El género *Polygala* (*Polygalaceae*) en el Mediterráneo Occidental

JORGE PAIVA

Abstract

PAIVA, J. (1988). The genus *Polygala* (*Polygalaceae*) in Western Mediterranean region. *Collect. Bot. (Barcelona)* 17(2): 191-203.

Polygala L. comprises about 720 species (400 American, 206 African, 32 European, 70 Asiatic and 12 Australian). The genus is extended all over the world except Polynesia, New Zealand and the polar regions. The 24 Western Mediterranean species of *Polygala* belong to three subgenera (5 to the subgen. *Chamaebuxus*, 1 to the subgen. *Brachytropis* and 18 to the subgen. *Polygala*). Looking into morphological, caryological, palynological, anatomical and ontogenic data, subgenus *Chamaebuxus* looks more primitive than subgenus *Polygala*, and subgenus *Brachytropis* is perhaps derived from the former.

Keywords: *Polygalaceae*, *Polygala*, Cariology, Palynology, Morphology, Taxonomy, Evolution.

Resumen

PAIVA, J. (1988). El género *Polygala* (*Polygalaceae*) en el Mediterráneo Occidental. *Collect. Bot. (Barcelona)* 17(2): 191-203.

Polygala es un género con cerca de 720 especies (400 americanas, 206 africanas, 32 europeas, 70 asiáticas y 12 australianas) distribuidas por casi todo el globo excepto Polinesia, Nueva Zelanda y las regiones polares. Las 24 especies de *Polygala* confinadas en el Mediterráneo Occidental pertenecen a 3 subgéneros (5 al subgénero *Chamaebuxus*, 1 al subgénero *Brachytropis* y 18 al subgénero *Polygala*). De los datos morfológicos, cariológicos, palinológicos, anatómicos y ontogénicos, se desprende que el subgénero *Chamaebuxus* resulta más primitivo que el subgénero *Polygala* y que el subgénero *Brachytropis* se deriva tal vez del primero de los citados.

Palabras clave: *Polygalaceae*, *Polygala*, Cariología, Palinología, Morfología, Taxonomía, Evolución.

INTRODUCCIÓN

Polygala L. es un género básicamente continental con cerca de 720 especies (400 americanas, 206 africanas, 32 europeas, 70 asiáticas y 12 australianas) distribuidas por casi todo el globo, con excepción de Nueva Zelanda y las zonas polares. En Polinesia aparece como

Mapa 1. — Distribución de *Polygala L.*

introducida (*P. paniculata* L.), así como probablemente en Groelandia (*P. serpyllifolia* J.A.C. Hose) (Mapa 1).

Es el género con mayor número de especies de las *Polygalaceae*, familia que comprende actualmente 16(18) géneros y cerca de 1300 especies, englobadas en tres tribus: *Xanthophylleae* (un género, extendido desde la India y Yunnan hasta Nueva Guinea, Norte de Australia e islas Salomón), cáliz dialisépalo, corola dialipétala, estambres libres y ovario 1-2 locular; *Polygaleae* (11-13 géneros por casi todo el globo), cáliz dialisépalo o con dos sépalos unidos, corola simpétala, estambres 1-2 delfos y ovario 2-3 locular; *Moutabeae* (cuatro géneros, en América del Sur, Nueva Guinea e islas Salomón), cáliz sinsépalo, corola simpétala, estambres monadelfos y ovario 2-8 locular.

Las polígalas son plantas fundamentalmente leñosas, desde árboles de 15 m de altura (subgen. *Phlebotenia*) o bejucos (subgen. *Polygala* sect. *Madecassa*) en las zonas tropicales, hasta hierbas de pequeño tamaño de 1,5 cm de altura (*P. smallii* Smith & Ward.).

Las flores son hermafroditas y acentuadamente zigomorfas (Lám. 1). El cáliz tiene 5 sépalos libres o presenta los dos anteriores unidos; 3 externos, siendo los dos anteriores iguales, y 2 internos (alas), generalmente petaloideos y mucho mayores que los externos, persistentes o caducos. La corola tiene 3 (muy raramente 5) pétalos $\pm$ unidos; uno inferior, la quilla, con cresta o sin ella, y dos superiores unidos a la quilla, estando ausentes normalmente los dos pétalos laterales. Generalmente presentan 8 estambres monadelfos, con el tubo estaminal abierto por una fisura posterior; excepcionalmente presentan menor (4-5) o mayor (9-10) número de estambres. Las anteras son obovoides o elipsoides, poricidas. El grano de polen es isopolar, prolado a prolado-esferoidal, raramente oblado, zonocolporado, breviaxo a longiaxo (lám. 2, figs. a y b). Las ectoaperturas son colpos simples, y la endoapertura forma una banda ecuatorial completa, sin nexina (endocíngulo). De las intersecciones de sexina en el endocíngulo resultan endoaperturas orbiculares, lalongadas o lolongadas. El apocolpio es liso o con ectoaperturas $\pm$ circulares o irregulares. La intina en el endocíngulo es cerca de cuatro veces más ancha que en el mesocolpio, donde la nexina presenta el doble de grosor que la intina. La sexina en el mesocolpio tiene una anchura sensiblemente igual a la nexina, con columela nítida, tectum bastante grueso y base (foot-layer) estrecha.

El pistilo es bicarpelar, con ovario súpero, bilocular, con un óvulo anátropo inserto en la proximidad del ápice del septo de cada lóculo (lám. 2, fig. c). El estilo es simple y el estigma birramoso. El fruto es una cápsula generalmente bilocular, dispérmica y simétrica. La semilla presenta carúncula en todas las especies europeas; la carúncula es generalmente trilobada, siendo los lóbulos internos más cortos, y presenta generalmente apéndices membranosos adyacentes en la prolongación de los lóbulos carunculares. Las semillas son pubescentes (lám. 2, fig. e), raramente glabras, con testa muy dura; los pelos son unicelulares, sobresaliendo la cutícula de la superficie en forma de estrías longitudinales en las semillas carunculadas y bajo forma de papilas en las semillas sin carúncula.

En la testa de las semillas de *Polygala* puede considerarse una *exotesta*, formada por la zona distal de la primina, con una fila de células que forma una epidermis de paredes celulares externas fuertemente cutinizadas y gruesas, normalmente pilosa (pelos resultantes del alargamiento de las células epidérmicas), provista de estomas, y a veces con una hipodermis de 2-3(5) filas de células de paredes de poco grosor (*P. membranacea* (Miq.) Görts.)⁽¹⁾; y una *endotesta*, formada por la zona proximal de la primina, normalmente bajo forma de macroescleritos alargados y en empalizada, más raramente por braquiescleritos (*P. durandii* Chodat), y

(1) Base hipodérmica considerada generalmente como el resto del «mesófilo» de la primina. Muchos autores que han estudiado la anatomía de la semilla, utilizaron el término «mesófilo» para designar un conjunto de tejidos (normalmente parenquimáticos) situados entre la base externa (distal) y la interna (proximal) del tegumento externo (primina) del óvulo.

Lámina 1. — *Polygala vulgaris* L. a) rama (X 1/2); b) hoja superior (X 6); c) hoja inferior (X 6); d) flor (X 6); e), f), g) alas (X 6); h), i), j) sépalos externos y la quilla (X 6); l), m), n) tubo estaminal (X 12.5); o) p) q) pistilo (X 12.5). q, b, c, d, e, h y o de Winkler s.n. (COI-WILLk.); f, i, m y q, de Freitas s.n. (COI); g, j, n y p de F. Carvalho s.n. (COI).

algunas veces el remanente de la nucela con células de poco grosor (*P. klotzschii* Chodat) presentándose solamente en la zona «antiráfica» y en la zona micropilar. En general nada perdura en la secundina y, según VERKERKE (1985), apenas aparecen vestigios de este tegumento interno del óvulo en las semillas de *Comesperma*, género endémico de Australia, y en la de *Muraltia*, endémico de África del Sur. Una de las características más importantes del de la testa de la semilla de *Polygala* es la reducción del «mesófilo», que representa una línea evolutiva en el desarrollo del óvulo y la semilla de este género.

De las tres tribus de la familia, solamente han sido estudiados cariológicamente táxones pertenecientes a la tribu *Polygaleae*, de la cual se conocen los cariótipos de c. 90 táxones pertenecientes a siete géneros (c. 7 %). En el género *Polygala* sólo se conocen cerca de 76 cariótipos.

Gracias a los estudios cariológicos de GLENDINNING (1960), MERXMÜLLER & HEUBEL (1983) y HEUBL (1984), los conocimientos acerca de las especies europeas de *Polygala* son más sólidos y tienen mayor fundamento. Las observaciones muestran que en la mayoría de los casos el número cromosómico tiene de base $x = 17$. Como muestra HEUBL (1984), el grupo *P. amara* y *P. alpestris*, así como *P. alpina*, *P. comosa* y *P. serpyllifolia* son diploides ($2n = 34$), mientras que *P. vulgaris* presenta $2n = 68$, es decir, número tetraploide. Esta última especie parece formar una serie poliploide, en que las poblaciones de Europa Central y Occidental son tetraploides y las de la Europa Oriental diploides.

SUBGÉNEROS

Las especies de *Polygala* confinadas en el Mediterráneo Occidental pertenecen a tres subgéneros diferentes: subgén. *Chamaebuxus*, *Brachytropis* y subgén. *Polygala*. Estos tres subgéneros se distinguen fácilmente por la siguiente clave (Lám. 2, fig. d):

1. Todos los sépalos caducos subgén. *Chamaebuxus*
1. Sépalos persistentes o sólo caducas las alas 2
2. Quilla sin cresta, todos los sépalos persistentes subgén. *Brachytropis*
2. Quilla con cresta fimbriada, excepcionalmente reducida
o ausente, y, en este caso, alas caducas subgén. *Polygala*

Subgen. **Chamaebuxus** (DC.) Duchartre in Orbigny, Dict. Univ. Hist. Nat. 10: 381 (1849)
Tipo: *P. chamaebuxus* L., Sp. pl.: 704 (1753)

Subarbustos o arbustos de hasta 1 m. Hojas coriáceas, a veces caducas. Flores solitarias o en racimos paucifloros, axilares o terminales. Sépalos libres, membranosos, caducos; alas petaloideas, caducas. Pétalos superiores menores que la quilla, unidos a la base del tubo estaminal; quilla con cresta. Polen constreñido en el límite polar del mesocolpio; apocolpio liso o con ectoaperturas. Cápsula herbácea, alada. Semillas carunculadas y pubescentes.

Sur y Centro de Europa y Norte de África.

Subgénero con 5 especies: *P. vayredae* Costa ($2n = 28$), endémica del Prepirineo oriental (sierras de Vall de Bac); *P. chamaebuxus* L. ($2n = 44$), la de distribución más amplia, desde Alemania Central, Oeste de Yugoslavia y Sur de Italia hasta el Pirineo francés; *P. munbyana* Boiss. & Reut., endémica de Argelia, en el matorral y sabanas de bajas montañas; *P. webbiana* Cosson ($2n = 28$), endémica de Marruecos, en fisuras de rocas calcáreas de montañas bajas; y *P. balansae* Cosson, endémica de Marruecos, en matorrales y lugares rocosos áridos.

Lámina 2. — Fig. a) Grano de polen (X 850): a₁ — mesocolpio y apocolpio (*P. vulgaris*); a₂ — apocolpio (*P. vulgaris*); a₃ — apocolpio (*P. chamaebuxus*). Fig. b) Esquema de la esporoderme: 1 — tectum; 2 — columela; 3 — ectexina; 4 — endexina; 5 — intina. Fig. c) Esquema del ovario bicarpelar, bilocular y biovulado. Fig. d) Flores de los 3 subgéneros (X 6): d₁ — Subgen. *Chamaebuxus* (*P. chamaebuxus*); d₂ — Subgen. *Brachytropis* (*P. microphylla*); d₃ — Subgen. *Polygala* (*P. edmundi*). Fig. e) Semilla de *P. monspeliaca* (X 15).

Subgen. **Brachytropis** (DC.) Chodat in Bol. Soc. Arag. Cienc. Nat. 12: 153 (1913)

Tipo: *P. microphylla* L., Sp. pl. ed. 2: 989 (1763)

Subarbusto efedroide de hasta 0,3 m. Hojas lineares o linear-lanceoladas, caducas. Sépalos libres, persistentes, herbáceos; alas petaloideas, persistentes. Pétalos superiores mayores que la quilla, unidos al tubo estaminal; quilla sin cresta. Grano de polen redondeado en los polos; apocolpio con numerosas ectoaperturas. Cápsula membranosa, alada. Semillas carunculadas, esparcidamente pubescentes.

Occidente de España, Norte y Centro de Portugal.

Subgénero monoespecífico y endémico de la Península Ibérica, en lugares rocosos y secos.

Subgen. **Polygala**

Tipo: *P. vulgaris* L., Sp. pl.: 702 (1753)

Arbustos, subarbustos, bejucos o hierbas anuales o vivaces. Hojas generalmente membranosas. Flores solitarias o en racimos axiliares o terminales. Sépalos libres o, excepcionalmente, los dos anteriores unidos, persistentes, herbáceos; alas petaloideas o sub-herbáceas, persistentes (excepcionalmente caducas fuera del área que nos ocupa). Pétalos superiores de tamaño variable, unidos al tubo estaminal; quilla con cresta (excepcionalmente sin cresta fuera del área que nos ocupa). Grano de polen plano-convexo en los polos; apocolpio con ectoaperturas, raramente liso. Cápsula herbácea, áptera o alada, simétrica. Semillas carunculadas, excepcionalmente sin carúncula, pubescentes o glabras.

Ubiquista, con excepción de las zonas árticas y Nueva Zelanda; introducidas en Polinesia y Groenlandia.

Es el subgénero más común en el Mediterráneo Occidental, con 18 especies distribuidas en dos secciones. Sect. *Microlophium* Spach, endémica de la región mediterránea occidental, con dos especies, *P. rupestris* Pourr., hierba vivaz y común en el Norte de África, Sur de Francia y España; y *P. exilis* DC., hierba anual, que se distribuye desde el Norte de Italia hasta el Este de España. La sección *Polygala* es la mejor representada en la zona, con 16 especies. Una de ellas, *P. monspeliaca* L., pertenece a la subsección *Glumaceae* McNeill, monoespecífica; esta especie, con $2n = 38$, se encuentra esparcida en la región Mediterránea. Las 15 restantes pertenecen a la subsección *Polygala*, a saber: *P. boissieri* Cosson, endémica de las montañas del Sur de España y Norte de Marruecos; *P. rosea* Desf., endemismo marroquí y argelino; *P. aschersoniana* Chodat endémica de la región Cyrenaica de Libia; *P. preslii* Sprengel, endémica de Sicilia; *P. sardoa* Chodat, endémica de Cerdeña; *P. baetica* Willk. ($2n = 24$), que aparece en la parte occidental de España y en Marruecos; *P. flavescens* DC., endemismo italiano; *P. nicaeensis* Risso ex Koch ($2n = 34$ en la subep. *corsica*), común en la región, excepto en Portugal; *P. apiculata* Porta, endémica del Sur de Italia; *P. vulgaris* L. ($2n = 68$), la especie más común en la región; *P. alpestris* Reichenb. ($2n = 34$), desde Grecia y los Alpes hasta los Pirineos; *P. serpyllifolia* J.A.C. Hose ($2n = 34$), especie calcífuga y endémica de Europa Occidental; *P. edmundi* Chodat, endémica de la Cordillera Cantábrica; *P. calcarea* F. W. Schultz ($2n = 34$), especie calcícola y endémica de Europa Occidental, desde el Sur de Inglaterra hasta España; *P. alpina* (Poiret) Steudel ($2n = 34$), endemismo europeo de los Alpes y Pirineos.

EVOLUCIÓN

De los tres subgéneros, el subgénero *Polygala* parece ser el más evolucionado, y el subgénero *Chamaebuxus* el más primitivo, no sólo por caracteres morfológicos, sino también por caracteres palinológicos, cariológicos, anatómicos y ontogénicos.

1) Datos Morfológicos

	Subgen. <i>Chamaebuxus</i>	Subgen. <i>Polygala</i>
Hábito	Subarbustivo o arbustivo, hasta 100 cm de altura	Herbáceo, hasta 60 cm. Dos especies anuales en el área (<i>P. exilis</i> y <i>P. monspeliaca</i>).
Hojas	Coriáceas, a veces caducas	Membranosas, persistentes
Sépalos externos	Caducos y libres	Persistentes, a veces los dos anteriores unidos (fuera de área).
Alas.	Caducas	Persistentes (raramente caducas, fuera de área)
Pétalos superiores	Menores que la quilla y unidos a la base del tubo estaminal	Mayores que la quilla (menores fuera del área), unidos al tubo estaminal y a la quilla
Quilla	Amplia	Largamente tubulosa
Cresta	Poco desarrollada	Muy desarrollada y fimbriada
Carúncula seminal	Muy asimétrica, con los lóbulos internos prácticamente nulos	Asimétrica, trilobada
Apéndices membranosos de la carúncula	Los internos están extraordinariamente desarrollados y ascendentes. Sin apéndice membranoso y externo	Normalmente todos presentes, decurrentes y no ascendentes (excepto <i>P. exilis</i>)

2) Datos Palinológicos

En el subgen. *Polygala* el apocolpio presenta ectoaperturas más o menos circulares, mientras que en el subgen. *Chamaebuxus* hay especies con apocolpio liso (inaperturado), como *P. chamaebuxus* L. y *P. vayredae* Costa. Según MERXMÜLLER & HEUBL (1983) y HEUBL (1984) existe una correlación entre el tamaño del grano de polen y el grado de ploidía.

El grano de polen de *Polygala*, con sexina biestratificada y con columela nítida, es la típica micróspora de una angiosperma (*Magnoliophyta*).

La estructura del grano de polen de *Polygala* muestra que no se trata de un género primitivo de las *Magnoliophyta*. Posee pared con la exina claramente compuesta por nexina y sexina; ambas capas muy gruesas y de grosor sensiblemente igual; sexina tectada, con columela y base (foot-layer); y un cíngulo ecuatorial, caracteres todos ellos que demuestran que se trata de un género evolucionado.

Por otro lado, el grano de polen es isopolar (más evolucionado que el apolar), zonocolporado (más evolucionado que el isobilateral), datos que también indican que el gen. *Polygala* es un género relativamente evolucionado de la clase *Magnoliopsida*.

3) Datos Cariológicos

Los cariótipos conocidos para táxones de otros 6 géneros de la tribu *Polygaleae* estudiados por diferentes autores, presentan los siguientes números somáticos: 10, 14, 16, 18, 20, 22, 32 y 44. Algunos de estos números admiten el número básico $x = 5$ propuesto por nosotros (1973) para el género *Polygala*. Así, el número básico $x = 10$ propuesto por LEWIS & DAVIS (1962) para *P. curtisii* Gray (Estados Unidos) puede considerarse integrado en la serie $x = 5$. También el número básico $x = 11$ debe ser dibásico ($5 + 6$). De este modo, se admite que existen especies de *Polygala* con número básico $x = 5$, número básico ya asignado en la familia a *Monnina macrostachya* Ruiz & Pavón (DIERS, 1961) y *M. rusbyi* Chodat (FERNÁNDEZ CASAS & FERNÁNDEZ PIQUERAS, 1981). De todos los números somáticos indicados con anterioridad, sólo no son conocidos todavía para *Polygala* $2n = 10$ y $2n = 20$.

Basándonos en los cariótipos conocidos para el género, se admiten los siguientes números básicos primarios: $x = 5, 6, 7, 8, 9$.

De la gran variabilidad de números somáticos determinados en *Polygala* puede deducirse la importancia de la poliploidía, aneuploidía y quizás hibridación en la filogenia del género. Además, todavía es difícil establecer el número original de cromosomas en *Polygala*, debido a las grandes variaciones numéricas observadas y al pequeño número de táxones estudiados cariológicamente (c. 76) en relación a la totalidad de especies del género (720). Por estas razones, es también todavía difícil buscar las raíces filogenéticas del género.

JAUCH (1918) admitió la posibilidad de que la raíz filogenética de las especies de *Polygala* del Viejo Mundo se encuentre en la provincia del Cabo (Sudáfrica), pues de allí es originaria una especie (*P. myrtifolia* L.) con cuatro lóculos en las anteras, carácter primitivo, que originó por reducción las anteras de tres y dos lóculos. Lo cierto es que precisamente *P. myrtifolia* L. y otras dos especies sudafricanas muy próximas a ella (*P. fruticosa* Berg. y *P. virgata* L.) tienen número básico secundario 19, que debe haber surgido de $6 + 6 + 7$ o más probablemente de $10 + 9$.

El número básico más frecuente es el secundario 17, en un porcentaje muy similar al número básico primario más frecuente (7). El porcentaje de números básicos secundarios es aproximadamente igual al de los números básicos primarios.

Los números básicos secundarios que se admiten actualmente para *Polygala* L. pueden ser: a) dibásicos: 11 ($5^{(2)} + 6$); 13 ($6 + 7$); 15 ($10 + 5$) o ($7 + 8$); 17 ($7 + 10$) o ($8 + 9$); 19 ($10 + 9$) y b) tribásicos: 19 ($6 + 6 + 7$) y 23 ($6 + 8 + 9$), ($7 + 8 + 8$) o ($6 + 7 + 10$). Por tanto, en un género tan vasto, todavía es prematuro sugerir un origen determinado para las líneas secundarias.

Aunque LEWIS & DAVIS (1962) no tuviesen entonces la confirmación de la existencia de especies con número básico 9, hoy esto se sabe con certeza, no sólo por existir especies de

(2) Como dijimos, este número básico primario todavía no está asignado a *Polygala*, pero admitimos la existencia de polígalas con él, no sólo por estar ya señalado en la familia sino también por la existencia del número dibásico 11.

Polygalaceae con un número haploide $n = 9$ —*Monnina brachystachya* Griseb (LARSEN, 1956) y *Atroxima liberica* Stapff (MANGENOT & MANGENOT, 1957)— sino por aparecer este número básico también en el género *Polygala* —*P. fishiae* Purry, con $2n = 18$ (RAVEN, KYHOS & HILL, 1965)—.

El análisis de todos los cariótipos conocidos de *Polygala* confirma la importancia de la poliploidía, aneuploidía e hibridación, ya admitida por diferentes autores, algunos de ellos disponiendo de un menor número de táxones estudiados (LEWIS & DAVIS 1962; MILLER, 1971; PAIVA & ALVES, 1973 y HEUBL, 1984).

De todos los resultados, es posible decir que:

1. El porcentaje de poliploides en *Polygala* es más alto que el de diploides. Parece pues que la poliploidía es muy importante en la evolución de *Polygala*.
2. El grado impar de poliploidía no existe en *Polygala* ni en las *Polygalaceae* estudiadas, lo que confirma la hipótesis de GLENDINNING (1955) sobre las observaciones de JAUCH (1918) según la cual la apomixis es improbable.
3. Los tetraploides, la mayoría de ellos posiblemente anfidiplóides, están bien representados, en un porcentaje ligeramente superior a los diploides.
4. No aparecen formas con poliploidía de grado impar, tal vez por no haber condiciones para la apomixis.
5. De los números básicos conocidos hasta ahora para las *Polygalaceae*, el número básico primario más frecuente es $x = 7$, que creemos que debe ser el número de base primario de las *Polygalaceae*. Es el único número básico presente en todos los continentes y hay especies que presentan formas diploides y poliploides con este número básico.

Tal vez por fenómenos de no disyunción acompañados de cromosomas remanentes el número base 7 habrá dado origen a los números 6 y 8, que, en este momento, presentan porcentajes idénticos. Cada una de las tres líneas evolutivas darían origen a series poliploides y aneuploides. Las líneas correspondientes a los números básicos 5 y 9 se habrían originado mediante un proceso idéntico al de la formación de los números 6 y 8. En este momento, no es posible adelantar más sobre el origen de las *Polygalaceae* sin estudiar más material.

Tras los estudios cariológicos efectuados por HEUBL (1984), podemos afirmar que en Europa existe una serie de poliploides de número básico 17, con diploides (*P. amara*, *P. alpestris*, *P. alpina*, *P. serpyllifolia* y *P. comosa*) y el grupo tetraploide formado por los táxones infraespecíficos de *P. vulgaris*, la especie con distribución más amplia en Europa. Este mismo autor considera que *P. vulgaris*, con flores mayores que las especies diploides (*P. amara*, *P. amarella* y *P. alpestris*), está más adaptada a la entomogamia, mientras las diploides presentan, en la mayoría de los casos, autopolinización.

Basándonos en los datos cariológicos conocidos, el número básico para la subsección *Polygala*, de la sección y subgénero típicos, es $x = 17$, pues además de las especies indicadas por HEUBL (1984), también *P. calcarea* y *P. nicaeensis* tienen el número somático $2n = 34$. QUÉZEL (1957) determinó para *P. baetica* el número gamético $n = 12$, al que corresponde un número somático ($2n = 24$) cuyo número básico no es $x = 17$, que, como ya hemos dicho, creemos que es el número básico característico de la subsección *Polygala*. El estudio de los cariótipos en *Polygala* presenta muchas dificultades, y muchos recuentos en *Polygala* dan números de cromosomas inexactos, por lo que es necesario realizar más determinaciones, particularmente en los casos en los que existen recuentos diferentes hechos por los distintos autores.

Creemos que es preferible esperar hasta que hagamos un estudio cariológico más detallado de este género, para poder caracterizar mejor los subgéneros.

El único trabajo de cariólogía hecho en ese sentido hasta la fecha es el de MERXMÜLLER & HEUBL (1983), que estudiaron cariológicamente 3 especies del subgénero *Chamaebuxus* (*P. chamaebuxus*, $2n = 44$; *P. webbiana*, $2n = 28$ y *P. vayredae*, $2n = 28$). Estos autores afirman que

en el subgénero *Chamaebuxus* el núcleo interfásico es muy rico en cromatina; los cromosomas son grandes, con muchos cromocentros; los cromosomas son polimorfos, unos largos y otros cortos y con satélites poco distintos por la ausencia de filamento, mientras que en el subgénero *Polygala* el núcleo interfásico tiene poca cromatina; presenta pocos cromocentros; los cromosomas son $\pm$ uniformemente cortos y pequeños, y con satélites en filamentos comprimidos.

Como al subgénero *Chamaebuxus* pertenecen solamente cinco especies, tres de las cuales ya han sido estudiadas, quedando sólo por estudiar dos endemismos norteafricanos (*P. balansae* y *P. munbyana*), morfológicamente muy semejantes a *P. webbiana*, creemos que los dos subgéneros (*Chamaebuxus* y *Polygala*) son distinguibles cariológicamente.

De los 11 subgéneros en que consideramos dividido el género, sólo se han estudiado cariológicamente especies de seis de ellos (*Polygala*, *Chamaebuxus*, *Brachytropis*, *Heberarpa*, *Hebeclada* y *Rhinotropis*). El subgen. *Polygala* es el que tiene mayor número de especies (más de 3/4 del total), siendo *Brachytropis* el que presenta el menor número, ya que es monoespecífico (*P. microphylla*), con un número somático $2n = 32$ (GONZÁLEZ & ELENA, 1985), lo que nos hace pensar que es un tetraploide con número básico $x = 8$. Según MERXMÜLLER & HEUBL (1983), la evolución del subgen. *Chamaebuxus* parece haberse iniciado en el sudoeste de la zona mediterránea (norte de África), donde existe *P. webbiana* con número básico $x = 7$, habiendo continuado hacia la Península Ibérica (*P. vayredae* con $x = 7$) y los Alpes y Europa central (*P. chamaebuxus* con número básico secundario $x = 11$).

Según HEUBL (1984), los cromosomas satelitíferos parecen ser significativos para ser utilizados en la taxonomía de *Polygala*, así como la existencia de correlación entre el grado de ploidía y el tamaño del grano de polen (MERXMÜLLER & HEUBL 1983); HEUBL (1984).

4) Datos Anatómicos y Ontogénicos

WERKERKE & BOUMAN (1980) indicaron que, en la ontogenia del óvulo de *P. vulgaris* y *P. chamaebuxus*, las células de la capa media del tegumento externo (primina) no se originaban a partir de la capa interna, como hasta entonces se suponía (RODRIGUE, 1893), ya que tenían un origen subdérmico. También demostraron que el parénquima antirrífico de *P. vulgaris* y la capa media del óvulo de *P. vayredae* y *P. chamaebuxus* están relacionados ontogénicamente. El referido parénquima antirrífico del óvulo de *P. vulgaris* puede ser interpretado como un rudimento de parénquima pluriestratificado de la capa media del óvulo de estas especies, hasta llegar a estar reducido a una única fila de células en *P. myrtifolia* (subgen. *Polygala*). Esta reducción total del tejido subdérmico del tegumento externo, presenta una dermalización de ese tegumento en *Polygala*. La primina en las Angiospermas es primitivamente de origen subdérmico, como ocurre en *Magnoliaceae*, *Renunculaceae* y *Rosaceae*. La de las Monocotiledóneas (*Liliopsida*) y la de algunas *Magnoliopsida*, tales como *Saxifrageles*, *Parietales* y *Geraniales* es de origen dérmico (BOUMAN, 1974). Parece así que la dermalización es de gran importancia en la evolución del óvulo.

Por otro lado, la simetría del tegumento externo causada por la contribución subdérmica en parte (en la cara antirrífica) es completamente dérmica en las caras laterales, y única en *Polygala*.

Asociada a la reducción de la capa media de las caras laterales, existe también una reducción de la vascularización del tegumento externo en el subgen. *Polygala*. En *P. chamaebuxus* existe un haz vascular en la cara antirrífica, pero en los pequeños óvulos de *P. myrtifolia* y *P. vulgaris* no existe ningún haz vascular por encima de la calaza.

En las *Polygalaceae* dos caracteres de la testa de la semilla tienen gran valor evolutivo y taxonómico: la anchura de las células en empalizada (macroescleritos) y la presencia de un parénquima en la capa media. En el subgen. *Polygala* las dos capas de la testa están

constituídas por una epidermis y una capa interna bien desarrollada de células en empalizada; mientras que en el subgen. *Chamaebuxus* la testa es triestratificada, constituida por una epidermis, una capa media y una capa en empalizada. Según WERKERKE & BOUMAN (1980) la presencia de esta capa mediana es el resultado de una diferenciación en la iniciación del tegumento externo.

Así, el óvulo del subgénero *Polygala* es más evolucionado que el del subgénero *Chamaebuxus*, por la reducción de los estratos y por el origen mixto (subdérmico y dérmico) de la parte del tegumento externo.

CONCLUSIONES

A través de todos estos datos (morfológicos, cariológicos, palinológicos, anatómicos y ontogénicos) se verifica que el subgénero *Chamaebuxus* es más primitivo que el subgénero *Polygala*. El subgénero *Brachytropis* también se deriva, tal vez del subgénero *Chamaebuxus*, ya que carece de cresta y es tetraploide, pero, por otro lado, es menos evolucionado que el subgénero *Polygala* por su hábito leñoso efedroide y por ser caducifolio.

Según todos estos datos y por el conocimiento que tenemos del género en África y en el resto del globo, pensamos que Europa habrá sido de los últimos continentes colonizados por el género *Polygala*. Consideramos que los tres subgéneros que aparecen en la región Mediterránea Occidental tuvieron origen en líneas evolutivas diferentes y siguieron vías distintas.

Admitimos que, como ocurre en muchos géneros, uno de los «centros de dispersión» de *Polygala* se sitúa en el Centro de África oriental, habiéndose dado una migración radial hacia África del Sur, hacia el NE de África a través de su cadena montañosa y hacia África Occidental.

Así, una de las vías de diferenciación siguió hacia África Occidental, a través de las cadenas montañosas. Esto lo atestiguan las especies endémicas del subgénero *Chamaebuxus* en el Norte de África: *P. balansae* (Marruecos, en el Atlas); *P. webbiana* (Marruecos) y *P. munbyana* (Argelia). A partir de ahí, y a través de Gibraltar, penetraron en Europa, evolucionando hacia el este; atestiguando esto *P. vayredae* (reliquia del prepirineo español) y *P. chamaebuxus*, que llega hasta los Alpes y Europa Central (es la única tetraploide y con número básico secundario, $x = 11$, de este grupo y la de mayor expansión geográfica).

Otra vía habría sido la irradiación a través del NE africano, siguiendo las montañas etíopes y la costa del Mar Rojo, siguiendo hacia el continente asiático y después Europa. *P. erioptera* DC., extendida por África y NW de Asia hasta India, *P. irregularis* Boiss., una especie de África tropical que en el NE de África solamente se conoce en Egipto, en un área pequeña de la costa del mar Rojo, y *P. sinaica*, son testimonios de esta vía de penetración del género hacia Asia.

El que consideremos a *P. vulgaris* el testimonio del origen asiático de las polígalas europeas se basa en que esta especie constituye una serie de poliploide, tal vez por autoploidía de *P. serpyllifolia* o aloploidía; las poblaciones de Europa oriental son diploides y las de occidente tetraploides y no aparece en África, extendiéndose desde el Este europeo hasta Portugal.

Durante la última glaciación, Europa estaba unida a África del Norte formando una gran área continental. Las polígalas de Asia, particularmente las de Asia Menor, habrían seguido por toda esa área a través de las cadenas montañosas. Esto lo testifican *P. boissieri*, de las montañas del sur de España y norte de Marruecos y *P. rosea* (Marruecos y Argelia), especies muy semejantes; *P. baetica*, *P. rupestris*, *P. nicaeensis* y *P. monspeliaca*, especies que aparecen en ambas orlas (europea y africana) de la región mediterránea occidental.

La semejanza de un grupo de polígalas endémicas del sur de Europa y norte de África apoya también esta hipótesis. En realidad, *P. aschersoniana* endémica de la región Cyrenaica

(Libia) es muy semejante a *P. preslii* (endémica de Sicilia), *P. sardoa* (endémica de Cerdeña) y *P. venulosa*, de las montañas rocosas de Grecia y mar Egeo.

Hacia el occidente se habría difundido el subgénero *Brachytropis*, endemismo ibérico de suelos rocosos montanos y submontanos, irradiando hacia las montañas del Sur de España (Cádiz) en dirección NW hacia la costa atlántica de la península.

BIBLIOGRAFÍA

- BOUMAN, F. (1974). Developmental studies of the ovule, integuments and seed in some angiosperms. Ph. D. dissertation, University of Amsterdam. Los, Naarden.
- DIERS, L. (1961). Der Anteil an Polyploiden in den Vegetations gürteln der Westkordillere Perus. Zeits. Bot. 49: 437-488.
- FERNÁNDEZ CASAS, J. & PIQUERAS, J. F. (1981). Estudio cariológico de algunas plantas bolivianas. Anales Jard. Bot. Madrid 38, 1: 149-152.
- GLENDINNIG, D. R. (1955). La cytologie de *Polygala chamaebuxus* L. Bull. Soc. Neuchât. Sci. Nat. 78: 161-167.
- GLENDINNIG, D. R. (1960). Cytology of *Polygala*. Nature, Lond. 188: 604-605.
- GONZÁLEZ, M. A. & ELENA, J. A. (1985). Contribución al conocimiento cariológico de los brezales del Centro-Occidental español. Studia Bot. 93, 2: 133-144.
- HEUBL, G.R. (1984). Systematische untersuchungen an mitteleuropäischen *Polygala* Arten. Mitt. Bot. München 20: 205-428.
- JAUCH, B. (1918). Quelques points de l'anatomie et de la biologie des Polygalacées. Bull. Soc. Bot. Genève, sér. 2, 10: 47-84.
- LARSEN, K. (1956). Chromosome studies in some Mediterranean and South European flowering plants. Bot. Not 109, 3: 293-307.
- LARSEN, K. (1959). On the Cytological pattern of the genus *Polygala*. Bot. Not. 112: 369-371.
- LEWIS, W. H. & DAVIS, S.A. (1962). Cytological observations of *Polygala* in Eastern North America. Rhodora 64: 102-113.
- MANGENOT, S. & MANGENOT, G. (1957). Nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones et Monocotylédones d'Afrique Occidentale. Bull. Jard. Bot. Ét. Brux. 27: 639-654.
- MERXMÜLLER, H. & HEUBL, G. R. (1983). Karyologische und palynologische Studien zur Verwandtschaft der *Polygala chamaebuxus* L. Bot. Helv., 93, 2: 133-140.
- MILLER, N. G. (1971). The *Polygalaceae* in the south-eastern United States. Journ. Arnold Arbor. 52, 2: 267-284.
- PAIVA, J. A. R. & ALVES, M. C. (1973). Cytology on *Polygala* from Angola. Bol. Soc. Brot., Sér. 2, 47: 37-62.
- QUÉZEL, P. (1957). Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord. Encyclopedie Biogeographique 10, 137: 1-463.
- RAVEN, P. H., KYHOS, D. W. & HILL, A. J. (1965). Chromosome numbers of Spermatophytes, mostly Californian. Aliso 6, 1: 105-113.
- RODRIGUÉ, A. (1893). Recherches sur la structure du tégument séminal des Polygalacées (1). Bull. Herb. Boiss. 1, 9: 450-463.
- VERKERKE, W. (1985). Ovules and seeds of the *Polygalaceae*. Journ. Arn. Arb. 66, 3: 353-394.
- VERKERKE, S. C. & BOUMAN, F. (1980). Ovule ontogeny and its relation to seed-coat structure in some species of *Polygala* (*Polygalaceae*). Bot. Gaz. 141, 3: 277-282.