

Cambio

P. 981a

ACTA PHYTOTAXONOMICA BARCINONENSIA. — VOL. 4

TAXONOMIA EXPERIMENTAL
DEL GÉNERO LINARIA

V. — HIBRIDACION INTERESPECIFICA

POR

B. VALDÉS

Departamento de Botánica — Facultad de Ciencias — Sevilla

DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA — FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE BARCELONA

1970

CAMEIO

ACTA PHYTOTAXONOMICA BARCINONENSIA. — VOL. 4



TAXONOMIA EXPERIMENTAL
DEL GÉNERO LINARIA

V. — HIBRIDACION INTERESPECIFICA

POR

B. VALDÉS

Departamento de Botánica — Facultad de Ciencias — Sevilla

DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA — FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE BARCELONA

1970

IMPRESA MASÓ — GERONA

Depósito legal: GE. 789-1970



*Este volumen ha sido publicado gracias
a la ayuda concedida con cargo al
crédito destinado al fomento de la
investigación en la Universidad*



INTRODUCCION

Desde hace más de siglo y medio se conoce la existencia de híbridos naturales entre diversas especies de *Linaria*, siendo los más conocidos, por ser los más frecuentes, los producidos entre *L. repens* y *L. vulgaris*, los cuales fueron detalladamente estudiados por BONNET (1897), DRUCE (1886 a 1897) y CHASSAGNE (1957). Híbridos resultantes del cruzamiento *L. vulgaris* × *L. repens* han sido citados en estado silvestre por SOWERBY (1880:142, tab. 965), BOULLU (1883:425), MIGOUT (1890:284), BONNET (1897), DRUCE (1897:369), STURMS (1903:122), THOMÉ (1905, 4: 155) y otros; a este tipo de híbridos corresponden entre otros los nombres de *L. vulgaris-repens* Sowerby (l. c.), *L. × ambigua* Boullu (l. c.), non Huet du Pavillon, *L. vulgari-striata* Migout (l. c.) y *L. helgolandica* Dalla Torre (sec. CHRISTIANSEN, 1953: 422). Híbridos resultantes del cruzamiento *L. repens* × *L. vulgaris* han sido citados en estado silvestre por BRÉBISSON (1859:208), MIGOUT (1866:219), DRUCE (1866:214; 1892:380-381; 1893:421; 1896:622-624; 1897:368), BONNET (1897), ROUY (1909:72), HEGI (1913:27), SCHINZ & KELLER (1914:297), LINDMAN (1926:48), FOURNIER (1946:765), LID (1952:557), CHASSAGNE (1957:269) y otros; a este tipo de híbridos corresponden entre otros los nombres: *Antirrhinum dubium* Villars (1787: 437), *Linaria stricta* Horneman (1815:575; véase también REICHENBACH, 1827:14, tab. 434, fig. 624 y 625), *L. sepium* Allman (sec. DRUCE, 1897), *L. ochroleuca* Brébisson (1859:209; ver también BRÉBISSON, 1869:221), *L. repenti-vulgaris* Druce (1886:214), *L. × baxteri* Druce (1893:421), *L. × Sepium* var. *intermedia* (Babey) Rouy (l. c.), *L. × sepium* var. *ochroleuca* (Brébisson) Rouy (l. c.), *L. × vergneti* Beauverd (1933:222-239) y *L. × brangensis* Beauverd (l. c.).

Se han indicado otros híbridos menos frecuentes en estado natural entre diversas especies de *Linaria*, y así SCHUR (1866:491) indicó en Transilvania un posible híbrido entre *L. vulgaris* y *L. dalmatica* al cual dio el nombre de *L. × hybrida*; por sus flores es parecido a *L. dalmatica* y por sus semillas a *L. vulgaris*; GHISA (1960:475) citó este híbrido para Rumanía considerándolo resultante del cruzamiento *L. genistifolia* × *L. vulgaris*. BORBÁS (1878:393, según HEGI, 1913:27), denominó *L. × oligotricha* un híbrido entre *L. pallidiflora* (= *L. italica*) y *L. vulgaris*, el cual fue citado por HEGI (1913:27) para Centro-Europa y por FOURNIER (1946: 765) para Francia; KOCH (1844:602) había ya estudiado unos ejemplares que por sus caracteres intermedios pensó que pudieran ser de origen híbrido entre *L. vulgaris* y *L. pallidiflora* (= *L. italica*). Para FOURNIER (1946:745) y CHASSAGNE (1957:269), *L. × heribaudi* Camus es un híbrido

do resultante del cruzamiento *L. arvensis* × *L. vulgaris*; ROUY (1909:75) consideró sin embargo que era resultante del cruzamiento inverso: *L. vulgaris* × *L. arvensis*. Un híbrido entre *L. purpurea* y *L. repens* fue denominado *L. × dominii* por DRUCE (1912:168), quien indicó que posee caracteres intermedios y que se produce cuando ambas especies están juntas. *L. × cornubiensis* Druce (1925:998) es un híbrido resultante del cruzamiento *L. repens* × *L. supina*, que se produce cuando ambas especies se encuentran juntas; DRUCE indicó que las semillas del híbrido eran estériles. EMBERGER (1930), describió con el nombre *L. × laborskiana* un híbrido norteafricano entre *L. gharbensis* y *L. bipartita* subsp. *afueguensis*. NYÁRÁDY (1942:44) dio el nombre de *L. × siculorum* Nyar. a unos ejemplares encontrados en Hungría que consideró resultantes del cruzamiento *L. pallidiflora* (= *L. angustissima*; = *L. italica*) × *L. genistifolia*; este híbrido fue citado más tarde en Rumanía por GHISA (1960:475). FOURNIER (1946:765) dio el nombre de *L. × rocheri* a un híbrido producido por el cruzamiento *L. alpina* × *L. supina*.

El conocimiento de la capacidad de hibridación entre especies de *Linaria* está aumentado por los experimentos de algunos autores (GORDON, 1863; NAUDIN, 1863, 1865; BLARINGHEM, 1919; EAST, 1933; DIL-LEMAN, 1949, 1951, 1953) que han obtenido artificialmente diversos híbridos interespecíficos dentro de este género.

Para conocer hasta qué punto las especies se hibridan entre sí y si la capacidad de hibridación de las mismas está de acuerdo con el sistema de clasificación adoptado, se han realizado una serie de cruzamientos entre 20 especies distintas, los resultados de los cuales se exponen en el presente trabajo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para cada especie, se indican las muestras utilizadas mediante la letra M seguida de un número distinto para cada muestra; el origen de las mismas se señala en el apéndice. Cuando en una muestra se ha empleado más de un ejemplar, se ha añadido a continuación de la muestra una letra mayúscula distinta para cada uno de ellos. Siempre que ha sido posible, se han conservado los ejemplares utilizados, que se indican por el número de pliego con que se conservan en el herbario experimental del Departamento de Botánica de la Facultad de Ciencias de Sevilla (SEV).

Para protección de flores contra insectos, castración y polinización artificial, se han utilizado las técnicas explicadas en un trabajo anterior (VALDÉS, 1970b).

Alguna de las inflorescencias de la planta que actúa como proge-

tor femenino se dejaron fuera de las bolsas de polinización para que las flores fueran polinizadas libremente por los insectos y poder así comparar las cápsulas y semillas obtenidas mediante polinización artificial con las cápsulas y semillas producidas por las flores polinizadas por insectos.

TRATAMIENTO TAXONÓMICO ADOPTADO

En el presente trabajo, se ha seguido la división del género en secciones hecha por WETTSTEIN (1895), la cual está basada en la clasificación de BENTHAM (1846). Se han separado las especies utilizadas en dos grupos: A, Especies con semillas aladas; B, especies con semillas ápteras.

En una revisión de las especies europeas con semillas aladas efectuada por el autor y que será publicada en breve, se explicará más ampliamente la división del género en secciones. En el presente trabajo solamente se indican las cuatro secciones a que pertenecen las 20 especies empleadas en estos experimentos, las cuales se han ordenado de acuerdo con sus semejanzas morfológicas de la siguiente manera:

A. — Semillas aladas.

Sect. *Linaria* (Sect. *Grandes* (Benth.) Wettst.).

L. vulgaris.

Sect. *Supinae* (Benth.) Wettst.

L. alpina, *L. supina*, *L. caesia*, *L. tristis*, *L. aeruginea*, *L. amoi*,
L. anticaria, *L. platycalyx*, *L. saturejoides*, *L. amethystea*, *L. saxatilis*.

B. — Semillas ápteras.

Sect. *Speciosae* (Benth.) Wettst.

L. genistifolia, *L. ventricosa*, *L. hirta*.

Sect. *Versicolores* (Benth.) Wettst.

L. spartea, *L. viscosa*, *L. bipartita*, *L. repens*, *L. purpurea*.

En la exposición de resultados se sigue esta ordenación lineal, lo cual hace más fácil la interpretación de los mismos.

RESULTADOS

Los resultados de los 58 tipos de cruzamiento efectuados con las 20 especies utilizadas se exponen en el cuadro 1. En el cuadro 2, se comparan los tamaños de cápsulas y semillas obtenidas como resultado de alguna de estas hibridaciones con los tamaños de cápsulas y semillas obtenidas por polinización entomógama de las flores de la planta que actúa

como progenitor femenino, las cuales fueron dejadas sin proteger de los insectos. De los cuadros 1 y 2 pueden hacerse las siguientes consideraciones:

Cuando *L. vulgaris* actúa como progenitor femenino, se obtienen siempre cápsulas maduras cuyas semillas, excepto en el caso del cruzamiento *L. vulgaris* (M33) × *L. tristis* (M37), son capaces de germinar. El tamaño de las cápsulas producidas por polinización artificial es, con una excepción, inferior al de las producidas por polinización entomógama. Las semillas en cambio son casi siempre mayores que las producidas por polinización entomógama. Los porcentajes de germinación son muy variables, según las especies que actúen como progenitor masculino. El cruzamiento *L. vulgaris* × *L. purpurea* fue efectuado por NAUDIN (1863:180-203; 1865:96-105), obteniendo cuatro cápsulas con semillas de las 6 flores polinizadas; las 30 plantas de la F₁ obtenidas de esta manera resultaron fértiles y la mayoría parecidas a *L. vulgaris*; estudió con detalle cuatro generaciones de estos híbridos, haciendo notar siempre una predominancia numérica de individuos parecidos a los dos progenitores, siendo pocos los que mostraban caracteres intermedios. Al efectuar este mismo cruzamiento, DILLEMAN (1951:140-142) obtuvo semillas que no llegaron a germinar. En el presente estudio, de las 63 semillas obtenidas en este cruzamiento, germinaron 40, y 10 de las plantas se mantuvieron hasta el estado adulto; se encontró que contrariamente a lo observado por NAUDIN, los individuos de esta F₁ eran más parecidos a *L. purpurea* que a *L. vulgaris*. Los 10 ejemplares fueron estériles.

En los dos cruzamientos efectuados entre *L. vulgaris* y plantas de dos muestras de *L. tristis*, se han obtenido tantas cápsulas maduras como flores polinizadas. Al utilizar polen de la muestra M37, se han obtenido cinco cápsulas maduras más pequeñas que las producidas por polinización entomógama, con un total de 591 semillas de tamaño aproximadamente igual a las producidas por polinización entomógama; al sembrar 140 de ellas no germinó ninguna.

Al cruzar *L. vulgaris* × *L. genistifolia*, se obtuvieron 8 cápsulas con numerosas semillas; de las 300 sembradas sólo germinaron 3, y sólo una alcanzó el estado adulto; las flores de esta planta eran como las de *L. genistifolia*, y las hojas como las de *L. vulgaris*.

El cruzamiento *L. vulgaris* × *L. repens* había sido efectuado experimentalmente por GODRON (1863:154-155), quien obtuvo dos cápsulas maduras con semillas, algunas de las cuales germinaron produciendo individuos parte de los cuales eran estériles y parte fértiles. BLARINGHEM (1919:1103) logró cultivar dos generaciones de híbridos resultantes de este cruzamiento. DILLEMAN (1951:141) aseguró que el cruzamiento entre estas dos especies es fácil de efectuar con buenos resultados. Todas las plantas obtenidas por este cruzamiento en el presente estudio han sido estériles, y morfológicamente, parecidas a *L. repens*.

Actuando como progenitor masculino, *L. vulgaris* ha producido cápsulas con semillas maduras en 3 de los 5 cruzamientos efectuados: *L. genistifolia* × *L. vulgaris*, *L. ventricosa* × *L. vulgaris* y *L. repens* × *L. vulgaris*; los dos cruzamientos con resultados negativos han sido *L. caesia* × *L. vulgaris* y *L. bipartita* × *L. vulgaris*.

En general, puede observarse que *L. vulgaris* muestra una alta capacidad de hibridación, ya que produce híbridos al cruzarse con especies a veces muy diferentes de ella morfológicamente, como son *L. tristis*, *L. genistifolia*, *L. ventricosa*, *L. repens* y *L. purpurea*. EAST (1933) llegó a obtener cápsulas y semillas maduras al polinizar flores de *Cymbalaria muralis*, especie antes incluida dentro del género *Linaria* s. l. con el nombre de *Linaria cymbalaria*, con polen de *L. vulgaris*.

L. alpina y *L. supina* son dos especies que, aunque presentan claras diferencias morfológicas, están bastante relacionadas y pertenecen a la sección *Supinae*. Tanto el cruzamiento *L. alpina* × *L. supina* como el inverso, han dado resultado positivo. Como ha sido ya comentado, FOURNIER (1946:765) dio el nombre de *L. × rocheri* al híbrido de esta dos especies, que se da a veces en estado silvestre.

L. caesia es una especie tan íntimamente relacionada con *L. supina* que es difícil separar ambas especies por sus caracteres morfológicos. Sin embargo, el cruzamiento *L. alpina* × *L. caesia* ha sido negativo, a pesar de que el inverso ha dado resultado positivo, siendo el único cruzamiento positivo de los cuatro efectuados actuando *L. caesia* como progenitor femenino.

Los resultados obtenidos de los cruzamientos en que *L. tristis* actúa como progenitor femenino, están de acuerdo con el parentesco morfológico de las especies empleadas. Al cruzarla por *L. amoi*, especie tan parecida morfológicamente con ella que fue subordinada a *L. tristis* como variedad por PAU (1922), se obtuvieron 5 cápsulas maduras con 128 semillas, ninguna de las cuales germinó, mientras que se obtuvo un 17% de germinación con las semillas de la misma planta producidas por flores polinizadas por insectos. En el cruzamiento inverso, se obtuvieron 61 semillas en una cápsula producida a partir de 5 flores de *L. amoi* polinizadas, 6 de las cuales germinaron (véase el cuadro 2). *L. aeruginea* es una especie íntimamente relacionada con *L. tristis* y difícil de separar de ella; *L. tristis* tiene hojas más anchas y planas, y flores algo más grandes, y *L. aeruginea* tiene hojas más estrechas y surcadas por el envés; estas diferencias están apoyadas por la distribución geográfica (1) y por el contenido en flavonoides en hojas (VALDÉS, 1970a), lo cual permite separarlas con categoría de especie. En el cruzamiento *L. tristis* × *L. aeruginea* se obtuvieron 4 cápsulas con semillas, de las cuales el 50%

(1) Sur de la Península Ibérica para *L. tristis*, y resto de la Península, excepto el Norte, para *L. aeruginea*.

germinaron, pero las 6 plantas que se conservaron hasta alcanzar el estado adulto resultaron estériles. También se obtuvieron semillas, de las cuales 31% germinaron, en el cruzamiento *L. tristis* × *L. anticaria*; ambas especies tienen gran parecido morfológico en cuanto a caracteres florales y vegetativos se refiere, y parece lógico esperar que ambas se hibriden. *L. platycalyx* y *L. saturejoides*, aunque pertenecen a la misma sección que *L. tristis*, presentan grandes diferencias morfológicas con ella, que se traducen en una imposibilidad de hibridarse al actual *L. tristis* como progenitor femenino; en cambio, en el cruzamiento *L. platycalyx* × *L. tristis*, se obtuvo una cápsula con 20 semillas, una de las cuales germinó, aunque la plántula murió antes de alcanzar el estado adulto. Por último, en el cruzamiento *L. tristis* × *L. ventricosa*, el resultado ha sido negativo; ambas especies son muy diferentes morfológicamente, perteneciendo *L. tristis* a la sección *Supinae* de semillas aladas y *L. ventricosa* a la sección *Speciosae* de semillas ápteras.

L. aeruginea y *L. amoi* presentan tan alto parecido morfológico que han sido consideradas como una sola especie por algunos autores (LANGE, 1870; AMO, 1872). En el cruzamiento *L. aeruginea* × *L. amoi* se obtuvieron 3 cápsulas con semillas de las 5 flores polinizadas; en cambio, el cruzamiento inverso fue negativo.

En el caso de *L. anticaria*, los tres cruzamientos efectuados actuando como progenitor femenino han sido negativos; en los tres casos las especies actuando como progenitor masculino son muy diferentes a ella morfológicamente, siendo las diferencias principales el que *L. anticaria* posea semillas con ala ancha y porte decumbente, lo que hace incluirla dentro de la sección *Supinae*, mientras que *L. hirta*, *L. spartea* y *L. viscosa* con semillas ápteras y porte erecto pertenecen a las secciones *Speciosae* (*L. hirta*) y *Versicolores* (*L. spartea* y *L. viscosa*).

Tanto el cruzamiento *L. amethystea* × *L. saxatilis* como el inverso han dado resultado positivo, aunque en el primer caso no se puede considerar este resultado como prueba de que *L. amethystea* y *L. saxatilis* se hibriden, pues *L. amethystea* es una de las especies de *Linaria* que presenta mayor porcentaje de autogamia (VALDÉS, 1970b), por lo cual no hay que descartar la posibilidad de que las dos cápsulas producidas lo hayan sido por autogamia y no como consecuencia de la polinización con polen de *L. saxatilis*. No obstante, estos resultados están apoyados por los experimentos de EAST (1933), quien obtuvo híbridos en los cruzamientos recíprocos entre *L. broussonetii* (*L. amethystea* de flores amarillo-crema) y *L. perezii* (*L. saxatilis* var. *glabrescens*). Ambas especies se diferencian entre sí claramente por sus caracteres morfológicos, y aunque tienen semillas con ala estrecha, ésta es delgada en *L. saxatilis* y gruesa en *L. amethystea*. Cabe suponer que ambas especies se hibriden en la naturaleza y quizás tengan este origen las plantas de algunas poblaciones de *L. amethystea* recolectadas

en Aranjuez (Madrid) (Getliffe, Gilbert & Valdés, VI-1966), en las cuales las semillas tienen ala más estrecha que lo normal y no es gruesa sino delgada, como ocurre en *L. saxatilis*.

En casi todos los cruzamientos en que han intervenido las especies con semillas ápteras *L. genistifolia* y *L. ventricosa*, sea como progenitor femenino o masculino, se han obtenido resultados positivos, aunque a veces las especies que han intervenido difieren mucho de estos por sus caracteres morfológicos, estando extremadas sus diferencias en el caso de *L. vulgaris* y *L. tristis* por la presencia de ala en sus semillas. Los resultados de los cruzamientos efectuados actuando *L. genistifolia* como progenitor femenino son algo contradictorios: Al utilizar polen de la especie más afín a ella: *L. hirta*, los resultados han sido inferiores a los obtenidos en los cruzamientos con especies más separadas de *L. genistifolia* morfológicamente, como *L. repens* y mucho más *L. vulgaris* (véase el cuadro 2).

Al polinizar *L. hirta* (especie perteneciente a la sección *Speciosae*) con polen de *L. bipartita* y *L. spartea* (pertenecientes a la sección *Vericolores*), los resultados han sido negativos, lo cual está de acuerdo con las marcadas diferencias morfológicas existentes entre *L. hirta* y las otras dos especies.

L. viscosa y *L. spartea* son dos especies bastante relacionadas morfológicamente, siendo la diferencia más marcada entre ellas, aparte de diferencias fitoquímicas notables (VALDÉS, 1970a), el que en la primera la inflorescencia sea laxa y densa en la segunda. Los cruzamientos recíprocos efectuados han sido positivos. Al actuar *L. viscosa* como progenitor femenino, se han obtenido cápsulas con semillas maduras al cruzarla por *L. bipartita*; ambas especies presentan un claro parecido morfológico, siendo la diferencia más acusada entre las dos el color de la flor: amarillo en *L. viscosa* y azul violeta a púrpura rojizo en *L. bipartita*. Todas las demás especies utilizadas para polinizar *L. viscosa* presentan mayores diferencias morfológicas con ella que las dos indicadas y, como consecuencia, el resultado de estas polinizaciones ha sido negativo. Al efectuar el cruzamiento *L. bipartita* × *L. viscosa* el resultado ha sido positivo al utilizar dos muestras distintas, pero negativo al emplear otra muestra de esta especie. En el cuadro 2 se comparan los tamaños de cápsulas y semillas resultantes de uno de estos cruzamientos, así como los porcentajes de germinación de las últimas.

El resultado más dispar utilizando *L. bipartita* como progenitor femenino se ha obtenido al cruzarla por *L. platycalyx*, especie perteneciente a la sección *Supinae*, y francamente distinta a ella morfológicamente; de 5 flores polinizadas, una ha producido una cápsula madura con semillas.

Al actuar *L. repens* como progenitor femenino han sido positivos todos los cruzamientos, a excepción del cruzamiento *L. repens* × *L. vis-*

cosa, pese a que alguna de las especies que actúan como progenitor masculino (*L. vulgaris*, *L. genistifolia*) difieren marcadamente por su morfología de *L. repens*. *L. purpurea* es una especie muy parecida morfológicamente a *L. repens*, y los cruzamientos efectuados entre ambas han sido positivos. Uno de ellos: *L. repens* (= *L. striata*) × *L. purpurea* había sido ya efectuado con éxito por DILLEMAN (1851). En el cuadro 2 se comparan los tamaños de cápsulas y semillas resultantes de este cruzamiento con las producidas por flores polinizadas por insectos. El cruzamiento *L. repens* × *L. vulgaris* ha resultado positivo; fue efectuado ya experimentalmente por DILLEMAN (1949;1951) y, como se indicó en la introducción, este cruzamiento se produce frecuentemente cuando ambas especies se encuentran juntas en la naturaleza.

Aunque *L. purpurea* y *L. hirta* difieren notablemente por sus caracteres morfológicos, el cruzamiento efectuado entre ambas especies actuando la primera como progenitor femenino, ha sido positivo.

DISCUSION

De los resultados expuestos se deduce que al cruzar entre sí especies bastante relacionadas morfológicamente se obtienen cápsulas con semillas bien desarrolladas capaces de germinar. Las plantas producidas al sembrar en Sevilla estas semillas han sido todas estériles, y aunque pudiera actuar como factor limitante de la fertilidad de los híbridos la escasez de insectos polinizadores en el invernadero en que se han efectuado los cultivos, hay que hacer notar que siempre han madurado varias cápsulas en las plantas de origen no híbrido de diversas especies de *Linaria* cultivadas en el mismo invernadero.

Los cruzamientos recíprocos han dado a veces resultado positivo en ambos sentidos, como ocurre en los siguientes: *L. vulgaris* × *L. genistifolia* y *L. genistifolia* × *L. vulgaris*; *L. vulgaris* × *L. ventricosa*, y *L. ventricosa* × *L. vulgaris*; *L. vulgaris* × *L. repens* y *L. repens* × *L. vulgaris*; *L. alpina* × *L. supina* y *L. supina* × *L. alpina*; *L. tristis* × *L. amoi* y *L. amoi* × *L. tristis*; *L. amethystea* × *L. saxatilis* y *L. saxatilis* × *L. amethystea*; *L. genistiolia* × *L. repens* y *L. repens* × *L. genistifolia*; *L. viscosa* × *L. spartea* y *L. spartea* × *L. viscosa*; *L. viscosa* × *L. bipartita* y *L. bipartita* × *L. viscosa*; *L. repens* × *L. purpurea* y *L. purpurea* × *L. repens*. Obsérvese que menos en el caso excepcional de *L. vulgaris*, que muestra una alta capacidad de hibridación con especies muy distintas a ella morfológicamente, y en los cruzamientos en que han intervenido *L. ventricosa* y *L. repens*, todas las especies en que los cruzamientos recíprocos han sido positivos tienen un gran parecido morfológico, que se traduce en una alta capacidad de hibridación.

En otros casos, los cruzamientos recíprocos han dado distintos resultados, unas veces positivo y otras negativo; este es el caso de los siguientes pares de cruzamientos: *L. alpina* × *L. caesia* (+) y *L. caesia* × *L. alpina* (—); *L. aeruginea* × *L. amoi* (+) y *L. amoi* × *L. aeruginea* (—); *L. tristis* × *L. platycalyx* (—) y *L. platycalyx* × *L. tristis* (+); *L. genistifolia* × *L. ventricosa* (—) y *L. ventricosa* × *L. genistifolia* (+). Excepto en el caso de *L. aeruginea* y *L. amoi*, y de *L. genistifolia* y *L. ventricosa*, todas las especies que han intervenido en estos cruzamientos presentan entre sí menores afinidades que las especies que intervienen en los cruzamientos comentados en el párrafo anterior.

Los cruzamientos recíprocos entre *L. viscosa* y *L. repens* han sido ambos negativos; las dos especies presentan diferencias morfológicas bastante apreciables.

Se puede apreciar que la probabilidad de obtener resultado positivo en las hibridaciones es mayor cuando se cruzan entre sí especies con semillas aladas o especies con semillas ápteras, que cuando se cruzan, en un sentido u otro, especies con semillas aladas por especies con semillas ápteras, lo cual nos indica que hay una base biológica que apoya la separación de las especies de *Linaria* en dos grupos: uno formado por las especies con semillas aladas y otro por las especies con semillas ápteras. Puede observarse también que es tanto más fácil obtener híbridos entre dos especies cuanto más parecidos morfológicos presentan, y que es por tanto más fácil obtener híbridos entre las especies de cada sección que entre especies pertenecientes a secciones diferentes.

Con el presente trabajo se prueba experimentalmente que es posible la formación de híbridos entre las especies del género *Linaria*, aun en algunos casos en que las diferencias entre las especies hibridantes son muy marcadas. Aunque los híbridos obtenidos en este trabajo han resultado estériles, no por eso puede afirmarse que siempre lo sean, pues híbridos fértiles han sido obtenidos experimentalmente por algunos autores que se comentan en el texto, resultantes de alguno de los cruzamientos que en el presente trabajo han resultado estériles. En la naturaleza, se produce hibridación casi siempre que las áreas de distribución de dos especies se mezclan, aunque las diferencias morfológicas entre ambas sean muy marcadas, como ocurre con *L. vulgaris* y *L. repens*. Al parecer, favorece la facilidad de hibridación entre especies de *Linaria* en estado silvestre el que no exista una especificidad marcada insecto-especie. El autor ha observado en los invernaderos que un mismo insecto podía polinizar varias especies, e inversamente, más de un insecto puede actuar como agente polinizador de una misma especie, como se ha observado recientemente en una población silvestre del Pirineo de *L. repens*, cuyas flores eran polinizadas por dos especies distintas de *Bombus*; MACIÓR (1967) observó que en *L. vulgaris* actuaban como agentes polinizadores 7 especies distintas de *Bombus*,

tres de las cuales podían polinizar además flores de dos especies de otras familias distintas.

La facilidad con que se produce hibridación en *Linaria* complica el estudio morfológico de las especies de este género, puesto que cabe esperar la existencia en la naturaleza de individuos de origen híbrido que presenten diferencias morfológicas más o menos marcadas con las especies parentales y que sean difíciles de encajar en un sistema. Por ello, hay que conceder bastante importancia a la distribución geográfica en el género *Linaria*, ya que taxa aislados geográficamente son más fáciles de distinguir entre sí que cuando sus áreas geográficas se mezclan, y a esos taxa aislados podrá dárseles categoría de especie, subespecie, variedad o forma, según la importancia de los caracteres que presenten diferencias en estas poblaciones.

Resumen. Se han efectuado experimentalmente 58 tipos de cruzamientos entre 20 especies de *Linaria*, demostrándose qué en este género se produce hibridación con facilidad. Exceptuando el caso de *L. vulgaris*, que muestra gran capacidad de hibridación con especies muy distintas de ella morfológicamente, y los cruzamientos en los que han intervenido *L. ventricosa* y *L. repens*, las especies estudiadas muestran mayor capacidad de hibridación cuanto mayor es el parecido morfológico entre ellas. Los híbridos obtenidos experimentalmente han resultado estériles. Debido a la facilidad de hibridación entre las especies de *Linaria*, que se produce con frecuencia en la naturaleza cuando las áreas de dos de ellas se mezclan, hay que dar a la distribución geográfica bastante importancia cuando se estudia la taxonomía de este género.

Summary. Fifty-eight interspecific hybridisations involving twenty species of *Linaria* have been successfully synthesised. All hybrids obtained in these experiments proved to be sterile. In general, species which are morphologically similar show a greater ability to hybridise. *L. vulgaris* is an exception since it is capable of crossing with diverse species in the genus, and successful hybrids were also synthesised between the morphologically distinct species *L. ventricosa* and *L. repens*. Interspecific hybridisation occurs frequently in nature in areas where *Linaria* species are sympatric, and this hybridisation potential must be taken into account in any taxonomic or distributional studies on the species of this genus.

Agradecimientos. — Este trabajo ha sido posible gracias a la concesión de una beca de intercambio entre el C.S.I.C. y el British Council, a cuyos organismos el autor desea expresar su agradecimiento, así como a los Profs. E. F. GALIANO de Sevilla y V. H. HEYWOOD de Reading (antes en Liverpool) por su ayuda y consejo, así como por las facilidades proporcionadas en sus respectivos Departamentos de Botánica.



APÉNDICE

Origen de las muestras empleadas en los experimentos de hibridación.
 Cuando las muestras son de origen silvestre se indica la localidad, fecha de recolección y recolectores.

- M1, *L. repens* (L.) Miller; Jardín Botánico (Madrid).
 M2, *L. genistifolia* (L.) Miller; Jardín Botánico (Madrid).
 M3, *L. anticaria* Boiss. & Reut. var. *angustifolia* Boiss. & Reut.; Priego (Córdoba): Sierra Halconera, VI-1960, *Borja*.
 M4, *L. viscosa* (L.) Dum.-Courset; Priego (Córdoba), VI-1960, *Borja*.
 M5, *L. hirta* (L.) Moench; Priego (Córdoba), VI-1960, *Borja*.
 M6, *L. spartea* (L.) Hoffmanns. & Link; Aldeanueva de Atienza, VIII-1965, *Silvestre*.
 M7, *L. alpina* (L.) Miller; Jardin Botanique de Dijon (Francia).
 M8, *L. vulgaris* Miller; Botanischer Garten (Greifswald).
 M9, *L. bipartita* (Vent.) Willd.; University Botanic Gardens (St. Andrews, Escocia).
 M10, *L. tristis* (L.) Miller; Hortus Botanicus Hauniensis (Copenhagen).
 M11, *L. purpurea* (L.) Miller; Hortus Botanicus Hauniensis (Copenhagen).
 M12, *L. bipartita* (Vent.) Willd.; Hortus Botanicus Hauniensis (Copenhagen).
 M13, *L. supina* (L.) Chaz.; Hortus Botanicus Hauniensis (Copenhagen).
 M14, *L. alpina* (L.) Miller; Conservatoire et Jardin Botaniques (Ginebra).
 M15, *L. supina* (L.) Chaz.; Hortus Botanicus Universitatis (Budapest).
 M16, *L. anticaria* Boiss. & Reut.; Torcal de Antequera (Málaga). 320 m s. m., V-1966, *Getliffe, Novo & Valdés*.
 M17, *L. tristis* (L.) Miller; Montes de Tolox (Málaga), V-1966, *Getliffe, Novo & Valdés*.

- M18, *L. amoi* Campo ex Amo; Montes de Cómpeeta (Málaga), V-1966, *Getliffe, Novo & Valdés*.
- M19, *L. saturejoides* Boiss.; Sierra de Almirajara (Granada): Sierra del Chaparral, V-1966, *Getliffe, Novo & Valdés*.
- M20, *L. hirta* (L.) Moench var. *semiglabra* (Salzm.) Rouy; Sierra Gorda, Málaga, V-1966, *Getliffe, Novo & Valdés*.
- M21, *L. platycalyx* Boiss.; Sierra de Grazalema (Cádiz), V-1966, *Getliffe, Novo & Valdés*.
- M22, *L. tristis* (L.) Miller; Sierra de Carratraca (Málaga): Cerro de los Pilones, V-1966, *Getliffe, Novo & Valdés*.
- M23, *L. saxatilis* (L.) Chaz.; El Escorial (Madrid), V-1966, *Getliffe, Gilbert & Valdés*.
- M24, *L. caesia* (Persoon) DC. ex Chav.; Cerro Negro (Madrid), VI-1966, *Getliffe, Gilbert & Valdés*.
- M25, *L. aeruginea* (Gouan) Cav.; El Escorial (Madrid): Fuente de la Reina, V-1966, *Getliffe, Gilbert & Valdés*.
- M26, *L. ventricosa* Coss. & Bal.; Instituto Botánico (Barcelona).
- M27, *L. bipartita* (Vent.) Willd.; Jardín Botánico de Vilnius (URSS).
- M28, *L. repens* (L.) Miller; Semillas obtenidas en The University of Liverpool Botanic Gardens (Ness), de plantas cultivadas a partir de semillas enviadas por el Jardín Botánico de Madrid.
- M29, *L. repens* (L.) Miller; Semillas obtenidas en The University of Liverpool Botanic Gardens (Ness) de plantas cultivadas a partir de semillas enviadas por el Jardín Botánico de Madrid.
- M30, *L. bipartita* (Vent.) Willd.; Semillas obtenidas en The University of Liverpool Botanic Gardens (Ness) por autogamia de plantas cultivadas a partir de semillas enviadas por el Jardín Botánico de Madrid.
- M31, *L. viscosa* (L.) Dum.-Courset; Semillas obtenidas en The University of Liverpool Botanic Gardens (Ness) por autogamia de plantas de la Muestra M4.
- M32, *L. viscosa* (L.) Dum.-Courset; Semillas obtenidas en The University of Liverpool Botanic Gardens (Ness) de plantas cultivadas a partir de semillas recolectadas en Chiclana (Cádiz) por *Borja* en 1961.
- M33, *L. amethystea* (Lam.) Hoffmanns. & Link; Hortus Botanicus Academiae Scientiarum Latviensis (Riga-Salaspils; Letonia, URSS).

- M34, *L. vulgaris* Miller; Darzini (Letonia, URSS), enviadas por el Hortus Botanicus Academiae Scientiarum Latviensis (Riga).
- M35, *L. vulgaris* Miller; Dunte (Letonia, URSS), enviadas por el Hortus Botanicus Academiae Scientiarum Latviensis (Riga).
- M36, *L. tristis* (L.) Miller; Royal Botanic Gardens (Kew).
- M37, *L. caesia* (Persoon) DC. ex Chav.; Cerro Negro (Madrid), V-1966, *Getliffe, Gilbert & Valdés*.
- M38, *L. tristis* (L.) Miller; Montes de Tolox (Málaga), V-1966, *Getliffe, Novo & Valdés*.



CUADRO NÚM. 1

Resultados de 58 tipos de cruzamientos distintos efectuados entre 20 especies de *Linaria*. Se indican los ejemplares utilizados de cada muestra por medio del número de la misma seguido de distinta letra mayúscula cuando se han utilizado más de un ejemplar de cada una de ellas. Se indica el número de flores polinizadas y el de cápsulas obtenidas.

| Cruzamientos muestras y ejemplares utilizados | | Número de flores polinizadas | Número de cápsulas producidas |
|--|--------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------|
| Progenitor femenino | Progenitor masculino | | |
| <i>L. vulgaris</i> (M34A; SEV, 1) | × <i>L. purpurea</i> (M11) | 4 | 4 |
| " (M34A; SEV, 1) | × <i>L. tristis</i> (M38) | 5 | 5 |
| " (M33B; SEV, 2) | × <i>L. tristis</i> (M10) | 9 | 9 |
| " (M35A; SEV, 155) | × <i>L. genistifolia</i> (M2) | 8 | 8 |
| " (M35A; SEV, 155) | × <i>L. ventricosa</i> (M26) | 7 | 7 |
| " (M35A; SEV, 155) | × <i>L. repens</i> (M1) | 12 | 10 |
| <i>L. alpina</i> (M7) | × <i>L. supina</i> (M13) | 2 | 2 |
| " (M14) | × <i>L. caesia</i> (M24) | 3 | 0 |
| <i>L. supina</i> (M13) | × <i>L. anticaria</i> (M3) | 2 | 1 |
| " (M15) | × <i>L. alpina</i> (M7) | 2 | 1 |
| <i>L. caesia</i> (M24A) | × <i>L. vulgaris</i> (M35) | 2 | 0 |
| " (M24B; SEV, 87) | × <i>L. tristis</i> (M36) | 4 | 0 |
| " (M24B; SEV, 87) | × <i>L. tristis</i> (M38) | 2 | 0 |
| " (M37B) | × <i>L. alpina</i> (M14) | 2 | 2 |
| <i>L. tristis</i> (M17) | × <i>L. anticaria</i> (M16) | 3 | 1 |
| " (M17) | × <i>L. aeruginea</i> (M25) | 5 | 4 |
| " (M17) | × <i>L. platycalyx</i> (M21) | 4 | 0 |
| " (M22A) | × <i>L. amoi</i> (M18) | 6 | 5 |
| " (M22A) | × <i>L. saturejoides</i> (M19) | 9 | 0 |
| " M38A; SEV, 23) | × <i>L. ventricosa</i> (M26) | 5 | 0 |
| <i>L. aeruginosa</i> (M25) | × <i>L. amoi</i> (M18) | 5 | 3 |
| <i>L. amoi</i> (M18; SEV, 22) | × <i>L. aeruginea</i> (M25) | 5 | 0 |
| " (M18; SEV, 22) | × <i>L. tristis</i> (M38) | 5 | 1 |
| <i>L. anticaria</i> (M3) | × <i>L. hirta</i> (M5) | 3 | 0 |
| " (M3) | × <i>L. viscosa</i> (M4) | 2 | 0 |
| " (M3) | × <i>L. spartea</i> (M6) | 5 | 0 |

| | | | |
|--------------------------------------|--------------------------------|---|---|
| <i>L. platycalyx</i> (M21) | × <i>L. anticaria</i> (M16) | 2 | 0 |
| " (M21) | × <i>L. tristis</i> (M17) | 3 | 1 |
| <i>L. amethystea</i> (M33B; SEV, 25) | × <i>L. saxatilis</i> (M23) | 3 | 2 |
| <i>L. saxatilis</i> (M23A) | × <i>L. amethystea</i> (M33) | 4 | 2 |
| " (M23B) | × <i>L. saturejoides</i> (M19) | 4 | 3 |
| <i>L. genistifolia</i> (M2A; SEV, 9) | × <i>L. vulgaris</i> (M8) | 6 | 2 |
| " (M2A; SEV, 9) | × <i>L. ventricosa</i> (M26) | 6 | 0 |
| " (M2A; SEV, 9) | × <i>L. hirta</i> (M20) | 7 | 1 |
| " (M2A; SEV, 9) | × <i>L. repens</i> (M1) | 7 | 0 |
| " (M2A; SEV, 9) | × <i>L. repens</i> (M28) | 4 | 4 |
| <i>L. ventricosa</i> (M26A; SEV, 6) | × <i>L. vulgaris</i> (M34) | 7 | 7 |
| " (M26A; SEV, 6) | × <i>L. genistifolia</i> (M2) | 7 | 7 |
| " (M26A; SEV, 6) | × <i>L. hirta</i> (M20) | 5 | 5 |
| " (M26A; SEV, 6) | × <i>L. tristis</i> (M38) | 5 | 4 |
| <i>L. hirta</i> (M5) | × <i>L. bipartita</i> (M12) | 4 | 0 |
| " (M5) | × <i>L. sparteae</i> (M6) | 3 | 0 |
| <i>L. sparteae</i> (M6) | × <i>L. viscosa</i> (M4) | 6 | 4 |
| <i>L. viscosa</i> (M4) | × <i>L. sparteae</i> (M6) | 5 | 4 |
| " (M31A; SEV, 3) | × <i>L. amethystea</i> (M33) | 5 | 0 |
| " (M31B; SEV, 4) | × <i>L. bipartita</i> (M30) | 4 | 4 |
| " (M32; SEV, 16) | × <i>L. bipartita</i> (M9) | 5 | 1 |
| " (M32; SEV, 16) | × <i>L. repens</i> (M28) | 8 | 0 |
| " (M32; SEV, 16) | × <i>L. platycalyx</i> (M21) | 4 | 0 |
| " (M32; SEV, 16) | × <i>L. amethystea</i> (M33) | 5 | 0 |
| " (M32; SEV, 16) | × <i>L. tristis</i> (M17) | 5 | 0 |
| <i>L. bipartita</i> (M27; SEV, 12) | × <i>L. vulgaris</i> (M8) | 5 | 0 |
| " (M27; SEV, 12) | × <i>L. platycalyx</i> (M21) | 5 | 1 |
| " (M27; SEV, 12) | × <i>L. amethystea</i> (M33) | 3 | 0 |
| " (M27; SEV, 12) | × <i>L. viscosa</i> (M32) | 5 | 0 |
| " (M30; SEV, 18) | × <i>L. viscosa</i> (M31A) | 4 | 3 |
| " (M30; SEV, 18) | × <i>L. viscosa</i> (M31B) | 2 | 2 |
| <i>L. repens</i> (M1) | × <i>L. vulgaris</i> (M35) | 8 | 2 |
| " (M1) | × <i>L. purpurea</i> (M11) | 5 | 4 |
| " (M1) | × <i>L. genistifolia</i> (M2) | 9 | 7 |
| " (M28; SEV, 145) | × <i>L. viscosa</i> (M32) | 8 | 0 |
| " (M29; SEV, 20) | × <i>L. genistifolia</i> (M2) | 5 | 3 |
| <i>L. purpurea</i> (M11; SEV, 8) | × <i>L. hirta</i> (M20) | 7 | 1 |
| " (M11; SEV, 8) | × <i>L. repens</i> (M1) | 3 | 3 |

CUADRO NÚM. 2

Comparación de los tamaños de cápsulas y semillas obtenidas como resultado de diversos cruzamientos interespecíficos, con los de las producidas por polinización entomógama de flores de la planta que actúa como progenitor femenino, las cuales fueron dejadas fuera de las bolsas de polinización.

| Cruzamientos | | Tamaño de las cápsulas (mm) | Tamaño medio de las cápsulas (mm) | Núm. de cápsulas medidas | Tamaño de las semillas (mm) | Tamaño medio de las semillas (mm) | Número de semillas medidas | % de germinación |
|---------------------------|--|-----------------------------|-----------------------------------|--------------------------|-----------------------------|-----------------------------------|----------------------------|------------------|
| <i>L. vulgaris</i> ; M34A | × <i>L. purpurea</i> (M11) | 4'8 — 5'4 | 5'11 | 4 | 1'9 × 1'4— —2'3 × 1'9 | 2'05 × 1'72 | 30 | 47'6 |
| | × <i>L. tristis</i> (M38) | 4'5 — 5'65 | 5'41 | 5 | 1'6 × 1'4— —2'1 × 1'7 | 1'98 × 1'52 | 36 | 0 |
| | De flores de M34A polinizadas por insectos | 7'7 — 9 | 8'13 | 8 | 1'7 × 1'5— —2'1 × 1'7 | 1'9 × 1'62 | 31 | 30'6 |
| <i>L. vulgaris</i> ; M35A | × <i>L. genistifolia</i> (M2) | 7'5 — 8'55 | 7'96 | 8 | 1'6 × 1'5— —2 × 1'6 | 1'76 × 1'51 | 31 | 1 |
| | × <i>L. repens</i> (M1) | 4'6 — 6'55 | 5'90 | 10 | 1'7 × 1'45— —2 × 1'6 | 1'83 × 1'50 | 32 | 6'6 |
| | × <i>L. ventricosa</i> (26) | 4'8 — 6'6 | 5'78 | 7 | 1'3 × 1 — —1'9 × 1'5 | 1'62 × 1'36 | 32 | 51 |
| | De flores de M35A polinizadas por insectos | 5'2 — 8'6 | 7'24 | 14 | 1'5 × 1'3— —1'9 × 1'7 | 1'73 × 1'45 | 31 | 48'5 |

| | | | | | | | | |
|--------------------------------|---|-----------|------|----|---------------------------|-------------|----|------|
| <i>L. amoi</i> ; M18 | × <i>L. tristis</i> (M38) | 6 | 6 | 1 | 2'3 × 1'9— —2'6 × 2'3 | 2'50 × 2'10 | 30 | 10 |
| | De flores de M18 polinizadas por insectos | 5 — 6 | 5'5 | 9 | 2'5 × 2'3— —3 × 2'5 | 2'79 × 2'34 | 31 | 60 |
| <i>L. genistifolia</i> ; M2 | × <i>L. vulgaris</i> (M8) | 3'5 | 3'5 | 2 | 0'8 × 0'5— —1'8 × 0'8 | 1'28 × 0'68 | 30 | 10 |
| | × <i>L. hirta</i> (M20) | 3'5 | 3'5 | 1 | 0'8 × 0'5— —1'1 × 0'54 | 0'92 × 0'54 | 9 | 0 |
| | × <i>L. repens</i> (M28) | 2 — 4'5 | 3'25 | 4 | 1 × 0'5— —1'3 × 0'7 | 1'13 × 0'69 | 30 | 3'5 |
| | De flores de M2 polinizadas por insectos | 3'5 — 5 | 4'31 | 29 | 1 × 0'55— —1'4 × 0'8 | 1'13 × 0'72 | 32 | 49'5 |
| <i>L. bipartita</i> ; M30 | × <i>L. viscosa</i> (M31) | 4 | 4 | 2 | 0'6 × 0'4— —0'7 × 0'5 | 0'64 × 0'45 | 30 | 42 |
| | De flores de M30 polinizadas por insectos | 3 — 4'5 | 3'77 | 11 | 0'6 × 0'35— —0'8 × 0'5 | 0'66 × 0'47 | 30 | 54 |
| <i>L. repens</i> ; M1 | × <i>L. purpurea</i> (M11) | 2 — 3'5 | 2'56 | 4 | 0'9 × 0'7— —1'3 × 0'9 | 1'14 × 0'73 | 26 | |
| | × <i>L. genistifolia</i> (M2) | 2 — 3 | 2'61 | 6 | 1'1 × 0'7— —1'9 × 0'8 | 1'33 × 0'8 | 30 | 18 |
| | De flores de M1 polinizadas por insectos | 2'5 — 3'5 | 3'08 | 14 | 1 × 0'8— —1'5 × 0'7 | 1'18 × 0'71 | 32 | 59 |

BIBLIOGRAFIA

- AMO, M., 1872. *Flora Fanerogámica de la Península Ibérica*, 3. Granada.
- BEAUVERD, G., 1933. Les Alpes de Val d'Isère et les particularités de leur Flore. *Bull. Soc. Bot. Genève, Ser. 2*, 24: 222-239.
- BENTHAM, G., 1846. "Scrophulariaceae", in DE CANDOLLE, *Prodromus Systematis Universalis Regni Vegetabilis*, 10: 168-598.
- BLARINGHEM, L., 1919. Anomalies florales observées sur la descendance de l'hybride *L. vulgaris* × *L. striata*. *Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris)*, 169: 1103.
- BONNET, E., 1897. Remarques sur quelques hybrides et sur quelques monstruosités. *Jour. Bot. (Paris)*, 11: 243-252.
- BOULLU, 1883. *Linaria ambigua*, in Notes sur quelques espèces distribuées cette année (1883). *Bull. Soc. Dauph.*, 10: 425.
- BRÉBISSON, A., 1859, *Flore de la Normandie*, 3.^eed.
- BRÉBISSON, A., 1869, *Ibid.* 4.^e ed.
- CHASSAGNE, M., 1957. *Inventaire analytique de la Flore d'Auvergne*, 2. Paris.
- CHRISTIANSEN, W., 1953. *Neue kritische Flora von Schleswig-Holstein. Rendsburg.*
- DAGUILLON, A., 1905. Remarques anatomiques sur *Linaria* x *striato-vulgaris*. *Rev. Gén. Bot.*, 17: 508-518.
- DILLEMAN, G., 1949. Hybrides réciproques des *Linaria vulgaris* Mill. et *L. striata* DC., et identification expérimentale de l'hybride × *L. intermedia* Babey. *Bull. Soc. Bot. France*, 96: 171-172.
- DILLEMAN, G., 1951. Notes sur quelques hybridations dans le genre *Linaria* et remarques sur les hybrides obtenus. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 23: 140-145.
- DILLEMAN, G., 1953. Remarques sur la descendance spontanée des hybrides formés par les *L. vulgaris* et *L. striata* DC. *Bull. Soc. Bot. France.*, 100: 168-172.
- DRUCE, G. C., 1886. *Flora of Oxfordshire*. Oxford.
- DRUCE, G. C., 1892. *Linaria repens* × *vulgaris*. *Rep. Bot. Exch. Club Brit. Isles*, 1: 380-381.
- DRUCE, G. C., 1893. *Linaria baxteri* mihi. *Rep. Bot. Exch. Club Brit. Isles*, 1: 421.

- DRUCE, G. C., 1896. The hybrids of *Linaria repens* and *L. vulgaris* in Britain. *Ann. Bot.*, 10: 622-624.
- DRUCE, G. C., 1897. *The Flora of Berkshire*. Oxford.
- DRUCE, G. C., 1912. *Linaria purpurea* × *repens* = × *L. Domini* mihi. *Rep. Bot. Exch. Club Brit. Isles*, 3: 168.
- DRUCE, G. C., 1925. *Linaria repens* × *supina* nov. hybr. *Rep. Bot. Exch. Club Brit. Isles*, 7: 998.
- EAST, E. M., 1933. Genetic observations on the genus *Linaria*. *Genetics*, 18: 324-328.
- EMBERGER, L., 1930. Matériaux pour l'étude de la Flore et de la Végétation du Maroc. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 21: 101-114.
- FOURNIER, P., 1946. *Les Quatre Flores de la France, Corse comprise*. Paris.
- GHISA, 1960. *Scrophulariaceae*, in T. Savulescu (ed.), *Flora Republicae Socialisticae Romania*, 7. Bucarest.
- GODRON, D. A., 1863. Des hybrides végétaux considérés au point de vue de leur fécondité, et la perpétuité ou non-perpétuité de leurs caractères. *Ann. Sci. Nat., Bot. (Paris)*, Ser. 4, 19: 135-179.
- HEGI, G., 1913. *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*, 6 (1). München.
- HORNEMAN, J. W., 1815. *Hortus Regius Botanicus Hafniensis*. Hauniae.
- KOCH, J., 1844. *Synopsis Florae Germanicae et Helveticae*, 2.^a ed. Lipsiae.
- LANGE, J., 1870. *Scrophulariaceae*, in M. Willkomm et J. Lange, *Prodrömus Florae Hispanicae*, 2. Stuttgart.
- LID, J., 1952. *Norsk Flora*, 2^a ed. Oslo.
- LINDMAN, C. A. M., 1926. *Svensk Fanerogamflora*. Stockholm.
- MACIOR, L. W., 1960. Pollen foraging behavior of *Bombus* in relation to pollination of nototribic flowers. *Amer. Jour. Bot.*, 54: 359-364.
- MIGOUT, A., 1866. *Flore du Département de l'Allier*. Moulins.
- MIGOUT, A., 1890. *Ibid.*, 2^a ed. Moulins.
- NAUDIN, C., 1863. Nouvelles recherches sur l'hybridité dans les végétaux. *Ann. Sc. Nat., Bot. (Paris)*, Ser. 4, 19: 180-203.
- NAUDIN, C., 1865. Nouvelles recherches sur l'hybridité dans les végétaux. *Nouvelles Arch. Muséum*, 1: 25-176.
- NYARADY, E. G., 1942. Uj Növeniek a Délkeleti-Kárpátok és a Fekete-tenger vidékének flórajához (Plantas nuevas para la Flora de la región de los Cárpatos Sudorientales y del Mar Negro). *Acta Bot. Szeged.*, 1: 31-45.

- PAU, C., 1922. Nueva contribución al estudio de la Flora de Granada. *Mem. Mus. Cien. Nat. Barcelona (Bot.)*, 1 (1).
- REICHENBACH, H. G. L., 1827. *Iconographia Botanica*, 5. Lipsiae.
- ROUY, G., 1909. *Flore de France*, 11. Paris.
- SÁNCHEZ-MONGE, E., 1962. *Diccionario de Genética*. Madrid, INIA.
- SCHINZ, H. et KELLER, R., 1914. *Flora der Schweiz*, 2ª ed. Zürich.
- SCHUR, F., 1866. *Enumeratio Plantarum Transsilvaniae*. Vindobonae.
- SOWERBY'S, 1880. *English Botany*, 3ª ed. (editada por J. T. Boswell et al.), 6.
- STURMS, J., 1903. *Flora von Deutschland*, 2ª ed. (editada por E. M. L. Krause), 10 (1).
- THOMÉ, 1905. *Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz*, 4.
- TJEBBES, K., 1928. The chromosome numbers of some flowering plants. *Hereditas*, 10: 328-332.
- VALDÉS, B., 1970a, Flavonoid pigments in flower and leaf of genus *Linaria* (*Schophulariaceae*). *Phytochemistry*, 8 (en prensa).
- VALDÉS, B., 1970b. Taxonomía experimental del género *Linaria*, IV. Reproducción sexual: autogamia y polinización intraespecífica. *Bol. Real. Soc. Españ. Hist. Nat. (Biol.)* (en prensa).
- VILLARS, D., 1787. *Histoire des Plantes de Dauphiné*, 2. Grenoble, Lyon & Paris.
- WETTSTEIN, R., 1895. *Scrophulariaceae*, in Engler et Prantl, *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, 4 (3): 39-107. Leipzig.