Monesma-Cajigar, 26-VI-1992, *J.V. Ferrandez & J.A. Sesé* (JACA 123492); ídem, Molá Grauto, 24-V-2010, *N. Nualart & D. Pérez Prieto* (BC 873256). Peraltilla, cerros junto al pueblo, 14-V-1984, *P. Montserrat* (JACA 31784). Sabiñánigo, Lanave, 1-VII-1972, *P. Montserrat & L. Villar* (JACA 417872). Sesa, cerca ctra. a Huesca, 2-VI-1979, *P. Montserrat* (JACA 49879). Sierra de Guara, sin fecha, *C. Pau* (MA 59450). Sopeira, entre el Monasterio de Alaon y pie de Escales, 27-VI-1987, *G. Montserrat* (JACA 635387 & JACA 635487). Tolva, junto a la Litera, 18-VI-1987, *P. & G. Montserrat* (JACA 551687). Zurita, Calasanz, 16-IV-1991, *J.V. Ferrández* (JACA 372189). **Lérida.** Baldomar, 4-VI-1988, *P. Montserrat* (JACA 144888). Carretera antiga de l'embassament d'Oliana, Alt Urgell, 17-V-2006, *A. Romo, S. Pyke & N. Nualart* (BC 864284). Cerca de Solsona hacia La Llana, 31-V-1984, *P. Montserrat* (JACA 7584). Congost de Mont-Rebei, Segrià, 22-VI-

2011, S. Pyke & J. M. Montserrat (BC 915166). La Noguera, Mont-Roig, 18-VI-1984, A. M. Romo (BC 831552 & BC 831553, BC 831554, BC 831555 & BC 831557). La Pobla de Segur, cim del Roc de Santa, 6-VII-1918, *Font Quer* (BC 69788). Les Avellanes, 12-V-1933, *Font Quer* (BC 111137). Montsec d'Ares, 25-VI-1916, *Herb. Font Quer* (BC 69871). Montsec de Rubies, entre Hostal Roig y Rubies, 7-VIII-1973, J.M. Camarasa (BC 915984); ídem, voltants de l'ermita de Vilanova de Maià, 14-VI-1982, A.M. Romo (BC 915985); ídem, voltants del Sant del Bosc, 16-VI-1978, A. Romo (BC 915982). Rocallaura, 2-VI-1933, *Font Quer* (BC 111156). San Guim, 17-VI-1917, *Font Quer* (BC 69807 & BC 69808). Sanaüja, 29-V-1932, *Font Quer* (BC 831708 (BC 111100 & BC 111103); ídem, La Rasa de Pujol, 18-VI-2015, E. López & G. Martínez (COFC 62008). Solsonès-Riner, El Miracle prop la masia de can Vilaseca, 3-VII-1979, *Josep Barrau i Andreu* (BC 859881). Coll d'Ares, 22-VI-2011, S. Pyke & J. M. Montserrat (BC 915155). Congost de Mont-Rebei, Segrià, 22-VI-2011, S. Pyke & J. M. Montserrat (BC 915164). Montsec d'Ares, junto a carretera que sube al Montsec, 18-VI-2015, E. López & G. Martínez (COFC 62009). Vall de Canelles, Figols i Alinyà, 10-VI-2000, J. Devis, M. Galbany, L. Sáez & I. Soriano (MA 648693). **Madrid**. Ctra. a Redueña, 28-V-2013, G. Martínez & C. Morales (COFC 61333). Ctra. de Torrelaguna a La Cabrera, M-124, 28-V-2013, G. Martínez & C. Morales (COFC 61331). Guadalix de la Sierra, cantera abandonada, 28-V-2013, G. Martínez & C. Morales (COFC 61330). Patones, Pontón de la Oliva, cerca de la ctra., 24-V-2013, G. Martínez & C. Morales (COFC 61332). Soria. Carretera a Vinuesa, antes de llegar al embalse Cuerda del Pozo, 2-VII-2013, J. A. Devesa & G. Martínez (COFC 64690). **Tarragona**. Barranco del Tíllar, Serra de la Baltasana, 1-VII-1951, F. Masclans (BC 124679). Benifallet, Coll de Murtero, 7-VI-2014, S. Pyke (BC 879652). Capafonts, Els Mollats, 2-VII-1950, *Batalla & Masclans* (BC 124666). Cardó, Coll Pelat, 26-V-1942, *Font Quer* (BC 93052). Carrelares, 27-VI, *Font Quer* (BC 111153). Conca de Barberà, entre Vilanova de Prades y Albarca, els Segalassos, en un fons de barranc sota el Masset dels Plans, 30-V-2014, J. Molero & S. Pyke (BC 940319, BC 940320 & BC 940420). Els Motllats, 1-VI-1952, B. Batalla (BC 124704, BC 124707 & BC 124708); ídem, F. Masclans (BC 124710, BC 124714 & BC 124715). Entre Tivissa y Llaberia, junto a crtera. TV-31111, 17-VI-2015, E. López & G. Martínez (COFC 62084). Falset, 6-VI-1916, *Herb. Font Quer* (BC 69906 & BC 69948). Horta, 14-VI-1915, *Herb. Font Quer* (BC 69747 & MA 11950). Horta de San Juan, P. Natural Els Ports, 16-VI-2015, E. López & G. Martínez (COFC 62010). La Censola, Ports de Tortosa, 30-VI-1917, *Font Quer* (BC 111124). La Mola de Falset, 7-VI-1915, *Font Quer* (BC 69949), La Pena, 21-VI-1952, F. Masclans (BC 124705); ídem, La Trinitat, 8-VI-1950, B. Batalla (BC 124721); ídem, Font del Deport, 21-VI-1952, *Masclans* (BC 124712). Llaberia, Mont Redon, 22-VI-1972, R. Folch (BC 627530); ídem, Montalt, 18-VI-1973, R. Folch (BC 627528 & BC 627534, BC 627535). Martorell de la Selva, 26-V-1913, *Font Quer* (BC 69797). Massis del Port, Alfara de Carles, dalt del Salt de Ximenot, 26-V-1986, L. de Torres (BC 905506); ídem, cima de Caro, Roquetes, 22-V-1982, L. de Torres (BC 905486); ídem, Punta Serena - Les Clotes, Horta de Sant Joan, 16-VI-1982, L. de Torres (BC 905470); ídem, Horta de Sant Joan, entre Punta Serena y Les Clotes, 16-V-1987, L. de Torres (BC 905505); ídem, La Sénia, Montsià, enfrente de Millers, 26-VI-1983, L. de Torres (BC 905485); ídem, Prop del Racó dels Capellans, Mas de Barberans, Montsià, 1-VI-1986, L. de Torres (BC 905476); ídem, Roquetes, Tres Pins, 23-VI-1982, L. de Torres (BC 905504); ídem, Tortosa, Carlares, Tall Nou, 26-VI-1983, L. de Torres (BC 905475); ídem, Lo Caragol, 29-VI-1987, L. de Torres (BC 905477); ídem, Mola de Roquerola, hacia Els Cogullons, 28-V-1950, *Batalla & Masclans* (BC 124672). Mon-ral, 3-VII-2014, S. Pyke (BC 940291); ídem, J. Molero & S. Pyke (BC 940311); ídem, 11-VII-2014, S. Pyke (BC 940296); ídem, 1-VI-1952, *Masclans* (BC 124703 & BC 124706). Montblanc, hacia Sant Joan dict., 8-VI-1950, *Batalla & Masclans* (BC 124711). Montsant, 25-VI-1918, *Font Quer* (BC 69810). Muntanyes de Prades, 3-VII-2014, S. Pyke (BC 940293, BC 940294 & BC 940295);

ídem, Els Motllats, 3-VII-2014, *S. Pyke* (BC 940292); ídem, Plans de la Mussarra, 6-VI-1954, *E. Batalla* (BC 916013). Plans de la Guàrdia, 25-V-1953, *Batalla & Masclans* (BC 124683); ídem, 31-V-1953, *F. Masclans* (BC 124701, BC 124702 & BC 124716). Plans de Pagès, 1-VII-1952, *F. Masclans* (BC 124682); ídem, 1-VII-1951, *F. Masclans* (BC 124713); ídem, *E. Batalla* (BC 124667). Ports de Tortosa, Els Clots d'en Pastor, 30-VI, *Font Quer* (BC 69812). Ports de Tortosa-Besseit, carretera Fredes al Mont Caro, Caseta de los Guardas, 15-VII-2009, *N. Membrives et al.* (BC 872115). Prades, 27-VI-1918, *Font Quer* (BC 77692); ídem, VI-1931, *Font Quer* (BC 111120 & BC 111154); ídem, 29-VI-1917, *Font Quer* (BC 69811); ídem, 18-V-1952, *E. Batalla* (BC 124671 & BC 124717); ídem, 25-V-1953, *F. Masclans* (BC 124669 & BC 124670); ídem, Tossal de la Baltasana, 22-VI-1952, *A. & O. de Bolòs* (BC 124698); ídem, ca. Tossal Toniet, ctra. Prades-Albarca, 30-V-2014, *J. Molero & S. Pyke* (BC 940437); ídem, camino desde el pueblo hacia Bassot, 30-V-2014, *J. Molero & S. Pyke* (BC 940436); ídem, Plans de la Guàrdia, 24-V-1953, *F. Masclans* (BC 124681); ídem, La Guàrdia, VI-1932, *Font Quer* (BC 111175); ídem, Tossal de la Balstasana, 30-V-2014, *J. Molero & S. Pyke* (BC 940440 & BC 940441); ídem, 22-VI-1952, *O. de Bolòs* (BC 124675); ídem, VI-1932, *Font Quer* (BC 111139); ídem, Plans de la Guàrdia, 24-V-1953, *Batalla & Masclans* (BC 124680); ídem, Cornudella de Montsant, 18-V-1952, *E. Batalla* (BC 124697); ídem, Coll de la Mola, 21-VI-1952, *O. de Bolòs & Masclans* (BC 124668); ídem, *O. de Bolòs* (BC 124722); ídem, 21-VI-1952, *F. Masclans* (BC 124677); ídem, Capafonts, 25-VIII-1953, *F. Masclans* (BC 124696); ídem, 25-VI-1953, *F. Masclans* (BC 124722); ídem, 1-VII-1951, *F. Masclans* (BC 124676 & BC 124678). Rojals, orillas del Variella, Mas de Magí, 28-V-1950, *Batalla & Masclans* (BC 124709); ídem, Bosc del Gerxet, 28-V-1950, *B. Batalla* (BC 124673). Sierra de la Gritella, Siurana de Prades, 31-V-1953, *F. Masclans* (BC 124719). Sierra de la Mussara, hacia Mont-ral, 29-VI-1953, *B. Batalla* (BC 124674). Sierra del Cardó, la Creu de Santos, 25-VI-1949, *Font Quer* (BC 868908); ídem, Font Oliver, 16-VI-2015, *E. López & G. Martínez* (COFC 62024). Siurana de Prades, coll de les Lloses, 30-V-1953, *F. Masclans* (BC 124699); ídem, 31-V-1953, *Masclans* (BC 124718). St. Jaume dels Domenys, Cases noves de les Ventoses, 28-V-1933, *Font Quer* (BC 11136). Tossal (Toçal), 29-VI-1917, *Font Quer* (BC 69796). Urgell, a Ciutadilla, 10-VI-1962, *F. Masclans* (BC 597378). Vallfogona de Riucorb, VI-1919, *sin recolector* (BC 111140, BC 11142, BC 11185 & BC 111186). Vallfogona de Riucorb, VI-1917, *Gallardo* (BC 868874); ídem, VI-1919, *M. Garriga de Gallardo* (BC 868895); ídem, entre Balneario y Segura, 17-VI-2015, *E. López & G. Martínez* (COFC 62083). Variella, hacia Rojals, 28-V-1950, *Batalla & Masclans* (BC 124716). Vilanova de Prades, Segalossos, 30-V-2014, *J. Molero & S. Pyke* (BC 940431). **Teruel.** Corbalán, 4-VII-2001, *P. Montserrat & D. Gómez*, JACA R264813. Cumbre de Javalambre, III-1993, *V. de la Fuente* (MAF 159633). Entre Pozondón y Orihuela, 18-VI-1907, *C. Pau* (MA 11992). Javalambre, VII-1904, *C. Pau* (MA 59451); ídem, 14-VII-1890, *C. Pau* (MA 12069). La Virgen de la Vega, camino del Puerto, 22-VI-1946, *P. Font Quer* (BC 868926). Montes Universales, entre el Puerto de Orihuela y Griegos, 21-VI-2016, *J.A. Devesa & G. Martinez* (COFC 62857 & COFC 62858). Olba, 4-IX-1894, *C. Pau* (MA 59441 & MA 59534). Montreal del Campo, sin fecha, *C. Pau* (MA 59516). Orihuela del Tremedal, VI-1907, *C. Pau* (MA 12034). Pozondón, 27-VI-1921, *Font Quer* (BC 69789). Puerto de Escandón, 28-VI-1955, *P. Montserrat* (JACA 27355). Sierra de Albarracín, sin fecha, *Almagro* (MA 59533). Sierra de Gúdar, 30-VI-1960, *J. Borja* (MAF 65243). **Valencia.** Puebla de San Miguel (Ademuz), 18-VI-2000, *M. Guara* (BC 32428). Sierra de Chiva, VI-1897, *C. Pau* (MA 11958). **Valladolid.** Villanubla, Finca El Páramo, VI-1967, *Borja* (MAF 101149). San Pelayo, 20-VI-1980, *Fernández Díez* (SALA 22099). **Zaragoza.** Ardisa, cruce de carretera a Puendeluna, 16-V-2001, *D. Gómez* (JACA R264189). Base de la Sierra de Algairén, entre los Puertos de Paniza y Huerva, 15-VI-1969, *Rivas Goday, Izco & Ladero* (MAF 73626). Bujaraloz, Hostal Ciervo, 4-VI-1980, *P. & G. Montserrat* (JACA 158780).

Cabecera del Embalse de Yesa, la canal de Berdún, 30-VI-1991, *De la Fuente & Ortuñez* (MAF 159651). Calatayud, Huérmeda, bordeando el río Jalón, 9-VIII-1999, *S. Pyke* (BC 905753). Entre Huérmeda y Embid, 29-V-2006, *S. Pyke* (BC 905754). El Castellar, 2-V-1999, *S. Pyke* (BC 928694). Entre Cariñena y Daroca, 25-VI-1955, *P. Montserrat* (JACA 23655). Ermita del Buen Acuerdo, Las Cuerlas, 9-VII-1959, *E. F. Galiano* (SEV 233560). Luna, Castilla de Villaverde, 29-V-1999, *G. Mateo et al.* (BC 905768). Monegrillo, Sierra de Alcubierre, 29-V-1988, *J. & G. Montserrat* (JACA 122088). Monte de Herrera, Cariñena, 22-VI-1979, *J. Molero & J.M. Monts.* (BC 636238). Monte Sillero, 25-V-1952, *O. de Bolòs & J. Br.-Bl.* (BC 124408). Retuerta de Pina, supra Salada de Sástago, pr. Puyburel, 20-V-1952, *O. de Bolòs & J. Br.-Bl.* (BC 124409). Santed, laderas del castillo y peñas del entorno, 18-VII-1992, *S. Pyke* (BC 905760). Tosos, embalse de Las Torcas, 8-V-1993, *S. Pyke* (BC 878839). *Sin precisar localidad*: Teruel, sin fecha, *C. Pau* (MA 59517). FRANCIA. **Bouches-du-Rhône**. Aix en Provence, camino de Vauvenargues, 3-VI-1999, *Cebolla & Rivas Ponce* (Herb. Cebolla & Rivas Ponce).





**Lámina 15.2.** *Festuca inops* subsp. *valentina*, (a-k) subida al Mont Cabrer, Cocentaina, Alicante (COFC 61265): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales; **j**, cariópsis en vista adaxial; **k**, cariópsis en vista abaxial.

**b. subsp. valentina** (St.-Yves) Martínez-Sagarra, **comb. nov.**

*Festuca ovina* var. *valentina* St.-Yves in Bull. Soc. Bot. France 72: 1010 (1925)  
[basión.]

*Festuca cinerea* var. *valentina* (St.-Yves) Breistr. in Bull. Soc. Bot. France 110, 89e  
Sess. Extr.: 77 (1961)

*Festuca ovina* subsp. *valentina* (St.-Yves) Bolós, Masalles & Vigo in Collect. Bot.  
(Barcelona) 17: 96 (1988)

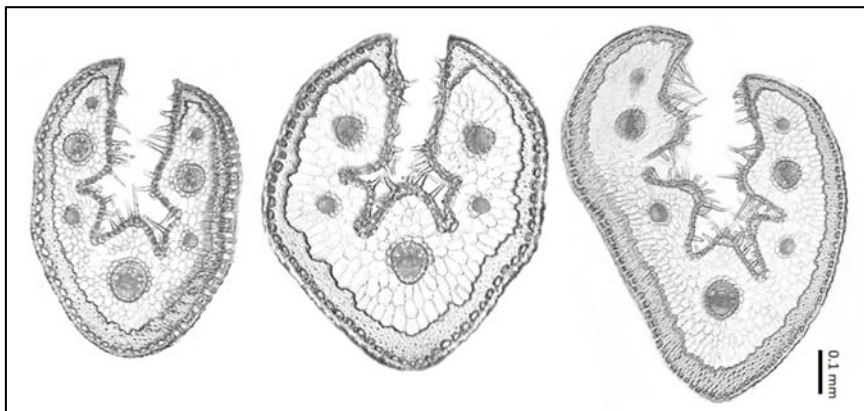
*Festuca ovina* f. *curvula* St.-Yves, nom. in herb. (BC 69803!)

*Ind. loc.*: “Espagne, Province de Valence: Sierra Mariola, leg. Gros 21 Jun. 1923,  
comm. Font Quer (herb. Mus. Barc., herb. St-Y.)”.

*Lectotipo* (designado aquí): “S<sup>a</sup> Mariola (Valencia), Gros, 24-VI-23” (BC 69802!)  
(Foto 15.2).

*Ic.*: lám 15.2 (véase también Cebolla & Rivas Ponce, 2001: 369, sección foliar y  
piezas de la espiguilla).

Tallos hasta de 50(65) cm. Hojas de los brotes estériles con vaina por lo general retrorso-escábrida; aurículas de 0,3-0,9 mm; limbo glabro, de  $\pm$  liso a escábrido, mostrando 5-7 nervios en sección transversal (Figura 15.3). Panícula 4-8(9,5) cm. Espiguillas 7-10(11,5) mm. Gluma inferior 2-4,1(4,3) mm, la superior de 3-5,4(6) mm. Lema 4,4-6,4(6,7) mm, liso o con más frecuencia ligeramente aculeado en el dorso hacia la parte distal, el de la segunda flor mútico o con arista de 0,1-0,9(1) mm.



**Figura 15.3.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. inops* subsp. *valentina*.



Figura 15.2. Lectotipo de *F. ovina* var. *valentina* (BC 69802)

**Número cromosómico:** No conocido. Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía –hexaploide– véase Capítulo 3.

**Floración:** de mayo a julio.

**Distribución mundial:** endemismo de la Península Ibérica.

**Distribución peninsular:** sureste de España. **Esp.:** A Mu V (Mapa 15).

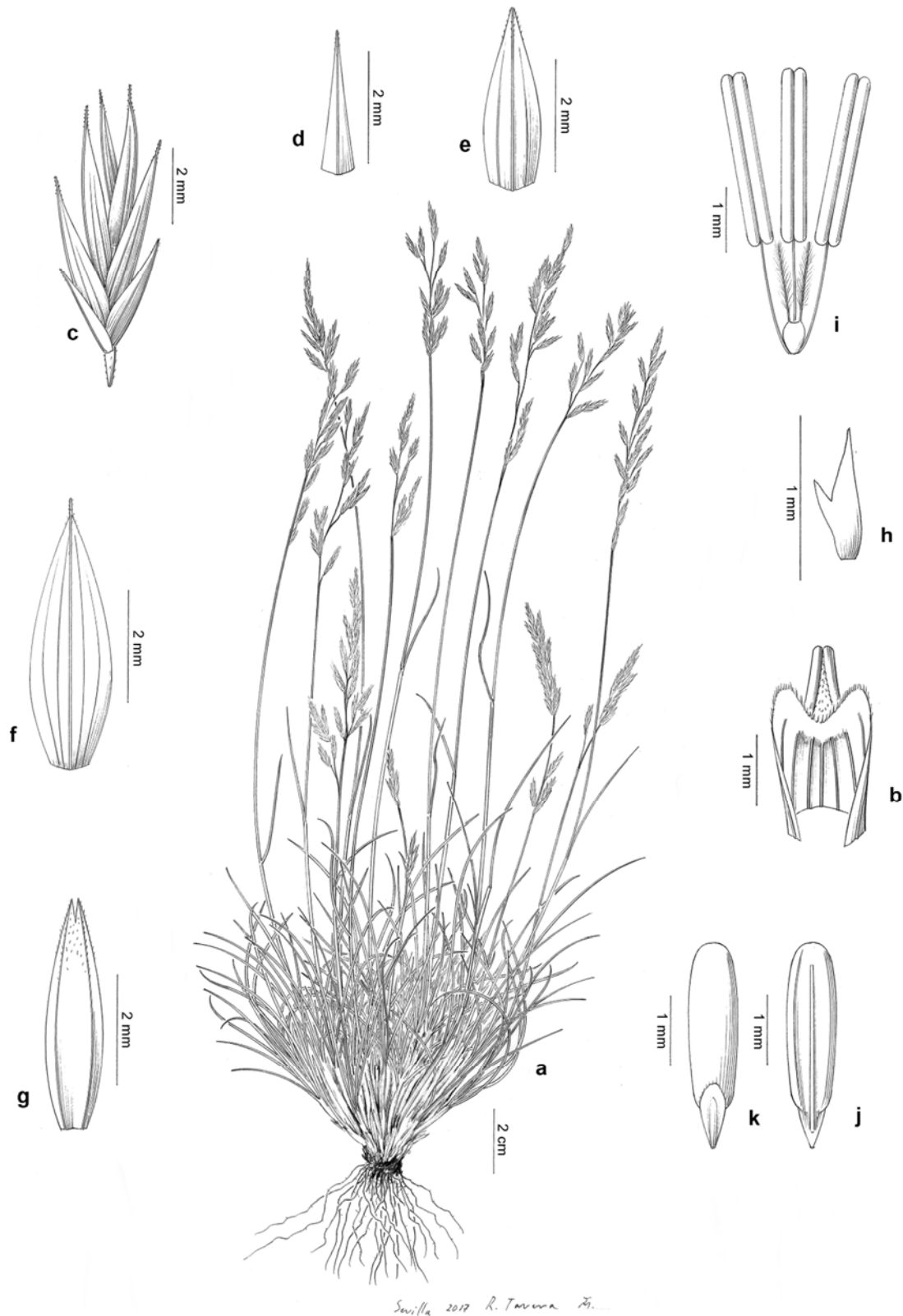
**Ecología:** pastos xerófilos, en claros de matorrales y repisas rocosas, en substratos calcáreos; 1.050-1.300 m.

#### **Observaciones.-**

Devesa *et al.* (2013) seleccionaron como lectotipo de *Festuca valentina* el material contenido en el pliego BC 69803, en cuya etiqueta Saint Yves escribió “*F. ovina* L. ssp. *eu-ovina* Hack. var. (nova) *valentina* S<sup>t</sup>-Yves f<sup>n</sup> *curvula*”. Sin embargo, para asegurar que el tipo corresponde a la forma típica, se opta por leptotipificar nuevamente, y escoger como lectotipo la planta contenida en el pliego BC 69802 (Foto 15.2), en cuya etiqueta figuran los mismos datos de procedencia pero sin el epíteto “*curvula*”. De la supuesta forma “*curvula*” no se ha encontrado hasta la fecha ninguna publicación en la que el autor la diera a conocer. Por otro lado, señalar que si bien en la indicación locotípica se indica que la recolección fue el 21 de junio de 1923 (Saint Yves, 1925), en todo el material que ha sido examinado figura el día 24 (p. ej. BC 69802, BC 69803 y G 165673), lo que puede obedecer a un error del autor en la transcripción de la fecha de la etiqueta.

#### **Material estudiado:**

**Alicante.** Agres, valle de los Tejos, Sierra de Mariola, 11-VII-1992, *Rigual, Solanas & A. de la Torre* (ABH 2118 & SALA 90615). Biar, el Reconco, 9-V-1987, *A. de la Torre & F. Alcaraz* (ABH 249 & ABH 1439). Castalla, Sierra Maigmó, El Despeñador, 16-V-1995, *J. C. Cristobal* (ABH 12939). Cocentaina, Sierra de Mariola, Mont Cabrer, 15-VI-2013, *G. Martínez* (COFC 61277 & COFC 61262, COFC 61263, COFC 61265); ídem, 24-VI-2013, *C. Morales* (COFC 61258 & COFC 61259); ídem, 10-VI-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61865). Sierra de Mariola, Font del Povet, 24-VI-2013, *C. Morales* (COFC 61261). Sierra del Maigmó, 12-V-1963, *A. Rigual* (ABH 23336 & MA 371022). Sierra de Onil, 24-VII-1990, *F. Alcaraz & A. de la Torre* (MUB 31657). Sierra de Serrella, Famorca, 2-VII-1984, *G. Mateo & R. Figuerola* (JACA 109086). **Murcia.** Barranco de la Garrafía, Sierra del Carche, Jumilla, 13-VI-1982, *F. Alcaraz* (MUB 8054). **Valencia.** Sierra Mariola, *Gros*, 24-VI-1923 (BC 69802 & BC 69803).



**Lámina 16.1.** *Festuca greuteri* var. *greuteri*, (a-i) Puerto de La Losa, Sierra de Guillimona, Granada (COFC 61365); (j, k) subida al Cerro Almadén, Sierra de Mágina, Jaén (COFC 64054): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales; **j**, cariosopsis en vista adaxial; **k**, cariosopsis en vista abaxial.



16. *F. greuteri* Martínez-Sagarra, **sp. nova**<sup>10</sup>

*Festuca segimonensis* auct. hisp. p.p., non *F. segimonensis* Fuente, Joch. Müll. & Ortúñez (Hack.) Markgr.-Dann. (1978)

*Holotipo*: ESP. Granada: Sierra de Guillimona, puerto de la Losa, 38°0'13"N 2°35'24"W, 04/06/2014, calizas, en márgenes de carretera, E. López & G. Martínez, GM22/14 (COFC 65825) (Foto 16.1)

*Ic.*: lám 16.1.

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 55(65) cm × 0,4-0,7 mm, erectos, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, finamente estriados, glabros, lisos o más rara vez antrorso-escabriúsculos bajo la inflorescencia, con 1(2) nudos visibles y próximos hacia la parte inferior, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres en 2/3-3/4 de su longitud, verde y herbácea al principio, papirácea y pajiza al final, glabra, lisa, con 7-9 nervios, que no se disgrega en fibras en la madurez; aurículas 0,1-0,5(0,8) mm, a veces desiguales, obtusas, brevemente cilioladas en el ápice; lígula 0,1-0,5 mm, membranácea, truncada, ciliolada; limbo (1,5)2-15(20) cm × 0,6-1 mm, setáceo, rara vez casi junciforme, erecto-curvado, a veces ± sigmoide en el extremo, ± rígido, no pungente, conduplicado, de sección de elíptica a obovada –mostrando en sección transversal el esclerénquima subepidérmico continuo en la cara abaxial, a veces algo interrumpido, ausente sobre las costillas, 7(9) nervios, 4 valles y 3(5) costillas, con cara adaxial escábrida en toda la superficie, y cara abaxial lisa (Figuras 16.1 y 16.2)–, verde y con frecuencia pruinoso, glabro, liso o ligeramente antrorso-escabriúsculo, con ápice de obtuso a agudo, por lo general aculeado. Hojas caulinares 1(2), similares a las de los brotes estériles, con aurículas de 0,2-0,8 mm, lígula de 0,2-0,4 mm, y limbo de 1,3-6 cm × 0,4-0,7 mm. Inflorescencia 2-8,5(9) cm, en panícula densa, oblongo-elipsoidal, con 13-29(32) espiguillas, y eje provisto de 9-11 nudos –entrenado más bajo de (0,5)1,5-2,5(3) cm–, densamente antrorso-escábrido, con 1-3(5) ramas –primera rama simple, de 1-4 cm y con 2-6 espiguillas–, solitarias, erectas y ± adpresas, por lo general erecto-patentes en la antesis–. Espiguillas (5,5)6-9,5(11,5) mm, comprimidas lateralmente, elípticas, verdes

---

<sup>10</sup> La descripción del taxón en inglés, de acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas (2011), se hará en la publicación correspondiente.

o verdoso-purpúreas, con pedúnculo de 0,5-4,5 mm, ligeramente engrosado en el extremo, (3)4-7(8) flores fértiles y 1 flor estéril apical y  $\pm$  rudimentaria. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, cilioladas, lisas o imperceptiblemente aculeadas en los bordes y en el nervio medio de la mitad superior del dorso, agudas o acuminadas, verdes; la inferior de (1,6)2-4(4,3) mm, linear-lanceolada, con 1 nervio; la superior de (3)3,2-5(6,3) mm, ovada-lanceolada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema (3,6)4,2-6,7 mm, ovado-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes estrechamente escariosos, ciliolados en el tercio superior y hacia la base, con acúleos dispersos en la mitad superior del dorso y sobre el nervio medio, verdoso o verdoso-purpúreo en los márgenes y hacia el ápice, con 5 nervios, el de la flor inferior con arista de 0,1-1,4 mm, el de la segunda con arista de (0,1)0,2-2(2,5) mm, y hasta de 1,5 mm en el resto, escábrida; callo  $\pm$  elíptico. Pálea (3,5)4-5,7(6) mm, subigual o algo más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Anteras (1,7)1,9-3,4(3,6) mm, lineares, amarillas. Ovario glabro. Lodículas 0,8-0,9 mm, bilobuladas. Cariopsis 2,6-3,4 mm, adherida a la pálea.

**Número cromosómico:** no conocido, aunque los niveles de ploidía inferidos en este estudio mediante FCM (ver Capítulo 3) son el tetraploide (4x, en las sierras de Baza y Tejada) y hexaploide (6x, en las sierras de María, Camarolos, Mágina, La Sagra y Guillimona).

**Floración:** de mayo a julio.

**Distribución mundial:** endemismo de la Península Ibérica.

**Distribución peninsular:** sureste de España (Sierras Béticas). **Esp.:** Al Gr J Ma (Mapa 16).

**Ecología:** pastos xerófilos supramediterráneos, en claros de matorral y repisas rocosas, sobre substratos básicos (calizas y dolomías); 1.300-2.200 m (Foto 16.2).

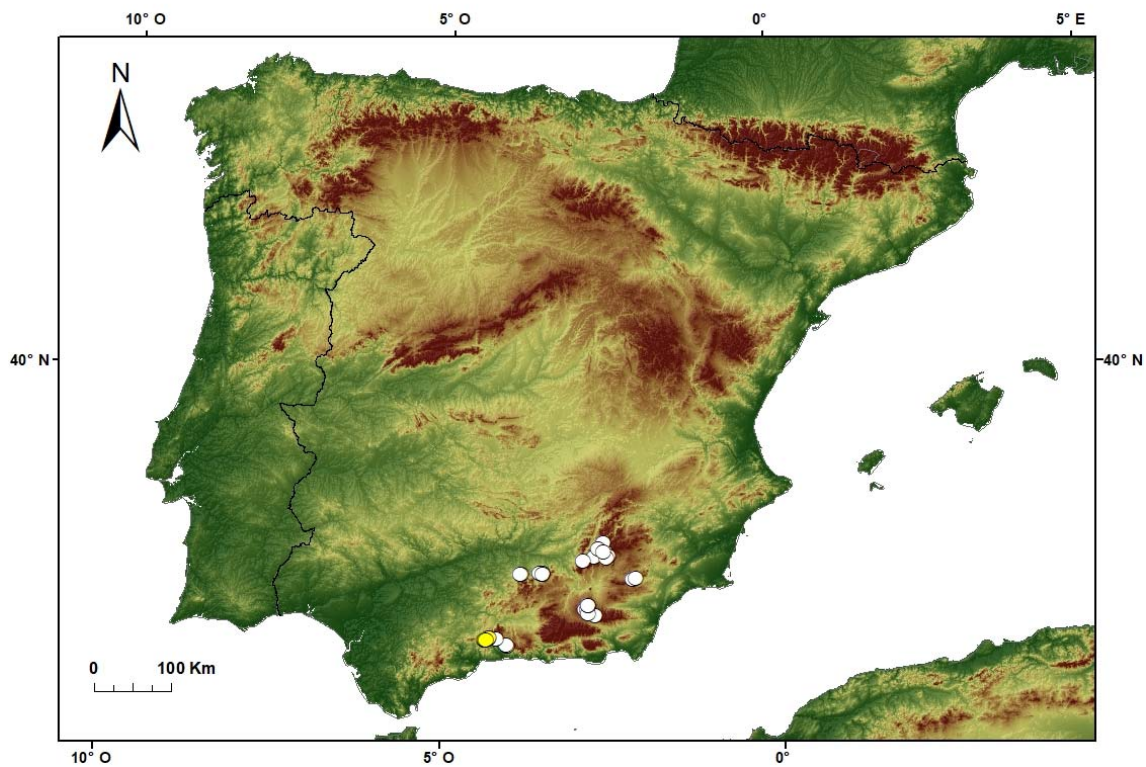
#### **Observaciones.-**

En las prospecciones efectuadas por las sierras calcáreas del sureste de España (Mapa 16), se detectaron algunas plantas que no se ajustaban morfológicamente a ninguna otra especie descrita, y que en los herbarios habían sido identificadas erróneamente como *F. segimonensis* y *F. longiauriculata* (Catalán, 2009; Devesa *et al.*, 2013; Cabezudo *et al.*, 2016). Así, la vaina de las hojas de los brotes estériles es abierta y con los bordes

solapados en la nueva especie, mientras que en *F. segimonensis* es casi siempre cerrada. Además, ambas especies muestran diferencias en el patrón anatómico de la sección transversal del limbo (en *F. greuteri* las costillas no son tan prominentes ni tienen islotes de esclerénquima en la cara adaxial), y en el tamaño de la arista del lema, que es menor en *F. greuteri* var. *greuteri*. Por otro lado, *F. greuteri* se diferencia de *F. longiauriculata* sobre todo en el menor desarrollo de sus aurículas y aristas (en la var. *greuteri*), entre otros caracteres.

La nueva especie, cuya área de distribución se extiende desde la Sierra de María (Almería) a la Sierra de Camarolos (Málaga), presenta en el territorio cierta variabilidad morfológica, por ejemplo en lo concerniente al tamaño de las piezas florales (los menores valores se han observado en algunos individuos de la Sierra de Baza y de Sierra Tejada), una variación sutil y gradual tal vez relacionada con las diferencias cromosómicas y/o de tamaño genómico (véase Capítulo 3). Algo similar se observa también en la rigidez del limbo de las hojas y su patrón anatómico, existiendo un gradiente de estos caracteres entre las plantas de las poblaciones más orientales (por ejemplo, en las sierras de María, Guillimona y Castril, con limbo de las hojas más rígido, de borde liso y sección elíptica, y con el esclerénquima continuo y grueso) y las más occidentales (Sierra de Camarolos), en las que las plantas tienen hojas con limbo por lo general más flácido, con sección transversal de contorno obovado o a veces casi en forma de V y mostrando ocasionalmente el esclerénquima interrumpido, a veces casi en islotes muy decurrentes en los márgenes y en la base.

Más determinante es el tamaño de arista, que permite reconocer dos variedades. La var. *greuteri* reúne plantas con lemas de arista corta, hasta de 1,3(1,5) mm, distribuidas por toda el área de la especie. Mucho más localizadas están las plantas de la var. *camarolensis*, que presentan lemas con arista de más de 1,5 mm, y piezas florales ligeramente más grandes –aunque con rangos de variación solapados con la anterior–, todas ellas restringidas a la Sierra de Camarolos y del Jobo (Málaga), en donde también pueden aparecer plantas de la variedad típica.



**Mapa 16.2.** Área de distribución de *F. greuteri* var. *greuteri* (círculos blancos) y *F. greuteri* var. *camarolensis* (círculos amarillos) en la Península Ibérica.



**Foto 16.2.** Ambiente donde crece *F. greuteri* var. *greuteri* (Sierra de Guillimona, Granada)



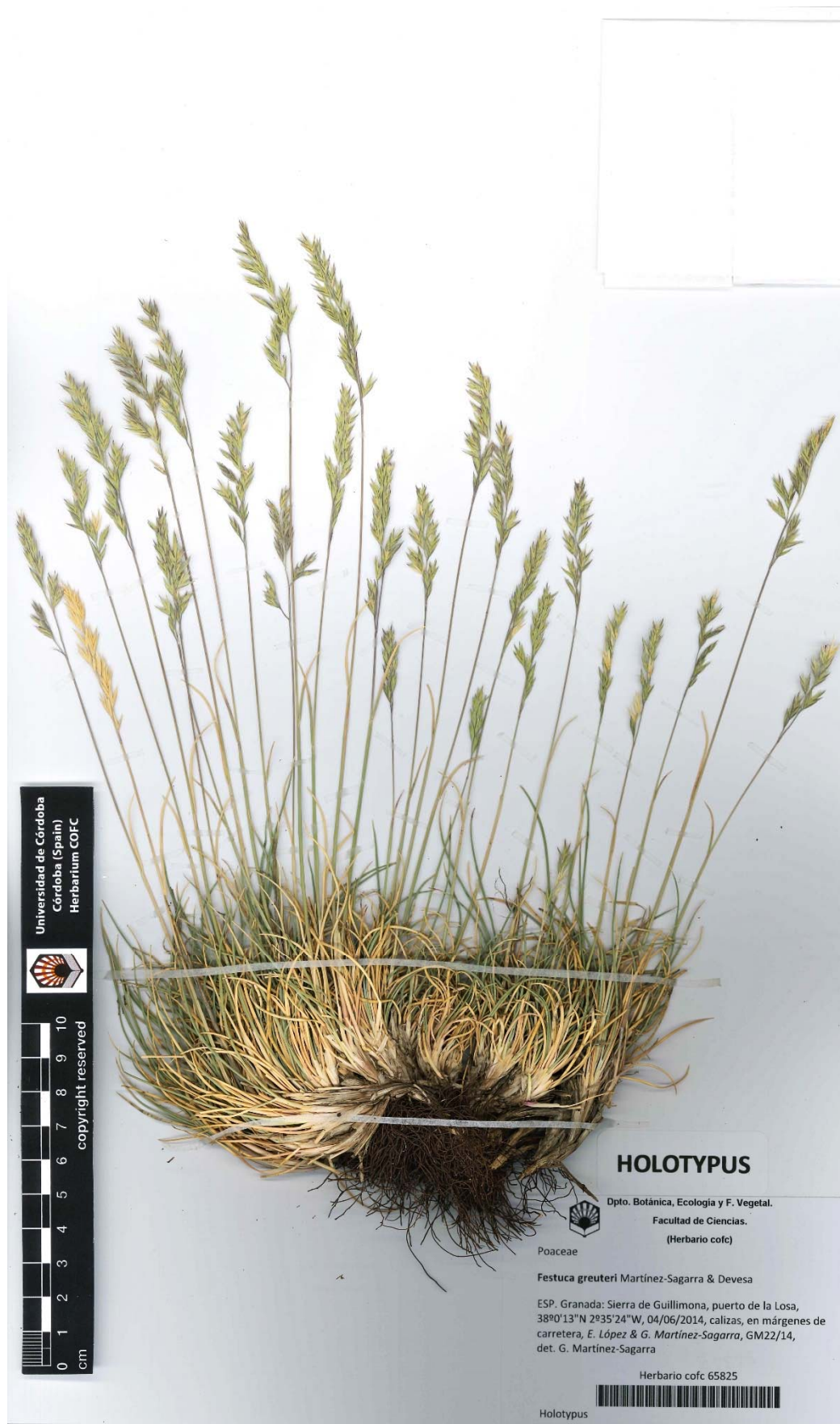


Foto 16.1. Holotipo de *F. greuteri* (COFC 65825)

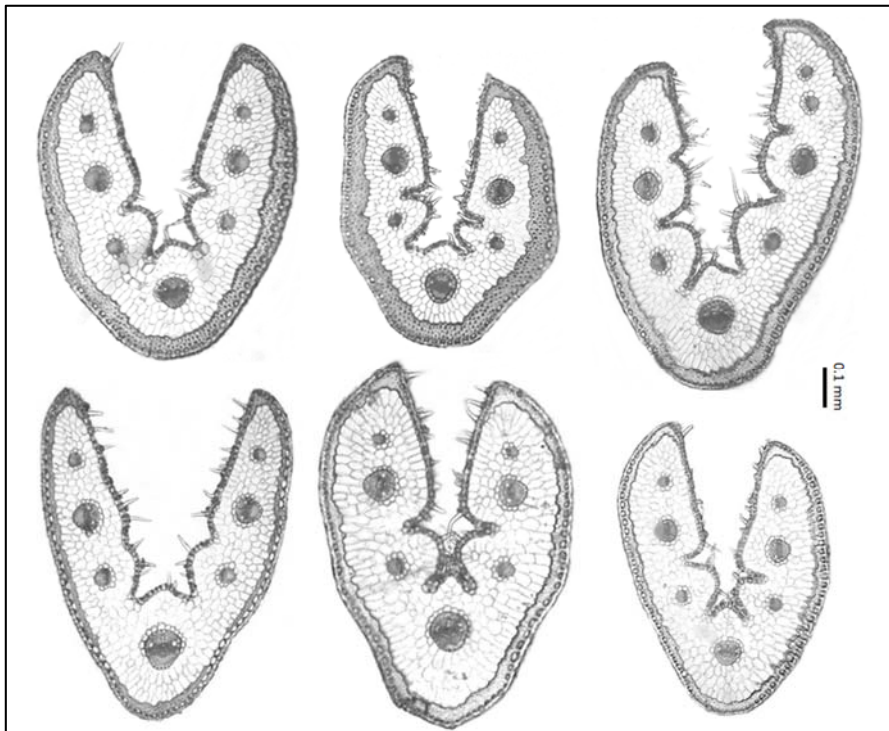


*Clave para variedades*

1. Lema de la segunda flor con arista de (0,1)0,2-1,3(1,5) mm .....***α***. var. **greuteri**  
 –. Lema de la segunda flor con arista de 1,6-2,5(3) mm ..... ***β***. var. **camarolensis**

***α***.var. **greuteri**

Hojas de los brotes estériles con limbo glabro, ± liso o ligeramente aculeado, mostrando en sección transversal el esclerénquima subepidérmico por lo general continuo (Figura 16.1). Gluma inferior de (1,6)2-3,2(3,5) mm, la superior de (3)3,2-4,5(4,8) mm. Lema (3,6)4,2-6 mm, el de la segunda flor con arista de (0,1)0,2-1,3(1,5) mm.



**Figura 16.1.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. greuteri* var. *greuteri*.

**Floración:** de mayo a julio.

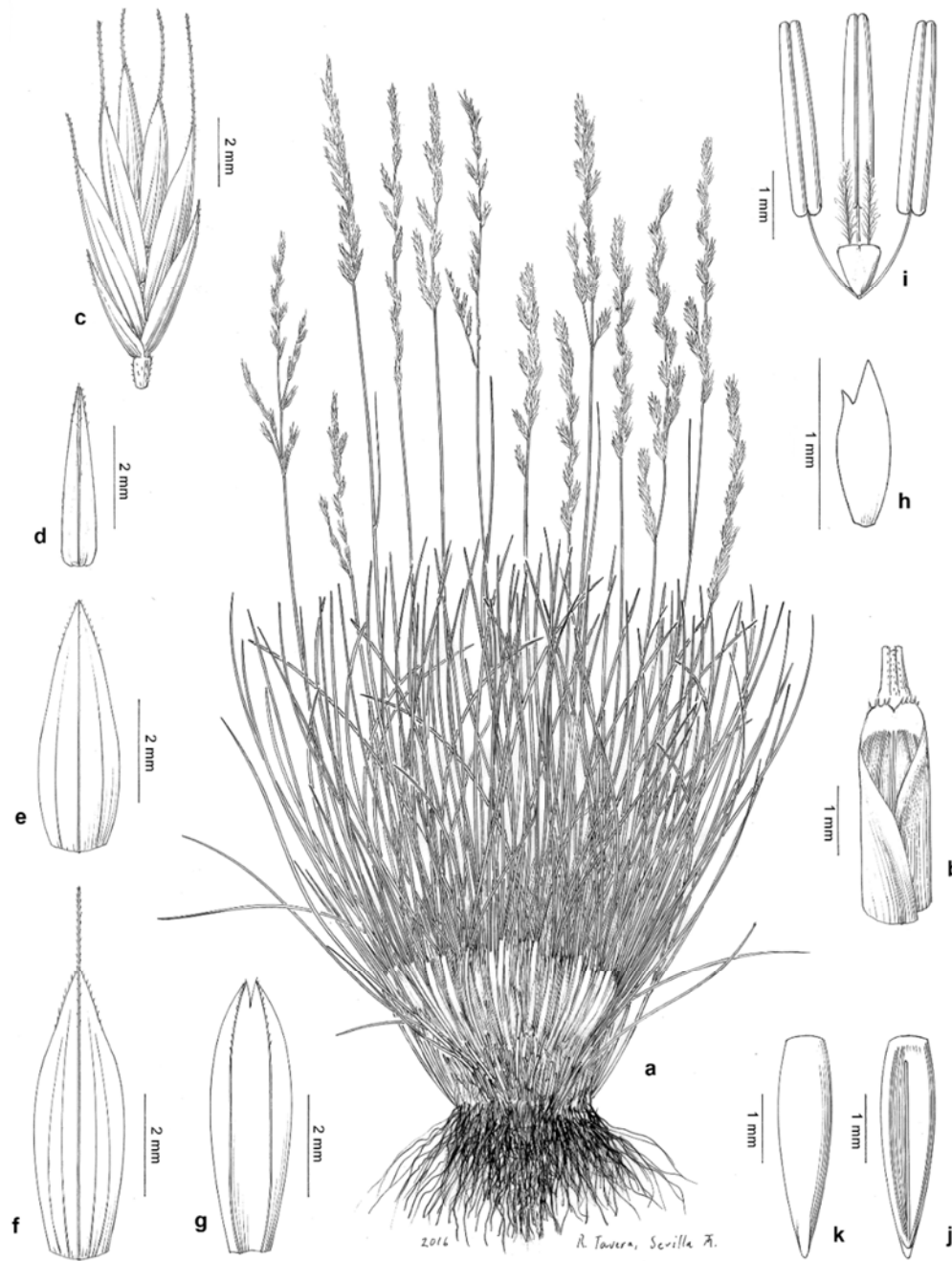
**Distribución mundial:** endemismo de la Península Ibérica.

**Distribución peninsular:** sureste de España (Sierras Béticas: sierras de Baza, Camarolos, Castril, Cazorla, Guillimona, Mágina, María, Sagra, Seca, Segura, y Tejada). **Esp.:** Al Gr J Ma (Mapa 16).

**Ecología:** pastos xerófilos supramediterráneos, en claros de matorral y repisas rocosas, sobre substratos básicos (calizas y dolomías); 1.300-2.200 m.

**Material estudiado:**

ESPAÑA. **Almería.** Sierra de María, 8-VI-1951, *sin recolector* (MA 176233); ídem, 19-VI-2013, *E. López & G. Martínez* (COFC 61305 & 61329). **Granada.** Alhama de Granada, P. N. de las Sierras de Tejada, Almijara y Alhama, Las Llanadas, 30-VI-2015, *F. Soriguer* (MGC 81452 & 81453); ídem, Las Llanadas-Puerto del Lobo, 11-VI-2011, *B. Cabezudo, A. V. Pérez Latorre, N. Hidalgo Triana & M. Pavón* (MGC 83283). Sierra de Baza, 4-VII-1975, *E. F. Galiano et al.* (SEV 204909 & 205037); ídem, Calar del Descabezo, 26-VI-1985, *J. Torres, G. Blanca & C. Morales* (GDAC 26292). Sierra de Baza, Calar de Asgra (?), 23-VII-1975, *B. Cabezudo & S. Talavera* (SEV 268573). Sierra de Baza, La Benajara, 17-VII-1984, *J. Torres, G. Blanca & C. Morales* (GDAC 26301). Sierra de Baza, Los Payos, Calar de la Rapa, 19-VI-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61433). Sierra de Baza, Prados del Rey, 19-VI-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61434); ídem, 15-VII-1980, *A. T. Romero & C. Morales* (GDAC 24603); ídem, 29-VI-1983, *J. Torres, G. Blanca & C. Morales* (GDAC 26290); ídem, 16-VII-1985, *J. Torres, G. Blanca & C. Morales* (GDAC 28998). Sierra de Baza, Santa Bárbara, 21-VI-1988, *B. Valdés, S. Talavera, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz & J. M. Romero* (SEV 204980). Sierra de Castril, 14-VII-1992, *C. Passera & C. Morales* (GDAC 37633, 37634 & 37635). Sierra de la Guillimona, Puerto de la Losa, desde la Puebla de Don Fadrique, 20-VI-2013, *E. López & G. Martínez* (COFC 61306); ídem, 4-VI-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61365); ídem, 23-VII-2015, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62130). Sierra de María, 9-VI-1992, *A. Pallarés* (MA 648953). Sierra de la Sagra, 18-VII-1980, *A. T. Romero* (GDAC 24606). Sierra de la Sagra, cara norte, 4-VI-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61361). Sierra de la Sagra, cara sur, 18-VI-1980, *A. T. Romero* (GDAC 24607). **Jaén.** Calar Palomas, 14-VI-1956, *Bellot & Casaseca* (MA 447989; mezcla con *F. segimonensis*). Santiago de la Espada, 14-VI-1956, *L. Ceballos* (MA 170017 & 170018). Sierra de Cazorla, Poyos de la Mesa, 27-VI-1986, *F. Gómez Mercado* (HUAL 15549). Sierra del Cuarto, VII-1902, *E. Reverchon* (MA 265609 & MA 795925). Sierra de Mágina, camino de subida al cerro Almadén, 17-VI-2017, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 64053 & COFC 64055); ídem, bajada desde el Pico Almadén hacia Mancha-Real, 24-VI-2013, *J. A. Devesa, E. López & G. Martínez* (COFC 61358). Sierra Mágina, Pico Almadén, 24-VI-2013, *J. A. Devesa, E. López & G. Martínez* (COFC 61366 & 61483). Cerro Jabalcuz, subida al Puerto del Aire desde la Urbanización Bellavista, 18-VI-2017, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 64056). Subida a Jabalcuz, Torredelcampo, 23-V-1987, *C. Fernández et al.* (MA 554506). **Málaga.** Antequera, Sierra de Camarolos, entre el Cerro Cruz y El Realengo, 02-VII-2014, *J. García-Sánchez & F. Soriguer* (MGC 79712). Colmenar, sierra del Jobo, Puerto de los Perdigones, alrededores de la gran dolina, 15-VI-2016, *B. Cabezudo & F. Soriguer* (MGC 83496). Colmenar, subida al Chamizo desde el Alto del Hondonero, 18-VI-2015, *A. V. Pérez Latorre & F. Soriguer* (MGC 81356). Colmenar/Antequera, Sierra de Camarolos, nacimiento del río Guadalmedina, entre el Cerro Cruz y los Tajos de Marchena, 13-VI-2014, *A. V. Pérez Latorre, J. García-Sánchez & F. Soriguer* (79406, 79345 & 79369). Sedella, Sierra de Tejada, Las Llanadas, 10-VI-1982, *J. M. Nieto & B. Cabezudo* (MGC 27570); ídem, 21-VII-2015, *B. Cabezudo, J. A. Devesa, G. Martínez & A. V. Pérez Latorre* (COFC 62122 & COFC 62125). Villanueva del Rosario, Sierra de Camarolos, 10-VI-2015, *B. Cabezudo, J. A. Devesa, G. Martínez & F. Soriguer* (COFC 62139, 62141, 62142, 62143, 62145, 62146, 62152 & 62153); ídem, Sierra del Jobo, Puerto entre el Chamizo y La Torca, 18-VI-2015, *A. V. Pérez Latorre & F. Soriguer* (MGC 81359).

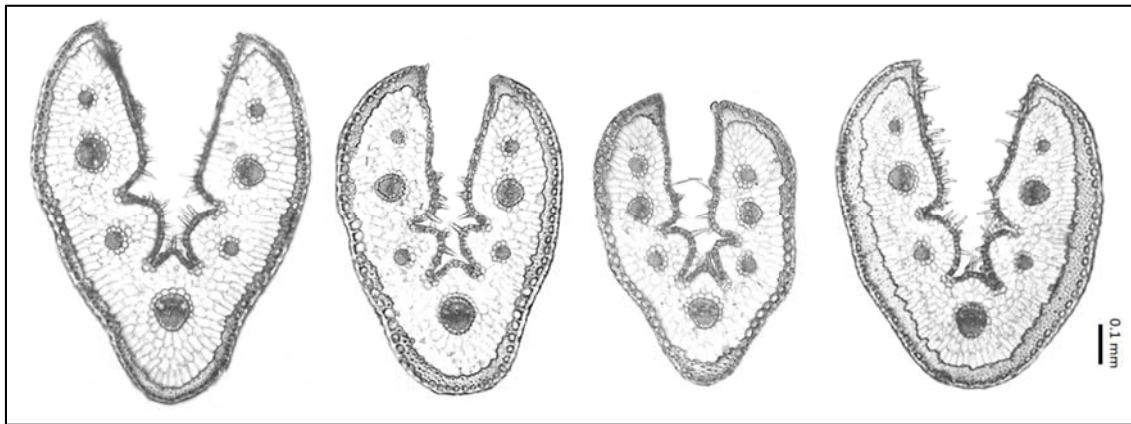


**Lámina 16.2.** *Festuca greuteri* var. *camarolensis*, (a-j) Sierra de Camarolos, Málaga (COFC 62140): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales; **j**, cariopsis en vista adaxial; **k**, cariopsis en vista abaxial.

***β.* var. *camarolensis* Martínez-Sagarra, var. *nova***

*Holotipo*: ESP. Málaga: Villanueva del Rosario, Sierra de Camarolos, 1400-1450 m, 10/06/2015, calizas, B. Cabezudo, J. A. Devesa, G. Martínez-Sagarra & F. Soriguer, GM11/15 (COFC 65824) (Foto 16.2).

Hojas de los brotes estériles con limbo netamente aculeado, mostrando en sección transversal el esclerénquima subepidérmico continuo o con más frecuencia interrumpido (Figura 16.2). Gluma inferior de 2,8-4(4,3) mm, la superior de 4-6(6,3) mm. Lema 4,8-6,7 mm, el de la segunda flor con arista de 1,6-2,5(3) mm.



**Figura 16.2.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. greuteri* var. *camarolensis*.

**Floración:** de mayo a julio.

**Distribución mundial:** endemismo de la Península Ibérica.

**Distribución peninsular:** sureste de España (sierras de Camarolos y del Jobo). **Esp.:** Ma (Mapa 16).

**Ecología:** pastos xerófilos supramediterráneos, en claros de matorral, repisas rocosas, a veces sobre suelos con encharcamiento temporal; sobre substratos básicos (calizas) y arcillas; 1.300-1.450 m.

**Material estudiado:**

ESPAÑA. **Málaga.** Colmenar-Antequera, Sierra de Camarolos, Sierra del Jobo, zona superior, cercanías del Puerto de los Perdigones, 3-VI-2016, B. Cabezudo, A. V. Pérez Latorre & F. Soriguer (MGC 83112). Sierra de Camarolos, nacimiento del río Guadalmedina, entre el Cerro Cruz y los Tajos de Marchena, 13-VI-2014, A. V. Pérez Latorre, J. García-Sánchez & F. Soriguer



Foto 16.2. Holotipo de *F. greuteri* var. *camarolensis* (COFC 65824).



(MGC 79405). Colmenar, vertiente oeste del Tajo de la Víbora, 18-VI-2015, A. V. Pérez Latorre & F. Soriguer (MGC 81409). Villanueva del Rosario, Sierra de Camarolos, 10-VI-2015, B. Cabezudo, J. A. Devesa, G. Martínez & F. Soriguer (COFC 62140, COFC 62144, 62147, 62148, 62150, 62151 & 62153, 62154). Sierra del Jobo, cara norte del Pico Chamizo, 20-VI-2013, B. Cabezudo & F. Soriguer (MGC 76195). Sierra del Jobo, alrededores del Rodadero, 20-VI-2013, B. Cabezudo & F. Soriguer (MGC 77836). Sierra del Jobo, vertiente oeste del Tajo de la Víbora, 18-VI-2015, A. V. Pérez Latorre & F. Soriguer (MGC 81437).



**17-18. Grupo *F. occitanica* – *F. ochroleuca***

Los taxones incluidos aquí se encuentran todavía en fase de estudio. Se trata de dos especies cuya área de distribución se adentra de manera finícola en el noreste de España. Ambas están presentes en la flora peninsular aunque con una representación menor de la que podría deducirse del material de herbario así identificado, pues en muchas ocasiones lo ha sido de manera errónea. A lo largo del año 2019 se procederá a una recolección intensiva de material, tanto en el territorio peninsular como en Francia, al objeto de conocer mejor su variabilidad morfológica, por lo que las descripciones ofrecidas aquí son tan solo provisionales.

**17. *F. occitanica* (Litard.) Auquier & Kerguélen in Lejeunia ser. 2, 75: 39 (1975)**

*Festuca ovina* var. *occitanica* Litard. in Candollea 10: 122 (1945) [basión.]

*Festuca ovina* var. *ruscinonensis* Litard. in Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 82: 111 (1947). [Ind. loc.: “Pyrénées-Orientales: prope pago “Casas-de-Pena” dicto, in rupibus, ubi cl. Lagrèze-Fossat d. 7 maji 1870 inventit. - Tipo in hb. Lagrèze-Fossat in Mus. hist. nat. Tolos.; no visto”]

*F. cinerea* var. *ruscinonensis* (Litard.) Breistr. in Bull. Soc. Bot. France 110, 89e Sess. Extr.: 78 (1961)

*Tipo*: “Habitat in Gallia: Hérault: St. Guilhem le Désert ubi cl. Sennen d. 7 Jun. 1898 inventit, tipo in hrb. Litard” (BC 85894 imagen!).

*Ic.*: Véanse Kerguélen & Plonka, 1989: 222; Portal, 1999: 214.

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 37(43) cm × 0,3-0,4 mm, erectos, cilíndricos, estriados, glabros, lisos o a veces escábridos bajo la panícula, verdes, con 1 nudo visible, glabros y lisos, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres hasta el 1/2 o 1/3 distal, herbácea al principio, papirácea y pajiza al final, glabra y lisa, con 7 nervios, marcescente, que no se disgrega en fibras en la madurez o a veces solo en la base; aurículas de 0,1 mm o apenas notorias, obtusas, brevemente cilioladas en el ápice; lígula 0,1-0,2 mm, membranácea, truncada, ciliolada; limbo 2,5-7 cm × 0,4-0,7 mm, de capiliforme a setáceo, curvado o sigmoide hacia el ápice, no pungente, conduplicado, de sección obovada, elíptica o ± orbicular –mostrando hacia la cara abaxial

el esclerénquima subepidérmico continuo, con 7 nervios, con cara adaxial aculeada, 2-4 valles y 1-3 costillas, y la abaxial por lo general lisa (Figura 17)–, glabro, de liso a ligeramente antrorso-escábrido, glauco o no, pruinoso o no, de ápice obtuso o ± agudo, por lo general aculeado. Hojas caulinares 1(2), similares a las de los brotes estériles, con aurículas de 0,1-0,2 mm, lígula de 0,1-0,3 mm, y limbo de 0,8-2 cm × 0,3-0,4 mm. Inflorescencia 2,2-5 cm, en panícula ± condensada, cilíndrica u estrechamente ovado-oblonga, con 8-15 espiguillas, y eje provisto de 7-9 nudos, antrorso-escábridos, con 0-2 ramas –primera rama simple, de 0,8-2 cm y con 4-5 espiguillas– hacia la base, solitarias, trígonas, adpresas o erecto-patentes. Espiguillas 7-8,5(9) mm, comprimidas lateralmente, elípticas, verdes o ligeramente verdoso-púrpuras, pedunculadas, con pedúnculo de 0,8-3,2 mm, ligeramente engrosado en el extremo, con 3-6 flores fértiles y en ocasiones también con 1 flor estéril apical y ± rudimentaria. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos y a menudo brevemente ciliolados, acuminadas, verdes o verdoso-púrpuras; la inferior de (2)2,5-3 mm, lanceolada o estrechamente ovado-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de 3,4-4,1 mm, lanceolada u ovado-lanceolada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema (4)4,7-5,4 mm, lanceolado u ovado-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes estrechamente escariosos y por lo general ciliolados, glabro, con algún acúleo en el dorso hacia la parte apical, verdes o ligeramente verdoso-púrpuras, con 5 nervios; callo elíptico o circular; lema de la flor inferior con arista de 0,8-1 mm, el de la segunda flor con arista (1)1,5-2 mm, y el resto con arista hasta de 2,2 mm, escábrida. Pálea 4,5-5 mm, subigual al lema, bidentada, con 2 quillas imperceptiblemente escábridas hacia la parte apical. Anteras 2-2,4 mm, linear-oblongas, amarillentas. Ovario glabro. Lodículas 0,8 mm, de bífidas a bilobadas. Cariopsis 2,3-2,6 mm.

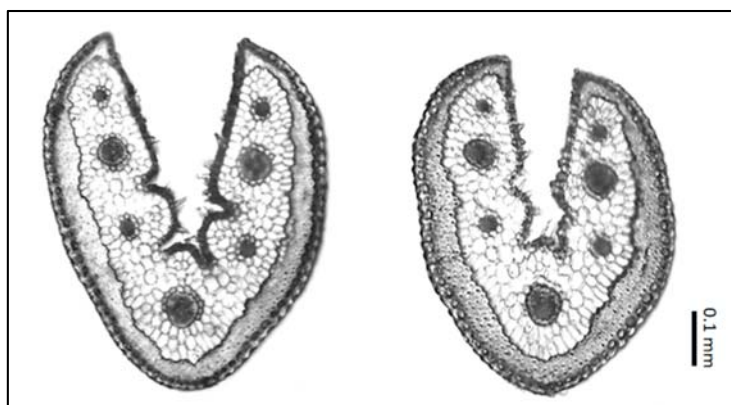


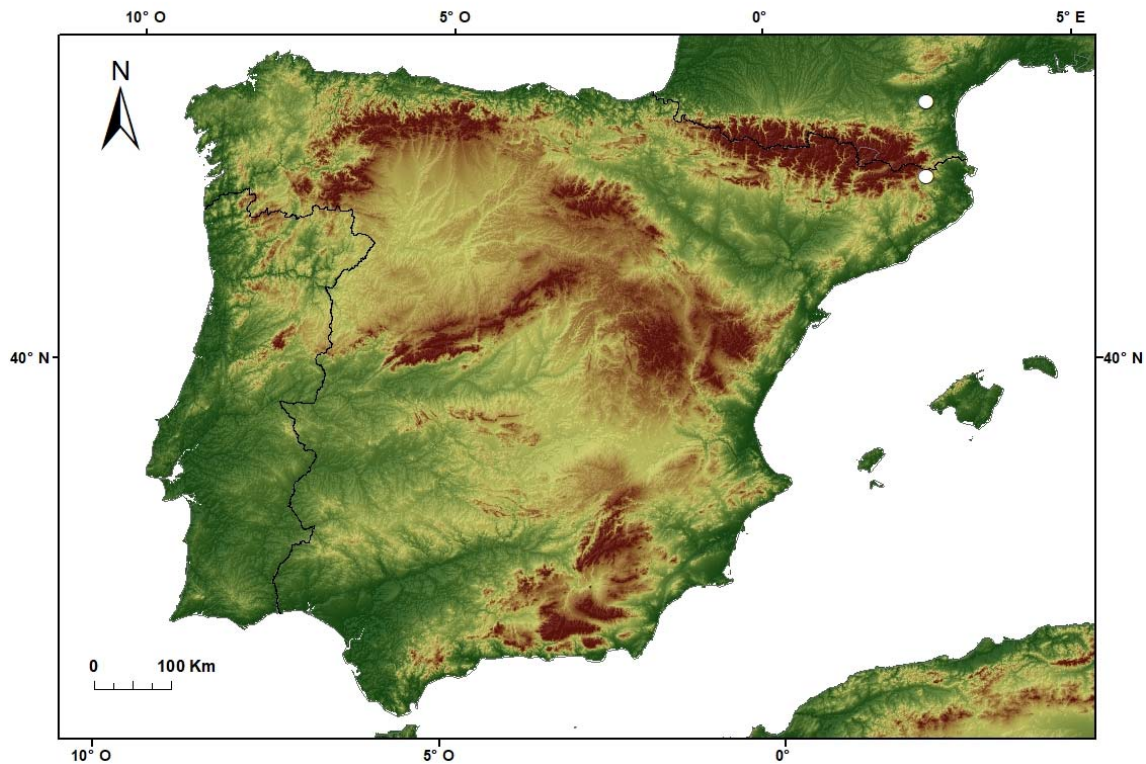
Figura 17. Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. occitanica*.

**Floración:** de mayo a julio.

**Distribución mundial:** Península Ibérica y sureste de Francia.

**Distribución peninsular:** noreste de España. **Esp.:** Ge. (Mapa 17)

**Ecología:** pastizales xerófilos de baja y media montaña, en claros de matorral, pastizales pedregosos y garrigas; sobre substratos calcáreos; 760-1.560 m.



**Mapa 17.** Material estudiado de *F. occitanica* en la Península Ibérica y Francia.

#### **Observaciones.-**

Taxón del sureste de Francia, que alcanza de manera finícola algunas localidades de Gerona (Cebolla & Rivas Ponce, 2003b), aunque también se ha indicado para el norte de la provincia de Barcelona (Pyke, 2013). El material español estudiado hasta ahora es muy escaso, y se corresponde con dos poblaciones gerundenses muy cercanas entre sí. El pliego de Barcelona señalado por Pyke [Borredà, prop de l'ermita de Sant Martí de Boatella, 15-VI-2011, *N. Ibáñez et al.* (BC923580)] no ha podido ser estudiado, pero muy cerca de esta ubicación [Borredà, Riera de Merles (COFC 62085)] abundan plantas en las que la arista del lema no supera 1 mm de longitud, y que se identifican con *F. inops* subsp. *inops*, muy parecida a la anterior, de la que se diferencia precisamente por el menor



tamaño de la arista, por lo que es importante confirmar la identidad de aquellas, lo que se espera hacer más adelante.

En el estudio provisional llevado a cabo, se han incluido plantas francesas procedentes de Monte Alarico (Aude), localidad que señalan para el taxón Kerguélen & Plonka (1989), y cuya identidad no ofrece duda alguna.

***Material estudiado:***

ESPAÑA. **Gerona.** Montagut (Alta Garrotxa), cima del Comanegra, 10-VIII-1987, X. Viñas (HGI 14368, 14339). Albanyà (Alta Garrotxa), cara sur del Bassegoda, 21-VI-1987, X. Viñas (HGI 14356). FRANCIA. Aude, Monte Alarico, 28-VI-1999, C. Cebolla & M. A. Rivas Ponce (herbario Cebolla & Rivas Ponce s/n).

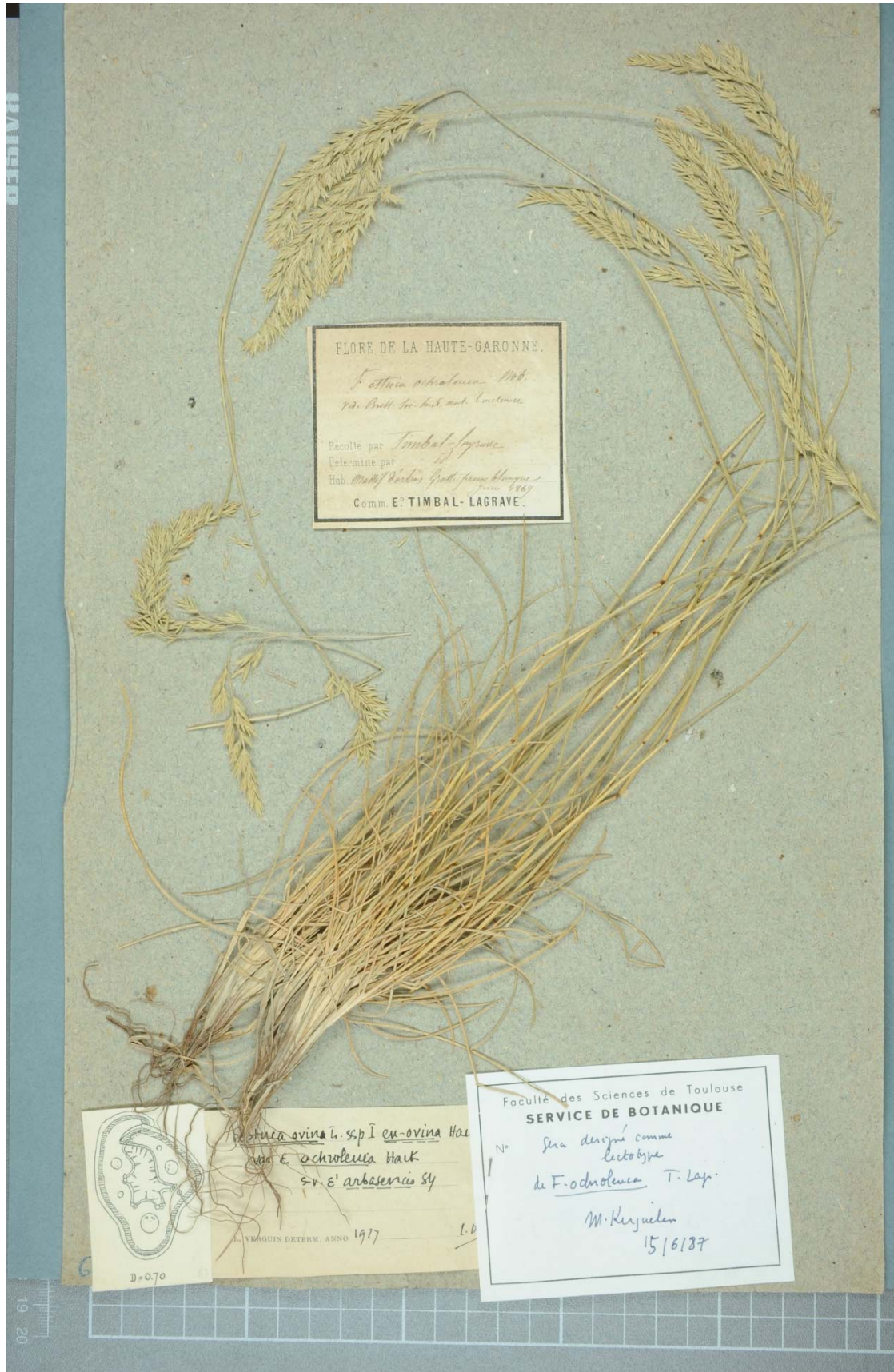


Foto 18. Lectotipo de *F. ochroleuca* (herbario TL)

**18. F. ochroleuca** Timb.-Lagr. in Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 3: 129 (1870)

*Festuca ovina* var. *ochroleuca* (Timb.-Lagr.) Hack. in Bot. Centralbl. 8: 405 (1881)

*Festuca duriuscula* subsp. *ochroleuca* (Timb.-Lagr.) Nyman, Consp. Fl. Eur.: 829 (1882)

*Festuca duriuscula* var. *ochroleuca* (Timb.-Lagr.) Rouy, Fl. France 14: 215 (1913)

*Festuca cinerea* subsp. *ochroleuca* (Timb.-Lagr.) Breistr. in Bull. Soc. Bot. France 110, 89e Sess. Extr.: 77 (1961)

*Ind. loc.*: “Cette plante est très commune dans le massif d’Arbas, elle suit la formation calcaire où elle forme de très beaux gazons à la Penna Blanche et Penna Nère à Coumonvère, à Paloumère, etc.”. *Lectotipo*: “Massif d’Arbas (France, Haute-Garonne). Grotte Penne Blanche Juin 1869” (TL imagen!; Kerguelen & Plonka, 1988a; Foto 18).

*Ic.*: Kerguelen & Plonka, 1989: 224; Portal, 1999: 216, sub *F. ochroleuca* subsp. *ochroleuca*; Kerguelen & Plonka, 1989: 226; Fuente & Ortúñez, 1998: 78; Portal, 1999: 218, sub *F. ochroleuca* subsp. *bigorronensis*)

Hierba perenne, cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 45 cm × 0,4-0,9 mm, erectos, cilíndricos, angulosos en su extremo, a veces marcadamente estriados al menos en el extremo distal, lisos o con frecuencia antrorso-escábridos bajo la panícula, con 1-2 nudos visibles, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres en el ½-2/3 distal, herbácea al principio, papirácea y pajiza al final, glabra, lisa o escabriúscula, con 7-9 nervios, marcescente, que no se disgrega en fibras en la madurez; aurículas de 0,1-0,5 mm, obtusas; lígula 0,2-0,4 mm, membranácea, truncada, heterogéneamente ciliolada; limbo 8-28(35) cm × 0,3-0,9 mm, de setáceo a filiforme, recto o flexuoso hacia el extremo distal, nada o poco rígido, no pungente, conduplicado, de sección obovada, elíptica o poligonal –mostrando el esclerénquima subepidérmico continuo en la cara abaxial, a veces interrumpido, o dispuesto en 7 islotes enfrentados a los nervios, 7-9 nervios, cara adaxial pelosa, con 2-4 valles, 1-3 costillas, y cara abaxial lisa (Figura 18.1, 18.2)–, glabro, liso o escabriúsculo, verde oscuro, rara vez glauco, obtuso o ± agudo. Hojas caulinares 1-2,

similares a las de los brotes estériles, con aurículas de 0,1-0,4 mm, lígula de 0,1-0,4 mm, y limbo de 1-10 cm × 0,5-0,6(0,8) mm. Inflorescencia 5-7,5 cm, en panícula de condensada a ± laxa, ovado-oblonga, con 7-22 espiguillas, y raquis provisto de 7-12 nudos, antrorso-escábrido, con (0)1-3 ramas –primera rama simple, de 1,5-2 cm y con 3-5 espiguillas– sobre todo hacia la base–, solitarias, trígonas, adpresas o erecto-patentes. Espiguillas 6,5-9,5 mm, comprimidas lateralmente, elípticas, verdes o verdoso-purpúreas, glabras o pelosas, pedunculadas, con pedúnculo de 0,5-8 mm, ligeramente engrosado en el extremo, con 3-6 flores fértiles y a veces también con 1 flor estéril apical y ± rudimentaria. Glumas 2, desiguales, con márgenes algo escariosos y en ocasiones ciliolados, acuminadas, verdes o verdoso-purpúreas; la inferior de 2,5-3,6 mm, estrechamente ovado-lanceolada o lanceolada, acuminada en el ápice, con 1 nervio, y la superior de 3,7-5,1 mm, ovado-lanceolada o lanceolada, acuminada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 4,7-6,2 mm, obovado-lanceolado, aristado, con márgenes estrechamente escariosos y en ocasiones ciliados, glabro y con acúleos antrorso-escábridos visibles en la mitad superior del dorso, verdes o verdoso-purpúreas, con 5 nervios; callo ± elíptico; lema de la flor inferior con arista de 1,2-1,5 mm, el de la segunda flor con arista 1,4-2,5 mm, y el resto con arista hasta de 3 mm, escábrida. Pálea 4,5-5,6 mm, subigual o algo más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas superiormente. Lodículas 0,7-0,9 mm, enteras, bífidas o bilobadas. Anteras 2,6-3,2 mm, linear-oblongas, amarillentas o anaranjadas. Ovario glabro. Cariopsis 2,7-2,8 mm.

**Número cromosómico:**  $2n = 28$  (ver subespecies).

**Floración:** de mayo a agosto.

**Distribución mundial:** España y Francia.

**Distribución peninsular:** noreste de España (Pirineos). **Esp.** Ge Hu L Na.

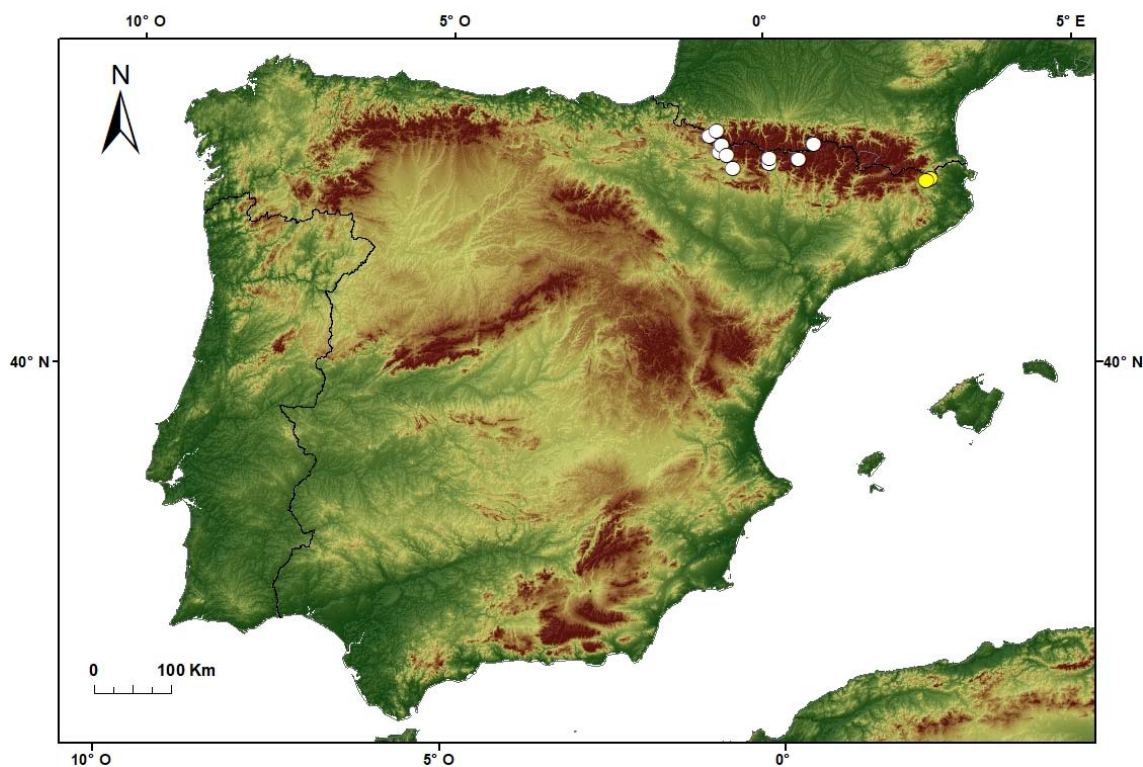
**Ecología:** barrancos, cantiles, grietas de roquedos y herbazales pedregosos, sobre substratos calcáreos o silíceos, con frecuencia en zonas umbrosas; 350-1.950 m.

#### **Observaciones.-**

Para el territorio peninsular se ha indicado la presencia de tres subespecies, todas ellas tetraploides: *F. ochroleuca* subsp. *ochroleuca*, *F. ochroleuca* subsp. *heteroidea*, y *F. ochroleuca* subsp. *bigorronensis*, esta última la más citada aquí (cf. Fuente & Ortúñez,



1998; Pyke, 2013). Sin embargo, Kerguélen & Plonka (1989) y Portal (1999) indican que la distribución de *F. ochroleuca* subsp. *bigorronensis* todavía se conoce mal, y refieren casi todas las citas del taxón a los Pirineos centrales, próximas al locus clásico, mientras que a *F. ochroleuca* subsp. *ochroleuca* imputan una distribución más amplia, por todos los Pirineos.



**Mapa 18.** Área de distribución de *F. ochroleuca* subsp. *ochroleuca* (círculos blancos) y de *F. ochroleuca* subsp. *heteroidea* en la Península Ibérica (círculos amarillos).

No obstante, ambos taxones han sido diferenciados solo por el tamaño de la espiguilla (de 7-7,5 mm en la subsp. *bigorronensis*, y de 8-9 mm en la subsp. *ochroleuca*), pero las diferencias en realidad no son tan taxativas, y en el material estudiado se ha observado un solapamiento en dicho carácter que no avala la segregación, por lo que se reconoce una sola entidad: *F. ochroleuca* subsp. *ochroleuca* (incl. *Festuca ochroleuca* subsp. *bigorronensis*). Se trata de un taxón que, tal y como indica Timbal-Lagrave (1870) en su descripción, las hojas son “filiformes, capilares, de un verde oscuro, erectas...”, aunque el grosor del limbo es un carácter muy variable aquí (Kerguélen & Plonka, 1989).

Sí se reconoce *F. ochroleuca* subsp. *heteroidea*, que presenta un peculiar patrón anatómico en relación con la disposición del esclerénquima en la sección transversal del limbo de las hojas de los brotes estériles. Aquí, en un mismo brote aparecen hojas con el



esclerenquima continuo, y hojas con el esclerenquima discontinuo en islotes (dimorfismo anatómico foliar al que alude el epíteto subespecífico), mientras que en *F. ochroleuca* subsp. *ochroleuca* todas las hojas presentan el esclerenquima continuo o, a lo más, algo interrumpido hacia la base. Esta subespecie se distribuye sobre todo por los Pirineos orientales franceses, y sólo se conocen dos citas peninsulares, ambas en la provincia de Gerona (Cebolla & Rivas Ponce, 2003; Pyke, 2013), donde crece en fisuras de rocas calcáreas, en zonas normalmente sombreadas y húmedas, a menor altitud que la subespecie anterior (ca. 600 m).

*Clave para las subespecies*

1. Hojas de los brotes estériles con limbo de 8-28(35) cm × 0,5-0,9 mm, a menudo superando la mitad del tallo, todas mostrando en sección transversal el esclerenquima subepidérmico continuo en la cara abaxial, o a veces algo interrumpido ..... **a. subsp. ochroleuca**
- Hojas de los brotes estériles con limbo de 8-12 cm × 0,3-0,6 mm, que por lo general no alcanza ni supera la mitad del tallo, las internas de cada brote de sección elíptica o ± angulosa, con el esclerenquima subepidérmico continuo en la cara abaxial, y las externas de sección poligonal y con el esclerenquima subepidérmico discontinuo, dispuesto en 7 islotes enfrentados a los nervios ..... **b. subsp. heteroidea**

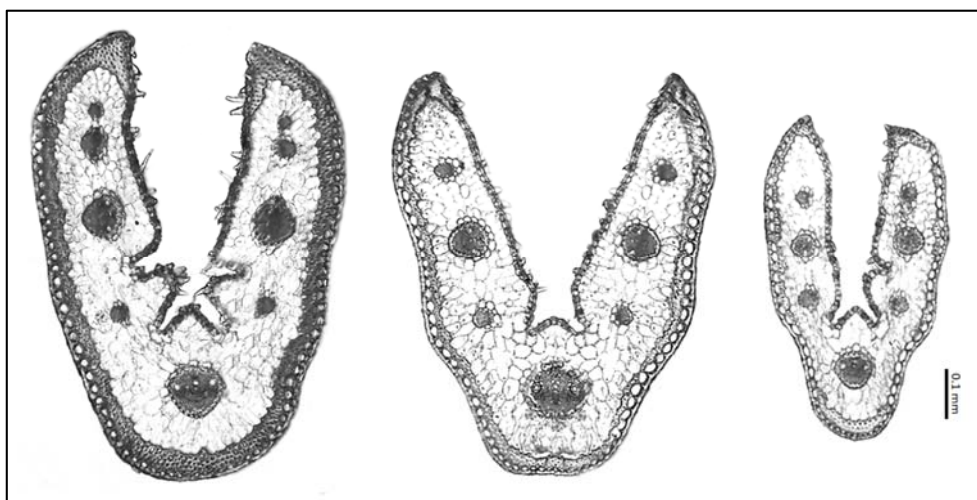
**a. subsp. ochroleuca**

*Festuca ovina* subvar. *bigorronensis* St.-Yves in Bull. Soc. Bot. France 71: 34 (1924) [*Ind. loc.*: “France: Hautes-Pyrénées, très abondant de Luz à Gèdre sur les rochers et sur les vieux murs (herb. St.-Y.)”. *Lectotipo*: “Hautes-Pyrénées: de Luz à Pragnères / rochers, vieux murs - Silice ca. / 800 m.s.m. / leg. 19.V.1908, A. St.-Yves” (G imagen!; Kerguélen & Plonka, 1988a)]

*Festuca cinerea* subvar. *bigorronensis* (St.-Yves) Breistr. in Bull. Soc. Bot. France 110, 89e Sess. Extr.: 77 (1961)

*Festuca ochroleuca* subsp. *bigorronensis* (St.-Yves) Kerguélen in Lejeunia, sér. 2, 75: 163 (1975)

Tallos hasta de 45 cm × 0,4-0,9 mm; aurículas de 0,1-0,5 mm; hojas de los brotes estériles con limbo de 8-28(35) cm × 0,5-0,9 mm –que con frecuencia supera la mitad del tallo–, setáceo, recto o flexuoso hacia el extremo distal, conduplicado, de sección ± obovada –mostrando el esclerénquima subepidérmico continuo en la cara abaxial, a veces interrumpido (Figura 18.1)–, glabro y liso. Espiguillas 6,5-9,5 mm; gluma inferior de (2,5)2,8-3,6 mm, la superior de (3,5)3,8-5,1 mm. Lema 4,7-5,8 mm; el de la flor inferior con arista de 1,2-1,5 mm, el de la segunda con arista de 1,4-2,5 mm, y el resto con arista hasta de 3 mm.



**Figura 18.1.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. ochroleuca*.

**Número cromosómico:**  $2n = 28$  (Portal, 1999, sub *F. ochroleuca*, en plantas francesas; Catalán & García Herrán, 1990, y Kerguelen, 1975, sub *F. ochroleuca* subsp. *bigorronensis*, en plantas peninsulares y francesas, respectivamente).

**Floración:** de junio a agosto.

**Distribución mundial:** España y Francia.

**Distribución peninsular:** Pirineos centrales y occidentales. Esp. Hu L Na.

**Ecología:** barrancos, cantiles, grietas de roquedos y herbazales pedregosos, sobre substratos calcáreos y ácidos, con frecuencia en zonas umbrosas, 1.000-1.950 m.

**Material estudiado:**

ESPAÑA. Huesca. Aisa, garganta de Aisa, 13-VIII-1985, *P. Montserrat* (JACA 286285). Benasque, VIII-1992, *S. Pyke* (BC 905824). Astún, próximo al ibón de Truchas, 21-VII-2016, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 63617 & 62800). Fanlo, valle de Añisclo, desfiladero del río Vellos, entre San Urbez y el Barranco de la Pardina, 10-VII-1982, *P. Montserrat et al.* (JACA

72282). Ídem, La Pardina, 2-VIII-1975, *P. Montserrat* (JACA 448075). Hecho, 9-VII-1972, L. Villar (JACA s/n). Siresa, Hecho, Barranco Agüerri, 20-VI-1974, *L. Villar* (JACA 10013974 & JACA 10018574). Jaca, Oroel, Faixa Paco, 7-VII-1993, *P. Montserrat* (JACA 80993). **Lérida.** Valle de Barradós, Valle de Arán, 9-VII-1992, *P. Montserrat, J. A. Sesé & J. L. Benito* (BC 878868 & JACA 223592). **Navarra.** Belagua, Isaba, 2-VI-1971, *L. Villar* (JACA s/n). Isaba-Barelous (F-64), Cdo. Eraíce, *P. Montserrat & L. Villar* (JACA 227479A).

**b. subsp. heteroidea** (Verg.) Markgr.-Dann. in Bot. J. Linn. Soc. 76: 327 (1978)

*Festuca ovina* var. *heteroidea* Verg. in Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 57: 182 (1928) [basión.]

*Festuca indigesta* subsp. *heteroidea* (Verg.) Kerguélen in Lejeunia, sér. 2, 75: 159 (1975)

*Festuca heteroidea* (Verg.) Jauzein & J. M. Tison in Biocosme Mésogéen 27: 119 (2010)

*Ind. loc.*: “Aude: vallée de l’Aigüette, au Ras du Rec de Bénat. Alt 750 m, en amont de Sainte-Colombe et en aval, au bord de la route, alt. 500-600 m, sol calcaire; vallée de l’Aude, dans les gorges de St-Georges...; Hautes Pyrénées: Cauterets, au pic de Peyrenègre, alt. Env. 2000 m.”.

*Tipo*: no estudiado.

*Ic.*: Véanse Kerguélen & Plonka, 1989: 228; Portal, 1999: 220; Pyke, 2013: 53.

Tallos hasta de 37 cm × 0,4 mm; aurículas de ca. 0,1 mm o apenas destacadas; hojas de los brotes estériles con limbo de 8-12 cm × 0,3-0,6 mm –que con frecuencia no alcanzan la mitad del tallo–, de filiforme a setáceo, recto o flexuoso hacia el extremo distal, conduplicado, de sección elíptica o ± angulosa en la mayoría de hojas internas y poligonal en algunas hojas externas –mostrando el esclerénquima subepidérmico continuo en la cara abaxial en las primeras, y a veces discontinuo en 7 islotes enfrentados a los nervios en las segundas (Figura 18.2)–, glabro, liso o escabriúsculo. Espiguillas 7-8 mm; gluma inferior de 2,5-3,3 mm, la superior de 3,7-4,4 mm. Lema 4,7-5,6 mm; la de la flor inferior con arista de 1,2-1,4 mm, el de la segunda con arista 1,8-2,5 mm.

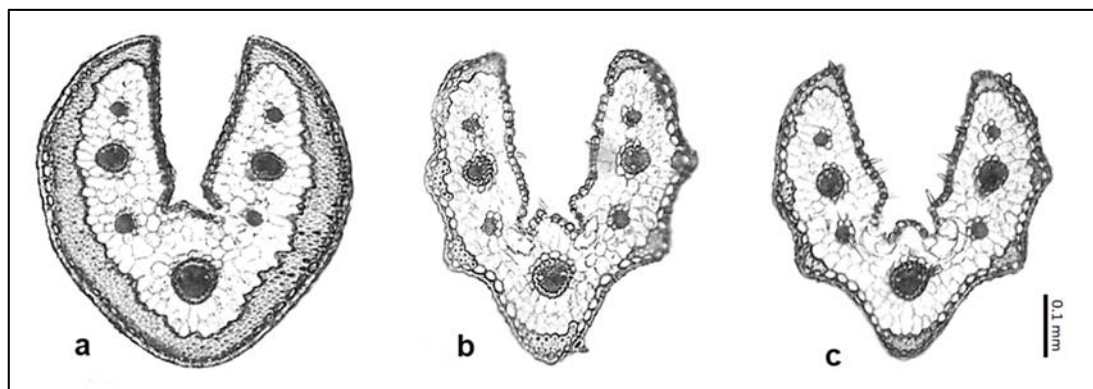
**Número cromosómico**:  $2n = 28$  (Kerguélen, 1979; Kerguélen & Plonka, 1989). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración**: de mayo a junio.

**Distribución mundial:** España y Francia.

**Distribución peninsular:** Pirineos orientales. Esp. Ge.

**Ecología:** barrancos y grietas de roquedos, paredes verticales, sobre sustratos calcáreos, con frecuencia en zonas umbrosas; 350-400 m.



**Figura 18.2.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. ochroleuca* subsp. *heteroidea* (a-c). **a**, sección de hoja con esclerénquima continuo; **b-c**, sección de hojas con esclerénquima discontinuo.

**Material estudiado:**

**Gerona.** Sadernes, camino de Sant Aniol d'Aguja, junto a la riera de Aniol, 23-V-2014, *E. López* & *G. Martínez* (COFC 61583). Montagut, hacia Sant Aniol d'Aguja, 22-VI-1980, *X. Viñas* (herbario C. Cebolla & Rivas Ponce).

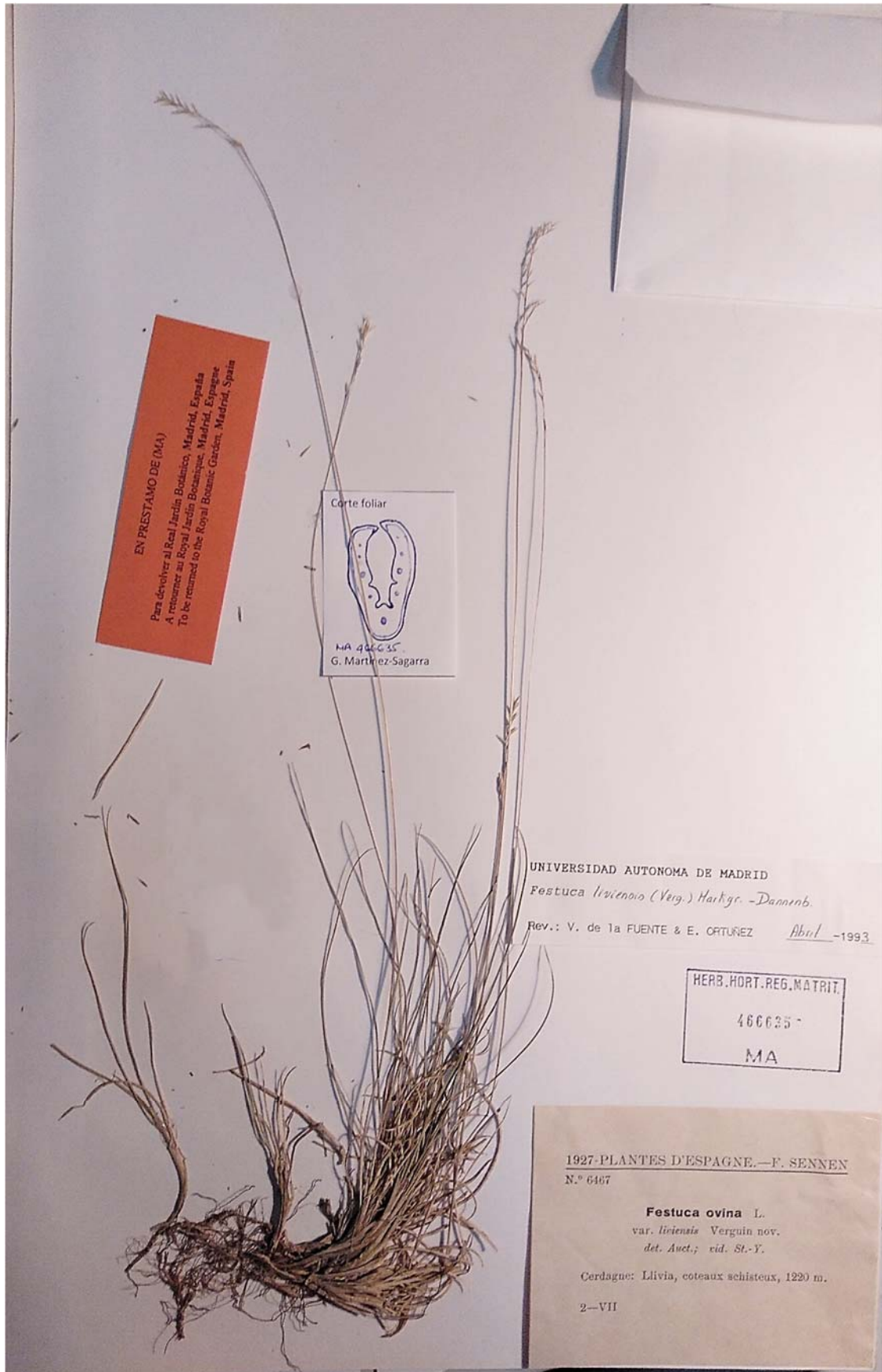


Foto 19.1. Lectotipo de *F. ovina* var. *liviensis* (MA 466635).



**19. *F. liviensis* (Verg.) Markgr.-Dann.** in Bot. J. Linn. Soc. 76: 327 (1978) (Foto 19.1)

*Festuca ovina* var. *liviensis* Verg. in Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 57: 180 (1928)  
[basi6n.]

*Festuca cinerea* var. *liviensis* (Verg.) Breistr. in Bull. Soc. Bot. France 110, 89e  
Sess. Extr.: 77 (1966)

*Festuca ovina* subsp. *liviensis* (Verg.) O. Bol6s, Masalles & Vigo in Collect. Bot.  
(Barcelona) 17: 96 (1987)

*Ind. loc.*: “Hab. Cerdagne: Llivia, c6teaux schisteux, alt. 1220 m”

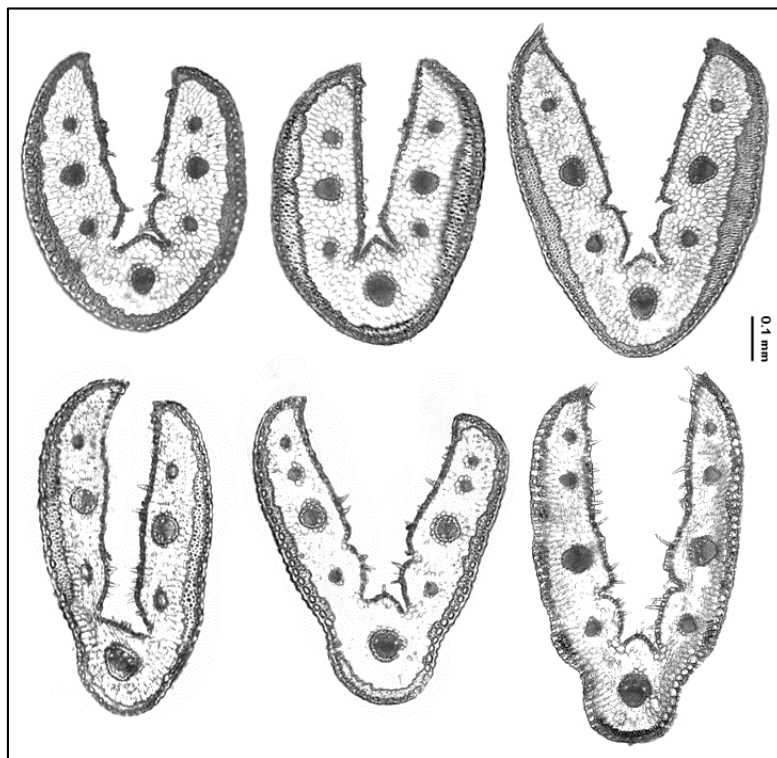
*Lectotipo*: “Cerdagne: Llivia, c6teaux schisteux, alt. 1220 m, 2 juillet 1927, leg.  
Sennen” (herb. Sennen n6 6467, MA 466635!; Fuente & Ort6ñez, 1998) (Foto 19.1).

*Isotipo*: MA 11882!

*Ic.*: lám. 19 (véanse tambi6n Kergu6len & Plonka, 1989: 206; Fuente & Ort6ñez,  
1998: 74; Portal, 1999: 196).

Hierba perenne, cespitosa, con brotes est6riles intravaginales. Tallos de 15-44 cm, erectos o ascendentes, cil6ndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros y lisos, con 1 nudo visible hacia la parte inferior, glaucos o verdosos, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes est6riles con vaina de márgenes libres en casi toda su longitud o hasta 1/2, papirácea, glabra, con 7-9 nervios, persistente, que no se disgrega en fibras en la madurez; aurículas apenas destacadas, o de 0,1-0,2(0,3) mm –las de las hojas más viejas con frecuencia algo encallecidas–, obtusas; lígula 0,1 mm, membranácea, truncada, ciliolada; limbo 1,5-10 cm × 0,6-0,8(1) mm, recto o algo curvado cuando es de menor tama6o, no muy rígido, no pungente, conduplicado, de secci6n en V u obovada –mostrando el escler6nquima subepidérmico continuo, a veces más grueso en los laterales, con frecuencia interrumpido hacia la base, a veces dibujando dos islotes marginales (el escler6nquima llega al menos a la altura del nervio lateral más basal) y uno basal tambi6n muy decurrente, 7-9 nervios, cara adaxial aculeada, 2-4 valles y 1-3 costillas, algo aplanadas, y la abaxial lisa (Figura 19)–, glabro, liso, rara vez algo aculeado hacia el ápice, glauco, por lo general pruinoso, con ápice obtuso o agudo. Hojas caulinares 1-2, similares a las de los brotes est6riles, con aurículas de 0,1-0,2 mm, lígula de 0,1-0,2 mm, y limbo de 0,5-3 cm × 0,5-0,6 mm. Inflorescencia 3-7 cm, en panícula densa, linear-oblonga, con 8-32 espiguillas, y eje provisto de (5)7-9 nudos, antrorso-escábrido, no

ramificado o con 0-4 ramas hacia la base –la inferior con 3-6 espiguillas–, solitarias, adpresas o erecto-patentes. Espiguillas (5,5)6-9 mm, comprimidas lateralmente, elípticas, verdes, glaucas, pedunculadas, con pedúnculo de 0,9-4 mm, ligeramente engrosado en el extremo, con (3)4-5 flores fértiles y a menudo también 1 flor estéril apical y ± rudimentaria. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, verdes, glabras o cilioladas en el margen superior, verdes, por lo general glaucas; la inferior de 2-3,2 mm, ovado-lanceolada o estrechamente lanceolada, acuminada, con 1 nervio, y la superior de 3-4,5 mm, ovado-lanceolada, acuminada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema (3,6)4-5,5 mm, obovado-lanceolado, agudo, con márgenes estrechamente escariosos, ciliolados sobre todo hacia la parte apical, antrorso-escábridos al igual que la parte distal del dorso, verde o por lo general glauco, con 5 nervios poco perceptibles; callo circular o elíptico; lema de la flor inferior con arista de 0,4-1 mm, el de la segunda de (0,5)0,8-1,5(2) mm, escábrida, y el resto con arista hasta de 2 mm, escábrida. Pálea 4,5-5 mm, subigual en tamaño o poco más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas superiormente. Lodículas 0,7-1,1 mm, por lo general bilobadas o bífidas. Anteras 2,1-2,7 mm, linear oblongas, blanquecino-moradas, amarillentas o anaranjadas. Ovario glabro. Cariopsis 2,2-2,4 mm.



**Figura 19.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. liviensis* en plantas de la localidad tipo. Nótese la variación en el patrón del esclerénquima subepidérmico hacia la cara abaxial.

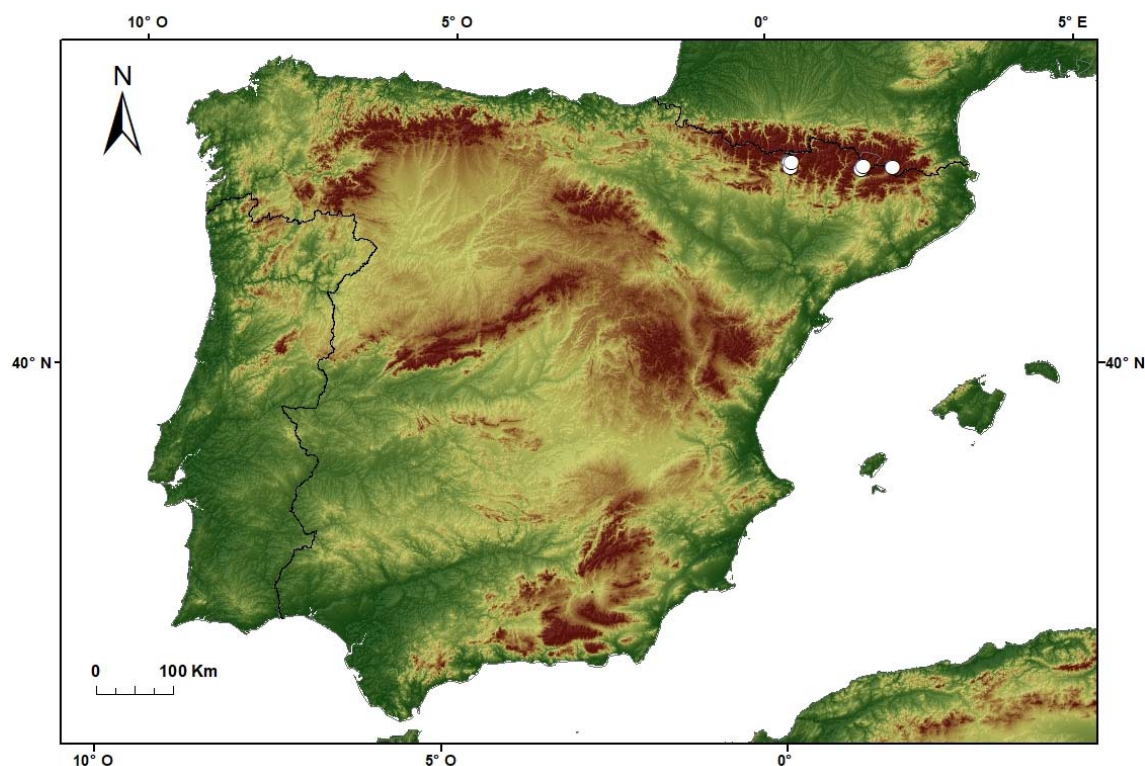
**Número cromosómico:**  $2n = 14$  (Auquier & Kerguélen, 1977; Kerguélen, 1983; Fuente *et al.*, 2001).

**Floración:** de mayo a julio (agosto).

**Distribución mundial:** España y Francia.

**Distribución peninsular:** Pirineos centrales y orientales. **And. Esp.:** Ge Hu L.

**Ecología:** pastos, matorrales, bordes de camino y taludes, preferentemente en sustratos ácidos; 1.150-1.350(1.900) m.



**Mapa 19.** Área de distribución de *F. liviensis* en la Península Ibérica.

**Observaciones.-**

Taxón litigioso, pues si bien las plantas típicas presentan un patrón de la anatomía foliar muy característico en relación con la disposición y grosor del esclerénquima, son muy frecuentes las plantas transicionales o de difícil separación con otros taxones pirenaicos que crecen sobre todo a media altitud, como *F. lambinonii* y *F. inops* subsp. *inops*, y a veces ha sido confundido también con *F. marginata* y *F. altopyrenaica*.



Básicamente, en el origen de esta problemática está la variabilidad observada precisamente en relación con la disposición del esclerénquima, y el hecho de que los taxones mencionados alcanzan o no se alejan mucho de la reducida área en que vive la especie.



**Foto 19.1.** Distribución de nichos ecológicos en Llivia (Gerona), locus clásico de *F. liviensis*: **a**, *F. liviensis* (en repisas rocosas por lo general expuestas); **b**, *F. marginata* subsp. *marginata*, (de mayor porte que la anterior, y en zonas más umbrosas de pinar).

Las plantas del locus clásico y que se identifican con el taxón, presentan un anillo de esclerénquima continuo, más o menos grueso en los laterales, que a veces se interrumpe ligeramente hacia la parte basal. Sin embargo, con frecuencia aparecen en el mismo área de distribución individuos con el esclerénquima dispuesto en tres islotes muy decurrentes (sobre todo los marginales; Figura 19), que difícilmente pueden segregarse de *F. lambinonii*, y que se consideran aquí como formas intermedias o de transición entre

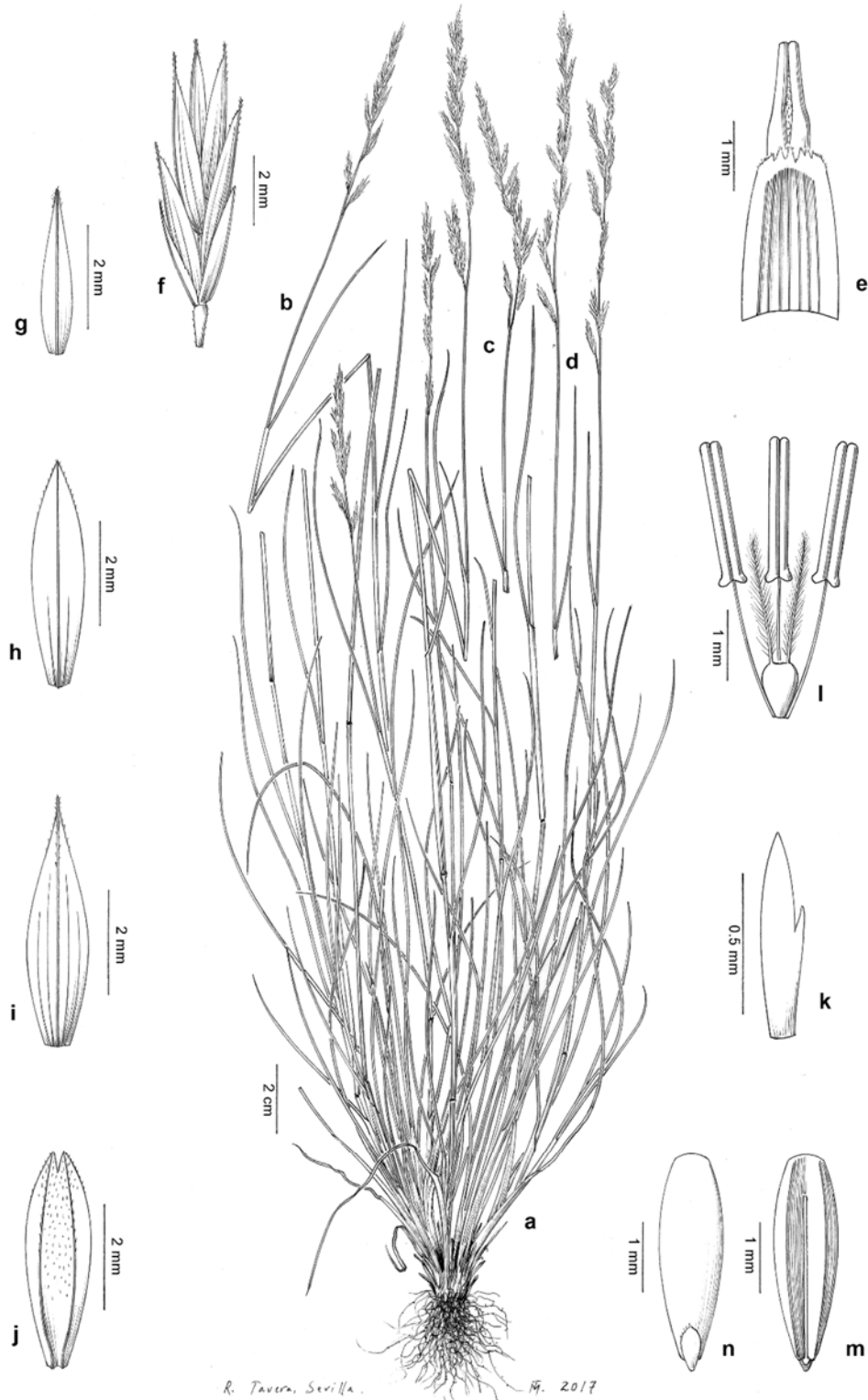
ambos taxones. En relación con *F. inops* subsp. *inops*, cuyas hojas muestran también el esclerénquima continuo, la distinción puede ser difícil, aunque por lo general en *F. liviensis* la arista del lema es de mayor tamaño y las hojas son lisas, aunque también se han observado plantas con caracteres transicionales entre ambas especies. *Festuca alpyrenaica* difiere de *F. liviensis* por sus hojas más rígidas, pequeñas y curvadas, con esclerénquima frecuentemente continuo y no interrumpido (salvo raras excepciones), y lemas por lo general ciliados en los bordes.

En la misma población tipo (Llivia), *F. liviensis* coexiste con *F. marginata* subsp. *marginata*, otra especie diploide y pruinosa con la que a veces se ha confundido. Sin embargo, ambas pueden diferenciarse fácilmente por la anatomía foliar, que es en tres islotes bien delimitados en *F. marginata* subsp. *marginata*. Además de las diferencias morfológicas, ambas especies tienen cierta diferenciación en sus apetencias ecológicas, *F. marginata* subsp. *marginata* aparece en las zonas más sombrías y húmedas del sotobosque o matorral, y *F. liviensis* viven en roquedos y áreas más expuestas (Foto 19.2).

#### **Material estudiado.-**

ANDORRA. Sant Julià de Lòria. Valle de Fontaneda, Coll de Jou, 31TCH7501, 4-VII-1992, *G. Nieto Feliner et al.* (MA 514202, SALA 97681). Andorra La Vella, 4-VII-1992, *C. Navarro et al.* (MA 525958, SALA 97682). ESPAÑA. **Gerona.** Cerdagne, Llivia, 2-VIII-1927, *F. Sennen* (MA 466635 & MA 11882). Cerdagne, Sarèje, 1300 m, 26-VI-1926, *Sennen* (MA 12085 & MA 470016); ídem, 14-VI-1926, *Sennen* (MA 12108). Cerdagne, Llivia, 1250 m, 14-VII-1918, *Sennen* (MA 11980); ídem, 21-VI-1928 (MA 12017). Llivia, Montaña del Castillo de Llivia, 24-V-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 62020). **Huesca.** Javierre, 20-VII-2016, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62865). San Juan de Plan, borde de la pista de San Mamés, 18-VI-1981, *P. M. & G. M.* (JACA 65981). San Juan de Plan, pista ca. de San Juan de Plan, 15-VII-1981, *P. Montserrat et al.* (JACA 148181); ídem, prados de San Juan de Plan, 19-VI-1981, *P. Montserrat et al.* (JACA 67081 & JACA 68081); ídem, 17-VI-1981, *F. F. & G. M.* (JACA 63281). Seira, Barbaruéns, fuente Riancés, Cornisa de Fuente del Sabuco, 3-VIII-1980, *G. Montserrat* (JACA 869380). **Lérida.** Pallarols del Cantó, carretera de La Seu a Sort, 6-VII-1978, *J. M. Montserrat* (JACA s/n).





**Lámina 20.1.** *Festuca marginata* subsp. *marginata*, (a-m) Llivia, Gerona (COFC 62021): **a**, hábito; **b-d**, tallos floridos; **e**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **f**, espiguilla; **g**, gluma inferior, en vista abaxial; **h**, gluma superior, en vista abaxial; **i**, lema, en vista abaxial; **j**, pálea, en vista abaxial; **k**, lodícula; **l**, verticilos sexuales; **m**, cariopsis en vista adaxial; **n**, cariopsis en vista abaxial.

**20. *F. marginata* (Hack.) K. Richt., Pl. Eur. 1: 96 (1890)**

*Festuca ovina* var. *marginata* Hack., Monogr. Festuc. Eur.: 108 (1882) [basión.]

*Festuca ovina* subsp. *marginata* (Hack.) Rouy, Fl. France 14: 211 (1913)

*Festuca laevis* subsp. *marginata* (Hack.) P. Fourn., Fl. Comp. Plaine Franç.: 588 (1928)

*Festuca ovina* var. *marginata* subvar. *typica* Hack., Monogr. Festuc. Eur.: 108 (1882), nom. inval.

*Ind. loc.*: “Chanturges pr. Clermont-Ferrand lg. Fr. Héribaud, Carrières de St. Parres les Tertres leg. *¿*”

*Lectotipo*: “Gallia: Clermont-Ferrand / Leg. F. Heribaud / c. Hackel” (LE 9826 imagen!, ejemplar izquierdo –designado aquí–; Alexeev, 1988) (Foto 20)

*Ic.*: lám. 20 (véase también Kerguélen & Plonka, 1989: 212).

Hierba perenne, cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 70 cm × 0,4-0,7 mm, erectos o ascendentes, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros, con 1-3 nudos visibles, glaucos o verdoso-purpúreos en su parte superior, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres en casi toda su longitud o hasta el ½ distal, herbácea al principio, papirácea y pajiza al final, grisáceas, parduscas o algo escariosas, glabra y lisa, con 5-9 nervios, persistente, que no se disgrega en fibras en la madurez; aurículas poco notorias o de 0,1-0,4(0,6) mm, obtusas; lígula 0,1-0,4 mm, membranácea, truncada, ciliolada; limbo 1,5–30 cm × (0,3)0,4–1,1 mm, estrechamente linear, curvado o espiralado en la parte distal, algo rígido, no pungente, conduplicado, de sección en V u obovada –mostrando el esclerénquima subepidérmico por lo general discontinuo, dispuesto en 3 islotes gruesos, dos marginales, y uno opuesto a la costilla de la haz central y no decurrente, 7-9 nervios, cara adaxial aculeolada, con 4-6 valles y 3-5 costillas, y la abaxial lisa o rara vez con algún acúleo (Figuras 20.1 y 20.2)–, glabro, liso o algo escábrido hacia la parte apical, más rara vez en toda su longitud, pruinoso o no, ápice de obtuso a agudo. Hojas caulinares 1-2, similares a las de los brotes estériles, aurículas poco notorias o estas de 0,1-0,3 mm, lígula de 0,1-0,4 mm, y limbo de 1-9 cm × (0,3)0,4-0,8 mm. Inflorescencia 2,2-12(14) cm, en panícula laxa o condensada, de cilíndrica a ovado-oblonga, con 9-62 espiguillas, y eje provisto de (5)7-17 nudos, antrorso-escábrido, no

ramificado o con 1-9 ramas hacia la base, solitarias, trígonas, adpresas o erecto-patentes. Espiguillas 5-11 mm, comprimidas lateralmente, elípticas, verdes, glaucas o algo verdoso-purpúreas, pedunculadas, glabras o glabriúsculas, con pedúnculo de 0,5-5 mm, ligeramente engrosado en el extremo, (3)4-7 flores fértiles y a menudo también 1 flor estéril apical y  $\pm$  rudimentaria. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, verdes, glabras, lisas o cilioladas en el margen superior, glaucas o verdoso-purpúreas; la inferior de 1,7-3,8 mm, ovado-lanceolada o estrechamente lanceolada, acuminada, con 1 nervio, y la superior de 2,4-4,5 mm, ovado-lanceolada, acuminada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 3,6-5,7 mm, obovado-lanceolado, acuminado, mútico, mucronado o aristado, con márgenes estrechamente escariosos al menos en el tercio superior, glabro, liso o escábrido en el tercio superior del dorso y en ocasiones ciliado en el margen, verde, glauco o verde-purpúreo distalmente, con 5 nervios; callo circular o elíptico; lema de la flor inferior mútico, mucronado o con arista de 0,1-0,6 mm, el de la segunda flor mútico, mucronado o con arista de 0,1-1,4 mm, y el resto con arista hasta de 1,8 mm, escábrida. Pálea (3)3,5-5,5 mm, similar o algo más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas solo superiormente. Lodículas 0,7-1,1 mm, enteras, bilobadas o bífidas. Anteras 1,8-2,9 mm, linear oblongas, amarillentas, anaranjadas o moradas. Ovario glabro. Cariopsis 2,7-3,1 mm.

**Número cromosómico:**  $2n = 14$  (Huon, 1970; Fuente & Ortúñez, 1993; Ortúñez & Fuente, 1995; Fuente *et al.*, 2001).

**Floración:** de mayo a agosto.

**Distribución mundial:** España y Francia.

**Distribución peninsular:** Pirineos y la mayor parte de Francia, este y noreste de la Península Ibérica **And. Esp.:** Ab B Bu Ge Hu L Lo Na P Sg So T Te Va Vi Z.

**Ecología:** herbazales en orlas y claros de bosque, matorrales, lastonares, bordes de camino y taludes, en substratos calcáreos; (180)400-1.650 m.

**Observaciones.-**

Véase tratamiento en López, Martínez-Sagarra & Devesa (2017)

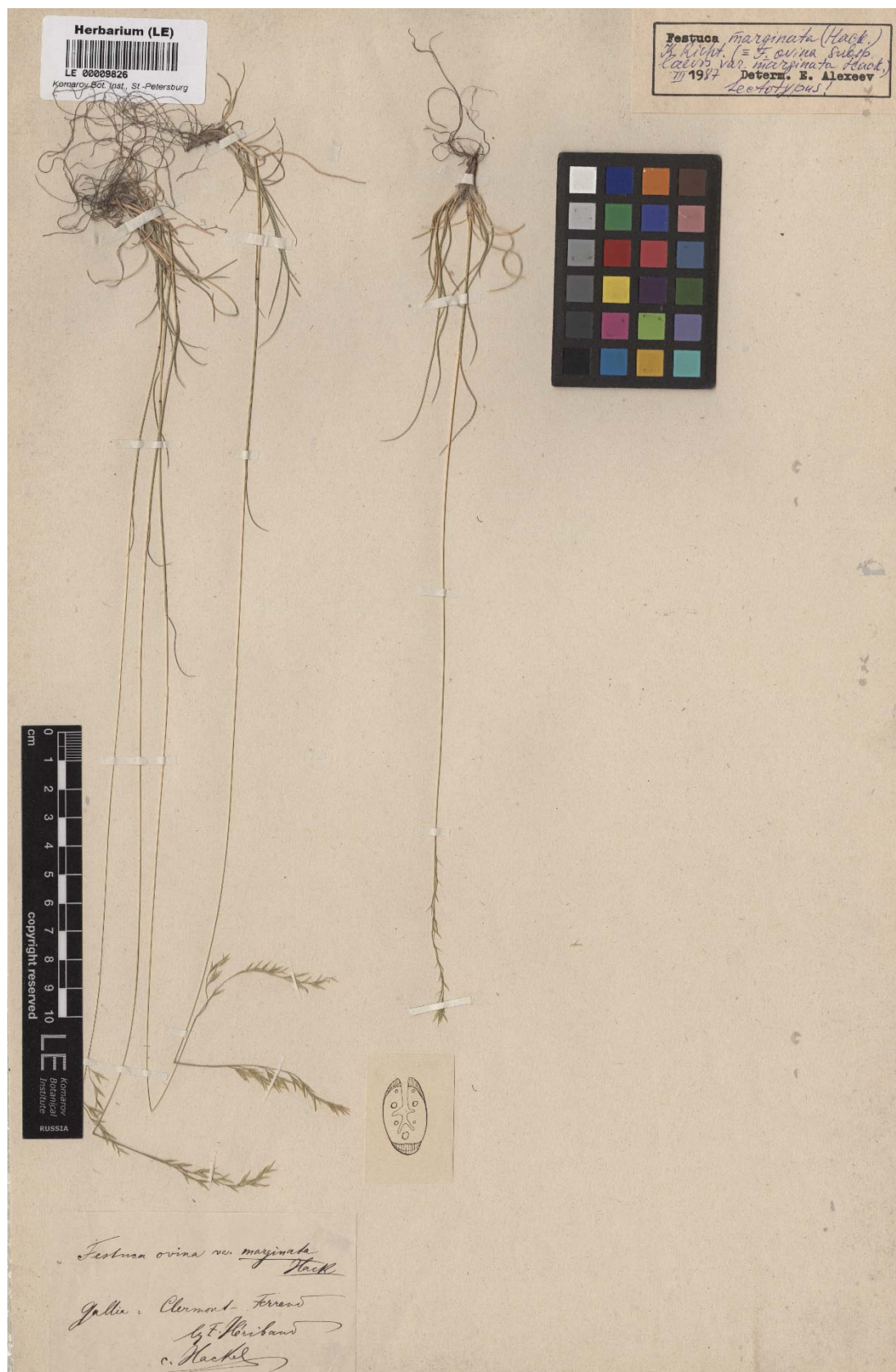


Foto 20. Lectotipo de *F. ovina* var. *marginata* (LE 9826).

*Clave para las subespecies*

1. Panícula 5–12 cm, ovado-oblonga, con 4–9 ramas; hojas de los brotes estériles con limbo de 6-30 × 0,6-11 mm ..... **a. subsp. marginata**  
– Panícula 2,2–9,5(14) cm, cilíndrica, no ramificada o con 1–4(7) ramas; hojas de los brotes estériles con limbo de 1,5-13 × (0,3)0,4-0,8 mm .....  
..... **b. subsp. andres-molinae**

**a. subsp. marginata**

*Festuca ovina* var. *timbalii* Hack., Monogr. Festuc. Eur.: 108 (1882) [*Ind. loc.*: “Haute Garonne in collibus pr. Caramon leg. Timb.”; *Lectotipo*: “Haute-Garonne: Caraman, August 1874, Timbal-Lagrave” (W, no visto; Kerguélen, 1983)]

*Festuca ovina* subsp. *timbalii* (Hack.) K. Richt., Pl. Eur. 1: 96 (1890)

*Festuca ovina* var. *timbalii* (Hack.) Rouy, Fl. France 14: 212 (1913)

*Festuca timbalii* (Hack.) Kerguélen in Lejeunia, sér. 2, 110: 61 (1983)

*Festuca ovina* subsp. *sulcata* var. *gallica* Hackel in Hervier, in sched., Société pour l'étude de la flore franco-helvétique 1895: 569 (1895) [*Lectotipo*: “Romans (Drôme), bords de l'Isère, coteaux sablonneux, juin 1894, J. Hervier” (P imagen!, Ardenghi & Foggi, 2017)]

*Festuca ovina* subsp. *laevis* var. *gallica* (Hack.) Hack. ex Charrel in Bull. Trimestriel Soc. Bot. Géol. Var & Corse: 18 (1920)

*Festuca ovina* subvar. *hervieri* St.-Yves in Litard. in Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 55: 105 (1923), nom. inval.

*Festuca laevis* subsp. *gallica* (Hack.) P. Fourn., Fl. Comp. Plaine Franç.: 587 (1928)

*Festuca duriuscula* var. *gallica* (Hack.) P. Fourn., Quatre Fl. France: 80 (1935)

*Festuca hervieri* (St.-Yves) Patzke in Decheniana 114: 213 (1962), comb. inval.

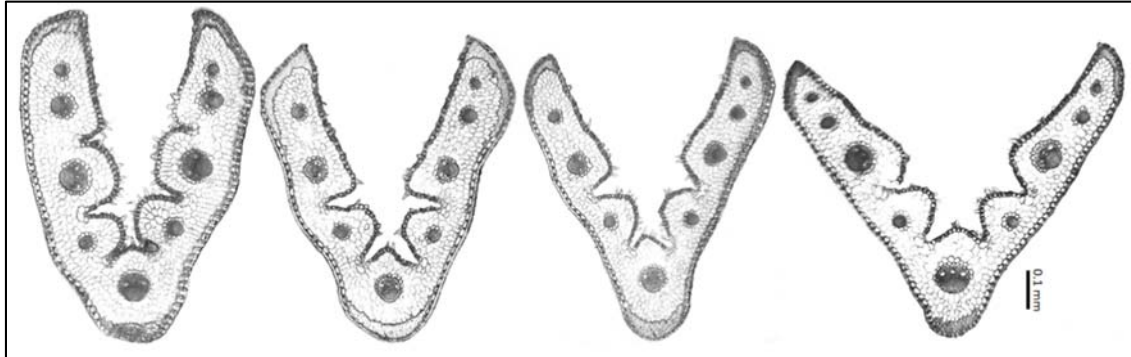
*Festuca marginata* subsp. *gallica* (Hack.) Breistr. in Bull. Soc. Bot. France 110, Sess. Extr.: 79 (1966) comb. inval.

*Festuca marginata* subsp. *gallica* (Hack.) Breistr. ex Ardenghi & Foggi in Phytotaxa 313(3): 290 (2017)

Hoja de los brotes estériles con vaina con aurículas apenas notorias o de 0,1-0,3 mm, y limbo de 6-30 cm × 0,6-1,1 mm, con 7-9 nervios en sección transversal (Figura 12.1). Hojas caulinares con limbo de 4,5-9 cm. Panícula 5-12 cm, ovado-oblonga, con 4-



9 ramas. Espiguillas 5,5-11 mm, verdes, amarillentas o algo verdoso-purpúreas. Lema de la flor inferior mútica o con arista de 0,1-0,9 mm, la de la segunda flor mútica o con arista de 0,1-1,4 mm, y el resto con arista hasta 1,8 mm.



**Figura 20.1.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. marginata* subsp. *marginata*.

**Número cromosómico:**  $2n = 14$  (Litardière, 1950; Bidault, 1966, 1968; Parreaux, 1971; Kerguélien, 1975).

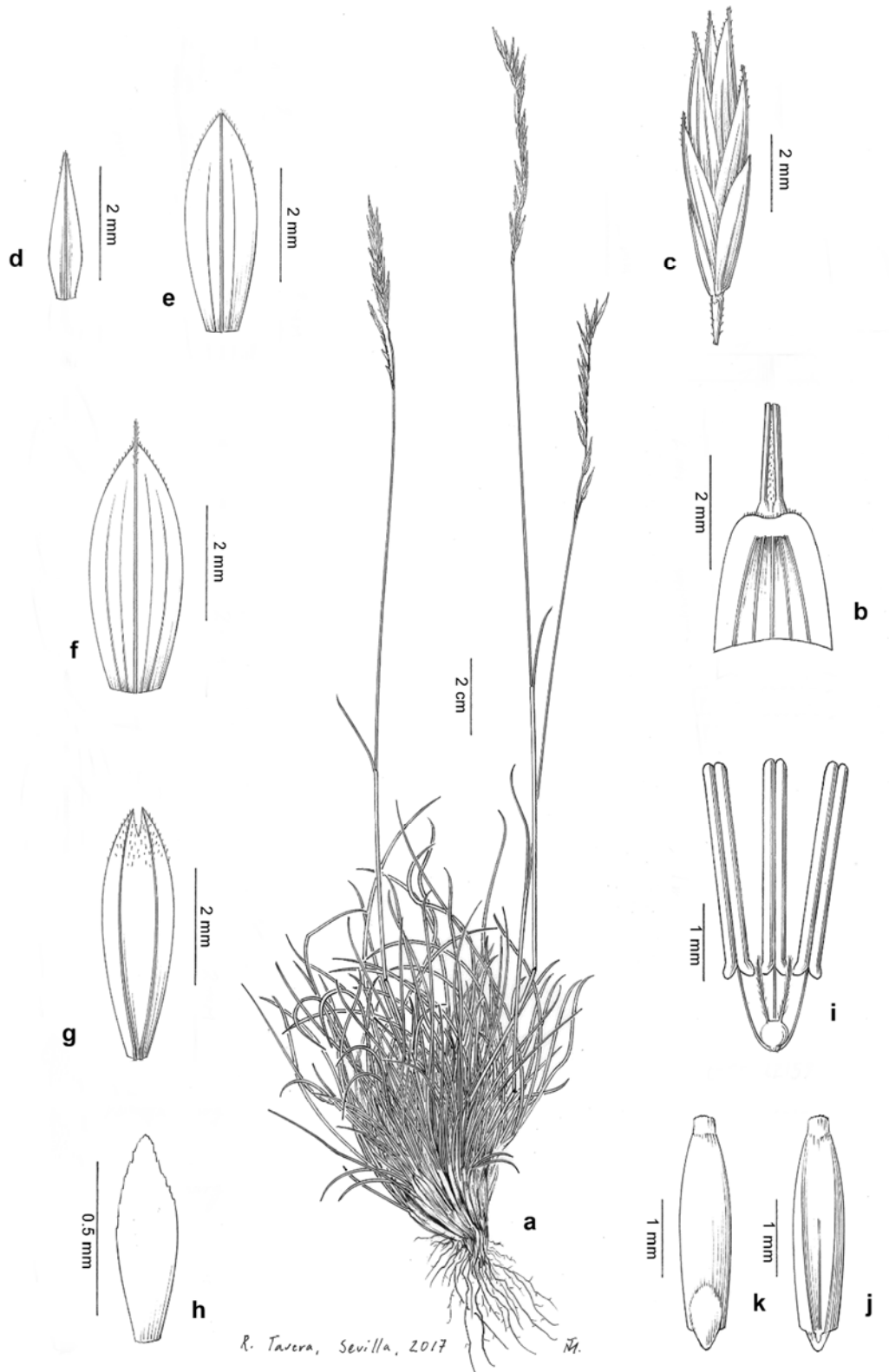
**Floración:** de mayo a julio.

**Distribución mundial:** España (Pirineos) y la mayor parte de Francia.

**Distribución peninsular:** noreste de la Península Ibérica. **And. Esp.:** Ge (Mapa en López, Martínez-Sagarra & Devesa, 2017).

**Ecología:** herbazales en orlas y claros de bosque, bordes de camino y taludes, en substratos calcáreos; 1.250-1.650 m.

**Observaciones y material estudiado:** véase López, Martínez-Sagarra & Devesa (2017).



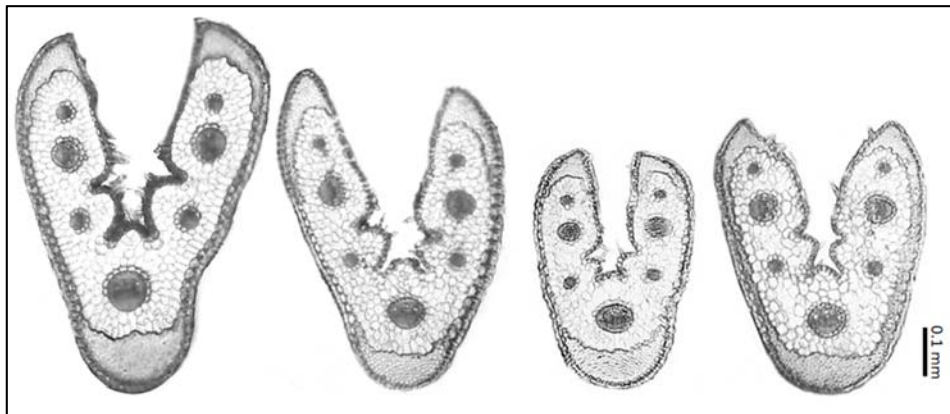
**Lámina 20.2.** *Festuca marginata* subsp. *andres-molinae*, (a-i) Izánoz, Navarra (SALA 136681); (j,k) Mijangos, Merindad de Cuesta Urria, Burgos (COFC 62159): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales; **j**, vista adaxial; **k**, vista abaxial.

**b. subsp. andres-molinae** Fuente & Ortúñez in Bot. Complut. 18: 107 (1993)

*Holotipo*: “Hispania: Burgos, Covarrubias, 23-VI-1978, leg. Izco & A. Molina” (MAF 136501; no visto)

*Ic.*: lám 20.2 (véase también Fuente & Ortúñez, 1998: 62)

Hoja de los brotes estériles con vaina con aurículas de 0,1-0,4(0,6) mm, y limbo de 1,5-13 cm × (0,3)0,4-0,8 mm, con 7(9) nervios en sección transversal (Figura 20.2). Hojas caulinares con limbo de 1-4(5,5) cm. Panícula 2,2-9,5(14) cm, cilíndrica, no ramificada o con 1-4(7) ramas. Espiguillas 5-8,5(9,4) mm, verdes, amarillentas o algo verdoso-purpúreas. Lema de la flor inferior mútico o con arista de 0,1–0,6 mm, el de la segunda flor mútica o con arista de 0,1–0,6 mm, y el resto con arista hasta 1 mm.



**Figura 20.2.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. marginata* subsp. *andres-molinae*.

**Número cromosómico:**  $2n = 14$ . (Fuente & Ortúñez, 1993; Ferrero, 1999; Fuente *et al.*, 2001).

**Floración:** de mayo a agosto.

**Distribución mundial:** endemismo de la Península Ibérica.

**Distribución peninsular:** este y noreste de España. **Esp.:** Ab B Bu Ge Hu L Lo Na P Sg So T Te Va Vi Z (Mapa en López, Martínez-Sagarra & Devesa, 2017).

**Ecología:** herbazales mesoxerófilos en sotobosque de encinares y quejigales, matorrales, y lastonares, en substratos calcáreos; (180)400-1.550 m.

**Observaciones y material estudiado:** véase López, Martínez-Sagarra & Devesa (2017).

21. *F. lambinonii* Kerguélen in *Lejeunia* ser. 2, 110: 59 (1983)

*Festuca ovina* subvar. *alopecuroides* Hack., Monogr. Festuc. Eur.: 108 (1882)  
[nom. subst.]

*Festuca marginata* subsp. *alopecuroides* (Hack.) K. Rich., Pl. Eur. 1: 96 (1890)

*Festuca ovina* var. *alopecuroides* (Hack.) Rouy, Fl. France 14: 212 (1913)

*Festuca marginata* var. *alopecuroides* (Hack.) J. Vetter in Beih. Bot. Centralbl.,  
Abt. 2, 54: 685 (1936)

*Festuca ovina* subvar. *platyphylla* St.-Yves in Bull. Soc. Bot. France 71: 41 (1924)

[*Ind. loc.*: “France: Pyrénées-Orientales au vallon de Ria, leg. Sennen (herb. Senn. et herb. Coste)”; *Lectotipo*: no designado, probablemente en G (Kerguélen, 1983); *Isolectotipo*: “FRANCE. Pyrénées-Orientales: Vallon de Ria, May 1897, Sennen” (MPU, no visto; Kerguélen, 1983)]

*Festuca rivas-martinezii* Fuente & Ortúñez in Bot. J. Linn. Soc. 114: 25 (1994)

[*Holotipo*: “España, Madrid, Puerto de Navafria (Sierra de Guadarrama), 30TVL3236, 1580 m, 15-vi-1989, E. Ortúñez & V. de la Fuente” (MAF 137908!)]

*Festuca longifolia* subsp. *rivas-martinezii* (Fuente & Ortúñez) Cebolla, López  
Rodr. & Rivas-Ponce in Fontqueria 49: 33 (1997)

*Festuca rivas-martinezii* subsp. *rectifolia* Fuente, Ortúñez & Ferrero Lom. in Itinera

Geobot. 10: 319 (1997) [*Holotipo*: “Vi: Pipaón, pto de Herrera, sierra de Cantabria, 30TWN2616, 1100 m, V. de la Fuente, E. Ortúñez & L.M. Ferrero, nº 234, 16-VII-1996” (MAF 152600!)]

*Festuca rectifolia* (Fuente, Ortúñez & Ferrero Lom.) Cebolla & Rivas Ponce in  
Candollea 58: 210 (2003)

*Festuca longifolia* auct. hisp., non *Festuca longifolia* Thuill., Fl. Env. Paris, ed. 2:  
50 (1799)

*Festuca arvernensis* subsp. *costei* auct. hisp., non *F. costei* (St.-Yves) Markgr.-

Dann. (1978) [*Festuca ovina* subvar. *costei* St.-Yves in Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 55: 107 (1923) in Bull. Soc. Bot. France 71: 39 (1924)]

*Festuca burgundiana* auct. hisp., non *Festuca burgundiana* Auquier & Kerguélen  
in *Lejeunia* ser. 2, 89: 63 (1978)

*Festuca marginata* subsp. *gallica* auct. hisp., non *Festuca marginata* subsp. *gallica*  
(Hack.) Breistr. ex Ardenghi & Foggi (2017)

*F. hervieri* auct. hisp., non *Festuca hervieri* (St.-Yves) Patzke (1962)

*Ind. loc.*: “in Pyren. Orient. Pr. Font de Comps leg. Timb.-Lagrange”.

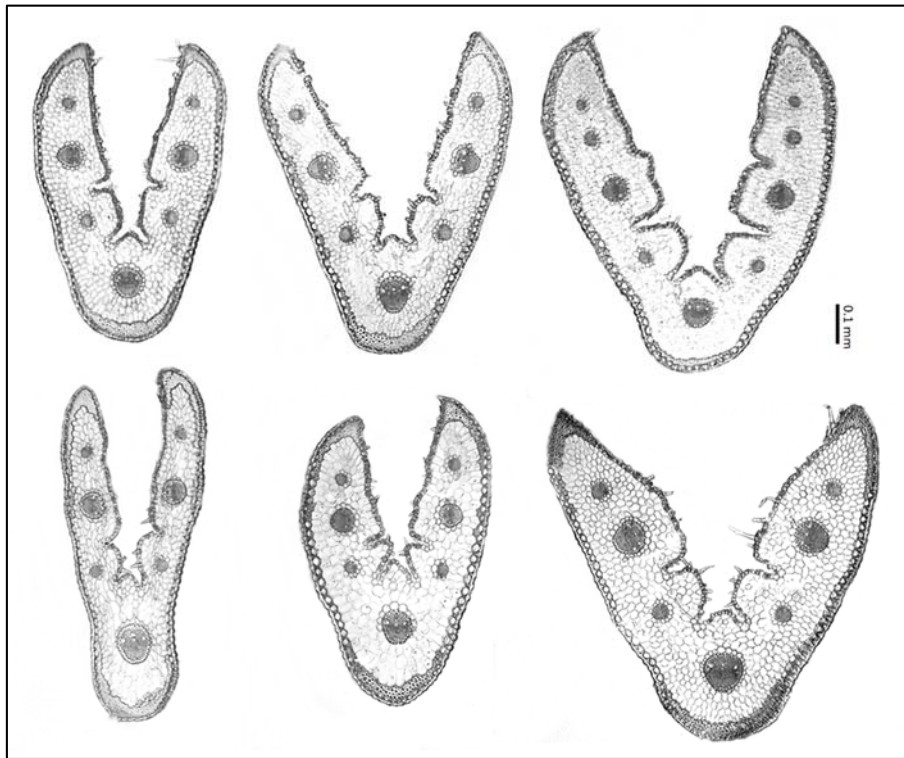
*Lectotipo*: “Herb. Mus. Palat. Vindob. (W): Nr. 6037 / *Festuca ovina* v. *marginata* Hack. / fl. pyrenaica / subvar. *alopecuroides* / *Festuca alopecuroides* Timb. / Prades (Pyren.-Orient. / font de Comps / 7 juillet 1872 / Timbal-Lagrange / Herbarium E. Hackel” (W, no visto; Kerguélen, 1983).

*Ic.*: López, Martínez-Sagarra & Devesa (2017) (véanse también Kerguélen & Plonka, 1989: 204; Fuente & Ortúñez, 1998: 66 sub *Festuca rivas-martinezii*, e ibídem: 68 sub *Festuca rivas-martinezii* subsp. *rectifolia*).

Hierba perenne, cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 76 cm × 0,4-0,7 mm, erectos o ascendentes, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros, glaucos o verdoso-purpúreos en su parte superior, glabros, con 1-3 nudos visibles, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes libres en casi toda su longitud o hasta 1/2, papirácea o algo escariosa, pajiza, grisácea o pardusca al final, glabra, lisa o distalmente escábrida, con 7-9 nervios, persistente, que no se disgrega en fibras; sin aurículas, o estas de 0,1-0,7 mm, obtusas; lígula 0,1-0,5 mm, membranácea, truncada, ciliolada; limbo 1,5–25 cm × 0,4–1,3 mm, estrechamente linear, curvado o espiralado en la parte distal, algo rígido, no pungente, conduplicado, de sección obovada, elíptica o plegada en V –mostrando el esclerénquima subepidérmico casi siempre discontinuo, reducido a 3 islotes hacia la cara abaxial, dos marginales, y uno opuesto a la costilla de la haz central y decurrente, 5-9 nervios, cara adaxial por lo general pelosa, con 4-6(8) valles y 3-5(7) costillas, y la abaxial lisa (Figuras 21.1 y 21.2)–, liso o algo escábrido en el ápice, con frecuencia pruinoso, obtuso o acuminado. Hojas caulinares 1-2, similares a las de los brotes estériles –rara vez con limbo plano–, sin aurículas o estas de 0,1-6 mm, lígula de 0,2-0,5 mm, y limbo de 1-6 cm × 0,3-0,9 mm. Inflorescencia 2,5–11(15,5) cm, en panícula condensada, ovado-oblonga, con 3-41(46) espiguillas, y eje provisto de 5-15 nudos, antrorso-escábrido, con 1-8 ramas hacia la base, solitarias, trígonoas, adpresas o erecto-patentes. Espiguillas 5–10,5(13) mm, comprimidas lateralmente, elípticas, verdes, glaucas o algo verdoso-purpúreas, glabras, pedunculadas, con pedúnculo de 0,5-6 mm, ligeramente engrosado en el extremo, (2)3–8(12) flores fértiles y con frecuencia también con 1 flor estéril apical y ± rudimentaria. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, verdes,



glaucas o verdoso-purpúreas, glabras o cilioladas en el margen superior; la inferior de 1,5-4 mm, ovado-lanceolada o estrechamente lanceolada, acuminada, con 1 nervio, y la superior de 2-5 mm, ovado-lanceolada, acuminada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 3,6-6 mm, obovado-lanceolado, acuminado, mucronado o aristado, con márgenes estrechamente escariosos al menos en el tercio superior, glabro, liso o escábrido sobre el dorso en el tercio superior y en ocasiones ciliado en el margen, verde, glauco o verde-purpúreo hacia la parte superior, con 5 nervios; callo circular o elíptico; lema de la flor inferior con mucrón o arista de 0,1-1,5(1,8) mm, el de la segunda flor con arista de (0,3)0,4-3(3,5) mm, y el resto con arista hasta de 3,5 mm, escábrida. Pálea 3,5-5 mm, similar o algo más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas solo distalmente. Lodículas 0,5-0,9 mm, enteras, bilobadas o bífidas. Anteras 1,7-2,9(3,1) mm, linear-oblongas, moradas al principio y amarillentas o anaranjadas en postantesis. Ovario glabro. Cariopsis 2,5-2,8 mm.



**Figura 21.1.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. lambinonii*.

**Número cromosómico:**  $n = 7$  (sub *F. rivas-martinezii* subsp. *rivas-martinezii*; Fuente *et al.*, 2001),  $2n = 14$  (sub *F. rivas-martinezii* subsp. *rivas-martinezii*; Fuente *et al.*, 2001; sub *F. lambinonii* Kerguelen & Plonka, 1989; sub *F. ovina* subsp. *laevis* subvar. *alopecuroides*, Huon, 1970),  $n = 14$  (sub *F. rivas-martinezii* subsp. *rectifolia*, Ferrero, 1999; Fuente *et al.*, 2001),  $2n = 28 + 0-1B$  (sub *F. rivas-martinezii* subsp. *rectifolia*,

Ferrero, 1999; Fuente *et al.*, 1997, 2001). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de mayo a julio.

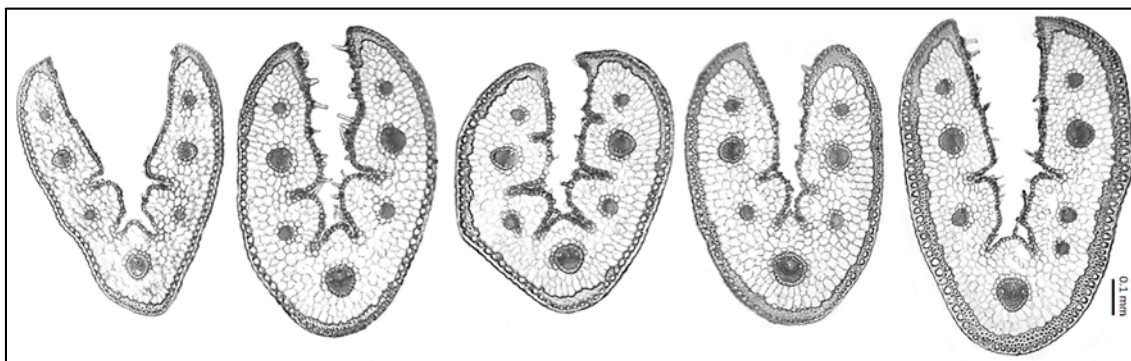
**Distribución mundial:** España y Francia.

**Distribución peninsular:** centro, norte y este de la Península Ibérica. **And. Esp.:** A Ab Av B Bi Bu Cc Cs Cu Ge Gu Hu L Le Lo M (O) P S (Sa) Sg So Te V Vi Z (Mapa en López, Martínez-Sagarra & Devesa, 2017).

**Ecología:** herbazales y pastos montanos y subalpinos, roquedos, bordes de camino, claros de bosque (melojares, pinares, y sabinares), y campos de cultivo abandonados, en substratos silíceos o calcáreos; 650-2.430 m.

**Observaciones.-**

Taxón muy variable en el tamaño de la arista, glumas y lemas, así como en el patrón de la anatomía foliar en sección transversal. En relación con la arista, señalar que las poblaciones del norte presentan, por lo general, los mayores tamaños, aunque las medidas están solapadas en buena parte con las de las plantas del centro peninsular; las plantas del este peninsular presentan los menores valores para este carácter, aunque también solapadas con las del resto. Respecto de la disposición del esclerénquima del limbo en sección transversal, es característica su disposición en 3 islotes (2 marginales, y 1 basal) cuya decurrencia es muy variable, sobre todo en los marginales: pueden llegar a la altura del primer nervio, hasta la mitad de su longitud, o más excepcionalmente unirse con el basal formando un anillo continuo –en este último caso el grosor de esclerénquima suele ser algo mayor en la zona apical y en la basal–.



**Figura 21.2.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. lambinonii* (población de Piedraslenguas, Palencia).

En las poblaciones del noroeste de la Península Ibérica este carácter anatómico es muy heterogéneo (Figura 21.2), y las plantas que así lo acusan han sido identificadas como *F. rivas martinezii* subsp. *rectifolia*. Sin embargo, esta variabilidad se ha encontrado también en individuos del centro y noreste peninsular, e incluso en diferentes hojas de un mismo individuo. Lo mismo sucede con la forma de las costillas, que pueden ser redondeadas o planas, sin ser este un carácter que permita delimitar taxones (López, Martínez-Sagarra & Devesa, 2017).

***Material estudiado*** (adicional al recogido en López, Martínez-Sagarra & Devesa, 2017):

ESPAÑA. **Palencia.** Puerto de Piedraslenguas, junto al mirador, 11-VII-2012, E. López (COFC 61104).



Foto 22. Lectotipo de *F. frigida* (herb. Hack., W 7531).

**22. *F. frigida*** (Hack.) K. Richt., *Pl. Eur.* 1: 97 (1890)

*Festuca ovina* subsp. *frigida* Hack. in Bot. Centralbl. 8: 406 (1881) [basión.]

*Festuca halleri* subsp. *frigida* (Hack.) Nyman, *Consp. Fl. Eur.*: 829 (1882)

*Festuca ovina* subsp. *frigida* var. *genuina* Hack., *Monogr. Festuc. Eur.*: 115 (1882), nom. inval.

*Festuca halleri* sensu Boiss., *Voy. Bot. Espagne* 2: 672 (1844), non *F. halleri* All., *Fl. Pedem.* 2: 253 (1785)

*Ind. loc.*: “Sierra Nevada, subnivale Region” [“in pratis turfosis regionis nivalis Sierrae Nevadae inter 2800-3100 m rara. Borregil de S. Juan 2840 m”: Hackel, *Monogr.* 1882:115].

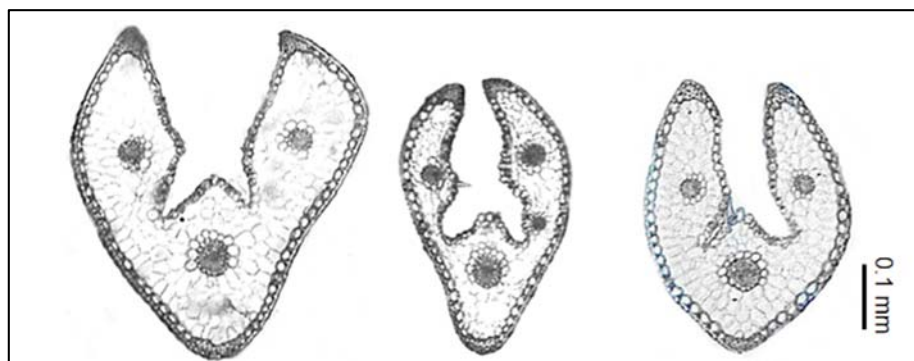
*Lectotipo*: “Hispania: In pratis turfosis Srae. / Nevadae l. d. Borreguil de San Juan / 2800 m / In itinere hispanico-lusitanico / 1-VIII 1876 / leg. E. Hackel” (herb. Hack., W 7531 imagen!, ejemplar superior izquierdo; Fuente *et al.*, 1988) (Foto 22).

*Ic.*: Véase López, Martínez-Sagarra & Devesa (2016: 29).

Hierba perenne, cespitosa, con brotes estériles intravaginales o más rara vez extravaginales. Tallos hasta de 13 cm × 0,2-0,3 mm, erectos o ascendentes, en ocasiones algo flexuosos en la parte superior, cilíndricos –algo angulosos en el extremo–, estriados, glabros y lisos, de un verde oscuro, con un 1 nudo visible o ninguno, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes soldados casi en toda su longitud, con el borde superior escotado, escarioso-hialina, ± pardusco-rojiza al final, glabra o glabriúscula, con 3-7 nervios, marcescente, que se disgrega en fibras en la madurez; aurículas 0,2-0,5 mm, agudas; lígula 0,2-0,5 mm, membranácea, ± aguda, rara vez truncada, cortamente ciliolada; limbo 1-3 cm × 0,2-0,6 mm, estrechamente linear, recto o algo arqueado, conduplicado, con sección ovada u obovada –mostrando el esclerénquima subepidérmico discontinuo, reducido a 3 pequeños islotes hacia la cara abaxial, dos marginales y uno basal, 3 nervios, con 2 valles y 1 costilla, cara adaxial lisa o laxamente pelosa, y cara abaxial lisa (Figura 22)–, glabro y liso, glauco, con el ápice agudo. Hojas caulinares 1-2, similares a las de los brotes estériles pero con vaina abierta, aurículas de 0,4-1,3 mm, lígula de 0,2-0,4 mm, aguda, y limbo de 0,3-2 cm × 0,3-0,6 mm. Inflorescencia 0,7-2 cm, ± densa o racemiforme, estrechamente ovado-oblongo, con (2)3-8 espiguillas, y eje provisto de (1)2-7 nudos –entrenado más



bajo de 0,2-0,4 cm–, antrorso-escábrido, sin ramas –la basal reducida a una espiguilla–. Espiguillas 3-5,5 mm, comprimidas lateralmente, elípticas y por lo general teñidas de púrpura, glabras, pedunculadas, con pedúnculo de 0,5-3 mm, ligeramente engrosado en el extremo, con 2-4 flores fértiles y a menudo con 1 flor estéril apical y ± rudimentaria. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, en ocasiones con acúleos en los bordes de la mitad superior, acuminadas, mucronadas o ligeramente aristadas, de verdoso-purpúreas a purpúreas; la inferior de 1,7-3(4,3) mm, ovado-lanceolada o lanceolada, acuminada en el ápice, con 1-3 nervios, y la superior de 2,3-4,5 mm, ovado-lanceolada o lanceolada, acuminada, mucronada o aristada en el ápice, 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 2,2-4 mm, ovado-lanceolado, aristado, con márgenes estrechamente escariosos, glabro, ligeramente escabriúsculo en el dorso hacia la mitad superior, por lo general ± purpúreo, con 5 nervios; callo circular o elíptico; lema de la flor inferior con arista de 0,6-1 mm, el de la segunda flor con arista de 1-2,3 mm, y el resto con arista hasta de 2,4 mm, escábrida. Pálea 2,3-3,5 mm, subigual o algo más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas hacia el ápice. Lodículas 0,6-0,7 mm, bilobuladas o bífidas. Anteras 1,1-1,9 mm, linear-oblongas, amarillento-verdosas. Ovario glabro. Cariopsis 2-2,3 mm, adherida a la pálea.



**Figura 22.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. frigida*.

**Número cromosómico:**  $2n = 14$  (Fuente *et al.*, 2001). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de julio a octubre.

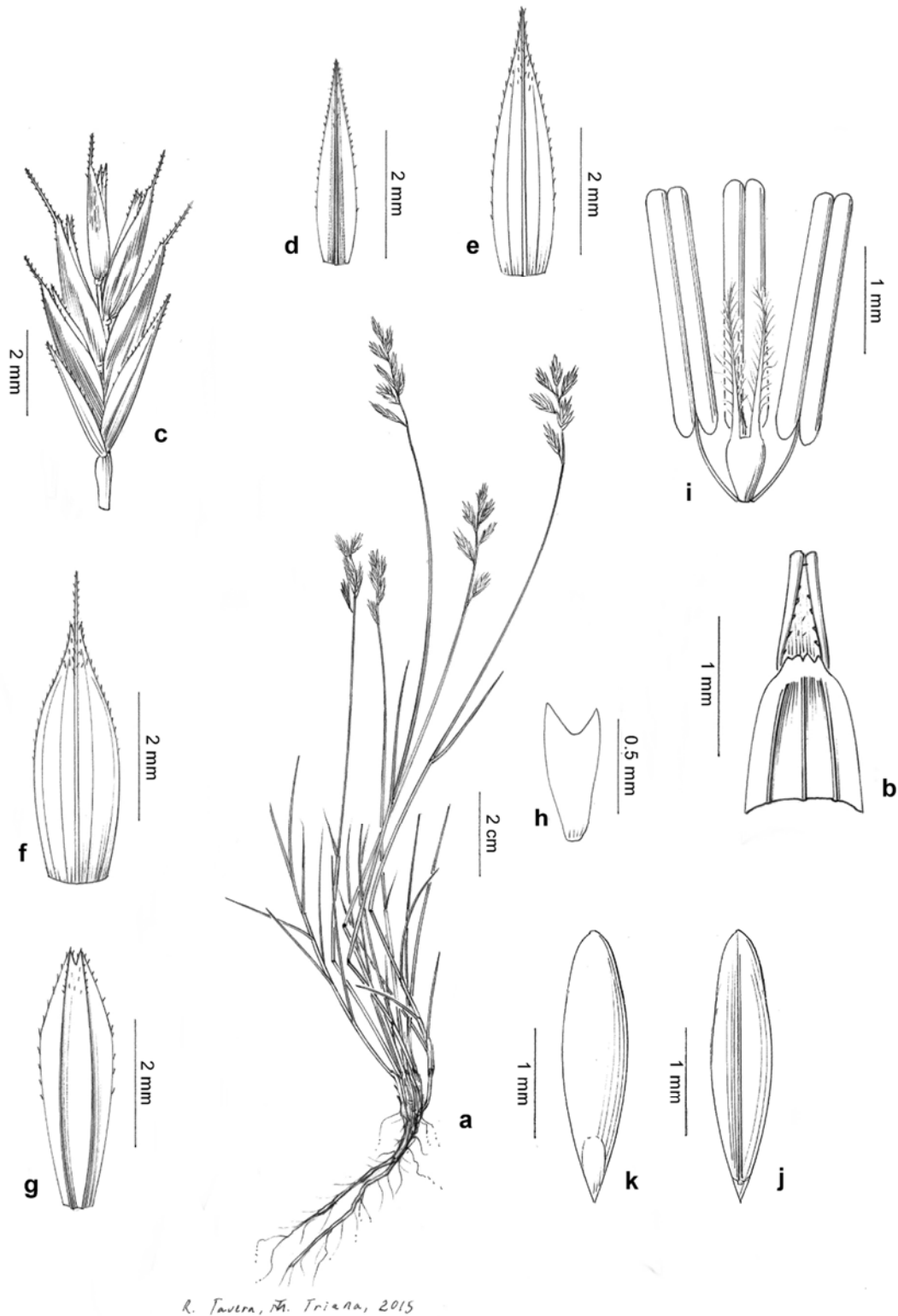
**Distribución mundial:** endemismo de la Península Ibérica.

**Distribución peninsular:** sureste de España (Sierra Nevada). **Esp.:** Gr (Mapa en López, Martínez-Sagarra & Devesa, 2016).

**Ecología:** praderas higroturbosas crioromediterráneas, por lo general encharcadas, en suelos ácidos; (2.300)2.800-3.100(3.200) m.

***Observaciones y material estudiado:***

Véase López, Martínez-Sagarra & Devesa (2016).



**Lámina 23.** *Festuca glacialis*, (a-i) Foya de Aragüés, Aísa, Huesca (MA 590631); (j, k) Torla, Huesca (JACA 208193): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina abierta y de la lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales; **j**, cariopsis en vista adaxial; **k**, cariopsis en vista abaxial.

23. *F. glacialis* Miègev. in Bull. Soc. Bot. France 21: IX (1874)

*Festuca ovina* var. *glacialis* (Miègev.) Hack. in Bot. Centralbl. 8: 406 (1881)

*Festuca halleri* var. *glacialis* (Miègev.) Nyman, Consp. Fl. Eur.: 829 (1882)

*Festuca ovina* subsp. *glacialis* (Miègev.) Asch. & Graebn., Syn. Mitteleur. Fl. 2(1): 485 (1900)

*Festuca ovina* [Rasse] *miegevillei* Asch. & Graebn., Syn. Mitteleur. Fl. 2(1): 485 (1900)

*Festuca halleri* subsp. *glacialis* (Miègev.) Brand in Koch, Syn. Deut. Schweiz. Fl. ed. 3: 2771 (1907)

*Festuca ovina* subvar. *miegevillei* St.-Yves in Candollea 5: 120 (1932)

*Festuca frigida* var. *glacialis* (Miègev.) Grossh., Fl. Kavk., ed. 2, 1: 287 (1939)

*Festuca ovina* f. *pusilla* St.-Yves in Bull. Soc. Bot. France 71: 119 (1924) [*Ind. loc.*: “Pyrenées-Orientales: Pic de la Vache; lacs du Carlitte; signal de Campcardos.- Catalogne: Nuria à Noufonts”]

*Festuca glacialis* f. *pusilla* (St.-Yves) Krajina in Veröff. Geobot. Inst. Rübél 10: 28 (1933)

*F. glacialis* subsp. *prudhommei* sensu O. Bolòs & Vigo, Fl. Països Catalans 4: 348 (1995), non *Festuca prudhommei* Kerguélen & Plonka, Lejeunia, ser. 2, 142: 17 (1993)

*Ind. loc.*: “Crescit in montibus Pyrenaeis, in valle Héas, in cacuminibus glacialibus montium Gabiéadou, Canaou, Trémouse, Camp-Long, et alibi”.

*Sintipo*: herb. T. Husnot (P imagen!; Kerguélen & Plonka, 1989) (Foto 23).

*Ic.*: lám. 23 (véanse también Kerguélen & Plonka, 1989: 174; Fuente & Ortúñez, 1998: 56; Portal, 1999: 164).

Hierba perenne, cespitosa, con brotes estériles intravaginales, glauca, pruinosa. Tallos hasta de 34 cm × 0,3-0,5 mm, erectos, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros y lisos, verdes, con 1-2 nudos visibles, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes soldados casi en toda su longitud, con el borde superior truncado oblicuamente o ± escotado, escarioso-hialina al principio, ± pardusco-rojiza o grisácea las más viejas, glabra, glabriúscula o con menos frecuencia algo escábrida, con 3-5 nervios, marcescente aunque finalmente se disgrega en fibras en la madurez; sin aurículas o estas de 0,1-0,4 mm, obtusas; lígula 0,2-

0,4 mm, membranácea, truncada, cortamente ciliolada; limbo 1-7(13) cm × 0,2-0,6(0,7) mm, setáceo, recto o algo curvado, conduplicado, de sección ± obovada —mostrando el esclerénquima subepidérmico discontinuo, reducido a 3-5(7) islotes hacia la cara abaxial, 3-5(7) nervios, con 2-4 valles y 1-3 costillas, cara adaxial aculeada sobre todo en las costillas, y cara abaxial lisa (Figura 23), glabro y liso, con el ápice ± obtuso. Hojas caulinares 1-2, similares a las de los brotes estériles pero con vaina abierta, sin aurículas o estas de 0,3-0,6 mm, obtusas, lígula 0,3-0,6 mm, y limbo de 0,5-2,4 cm × 0,3-0,6 mm. Inflorescencia 1,3-4,5 cm, en panícula ± densa o racemiforme, ± ovado-oblonga, con 4-10(13) espiguillas, y eje provisto de 3-9 nudos —entrenado más bajo de 0,5-0,8 cm—, irregularmente antrorso-escábrido, sin ramas o con 1-3 ramas hacia la base —primera rama simple, de 1-1,2 cm y con 2 espiguillas—, solitarias, trígonas, adpresas o ± erecto-patentes. Espiguillas 4,7-7,5 mm, comprimidas lateralmente, elípticas, por lo general variegado-purpúreas, glabras, con pedúnculo de 0,3-3,5 mm, ligeramente engrosado en el extremo, 3-5 flores fértiles y a menudo también con 1 flor estéril apical y ± rudimentaria. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, agudas, con acúleos en los bordes y hacia el ápice —sobre todo en la superior—, variegado-purpúreas; la inferior de 2,5-4 mm, linear-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de (2,4)3,1-4,6 mm, lanceolada o lanceolada-acuminada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 3,4-4,9 mm, ovado-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes estrechamente escariosos, aculeado en el borde hacia el ápice, variegado-purpúreo, con 5 nervios; callo elíptico u orbicular; lema de la flor inferior con arista de 0,2-1,3 mm, el de la segunda flor con arista de 0,5-1,8 mm, y el resto con arista hasta de 2 mm, escábrida. Pálea 2,9-4,4 mm, subigual al lema, bidentada, con 2 quillas escábridas hacia el ápice. Lodículas 0,6-1 mm, bilobadas o bífidas. Anteras 1,1-2,8 mm, subigual, amarillas o purpúreas. Ovario glabro. Cariopsis 1,8-2 mm, adherida a la pálea.

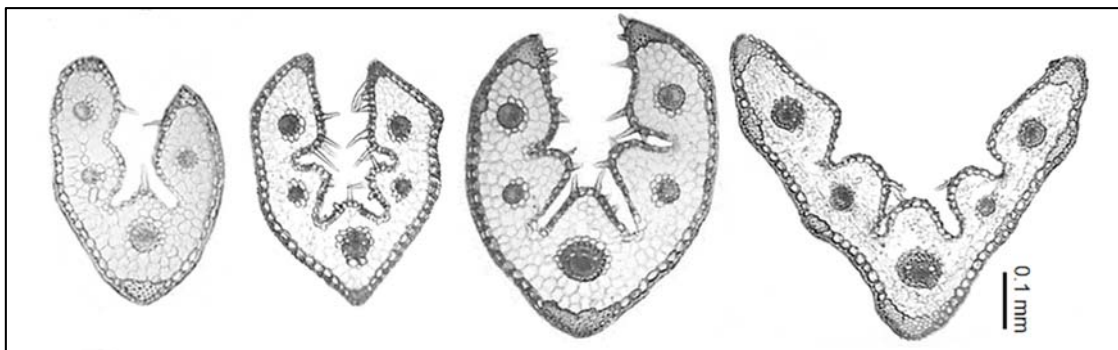


Figura 23. Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *Festuca glacialis*.





Foto 23. Sintipo de *F. glacialis* (herb. Husnot; P 753814).

**Número cromosómico:**  $2n = 14$  (Stählin, 1929; Kerguélen, 1975).

**Floración:** de junio a octubre.

**Distribución mundial:** España, y sur de Francia.

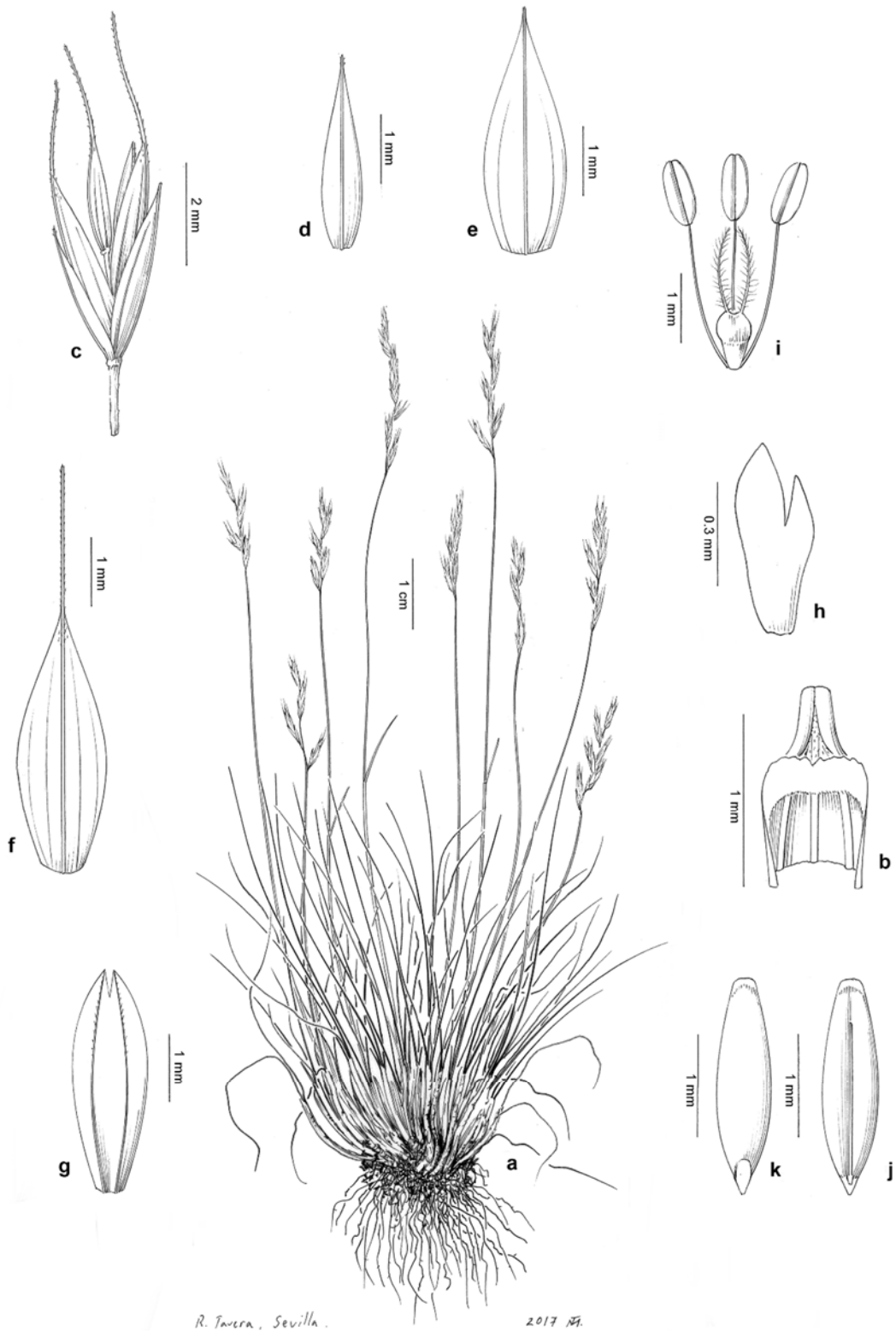
**Distribución peninsular:** norte y noreste de España (Pirineos y Cordillera Cantábrica).

**Esp.:** B Ge Hu L Le Na O P S (Mapa en López, Martínez-Sagarra & Devesa, 2016).

**Ecología:** gleras, grietas y fisuras de rocas, y en pastos sobre protosuelos y suelos pedregosos muy expuestos, en substratos básicos o silíceos; (1.300)1.650-3.120 m.

**Observaciones y material estudiado:**

Véase López, Martínez-Sagarra & Devesa (2016).



**Lámina 24.** *Festuca alpina* (a-k) Sota del Cerví, Boí, Lérida (BC 877274): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales; **j**, cariópsis en vista adaxial; **k**, cariópsis en vista abaxial.

24. *F. alpina* Suter, Fl. Helvet. 1: 55 (1802)

*Festuca ovina* subsp. *alpina* (Suter) Hack. in Bot. Centralbl. 8: 406 (1881)

*Festuca alpina* subsp. *riverae* Chas, Kerguélen & Plonka in Lejeunia ser. 2, 142: 3 (1993) [*Holotipo*: “France, Hautes-Alpes: Montagne de l’Aurouze, rochers à l’arrivée au plateau de Bure en venant de «Superdévouly», alt. 2500 m, calcaire. 31 VIII 1991, É. Chas” (herb. É. Chas; *Isotipos*: LG, P imagen!)]

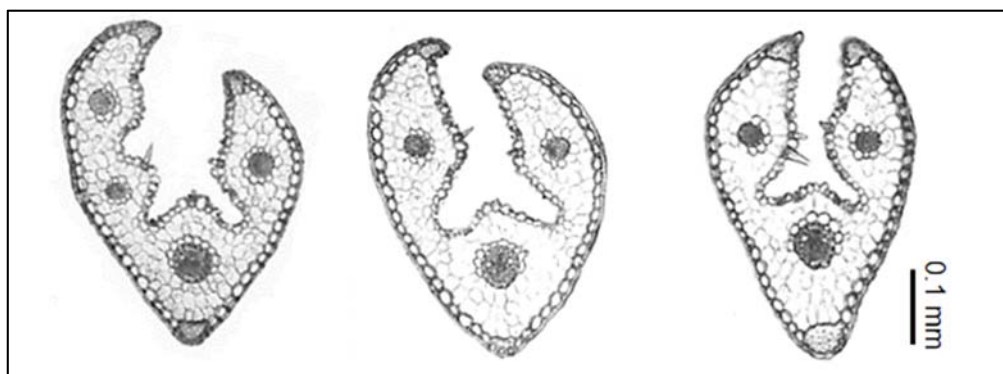
*Ind. loc.*: “Frequens in altioribus alpinus: Gemmio, Javernas, Fouly, Enzeindas, Richard, sur Champ. 1442”

*Lectotipo*: “An Festuca... En. Helv. p. 216 (?) Gen. VIII. n. 16 (?). A. ... (?)/Botan. p. B. nemorosa (?) varietas in Gemmio reperta?” (*manu* Haller senior) (P-Haller, no visto; Foggi *et al.*, 2012)]

*Ic.*: lám. 24 (véanse también Kerguélen & Plonka, 1989: 111; Fuente & Ortúñez, 1998: 58, sub *F. alpina* subsp. *riverae*; Portal, 1999: 90, sub *F. alpina* subsp. *riverae*).

Hierba perenne, cespitosa, con brotes estériles intravaginales, verde oscura o glauca, nada o apenas pruinosa. Tallos hasta de 20 cm × 0,2-0,3 mm, erectos, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros y lisos, verdes, por lo general con 1 nudo visible, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes soldados casi en toda su longitud, con el con el borde superior truncado oblicuamente o ± escotado, escarioso-hialina, ± pardo-rojiza al final, glabra, lisa, con 3 nervios, marcescente, que se disgrega en fibras en la madurez; aurículas 0,1-0,3 mm, obtusas, o rara vez faltan; lígula 0,15-0,2 mm, membranácea, truncada, cortamente ciliolada; limbo 0,9-7(10) cm × 0,2-0,5(0,6) mm, de capiliforme a setáceo, erecto, flácido, conduplicado, de sección ± obovada y carinada en la base –mostrando el esclerénquima subepidérmico discontinuo, reducido a 3 islotes pequeños hacia la cara abaxial, 3-5 nervios, con 2-4 valles y 1-3 costillas, cara adaxial aculeada, y cara abaxial lisa (Figura 24)–, glabro y liso, con el ápice ± obtuso. Hojas caulinares 1-2, similares a las de los brotes estériles pero con vaina abierta, aurículas de 0,1-0,5 mm, obtusas, lígula de 0,2-0,3 mm, y limbo de 0,5-4 cm × 0,2-0,4 mm. Inflorescencia 1-3,5 cm, en panícula ± densa o racemiforme, ± ovado-oblonga, con 4-14 espiguillas y eje provisto de 3-8 nudos –entrenado más bajo de 0,5-0,9 cm–, glabro, en algunos tramos antrorso-escábrido, sin

ramas o con 1-3 ramas hacia la base –primera rama simple, de 0,9-1,1 cm y con 2-3 espiguillas–, solitarias, trígonas, adpresas o erecto-patentes. Espiguillas 3,5-6 mm, comprimidas lateralmente, elípticas, por lo general variegado-purpúreas o completamente purpúreas, glabras, con pedúnculo de 0,5-3,5 mm, ligeramente engrosado en el extremo, 2-3(4) flores fértiles y a menudo con 1 flor estéril apical y  $\pm$  rudimentaria. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, a menudo con acúleos en los bordes y hacia el ápice –sobre todo en la superior–, agudas, variegado-purpúreas; la inferior de 1,9-3,3 mm, linear-lanceolada, con 1 o 3 nervios, y la superior de 2,8-3,8 mm, lanceolada o lanceolada-acuminada, con 3 nervios. Raquilla con artejos irregularmente antrorso-escábridos. Lema 2,9-4,2 mm, ovado-lanceolado, agudo, aristado, con márgenes estrechamente escariosos, en ocasiones aculeado en el borde hacia el ápice, variegado-purpúreo o purpúreo, con 5 nervios; callo elíptico o circular; lema de la flor inferior con arista de 0,7-1,8 mm, el de la segunda flor con arista de (1,1)1,5-3,2 mm, hasta de 3,5 mm en el resto, escábrida. Pálea 2,6-3,6 mm, subigual al lema, bidentada, con 2 quillas escábridas hacia el ápice. Lodículas 0,6-0,8 mm, bilobuladas o bífidas. Anteras 0,7-1,4(1,5) mm, linear-oblongas, amarillas o purpúreas. Ovario glabro. Cariopsis 1,8-2,3 mm, adherida a la pálea.



**Figura 24.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. alpina*.

**Número cromosómico:**  $2n = 14$  (para poblaciones alpinas, Bidault, 1968; Parreaux, 1972; Kerguélén *et al.*, 1993; para poblaciones ibéricas sub *F. alpina* subsp. *riverae*, Fuente *et al.*, 2001).

**Floración:** de julio a septiembre.

**Distribución mundial:** España, Francia, Suiza Alemania, Austria, Croacia, Eslovenia e Italia.



**Distribución peninsular:** centro y oeste de los Pirineos. (**And**). **Esp.:** B Ge Hu L (Mapa en López, Martínez-Sagarra & Devesa, 2016).

**Ecología:** pastos en enclaves pedregosos, gleras, crestas rocosas, fisuras y grietas, en substratos calcáreos; 1.750-3.300 m.

**Observaciones y material estudiado:**

Véase López, Martínez-Sagarra & Devesa (2016).

### NOMBRES A RESOLVER

**Festuca saxifraga** Miégev. in Boll. Soc. Bot. France 38 Sess. Extr.: XXXVIII (1891)  
[*Festuca duriuscula* f. *pyrenaica* Miégev. in Boll. Soc. Bot. France 38 Sess. Extr.: XXXVIII (1891)]

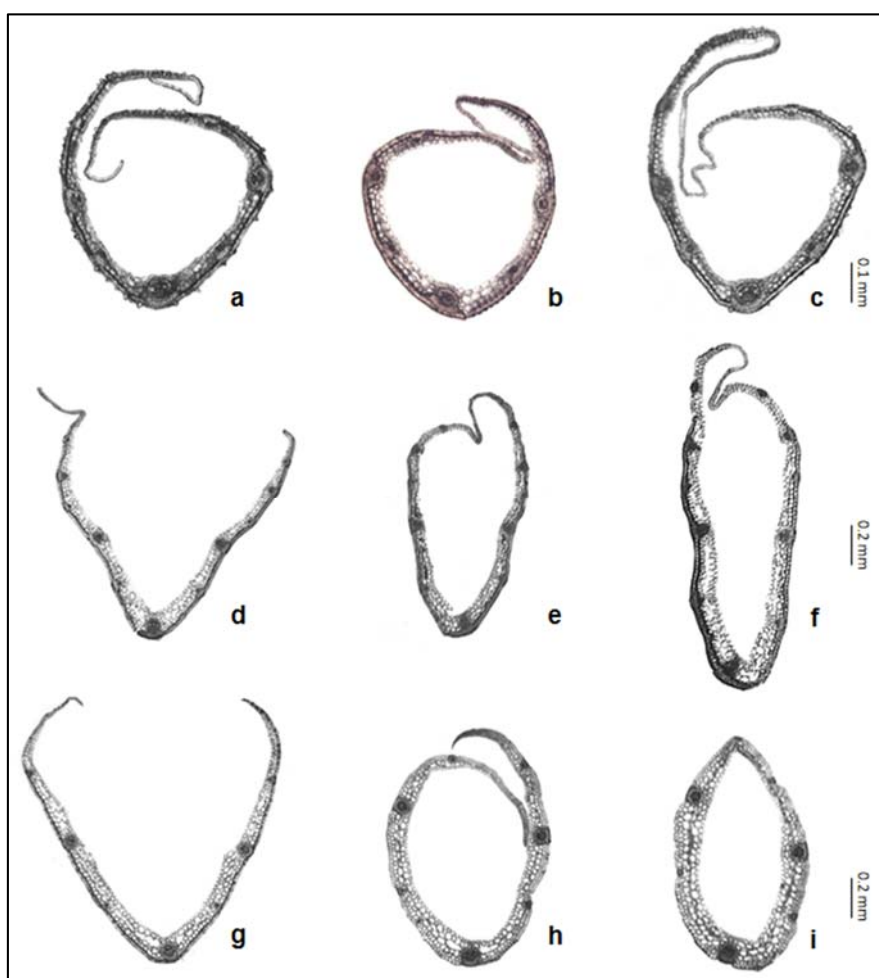
Especie descrita por Miégevill (1891) de los Pirineos centrales (“*Crescit in regione subalpina Pyrenaeorum centralium et in regione alpina*”), quien denomina así a plantas de pequeño porte (10-30 cm), con glumas y lemas largamente ciliados, de 3 a 7 flores y limbos de color verde-glaucos, erectos o curvados, pungentes, lisos, y con márgenes convolutos y no carinados. Hasta la fecha no ha podido ser encontrado el material tipo de esta especie que había pasado inadvertida, pero su tipificación podría ser relevante de cara a resolver la nomenclatura del complejo *F. yvesii*, que también tiene distribución pirenaica y que comparte los mismos caracteres diagnósticos que los que cita Miégevill (1891) para su especie.

Con intención de encontrar el material tipo de la especie, se ha indagado sobre las colecciones de Miégevill, sin éxito. Según la información proporcionada por Guy Dussaussois (Luis Villar, *com. pers.*), el padre Dominique Miégevill murió en el año 1901 en Monléon-Magnoac (Francia), y pocos años después, en 1903, los religiosos de Notre Dame se trasladaron a Argentina con el Herbario de Miégevill, que está actualmente perdido, siendo muy escasos los materiales del religioso en herbarios europeos.



GRUPO “EXARATAE + F. PLICATA”

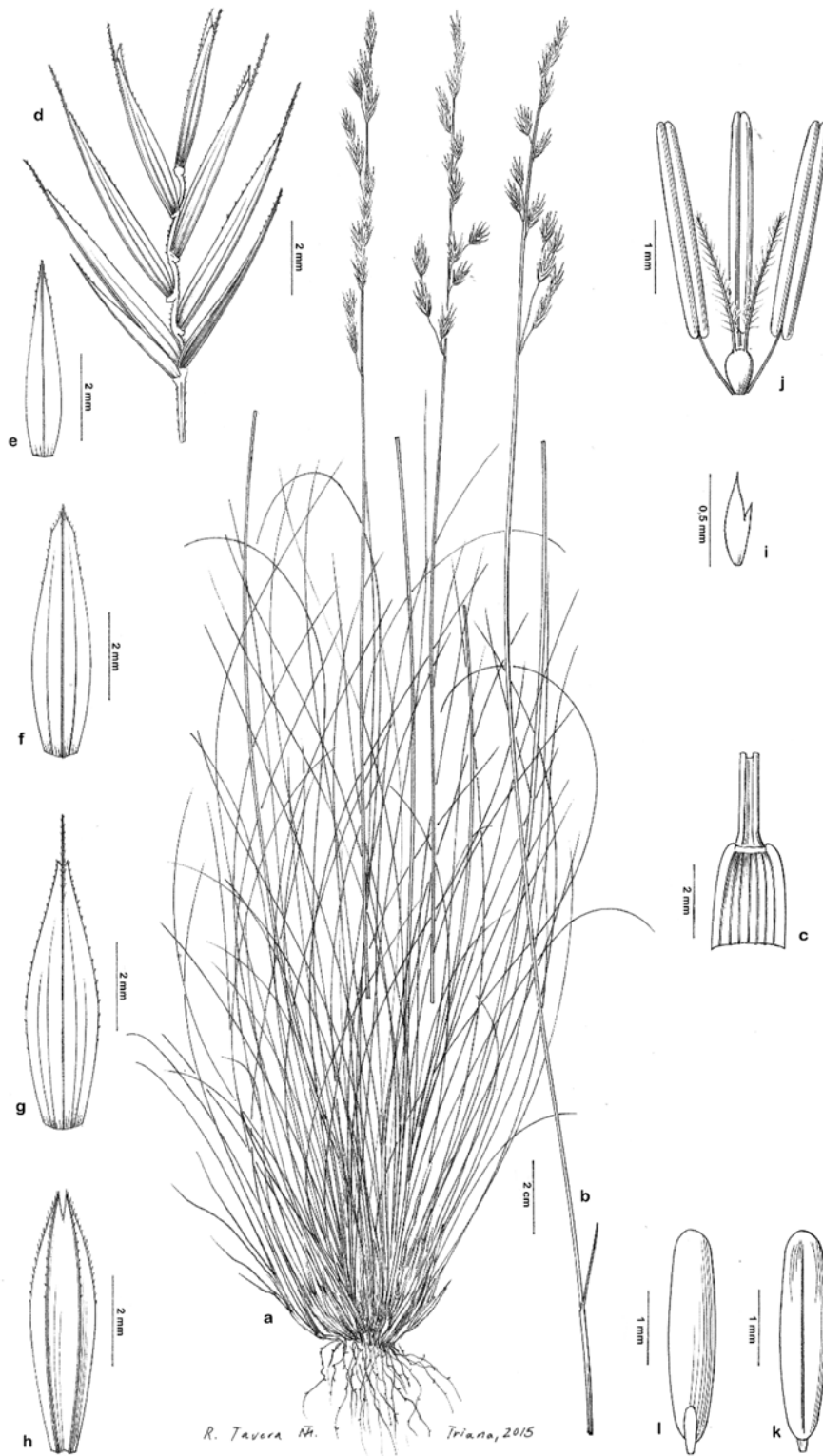
Se incluye aquí un grupo de especies que quedan claramente fuera del clado monofilético que integran los taxones de *Festuca* sect. *Festuca* (véase Capítulo 4). No presentan carácter morfológico alguno que permita, por el momento, reunir las en una entidad taxonómica bien delimitada. Por el contrario, se trata de un grupo parafilético –denominado aquí grupo “*Exaratae* + *F. plicata*”– que en la Península Ibérica incluye cuatro especies: *F. capillifolia* Dufour, *F. borderei* (Hack.) Hack., *F. clementei* Boiss. y *F. plicata* Hack., todas ellas con alguna singularidad morfológica y/o anatómica que las hace fácilmente reconocibles.



**Figura 25.1.** Sección transversal a diferentes alturas (tercio apical, zona media y tercio basal) de las vainas de las hojas de los brotes estériles en *Festuca capillifolia* (a-c), *F. borderei* (d-f) y *F. summilusitana* (g-i).

El carácter más exclusivo de *Festuca capillifolia* lo constituyen las vainas foliares que, además de su llamativo color (más o menos rojizo), tienen la zona unión de los

bordes plegada o invaginada (Figura 25.1a,b), un carácter que Saint-Yves (1922) utilizó para reconocer una nueva subsección (*Festuca* subsect. *Exaratae* St.-Yves in Candollea 1: 21, 1922), en la que algunos autores (Cebolla & Rivas Ponce, 2003b) incluyeron también *F. borderei*, donde este carácter puede verse también pero con más dificultad, y *F. querana* Litard., que no cumple con dicho carácter y que, además, debe de incluirse en *Festuca* sect. *Aulaxyper* (ver *Species excludendae*). En *F. borderei*, el limbo de las hojas viejas de los brotes estériles se desprende por una zona de abscisión linear y transversal, de tal forma que las vainas sucesivas, truncadas en su extremo distal, quedan aparentemente enfundadas de manera telescópica. *Festuca plicata* y *F. clementei* comparten tener vainas transversalmente corrugadas, pero se diferencian en muchos otros caracteres: en la primera, el limbo foliar es claramente trígono, y presenta en sección transversal 3(4) nervios y el esclerénquima fragmentado en 5 islotes, coincidentes con los ángulos, además, sus lemas son largamente aristadas; en *F. clementei* la sección es más o menos circular, con 5-7 nervios y su esclerénquima es continuo o discontinuo, pero nunca en 3 islotes, y aquí las aristas de los lemas tienen tamaños menores.



**Lámina 25.** *Festuca capillifolia*, (a-l) subida al Mont Cabrer, Cocentaina, Alicante (COFC 61266): **a**, hábito; **b**, tallo florido; **c**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **d**, espiguilla; **e**, gluma inferior, en vista abaxial; **f**, gluma superior, en vista abaxial; **g**, lema, en vista abaxial; **h**, pálea, en vista abaxial; **i**, lodícula; **j**, verticilos sexuales; **k**, cariosop en vista adaxial; **l**, cariosop en vista abaxial.



**25. *F. capillifolia*** Dufour in Roem. & Schult., Syst. Veg. 2: 735 (1817) (Foto 25)

*Festuca scaberrima* Lange in Vidensk. Meddel. Dansk Naturhist. Foren. Kjøbenhavn, ser. 2, 1: 51 (1861), non *F. scaberrima* Steudel, Syn. Pl. Glumac. 1(3): 316 (1854)

*Ind. loc.*: “In fissuris rupium circa Moxente R. Valentini”

*Lectotipo*: “...in rupium fissuris. Moxente. Ri Valentini. Junio” (BORD, herb. Dufour, no visto; Gutiérrez Villarías, 1992)

*lc.*: lám. 25 (véanse también Devesa, 1987: 275; Fuente & Ortúñez, 1998: 42).

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos por lo general de 30-80 cm × 0,4-1,2 mm, erectos, cilíndricos, estriados o estriado-acostillados, glabros, verdes –parduscos en la vejez–, con 1-2 nudos marrón-purpúreos hacia la parte inferior, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina cerrada en toda su longitud o hasta 3/4, con la zona de unión de los bordes invaginada, herbácea al principio, verde o con frecuencia teñida de púrpura, y papirácea, pajiza o marrón en la madurez, por lo general lisa en la parte superior, glabra, lisa o escabriúscula, sin aurículas, con 5-7 nervios que a veces no llegan al final, marcescente, que no disgrega en fibras en la madurez; lígula 0,1-0,2 mm, ± obtusa, glabra; limbo 4-40(50) cm × (0,2)0,3-0,5 mm, capiliforme, recto o ± curvado, a veces sigmoide en el extremo, no rígido, conduplicado, de sección ± circular o ligeramente poligonal –mostrando el esclerénquima subepidérmico discontinuo, formando 7(9) islotes coincidentes con los nervios en la cara abaxial, a veces el central y los marginales fusionados a los nervios, con 5-7 nervios, 2-4 valles y 1-3 costillas poco marcadas, con cara adaxial escábrida, especialmente sobre las costillas, y cara abaxial también escábrida (Figura 25.2)–, verde, fuertemente antrorso-escábrido, con ápice agudo, acuminado. Hojas caulinares 1-2, similares a las de los brotes estériles pero con vaina abierta, y limbo de menor tamaño. Inflorescencia 4-20(30) cm, en panícula ± laxa aunque interrumpida, linear-oblonga, con 8-47 espiguillas, y raquis provisto de 3-10 nudos–, liso o ± antrorso-escábrido, con ramas erectas y ± adpresas, y solo 1-2 ramas en el nudo basal. Espiguillas (4)6-8 mm, comprimidas lateralmente, elípticas u oblongo-elípticas, verdes pero parduscas en la madurez, con pedúnculo de 0,5-6 mm, ligeramente engrosado en el extremo, 2-5(6) flores fértiles, por lo general la terminal estéril. Glumas 2, desiguales,

con márgenes estrechamente escariosos, glabras, agudas o acuminadas, verdes o con más frecuencia parduscas o leonadas en la madurez; la inferior de (2)3-4,7(5,3) mm, estrechamente-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de (3,1)3,2-5,2(6) mm, lanceolada, con 3 nervios. Raquilla con artejos lisos o muy ligeramente escábridos. Lema (4)4,3-5,5(6) mm, oblongo-lanceolado o lanceolado-acuminado, agudo, con márgenes escariosos, diminutamente antrorso-escábridos al igual que la parte distal del dorso, verde al principio y pardusco o marrón en la vejez, con 5 nervios apenas perceptibles, y arista terminal de (0,5)0,7-2,5(2,7) mm, escábrida; callo ± elíptico. Pálea subigual en tamaño o poco más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Lodículas de 0,5-0,6 mm, bífidas o bilobadas. Anteras 1,8-2,8(3) mm, lineares, de un amarillo claro. Ovario glabro. Cariopsis 2,8-3,1 × c. 0,5 mm, adherida a la pálea.

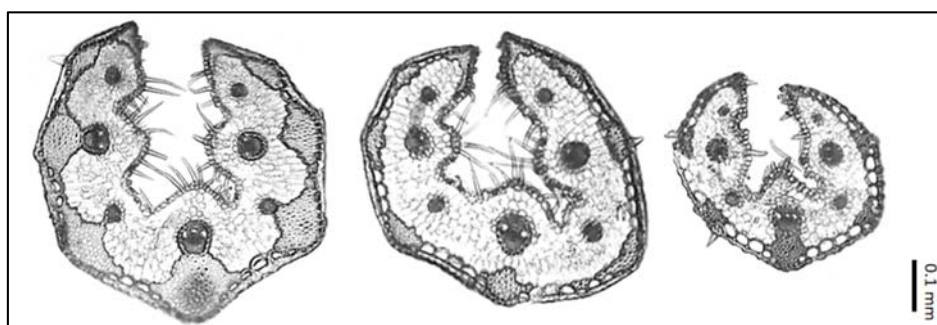


Figura 25.2. Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. capillifolia*.

**Número cromosómico:**  $2n = 14$  (Fuente *et al.*, 2001),  $n = 7$  (Devesa & Romero, 1981).

Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de (abril) mayo a junio (julio).

**Distribución mundial:** Península Ibérica, y noroeste de África (Marruecos y Argelia).

**Distribución peninsular:** este y sur de España. **Esp.:** A Ab Al Ca Co CR Cs (Cu) Gr J Ma Mu (So) (T) Te V (Mapa 25).

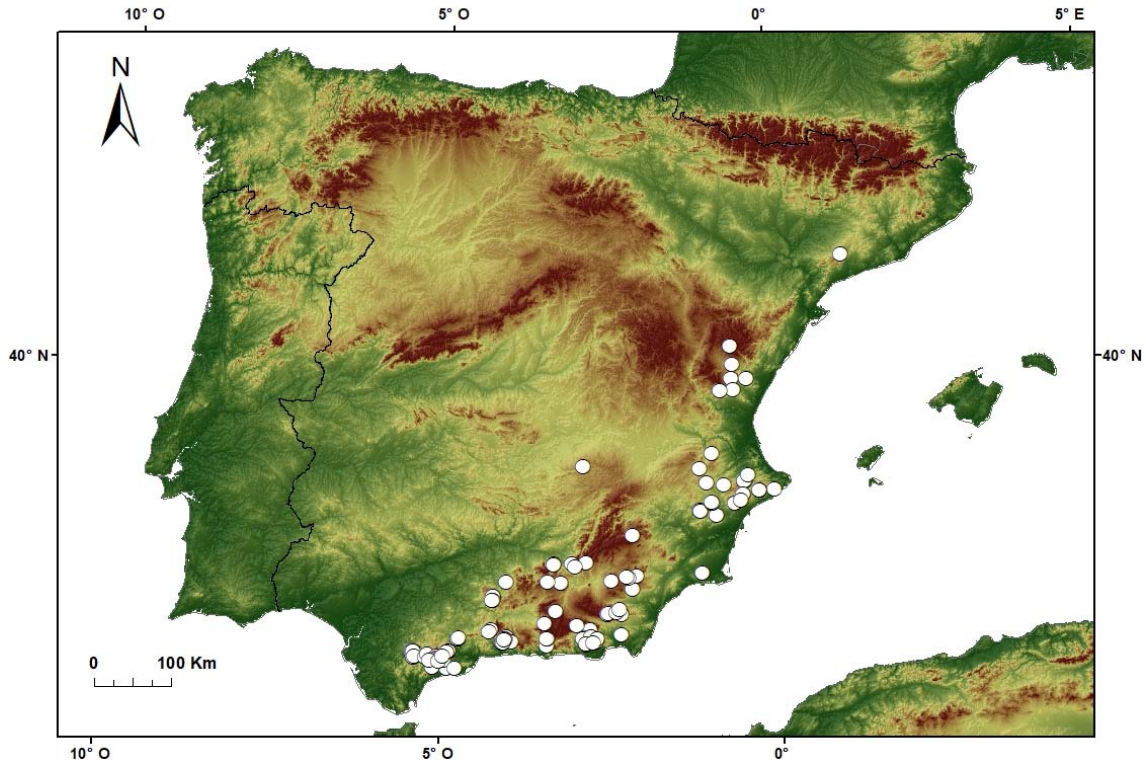
**Ecología:** pastos, lastonares y tomillares, claros de matorral, en substratos básicos; (250)800-2.000 m.

#### **Observaciones.-**

Especie fácilmente reconocible por las vainas foliares a menudo teñidas de púrpura en la base, con sus bordes fusionados e invaginados<sup>11</sup> (Figura 25.1a-c), carácter

<sup>11</sup> Este carácter es variable a lo largo de la hoja: los bordes de la vaina pueden estar poco o nada invaginados en la parte distal de la vaina, mientras que hacia la parte media y tercio basal son claramente invaginados.

que utilizó Saint-Yves (1922) para describir con ella *Festuca* subsect. *Exaratae*. También, son muy características sus hojas, con limbo muy largo y fino –capiliforme–, y densamente escábrido, de sección poligonal.



Mapa 25. Área de distribución de *Festuca capillifolia* en la Península Ibérica.

**Material estudiado:**

ESPAÑA. **Albacete.** Alcaudete, 30-V-1984, *Figuerola & Mateo* (MA 439367). Alpera, Sierra del Mugrón, 27-V-1987, *Dorda, Elvira & Izuzquiza* (MA 428101). Sierra de la Oliva, 30-V-1984, *Mateo & Figuerola* (MA 349734). **Alicante.** Altea, Sierra de Aitana, 9-VII-1972, *A. Rigual* (ABH 23331). Altea, Sierra de Bernia, 24-V-1952, *A. Rigual* (ABH 23327). Altea, Sierra del Maimó, 29-V-1951, *A. Rigual* (ABH 23330). Benifato, Sierra de Aitana, Font de Partagat, sendero al Pas de Rabosa, 27-V-2014, *M. A.Alonso, B. Crespo & G. Martínez* (COFC 61531). Sierra de Aitana, 9-VII-1972, *A. Rigual* (MA 371064). Cocentaina, subida al Mont Cabrer, 15-VI-2013, *G. Martínez* (COFC 61266, COFC 61267 & COFC 61268). Jijona, bajada de la Carrazqueta a Alcoy, 4-VI-1973, *A. Rigual* (ABH 23938). Jijona, Peña de Jijona, 12-V-1957, *A. Rigual* (ABH 23329). La Romana, 29-V-1957, *A. Rigual* (ABH 23328). Sierra de las Salinas, 8-V-1982, *Molero* (SALA 27857). **Almería.** Albox, El Saliente, 09-V-2009, *A. Lahora* (HUAL 22588). Beires, loma del Zaboril, 23-VI-1988, *Lorite* (GDA 52423). Maimón, 2-V-1970, *Fernández Casas* (MA 415915). Sierra de Filabres, 14-VI-1929, *Gros* (MA 12218); ídem, 29-V-1992, *J. Peñas* (HUAL 17820); ídem, Bacares, La Alfaguara, VI-1992, *A. Pallarés* (MA 648959). Sierra de Filabres, Barranco del Agua, 1500 m, VII-1992, *A. Pallarés* (MA 648957). Sierra de Filabres, Calar del Gallinero, 29-VI-2017, *Devesa & G. Martínez* (COFC 64319). Sierra de Gádor, base de los Morrones desde

Esta zona de unión es una membrana de una fila de células que se rompe con mucha facilidad, lo que dificulta su observación.

Pozo Lupión, 11-VI-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61573); ídem, 1-VI-1997, *E. Giménez & F. Gómez Mercado* (HUAL 6082 & HUAL 6083); ídem, 5-VII-1996, *E. Giménez & F. Gómez Mercado* (HUAL 5951 & HUAL 5952); ídem, 8-VI-1997, *E. Giménez & F. Gómez Mercado* (HUAL 6078); ídem, 19-VI-1991, *J. Cabello, J. F. Mota & J. Peñas* (HUAL 13257 & HUAL 13258). Sierra de Gádor, Barranco de La Atalaya, 24-V-1995, *E. Giménez & F. Gómez Mercado* (HUAL 6088). Sierra de Gádor, Barranco del Chaparral, 15-VI-1997, *E. Giménez & F. Gómez Mercado* (HUAL 6087). Sierra de Gádor, Barranco Plomeras, 26-VI-1996, *E. Giménez & F. Gómez Mercado* (HUAL 5953 & HUAL 5954). Sierra de Gádor, Cerro Castrolobos, 15-VI-1996, *E. Giménez & F. Gómez Mercado* (HUAL 6091). Sierra de Gádor, La Cruz, 25-VI-1995, *E. Giménez & F. Gómez Mercado* (HUAL 6089 & HUAL 6090). Sierra de Gádor, Dalías, Minas de San Diego, 7-VII-2000, *Catalán, López Rodríguez & Torrecilla* (MA 780492). Sierra de Gádor, Bolsa de Caparidán, 17-VI-1992, *AP, AL & PP* (COFC s-n). Sierra de Gádor, hacia Barjalí, 6-VI-1997, *E. Giménez & F. Gómez Mercado* (HUAL 6086). Sierra de Gádor, Llano de La Chanata, Félix, 23-V-1998, *E. Giménez & F. Gómez Mercado* (HUAL 6079 & HUAL 6080); ídem, 7-VII-2000, *Catalán, López Rodríguez & Torrecilla* (MA 780493); ídem, V-1992, *A. Pallarés* (MA 648954). Sierra de Gádor, Pecho Cuchillo, 5-VII-1996, *E. Giménez & Gómez Mercado* (HUAL 6094 & HUAL 6095). Sierra de Lújar, carretera a los Pelaos, calizas, 4-VI-1980, *A. T. Romero* (GDC 24173). Sierra de María, 19-VI-2013, *E. López & G. Martínez* (COFC 61325); ídem, 9-VI-1992, *A. Pallarés* (MA 648958). Tetica de Bacaes, V-1992, *A. Pallarés* (MA 546482). **Cádiz.** Grazalema, 15-VII-1930, *Ceballos & Vicioso* (MA 12168); ídem, 2-X-1976, *Castroviejo, E. Valdés & G. López* (MA 531214); ídem, Cerro de San Cristóbal, 19-VI-1922, *Gros* (MA 12171); ídem, VI-1989, *Martín Osorio* (MGC 28631); ídem, 18-VII-1992, *Martín Osorio* (MGC 34667); ídem, 24-VI-1993, *Aedo, Navarro & Monasterio* (MA 526162); ídem, V-1961, *J. Borja* (MA 176249 & 176248); ídem, base del Cerro de San Cristóbal, Puerto de la Cumbre, 28-VI-1984, *Aparicio, Murillo & Silvestre* (MA 461454). Grazalema, Sierra del Endrinal, 2-VI-1983, *A. Aparicio* (MA 461552, MA 490805, SEV 97354, SEV 97355, 97357 & SEV 97358). Grazalema, Sierra del Pinar, subida al Cerro de san Cristóbal y Cresta del Pinar, 1-VII-2008, *Cabezudo, Pérez-Latorre, Gavira, Becerra & Soriguer* (MGC 68495). Villaluenga del Rosario, Sierra del Caillo, Nvazo Alto, 30-VI-1983, *A. Aparicio* (MA 97367). Villaluenga del Rosario, subida a casa del Cao, 22-VI-1984, *A. Aparicio & Rowe* (MA 461570). **Castellón.** Cuestas del Ragudo, 26-V-1986, *Costa et al.* (SALAF 22211). Montemayor, Segorbe, VI-1916, *Pau* (MA 59463). Villamalur, 19-V-1992, *Aguilella, Güemes & Riera* (SALA 60735). **Ciudad Real.** Aldea de San Pedro, Lagunas de Ruidera, 25-VI-1935, *G. Albo* (MA 59357). Sierra del Toro, sin fecha, *Pau* (MA 59491). Vega del río Tovar, 28-V-1933, *G. Albo* (MA 59359). **Córdoba.** Priego de Córdoba, Sierra de Horconera [sub Halconera], VI-1960, *Borja* (SEV 6321); ídem, VI-1960, *Borja* (MA 200655 & 200654). Priego de Córdoba, subida a la Tiñosa, 9-VI-2017, *Devesa, Hidalgo & G. Martínez* (COFC 64057); ídem, faldas del Morrión, 16-V-1980, *Gallego, Romero & Silvestre* (SEV 50707). **Granada.** Alamedilla, 16-V-2003, *Morales, Baena & Navarro* (GDA 48282). Alhama de Granada, chopera de la Alcaicería, 20.VI.1980, *A. T. Romero* (GDA 58770). Alhama de Granada, El Selladero, Sierra Tejeda, 8-VI-1993, *Nieto, P. & D. Navas* (MGC 41453). P. N. Sierra Tejeda y Almijara, 10-VI-2004, *Cabezudo, Caballero, Pérez-Latorre, Navas & Gavira* (MGC 59900 & MGC 59896). Sierra Tejeda, entre El Espolón y la Fuente de la Palomera, 1-VII-1993, *Nieto, Gil, B. Cabezudo P. & D. Navas* (MGC 36247-2). Cuesta del Gallardo, 28-V-1970, *Fernández Casas* (MA 415929). Cúllar-Baza, Venta Quemada, cerca de Pilillos, 12-VI.2006, *F. B. Navarro & L. Gutiérrez* (GDA 52528). Loja, Sierra de San Jorge, entre El Navazo y El Cortijo de la Manga, 5-VII-2016, *B. Cabezudo, A. V. Pérez Latorre & F. Soriguer* (MGC 83838). Sierra Alhamillas, 20-V-1992, *A. Pallarés* (MA 648955), Sierra de la Peza, matorral heliófilo de montaña, 29-V-1987, *M. Buck* (GDC 27816). Sierra Nevada, Cáñar, 25-VII-1930, *C. Vicioso* (MA 59427); ídem, 27-



VII-1930, *C. Vicioso* (MA 146314). Sierra Nevada, central de Díechar, 19-VI-1980, *A. T. Romero & C. Morales* (GDA 58769). Sierra Tejada, cortijo del Robledal, 31-V-1981, *Nieto* (MGC 20457). **Jaén.** La Golondrina, Jódar, 2-VI-1928, Cuatrecasas (MA 12176); ídem, 5-VII-1926, Cuatrecasas (MA 12172). Hinojares, ladera S del cerro Palomas, 29-IV-1976, *Muñoz Garmendia & Soriano* (MA 462172). Matarribajos, 6-VI-1926, Cuatrecasas (MA 12175). Quesada, alrededores del cortijo de las Chozuelas, 6-VI-1985, *C. Soriano* (MA 462170). Quesada, puerto de Tíscar, 15-VI-1976, *G. Rebollar, Muñoz Garmendia & Soriano* (MA 428575 & 461171).

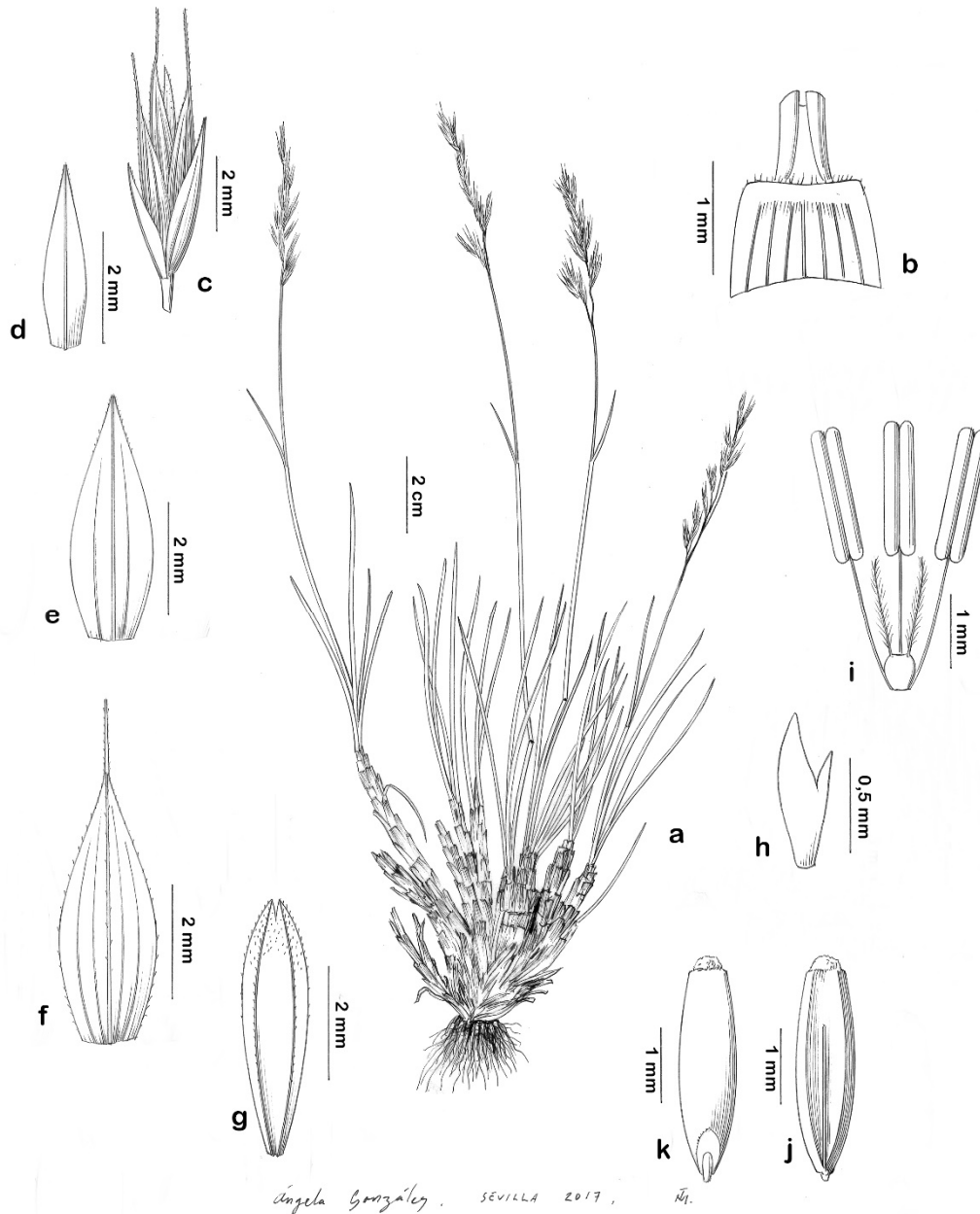


**Foto 25.** Hábito de *F. capillifolia*, y detalles de la panícula en preantesis y antesis (Sierra de Mariola, Alicante).

**Málaga.** Alfarate, Sierra de En medio, vertiente N del Vilo, 25-V-2006, *Pérez Latorre, Caballero & Soriguer* (MGC 66655). Antequera, Paraje Natural Desfiladero de los Gaitanes, Sierra de Huma, 6-VI-2013, *Cabezudo, Pérez Latorre & Soriguer* (MGC 77703); ídem, 16-VI-1990, *C. Vicioso* (MA 12287); ídem, 17-V-2013, *Cabezudo & Soriguer* (MGC 77360); ídem, 30-V-2013, *Cabezudo, Pérez-Latorre, Hidalgo & Soriguer* (MGC 77559 & MGC 77612). Antequera, Sierra de la Chimenea, 2-V-2016, *Pérez Latorre & Pavón* (MGC 82641). Sierra del Valle de Abdalajis, cara norte, 23-IV-2013, *Cabezudo, Pérez Latorre & Soriguer* (MGC 77038); ídem, desde la



cumbre al cortijo de la Rejanada, 24-V-2013, *Pérez Latorre & Soriguer* (MGC 77457). Canillas de Aceituno, collado de la Gitana, Sierra Tejada, 22-V-1983, *Nieto* (MGC 27567). Casarabonela, Sierra Prieta, desde el Puerto de la Madera hasta el Mojón de los Tres Términos, 17-VI-2010, *Cabezudo, Pérez-Latorre & Soriguer* (MGC 71959 & 71962). Cómpeeta, Sierra Almijara, Cerro Lucero, 17-VII-1986, *Nieto & Cabezudo* (MGC 27561). El Burgo, subida a Sierra Prieta, 24-VI-2005, *Cabezudo, Pérez-Latorre & Gavira* (MGC 61944). Igualeja, norte de Los Tajos del Búho, 27-VI-2004, *O. Gavira* (MGC 60848). La Nava de San Luis, Serranía de Ronda, 11-V-1975, *Asensi & Garretas* (MA 9005). Parauta, P. N. Sierra de las Nieves, carretera de subida de los Quejigales a los Pilones, 28-VI-2012, *Cabezudo, Devesa, Ruiz de Clavijo & Soriguer* (MGC 75727); ídem, carril de La Nava a Tolox, por encima de La Nava, 1-VI-2016, *B. Cabezudo & F. Soriguer* (MGC 82993); ídem, pasado el cortijo de San Luis, 7-VII-1997, *Gil, P. & D. Navas* (MGC 46137). P. N. de la Sierra de las Nieves, entre el Puerto del Robledal y el Puerto de la Refriega, 28-VI-2012, *Cabezudo, Casimiro-Soriguer, Devesa & Ruiz de Clavijo* (COFC 61004). Ronda, Sierra de las Nieves, 11 y 12-VII-1919, *Gros* (MA 12217); ídem, carril de subida al Puerto de los Pilones, 9-VII-2014, *Cabezudo, G. Martínez & Soriguer* (COFC 61600); ídem, cerca del cortijo de los Quejigales, 12-VI-1997, *Pérez-Latorre, Gil, P. & D. Navas* (MGC 45982); ídem, cerca del cortijo de los Quejigales, monte al sur del Cerro de la Yedra, 1-VI-1997, *P. & D. Navas, Gil* (MGC 45980). Sierra de Las Nieves, cerro entre el Tajo de Pompeya y el cortijo de los Quejigales, 17-VI-1997, *Gil, P. & D. Navas* (MGC 45985). Sierra de Las Nieves, Cañada del Cuerno, 9-VII-2014, *Cabezudo, G. Martínez & Soriguer* (COFC 61601). Sierra de Las Nieves, proximidades de Cueva Bermeja, 17-VI-1997, *Gil, P. & D. Navas* (MGC 45975). Sierra de Las Nieves, entrada al pinsapar de la Cañada del Cuervo, 28-VI-2012, *Cabezudo, Casimiro-Soriguer, Devesa & Ruiz de Clavijo* (COFC 61005). Ojén, sierra Blanca, camino parador-pinsapar, 1-VI-1994, *Gil, Pérez-Latorre, P. & D. Navas* (MGC 39747); ídem, 15-VII-1982, *Guerra & Merino* (MGC 11857). Sierra de Ronda, 5-VII-1889, *E. Reverchon* (MA 12166). Sierra Tejada, Fuente del Praillo, 19-V-1982, *Nieto* (MGC 20456). Sierra Tejada, loma de las Víboras, 27-V-1982, *Nieto* (MGC 20458). Tolox, P.N. Sierra de las Nieves, carril de La Nava a Tolox, entre las Escaleretas y El Cargadero, 1-VI-2016, *B. Cabezudo & F. Soriguer* (MGC 82945). Villanueva del Trabuco, Sierra de San Jorge, entre El Puerto y La Laguna, 27-V-2016, *F. Soriguer* (MGC 82878). Yunquera, P.N. de la Sierra de las Nieves, 12-V-2011, *F. Soriguer & S. Trella* (MGC 73933, mezcla con *F. elegans*); ídem, 26-V-1981, *Díez, Pastor & Valdés* (SEV 71283). Yunquera, P.N. de la Sierra de las Nieves, Cuesta del Hornillo, 25-IX-1977, *Pérez-Latorre, P. Navas & Gil* (MGC 45983). Yunquera, Sierra del Pinar, 8-VII-2013, *A. M. Pérez Ortigosa* (MGC 79069 & 79071); ídem, El Saucillo, 4-VI-1977, *Gil, P. & D. Navas* (MGC 45981). Yunquera-El Burgo, Sierra de la Cabrilla, 10-VI-2010, *Cabezudo, Gavira & Soriguer* (MGC 71825); ídem, límite desde el cortijo Mechorro a los Hundideros, 10-VI-2010, *Cabezudo, Gavira & Soriguer* (MGC 71824). **Murcia.** Abarán, Sierra de la Pila, 1-VI-1980, *F. Alcaraz* (GDA 14212, MA 232737 & SEV 73047). Las Lomas, 26-V-2011, *D.L.G.* (MUB 112859). Moratalla, Sierra Villafuerte, 1-VI-1997, *P. Sánchez* (MUB 103908). Sierra de la Pila, Abarán, 1-VI-1980, *Alcaraz* (SALA 24520). Yecla, Sierra Salinas, 14-V-2003, *J.B.P.* (MUB 100737 & MUB 100738). **Teruel.** Olba, 4-IX-1894, *Pau* (MA 54497). Rebollar de la Fonseca, en el río Mijares, Sierra de Gúdar, VII-1958, *J. Borja* (MA 170237). **Valencia.** Beniatjar, La Vall d'Albaida, Benicadell, 25-V-1991, *P. Soriano* (SALA 148857). El Caroch, 31-V-1987, *Figuerola & Peris* (GDA 20488, SALA 44258, SALAF 18107 & SEV 125327). Els Serrans, Andilla, 900 m, 18-V-1984, *Aguilella* (SALA 90135 & SALA 90135).



**Lámina 26.** *Festuca borderei*, (a-i) Panticosa, Huesca (JACA 221684); (j, k) Picos del Infierno, Huesca (JACA 253495): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales; **j**, cariopsis en vista adaxial; **k**, cariopsis en vista abaxial.

**26. *F. borderei*** (Hack.) Hack. in Bull. Soc. Dauphin. Echange Pl. 9: 384 (1882)

*F. ovina* subsp. *borderei* Hack., Monogr. Festuc. Eur.: 113, 210, 212 (1882)  
[basi6n.]

*F. halleri* var. *borderei* (Hack.) Gaut., Fl. Pyr6n6es-Orientales: 453 (1897)

*Ind. loc.*: “In Pyrenaeis centralibus et orientalibus: Pic de Salettes, Fourquette d’Aure, Campvieil, etc. lg. Bord6re; Vall6e d’Eynes lg. Gautier”.

*Lectotipo*: “Festuca Borderei Hack. / ... Bord6res Explor) / Pyr6n6es orient: Val d’Eynes / 23/7 876, lg... Gautier” (herb. Hack., W 7438, ejemplar de la izquierda; Fuente & S6nchez Mata, 1986a) (Foto 26).

*Ic.*: lám. 26 (v6anse tambi6n Kerguel6n & Plonka, 1989: 136; Fuente & Ort6ñez, 1998: 46; Portal, 1999: 122).

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes est6riles intravaginales. Tallos por lo general de 10-30(35) cm × 0,4-0,6 mm, erectos, cil6ndricos, estriado-acostillados, glabros, verdes –parduscos en la vejez–, con 1(2) nudos marr6n-purp6reos hacia la parte inferior, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas –1 conjunto de ellas ensambladas de manera pseudotelesc6pica–. Hojas de los brotes est6riles con vaina cerrada, o hasta 3/4, con la zona de uni6n de los bordes ligeramente invaginada, verde y herb6cea al principio, y papir6ceo-cori6cea, pajiza o marr6n en la madurez, bruscamente truncada por una abscisi6n transversal a la altura de la l6gula, glabra, con aur6culas de (0,1)0,3-0,4 mm, redondeadas o agudas, ciliadas, y 5-7 nervios muy resaltados en la parte superior de la cara abaxial, marcescente, que se disgrega o no en fibras en la madurez; l6gula 0,1-0,2 mm, ± truncada, ciliada; limbo 1,1-16 cm × 0,5-1 mm, recto o curvado, r6gido y algo pungente, conduplicado, de secci6n ± el6ptica –mostrando el escler6nquima subepid6rmico discontinuo, formando 7-9 islotes coincidentes con los nervios en la cara abaxial de los que el opuesto al nervio central se une a 6l, sin escler6nquima en el extremo de las costillas en la adaxial o reducido a algunas c6lulas sobre alguna de ellas, con 7-9 nervios, 6(7) valles y 5(6) costillas muy marcadas, con cara adaxial esc6brida sobre las costillas, y cara abaxial lisa (Figura 26.1)–, verde, liso, con 6pice agudo, mucronado. Hojas caulinares 1(2), similares a las de los brotes est6riles pero con vaina abierta y no r6gidas, con limbo de menor tama6o. Inflorescencia 2-5 cm, en pan6cula ± laxa linear-oblonga, ± interrumpida, con 12-30 espiguillas, y raquis provisto de 5-9 nudos–, liso, con

ramas erectas y  $\pm$  adpresas –patentes en la antesis–, y 1 rama –a veces ramificada– en el nudo basal. Espiguillas 5-6,7(8) mm, comprimidas lateralmente, elípticas u oblongo-elípticas, teñidas de púrpura, pedunculadas, con pedúnculo de 0,5-3,5 mm, ligeramente engrosado en el extremo, con 2-3(4) flores fértiles, por lo general la terminal estéril. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, glabras, agudas, verdes pero por lo general  $\pm$  teñidas de púrpura; la inferior de (2,3)3,2-4 mm, estrechamente lanceolada, con 1 nervio, y la superior de 3,8-4,7 mm, estrechamente ovado-acuminada, con 3 nervios. Raquilla con artejos lisos. Lema (3,7)4,1-5(5,2) mm, lanceolado o lanceolado-acuminado, agudo, con márgenes escariosos, a veces inconspicuamente antrorso-escábridos en los márgenes de la parte distal, de un verde a menudo muy teñido de púrpura, con 5 nervios apenas perceptibles, y arista terminal de 1-2,2(2,5) mm, antrorso-escábrida; callo  $\pm$  circular. Pálea poco más corta o más larga que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Lodículas 0,7-1 mm, enteras o bífidas. Anteras 1,5-1,9 mm, lineares, amarillas. Ovario glabro. Cariopsis 2,6-3  $\times$  c. 0,9 mm, estrechamente obovoide, comprimida, poco o nada adherida a la pálea, glabra.

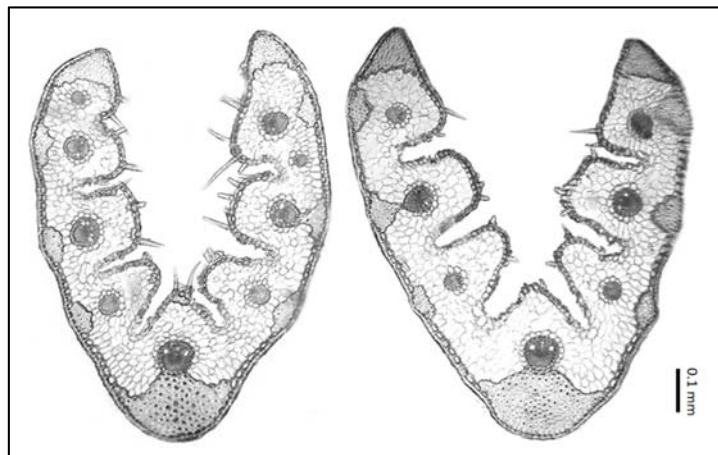


Figura 26.1. Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. borderei*.

**Número cromosómico:**  $2n = 14$  (Kerguélen, 1975, en plantas francesas);  $n = 7$  (Litardière, 1950, en plantas francesas; Molero & Montserrat, 1986, en plantas ibéricas).

**Floración:** de (julio) agosto a septiembre.

**Distribución mundial:** España y Francia.

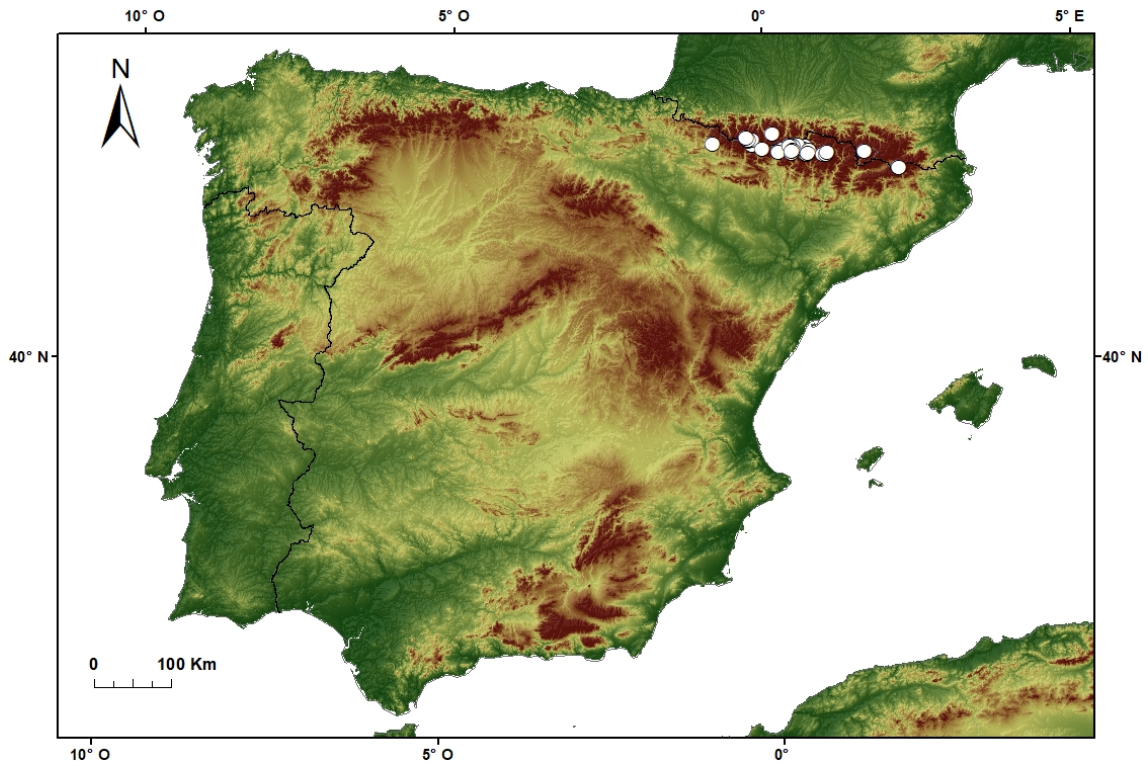
**Distribución peninsular:** Pirineos Centrales y Orientales. **Esp.:** Ge Hu L (Mapa 26).

**Ecología:** fisuras de crestas, pedrizas, cantiles, gleras, y en pastos de neveros y ventisqueros, turberas e ibones, silicícola; (2.000)2.250-3.200 m.



Foto 26. Lectotipo de *F. borderei* (herb. Hack., W 7438)





Mapa 26. Área de distribución de *F. borderei* en la Península Ibérica.



Figura 26.2. Disposición de las vainas en *F. borderei*.

**Observaciones.-**

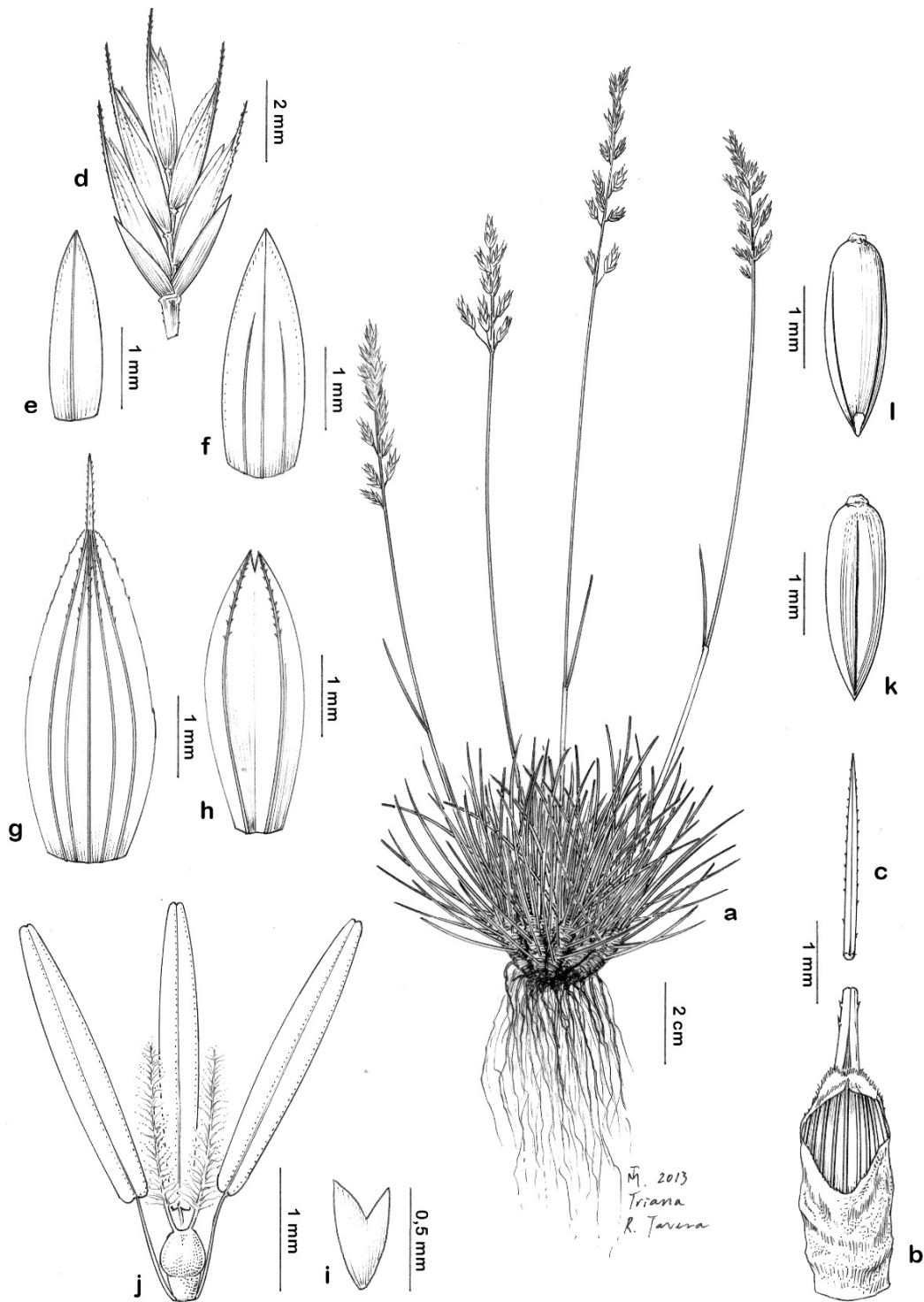
Especie muy característica por las vainas de las hojas persistentes y dispuestas de manera pseudotelescópica, truncadas como consecuencia de una abscisión transversal a la altura de la lígula, que propicia el desprendimiento del limbo cuando son viejas (Figura 26.2). Las piezas florales por lo general están fuertemente teñidas de púrpura, y la

disposición del esclerénquima en la sección transversal foliar es en islotes (Figura 26). Los márgenes de la vaina están unidos e invaginados, pero aquí este carácter no es tan llamativo como en *F. capillifolia*<sup>12</sup> (Figura 25.1d-f).

**Material revisado:**

ANDORRA. **Ordino.** Pic del Estanyo hacia Coll Arenes, 7-VIII-1948, *P. Montserrat* (JACA 6448). ESPAÑA. **Gerona.** Ribes de Freser, cumbres del Puigmal, 3-VIII-1974, *L. Villar* (JACA 5356). **Huesca.** Aneto, crestas de Vallibierna, 17-VIII-1984, *G. Montserrat* (JACA 182884). Aneto, de Vallibierna al lago Botornás, 17-VIII-1984, *G. Montserrat* (JACA 185484). Aneto sur, Collado Coronas, 29-VIII-1990, *D. Gómez & P. Castro* (JACA 221890). Aneto sur, Collado Cregüeña-Collado Coronas, 29-VIII-1990, *D. Gómez & P. Castro* (JACA 219290). Benasque, cumbre del Pico de Salvaguardia, 13-IX-1992, *J. A. Sesé et al.* (JACA 419692). Benasque, Pico de Alba, 29-VII-1984, *A. Claver* (JACA 294884). Benasque, Pico de Mulleres, 19-VIII-1995, *J. V. Ferrández & J. A. Sesé* (JACA 237095). Benasque, Pico Russell-Colado Boquetins, 9-IX-1984, *J. V. Ferrández & J. A. Sesé* (JACA 201194). Benasque, Puerto Gías-Barranco de Clarabide, 27-VIII-1992, *J. V. Ferrández & J. A. Sesé* (JACA 396892). Benasque, umbria de los Montes Malditos, Aneto-Maladeta, 9-IX-1984, *D. Gómez, G. Montserrat et al.* (JACA 224384). Benasque, Valle de Lliterola, Punta de Lliterola, 12-VIII-1995, *J. V. Ferrández* (JACA 623595). Benasque, Valle de Mulleres, 19-VIII-1985, *J. V. Ferrández & J. A. Sesé* (JACA 233495). Bielsa, alrededores del lago Urdiceto, 14-IX-2013, *Barberá & Quintanar* (MA 876750). Bielsa, 29-VII-1992, *J. V. Ferrández & Sesé* (JACA 296492). Gistaín, junto a los ibones superiores de Bachimala, 13-VII-1995, *J. V. Ferrández* (JACA 594995 & COFC 64768). Gistaín, sobre el ibón Royo o de Añes Cruces, cresta al Pico de Añes Cruces, 29-VIII-2000, *J. V. Ferrández* (JACA 279300). Gistaín, Viadós, Pico Machimala, 16-VIII-1990, *P. Montserrat* (JACA 206990 & 207090). Panticosa, cara oeste del Pico del Infierno, 12-VIII-1982, *J. & C. Montserrat* (JACA 178482 & 178582). Panticosa, crestas de Batans o Baldairán, 8-VII-1981, *M. Arbella & L. Villar* (JACA 114381). Panticosa, ibones de Pondiellos, 31-VII-1986, *Aizpuru & Catalán* (MA 714087). Panticosa, Lago Azul Inferior, espolón junto a la presa, 19-VII-1974, *P. Montserrat* (JACA 4178). Panticosa, Collado del Infierno a Colado de Pondiellos, 30-VIII-1984, *L. Villar* (JACA 221684). Panticosa, Pico Serrato, 19-VII-1998, *D. Guzmán* (JACA 114098). Panticosa, Picos del Infierno, Garmo Blanco-Pico Occidental, 27-VIII-1995, *D. Goñi & J. L. Benito* (JACA 253495). Pirineo Ansó-Huesca, 26-VII-1963, *A. Segura* (MA 363609). Sahún, Aigüeta la Vall, Collado de la Ribe, *Sesé & J. V. Ferrández* (JACA 368192). Sahún, vertiente sur del Posets, 25-VIII-1994, *J. V. Ferrández & D. Gómez* (JACA 175794). Sallent de Gállego a Gabas (Ossau, Francia), 12-IX-1982, *P. Montserrat & L. Villar* (JACA 196382). Sallent de Gállego, Musales-Respumoso, 30-VII-1992, *L. Villar & Sesé* (JACA 301692 & COFC 64766). Torla, 2-VIII-1991, *P. Montserrat et al.* (JACA 189981). Valle de Eriste, Pico La Forqueta, 23-VIII-1989, *J. V. Ferrández* (JACA 278190). Valle de Llauset, subida al colado de Vallibierna, 17-VIII-1984, *Aizpuru & Catalán* (MA 714088). **Lérida.** Contraig, 7-VIII-1958, *sin recolector* (JACA s/n). Portarró d'Espot, 5-VIII-1958, *sin recolector* (JACA s/n). Tuc de Saboredó, 9-VIII-1981, *A. Carrillo & J. Ninot* (JACA 643191). FRANCIA. Descenso del Neouvielle, 13-VIII-1971, *sin recolector* (JACA 6141 & 6181). Puigmal, cerca de la cima, 5-VII-1986, *Villar & G. Montserrat* (JACA 456786).

<sup>12</sup> La zona de unión entre los márgenes de la vaina está compuesta por dos filas de células, pero la porción invaginada es menor que en *F. capillifolia*, y se rompe aún con más facilidad.



**Lámina 27.** *Festuca clementei*, (a-j) Peñón Colorado, Sierra Nevada, Granada (MA 157852); (k,l) Sierra Nevada, Granada (MA 363593): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, ápice de la hoja; **d**, espiguilla; **e**, gluma inferior, en vista abaxial; **f**, gluma superior, en vista abaxial; **g**, lema, en vista abaxial; **h**, pálea, en vista abaxial; **i**, lodícula; **j**, verticilos sexuales; **k**, cariopsis en vista adaxial; **l**, cariopsis en vista abaxial.

27. *F. clementei* Boiss., Elench. Pl. Nov.: 90 (1838) (Foto 27.1)

*Festuca duriuscula* var. *clementei* (Boiss.) Boiss., Voy. Bot. Espagne 2: 670 (1845)

*Ind. loc.*: “Hab. solum in altissimis cacuminibus glacialibus in Sierra Nevada. Nulla alia planta in his montibus limitem inferiorem altiorem habet, nam solûm ad 9500' incipit.”

*Lectotipo*: “in altissimis cacuminibus in *Sierra Nevada*, Aug. 1837, alt. 9500'–10500' ” (G-BOIS, G 165329, ejemplar de la derecha; Burdet *et al.*, 1981) (Foto 27.2). *Isolectotipo*: Sierra Nevada, VIII-1837, Boissier (MA 12155!).

*Ic.*: lám. 27 (véase también Fuente & Ortúñez, 1998: 48)

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 28(35) cm × 0,3-0,5 mm, erectos o ascendentes, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros, lisos o antrorso-escabriúsculos bajo la inflorescencia, con 0(1) nudo visible y próximo a la base, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes soldados en toda su longitud, tubulosa, con el borde superior ligeramente escotado, herbácea al principio y escarioso-hialina en la madurez, ± parduscas o de color marrón oscuro, transversalmente rugosa o corrugada, retrorso-escábrida o a veces glabrescente en las más antiguas, con 5-7 nervios –rara vez 9 nervios pero entonces los 2 de los laterales poco marcados–, marcescente, que se disgrega en fibras en la madurez; sin aurículas; lígula (0,15)0,2-0,3(0,4) mm, membranácea, truncada –aunque veces se prolonga brevemente por sus extremos–, ciliolada; limbo (1,5)2-6(8) cm × (0,3)0,4-0,6 mm, setáceo, recto o ± curvo, rígido, no pungente, conduplicado, de sección circular a ± poligonal –mostrando el esclerénquima subepidérmico por lo general continuo en la cara abaxial, más rara vez discontinuo y reducido a (3)5-7 islotes decurrentes y desiguales (el basal puede contactar o no con el nervio central) o discontinuo e integrado por 1-3(5) islotes coincidentes con las costillas en la cara adaxial, 5-7 nervios, cara adaxial con 4(6) valles y 3(4) costillas, con tricomas setosos, y cara abaxial lisa o escábrida (Figura 27)–, antrorso-escábrido, verde, de ápice agudo. Hojas caulinares 1, similar a las de los brotes estériles pero con vaina abierta, aurículas de 0,3-0,4 mm, lígula de 0,2-0,4 mm, y limbo de 0,7-5 cm × 0,4-0,6 mm. Inflorescencia (2)2,5-6,4(7,2) cm, en panícula densa, linear-oblonga, con (8)12-27(34) espiguillas, y raquis provisto de (5)6-10(12) nudos –entrenado más bajo de (0,5)0,8-

1,5(1,7) cm-, antrorso-escábrido, con 2-5(7) ramas hacia la base –nudo inferior con 1-2 ramas simples, de 1,1-2,9 cm y con 4-6(11) espiguillas-, solitarias, trígonas o ± planas, erectas y ± adpresas, erecto-patentes en la anthesis. Espiguillas (4,2)4,8-7(7,5) mm, comprimidas lateralmente, elíptico-oblongas, teñidas de púrpura, con pedúnculo de 0,6-2,5(3) mm, ligeramente engrosado en el extremo, 3-6 flores fértiles y en ocasiones con 1 flor estéril apical y ± rudimentaria. Glumas 2, desiguales, escariosas y poco o nada cilioladas en los márgenes, con acúleos en márgenes y en el tercio distal del nervio central, agudas o a veces ligeramente acuminadas, variegadas de púrpura o a veces totalmente purpúreas; la inferior de (1,6)1,8-2,7(3) mm, lanceolada, con 1 nervio, y la superior de (2,2)2,4-3,3(3,5) mm, ovado-lanceolada, con (1)3 nervios, el central muy marcado y desarrollado hasta el ápice, y los laterales poco marcados y desarrollados hasta menos de la mitad del lema. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 3,1-4,3 mm, anchamente lanceolado, agudo, aristado, con márgenes escariosos y ciliolados en el tercio superior y hacia la base, antrorso-escábridos en la mitad superior del dorso y sobre el nervio medio, verdoso-purpúreo, con 5 nervios –el central muy marcado y desarrollado hasta el ápice y los laterales poco marcados y de distinto desarrollo, sin llegar nunca al ápice–; callo circular o elíptico; lema de la flor inferior con arista de (0,1)0,2-1(1,2) mm, el de la segunda flor con arista de (0,3)0,4-1,4 mm, y el resto con arista hasta de 1,5 mm en el resto, escábrida. Pálea (2,8)3,3-4 mm, subigual o poco más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Lodículas 0,5-0,7 mm, bilobadas. Anteras (1,5)1,8-2,7 mm, lineares, blanquecinas o de un amarillo claro y variegado-purpúreas hacia el ápice. Ovario glabro. Cariopsis 2-2,5 mm, adherida a la pálea.



Figura 27. Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. clementei*.

**Número cromosómico:**  $2n = 14$  (Küpfer, 1968). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

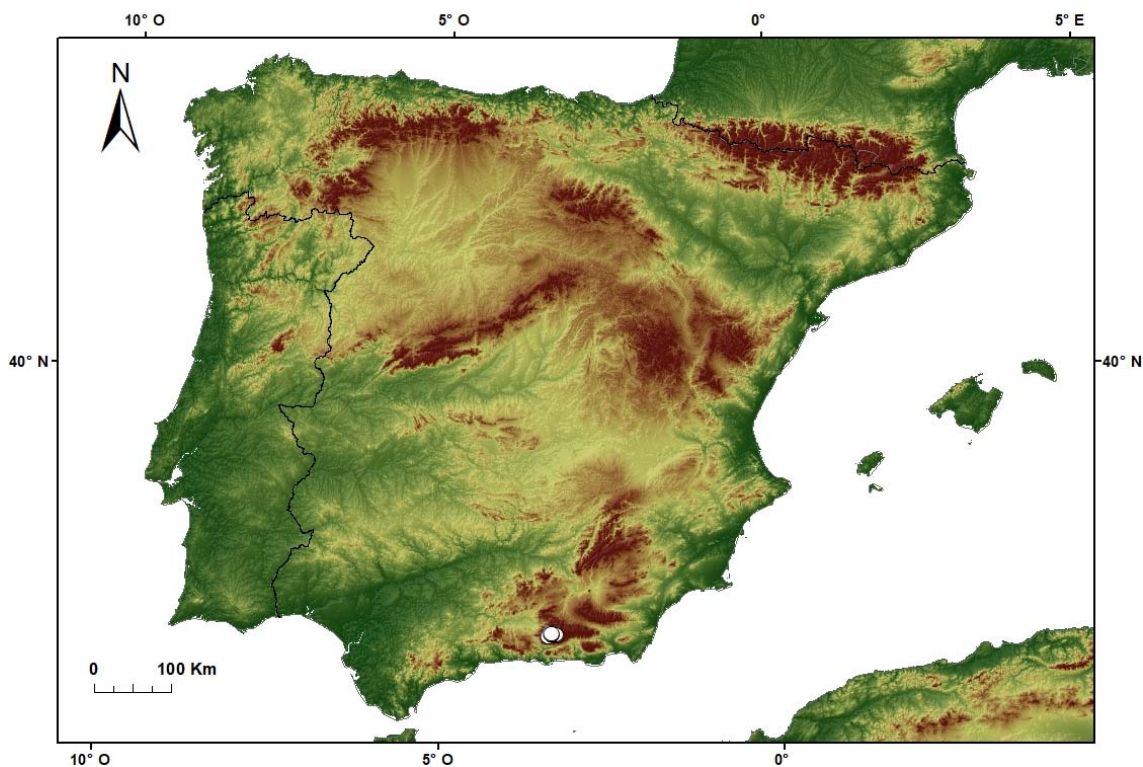
**Floración:** de julio a agosto (septiembre).



**Distribución mundial:** endemismo de la Península Ibérica.

**Distribución peninsular:** sureste de España (Sierra Nevada). **Esp.:** Gr (Mapa 27).

**Ecología:** pastos psicroxerófilos cacuminales, gleras, roquedos y suelos poco desarrollados, en micaesquistos; (2.500)2.700-3.480 m.



Mapa 27. Área de distribución de *Festuca clementei* en la Península Ibérica

**Observaciones.-**

*Festuca clementei* es un endemismo de las partes más altas del núcleo ácido de Sierra Nevada. Las citas de Willkomm (1861:94) para Sierra Tejeda (Málaga) y Sierra de María (Almería), bajo *F. duriuscula* L. var *clementei*, son confusiones con *Festuca hystrix* y *Festuca plicata*, respectivamente (vidi pliegos en el herbario Willk. – COI). Efectivamente, en su mención de *Festuca clementei* (*F. duriuscula* L. var *clementei*), Willkomm (1861: 94) incluyó dos entidades distintas y, de hecho, menciona la existencia de dos tipos de flores dentro de la misma especie, unas rubro-violáceas brevemente aristadas o mucronadas (que él identifica como *F. clementei* Boiss.) y otras pálidas largamente aristadas (*F. pumila* sensu Willk.). Dentro de las últimas incluyó plantas de *F. plicata*, especie que si bien comparte con *F. clementei* la presencia de vainas

corrugadas<sup>13</sup> y ausencia de aurículas, se diferencia de esta por otros caracteres, entre ellos, la arista de las lemas mucho mayor, y el patrón de anatomía foliar. Igualmente, se descarta la presencia de la especie en el Cerro de la Peña Alta (Almería), en la Sierra del Pinar (Cádiz) y en la de Áliva (Cantabria), citas que fueron recogidas por Willkomm en su Supplementum (Willkomm, 1893: 25, sub *F. duriuscula* L. var. *clementei*).



**Foto 27.1.** *F. clementei* (a-d). a, hábito; b, detalle de las inflorescencias en antesis; c, detalle de las vainas viejas; d, detalle de las vainas jóvenes.

<sup>13</sup> Hackel (1882: 14-15) describe las peculiares vainas de *F. clementei* y *F. plicata* como “[...] Ambas son de textura fina y completamente cerrada. Al comienzo de la deshidratación se contraen en dirección longitudinal formándose de esta manera una serie de arrugas transversales por las que la vaina aparece delicadamente plegada (*F. clementei* la muestra aún más bella/mejor que *F. plicata*). Los nervios también están doblados. Más tarde el delicado tejido blando de la vaina se desintegra a lo largo de las líneas de ruptura del canto de los pliegues. Durante este proceso, el tejido se disuelve en una maraña de fibras transversales que entrelazan densamente la base del brote. Las causas de este peculiar comportamiento son desconocidas, sin embargo, es constante para ambas especies.”



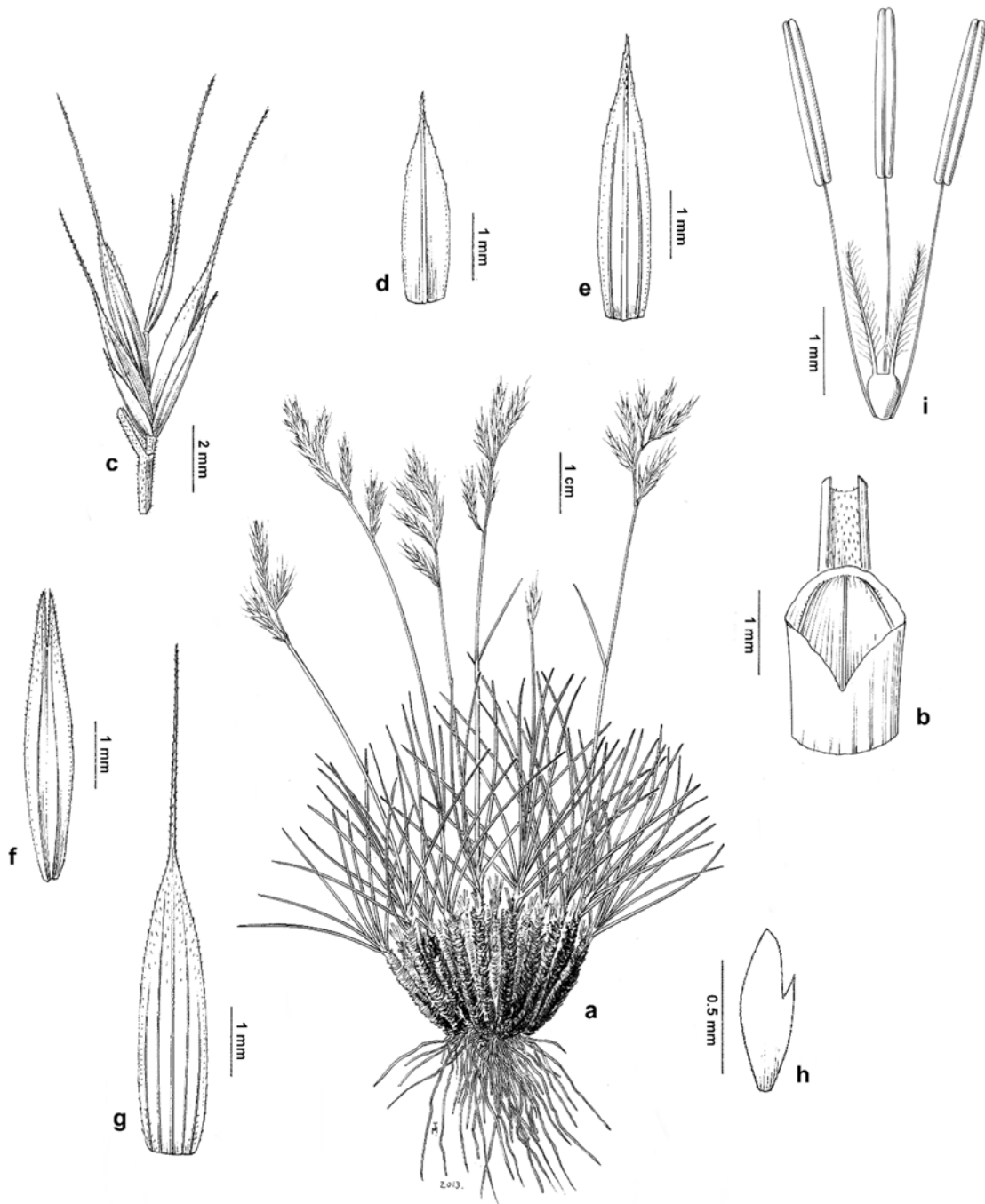


Foto 27.2. Lectotipo de *F. clementei* (herb. Boiss., G 165329)

**Material estudiado:**

ESPAÑA. **Granada.** Sierra Nevada, VIII-1837, *Boissier* (MA 12155); ídem, VIII-1908, *C. Pau* (MA 59425); ídem, 1961, *A. Segura Zubizarreta* (MA 363593); ídem, VII-1972, *Pedro del*

*Campo* (MA 12492); ídem, sin fecha, *H. Villar* (MA 157851). Sierra Nevada, Barranco de San Juan, 19-X-1978, *A. T. Romero* (GDAC 24576-BIS). Sierra Nevada, carretera a Borreguiles, 23-VII-1984, *M. Luceño* (MA 445630). Sierra Nevada, Laguna Hondera, Trevélez, 14-VIII-2003, *J. L. Díaz Aragón & Z. Liñero Roca* (MGC 54922). Sierra Nevada, Laguna de Río Seco, 25-VII-1983, *F. Alcaraz* (MUB 11645). Sierra Nevada, próximo a la Laguna de las Yeguas, 29-VIII-1979, *F. Pérez Raya & J. Molero Mesa* (MA 549336); ídem, observatorio astronómico hacia Laguna de las Yeguas, 20-VII-1986, *J. Susín & M. Baena* (COA 50901). Sierra Nevada, Mulhacén, 15-VII-1981, *J. M. Nieto* (MGC 64296); ídem, IX-1984, *S. Rivas-Martínez & P. Cantó* (MAF 123263); ídem, 27-VII-1980, *A. T. Romero* (GDAC 42625); ídem, 3-VII-1990, *A. L. Márquez, L. Bootello, C. Moreno & D. Navas* (MGC 30097); ídem, 21-VII-1986, *J. Susín & M. Baena* (COA 50899 & COA 51082); ídem, 12-IX-1991, *A. Lora, P. Prados, M. Clemente & M. Mazariegos* (COA 42319 & COA 42334); ídem, 15-VII-1996, *Fco. Bruno Navarro* (GDAC 42014). Sierra Nevada, Peñón Colorado, 30-VII-1930, *C. Vicioso* (MA 157852 & MA 548412). Sierra Nevada, Peñón Elorrieta, 6-VIII-1930, *L. Ceballos & C. Vicioso* (MA 12157 & SEV 6322). Sierra Nevada, Pico Veleta, 4-VIII-1845, *H. M. Willkomm* (COI 36975); ídem, VII-1848, *M. Funk* (COI 36976); ídem, VIII-1891, *Porta & Rigo* (MA 12156); ídem, VIII-1960, *sin recolector* (MA 823414); ídem, 6-VII-1965, *sin recolector* (MA 754152); ídem, 2-VIII-1969, *S. Silvestre* (SEV 268586); ídem, 1-VIII-1972, *C. Gómez Campo* (MA 620056); ídem, VIII-1972, *C. Gómez, M. Clemente & J. E. Hernández* (COA 42325); ídem, 17-VII-1976, *A. Barra, Castroviejo, S. Cirujano & Valdés-Bermejo* (SALA 126003); ídem, 14-VII-1976 (MA 447634); ídem, 30-VII-1976, *Díaz & Navarro* (MA 685181, SALA 24805 & SALA 9803); ídem, VII-1978, *A. T. Romero & C. Morales* (GDAC 42546); ídem, 6-VII-1978, *E. Fuertes* (MA 213639, MA 263205, MAF 108959, MUB 1812 & SEV 55556); ídem, 6-VIII-1978, *E. Fuertes* (MA 247329, MA 588302, MAF 112174 & SALAF 2897); ídem, 21-VII-1980, *A. T. Romero* (GDAC 42626); ídem, 16-VII-1981, *C. Romero Zarco* (COFC 12347, MA 363091, MA 247226, MAF 109277, MGC 8715, MGC 11219, MUB 12598, SALA 25698, SALAF 6271, SEV 71096 & SEV 77796); ídem, 25-VII-1983, *F. Alcaraz* (MUB 11578); ídem, 12-VII-1986, *C. Aedo* (MA 615633); ídem, 12-VII-1986, *D. Belmonte* (MA 398251); ídem, 12-VII-1986, *B. Díez Garretas & A. Asensi* (MGC 18778); ídem, 18-VII-1986, *J. Susín & M. Baena* (COA 51081); ídem, 8-VII-1987, *A. Pujadas* (COA 50898); ídem, 2-IX-1998, *P. Prados & L. Plaza* (COA 29276); ídem, 12-VII-2000, *P. Catalán, J. A. López-Rodríguez & P. Torrecilla* (MA 780512); ídem, 12-VII, *Sainz* (MA 11939). Sierra Nevada, ascensión al Veleta desde las Posiciones, 24-VII-2013, *P. Barberá, J. A. Devesa, A. Díaz, E. León & G. Martínez* (COFC 61232); ídem, 7-VIII-2014, *E. López & E. León* (COFC 61535).



**Lámina 28.** *Festuca plicata*, (a, b) Sierra de la Pandera, Jaén (COFC 61223); (d-j) El Yelmo, Cortijos Nuevos, Jaén (MA 490649): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales.



**28. *F. plicata*** Hack. in Oesterr. Bot. Z. 27: 48 (1877) (Foto 28.1)

*Festuca clementei* var. *plicata* (Hack.) Pau in Cavanillesia 4: 49 (1931)

*Festuca clementei* var. *aristata* Pau in Anales Soc. Esp. Hist. Nat. 27: 448 (1899), nom. nud. [Ind. Loc.: “Cumbre de Moncabrer”. *Lectotipo*: “Caroli Pau Herbarium hispanicum / *Festuca clementei* Boiss.  $\beta$  / *longearistata* Pau, muscosa Pau / Apud jugum Moncabrer, Sierra Mariola: 1384 <sup>m</sup>, / 11 Jun. 1896 / (*F. pumila* Wk.)”; MA 12149, ejemplar central, designado aquí]

*Festuca clementei* var. *muscoides* Pau in Bol. Soc. Aragon. Ci. Nat. 3: 288 (1904), nom. nud. [Ind. Loc.: “Frecuente en los peñascos” – PLANTAS DE LA SIERRA DE AITANA (Alicante)–. *Lectotipo*: “Caroli Pau herbarium hispanicum / *Festuca clementei* var. *muscoides* Pau / *Festuca plicatam* Hackel.! (e loco) / Sierra de Aitana (Alicante) / Legi. 30 Junii 1904”; MA 12148, ejemplar superior derecha, designado aquí]

*Festuca pumila* sensu Willkomm in Linnaea 25: 66 (1852), p.p., non Chaix (1785)

*Festuca duriuscula* f. *longiaristata* Font Quer, in sched. (MA 11997!), nom. nud.

*Ind. loc.*: “In rupibus cacuminis dolomitici “Dornajo” (2100 Met.) in Sierra Nevada”

*Lectotipo*: “Hispania: In rupibus dolomiticis Sierrae Nevadae ad cacumen Dornajo, 2100 m, In itinere hispanico-lusitanico, 20-7 1876, leg. E. Hackel” (herb. Hack., W 8172 imagen!, ejemplar completo de la parte superior derecha; Fuente *et al.*, 1988) (Foto 28.2)

*lc.*: lám. 28 (véanse también Devesa, 1987: 276; Fuente & Ortúñez, 1998: 50)

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos hasta de 25(30) cm  $\times$  0,2-0,4 mm, erectos o erecto-ascendentes, cilíndricos –algo angulosos en su extremo–, estriados, glabros, lisos o a veces antrorso-escabriúsculos bajo la inflorescencia, verdes, con (0)1-2 nudos visibles, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina de márgenes soldados en toda su longitud, tubulosa, con el borde superior truncado horizontal u oblicuamente, escarioso-hialina,  $\pm$  parduscas o de color marrón oscuro, brillante, transversalmente rugosa o corrugada, retrorso-escábrida –al menos en su parte apical–, con 3 nervios bien visibles, marcescente, que se disgrega en fibras en la madurez; sin aurículas; lígula 0,1-

0,3(0,4) mm, membranácea, truncada –aunque veces se prolonga brevemente por sus extremos–, cortamente ciliolada; limbo (1,5)2,5-11 cm × 0,3-0,5 mm, capiliforme, flácido, conduplicado, de sección trígona o ± rómbica –mostrando el esclerenquima subepidérmico discontinuo reducido a 5(6) islotes esclerenquimáticos en la cara abaxial a la altura de los nervios y en los márgenes (el basal pudiendo contactar o no con el nervio central), o bien discontinuo e integrado por 1 islote coincidente con la costilla en la cara adaxial, 3(4) nervios, 2(3) valles y 1(2) costilla, con cara adaxial escábrida, y cara abaxial glabra (Figura 28)–, verde, glabro y liso, de ápice de obtuso a ± agudo, no pungente, con 3 nervios coincidentes con los ángulos, con 3 reforzamientos esclerenquimáticos visibles externamente en los ángulos del limbo –el basal de mayor grosor que los marginales–. Hojas caulinares 1(2), similares a las de los brotes estériles pero con vaina abierta, lígula de 0,2-0,6 mm, y limbo de 0,8-5(7,5) cm × 0,3-0,5(0,7) mm. Inflorescencia 1,5-4,5(5,5) cm, en panícula densa, anchamente ovado-oblonga en la antesis, con (6)9-25(30) espiguillas, y raquis provisto de 6-12 nudos –entrenado más bajo de 0,5-1,2 cm–, antrorso-escábrido, con (1)2-4(5) ramas hacia la base –nudo inferior con una rama simple, de 0,7-2,3 cm y con (1)3-6 espiguillas, rara vez reducida a 1 espiguilla–, solitarias, trígonas, erectas y ± adpresas, erecto-patentes en la antesis. Espiguillas (4,7)5,5-8,5(11) mm, comprimidas lateralmente, elípticas, verdes o con mucha frecuencia teñidas de púrpura, pedunculadas, con pedúnculo de 0,7-3 mm, ligeramente engrosado en el extremo, con 3-6(9) flores fértiles y 1 flor estéril apical y ± rudimentaria. Glumas 2, desiguales, escariosas y cilioladas en los márgenes, con acúleos dispersos en los bordes y en el tercio distal del nervio central, agudas o acuminadas, verdes o verdoso-purpúreas; la inferior de 2,2-3,8(4,2) mm, linear-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de 2,8-4,2(4,8) mm, lanceolada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema (3,3)3,5-5(5,2) mm, lanceolado, agudo, aristado, con márgenes escariosos, ciliolados en el tercio superior y a veces hacia la base, antrorso-escábrido en la mitad superior del dorso y sobre el nervio medio, verde o verdoso-purpúreo en los márgenes y hacia el ápice, con 5 nervios; callo circular o elíptico; lema de la flor inferior con arista de (0,8)1,1-3,5(4,4), y el de la segunda flor con arista de (1,7)2-4,7(5) mm, escábrida. Pálea 3,3-4,6(5,1) mm, subigual o poco más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Lodículas 0,6-0,9 mm, bilobuladas. Anteras (1,5)1,8-2,6(2,9) mm, lineares, amarillas. Ovario glabro, rara vez con 3-4 acúleos en el ápice. Cariopsis 2,5-3 mm, adherida a la pálea.

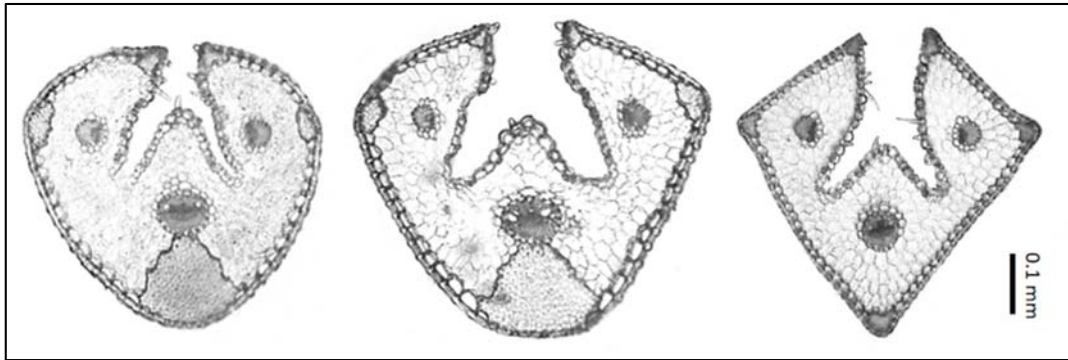
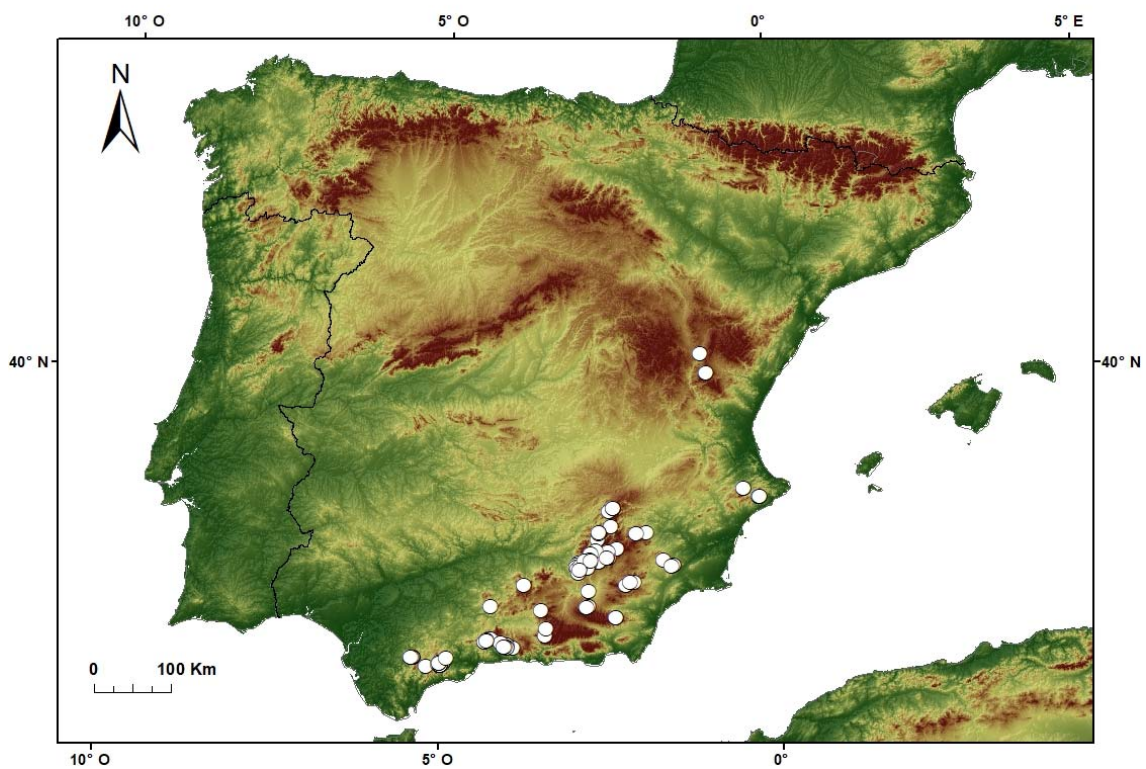


Figura 28. Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. plicata*.



Mapa 28. Área de distribución de *F. plicata* en la Península Ibérica.

**Número cromosómico:**  $2n = 14$  (Ferrero & Fuente, 1996; Fuente *et al.*, 2001). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de mayo a julio.

**Distribución mundial:** sur y este de la Península Ibérica (España), y NW de África (Marruecos).

**Distribución peninsular:** montañas Béticas, Levante y algunos puntos del Sistema Ibérico. **Esp.:** A Ab Al Ca Co Gr J Ma Mu Te (Mapa 28).

**Ecología:** grietas, fisuras y oquedades de rocas y crestas, en calizas y dolomías; (1.000)1.200-2.300 m.

**Observaciones.-**

Especie inconfundible por sus vainas corrugadas –cerradas y escarioso-hialinas–, con 3 nervios bien visibles y sin aurículas, limbo de sección  $\pm$ trígona, y lemas largamente aristados (Foto 28.1), entre otros caracteres.



**Foto 28.1.** *F. plicata*. Hábito (Sierra de la Horconera, Córdoba). Sierra de la Pandera (Jaén), y detalles de la panícula en antesis, de las vainas en vista lateral y posterior, y de las vainas corrugadas.





Foto 28.2. Lectotipo de *F. plicata* (herb. Hack., W 8172)



**Material estudiado:**

ESPAÑA. **Albacete.** Calar de la Sima, Yeste, 2-VI-1990, *J. Martínez-Sánchez, J. Herranz & J. de las Heras* (MA 486908). Sierra de Alcaraz, cumbre de la Almenara, VI-1962, *J. Borja* (MA 204460). Sierra de Alcaraz, Pico Almenara, Bogarra, 16-VI-2016, *J. L. Cánovas, J. F. Jiménez & P. Sánchez* (COFC 62566). Sierra de las Cabras, Nerpio, 6-VII-2001, *J. M. Herranz & M. J. Martínez Lirola* (MA 697086). Vianas, Pico Almenara, 3-VI-1992, *J. J. Martínez-Sánchez* (MUB 40886). Villaverde del Guadalimar, Cerro del Padrón, 30-VI-1992, *J. J. Martínez-Sánchez* (MUB 40887). **Alicante.** Sierra de Aitana, 30-VI-1904, *C. Pau* (MA 12148); ídem, 22-VI-1989, *F. Alcaraz* (MUB 47378); ídem, 2-VII-1959, *A. Rigual* (ABH 23324 & MA 372949). Sierra Mariola, 11-VI-1896, *C. Pau* (MA 12149); ídem, VIII-1969, *A. Rigual* (ABH 20233); ídem, cumbre del Montcabrer, 24-VI-2013, *C. Morales* (COFC 61240). **Almería.** Dehesa Chirivel, 17-V-1957, *A. García Gea* (MUB 39929). Sierra de Bacares, 8-VI-1929, *E. Gros* (MA 12150); ídem, 25-VII-1960, *A. Rigual* (ABH 21946). Sierra de María, 18-VI-1953, *sin recolector* (MA 176275). Sierra del Maimón, VII-1899, *E. Reverchon* (MA 263278 & MA 795301). **Cádiz.** Grazalema, Cerro de San Cristobal, V-1961, *J. Borja* (SEV 6311). Grazalema, Sierra del Pinar, 18-VIII-1983, *A. Aparicio & J. García* (SEV 103623); ídem, 17-VII-1984, *A. Aparicio & F. García* (SEV 205033); ídem, 18-VII-1983, *A. Aparicio & J. G. Rowe* (SEV 205028); ídem, Cerro de San Cristóbal y Cresta del Pinar, 1-VII-2008, *B. Cabezudo, A. V. Pérez-Latorre, O. Gavira, M. Becerra & F. Soriguer* (MGC 68480). Grazalema, Cerro San Cristóbal, VI-1989, *Martín Osorio* (MGC 28634 & MGC 28633); ídem, 17-VII-1984, *A. Aparicio & F. García* (MA 461456). Sierra del Pinar, subida al Torreón, 17-VII-1984, *P. Murillo & S. Silvestre* (MA 461457, MA 461593, SEV 205011 & SEV 205029). **Córdoba.** Sierra de la Horconera, subiendo al pico Morrión, 3-XI-2013, *E. León & G. Martínez* (COFC 61255). Sierra de la Horconera, subida a la Tiñosa, pico Morrión, 9-VI-2017, *J. A. Devesa, I. Hidalgo & G. Martínez* (COFC 64060). Sierra de la Horconera, subida al Pico Bermejo, 6-VI-2017, *J. A. Devesa, I. Hidalgo & G. Martínez* (COFC 64058). **Granada.** Granada, sin fecha, *V. López Seoane* (MA 12115). Güéjar-Sierra, Sierra Nevada, umbria del Dornajo, 6-X-1984, *Pérez Raya & Molero Mesa* (GDA 17706). Huéscar, Sierra Sagra, próximo Ermita de las Santas, 12-VII-1977, *A. M. Negrillo* (GDA 12464). Iznalloz, proximidades a Cueva del Agua, 23-VI-1988, *O. Socorro & L. Cano* (GDA 22494). La Losa, 9-V-1981, *F. Alcaraz* (MUB 11682). P. N. de Sierra Tejeda, Almijara y Alhama, Alhama de Granada, Cerro del Mojón, 27-V-1982, *J. M. Nieto* (MGC 20448); ídem, Piedra Sillada, 16-VI-2004, *B. Cabezudo, G. Caballero, A. V. Pérez Latorre & O. Gavira* (MGC 59926-2); ídem, Salto del Caballo, 20-VII-1981, *J. M. Nieto* (MGC 20459). Sierra de Baza, Barranco de Relumbre, 10-VII-1984, *J. Torres, G. Blanca & C. Morales* (GDAC 26293). Sierra de Baza, Calar de Santa Bárbara, 29-VI-1983, *J. Torres, G. Blanca & C. Morales* (GDAC 26295); ídem, 21-VI-1988, *B. Valdés, S. Talavera, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz, J. M. Romero* (SEV 205019); ídem, 4-VII-1979, *P. F. Cannon, P. R. Crane, S. L. Jury & D. M. Moore* (SEV 268568). Sierra de Baza, Zújar, Cerro Javalcón, 12-VII-1971, *Fernández Casas* (MA 415888). Sierra de Guillimona, barranco de Torilla, 23-VI-1988, *B. Valdés, S. Talavera, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz, J. M. Romero* (SEV 204976). Sierra de Guillimona, cuerda de los Mirabetes, 23-VI-1988, *B. Valdés, S. Talavera, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz, J. M. Romero* (SEV 204982). Sierra de la Sagra, 24-VI-1988, *B. Valdés, S. Talavera, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz, J. M. Romero* (SEV 204963 & SEV 205017). Sierra de la Sagra, VII-1960, *J. Borja* (MA 181358); ídem, 4-VI-2014, *E. López & G. Martínez* (COFC 61364). Sierra de María,

Collado de La Virgen, 24-VI-1992, A. Pallarés (MA 648962). Sierra Nevada, Dornajo, 8-VII-1971, Fernández Casas (MA 415991). **Jaén.** Cazorla, Cabeza del Tejo, 17-VI-1976, González Rebollar, Muñoz Garmendia & Soriano (MA 482230). Cazorla, Nava de San Pedro, 18-VI-1975, González Rebollar, Muñoz Garmendia & C. Soriano (MA 462174, MA 482501 & SEV 204953). Cazorla, Pico Cabañas, 10-VII-1977, J. E. Hernández & H. Sáinz (COA 42318). Cazorla, sierra de Empanadas, 15-VI-1976, Muñoz Garmendia & Soriano (MA 482232). Cortijos Nuevos, El Yelmo, 30-VI-1988, Aparicio, F. García & S. Silvestre (SEV 205035). Cortijos Nuevos, El Yelmo, 30-VI-1988, Aparicio, F. García & Silvestre (MA 490649). Peal de Becerro, cuerda de cerro Gilillo, 22-IX-1975, Muñoz Garmendia & Soriano (MA 482234); ídem, puerto Pinillos, 7-VII-1976, Muñoz Garmendia & Soriano (MA 482233). Pontones, 5-VII-1985, Soriano (MA 462177). Poyos de Mesa, Sierra de Cazorla, 4-V-1995, V. de la Fuente (MAF 159653). Quesada, Cañada de las Fuentes, 29-V-1976, Muñoz Garmendia & Soriano (MA 462175 & MA 482235). Quesada, próximo a Puerto Lorente, 5-VII-1975, González Rebollar, Muñoz Garmendia & Soriano (MA 482241 & MA 462179). Santiago de la Espada, Calar de las Palomas, 21-VII-1975, González Rebollar, Muñoz Garmendia & Soriano (MA 482236 & MA 462178). Santiago de la Espada, Sierra de las Banderillas, 21-VII-1975, González Rebollar, Muñoz Garmendia & Soriano (MA 482231). Segura de la Sierra, Yelmo de Segura, 5-VII-1985, Soriano (MA 462173); ídem, 3-VI-1985, Soriano (MA 462176). Sierra de Castril, Los Tejos, 20-VII-1988, F. Gómez Mercado (HUAL 14981). Sierra de la Cabrilla, 10-VII-1980, G. Blanca & F. Valle (GDAC 9721); ídem, 8-VI-1987, F. Gómez Mercado (HUAL 14984); ídem, 11-VI-1981, J. A. Devesa, T. Luque & A. Romero (SEV 268565). Sierra de la Pandera, próximo a la base militar, 11-VI-2013, J. A. Devesa, E. López, G. Martínez (COFC 61223, 61224 & 61239). Sierra de La Sagra, 21-VI-2005, F. J. Pérez-García (HUAL 7876). Sierra del Pozo, cabecera del Barranco de la Canal, 2-VII-1986, F. Gómez Mercado (HUAL 15567). Sierra del Pozo, Cerrada del Pintor, 18-VII-1986, F. Gómez Mercado (HUAL 15546). Sierra del Pozo, entre Valdecuevas y Valdetrillos, 24-VI-1987, F. Gómez Mercado (HUAL 14982). Sierra del Pozo, Peña Juana, 4-VII-1986, F. Gómez Mercado (HUAL 15542). Sierra del Pozo, próximo Nava Noguera, 2-VII-1987, F. Gómez Mercado (HUAL 14983). Sierra Seca, El Chaparral, 29-VI-1988, B. Valdés, S. Talavera, G. Alziar, D. Jeanmonod, N. Galland, U. Matthäs, V. Stevanovic, P. Minissale, S. Fici, B. Foggi, M. Watson, P. Hinz, J. M. Romero (SEV 204925, SEV 204969, SEV 204970, SEV 204971 & SEV 204972). **Málaga.** Alfarate, Sierra del Jobo, umbría de La Torca, 18-VI-2015, A. V. Pérez Latorre & F. Soriguer (MGC 81344). Antequera, Sierra de Camarolos, nacimiento del río Guadalmedina, 10-VI-2015, B. Cabezudo, J. A. Devesa, G. Martínez & F. Soriguer (MGC 81312). Boquete de Zafarraya, 7-V-1970, Fernández Casas (MA 415936). Colmenar, Sierra de Camarolos, nacimiento del río Guadalmedina, alrededores del Puerto en el límite de términos, 13-VI-2014, B. Cabezudo & F. Soriguer (MGC 79794). Peñón de los Enamorados, 4-VII-1991, B. Cabezudo, J. M. Nieto, A. Pérez-Latorre & J. J. Vera (MGC 36726 & MGC 36728). Peñón de los Enamorados, Sierra Cabrilla, ladera entre Valdegrajos y Tajo de la Cabrilla, 10-VI-2010, B. Cabezudo, O. Gavira & F. Soriguer (MGC 71835). Sedella, Sierra de Almijara, 14-VI-1994, A. Aparicio, M. A. Carrasco, F. Martín & M. Velayos (MA 543968, MA 543974 & MA 543975). Sierra de Alfarate, 25-VI-1919, E. Gros (MA 12146). Sierra de Camarolos, vertiente norte del Chamizo, Tajo de la Víbora, Villanueva del Rosario, 6-VI-2013, F. Soriguer (MGC 77780). Sierra del Jobo, vertiente Oeste del Tajo de la Víbora, Villanueva del Rosario, 18-VI-2015, A. V. Pérez Latorre & F. Soriguer (MGC 81401). Sierra de las Nieves, 20-VI-1889, E. Reverchon (MA 12152); ídem, 11-VII-1930, C. Vicioso (MA 12151). Sierra de las Nieves, 10-VI-1990, B. Cabezudo (MGC 30352). Sierra de las Nieves, Quejigales, 28-V-1989, B. Cabezudo & J. M. Nieto (MGC 27569). Sierra de las Nieves, cerro Alcazaba, 30-X-1997, A. V. Pérez-Latorre, P. Navas, Y. Gil & D. Navas (MGC 45736). Sierra de las Nieves, debajo de El Picacho, cercanías al Puerto

de los Valientes, 18-IX-1997, A. V. Pérez-Latorre, P. Navas, Y. Gil & D. Navas (MGC 45986). Sierra de las Nieves, desde el Puerto de los Pilonos al cerro de la Cueva del Oso, 25-VI-2009, B. Cabezudo, A. V. Pérez Latorre, M. Becerra & F. Soriguer (MGC 70369). Sierra de las Nieves, entre Cerro del Oso y Puerto de los Pilonos, 30-VI-2010, B. Cabezudo, J. García-Sánchez & F. Soriguer (MGC 72113); ídem, Cerro del Oso, cara norte, 2-VII-2014, B. Cabezudo, A. V. Pérez Latorre & F. Soriguer (MGC 79634). Sierra de las Nieves, Pilar de Tolox, 30-VI-2010, B. Cabezudo, J. García-Sánchez & F. Soriguer (MGC 72053). Sierra de las Nieves, subida al Torrecilla, 13-VI-1990, B. Cabezudo & J. M. Nieto (MGC 27568); ídem, vereda al Torrecilla, al N del Pilar de Tolox, 19-VI-1997, A. V. Pérez-Latorre, Y. Gil, P. Navas & D. Navas (MGC 45984). Sierra de las Nieves, cresterío entre la Cueva del Oso y Cerro Alto, 2-VII-2014, B. Cabezudo, A. V. Pérez Latorre & F. Soriguer (MGC 79650 & MGC 79649). Sierra de las Nieves, Picacho de Fatalandar, 2-VII-2014, B. Cabezudo, A. V. Pérez Latorre & F. Soriguer (MGC 79611). Sierra de las Nieves, entre la Cañada de los Hornillos y el Peñón de los Enamorados, Yunquera, 18-VI-1998, B. Cabezudo, A. V. Pérez-Latorre, Y. Gil, P. Navas & D. Navas (MGC 46799-1). Sierra Tejada, 11-VI-1919, E. Gros (MA 11997); ídem, La Maroma, 26-V-1982, J. M. Nieto (MGC 20449). **Murcia.** La Selva, Bullas, 19-VI-1982, F. Alcaraz (MUB 9200). Moratalla, Las Molatas, 19-VI-1987, P. Sánchez (MUB 16890). Moratalla, Sierra Muela, 7-VII-1984, P. Sánchez & F. Alcaraz (MUB 9978). Morrón de Espuña, Totana, Base militar, 17-VI-2002, PSG, JBVD & MACV (MUB 103913). Sierra de Espuña, 13-VII-1958, A. Rigual (ABH 22235). Sierra de Espuña, Morrón de Espuña, 23-IV-1947, C. Vicioso (MA 176250). **Teruel.** Calanda de Santa Bárbara, sin fecha, *sin recolector* (MA 11973). Javalambre, 15-VII-1890, C. Pau (MA 12145).



## SPECIES EXCLUDENDAE

En este apartado se recogen tres especies que anteriormente se trataban en *Festuca* sect. *Festuca*, pero que en la filogenia quedan emplazadas en el clado que conforman las especies de *Festuca* sect. *Aulaxyper* (véase Capítulo 4).

Estas especies presentan por lo general panículas laxas y abiertas en anthesis, aurículas ausentes o poco notorias, y en la sección foliar el esclerénquima se dispone en islotes individualizados enfrentados con los nervios. *Festuca henriquesii* destaca además por tener las hojas de los brotes estériles con limbos planos o en forma de V ancha, y las vainas cerradas. En *Festuca ampla* las hojas caulinares son por lo general también planas, y los islotes de esclerénquima suelen contactar con la base de los nervios, carácter este último que comparte con *F. querana* (véase Capítulo 2).

### 29. *F. ampla* Hack., Cat. Rais. Gramin. Portugal: 26 (1880)

*Festuca duriuscula* var. *effusa* Hack. in Oesterr. Bot. Z. 27: 124 (1877) [*Ind. loc.*: “Puerto de Despeñaperros; S. de Alfacar”]

*Festuca ampla* var. *effusa* (Hack.) St.-Yves in Bull. Soc. Bot. France 71: 121 (1924)

*Festuca scaberrima* var. *simplex* Pérez Lara in Anales Soc. Esp. Hist. Nat. 15: 413 (1886) [*Ind. loc.*: “Hab. in arenosis regionis calidae, prope Chiclana, loco Pinar de la Dehesilla dicto”. *Lectotipo*: Cádiz. In arenosis, in pinetis prope Chiclana, 19 mai 1883, leg. Pérez Lara Fl. Gad. Exsicc.” (MAF 27527, no visto; Devesa, 1986)]

*Festuca ampla* subsp. *simplex* (Pérez Lara) Devesa in Lagasalia 14: 164 (1986)

*Festuca ovina* subsp. *transtagana* Hack. in Bol. Soc. Brot. 20: 183 (1905) [*Ind. loc.*: “Alte (Moller, VI, 1884)”]; holotipo probable en W, sec J. Müller]

*Festuca ovina* var. *transtagana* (Hack.) Samp., Fl. Port., ed. 2: 84 (1947)

*Festuca ampla* subsp. *transtagana* (Hack.) Franco & Rocha Afonso in Bol. Soc. Brot. ser. 2, 54: 90 (1980)

*Festuca ampla* var. *dolosa* St.-Yves in Bull. Soc. Bot. France 71: 121 (1924), [*Holotipo*: “Portugal: Sierra de Monchique: in locis apricis editoribus, imprimis inter Ulices et Genistas; d’Escayras Pl. des Algarves (herb. Mus. Paris)”]



*Festuca discreta* F. M. Vázquez in Folia Bot. Extremadurensis 10: 66 (2016)  
[Holotipo: “HS: Badajoz (Ba): Puebla del Maestre, proximidades del río Viar, 29SQC51, 08-V-1998, P. Moreno, V. Moreno, S. Rincón & F. M. Vázquez (HSS 2674! ejemplar central)”. Isotipo: COFC 62911!]

*Ind. loc.*: “Lusitania, prope Conimbricam!. Hispania: in collibus graminosis ad El Escorial (Hkl), ad Puerto de Despeñaperros Marianorum (Hkl); Placencia (Bourg. 1863 nomine *F. duriuscula* var. *panicula* ampliore ramis longioribus patulis insignis. Cosson !); Sierra de Alfacar et S.<sup>ra</sup> Nevada loco dicto el Puche prope Granatam (Hkl)”.

*Lectotipo*: “in collibus siccis prope Puerto de Despeñaperros, 18-VI-1876” (herb. Hack., W imagen!; Fuente & Ortúñez, 1995) (Foto 29.1).

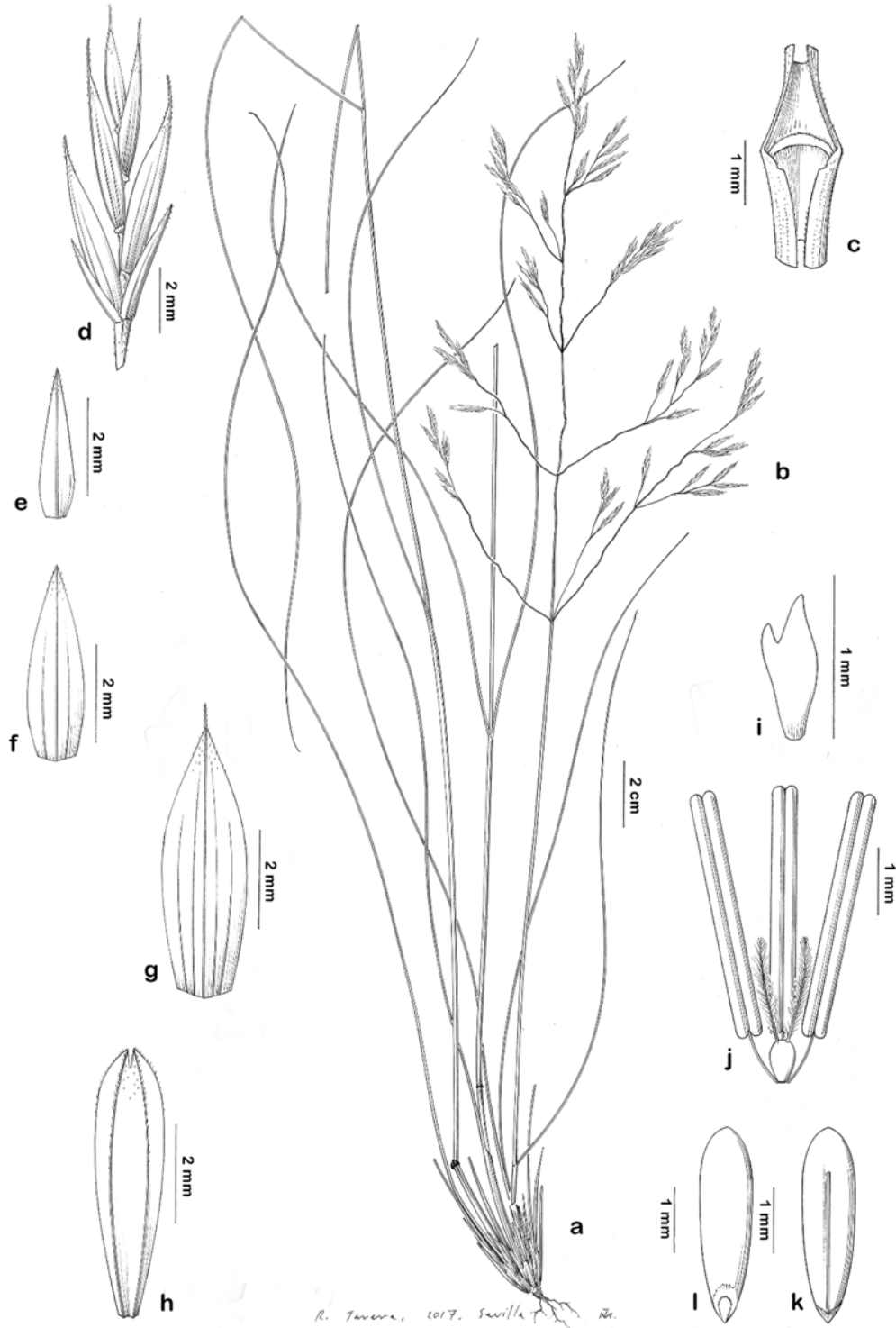
*Ic.*: lám. 29 (véase también Valdés *et al.*, 1987; Fuente & Ortúñez, 1998).

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos por lo general de 30-100(130) cm × 0,5-1,1 mm, erectos, cilíndricos, estriados o estriado-acostillados, glabros, verdes –parduscos en la vejez–, con (1)2-3 nudos marrón-purpúreos visibles hacia la parte inferior, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina abierta, herbácea al principio, y consistente, pajiza y brillante en la madurez, glabra y lisa o ± pubérulo-hírtula, con aurículas apenas destacadas o hasta de 0,2 mm –con frecuencia algo hinchadas o encallecidas, arqueadas–, redondeadas, obtusas y cilioladas, y de 7-9(11) costillas, marcescente, que no disgrega en fibras; lígula 0,1-0,2 mm, truncada, a veces ± lacerada, glabra o ciliolada; limbo (3)6-33(55) cm × (0,2)0,3-1(2) mm, filiforme, recto o ± curvado, no rígido, conduplicado u ocasionalmente plano, de sección más o menos orbicular o poligonal y con los reforzamientos esclerenquimáticos visibles externamente en los ángulos del limbo –mostrando el esclerénquima subepidérmico discontinuo, dispuesto en 7-9 islotes coincidentes con los nervios en la cara abaxial y en los márgenes, por lo generalmente fusionados a los nervios, y también sobre las costillas, con (6)7(8) nervios, (5)6(7) valles profundos y espaciados, y (4)5(6) costillas marcadas y con frecuencia algo estrechadas en la base, con cara adaxial aculeada o escábrida, especialmente sobre las costillas, y cara abaxial glabra, lisa o más frecuentemente aculeada (Figura 29)–, verde, por lo general antrorso-escábrido o a veces esparcidamente hírtulo, con ápice agudo o acuminado, liso.

Hojas caulinares 1-3, similares a las de los brotes estériles o con limbo a menudo plano, de menor tamaño, y lígula de 0,2-0,3 mm. Inflorescencia (7)9-25(30) cm, en panícula laxa, linear-oblonga al principio y a veces también en la madurez, muy laxa y abierta en la antesis, con (5)10-100 o más espiguillas, raquis provisto de 7-20 nudos, anguloso, antrorso-escábrido, con ramas  $\pm$  erectas y adpresas al principio y erecto-patentes o patentes en la antesis, (1)2-3 de ellas en el nudo basal, por lo general más grandes que el resto, con espiguillas en casi toda su longitud o  $\pm$  desnudas en el tercio o mitad inferior o incluso más. Espiguillas (7)8-12,5(14) mm, comprimidas lateralmente, oblongo-elípticas u oblongo-lanceoladas, verdes pero parduscas en la madurez, pedunculadas, con pedúnculo de 0,5-6 mm, ligeramente engrosado en el extremo, con (3)4-7(8) flores fértiles, por lo general la terminal estéril. Glumas 2, muy desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, glabras, agudas o acuminadas, verdes o a veces  $\pm$  teñidas de púrpura; la inferior de (2,1)2,5-4(4,5) mm, estrechamente-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de (3)4-5,5(5,7) mm, lanceolada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema (3,5)4,7-6,5(7) mm, oblongo-lanceolado, agudo, con márgenes estrechamente escariosos, diminutamente antrorso-escábridos al igual que la parte distal del dorso, verde o  $\pm$  teñido de púrpura, con 5 nervios –de color marrón o algo púrpura– perceptibles sobre todo en la mitad superior en antesis y tras la antesis, mucronado o con arista terminal de 0,3-1,7(2) mm, escábrida; callo  $\pm$  elíptico. Pálea subigual en tamaño o poco más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Lodículas de 0,5-0,9 mm, bífidas o a veces casi enteras pero de bordes irregulares. Anteras 2-3,1(4) mm, lineares, amarillentas. Ovario glabro. Cariopsis 3-3,6  $\times$  0,5 mm, adherida a la pálea.

**Número cromosómico:**  $2n = 28 + 0-4B$  (Malik, 1967; Fernandes & Queirós, 1969; Chandrasekharan *et al.*, 1972; Queirós, 1974; Ortúñez & Fuente, 1995; Fuente *et al.*, 2001; Loureiro *et al.*, 2007);  $2n = 42 + 0-10B$  (Malik & Thomas, 1966; Malik, 1967; Chandrasekharan *et al.*, 1972; Devesa *et al.*, 1990; Fuente *et al.*, 2001). El recuento  $2n = 56$  (Devesa & Luque, 1988; Devesa *et al.*, 1990) podría corresponder a *F. rothmaleri* ( $8x = 56$  cromosomas), como ya apuntaron anteriormente Fuente *et al.* (2001), aunque también Malik & Thomas (1966) indicaron el nivel octoploide para la especie, pero probablemente se trate de una identificación errónea (no señalaron la procedencia del material, ni dónde se conserva). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de abril a julio.

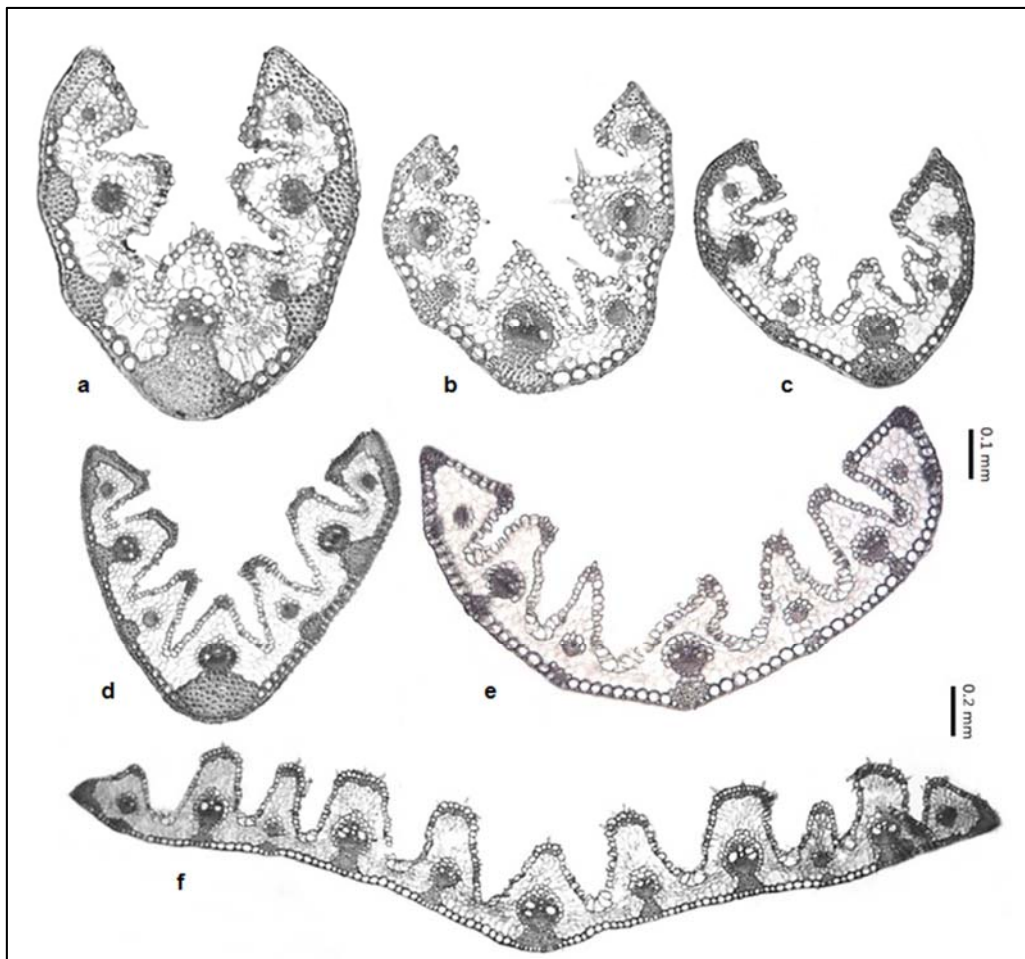


**Lámina 29.** *Festuca ampla*, (a-c, k, l) Sierra de Segura, Jaén (COFC 62559); (d-j) Villanueva del Rosario, Málaga (COFC 62043): **a**, base del tallo y hojas; **b**, inflorescencia; **c**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **d**, espiguilla; **e**, gluma inferior, en vista abaxial; **f**, gluma superior, en vista abaxial; **g**, lema, en vista abaxial; **h**, pálea, en vista abaxial; **i**, lodícula; **j**, verticilos sexuales; **k**, cariopsis en vista adaxial; **l**, cariopsis en vista abaxial.

**Distribución mundial:** Península Ibérica, y noroeste de África.

**Distribución peninsular:** oeste y suroeste de la Península Ibérica. **Esp.:** Ab (Al) Ba Ca Cc Co CR Gr Gu H J M Ma Mu P Sa Se Sg To Za. **Port.:** Ag AAl BA1 BA BB BL (E) (Mi) (R) TM (Mapa 29).

**Ecología:** alcornocales, pinares, y pastos acidófilos, cauces y bordes de cursos de agua, indiferente la naturaleza del substrato –esquistos, granitos, pizarras, areniscas, calizas decarbonatadas, arenas costeras fijas, etc.–, preferentemente en suelos húmedos o con humedad edáfica temporal; 0-1.800 m.



**Figura 29.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. ampla* a-e, en brotes estériles; f, en hoja caulinar.

**Observaciones.-**

La especie es muy polimorfa, sobre todo en relación con el tamaño de la planta y la longitud de las hojas, caracteres por lo general muy condicionados por la humedad edáfica y la presión de los herbívoros, aunque el tamaño de los caracteres vegetativos

puede estar también influenciado por la variación en el nivel de ploidía. También se aprecian variaciones en relación con la pelosidad de las hojas, por lo general glabras y escábridas, aunque a veces la vaina y el limbo pueden ser más o menos hírtulos, carácter que aparece preferentemente en las poblaciones del cuadrante suroccidental [**Esp.:** Ba Ca Hu Ma. **Port.:** TM]. Se incluyen en la especie las plantas descritas inicialmente como *Festuca ovina* subsp. *trastagana* Hack., y más tarde adscritas con el mismo rango a esta [*F. ampla* subsp. *trastagana* (Hack.) Franco & Rocha Afonso]. Estas plantas, supuestamente endémicas de la Sierra de Monchique (Portugal), se caracterizarían por la menor abundancia de espiguillas en la rama inferior de la inflorescencia –con espiguillas o no hasta cerca de la base– (Franco & Rocha Afonso, 1980), pero dicho carácter carece de valor taxonómico, y pueden observarse todas las variaciones en individuos dispersos por toda el área de distribución de la especie.

Desde 1995, la identidad de *F. duriuscula* var. *elator* Boiss. Voy. Bot. 2: 670, (1844) ha estado ligada a *F. ampla*, entre cuyas sinonimias la incluyeron Fuente & Ortúñez (1995). De ser correcta esta adscripción, dado que Amo (1861) dio un nombre nuevo al taxón de Boissier [*F. boissieri* Amo, in Mem. Real. Acad. Ci. Exact. Madrid 5(1): 397 (1861)], este sería el nombre correcto que debería aplicarse a la especie, frente a *F. ampla* Hack. que sería un sinónimo heterotípico posterior. Sin embargo, no se conserva en Ginebra ningún material que pueda seleccionarse como tipo de *F. duriuscula* var. *elator* Boiss. (Burdet *et al.*, 1981), ni se ha encontrado tampoco en otros herbarios consultados, lo que introduce una notable incertidumbre sobre la identidad del taxón. Cuando Willkomm publica el *Supplementum* (Willkomm, 1893), incorpora la especie descrita por Hackel (*F. ampla*; Hackel, 1880), pero ni menciona *F. boissieri* Amo (debía desconocer su publicación) ni subordina *F. duriuscula* var. *elator* Boiss. a *F. ampla*, de donde cabe deducir que para el botánico sajón eran dos entidades diferentes. La única vinculación entre ambos nombres deriva, por tanto, de la publicación más arriba referida (Fuente & Ortúñez, 1995) que, desde luego, no podía haberse fundamentado en el estudio del material tipo. La descripción que aporta Boissier (1844) sobre su variedad (“*Culmi elongati, folia elongata plana angusta laevia aut scabriuscula, panicula elongata stricta, spiculae pallidè virentes rubescenteve*”), es compatible solo con *F. ampla* en los detalles vegetativos, pero el hecho de que las espiguillas estén teñidas de púrpura [“... plus en général les épillets prennent une teinte roiugeâtre ou noirâtre; j’ai des échantillons dans cet état semblables à la *F. duriuscula* var. *nigrescens*...”; Boissier, 1844: 671] es un



detalle que no presenta nunca la especie de Hackel. Por el contrario, todos ellos son compatibles con alguna de las especies del grupo “*rubra*” (difícil de concretar sin el material tipo), por otro lado mucho más frecuentes en los lugares señalados en la indicación locotípica (“In pascuis pinguioribus regionis alpinae, Sierra Tejada, Sierra Nevada ad San Geronimo, Prado de la Yegua et ad pedem rupium Corral de Veleta”). *Festuca boissieri* Amo (*F. duriuscula* var. *elatior* Boiss.) es, por ello, un nombre que hay que desvincular de *F. ampla*, aunque su adscripción a otro taxón está pendiente de que pueda localizarse el material tipo.

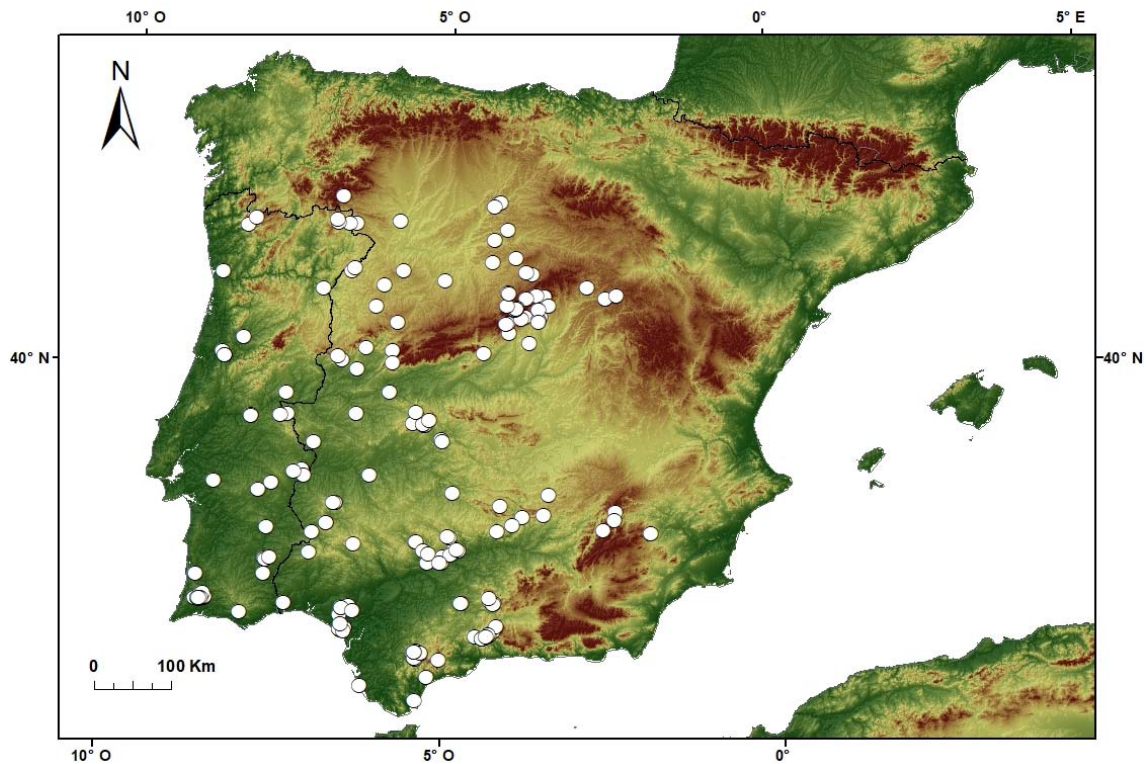


**Foto 29.1.** Inflorescencia de *F. ampla* (Arroyo del Risquillo, Córdoba).

La especie ha sido a menudo confundida con especies próximas, entre ellas *F. rothmaleri* y *F. capillifolia*. *Festuca rothmaleri* es un taxón de la sect. *Aulaxyper* que crece en zonas más o menos húmedas del centro y noroeste de la Península Ibérica, y que presenta, al igual que *F. ampla*, panículas grandes y laxas en la antesis, hojas caulinares a veces planas y disposición del esclerénquima discontinuo en sección transversal, pero que se diferencia bien de aquella por la sección del limbo de las hojas de los brotes estériles. Así, en *F. rothmaleri* la sección del limbo es en V, liso, con las costillas más o menos planas y los islotes de esclerénquima laterales de poco grosor, y no contactan con el nervio; por el contrario, en *F. ampla* el contorno es orbicular-poligonal, a veces con acúleos visibles, con costillas e islotes de esclerénquima bien desarrollados, el basal por

general en contacto con el nervio. También, el tamaño de la arista del lema ayuda a su identificación, pues *F. rothmaleri* presenta mayores tamaños, de 0,8-3,5(4) mm, mientras que en *F. ampla* el lema puede ser mucronado o con arista de 0,3-1,7(2) mm.

*Festuca capillifolia* (sect. *Exaratae*) solo puede coexistir con *F. ampla* en sus poblaciones más occidentales. La sección transversal de los brotes estériles es similar en ambas, aunque *F. ampla* suele presentar mayor número de costillas, y más desarrolladas que *F. capillifolia*. Las diferencias entre ambas especies estriban, principalmente, en las vainas de los brotes estériles, teñidas de púrpura en *F. capillifolia*, y herbáceas o pajizas en *F. ampla*, en el tamaño de la espiguilla (mayor en *F. ampla*), y en la inflorescencia, en la que la primera ramificación suele ser más adpresa y corta en *F. capillifolia* que en *F. ampla*.



**Mapa 29.** Área de distribución de *F. ampla* en la Península Ibérica (no se han mapeado localidades gallegas; véase material estudiado).

**Material estudiado<sup>14</sup>:**

ESPAÑA. **Albacete.** Calar del Mundo, Cañada Mojones, 8-VI-2006, *P. Sánchez* (MUB 102313).  
**Badajoz.** Albuquerque, 29-IV-1988, *Devesa* (COFC 53378). Cantagallo, enramada de

<sup>14</sup> Se ha estudiado material de *F. ampla* de Galicia, de donde la especie fue indicada ya por Merino (1909: 361), pero no se ha mapeado aquí por la imprecisión de los datos de la etiqueta de herbario –sin localidad definida–: “Galicia” (MA 12249, 12465, y 12468).

Bajoncillo, 27-V-1988, *Carrasco & Ruiz* (MA 521990). Castilblanco, 19-V-1987, *Carrasco & Ruiz* (COFC 53420 & MA 521978). Del Valle de Santa Ana a Salvatierra de Los Barros, km. 15, 6-V-2007, *F. M. Vázquez* (COFC 62912). Guareña, carretera hacia Don Benito, cruce de Valdeterres, 5-V-1988, *T. Ruiz & Viera* (COFC 53379). Jerez de Los Caballeros, La Bazana, margen derecha del río Ardila, 30-V-2012, *J. Blanco & F. M. Vázquez* (COFC 62934). La Parra, 15-IV-1988, *Devesa & Vázquez* (MA 522242); ídem, 26-V-1987, *Vázquez* (MA 521977). Magacela, El Berrocal, 17-IV-2000, *P. Escobar* (MGC 61459 & 61461). Monesterio, Sierra de Tudía, 26-V-1988, *Carrasco & Ruiz* (MA 521981). Talarrubias, Puerto Peña, 19-V-2001, *P. Escobar* (MGC 61463 & 61462). **Cáceres.** Alrededores de Guadalupe, 17-VI-1948, *A. Caballero* (MA). Casatejada, 16-VI-1983, *Ruiz Téllez* (SALAF 5541). Cambroncino, 29-VI-1988, *Carrasco & Ortega* (COFC 53411). El Gordo, 12-VI-1984, *Ruiz Téllez* (SALAF 20612). Entre Cáceres y Torrejón el Rubio, intersección con el río Guadiloba, 23-IV-1987, *J. A. Devesa* (COFC 53417). Entre Logrosán y Berzocana, ribazos del río Berzocana, 31-V-1988, *Devesa & Tormo* (COFC 53407). Garciaz, Sierra de Garciaz, finca Los Pilones, 6-VI-1996, *Ladero, Pérez Chiscano & González Iglesias* (SALA 94256). Gargüera, 19-V-1988, *Amor* (SALAF 16319). Guadalupe, 21-VI-1848, *A. Caballero* (MA 59395); ídem, 11-VI-1992, *Ladero & Iglesias* (SALA 85638); ídem, Ermita del Humilladero, 21-V-1949, *Paunero* (MA 59377); ídem, 30-V-1988, *Devesa & Tormo* (COFC 53404). Hervás, carretera a La Gargantilla, 12-VI-1987, *González & Sánchez* (SALA 101662). Jaraíz de la Vera, Pte. Caraba, 15-IV-1990, *Amor* (SALAF 24461-2). La Calera, cerca de Cáceres, 10-VI-1988, *Ruiz & Viera* (COFC 53406). Montehermoso, 19-V-1988, *Tormo & Viera* (COFC 53408). Navaconcejo, 13-VII-1988, *Muñoz & Tormo* (COFC 53399). Navalmoral de la Mata, 20-VI-1984, *Ruiz Téllez* (SALAF 20611). Perales del Puerto, puerto de Perales, 28-VI-1988, *Devesa & Viera* (COFC 53381). Plasencia, 17-V-1863, *Bourgeau*, Pl. d'Espagne 1863 (MA 12140). Robledollano, Las Villuercas, 9-VI-1988, *Ruiz & Viera* (MA 521987). Santibañez el Alto, de Cadalso a Vilasbuenas de Gata, 20-VIII-2016, *D. García & F. M. Vázquez* (COFC 62909). Toril, La Herguijuela, 13-VI-1984, *T. Ruiz* (SALAF 10293 & SEV 121085); ídem, cerca del arroyo Valbuena, 13-VI-1984, *T. Ruiz* (MA 680685). Torremenga, 16-V-1987, *Amor* (SALAF 15884). Valverde del Fresno, 23-V-1982, *Valdés Franzu* (SALAF 17547). **Cádiz.** Dehesa de Malduerme, cerca de Jerez, 20-VI-1879, *Pérez Lara* (MA 12177). Chicalana de la Frontera, pinar de La Barrosa, 9-VI-1983, *Talavera* (SEV 100411). Entre Grazalema y el Puerto del Boyar, 4-VI-1978, *A. Martínez* (SEV 97366). Grazalema, 13-VI-1970, *Galiano & Valdés* (SEV 97374); ídem, 25-VI-1968, *Silvestre* (SEV 9982); ídem, Llano de la Camilla, 20-XI-1988, *J. Herrera, C. Cargía & S. Talavera* (SEV 204891). Base de la Sierra de Grazalema, ladera sur en dirección al Puerto del Bollar, 26-V-1981, *Díez, Pastor & Valdés* (SEV 76744). Grazalema, cortijo El Pinsapar, 28-VI-1984, *Aparicio, Murillo & Silvestre* (SEV 205031). Grazalema, arroyo del Pinar, 28-VI-1984, *Aparicio, Murillo & Silvestre* (MA 461569). Grazalema, hacia el Puerto de Las Palomas, 12-VII-1978, *B. Molesworth Allen* (MA 112996). Grazalema, Monte Prieto, Los Coros, 1-VII-1983, *Aparicio* (MA 461622, mezcla con *F. scariosa*). Grazalema, río Gadares, casa Cerro Casín, 5-VII-1984, *Aparicio* (MA 461656). Grazalema, Puerto de la Cumbre, base del Cerro de San Cristóbal, ladera sur en dirección al Puerto del Bollar, 26-V-1981, *Díez, Pastor & Valdés* (MA 247324 & MA 363075). Grazalema, río Gadares, 27-VI-2004, *M. Becerra* (MGC 65991). Grazalema, casa Cerro Casín, 5-VII-1984, *Aparicio* (SEV 204985). San Roque, 30-III-1969, *D. M. C. Brinton-Lee* (SEV 204885). Villaluenga del Rosario, 30-VI-1983, *Aparicio* (SEV 97380 & SEV 204988); ídem, río Gadares, 30-VI-1983, *Aparicio* (MA 461496). Villaluenga del Rosario, Sierra del Caillo, subida a Casa del Cao, 22-VI-1984, *Aparicio & Rowe* (MA 461450, MA 461463, SEV 205008 & SEV 205034). Pinar de La Barrosa, 4-VI-2013, *Devesa & Ruiz de Clavijo* (COFC 65011 & COFC 61512). **Ciudad Real.** Hinojosas, valle del río Montoro, Cervigón, 5-V-1997, *Ramiro García* (MA 597179). Santa Cruz de Mudela, La Encomienda, VII-1956, *Borja*





Foto 29.2. Lectotipo de *F. ampla* (herb. Hack., W 31817)

(MA 202003 & MA 202005). Sierra Madrona, 30-V-1950, *Rivas Goday & Borja* (SALA 1664, mezcla con *F. elegans*). **Córdoba**. Adamuz, Venta del Puerto, 28-V-1982, *Devesa & F. García* (MGC 21957, SALAF 17464, SEV 97373 & SEV 97375). Almodóvar del Río, desembocadura del río Guadiato, 16-V-1980, *J. Varela* (COFC 65010). Barranco Nava del Cedro, 15-V-1997, *R. Tamajón* (COFC 25759). Cardena, 28-V-1989, *P. García Murillo & Talavera* (SEV 275995). Carretera a Hinojosa del Duque, a 4 km de Belmez, arroyo del Risquillo, 26-V-2016, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 65645). Cementerio Nuclear El Cabril, La Rivera, 5-VI-1981, *Fernández, Porras & Varela* (COFC 42852); ídem, Mina Beta, 16-V-1981, *Corral & Fernández* (COFC 42851). Cerro Muriano, Cerro del Toril, 26-V-1984, *J. A. Devesa* (MA 453554); ídem, dehesa de Trespuentes, río Guadalupe, 27-V-1982, *J. Varela* (COFC 65008 & SEV 9737). Entre Azuel y el río Yeguas, 28-V-1982, *Devesa & F. García* (SEV 97378 & SEV 111698). Entre La Granjuela y Los Blázquez, 6-VI-1979, *J. Muñoz & E. Ruiz de Clavijo* (SEV 97376). Hinojosa del Duque, bordes del arroyo del Cascajoso, 16-V-2018, *J. A. Devesa* (COFC 65644). Hornachuelos, río Névalo, 6-VI-1981, *P. Fernández, Porras & Varela* (COFC 42850). Hornachuelos, Puente del Madroño, arroyo Guazulema, 22-IV-1993, *R. Tamajón & R. Pinilla* (COFC 22724). Mesas Altas, 31-V-2007, *C. Jiménez* (COFC 50118). Pantano de Bembézar, 24-VI-1981, *Corral, Fernández & Porras* (COFC 42878). Priego de Córdoba, Las Lagunillas, 19-VI-2012, *J. A. Devesa, E. Triano & E. López* (COFC 61162, COFC 61164 & COFC 61165). Puente Genil, puente del pantano Cordobilla, 2-V-1986, *García Montoya* (COFC 40514); ídem, 10-VI-1986, *García Montoya* (COFC 40513). Santa Eufemia, río Guadalmez a la altura de la Sierra de la Barca, 24-VI-1986, *M. J. Jiménez* (COFC 13838). Santa María de Trassierra, río Guadiato, junto a la desembocadura del arroyo del Molino, 13-V-2014, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 61872). Sierra Horconera [sub Alconera], VI-1960, *Borja* (SALA 50209); ídem, subida a la Tiñosa, 9-VI-2017, *J. A. Devesa, Hidalgo & G. Martínez* (COFC 64061). Sierra Horconera, Puerto Mahina, 16-V-1980, *Gallego, Romero & Silvestre* (SEV 97356). Sierra Morena, río Yeguas, 12-VI-1993, *M. Melendo* (GDC 41592). Valsequillo, arroyo Galapagar, 30-V-1984, *Arroyo, Pastor & Talavera* (SEV 108335 & SEV 110125). Villaharta, arroyo de las Navas del Molino, 1-VI-1982, *Domínguez, Ruiz de Clavijo & Varela* (COFC 65009). **Granada**. Loja, Sierra de San Jorge, entre El Navazo y el Cortijo de La Manga, 5-VII-2016, *Cabezudo, Pérez Latorre & Soriguer* (MGC 83857). Puerto de Los Alazores, 20-VII-1980, *A. T. Romero et al.* (GDA 51521). Sierra Tejada, Llanos de Zafarraya, 26-IX-1982, *J. M. Nieto* (MGC 20470 & 20469); ídem, 26-V-1982, *J. M. Nieto* (MGC 20470). **Guadalajara**. Anguita, camino de Luzaga, 22-VI-2013, *C. Morales* (COFC 61269). Campamento de Luzaga, 26-V-2013, *G. Martínez & C. Morales* (COFC 61513). La Fuensaviñán, ca. Navajo el Pozo, 3-VII-1986, *Monge & Velayos* (MA 505888); ídem, 24-VI-1982, *Baranda, Bayón, Castroviejo, Cirujano & Sánchez Molina* (MA 488238). Rebollosa del Jadraque, 4-VI-2002, *P. R. Rojo* (MA 163830 & MA 788066). **Huelva**. Almonte, Coto de Doñana, 25-V-1967, *A. Rigual* (ABH 23725). Aroche, peñas de Aroche, ribera de Permora, 6-VI-2000, *C. Lucena & A. Sánchez* (COFC 47897). Ayamonte, entre Ayamonte y Villablanca, 15-V-1990, *M. Carrascosa, C. Santa Bárbara & J. F. Santa Bárbara* (SEV 151296 & SEV 269353). Berrocal, arroyo Gallego, 5-VI-1996, *M. Carrascosa, C. Santa Bárbara & J. F. Santa Bárbara* (SEV 151297). Campofrío, orillas del río Odiel, 4-V-1990, *C. Santa Bárbara* (SEV 269352). Cerro del Andévalo, cumbres de la Hoya, 16-V-1990, *C. Santa Bárbara & B. Valdés* (SEV 151301). Cortegana, 6-VI-1979, *Rivera & Cabezudo* (SEV 49933). El Almendro, barranco del Acebuche, 15-V-1994, *C. Santa Bárbara & B. Valdés* (SEV 151300). El Cerro del Andévalo, entre Valdelamusa y San Telmo, barranco Bartolazo, 2-VI-1994, *C. Santa Bárbara* (SEV 151295). El Cortijo, 12-V-1984, *Devesa & Talavera* (MA 454061); ídem, 19-V-1984, *Devesa & Talavera* (MA 453634). Entre Almonte y El Rocío, 25-V-1967, *E. F. Galiano, V. H. Heywood & B. Valdés* (SEV 103540). Hinojos, 14-V-1984, *S. Talavera* (SEV 103539). Hinojos, Dehesa de

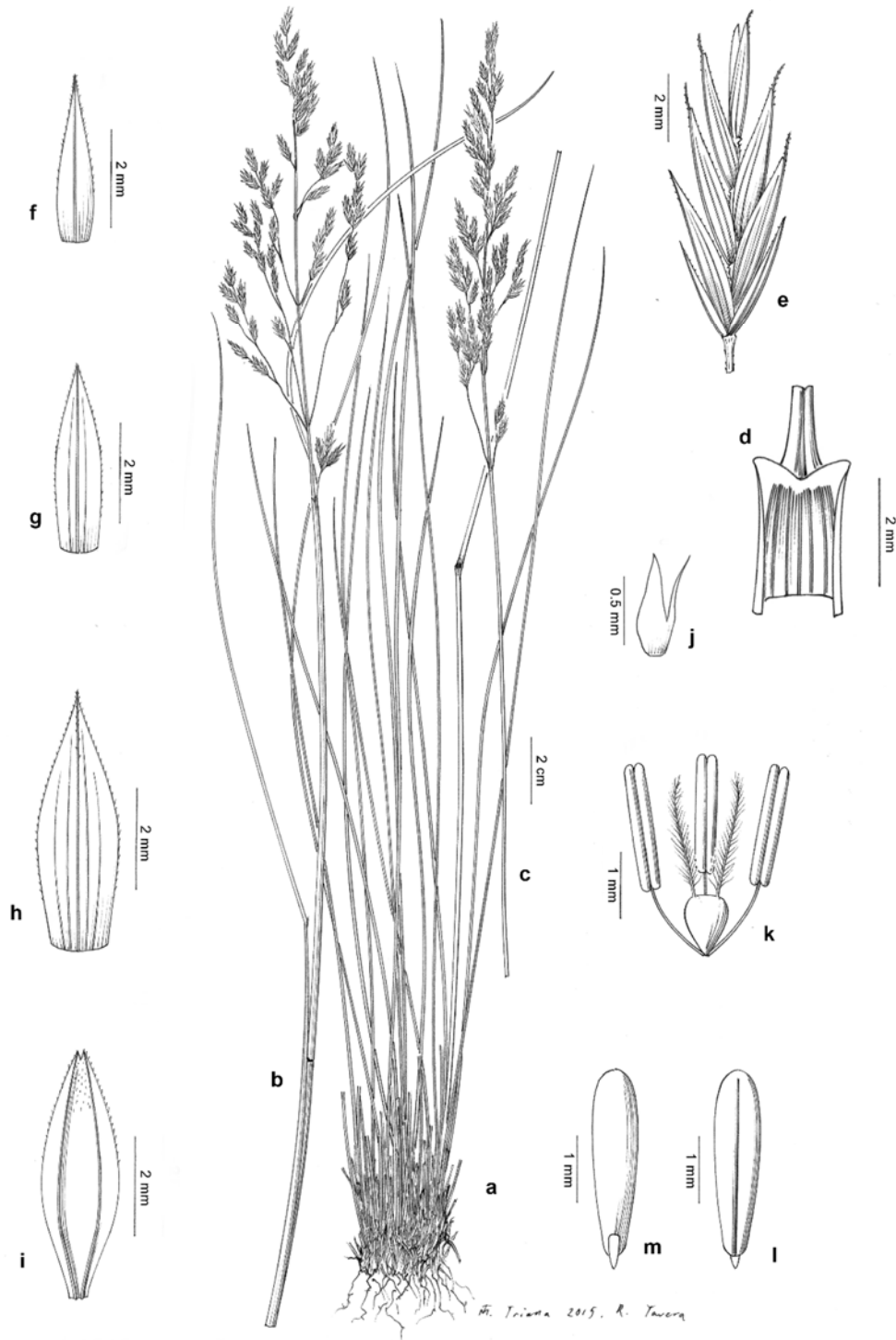


Propios, 7-VI-1986, *P. L. Ortiz* (SEV 130170). Hinojos, Coto del Rey, 19-V-1984, *Devesa & Talavera* (SEV 103538). Hinojos, Doña María, 27-IV-2016, *J. A. Devesa & S. Talavera* (COFC 63227). Hinojos, Las Palomas, 18-V-2004, *Berjano & Talavera* (SEV 233549); ídem, 30-V-1982, *Talavera* (SEV 103541, SEV 117987 & SEV 118967). Las Vaquerizas, 10-VI-2005, *I. Carmona, V. Girón & B. Valdés* (SEV 260616). Linares de la Sierra, 9-V-1980, *Rivera & Silvestre* (SEV 50316). Paymogo, arroyo que desemboca en el embalse de Paymogo, 8-V-1996, *C. Santa Bárbara & J.F. Santa Bárbara* (SEV 151302). Paymogo, río Chanza, 8-V-1996, *C. Santa Bárbara & J.F. Santa Bárbara* (SEV 269354). P. N. de Doñana, El Martinazo, 28-V-2001, *E. Sánchez, P. Weickert & D. Cobos* (MA 695524 & MGC 51167); ídem, 17-V-1984, *C. Romero* (MA 465492, SEV 121652 & SEV 119018). P. N. de Doñana, Los Monteruelos, 21-VI-2004, *I. Carmona, V. Girón & B. Valdés* (SEV 260617). Puebla de Guzmán, márgenes del río Malagón, 6-V-1990, *K. Ferguson, C. Santa Bárbara & Valdés* (SEV 151305). Sierra de Aracena, entre San Telmo y el Cerro del Andévalo, 9-V-1980, *Rivera & Silvestre* (SEV 50319). Villanueva de las Cruces, a 2 km del pueblo, 15-V-1996, *C. Santa Bárbara & J. F. Santa Bárbara* (SEV 151306). Zalamea la Real, carretera antigua entre Zalamea y Valverde km 185, 10-V-1990, *C. Santa Bárbara & B. Valdés* (SEV 151307). Zalamea la Real, puente de los cinco ojos, 13-VI-1990, *C. Santa Bárbara* (SEV 151309). Zalamea la Real, ribera de Cahán, 13-VII-1990, *C. Santa Bárbara* (SEV 151310); ídem, ribera del Manzano, 4-VI-1990, *C. Santa Bárbara* (SEV 151308). Villablanca, 28-V-1984, *Arroyo, Mejías & Talavera* (MA 454062). **Jaén.** Andújar, Valdelagrana la Vieja, río Valmayor, 13-VI-1985, *Cano & Fernández* (MA 715973). Sierra de Segura, entre Segura de la Sierra y Los Royos, 27-VI-2016, *J. A. Devesa & G. Martínez* (COFC 62559). Sierra Morena, Barranco de Valdeflores, 8-VI-1924, *Gros*, Inst. Bot. Barcinon. Flora Iberica Selecta Cent. I exsicc. 14 (GDA 30528, GDA 33072 & MA 12139). **Madrid.** Barranco de Cantarranas en la Moncloa, V-1959, *Borja* (MA 181351). Berzosa, 3-VI-1918, *C. Vicioso* (MA 12141). Buitrago, 21-VI-1918, *C. Vicioso* (MA 12138). Cadalso de los Vidrios, VII-1959, *Borja* (MA 202004). El Escorial, VI-1960, *Borja* (MA 170213 & SEV 6318); ídem, 17-VI-1965, *Valdés* (SEV 53937). El Molar, 7-VI-1982, *J. C. Moreno* (MA 451103 & 480168). Embalse de Santillana, 13-VII-1980, *Sánchez Mata* (MA 258234 & SEV 102399). Guadarrama, 10-VI-1976, *Rivas Martínez*, Soc. Ech. Pl. Vasc. Eur. Exsicc 8935 (MA 362723, MA 286781 & SEV 43178). Lozoya, V-, *Cutanda* (MA 12397). Manzanares el Real, 5-VI-1975, *Arnauz, Crespo & Rivas Martínez*, Soc. Ech. Pl. Vasc. Eur. Exsicc 8118 (MA 362752, MA 286782 & SEV 26699). Patones de Abajo, Pontón de la Oliva, 24-V-2013, *G. Martínez & C. Morales* (COFC 61514 & COFC 61515). Pedrezuela, valle del río Guadalix, 24-V-2013, *G. Martínez & C. Morales* (COFC 61518). Prados de Guadarrama, VI-1964, *Borja* (MA 258235). Redueña, márgenes de carretera, 29-V-2013, *G. Martínez & C. Morales* (COFC s/n). San Agustín de Guadalix, riberas del río Guadalix, 7-VI-1982, *J. C. Moreno* (MA 451220). Sierra de Guadarrama, VI-1963, *Borja* (MA 186135); ídem, VI-1964, *Borja* (MA 187386, MA 286783 & SEV 6319); ídem, VII-1957, *Borja* (MA 202007 & SALA 50210); ídem, VI-1958, *Borja* (MA 178179, MA 178180 & SALA 1665); ídem, VI-1960, *Borja* (MA 170214). **Málaga.** Antequera, Sierra de las Cabras, entre el Cortijo de la Alhajuela y el Cortijo de Piedra Solana, 24-VI-2016, *García Sánchez & Soriguer* (MGC 83764). Antequera, Sierra de las Cabras, zona superior de la sierra, al oeste del Collado de los Lastonares, 24-VI-2016, *García Sánchez & Soriguer* (MGC 83749). Antequera, Sierra del Co, finca La Fresneda, puerto entre el Morrón de Gragea y Peña Negra, 23-VI-2016, *Pérez Latorre & Soriguer* (MGC 83687 & MGC 83690). Antequera, vertiente norte de Peña Negra, carril al cortijo del Enebral, 8-VI-2016, *Cabezudo & Soriguer* (MGC 83322). Antequera, Sierra de Camarolos, cara norte del Cerro de la Cruz, finca la Fresneda, 30-VI-2016, *García Sánchez & Soriguer* (MGC 83809). Antequera, Sierra de Camarolos, nacimiento del río Guadalmedina, 13-VI-2014, *Pérez Latorre, García Sánchez & Soriguer* (MGC 79367). Antequera, Sierra de Camarolos, entre el

Cerro de la Cruz y los Tajos de Marchena, 13-VI-2014, *Pérez Latorre, J. García Sánchez & F. Soriguer* (MGC 79370); ídem, 2-VII-2014, *J. García Sánchez & F. Soriguer* (MGC 79702). Antequera, Sierra de Camarolos, cara norte del Cerro de la Cruz, finca la Fresneda, 30-VI-2016, *J. García Sánchez & F. Soriguer* (MGC 83809). Antequera, Sierra de Huma, 30-V-2013, *Cabezudo, Pérez-Latorre, Hidalgo & Soriguer* (MGC 77554). Benahavis, garganta del río Guadalmina, 14-VI-1994, *A. V. Pérez-Latorre, J. Gil & P. Navas* (MGC 39270). Colmenar, Llanos de Marchena, entre la umbría de Sierra Prieta y Sierra de Camarolos, 15-VII-2016, *B. Cabezudo & F. Soriguer* (MGC 83983 & 8397). Colmenar, entre Sierra Prieta y Sierra de Camarolos, El Pelado, llanos por debajo de los Tajos del Rodadero, 15-VII-2016, *B. Cabezudo & F. Soriguer* (MGC 84014). Cortes de la Frontera, P. N. de los Alcornocales, Pico Aljibe, 2-VI-1999, *P. Navas, Y. Gil & D. Navas* (MGC 50435). Estepona, Sierra Bermeja, Los Reales, 15-VI-1994, *Aparicio, M. A. Carrasco, F. Martín & Velayos* (MA 543373); ídem, camino del Pinsapar, *F. Soriguer* (MGC 81324); ídem, 18-VI-1998, *M. Arista, P. L. Ortiz & Talavera* (SEV 155618). Parque Natural de la Sierra de las Nieves, Los Quejigales, 28-VI-2012, *Cabezudo, Casimiro-Soriguer, Devesa & Ruiz de Clavijo* (COFC 61015). Ronda, P. N. Sierra de las Nieves, vereda de Quejigales al Puerto de los Pilonos, 8-VI-2011, *F. Soriguer & S. Trello* (MGC 73852). Ronda, P. N. Sierra de las Nieves, Cañada del Cuervo, 2-VII-1997, *Y. Gil, P. & D. Navas* (MGC 46139). Ronda, P. N. Sierra de las Nieves, entre el Cortijo Carboneras y el Tajo de Pompeya, 25-VI-1997, *Pérez-Latorre, P. & D. Navas & Y. Gil* (MGC 45977-1). Sierra de Camarolos, nacimiento del río Guadalmedina, entre el Cerro Cruz y los Tajos de Marchena, 13-VI-2014, *A. V. Pérez Latorre, J. García & F. Soriguer* (MGC 79367 & MGC 79370). Villanueva del Rosario, Sierra de Camarolos, 10-VI-2016, *B. Cabezudo, J. A. Devesa, G. Martínez & F. Soriguer* (MA 62042 & 62043); ídem, río Guadalhorce, 1-VI-2012, *B. Cabezudo & F. Soriguer* (MGC 75303). **Murcia.** Moratalla, Camino de la Puerta, 21-V-1983, *C. Selma* (MUB 17123). Pradomira, Calar de la Sima, Yeste, 22-VI-2016, *P. Sánchez et al.* (MUB s/n). **Palencia.** Palenzuela, puente de Palenzuela, río Arlanza, 10-VI-1990, *C. López & A. Romero* (MA 617830). Quintana del Puente, río Arlanza, 10-VI-1990, *C. López & A. Romero* (MA 617826). Torquemada, bordes del río Pisuerga, 27-VI-1987, *C. López, C. Monge & A. Romero* (MA 613722 & 615683). Valbuena, río Pisuerga, 21-VI-1990, *C. López & Romero* (MA 615748). **Salamanca.** Cubo del Vino, carretera a Mayalde-Ballicares, 11-VII-1985, *Ladero & Valdés* (SALAF 11498). Encinas de Abajo, 18-VI-1985, *Ladero & Fernández Arias* (SALAF 11392 & SALAF 19435). Estación Huelmos-Topas, rivera de Cañedo, 11.VII.1985, *Ladero & Valdés* (SALAF 11508). Frades de la Sierra, 30-IV-1977, *Sánchez* (MA 258237 & SALA 18994); ídem, 8-VI-1987, *Ladero, Medrano & Amor* (SALA 93657). Fuentidueña, Cuatro Claros, sin fecha, *T. Romero* (MA 569178). Ledesma, 5-VII-1977, *Sánchez* (MA 265610, SALAF 18989). Montemayor del Río, 3-VII-1983, *Rico & Guillén* (SALA 36072). Pedrosillo de los Aires, 13-V-1987, *Valle, Amor & Medrano* (SALA 92485). Pereña, 16-VI-1976, *Sánchez* (SALAF 18990). Retortillo, 10-VI-1976, *Rico* (SALA 14348). Rivero de Cañedo, entre Huelmos y Topas, 11-VII-1985, *Ladero & Valdés Franzi* (SALAF 19356). Rodaviejas, 25-V-1963, *A. Segura Zubizarreta* (MA 362799). Villarino de los Aires, 30-V-1976, *Sánchez* (MA 265612). Zamarra, embalse del río Águeda, 6-VI-1976, *Rico* (SALA 14344). **Segovia.** Corral de Duratón, 11-VII-1984, *T. Romero* (MA 569272 & SALA 404445). Cuéllar, Coto de Pegueras, 8-VII-1998, *Soriano Martín* (MA 755117). Desvío hacia La Granja desde Revenga, 12-VII-1989, *García Adá* (MA 837423). Espirido, La Higuera, 3-VI-1988, *García Adá* (MA 837419); ídem, 25-VI-1988, *Egido & R. García Adá* (MA 837418). Valdelageve, 1-VI-1996, *Barríos Pérez* (SALAF 123026). Villar de Sobrepeña, hoz del río Duratón, 3-VI-1982, *C. Cebolla, M. A. Rivas & C. Soriano* (MA 366378 & MA 366379). **Sevilla.** Castilblanco de Los Arroyos, 9-VI-1975, *Cabezudo, Murillo, Talavera & Valdés* (SEV 99843 & SEV 102814). Cruce con la carretera de Badajoz, 16-IV-1972, *J. M. Montero & E. Ramos* (SALA 42200 & SEV

97379). Entre Pajares y Meseta de los Guijos, 21-V-2002, *J. Navarro* (HUAL 20382 y 20383 y 20381). Río Guadiana, próx. Cortijo Talayuela, 20-V-2002, *J. Navarro* (HUAL 20375). Villamanrique de la Condesa, 17-V-1984, *C. Romero* (MGC 32684, MGC 32685, SEV 131117, SALA 55518, SALA 91153, SALA 91127 & SALA 55517). **Toledo**. Alcañizo matalaosa, 25-V-1985, *Ruiz Téllez* (SALAF 20610). Corchuela, 23-VI-1984, *Ruiz Téllez* (SALAF 20608). Velada, 23-VI-1985, *Ruiz Téllez* (SALAF 20609). **Zamora**. Coreses, Las Bodegas, 29-V-1987, *R. García Ríos* (SALA 51913). Cubillos, Valgaratoso, 14-VI-1990, *R. García Ríos* (SALA 51915). Cubo del Vino, 11-VI-1983, *X. Giráldez* (SALAF 30044); ídem, en la carretera a Mayalde, 11-VII-1985, *Ladero & Valdés Franzi* (SALAF 19365). Fresno de la Rivera, 29-V-1987, *R. García Ríos* (SALA 51914). Pereruela, San Román de los Infantes, Rivera de Campeán, 9-VII-1981, *Sánchez* (SALA 143582 & SALA 143589). Faramontanos de Tábara, puente Quintos, 14-VI-1981, *C. J. Valle* (SALAF 20166). Sanabria, Ribadelago, 15-VIII-1992, *Aldasoro* (MA 585396). San Blas, pr. Mina Mary Carmen, 4-VI-1981, *C. J. Valle & F. Navarro* (SALAF 20167). **Sin localidad definida**. “Galicia”, Merino (MA 12230, MA 12249, MA 12465 & MA 12468). PORTUGAL. **Algarve**. Loulé, Amendoeira, Monte Filipe, 17-V-1979, *Malato Beliz & Guerra* (MA 286790). Serra de Monchique, c. Monchique, 5-VI-1964, *Malato Beliz & Cadete* (MA 286799). Serra de Monchique, c. Ribeira Grande, 4-VI-1964, *Malato Beliz & Cadete* (MA 286800). Serra de Monchique, entre Cascais y Marmetele, pr. a Aguas Belas, 15-VI-1978, *Malato Beliz & Guerra* (MA 286797). Serra de Monchique, entre Monchique y el Barranco de Pisos, 3-VI-1964, *Malato Beliz & Cadete* (MA 286801); ídem, entre Monchique y Alferce, 26-VI-1978, *Malato Beliz & Guerra* (MA 286794); ídem, 16-VI-1978, *Malato Beliz & Guerra* (MA 286796); ídem, Rouxinol, 27-VI-1978, *Malato Beliz & Guerra* (MA 286795). Serra de Monchique, carretera de Saboia, pr. Da Portela do Vento, 28-IV-1945, *Silva, Fontes, Myre & Rainha* (MA 12202). Serra de Monchique, carretera de Monchique a Foia, 29-VI-1978, *Malato Beliz & Guerra* (MA 286791); ídem, Pico de Foia, 11-VI-1960, *A. & R. Fernandes & J. Matos* (COI 10885); ídem, 28-VI-1978, *Malato Beliz & Guerra* (MA 286793). Serra de Monchique, carretera de Monchique a Saboia, Barranco da Maceira, 29-V-1979, *Malato Beliz & Guerra* (MA 286789 & SALAF 279). Serra de Monchique, carretera a Foia, 28-VI-1978, *Malato Beliz & Guerra* (MA 286792). **Alto Alentejo**. Belver, 10-VI-1959, *Malato Beliz* (MA 181361); ídem, margen izquierda del Tajo, 10-VI-1959, *Malato Beliz* (MA 286802). Elvas, 20-IV-1950, *Malato Beliz et al.* (MA 286807); ídem, 7-VI-1956, *Malato Beliz et al.* (MA 286785). Elvas, río Guadiana, 27-V-1949, *Braun Blanquet et al.* (MA 151165). Évora, pr. S. Miguel de Machede, ribeira de Pardiela, 27-V-1949, *Braun Blanquet et al.* (GDA 33071). Herdade do Monte da Ribeira pr. Redondo, 10-V-1947, *A. Fernandes & Sousa* (COI 10887). Herdade de Ramalha, pr. Vila Boim, 8-V-1947, *A. Fernandes & Sousa* (COI 10890). Ponte do Sor, 30-V-2002, *Pinto Gómez* (COFC 62933). Pova-e-Meadas, 10-VI-1956, *Malato Beliz & Guerra* (MA 286786); ídem, río Sever, 10-VI-1956, *Malato Beliz & Guerra* (MA 181362). Serra de Ossa, margen de un canal, 17-VI-1956, *Malato Beliz* (MA 286805). Vendas Novas, Vale de Aguias, 13-V-1947, *A. Fernandes & Sousa* (COI 10883). **Baixo Alentejo**. Entre Russianas y Boticas, ribeira de Murtega, 12-VI-1962, *M. da Silva* (MA 76996). Márgenes del río Terges pr. Albornoa, VI-1892, *J. Daveau* (MA 12136). Mértola, 4-V-1957, *Silva, Fontes & Rainha* (MA 167557). Odemira, Encosta da Ribeira do Torgal, 27-IV-1984, *Malato Beliz & Guerra* (MA 420809 & SEV 233570). Serpa, Pulo do Lobo, 20-VI-1974, *Malato Beliz et al.* (MA 286798). Serra de Serpa, V-1914, *Rainha & Mendes* (MA 12133). **Beira Alta**. Santa Comba-Dao, Cabril, 15-VI-1954, *J. Matos & A. Marques* (COI 10886). **Beira Baixa**. Castelo Branco, 5-VI-2000, *Ladero & Pinto Gomes* (SALA 110152); ídem, río Ponsul, 25-V-1959, *J. Matos & A. Marques* (MA 187393). **Beira Litoral**. Coimbra, Boa Vista, VII-1877, *G. Mesnier* (COI 10879). Coimbra, Choupal, VI-1986, *J. L. Mendes* (COI 10875); ídem, VII-1986, *M. Ferreira* (COI 10874). Coimbra, Villa Franca, sin fecha, *Moller* (MA 12135); ídem, V-1879, *A. Moller* (COI

10878); ídem, 6-VIII-1883, *A. Moller & F. Schultz* (COI 10877); ídem, VII-1886, *A. Moller* (COI 10880); ídem, 7-X-1966, *sin recolector* (COI 10882); ídem, VI-1882, *A. D. Moreira* (COI 10888); ídem, V-1900, *M. Ferreira, A. Kneucker* Gramineae exsiccatae 1901 exsicc 151 (COI 10889, MA 795302 & MA 258236). **Tras-Os-Montes e Alto Douro.** Barca de Alva, VII-1915, *R. Palhinha & F. Mendes* (MA 286638). Bicafe, pr. Bragança, VI-1884, *A. Moller* (COI 10876). Bragança, 17-VI-1966, *P. Silva, B. Rainha et al.* (MA 286787). Bragança, pr. Sao Pedro, 17-VI-1966, *P. Silva, B. Rainha & J. Martins* (SEV 11243).



**Lám. 30.** *Festuca querana*, (a-l) Sierra de la Culebra, Zamora (COFC 61511): **a**, detalle de la base del tallo, sistema radical y hojas; **b** y **c**, tallos floridos; **d**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **e**, espiguilla; **f**, gluma inferior, en vista abaxial; **g**, gluma superior, en vista abaxial; **h**, lema, en vista abaxial; **i**, pálea, en vista abaxial; **j**, lodícula; **k**, verticilos sexuales; **l**, cariopsis en vista adaxial; **m**, cariopsis en vista abaxial.



**30. F. querana** [*queriana*] Litard. in Cavanillesia 8: 54 (1936)

*Ind. loc.*: “Hab. in ericetis Hispaniae boreo-occidentalis (prov. Legionensis), prope jugo «Puerto del Manzanal» dicto, ad alt. 1170 m., ubi cl. P. FONT QUER et cl. W. ROTHMALER leg. d. 12 julii 1935.”

*Lectotipo*: “Scientiarum Naturalium Barcinonense Museum / Scetio Botanica / Festuca queriana R. Lit. / Hab. Pto. del Manzanal, León / in ericetis, ad 1170 m / legit. F. Q. et Rothm., 12 julii 1935 m.” (BC 600557 imagen!; Fuente & Sánchez, 1986b) (Foto 31).

*Ic.*: lám. 30 (véase también Fuente & Ortúñez, 1998).

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos (15)30-80 cm × 0,5-1,2 mm, erectos, cilíndricos, estriado-acostillados, glabros, verdes, con 1(2) nudos marrón-purpúreos hacia la parte inferior, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina abierta en la parte superior, herbácea al principio, membranáceo-papirácea y pardusca o marrón en la madurez –a veces con algún tinte púrpura–, glabra, con 7 nervios resaltados en la cara abaxial, marcescente, que se deshace al final en fibras paralelas; aurículas inconspicuas o de 0,1-0,2 mm, redondeadas, de escabridulas a cilioladas en el margen; lígula c.0,1 mm, estrecha, glabra; limbo por lo general 15-36 cm × 0,4-0,6 mm, linear-setáceo, recto o ± arqueado, no rígido, conduplicado, de sección ± elíptica –mostrando el esclerénquima subepidérmico discontinuo, formando 5-7(9) islotes coincidentes con los nervios en la cara abaxial (al menos el opuesto al nervio lateral de mayor tamaño y siempre unido a él, a veces los laterales unidos también entre sí hacia la cara abaxial formando un grueso islote lateral), sin esclerénquima en las costillas, con 7-9(11) nervios, 4-5(6) valles y 3-4(5) costillas marcadas, con cara adaxial escábrida sobre las costillas, y cara abaxial lisa (Figura 30)–, verde, imperceptiblemente antrorso-escábrido cerca del ápice, este acuminado. Hojas caulinares 1-2, similares a las de los brotes estériles pero con limbo de menor tamaño. Inflorescencia 5,5-14(17) cm, en panícula ± laxa, interrumpida, linear-oblonga u oblongo-elíptica, con 20-60 espiguillas, y raquis provisto de 8-12 nudos, anguloso, antrorso-escábrido, con ramas erectas o erecto-patentes al menos en la antesis, angulosas, fuertemente antrorso-escábridas, y solo 1-2(3) ramas en el nudo basal. Espiguillas (6)6,5-11 mm, comprimidas lateralmente, linear-oblongas, verdes o ± teñidas

de púrpura en la madurez, con pedúnculo de 1-7 mm, ligeramente engrosado en el extremo, 4-7 flores fértiles, por lo general la terminal estéril. Glumas 2, desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, glabras, agudas,  $\pm$  teñidas de púrpura; la inferior de (2)2,3-3(3,5) mm, estrechamente-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de 3,5-4,3(4,5) mm, lanceolada o lanceolado-acuminada, con 3 nervios. Raquilla con artejos antrorso-escábridos. Lema 4,5-5,5 mm, oblongo-lanceolado o lanceolado-acuminado, agudo, con márgenes escariosos, diminutamente antrorso-escábrido el 1/3 distal del dorso y en los márgenes, verde o algo teñido de púrpura, con 5 nervios, y arista terminal de (0,2)0,5-1,5 mm, antrorso-escábrida; callo  $\pm$  circular o elíptico. Pálea subigual en tamaño o poco más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Lodículas 0,6-1 mm, bífidas o bilobadas. Anteras (1,6)1,8-2,7 mm, lineares, de un amarillo claro. Ovario glabro. Cariopsis 2,4-2,8  $\times$  0,5-0,7 mm, glabra, adherida a la pálea.



**Figura 30.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. querana* (a-d): a-c, brotes estériles; d, hoja caulinar.

**Número cromosómico:**  $n = 14$ ,  $2n = 28$  (Gutiérrez Villarías *et al.*, 1995; Fuente *et al.*, 2001). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

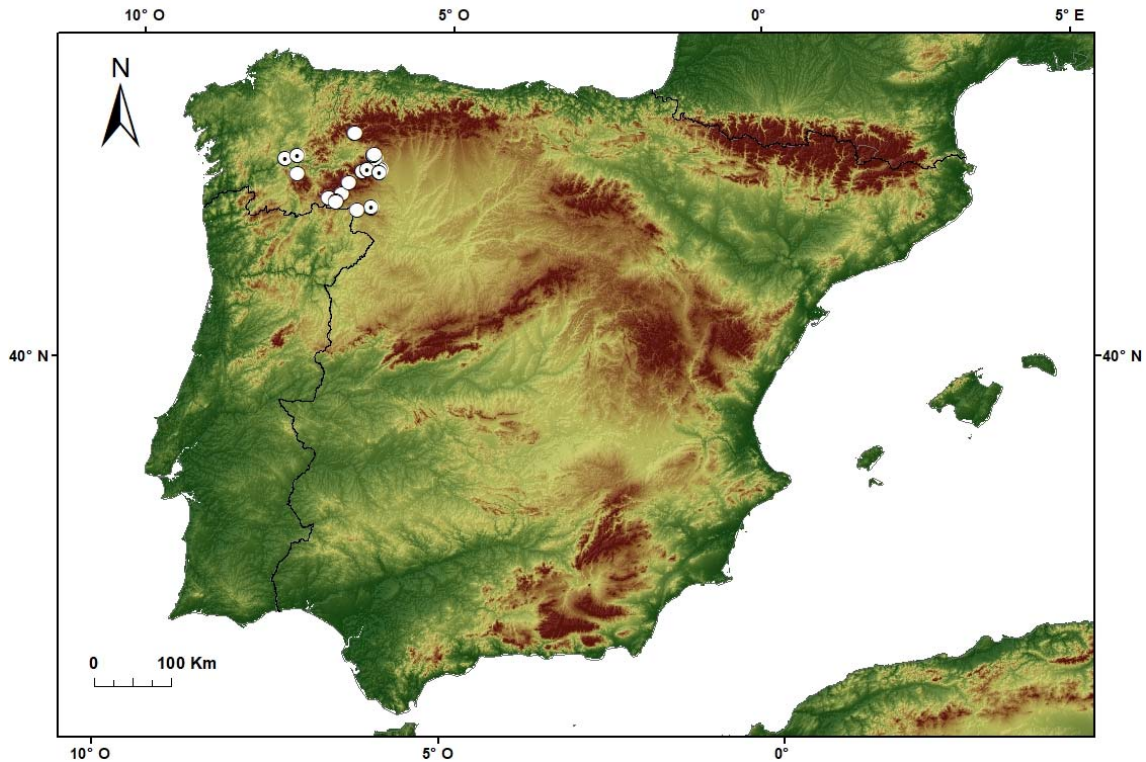
**Floración:** de junio a julio.

**Distribución mundial:** endemismo de la Península Ibérica.

**Distribución peninsular:** noroeste de España. **Esp.:** Le (Lu) Or Za (Mapa 30).

**Ecología:** pastos y praderas en suelos temporalmente inundados, cervunales, silicícola; (340<sup>15</sup>)800-1.210(1.480) m.

<sup>15</sup> Altitud de la localidad de Ferreira de Pantón, en Lugo, según referencias bibliográficas (Gutiérrez Villarías *et al.*, 1995; Cebolla *et al.*, 2002).



**Mapa 30.** Área de distribución de *F. querana* en la Península Ibérica. Los círculos blancos indican localidades de pliegos de herbario estudiados, y los círculos punteados indican citas bibliográficas.

**Observaciones.-**

Litardière (1936) incluyó la especie en *Festuca* subsect. *Legitimae* Saint Yves (= *Festuca* subsect. *Festuca*), si bien con posterioridad Cebolla & Rivas Ponce (2003a) y Devesa *et al.* (2013) la emplazaron en la subsect. *Exaratae*, junto con *F. capillifolia* y *F. borderei*. Sin embargo, *F. querana* no presenta la vaina invaginada (“implicato-sulcada”) en sección transversal, que es característica de la subsect. *Exaratae* (Saint Yves, 1922), ni tampoco comparte muchos de los caracteres que aparecen en las especies de la sección *Festuca*, a excepción de los brotes estériles intravaginales. Filogenéticamente, el taxón se emplaza junto con las especies de la sección *Aulaxyper* (véase Capítulo 4), con las que comparte además muchos caracteres morfológicos, como la disposición del esclerénquima en islotes en la sección transversal del limbo, y la panícula laxa, entre otros. La especie, de la que apenas existen testimonios de herbario, se ha confundido frecuentemente con *F. ampla* y *F. rothmaleri* (sect. *Aulaxyper*). *Festuca querana* se diferencia de *F. rothmaleri* en el patrón anatómico foliar (ver Capítulo 2), y en el crecimiento de los brotes estériles (intravaginal en *F. querana*) y la soldadura de la vaina (abierta en el extremo distal, y no cerrada como en *F. rothmaleri*), entre otros.



Foto 31. Lectotipo de *F. querana* (BC 600557)



**Material estudiado:**

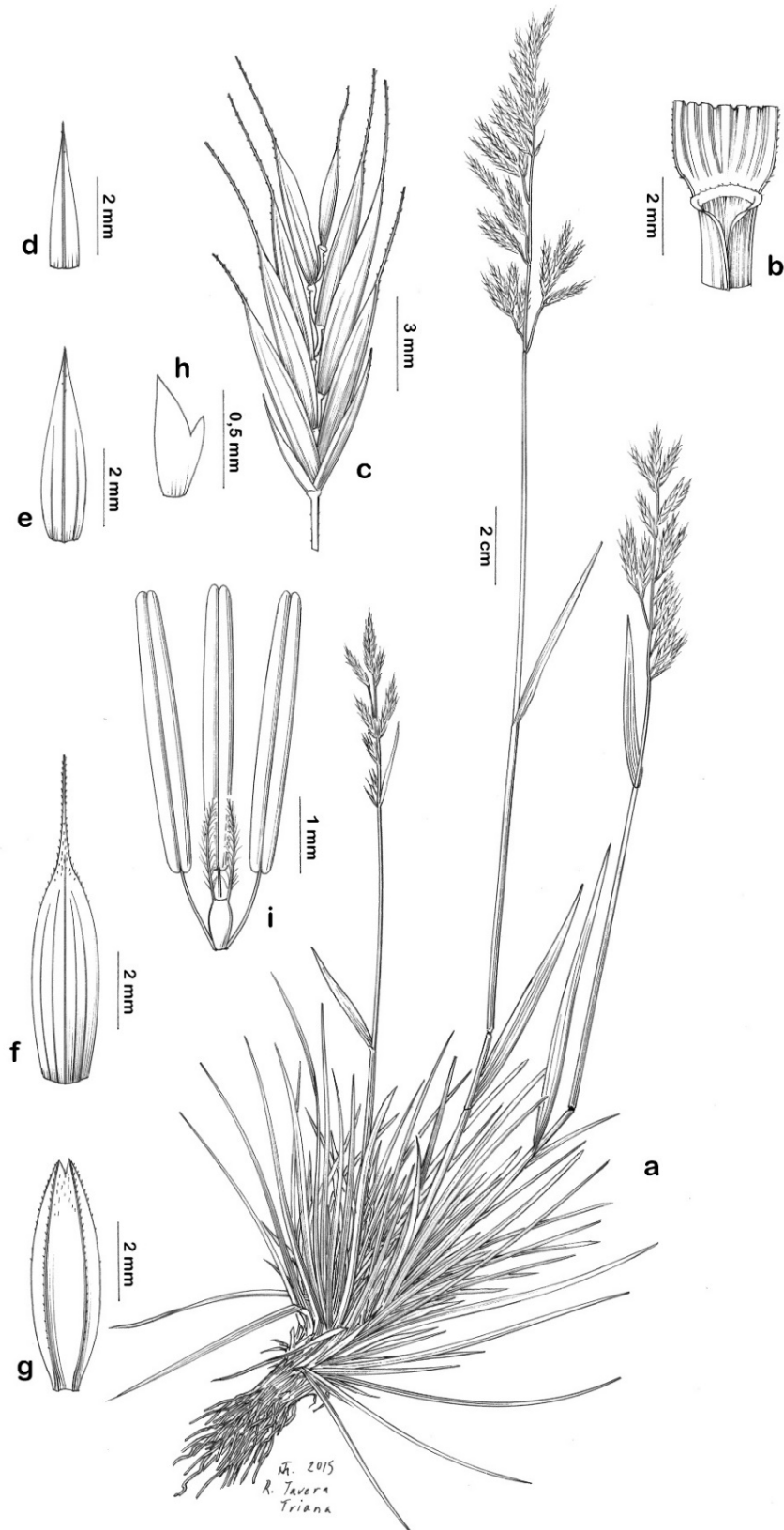
ESPAÑA. **Orense.** Cumbres de la Sierra del Burgo, Drados, Chandrexa de Queixa, 29-VII-2000, *J. De Jesús, A.R. Romero & V.R. Gracia* (SANT 45793). **Zamora.** Galende, cerca de Ribadelago, 1-VII-2014, *Bariego, E. López & G. Martínez* (COFC 61574). Lubián, 31-VII-2009, *D. Losada* (MA 892195). Requejo, bosque del Tejedelo, 7-08-2009, *D. Losada & P. Bariego* (MA 889485). Requejo, Mallada Tejera, 17-IX-2009, *D. Losada* (MA 889457). Sierra de la Culebra, entre Folgoso de la Carballeda y Pedroso de la Carballeda, 1-VII-2014, *P. Bariego, E. López & G. Martínez* (COFC 61511). **León.** Brañuelas, 16-VI-2003, *F. Llamas & C. Acedo* (LEB 82297). Encinedo, La Baña-Silván, valle alto del arroyo de Valdeoliva, 2-VIII-2007, *L. González de Paz* (LEB 99001). Páramo del Sil, Anllares del Sil, 9-VI-2011, *F. del Egado* (LEB 106318).

Citas bibliográficas<sup>16</sup>:

ESPAÑA. **León.** Molinaferrera (Llamas García, 1984). Lucillo (Llamas García, 1984). Puerto del Manzanal, *P. Font Quer & W.H.P. Rothmaler* (BC 600557) (Cebolla *et al.*, 2002); ídem, *M. I. Gutiérrez Villarías, H. García Cernuda & H. S. Nava Fernández* (FCO 19830, FCO 19831, FCO 19832, FCO 19833 & FCO 19834) (Gutiérrez Villarías *et al.*, 1995; Cebolla *et al.*, 2002). Ídem (Egado *et al.*, 2012). Puerto del Manzanal (Litardière, 1936). Santiago Millas (Llamas García, 1984). Ídem (Molina *et al.*, 1981). Rodrigatos de Obispalía (Gutiérrez Villarías *et al.*, 1995; Cebolla *et al.*, 2002; Egido *et al.*, 2012). **Lugo.** Brollón, carretera de Chavaga (Gutiérrez Villarías *et al.*, 1995; Cebolla *et al.*, 2002). Ferreira de Pantón, carretera hacia Monforte (Gutiérrez Villarías *et al.*, 1995; Cebolla *et al.*, 2002). **Zamora.** Val de Santa María, El Valle (Gutiérrez Villarías *et al.*, 1995); ídem, *R. García Río & F. Navarro* (SALAF 24492) (Navarro *et al.*, 1992; Cebolla *et al.*, 2002).

<sup>16</sup> Se citan solo aquellas localidades que no han sido estudiadas en pliego de herbario y que amplían sustancialmente el área de distribución de la especie.





**Lámina 31.** *Festuca henriquesii*, (a-i); Nuestra Señora da Estrela, Serra da Estrela, Beira Alta (COFC 61495): **a**, hábito; **b**, detalle del ápice de la vaina y lígula, en vista adaxial; **c**, espiguilla; **d**, gluma inferior, en vista abaxial; **e**, gluma superior, en vista abaxial; **f**, lema, en vista abaxial; **g**, pálea, en vista abaxial; **h**, lodícula; **i**, verticilos sexuales.

**31. F. henriquesii** Hack., Monogr. Festuc. Eur.: 126 (1882) (Foto 31.1)

*Ind. loc.*: “Serra da Estrella Lusitanieae pr. Covao do Boi et Lapa dos dinheiros, leg. cl. Dr. J. Henriquez, professor univ. conimbric; pr. Sabugueiro et ad Lacum Obscurum 1100-1700 m lgg. Moller et Ferreira, commun. Henriquez”.

*Lectotipo* (designado aquí): “Portugal / Serra da Estrella / pr. Do Sabugueiro / 7-80, leg. Moller” (herb. Hackel, W 8107 imagen!<sup>17</sup>) (Foto 31.2). *Isolectotipo*: COI 13931!.

*Ic.*: lám. 31 (véase también Fuente & Ortúñez, 1998: 38)

Hierba perenne, densamente cespitosa, con brotes estériles intravaginales. Tallos 20-55(70) cm × 0,7-0,9 mm, erectos, cilíndricos, estriado-acostillados, glabros, verdes, con 1-2 nudos marrón-purpúreos hacia la parte inferior, tunicados en la base por vainas foliares imbricadas. Hojas de los brotes estériles con vaina cerrada –escotada en su extremo y nunca invaginada–, herbácea al principio, membranáceo-papirácea y pardusca o marrón en la madurez, glabra, con 10-12 nervios de los que 7 aparecen más destacados que el resto en la cara abaxial, marcescente y fibrosa hacia la base; aurículas inexistentes o muy inconspicuas; lígula 0,1-0,2 mm, truncada, glabra; limbo por lo general 2,5-27 cm × (1)1,4-4 mm, linear, recto, ± patente y rígido, plano o conduplicado –a veces conduplicado-convoluto en la base o en el ápice–, de sección plana o en V abierta –mostrando el esclerénquima subepidérmico discontinuo, formando por lo general 3-5(7) islotes muy inconspicuos o reducidos a unas pocas células, coincidentes con los nervios en la cara abaxial, 2 muy desarrollados en los márgenes, y siempre bien desarrollados en el extremo de todas las costillas en la adaxial, con 7-9 nervios, o incluso hasta 15 (en este caso los secundarios de menor tamaño que los primarios), 6-8(10) valles y 5-7(9) costillas muy marcadas, redondeadas o ± triangulares en el ápice, con cara adaxial ligeramente glabra o con algún acúleo disperso sobre las costillas, y cara abaxial lisa (Figura 31)–,

<sup>17</sup> Aunque la especie fue lectotipificada por Cebolla & Rivas Ponce (2003a) en el herbario de Coimbra –sobre la base del pliego (COI 13931), y del que tuvieron constancia por Silveira–, en la etiqueta está tachado el topónimo “pr. Sabugueiro” que se corresponde a uno de los sintipos. De esa misma recolección se conserva un pliego en el Herbario de Viena, donde se encuentra el herbario del autor, en donde claramente puede leerse el topónimo que forma parte del protólogo, considerándose aquí que dicho material puede ser tomado como un lectotipo inequívoco.

verde, con los nervios  $\pm$  nada o ligeramente resaltados por el envés –a menudo el central blanquecino–, y de manera muy marcada por el haz, donde son  $\pm$  antrorso-escábridos al igual que los márgenes –éstos algo engrosados o reforzados, discoloros–, y ápice obtuso o agudo, aculeado. Hojas caulinares 1-2, similares a las de los brotes estériles, pero con vaina abierta y con limbo de menor tamaño. Inflorescencia 4,5-10(13) cm, en panícula laxa, oblongo-elíptica o piramidal, con 20-46 espiguillas, y raquis provisto de 7-11 nudos, anguloso, con la mayoría de las ramas erectas o erecto-patentes al menos en la antesis, muy angulosas, fuertemente antrorso-escábridas, y casi siempre solo 2 ramas en el nudo basal, erecto-patentes, más largas que las restantes y desprovistas de espiguillas en el tercio o mitad basal. Espiguillas (6,5)8-11 mm, comprimidas lateralmente, linear-oblongas u oblongo-espátuladas, verdes o con frecuencia  $\pm$  teñidas de púrpura en la madurez, con pedúnculo de 0,7-6 mm, ligeramente engrosado en el extremo, 4-8 flores fértiles, por lo general la terminal estéril. Glumas 2, muy desiguales, con márgenes estrechamente escariosos, glabras, agudas, verdes; la inferior de (2,2)2,7-3,5 mm, estrechamente triangular-lanceolada, con 1 nervio, y la superior de (3,5)4-5,2 mm, lanceolada o lanceolado-acuminada, con 3 nervios. Raquilla glabra, con artejos  $\pm$  antrorso-escábridos. Lema (4,5)5-6 mm, lanceolado o lanceolado-acuminado, agudo, con márgenes escariosos, a veces antrorso-escábrido en el nervio y dorso en 1/3 distal, verde o  $\pm$  teñido de púrpura, con 5 nervios apenas visibles, y arista terminal de 2-5,2 mm, antrorso-escábrida; callo  $\pm$  circular o elíptico. Pálea subigual en tamaño o poco más corta que el lema, bidentada, con 2 quillas escábridas. Lodículas 0,4-0,6 mm, bífidas o bilobadas. Anteras 2-3 mm, lineares, de un amarillo claro. Ovario glabro. Cariopsis 2,5-3 mm, glabra, adherida a la pálea<sup>18</sup>.

**Número cromosómico:**  $2n = 14$  (Ferrero & Fuente, 1996; Fuente *et al.*, 2001; Loureiro *et al.*, 2007). Para los datos inferidos sobre el nivel de ploidía véase Capítulo 3.

**Floración:** de junio a agosto.

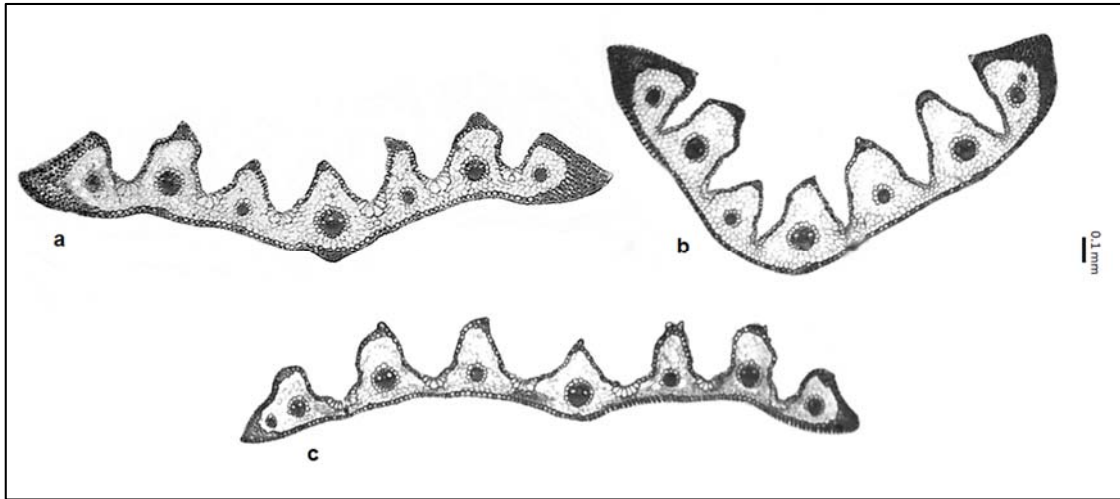
**Distribución mundial:** endemismo de Portugal.

**Distribución peninsular:** norte y noreste de Portugal. **Port.:** BA (Mi) (TM) (Mapa 31).

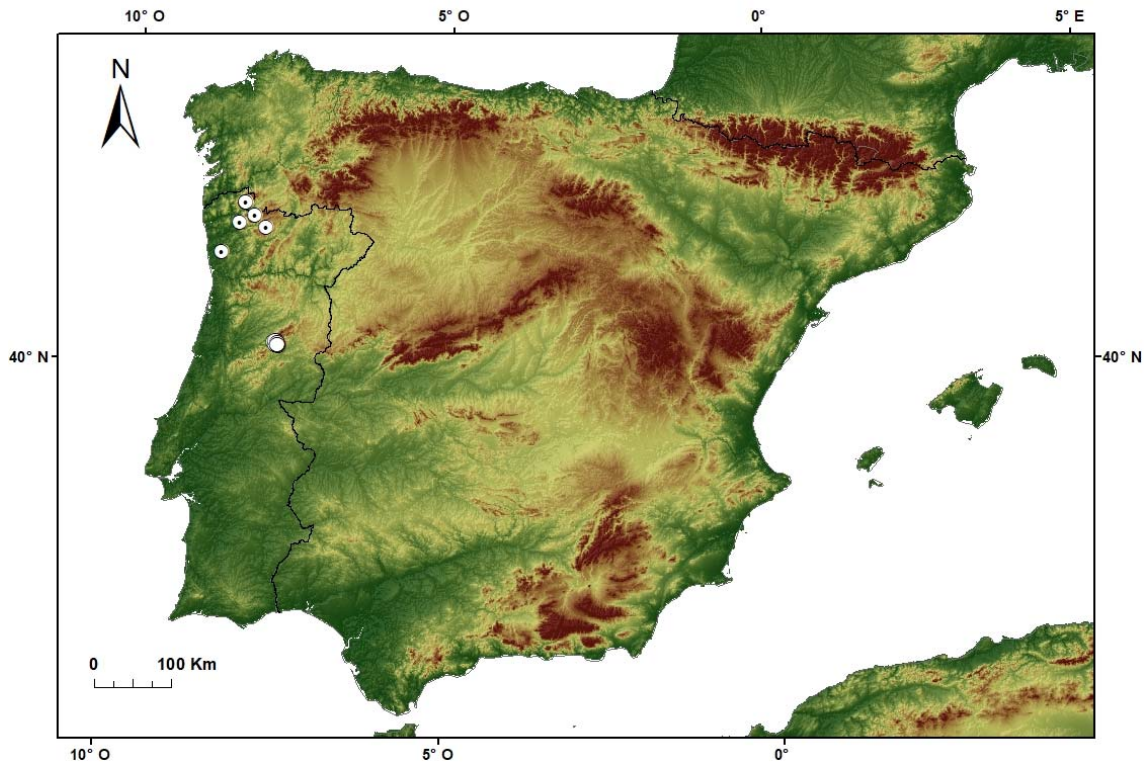
**Ecología:** herbazales en enclaves húmedos junto a cunetas, cervunales, pastos y claros de matorral, silicícola; (1.150)1.500-1.950 m.

---

<sup>18</sup> Hasta ahora no se han podido estudiar cariopsis. Información obtenida de Fuente & Ortúñez (1995).



**Figura 31.** Variabilidad de la anatomía foliar (sección transversal) en *F. henriquesii*: **a-b**, brotes estériles; **c**, hoja caulinar.



**Mapa 31.** Área de distribución de *F. henriquesii* en la Península Ibérica. Los círculos blancos indican las localidades de los pliegos estudiados, y los círculos punteados proceden de citas bibliográficas.

**Observaciones.-**

Desde que Hackel (1882) incluyera la especie dentro del grupo “intravaginales” de la sect. *Ovinae* Fries (= sect. *Festuca*), se ha ubicado en la sect. *Festuca* en todos los tratamientos posteriores (cf. Fuente & Ortúñez, 1995; Cebolla & Rivas Ponce, 2003a;



Devesa *et al.*, 2013). Sin embargo, las reconstrucciones filogenéticas la emplazan junto con las especies de la sect. *Aulaxyper* (véase Capítulo 4), lo que está en consonancia total con sus caracteres morfológicos: las plantas presentan vainas fibrosas, de color pardusco y cerradas hasta el ápice, limbo de las hojas plano o plegado por el nervio medio, con sección transversal que muestra el esclerénquima dispuesto en islotes, costillas muy marcadas (véase Capítulo 2), y panícula laxa y ramificada.



**Foto 31.1.** Porte de *F. henriquesii* (Torre, Sierra de la Estrella).



Se trata de un taxón al principio solo conocido de la Sierra de La Estrella (Portugal), donde es muy abundante (p. ej., Coutinho, 1939; Litardière, 1952; Markgraf-Dannenbergh, 1980), y del que hay poca representación en los herbarios consultados. No obstante, con posterioridad su área de distribución se ha ampliado a las Sierras de Gêres, Peneda y Barroso (Hale, 1989). Hay que descartar su presencia en las provincias españolas de Cáceres y Zamora en que había sido citada (Caballero, 1946; Moreno Saiz & Sainz Ollero, 1992), siendo atribuible este material a *F. rothmaleri* y *F. querana*, respectivamente. Aunque parecidas morfológicamente, ambas especies tienen un patrón anatómico foliar diferente al de *F. henriquesii* y, además, *F. rothmaleri* tiene brotes estériles extravaginales, y *F. querana* tiene las vainas abiertas en el extremo distal.

**Material estudiado:**

PORTUGAL. **Beira Alta.** Serra da Estrela, 1-VII-1880, A. Moller (COI 13931); ídem, 27-VIII-1978, S. Rivas Martínez & C. Saenz Laín (LEB 22658); ídem, 1-VII-1894, M. Ferreira (COI 13927); ídem, Canariz, 2-VII-1996, M. Sequeira & T. Malfeito, (MA 808634). Serra da Estrela, junto al monumento de nuestra Senhora da Boa Estrela, E. López, J. Jansen, F.J. Valtueña & C.G. Relinque, (COFC 61495); ídem, 22-VI-2006, F. Sales, I. M. Cristina & V. Ramos (COI 33132); ídem, 24-VI-2005, F. Sales, I. Hedge & M. Cristina (COI 33285); ídem, F. Sales, M. Cristina & V. Ramos (COI 33245). Serra da Estrela, Lagoa do Peixão, 4-VII-1996, Sequeira & T. Malfeito, (MA 808635). Serra da Estrela, Lagoa Redonda, 3-VII-1996, Sequeira & T. Malfeito (MA 808636). Serra da Estrela, rua dos Mercadores, 1-VIII-1882, A. Moller (MA 146307); ídem, 1-VIII-1881, J. Henriques (COI 13929). Serra da Estrela, entre Sabugueiro y Covilha, 2-VI-2015, Devesa & G. Martínez (COFC 62030). Serra da Estrela, entre Lagoa Comprida et Torre, pasado Fonte dos Perus, 27-VI-2005, F. Sales et al (COI 33266). Serra da Estrela, zona sur de Lagoa Comprida, ca. Lagoa Escura, 27-VII-2007, F. Sales, M. Cristina & C. Machado (COI 33059). Serra da Estrela, camino a Lagoa do Covao das Quelhas, 22-VI-2006, F. Sales, M. Cristina & V. Ramos (COI 33118). Serra da Estrela, pasado Salgadeira, entre Lagoa Comprida y Torre, 22-VI-2006, F. Sales et al. (COI 33112). Serra da Estrela, pasado Covao do Boeiro, 23-VI-2005, F. Sales et al. (COI 33243). Entre Covao y Cova D'Alva, 30-VII-2007, F. Sales et al. (COI 33074). Serra da Estrela, Lagoa Secca, 1-VIII-1914, M. Ferreira (COI 13930). Serra da Estrela, distrito de Guarda, ca. Lagoa do Peixao, 1-VIII-1881, W.O. Van der Knaap (COI 13928).

Citas bibliográficas<sup>19</sup>:

PORTUGAL. **Beira Alta.** Covao de Metade, Cantaros, J.A. Daveau (BM) (Fuente & Ortúñez, 1995; Moreno Saiz, 2002). Herminio (= Sierra de la Estrella) (Fuente & Ortúñez, 1995). **Minho.** Lagoas (Fuente & Ortúñez, 1995). Lamas do Homem, Gerês (Hale, 1989; Fuente & Ortúñez, 1995; Moreno Saiz, 2002). Barca de Homen, Gavieira, Peneda (Hale, 1989; Fuente & Ortúñez, 1995). **Trás-os-Montes.** S. Fins, Montalegre, Barroso (Hale, 1989; Fuente & Ortúñez, 1995).

<sup>19</sup> Se citan solo aquellas localidades que no han sido estudiadas en pliego de herbario y que amplían sustancialmente el área de distribución de la especie.



Foto 31.2. Lectotipo de *F. henriquesii* (herb. Hack., W 8107)

## BIBLIOGRAFÍA \*

- Alexeev, E. B. (1972). The significance of degree of integration of leaf vaginæ of vegetative shoots the systematism of Fescues of the group *Festuca ovina* L. *Vestn. Moskovsk. Univ* 5: 48-51.
- Alexeev, E. B. (1988). The fescue of the South-East of France: *Festuca hervieri* or *Festuca marginata*. *Byull. Moskovsk. Obshch. Isp. Prir., Otd. Biol.* 93: 115-117.
- Amo, M. (1861) Memoria sobre la distribución geográfica de las familias de las plantas Crucíferas, Leguminosas, Rosáceas, Salsoláceas, Amentáceas, Coníferas y Gramíneas de la Península Ibérica. *Mem. Real. Acad. Ci. Exact. Madrid* 5(1): 1-463
- Ardenghi, N. M. & Foggi, B. (2017) Notes on the nomenclature and typification of *Festuca marginata* subsp. *gallica* (Poaceae, Loliinae). *Phytotaxa* 313: 289-292.
- Auquier, P. (1970) Typification et taxonomie de *Festuca tenuifolia* Sibth. *Lejeunia* ser. 2, 53: 1-7.
- Auquier, P. (1977) Taxonomie et nomenclature de quelques *Festuca* tétraploïdes du groupe de *F. ovina* L. s.l (Poaceae) en Europe moyenne. *Bull. Jard. Bot. Belg.* 47: 99-116.
- Auquier, P. & Kerguelen, M. (1977). Un groupe embrouillé de *Festuca* (Poaceae); les taxons désignés par l'épithète "glauca" en Europe Occidentale et dans les régions voisines. *Lejeunia* ser. 2 89: 1-82.
- Bechi, N. & Miceli, P. (1995) Numeri cromosomici per la Flora italiana: 1341–1345. *Inform. Bot. Ital.* 27(1): 21–25.
- Bidault, M. (1966) Observations caryologiques sur le *Festuca ovina* L. ssp. *laevis* Hack. *Bull. Soc. Bot. France* 113: 12-14.
- Bidault, M. (1968) Essai de taxonomie expérimentale et numérique sur *Festuca ovina* L. s.l. dans le sud-est de la France. *Rev. Cytol. Biol. Vég. Botaniste* 31: 271-356.
- Boissier, E. (1844) *Voyage botanique dans le midi de l'Espagne ...* (Vol. 2). Paris.
- Bolòs, O. & Vigo, J. (2001) *Flora dels Països Catalans*. Vol. 4. Barcino. Barcelona.
- Burdet, H. M., Charpin, A., & Jacquemoud, F. (1981) *Types nomenclaturaux des taxa ibériques décrits par Boissier ou Reuter. I. Gymnospermes à Graminées*. *Candollea* 36: 543-584.
- Caballero, A. (1946) Dos excursiones botánicas en 1944. *Anales Jard. Bot. Madrid* 5: 505-521.
- Cabezudo, B., Casimiro Soriguier-Solanas, F., García-Sánchez, J., & Pérez Latorre, A. V. (2016) Flora y vegetación de la Zona de Especial Conservación (ZEC) Sierra de Camarolos (Málaga, España). *Acta Bot. Malac.* 41: 163-246
- Catalán, P. (2009) *Festuca* L. In: Blanca, G., Cabezudo, B, Cueto, M., Fernández López, C. & Morales Torres, C. (eds.) *Flora Vascular de Andalucía Oriental* 1: 298-310. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. Sevilla.
- Catalán, P. & García Herrán, M. C. (1990) Números cromosómicos de plantas occidentales, 568-573. *Anales Jard. Bot. Madrid* 47: 185-188.

\* La bibliografía relativa a los taxones y su nomenclatura se detallan en la propia citación de aquéllos (véase en el texto del Capítulo).

- Catalán, P., Cebolla, C., Rivas-Ponce, M. A. *Festuca*. (2002) In: Valdés, B., Rejdali, M., Achhal El Kadmiri, A., Jury, J. L. & Montserrat, J. M. (eds.). *Catalogue des plantes vasculaires du Nord du Maroc, incluant des clés d'identification* (Vol. 2). Editorial CSIC-CSIC Press.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (1999) *Festuca indigesta* Boiss. subsp. *lagascae* Cebolla & Rivas Ponce subsp. nova et ses relations avec le complexe *Festuca indigesta* Boiss. Critères utilisés lors de son étude taxonomique *Fl. Medit.* 9: 131-146.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (2001) *Festuca michaelis* (*Poaceae*), une nouvelle espèce pour la Péninsule Ibérique. *Fl. Medit.* 11: 363-371.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (2003a) Catálogo del género *Festuca* L. (*Poaceae*) en la Península Ibérica. *Candollea* 58: 189-213.
- Cebolla, C. & Rivas Ponce, M. A. (2003b) Contribución al conocimiento del género *Festuca* L. en el noreste de Cataluña (Gerona, España). *Acta Bot. Barc.* 49: 39-50.
- Cebolla, C., Hervás, I., López Rodríguez, J. A., Moreno, J., & Postigo, J. (2002) Mapa 937: *Festuca querana*. In: Asientos para un atlas corológico de la flora occidental, 25. *Cavanillesia Alt.* 2: 603-604.
- Chandrasekharan, P., E. J. Lewis & M. Borrill (1972) Studies in *Festuca*. II. Fertility relationships between species of sections *Bovinae* and *Scariosae*, and their affinities with *Lolium*. *Genetica* 43: 375-386.
- Coutinho, A. X. P. (1939) *Flora de Portugal*. Bertrand. Lisboa
- Devesa, J. A. (1986) *Festuca ampla* subsp. *simplex* (Pérez Lara) Devesa, comb. et stat. nov. *Lagasalia* 14: 164.
- Devesa, J. A. (1987) *Festuca* L. In: B. Valdés, S. Talavera & E. F. Galiano (eds.) *Flora Vasculare de Andalucía Occidental* 3, 269-276. Ed. Ketres. Barcelona.
- Devesa, J.A. & Luque, T. (1988) Contribución al conocimiento cariológico de la subfamilia *Pooideae* (*Poaceae*) en el SW de España. *Bol. Soc. Brot. ser. 2*, 61: 281-304.
- Devesa, J. A. & Romero, C. (1981) Números cromosómicos para la flora española, 188-196. *Lagasalia* 10: 227-230.
- Devesa, J. A., Catalán, P., Müller, J., Cebolla, C. & Ortúñez, E. (2013) Checklist de *Festuca* L. (*Poaceae*) en la Península Ibérica. *Lagasalia* 33: 183-274.
- Devesa, J. A., Ruiz, T., Tormo, R., Muñoz, A., Viera, M. C., Carrasco, J. P., Ortega, A. & Pastor, J. (1990) Contribución al conocimiento cariológico de las *Poaceae* en Extremadura (España), II. *Bol. Soc. Brot. ser. 2*, 63: 153-205.
- Dobignard, A., & Chatelain, C. (2010) *An index of synonyms for the flora of North Africa: Volume 1: Pteridophyta, Gymnospermae, Monocotyledoneae*. Éditions des Conservatoire et Jardin Botaniques.
- Egido, F., Fernández, M., Ferreras, N., Puente, E. & López, M. J. (2012) De plantis legionensibus. Notula XXVII. *Lagasalia* 32: 298-305.
- Fennane, M. (2014) *Festuca*. In: Fennane, M., Ibn Tattou, M. & El Oualidi, J. (eds.) *Flore pratique du Maroc. Manuel de détermination des plantes vasculaires*. Vol 3. pp, 536-546. Rabat.

- Fernandes, A. & Queirós, M. (1969) Contribution à la connaissance cytotoxinomique des Spermatophyta du Portugal, I. Gramineae. *Bol. Soc. Brot. ser. 2*, 43: 3-140.
- Ferrero, L. M. (1999) Citogenética, evolución y biogeografía de las secciones *Festuca* L. (intravaginales) y *Eskia* Willk. del género *Festuca* L. (Poaceae) en la Península Ibérica. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Ferrero, L. M. & Fuente, V. (1996) Aportaciones al estudio cariológico de algunas especies del género *Festuca* L. endémicas del Mediterráneo Occidental. *Bol. Soc. Brot. ser. 2*, 67: 303-308.
- Foggi, B. & Müller, J. (2009) *Festuca*. In: Valdés, B. & Scholz, H. (ed.); with contributions from Raab-Straube, E. von & Parolly, G. *Poaceae*. Euro+Med Plantbase - the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity.
- Foggi, B. & Signorini, M. A. (2004) Types of *Festuca* (Gramineae) names in the herbarium W: types from Hackel's herbarium. *Ann. Naturhist. Mus. Wien, Ser. B* 105: 613-644.
- Foggi, B., Gherardi, M. E., Signorini, M. A., Rossi, G. & Bruschi, P. (2006) *Festuca inops* and *Festuca gracilior* (Poaceae): are they two different species? *Bot. J. Linn. Soc.* 151: 239-258.
- Foggi, B., Parolo, G., Šmarda, P., Coppi, A., Lastrucci, L., Lakusic, D., Eastwood, R. & Rossi, G. (2012) Revision of the *Festuca alpina* group (*Festuca* section *Festuca*, Poaceae) in Europe. *Bot. J. Linn. Soc.* 170: 618-639.
- Font Quer, P. (2001) *Diccionario de Botánica*, 2ª edición. Ediciones Península.
- Franco, J. Do & Rocha Afonso, M. L. (1980) Notas sobre *Festuca* spp. de Portugal. *Bol. Soc. Brot. ser. 2*, 54: 87-97.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1993) *Festuca marginata* subsp. *andres-molinae*, subsp. nov. para la Península Ibérica. *Bot. Complut.* 18: 105-112.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1994) A new species of *Festuca* L. (Poaceae) from Pyrénées (Spain). *Fontqueria* 40: 35-42.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1995) *Festuca henriquesii* Hackel y *Festuca ampla* Hackel en la Península Ibérica. *Stud. Bot. Univ. Salamanca* 14: 129-141.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (1998) *Biosistemática de la sección Festuca del género Festuca L. (Poaceae) en la Península Ibérica*. EUA. Madrid.
- Fuente, V. & Ortúñez, E. (2000) Nueva especie de *Festuca* L. sección *Festuca* (Poaceae) en la Península Ibérica. *Lazaroa* 21: 3-6.
- Fuente, V. & Sánchez Mata, D. (1986a) Tipificación de algunos táxones ibéricos del género *Festuca* L. (Gramineae) descritos por E. Hackel. *Candollea* 41: 163-171.
- Fuente, V. & Sánchez Mata, D. (1986b) Datos taxonómicos sobre el género *Festuca* L. (Gramineae) en la Península Ibérica. *Candollea* 41: 441-448.
- Fuente, V., Ferrero, L. & Ortúñez, E. (2001) Chromosome counts in the genus *Festuca* L. section *Festuca* (Poaceae) in the Iberian Peninsula. *Bot. J. Linn. Soc.* 137: 385-398.
- Fuente, V., Ortúñez, E. & Ferrero, L. (1997) Contribución al conocimiento del género *Festuca* L. (Poaceae) en el País Vasco y Sistema Ibérico septentrional (Península Ibérica). *Itinera Geobot.* 10: 317-351.



- Fuente, V., Ortúñez, E. & Ferrero, L. (1999a) A new species of *Festuca* L. (*Poaceae*) from the Iberian Peninsula. *Parlatorea* 3: 65-77.
- Fuente, V., Ortúñez, E. & Ferrero, L. (1999b) New species of *Festuca* L. section *Festuca* (*Poaceae*) in the Iberian Peninsula. *Lazaroa* 20: 3-9.
- Fuente, V., Sánchez Mata, D. & Moreno Saiz, J. (1988) Sobre el género *Festuca* L. (*Gramineae*). Tipificaciones en el herbario original de E. Hackel. *Candollea* 43: 513-520.
- Giménez, E. & Mercado, F. G. (2001). Novedades florísticas para la Sierra de Gádor (Almería, España). *Lazaroa* 22: 151-152.
- Gómez-Orellana, L. & Ortiz, S. (2004) *Festuca brigantina* subsp. *actiophyta* Gutiérrez Villarías. In: A. Bañares et. al. (Eds.) *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España. Dirección General para la biodiversidad*, Publicaciones del O.A.P.N. Madrid. 891.
- Gutiérrez Villarías, M. I. (1985) Estudios cariológicos sobre algunas especies de *F. ovina* s.l. *Bol. Ci. Naturaleza I.D.E.A.* 35: 103-109.
- Gutiérrez Villarías, M. I. (1992) Lectotypification of *Festuca capillifolia* Dufour (*Poaceae*). *Taxon* 41: 332-333.
- Gutiérrez Villarías, M. I., Nava, H. & Homet, J. (1995) Nuevas observaciones acerca de *Festuca querana* Litard. (*Gramineae*). *Lazaroa* 15: 229-231.
- Gutiérrez Villarías, I., Romero, M. I., Soñora, X. & Homet, J. (1997) A new subspecies of *Festuca brigantina* (Marckgr.-Dann.) Markgr.-Dann. *Bot. J. Linn. Soc.* 123: 249-255.
- Hackel, E. (1880) *Catalogue raisonné des graminées du Portugal*. 34pp, Coimbra.
- Hackel, E. (1882) *Monographia Festucearum Europearum*, 216 pp. Kassel und Berlin.
- Hale, W. H. G. (1989). Note concerning *Festuca henriquesii* (*Gramineae*) in northern Portugal. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76: 353.
- Huon, A. (1968) Essai de synthèse biogéographique des populations de *Festuca* dans l'Ouest, le Sud-Ouest de la France et sur le littoral basque espagnol. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci* 267: 1570-1573.
- Huon, A. (1970). Les fétuques de l'Ouest de la France. Recherches de biosystématique et de biogéographie. *Bot. Rhedon., sér. A*, 9: 1-298.
- Kerguélen, M. (1975) Les gramineae (*Poaceae*) de la flore française. Essai de mise au point taxonomique et nomenclaturale. *Lejeunia* ser. 2, 75.
- Kerguélen, M. (1976). Notes agrostologiques. *Bull. Soc. Bot. France* 123: 317-324.
- Kerguélen, M. (1979). Graminées. In: Jovet, P. & Vilmorin, R. (eds.) *Fl. Descr. France*, Suppl. 5: 1-589. París.
- Kerguélen, M. (1983) Les graminées de France au travers de "Flora Europaea" et de la "Flore" du C.N.R.S. *Lejeunia* ser. 2, 110.
- Kerguélen, M. (1987) Données taxonomiques, nomenclaturales et chorologiques pour une révision de la flore de France. *Lejeunia* ser. 2, 120.
- Kerguélen, M. & Morla, C. (1985) *Festuca graniticola*, nueva especie del noroeste de la Península Ibérica. *Anales Jard. Bot. Madrid* 42: 155-158.

- Kerguélen, M. & Plonka, F. (1988a) Le genre *Festuca* dans la flora française. Taxons nouveaux, observations nomenclaturales et taxinomiques. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest* ser. 2, 19: 15-30.
- Kerguélen, M. & Plonka, F. (1988b) *Festuca* des Pyrénées. *Du nouveau sur quelques taxons. Monogr. Inst. Piren. Ecol.* 4: 225-229.
- Kerguélen, M. & Plonka, F. (1989) Les *Festuca* de la flore de France (Corse comprise). *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest* ser. 2, 10.
- Kerguélen, M., Plonka, F. & Chas, E. (1993) Nouvelle contribution aux *Festuca* (*Poaceae*) de France. *Lejeunia* 142: 1-42.
- Küpfer, P. (1968) Nouvelles prospections caryologiques dans la flore orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 91: 87-104.
- Litardière, R. De (1936). Notes sur quelques *Festuca* nouveaux ou rares de N.-W de l'Espagne. *Cavanillesia* 8: 53-62.
- Litardière, R. De (1950) Nombres chromosomiques de diverses Graminées. *Bol. Soc. Bortariana*, ser 2, 24: 79-87
- Litardière, R. De (1952) Contribution à l'étude des *Festuca* du Portugal. *Agron. Lusit.* 7: 31-51.
- Llamas García, F. (1984) *Flora y vegetación de la Maragatería (León)*. Fray Bernardino de Sahagún. Excma. Diputación Provincial de León.
- López, E., Martínez-Sagarra, G. & Devesa, J. A. (2016) Estudio taxonómico del complejo *Festuca alpina* (*Poaceae*, *Pooideae*) en la Península Ibérica. *Acta Bot. Malac.* 41: 19-31.
- López, E., Martínez-Sagarra, G. & Devesa, J. A. (2017) Taxonomic treatment of the *Festuca marginata* group (*Pooideae*, *Poaceae*) on the Iberian Peninsula (SW Europe). *Phytotaxa* 319(3): 201-224.
- Loureiro, J., Kopecký, D., Castro, S., Santos, C. & Silveira, P. (2007) Flow cytometric and cytogenetic analices of Iberian Peninsula *Festuca* spp. *Pl. Syst. Evol.* 269: 89-105.
- Malik, C. P. (1967) Hybridization of *Festuca* species. *Canad. J. Bot.* 45: 1025-1029.
- Malik, C. P. & P. T. Thomas (1966). Karyotypic studies in some *Lolium* and *Festuca* species. *Caryologia* 19: 167-196.
- Markgraf-Dannenberg, I. (1978) New taxa and names in European *Festuca* (*Gramineae*). *Bot. J. Linn. Soc.* 76: 322-328.
- Markgraf-Dannenberg, I. (1980) *Festuca*. In: T. G. Tutin *et al.* (eds.) *Flora Europaea* 5: 125-153. Cambridge.
- Martínez-Sagarra, G. & Devesa, J. A. (2015) *Festuca indigesta* en la Sierra de Gádor (Amería, SE de España). *Acta Bot. Malac.* 40: 253-254.
- Martínez-Sagarra, G., Abad, P., & Devesa, J. A. (2017). Study of the leaf anatomy in cross-section in the Iberian species of *Festuca* L. (*Poaceae*) and its systematic significance. *PhytoKeys* 83: 43-74.
- Mayor, M. & Fernández Benito, M. A. (1997). Significado biogeográfico y fitosociológico de los céspedes discontinuos de *Festuca hystrix* Boiss. de Somiedo y Tameza (Asturias) en relación con la distribución ibérica. *Bol. Ci. Naturaleza I.D.E.A.* 44: 191-200.

- Mayor, M., Fernández Casado, M. A., Nava, H. S., Alonso, J. R., Lastra, J. J. & Homet, J. (1982) Comportamiento ecológico de *Festuca hystrix* en la Península Ibérica, con especial referencia a los montes Cántabro-astures. *Bol. Ci. Naturaleza I.D.E.A.* 30: 93-106.
- Merino, B. 1909. Flora descriptiva e ilustrada de Galicia, III. Tipografía Galaica. Santiago de Compostela.
- Molero, J. & Montserrat, J. M. (1986). Números cromosómicos de plantas occidentales, 363-375. *Anales Jard. Bot. Madrid* 43: 137-142.
- Molero, J. & Marfil, J. M. (2017). In: Loidi, J. (ed) The vegetation of the Iberian Peninsula, vol. 2 Springer-Verlag; pp. 676.
- Molina, Maruenda, A. & Velasco Negueruela, A. (1981) *Exsiccata "Flora iberica II"* (Números 31-107). Colegio Universitario Arcos de Jalón.
- Moreno Saiz, J.C. (2002). Mapa 913: *Festuca henriquesii*. In: Asientos para un atlas corológico de la flora occidental. *Cavanillesia Alt.* 2: 570.
- Moreno Saiz, J.C., coord. (2008). *Lista Roja 2008 de la flora vascular española*. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, y Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas), Madrid, 86 pp.
- Moreno Saiz, J. C., & Sainz Ollero, H. (1992) *Atlas corológico de las monocotiledóneas endémicas de la Península Ibérica y Baleares*. ICONA. Madrid.
- Navarro Andrés, F., Gallego Martín, F. & García Río, R. (1992) Táxones novedosos o poco conocidos de la flora vascular zamorana. *Stud. Bot. Univ. Salamanca* 10: 17-24.
- Ortúñez, E. & Fuente, V. (1995) Reports 394-400 In: G. Kamari, F. Felber & F. Garvari (eds.) Mediterranean chromosome number reports, 5. *Fl. Medit.* 5: 261-373.
- Ortúñez, E. & Fuente, V. (1997) On three species of *Festuca* L. (Poaceae) from the Central Mountain System (Spain). *Willdenowia* 27: 57-67.
- Ortúñez, E., Palacio, C. & Fuente, V. (1995) *Festuca hystrix* Boiss. y *Festuca reverchonii* Hackel en la Península Ibérica. *Acta Bot. Malac.* 20: 51-60.
- Pallarés, A. (1994) *La familia de las gramíneas en Almería*. Cuadernos monográficos, 27. I.E.A. Excma. Diputación Provincial de Almería.
- Parreaux, M. J. (1971) Étude du nombre chromosomique de quelques espèces xérophiles du Jura. *Ann. Litt. Univ. Besançon* 125: 113-26.
- Parreaux, M. J. (1972). Recherches biosystematiques sur quelques *Festuca* du groupe *laevis* Hack. du sud-est de la France. *Ann. Sci. Univ. Besançon, sér. 3*, 13: 69-155.
- Portal, R. (1996) *Festuca du Massif Central, Guide pratique pour leur étude*. Vals-près-le-Puy. France. 196 pp.
- Portal, R. (1999) *Festuca de France*. Vals-près-le-Puy, France. 371 pp.
- Pyke, S. (2013) Fescues of the Intravaginal group of *Festuca* L. section *Festuca* in the lowland and montanae areas of the northeastern Iberian Peninsula. *Collect. Bot. (Barcelona)* 32: 43-57.
- Queirós, M. (1974) Contribuição para o conhecimento citotaxonómico das Spermatophyta de Portugal. I. Gramineae, supl. 2. *Bol. Soc. Brot. ser. 2*, 48: 81-98.

- Rivas-Martínez, S. (1974) Los pastizales del Festucion supinae y Festucion eskiae (Juncetea trifidi) en el Pirineo Central. *Collect. Bot. (Barcelona)* 9: 5-23.
- Romero, M. I. (2005) Flora endémica amenazada del litoral de Galicia: una visión actual. *Recursos Rurais*, Serie cursos 2: 1-10.
- Saint-Yves, A. (1909) Le *Festuca ovina* subsp. *Hackelii* St.-Y. subsp. nov. et le groupe *indigesta*. *Bull. Soc. Bot. France* 56: 356-367.
- Saint-Yves, A. (1913) Les Festuca de la section *Eu-Festuca* et leurs variations dans les Alpes Maritimes. *Annuaire Conserv. Jard. Bot. Genève* 17: 1-218.
- Saint-Yves A. (1922) Les *Festuca* (subgen. *Eu-Festuca*) de l'Afrique du Nord et de les Isles Atlantiques. *Candollea* 1: 1-63.
- Saint-Yves, A. (1924) Festucarum varietates novae (Subg. *Eu-Festuca*). *Bull. Soc. Bot. France* 71: 28-43, 119-135.
- Saint-Yves, A. (1925) Le *Festuca ovina* L. subsp. *indigesta* Hack. *Candollea* 72: 995-1012.
- San Miguel Ayanz, A. (2009) Pastos orófilos mediterráneos de *Festuca indigesta*. VVAA (ed.) *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitats de interés comunitario en España*. Madrid, Ministerio de Medio Ambiente, Medio rural y Marino, pp. 1-57.
- Stace, C. A., Al-Bermani, A. K., & Wilkinson, M. J. (1992). The distinction between the *Festuca ovina* L. and *Festuca rubra* L. aggregates in the British Isles. *Watsonia* 19: 107-112.
- Stählin, A. (1929) Morphologische und zytologische Untersuchungen an Gramineen. *Wiss. Arch. Landwirtsch., Abt. A* 1: 330-398.
- Thiers, B. (2017). *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>.
- Timbal-Lagrave, M. E. (1870) Précis des herborisations faites par la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse pendant l'année 1869. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 3: 107-134.
- Tison, J. M., & de Foucault, B. (2014) *Flora gallica: flore de France*: 238-248 pp. Biotope Éditions, Mèze.
- Valdés, B., Talavera, S. & Galiano, E. F. (eds.) (1987) *Flora Vascular de Andalucía Occidental* 3: 269-276. Ed. Ketres. Barcelona.
- Vigo, J. (1979). Consideraciones generales sobre la flora del Valle de Ribes. *Collect. Bot. (Barcelona)* 11: 301-327.
- Vigo, J. (1983) El poblament vegetal de la Vall de Ribes I. Generalitats. Catàleg florístic. *Acta Bot. Barcinon.* 35: 1-793
- Vigo, J. (1984) Los prados en Cataluña: visión general. *Pastos* 14: 187-201.
- Villar, L., Sesé, J. A. & Ferrández, J. V. (2001) *Atlas de la Flora del Pirineo Aragonés*. Vol II (Pyrolaceae-Orchidaceae), 790 pp. Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón e Instituto de Estudios Altoaragoneses.
- Wilkinson, M. & Stace, C. (1988) The taxonomic relationships and the typification of *Festuca brevipila* Tracey and *F. lemanii* Bastard (Poaceae). *Watsonia* 17: 289-299.

- Wilkinson, M. J., & Stace, C. A. (1991) A new taxonomic treatment of the *Festuca ovina* L. aggregate (Poaceae) in the British Isles. *Bot. J. Linn. Soc.* 106: 347-397.
- Willkomm, M. (1861) Poaceae. In: Willkomm, M. & Lange, J., *Prodromus Florae Hispanicae*, vol 1: 33-118. Stuttgart.
- Willkomm, M. (1893) *Supplementum Prodomi Florae Hispanicae...*, Stuttgart.



# **Conclusiones**

---

# **Conclusions**



## CONCLUSIONES

Las principales conclusiones que se derivan de esta Tesis son las siguientes:

1. Se observan diferencias anatómicas (en la sección foliar transversal) en los taxones de *Festuca* estudiados de distintos linajes, secciones y/o grupos de especies.
2. Se reconocen dos patrones morfo-anatómicos generales, coincidentes con los dos grandes linajes que conforman el género. Las especies de *Festuca* “de hoja ancha” tienen hojas con limbo plano o conduplicado, puentes de esclerénquima completos con células incoloras asociadas, y células buliformes desarrolladas. Las especies de *Festuca* de “hoja estrecha” tienen hojas con limbo conduplicado o convoluto, carecen de puentes de esclerénquima completos y de células incoloras, y sus células buliformes están por lo general poco desarrolladas.
3. Los caracteres anatómicos de la sección foliar con valor diagnóstico en *Festuca* son: el diámetro foliar, el número de nervios y de costillas y, sobre todo, la disposición del esclerénquima en la cara abaxial del limbo. Se observan tres modelos basados en la disposición del esclerénquima: 1) dispuesto en anillo continuo o interrumpido, presente en la mayoría de especies, 2) en tres islotes gruesos –dos marginales y uno basal–, que corresponde a las especies del grupo “*marginata*”, y 3) dispuesto en 3 ó 5(7) islotes delgados, característico de las especies del grupo “*alpina*”. La disposición del esclerénquima en *F. borderei*, *F. plicata*, *F. querana*, *F. ampla* y *F. henriquesii* difiere de los modelos anteriores y corrobora su segregación de esta sección.
4. El análisis de citometría de flujo revela que existen diferencias en el tamaño genómico monoploide (valor 1Cx) de las especies en relación a su posición filogenética: los grupos basales del género presentaron valores mayores que los derivados. Las especies de las secciones *Festuca* y *Aulaxyper* tienen los menores valores 1Cx del género.
5. Las variaciones inter e intraespecíficas detectadas en el tamaño genómico holoploide (valor 2C) se relacionaron con diferentes números cromosómicos en la mayoría de los casos. *Festuca* sect. *Festuca* presentó la mayor variabilidad en tamaño genómico y números cromosómicos del género.

6. Encontramos una alta incidencia de variación intraespecífica en el tamaño genómico (valor 2C) en *Festuca* sect. *Festuca*. En concreto, se ha observado una diversidad mayor de la esperada en nueve taxones de esta sección, que sugiere la existencia de niveles de ploidía aún no conocidos.
7. El tamaño genómico (valor 2C) es homogéneo a nivel intrapoblacional, excepto en *F. inops*, *F. hystrix* y *F. greuteri*, donde ocasionalmente pueden coexistir individuos con diferencias de tamaño genómico sustanciales.
8. *Festuca summilusitana* es la especie más variable en tamaño genómico, y se han inferido en ella cinco niveles de ploidía. Las tres subespecies que comprende son también muy heterogéneas en cuanto a la cantidad de ADN estimada, y se han detectado valores 2C solapantes entre las subespecies. Esto podría estar íntimamente relacionado con la variabilidad fenotípica intraespecífica que exhiben y el alto grado de solapamiento morfológico entre taxones.
9. En algunas poblaciones gredenses de *F. summilusitana* subsp. *summilusitana* se detectaron los mayores valores de tamaño genómico (valor 2C) obtenidos en el género hasta la fecha, que se asociaron con un nivel de ploidía inferido tetradecaploide (14x).
10. El análisis filogenético confirma la parafilia del género *Festuca*, y su estrecha relación con otros géneros de la subtribu *Loliinae*.
11. Los subgéneros *Festuca*, *Drymanthele* y *Schedonorus* no son grupos naturales en su delimitación tradicional.
12. Las secciones *Lojaconoa* y *Subbulbosae*, y la subsect. *Festuca*, son fuertemente monofiléticas, y probablemente también la sect. *Aulaxyper*, aunque debe confirmarse incluyendo más especies de *Vulpia*.
13. La sección *Festuca* es parafilética. La subsección *Festuca* conforman un clado monofilético bien respaldado si se excluyen de ella *F. clementei*, *F. plicata*, *F. ampla*, *F. henriquesii* y *F. querana*. La subsección *Exaratae* (*F. capillifolia* y *F. borderei*) es parafilética y queda emplazada, junto con *Ctenopsis*, *Micropyrum*, y *Vulpia*, en una politomía basal a las secciones *Festuca* y *Aulaxyper*.
14. Algunas de las especies excluidas de *Festuca* sect. *Festuca* integran un grupo parafilético denominado aquí “*Exaratae* + *F. plicata*” (*F. capillifolia*, *F. borderei*, *F. clementei* y *F. plicata*), y otras quedan incluidas en el clado de la sect. *Aulaxyper* (*F.*

*ampla*, *F. henriquesii* y *F. querana*). Se evidencia aquí por primera vez el emplazamiento de *F. henriquesii* en la sección *Aulaxyper*.

**15.** Los análisis filogenéticos confirmaron la pertenencia de 12 taxones que no habían sido analizados previamente (*Festuca airoides* s.l., *F. brigantina*, *F. glauca*, *F. greuteri* var. *greuteri*, *F. inops* subsp. *valentina*, *F. liviensis*, *F. marginata* subsp. *andres-molinae*, *F. reverchonii*, *F. segimonensis*, *F. vasconcensis* subsp. *vasconcensis*, y *F. yvesii* subsp. *yvesii*) al clado monofilético de la sección *Festuca*.

**16.** Se ha efectuado la revisión taxonómica de las especies que tradicionalmente integraban *Festuca* sect. *Festuca* (31 especies, o 40 taxones). Para todas ellas se ha hecho el estudio nomenclatural y una descripción morfológica, y se aporta también iconografía, información fenológica, ecológica, mapas de distribución, comentarios taxonómicos de interés, etc. Por último se ha elaborado una clave dicotómica para las especies de la sect. *Festuca* y las del grupo “*Exaratae* + *F. plicata*”. Los resultados del estudio morfológico, junto con los obtenidos en los Capítulos 2, 3 y 4, avalan un nuevo tratamiento y delimitación de la sección *Festuca*.

**17.** *Festuca* sección *Festuca* está representada en la Península Ibérica por 33 taxones (24 especies, 8 subespecies y 1 variedad no típicas), siendo la más diversa del género en el territorio. La mayor parte de su taxones son endemismos ibéricos (16) o franco-ibéricos (11), solo dos son se extienden al norte de África, y tres tienen una distribución europea más amplia.

**18.** La sección *Festuca* queda integrada por las siguientes especies: *F. ovina*, *F. airoides*, *F. aragonensis*, *F. vettonica*, *F. longiauriculata*, *F. reverchonii*, *F. hystrix*, *F. segimonensis*, *F. indigesta*, *F. summilusitana*, *F. yvesii*, *F. vasconcensis*, *F. glauca*, *F. brigantina*, *F. inops*, *F. greuteri*, *F. occitanica*, *F. ochroleuca*, *F. liviensis*, *F. marginata*, *F. lambinonii*, *F. frigida*, *F. glacialis* y *F. alpina*.

**19.** De las especies anteriormente citadas, se destaca el tratamiento taxonómico de algunas de ellas, y los ajustes nomenclaturales que se derivan de este:

**19.1.** En *F. airoides* se establecen las subespecies *airoides* y *niphobia*, taxones reconocidos con anterioridad como especies independientes.

**19.2.** En *F. summilusitana* se reconocen tres subespecies: *summilusitana*, *lagascae* y *cebollae*. La primera incluye *F. gredensis*, anteriormente reconocida como especie independiente.



- 19.3.** En *F. yvesii* se reconocen dos subespecies: *yvesii* y *altopyrenaica*, taxones anteriormente reconocidos como especies independientes.
- 19.4.** En *F. vasconensis* se reconocen las subespecies *vasconensis* y *actiophyta*, la última reconocida con anterioridad como especie independiente.
- 19.5.** En *F. inops* se reconocen las subespecies *inops* y *valentina*, la última apenas o no tratada en estudios previos.
- 19.6.** En *F. marginata* se establecen dos subespecies: *marginata* y *andresmolinae*, y también se reconoce *F. lambinonii* (= *Festuca marginata* subsp. *alopecuroides*) en rango de especie.
- 20.** Se describen tres nuevos taxones: *F. greuteri*, con dos variedades endémicas del sureste peninsular (*F. greuteri* var. *greuteri*, y *F. greuteri* var. *camarolensis*), y *F. summilusitana* subsp. *cebollae*, un endemismo del norte de España.
- 21.** Se amplía el área de distribución ibérica de *F. indigesta*, *F. lambinonii*, *F. marginata* subsp. *marginata*, *F. summilusitana* subsp. *summilusitana*, *F. inops* subsp. *inops*, y *F. vasconensis* subsp. *vasconensis*.
- 22.** Los datos morfo-anatómicos apoyan la ubicación filogenética de *F. borderei*, *F. capillifolia*, *F. clementei* y *F. plicata* en un grupo artificial (“*Exaratae* + *F. plicata*”) heterogéneo separado de *Festuca* sect. *Festuca*, para el que no se ha apreciado ningún carácter que permita su reconocimiento bajo una categoría taxonómica.
- 23.** Las especies del grupo “*Exaratae* + *F. plicata*” comparten con la sección *Festuca* el crecimiento intravaginal de los brotes estériles, pero también muestran algunos caracteres diagnósticos de las especies de la sección *Eskia* (vainas corrugadas, y vainas seccionadas a la altura de la lígula) y de la sección *Aulaxyper* (vainas cerradas y esclerénquima dispuesto en islotes), e incluso algunas de ellas presentan caracteres únicos (vainas con bordes fusionados e invaginados, en *F. capillifolia* y *F. borderei*).
- 24.** La exclusión de *F. ampla*, *F. henriquesii* y *F. querana* de *Festuca* sect. *Festuca*, y su inclusión en *Festuca* sect. *Aulaxyper*, queda apoyada por la anatomía foliar, la forma de la panícula, y el tamaño y forma de las aurículas, entre otros caracteres.

## CONCLUSIONS

The following are the main conclusions of this PhD Thesis:

1. Substantial anatomical differences are observed in the leaf cross-section in the studied *Festuca* taxa from different lineages, sections and/or species-groups.
2. Two general morpho-anatomical patterns are observed which are in accordance with the two biggest lineages of the genus. Fescue species of the “broad-leaved” lineage have flat or conduplicate leaf blades, complete girders of sclerenchyma with colourless cells associated, and developed bulliform cells. “Fine-leaved” fescue species have conduplicate or convoluted leaf blades, without complete girders of sclerenchyma or colourless cells associated, and unpronounced bulliform cells.
3. The leaf cross-section anatomical features with diagnostic value in *Festuca* section *Festuca* are: the leaf diameter, the number of vascular bundles and ribs and, over all, the arrangement of sclerenchyma on the abaxial face. Three models based on the sclerenchyma disposition were observed: 1) sclerenchyma in a continuous or interrupted ring, present in most species; 2) in three thick strands –two apical and one basal–, in the species of the “marginata” group, and 3) in 3 or 5(7) thin strands, mainly in the “alpina” group species. The sclerenchyma arrangement in *F. borderei*, *F. plicata*, *F. querana*, *F. ampla*, and *F. henriquesii* differs from the previous models and corroborates their segregation from this section.
4. Flow cytometry analysis reports differences in the monoploid genome size estimates (1Cx value) of the species that are related to their phylogenetic position: the basal groups of the genus have higher values than the outer groups. The sections *Festuca* and *Aulaxyper* species have the lowest 1Cx values of the genus.
5. The inter- and intraspecific variations detected in the holoploid genome size estimates (2C value) were related to different chromosome numbers in most cases. *Festuca* sect. *Festuca* exhibited the largest variability in genome size and chromosome numbers in the genus.
6. We found a high incidence of intraspecific genome size variation (2C-value) in *Festuca* sect. *Festuca*. In particular, a cytogenetic diversity greater than that expected has been observed in nine taxa of this section, which suggests the existence of ploidy levels not yet known.

7. The genome size (2C value) is homogeneous at the intrapopulation level, except for *F. inops*, *F. hystrix* and *F. greuteri*, where occasionally individuals with remarkable genome size differences were found coexisting.
8. An extreme genome size variability is reported in *Festuca summilusitana*, with five assumed DNA ploidy levels. The three recognized subspecies are also highly heterogeneous in the terms of amount of DNA estimated, and overlapping 2C values were detected among them. This could be closely related to the intraspecific phenotypic variability found and the high degree of morphological overlap among taxa.
9. Some Gredos' populations of *F. summilusitana* subsp. *summilusitana* showed the largest genome size estimates (2C value) found to date in the genus, which are associated with one novel DNA ploidy level (namely, 14x).
10. Phylogenetic analysis confirmed that the genus *Festuca* is paraphyletic, and that it are closely related with other genera of the subtribe Loliinae.
11. The subgenera *Festuca*, *Drymanthele* and *Schedonorus* are not natural groups following their traditional delimitation.
12. The sections *Lojaconoa* and *Subbulbosae*, and subsect. *Festuca*, are strongly monophyletic, as well as sect. *Aulaxyper* (most probably), although this would require further studies including more *Vulpia* species.
13. The section *Festuca* is confirmed as paraphyletic. Subsection *Festuca* is well-supported as a monophyletic clade if *F. clementei*, *F. plicata*, *F. ampla*, *F. henriquesii* and *F. querana* are excluded from it. Subsection *Exaratae* (*F. capillifolia* and *F. borderei*) is paraphyletic, and it is located together with genera *Ctenopsis*, *Micropyrum*, and *Vulpia*, in a basal polytomy to the sections *Festuca* and *Aulaxyper*.
14. Some of the species excluded from the *Festuca* sect. *Festuca* comprise the paraphyletic group named "*Exaratae* + *F. plicata*" (*F. capillifolia*, *F. borderei*, *F. clementei* and *F. plicata*), and others are clustered in the sect. *Aulaxyper* (*F. ampla*, *F. henriquesii* and *F. querana*). The location of *F. henriquesii* in the *Aulaxyper* clade is reported here for the first time.
15. The phylogenetic analyses confirmed the membership of 12 taxa not previously sequenced (*Festuca airoides* s.l., *F. brigantina*, *F. glauca*, *F. greuteri* var. *greuteri*, *F.*

*inops* subsp. *valentina*, *F. liviensis*, *F. marginata* subsp. *andres-molinae*, *F. reverchonii*, *F. segimonensis*, *F. vasconcensis* subsp. *vasconcensis*, and *F. yvesii* subsp. *yvesii*) to the monophyletic clade of *Festuca* sect. *Festuca*.

**16.** The taxonomic revision of the species traditionally included in the sect. *Festuca* (31 species, or 40 taxa) was performed. For all taxa, a nomenclatural study and a morphological description have been made. Iconography, phenological, ecological information, distribution maps, taxonomic comments of interest, etc. are also provided. Finally, we present a dichotomous key for the species of *Festuca* sect. *Festuca* and those from the “*Exaratae* + *F. plicata*” group. The results of the morphological study, together those of Chapters 2, 3 and 4, support a new treatment and delimitation of section *Festuca*.

**17.** *Festuca* sect. *Festuca* is represented in the Iberian Peninsula by 33 taxa (24 species, 8 non-typical subspecies and 1 non-typical variety), being the most diverse section within the genus. Most taxa are Iberian endemism (16) or Franco-Iberian endemism (12), only two are extended to North Africa, and three have a wider European distribution.

**18.** The section *Festuca* includes the following species: *F. ovina*, *F. airoides*, *F. aragonensis*, *F. vettonica*, *F. longiauriculata*, *F. reverchonii*, *F. hystrix*, *F. segimonensis*, *F. indigesta*, *F. summilusitana*, *F. yvesii*, *F. vasconcensis*, *F. glauca*, *F. brigantina*, *F. inops*, *F. greuteri*, *F. occitanica*, *F. ochroleuca*, *F. liviensis*, *F. marginata*, *F. lambinonii*, *F. frigida*, *F. glacialis*, and *F. alpina*.

**19.** On the above species, the taxonomic treatment of some of them and the consequent nomenclatural adjustments are highlighted:

**19.1.** The subspecies *airoides* and *niphobia* are established in *F. airoides*, previously recognized as independent species.

**19.2.** Three subspecies are recognized in *F. summilusitana*: *summilusitana*, *lagascae* and *cebollae*. The first includes *F. gredensis*, previously recognized as an independent species.

**19.3.** Two subspecies are recognized in *F. yvesii*: *yvesii* and *altopyrenaica*, previously recognized as independent species.

- 19.4.** The subspecies *vasconcensis* and *actiophyta* are recognized in *F. vasconcensis*, the last one previously recognized as an independent species.
- 19.5.** The subspecies *inops* and *valentina* are recognized in *F. inops*, the last one usually not treated in previous studies.
- 19.6.** Two subspecies are established in *F. marginata*: *marginata* and *andresmolinae*; and *F. lambinonii* is recognized at species rank.
- 20.** Three new taxa are described: *F. greuteri*, with two endemic varieties of the southeast peninsular (*F. greuteri* var. *greuteri*, and *F. greuteri* var. *camarolensis*), and *F. summilusitana* subsp. *cebollae*, an endemism from the north of Spain.
- 21.** Iberian distribution area of *F. indigesta*, *F. lambinonii*, *F. marginata* subsp. *marginata*, *F. summilusitana* subsp. *summilusitana*, *F. inops* subsp. *inops*, and *F. vasconcensis* subsp. *vasconcensis* was extended.
- 22.** Morpho-anatomical data support the phylogenetic location of *F. borderei*, *F. capillifolia*, *F. clementei*, and *F. plicata* in an heterogeneous artificial group ("*Exaratae* + *F. plicata*") out of *Festuca* sect. *Festuca*. None character that allows its recognition under a taxonomic category was appreciated.
- 23.** Species of the "*Exaratae* + *F. plicata*" group share with the sect. *Festuca* the presence of intravaginal innovations, but they also display some diagnostic characters of sect. *Eskia* species (corrugated sheaths, and those sectioned at the end) and of the sect. *Aulaxyper* (closed sheaths, and sclerenchyma arranged in strands), and even some of them show unique characters (sheaths with fused and invaginated edges, in *F. capillifolia* and *F. borderei*).
- 24.** The exclusion of *F. ampla*, *F. henriquesii* and *F. querana* from *Festuca* sect. *Festuca*, and its inclusion in *Festuca* sect. *Aulaxyper* is also supported by the leaf anatomy, the shape of the panicle, and the size and shape of the auricles, among others characters.