

Caracteres taxonómicos

Objekttyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Boissiera : mémoires de botanique systématique**

Band (Jahr): **52 (1996)**

PDF erstellt am: **21.06.2024**

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

4. CARACTERES TAXONÓMICOS

4.1. CICLO BIOLÓGICO

Salvo *A. viscidulus*, *A. refractus* y *A. tenuifolius*, y en ocasiones *A. fistulosus*, que son anuales, las restantes especies son perennes, con ciclo biológico corto, en las sects. *Verineopsis*, *Verinea* y *Clausonia*, o largo, en la sect. *Asphodelus*. La duración del ciclo biológico está condicionada por la ausencia o presencia de un rizoma que acumula sustancias de reserva en gruesas raíces fibrosas, en las sects. *Verineopsis*, *Verinea* y *Clausonia*, o bien en gruesos tubérculos radicales en la sect. *Asphodelus*.

La germinación de las semillas tiene lugar mayoritariamente durante el otoño, y en función de la latitud ocurre antes en las poblaciones más meridionales (DÍAZ LIFANTE, 1994a). En las plantas anuales el ciclo se completa al llegar el final de la primavera, secándose las plantas tras florecer y fructificar. Las plantas perennes se comportan como geófitas, secándose la parte aérea cuando llegan las condiciones desfavorables y quedando la parte subterránea en reposo hasta el siguiente otoño o invierno en el que empiezan a desarrollar las nuevas rosetas de hojas.

En condiciones de cultivo puede prolongarse el período vegetativo durante un tiempo más largo que en condiciones naturales, o incluso adelantarse el siguiente período vegetativo, si se mantiene un grado de humedad más o menos constante. Pero *A. fistulosus* puede producir nuevas rosetas foliares en pleno período estival, si no es demasiado fuerte el estrés hídrico, llegando incluso a florecer y fructificar.

4.2. GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y DESARROLLO DE LAS PLÁNTULAS

La germinación de las semillas y el desarrollo de las plántulas tiene gran importancia taxonómica (DÍAZ LIFANTE, 1994a, 1994b). Tanto el porcentaje de germinación como la dinámica de la misma, refuerzan la separación entre las secciones. El comportamiento de las semillas durante la germinación es el resultado de un amplio conjunto de factores íntimamente relacionados entre sí, como el ciclo biológico de la especie, el hábitat que ocupa, y el tipo de desarrollo de las plántulas, y parecen estar en consonancia con el favorecimiento de la adaptación de los taxones al medio en el que se desarrollan (DÍAZ LIFANTE, 1994a). De este modo en las especies anuales o de ciclo biológico corto la germinación se produce en poco tiempo, alcanzándose altos porcentajes, mientras que en las perennes de ciclo biológico largo el período de latencia previo a la germinación es más largo y los porcentajes de germinación alcanzados más bajos.

La plántula en sus primeros estadios está formada por una radícula o raíz primaria, un cotiledón (s.l.) y un hipocótilo. El cotiledón puede constar de 3 partes: Vaina, o base envainante del cotiledón, cotiledón propiamente dicho, porción comprendida entre la vaina y la semilla, y lígula, o vaina ascendente prolongada más allá de la vaina del cotiledón. Vista la variación entre los parámetros, se han establecido dos tipos básicos de desarrollo de plántulas (DÍAZ LIFANTE, 1994b).

En el primer tipo la germinación es epigea, el cotiledón alcanza gran longitud y desempeña una doble función haustorial y asimiladora, y el sistema radical se desarrolla profusamente durante el primer año. La primera hoja tarda en aparecer de 3 a 8 semanas, pero el número final de ellas es muy elevado. Este tipo se encuentra en taxones con ciclo biológico anual o perenne de corta vida, como *A. roseus*, *A. fistulosus*, *A. ayardii*, *A. tenuifolius* y *A. acaulis*.

En el segundo tipo la germinación es hipogea, el cotiledón apenas se alarga, quedando dentro de la tierra donde desempeña una función haustorial, y se forman únicamente de 1 a 2(-3) raíces adventicias durante el primer año, engrosadas en tubérculos radicales. La primera hoja emerge muy pocos días después de la germinación, aunque finalmente sólo se desarrollan de 2 a 3 hojas. Se presenta únicamente en los taxones perennes de vida larga. En este tipo se reconocen tres subtipos, en función de la longitud de la lígula. En el subtipo primero, presente en *A. cerasiferus*, la plántula carece de lígula. En el segundo subtipo se desarrolla casi siempre una lígula que no sobrepasa los 1,75 mm de longitud, lo que equivale a menos de la mitad de la longitud de la vaina del cotiledón; se presenta en *A. macrocarpus* var. *macrocarpus* y var. *arrondeaui*, *A. macrocarpus* subsp. *rubescens*, *A. aestivus*, *A. serotinus*, *A. bento-rainhae* subsp. *bento-rainhae*, *A. bento-rainhae* subsp. *salmanticus*, *A. albus* subsp. *occidentalis* y *A. lusitanicus* var. *lusitanicus*. En el tercer subtipo se desarrolla siempre una lígula que alcanza más de 1,75 mm. de longitud, lo que equivale a la mitad o más de la longitud de la vaina del cotiledón; se presenta en todos los taxones de *A. ramosus* y en *A. lusitanicus* var. *ovoideus*.

4.3. DESARROLLO DE LAS PLANTAS

Durante el primer año de vida las plantas perennes sólo producen hojas, a excepción de *A. fistulosus* que, comportándose como anual, bi- o trienal, puede llegar a florecer el primer año. Las plantas perennes de vida corta, como las de las sects. *Verineopsis*, *Verinea* (*A. ayardii*) y *Clausonia*, florecen hacia el segundo o tercer año. En ellas el crecimiento del rizoma sigue el tipo conocido como innovación iterativa, es decir, aquél en el que se desarrollan varios ejes de órdenes consecutivos en el mismo período vegetativo (Müller-Doblies, com. pers.). De esta forma, en *A. fistulosus* y *A. ayardii* (fig. 2) a partir de una yema axilar, en la hoja interna de la roseta del primer año, próxima a la base del escapo viejo, se desarrolla en el segundo año una nueva roseta de hojas y un escapo floral. Pero normalmente se desarrollan durante ese mismo período vegetativo varias rosetas a partir de yemas axilares de la nueva roseta, cada una de las cuales puede a su vez producir un escapo floral. Las raíces de las nuevas rosetas atraviesan el rizoma de la primera roseta que se formó y emergen cerca de las raíces de ésta, siendo frecuente que salgan agrupadas en una única raíz. Se forma así un corto rizoma, pero muy grueso, con la porción correspondiente al año anterior ya casi degradada en la parte inferior.

En *A. roseus* (fig. 3, a y b) el crecimiento se da también por innovación iterativa, pudiendo desarrollarse en el mismo período vegetativo rosetas secundarias a partir de la roseta primaria, pero que sin embargo no llegan a producir escapos florales. Las raíces emergen del rizoma también en grupos, rodeadas por una envuelta común a todas ellas, creciendo incluso a veces a través del rizoma. En *A. refractus* y *A. viscidulus* se forman escapos florales axilarmente en las hojas más externas de la roseta, sin que exista previamente el desarrollo de una roseta foliar axilar en estas hojas.

En las especies perennes de vida larga, esto es, las de la sect. *Asphodelus*, el rizoma crece monopódicamente durante varios años. Está sometido a un ritmo estacional, con una fase de letargo que coincide con el período seco estival y una fase de crecimiento vegetativo que se inicia con las primeras lluvias otoñales.

En otoño, la yema apical se activa y se origina un brote foliar que producirá una roseta de hojas que emergen del suelo antes o después en unas u otras especies. El brote está protegido por unos catafilos escariosos que se rompen en cuanto aquél empieza a crecer, quedando ahora protegido por las hojas más externas de la roseta. Conforme aumenta el número de hojas en la roseta éstas pasan de tener una inserción apical en el brote a una inserción lateral. Simultáneamente se va produciendo un rizoma por engrosamiento de la parte inferior del brote.

La actividad fotosintética continúa durante la época favorable. Cuando las condiciones ambientales dejan de ser propicias por un aumento de las temperaturas y una disminución de las

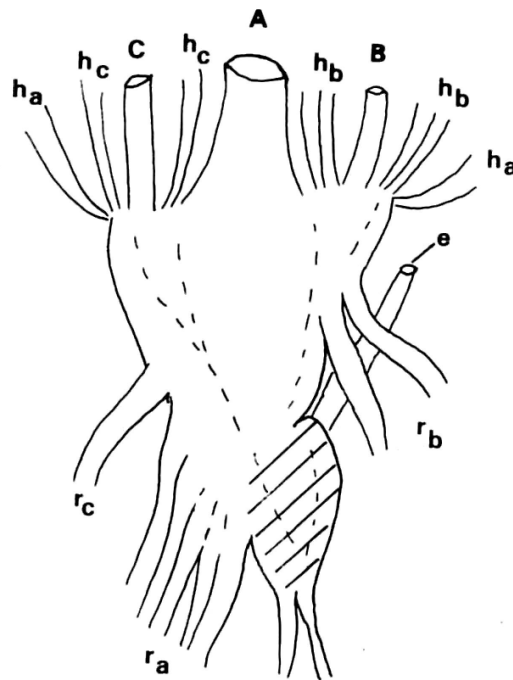


Fig. 2. – Sección longitudinal esquemática de un rizoma de *A. fistulosus* (Sevilla, Alcalá de Guadaira). Se ha rayado la porción del rizoma del año anterior. (A: escapo central; B y C: escapos laterales; h_a , h_b y h_c : hojas de cada escapo; r_a , r_b y r_c : raíces de cada escapo; e: escapo antiguo.

precipitaciones, disminuye la actividad fotosintética y también la del meristemo apical, dejándose de formar nuevas hojas. Esto se refleja en el rizoma en una progresiva disminución del diámetro, lo que permite distinguir los sucesivos años de crecimiento (figs. 4 y 6). Cuando llega la época estival las hojas se secan, dejando externamente en el rizoma las cicatrices de su inserción, y muy a menudo se deshacen en fibras que quedan rodeando al rizoma (fig. 5a). En el centro de la roseta, protegida por los restos de las hojas viejas, queda la yema de crecimiento, que entra en letargo, hasta el siguiente período vegetativo.

Al cabo de varios años de crecimiento monopódico puede formarse un escapo floral, que se origina en el centro de la roseta foliar. Tras morir el escapo el rizoma sigue creciendo simpódicamente, a partir de una yema (monofiádicamente) o de 2 a 3 (pleiofiádicamente), que se desarrollan axilarmente en las hojas más internas de la roseta, próximas a la base del escapo. Es pues un crecimiento de tipo acrótono. El rizoma acaba ramificándose en varias direcciones, y cada una de las ramas puede seguir creciendo monopódicamente. Se origina de esta manera un rizoma más o menos alargado y más o menos ramificado.

Existe además un crecimiento potencial a partir de yemas axilares de las hojas más externas, que pueden quedar en estado latente durante varios años, para producir tardíamente nuevas rosetas de hojas y ramificaciones laterales del rizoma (fig. 5b).

4.4. RIZOMA

Todas las especies perennes presentan un rizoma, cuya longitud, grosor y orientación tiene gran importancia taxonómica. En las sects. *Verineopsis*, *Verinea* (excepto en *A. tenuifolius*) y *Clausonia* se forma un rizoma corto, delgado o grueso, y vertical o más o menos oblicuo.

En la sect. *Asphodelus* el rizoma está bastante desarrollado y proporciona caracteres útiles a nivel específico, pero, al igual que las raíces, no suele estar representado en el material de her-

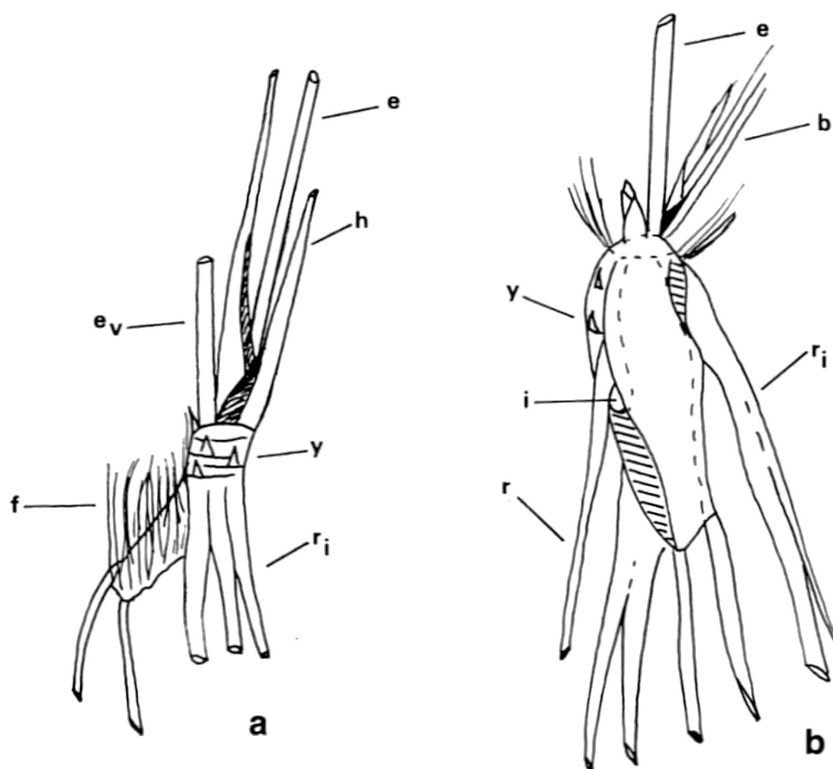


Fig. 3. – Rizoma de *A. roseus* (Cádiz, Sierra de Algeciras). a, Morfología externa. b, Sección longitudinal esquemática en la que se ha rayado la zona de corteza atravesada por las raíces. (b: nuevo brote foliar; e: escapo nuevo; e_v: escapo del año anterior; f: restos fibrosos de las hojas viejas; h: hojas; i: zona de inserción de un escapo antiguo; r: raíz; r_i: raíces intracorticales; y: yemas axilares).

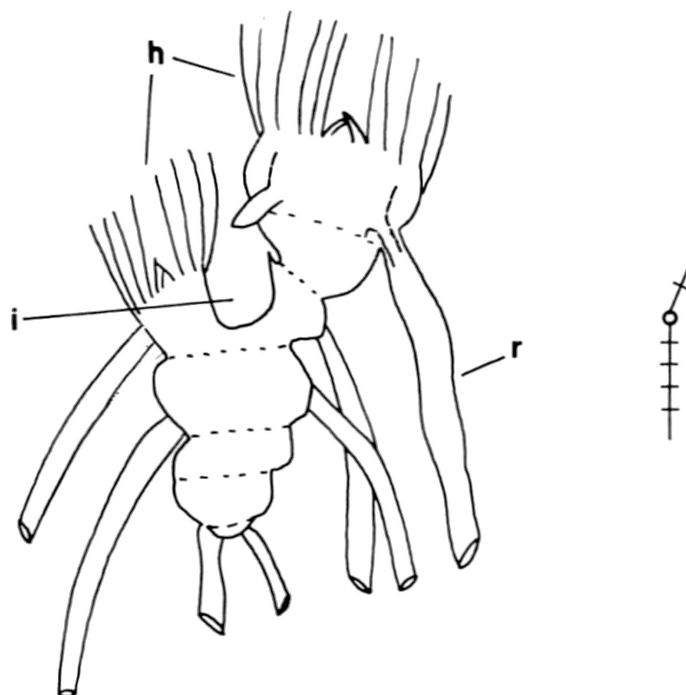


Fig. 4. – Sección longitudinal esquemática del rizoma de una planta de *A. ramosus* subsp. *distalis* (Sevilla, Aznalcázar) de siete años, mostrando las porciones formadas cada año. A la derecha se muestra un esquema de este rizoma, en el que el círculo representa un escapo y cada raya delimita la porción de rizoma producida cada año. (h: hojas fotosintéticas; i: zona de inserción del escapo; r: raíz).

bario; es más o menos oblicuo en todas las especies, con tendencia a hacerse corto y vertical en *A. ramosus*, *A. lusitanicus* y *A. gracilis*, y más o menos largo y horizontal en las demás.

Se presentan diferencias entre las especies en relación a la longitud, ramificación y orientación del rizoma con respecto al suelo. No obstante, no hay una gran constancia de estos caracteres dentro de una misma especie e incluso en una misma población.

En *A. ramosus* (fig. 4) y *A. lusitanicus* el rizoma es corto, vertical u oblicuo, pero puede presentarse también horizontal. Las yemas axilares se insertan de forma dística o en espiral. Tras la floración, el crecimiento del rizoma continúa generalmente a partir de una o dos yemas.

En *A. serotinus* y *A. aestivus* (fig. 6) el rizoma es vertical, oblicuo u horizontal, y las yemas axilares se insertan en espiral, al igual que las hojas. Tras la floración el crecimiento continúa por una o dos yemas.

En *A. bento-rainhae* y *A. albus* (fig. 7) el rizoma es oblicuo u horizontal y las yemas axilares se disponen en espiral. El número de yemas que se desarrollan tras la floración suele ser de 2 o 3, rara vez 1, de modo que el rizoma suele presentarse muy ramificado, generalmente de una manera dicásial. Además es frecuente la activación y desarrollo de yemas durmientes en las partes viejas del rizoma, que contribuyen al aspecto intrincado del mismo.

En *A. cerasiferus* y *A. macrocarpus* el rizoma es horizontal u oblicuo y generalmente alcanza gran longitud (fig. 8, a y b). En *A. macrocarpus* las yemas axilares se disponen dística-mente o en espiral y en *A. cerasiferus* siempre en espiral. El número de yemas que se desarrolla tras la floración suele ser de 1-2(-3), con lo que el rizoma se presenta simple o bifurcado. A veces se desarrolla sólo una, quedando durmientes otras, que pueden activarse algunos años después produciéndose ramas con diferente longitud. La frecuencia de ramificación del rizoma puede variar de una población a otra o de un individuo a otro de la misma población (fig. 8, a y b).

4.5. SISTEMA RADICAL

4.5.1. Raíces

Son fibrosas y contráctiles y producen raíces secundarias de menor grosor. En las plantas perennes se producen más o menos verticiladamente en la porción de rizoma correspondiente al último año. En las plantas anuales (sects. *Verinea* y *Plagiasphodelus*) son delgadas y a menudo surgen en fascículos reunidas en la parte superior formando una gruesa raíz común. En las plantas perennes de ciclo biológico corto (sects. *Verineopsis*, *Verinea* y *Clausonia*) se forman raíces fibrosas, muy gruesas y escasas.

En las especies perennes de ciclo biológico largo (sect. *Asphodelus*) el grosor de la raíz no es uniforme, al producirse un tubérculo radical más o menos grueso, de tamaño y forma variable. El tubérculo radical permite distinguir una parte proximal de la raíz, comprendida entre el rizoma y el tubérculo, y una parte distal, que se desarrolla más allá del tubérculo. La parte proximal normalmente es más gruesa que la distal, y es en ella donde se produce la contractibilidad de la raíz, responsable del enterramiento del rizoma.

4.5.2. Tubérculos radicales

“Wurzelknollen” de TROLL (1941: 2647). Son órganos de reserva que caracterizan a la sect. *Asphodelus*, en la que la forma que presentan tiene gran importancia taxonómica a nivel específico.

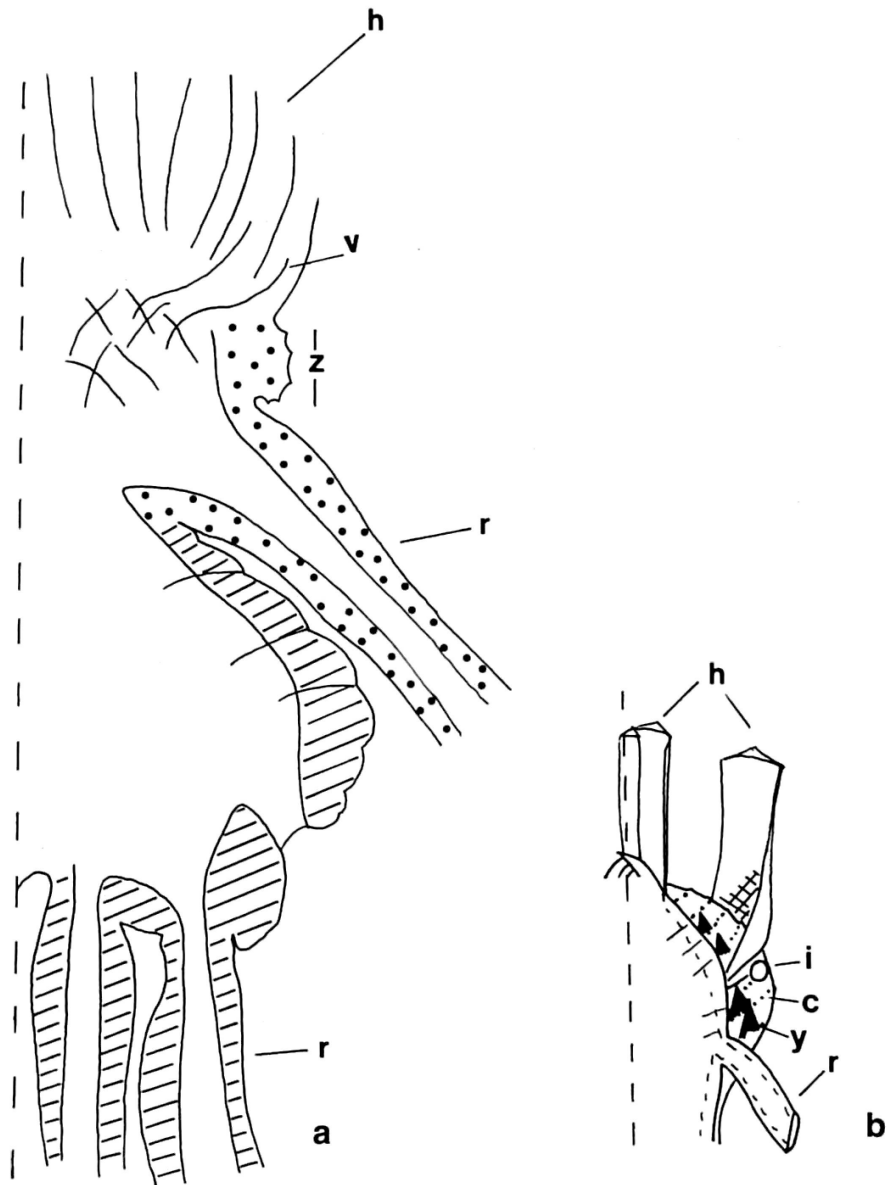


Fig. 5. – a, Sección longitudinal esquemática de un rizoma de *A. ramosus* subsp. *distalis* (Sevilla, Aznalcázar) en la que se destaca la inserción de raíces y hojas y la corteza del rizoma y raíces. Se ha rayado la corteza del rizoma y raíces del año anterior, y punteado las del año en curso. b, Detalle de la parte apical de un rizoma mostrando la posición de la yema terminal y de varias yemas axilares. (c: cicatrices de los rastros foliares; h: hoja; i: punto de inserción de una raíz; r: raíz; v: haz vascular foliar; y: yema foliar axilar; z: zona de inserción de catáfilos).

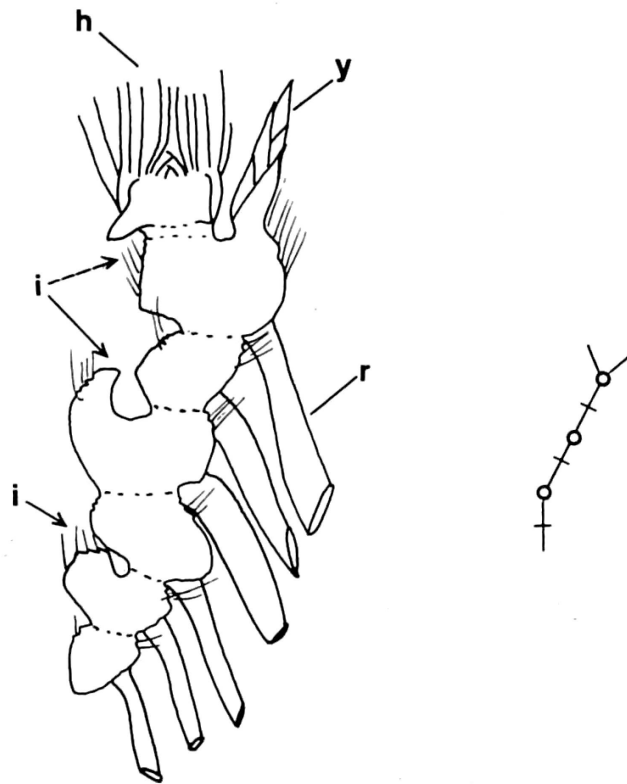


Fig. 6. – Sección longitudinal esquemática del rizoma de una planta de *A. aestivus* (Sevilla, Aznalcázar) de siete años, mostrando tres cicatrices de la inserción de otros tantos escapos, una roseta de hojas desarrolladas y una yema de crecimiento retardado. A la derecha se representa el mismo rizoma esquemáticamente (véase fig. 4). (h: hojas fotosintéticas; i: zona de inserción del escapo; r: raíz; y: yema de crecimiento retardado).

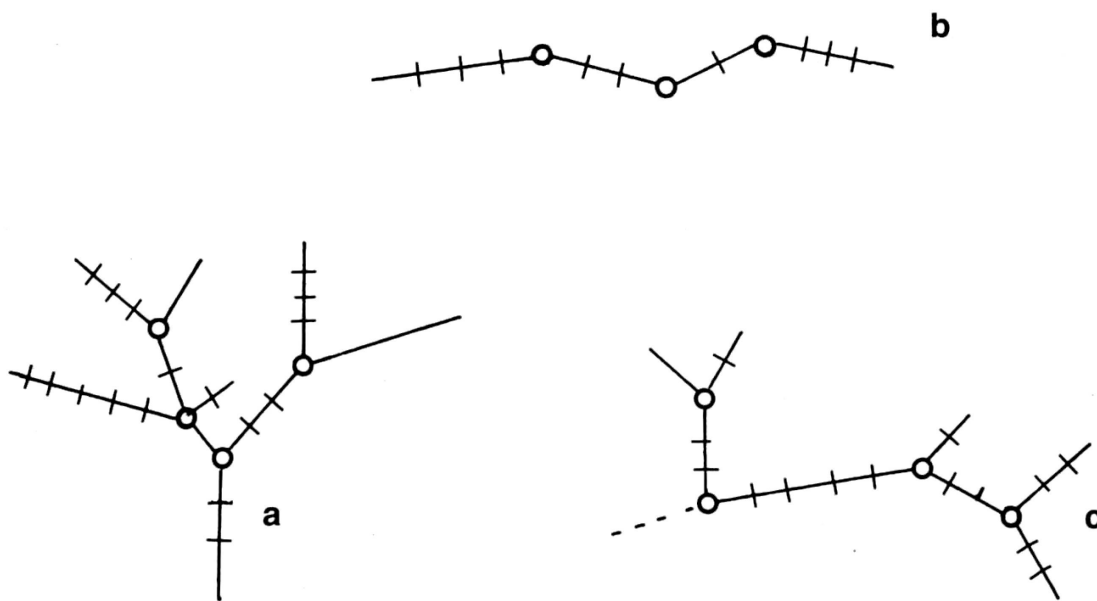


Fig. 7. – Esquemas de 3 rizomas de *A. albus*. a, subsp. *albus* (Santander: Saja). b, subsp. *occidentalis* (Oviedo, Longoria). c, subsp. *carpetanus* (Madrid, Piñuécar). (Véase fig. 4).

Su longitud, grosor y forma son bastante variables, pero se mantienen más o menos constantes dentro de cada taxón. Normalmente son fusiformes o napiformes. En *A. cerasiferus*, *A. aestivus* y *A. serotinus* los tubérculos son muy largos y se engruesan gradualmente hacia el extremo proximal. En las demás especies de la sect. *Asphodelus* la parte proximal es marcadamente más gruesa que la distal.

La distancia a que se encuentran los tubérculos radicales con respecto al rizoma, o lo que es lo mismo, la longitud de la parte proximal de la raíz, tiene igualmente importancia taxonómica. En *A. bento-rainhae* y *A. gracilis* los tubérculos se insertan directamente en el rizoma y, en el extremo opuesto, en *A. lusitanicus* y *A. ramosus* subsp. *distalis* se insertan generalmente a más de 5-10 cm del mismo, siendo la parte proximal casi del mismo grosor que la distal y los tubérculos cortos.

4.5.3. Fibras

Aparecen frecuentemente en algunas especies perennes como resultado de la descomposición de las hojas viejas en fibras más o menos gruesas que persisten largo tiempo sobre el rizoma, rodeando las yemas foliares del siguiente período vegetativo y más tarde la base de la roseta de hojas. La presencia de estos restos fibrosos así como el grosor de los mismos tiene gran importancia taxonómica para el reconocimiento de ciertos taxones como *A. roseus*, *A. ramosus*, *A. lusitanicus*, *A. gracilis*, y algunas subespecies de *A. albus*, así como ciertas poblaciones de *A. cerasiferus*, en los que se presentan siempre restos fibrosos más o menos abundantes.

4.6. HOJAS

Las hojas se disponen todas en una roseta basal. Constan de una base con los márgenes más o menos ensanchados para formar una vaina membranosa, que disminuye de tamaño hasta desaparecer en las hojas más internas de la roseta, y que se prolonga en un limbo más o menos alargado.

4.6.1. Hojas externas

Son mucho más cortas y anchas que las internas en las especies perennes, y cubren a la yema, protegiéndola en su avance hacia la superficie del suelo. En *A. ramosus*, *A. gracilis*, *A. aestivus* y *A. serotinus*, éstas hojas son verdes y largas y su paso a las hojas internas es gradual, haciéndose el margen membranoso progresivamente más delgado con respecto a la parte central de la hoja, más gruesa. En *A. albus*, *A. macrocarpus*, *A. cerasiferus*, *A. bento-rainhae* y *A. lusitanicus*, las hojas externas son cortas, muy anchas y con margen membranoso ancho, incoloras, pardas o purpúreas, y se diferencian marcadamente de las internas, largas y sin margen membranoso. El color que adquieren al secarse es un carácter útil para la separación de algunos taxones. De este modo, aunque en la mayoría de las especies son pardo claras o algo oscuras, a veces blanquecinas y brillantes, se tornan de color púrpura o pardo-purpúreo en *A. macrocarpus* subsp. *rubescens*.

4.6.2. Hojas internas

Se presentan con disposición, número, tamaño y forma variable, lo que proporciona caracteres taxonómicos importantes, sobre todo a nivel de sección.

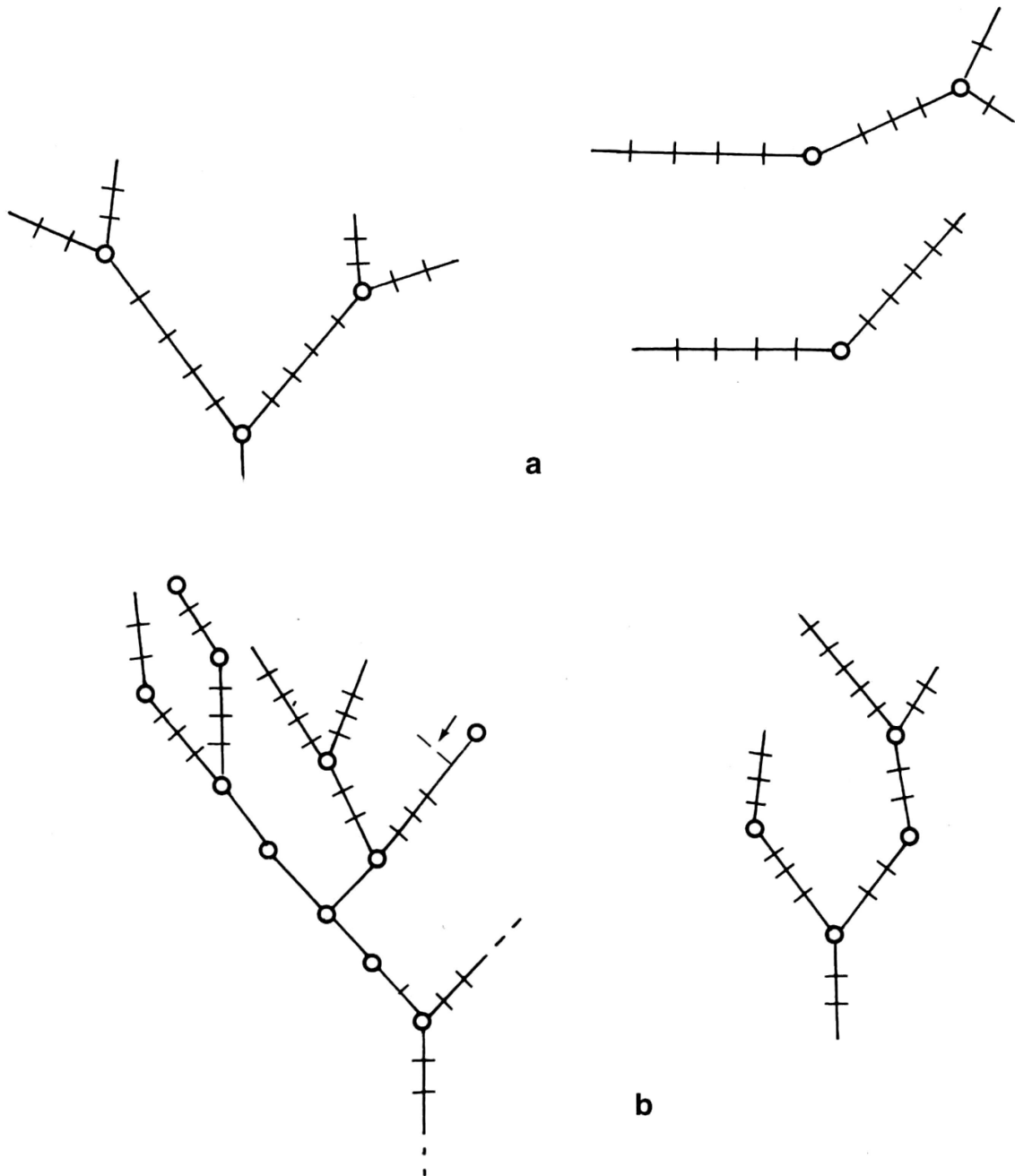


Fig. 8. – Esquema de 5 rizomas de *A. macrocarpus*. a, subsp. *rubescens* (Granada, Sierra Nevada). b, subsp. *macrocarpus* var. *macrocarpus* (Cádiz, Sierra de Algeciras). La flecha señala una porción de rizoma desarrollada a partir de una yema lateral. (Véase fig. 4).

Disposición. Se disponen en espiral con un ángulo de divergencia de $2/5$ en todas las secciones, pero en la sect. *Asphodelus* pueden presentarse con disposición dística, con un ángulo de divergencia de $1/2$. La disposición dística o en espiral puede presentarse incluso dentro de una misma especie y de una misma población, como ocurre en *A. ramosus*, *A. lusitanicus* y *A. macrocarpus*.

Número. No tiene importancia taxonómica. Generalmente es muy elevado, pero variable en función de la edad de la planta y de las condiciones ambientales en las que se desarrolla. El estrés hídrico determina una disminución en el número de hojas de la roseta, lo que se aprecia más particularmente en *A. tenuifolius*, *A. viscidulus* y *A. refractus*, adaptadas a ambientes xéricos.

Tamaño. Varía en función de la edad de la planta. Disminuye en anchura de fuera a dentro de la roseta, aunque la longitud se conserva en mayor o menor medida. En las descripciones se indica la longitud y anchura máximas, ésta última medida en las hojas más externas y aproximadamente a 10 cm de la base. Dentro de una misma sección se dan amplios solapamientos en los intervalos de variación, lo que impide que se puedan utilizar como buen carácter discriminatorio, siendo el tamaño sólo orientativo. Pero es muy importante en la separación de secciones. Las hojas más cortas y estrechas se presentan en la sect. *Plagiasphodelus* (hasta $21 \times 0,8-2(-3)$ mm), y le siguen las sects. *Verinea*, *Verineopsis* y *Clausonia*. En la sect. *Asphodelus* las más largas y anchas se presentan en *A. ramosus* (hasta $100(-120) \times 1-4$ cm) y las más cortas y estrechas en *A. gracilis* (hasta $50(-60) \times 1(-1,3)$ cm). En las sects. *Asphodelus*, *Verinea* y *Verineopsis*, el ápice de las hojas puede alcanzar la cima de la inflorescencia. Se mantienen erguidas cuando son más cortas, pero caen doblándose hacia afuera por su peso cuando son muy largas.

Forma. No es importante taxonómicamente. Varía dentro de una misma roseta, de fuera a dentro. Son lineares o linear-lanceoladas en las sects. *Plagiasphodelus*, *Verinea*, *Verineopsis* y *Clausonia*, y linear-lanceoladas y linear-oblongas en la sect. *Asphodelus*. El ápice es más o menos filiforme en las primeras secciones y acaba en un pequeño mucrón en la sect. *Clausonia*. Es agudo u obtuso y trigono en la sect. *Asphodelus*.

Sección. Es muy importante para la separación de secciones. Son de cilíndricas a semi-cilíndricas en todas las secciones, a excepción de la sect. *Asphodelus*, en la que son planas y con una quilla dorsal longitudinal más o menos pronunciada que contribuye a mantener las hojas erguidas. Algunos autores han concedido cierta importancia a este carácter para separar las especies de esta sección. No se ha utilizado en este trabajo, porque no se mantiene constante ni siquiera en la misma población, siendo además un carácter de valoración un tanto subjetiva. Tan sólo destaca *A. gracilis* del resto de las especies de esta sección por presentar las hojas más estrechas y muy aquilladas, hasta el extremo de que su sección llega a ser marcadamente triangular.

Color. Son siempre verdes en las sects. *Plagiasphodelus*, *Verinea* y *Clausonia* y glaucas en la sect. *Verineopsis*. En la sect. *Asphodelus* se presentan especies con hojas verdes, como *A. ramosus* subsp. *distalis* y *A. lusitanicus*, pero es más frecuente que sean de color verde-glaucos.

Margen. Es entero, pudiendo presentarse liso, diminutamente denticulado o más o menos escabro. En las sects. *Verineopsis*, *Verinea* y *Clausonia* el margen es algo membranoso y más o menos uniformemente escabro. En la sect. *Asphodelus* es liso o finamente denticulado, observándose la denticulación solamente bajo lupa. En *A. gracilis*, perteneciente a esta sección, es claramente escabro a simple vista y áspero al tacto.

Superficie. En la sect. *Asphodelus*, las hojas son lisas. En algunas especies de la sect. *Verinea* y en las sects. *Verineopsis* y *Clausonia* las hojas son más o menos escabras a lo largo de todos o algunos nervios, haciéndose ásperas al tacto. En la sect. *Plagiasphodelus* las hojas son viscosas, lo que hace que se adhieran partículas de arena a su superficie. Es frecuente en muchas especies la aparición de una pruina cérica que las hace ligeramente glaucas.

4.7. ESCAPO

El escapo o tallo aéreo que emerge del rizoma portando la inflorescencia se produce generalmente en el centro de la roseta foliar, haciéndose erecto en casi todas las especies, salvo en las de las de la sect. *Plagiasphodelus*, en las que surge de la axila de las hojas externas y es decumbente-ascendente.

Número. El número de escapos por individuo depende del modo de crecimiento de la planta. En la sect. *Plagiasphodelus* se presentan de 1-6 escapos. En el resto del género se desarrolla un número variable, en función del número de rosetas foliares por individuo, pero siempre uno sólo por roseta. En la sect. *Verinea* el número puede ser alto, ya que cada planta forma numerosas rosetas del mismo orden o de órdenes consecutivos. En las sects. *Verineopsis* y *Clausonia* se producen de 1-2 escapos por individuo y año. En la sect. *Asphodelus* depende de la edad de la planta, pudiendo formarse hasta 6 escapos, uno por cada roseta foliar.

Tamaño. Varía en función de la edad de la planta así como por las condiciones ambientales, no ofreciendo gran importancia a nivel específico, aunque sí a nivel de sección. En la sect. *Clausonia* las plantas son acaules, con un escapo muy reducido que alcanza como máximo 7 cm y es largamente sobrepasado por el conjunto de las hojas. En la sect. *Plagiasphodelus* el escapo rara vez supera los 45 cm. En la sect. *Verinea* sobrepasa normalmente los 50 cm. Es en la sect. *Asphodelus* en la que el escapo alcanza un desarrollo extraordinario, hasta 1-1,5 m por término medio, pudiendo llegar hasta 2 m en alguna de sus especies. El escapo es siempre más largo que las hojas en estas tres últimas secciones.

Sección. Es siempre cilíndrico. Está hueco (fistuloso) o casi hueco con una médula interna laxa en las sects. *Verinea*, *Plagiasphodelus* y *Verineopsis*. En la sect. *Asphodelus* es macizo, pero en algunas de sus especies, como *A. gracilis*, *A. serotinus* y *A. aestivus*, la parte superior puede presentar una médula más laxa que se prolonga hacia el eje de la inflorescencia.

Superficie. Salvo la presencia de una pruina cérea que los hace un poco glaucos, son generalmente lisos, carentes de indumento alguno. Tan sólo en *A. tenuifolius* la parte inferior del escapo se presenta marcadamente escabra sobre los nervios, y en *A. viscidulus* y *A. refractus* es viscosa.

Ramificación. El escapo puede ser simple o ramificado, carácter que tiene importancia taxonómica en la sect. *Asphodelus*. La ramificación coincide, sin embargo, con la presencia de flores sobre el eje principal por encima de las primeras ramas y sobre las ramas propiamente dichas y con la presencia de brácteas en la base de las ramas. La parte ramificada del escapo corresponde por tanto a la inflorescencia, de la que a continuación se exponen los caracteres considerados, aunque en las descripciones se incluyen como parte de los correspondientes al escapo.

4.8. INFLORESCENCIA

De acuerdo con la terminología de WEBERLING (1989: 229) la inflorescencia es politélica, en el sentido de que la unidad básica no es una flor sino un racimo. Según Müller-Doblies (com. pers.), por ser las unidades básicas siempre racemosas, la inflorescencia, cuando se ramifica, debe denominarse racimo compuesto. En éste el crecimiento del eje es continuo y la separación entre una rama y la siguiente es larga. El ángulo de divergencia de las ramas con respecto al eje principal, así como el de las flores en las ramas, es de 2/5.

El racimo simple se produce progresivamente por reducción del número de flores de cada racimo, del número de racimos de cada rama, y del número de ramas de cada inflorescencia. Como resultado de esta reducción, el número de flores en cada nudo de la inflorescencia simple es de 1, y prueba de esta reducción es la presencia de 1-2 bracteolas en la axila de la bráctea de

la flor en algunas especies del género. En *Asphodeline*, género afín a *Asphodelus*, la reducción no es completa y todavía se presentan generalmente más de una flor por nudo (obs. pers.). En *Asphodelus* las inflorescencias ramificadas también presentan una sólo flor por nudo, a excepción de las especies de la sect. *Plagiasphodelus*, en las que se presentan de 1 a 3 flores en los nudos inferiores de las ramas.

4.8.1. Ramificación

En las sects. *Plagiasphodelus* y *Verinea* la inflorescencia es siempre un racimo compuesto con un número variable de ramas. En la sect. *Verineopsis* puede ser un racimo compuesto o simple por reducción del número de ramas. En la sect. *Clausonia* la inflorescencia es siempre simple. En la sect. *Asphodelus* el racimo puede ser simple o compuesto, siendo éste un carácter muy importante taxonómicamente.

En algunas especies de la sect. *Asphodelus* (*A. ramosus*, *A. gracilis*, *A. serotinus* y *A. aestivalis*), la inflorescencia es siempre ramificada. En *A. serotinus* y *A. aestivalis* puede presentar hasta 16 ramas y normalmente las ramas inferiores vuelven a ramificarse para producir de 1 a 4 ramas. En las demás especies pueden presentarse, incluso en la misma población, inflorescencias simples o ramificadas, sin que en ningún caso las inflorescencias ramificadas presenten más de 6 ramas. Algunos taxones se caracterizan por presentar inflorescencias simples, siendo muy raros los individuos con inflorescencia ligeramente ramificada. Este es el caso de *A. albus* y de *A. macrocarpus*.

4.8.2. Longitud

La longitud absoluta de las ramas es muy variable y no presenta diferencias utilizables bajo el punto de vista taxonómico. Pueden alcanzar hasta 60 cm en *A. serotinus*. En cambio su inserción sobre el eje principal combinada con el tamaño puede ser importante para distinguir algunos taxones, como *A. cerasiferus*, en el que son cortas y se disponen en la base de la inflorescencia.

4.8.3. Posición

Por su *posición*, las ramas pueden ser erectas, erecto-patentes o casi patentes, carácter que puede utilizarse bajo el punto de vista taxonómico, por ejemplo para reforzar la separación de las especies de la sect. *Verinea*.

4.8.4. Densidad

Está condicionada por la longitud de los ejes de la inflorescencia, por el número de flores por unidad de longitud, que llega a ser de hasta 5 por centímetro en las inflorescencias más densas de algunas especies de la sect. *Asphodelus* y por la longitud de los pedicelos florales. Entre las especies con inflorescencias muy laxas destacan *A. viscidulus*, *A. refractus* y *A. roseus*. Las inflorescencias más densas se presentan en algunas especies de la sect. *Asphodelus* con inflorescencia generalmente simple, como *A. albus* y *A. macrocarpus*. Pero pueden existir diferencias en la densidad de la inflorescencia entre taxones relacionados con inflorescencia simple, como por ejemplo entre *A. macrocarpus* y *A. cerasiferus*, siendo algo más laxa en el segundo, o entre *A. albus* subsp. *albus* y *A. albus* subsp. *delphinensis*, siendo más densa en el último.

4.8.5. Número de flores

Es muy variable en todas las especies, siendo más alto en las de la sect. *Asphodelus*, en la que se han contabilizado hasta 1630 flores por inflorescencia en un ejemplar con 13 ramas de *A. serotinus*, la inferior de las cuales presentaba 3 ramas más, y 216 flores en una inflorescencia simple de *A. albus* subsp. *albus*.

4.8.6. Desarrollo floral

Presenta dos tipos en función de que la apertura floral ocurra de forma simultánea o sucesiva. En las sects. *Plagiasphodelus*, *Verineopsis*, *Verinea* y *Clausonia* las flores permanecen abiertas un sólo día, abriéndose todas más o menos a la vez por la mañana y cerrándose al caer la tarde. En la sect. *Asphodelus* se pueden separar dos grupos de especies de acuerdo con este carácter. En *A. gracilis*, *A. serotinus*, *A. aestivus*, *A. ramosus* y *A. lusitanicus* las flores se abren también más o menos simultáneamente, por la mañana, pudiendo existir en cada rama de 0-5(-10) flores abiertas a la vez, y se cierran más o menos simultáneamente al caer la tarde. En *A. albus*, *A. macrocarpus*, *A. bento-rainhae* y *A. cerasiferus* la apertura tiene lugar de forma sucesiva, abriéndose indistintamente de noche o de día, de forma que en una misma inflorescencia se presentan varios estadios de apertura floral y el número de flores abiertas a la vez suele ser muy elevado, de hasta 17-22 flores.

4.8.7. Brácteas

En el punto de unión de cada pedicelo en la inflorescencia se desarrolla una bráctea membranosa, que persiste largo tiempo, incluso en el fruto.

Tamaño. Varía considerablemente hasta en una misma planta, decreciendo desde la parte inferior de la inflorescencia hacia el ápice. Las medidas dadas en las descripciones recogen esta variación en gran medida ya que se han excluido los valores de las partes superior e inferior de la inflorescencia. La anchura se ha medido en la parte inferior, más ensanchada. Las brácteas más pequeñas, con $1,5-4 \times 2-3$ mm, se presentan en las especies de la sect. *Plagiasphodelus*; las más grandes, de hasta 35×6 mm, en la sect. *Clausonia*. El valor taxonómico del tamaño dentro de cada sección es limitado, debido al grado de solapamiento en los valores correspondientes a distintos taxones, lo que impide su utilización como carácter diagnóstico discriminatorio.

Forma. Las brácteas pueden ser desde ovadas hasta ovado-lanceoladas o linear-lanceoladas. La base es siempre ensanchada, casi auriculada y semiabrazadora, haciéndose más o menos acuminadas hacia el ápice. En la sect. *Plagiasphodelus* son más marcadamente ovadas y en la sect. *Clausonia* más pronunciadamente lanceoladas.

Color. Pueden ser blanquecinas, pardo-claras, pardo-oscuras o casi negras, normalmente con nervio medio verde o más frecuentemente pardo-oscuro. Son uniformemente blanquecinas o pardo-claras en todas las secciones, a excepción de la sect. *Asphodelus*. En ella el color es un carácter muy importante para la identificación de los taxones. Se mantiene más o menos constante en cada taxón y es fácilmente observable en cualquier ejemplar de herbario; es además independiente del estado fenológico en el que se encuentre la inflorescencia. En *A. serotinus*, *A. aestivus*, *A. gracilis* y *A. cerasiferus* son verde-pardas o pardo-anaranjadas en el botón floral, y pasan a blanquecinas o pardo-claro con nervio medio pardo-oscuro en la fructificación. En *A. ramosus* son pardo-claras o pardo-oscuras, pero con el margen claramente blanquecino. En el resto de las especies de la sect. *Asphodelus* son desde uniformemente pardo-oscuras a casi negras.

Margen. Es más o menos irregular y laxamente denticulado en la base en todas las especies del género.

4.8.8. Bracteolas

En las sects. *Plagiasphodelus* y *Asphodelus* se presentan de 1 a 2 bracteolas más pequeñas que la bráctea, situadas normalmente entre el pedicelo floral y el eje de la inflorescencia, en posición algo lateral. Son anchamente ovadas u orbiculares, agudas o ligeramente acuminadas, con el margen más o menos dentado, y sin nervio medio. En algunas especies, como en *A. macrocarpus* subsp. *rubescens*, pueden alcanzar hasta 14×10 mm.

Las bracteolas presentan con respecto a la bráctea un ángulo de divergencia de $2/5$.

4.9. FLORES

4.9.1. Sexualidad

Las flores son siempre hermafroditas y proterandras, y las plantas pueden ser autógamas o alógamas, autocompatibles o autoincompatibles en mayor o menor grado y entomófilas. La liberación del polen se produce en una fase en que el estigma no es receptivo, haciéndose éste receptivo en el momento en que se cierra el periantio, lo cual puede ocurrir entre 10 y 36(-48) horas después de la liberación del polen.

4.9.2. Pedicelo

El "pedicelo" en *Asphodelus* aparece siempre articulado, con un artejo inferior y otro superior. Se toma aquí el pedicelo en su sentido amplio como el conjunto de ambos artejos, aunque el auténtico pedicelo corresponde al artejo inferior. El artejo superior es denominado pericladio por algunos autores (SCHLITTER, 1951), término creado por Velenowsky (sec. FONT-QUER, 1953) para hacer referencia a la parte inferior del periantio cuando se prolonga en una porción estrechada y concretescente al carpóforo y articulada con el auténtico pedicelo. Cuando la flor se seca, o cuando el fruto aborta, se desprende junto con el artejo superior o pericladio, quedando el inferior o pedicelo en sentido estricto persistente en la inflorescencia.

Articulación. El punto de articulación es un carácter de cierta importancia taxonómica, sobrevalorada por algunos autores, ya que es variable incluso en la misma inflorescencia. No es útil como carácter diagnóstico, pero hay una tendencia a mantenerse más o menos constante en cada taxón y puede servir para reforzar las diferencias que presentan otros caracteres. La articulación puede estar situada en el ápice del pedicelo, bajo el fruto (en la sect. *Clausonia*), o muy cerca de la base, hacia el $1/4$ o $1/5$ inferior (en la sect. *Plagiasphodelus*), pero en general lo hace aproximadamente hacia la mitad.

Longitud. Disminuye en una misma inflorescencia de la base al ápice. Es un carácter con cierta importancia taxonómica, aunque lo realmente importante no es su longitud absoluta sino la relativa con respecto a la bráctea. Se hace ligeramente acrescente en la fructificación, por lo que en las descripciones se indica su tamaño tanto en flor como en fruto y se ha procurado no medir los de las flores más inferiores o superiores, que a menudo presentan valores poco significativos.

En las sects. *Plagiasphodelus*, *Clausonia*, *Verinea* y *Verineopsis* son siempre más largos o casi tan largos como las brácteas en la floración y más largos que ellas en la fructificación. La longitud absoluta más baja se presenta en *A. tenuifolius* (2 mm en flor y 7 mm en fruto), y la más alta en *A. acaulis* (hasta 5 cm en fruto), seguida por las especies de la sect. *Plagiasphodelus* (hasta 8 y 14,5 mm en flor y fruto, respectivamente).

Grosor. Se ha medido un poco por encima o por debajo del punto de articulación. Es un carácter que se muestra de utilidad para diferenciar algunos taxones en la sect. *Asphodelus*. Es delgado (de menos de 0,7 mm) en *A. serotinus*, *A. aestivus* y *A. gracilis*; en las demás especies es más grueso (de 1 a 1,8 mm).

Forma. La forma del artejo superior varía desde fuertemente engrosada en el ápice o clavi-forme en muchas especies, a más o menos del mismo grosor en toda su longitud.

Posición. En relación al eje de la inflorescencia, son generalmente erectos o erecto-patentes, haciéndose a veces recurvos (en *A. acaulis*) o reflejos (en *A. refractus*) después de la antesis. En la sect. *Asphodelus* es importante el que el artejo inferior esté incurvado, resultando el pedicelo erecto, o que sea recto, con lo que el pedicelo resulta erecto-patente. En las especies de la sect. *Verinea* es erecto-patente en el botón floral, totalmente patente en la antesis, y de nuevo erecto-patente tras la maduración del fruto.

4.9.3. Periantio

Es actinomorfo y está formado por 6 tépalos ligeramente concrecentes en la base. Normalmente es estrellado y más o menos plano, con los tépalos patentes o erecto-patentes en la antesis, pero en *A. acaulis* es campanulado. Tras la antesis los tépalos se cierran quedando unidos en la parte superior. Conforme crece el fruto, se produce una fisura en la base y se desprende el periantio completo, quedando en la base del fruto restos de la base de los tépalos, que a menudo forman una *corona* persistente más o menos larga y más o menos dentada. La longitud de esta corona en relación al fruto tiene gran importancia para el reconocimiento de ciertos taxones como *A. aestivus* y *A. gracilis*, en los que puede llegar a medir hasta 1,4-1,6 mm de longitud. En algunos taxones, como en *A. albus* subsp. *delphinensis* y subsp. *carpetanus*, *A. macrocarpus* subsp. *macrocarpus*, y *A. lusitanicus*, los tépalos persisten largo tiempo sobre el fruto, carácter éste importante para su identificación.

4.9.4. Tépalos

En número de 6, se disponen en 2 verticilos de 3 tépalos cada uno, siendo los del verticilo interno siempre más anchos que los del externo. En todas las especies se presenta un nervio medio de pardo-oscuro a pardo-purpúreo que recorre el tépalo, para interrumpirse a 1-2 mm del ápice.

Tamaño. Varía dentro de una misma inflorescencia, disminuyendo tanto en longitud como en anchura desde la parte inferior a la superior. Está afectado por el nivel de ploidía, siendo más grandes en las plantas con mayor nivel. Las medidas dadas en las descripciones se refieren a material de herbario, y son inferiores a las que presentan los tépalos en las plantas frescas o en material fijado en F.A.A. La longitud se ha medido desde la parte inferior libre del tépalo hasta el ápice del mismo; la anchura, en la zona más ancha.

En líneas generales el tamaño oscila entre 3,5 × 0,8 mm y 45 × 9 mm. Dentro de cada sección el tamaño tiene gran utilidad taxonómica, reforzando la separación de taxones a nivel específico o inferior. A veces la anchura es más importante que la longitud, y puede utilizarse para caracterizar algunos taxones como *A. albus* subsp. *carpetanus* y *A. macrocarpus* subsp. *rubescens*.

Forma. Es poco variable de una especie a otra. Los tépalos externos son oblongo-elípticos y los internos más anchamente oblongo-elípticos u ovado-oblongos. En ambos, el ápice es siempre redondeado u obtuso y a menudo aparece algo cuculado. En la sect. *Verinea* está más marcada la diferencia entre ambos verticilos que en el resto de las secciones. A veces son algo espatulados, como en la sect. *Clausonia*. Otras veces la parte inferior de los tépalos puede aparecer atenuada en una uña más o menos marcada, como en *A. albus*, *A. lusitanicus* y *A. macrocarpus*, pero la mayoría de las veces la base es más o menos truncada y redondeada.

Color. No presenta variación dentro de una misma sección, por lo que no tiene importancia taxonómica a nivel específico. Varía desde blanco o rosado muy pálido en la mayoría de las especies, hasta claramente rosado en *A. roseus* y *A. acaulis*.

4.9.5. Androceo

Está constituido por 6 estambres fértiles dispuestos en dos verticilos. Madura primero el verticilo interno y a continuación el externo, con una diferencia de tiempo entre ambos que varía normalmente entre 15 minutos y 2 horas, según la especie y en función de la longevidad de la flor (DÍAZ LIFANTE, 1996c; DÍAZ LIFANTE & VALDÉS, 1996).

Longitud. La longitud de los estambres varía mucho entre las plantas frescas y las secas. Al igual que en los tépalos, los tamaños de filamentos y anteras indicados en las descripciones se refieren al material seco de herbario, ya que es el estado más habitual en que se encuentran las plantas a identificar. Se da en las descripciones generalmente la longitud del filamento sin contar la antera, desde su base hasta el punto de unión con ésta. Pueden ser más cortos que los tépalos, tan largos como ellos o más largos, haciéndose en este caso marcadamente exertos. Generalmente los del verticilo interno son más largos que los del externo, siendo la diferencia casi imperceptible en las especies de la sect. *Asphodelus* y bastante acusada en las restantes. Los estambres más cortos se presentan en las especies de la sect. *Plagiasphodelus* (1,5-3 mm) y los más largos en las de la sect. *Asphodelus* (hasta 26 mm).

Se disponen de forma actinomorfa alrededor del estilo, aunque en las sects. *Verinea* y *Verineopsis* se disponen en la anthesis todos por debajo del mismo, con las anteras dirigidas hacia abajo, siendo más largos los de la parte inferior, por lo que la flor resulta algo zigomorfa.

Filamento. Consta de una parte inferior ensanchada o base y una parte superior estrechada hacia el ápice. La forma de ambas tiene gran importancia taxonómica, tanto a nivel de sección como de especie. Son caracteres difícilmente observables en material de herbario, dada la deformación que sufren al secarse debido a su alto contenido hídrico.

La **base del filamento** es algo más ancha en el verticilo externo que en el interno, y esta diferencia entre ambos verticilos puede estar más o menos acusada. Es más o menos convexa y forma al unirse con las bases de los demás filamentos una estructura casi globosa que rodea al ovario y que limita una cavidad en la que se acumula el néctar. Los márgenes presentan largas papilas que contribuyen a hacer coalescentes las bases de los estambres. Además pueden presentarse también papilas largas y agudas sobre todo el dorso en uno o en los dos verticilos, o pueden ser lisas o tener algunas papilas muy cortas. Los márgenes pueden replegarse un poco hacia afuera en la parte superior. En el dorso puede también presentarse un amplio surco longitudinal característico de algunos taxones de la sect. *Asphodelus*. Es muy importante asimismo la forma de esta base, que varía desde linear-lanceolada a obovada, y el color, que puede ser blanco, rosado, pardo-rosado o claramente amarillo. Se estrecha de forma abrupta o gradual en su parte superior, carácter que tiene una gran importancia taxonómica.

La **parte superior** del filamento está curvada en la base. En las especies de las sects. *Verinea* y *Plagiasphodelus* es fusiforme, es decir, cilíndrica y estrechada en ambos extremos. En las de la sect. *Asphodelus* es subulada y más o menos aplastada. En algunas especies se presentan papilas pequeñas y agudas en parte de su longitud.

Anteras. Son introrsas y dorsifijas, aunque las dos tecas no se sueldan del todo por debajo del punto de inserción del filamento. Su tamaño varía poco de unas especies a otras, y está a veces influido por el nivel de ploidía, siendo más grandes en las plantas de más alto nivel. Su color es poco variable y puede ser pardo-anaranjado, anaranjado o amarillo-anaranjado.

4.9.6. Gineceo

Consta de un ovario, estilo y estigma bien diferenciados.

Ovario. Es tricarpelar y trilocular, con 2 primordios seminales por lóculo, con placentación axilar. Leinfellner (1950, sec. WEBERLING, 1989: 153) describe el ovario de *A. albus* como parcialmente sincárpico, ya que en cada tabique se presenta un conducto septal en donde se encuentran los nectarios, que se abren en la parte superior por un orificio por el que el néctar es segregado al exterior.

Su **forma** es globosa, anchamente elipsoidea o más o menos obovoidea, estando su tamaño en proporción con el de la flor. Es de difícil observación en material de herbario, por su igualmente difícil conservación. Desde el punto de vista taxonómico en la sect. *Asphodelus* es importante el que esté más o menos hundido en el receptáculo, así como el tamaño de la cavidad que deja por encima hasta las bases de los estambres (cavidad nectarífera). Este carácter apoya, por ejemplo, la separación entre *A. cerasiferus* y *A. macrocarpus*, el primero con ovario escasamente hundido en el receptáculo y una cavidad nectarífera reducida, y el segundo con ovario semihundido en el receptáculo y una cavidad nectarífera amplia.

Estilo. Es filiforme y blanquecino y termina en un **estigma** que puede ser pequeño y capitado, formado por pequeñas papilas capitadas en las especies de la sect. *Asphodelus*, o grande y claramente trilobado, con papilas largas y piriformes, de extremo agudo o redondeado, en todas las demás. En general el estilo es más largo que los estambres, situándose el estigma a cierta distancia por encima de las anteras, pero en *A. refractus*, *A. viscidulus*, *A. fistulosus* y *A. tenuifolius* es tan corto como éstos, situándose el estigma entre los dos verticilos de anteras o muy próximo al superior.

4.10. FRUTO

Es una cápsula trilocular con dehiscencia loculicida. Proporciona los caracteres más claros a nivel específico. Es muy variable en cuanto a tamaño, forma y color (fig. 9).

Tamaño. Puede variar de un individuo a otro y de una población a otra, pero mantiene unos intervalos de variación más o menos constantes para cada taxón. Las medidas incluidas en las descripciones se refieren a material seco de herbario. Los frutos más pequeños se encuentran en *A. tenuifolius* (3-4 mm); los más grandes en *A. cerasiferus* y *A. macrocarpus* (hasta 20 × 20 mm), desarrollándose en estos taxones gruesas paredes que en estado fresco son carnosas. La poliploidía influye en el tamaño de las cápsulas, siendo más grandes las de niveles de ploidía más superior.

Forma. Puede ser globoso-esférica, ovoidea, elipsoidea u obovoidea, dándose todos los pasos intermedios entre éstas. A menudo es también importante la sección transversal de la cápsula, la cual es generalmente circular, pero puede ser también trilobada (*A. refractus*) o casi triangular (*A. macrocarpus* var. *arrondeaui*). El ápice puede ser redondeado, trilobado (*A. bentorainhae*) o truncado, y tanto éste como la base pueden aparecer umbilicados. A veces la cápsula presenta tres surcos longitudinales bien marcados, en la posición de los septos.

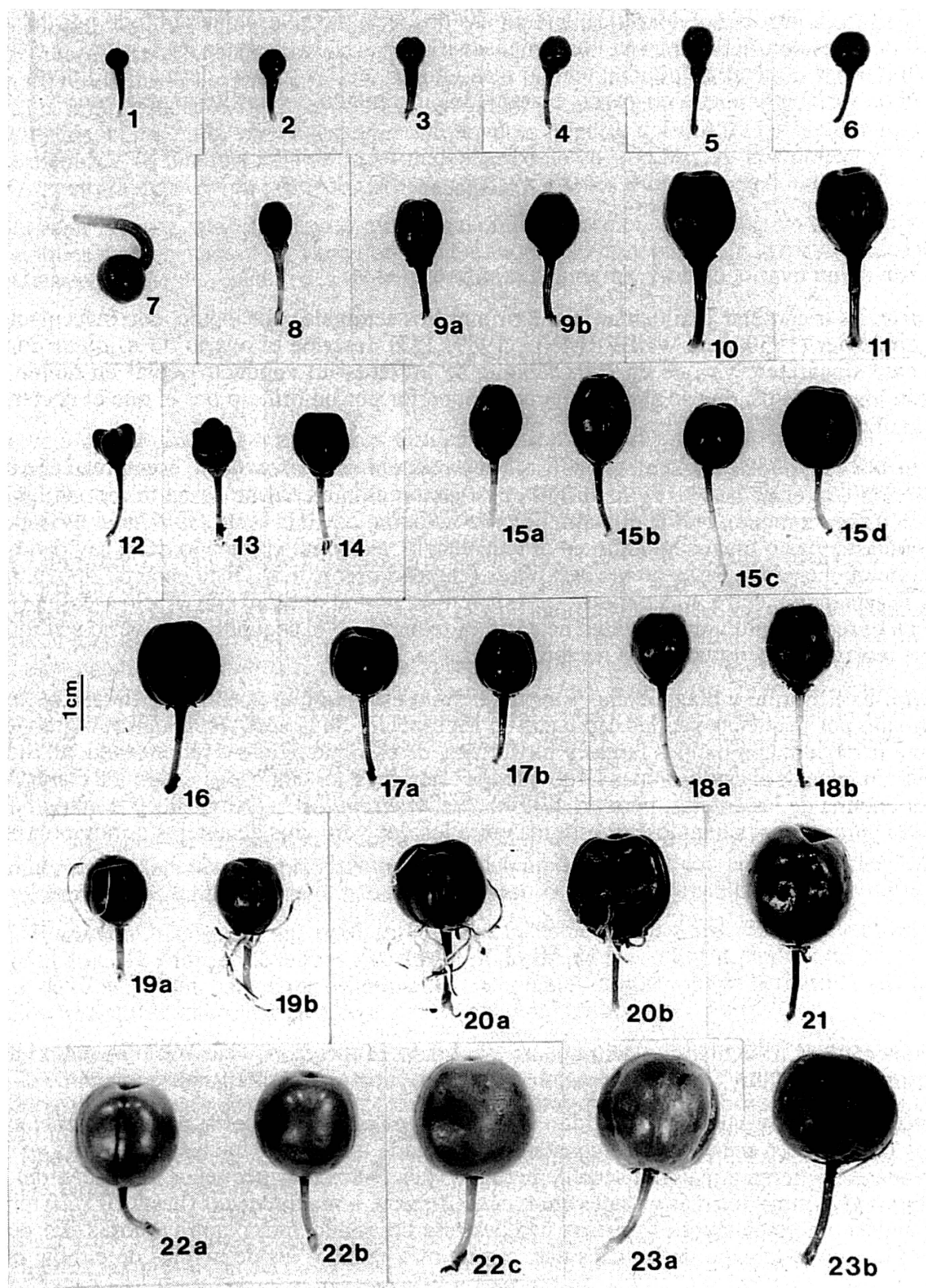


Fig. 9. – Cápsulas. 1: *A. tenuifolius*; 2: *A. fistulosus*; 3: *A. ayardii*; 4: *A. gracilis*; 5: *A. serotinus*; 6: *A. aestivus*; 7: *A. acaulis*; 8: *A. ramosus* var. *ramosus*; 9: *A. ramosus* var. *africanus*; 10: *A. ramosus* subsp. *nervosus*; 11: *A. ramosus* subsp. *distalis*; 12: *A. bento-rainhae* subsp. *bento-rainhae*; 13: *A. bento-rainhae* subsp. *salmanticus* (2x); 14: *A. bento-rainhae* subsp. *salmanticus* (4x); 15a, 15b, 15c y 15d: *A. lusitanicus* var. *ovoideus*; 16: *A. lusitanicus* var. *lusitanicus*; 17a y 17b: *A. albus* subsp. *albus*; 18a y 18b: *A. albus* subsp. *occidentalis*; 19a y 19b: *A. albus* subsp. *carpetanus*; 20a y 20b: *A. macrocarpus* var. *arrondeaui*; 21: *A. macrocarpus* var. *macrocarpus*; 22a, 22b y 22c: *A. macrocarpus* subsp. *rubescens*; 23a y 23b: *A. cerasiferus*.

Color. La cápsula puede ser verde oscura, verde clara, pardo-verdosa, pardo-anaranjada o anaranjada, y más o menos brillante o mate, y puede estar cubierta por una pruina cérea. En *A. serotinus* puede ser más o menos viscosa, lo que la hace pegajosa al tacto.

Valvas. Adquieren una forma característica en el momento de la dehiscencia. Tan variables en forma y tamaño como las cápsulas, al secarse pueden hacerse más o menos apiculadas o emarginadas en el ápice, y los márgenes pueden quedar rectos o replegarse hacia afuera dejando un surco de dehiscencia entre cada dos valvas con forma característica. Al secarse además se hacen notorios los **nervios transversales** que parten del nervio medio de cada valva hacia los márgenes, ramificándose ligeramente. Estos nervios pueden aparecer en número de 4 a 11. Éste es un carácter muy a menudo utilizado por algunos autores como carácter diagnóstico, pero es muy variable incluso en la misma especie. Cuando las cápsulas presentan paredes gruesas, las valvas al secarse quedan más o menos arrugadas y los nervios no se hacen tan notorios.

4.11. SEMILLAS

Son trígonas, y se producen en número variable (de 1-6) por cápsula. De las tres caras, las dos laterales son planas y de contorno semicircular. Ambas pueden presentar la misma anchura pero en algunas especies, con frutos de sección trilobada (*A. refractus*, *A. bento-rainhae*), a veces la cara lateral septal es más estrecha que la lateral central. Son lisas en todas las especies a excepción de en las de las sects. *Verinea* y *Clausonia*, donde se presentan de 1 a 4 alveolos profundos en las caras laterales, y a veces una banda longitudinal pigmentada. La cara dorsal es convexa y está más o menos acanalada en toda su longitud, con 1-4 ondulaciones o crestas transversales poco marcadas.

El **tamaño** varía poco, desde $2,2 \times 1,5$ mm en *A. tenuifolius* a $9 \times 4,5$ mm en *A. cerasiferus*. No obstante a veces es útil para separar algunos taxones infraespecíficos, cuando presentan diferente nivel de ploidía.

Son mates y el **color** varía de pardo oscuro a gris oscuro o casi negro.

Su **superficie** está diminutamente tuberculada o diminutamente punteada en todas las especies por lo que no tiene importancia taxonómica.

4.12. POLEN

El polen del género *Asphodelus* presenta en general simetría isobilateral, carácter bastante evolucionado en comparación con otras *Liliiflorae* con polen bilateral, según las tendencias evolutivas propuestas por WALKER & DOYLE (1975). Esta simetría isobilateral se presenta en otras *Asphodeloideae* y parece ser que está relacionada con el tipo simultáneo de formación del polen presente en *Asphodelus*.

Se trata de un género euripolínico (DÍAZ LIFANTE, 1996a), en lo que respecta a la diversidad existente en simetría, forma, tamaño y ornamentación del polen. Esta diversidad se produce como resultado por una parte de la variabilidad que presentan la longitud de los ejes polar (P), ecuatorial longitudinal (EL) y ecuatorial transversal (ET), que se refleja en la simetría, forma y tamaño, y por otra la ornamentación de la exina. Se traduce en la existencia de cuatro tipos polínicos que se corresponden prácticamente con las secciones reconocidas en este género, lo que demuestra la gran importancia taxonómica de los caracteres polínicos de *Asphodelus* a nivel de sección.

Tipo 1. Se presenta en las especies de la sect. *Asphodelus*. Polen heteropolar isobisimétrico o casi isobisimétrico, circular o casi circular en visión polar (v.p.) y corte óptico ecuatorial

(c.o.e.), biconvexo en visión ecuatorial transversal (v.e.t.) y corte óptico meridional (c.o.m.), y de biconvexo a planoconvexo en visión ecuatorial longitudinal (v.e.l.) y c.o.m. Tamaño grande, con el eje ecuatorial longitudinal (EL) comprendido entre 45 y 79 μm . Exina delgada de 1,5 a 2,5(-3) μm . Superficie psilado-perforada y marcadamente ondulada en la zona distal.

Tipo 2. Lo presentan las sects. *Verinea* y *Clausonia* (*A. tenuifolius*, *A. fistulosus*, *A. ayardii*, y *A. acaulis*). El polen es heteropolar isobisimétrico o casi isobisimétrico, circular o casi circular en v.p. y c.o.e., biconvexo en v.e.t. y c.o.m., y de biconvexo a planoconvexo en v.e.l. y c.o.m. Tamaño grande, con EL comprendido entre 54 y 97 μm . Exina de (2) 3-5 (6) μm de grosor. Tectum parcial y superficie reticulada, con lúmenes de mayor tamaño en la zona distal, que en la proximal.

Tipo 3. Se presenta en la sect. *Plagiasphodelus* (*A. refractus* y *A. viscidulus*). El polen es heteropolar heterobisimétrico. De anchamente elipsoideo a circular en v.p. y c.o.e., biconvexo en v.e.t. y c.o.m., y de biconvexo a planoconvexo en v.e.l. y c.o.m. Tamaño de mediano a grande, con EL comprendido entre 39 y 59 μm . Exina de 1,5 a 2 μm de grosor. Tectum parcial y superficie perforado-reticulada, con lúmenes de aproximadamente 1 μm de diámetro.

Tipo 4. Se presenta en la sect. *Verineopsis* (*A. roseus*). El polen es heteropolar heterobisimétrico, elíptico en v.p. y c.o.e., circular en v.e.t. y c.o.m. y de biconvexo a planoconvexo en v.e.l. y c.o.m.. Tamaño grande, con EL comprendido entre 71-112 μm . Exina de 3,5 a 5,5 μm de grosor. Tectum parcial y superficie reticulada, con lúmenes más grandes en la zona distal que en la proximal. Hay que destacar también la gran longitud del sulco, el cual se prolonga más allá de sus extremos en la cara distal, alcanzando incluso la cara proximal.

4.13. REPRODUCCIÓN

La reproducción sexual está presente en todos los taxones del género *Asphodelus*. Sin embargo, la incidencia de este tipo de reproducción cada año y en cada población varía en función de la existencia conjunta de una multiplicación vegetativa, principalmente en las especies perennes con ciclo biológico largo, como las de la sect. *Asphodelus*.

La época de la floración tiene lugar en la mayoría de las especies durante los últimos meses del invierno o en plena primavera. La única especie que florece fuera de este período es *A. aestivalis* que, como su propio nombre indica, tiene su período de floración en plena época estival, y cuya floración tardía parece estar relacionada con su hábitat, localizado en el fondo de valles y vaguadas, lo que le permite una cierta independencia del estrés hídrico. La época de floración está relacionada con la climatología del área de distribución de las especies. Florecen primero las que ocupan áreas de distribución con carencias hídricas más extremas. En el resto de los taxones del género el óptimo de floración tiene lugar hacia la primavera, adelantándose unas poblaciones con respecto a otras en el mismo taxón en relación con la altitud, o incluso con la latitud, o bien por características climáticas locales, como por ejemplo, en las poblaciones del litoral, de floración más precoz.

Los estambres presentan una disposición tal alrededor del estilo que queda el estigma separado de las anteras desde el momento en que ocurre la apertura floral. En las sects. *Verineopsis* y *Verinea* las flores se disponen en la anthesis de forma patente al eje de la inflorescencia, teniendo los estambres una posición zigomórfica, quedando en la anthesis el estilo por encima de ellos, con el estigma situado en algunos casos (*A. tenuifolius* y *A. fistulosus*) próximo a las anteras, y en otros (*A. ayardii* y *A. roseus*) separado de las mismas por una corta distancia. Esta separación espacial entre estigma y anteras en estas dos últimas especies, así como en los taxones de las sects. *Asphodelus* y *Clausonia*, es suficiente para impedir la deposición del polen propio sobre el estigma de la flor. La maduración del estigma y el inicio de la germinación del polen en éste se produce cuando comienza el cierre de la flor (DÍAZ LIFANTE, 1990a).

El contenido de polen por flor, y la consiguiente razón P/O (número de granos de polen/número de primordios seminales por flor), están íntimamente relacionados con el sistema de reproducción (DÍAZ LIFANTE, 1996c). Según las cantidades de polen encontradas en *Asphodelus*, y las clases propuestas por CRUDEN (1977), se encuentran en el género especies catalogables entre las autógamias facultativas y las alógamas obligadas. *A. tenuifolius* y *A. fistulosus* quedan entre el grupo de las alógamas facultativas, y las restantes entre éstas y las alógamas obligadas. En condiciones naturales se alcanzan niveles elevados de fructificación, aunque ésta puede estar afectada por las condiciones meteorológicas. Así en días lluviosos pueden quedar sin polinizar las flores, dada la escasa actividad de polinizadores, y el corto período de vida de la flor (1 o 2 días).

En este género entomófilo los visitantes más frecuentes pertenecen al grupo de los himenópteros, para lo que responden las especies produciendo abundante cantidad de néctar y polen. Entre ellos destacan *Xylocopa violacea*, *Bombus lucorum*, *B. terrestris*, varias especies de *Anthophoridae*, *Escólidos*, *Apis mellifera* y *Osmia* sp.

4.14. NÚMERO Y TAMAÑO DE LOS CROMOSOMAS

En *Asphodelus* se presentan dos números básicos, $x = 13$ y $x = 14$ (DÍAZ LIFANTE, 1996d). La gran mayoría de los taxones que constituye el género presentan $x = 14$, apareciendo $x = 13$ de forma estabilizada sólo en *A. refractus*. En *Asphodelaceae* el número básico más frecuente es $x = 7$. En *Asphodelus* no se ha realizado hasta el momento ningún recuento que indique $2n = 14$. El mínimo nivel encontrado es $2n = 28$, por lo que $x = 14$ debe ser tomado como número básico para el género. Se trata de un número básico secundario, derivado muy posiblemente de $x = 7$, siendo éste un número básico primitivo, hoy día desaparecido en el género.

Se presenta en el género poliploidía en más del 50% de los taxones que lo componen. Se encuentran tres niveles: el diploide, con $2n = 28$, el tetraploide, con $2n = 56$ y el hexaploide, con $2n = 84$. En 14 de los 25 taxones estudiados (tabla 2), se presenta el nivel $2x$, que es el único existente en 10 de ellos. En los otros 4 se presenta además el $4x$. En 5 taxones se ha encontrado sólo el nivel $4x$. En *A. lusitanicus* var. *ovoideus* se presenta además del nivel $4x$ el $6x$. Por último en 5 taxones sólo se ha encontrado el nivel $6x$. En 5 de los 25 taxones se presentan dos niveles diferentes de ploidía: *A. albus* subsp. *delphinensis*, *A. bento-rainhae* subsp. *salmanticus*, *A. macrocarpus* subsp. *rubescens*, *A. cerasiferus* y *A. lusitanicus* var. *ovoideus*. Los otros 20 presentan un sólo nivel de ploidía.

En *Asphodelus* el tamaño cromosómico aparente oscila entre 1,27 μm (en *A. tenuifolius*) y 4,66 μm (en *A. albus* subsp. *carpetanus*). Los cromosomas son pequeños y medianamente pequeños. Por secciones, los cromosomas más pequeños se presentan en la sect. *Verinea*, seguida de la sect. *Plagiasphodelus*, la sect. *Clausonia* y la sect. *Verineopsis*, con un tamaño inferior a 2,5 μm en todas ellas (tabla 3). Las especies de la sect. *Asphodelus* muestran siempre un tamaño superior a los 2,5 μm . Estos datos señalan la importancia que el tamaño tiene para reforzar la separación de secciones.

La asimetría del cariotipo en el género *Asphodelus* es de tipo 2B, según STEBBINS (1974), en la casi totalidad de los taxones de las cuatro secciones, presentándose sólo ocasionalmente la 2A. Se ha encontrado en el género (DÍAZ LIFANTE, 1996d) que la evolución de los índices A1 y A2 (ROMERO ZARCO, 1986) va en sentidos opuestos en el paso de las especies perennes de ciclo biológico largo (sect. *Asphodelus*) a las perennes con un ciclo biológico más corto o anuales (las otras cuatro secciones), disminuyendo la asimetría intracromosómica e incrementándose la intercromosómica.

Taxon	2n	N. pl.	Taxon	2n	N. pl.
Sect. <i>Asphodelus</i>			Sect. <i>Asphodelus</i> (cont.)		
<i>A. ramosus</i>			<i>A. cerasiferus</i>	28, 56	2x, 4x
subsp. <i>ramosus</i>			<i>A. macrocarpus</i>		
var. <i>ramosus</i>	28	2x	subsp. <i>macrocarpus</i>		
var. <i>africanus</i>	56	4x	var. <i>macrocarpus</i>	56, 84	4x, 6x
var. <i>nervosus</i>	84	6x	var. <i>arrondeaui</i>	28	2x
subsp. <i>distalis</i>	84	6x	subsp. <i>rubescens</i>	28, 56	2x, 4x
<i>A. lusitanicus</i>			Sect. <i>Verineopsis</i>		
var. <i>ovoideus</i>	56, 84	4x, 6x	<i>A. roseus</i>	28	2x
var. <i>lusitanicus</i>	84	6x	Sect. <i>Verinea</i>		
<i>A. aestivus</i>	84	6x	<i>A. fistulosus</i>	56	4x
<i>A. serotinus</i>	28	2x	<i>A. ayardii</i>	28	2x
<i>A. gracilis</i>	28	2x	<i>A. tenuifolius</i>	28	2x
<i>A. albus</i>			Sect. <i>Clauseria</i>		
subsp. <i>albus</i>	28	2x	<i>A. acaulis</i>	28	2x
subsp. <i>delphinensis</i>	28, 56	2x, 4x	Sect. <i>Plagiasphodelus</i>		
subsp. <i>occidentalis</i>	84	6x	<i>A. refractus</i>	52	4x
subsp. <i>carpetanus</i>	56	4x			
<i>A. bento-rainhae</i>					
subsp. <i>bento-rainhae</i>	28	2x			
subsp. <i>salmanticus</i>	28, 56	2x, 4x			

Tabla 2. – Números cromosómicos y niveles de ploidía (N. pl.) encontrados en los taxones del género *Asphodelus* L. (basado en DÍAZ LIFANTE, 1996d).

Sección	tamaño (µm)
Sect. <i>Asphodelus</i>	2,76 - 4,66
Sect. <i>Verineopsis</i>	2,09 - 2,35
Sect. <i>Verinea</i>	1,27 - 2,03
Sect. <i>Clauseria</i>	2,12 - 2,22
Sect. <i>Plagiasphodelus</i>	1,71 - 2,54

Tabla 3. – Intervalo de variación para el tamaño aparente de los cromosomas en las secciones de *Asphodelus* (basado en DÍAZ LIFANTE, 1996d).