

SOBRE LA PRESENCIA DE *GENTIANELLA AMARELLA* (GENTIANACEAE) EN ESPAÑA: UNA REIVINDICACIÓN DE *G. HISPANICA*

Silvia LÓPEZ-UDIAS* y Carlos FABREGAT

Jardín Botánico de la Universidad de Valencia.
C/ Quart, 80. 46008 Valencia

*Autor para correspondencia: lopezu@uv.es

Recibido el 11 de enero de 2016, aceptado para su publicación el 7 de febrero de 2016

RESUMEN. *Sobre la presencia de *Gentianella amarella* (Gentianaceae) en España: una reivindicación de *G. hispanica*.* *Gentianella hispanica* López Udías, Fabregat & Renob. fue descrita en el año 2002 a partir de poblaciones localizadas en el centro de España, aunque posteriormente, en la revisión del género para la Península Ibérica publicada en 2012, pasa a ser considerada como sinónimo de *G. amarella* (L.) Börner, al considerarse que sus caracteres diferenciales entrarían dentro del rango de variabilidad de esta última. Tras los últimos trabajos publicados sobre el género *Gentianella* Moench en Europa, y basándonos en éstos, se analizan los caracteres morfológicos en *G. hispanica* y se comparan con *G. amarella* y *G. uliginosa* (Willd.) Börner, las dos especies del grupo *G. amarella* que se encuentran en Europa según la bibliografía. Se concluye que *G. hispanica* puede ser considerada como especie independiente de *G. amarella* al mismo nivel que *G. uliginosa*.

Palabras clave. Europa, *Gentianella*, morfología, morfometría, taxonomía

SUMMARY. *About the presence of *Gentianella amarella* (Gentianaceae) in Spain: a vindication of *G. hispanica*.* *Gentianella hispanica* López Udías, Fabregat & Renob. was described in 2002 from populations in central Spain, but later, in the genus revision for the Iberian Peninsula published in 2012, it was regarded to be synonymous of *G. amarella* (L.) Börner, arguing that its distinguishing characters fall within the range of variation of the latter. Following recent literature on genus *Gentianella* Moench in Europe, and based on these works, the morphological characters of *G. hispanica* are analyzed and compared with *G. amarella* and *G. uliginosa* (Willd.) Börner, the two species of *G. amarella* group found in Europe, according to the literature. We conclude that *G. hispanica* can be considered an independent taxon in *G. amarella* group at the same level as *G. uliginosa*.

Key words. Europe, *Gentianella*, morphology, morphometrics, taxonomy

INTRODUCCIÓN

Gentianella amarella (L.) Börner es una especie incluida dentro de la sección *Gentianella*, que se encuentra distribuida por buena parte del Hemisferio Norte y para la que

se ha descrito un cierto número de subespecies locales (Gillet, 1957; Pritchard & Tutin, 1972; Ho & Pringle, 1995; Fedorov, 2000). En Europa se localiza principalmente por el N y C del continente, extendiéndose por el SE hacia el E de Ucrania, ocupando pastizales bajos sobre suelos generalmente calizos y dunas de salinidad y humedad variable (Pritchard & Tutin, 1972; Winfield *et al.*, 2003; Huhta *et al.*, 2003; Shiyan, 2014). Dentro de la sección *Gentianella* están reconocidas, además, otras dos especies muy relacionadas con ella: *G. uliginosa* (Willd.) Börner, distribuida por dunas del N de Europa, y *G. anglica* (Pugsli.) E.F. Warb., endémica de prados secos del S de Inglaterra (Pritchard & Tutin, 1972; Gulliver, 1998). Ahora bien, el estatus taxonómico de éstas, en relación con *G. amarella*, ha generado notable controversia debido a su elevada variabilidad morfológica derivada del dimorfismo estacional, hibridaciones y polimorfismo ecotípico, entre otras causas (Wettstein, 1896; Rich *et al.*, 1997; Lennartsson, 1996; Petanidou *et al.*, 1998; Winfield *et al.*, 2003). Las dificultades para la identificación de estas especies y otros problemas en este grupo, como el desconocimiento de la distribución exacta de las especies en Europa, la descripción de endemismos locales con pocas diferencias respecto a su taxón más próximo, y la heterogeneidad de los caracteres usados para la distinción de especies, llevaron a Greimler *et al.* (2004) a plantear el estudio de la variación y diferenciación de caracteres morfológicos en *Gentianella* sección *Gentianella* en Europa. Como resultado, dentro del grupo *G. amarella*, distinguen a *G. amarella* y *G. uliginosa*, e incluyen a *G. anglica* dentro de este último taxón.

En 1897, se localizó en España una especie de *Gentianella* que se identificó provisionalmente como *G. amarella*, pero que no era coincidente exactamente con esta ni con las demás especies conocidas de ese grupo (Pau, 1897), quedando bajo este epíteto hasta

su redescubrimiento en 1998, en el entorno donde fue localizada por primera vez (López Udías, 2000). Tras su estudio en detalle fue relacionada y comparada con algunas especies del grupo *G. germanica*, por presentar el ovario claramente estipitado, describiéndose como nueva especie con el nombre de *G. hispanica* López Udías, Fabregat & Renob. (Renobales *et al.*, 2002). Sin embargo, posteriormente Renobales (2003, 2012) relaciona este taxón con *G. amarella*, considerándolo coespecífico debido a la elevada variabilidad morfológica de esta, que según el autor podría englobar también a los caracteres diferenciales observados en *G. hispanica*. Ahora bien, este autor aún remarca el aislamiento de estas poblaciones y su considerable alejamiento del área europea de *G. amarella*, junto con la presencia de diferencias morfológicas respecto a las formas típicas de esta. Greimler *et al.* (2004), basándose en este último criterio, incluyen a *G. hispanica* como sinónimo de *G. amarella* en su estudio sobre los caracteres morfológicos de la sección *Gentianella* en Europa, pero sin haber analizado ningún espécimen de las poblaciones españolas.

G. hispanica se localiza en el centro de España, en una pequeña área entre el Alto Tajo y la Serranía de Cuenca, en el Sistema Ibérico meridional, entre 1.400 y 1.620 m de altitud, conociéndose tan solo 8 poblaciones (López Udías & Fabregat, 2009; García Cardo & Sánchez, 2008; García Cardo, 2010). Se instala en ambientes higroturbosos, mayoritariamente sobre arenas y areniscas del Albiense y Aptiense, en fondos de valle con mal drenaje, y de escasa o nula pendiente, conviviendo con *Pinguicula vulgaris*, *Parnassia palustris*, *Succisa pratensis*, *Schoenus nigricans*, *Potentilla erecta*, *Nardus stricta*, etc. Se sitúa frecuentemente en caballones o elevaciones del terreno, preferentemente en las zonas de margen de las turberas, indicando unos requerimientos hídricos intermedios entre las áreas más húmedas y las más secas (López Udías & Fabregat, 2009).

El aislamiento de estas poblaciones respecto al área europea de las otras especies del grupo (*G. amarella* y *G. uliginosa*), junto con la existencia de caracteres morfológicos divergentes en las plantas españolas, a la vista de los nuevos planteamientos taxonómicos establecidos por Greimler *et al.* (2004) para el grupo *G. amarella*, nos ha llevado a evaluar nuevamente la posibilidad de considerar a *G. hispanica* como especie independiente.

Como se ha comentado anteriormente, el género *Gentianella* presenta, en general y especialmente en la sección *Gentianella*, una alta variabilidad morfológica inter e intraespecífica, centrada principalmente en los caracteres vegetativos (tamaño de la planta, número de entrenudos y número de flores). Este polimorfismo se ha encontrado también en caracteres florales, que sin embargo son los más utilizados generalmente para discriminar taxones (Gillet, 1957; Pritchard & Tutin, 1972; Pignatti, 1983; Rich *et al.*, 1997; Villarreal, 1998; Greimler *et al.*, 2004; McVeigh *et al.*, 2005; Stevanovic & Jakovljevic, 2014). En este estudio se revisa la posición taxonómica de *G. hispanica* frente a *G. amarella* y *G. uliginosa*, evaluando caracteres morfológicos, principalmente florales, de las poblaciones españolas, muestreados en campo y tomados de la bibliografía (Renobales *et al.*, 2002), y comparándolos con el rango de variación

de los caracteres morfológicos diferenciales obtenidos por Greimler *et al.* (2004) para estas dos especies. Se pretende así determinar las relaciones existentes entre los tres taxones y dilucidar cual sería el estatus taxonómico más apropiado para las poblaciones españolas, bajo un punto de vista morfológico.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para el estudio morfológico de *G. hispanica* se recolectaron piezas florales de 71 individuos procedentes de 4 poblaciones naturales, de un total de 8 conocidas en la actualidad (Renobales *et al.*, 2002; García Cardo & Sánchez, 2005; García Cardo, 2006; Ferrero *et al.*, 2006; García Cardo & Sánchez, 2008; García Cardo, 2010). Las muestras fueron recolectadas durante las campañas de octubre de 2007, en 4 localidades: Griegos (DEH), Checa (CHE), Zafrilla (RPA) y Cuenca (VCM), en el Sistema Ibérico meridional, dentro del entorno del Alto Tajo y Serranía de Cuenca. Las muestras se seleccionaron de tal forma que cubrieran los rangos geográficos y la variabilidad morfológica de las distintas poblaciones. En la tabla 1 se detalla la ubicación de las localidades muestreadas, con indicación de su hábitat, número de individuos que componen la población (López Udías & Fabregat, 2009), y

Código	Provincia	Localidad	Hábitat	Individuos	Muestras
DEH	Teruel	Griegos, Dehesa Mayor, 30TXK0972	Margen com. higroturbosas, en arenas y areniscas, 1570 m	323	37
CHE	Guadalajara	Checa, hacia Orea, 30TXK0074	Margen com. higroturbosas en arenas y areniscas, 1535 m	37	6
RPA	Cuenca	Zafrilla, Rincón de Palacios, 30TXK1059	Margen com. higroturbosas en areniscas, 1620 m	251	9
VCM	Cuenca	Cuenca, Arroyo de Valmelero y Collado Manchego, 30TWK9481	Margen com. higroturbosas en areniscas y margas, 1550 m	814	19

Tabla 1. Situación y características ecológicas de las poblaciones muestreadas: Griegos (DEH), Checa (CHE), Zafrilla (RPA) y Cuenca (VCM). *Location and ecological characteristics of the sampled populations: Griegos (DEH), Checa (CHE), Zafrilla (RPA) and Cuenca (VCM).*

	Cáliz	Pedicelo	Corola	R Co/Ca	R Pe/Co	R Lo/Tu	Estípite
N	68	69	69	68	69	64	71
Media	9,07	9,80	15,46	1,78	0,61	2,40	1,48
Mediana	9	10	16	1,75	0,56	2,33	1,40
Moda	9	10	18	2,14	0,33	2,00	1,00
Desv. típ.	2,559	5,223	2,758	0,423	0,275	0,583	0,684
Varianza	6,547	27,282	7,605	0,185	0,076	0,339	0,468
Asimetría	1,105	1,147	-0,185	1,128	0,742	0,727	0,526
Error típ. de asimetría	0,291	0,289	0,289	0,291	0,289	0,299	0,285
Curtosis	1,742	2,179	-0,441	3,095	-0,202	0,391	-0,401
Error típ. de curtosis	0,574	0,570	0,570	0,574	0,570	0,590	0,563
Rango	13	28	12	2,40	1,16	2,70	2,50
Min.-Max.	5-18	2-30	10-22	1,00-3,40	,20-1,36	1,30-4,00	0,50-3,00
Percentiles	25	7,00	6,00	1,51	0,475	0,3889	2,000
	50	9,00	10,00	1,75	0,571	0,556	2,333
	75	10,00	13,00	2,11	0,662	0,838	2,665

Tabla 2. Estadísticos descriptivos de las variables morfológicas florales básicas de *Gentianella hispanica* (cáliz, pedicelo y corola), en milímetros, y sus relaciones: R Co/Ca, relación corola/cáliz; R Pe/Co, relación pedicelo/corola; R Lo/Tu, relación lóbulo/tubo del cáliz. *Descriptive statistics of basic floral morphological variables for Gentianella hispanica (calyx, pedicel and corolla), in millimeters, and their relationships: R Co/Ca, ratio corolla/calyx; R Pe/Co, ratio pedicel/corolla; R Lo/Tu, ratio lobe/calyx tube.*

número de muestras tomadas en cada población.

Se han examinado un total de ocho caracteres de las piezas florales, comprendiendo siete caracteres cuantitativos y uno cualitativo. De cada uno de los caracteres cuantitativos se ha tomado una única medida para la longitud del cáliz, corola, pedicelo y estípite, con sus relaciones: pedicelo/corola, corola/cáliz y lóbulo/tubo del cáliz (tab. 2). El número de piezas florales es el carácter cualitativo considerado, en donde se ha discriminado si la flor era tetrámera o pentámera. Todas las medidas y datos se han tomado en plena anthesis de las flores terminales. La distribución de los datos y la variación total de caracteres fueron analizados usando el *software* IBM SPSS Statistics 22. Se llevó a cabo un análisis exploratorio de datos, con el fin de tener una idea de la información contenida en el conjunto de los datos de las poblaciones españolas y poder compararlos con el resto de taxones del grupo *G. amarella*. Se han calculado algunas medidas descriptivas numéricas para los caracteres florales cuantitativos como la media, mediana, moda, desviación típica, varianza, asimetría, curtosis, rango, mínimo y máximo,

y percentiles (de 25% a 75%). La distribución de cada variable ha sido analizada utilizando histogramas y diagramas de caja.

A los datos tomados en campo se han incorporado un número de caracteres cualitativos del cáliz extractados de Renobales *et al.* (2002), con las escalas aparecidas en el trabajo de Greimler *et al.* (2004) para el género *Gentianella* sección *Gentianella*, como son presencia o ausencia de papilas en el margen de los lóbulos del cáliz, forma del seno entre los lóbulos del cáliz, y forma y margen plano o revoluto de los lóbulos del cáliz.

A los datos de las piezas florales muestreados en campo y recopilados de la bibliografía, se han añadido caracteres vegetativos como datos adicionales que puedan añadir particularidades a la delimitación sistemática. Estos se han obtenido, para las poblaciones ibéricas, de Renobales *et al.* (2002). Todos los datos recogidos, tanto para los caracteres florales como para los vegetativos, se han contrastado con los análisis morfológicos de los taxones del grupo *G. amarella* aceptados en Greimler *et al.* (2004): *G. amarella* y *G. uliginosa*. Se han utilizado para comparar los taxones, aquellos

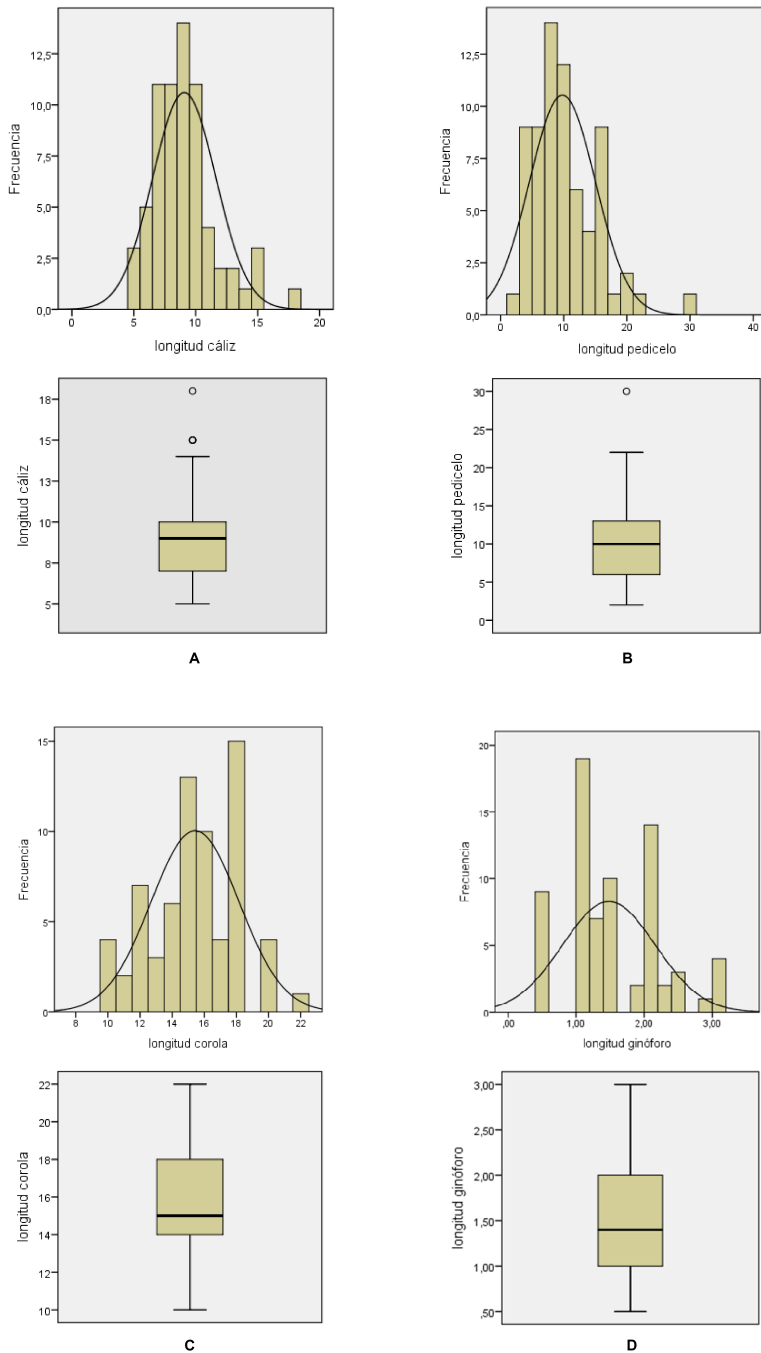


Figura 1. Histogramas y diagramas de caja relativos a los valores de longitud (mm) de caracteres florales para *G. hispanica*. A: cáliz; B: pedicelo; C: corola; D: estípote (ginóforo). *Histograms and box plots relating to length measures (mm) of floral characters from G. hispanica. A: calyx; B: pedicel; C: corolla; D: gynophore.*

caracteres morfológicos utilizados en la clave de determinación de Greimler *et al.* (2004) que se basan en caracteres cualitativos y, para los cuantitativos, las frecuencias de los conteos estadísticos (carácter exclusivo *-exclusive-* >95%, usual *-usually-* >70%, a menudo *-often-* >50%, frecuente *-frequently-* >30%, ocasional *-occasionally-* >5% y raro *-rarely-* <5%), mínimos y máximos, y rangos cubiertos por la desviación estándar, ajustando a número entero.

RESULTADOS

Las medidas de los caracteres florales muestreados se resumen en la tabla 2, indicándose los resultados de los estadísticos descriptivos para cada una de las variables cuantificadas. Así mismo, se muestra la representación gráfica de cada una de las variables mediante histogramas y diagramas de caja *-boxplots-* (figs. 1 y 2). Estos resultados muestran un cáliz con una longitud media de 9,07 mm, con una desviación típica de 2,5. Presenta unos valores mínimo y máximo de 5 y 18 mm respectivamente, con un rango de 13. Tanto la mediana como la moda coinciden, y esto se refleja en el bajo grado de asimetría encontrado, cuyo histograma refleja una distribución simétrica y unimodal. Sin embargo, el diagrama de caja muestra la existencia de 2 atípicos, en los valores de 15 y 18 mm (fig. 1A). La longitud media del pedicelo es de 9,8 mm, con una desviación típica de 5,2, con mínimo y máximo de 2 y 30 mm respectivamente, con un rango muy elevado, indicando una elevada variabilidad en este carácter. El histograma muestra una distribución simétrica, desviada a la derecha, lo que indica una mayor frecuencia de los valores más bajos. El diagrama de caja muestra unos percentiles entre 6 y 13 mm, observándose un valor atípico de 30 mm, que es el causante del alto valor de la desviación típica (fig. 1B). La corola presenta una longitud media de 15,4 mm, con una desviación típica

de 2,7, y con unos valores mínimo y máximo de 10 y 22 mm respectivamente. El histograma muestra una distribución multimodal, con una curtosis negativa, y con las mayores frecuencias oscilando entre los valores 12, 15, 16 y 18. El diagrama de caja no presenta valores atípicos, pero sí una amplitud grande (fig. 1C). La longitud media del estípite es de 1,48 mm, con una desviación típica de 0,6, y unos valores mínimo y máximo de 0,5 y 3 mm respectivamente. La distribución es multimodal tal como se refleja en su histograma, con varios picos de frecuencia de aparición en los valores 1 y 2 mm. El diagrama de caja no muestra ningún valor atípico (fig. 1D).

La relación corola/cáliz presenta una media de 1,78, con una desviación típica de 0,43, y con unos valores mínimo y máximo de 1 y 3,40 respectivamente. Sin embargo los valores superiores a 2,5 se consideran atípicos, tal y como se puede observar en su correspondiente diagrama de caja, en donde los valores 3,20 y 3,40 son atípicos. El histograma muestra una distribución unimodal, débilmente asimétrica a la izquierda, con mayores frecuencias para los valores que oscilan entre 1,5 y 2. (fig. 2A). La relación pedicelo/corola muestra una media de 0,61, con una desviación típica alta, de 0,6, presentando unos valores mínimo y máximo de 0,2 y 1,36 respectivamente. Los valores que presentan una mayor frecuencia de aparición oscilan entre 0,38 y 0,83, observándose una distribución multimodal, según muestra el histograma. El diagrama de caja no muestra valores atípicos (fig. 2B). Por su parte, la relación lóbulo/tubo del cáliz muestra una media de 2,39, con una desviación típica de 0,5, y unos valores mínimo y máximo de 1,3 y 4 respectivamente, aunque este último valor es atípico, tal y como se muestra en el diagrama de caja. Es una distribución que presenta varios picos de frecuencia de valores, siendo los más repetidos los que oscilan entre 2 y 2,66 (fig. 2C).

Los resultados obtenidos respecto al número de piezas florales muestran un predominio de

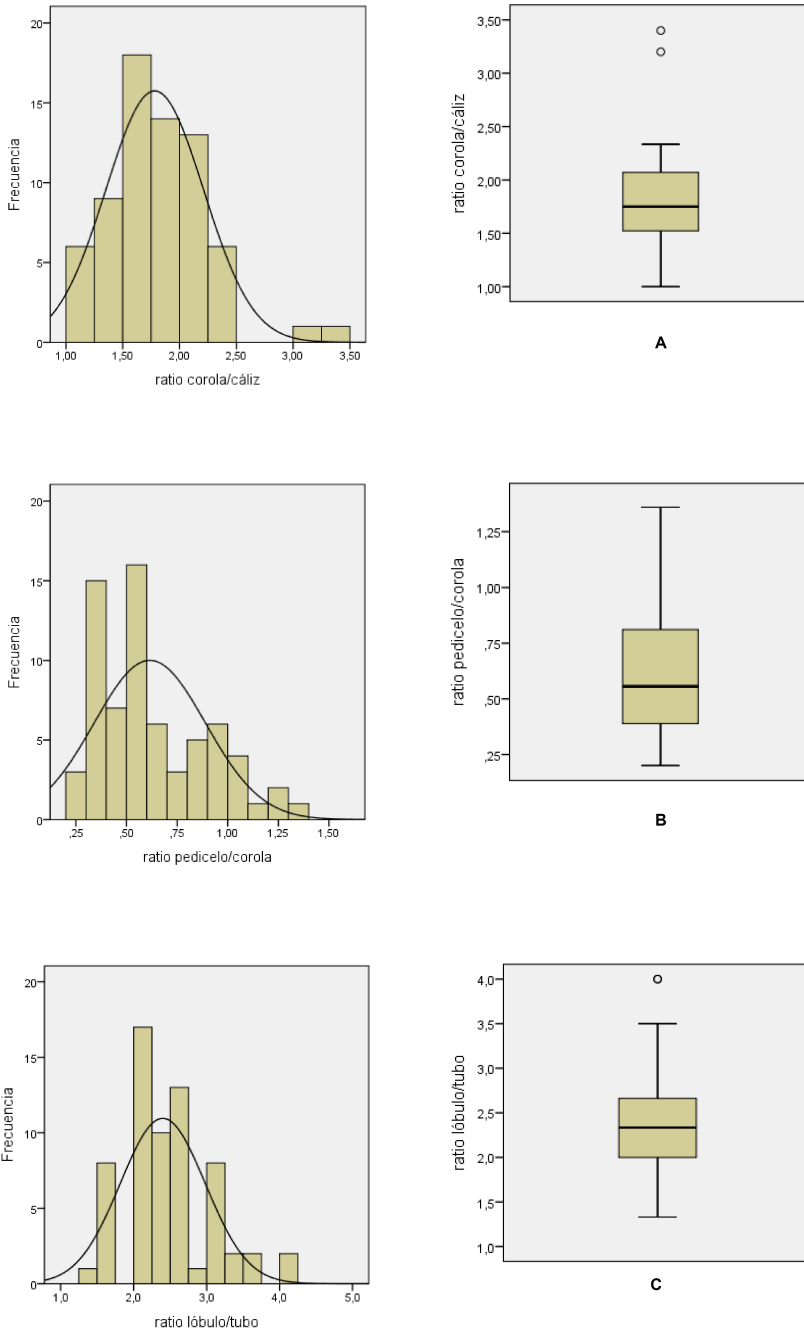


Figura 2. Histogramas y diagramas de caja relativos a las relaciones entre diversos elementos florales para *G. hispanica*. A: ratio corola/cáliz; B: ratio pedicelo/corola; C: ratio lóbulo/tubo del cáliz. *Histograms and box plots concerning relations between different floral elements for G. hispanica. A: corolla/calix ratio; B: pedicel/corolla ratio; C: lobe/tube calyx ratio.*

flores tetrámeras, con un 65,2%, frente a las pentámeras, con un 34,8%. Estos resultados coinciden con los obtenidos en Renobales *et al.* (2002) -basados en una muestra de 668 flores-, aunque en un porcentaje algo superior (76,8% tetrámeras frente a un 22% pentámeras; un 1,2 % correspondía excepcionalmente a flores trímeras). También el número de plantas con predominio de flores tetrámeras es superior, con un porcentaje de 80,9% (Renobales *et al.*, 2002).

Los datos de campo se han complementado con datos de caracteres vegetativos y reproductores publicados en Renobales *et al.* (2002) para las poblaciones ibéricas, y han sido comparados con los del resto de las especies del grupo consideradas en Greimler *et al.* (2004). Los resultados aparecen en la tabla 3.

Tomando en cuenta los datos de campo y la recopilación bibliográfica, las poblaciones ibéricas del grupo *G. amarella* comprenden plantas pequeñas, cuyo tamaño más frecuente oscila entre 8 y 10 cm, y cuenta con 8 a 13(15) entrenudos. *G. amarella* es planta más alta, cuya altura media es de 25,3 cm, presentando una desviación típica de $\pm 10,3$, mientras que *G. uliginosa* presenta un tamaño medio de 9,6 cm con una desviación típica de $\pm 3,7$ (Greimler *et al.*, 2004). La longitud media del pedicelo más baja se observa en *G. hispanica*, y es seguida por *G. amarella*, estando bastante más alejada *G. uliginosa*. Sin embargo, los valores mínimos y máximos se encuentran solapados, estando los rangos más igualados en *G. hispanica* y *G. amarella*.

En cuanto al cáliz, *G. hispanica* y *G. amarella* presentan un tamaño medio similar y valores mínimos y máximos solapados, aunque difiere en los tres táxones, siendo el tamaño más pequeño el de *G. hispanica*. Si comparamos la relación lóbulo/tubo del cáliz, el valor más pequeño corresponde a *G. amarella* con unos percentiles (25%-75%) que oscilan entre 1,6 y 2 mm, mientras que *G. uliginosa* presenta percentiles (25%-75%) entre 2,3 y 3 mm y

G. hispanica entre 2 y 2,6 mm, aunque los valores máximos y mínimos se superponen. En cuanto a los caracteres cualitativos, los lóbulos del cáliz presentan el margen usualmente plano en los tres casos, mientras que la forma de los lóbulos es a menudo linear en *G. amarella*, diferenciándose así de *G. uliginosa* y *G. hispanica* en las que es a menudo y usualmente lanceolado, respectivamente. El seno es usualmente obtuso en *G. amarella* y *G. hispanica*, mientras que en *G. uliginosa* es usualmente agudo. El carácter de presencia/ ausencia de papilas en el margen de los lóbulos del cáliz confiere cierta diferencia, con papilas usualmente presentes en *G. amarella* y *G. uliginosa*, mientras que en *G. hispanica* están ausentes.

La longitud de la corola es más o menos similar en las tres entidades, con unos percentiles (25%-75%) que presentan valores semejantes. La relación corola/cáliz tiene unos valores medios algo superiores en *G. hispanica* ($1,8\pm 0,4$), con unos mínimos y máximos que oscilan entre 1 y 2,3 mm, aunque con unos atípicos de 3,2 y 3,4 mm. *G. amarella* presenta una relación algo menor ($1,7\pm 0,2$), separándose algo más *G. uliginosa* ($1,2\pm 0,3$). La relación pedicelo/corola presenta unos valores medios altos en *G. uliginosa*, debido al mayor tamaño del pedicelo en este taxón, mientras que en las otras dos entidades los valores resultan ser similares, aunque algo más bajos en las poblaciones ibéricas. En cuanto al número de piezas florales, tanto en *G. amarella* como en *G. uliginosa* las flores son pentámeras, raramente tetrámeras, mientras que *G. hispanica* es tetrámera, y ocasionalmente pentámera. Por último, en *G. amarella* y *G. uliginosa* la longitud del estípite presenta un valor medio de 0,5 mm, con una desviación típica de $\pm 0,6$, mientras que las poblaciones ibéricas muestran un valor medio de 1,5 mm, con una desviación típica de $\pm 0,7$, no habiéndose encontrado en ningún caso valores nulos para el estípite, como así ocurre en los otros dos táxones.

		<i>G. amarella</i> Greimler <i>et al.</i> (2004)	<i>G. uliginosa</i> Greimler <i>et al.</i> (2004)	<i>G. hispanica</i>
Tallo (cm)				
Longitud	Min.-Max.	9-43	3-16	4-16 (Renobales <i>et al.</i> , 2002)
Entrenudos		>4	<4	>4 (Renobales <i>et al.</i> , 2002)
Pedicelo (mm)				
Longitud	Min.-Max.	5-32	13-70	2-30
	Media±std	12,6±5,4	34,5±20,6	9,8±5,2
Cáliz (mm)				
Longitud	Min.-Max.	7-15	10-18	5-18
	Media±std	10,3±1,8	14,0±2,3	9,07±2,5
R Lo/Tu	Max.-Min.	1,25-2,35	1,5-3,6	1,3-3,8
	Percentil 25%-75%	1,6-2	2,3-3	2-2,6
Lóbulos				
Margen		Usualmente plano	Usualmente plano	Usualmente plano (Renobales <i>et al.</i> , 2002)
Forma		A menudo linear	A menudo lanceolado	Usualmente lanceolado (Renobales <i>et al.</i> , 2002)
Seno		Usualmente obtuso	Usualmente agudo	Usualmente obtuso (Renobales <i>et al.</i> , 2002)
Papilas margen		Usualmente presentes	Usualmente presentes	Ausentes (Renobales <i>et al.</i> , 2002)
Corola (mm)				
Longitud	Min.-Max.	11,5-22,5	12,6-20	10-22
	Percentil 25%-75%	15-17,5	14,5-17	14-18
R Co/Ca	Min.-Max.	1,2-1,9	0,9-1,8	1-3,40
	Media±std	1,7±0,2	1,2±0,3	1,8±0,4
R Pe/Co	Min.-Max.	0,3-2,0	0,7-4,6	0,20-1,36
	Media±std	0,7±0,3	2,2±1,3	0,6±0,27
N piezas florales		Pentámera, raramente tetrámera	Pentámera, raramente tetrámera	Tetrámera, ocasionalmente pentámera
Estípite (mm)				
Longitud	Min.-Max.	0-2	0-1	0,5-3
	Media±std	0,5±0,6	0,5±0,6	1,5±0,7

Tabla 3. Caracteres de tallo, pedicelo, cáliz, corola y estípite de las especies *G. amarella*, *G. uliginosa* y *G. hispanica*, basados en datos de campo y bibliográficos. *Characters of stem, pedicel, calyx, corolla and stipe or gynophore from the species G. amarella, G. uliginosa and G. hispanica, based on field and bibliographic data.*

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las poblaciones ibéricas de *Gentianella* gr. *amarella* fueron descritas por Renobales *et al.* (2002) y consideradas como especie, denominándose *G. hispanica*. Según estos autores la especie presenta caracteres que la separan suficientemente de los otros taxones con los que fue comparada, por considerarse más cercanos. A saber, *G. campestris* y *G. columnae*, por ser plantas usualmente tetrámeras y por las características de sus cálices, y con *G. bulgarica* y *G. ramosa*, por el tamaño de las flores, forma del cáliz, sépalos no papilosos y presencia de estípites. Se descartó su comparación con *G. amarella*, por ser esta planta pentámera, a pesar de que así fue denominada provisionalmente cuando fue descubierta por Pau (1897). Sin embargo, posteriormente Renobales (2003) rectifica y relaciona *G. hispanica* con el complejo *G. amarella*, destacando que tanto *G. uliginosa* como *G. amarella* presentan con cierta frecuencia ovarios estipitados y el estípites, aunque suele ser muy corto, puede llegar a alcanzar en ocasiones 2,5 mm de longitud. También indica que la tetramería es frecuente en *G. amarella* y que el margen de los sépalos, que es constantemente liso en las plantas ibéricas, es variable tanto en *G. amarella* como en *G. uliginosa*. Según Renobales (2003), las plantas ibéricas se pueden diferenciar claramente de *G. uliginosa* pero no de *G. amarella*, porque a pesar de que las poblaciones ibéricas están aisladas y presentan una cierta diferenciación local, que se refleja sobre todo en el margen liso de los sépalos y una cierta tendencia al alargamiento del estípites del ovario, no resulta suficiente para su reconocimiento ni siquiera a nivel subespecífico.

Sin embargo, según Greimler *et al.* (2004), la tetramería no es frecuente en *G. amarella* y *G. uliginosa*, sino que ocurre en menos del 5% de las plantas muestreadas, aunque raramente en la secc. *Gentianella* puede encontrarse una reducción en el número de

piezas florales en flores aisladas de taxones usualmente pentámeros. Por el contrario, en *G. hispanica* los individuos con predominancia de flores tetrámeras son los más frecuentes, con aproximadamente un 81% del total muestreado (Renobales *et al.*, 2002). En cuanto a la presencia de estípites, el grupo de *G. amarella* presenta individuos con ovarios sentados o con estípites de hasta 2 mm de longitud en casos muy raros (Greimler *et al.*, 2004), siendo la longitud media de 0,5 mm. Pero los caracteres poco frecuentes, como es una mayor longitud del estípites registrada en las poblaciones austriacas de *G. amarella*, pueden señalar hibridación, en este caso con *G. germanica*, situación que no resulta infrecuente (Rich *et al.*, 1997; McVeigh & Carey, 2005). En *G. hispanica* no se localizan individuos sin estípites y su longitud media es de 1,5 mm. Otros caracteres como presencia o ausencia de papilas en el margen de los lóbulos del cáliz y las diferentes formas de éste, son caracteres útiles que han sido subestimados hasta ahora (Greimler *et al.*, 2004). Son pocos los taxones de este género que no presentan papilas en el margen de los lóbulos del cáliz, y entre ellos se encuentra *G. hispanica*, cuyo margen es constantemente liso (Renobales, 2003), carácter que lo diferencia claramente de *G. amarella* y *G. uliginosa* y que, aunque tiene un valor diagnóstico limitado, ha sido utilizado con frecuencia (Samuelsson, 1922; Mayer, 1969; Pritchard & Tutin, 1972; Greimler *et al.*, 2004).

El grado de variabilidad genética entre las especies del grupo *amarella* es bastante bajo, según Winfield *et al.* (2003), quienes señalan que, aunque hay que ser cauto al hacer conclusiones taxonómicas basadas únicamente en el resultado de marcadores, *G. amarella*, *G. anglica* y *G. uliginosa* comparten niveles de similitud característicos de la variación intraespecífica. Sin embargo hay autores que no están de acuerdo con los análisis que indican identidad genética, ya que encuentran claras diferencias morfológicas, ecológicas y

fenológicas que se mantienen en condiciones normales de cultivo (Wendt, 2003; 2004). Esto les hace sugerir fallos en la detección de pequeñas pero significativas diferencias genéticas entre los tres taxones. Según Jang *et al.* (2005), además de las limitaciones de las técnicas utilizadas para estudios de diversidad genética, existen dos posibles razones para la ausencia de una clara separación entre los taxones de la sección *Gentianella* de Europa central: el flujo génico dentro y entre los grupos de la sección y la juventud evolutiva de los taxones que no permite una divergencia significativa en los marcadores de secuencia investigados.

Los estudios genéticos realizados para la sección *Gentianella* en Europa, no han incluido a las poblaciones ibéricas (von Hagen & Kadereit, 2001; Winfield *et al.*, 2003; Jang *et al.*, 2005; Greimler *et al.*, 2011). Tampoco se han incorporado en las muestras seleccionadas para los estudios morfológicos de la sección en Europa (Greimler & al., 2004). Y sin embargo, las conclusiones citadas en Renobales (2003) se han visto reflejadas en la inclusión de *G. hispanica* dentro de *G. amarella* (Greimler *et al.*, 2004). No obstante, y a pesar de la variabilidad morfológica intraespecífica de los taxones de este grupo, la frecuencia de aparición de los caracteres morfológicos que singularizan a *G. hispanica* frente a *G. amarella* y *G. uliginosa* es alta. Y aunque en estos dos taxones también pueden aparecer algunos de los caracteres de *G. hispanica*, el porcentaje de aparición es raro u ocasional. A esto hay que añadir que *G. hispanica* se encuentra aislada geográficamente del resto de taxones del grupo y también de cualquier otro taxón de la sección *Gentianella*.

Según Greimler (2001, 2008), buena parte de los cerca de 20 taxones de la sección *Gentianella* en Europa son muy variables debido al polimorfismo ecológico entre poblaciones en diferentes hábitats, al dimorfismo estacional dentro y entre poblaciones, y a la alta plasticidad

fenotípica a nivel poblacional e individual. Las investigaciones en biología reproductiva, experiencias en cultivos, morfología y estudios de diversidad genética (nrDNA, cpDNA y AFLP), revelan variaciones en tendencias evolutivas y varios procesos de especiación incipientes. En contraste con la morfología, los datos genéticos indican una clara diferenciación en especies crípticas dentro de un amplio taxón. Estas especies crípticas, o hermanas alopátricas, parecen haber sido separadas por oscilaciones climáticas del Pleistoceno. Estas oscilaciones son también responsables de la débil diferenciación de variantes endémicas restringidas en algunos taxones de los Alpes y patrones reticulados entre otros taxones. Además, el impacto humano históricamente más reciente, puede haber iniciado aislamiento temporal en algunos taxones resultando un dimorfismo estacional que llevaría a una especiación simpátrica (Greimler, 2001, 2008, 2011; Lennartsson, 1997; Rich, 1997a).

La complejidad a la hora de distinguir entidades taxonómicas dentro del grupo *amarella* teniendo en cuenta valoraciones genéticas, hace imprescindible el empleo de otras evidencias como los datos morfológicos, área de distribución, hábitat y fenología. La aplicación del concepto morfológico de especie se basa en aceptar especies basándose solamente en diferencias morfológicas. Se trataría de reconocer a un conjunto de individuos morfológicamente similares, generalmente asociados entre sí por una distribución geográfica definida y separados de otros conjuntos por discontinuidades morfológicas (Cain, 1954). La implicación es que la existencia de discontinuidades en patrones de diversidad fenética observables visualmente es tomada como evidencia de aislamiento reproductivo y las especies están delimitadas a lo largo de limitaciones de discontinuidades morfológicas (Sites & Marshall, 2004). Algunos autores defienden el concepto morfológico de especie como la

forma más práctica de dividir la diversidad biológica en unidades coherentes que puedan ser reconocidas y a las que se les pueda dar un nombre (Castroviejo, 2004) y en general es el método más utilizado por los botánicos (Luckow, 1995). Otros autores todavía más pragmáticos abogan por generar una definición para cada grupo o situación biológica (Llorente & Michan, 2000). Por lo que respecta al género *Gentianella*, el método morfológico es el que se está utilizando de forma mayoritaria en la actualidad, para diferenciar taxones entre los grupos (Glenny, 2004; Greimler *et al.*, 2004; Greimler & Jang, 2007), junto con la evidencia de sus diferentes patrones de distribución y su consiguiente limitación de flujo génico entre poblaciones alopátricas.

Pero también existe cierta dificultad para la toma de decisiones a nivel de especie cuando se basa únicamente en la morfología, por lo que es obligado recurrir, además de a la frecuencia de aparición de caracteres diferenciales, a otras evidencias como el aislamiento reproductivo obvio, debido a barreras infranqueables para el flujo de genes (Wiens & Servedio, 2000). Esta dificultad, que se encuentra presente a la hora de diferenciar taxones a nivel específico o subespecífico dentro del grupo *amarella*, pudiera ser debida a que el aislamiento reproductivo y la diferencia morfológica a menudo no se desarrollan de forma paralela. Por ello, y como se ha avanzado antes, la solución a este problema tiene que ser tomada en base a la totalidad de información, así como de la utilidad de la clasificación propuesta. Sin embargo, la escasez de información es, a menudo, el mayor problema, por lo que la decisión sobre el estado de poblaciones aisladas tiene que basarse en la inferencia. La delimitación real de la especie tiene que apoyarse en datos morfológicos, geográficos, ecológicos, fenológicos y genéticos (Mayr, 1988, 1996; Sarmiento, 2009).

Considerando lo dicho anteriormente, y apoyándonos en los criterios utilizados por

Glenny (2004) para discriminar taxones dentro del género *Gentianella* en Nueva Zelanda, reconocemos las poblaciones ibéricas del grupo *amarella* como una entidad taxonómica independiente de *G. amarella* y *G. uliginosa*, al valorarlas como poblaciones alopátricas que presentan un número de caracteres morfológicos cuantitativos y cualitativos que las separan de las otras entidades del grupo, incluso aunque presenten solapamiento en los rangos. A pesar de que los criterios seguidos por Glenny (2004) propondrían para el taxón ibérico el rango subespecífico, se ha optado por considerarla una especie dentro del grupo *amarella*, para mantener así la coherencia con el modelo taxonómico utilizado en Greimler *et al.* (2004). La separación entre los taxones del grupo *amarella* se ha basado principalmente en caracteres tales como número de piezas florales, presencia/ausencia de papilas en el margen de los lóbulos del cáliz y longitud del estípite, junto con una serie de caracteres adicionales que aproximan o alejan a la planta ibérica de los otros dos taxones centroeuropeos. Así por ejemplo las medidas de la longitud del tallo, la forma de los lóbulos y la relación lóbulo/tubo la aproximarían más a *G. uliginosa*, mientras que caracteres como el número de entrenudos del tallo, longitud del pedicelo, longitud del cáliz, seno de los lóbulos del cáliz, relación corola/cáliz y pedicelo/corola estarían más próximos a los valores obtenidos para *G. amarella*. Esta relativamente pobre diferenciación morfológica existente entre la especie ibérica y el resto de especies del grupo, a pesar de la evidencia de ausencia de flujo génico, puede ser indicador de recientes divergencias en un proceso de especiación relativamente reciente del grupo, ocurrido durante el Cuaternario (Jang *et al.*, 2005; Greimler, 2001, 2008).

A estas diferencias entre ciertos caracteres morfológicos, se tiene que añadir lo restringido de su área de ocupación, que no llega a superar los 15.000 m², y con un área de extensión de presencia (según terminología de la UICN,

2001) que no llega a superar los 150 km². Se encuentra pues acantonada en una reducida superficie ubicada en la parte central de la Península Ibérica, estando las poblaciones más cercanas de *G. amarella* situadas en el N de Francia y N de Italia. En cuanto a los tipos de hábitat que ocupan las especies del grupo, según las tipologías EUNIS y CORINE (EEA, 2015; Devillers *et al.*, 1991), *G. hispanica* se considera propia de herbazales higrófilos de *Molinia caerulea* (EUNIS E3.51; CORINE 37.31), mientras que *G. amarella* y *G. uliginosa* aparecen en diferentes hábitats, principalmente relacionados con sistemas dunares, como son: comunidades pioneras que ocupan arenales en zonas de contacto entre sistemas dunares y saladares en el Atlántico, Mar del Norte y Báltico (EUNIS A2.54; CORINE 15.3); en comunidades propias de depresiones dunares inundables, calcícolas, pioneras o no, propias de la Europa atlántica y subatlántica (EUNIS D4.1H; CORINE 54.2H); en prados secos o mesófilos calcícolas de afinidades subárticas (EUNIS E1.7225), y en un tipo de hábitat denominado “alvar nórdico” del Precámbrico calizo rocoso (EUNIS E1.25).

Existe además una diferenciación fenológica estacional entre los taxones del grupo *amarella* (Zopfi, 1991; Lennartsson, 1997), que no ha sido observada en *G. hispanica*, que tiene una floración otoñal cuyo pico ocurre en octubre, habiéndose registrado de forma excepcional una floración en la segunda quincena de septiembre (López Udías & Fabregat, 2009). *G. amarella* y *G. uliginosa* sí que presentan diferencias fenológicas estacionales en su floración. Algunas poblaciones de *G. uliginosa*, incluyendo *G. anglica*, de floración típicamente primaveral (Winfield *et al.*, 2003; Greimler *et al.*, 2004), pueden llegar a florecer a finales de mayo/principios de junio. Sin embargo, lo más habitual en estos taxones es que las poblaciones presenten su pico de floración en agosto, aunque se ha registrado en algunos casos presencia de flores también a principios de septiembre

(Zopfi, 1991; Lennartsson, 1997; Rich, 1997b; Petanidou *et al.*, 1998; Winfield *et al.*, 2003). En *G. amarella* también se han citado floraciones tempranas, con picos de floración a finales de junio (Lennartsson, 1997).

Si tomamos en consideración criterios de conservación, la identificación de las poblaciones ibéricas del gr. *amarella* como entidad taxonómica específica resulta de mayor utilidad, no solo bajo el punto de vista evolutivo, al considerar a las poblaciones ibéricas dentro de un proceso de especiación alopátrica incipiente, sino también a un nivel más práctico de gestión. El rango específico es el más utilizado a la hora de incluir taxones amenazados en Listas Rojas (Heywood *et al.*, 1995; Haig *et al.*, 2006), siendo los endemismos nacionales los que tienen más peso en prioridades de conservación estatales y regionales. *G. hispanica* forma parte de la Lista Roja 2008 de la Flora Vascular Española (Moreno, 2008). Sus poblaciones cuentan con un total censado de 2.110 individuos maduros en un área de ocupación de unos 13.700 m², con un área de extensión de presencia no superior a los 145 km², habiendo sido catalogada, siguiendo los criterios de la UICN (2001), como En Peligro (López Udías & Fabregat, 2009).

Clave para la identificación de *G. hispanica* y especies relacionadas.

A partir de la información obtenida se ha elaborado una clave de identificación para discriminar las especies europeas del grupo *G. amarella*. Está basada en términos que describen las frecuencias referidas a los conteos estadísticos, con mínimos y máximos en paréntesis y rangos cubiertos por la desviación estándar, redondeando a número entero, siguiendo los criterios aparecidos en Greimler *et al.* (2004):

1. Planta tetrámera, ocasionalmente pentámera.
Margen de los lóbulos del cáliz lisos. Estípites de (0,5) 1-2 (3,5) mm. *G. hispanica*
-. Planta pentámera, raramente tetrámera. Margen

de los lóbulos del cáliz usualmente papilosos.
Estípites 0-1 (2) mm 2

2. Longitud del tallo de (9)15-36(43) cm. Número de entrenudos usualmente superior a 4. Forma de los lóbulos del cáliz a menudo linear, con seno usualmente obtuso. Pedicelo terminal y entrenudo superior formando el 10-30(40)% de la planta **G. amarella**
- Longitud del tallo de (3)6-13(16) cm. Número de entrenudos usualmente inferior a 4. Forma de los lóbulos del cáliz a menudo lanceolados, con seno usualmente agudo. Pedicelo terminal y entrenudo superior formando el (30)50-90% de la altura de la planta **G. uliginosa**

BIBLIOGRAFÍA

- CAIN, A.J. -1954- *Animal species and their evolution*. Hutchinson. London.
- CASTROVIEJO, S. -2004- *De familias, géneros y especies. La eterna búsqueda de la estabilidad en la clasificación biológica*. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.
- DEVILLERS, P., J. DEVILLERS-TERSCHUREN & J. P. LEDANT -1991- Habitats of the European Community. In: B. WYATT *et al.* (eds.), CORINE Biotopes Manual. Commission of the European Communities. Luxembourg.
- EEA, EUROPEAN ENVIRONMENT AGENCY -2015- European Nature Information System, EUNIS. [http://eunis.eea.europa.eu/]
- FEDOROV, A.A. -2000- *Flora of Russia. The European part and bordering regions*, vol. 3. Rotterdam, Netherlands.
- FERRERO, L.M., O. MONTOUTO & J.M. HERRANZ -2006- *Flora amenazada y de interés del Parque Natural del Alto Tajo*. Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha. Guadalajara.
- GARCÍA CARDO, O. -2006- Aportaciones a la flora del Sistema Ibérico meridional, I. *Flora Montiberica* 33: 3-17.
- GARCÍA CARDO, O. -2010- Aportaciones a la flora del Sistema Ibérico meridional, III. *Flora Montiberica* 46: 27-40.
- GARCÍA CARDO, O. & I. SÁNCHEZ -2005- Aportaciones a la flora de la provincia de Cuenca. *Flora Montiberica* 29: 105-119.
- GARCÍA CARDO, O. & I. SÁNCHEZ -2008- Aportaciones a la flora del Sistema Ibérico meridional, II. *Flora Montiberica* 40: 13-24.
- GILLET, J.M. -1957- A revision of the North american species of *Gentianella* Moench. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 44: 195-269.
- GLENNY, D. -2004- A revision of the genus *Gentianella* in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 42: 361-530.
- GREIMLER, J. & C.-G. JANG -2007- *Gentianella stiriaca*, a case of reticulate evolution in the northeastern and eastern Central Alps. *Taxon* 56(3): 857-870.
- GREIMLER, J. -2001- *Gentianella* Moench sect. *Gentianella* –a model of Quaternary evolution. In: STEHLIK, I., A. TRIBSCH & P. SCHÖNSWETTER. Erstes gemeinsames Meeting zur Phylogeographie von arktischen und alpinen Pflanzen in Zürich, 1-3. *Bauhinia* 15: 69-90.
- GREIMLER, J. -2008- Patterns of evolution and speciation in *Gentianella* (*Gentianaceae*). *South African Journal of Botany* 74 (2): 368.
- GREIMLER, J., B. HERMANOWSKI & C.-G. JANG -2004- A re-evaluation of morphological characters in European *Gentianella* section *Gentianella* (*Gentianaceae*). *Plant Syst. Evol.* 248: 143-169.
- GREIMLER, J., J. PARK & H. SCHNEEWEISS -2011- *Gentianella* (*Gentianaceae*): A model taxon for evolution in the Alps. *Taxon* 60 (2): 427-435.
- GULLIVER, R.L. -1998- Population sizes of *Gentianella uliginosa* (Willd.) Börner, Dune Gentian, on Colonsay (V.C. 102) in 1996. *Watsonia* 22: 111-113.
- HAIG, S.M., E.A. BEEVER, S.M. CHAMBERS, H.M. DRAHEIM, B.D. DUGGER, S. DUNHAM, E. ELLIOTT-SMITH, J.B. FONTAINE, D.C. KESLER, B.J. KNAUS, I.F. LOPES, P. LOSCHL, T.D. MULLINS & L.M. SHEFFIELD -2006- Taxonomic Considerations in Listing Subspecies Under the U.S. Endangered Species Act. *Conservation Biology* 20(6): 1584-1594.
- HEYWOOD, V.H., I. BASTE & K.A. GARDNER -1995- Introduction. Pp 1-19. In: HEYWOOD, V.H. (ed.) *Global Biodiversity Assessment*. UNEP, Cambridge University Press, Cambridge.
- HO, T.-N. & J.S. PRINGLE -1995- *Gentianaceae*. In: WU Z.-Y. & P.H. RAVEN (eds.) *Flora of China*. Vol. 16 (*Gentianaceae* through *Boraginaceae*).

- Missouri Botanic Gardens. Missouri.
- HUHTA, A.-P., K. HELLSTRÖM, P. RAUTIO & J. TOUMI -2003- Grazing tolerance of *Gentianella amarella* and other monocarpic herbs: why is tolerance highest at low damage levels? *Plant Ecology* 166: 49-61.
- JANG, C.-C., A.N. MÜLLNER & J. GREIMLER -2005- Conflicting patterns of genetic and morphological variation in European *Gentianella* section *Gentianella*. *Bot. J. Linn. Soc.* 148: 175-187.
- LENNARTSSON, T. -1997- Seasonal differentiation –a conservative reproductive barrier in two grassland *Gentianella* (*Gentianaceae*) species. *Pl. Syst. Evol.* 208: 45-69.
- LLORENTE, J. & L. MICHÁN -2000- El concepto de especie y sus implicaciones para el desarrollo de inventarios y estimaciones en biodiversidad. Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PRIBES-2000. In: MARÍN-PIERA, F., J.J. MORRONE & A. MELIC (eds.). *Monografías Tercer Milenio* 1: 87-96.
- LÓPEZ UDIAS, S. & C. FABREGAT -2009- *Gentianella hispanica* López Udías, Fabregat & Renob. In: BAÑARES, Á., G. BLANCA, J. GÜEMES, J.C. MORENO & S. ORTIZ (eds.). *Atlas y Libro Rojo de la flora Vasculare amenazada de España. Adenda 2008*. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino)-Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas. Madrid.
- LÓPEZ UDIAS, S. -2000- *Estudio corológico de la flora de la provincia de Teruel*. Departamento de Biología Vegetal. Universidad de Valencia.
- LUCKOW, M. -1995- Species Concepts: Assumptions, Methods, and Applications. *Systematic Botany* 20(4): 589-605.
- MAYR, E. -1988- *Towards a new philosophy of biology: Observations of an evolutionist*. Belknap Press. Cambridge, Massachusetts.
- MAYR, E. -1996- What is a species, and what is not? *Philosophy of Science* 63: 262-277.
- MCVEIGH, A. & E.J. CAREY -2005- Chiltern Gentian, *Gentianella germanica* (Willd.) Börner (*Gentianaceae*) in Britain: distribution and current status. *Watsonia* 25: 339-367.
- MORENO, J.C. -2008- *Lista Roja 2008 de la flora vascular española*. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino) y Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas. Madrid.
- PAU, C. -1897- Especies europeas propias también de la flora española, no indicadas o apenas mencionadas hasta el día de ella. *Actas Soc. Esp. Hist. Nat.* 26(4): 121-127.
- PETANIDOU, T., A.C. ELLIS-ADAM, J.C.M DEN NIJS & J.G.B. OOSTERMEIJER -1998- Pollination ecology of *Gentianella uliginosa*, a rare annual of the Dutch coastal dunes. *Nord. J. Bot.* 18: 537-548.
- PIGNATTI, S. -1982- *Flora d'Italia*. Vol 2. Edagricole. Bologna.
- PRITCHARD, N.M. & T.G. TUTIN -1972- *Gentianella* Moench. In: TUTIN, T.G. & V.H. HEYWOOD (eds.) *Flora Europaea*, Vol. 3. Cambridge, pp. 63-67.
- RENOBALES, G. -2003- Notas acerca del tratamiento de las *Gentianeae* para Flora iberica. *Anales Jard. Bot. Madrid* 60(2): 461-469.
- RENOBALES, G. -2012-. *Gentianella* Moench [nom. cons.]. In: TALAVERA, S. et al. (eds.). *Flora iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Vol XI Gentianaceae-Boraginaceae*. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid.
- RENOBALES, G., C. FABREGAT & S. LÓPEZ UDIAS -2002- Una nueva especie del género *Gentianella* (*Gentianaceae*) del Sistema Ibérico. *Anales Jard. Bot. Madrid* 59(2): 217-226.
- RICH, T.C.G. -1997a- *Gentianella uliginosa* (Willd.) Boerner (*Gentianaceae*) present in England? *Watsonia* 21: 208-209.
- RICH, T.C.G. -1997b- Early Gentian (*Gentianella anglica* (Pugsley) E.F. Warb.) present in Wales. *Watsonia* 21: 289-290.
- RICH, T.C.G., D.T. HOLYOAK, L.J. MARGETTS & R.J. MURPHY -1997- Hybridisation between *Gentianella amarella* (L.) Boerner and *G. anglica* (Pugsley) E.F. Warb. (*Gentianaceae*). *Watsonia* 21: 313-325.
- SARMIENTO, J.P. -2009- *La filosofía de la biología de Ernst Mayr: Problemas biológicos y filosóficos en las teorías de la evolución*. Departamento de Filosofía I (Metafísica y Teoría del Conocimiento). Facultad de Filosofía. Universidad Complutense de Madrid.

- SITES, J.W. & J.C. MARSHALL -2004- Operational Criteria for Delimiting Species. *Annu. Rev. Evol. Syst.* 35: 199-227.
- STEVANOVIĆ, V. & K. JAKOVLJEVIĆ -2014- Distribution, Ecology and Some Taxonomical Notes of the Genera *Gentiana* L. and *Gentianella* Moench (*Gentianaceae*) in the Balkans. In: RYBCZYŃSKI, J.J., M.R. DAVEY & A. MIKULA (eds.). *The Gentianaceae. Vol 1: Characterization and Ecology*. Springer. London.
- UICN, UNIÓN INTERNACIONAL PARA LA CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA -2001- *Categorías y criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1*. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN. UICN, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido.
- VILLARREAL, J.A. -1998- *Gentianaceae. Flora del Bajío y regiones adyacentes. Fascículo 65*. Instituto de Ecología (INECOL). Mexico.
- VON HAGEN, K.B. & J.W. KADEREIT -2001- The phylogeny of *Gentianella* (*Gentianaceae*) and its colonization of southern hemisphere as revealed by nuclear and chloroplast DNA sequence variation. *Org. Divers. Evol.* 1: 61-79.
- WENDT, H. -2003- The regeneration ecology of *Gentianella anglica*, *G. uliginosa* and *G. amarella*. *The School of Biological Sciences. Postgraduate Symposium*, 10-11: 12.
- WENDT, H. -2004- The mistaken identity of *Gentianella uliginosa*, *G. amarella* and *G. anglica*. *The School of Biological Sciences. Postgraduate Symposium*, 17-18: 17.
- WETTSTEIN, R. -1896- *Die Europäischen Arten der Gattung Gentiana aus der Section Endotricha Froel. Und ihr entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang*. C. Gerold. Wien.
- WINFIELD, M.O., P.J. WILSON, M. LABRA & J.S. PARKER -2003- A brief evolutionary excursion comes to an end: the genetic relationship of British species of *Gentianella* sect. *Gentianella* (*Gentianaceae*). *Plant Syst. Evol.* 237: 137-151.
- WIENS, J.J. & M.R. SERVEDIO -2000- Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Proc. R. Soc. Lond.* 267: 631-636.
- ZOPFI, H.J. -1991- Aestival and autumnal vicariads of *Gentianella* (*Gentianaceae*): a myth? *Pl. Syst. Evol.* 174: 139-158.