

# CONSIDERACIONES CITOTAXONÓMICAS DEL GÉNERO *RANUNCULUS* L. (*RANUNCULACEAE*) EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

por

JUAN CARLOS DIOSDADO & JULIO ENRIQUE PASTOR\*

## Resumen

DIOSDADO, J.C. & J.E. PASTOR (1996). Consideraciones citotaxonómicas del género *Ranunculus* L. (*Ranunculaceae*) en la Península Ibérica. *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 166-178.

Tras varios estudios cariológicos referentes al género *Ranunculus* en la Península Ibérica, se discute en conjunto sobre el tamaño cromosomático, asimetría, número básico y poliploidía, y se establecen implicaciones taxonómicas. Se propone una hipótesis acerca del origen y evolución del género *Ranunculus*.

Palabras clave: *Spermatophyta*, *Ranunculaceae*, *Ranunculus*, taxonomía, número de cromosomas, Península Ibérica.

## Abstract

DIOSDADO, J.C. & J.E. PASTOR (1996). Cytotaxonomic considerations within the genus *Ranunculus* L. (*Ranunculaceae*) in the Iberian Peninsula. *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 166-178 (in Spanish).

Chromosome size, asymmetry, basic numbers and polyploidy within Iberian representatives of the genus *Ranunculus* are discussed. Some taxonomic implications of the karyological data are considered. A probable origin and evolution of the genus *Ranunculus* is proposed.

Key words: *Spermatophyta*, *Ranunculaceae*, *Ranunculus*, taxonomy, chromosome number, Iberian Peninsula.

## INTRODUCCIÓN

El género *Ranunculus* L. presenta una distribución cosmopolita, aunque centrada en las regiones templadas y frías del hemisferio Norte y en las zonas montañosas del Trópico y hemisferio Sur. Está integrado por numerosas especies, entre 400 (WILLIS, 1966) y 600 (TAMURA, 1967). Esto indica la gran expansión que ha tenido este género desde principios del Terciario, a partir de su centro de origen situado probablemente en Eurasia como parecen indicar los datos fósiles (EMBERGER, 1968; ZIMAN & KEENER, 1989).

Incluye táxones acuáticos y otros terrestres localizados, generalmente, en bordes de arroyos, acequias, charcas, depresiones inundadas temporalmente, pastos húmedos..., aunque algunas especies se han adaptado a condiciones de xericidad y habitan en pastos secos e incluso en zonas semidesérticas o desérticas (como *R. platyspermus* Fisch. ex DC. en el desierto de Kirghisonum).

En *Species Plantarum*, bajo el nombre genérico de *Ranunculus*, LINNEO (1753) incluyó los géneros *Ranunculus* de TOURNEFORT (1700) y *Ficaria* de DILLENIIUS ex HALLER (1742). Describió 37 especies, algunas de las

\* Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla. E-41080 Sevilla.

cuales habían sido señaladas anteriormente por diversos autores prelinneanos. SCHAEFFER (1760) consideró *Ficaria* como género independiente, de acuerdo con el criterio de HALLER (1742). LOUREIRO (1790) describió el género *Hecatonia*, que posteriormente formaría parte de *Ranunculus* como sección. MOENCH (1794) reconoció los géneros *Ranunculus* y *Ficaria*, y describió además el género *Ceratocephala*, que distingue por presentar dos protuberancias estériles en la base de los carpelos ("pericarpium gemellum"). A principios del siglo XIX, DE CANDOLLE (1817) describió la sección *Batrachium*, que agrupaba los ranúnculos acuáticos. Más tarde, S.F. GRAY (1821) consideró los ranúnculos acuáticos como género independiente. DE CANDOLLE (1824), de conformidad con el criterio de MOENCH, aceptó los géneros *Ranunculus* L., *Ficaria* Schaeff. y *Ceratocephalus* Moench. SPRENGEL (1825) separó el género *Ranunculus* (que incluía *Ficaria* y *Batrachium*) de *Ceratocephalus*. SPACH (1839) admitió los géneros *Ranunculus* L., *Ficaria* Schaeff., *Batrachium* Gray y *Hecatonia* Lour., y describe además *Pachyloma* (donde incluye *R. arvensis*, como *P. arvense* Spach) y *Cyprianthe* (formado por *R. asiaticus* L., que pasa a denominarse *C. anemoniodes* Spach). GRENIER & GODRON (1848) dividieron *Ranunculus* en seis secciones: sección *Batrachium* DC., sección *Ranunculastrum* DC., sección *Hecatonia* (Lour.) DC., sección *Vesicastrum* Gren. & Godr., sección *Euranunculus* Gren. & Godr. y sección *Brachybiastrum* Gren. & Godr. BENTHAM & HOOKER (1862), en su *Genera Plantarum*, llevaron a *Ranunculus* una serie de géneros descritos por otros autores: *Krapfia* DC., *Batrachium* (DC.) Gray, *Ficaria* Schaeff., *Hecatonia* Lour., *Casalea* A. St.-Hil., *Aphanostemma* A. St.-Hil., *Cyrtorryncha* Nutt. ex Torr. & A. Gray, *Ceratocephalus* Moench, *Pachyloma* Spach y *Cypriante* Spach. A finales del siglo XIX, A. GRAY (1886), en una revisión de los ranúnculos de Norteamérica, decidió que los acuáticos deberían integrarse en *Ranunculus* con la categoría de subgénero.

En el presente estudio se sigue el esquema que se adopta en *Flora iberica* (LÓPEZ GONZÁLEZ, GRAU y COOK, 1986) y *Flora Vascular de Andalucía Occidental* (VALDÉS, 1987),

donde se considera que el género *Ranunculus* está formado por tres subgéneros: *Batrachium* (DC.) A. Gray, *Ficaria* (Schaeff.) L. Benson y *Ranunculus*. El subgénero *Batrachium* agrupa los ranúnculos acuáticos, provistos de flores blancas y aquenios con costillas transversales. El subgénero *Ficaria* (Schaeff.) L. Benson engloba los ranúnculos de flores amarillas con 7-14 pétalos y solo 3 sépalos. Por último, el subgénero *Ranunculus* contiene los ranúnculos no acuáticos, aunque habiten preferentemente en terrenos húmedos; sus flores presentan 5 sépalos y generalmente 5 pétalos, amarillos, blancos o rosados; sus aquenios muestran una morfología variable, pero nunca presentan costillas transversales regulares como ocurre en el subgénero *Batrachium*. En la Península Ibérica el subgénero *Ranunculus* queda subdividido en 12 secciones: *Ranunculus*, *Echinella* DC., *Flammula* (Webb ex Spach) Freyn, *Ranuncella* (Spach) Freyn, *Physophyllum* Freyn, *Crymodes* (A. Gray) Tutin, *Thora* DC., *Leucoranunculus* Boiss., *Aconitifolii* Tutin, *Chrysanthe* (Spach) L. Benson, *Hecatonia* (Lour.) DC. y *Ranunculastrum* DC. El género *Ranunculus* está representado en la Península Ibérica por 63 especies, de las que una cuarta parte son endémicas.

Desde el punto de vista cariológico, los datos sobre el género *Ranunculus*, aunque abundantes, se reducían a recuentos de números cromosómicos aislados y solo una pequeña parte estaban realizados en material peninsular. Merecen destacarse, por su importancia para el conocimiento cariológico del género, los estudios de BÖCHER (1938), COONEN (1939), BARROS NEVES (1944), GREGSON (1965) y GOEPFERT (1974), que se refieren a un gran número de especies, o los de HESS (1955), LANDOLT (1954, 1956), COOK (1962, 1963, 1966a, 1966b), KÜPFER (1969a, 1969b, 1971, 1974), BALTISBERGER (1980, 1981), HÜBER (1988, 1989) y DAHLGREN (1991), que se centran en determinados grupos de ranúnculos.

En lo que respecta a la Península Ibérica, varios autores se han ocupado del estudio de un buen número de táxones. BARROS NEVES (1944) lo hizo en poblaciones portuguesas,

KÜPFER (1974) trabajó, principalmente, con las especies orófilas de la sección *Ranuncella* (Spach) Freyn, GRAU (1988) publicó los idiogramas de varios táxones del grupo *R. paludosus* y FERNÁNDEZ BERNALDO DE QUIRÓS (1987) realizó estudios cariológicos de ranúnculos acuáticos (subgénero *Batrachium*).

Otros autores han publicado algunos números cromosómicos de distintas especies contados en material peninsular; así LÖVE & KJELLQVIST (1974) estudiaron seis especies en poblaciones de Jaén (Sierra de Cazorla), Teruel y Cuenca, y VALDÉS-BERMEJO (1979, 1980), PASTOR & al. (1984, 1988), GALLEGO (1986), LUQUE & al. (1988) o SILVESTRE (1990), entre otros, efectuaron observaciones de varias especies con material de Andalucía.

En este trabajo se analizan y discuten de manera conjunta los resultados referentes a cada subgénero y sección de *Ranunculus* que han sido publicados por separado, de forma que se ofrece un conocimiento citotaxonomico global del género en la Península Ibérica, lo que permite hacer algunas consideraciones filogenéticas.

#### MATERIAL Y MÉTODOS

Las observaciones de las meiosis se realizaron a partir de botones florales fijados en el campo con líquido de Farmer, alcohol etílico-cloroformo-ácido acético en proporción 6:3:1 (LÖVE & LÖVE, 1975), durante 24 horas, tras las cuales se pasaron a alcohol etílico al 70%, donde se conservaron hasta su tinción. Esta se realizó con carmín clorhídrico etílico (SNOW, 1963) durante 72 horas. Posteriormente las anteras se montaron por aplastamiento en ácido acético al 45%.

Los estudios de cromosomas en mitosis se llevaron a cabo en meristemos radicales de plantas cultivadas en el jardín experimental del Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Facultad de Biología de Sevilla. Este material fue pretratado con 8-hidroxiquinoleína 0,002 M (Tjfo & LEVAN, 1950) a  $4 \pm 2$  °C durante 3-4 horas. A continuación se fijaron en Carnoy (LÖVE & LÖVE, 1975) durante 24 horas, y después se conservaron en alcohol al 70%. La tinción se realizó con carmín clorhídrico etílico durante 48-72 horas. El

montaje se efectuó en ácido acético al 45%.

Para la morfología de los cromosomas se ha considerado la clasificación de LEVAN & al. (1964). Para la clasificación de los cromosomas por su tamaño se ha seguido a STEBBINS (1938). La asimetría de los cariótipos se define de acuerdo con las indicaciones de STEBBINS (1971), y se utilizan además los índices de asimetría ( $A_1$  y  $A_2$ ) propuestos por ROMERO ZARCO (1986). El índice  $A_1$  es una estimación de la asimetría intracromosómica debida a la relación entre los brazos de cada par de cromosomas homólogos; y el  $A_2$  muestra la asimetría debida a la variación de tamaño en los cromosomas del cariótipo.

Para el estudio general de *Ranunculus* en la Península Ibérica se utilizó material de 66 táxones pertenecientes a los distintos subgéneros y secciones, cuyas localidades así como los números cromosómicos se resumen en la tabla 1. Por regla general se estudiaron entre 5 y 10 individuos por población. Los ejemplares utilizados se conservan en el Herbario del Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Universidad de Sevilla (SEV).

#### RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El número básico más frecuente en el género *Ranunculus* es  $x = 8$ , mientras que  $x = 7$  solo aparece en algunas especies de la sección *Chrysanthae*. COONEN (1939) en un estudio realizado en 85 especies de Europa y Norteamérica observó que el 74,71% correspondía a especies de número básico  $x = 8$ , el 24,14% a las de número básico  $x = 7$  y el 1,15% restante a las de número básico  $x = 6$ . GOEPFERT (1974) en unas cien especies de Norteamérica y Europa encontró un 85% de especies con  $x = 8$  y un 15% con  $x = 7$ . Por otra parte, en las especies europeas de que tratan JALAS & SUOMINEN (1989) se contabiliza un 92% con número básico  $x = 8$ . En las especies de la Península Ibérica el porcentaje de los que tienen  $x = 8$  asciende hasta un 95%, con lo que solo queda un 5% de especies con  $x = 7$ .

Por tanto se observa que el porcentaje de especies con número básico  $x = 7$  aumenta de referimos a las especies de Norteamérica, ya que en Europa solo los grupos de especies de *R. acris* y *R. parviflorus* presentan este núme-

TABLA 1

RELACIÓN DE LOS TÁXONES ESTUDIADOS, CON INDICACIÓN DEL NÚMERO CROMOSOMÁTICO Y LOCALIDAD

Taxon	N.º cromosomático	Localidad (provincia; n.º SEV)
<b>Subgen. <i>Batrachium</i></b>		
<i>R. ololeucos</i>	$n = 8/2n = 16$	Sevilla (128705; 128707), Minho (128706)
<i>R. ololeucos</i>	$n = 16$	Guadalajara (128704)
<i>R. peltatus</i> subsp. <i>peltatus</i>	$n = 8/2n = 16$	Huelva (128725-26), León (128722), Zamora (128724)
subsp. <i>peltatus</i>	$n = 16$	Ávila (128723)
subsp. <i>baudotii</i>	$n = 8/2n = 16$	Cádiz (128719), Huelva (128721), Sevilla (128718; 128720)
subsp. <i>fucooides</i>	$n = 8$	Sevilla (128717)
subsp. <i>saniculifolius</i>	$n = 8/2n = 16$	Huelva (128727-28), Sevilla (128729-30)
<i>R. penicillatus</i>	$n = 8/2n = 16$	León (128712; 128714), Salamanca (128716), Sevilla (128711)
<i>R. penicillatus</i>	$n = 16$	Cáceres (128715)
<i>R. trichophyllus</i>	$n = 8$	Sevilla (128708-10)
<i>R. tripartitus</i>	$2n = 32$	León (128703)
<b>Subgen. <i>Ficaria</i></b>		
<i>R. ficaria</i> s.l.	$n = 8/2n = 16$	Álava (128146), Cádiz (128138; 128143; 128144), Huelva (128139), Jaén (128140), Málaga (128145), Sevilla (128141)
<i>R. ficaria</i> s.l.	$2n = 24$	Cáceres (128147)
<i>R. ficaria</i> s.l.	$2n = 32$	Almería (128142)
<b>Subgen. <i>Ranunculus</i></b>		
<b>Sect. <i>Ranunculus</i></b>		
<i>R. alnetorum</i>	$2n = 32$	León (128348)
<i>R. carlittensis</i>	$2n = 32$	Álava (128351)
<i>R. envalirensis</i>	$2n = 16$	Gerona (128349)
<i>R. valdesii</i>	$2n = 32$	Madrid (128350)
<b>Sect. <i>Echinella</i></b>		
<i>R. arvensis</i>	$n = 16/2n = 32$	Cádiz (128233), Huelva (128234), León (128235), Salamanca (128236), Segovia (128237)
<b>Sect. <i>Flammula</i></b>		
<i>R. batrachioides</i> subsp. <i>brachypodus</i>	$2n = 16$	Salamanca (128157)
<i>R. flammula</i>	$n = 16/2n = 32$	Ávila (128151-52), Palencia (128148; 128168), Santander (128153), Zamora (128149-50)
<i>R. lateriflorus</i>	$2n = 16$	Guadalajara (128158), Salamanca (128159)
<i>R. longipes</i>	$2n = 48$	Guadalajara (128154), Salamanca (128155-56)
<i>R. nodiflorus</i>	$2n = 32$	Ávila (128164), Palencia (128166), Salamanca (128165)
<i>R. ophioglossifolius</i>	$n = 8/2n = 16$	Álava (128160), Huelva (128162; 128163; 128167), Toledo (128161)

TABLA I (continuación)

RELACION DE LOS TÁXONES ESTUDIADOS, CON INDICACIÓN DEL NÚMERO CROMOSOMÁTICO Y LOCALIDAD

Taxon	N.º cromosomático	Localidad (provincia; n.º SEV)
<b>Sect. <i>Ranuncella</i></b>		
<i>R. abnormis</i>	2n = 16	Ávila (128067), Salamanca (128068-69)
<i>R. amplexicaulis</i>	2n = 16	Huesca (128092-94), León (128090-91), Lérica (128089)
<i>R. angustifolius</i> var. <i>angustifolius</i>	2n = 16	Lérica (128078-79)
var. <i>uniflorus</i>	2n = 16	Granada (128080-83)
<i>R. bupleuroides</i>	2n = 16	Beira Litoral (128065-66)
<i>R. gramineus</i>	2n = 16	Álava (128076), Cádiz (128072; 128077), Guadalajara (128075), León (128074), Oviedo (128071), Palencia (128073)
<i>R. parnassifolius</i> subsp. <i>parnassifolius</i>	2n = 16	Gerona (128097)
subsp. <i>cabrerensis</i>	2n = 16	León (128095-96)
subsp. <i>heterocarpus</i>	2n = 32	Huesca (128098)
<i>R. pyrenaicus</i>	2n = 16	Gerona (128085), Huesca (128086-88), Lérica (128084)
<b>Sect. <i>Physophyllum</i></b>		
<i>R. bullatus</i>	n = 8/2n = 16	Cádiz (128099-128102), Málaga (128104), Sevilla (128103)
<b>Sect. <i>Crymodes</i></b>		
<i>R. glacialis</i>	2n = 16	Granada (128037)
<b>Sect. <i>Thora</i></b>		
<i>R. thora</i>	2n = 16	León (128106), Lérica (128105)
<b>Sect. <i>Leucoranunculus</i></b>		
<i>R. alpestris</i>	n = 8	Huesca (128038-39)
<b>Sect. <i>Aconitifolii</i></b>		
<i>R. acetosellifolius</i>	2n = 16	Granada (128033-36)
<i>R. aconitifolius</i>	n = 8/2n = 16	Gerona (128030), León (128027-28), Palencia (128029)
<i>R. platanifolius</i>	2n = 16	Huesca (128031), León (128032)
<i>R. seguieri</i>	2n = 16	León (128025-26)
<b>Sect. <i>Chrysanthe</i></b>		
<i>R. acris</i> subsp. <i>despectus</i>	n = 7/2n = 14	Álava (128292), Gerona (128293-128294), León (128290-91), Huesca (128287-88; 128295), Madrid (128296), Oviedo (128289; 128297)
<i>R. aduncus</i>	2n = 16	Jaén (135505)
<i>R. bulbosus</i> subsp. <i>bulbosus</i>	2n = 16	León (128336; 128339), Oviedo (128329; 128337), Santander (128340), Zamora (128338)
subsp. <i>aleae</i>	n = 8/2n = 16	Cádiz (128330), Cáceres (128333), Huelva (128331-32), Málaga (128335), Tras-os-Montes (128334)

TABLA 1 (continuación)

RELACIÓN DE LOS TÁXONES ESTUDIADOS, CON INDICACIÓN DEL NÚMERO CROMOSOMÁTICO Y LOCALIDAD

Taxon	N.º cromosomático	Localidad (provincia; n.º SEV)
<i>R. bulbosus</i> subsp. <i>castellanus</i>	$n = 8/2n = 16$	León (128341)
<i>R. carinthiacus</i>	$2n = 16$	Huesca (128277)
<i>R. demissus</i>	$2n = 16$	Granada (128278-80)
<i>R. gouanii</i>	$2n = 16$	Huesca (128284-86), León (128347), Palencia (128283)
<i>R. granatensis</i>	$n = 14/2n = 28$	Cáceres (128302), Granada (128298-128300), Jaén (128303), Salamanca (128301)
<i>R. macrophyllus</i>	$2n = 16$	Cádiz (128343-44), Málaga (128342), Sevilla (128345-46)
<i>R. muricatus</i>	$n = 24/2n = 48$	Cádiz (128222-24), Cáceres (128225), Huelva (128226-29), Sevilla (128230-31), Extremadura (128232)
<i>R. parviflorus</i>	$n = 14/2n = 28$	Almería (128305), Cádiz (128306), Sevilla (128307), Toledo (128309)
<i>R. repens</i>	$2n = 32$	Ávila (128319), Cáceres (128318), Granada (128324), Huesca (128321), León (128325), Lérida (128328), Orense (128326), Oviedo (128321), Salamanca (128327), Santander (128322), Tras-os-Montes (128323)
<i>R. ruscinonensis</i>	$2n = 16$	Gerona (128281-82)
<i>R. sardous</i>	$2n = 16$	Álava (128304)
<i>R. trilobus</i>	$2n = 48$	Cádiz (128314; 128316), Huelva (128312; 128313; 128317), Salamanca (128315), Toledo (128310)
<i>R. tuberosus</i>	$2n = 16$	Álava (128198-99), Huesca (128195), León (128197), Lérida (128196)
Sect. <i>Hecatonia</i>		
<i>R. sceleratus</i>	$2n = 32$	Huelva (128238), Sevilla (128239; 128240), Tarragona (128241)
Sect. <i>Ranunculastrum</i>		
<i>R. malessanus</i>	$2n = 16$	Jaén (128041)
<i>R. monspeliacus</i>	$2n = 16$	Tarragona (128040)
<i>R. nigrescens</i>	$2n = 16$	León (128044-47)
<i>R. nigrescens</i>	$2n = 24$	Orense (128042)
<i>R. ollissiponensis</i> subsp. <i>ollissiponensis</i>	$2n = 16$	Cáceres (128058-60), León (128057), Madrid (128063), Zamora (128061), Beira Litoral (128062)
subsp. <i>alpinus</i>	$2n = 16+1B$	Madrid (128064)
<i>R. paludosus</i> s.l.	$n = 8/2n = 16$	Cádiz (128193), Córdoba (128188), Granada (128194)
<i>R. paludosus</i> s.l.	$n = 16/2n = 32$	Cádiz (128190), Huelva (128192), Sevilla (128187; 128191)
<i>R. spicatus</i> subsp. <i>blepharicarpus</i>	$2n = 16$	Almería (128052; 128054), Granada (128048-51), Málaga (128056), Sevilla (128055)

ro, mientras que en Norteamérica existen además otros grupos, como los de *R. uncinatus* D. Don o *R. occidentalis* Nutt. Todos estos grupos forman una serie poliploide que indica una especiación reciente. Por otro lado, el número básico  $x = 7$  también ha sido asociado por algunos autores con *R. aconitifolius*, *R. platanifolius* o *R. spicatus*, pero esos datos deben considerarse equivocados, a tenor de los resultados obtenidos en la Península y los aportados por la bibliografía consultada.

El número básico  $x = 6$ , que ha sido indicado para *R. ficaria* (SOUÉGES, 1913) y *R. acris* (SOROKIN, 1924 y 1927), puede ser atribuido a fenómenos de aneuploidía o considerarse erróneo.

En la Península Ibérica se ha observado que una disminución en el número básico supone un aumento de la asimetría del cariotipo, como se detectó en la sección *Chrysanthe*, donde *R. acris*, *R. granatensis* y *R. parviflorus* con  $x = 7$  muestran un tipo de asimetría 3B, en tanto que los demás táxones con  $x = 8$  tienen una asimetría del tipo 3A.

Por todo ello, y de acuerdo con COONEN (1939), KURITA (1958a), TAMURA (1967) y KAPOOR (1981), se considera que el número básico  $x = 8$  es el más primitivo en el género; y de éste, por un proceso de reducción, derivó el número básico  $x = 7$ .

KURITA (1958b), al estudiar el volumen total de los cromosomas en especies con 14 y 16 cromosomas en *Anemone* y *Ranunculus*, observó que mientras en el primer género el volumen era similar en ambos casos, en *Ranunculus* las especies con 16 cromosomas tenían un volumen superior, de lo que deduce que en *Anemone* el paso de  $x = 8$  a  $x = 7$  se debe producir por un proceso de fusión y en *Ranunculus* por una pérdida.

Por lo que se refiere a la asimetría, las observaciones realizadas en los táxones peninsulares muestran que los cromosomas más representados en *Ranunculus* son los metacéntricos con el centrómero en la región media (m) y los subtlococéntricos con el centrómero en la región subterminal (st), con un 37% y un 30%, respectivamente. Los submetacéntricos con el centrómero en la región submedia (sm) suponen un 22%; los telocéntricos con el cen-

trómero en la región terminal (t) constituyen el 8% y los metacéntricos con el centrómero en el punto medio (M) se presentan en un 3%. Por el alto porcentaje de cromosomas metacéntricos (M y m) y submetacéntricos, que suponen un 60%, el género *Ranunculus* presenta cariotipos relativamente simétricos.

Por otro lado, en la Península se observó una gran variabilidad en los tipos de asimetría de Stebbins y en los índices de asimetría de Romero Zarco. La mayoría de las especies estudiadas tienen asimetría de los tipos 2B, 3A o 3B. El tipo de asimetría 2B ( $A_1 = 0,38-0,50$ ;  $A_2 = 0,22-0,33$ ) está presente en las secciones *Ranunculus*, *Ranuncella*, *Aconitifolii*, *Thora*, *Leucoranunculus*, *Crymodes* y *Hecatonia*. La sección *Ranunculus* muestra los índices más bajos, aunque en *R. envalirensis* y *R. carlittensis* se encontraron metafases con valores más elevados, debido a fenómenos de heterocigosis estructural. El tipo 3A aparece en las secciones *Chrysanthe*, *Ranunculastrum*, *Physophyllum* y *Echinella*; mientras que en *Chrysanthe* y *Echinella* se observa una gran asimetría respecto del índice  $A_1$ , debido a las diferencias intracromosómicas, las secciones *Ranunculastrum* y *Physophyllum* presentan la mayor asimetría del índice  $A_2$ , por la variación de tamaños entre los cromosomas. Por su parte, el tipo 3B ( $A_1 = 0,46-0,59$ ;  $A_2 = 0,20-0,32$ ) lo muestran los subgéneros *Ficaria* y *Batrachium*, y en el subgénero *Ranunculus* está presente en la sección *Flammula* y algunas especies de las secciones *Chrysanthe* y *Echinella*. Todos estos grupos se caracterizan por su gran variación en los índices  $A_1$  y  $A_2$ .

Además de estos tipos de asimetría, están presentes en la Península el tipo 2A ( $A_1 = 0,51$ ;  $A_2 = 0,22$ ), que aparece sólo en los citotipos diploides de *R. ficaria*, y el 3C ( $A_1 = 0,57$ ;  $A_2 = 0,39$ ), exclusivamente en *R. longipes* (sect. *Flammula*).

En el tamaño de los cromosomas se observó una gran variación (fig. 1). El subgénero *Ficaria* contiene los cromosomas de mayor tamaño (entre medianamente grandes y grandes), mientras que en el subgénero *Batrachium* se han encontrado los más pequeños (entre pequeños y medianamente pequeños). En el subgénero *Ranunculus* existe una gran

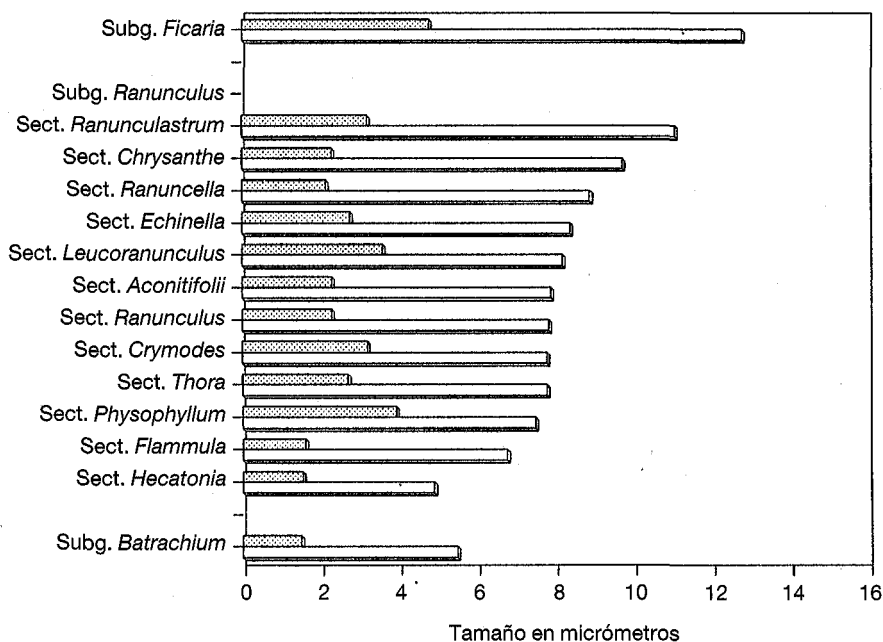


Fig. 1.—Tamaño cromosómico en *Ranunculus*. Representación de los cromosomas de menor y mayor longitud de cada grupo taxonómico.

variabilidad en el tamaño aparente de los cromosomas, desde pequeños a grandes. La sección *Hecatonia* presenta los cromosomas de menor tamaño de este subgénero, que oscilan entre 1,53 y 4,96  $\mu\text{m}$ , mientras que la sección *Ranunculastrum* tiene los de mayor tamaño del subgénero, cercanos a los de *R. ficaria*.

De acuerdo con TAMURA (1967), la reducción del tamaño cromosomático puede ser considerada como un carácter evolucionado dentro del género.

En *Ranunculus* el tamaño de los cromosomas está asociado con el nivel de poliploidía y con el ciclo de vida. En el subgénero *Batrachium* y en las secciones *Ranunculus*, *Flammula*, *Chrysanthe* y *Ranunculastrum* del subgénero *Ranunculus*, se pudo constatar que al aumentar el nivel de ploidía disminuye el tamaño medio de los cromosomas de la dotación.

También se observó que, en especies con un mismo nivel de ploidía, las que presentan un ciclo anual muestran generalmente cromosomas

más pequeños que los táxones perennes. Así, en la sección *Chrysanthe*, el taxon anual diploide *R. sardous* muestra un tamaño medio de los cromosomas de 4,48  $\mu\text{m}$ , mientras que en los táxones diploides perennes oscila entre los 4,87  $\mu\text{m}$  de *R. demissus* y los 6,93  $\mu\text{m}$  de *R. carinthiacus*.

La poliploidía es un fenómeno frecuente en *Ranunculus*. Son varios los autores que citan aproximadamente un 50% de diploides y un 50% de poliploides (COONEN, 1939; BARROS NEVES, 1944; LÖVE & LÖVE, 1961; GOEPFERT, 1974; JALAS & SUOMINEN, 1989). En el presente estudio del género en la Península Ibérica, se ha contabilizado un 61% de especies diploides frente a un 39% de poliploides.

La poliploidía aparece en los tres subgéneros de *Ranunculus*. En el subgénero *Ficaria* se han citado niveles que van desde el diploide al hexaploide, aunque en la Península solo se han hallado los niveles diploides, triploides y tetraploides. Del mismo modo, en *Batrachium* se han observado niveles diploides y



tetraploides, aunque también han sido citados niveles hexaploides. En el subgénero *Ranunculus* es frecuente la existencia de series poliploides (desde el diploide al hexadecaploide), las que se observan en la Península más abundantemente en las secciones *Ranunculus*, *Echinella*, *Flammula*, *Chrysanthe* y *Hecatonía*.

Respecto al origen de los poliploides, en *Ranunculus* parecen coexistir autopoliploides y alopoliploides. Las meiosis estudiadas apenas revelan irregularidades, tales como la aparición de multivalentes, lo cual estaría a favor de un origen alopoliploide, como en el caso de *R. valdesii*, *R. carlittensis*, *R. alnetorum*, *R. flammula*, *R. nodiflorus*, *R. longipes*, *R. muricatus*, *R. arvensis*, *R. parviflorus*, *R. trilobus*, *R. granatensis* o *R. sceleratus*. Sin embargo, en algunos táxones los cromosomas de los citótipos poliploides se pueden agrupar en el cariograma en los mismos tipos cromosómicos que en los diploides, lo cual les conferiría un origen autopoliploide, como se observó en *R. nigrescens* o *R. parnassifolius* subsp. *heterocarpus* (DIOSDADO & PASTOR, 1990, 1991a). Si se combinan ambos procesos, se puede pensar que el origen de algunos táxones está en una aloploidía de segmentación a partir de táxones con una gran homología cromosómica, como parece ocurrir en *R. paludosus* (DIOSDADO & PASTOR, 1990).

En los estudios clásicos de MÜNTZING (1936), STEBBINS (1938) y HEISER & WHITAKER (1948) se correlacionó la poliploidía y el ciclo de vida de las plantas, y se concluyó que la tendencia a la poliploidía es mayor en los géneros herbáceos y dentro de ellos en las especies perennes frente a las anuales.

En la Península Ibérica las especies anuales diploides suponen un 7%; las anuales poliploides un 12%; las especies perennes diploides un 51%; las perennes poliploides un 12%, y las perennes que presentan conjuntamente diploides y poliploides un 8%. Por último, se encuentran especies que pueden desarrollarse como anuales o perennes, las que pertenecen principalmente al subgénero *Batrachium* y en las que se contabiliza un 3% de especies exclusivamente diploides, un 2% de poliploides y un 5% de especies que comparten el nivel diploi-

de con niveles poliploides. Por los resultados obtenidos en material peninsular de *Ranunculus*, parece existir una relación entre poliploidía y ciclo de vida perenne, aunque el porcentaje relativo de poliploides es mayor dentro de los anuales que en los perennes (fig. 2).

Los estudios cariológicos del género *Ranunculus* en la Península Ibérica permiten establecer algunas consideraciones taxonómicas y filogenéticas.

De acuerdo con los datos cariológicos y el apoyo de referencias palinológicas, ecológicas y morfológicas, *R. arvensis* debe separarse del resto de las especies de *Ranunculus*, conforme a la idea de SPACH (1839), aunque sin darle categoría de género independiente como él propuso. Por ello, la sección *Echinella* estaría integrada solo por *R. arvensis*. En cuanto a *R. muricatus*, quedaría englobado en la sección *Chrysanthe* (caracterizada por una gran heterogeneidad cariológica y morfológica), junto a otras especies anuales de hojas divididas y achenios ornamentados, como *R. parviflorus*, *R. sardous* y *R. trilobus* (DIOSDADO & PASTOR, 1993c).

En la sección *Ranunculus*, representada en la Península Ibérica por cinco microespecies (GRAU, 1986) pertenecientes al grupo de *R. auricomus* s.l., los resultados cariológicos muestran una oscilación en los cariogramas e índices de asimetría. El origen híbrido que se atribuye a los tetraploides es el causante principal de dicha variabilidad. Al no poder comparar con los datos de los cromosomas de táxones extrapeninsulares, al existir poca información cariológica, es difícil establecer si la variación observada en la Península es suficiente para apoyar la aceptación de estos táxones con categoría de especie, como propuso GRAU (1986), o bien para encuadrarlos en la amplia variabilidad morfológica de *R. auricomus* con rango infraespecífico (DIOSDADO & PASTOR, 1991c).

Los datos cariológicos apoyan claramente la inclusión de *R. batrachioides*, *R. lateriflorus* y *R. nodiflorus* en la sección *Flammula*, aunque varios autores los hayan situado, por algunas características morfológicas, en las secciones *Leucoranunculus*, *Hecatonía* o *Micranthus* (DIOSDADO & PASTOR, 1991b).

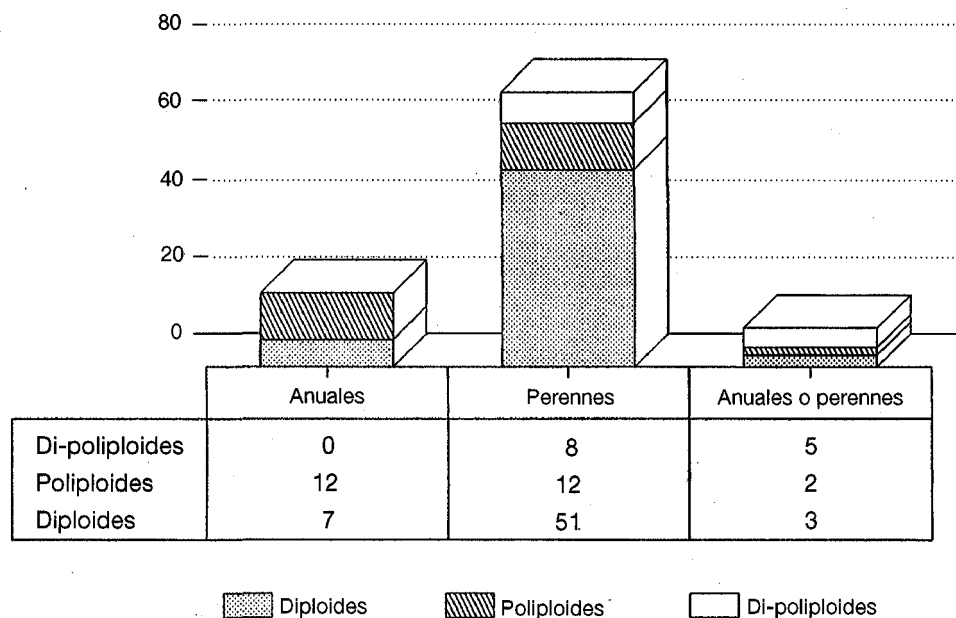


Fig. 2.—Relación entre poliploidía y ciclo de vida en *Ranunculus*.

La sección *Chrysanthe* presenta una evidente heterogeneidad de grupos bien definidos morfológica y cariológicamente que, de corroborarse en las restantes especies extrapeninsulares, aconsejaría el reconocimiento de tales grupos al menos con rango de subsección (DIOSDADO & PASTOR, 1992). Anteriormente, OVCZINNIKOV (1937) había considerado a *Chrysanthe* como subgénero subdividido en once ciclos y diez series, algunos de los cuales coincide con los grupos observados en la Península Ibérica.

Los idiogramas obtenidos para los táxones de la sección *Ranunculastrum* muestran una gran similitud, excepto en el caso de *R. spicatus* subsp. *blepharicarpos*. El cariograma de este taxon posiblemente haya surgido del de *R. ollissiponensis* subsp. *ollissiponensis* por una inversión pericéntrica en un par de cromosomas metacéntricos con el centrómero en la región media (m), tras haberse originado en aquél un par más de cromosomas subtelo-céntricos con el centrómero en la región subterminal (st) (DIOSDADO & PASTOR, 1990).

Desde un punto de vista cariológico, se re-

fuera la inclusión de *Ficaria* y *Batrachium* en el género *Ranunculus*, al presentar características similares (tamaño cromosomático, asimetría, cariogramas...) a las de algunos representantes del subgénero *Ranunculus* (DIOSDADO & PASTOR, 1993b; DIOSDADO & al., 1993). Respecto a las consideraciones filogenéticas, según FLOVIK (1936), el género *Ranunculus* tiene un origen polifilético, aunque otros autores, como LARTER (1932), lo consideran monofilético.

Partiendo de esta última hipótesis podemos suponer que el ancestro del género tendría número básico  $x = 8$ . Pronto se separaron *Ficaria* y *Ranunculus*. El primero con 3 sépalos, numerosos pétalos, cromosomas grandes y citotipos diploides bastante simétricos; mientras que *Ranunculus* presenta 5 sépalos y generalmente 5 pétalos, además de una gran variabilidad morfológica y cariológica (amplia oscilación en el tamaño de los cromosomas y asimetría de los cariótipos). Sin embargo, TAMURA (1967) propuso la hipótesis de que *Ficaria* procede de *Ranunculus* por la pérdida de uno de los cotiledones.

Desde el punto de vista cariológico, las especies peninsulares orófitas muestran casi exclusivamente niveles diploides y cariótipos de los más simétricos (2B o 3A); si además tenemos en cuenta el elevado número de táxones orófitos en *Ranunculus*, es lógico suponer, de acuerdo con ZIMAN & KEENER (1989), que se originaron en zonas montañosas (DIOSDADO & PASTOR, 1993a).

Probablemente, las glaciaciones han jugado un papel fundamental en la dispersión de los táxones de alta montaña. Un posterior aislamiento geográfico y ecológico parece ser el causante del gran número de endemismos, existentes en la actualidad en los sistemas montañosos de Europa, Asia, norte de África, Norteamérica y Sudamérica, alguno de los cuales han sido considerados a veces como géneros independientes: *Casalea* A. St.-Hil. (Sudamérica), *Aphanostemma* A. St.-Hil. (Brasil y Argentina), *Krapfia* DC. (Sudamérica), *Kumlienia* Greene (Sierra Nevada, en Norteamérica) o *Cyrtorryncha* Nutt. (Montañas Rocosas).

A partir de ellos, existen distintas líneas evolutivas que han facilitado la colonización de nuevos hábitats.

Por un lado se encuentra la línea evolutiva que coloniza el medio acuático, en la que se produce una disminución del tamaño cromosómico, aumento de la poliploidía y un acortamiento del ciclo de vida. Por lo que de acuerdo con COOK (1966a) los ranúnculos acuáticos surgieron de un antepasado terrestre del subgénero *Ranunculus*. Cariológicamente habría que buscar el nexo de unión en la sección *Flammula*. Por otra parte, *R. sceleratus* perteneciente a la sección *Hecatonia* presenta akenios con caras laterales más o menos rugosas transversalmente y una peridermis cuya anatomía recuerda a la de los ranúnculos acuáticos (COOK, 1963), por lo que se considera probable una derivación común de los táxones de la sección *Hecatonia* y del subgénero *Batrachium*.

Por otro lado, dentro de los táxones terrestres ha tenido lugar un proceso evolutivo caracterizado por una disminución del tamaño cromosómico, un aumento de la poliploidía y un acortamiento del ciclo de vida, por lo que

las especies anuales presentan una serie de características cariológicas, ecológicas o morfológicas que les confieren la categoría de grupo evolucionado. En las especies perennes, el carácter xerofítico de gran número de táxones de la sección *Ranunculastrum* también supone una clara especialización dentro de *Ranunculus* que se caracteriza por vivir preferentemente en zonas húmedas.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BALTISBERGER, M. (1980). Die Artengruppe des *R. polyanthemus* L. in Europa. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 90: 143-188.
- BALTISBERGER, M. (1981). Verwandtschaftsbeziehungen zwischen der Gruppe des *Ranunculus polyanthemus* L. und *R. repens* L. sowie Arten der Gruppen des *R. acris* L. und des *R. bulbosus* L. *Bot. Helvetica* 91: 61-74.
- BARROS NEVES, J. DE (1944) Contribuição para o estudo cario-systemático das espécies portuguesas do género *Ranunculus* L. *Diss., Univ. Coimbra*, 1-200.
- BENTHAM, G. & J.D. HOOKER (1862). *Genera Plantarum*, 1. London.
- BÖCHER, T.W. (1938). Cytological studies in the genus *Ranunculus*. *Dansk Bot. Ark.* 9: 1-33.
- COOK, C.D.K. (1962). Studies on *Ranunculus* L. subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray. I. Chromosome numbers. *Watsonia* 5: 123-126.
- COOK, C.D.K. (1963). Studies on *Ranunculus* L. subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray. II. General morphological considerations in the taxonomy of the subgenus. *Watsonia* 5: 294-303.
- COOK, C.D.K. (1966a). A monographic study of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray. *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 6: 47-237.
- COOK, C.D.K. (1966b). Studies on *Ranunculus* L. subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray. III. *Ranunculus hederaceus* L. and *R. omiophyllus* Ten. *Watsonia* 6: 246-259.
- COOK, C.D.K. (1986). *Ranunculus* L. subgénero *Batrachium* (DC.) A. Gray. In: S. CASTROVIEJO & al. (eds.), *Fl. Iber.* 1: 285-298.
- COONEN, L.P. (1939). The chromosomes of *Ranunculus*. *Amer. J. Bot.* 26: 48-58.
- DAHLGREN, G. (1991). Karyological investigations in *Ranunculus* subgen. *Batrachium* (Ranunculaceae) on the Aegean Islands. *Plant. Syst. Evol.* 177: 193-211.
- DE CANDOLLE, A.P. (1817). *Regni vegetabilis systema naturale* 1. Paris.
- DE CANDOLLE, A.P. (1824). *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 1. Paris.
- DIOSDADO, J.C. & J. PASTOR (1990). Estudio cariosistemático del género *Ranunculus* L. sect. *Ranunculastrum* DC. en la Península Ibérica. *Lagascalia* 16: 269-290.
- DIOSDADO, J.C. & J. PASTOR (1991a). Observaciones cariológicas en el género *Ranunculus* L. sect. *Ranuncella* (Spach) Freyn en la Península Ibérica. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.* 125: 879-894.

- DIOSDADO, J.C. & J. PASTOR (1991b). Estudio citotaxonomico del género *Ranunculus* L. sect. *Flammula* (Webb ex Spach) Freyn en la Península Ibérica. *Candollea* 46: 303-313.
- DIOSDADO, J.C. & J. PASTOR (1991c). Observaciones cariosistemáticas del género *Ranunculus* L. sect. *Ranunculus* en la Península Ibérica. *Bol. Soc. Brot., Sér.* 2, 64: 227-239.
- DIOSDADO, J.C. & J. PASTOR (1992). Citotaxonomía de las especies vivaces del género *Ranunculus* L. sect. *Chrysanthe* (Spach) L. Benson en la Península Ibérica. *Candollea* 47: 555-576.
- DIOSDADO, J.C. & J. PASTOR (1993a). Karyological studies of some orophyte taxa of *Ranunculus* from the Iberian Peninsula. *Bot. J. Linn. Soc.* 111: 23-35.
- DIOSDADO, J.C. & J. PASTOR (1993b). Aportación al conocimiento cariológico del género *Ranunculus* L. subgénero *Ficaria* (Schaeffer) L. Benson en la Península Ibérica. *Acta Bot. Malacitana* 18: 77-78.
- DIOSDADO, J.C. & J. PASTOR (1993c). Estudio cariosistemático de los taxones anuales de hojas divididas y achenios ornamentados del género *Ranunculus* en la Península Ibérica. *Lagasalia* 17: 71-87.
- DIOSDADO, J.C., J. PASTOR & B. VALDÉS (1993). Contributions to the karyological study of the genus *Ranunculus* L. subgenus *Batrachium* A. Gray from the Iberian Peninsula. *Bot. J. Linn. Soc.* 112: 75-87.
- EMBERGER, L. (1968). *Les plantes fossiles dans leurs rapports area les végétaux vivants*. Chasson & Cie. Paris.
- FERNÁNDEZ BERNALDO DE QUIRÓS, C. (1987). Números cromosómicos de algunas especies acuáticas de *Ranunculus* L. y *Callitriche* L. en Asturias (España). *Revista Fac. Ci. Univ. Oviedo* 5: 65-70.
- FLOVIK, K. (1936). The somatic chromosomes of certain arctic species of the genus *Ranunculus*. *Commentat. Biol.* 5.
- GALLEGO, M.J. (1986). Números cromosómicos para la flora española, 464-470. *Lagasalia* 14: 286-288.
- GOEPFERT, D. (1974). Karyotypes and DNA content in species of *Ranunculus* L. and related genera. *Bot. Not.* 127: 464-489.
- GRAU, J. (1986). *Ranunculus* L. sect. *Ranunculus* y sect. *Ranunculastrum* DC. In: S. CASTROVIEJO & al. (eds.), *Fl. Iber.* 1: 301-308, 353-371. Madrid.
- GRAU, J. (1988). *Scrophularia* y *Ranunculus*, dos géneros con centro de evolución en el Mediterráneo occidental. *Lagasalia* 15 (extra): 39-48.
- GRAY, A. (1886). Contributions to American botany. A revision of the North American *Ranunculi*. *Proc. Amer. Acad. Arts* 21: 363-370.
- GRAY, S.F. (1821). *A natural arrangement of British plants* 2: 720. London.
- GREGSON, N. (1965). Chromosome morphology and cytogenetics in the genus *Ranunculus* L. *Ph. D. Diss. Liverpool Univ.*
- GRENIER, J. & D. GODRON (1848). *Flore de France* 1. Paris.
- HALLER, A. VON (1742). *Enumerationem plantarum indigenarum Helvetiae* 1. Göttingae.
- HEISER, C.B. & T.W. WHITAKER (1948). Chromosome number, polyploidy and growth habit in California weeds. *Amer. J. Bot.* 35: 179-186.
- HESS, H. (1955). Systematische und cytogenetische Untersuchungen an einigen *Ranunculus*-Arten aus der Nemorosus-Gruppe. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 65: 272-301.
- HÜBER, W. (1988). Natürliche Bastardierungen zwischen weissblühenden *Ranunculus*-Arten in den Alpen. *Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich* 100.
- HÜBER, W. (1989). *R. seguieri* Vill. in the Cantabric Mountains. *Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich* 55: 237-245.
- JALAS, J. & J. SUOMINEN (1989). Atlas Florae Europaeae. *Ranunculus*. *Committee for mapping the Flora of Europe and Societas Biologica Fennica Vanamo*. Helsinki.
- KAPOOR, B.M. (1981). Karyomorphological studies in some species of *Ranunculus*. *Phyton (Horn)* 41: 153-164.
- KÜPFER, P. (1969a). Recherches cytotaxonomiques sur la flore des montagnes de la Péninsule Ibérique. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 92: 31-48.
- KÜPFER, P. (1969b). In: Á. LÖVE (ed.), IOPB Chromosome number reports, XXII. *Taxon* 18: 433-442.
- KÜPFER, P. (1971). Liens génétiques entre les flores alpine et pyrénéenne. *Actes du colloque sur la flora et vegetation des chaines alpines et jurassienne*, Paris 1971: 167-185.
- KÜPFER, P. (1974). Recherches sur les liens de parente entre la orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Bois-siera* 23: 1-322.
- KURITA, M. (1958a). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. VIII. Karyotype and phylogeny. *Rep. Biol. Inst. Ehime Univ.* 5: 1-14.
- KURITA, M. (1958b). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. IX. Comparison of chromosome volume between a 14- and 16- chromosome species in *Anemone* and in *Ranunculus*. *Rep. Biol. Inst. Ehime Univ.* 6: 1-7.
- LANDOLT, E. (1954). Die Artengruppe des *R. montanus* Willd. in den Alpen und in Jura. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 64: 9-83.
- LANDOLT, E. (1956). Die Artengruppe des *R. montanus* Willd. in den Pyrenäen und anderen Europäischen Gebirgen westlich der Alpen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 66: 92-117.
- LARTER, L.N. (1932). Chromosome variation and behaviour in *Ranunculus* L. *J. Genet.* 26: 255-283.
- LEVAN, A., K. FREDGA & A.A. SANDBERG (1964). Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52: 201-220.
- LINNEO, C. (1753). *Species Plantarum* 1. Holmiae.
- LÓPEZ GONZÁLEZ, G. (1986). *Ranunculus* L. (excluidos subgénero *Batrachium* (DC.) A. Gray y secciones *Ranunculus* y *Ranunculastrum* DC.). In: S. CASTROVIEJO & al. (eds.), *Fl. Iber.* 1: 298-301, 310-353.
- LOUREIRO, J. DE (1790). *Flora conchinchinensis* 1. Lisboa.
- LÖVE, Á. & E. KJELLQVIST (1974). Cytotaxonomy of Spanish plants. III y IV: *Salicaceae-Rosaceae*, *Caesalpiniaceae-Asteraceae*. *Lagasalia* 4: 3-32, 152-211.
- LÖVE, Á. & D. LÖVE (1961). Chromosome numbers of Central and Northwest European plant species. *Opera Bot.* 5: 1-581.
- LÖVE, Á. & D. LÖVE (1975). *Plant chromosomes*. Vaduz.

- LUQUE, T., J.A. MEJÍAS & Z. DÍAZ LIFANTE (1988). Números cromosómicos para la flora española, 544-550. *Lagasalia* 15: 130-133.
- MOENCH, C. (1794). *Methodus plantarum horti botanici et agrorum Marburgensis*. Marburgi Catorum.
- MÜNTZING, A. (1936). The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas* 21: 263-378.
- OVCZINNIKOV, P.N. (1937). *Ranunculus L. y Ficaria Dill.* In: V.L. KOMAROV (ed.), *Flora of the USSR*. VII. Leningrad.
- PASTOR, J., I. FERNÁNDEZ & M.J. DÍEZ (1984). Números cromosómicos para la flora española, 300-313. *Lagasalia* 12: 279-284.
- PASTOR, J., I. FERNÁNDEZ & M.J. DÍEZ (1988). Números cromosómicos para la flora española, 528-543. *Lagasalia* 15: 124-129.
- ROMERO ZARCO, C. (1986). A new method for estimating karyotype asymmetry. *Taxon* 35: 526-530.
- SCHAEFFER, J.C. (1760). *Botanica expeditionis* 1. Regensburg.
- SILVESTRE, S. (1990). Números cromosómicos para la flora española, 592-602. *Lagasalia* 15: 283-288.
- SNOW, R. (1963). Alcoholic hydrochloric acid-carmines as a stain for chromosomes in squash preparations. *Stain Technol.* 38: 9-13.
- SOROKIN, H. (1924). The satellites of the somatic mitoses in *R. acris L.* *Spisy Přír. Fak. Karlovy Univ.* 13: 1-15.
- SOROKIN, H. (1927). Cytological and morphological investigations on gynodimorphic and normal forms of *R. acris L.* *Genetics* 12: 59-83.
- SOUÈGES, M.R. (1913). Recherches sur l'embryogénie de *Ranunculacées*. *Bull. Soc. Bot. France* 60: 150-157.
- SPACH, E. (1839). *Histoire naturelle des végétaux. Phanérogames*. 7: 191-220. Paris.
- SPRENGEL, C. (1825). *Caroli Linnaei... Systema Vegetabilium* 2. Göttingen.
- STEBBINS, G.L. (1938). Cytological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. *Amer. J. Bot.* 25: 189-198.
- STEBBINS, G.L. (1971). *Chromosomal evolution in higher plants*. London.
- TAMURA, M. (1967). Morphology, ecology and phylogeny of the Ranunculaceae. VII. *Sci. Rep. S. Coll. N. Coll. Osaka Univ.* 16: 21-43.
- TIJO, J.J. & A. LEVAN (1950). The use of oxyquinoline in chromosome analysis. *Anales Estac. Exp. Aula Dei* 2: 21-64.
- TOURNEFORT, J.P. (1700). *Institutiones rei herbariae*. Paris.
- VALDÉS, B. (1987). *Ranunculus L.* In: B. VALDÉS & al. (eds.), *Flora Vasculare de Andalucía Occidental* 1: 97-114. Barcelona.
- VALDÉS BERMEJO, E. (1979). Números cromosómicos de plantas occidentales, 1-34. *Anales Jard. Bot. Madrid* 36: 373-389.
- VALDÉS BERMEJO, E. (1980). Números cromosómicos de plantas occidentales, 55-63. *Anales Jard. Bot. Madrid* 37: 193-198.
- WILLIS, J.C. (1966). *A dictionary of the flowering plants and ferns. 7th edition revised by H.K. Airy-Shaw*. Cambridge.
- ZIMAN, S.N. & C.S. KEENER (1989). A geographical analysis of the family Ranunculaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76: 1012-1049.