

MORFOLOGÍA POLÍNICA DE *VERONICA* L. (*SCROPHULARIACEAE*) EN EL SUROESTE DE ESPAÑA

Inmaculada FERNÁNDEZ, Rocío JUAN y Julio PASTOR

RESUMEN. *Morfología polínica de Veronica L. (Scrophulariaceae) en el suroeste de España.* Se estudia la morfología polínica, al microscopio óptico y electrónico de barrido, de 13 taxones de *Veronica* L.: *V. scutellata*, *V. anagallis-aquatica*, *V. anagalloides*, *V. thriphyllus*, *V. praecox*, *V. arvensis*, *V. peregrina*, *V. polita*, *V. agrestis*, *V. persica*, *V. cymbalaria*, *V. hederifolia* subsp. *hederifolia* y *V. hederifolia* subsp. *triloba*. Los resultados confirman el carácter euripolínico del género. Se establecen dos tipos polínicos basados en el modelo de ornamentación. Por último, se discuten los resultados obtenidos y la relación entre los datos palinológicos y otros datos morfológicos.

Palabras claves. Polen, morfología, *Veronica*, *Scrophulariaceae*.

ABSTRACT. *Pollen morphology of Veronica L. (Scrophulariaceae) in south-west Spain.* The pollen morphology of 13 taxa of *Veronica* L. has been studied by light and scanning electron microscopy: *V. scutellata*, *V. anagallis-aquatica*, *V. anagalloides*, *V. thriphyllus*, *V. praecox*, *V. arvensis*, *V. peregrina*, *V. polita*, *V. agrestis*, *V. persica*, *V. cymbalaria*, *V. hederifolia* subsp. *hederifolia* and *V. hederifolia* subsp. *triloba*. The results confirm the eurypalynous character of the genus. Based on the surface ornamentation two morphological types are recognized. The relationships among the palynological and other morphological data are discussed.

Key words. Pollen, morphology, *Veronica*, *Scrophulariaceae*.

INTRODUCCIÓN

El género *Veronica* presenta unas 300 especies distribuidas principalmente en regiones del hemisferio norte (Willis, 1966). Se trata del género más polimorfo y con mayor número de especies dentro de la tribu *Veroniceae*. Según Valdés (1987), en el área de estudio (suroeste de España) está representado por 12 especies pertenecientes a tres de las cinco secciones existentes (sect. *Veronica*, sect. *Beccabunga* y sect. *Pocilla*).

Dichas especies se encuentran en hábitats muy distintos, lugares encharcados, tierras de cultivos o pedregales. Se trata, en su mayoría, de especies anuales a excepción de *V. scutellata* y *V. anagallis-aquatica*.

Este género constituye un grupo natural bien delimitado, aunque complejo para la identificación de los distintos taxones que lo componen, de ahí que haya sido objeto de numerosos estudios taxonómicos o sistemáticos (Pennell, 1921a,b; Li, 1952; Yamazaki, 1957; Jongh & Kern, 1973; Gadella & Kliphuis, 1975,

1976; Peev, 1982, o Juan *et al.*, 1994). No obstante, los trabajos referentes a la morfología polínica del género son más escasos y, por lo general, forman parte de un estudio más amplio a nivel de familia (Varghese, 1968; Godoy & Díez, 1987) o de tribu (Hong, 1984).

El presente trabajo, en el que se estudian todos los taxones de *Veronica* presentes en el suroeste de España, tiene como propósito aportar nuevos datos sobre la morfología del polen del género, a fin de comprobar si éstos refuerzan las diferencias encontradas en otros caracteres morfológicos y ayudan a esclarecer algo su complejidad.

MATERIAL Y MÉTODOS

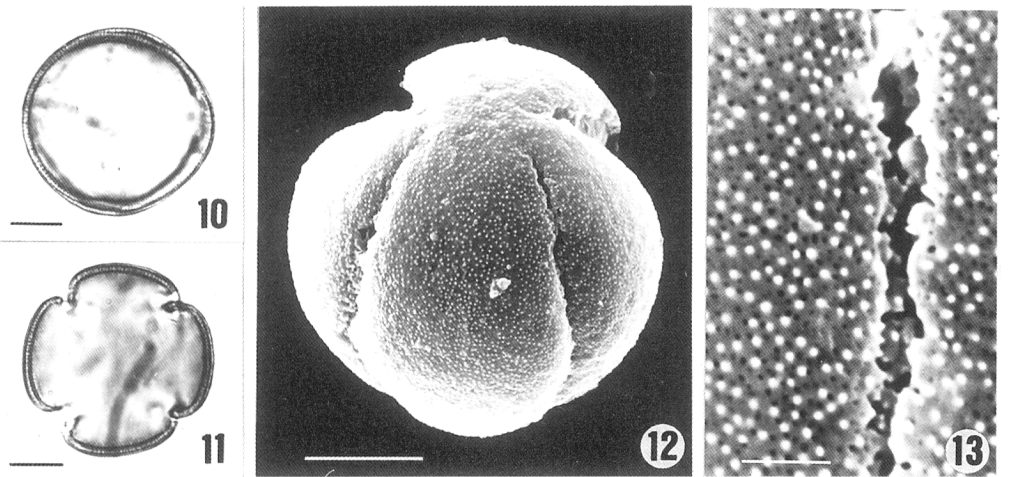
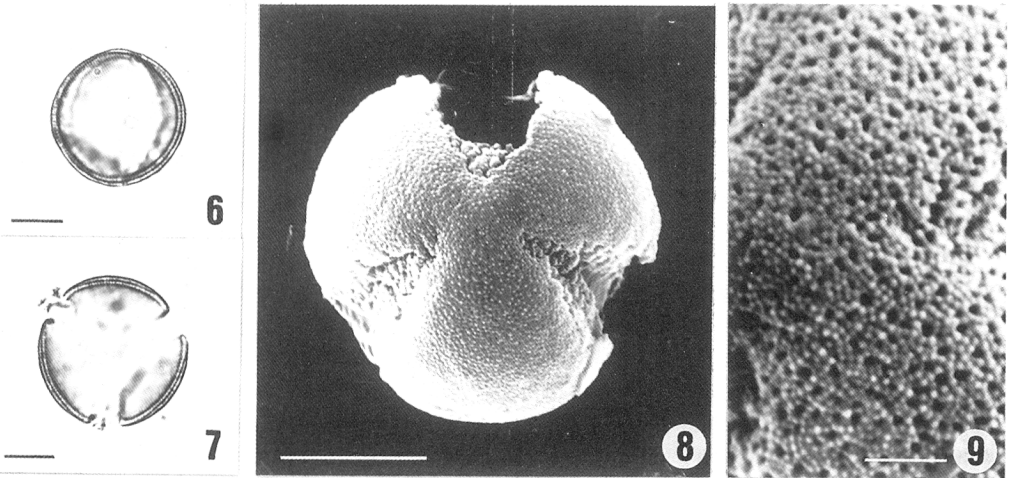
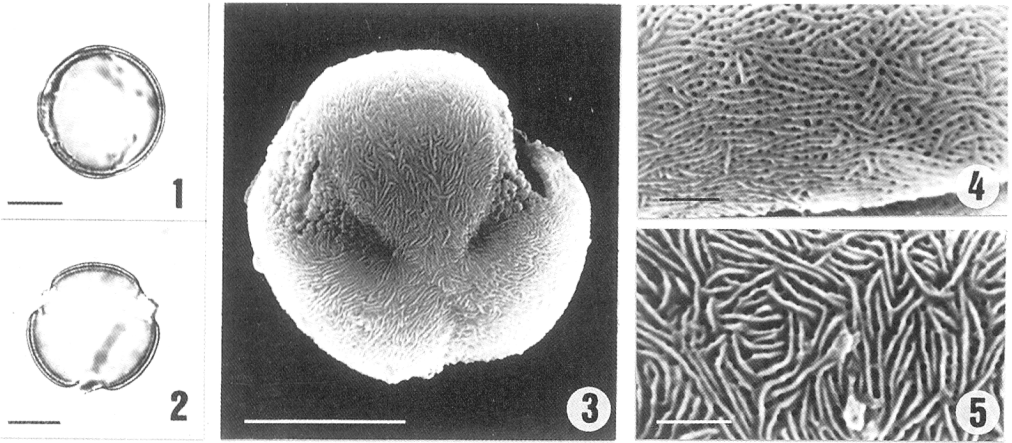
Se han estudiado 34 poblaciones pertenecientes a doce especies de *Veronica*. Las muestras proceden de material fresco fijado directamente en el campo con ácido acético glacial o FAA. El polen fue acetolizado por el método de Erdtman (1960). Una vez obtenidas las muestras se estudió al microscopio óptico (MO) la polaridad, simetría, forma, tamaño de los ejes, sistema apertural y exina. Para las dimensiones de los ejes polar (P) y ecuatorial (E) se han medido al menos 30 granos de polen en cada una de las poblaciones y alrededor de 10 para el resto de los caracteres. En aquellos casos en que el polen es pantocolpado, el

tamaño se ha obtenido con la medida del diámetro (D). El estudio de la ornamentación se ha llevado a cabo con un microscopio electrónico de barrido (MEB), colocando el polen, una vez acetolizado y deshidratado en la serie de alcoholes, en un portaobjetos y metalizándolo con oro-paladio. Todas las muestras se conservan en la Palinoteca del Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Universidad de Sevilla. La terminología adoptada es la de Punt *et al.* (1994).

RESULTADOS

El polen de los taxones estudiados de *Veronica* mayoritariamente es 3-zonocolpado, a veces 4-zonocolpado o 6-pantocolpado (tab. 1), generalmente isopolar y radiosimétrico. Circular o elíptico en visión ecuatorial y corte óptico meridiano y circular o cuadrangular en visión polar y corte óptico ecuatorial. Tamaño generalmente mediano (P = 19-37 μm , E = 20-39 μm). Aberturas simples tipo colpo terminales, con márgenes sinuosos y poco definidos. En el polen 6-pantocolpado tres aberturas presentan posición meridiana y las restantes se disponen en uno de los polos perpendiculares a las anteriores. Esta disposición ha sido denominada 3+3 por Melville (1981). Membrana apertural con gránulos densamente dispuestos. Exina de 1-2 μm de grosor con sexina y nexina prácticamente

Figuras. 1-13.- Microfotografías al MO y MEB de las especies de *Veronica* estudiadas. 1, *V. scutellata*, visión ecuatorial; 2, *V. scutellata*, visión polar; 3, *V. anagalloides*, visión polar; 4, *V. scutellata*, detalle de la ornamentación; 5, *V. persica*, detalle de la ornamentación; 6, *V. hederifolia* subsp. *hederifolia*, visión ecuatorial; 7, *V. hederifolia* subsp. *hederifolia*, visión polar; 8, *V. triphyllos*, visión polar; 9, *V. peregrina*, detalle de la ornamentación; 10, *V. cymbalaria*, visión ecuatorial; 11, *V. cymbalaria*, visión polar; 12, *V. cymbalaria*, visión polar; 13, *V. cymbalaria*, detalle de la ornamentación. En las figuras 1-3, 6-8, 10-12, escalas = 10 μm ; en las figuras 4,5,9,13, escalas = 2 μm . *Light and scanning electron micrographs of Veronica species. 1, V. scutellata, equatorial view; 2, V. scutellata, polar view; 3, V. anagalloides, polar view; 4, V. scutellata, detail of ornamentation; 5, V. persica, detail of ornamentation; 6, V. hederifolia subsp. hederifolia, equatorial view; 7, V. hederifolia subsp. hederifolia, polar view; 8, V. triphyllos, polar view; 9, V. peregrina, detail of ornamentation; 10, V. cymbalaria, equatorial view; 11, V. cymbalaria, polar view; 12, V. cymbalaria, polar view; 13, V. cymbalaria, detail of ornamentation. In figures 1-3, 6-8, 10-12, scale bars = 10 μm ; in figures 4,5,9,13, scale bars = 2 μm .*



Tipos y Taxones	Eje polar P	Eje ecuatorial E	P/E	Numero de aberturas	Ornamentación
Tipo I					
<i>V. scutellata</i>	24(25.16)27	24(25.13)27	0.96(1.00)1.08	3	Rugulada
<i>V. anagallis-aquatica</i>	26(28.82)33	24(27.67)32	1.00(1.04)1.16	3	Rugulada
<i>V. anagalloides</i>	26(27.90)30	25(26.76)28	0.96(1.03)1.11	3	Rugulada
<i>V. arvensis</i>	20(23.18)28	23(25.63)33	0.75(0.90)1.00	3	Rugulada
<i>V. polita</i>	21(25.00)28	21(23.85)27	0.95(1.04)1.18	3	Rugulada
<i>V. agrestis</i>	24(27.10)29	24(26.32)29	1.00(1.02)1.08	3	Rugulada
<i>V. persica</i>	23(28.45)35	26(31.06)35	0.80(0.90)1.10	3,4,(6)	Rugulada
Tipo II					
<i>V. praecox</i>	23(24.00)26	24(25.80)29	0.85(0.92)1.04	3	Escábrida
<i>V. triphyllos</i>	25(28.05)30	27(29.80)33	0.84(0.93)1.03	3	Escábrida
<i>V. peregrina</i>	19(20.65)22	20(21.57)23	0.86(0.95)1.05	3	Escábrida
<i>V. hederifolia</i>					
subsp. <i>hederifolia</i>	24(30.34)35	26(31.45)36	0.82(0.96)1.06	3,(4)	Escábrida
subsp. <i>triloba</i>	21(23.89)28	22(25.52)30	0.85(0.93)1.08	3	Escábrida
<i>V. cymbalaria</i>	29(31.98)37	30(35.00)39	0.82(0.90)1.00	(3),4,6	Escábrida

Tabla 1. Se indica el tipo polínico, las medidas (μm) del rango y la media de los ejes polar (P) y ecuatorial (E), la relación P/E, el número de aberturas y la ornamentación de los taxones estudiados. *Showing taxa examined arranged according to pollen types, with measurements (μm) of the mean and ranges for the polar (P) and equatorial (E) axes, shape index P/E, aperture number and type of sculpturing exine.*

iguales en grosor. Infratéctum columelado y téctum perforado. Ornamentación escábrida o rugulada.

Las características generales de la morfología polínica para cada taxón estudiado aparecen indicadas en la tabla 1.

Teniendo en cuenta la ornamentación se pueden diferenciar dos tipos polínicos:

Tipo I. Incluye polen de tamaño mediano o pequeño ($P = 20\text{-}35 \mu\text{m}$; $E = 21\text{-}35 \mu\text{m}$) con exina rugulada, en la que los muros son lisos y el téctum es perforado (figs. 1-5).

Este grupo incluye *V. scutellata*, *V. anagallis-aquatica*, *V. anagalloides*, *V. arvensis*, *V. polita*, *V. agrestis* y *V. persica*.

Tipo II. Incluye polen de tamaño mediano o pequeño ($P = 19\text{-}37 \mu\text{m}$; $E = 20\text{-}39 \mu\text{m}$) con exina escábrida, en la que los gránulos se distribuyen regularmente y el téctum es perforado (figs. 6-13).

Entre los taxones examinados, *V. praecox*,

V. triphyllos, *V. peregrina*, *V. hederifolia* subsp. *hederifolia*, *V. hederifolia* subsp. *triloba* y *V. cymbalaria* tienen polen de este tipo.

DISCUSIÓN

Los resultados confirman el carácter euripolínico del género *Veronica*, ya sugerido por Hong (1984) y Godoy & Díez (1987), siendo la ornamentación el rasgo más importantes que permite establecer dos tipos polínicos en los taxones estudiados.

El tipo I incluye las especies con granos de polen con ornamentación rugulada. Estos resultados difieren de los de otros autores como Hong (1984), quien describe el polen de *V. arvensis*, *V. persica* y *V. anagalloides* como estriado reticulado, y Varghese (1968) que describió el polen de *V. anagallis-aquatica* como 3-zonocolporado con endoaberturas circulares y ornamentación ligeramente

Sección	Taxones	Tipo semilla	Tipo polínico	Nº cromosómico (2n)
Veronica	<i>V. scutellata</i>	I	I	18
Beccabunga	<i>V. anagallis-aquatica</i>	II	I	18,36
	<i>V. anagalloides</i>	II	I	18
Pocilla	<i>V. praecox</i>	III	II	18
	<i>V. triphyllos</i>	III	II	14
	<i>V. arvensis</i>	IV	I	16
	<i>V. peregrina</i>	V	II	52
	<i>V. polita</i>	VI	I	14
	<i>V. agrestis</i>	VI	I	14,28
	<i>V. persica</i>	VI	I	28
	<i>V. cymbalaria</i>	VII	II	18,36,54
	<i>V. hederifolia</i> s.l.	VII	II	18,54

Tabla 2. Se indica la sección a la que pertenecen los taxones estudiados junto con el tipo de semilla (Juan et al., 1994) y el tipo polínico. *Showing taxa examined arranged in the three sections with both seed types (according to Juan et al., 1994) and pollen types.*

foveolada. Esto podría deberse a que los márgenes de las aberturas en el polen de *Veronica* son sinuosos y poco definidos. Además, Varghese (1968) no utilizó el MEB en su estudio. Sin embargo, Godoy & Díez (1987) estudian, en el mismo área, algunas de las especies que integran este tipo, como *V. polita*, *V. persica*, *V. anagallis-aquatica* y *V. anagalloides*, y sus resultados coinciden, en general, con los observados en este trabajo. De las especies incluidas en el tipo I, sólo *V. persica* muestra diferencias intra e interpoblacionales relacionadas con el número de aberturas. Así, en algunas poblaciones es más frecuente el polen 4-zonocolpado que el 3-zonocolpado, o viceversa. Esta variabilidad del sistema apertural puede deberse al nivel tetraploide (2n=28, Pastor, 1992) de este taxón o a su origen híbrido. Dicho origen fue establecido por Fischer (1987) por su clara posición intermedia entre *V. polita* y *V. ceratocarpa*.

El tipo II incluye taxones con ornamentación escábrida. Estos resultados, en general, están de acuerdo con los de otros

autores como Hong (1984) para *V. hederifolia* y Godoy & Díez (1987) para *V. triphyllos* y *V. cymbalaria*. Sin embargo en algunas poblaciones de *V. hederifolia* subsp. *hederifolia* se ha observado polen 4-zonocolpado, lo que puede estar relacionado con su número cromosómico hexaploide. Por otro lado, el tamaño del polen, aunque de menor importancia en este género, puede ser de cierta ayuda en el complejo *V. hederifolia*. Así, *V. hederifolia* subsp. *hederifolia* (P = 30.34 µm) muestra polen de mayor tamaño que *V. hederifolia* subsp. *triloba* (P = 23.89 µm). La variación en el tamaño podría estar relacionada con los distintos niveles poliploides presentes en el grupo de *V. hederifolia*. Según Fischer (1975), *V. hederifolia* subsp. *hederifolia* es una especie hexaploide (2n=54), mientras que *V. hederifolia* subsp. *triloba* es diploide (2n=18). Una correlación similar entre tamaño del polen y nivel de poliploidía, ha sido observada por otros autores (Gould, 1957; Bronckers, 1963; Bidault, 1964; Kessler & Larson, 1969; Hubac, 1972; Pastor, 1981 y Romero & Blanca, 1985). Además, *V. cymbalaria* se caracteriza por tener

polen 4-zonocolpado o 6-pantocolpado (rara vez 3-zonocolpado). Esta variación en el sistema apertural no fue observada por Hong (1984), que solo encontró polen 3-zonocolpado en esta especie. Esto podría deberse a los diferentes niveles de poliploidía ($2n=18, 36, 54$; Pastor, 1992) en *V. cymbalaria*.

Por todo lo expuesto anteriormente, tanto en *V. cymbalaria* como en *V. persica* y a veces en *V. hederifolia* subsp. *hederifolia*, parece existir una correlación entre el número cromosómico y el sistema apertural. Algo similar ha sido sugerido en *Ranunculaceae* (Fernández *et al.*, 1993; Diosdado *et al.*, 1995).

Según Hong (1984), *V. hederifolia* y *V. cymbalaria* pertenecen al género *Cochlidiosperma* Reichb. basándose principalmente en la ornamentación del polen. Sin embargo, el modelo de ornamentación de ambas especies también se ha encontrado en otras como *V. praecox*, *V. triphyllus* y *V. peregrina*. Por lo tanto, la morfología polínica no debería ser utilizada como evidencia para separar estas especies en dos géneros.

Los tipos polínicos establecidos en este estudio no corresponden a las tres secciones a las que pertenecen las especies estudiadas. Así, el tipo I está presente en *V. scutellata* (sect. *Veronica*), también en *V. anagallis-aquatica* y *V. anagalloides* (sect. *Beccabunga*), y en varios taxones de la sect. *Pocilla*, como *V. arvensis*, *V. polita*, *V. agrestis* y *V. persica*. El otro tipo polínico se presenta en las restantes especies estudiadas de la sect. *Pocilla*.

Los taxones incluidos en el tipo I son macromorfológicamente diferentes. Este grupo comprende dos especies con flores en racimos axilares y cinco taxones anuales con flores solitarias terminales o en racimos axilares. Además, estas especies también muestran diferencias significativas en otros caracteres morfológicos o ecológicos. Del mismo modo, el tipo II comprende seis taxones con características diferentes, a pesar de que todos están incluidos en la sección *Pocilla*. Por

ejemplo, *V. hederifolia* s.l. y *V. cymbalaria*, desde un punto de vista macromorfológico, son muy diferentes del resto de los taxones. En un estudio previo sobre la morfología de las semillas de *Veronica* del suroeste de España, Juan *et al.* (1994) establecieron siete tipos morfológicos, frente a los dos tipos polínicos propuestos en el presente estudio. Dentro de cada tipo de semillas, la morfología del polen es constante (tab. 2).

APÉNDICE

Material estudiado

- V. scutellata* L.: **Huelva**, Díez, Fernández & Juan (SEV 135076).
V. anagallis-aquatica L.: **Huelva**, Fernández & Juan (SEV 135078); **Badajoz**, Juan & Pastor (SEV 136253).
V. anagalloides Guss.: **Córdoba**, Juan & Pastor (SEV 135082).
V. triphyllus L.: **Córdoba**, Fernández & Juan (SEV 135083); idem, Fernández & Juan (SEV 135135); idem, Fernández & Juan (SEV 135184).
V. praecox All.: **Córdoba**, Juan & López (SEV 135085); **Jaén**, Arista, Juan & Ortiz (SEV 136252).
V. arvensis L.: **Cádiz**, Fernández & Juan (SEV 135087); **Córdoba**, Fernández & Juan (SEV 135143); **Huelva**, Juan & López (SEV 135091); **Sevilla**, Arista (SEV 135142).
V. peregrina L.: **Sevilla**, Juan (SEV 135093); idem, *Santa-Bárbara* (SEV 135094).
V. polita Fries: **Córdoba**, Fernández & Juan (SEV 135095); **Sevilla**, Arista & Juan (SEV 135139).
V. agrestis L.: **Córdoba**, Juan & López (SEV 135101).
V. persica Poiret: **Córdoba**, Ortiz (SEV 135103); idem, Juan & Pannell (SEV 136254); **Huelva**, Juan & López (SEV 135104); **Sevilla**, López (SEV 135106).

- V. cymbalaria* Bodard: **Cádiz**, Arista & Juan (SEV 136255); **Jaén**, Arista (SEV 136256); **Sevilla**, Juan & Pastor (SEV 135112).
- V. hederifolia* L. ssp. *hederifolia*: **Córdoba**, Fernández & Juan (SEV 135113); idem, Fernández & Juan (SEV 136257); **Huelva**, Juan & López (SEV 136258); **Sevilla**, Juan & Pastor (SEV 135117); idem, Juan & Pastor (SEV 136259); idem, Juan & Pastor (SEV 136260).
- V. hederifolia* L. ssp. *triloba* (Opiz) Celak: **Córdoba**, Fernández & Juan (SEV 135119); idem, Fernández & Juan (SEV 136261); **Sevilla**, Juan & Pastor (SEV 135120).

BIBLIOGRAFÍA

- BIDAULT, M. -1964- Relations entre la polyploidie, les longueurs des cellules épidermiques et le diamètre des grains de pollen chez quelques types de *Festuca ovina* L. s. l. *Bull. Soc. Bot. France* 111: 111-119.
- BRONCKERS, F. -1963- Variation polliniques dans une série d'autopolyploïdes artificiels d'*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Pollen & Spores* 5: 233-238.
- DIOSDADO, J.C., I. FERNÁNDEZ y J. PASTOR -1995- Morfología polínica de *Ranunculus* L. sect. *Chrysanthe* (Spach) L. Benson en la Península Ibérica. *Candollea* 50: 14-24.
- ERDTMAN, G -1960- The acetolysis method. *Sven. Bot. Tidskr.* 54: 561-564.
- FERNÁNDEZ, I., J.C. DIOSDADO y J. PASTOR -1993- Morfología polínica de *Ranunculus* L. sect. *Flammula* (Webb ex Spach) Freyn en la Península Ibérica. *Candollea* 48: 321-329.
- FISCHER, M.A. -1975- The *Veronica hederifolia* group: Taxonomy, Ecology and Phylogeny. In S. M. WALTERS (ed.). *European Floristic and Taxonomic studies*. Conference Reports of the Botanical Society of the British Isles 15: 48-60.
- FISCHER, M.A. -1987- On the origin of *Veronica persica* (Scrophulariaceae) - a contribution to the history of a neophytic weed. *Pl. Syst. Evol.* 155: 105-132.
- GADELLA, T. & E. KLIPHÜIS -1975- Cytological observations in the *Veronica hederifolia* complex in Denmark. *Bot. Tidssk.* 69: 245-247.
- GADELLA, T. & E. KLIPHÜIS -1976- Some critical remarks on *Veronica hederifolia* L. in the Netherlands. *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen (Amsterdam) ser. C* 79: 61-73.
- GODOY, M.C. & M.J. DÍEZ -1987- Scrophulariaceae. In B. VALDÉS et al. (eds.). *Atlas polínico de Andalucía Occidental*. Sevilla, 297-307.
- GOULD, F.W. -1957- Pollen size as related to polyploidy and speciation in the *Andropogon saccharoides*-*A. barbinodis* complex. *Brittonia* 9: 72-79.
- HONG, D. -1984- Taxonomy and evolution of the *Veronica* (Scrophulariaceae) with special reference to palynology. *Opera Bot.* 75: 5-60.
- HUBAC, J.M. -1972- Relations entre les dimensions du pollen et le niveau de polyploidie dans le complexe du *Campanula rotundifolia* L. s. l. *Bull. Soc. Bot. France* 119: 279-286.
- JOHGH, S.E. & J.H. KERN -1973- De variabiliteit van *Veronica hederifolia* L. in Nederland. *Gorteria* 6: 202-203.
- JUAN, R., J. PASTOR e I. FERNÁNDEZ -1994- Seed morphology in *Veronica* L. (Scrophulariaceae) from south-west Spain. *Bot. J. Linn. Soc.* 115: 133-143.
- KESSLER, L.G. & D.A. LARSON -1969- Effect of polyploidy on pollen grain diameter and other exomorphic exine features in *Tridax coronopifolia*. *Pollen & Spores* 11: 203-221.
- LI, H.L. -1952- A revision of the genus *Pedicularis* in China, Part 1. *Proceeding of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 10: 205-378.
- MELVILLE, R. -1981- Surface tension, diffusion and the evolution and morphogenesis of pollen aperture patterns. *Pollen & Spores* 23: 179-203.
- PASTOR, J. -1981- Estudio palinológico del género *Allium* en la Península Ibérica y Baleares. *Bot. Macaronésica* 8-9: 189-214.
- PASTOR, J. (ed.) -1992- *Atlas cromosómico de la Flora vascular de Andalucía Occidental*. Universidad de Sevilla, 542 pp.
- PEEV, D.R. -1982- Different substitution of leaf flavones in the *Veronica hederifolia* group (Scrophulariaceae). *Pl. Syst. Evol.* 140: 235-242.
- PENNELL, F.W. -1921a- *Veronica* in North and South America. *Rhodora* 23: 1-22.
- PENNELL, F.W. -1921b- *Veronica* in North and South America. *Rhodora* 23: 29-41.

- PUNT, W., S. BLACKMORE, S. NILSSON & A. LE THOMAS -1994- *Glossary of pollen and spores terminology*. LPP Foundation, Utrecht, 71 pp.
- ROMERO, A.T. & G. BLANCA -1985- Variabilidad polínica del género *Agrostis* en la Península Ibérica. *Anales Asoc. Palinol. Lengua Esp.* 2: 207-214.
- VALDÉS, B. -1987- Scrophulariaceae. In B. VALDÉS et al. (eds.). *Flora Vascular de Andalucía Occidental*, 2. Barcelona, 486-547.
- VARGHESE, T.M. -1968- Studies in the family Scrophulariaceae. II Pollen morphology. *J. Palynol.* 4: 91-97.
- WILLIS, J.C. -1966- *A dictionary of the flowering plants and ferns*. Cambridge, 1214 pp.
- YAMAZAKI, T. -1957- Taxonomical and phylogenetic studies of Scrophulariaceae - Veronicaceae with special reference to *Veronica* and *Veronicastrum* in Eastern Asia. *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo*, sec. 3, 7: 91-162.

Aceptado para su publicación en Mayo de 1997

Dirección de los autores. Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Apartado 1095, 41080 Sevilla.