

Características y fertilidad del polen en el género *Fedia* Gaertner (*Valerianaceae*)

Nereida Xena de Enrech¹, Joël Mathez² y Arnaud Martin²

1. Universidad Central de Venezuela. Instituto de Biología Experimental. Centro de Botánica Tropical. Apartado postal 47114. Los Chaguaramos. Caracas 1041-A. Venezuela
2. Université de Montpellier II. Institut de Botanique. 163 rue Auguste Broussonet. 34000 Montpellier. France

Manuscrito recibido en febrero de 1995

Resumen

Se presentan los principales caracteres morfológicos del polen de todos los taxa que componen el género *Fedia*. Los granos fueron examinados utilizando tanto microscopio de luz como microscopio electrónico de barrido. Todos los granos son tricolpados, y la membrana de los colpos es siempre granulada-ecuinada. Los caracteres más resaltantes son el aspecto triangular de los granos en vista polar, la presencia de un halo que rodea las aperturas, la exina siempre microecuinulada y con columelas en los polos, cortas, robustas y ramificadas en la zona distal. El tamaño de los granos es variable y el análisis de varianza realizado sobre este carácter muestra que existen diferencias significativas entre los taxa. La presencia de plantas con diferentes proporciones de polen estéril está limitada a poblaciones localizadas en zonas de contacto entre los taxa.

Palabras clave: exina, *Fedia*, fertilidad del polen, morfología del polen, *Valerianaceae*.

Abstract. Pollen characteristics and fertility in genus *Fedia* Gaertner (*Valerianaceae*)

This paper presented the main pollen characters for all the taxa of genus *Fedia*. The pollen has been examined using light and scanning electron microscopy. All the grains are tricolpate with granular-echinate colpus membrane. The more important features are the triangular shape in polar outline, a characteristic halo surrounding the apertures, the always micro-echinate exine and the shorted, robusts and branched columellae at the poles. The pollen size is variable and the variance analysis shows significant differences between the taxa. The presence of plants with different degrees of sterile pollen is limited to populations localized in intertaxa contact zones.

Key words: exine, *Fedia*, pollen fertility, pollen morphology, *Valerianaceae*.

Introducción

Los caracteres polínicos de la familia Valerianaceae

La morfología general del polen de las valerianáceas ha sido descrita por varios autores (Blankenhorn, 1978; Clarke, 1978; Clarke & Jones, 1977; Díez, 1987;

Erdman, 1952; Patel & Skavarla, 1979; Verlaque, 1983; Wagenitz, 1956). Recapitulando estas descripciones, se pueden describir los granos como isopolares; de tamaño variable (27 a 78 μm en eje polar), P/E de 0.8 a 1.3; tricolpados, presentando un «halo» (interpretado por Clarke & Jones, 1977; Clarke, 1978) observable al microscopio óptico como una banda clara que rodea las aperturas; el margen del colpus siempre delgado y la membrana de la apertura provista de espinas y gránulos de diversos tipos, resistentes a la acetólisis.

La exina, siempre tectada, puede ser psilado-perforada y punteada, equinulada (espinas mayores a 1 μm de largo) o microequinulada (espinas de talla menor a 1 μm). En algunos casos, las espinas están colocadas sobre elevaciones de la exina tipo verruga (verrugoso-equinulada). En cuanto a la estructura de la exina, la zona infiractal ha sido descrita como formada por un estrato columelar y la nexina constituida exclusivamente por la capa basal de borde interno irregular, estando la endexina siempre ausente. Las columelas son robustas, simples o ramificadas en el extremo distal.

A pesar de la aparente uniformidad del polen de las *Valerianaceae*, ciertos autores han distinguido varios tipos que permiten agrupar sus taxa de acuerdo a sus caracteres polínicos. Así, Clarke (1978) conforma los grupos *Valeriana* y *Valerianella*; Patel & Skavarla (1979) los tipos *Nardostachys* y *Centranthus* y Díez (1987) reconoce los tipos *Centranthus calcitrapae*, *Fedia cornucopiae*, *Valeriana tuberosa* y *Valerianella coronata*.

Clarke (1978) separa sus dos grupos por una característica estructural: la presencia o ausencia de columelas ramificadas. Esta ausencia está generalmente acompañada por una exina de espesor uniforme en todo el grano, y una esculturación equinulada y muchas veces verrugosa. Por su parte, Patel & Skavarla (1979), separan sus dos tipos por una característica de la esculturación de la exina: la presencia o ausencia de verrugas. El género que se separa de esta regla es el género *Valeriana*, considerado en su sentido amplio, es decir incluyendo los taxa suramericanos, tratados modernamente como secciones de *Valeriana* (Eriksen, 1989a; 1989b; Xena de Enrech, 1992; 1993). Por su parte, Díez (1987) trabajando con los cuatro géneros y diez especies de valerianáceas presentes en Andalucía occidental, separa el tipo *Fedia cornucopiae* por su polen triangular en vista polar (contrastando con el polen circular en vista polar del resto de los géneros), el tipo *Valeriana tuberosa* por su exina verrugosa, y a los tipos *Centranthus calcitrapae* y *Valerianella coronata* (exina sin verrugas) por las dimensiones de los granos, muchos más pequeños (eje polar 27-42 μm) de este último taxon.

En cuanto a la interpretación evolutiva de estas características, Clarke (1978) sugiere ciertas tendencias, como el espesamiento preferencial de la exina en los polos, la ramificación de las columelas, el aumento general del espesor de la exina, el aumento del tamaño del grano y la disminución del tamaño de las espinas. Sin embargo, Verlaque (1983) en la familia *Dipsacaceae* (estrechamente relacionada con la *Valerianaceae*), constata una tendencia general en la esculturación de la exina a ser cada vez más complicada. Igualmente Xena de Enrech (1993) constata en ciertas valerianas venezolanas la presencia de complicadas escultu-

raciones de la exina, en taxa considerados como avanzados, así como una relación entre el tamaño del polen y el tamaño noral. Ante estas aparentes contradicciones parece prudente, por el momento, analizar las características polínicas de cada taxon de las valerianáceas dentro de su propio contexto.

Constitución del género Fedia

El género *Fedia* Gaertn. (emend. Moench.) está constituido por pequeñas plantas anuales de invierno, con flores hermafroditas, dicógamas y entomófilas, distribuidas en la cuenca mediterránea occidental y meridional. Está compuesto taxonómicamente, de acuerdo a las últimas revisiones, por tres especies, *F. cornucopiae* (L.) Gaertn., *F. graciliflora* Fish. & Meyer y *F. pallescens* (Maire) Mathez (Mathez, 1984; Xena de Enrech, 1987; Xena de Enrech & Mathez, 1989), las dos últimas comportan varios grupos subespecíficos: *F. graciliflora* subsp. *graciliflora* (var. *graciliflora* y var. *insularis*), *calycina*, *diana*, *snassenorum* y *sulcata* (var. *sulcata* y var. *longiflora*); *F. pallescens* subsp. *pallescens* e *hirsuta*. Todos los taxa presentan heterocarpía en mayor o menor grado (frutos persistentes y caducos morfológicamente diferentes, sobre la misma planta), y además un polimorfismo intrapoblacional a nivel de los frutos caducos que se traduce en la presencia de dos hasta seis «morfos» dentro de una misma población.

Antecedentes sobre el estudio del polen de Fedia

Tanto Clarke (1978) como Patel & Skavarla (1979) incluyeron la especie *Fedia cornucopiae* en sus estudios sobre el polen de las valerianáceas. Desgraciadamente, la tendencia en ese momento, era la de considerar a *Fedia* como una especie monotípica, por lo cual es imposible determinar exactamente la identidad del material estudiado por estos autores. De acuerdo con Clarke, el polen de *Fedia* es de tamaño mediano (54-62 x 43-51 µm); P/E = 1.21-1.29; vista polar triangular con esquinas redondeadas; aperturas largas, ensanchadas al ecuador, y de extremos redondeados; exina espesa en los polos (3 µm en el centro del intercolpo, 7 µm en los polos); columelas ramificadas, ornamentación equinulada (espinas 1.0-1.5 µm de alto), sin verrugas; aspecto triangular de los granos en vista polar, excepcional en la familia. Por su parte Patel & Skavarla señalan (sólo se comentan las informaciones complementarias o contradictorias) la presencia de granos «grandes» (61 x 45 µm) y granos «pequeños» (50 x 36 µm); ornamentación microequinulada, con espinas agudas; endoapertura ausente. Estas discrepancias pueden interpretarse como consecuencia del estudio de material de origen geográfico y taxonómico diferente, como se verá más adelante.

Díez (1987), aunque considera en Andalucía la presencia de dos especies de *Fedia* (*F. cornucopiae* y *F. scorpioides*), éstas son consideradas por los autores del presente trabajo como una sola: *F. cornucopiae*, considerándose a *F. scorpioides* como un morfo intrapoblacional para el tipo de fruto (Mathez, 1984; Mathez & Xena, 1985a,b; Xena de Enrech, 1987; Xena de Enrech & Mathez, 1990). Este autor reporta para el polen del género entre otras características,

una relación P/E = 1.03-1.25; tamaño grande: P= 48-59 μm , E=42-55 μm ; una exina de c. 4 μm de espesor tanto en la mesocolpia como en la apocolpia, con sexina aproximadamente dos veces más gruesa que la nexina; tectum completo; superficie psilada, con perforaciones pequeñas y escasas y con elementos supratractales tipo espínula (c. 0.75 μm).

La única información palinológica comparativa entre taxa de *Fedia* anterior al presente trabajo es la presentada por Panelatti (1961), referente al polen proveniente de tres poblaciones de *Fedia* de Marruecos. Las localidades son Knitra (NE de Rabat), Mehdiya y Ben-Slimane. A partir de las descripciones de este autor, el polen analizado en Mehdiya es más pequeño (E = P = 45-50 μm) y más redondeado que el correspondiente a Knitra (64-60.5 x 63-57 μm). En todos los casos las espinas son muy pequeñas (0.5 μm), la membrana de la apertura tiene numerosos gránulos y espinas (siendo éstas diferentes a las del tectum) y el polen es homogéneo dentro de las poblaciones. Los granos procedentes de Ben-Slimane mostraron, según la interpretación de este autor, una superficie finamente verrugosa.

Estas observaciones puntuales sobre el polen de *Fedia* vistas en conjunto, muestran la necesidad de emprender a la luz de las últimas conclusiones taxonómicas y biosistemáticas sobre el género, un estudio detallado sobre las características polínicas del mismo, a nivel poblacional, subespecífico y específico que resuelva las contradicciones y permita evaluar su potencial en la interpretación de la filogenia del grupo. Este es el objetivo del presente trabajo.

Materiales y métodos

Material biológico

Las anteras utilizadas como fuente de polen de *Fedia* fueron obtenidas tanto de plantas mantenidas en cultivo en invernadero en el Jardín Botánico de Montpellier, Francia, como de muestras de herbario. En ambos casos el material de origen provenía de las colecciones efectuadas en su mayoría por los autores en 34 poblaciones naturales del sur de España, Sicilia y norte de África (Marruecos, Argelia). La localización exacta de estas poblaciones y la precisión sobre si las anteras utilizadas provenían o no de plantas cultivadas se especifica en el anexo 1. La numeración utilizada para señalarlas es la misma que han utilizado los autores en otras publicaciones sobre el género. La numeración utilizada para los taxa en los anexos 2, 3 y 4 se corresponde de la siguiente manera:

- 1 = *Fedia cornucopiae* (L.) Gaertner
- 2 = *Fedia pallescens* (Maire) Mathez subsp. *pallescens*
- 3 = *Fedia pallescens* (Maire) Mathez subsp. *hirsuta* (Emberger & Maire) Mathez & Xena
- 4 = *Fedia graciliflora* Fisch. & Meyer subsp. *snassenorum* Mathez & Xena
- 5 = *Fedia graciliflora* Fisch. & Meyer subsp. *graciliflora*
var. *graciliflora*
var. *insularis* Mathez & Xena

6 = *Fedia graciliflora* Fisch. & Meyer subsp. *calycina* (Maire) Mathez & Xena

7 = *Fedia graciliflora* Fisch. & Meyer subsp. *sulcata* (Pomel) Mathez & Xena
var. *sulcata*

var. *longiflora* Mathez & Xena

8 = *Fedia graciliflora* Fisch. & Meyer subsp. *diana* Mathez & Xena

Morfología y estructura de los granos de polen

Para el examen al microscopio electrónico de barrido (MEB), las anteras obtenidas de plantas en cultivo (material fresco) o de muestras de herbario, fueron acetolizadas según la metodología de Erdtman (1969) modificada y adaptada por el Laboratorio de Palinología de la Universidad Autónoma de Barcelona (España), donde se realizó esta parte del trabajo. Los granos se deshidrataron por medio de ácido acético glacial; se centrifugaron a 2500-3000 r.p.m./3 min y se decantaron, adicionándose el líquido acetolítico recién preparado: anhídrido acético puro + H₂SO₄ concentrado (9:1); después de agitar el preparado se calentó en baño de María bajo campana durante 5-15 min hasta ebullición del agua; por último se filtró el preparado (filtro millipore) y se mantuvo en estufa.

Los granos de polen ya acetolizados fueron observados y fotografiados en un MEB de tipo Super-III A (I.S.I.), en el Centro de Microscopía Electrónica de la Universidad Autónoma de Barcelona. Las observaciones se centraron en las esculturaciones de la exina y en las aperturas. Se fotografiaron los granos en vista polar y ecuatorial, así como detalles de las espinas y de las aperturas. Los granos partidos por efecto de la centrifugación fueron utilizados para la observación de la estructura interna de la exina.

Para el examen al microscopio óptico, las anteras se aplastaron directamente sobre láminas portaobjeto en una gota de glicerina coloreada con verde de metilo. Después de retirar los restos de la antera, las preparaciones fueron cubiertas y selladas con *glyceel*. Así preparadas, las láminas fueron conservadas en refrigeración por un período de seis meses antes de ser utilizadas. Esta precaución se tomó en razón de la posibilidad de que ocurriera un aumento de volumen en los granos durante algunos meses después de la preparación de las láminas. Las observaciones, dibujos y fotografías fueron efectuadas con un aumento de 450 x.

Dimensiones del polen fértil. Análisis de variancia

Las medidas de los granos se efectuaron con micrómetro ocular. Se determinaron para cada población los valores de *P* (longitud del eje polar) y *E* (diámetro ecuatorial) en base a una cantidad de medidas variable entre 5 y 45 de acuerdo al material disponible. Sin embargo, siempre se efectuaron más de 50 mediciones en cada taxon, obteniéndose 892 valores de *P* y *E* para el género. El espesor de la exina en los polos se midió en 162 granos. Sobre estas medidas se efectuó un análisis de variancia de un factor, utilizando el procedimiento GLM del programa SAS (1987) con utilización del test de Tukey.

Estimación de la proporción de polen fértil y de polen estéril

En casi todas las preparaciones del polen de *Fedia* se observa la presencia en proporción variable, de granos estériles, los cuales se identificaron: 1. por su tamaño reducido y forma elipsoidal; 2. no colorearse con verde de metilo, y 3. no mostrar poder germinativo en solución de sacarosa a una concentración que provoca la germinación de los granos «normales». Para establecer la importancia de esta observación, se realizaron contajes del contenido de polen por flor, en un número de individuos variable en cada población. La proporción fue establecida en 135 flores provenientes de 95 individuos, con el objeto de determinar si en las poblaciones con una elevada proporción de polen estéril, esta proporción correspondía a una característica de ciertas flores aisladas, de todas las flores de un individuo preciso, o de todos los individuos censados en la población. Para ello se efectuaron varios análisis de variancia jerárquicos (taxon, población, individuo) utilizando el procedimiento GLM del programa SAS (1987).

Resultados y su discusión

Morfología

La forma de los granos fértiles al microscopio óptico es isopolar, esférica o ligeramente elíptica ($P/E = 0.8-1.1$) en vista ecuatorial y triangular en vista polar. Tricolpado, los colpos miden entre 30 y 40 μm , y poseen extremidades redondeadas. El halo que rodea las aperturas está claramente marcado en todos los casos.

El estudio morfológico de los granos fértiles efectuado por medio de la microscopía electrónica de barrido permite precisar los aspectos siguientes:

Estructura de la exina (figura 1): tectum continuo; infratectum con columelas cortas, robustas y ramificadas en la zona distal (b,d); superficie interna de la nexina rugosa (a,c); presencia eventual de una zona interna del tectum granulosa (d).

Forma de los granos: esférica (equiaxial) o ligeramente elíptica (breviaxial o longiaxial) en vista ecuatorial (figura 2 a,b,c,d); claramente triangular en vista polar (figura 3 a,b,c,d).

Aperturas (figura 4 a,b,c,d,e): siempre tres, con extremos más o menos redondeados; membrana de las aperturas provista de esculturaciones de formas variables (gránulos o espínulas), pero siempre diferentes a las espínulas de la exina; margen de la apertura provisto de una hilera de espínulas.

Superficie de la exina: ausencia de verrugas; siempre microequinulada (longitud máxima medida en las espínulas = 1 μm); las espínulas siempre agudas (figura 5 a,b,c,d); presencia eventual de una superficie levemente plegada (figura 6 a,b; posible artefacto); presencia eventual de una superficie granulosa (figura 7 a,b).

Estos resultados coinciden en su gran mayoría con los de la literatura, exceptuando la ausencia en nuestro material de espinas (macroespinas) y de microperforaciones en la superficie de la exina. Se confirma, por lo tanto, la uniformidad

morfológica del polen de *Fedia*, eliminándose así la posibilidad de utilizar este tipo de caracteres como diagnósticos en los estudios taxonómicos del género.

Grosor de la exina en los polos

A partir del material preparado para su observación al microscopio óptico se obtuvieron las medidas de la exina en los polos (anexo 2) y las medidas del eje polar *P* y el diámetro ecuatorial *E* (anexo 3).

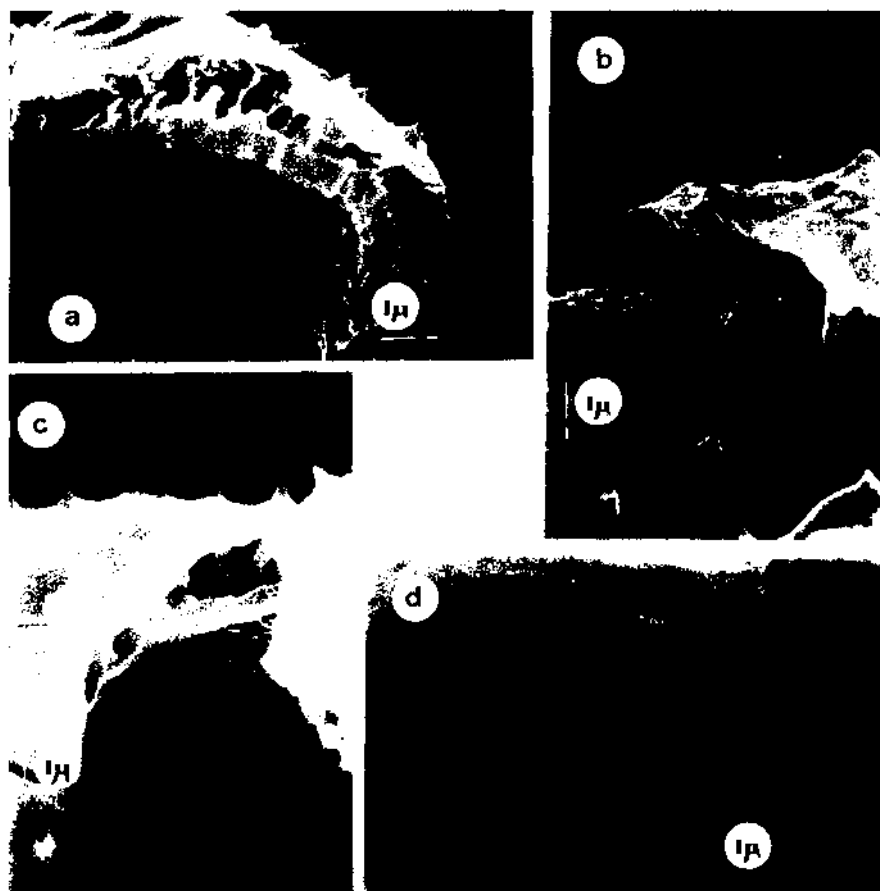


Figura 1. Estructura de la exina del polen de *Fedia*. a, b, c. pob. 128 (*F. graciliflora* subsp. *diana*). d. pob. 134 (*F. graciliflora* subsp. *graciliflora*). a, c. Ruptura de la exina en el polo: columelas robustas ramificadas en el extremo distal; nexina constituida exclusivamente por la capa basal ensanchada y de borde interno irregular. b. Ruptura de la exina fuera del polo: estrato de la capa basal muy delgado. d. Ruptura de la exina en el polo: columelas robustas, ramificadas en el extremo distal; capa basal ensanchada; presencia de una zona granulosa debajo del tectum.

En todos los taxa de *Fedia* los granos presentan la exina ensanchada en los polos. Los valores encontrados oscilan entre $2.4\ \mu\text{m}$ y $4\ \mu\text{m}$ (anexo 2). Estos valores son considerablemente más pequeños que los citados por Clarke ($7\ \mu\text{m}$) y por Patel & Skavarla ($6\ \mu\text{m}$), pero cercanos a los valores dados por Panelatti para el material proveniente de Mehdiya: $2.8\ \mu\text{m}$ (*F. pallescens* subsp. *pallescens*, para este taxon el valor promedio obtenido en este trabajo es de $3\ \mu\text{m}$).

El análisis de varianza de un factor sobre este carácter muestra una diferencia significativa entre los taxa ($F[7,175] = 22.03, P < 0.001$). La prueba de Tukey (nivel de significación, 05) pone en evidencia la presencia de tres grupos de acuerdo con los valores promedio. El primer grupo está constituido únicamente por *F. pallescens* subsp. *hirsuta* ($2.43\ \mu\text{m}$); el segundo grupo contiene cinco taxa: *F. graciliflora* subsp. *sulcata* ($2.9\ \mu\text{m}$), *F. graciliflora* subsp. *graciliflora* ($2.98\ \mu\text{m}$), *F. pallescens* subsp. *pallescens* ($3\ \mu\text{m}$), *F. graciliflora* subsp. *diana* ($3.06\ \mu\text{m}$) y *F. cornucopiae* ($3.2\ \mu\text{m}$); el tercer grupo está compuesto por *F. graciliflora* subsp. *calycina* ($3.60\ \mu\text{m}$) y la subsp. *snassenorum* ($3.64\ \mu\text{m}$).

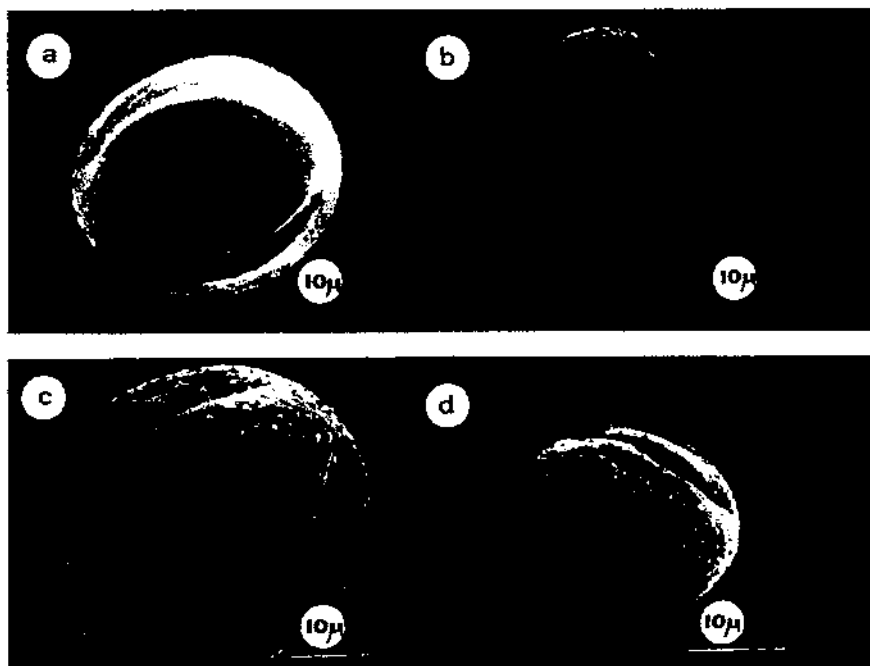


Figura 2. Forma ligeramente elíptica del polen de *Fedia* en vista ecuatorial al microscopio de barrido. a. *F. cornucopiae* (pob. 78); b. *F. graciliflora* subsp. *snassenorum* (pob. 92); c. *F. graciliflora* subsp. *graciliflora* (pob. 134); d. *F. pallescens* subsp. *pallescens* (pob. 71).

El espesamiento de la exina en los polos provoca un aumento del valor P/E de los granos de polen en las valerianáceas y dipsacáceas, como ha sido señalado por Verlaque (1984). En el caso particular de los taxa de *Fedia*, igualmente pudo corroborarse una correlación entre el espesor de la exina en los polos y el valor de la relación P/E (figura 9). Así se explica el paso de la condición ligeramente breviauxial a longiauxial en los granos de *Fedia*.

Tamaño de los granos de polen

El tamaño de los granos (eje polar) es considerablemente variable, habiéndose obtenido los valores más bajos en *Fedia pallescens* subsp. *pallescens* ($X = 50.1 \mu\text{m}$), *F. pallescens* subsp. *hirsuta* ($X = 51.5 \mu\text{m}$) y *F. graciliflora* subsp. *sulcata* ($X = 53.7 \mu\text{m}$). Estos tres taxa se caracterizan por poseer las flores de menor tamaño y, por lo tanto, con los tubos de corola y pistilos más cortos dentro del género (Xena de Enrech & Mathez, 1990).

Esta relación positiva entre el tamaño de los granos de polen y el de las flores correspondientes, ha sido también observada en ciertas valerianas surameri-

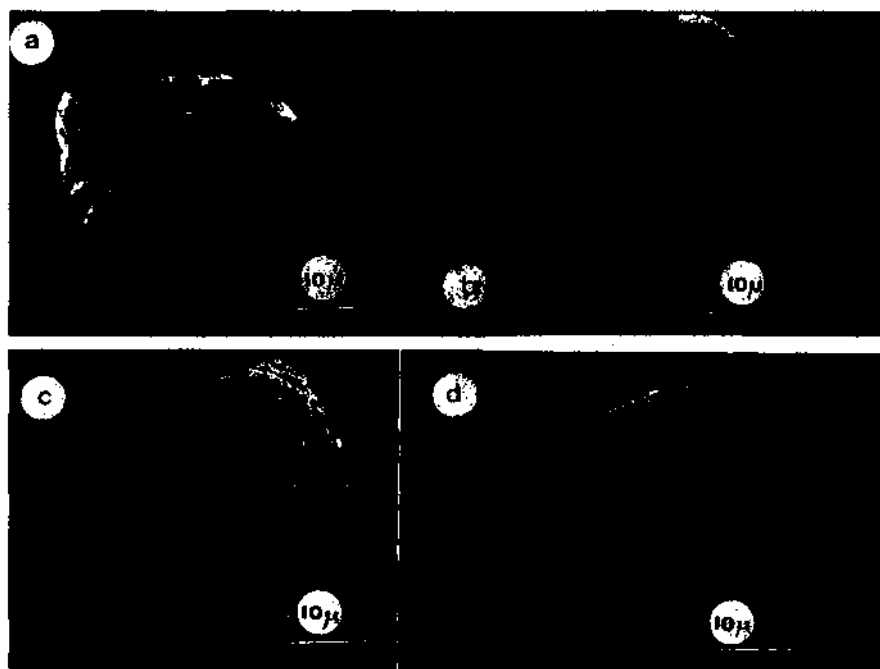


Figura 3. Forma triangular del polen de *Fedia* en vista polar. a. *F. cornucopiae* (pob. 4); b. *F. graciliflora* subsp. *snassenorum* (pob. 92); c. *F. graciliflora* subsp. *graciliflora* (pob. 134); d. *F. pallescens* subsp. *hirsuta* (pob. 146).

canas (Xena de Enrech, 1993). Probablemente, existe una interdependencia entre la longitud del estilo y/o la profundidad del estigma; un mayor tamaño del polen garantizaría los recursos suficientes para desarrollar el tubo polínico antes de que éste reciba recursos exógenos del tejido de transmisión del estilo. Esta relación entre el tamaño del polen y de otras estructuras florales ha sido descrita en casos de plantas heterostíficas (Dowrick, 1956). Más recientemente Cruden &

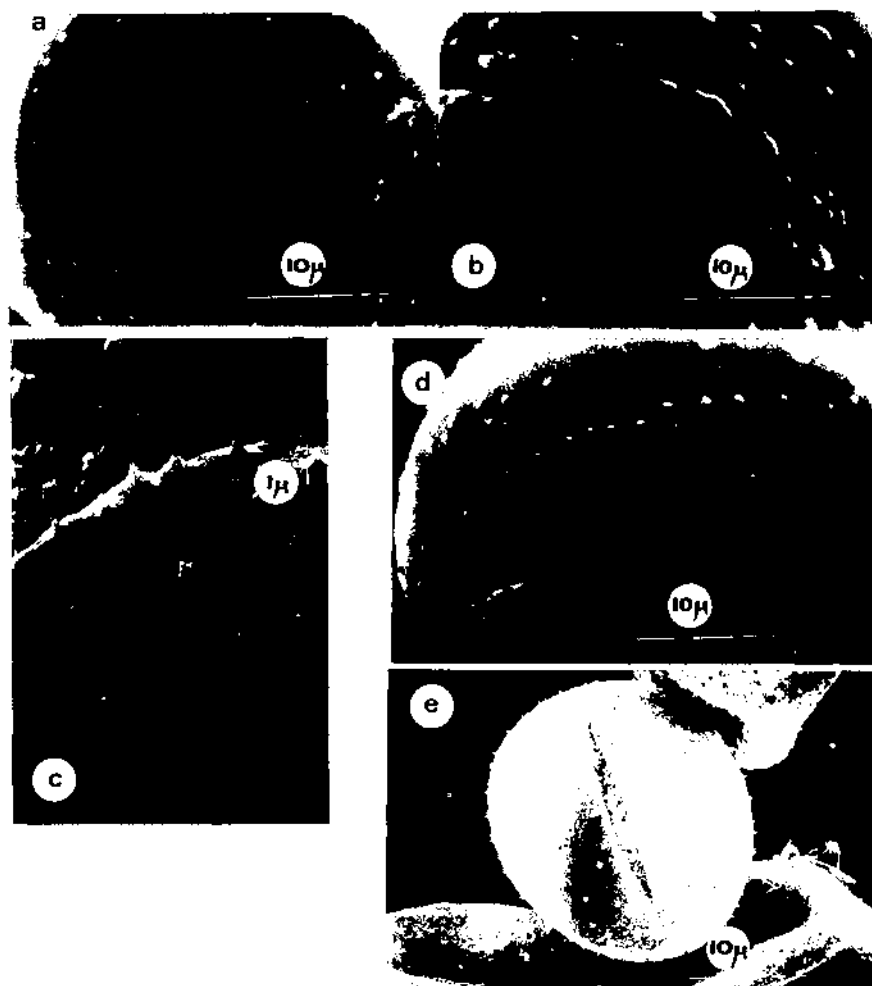


Figura 4. Aperturas del polen de *Fedia*: extremos ligeramente redondeados, margen con línea de espinas, membrana colpal provista de esculturas diferentes a las de la exina. a. *F. cornucopiae* (pob. 78); b. *F. graciliflora* subsp. *snassensorum* (pob. 94); c. *F. graciliflora* subsp. *graciliflora* (pob. 134); d. *F. graciliflora* subsp. *graciliflora* (pob. 137); e. *F. pallescens* subsp. *hirsuta* (pob. 86).

Lyon (1985) encuentran solamente una correlación significativa funcional entre el tamaño del grano y la profundidad del estigma. Sin embargo, estos autores no descartan que en algunos casos la correlación positiva entre la longitud del estilo y el volumen del grano de polen en especies cercanas refleje más un aspecto filogenético que funcional. Podría ser el caso en las valerianáceas.

En el resto de los grupos los valores máximos encontrados para el eje polar coinciden con los señalados en la literatura; en cambio en nuestro material no se

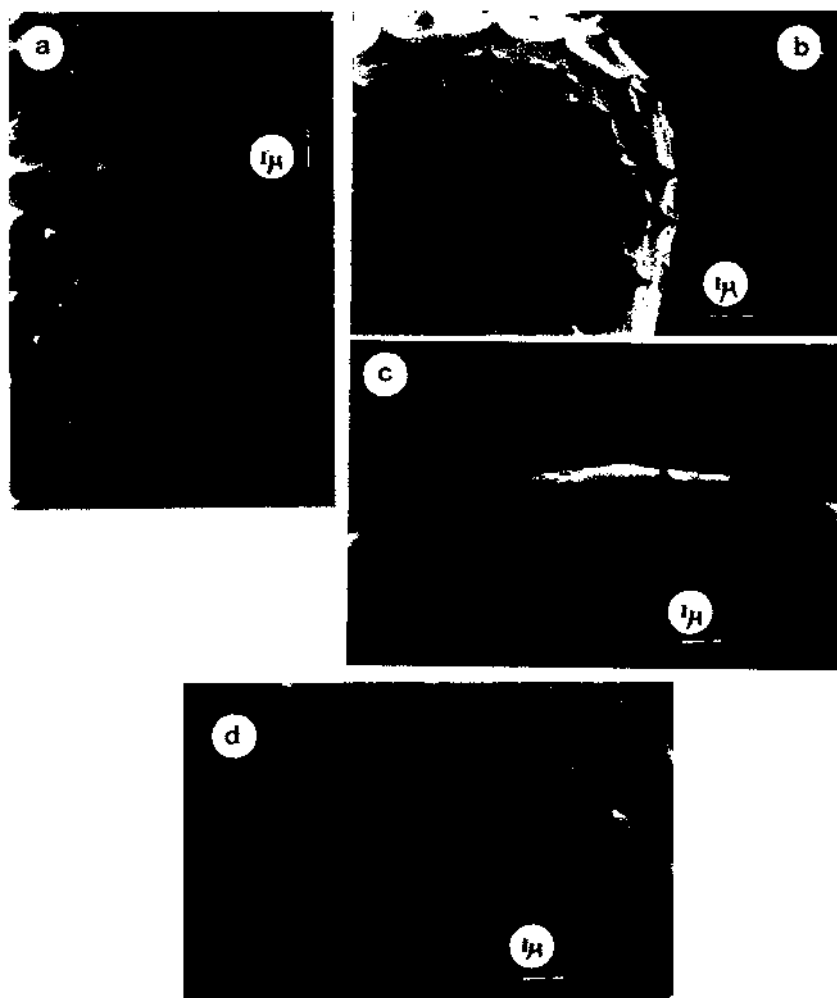


Figura 5. Esculturación microequinulada, con espínulas agudas de la exina del polen de *Fedia*. **a.** *F. pallescens* subsp. *hirsuta* (pob. 146); **b.** *F. graciliflora* subsp. *graciliflora* (pob. 110); **c.** *F. graciliflora* subsp. *sulcata* (pob. 126); **d.** *F. pallescens* subsp. *pallescens* (pob. 71).

encontraron granos de talla menor a 40 μm . Los mayores valores promedio los poseen *Fedia cornucopiae* ($X = 60.7 \mu\text{m}$) y *F. graciliflora* subsp. *graciliflora* ($X = 61.2 \mu\text{m}$); mientras que las subespecies *calycina* ($X = 57.7 \mu\text{m}$), *diana* ($X = 56.4 \mu\text{m}$) y *snassenorum* ($X = 55.1 \mu\text{m}$) poseen valores intermedios.

Las medidas obtenidas de los ejes polar y ecuatorial de los granos de polen de *Fedia* (anexo 3) muestran variaciones a todos los niveles: individual, intra e inter-poblacional, y entre los diferentes taxa. La importante variación en el número de individuos estudiados por población y entre poblaciones para cada taxon no permiten la realización de un análisis de varianza jerárquico. Por esta razón se aplicó en forma sucesiva un análisis de variancia de un factor (SAS, 1987), tanto a los taxa como a las poblaciones.

El análisis estadístico aplicado a los datos de longitud del eje polar, diámetro ecuatorial y relación PIE, muestra que los porcentajes de variancia más elevados

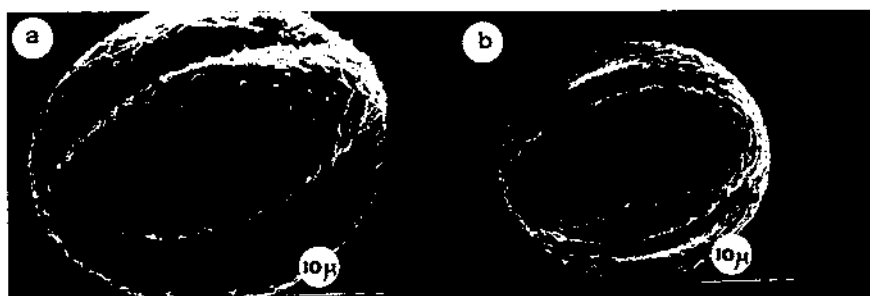


Figura 6. Presencia eventual de una superficie levemente plegada en la exina del polen de *Fedia*. a. *F. graciliflora* subsp. *graciliflora* (pob. 134); b. *F. pallescens* subsp. *hirsuta* (pob. 141).

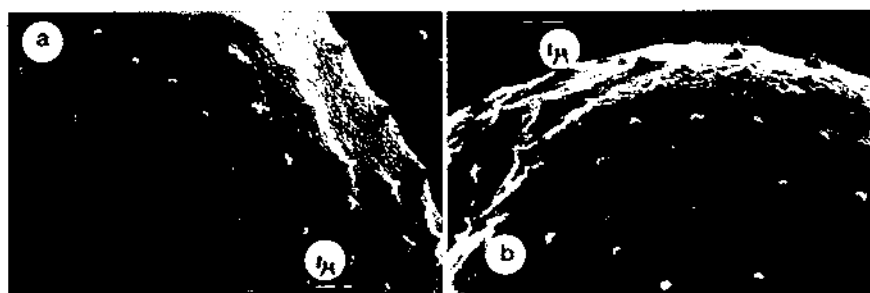


Figura 7. Presencia eventual de una superficie granulosa en la exina del polen de *Fedia*. a. *F. graciliflora* subsp. *diana* (pob. 128); b. *F. pallescens* subsp. *hirsuta* (pob. 141).

se encuentran entre los taxa (eje polar: $F [7894] = 69.93$, $P < 0.0001$; eje ecuatorial: $F [7894] = 70.56$, $P < 0.0001$; relación P/E : $F [7894] = 12.42$, $P < 0.0001$), que aunque no permite separar totalmente los taxa de *Fedia* por el tamaño de su polen, si al menos indica si se trata de especies de flores grandes (*F. cornucopiae* y *F. graciliflora* subsp. *graciliflora*), medianas (las subespecies *calycina*, *snassenorum* y *diana*), o pequeñas (*F. graciliflora* subsp. *sulcata* y *F. pallescens*), lo cual es imposible utilizando otros caracteres morfológicos vegetativos.

La prueba múltiple de comparación de medias (prueba de Tukey a 0.05) aplicado sucesivamente a P y E da resultados idénticos: reúne *Fedia cornucopiae* y *F. graciliflora* subsp. *graciliflora* en un mismo grupo significativamente bien diferente a los otros por su polen de gran tamaño; las dos subespecies de *F. pallescens*, con el polen de menor tamaño, se encuentran reunidas en un mismo grupo a su vez conectado a un grupo mixto de tamaño de polen intermedio constituido por las otras subespecies de *F. graciliflora*. Esta misma prueba aplicada a la relación P/E muestra grupos heterogéneos que se recubren unos a otros, confirmando la imposibilidad de una diagnosis taxonómica utilizando la forma del polen.

El mismo análisis fue aplicado a las poblaciones (eje polar: $F [27874] = 37.6$, $P < 0.0001$; eje ecuatorial: $F [27874] = 36.16$, $P < 0.0001$; relación P/E : $F [27874] = 6.73$, $P < 0.0001$). Los grupos obtenidos por la prueba de Tukey a 0.005 mezclan las poblaciones de todos los taxa y se recubren ampliamente unas a otras: esto implica una variación continua de los parámetros.

Este efecto interpoblacional se debe esencialmente a la heterogeneidad interpoblacional de los taxa: *Fedia graciliflora* subsp. *graciliflora*, *F. graciliflora* subsp. *sulcata* y *F. graciliflora* subsp. *diana*. Este resultado apoya la decisión

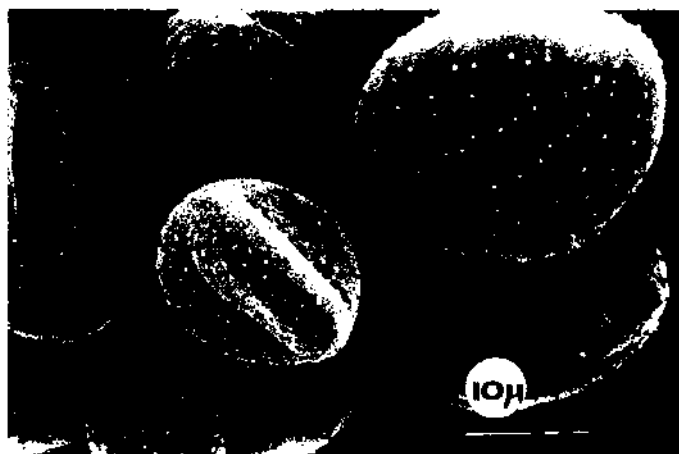


Figura 8. Diferencias de tamaño entre el polen fértil y el polen estéril (grano pequeño, en el centro de la foto) en *Fedia graciliflora* subsp. *diana* (pob. 128).

taxonómica tomada por los autores (Xena de Enrech, 1987; Xena de Enrech & Mathez, 1990) de dividir cada una de las subespecies *graciliflora* y *sulcata* del taxon *Fedia graciliflora* en dos variedades.

La presencia de polen estéril

La proporción de granos estériles (figura 8) fue estimada en 24 poblaciones (anexo 4). Las proporciones varían entre 0 y 85% y el fenómeno parece restringido a ciertas poblaciones y taxa en particular. Sin embargo, los análisis de variancia jerárquicos efectuados no permitieron encontrar diferencias significativas dentro de cada uno de los niveles. Este resultado negativo está probablemente relacionado al desequilibrio en el número de individuos muestreados para cada población. Los únicos casos en los cuales la proporción de polen estéril es mayor del 30% (valor escogido arbitrariamente como límite de normalidad) corresponden a los taxa *Fedia graciliflora* subsp. *calycina* (Pob. 140: 2 individuos de nueve), *F. graciliflora* subsp. *sulcata* var. *sulcata* (Pob. 149: 1 de 16) y es particularmente excepcional en la población 128 de *F. graciliflora* subsp. *diana* (11 individuos de 38).

Tanto en el caso del tamaño del polen como de la presencia de polen estéril, nos enfrentamos a poblaciones argelinas del complejo *graciliflora*, lo cual confirma la inestabilidad de estos taxa en la zona centrooriental de Argelia, principalmente en las regiones de Tizi-Ouzou y El-Kala (Xena de Enrech & Mathez,

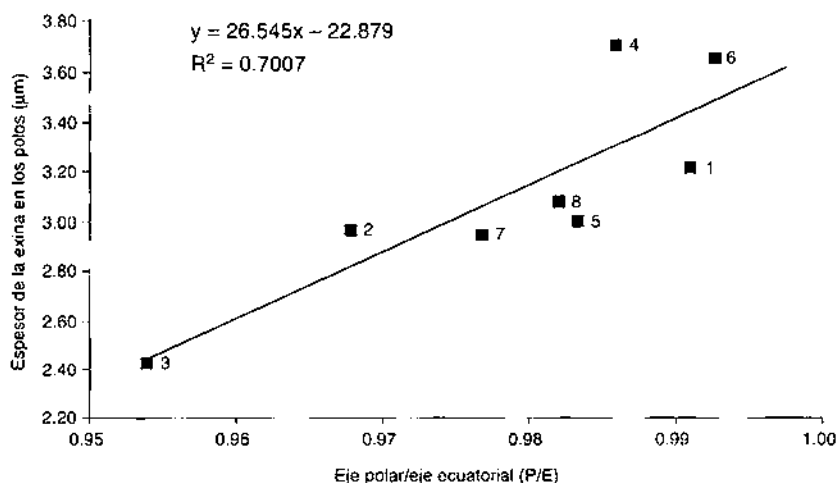


Figura 9. Correlación entre el espesor de la exina en los polos y la relación P/E. 1. *Fedia cornucopiae*; 2. *Fedia pallescens* subsp. *pallescens*; 3. *Fedia pallescens* subsp. *hirsuta*; 4. *Fedia graciliflora* subsp. *snassenorum*; 5. *Fedia graciliflora* subsp. *graciliflora*; 6. *Fedia graciliflora* subsp. *calycina*; 7. *Fedia graciliflora* subsp. *sulcata*; 8. *Fedia graciliflora* subsp. *diana*.

1990: 63). Esta situación podría ser una consecuencia de las migraciones de los taxa de *Fedia* en ese país durante los períodos lluviosos del pleistoceno, provocando la aparición de zonas de contacto secundario intertaxa. En estas zonas no es raro encontrar poblaciones que presentan una gran variabilidad morfológica (que incluye el tamaño del polen), y la presencia eventual de una proporción importante de individuos parcialmente estériles como es el caso de la población 128 de *F. graciliflora* subsp. *diana*.

Una posible hibridización entre taxa subespecíficos pudo generar áreas de introgresión, así como la estabilización parcial por aislamiento de nuevos genomas. En consecuencia, se crea una situación taxonómica complicada, agravada recientemente por la intervención humana, la cual facilita la creación de nuevos nichos a ser explotados por plantas anuales de rápido crecimiento y expansión, como es el caso de los taxa de *Fedia*.

Agradecimientos

Los autores agradecen a los investigadores J.M. Roure y J. Belmonte del Laboratorio de Palinología de la Universidad Autónoma de Barcelona, la colaboración, las facilidades y los consejos que nos proporcionaron, durante la preparación de una parte del material utilizado en este trabajo. Agradecemos igualmente la colaboración de M. Cartañá y del personal del Centro de Microscopía Electrónica de la misma Institución.

Anexo 1

Localidades de origen de las poblaciones naturales de *Fedia* que se mencionan en el presente trabajo. Los números utilizados para identificar las poblaciones son los mismos que han sido utilizados por los autores en publicaciones relacionadas con el género anteriores a ésta. Muestras de referencia han sido depositadas en los herbarios del Institut de Botanique de Montpellier, Francia. La letra (C) denota que se mantuvieron plantas en cultivo provenientes de dicha población, de las cuales se obtuvieron las anteras utilizadas en este estudio. En los demás casos las anteras utilizadas fueron extraídas de muestras de herbario de plantas colectadas en la población respectiva.

- Pob. 4 - Marruecos: Arboretum Oued Cherrat, SW de Rabat. Xena 703. 29.03.1983. *Fedia cornucopiae*. (C).
Pob. 44 - Marruecos: Reserva Natural de Mehdiya. Xena 769. 17.04.1983. *Fedia pallescens* subsp. *pallescens*. (C).
Pob. 71 - Marruecos: 1 km S de Sefrou, 700 m, Xena 817. 20.04.1984. *Fedia pallescens* subsp. *pallescens*.
Pob. 78 - España: Andalucía, alrededores de Granada. Xena & Mathez 824. 03.04.1984. *Fedia cornucopiae*.
Pob. 86 - Marruecos: orilla derecha del Oued Beht, 12 km E de Khemisset. Xena & Mathez 834. 07.04.1984. *Fedia pallescens* subsp. *hirsuta*.
Pob. 92 - Marruecos: Beni-Snassene, E de Taforalt, Azrou-Azizar, Xena 839. 10.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *snassenorum*.
Pob. 94 - Marruecos: Jbel Takermine, alrededores de Berkane. Xena 879. 10.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *snassenorum*. (C).

- Pob. 95 - Argelia: 10 km N de Tlemcen, en la ruta a Temouchent. Xena & Mathez 841. 11.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *graciliflora* var. *graciliflora*.
- Pob. 96 - Argelia: Bou-Tlélis, 15 km antes de Ançor, W de Oran. Xena & Mathez 842. 11.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *graciliflora* var. *graciliflora*.
- Pob. 97 - Argelia: Cap Falcon, W de Oran. Xena & Mathez 843. 12.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *snassenorum*.
- Pob. 98 - Argelia: Aïn-el-Turk, W de Oran. Xena & Mathez 882. 12.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *snassenorum*.
- Pob. 106 - Argelia: alrededores de Thénia, E de Argel. Xena & Mathez 850. 13.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *graciliflora* var. *graciliflora*. (C).
- Pob. 107 - Argelia: N de Tizi-Ouzou, Oued Stita, carretera hacia Tizirt. Xena & Mathez 851. 14.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *graciliflora* var. *graciliflora*. (C).
- Pob. 110 - Argelia: 6 km SW de Draa-elMizan. Xena & Mathez 854. 14.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *graciliflora* var. *graciliflora*.
- Pob. 126 - Argelia: Collo. Xena & Mathez 870. 17.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *sulcata* var. *sulcata*. (C).
- Pob. 127 - Argelia: Alrededores de Tamalous, SE de Collo. Xena & Mathez 884. 17.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *sulcata* var. *longiflora*.
- Pob. 128 - Argelia: Alrededores de Mezghiche, SE de Collo. Xena & Mathez 884. 17.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *diana*. (C).
- Pob. 129 - Argelia: carretera de Constantine a Guelma, 6 km después del Oued-Zenati. Xena & Mathez 872. 17.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *diana*.
- Pob. 130 - Argelia: Carretera entre Constantine y Guelma, 23 km después del Oued-Zenati. Xena & Mathez 873. 17.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *diana*. (C).
- Pob. 131 - Argelia: Carretera entre Seraïdi y Annaba. Xena & Mathez 874. 18.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *diana*.
- Pob. 132 - Argelia: Carretera entre Annaba y El-Kala, 12 km después de Ben-Elid. Xena & Mathez 875. 18.04.1984. *Fediagrakiliflora* subsp. *diana*.
- Pob. 133 - Argelia: Carretera entre Annaba y El-Kala, 4 km después de Bouteldja. Xena & Mathez 876. 18.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *diana*. (C).
- Pob. 134 - Argelia: Carretera entre El-Kala y la frontera con Túnez, 5 km E de El-Kala. Xena & Mathez 877. 18.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *diana*.
- Pob. 135 - Argelia: Alrededores del Lago Tonga, E de El-Kala. Xena & Mathez 878. 18.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *diana*.
- Pob. 136 - Túnez: Cap Bon, carretera entre Zaouiet-el-Mgaiz y Sidi-Daoub. Montaud s/n. 07.04.1984. *Fedia graciliflora* subsp. *graciliflora* var. *graciliflora*.
- Pob. 137 - Italia: Sicilia, vertiente SW del Monte Pellegrino, N de Palermo. Mathez s/n. 06.06.1983. *Fedia graciliflora* subsp. *graciliflora* var. *insularis*. (C).
- Pob. 140 - Argelia: Mazizo del Djurdjura, 3 km E de Tikjda. 1600 m. Dubuis s/n. 10.06.1982. *Fedia graciliflora* subsp. *calycina*.
- Pob. 141 - Marruecos: Meseta Central, Jbel Mouchchene, vertiente NW, 1 km antes de El-Harcha. 1060 m. Mathez s/n. 02.10.1983. *Fedia pallescens* subsp. *hirsuta*.
- Pob. 142 - Marruecos: Tizi Rnim, alrededores de Beni-Mellal, S del Jbel Tazergount. 750 m. Mathez 7763. 05.05.1980. *Fedia pallescens* subsp. *hirsuta*.
- Pob. 143 - Marruecos: Reserva Natural de Mehdiya, lado E del lago. Mathez 7759. 03.05.1980. *Fedia pallescens* subsp. *pallescens*. (C).
- Pob. 145 - Marruecos: Atlas Medio, Aguelmane Azigza. Mathez s/n. 11.05.1986. *Fedia pallescens* subsp. *pallescens*.
- Pob. 146 - Marruecos: Gara de Mirt, 1400 m. C. Raynaud s/n. 1985. *Fedia pallescens* subsp. *hirsuta*.

Pob. 148 - Argelia: Mazizo del Djurdjura, SW del Jbel Tigounatine. 1500 m. Dubuis s/n.
Fedia graciliflora subsp. *sulcata* var. *longiflora*.

Pob. 149. Argelia, Col du Melab, carretera de El-Milia hacia Collo. Dubuis s/n, sff *Fedia graciliflora* subsp. *sulcata* var. *sulcata*. (C).

Anexo 2. Valores obtenidos para el espesor de la exina en los polos, en granos de polen provenientes de las diferentes especies y subespecies que conforman el género *Fedia* (μm):

Taxon	Pobl.	Espesor	Taxon	Pobl.	Espesor	Taxon	Pobl.	Espesor	Taxon	Pobl.	Espesor
1	4	3.2	4	98	3.2	5	137	2.8	8	128	2.4
1	4	3.2	4	98	3.2	5	137	2.8	8	128	2.4
1	4	3.2	4	98	4.0	5	137	2.8	8	128	2.4
1	4	3.2	4	98	4.0	5	137	3.2	8	128	2.4
1	78	3.2	4	98	4.0	5	137	3.2	8	128	2.4
1	78	3.2	4	98	4.0	6	107	3.6	8	129	2.4
1	78	3.2	5	95	3.2	6	107	3.6	8	129	2.8
1	78	3.2	5	95	3.2	6	107	4.0	8	129	2.8
2	44	2.4	5	95	3.2	6	107	4.0	8	129	2.8
2	44	2.4	5	95	3.2	6	140	3.2	8	129	2.8
2	44	2.4	5	96	3.2	6	140	3.2	8	129	2.8
2	44	3.2	5	96	3.2	6	140	3.2	8	129	2.8
2	44	3.2	5	96	3.2	6	140	3.6	8	129	3.2
2	143	3.2	5	96	3.2	6	140	3.6	8	129	3.2
2	143	3.2	5	106	2.4	6	140	3.6	8	129	3.2
2	143	3.2	5	106	2.4	6	140	4.0	8	129	3.2
2	143	3.2	5	106	2.4	7	126	2.4	8	129	3.2
2	143	3.2	5	106	2.4	7	126	2.4	8	129	3.2
2	143	3.2	5	106	2.8	7	126	2.4	8	129	3.2
2	143	3.2	5	106	2.8	7	126	2.4	8	129	3.2
3	86	2.0	5	106	2.8	7	126	3.2	8	130	3.2
3	86	2.4	5	106	2.8	7	126	3.2	8	130	3.2
3	86	2.4	5	106	2.8	7	126	3.2	8	130	3.2
3	141	2.4	5	106	2.8	7	127	3.2	8	130	3.2
3	141	2.4	5	106	3.2	7	127	3.2	8	130	3.2
3	141	2.4	5	106	3.2	7	127	3.2	8	130	3.2
3	141	2.4	5	134	3.2	7	148	2.4	8	130	3.6
3	141	2.4	5	134	3.2	7	148	2.4	8	130	4.0
3	141	2.8	5	134	3.2	7	148	2.8	8	131	3.2
3	145	2.4	5	134	3.2	7	148	3.2	8	131	3.2
3	145	2.4	5	134	3.2	7	148	3.2	8	131	3.2
3	145	2.8	5	134	3.2	7	149	2.4	a	132	3.2
4	94	3.6	5	134	3.2	7	149	2.8	8	132	3.2
4	94	3.6	5	134	3.2	7	149	2.8	8	132	3.2
4	94	4.0	5	134	3.2	7	149	2.8	8	133	2.8
4	94	4.0	5	134	3.2	7	149	2.8	8	133	3.2
4	97	3.2	5	136	2.8	7	149	2.8	8	133	3.2
4	97	3.2	5	136	2.8	7	149	2.8	8	133	3.2
4	97	3.2	5	136	3.2	7	149	3.2	8	133	3.2
4	97	3.2	5	136	3.2	7	149	3.2	8	133	3.2
4	97	4.0	5	136	3.2	7	149	3.2	8	133	3.2
4	97	4.0	5	136	3.2	7	149	3.2	8	133	3.2
4	97	4.0	5	136	3.2	7	149	3.2	8	133	3.2
4	97	4.0	5	137	2.4	7	149	3.2	8	133	3.2
4	98	3.2	5	137	2.4	7	149	3.2	8	133	3.2
4	98	3.2	5	137	2.4	7	149	3.2			

Anexo 3. Valores obtenidos para los ejes polar (P) y ecuatorial (E), medidos en granos de polen pertenecientes a las diferentes especies y subespecies que componen el género *Fedia* (μm).

Taxon	Pobl.	Indiv.	P	E	Taxon	Pobl.	Indiv.	P	E	Taxon	Pobl.	Indiv.	P	E	Taxon	Pobl.	Indiv.	P	E
1	4	1	56	58	1	78	1	56	56	2	44	1	50	50	2	143	3	50	50
1	4	1	58	58	1	78	1	58	60	2	44	1	50	50	2	143	3	50	52
1	4	1	58	60	1	78	1	58	60	2	44	1	50	50	2	143	3	50	54
1	4	1	58	60	1	78	1	58	60	2	44	1	50	50	2	143	3	50	54
1	4	1	60	60	1	78	1	60	60	2	44	1	50	50	2	143	3	52	52
1	4	1	60	60	1	78	1	60	60	2	44	1	50	50	2	143	3	52	52
1	4	1	60	60	1	78	1	60	60	2	44	1	50	52	2	143	3	52	54
1	4	1	60	60	1	78	1	60	64	2	44	1	50	52	2	143	3	54	54
1	4	1	60	60	1	78	1	64	60	2	44	1	50	52	2	143	3	54	58
1	4	1	60	60	1	78	1	64	62	2	44	1	50	52	2	143	3	62	62
1	4	1	60	60	2	44	1	40	44	2	44	1	52	52	2	143	3	66	70
1	4	1	60	60	2	44	1	42	44	2	44	1	52	52	2	143	3	66	70
1	4	1	60	60	2	44	1	42	50	2	44	2	52	52	2	143	3	66	70
1	4	1	60	60	2	44	1	44	46	2	44	2	54	52	2	143	3	68	68
1	4	1	60	60	2	44	1	44	46	2	44	2	54	54	3	86	1	48	48
1	4	1	60	60	2	44	1	44	48	2	44	2	54	54	3	86	1	48	50
1	4	1	60	60	2	44	1	44	48	2	44	2	54	54	3	86	1	48	50
1	4	1	60	60	2	44	1	44	48	2	44	2	54	58	3	86	1	48	52
1	4	1	60	60	2	44	1	44	48	2	44	2	56	56	3	86	1	50	50
1	4	1	60	60	2	44	1	44	48	2	44	2	58	58	3	86	1	50	50
1	4	1	60	60	2	44	1	44	48	2	44	2	60	58	3	86	1	50	52
1	4	1	60	60	2	44	1	44	48	2	44	2	60	60	3	86	1	52	54
1	4	1	60	60	2	44	1	44	48	2	143	1	44	44	3	86	1	52	56
1	4	1	60	60	2	44	1	44	50	2	143	1	44	46	3	86	1	60	64
1	4	1	60	62	2	44	1	44	50	2	143	1	44	46	3	86	2	48	48
1	4	1	60	62	2	44	1	46	44	2	143	1	44	48	3	86	2	48	50
1	4	1	60	62	2	44	1	46	46	2	143	1	46	46	3	86	2	48	50
1	4	1	60	62	2	44	1	46	46	2	143	1	46	46	3	86	2	50	50
1	4	1	60	62	2	44	1	46	50	2	143	1	46	51	3	86	2	50	52
1	4	1	60	64	2	44	1	46	50	2	143	1	48	46	3	86	2	50	52
1	4	1	62	60	2	44	1	46	50	2	143	1	48	48	3	86	2	52	54
1	4	1	62	62	2	44	1	46	50	2	143	1	48	50	3	86	3	50	52
1	4	1	62	64	2	44	1	46	50	2	143	1	50	50	3	86	3	50	52
1	4	1	64	64	2	44	1	48	46	2	143	1	50	50	3	86	3	50	52
1	4	1	64	64	2	44	1	48	48	2	143	1	52	52	3	86	3	50	54
1	4	1	64	68	2	44	1	48	48	2	143	2	50	52	3	86	3	52	52
1	4	1	68	68	2	44	1	48	50	2	143	2	50	54	3	86	3	56	56
1	4	1	70	64	2	44	1	48	50	2	143	2	54	54	3	86	3	56	58
1	4	1	70	68	2	44	1	48	50	2	143	2	54	58	3	141	1	48	50
1	4	2	58	60	2	44	1	48	50	2	143	2	54	58	3	141	1	50	52
1	4	2	60	60	2	44	1	48	50	2	143	2	54	58	3	141	1	50	54
1	4	2	60	64	2	44	1	48	50	2	143	2	56	56	3	141	1	52	54
1	4	2	60	64	2	44	1	48	50	2	143	2	58	58	3	141	1	52	56
1	4	2	60	64	2	44	1	48	50	2	143	2	58	60	3	141	1	52	56
1	4	2	62	62	2	44	1	50	50	2	143	2	58	60	3	141	1	54	56
1	4	2	64	64	2	44	1	50	50	2	143	2	58	60	3	141	2	48	52
1	4	2	64	68	2	44	1	50	50	2	143	3	50	50	3	141	2	50	50

Anexo 3. (Continuación)

Taxon Pobl.	Indiv.	P	E	Taxon Pobl.	Indiv.	P	E	Taxon Pobl.	Indiv.	P	E	Taxon Pobl.	Indiv.	P	E
3 141	2	50	52	3 145	1	50	52	4 97	2	54	54	5 106	3	60	60
3 141	2	50	52	3 145	1	50	52	4 97	2	54	54	5 106	3	60	64
3 141	2	50	54	3 145	1	50	52	4 97	2	54	56	5 106	3	62	60
3 141	2	50	54	3 145	1	50	54	4 97	2	56	54	5 106	3	62	62
3 141	2	50	54	3 145	1	50	56	4 97	2	56	56	5 106	3	62	62
3 141	2	50	54	4 94	1	54	54	4 97	2	58	58	5 106	3	62	62
3 141	2	52	54	4 94	1	54	54	4 97	2	60	58	5 106	3	62	64
3 141	2	52	54	4 94	1	54	56	4 97	2	60	58	5 106	3	64	64
3 141	2	52	54	4 94	1	56	54	5 95	1	54	54	5 106	4	64	66
3 141	2	52	54	4 94	1	56	56	5 95	1	54	56	5 106	4	64	70
3 141	2	54	58	4 94	1	56	56	5 95	1	56	54	5 106	4	66	64
3 141	3	52	54	4 94	1	58	58	5 95	1	56	56	5 106	4	66	66
3 141	3	52	54	4 94	1	58	60	5 95	1	56	56	5 106	4	66	66
3 141	3	52	56	4 94	1	58	60	5 95	1	56	60	5 106	4	68	72
3 141	3	54	56	4 94	1	60	60	5 95	1	60	60	5 106	4	70	70
3 141	3	54	56	4 94	1	60	60	5 95	1	60	62	5 106	4	70	72
3 141	3	54	56	4 94	1	60	60	5 106	1	60	58	5 106	4	72	72
3 141	3	54	58	4 94	1	60	60	5 106	1	60	62	5 134	1	58	60
3 141	3	56	56	4 94	1	60	60	5 106	1	60	62	5 134	1	60	60
3 141	3	56	56	4 94	2	52	54	5 106	1	62	60	5 134	1	62	64
3 141	3	56	56	4 94	2	54	54	5 106	1	62	60	5 134	1	62	64
3 141	3	58	58	4 94	2	54	54	5 106	1	64	62	5 134	1	64	64
3 141	3	58	58	4 94	2	54	56	5 106	1	64	64	5 134	1	64	64
3 141	4	52	52	4 94	2	54	56	5 106	1	64	64	5 134	1	66	64
3 141	4	52	52	4 94	2	54	58	5 106	1	66	62	5 134	1	66	64
3 141	4	52	52	4 94	2	54	58	5 106	1	66	64	5 134	1	66	64
3 141	4	52	52	4 94	2	56	54	5 106	1	66	68	5 134	1	68	70
3 141	4	52	52	4 94	2	56	54	5 106	1	66	70	5 134	2	68	70
3 41	4	52	54	4 94	2	56	56	5 106	1	68	64	5 134	2	70	70
3 141	4	52	54	4 94	2	56	56	5 106	1	68	64	5 134	2	70	72
3 141	4	54	54	4 94	2	56	58	5 106	1	68	68	5 134	2	70	72
3 141	4	54	56	4 94	2	56	60	5 106	1	68	68	5 134	2	70	72
3 141	4	54	58	4 97	1	50	52	5 106	2	56	60	5 134	2	70	72
3 141	4	54	58	4 97	1	50	52	5 106	2	58	60	5 134	2	72	72
3 141	4	54	58	4 97	1	50	52	5 106	2	58	60	5 134	2	72	74
3 141	4	54	58	4 97	1	50	54	5 106	2	60	64	5 134	3	58	60
3 141	4	56	56	4 97	1	50	54	5 106	2	62	62	5 134	3	60	60
3 141	4	56	58	4 97	1	52	52	5 106	2	62	62	5 134	3	60	62
3 142	1	46	48	4 97	1	52	52	5 106	2	62	62	5 134	3	60	62
3 142	1	48	50	4 97	1	52	54	5 106	2	62	64	5 134	3	60	62
3 142	1	50	52	4 97	1	52	54	5 106	2	64	64	5 134	3	60	62
3 142	1	52	54	4 97	1	54	52	5 106	2	64	64	5 134	3	60	64
3 142	1	54	54	4 97	1	54	54	5 106	2	64	64	5 134	3	62	64
3 142	1	54	56	4 97	1	54	56	5 106	2	68	66	5 134	3	62	64
3 145	1	44	50	4 97	1	56	58	5 106	2	68	68	5 134	3	62	64
3 145	1	46	48	4 97	1	56	58	5 106	2	68	70	5 134	3	64	64
3 145	1	48	52	4 97	1	60	60	5 106	3	60	60	5 134	3	64	66
3 145	1	48	52	4 97	2	52	54	5 106	3	60	60	5 134	4	54	56

Anexo 3. (Continuación)

Taxon	Pobl.	Indiv.	P	E	Taxon	Pobl.	Indiv.	P	E	Taxon	Pobl.	Indiv.	P	E	Taxon	Pobl.	Indiv.	P	E
5	134	4	56	56	5	136	2	54	56	5	136	5	62	64	5	137	1	50	50
5	134	4	56	58	5	136	2	56	58	5	136	5	64	68	5	137	1	50	52
5	134	4	56	58	5	136	2	56	58	5	136	6	54	58	5	137	1	50	54
5	134	4	56	58	5	136	2	56	60	5	136	6	58	60	5	137	1	50	54
5	134	4	58	58	5	136	2	58	58	5	136	6	58	62	5	137	1	52	54
5	134	4	58	60	5	136	2	58	60	5	136	6	60	60	5	137	1	52	54
5	134	4	58	60	5	136	2	58	60	5	136	6	60	60	5	137	1	54	54
5	134	4	60	60	5	136	2	58	60	5	136	6	60	62	5	137	1	54	54
5	134	4	60	62	5	136	2	58	60	5	136	6	62	64	5	137	1	54	54
5	134	4	62	62	5	136	2	60	60	5	136	6	62	66	5	137	1	58	58
5	134	4	62	62	5	136	2	60	60	5	136	6	64	66	5	137	2	60	60
5	134	5	52	56	5	136	2	62	64	5	136	6	66	66	5	137	2	60	62
5	134	5	54	56	5	136	3	56	56	5	136	7	60	62	5	137	2	60	62
5	134	5	54	56	5	136	3	58	58	5	136	7	64	66	5	137	2	64	64
5	134	5	54	58	5	136	3	60	64	5	136	7	66	66	5	137	2	64	66
5	134	5	56	58	5	136	3	62	64	5	136	7	66	66	5	147	1	60	66
5	134	5	56	58	5	136	3	66	68	5	136	7	68	70	5	147	1	62	68
5	134	5	56	58	5	136	3	66	70	5	136	7	68	70	5	147	1	66	66
5	134	5	56	60	5	136	3	70	70	5	136	7	70	70	6	107	1	56	56
5	134	5	58	58	5	136	3	70	70	5	136	7	70	72	6	107	1	56	58
5	134	5	58	60	5	136	3	70	72	5	136	7	70	72	6	107	1	58	60
5	135	1	54	54	5	136	3	70	72	5	136	7	70	74	6	107	1	60	60
5	135	1	54	56	5	136	3	70	72	5	136	7	72	72	6	107	1	60	60
5	135	1	54	58	5	136	3	70	72	5	136	7	72	72	6	107	1	60	60
5	135	1	56	56	5	136	3	72	74	5	136	7	72	74	6	107	1	60	60
5	135	1	56	56	5	136	3	72	74	5	136	8	52	54	6	107	1	60	60
5	135	1	56	58	5	136	3	76	78	5	136	8	54	56	6	107	1	60	60
5	135	1	56	58	5	136	4	58	60	5	136	8	58	60	6	107	2	54	54
5	135	1	58	58	5	136	4	60	62	5	136	8	58	60	6	107	2	56	56
5	135	1	58	60	5	136	4	62	66	5	136	8	58	60	6	107	2	56	56
5	135	1	58	60	5	136	4	64	64	5	136	8	64	64	6	107	2	56	56
5	135	1	58	60	5	136	4	64	64	5	136	8	64	64	6	107	2	56	58
5	136	1	60	62	5	136	4	64	66	5	136	9	58	58	6	107	2	56	58
5	136	1	60	62	5	136	4	68	68	5	136	9	58	60	6	107	2	58	58
5	136	1	62	62	5	136	4	70	70	5	136	9	58	60	6	107	2	58	58
5	136	1	62	62	5	136	4	70	72	5	136	9	58	62	6	107	2	58	58
5	136	1	62	64	5	136	5	48	54	5	136	9	60	60	6	107	2	58	58
5	136	1	64	64	5	136	5	52	54	5	136	9	60	60	6	107	2	58	60
5	136	1	64	64	5	136	5	52	54	5	136	9	60	60	6	107	2	58	60
5	136	1	64	64	5	136	5	56	58	5	136	10	54	54	6	107	2	60	58
5	136	1	64	64	5	136	5	56	58	5	136	10	56	58	6	107	2	60	60
5	136	1	64	64	5	136	5	56	60	5	136	10	58	60	6	107	2	60	60
5	136	1	64	66	5	136	5	58	60	5	136	10	58	60	6	107	2	60	60
5	136	1	64	66	5	136	5	60	62	5	136	10	58	60	6	107	3	52	54
5	136	1	84	84	5	136	5	60	62	5	136	10	60	60	6	107	3	52	54
5	136	2	48	52	5	136	5	60	64	5	136	10	60	60	6	107	3	54	54
5	136	2	54	56	5	136	5	62	62	5	137	1	48	50	6	107	3	54	54
5	136	2	54	56	5	136	5	62	64	5	137	1	48	50	6	107	3	54	54

Anexo 3. (Continuación)

Taxon Pobl.	Indiv.	P	E	Taxon Pobl.	Indiv.	P	E	Taxon Pobl.	Indiv.	P	E	Taxon Pobl.	Indiv.	P	E
6	107	3	54 54	7	126	1	60 64	7	148	2	58 60	7	149	5	48 48
6	107	3	54 56	7	126	1	62 62	7	148	2	58 60	7	149	5	48 48
6	107	3	58 56	7	126	2	48 50	7	148	2	60 60	7	149	5	48 50
6	140	1	50 50	7	126	2	48 52	7	148	2	60 62	7	149	5	50 50
6	140	1	50 50	7	126	2	48 52	7	148	2	60 62	7	149	5	50 50
6	140	1	50 52	7	126	2	50 50	7	148	3	62 64	7	149	5	50 52
6	140	1	50 52	7	126	2	50 52	7	148	3	64 66	7	149	5	50 52
6	140	1	50 52	7	126	2	50 54	7	148	3	64 66	7	149	5	52 52
6	140	1	52 50	7	126	2	50 54	7	148	3	66 66	7	149	5	52 52
6	140	1	52 52	7	126	2	52 52	7	148	3	68 68	7	149	6	50 50
6	140	1	52 52	7	126	2	52 52	7	148	3	68 68	7	149	6	50 54
6	140	1	52 52	7	126	2	52 54	7	148	3	70 70	7	149	6	52 54
6	140	1	52 52	7	126	2	52 54	7	148	3	70 70	7	149	6	52 56
6	140	1	52 52	7	126	2	52 54	7	148	3	70 70	7	149	6	52 58
6	140	1	54 52	7	127	1	54 54	7	148	3	74 74	7	149	6	54 56
6	140	2	58 58	7	127	1	54 56	7	149	1	46 48	7	149	6	56 58
6	140	2	58 58	7	127	1	56 58	7	149	1	48 48	7	149	6	58 58
6	140	2	62 62	7	127	1	56 58	7	149	1	50 50	7	149	7	44 44
6	140	2	62 62	7	127	1	58 58	7	149	1	50 50	7	149	7	44 46
6	140	2	62 62	7	127	1	58 58	7	149	1	50 50	7	149	7	44 46
6	140	2	64 62	7	127	1	58 58	7	149	1	50 50	7	149	7	44 46
6	140	2	64 64	7	127	1	58 58	7	149	1	50 50	7	149	7	44 48
6	140	2	64 66	7	127	1	58 60	7	149	1	50 50	7	149	7	44 48
6	140	2	66 66	7	127	1	58 60	7	149	1	50 50	7	149	7	44 50
6	140	2	68 66	7	127	1	58 60	7	149	1	50 50	7	149	7	46 48
6	140	2	68 68	7	127	1	58 60	7	149	1	52 54	7	149	8	44 46
6	140	3	58 60	7	127	1	60 60	7	149	2	46 46	7	149	8	44 46
6	140	3	58 60	7	127	1	60 60	7	149	2	48 48	7	149	8	44 46
6	140	3	60 60	7	127	1	60 60	7	149	2	48 48	7	149	8	44 48
6	140	3	60 60	7	127	1	60 62	7	149	2	48 48	7	149	8	46 48
6	140	3	60 60	7	148	1	50 52	7	149	2	48 48	8	128	1	50 52
6	140	3	60 60	7	148	1	50 52	7	149	2	50 50	8	128	1	54 54
6	140	3	60 60	7	148	1	52 54	7	149	2	50 50	8	128	1	54 54
6	140	3	60 62	7	148	1	54 54	7	149	2	50 50	8	128	1	54 56
6	140	3	60 62	7	148	1	54 56	7	149	2	50 50	8	128	1	54 56
6	140	3	60 62	7	148	1	54 56	7	149	2	50 50	8	128	1	56 58
6	140	3	62 62	7	148	1	56 56	7	149	3	48 50	8	128	1	56 58
6	140	3	62 64	7	148	1	56 56	7	149	3	48 50	8	128	1	58 58
6	140	3	64 64	7	148	1	56 58	7	149	3	50 54	8	128	1	58 58
7	126	1	54 56	7	148	1	56 58	7	149	3	50 54	8	128	1	58 60
7	126	1	54 56	7	148	2	58 58	7	149	3	52 56	8	128	1	60 60
7	126	1	54 58	7	148	2	58 60	7	149	4	50 50	8	128	1	60 62
7	126	1	58 52	7	148	2	58 60	7	149	4	52 52	8	128	2	50 54
7	126	1	60 60	7	148	2	58 60	7	149	4	52 54	8	128	2	52 52
7	126	1	60 60	7	148	2	58 60	7	149	4	54 56	8	128	2	52 52
7	126	1	60 60	7	148	2	58 60	7	149	4	54 58	8	128	2	52 54
7	126	1	60 60	7	148	2	58 60	7	149	4	56 58	8	128	2	54 54
7	126	1	60 62	7	148	2	58 60	7	149	4	56 58	8	128	2	54 54

Anexo 3. (Continuación)

Taxon Pobl.	Indiv.	P	E	Taxon Pobl.	Indiv.	P	E	Taxon Pobl.	Indiv.	P	E	Taxon Pobl.	Indiv.	P	E
8	128	2	54 54	8	128	4	56 60	8	130	1	60 60	8	133	2	56 58
8	128	2	54 56	8	128	4	56 60	8	130	1	60 60	8	133	2	56 58
8	128	2	54 56	8	128	4	60 62	8	130	1	60 60	8	133	2	56 58
8	128	2	54 56	8	128	5	54 58	8	130	1	60 60	8	133	2	58 60
8	128	2	54 56	8	128	5	56 56	8	130	1	60 60	8	133	2	58 60
8	128	2	54 58	8	128	5	56 56	8	130	1	60 60	8	133	2	58 60
8	128	3	44 54	8	128	5	56 58	8	131	1	58 58	8	133	2	60 62
8	128	3	46 54	8	128	5	56 58	8	131	1	60 60	8	133	2	62 64
8	128	3	50 54	8	128	5	60 60	8	131	1	60 60	8	133	2	62 64
8	128	3	50 56	8	128	5	60 60	8	131	1	60 60	8	133	2	62 64
8	128	3	50 56	8	128	5	60 60	8	132	1	58 58	8	133	2	62 64
8	128	3	52 54	8	128	5	60 60	8	132	1	64 64	8	133	3	56 60
8	128	3	52 56	8	128	6	40 50	8	132	1	68 68	8	133	3	58 60
8	128	3	52 58	8	128	6	44 46	8	132	1	68 68	8	133	3	60 62
8	128	3	52 58	8	128	6	44 48	8	132	1	68 68	8	133	3	60 62
8	128	3	52 58	8	128	6	44 48	8	132	1	70 70	8	133	3	60 62
8	128	3	52 58	8	128	6	46 48	8	132	1	72 72	8	133	3	60 62
8	128	3	52 60	8	128	6	46 48	8	133	1	50 54	8	133	3	60 62
8	128	3	54 58	8	128	6	46 50	8	133	1	52 52	8	133	3	60 62
8	128	3	54 58	8	128	6	46 50	8	133	1	52 54	8	133	3	60 62
8	128	3	54 58	8	128	6	46 50	8	133	1	52 54	8	133	3	60 62
8	128	3	56 60	8	128	6	48 50	8	133	1	54 56	8	133	3	60 64
8	128	3	60 60	8	128	6	50 50	8	133	1	54 56	8	133	4	64 64
8	128	3	60 64	8	128	6	50 50	8	133	1	54 56	8	133	4	64 64
8	128	3	70 78	8	128	6	50 52	8	133	1	54 58	8	133	4	64 66
8	128	3	80 82	8	130	1	56 58	8	133	1	54 58	8	133	4	66 62
8	128	4	42 44	8	130	1	58 58	8	133	1	56 56	8	133	4	66 64
8	128	4	44 48	8	130	1	58 60	8	133	1	56 58	8	133	4	66 66
8	128	4	46 48	8	130	1	58 60	8	133	1	56 58	8	133	4	66 66
8	128	4	52 52	8	130	1	60 60	8	133	1	56 60	8	133	4	66 66
8	128	4	52 54	8	130	1	60 60	8	133	1	58 60	8	133	4	66 66
8	128	4	52 56	8	130	1	60 60	8	133	1	58 60	8	133	4	66 66
8	128	4	52 58	8	130	1	60 60	8	133	1	60 62	8	133	4	66 66
8	128	4	52 58	8	130	1	60 60	8	133	2	54 56				
8	128	4	54 58	8	130	1	60 60	8	133	2	56 58				

Anexo 4. Proporciones de granos de polen fértiles y estériles obtenidos en flores de individuos pertenecientes a las diferentes especies y subespecies que componen el género *Fedia*.

Taxon	Pob.	Individuo n°	Flor n°	Polen fértil	%	Polen estéril	%	Total
1	4	1	1	205	95.35	10	4.65	215
1	4	2	1	213	99.53	1	0.47	214
2	44	1	1	220	98.21	4	1.79	224
2	44	2	1	231	99.14	2	0.86	233
2	143	1	1	185	91.58	17	8.42	202
2	143	1	2	252	97.67	6	2.33	258
2	143	2	1	212	94.64	12	5.36	224
2	143	3	1	241	80.07	60	19.93	301
3	86	1	1	235	97.51	6	2.49	241
3	86	2	1	235	93.63	16	6.37	251
3	86	3	1	256	99.22	2	0.78	258
3	86	4	1	186	84.16	35	15.84	221
3	141	1	1	200	100.00	0	0.00	200
3	141	1	2	200	99.01	2	0.99	202
3	141	1	3	200	100.00	0	0.00	200
4	94	1	1	217	94.76	12	5.24	229
4	94	2	1	200	100.00	0	0.00	200
4	97	1	1	216	98.63	3	1.37	219
4	97	2	1	200	99.50	1	0.50	201
5	95	1	1	100	100.00	0	0.00	100
5	106	1	1	200	100.00	0	0.00	200
5	106	2	1	287	81.77	64	18.23	351
5	106	3	1	204	99.51	1	0.49	205
5	106	4	1	198	97.06	6	2.94	204
5	106	5	1	209	100.00	0	0.00	209
5	106	6	1	128	100.00	0	0.00	128
5	106	7	1	90	96.77	3	3.23	93
5	106	8	1	128	97.71	3	2.29	131
5	107	1	1	282	98.60	4	1.40	286
5	107	2	1	215	99.54	1	0.46	216
5	107	3	1	220	100.00	0	0.00	220
5	107	4	1	212	99.53	1	0.47	213
5	134	1	1	68	94.44	4	5.56	72
5	134	2	1	221	97.79	5	2.21	226
5	134	3	1	70	95.89	3	4.11	73
5	134	4	1	216	100.00	0	0.00	216
5	134	5	1	259	78.96	69	21.04	328
5	134	6	1	239	97.95	5	2.05	244
5	135	1	1	209	100.00	0	0.00	209
5	136	1	1	128	96.24	5	3.76	133
5	136	2	1	212	99.53	1	0.47	213
5	136	2	2	215	99.54	1	0.46	216
5	136	3	1	216	80.00	54	20.00	270
5	136	3	2	232	86.89	35	13.11	267
5	136	4	1	245	84.19	46	15.81	291
5	136	4	2	236	93.28	17	6.72	253

Anexo 4. (Continuación)

Taxon	Pob.	Individuo n°	Flor n°	Polen fértil	%	Polen estéril	%	Total
5	136	5	1	289	93.53	20	6.47	309
5	136	5	2	211	99.06	2	0.94	213
5	136	6	1	120	99.17	1	0.83	121
5	136	6	2	221	98.66	3	1.34	224
5	137	1	1	222	97.80	5	2.20	227
5	137	2	1	141	93.38	10	6.62	151
6	140	1	1	200	100.00	0	0.00	200
6	140	2	1	200	99.01	2	0.99	202
6	140	3	1	200	99.01	2	0.99	202
6	140	4	1	157	90.23	17	9.77	174
6	140	4	2	200	100.00	0	0.00	200
6	140	5	1	138	87.34	20	12.66	158
6	140	5	2	21	95.45	1	4.55	22
6	140	6	1	93	26.65	256	73.35	349
6	140	6	2	105	28.30	266	71.70	371
7	126	1	1	230	100.00	0	0.00	230
7	126	1	1	284	87.12	42	12.88	326
7	126	2	1	230	97.05	7	2.95	237
7	126	3	1	220	99.55	1	0.45	221
7	148	1	1	221	97.79	5	2.21	226
7	148	2	1	209	98.12	4	1.88	213
7	148	3	1	212	99.07	2	0.93	214
7	148	4	1	231	87.83	32	12.17	263
7	148	4	2	170	89.47	20	10.53	190
7	148	5	1	251	85.67	42	14.33	293
7	148	5	2	247	89.17	30	10.83	277
7	148	6	1	165	89.67	19	10.33	184
7	149	1	1	230	95.44	11	4.56	241
7	149	2	1	245	95.70	11	4.30	256
7	149	3	1	232	100.00	0	0.00	232
7	149	4	1	246	96.09	10	3.91	256
7	149	4	2	251	97.29	7	2.71	258
7	149	5	1	237	98.75	3	1.25	240
7	149	5	2	213	99.53	1	0.47	214
7	149	6	1	170	59.44	116	40.56	286
7	149	6	2	213	99.53	1	0.47	214
7	149	7	1	231	96.65	8	3.35	239
7	149	7	2	221	97.36	6	2.64	227
7	149	8	1	210	86.78	32	13.22	242
7	149	8	2	228	97.44	6	2.56	234
7	149	9	1	219	97.77	5	2.23	224
7	149	9	2	203	99.51	1	0.49	204
7	149	10	1	130	100.00	0	0.00	130
8	128	1	1	200	100.00	0	0.00	200
8	128	1	2	230	97.46	6	2.54	236
8	128	1	3	83	100.00	0	0.00	83
8	128	2	1	128	87.67	18	12.33	146
8	128	2	2	28	66.67	14	33.33	42

Anexo 4. (Continuación)

Taxon	Pob.	Individuo n°	Flor n°	Polen fértil	%	Polen estéril	%	Total
8	128	3	1	152	48.87	159	51.13	311
8	128	3	2	175	60.34	115	39.66	290
8	128	3	3	142	50.18	141	49.82	283
8	128	4	1	21	100.00	0	0.00	21
8	128	5	1	6	14.63	35	85.37	41
8	128	5	2	21	48.84	22	51.16	43
8	128	6	1	15	83.33	3	16.67	18
8	128	7	1	33	94.29	2	5.71	35
8	128	7	2	64	94.12	4	5.88	68
8	128	8	1	250	99.21	2	0.79	252
8	128	8	2	191	85.65	32	14.35	223
8	128	9	1	37	61.67	23	38.33	60
8	128	9	2	137	93.84	9	6.16	146
8	128	10	1	33	86.84	5	13.16	38
8	128	10	2	5	71.43	2	28.57	7
8	128	11	1	150	90.36	16	9.64	166
8	128	12	1	118	88.06	16	11.94	134
8	128	12	2	106	92.17	9	7.83	115
8	128	13	1	85	97.70	2	2.30	87
8	128	13	2	167	96.53	6	3.47	173
8	128	14	1	153	95.63	7	4.37	160
8	128	14	2	141	97.24	4	2.76	145
8	128	15	1	154	50.16	153	49.84	307
8	128	15	2	151	53.55	131	46.45	282
8	128	16	1	280	99.64	1	0.36	281
8	128	17	1	255	99.61	1	0.39	256
8	128	17	2	235	98.74	3	1.26	238
8	128	18	1	99	97.06	3	2.94	102
8	128	18	2	250	99.21	2	0.79	252
8	128	19	1	187	59.37	128	40.63	315
8	128	19	2	58	34.73	109	65.27	167
8	128	20	1	228	97.02	7	2.98	235
8	128	20	2	185	97.37	5	2.63	190
8	130	1	1	212	100.00	0	0.00	212
8	130	2	1	232	97.89	5	2.11	237
8	130	3	1	327	99.70	1	0.30	328
8	131	1	1	202	100.00	0	0.00	202
8	132	1	1	139	93.29	10	6.71	149
8	133	1	1	219	99.55	1	0.45	220
8	133	2	1	222	99.55	1	0.45	223
8	133	3	1	230	99.57	1	0.43	231
8	133	4	1	239	99.58	1	0.42	240

Bibliografía

- Blakenhorn, B. 1978. Pollenmorphologisch-systematische Untersuchungen an Valerianaceae. Bot. Jahrb. Syst. 99: 108-138.
- Clarke, G. 1978. Pollen morphology and generic relationships in the Valerianaceae. Grana 17: 61-75.
- Clarke, G.C.S.; Jones, M.R. 1977. The Northwest European Pollen Flora (NEPF) 16. Valerianaceae. Rev. Palaeobot. Palynol. 24: 155-179.
- Cruden, R.W.; Lyon, D.L. 1985. Correlations among stigma depth, style length, and pollen grain size: do they function or phylogeny. Bot. Gaz. 146 (1): 143-149.
- Diez, M.J. 1987. Valerianaceae. In: B. Valdes et al. (ed.) Atlas Polínico de Andalucía Occidental. Instituto de Desarrollo Regional y Diputación de Cádiz. Sevilla.
- Dowrick, V.P.J. 1956. Heterostyly and homostyly in *Primula obconica*. Heredity 10: 219-236.
- Erdtman, G. 1952. Pollen morphology and plant Taxonomy Angiosperms. Almquist & Wiksells, Stockholm.
- 1969. Handbook of Palynology. An introduction to the study of pollen grains and spores. Munksgaard, Copenhagen.
- Eriksen, B. 1989a. Notes on generic and infrageneric delimitation in the Valerianaceae. Nord. J. Bot. 9: 179-187.
- 1989b. Valerianaceae. In: G. Harling; L. Andersson (ed.) Flora del Ecuador, 34.
- Mathez, J. 1984. Introduction a une révision du genre *Fedia* Gaertn. emend. Moench. Mem. Soc. Brot. 27: 129-175.
- Mathez, J.; Xena de Enrech, N. 1985a. Le polymorphisme génétique de la morphologie des fruits du genre *Fedia* Gaertn. (Valerianaceae). I. Détermination du mécanisme de contrôle génétique chez les espèces *F. cornucopiae* (L.) Gaertn. et *F. graciliflora* Fisch. & Meyer. Candollea 40 (2): 425-434.
- 1985b. Heterocarpy, fruit polymorphism and discriminating dissemination in the genus *Fedia* (Valerianaceae). In: P. Jacquard et al. (ed.) Genetic Differentiation and Dispersal in Plants. Springer-Verlag, Berlin.
- Panelatti G. 1960. Quelques résultats de Palynologie analytique et descriptive pour le Maroc. Travaux de l'Institut Scientifique Chérifien. Sér. Bot. 23: 42-44.
- Patel V.C.; Skavarla, J.J. 1979. Valerianaceae pollen Morphology. Pollen & Spores 21 (1-2): 81-103.
- Verlaque, R. 1983. Etude Biosystématique et Phylogénétique des Dipsacaceae. Thèse Docteur ès Sciences, Université de Provence (St. Charles), Marseille.
- Wagenitz, G. 1956. Pollen morphologie der mitteleuropäischen Valerianaceen. Flora 143: 473-485.
- Xena de Enrech, N. 1987. Recherches biosystématiques sur le genre *Fedia* (Valerianaceae). These Docteur es Sciences, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- 1992. Valerianaceae. Flora de Venezuela 5 (1): 217-262.
- 1993. Contribución al estudio del género *Valeriana* en Venezuela: distribución geográfica, caracteres morfoanatómicos, cariológicos y palinológicos de interés taxonómicos y evolutivos. Acta Bot. Venezuelica 16 (2-4): 105-136.
- Xena de Enrech, N.; Mathez, J. 1989. Revision du genre *Fedia* Gaertn. emend. Moench (Valerianaceae). Naturalia monspeliensia, sér. Bot. 54: 3-77.