



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

El género Biscutella, ser. Biscutella: aspectos
taxonómicos, nomenclaturales y filogenéticos

Alicia Vicente Caviedes



Tesis

Doctorales

www.eltallerdigital.com

UNIVERSIDAD de ALICANTE



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Instituto de la Biodiversidad-CIBIO
Facultad de Ciencias

**El género *Biscutella*, ser. *Biscutella*: aspectos taxonómicos,
nomenclaturales y filogenéticos**

Tesis Doctoral

Memoria presentada por
Alicia Vicente Caviedes

para aspirar al grado de
DOCTOR POR LA UNIVERSIDAD DE ALICANTE

Biodiversidad y Conservación

Bajo la dirección de:
María Ángeles Alonso Vargas y Manuel Benito Crespo Villalba

Alicante, septiembre 2017

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
El tratamiento infragenérico.....	2
Aspectos morfológicos.....	4
Número cromosómicos	12
Antecedentes históricos	13
Estudios moleculares	20
Objetivos generales	21
Material y métodos	22
Estructura de la tesis	24
Discusión general.....	25
Bibliografía	28
SECCIÓN I: Estudios nomenclaturales	
Capítulo 1: Lectotype designation for three North African names of <i>Biscutella</i> (Brassicaceae) published by Claude Thomas Alexis Jordan.....	39
Capítulo 2: Epitype designation for the name <i>Biscutella didyma</i> L. (Brassicaceae)	49
Capítulo 3: Revisiting the lectotype of <i>Biscutella boetica</i> (Brassicaceae).....	57
Capítulo 4: Typification of 14 N African names belonging to <i>Biscutella</i> ser. <i>Biscutella</i>	65
SECCIÓN II.- Estudios taxonómicos, corológicos y filogenéticos	
Capítulo 5: Taxonomic circumscription of the N African endemic <i>Biscutella raphanifolia</i> (Brassicaceae) based on morphological and molecular characters.....	83
Capítulo 6: Taxonomic notes on native taxa: <i>Biscutella maritima</i> (Cruciferae) in North Africa	97
Capítulo 7: Approach to the phylogeny of <i>Biscutella</i> serie <i>Biscutella</i> (<i>B.</i> ser. <i>Lyratae</i> Malin.) based on plastid regions (rpl32-trnL, trnV) and nuclear ribosomal spacer (ITS).....	103
CONCLUSIONES	173



Universitat d'Alacant
Introducción
Universidad de Alicante

INTRODUCCIÓN

La familia *Brassicaceae* Burnett comprende, según los últimos estudios, 49 tribus, 321 géneros y unas 3660 especies, presentando una distribución cosmopolita, con excepción de la Antártida (Al-Shehbaz & al. 2006, Al-Shehbaz 2012). Según el sistema de clasificación del *Angiosperm Phylogeny Group* (A.P.G. 2009, 2016), la familia está incluida en el orden Brassicales, donde forma un clado junto con *Capparaceae* Juss. y *Cleomaceae* Bercht. & J. Presl. La división supragenérica de la familia es controvertida y el número de tribus asignadas continúa variando en los diferentes estudios. Los primeros trabajos dentro de este campo (Hayek 1911, Schulz 1936, Janchen 1942) se basaron en caracteres morfológicos, siendo la clasificación de Schulz (1936) –que reconocía 19 tribus y 30 subtribus– el tratamiento más ampliamente utilizado. En los últimos años se han aplicado técnicas de biología molecular en el intento de establecer una división taxonómica de la familia al nivel de tribu (Beilstein & al. 2006, Al-Shehbaz & al. 2006, German & al. 2008, Warwick & al. 2010), reconociéndose, en las revisiones más recientes, un total de 49 tribus (Al-Shehbaz 2012).

El género *Biscutella* L., descrito por Linneo (1753) en su obra *Species Plantarum*, fue incluido en la tribu *Thlaspidiae* por Candolle (1821) –basándose en características morfológicas de fruto, semilla y cotiledones– y, más adelante, en *Lepidieae* por Schulz (1936), siendo éste el tratamiento más utilizado desde entonces. Años más tarde, Kamelin (2002) incluyó *Biscutella*, junto con *Megacarpaea* DC., en la tribu *Megacarpaeae*, aludiendo, de nuevo, a la peculiar forma de sus frutos. Este carácter, sin embargo, ha sido considerado por diversos autores (Al-Shehbaz & al. 2006) como un carácter convergente, que no justifica, por sí solo, la inclusión de estos dos géneros dentro de una misma tribu. Algunos de los primeros estudios sobre la familia en introducir técnicas moleculares (Beilstein & al. 2006, Al-Shehbaz & al. 2006) mantuvieron el género *Biscutella* sin ninguna asignación supragenérica concreta, debido al escaso apoyo estadístico de los resultados obtenidos. Por último, German & al. (2008) sugirieron la inclusión del género en la tribu *Biscutellae*, como único representante de la misma, tratamiento que se ha mantenido en algunos trabajos posteriores (Lysak & al. 2011), mientras que el género *Megadenia* Maxim. ha sido también

incluido en dicha tribu, en otros estudios paralelos (Warwick & al 2010, Al-Shehbaz 2012) (Tabla 1).

Tabla 1: Revisión de la clasificación por tribus género *Biscutella*. Modificada y ampliada de German & al. (2009).

Autoría	Candolle (1821)	Prantl (1891)	Hayek (1911)	Schulz (1936)	Janchen (1942)	Kamelin (2002)
Tribu	<i>Thlaspideae</i>	<i>Sinapeae</i> / <i>Lepidiinae</i>	<i>Lepidieae</i> / <i>Lepidiinae</i>	<i>Lepidieae</i> / <i>Iberidinae</i>	<i>Lepidieae</i> / <i>Iberidinae</i>	<i>Megacarpaea</i> <i>e</i>
Autoría	Beilstein & al. (2006)	Al-Shehbaz & al. (2006)	Bailey & al. (2006)	German & al. (2008)	Warwick & al. (2010)	Lysak & al. (2011)
Tribu	sin resolver	sin resolver	sin resolver	<i>Biscutellae</i>	<i>Biscutellae</i>	<i>Biscutellae</i>

El género *Biscutella* comprende plantas anuales o perennes, a veces sufruticosas, con hojas basales generalmente arrosetadas –las caulinares desarrolladas o bracteiformes– y pétalos amarillos, siendo su peculiar fruto –una silícula angustisepta, dídima y plana, con estilo persistente– el rasgo más característico del grupo. El género se distribuye principalmente por la Región Mediterránea. Mientras que la mayoría de las especies se distribuyen en el Mediterráneo occidental, *B. didyma* L. es el único representante del género en los límites orientales, alcanzando la costa iraní del Golfo Pérsico hacia el oeste, y extendiéndose a lo largo de ambas orillas del Mar Rojo hacia el sur (Hedge & al. 1968), siendo el Djebel Elba –Egipto– y Taif –Arabia Saudí– los límites meridionales conocidos del género (Miller & al. 1996, Boulos 1999). Por otra parte, sus poblaciones más septentrionales se encuentran en el norte de Europa, donde *B. laevigata* L. –a través de algunas de sus subespecies– alcanza las montañas de Bélgica y norte de Alemania (Guinea & Heywood 1993) (Fig. 1). No obstante, atendiendo al número de táxones actualmente aceptados, el centro de mayor diversidad del género parece situarse en la Península Ibérica y NW de África.

El tratamiento infragenérico

Biscutella ha recibido numerosos tratamientos infragenéricos a lo largo de la historia, que reflejan ciertas diferencias morfológicas, e incluso cariológicas, constantes entre grupos. En primer lugar, Medikus (1792) justificó minuciosamente la separación de las especies linneanas de *Biscuella* en dos géneros distintos: *Jondraba* Medik. y *Thlaspidium* Medik.

(*Biscutella* L., nom. cons.). El primero incluía las especies anuales con sépalos laterales espolonados o gibosos en la base, pétalos con uña muy larga y silículas con el margen membranoso muy visible, siendo *J. sulphurea* Medik. nom. illeg., syn. subst. (\equiv *Biscutella auriculata* L. \equiv *J. auriculata* (L.) Webb & Berth.) el tipo del género; el resto de especies conocidas hasta entonces las incluyó en *Thlaspidium*, nombre que ya había sido utilizado con anterioridad por Miller (1754) para denominar lo que hoy se considera *Biscutella* en sentido stricto –aunque Medikus, en su propuesta, no mencionó a este último autor–. Por otra parte, años más tarde, Candolle (1821), en su obra *Systema Naturae*, corrigió su propia clasificación previa (Candolle 1811) –que había sido basada en caracteres del fruto y del cáliz– y, acorde con Medikus, subdividió *Biscutella* en las secciones *Jondraba* (Medik.) DC. y *Thlaspidium* (Medik.) DC., distinguiendo en esta última entre plantas perennes y anuales, pero sin llegar a otorgarles un rango taxonómico concreto. Posteriormente, Malinowski (1911) optó por dividir *Biscutella* en cuatro series, que llamó *B. ser. Frutescens* –basada en *B. frutescens* Coss.–, *B. ser. Laevigatae* –basada en *B. laevigata* L.–, *B. ser. Lyratae* –basada en *B. lyrata* L.– y *B. ser. Auriculatae* –basada en *B. auriculata* L.–. Exceptuando *B. frutescens*, que suele incluirse dentro del grupo “*Laevigatae*” (Machatschki-Laurich 1926, Guinea & Heywood 1993), la aceptación de los otros tres grupos en el género ha sido tradicionalmente bastante extendida, pese a que el rango taxonómico atribuido a cada uno de ellos haya variado entre los distintos estudios. Es el caso del grupo “*Jondraba*”, que ha sido considerado por algunos autores como un género propio (Medikus 1792, Rouy & Foucaud 1895, Schulz 1936) o como un subgénero (Cosson 1873a, Olowokudejo 1986a), mientras que otros autores, simplemente, excluyen dicho grupo de sus estudios (Machatschki-Laurich 1926, Guinea 1964).

En las revisiones más recientes del género (Guinea & Heywood 1993, Grau & Klingenberg 1993) se suelen aceptar dos grupos principales: *B. sect. Jondraba* (Medik.) DC. y *B. sect. Biscutella* (= *Thlaspidium* DC.), dividiendo este último en *B. ser. Laevigatae* Malin. y *B. ser. Biscutella* (*B. ser. Lyratae* Malin.).

Las especies de *B. sect. Jondraba*, se caracterizan por la presencia de sépalos laterales gibosos o espolonados en la base, pétalos de más de un 1 cm, con base largamente unguiculada y frutos con margen claramente membranáceo, como se ha dicho anteriormente; presentan, además, los nectarios laterales extraestaminales y reflejos.

Las especies de *B. sect. Biscutella* carecen de los caracteres anteriormente mencionados –con excepción de los pétalos unguiculados, aunque con la uña menos

desarrollada–, y han sido a menudo clasificadas en dos series, atendiendo al hábito, la morfología de las piezas florales y a la localización de los nectarios:

- a) *B. ser. Biscutella* (*B. ser. Lyratae*) incluye plantas mayoritariamente anuales, con pétalos gradualmente atenuados, no auriculados, y nectarios laterales intraestaminales.
- b) *B. ser. Laevigatae* está integrada por especies perennes, con pétalos de base auriculada y bruscamente contraídos en una uña muy corta, y nectarios laterales extraestaminales.

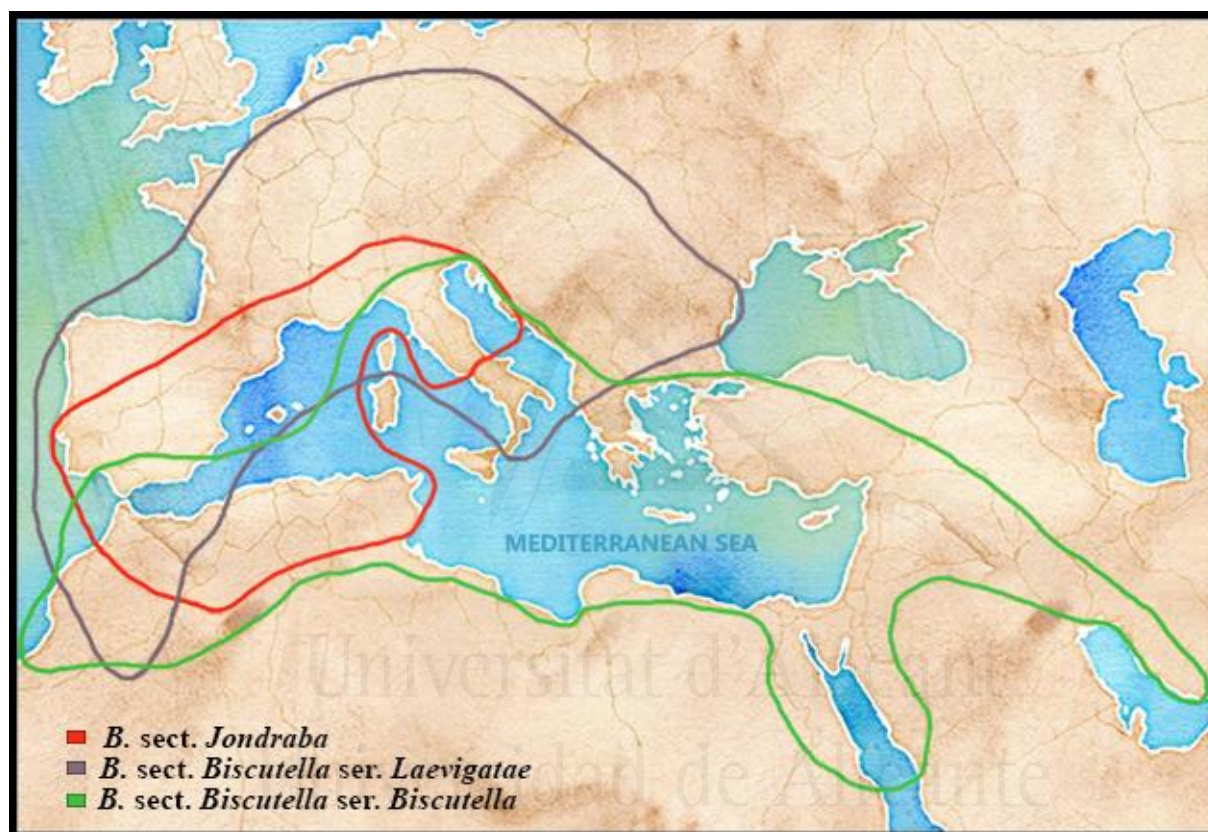


Fig. 1. Distribución del género *Biscutella*. Fuente: elaboración propia

Aspectos morfológicos

El género *Biscutella* es conocido por su complejidad taxonómica, ya que presenta una relativa uniformidad en muchos de sus caracteres, tanto vegetativos como reproductivos, y una alta variabilidad intra e interespecífica en aquellos que sí varían. La utilización de caracteres altamente variables como herramienta para definir especies ha generado una gran inflación en el número de táxones incluidos en el género. Un claro ejemplo es el tratamiento en *Flore de l'Afrique du Nord* (Marie 1967), donde, basándose mayoritariamente en

morfología de flores y frutos, Maire reconoció más de 40 entidades taxonómicas en distintos rangos sólo para el norte de África.

Olowokudejo (1985, 1986b, 1986c, 1987, 1992a-b) como parte de sus trabajos doctorales realizó una serie de estudios en los que analizaba la variabilidad y el valor taxonómico de diversos caracteres en el género, que pueden ser considerados como el primer y último intento de hallar caracteres válidos sobre los que basar la clasificación taxonómica. Sin embargo, el escaso número de especímenes estudiados en la mayoría de sus trabajos resta, bajo nuestro punto de vista, validez y practicidad a muchas de las conclusiones obtenidas por dicho autor.

Las **hojas basales** del género *Biscutella* suelen presentarse arrosetadas y pecioladas, mientras que las caulinares, cuando están presentes, son sésiles, desde atenuadas a amplexicaules. La forma de las hojas basales varía de oblanceolada, con el margen regularmente dentado, a liradas o pinnatisectas, y es un carácter relativamente constante –y, por tanto, con valor diagnóstico– en algunos grupos. Así, *B. didyma* y *B. boetica* Boiss. & Reut., suelen mostrar hojas oblanceoladas, mientras que *B. raphanifolia* Poir., *B. maritima* y *B. lyrata*, las presentan de ordinario liradas (Fig. 2). En otros grupos, sin embargo, puede existir una gran variabilidad y dar lugar a confusiones, como es el caso de las numerosísimas citas de *B. lyrata* en el norte de África, basadas exclusivamente en la muy variable forma de las hojas.



Fig. 2. Variación morfológica de las hojas basales en *Biscutella*. A: *B. boetica* (P05404957); B: *B. didyma* (ABH70563); C: *B. didyma* (ABH70559); D: *B. didyma* (ABH70566); E: *B. maritima* (ABH70558); F: *B. raphanifolia* (MPU003730). Escala = 2 cm.

El *indumento foliar* en *Biscutella* está formado por tricomas simples, unicelulares y atenuados, y, como norma general, están presentes en todos los taxones, exceptuando *B. laevigata* subsp. *lucida*, que presenta hojas totalmente glabras (Olowokudejo 1992b). Tal y como manifiesta este último autor, la estructura, tamaño y distribución de los tricomas varían entre especies; pero, en ocasiones, también en un mismo taxon, por lo que no es un buen carácter diagnóstico en el rango específico.

No obstante, sí se aprecian diferencias, relativamente constantes, entre los grandes grupos. En *B. ser. Biscutella* (Fig. 3.a), casi todos sus miembros presentan indumento de densidad variable, hirsuto –a veces glabrescente–, con la superficie foliar regularmente cubierta de tricomas más o menos rígidos, generalmente patentes y con base ligeramente engrosada, que a menudo se intercalan con otros de mayor tamaño y rigidez, que presentan la base más engrosada y que se distribuyen principalmente a lo largo de los nervios foliares. Este indumento es muy similar al encontrado en *B. sect. Jondraba*, cuyas hojas presentan tricomas rígidos, de tamaño medio y base engrosada, que se distribuyen laxamente por toda la superficie. Dentro de *B. sect. Biscutella*, las especies relacionadas con el grupo de *B. sempervirens*, como *B. sempervirens* L., *B. montana* Cav. o *B. alcarriae* A. Segura, se caracterizan por un indumento foliar muy densamente hirsuto o lanoso, compuesto por tricomas más o menos largos y flexuosos que pueden alcanzar los 3 mm de longitud y, en muchos casos, confieren a la hoja aspecto grisáceo o blanquecino (Fig. 3.b). Por último, las especies del grupo de *B. laevigata* o *B. valentina* (L.) Heywood, en sentido amplio (Fig. 3.c), presentan indumento densamente hirsuto, que les confiere tacto generalmente aterciopelado o áspero y que está compuesto por tricomas no flexuosos de distinto tamaño que, generalmente se pueden clasificar en dos tipos principales. Por una parte, una capa de tricomas de unos 0,5 mm, sin base engrosada, que pueden intercalarse con otra capa de setas mucho mayores y de base engrosada o aplanada (como ocurre en *B. fontqueri* Guinea & Heywood), que en casos extremos confiere a la hoja un tacto áspero al reducirse los tricomas a dichas setas rígidas (como en el caso de *B. stenophylla* Duf.).



Fig. 3. Tipos de indumento en hojas de *Biscutella*. A: Indumento hirto, con setas mayores distribuidas a lo largo de los nervios (*B. boetica*, ABH68352); B: Indumento tomentoso, con setas largas y flexuosas (*B. montana*, ABH58167); C: Indumento densamente hirsuto, predominante en el grupo *B. valentina sensu lato*. (*B. cardonica*, ABH67438). Fuente: elaboración propia.

El tipo de *inflorescencia* en el género varía desde un racimo simple (Fig. 4.a) a una panícula varias veces ramificada (Fig. 4.d), siendo la panícula simple el caso más común (Fig. 4.b); aunque, por norma general, el patrón de ramificación es variable en la mayoría de las especies. Excepcionalmente, *B. frutescens* se caracteriza por la presencia de una panícula ampliamente ramificada –“paniculada piramidal” según Olowokudejo (1992a)– que se mantiene constante y convierte a esta especie en una de las más fácilmente identificables. Dentro de *B. sect. Biscutella*, recientes trabajos (Vicente & al. 2016a) también señalan la inflorescencia en panícula ampliamente ramificada como el principal carácter diagnóstico de *B. raphanifolia* (Fig. 4.d).



Fig. 4. Tipos de inflorescencia en *Biscutella*. A: Racimo simple (*B. boetica*, ABH51001); B: Panícula simple (*B. eriocarpa* var. *riphaea*, ABH68339); C: Panícula ramificada (*B. boetica*, ABH59974); D: Panícula ampliamente ramificada (*B. raphanifolia* var. *algeriensis*, ABH72665).

La elongación de los racimos terminales en la fructificación es muy variable dentro del género y, en muchos casos, dentro de una misma especie. En algunos taxones, esta elongación es casi inexistente, confiriéndoles un aspecto corimboso (e.g. *B. didyma* o *B. stenophylla*), mientras que otras especies se caracterizan por una gran elongación en la fructificación, (e.g. *B. boetica*). La longitud de los pedúnculos varía entre 2 mm, en *B. didyma*, y 12 mm en especies como *B. boetica*, *B. auriculata* o *B. variegata* Boiss. & Reuter. El tipo de inserción del pedicelo ha sido utilizado en varias obras (Guinea 1964, Guinea & Heywood 1964, 1993) como uno de los caracteres que permiten diferenciar *B. didyma*, de inserción erecta, de *B. boetica*, que suele presentar una inserción patente, mientras que la longitud del mismo es un carácter que apenas ha recibido atención por parte de los taxónomos. Ambos factores suelen estar relacionados, ya que, en términos generales, pedúnculos de menor longitud tienden a presentar inserción erecta mientras que individuos con pedúnculos largos tienden a presentar inserción más patente.

Las **flores** del género *Biscutella* presentan perianto doble y son actinomorfas, hermafroditas y tetrámeras. Los sépalos son poco gibosos en la mayoría de los taxones; sólo en *B. sect. Jondraba* presentan sépalos laterales ampliamente gibosos o espolonados en la base. Los pétalos son amarillos, brusca y largamente unguiculados en los representantes de *B. sect. Jondraba*, y más corta y suavemente en *B. ser. Biscutella* –siendo además auriculados en la base en *B. ser. Laevigatae*–. El tamaño de ambas piezas oscila entre 1.5-4 mm –sépalos– y 2-8 mm –pétalos–, en las series *Laevigatae* y *Biscutella*, con cierta tendencia a ser mayores en la primera, mientras que los representantes de *B. sect. Jondraba* presentan piezas de mucho mayor tamaño: (4)6-12 mm, en el caso de los sépalos y 7-15 mm, en el de los pétalos. Todos los representantes del género presentan un androceo tetradínamo, formado por seis estambres, de los que los dos laterales son más cortos que los cuatro centrales o medios; estos últimos con el filamento estaminal alado en *B. lyrata*, como carácter diferencial de esta especie. El ovario es súpero, bicarpelar e inicialmente unilocular –aunque bilocular en la fructificación–, con un primordio seminal por carpelo.

Las flores presentan cuatro o seis **glándulas nectaríferas**, localizadas en la base de los filamentos estaminales. Todas las especies del género presentan un par de nectarios laterales –localizados en la base de los estambres laterales– y, en función del grupo, uno o dos pares de nectarios medios –situados en la base de los dos pares de filamentos medios–. La disposición y forma de los nectarios parecen ser un carácter de considerable valor taxonómico en el

género, y su posición respecto a los estambres ha sido utilizada en varios tratamientos para delimitar los principales grupos específicos (Malinowski 1911, Machatschki-Laurich 1926, Guinea & Heywood 1964). Las especies de la sección *Biscutella* presentan un par de nectarios laterales intraestaminales (Fig. 5.b), que en muchas ocasiones adoptan forma semicircular. Este carácter puede acentuarse en algunos individuos, dando la impresión de que haya dos pares de nectarios en lugar de uno (Fig. 5.a, 5.b). Además, presentan dos pares de nectarios medios de longitud muy variable, pudiendo alcanzar 0.8 mm en el caso de *B. maritima* (Vicente & al. 2016a) (Fig. 5.b).

En el resto de grupos, todos los nectarios son extraestaminales. Las especies de *B. sect. Jondraba* presentan nectarios laterales reflejos, que quedan protegidos por los sépalos gibosos: la mayoría de los representantes de la sección poseen dos pares de nectarios laterales (Fig. 4.c), mientras que *B. cichoriifolia* Loisel. presenta sólo uno (Olowodudejo 1986b). Por último, en *B. ser. Laevigatae* (Fig. 4.d) todos los nectarios son extraestaminales y la mayoría de sus representantes presentan sólo un par de nectarios laterales, con excepción de algunos miembros de *B. laevigata* subsp. *laevigata* (Olowokudejo 1986b).

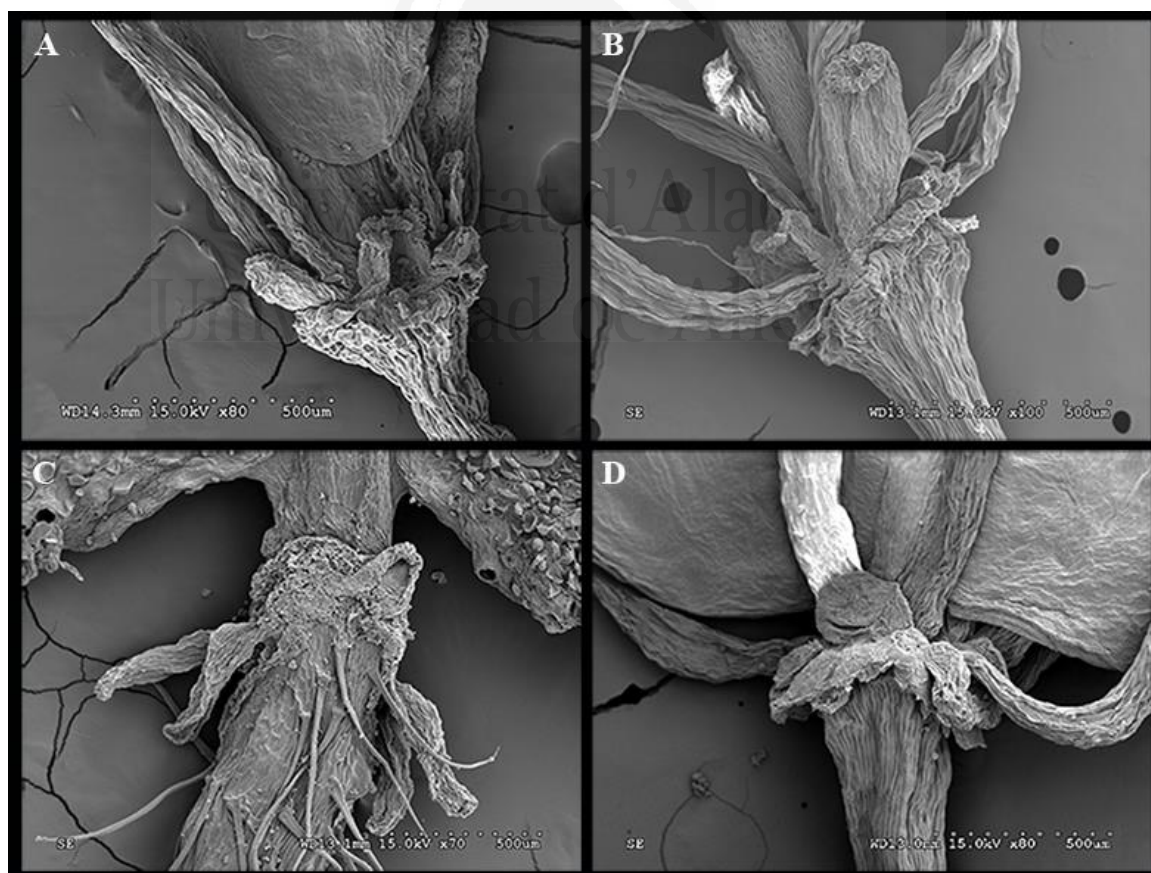


Fig. 5. Tipos de nectarios en *Biscutella*. A: *B. eriocarpa* var. *pseudociliata* (ABH69882); B: *B. maritima* (ABH70574); C: *B. auriculata* (ABH67613); D: *B. gr. laevigata* (ABH68665).

El característico **fruto** de *Biscutella* consiste en una silícula angustisepta, dídima, plana e indehiscente, con estilo persistente separando las dos valvas monospermas, cada una conteniendo una semilla aplanada y áptera. En el conjunto del género, la anchura de las silículas oscila entre 2×4 mm, en *B. lyrata*, y 10×18 mm, en especímenes de *B. auriculata*. La longitud del estilo puede resultar útil a la hora de diferenciar algunos táxones (ver capítulo 7), pese a que Olowodudejo (1992a) sólo destacó la validez taxonómica de este carácter en *B. auriculata* y *B. cichoriifolia*, debido a su inusual longitud, que puede superar los 8 mm. El ápice del fruto está emarginado a la altura de la inserción con el estilo en la mayoría de los táxones, exceptuando tres de las cuatro especies reconocidas por Raffaelli (1992) en *B. sect. Jondraba*: *B. auriculata*, *B. brevicealcarata* Batt. y *B. mauritanica* Jord., en las que el margen del fruto es decurrente en el estilo.

El **indumento de los frutos** está compuesto por tricomas simples. De los cuatro tipos diferenciados por Olowokudejo (1985) sólo tres se reconocen en el presente trabajo: cónicos, claviformes y subglobosos (Fig. 6). Los primeros, son tricomas de muy pequeño tamaño –en ocasiones sólo visibles a la lupa y generalmente menores de 80 micras–, cónicos, atenuados hacia el ápice, a menudo recurvados y a menudo aplanados hacia la base. Los tricomas claviformes son mucho mayores que los anteriores y presentan una gran variación en su longitud, alcanzando la máxima elongación en algunos individuos de *B. ser. Biscutella*, que pueden presentar tricomas de 300 μm . Por último, los tricomas subglobosos son exclusivos, según Olowokudejo (1985), de *B. auriculata* y presentan también un gran rango de variación en tamaño. En cuanto a la superficie, dicho autor establece que todos los tricomas observados presentan superficie tuberculada, exceptuando *B. auriculata* que presenta superficie granular.

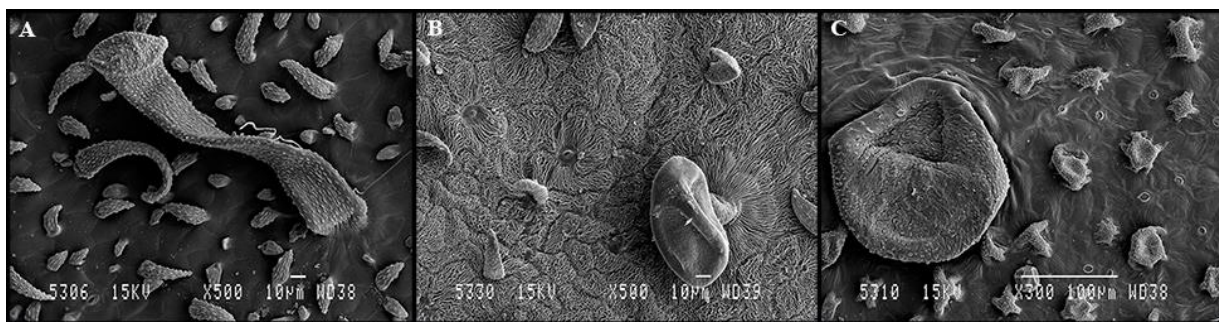


Fig. 6. Indumento del fruto en *Biscutella*. A: Tricomas cónicos y claviformes muy elongados (*B. maritima*, ABH 70571); B: Tricomas cónicos junto con claviformes poco elongados (*B. gredensis* Guinea, ABH 76348); C: Tricomas subglobosos (*B. auriculata*, ABH 69632).

El *polen* en el género *Biscutella* es 3-zonocolpado, isopolar, con simetría radial; en vista ecuatorial, elíptico; en vista polar, circular y lobulado (Fig. 7). La longitud de su eje polar presenta un rango de entre 25 y 45 μm . La superficie es reticulada, con lúmenes de 1.0-2.0 μm . Estas características se presentan relativamente constantes en todo el género. No existen estudios concretos sobre morfología polínica del género *Biscutella*. En el Atlas polínico de Andalucía Occidental (Díez 1987), se diferencian sólo tres tipos de polen entre las *Brassicaceae*, en función del tamaño de los lúmenes, y su autor coloca, en orden decreciente de tamaño de lumen, *B. auriculata* en un grupo, *B. frutescens* en otro, y *B. boetica* y *B. microcarpa* DC. (*B. lyrata*) en un tercero. Estudios polínicos incluyendo representantes de todo el género (Vicente & al. In prep.) sugieren la existencia de ciertas diferencias también dentro de *B. ser. Biscutella*, pero un incremento en el número de muestras será necesario para establecer conclusiones bien fundamentadas.

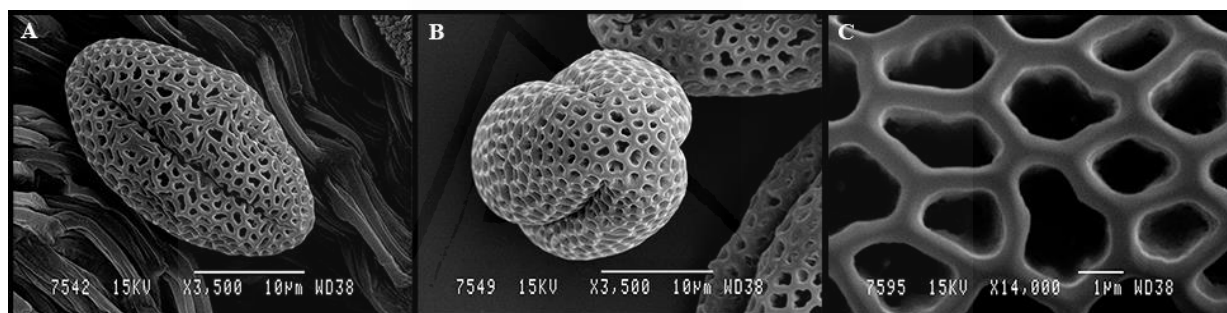


Fig. 7. Morfología polínica en *Biscutella*. A: Vista ecuatorial (*B. boetica*, ABH52054); B: Vista polar (*B. stenophylla*, ABH58291); C: Detalle de los poros de la superficie (*B. auriculata*, ABH17845).

Por último, cabe resaltar el estudio de Olowokudejo (1986c) sobre caracteres de los cotiledones y las primeras hojas juveniles, en los que analizó el tamaño, la forma y el tipo de indumento, ya que son caracteres nunca antes, o después, utilizados. Pese a que dicho autor otorga un buen grado de valor taxonómico a estos caracteres, e incluso incluye una clave de identificación de especies basada en ellos, de nuevo el escaso número de poblaciones utilizadas –una, en la mayoría de los casos– no parece permitir conclusiones bien fundamentadas, excepto quizás en el caso de *B. sect. Jondraba* en el que todas las muestras incluidas en el estudio, pertenecientes a 6 poblaciones, resultaron tener un evidente mayor tamaño y desarrollo de los cotiledones. No obstante, cuando se analizan con detenimiento los datos que presenta Olowokudejo (1986c) para las especies de *B. ser. Biscutella* –sobre todo cuando se identifican correctamente los materiales que sirvieron de base al estudio– se aprecian unas tendencias que apuntan a que las especies cuyas hojas adultas son liradas, ya

muestran este carácter muy tempranamente en las hojas basales primarias, lo que ayuda a su identificación. Sin embargo, como el propio autor de estudio indica –y hemos podido comprobar personalmente–, este carácter no resulta taxonómicamente útil para la discriminación al nivel específico de los miembros de dicha serie, tal y como ésta se concibe en la presente tesis, y en consecuencia no ha sido tenido en consideración.

Números cromosómicos

El género comprende táxones diploides ($2n = 12, 16, 18$), tetraploides ($2n = 36$) y hexaploides ($2n = 54$), siendo estos dos últimos grupos cromosómicamente muy inestables. *Biscutella lyrata* es la única especie con número haploide $n = 6$, mientras que el resto de las especies de *B. ser. Biscutella*, así como las pertenecientes a *B. sect. Jondraba*, presentan un número haploide $n = 8$. Por último, las especies de la serie *Laevigatae* presentan un número haploide $n = 9$. Mientras que todos los individuos estudiados de *B. ser. Biscutella* y de *B. sect. Jondraba* resultaron ser diploides, la serie *Laevigatae* presenta individuos con distintos grados de ploidía ($2n = 18, 36, 54$). Dentro de este grupo, Manton (1934, 1937) relacionó los individuos diploides y tetraploides con el tipo de hábitat y el área de distribución, y sugirió separar ambos grupos como especies distintas. Sin embargo, según Olowokudejo & Heywood (1984) no existen suficientes diferencias morfológicas que justifiquen dicha división. Por otra parte, cabe resaltar que las cinco poblaciones del complejo *B. variegata* examinadas por estos últimos autores resultaron ser hexaploides. Hasta la fecha, sólo se conocen otros tres recuentos hexaploides, correspondientes a especímenes identificados como *B. laevigata* de Picos de Europa (Manton 1937), *B. lusitanica* Jord. (Gardé & al. 1953) y *B. vicentina* Rothm. ex Guinea (Castroviejo 1982). Actualmente, *B. raphanifolia* y *B. pseudolyrata* Vicente & al. sp. nov. son las únicas especies de *B. ser. Biscutella* de las que no existen datos cariológicos, ya que el único estudio que aportaba números cromosómicos de *B. raphanifolia* (Larsen & Laegaard 1971) se refiere a plantas de Sicilia, y las localidades de los recuentos cromosómicos de las especies catalogadas como *B. lyrata* de Marruecos (Schönfelder 1968, Humphries & al. 1978, Ruiz de Clavijo 1991) no coinciden con el área de distribución de *B. pseudolyrata*, sino de *B. eriocarpa* DC.

Antecedentes históricos

La referencia más antigua encontrada de un representante del género ha sido *Thlaspi clypeatum* (Clusius 1583: 472), mientras que otros autores prelinneanos que incluyen especies de *Biscutella* en sus obras son Lobel (1591: 214), Colonna (1616: 283), Bauhin (1623: 107), Boccone (1674: 45), Barrelier (1714: 39) o Tournefort (1719: 214). Este último autor separó definitivamente las especies de *Biscutella* –bajo en nombre de *Thlaspidium*– de las especies del género *Thlaspi*, en el que mayoritariamente se habían incluido hasta entonces. Manteniendo las características descritas por Tournefort (loc. cit.), Linneo describió el género bajo el nombre de *Biscutella* (1753: 652), denominación que hace referencia a la peculiar forma del fruto –del latín: *bi-* (*bis-*) = dos veces, doble; *scutum*, *-i* n. = escudo–, carácter presente en todo el género.



Fig. 8. Lámina de *Thlaspi clypeatum* (Clusius 1583)

Las especies de *Biscutella* reconocidas por Linneo (1753) en *Species Plantarum* fueron *B. auriculata* y *B. didyma*, mientras que en *Mantissa Plantarum Altera* (Linneo 1771) aceptó como especies del género *B. apula*, *B. lyrata*, *B. coronopifolia*, *B. laevigata* y *B. sempervirens*.

En dicha obra, Linneo incluyó *B. didyma* dentro de la sinonimia de la nueva especie *B. apula* L., que sería por lo tanto un nombre ilegítimo (Art. 52.1 del Código Internacional de Nomenclatura, McNeill et al. 2012). No obstante, desde entonces, y hasta la monografía de Guinea (1964), la mayoría de autores consideraron *B. apula* como nombre válido, en detrimento del prioritario *B. didyma* (cf. Willdenow 1809, Candolle 1811, Rouy & Foucaud 1895, Malinowski 1911, Machatschki-Laurich 1926).

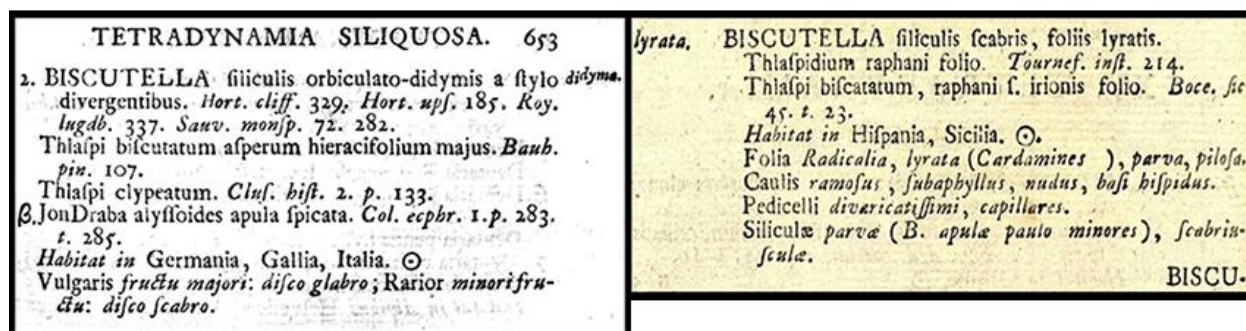


Fig. 9. Protólogos de *Biscutella didyma* L. (*Species Plantarum*: 653. 1753) y *B. lyrata* L. (*Mantissa Plantarum Altera*: 254. 1771).

La verdadera identidad y distribución de *B. lyrata* ha sido motivo de mucha confusión, por lo que esta especie merece atención especial. *Biscutella lyrata* fue descrita (Linneo 1753) como una planta de pequeño porte y hojas liradas, presente “in Hispania, Sicilia”. Desde su descripción, este nombre ha sido ampliamente usado para referirse a cualquier individuo del género que presentase hojas liradas, sin tener en cuenta otros caracteres; ello ha generado una gran confusión en la identificación de los táxones que presentan esta morfología foliar, existiendo citas de *B. lyrata* en gran parte del Mediterráneo. Jordan (1864) fue el primero en darse cuenta de que la figura de Boccone, indicada en el protólogo de Linneo “in Boccone, Sic. 45, t. 23 1674” (Fig. 10), representaba



Fig. 10. Tab. 23 de Boccone (Icones 1674: 46).

bien a las plantas sicilianas, pero no a las españolas y que, probablemente, Linneo debía haber incluido dos táxones distintos bajo el mismo nombre. Años más tarde, Raffaelli (1985b) reafirmó esta teoría y tipificó *B. lyrata* sobre un pliego peninsular, excluyendo su presencia de la flora italiana (Raffaelli 1985b, 1990). Sin embargo, este nombre continúa, a menudo, siendo aplicado a entidades norteafricanas (Le Floc’h & al. 2010).

En 1789, Poiret describió *B. raphanifolia* para nombrar una entidad, originaria de “Barbaria” (Berbería, actualmente parte de Argelia y Túnez), con

hojas liradas de gran tamaño y hojas caulinares amplexicaules, diferenciándola de *B. lyrata* por ser ésta última de menor talla y de tallo no ramificado. Según Cosson (1873b), Poiret cayó en una contradicción, ya que hizo referencia en el protólogo a una planta perenne –aunque ese término no aparece especificado– mientras que incluyó en la sinonimia una planta claramente anual (de nuevo, el icono de Boccone 1674). Cosson (1873b) propuso entonces el nombre de *B. radicata* Coss. & Durieu para hacer referencia a la entidad descrita en el protólogo –supuestamente perenne–, mientras que sugirió otro tratamiento para las plantas anuales. Pese a que el nombre *B. radicata* debe ser tratado como un sinónimo de *B. raphanifolia* –tal como indicó Raffaelli (1985a)–, y ha caído últimamente en desuso, desde el trabajo de Cosson, *B. raphanifolia* ha sido considerada como la única entidad perenne de *B. ser. Biscutella*. Por el contrario, especímenes anuales con características y distribución similares en el norte de África han recibido muy diversos tratamientos, lo que ha contribuido, sin ninguna duda, a crear aún más confusión entre las especies del género *Biscutella* de hojas liradas. Además, pese a que Raffaelli (1985a) limitó su distribución a Argelia y Túnez, la presencia de *B. raphanifolia* en Italia continuó aceptándose en obras posteriores (Guinea & Heywood 1993, Marhold 2011).

Candolle (1811) realizó la primera monografía del género, en la que incluyó 25 especies, 4 de las cuales –*B. megalocarpa*, *B. suffruticosa*, *B. peruviana* y *B. chilensis*– resultaron pertenecer a otros géneros (*Megacarpaea* DC. y *Cremolobus* DC.). Entre las pertenecientes a *Biscutella*, las correspondientes a la serie *Biscutella* fueron 8 (*B. ciliata* DC., *B. microcarpa* DC., *B. eriocarpa*, *B. leiocarpa* DC., *B. depressa* Willd., *B. apula*, *B. lyrata* y *B. raphanifolia*). Años más tarde la cifra de especies reconocidas, correspondientes a la serie *Biscutella*, ascendió a once, con la inclusión de *B. maritima* Ten., *B. columnae* Ten. y *B. obovata* DC. (Candolle 1821).

En términos generales, el tratamiento de Candolle tuvo muy buena acogida y ha sido ampliamente aplicado por autores posteriores. Así, *B. microcarpa* ha sido citada en numerosas ocasiones, en el sentido actual de *B. lyrata*, para las plantas de hojas liradas de la Península Ibérica (Willkomm & al. 1880, Machatschki-Laurich 1926, Guinea 1964), mientras que *B. leiocarpa* es un nombre ampliamente utilizado, bajo rangos distintos, para plantas del grupo *B. didyma* que presentan frutos glabros (Halácsy 1900, Malinowski 1911, Zohari 1966).

Por último, *B. eriocarpa* DC. fue descrita a partir de un pliego recogido por P.M.A. Broussonet, en una localidad muy poco concreta: “*Hab.....in itinere trans Hispaniam ad*

Mogador reperit Broussonet". Este hecho, junto a una descripción sucinta y poco definitiva en el protólogo, que podría referirse tanto a *B. didyma* como a *B. boetica*, ha llevado a que el taxon candolleano se haya tratado por algunos autores como sinónimo tanto de la primera (Machatschki-Laurich 1926, The Plant List: <http://www.theplantlist.org>, Fennane & al. 1999) como de la segunda (Grau 2002).

En su *Flora Napolitana*, Tenore (1811) describió *B. maritima* como una planta de hojas liradas y características intermedias entre *B. lyrata* y *B. raphanifolia*. Pocos años después, Candolle (1821) incluyó esta especie en su *Systema Naturae* para designar ciertas plantas italianas de hojas liradas, pero continuó citando *B. lyrata* y *B. raphanifolia* para referirse a otros táxones de Italia. Sin embargo, el epíteto *B. maritima* cayó rápidamente en desuso y las plantas sicilianas continuaron siendo tratadas como *B. raphanifolia* (Presl 1826, Gussone 1828, Malinowski 1911, Guinea & Heywood 1964, Pignati 1982) o como *B. lyrata* (Presl 1826, Malinowski 1911, Machatschki-Laurich 1926, Guinea & Heywood 1964, Pignati 1982), hasta que los estudios de Raffaelli (1985a, 1985b, 1990, 1991) revelaron, por fin, la identidad de las plantas italianas.

Además, Tenore describió *B. columnae* (*Fl. Napol. 1: 38. 1811*), incluyendo como sinónimo "*Barrel. Ic. 253. t.1*" (Barrelier 1714), y diferenciándola de *B. apula* porque la primera presenta el tallo casi desnudo mientras que la segunda lo tiene folioso, siendo ésta una de las primeras referencias claras en la que se pone de manifiesto dos morfotipos dentro de *B. didyma* (basados en la presencia o ausencia de hojas caulinares).

En 1854, Boissier publica su *Diagnoses Plantarum Orientalium Novarum*, trabajo de gran relevancia que aúna los resultados de su viaje por el sur de España y la posterior expedición recolectora de Reuter por el centro de la Península. En dicha obra se describieron varias especies ibéricas, cuya validez continua vigente en la actualidad en la mayoría de los casos. De entre éstas cabe resaltar, por pertenecer a la serie que nos ocupa, la descripción de *B. scutulata* Boiss. & Reut. –sinónimo de *B. lyrata*– y *B. boetica*, taxon que fue rápidamente aceptado en estudios posteriores (Willkomm & Lange 1880, Malinowski 1911) y aún lo es hoy (Guinea & Heywood 1993, Grau & Klingenberg 1993).

Jordan (1864), en sus *Diagnoses d'Espèces Nouvelles ou Méconnues*, describió 37 nuevas especies de *Biscutella* en un trabajo que, pese a resultar excesivamente analítico, puso de manifiesto la elevada variación morfológica del género, y sirvió de base para futuros

tratamientos infraespecíficos más sintéticos. Dicho autor incluyó 17 táxones correspondientes a *B. ser. Biscutella*, cuatro de los cuales fueron descritos en dicha obra. Por una parte, *B. patulipes* Jord. y *B. bourgaei* Jord. del sur de España, a partir de unas exiccata de E. Bourgeau, mientras que *B. argeliensis* Jord. y *B. choulettei* Jord. constituyeron dos nuevas contribuciones para la flora argelina.

Malinowski (1911), casi un siglo después del trabajo de Candolle, realizó la segunda monografía sobre el género, en la que reconoció 24 táxones agrupados en 4 series, 7 de los cuales se incluyeron en la serie *Lyratae* (= *B. ser. Biscutella*): *B. radicata*, *B. columnae*, *B. apula*, *B. boetica*, *B. lyrata*, *B. raphanifolia* y *B. scutulata*. Es importante resaltar la distinción entre *B. columnae* y *B. apula* en función de las longitudes del pedicelo y de la inflorescencia, supuestamente menores en la primera especie, que vuelve a indicar la existencia de, al menos, dos tipos morfológicos dentro del grupo de *B. didyma*. Además, conviene incidir en que esta monografía sigue tratando las plantas de hojas liradas de una forma muy confusa. Así, por ejemplo, la distribución de *B. lyrata* incluye localidades en España, Italia, Marruecos, Argelia y Túnez.

Machatschki-Laurich (1926) dio a conocer un amplio estudio parcial del género —el más completo hasta entonces—, que se centró en *B. sect. Thlaspidium* (Medik.) DC. (*B. sect. Biscutella*). En él, esta autora reconoció 29 especies e incluyó una amplia sinonimia para cada una de ellas. Los táxones aceptados, correspondientes a *B. ser. Biscutella* fueron: *B. microcarpa*, *B. eriocarpa*, *B. apula*, *B. lyrata*, *B. ciliata*, *B. depressa* y *B. radicata*. Entre las variedades que la autora reconoció para *B. ciliata*, cabe destacar *B. ciliata* var. *applanata* Mach.-Laur., de frutos aplanados y descrita para poblaciones de Chipre y Mesopotamia, la cual ha sido una variedad ampliamente aceptada en las floras orientales.

En la última monografía escrita sobre el género hasta la fecha —que también excluye *B. sect. Jondraba*—, Guinea (1964) reconoce 49 especies, de las que 7 corresponden a *B. ser. Biscutella* —*B. radicata*, *B. microcarpa*, *B. lyrata*, *B. boetica*, *B. eriocarpa*, *B. didyma*, *B. didyma* subsp. *depressa* (Willd.) Guinea [comb. inval.]—. En esta obra, *B. lyrata* continúa considerándose una planta italiana y norteafricana, y el nombre *B. radicata* es utilizado en lugar de *B. raphanifolia*; no obstante, este tratamiento será corregido por el propio autor en trabajos posteriores (cf. Guinea & Heywood 1993), una vez publicados los estudios de Raffaelli sobre ambos temas. También cabe destacar que esta obra (Guinea 1964) rescata el

nombre *B. didyma* como prioritario e indica la necesidad de más estudios que analicen la variabilidad observada en la especie.

La primera edición de *Flora europea* (Guinea & Heywood 1964), publicada casi al mismo tiempo que la monografía de Guinea (1964), sigue el mismo tratamiento que ésta para *B. ser. Biscutella* (ut *B. ser. Lyratae*), siendo la inclusión de *B. radicata* para la flora de Sicilia, el único cambio destacable, ya que en la monografía aparece como endémica de África septentrional.

Como ha quedado reflejado anteriormente, las aportaciones de M. Raffaelli han tenido gran relevancia en el tratamiento reciente del género. A mediados de la década de 1980, este autor publica sendos trabajos que descartan la presencia de *B. lyrata* y *B. raphanifolia* en Italia. En el primero de ellos (Raffaelli 1985a), tipifica *B. raphanifolia*, y la describe como una planta perenne presente en Argelia y Túnez, proponiendo el tratamiento de *B. lyrata* L. subsp. *laxiflora* (Presl) Raffaelli para las plantas anuales sicilianas, tradicionalmente confundidas con la primera especie; más adelante, en su revisión del grupo para Italia (1991), incluirá este taxon en la sinonimia de *B. maritima*. En el segundo artículo (Raffaelli 1985b), dicho autor tipifica *B. lyrata* sobre un pliego de la Península Ibérica y descarta su presencia en Italia, proponiendo inicialmente *B. lyrata* subsp. *maritima* (Ten.) Raffaelli para las plantas italianas, a las que considerará, finalmente, en el rango específico (Raffaelli 1990).

Los resultados de Raffaelli recibieron buena aceptación, como queda reflejado en la segunda edición de *Flora europea* (Guinea & Heywood 1993), donde *B. maritima* (*B. lyrata* auct.) se aplica a ciertos individuos italianos de hoja lirada y, consecuentemente, *B. lyrata* sustituye definitivamente a *B. microcarpa* para denominar a las plantas similares del sur de España y, todavía también, del norte de África. Además, en esta obra el epíteto *B. raphanifolia* se utiliza como prioritario sobre *B. radicata*, aunque esta especie continúa considerándose presente en Sicilia, además de en el norte de África. Por último, los autores sugieren por primera vez el probable origen norteafricano de *B. eriocarpa*.

En términos generales, en las floras más recientes de los países del Mediterráneo oriental (Zohari 1966, Hedge 1968, Meikle 1977, Hedge 1984, Miller & Cope 1996) se acepta *B. didyma* como única especie representante de la serie, distinguiendo algunas de las variedades que Visiani (1852), Halácsy (1900) o Machatschki-Laurich (1926) establecieron

en función de caracteres del fruto, como *B. didyma* var. *ciliata* (DC.) Vis., *B. didyma* var. *leiocarpa* Halácsy o *B. ciliata* var. *applanata* Mach.-Laur.

Y en el norte de África...

Las primeras floras norteafricanas (Desfontaines 1798, Cosson 1887) tratan el género *Biscutella* de manera bastante sintética. Desfontaines, en su *Flora Atlantica* (1798), incluyó *B. raphanifolia*, *B. apula* y *B. lyrata* como únicos representantes de *B. ser. Biscutella* en Túnez y Argelia. Casi un siglo después, Cosson (1887) escribió el *Compendium florum atlanticae*, trabajo que incluye, además, la flora de Marruecos, y que cita como representantes de la serie: *B. didyma* var. *apula*, *B. didyma* var. *raphanifolia* y *B. radicata*, incluyendo en *B. didyma* var. *raphanifolia* a todos los táxones anuales de hoja lirada descritos en la zona y especificando el carácter perenne de *B. radicata*.

Casi de manera paralela, pero desde un punto de vista mucho más analítico, Battandier (in Battandier & Trabut 1888) enumera en la Flora de Argelia seis variedades de *Biscutella* de hojas liradas dentro de *B. didyma* subsp. *lyrata*, recogiendo así gran parte de los táxones descritos hasta la fecha para plantas de hojas liradas: *B. didyma* var. *coriophra* Batt., *B. didyma* var. *algeriensis* (Jord.) Batt., *B. didyma* var. *maritima* (Ten.) Batt., *B. didyma* var. *laxiflora* (Presl) Batt., *B. didyma* var. *chouletti* (Jord.) Batt. y *B. didyma* var. *confusa* (Pomel) Batt. Esta clasificación se basa, en gran parte, en el indumento de los frutos y otros caracteres muy variables, por lo que generó una cierta confusión sobre el grupo, que se ha arrastrado en tratamientos posteriores (Lindberg 1932, Maire 1967, Pottier-Alapetite 1979). Sorprendentemente, el propio Battandier (in Battandier & Trabut 1902) incluye, posteriormente, *B. lyrata* y *B. raphanifolia* como únicas especies representantes de *B. sect. Biscutella*, limitándose a señalar la gran variabilidad de la primera.

En la obra *Flore de l'Afrique du Nord*, Maire (1967) aceptan sólo seis especies en el género, pero subdivididas en más de 50 táxones infraespecíficos, siendo *B. didyma* y *B. raphanifolia* las únicas especies reconocidas para *B. ser. Biscutella*. Esta clasificación está basada, en su mayor parte, en el tamaño e indumento de los frutos; caracteres de gran variabilidad y poca fiabilidad taxonómica, por lo que el tratamiento realizado por Maire resulta, desde nuestro punto de vista, poco esclarecedor.

Las floras más recientes de los países norteafricanos (Jafri 1977, Quézel & Santa 1963, Boulos 1999, Fennane 1999, Le Floch'h & al. 2010, Grau 2002) siguen un criterio mucho más sintético. Boulos y Jafri citan *B. didyma* como única especie presente en Egipto y Libia, respectivamente. Mientras que Boulos incluye tres variedades: *B. didyma* var. *didyma*, *B. didyma* var. *depressa* (Willd.) El-Naggar y *B. didyma* var. *elbensis* (Chrtek) El Naggar, para la Flora de Egipto, Jafri nombra las variedades *apula* y *ciliata* para la de Libia. El catálogo más reciente sobre la Flora de Túnez (Le Floch'h & al. 2010) acepta los táxones *B. raphanifolia*, *B. didyma* subsp. *apula*, *B. didyma* subsp. *didyma* y *B. didyma* subsp. *lyrata*, incluyendo, como sinónimos de esta última, entidades de hojas liradas como *B. lyrata*, *B. maritima* o *B. algeriensis*. Resulta sorprendente que Quézel & Santa (1963) también citen *B. didyma* como única representante de la sección en Argelia, especie en la que incluyen *B. lyrata*, *B. apula* y *B. ciliata*. Por último, dos floras más recientes de Marruecos difieren mucho en su tratamiento. Por una parte, Fennane (1999) cita *B. microcarpa* y *B. didyma*, incluyendo en esta última *B. apula*, *B. lyrata*, *B. boetica* y *B. eriocarpa*, mientras que, con un tratamiento bastante novedoso, Grau (2002) opta por atribuir a *B. boetica* todo el rango de variación morfológica encontrado en el Rif.

Este último autor (Grau 1999) mantiene que *B. boetica* tiene en el norte de África su centro de diversidad, destacando la gran variación de la forma foliar, de la densidad de las infrutescencias y del tamaño e indumento de los frutos. El autor considera a las plantas de hojas liradas como un extremo de variación de *B. boetica* y señala que la ausencia de filamentos estaminales alados en los ejemplares de la región impide confirmar la presencia de *B. lyrata* en el norte de África, convirtiéndose con esto, en el primer autor que pone en duda este asunto, tradicionalmente aceptado. Este nuevo punto de vista, como se acaba de ver, quedará, finalmente, reflejado en el Catálogo de plantas vasculares del norte de Marruecos (Grau 2002).

Estudios moleculares

En época más reciente, se han realizado estudios centrados parcialmente en alguna especie del género en los que se utilizan herramientas moleculares. Por una parte, existen algunos estudios poblacionales sobre *B. laevigata* (Tremetsberger 2002, Parisod & Besnard 2007), mientras que algunas especies del género han sido incluidas en estudios centrados en el conjunto de la familia *Brassicaceae* (Beilstein & al. 2006, 2008, Koch & al. 2007, German &

al. 2008). Hasta la fecha, sin embargo, no existía ningún trabajo que aunase estudios taxonómicos tradicionales con el uso de herramientas moleculares centrados en el género *Biscutella*. El trabajo publicado durante el desarrollo de esta tesis, centrado en la taxonomía de *B. raphanifolia* (Vicente & al. 2016a), es pues el primer estudio sistemático en el género en el que se han combinado técnicas moleculares y morfológicas clásicas.

Objetivos generales

Ante la elevada complejidad taxonómica y nomenclatural expuesta anteriormente, producida en gran parte por la escasez de caracteres morfológicos relevantes para fines taxonómicos al nivel específico, el género *Biscutella* constituye uno de los desafíos pendientes dentro de las *Brassicaceae*. La presente tesis doctoral aborda, por tanto, el estudio taxonómico del género integrando, por primera vez, los puntos de vista morfológicos y filogenéticos. Para adaptar las dimensiones del estudio a las consideradas adecuadas para una tesis doctoral, el trabajo se ha centrado en *B. ser. Biscutella*, con la intención de poder aplicar el conocimiento obtenido durante su desarrollo en estudios futuros que incluyan al género en su totalidad.

Los objetivos planteados para la elaboración de esta tesis fueron:

1. Realizar una revisión bibliográfica profunda, estudiando las descripciones y el material tipo de los táxones descritos, tratando de identificar y solventar posibles problemas que pudiesen
2. Realizar un estudio morfológico y molecular de los integrantes de *B. ser. Biscutella*, para dilucidar la verdadera identidad de los táxones tradicionalmente aceptados y las relaciones filogenéticas establecidas entre ellos, aportando árboles filogenéticos moleculares de la serie obtenidos con datos plastidiales y nucleares.
3. Presentar una propuesta taxonómica actualizada para *B. ser. Biscutella*, tomando como base los caracteres morfológicos y las filogenias obtenidas.

Material y métodos

Objetivo 1

Para realizar la revisión de toda la información bibliográfica publicada hasta el momento sobre el género *Biscutella* y afines, se consultaron las fuentes especializadas, mediante vía telemática o con visitas temporales a museos y centros de investigación. Además, se ha realizado una revisión de los pliegos depositados en herbarios españoles –ABH, BC, COA, COFC, MA y SEV– y otros países europeos con una elevada representación de este género, visitando los herbarios del Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève (G), los Royal Botanic Gardens de Kew (K) o el herbario del Muséum National d'Histoire Naturelle de París (P). Una parte importante de este estudio se centró en la revisión del material tipo de los táxones de la serie y en la asignación de nuevos pliegos tipo, en caso de ausencia o cuando se consideró necesario para aclarar la identidad de los táxones estudiados (Vicente & al. 2015a,b, 2016b). Para mejorar la comprensión de éstos y estimar la verdadera variabilidad morfológica a la que nos enfrentábamos, se realizaron diversas campañas de recolección en España, Marruecos, Argelia e Italia, incluyendo Sicilia y Cerdeña, durante las cuales también se recogieron muestras de ADN para su posterior análisis. Asimismo, se obtuvo material fresco de diversas localidades de Túnez y Turquía, proporcionado por los profesores Dr. Hasan Yildirim (Ege Üniversitesi, İzmir, Turquía) y Dr. Ridha El-Mokni (Université de Carthage, Bizerte, Túnez).

Objetivos 2 y 3

El estudio morfológico se basó en los caracteres vegetativos, florales y carpológicos típicamente utilizados en la principal literatura sobre el género *Biscutella* (cf. Poiret 1789, Jordan 1864, Malinowski 1911, Guinea 1964, Maire 1967, Olowodudejo 1985-1992, Raffaelli 1991), junto con aquellos considerados relevantes de acuerdo con nuestra propia experiencia. Los principales caracteres estudiados fueron:

- Longitud del tallo.
- Tipo de indumento, tanto del tallo como de las hojas (tipos de tricomas, densidad y disposición diferencial en pecíolo, haz y envés, etc.).
- Morfología y disposición de las hojas, basales y caulinares.
- Morfología y tamaño de las piezas florales.
- Morfología y tamaño de los nectarios.

- Patrón de ramificación, tipo y densidad de la inflorescencia.
- Longitud y tipo de inserción de los pedicelos.
- Morfología, tamaño e indumento del fruto.
- Estudio micromorfológico de: granos de polen, tricomas y superficie cuticular, mediante el uso de microscópico electrónico de barrido (JEOL 840) de los Servicios Generales de Investigación de la Universidad de Alicante (UA).

Tras el estudio preliminar, algunos caracteres fueron considerados de poco valor taxonómico y, consecuentemente, descartados para análisis posteriores. Algunos de estos caracteres fueron: el tipo de indumento foliar, muy constante en toda la serie, o el tamaño de las hojas y tipo de indumento en el fruto, que resultaron muy variables, incluso dentro de una misma población.

Para el estudio filogenético, se realizó un amplio estudio inicial en el que se probó el valor taxonómico de diferentes regiones plastidiales y uncleraes (ITS1-5.8S-ITS2, trnD-T, trnS-G, rpl20-rps12, trnQ-rps16, trnL-F, rpl32-trnL, trnV, atpB-rbcL, rps16 intron, y ndhF-rpl32), y que concluyó con la selección de las regiones consideradas más adecuadas en el ámbito de nuestro objetivo particular: los espaciadores ribosómico nucleares (en adelante, ITS) y dos regiones plastidiales (trnV y rpl32-trnL). Las extracciones se realizaron a partir de material vegetal fresco, conservado en gel de sílice (Chase & Hill 1991), o proveniente de pliegos de herbario, tratando de obtener una buena representación de todos los táxones de la serie, y siguiendo la metodología especificada en el capítulo 7. La amplificación de las regiones escogidas se realizó mediante la técnica de PCR y las secuencias obtenidas se alinearon usando Sequencer 4.1 (Gene Codes Corp., Ann Arbor, MI, USA). Con las matrices resultantes se realizó un análisis de máxima parsimonia (PAUP v.4.0b10; Swofford 2002) y un análisis de inferencia bayesiana (MrBayes v.3.1.2; Ronquist & al. 2012).

Por último, los árboles filogenéticos obtenidos fueron comparados, interpretados y relacionados con los resultados provenientes del estudio morfológico para, finalmente, proponer un nuevo tratamiento taxonómico de la serie *Biscutella*.

Estructura de la tesis

La presente tesis doctoral está organizada como compendio de publicaciones, entre las que se encuentran artículos ya publicados y dos manuscritos aún pendientes de publicación, todos ellos presentados con el lenguaje original de cada publicación. Estos artículos han sido organizados en dos secciones distintas. La primera comprende 4 capítulos que corresponden a publicaciones que versan sobre tipificaciones o aclaraciones taxonómicas de algunas de las especies de *B. ser. Biscutella*, y que constituyen un paso previo imprescindible para abordar correctamente el estudio posterior. La sección II incluye estudios taxonómicos o sistemáticos sobre parte, o la totalidad de la serie, que incluyen herramientas moleculares.

Sección I.- Estudios nomenclaturales

Capítulo 1: Vicente, A., Alonso, M. A., Thiébaud, M. & Crespo, M. B. (2015) Lectotype designation for three North African names of *Biscutella* (Brassicaceae) published by Claude Thomas Alexis Jordan. *Phytotaxa* 212 (3): 236–242.

Capítulo 2: Vicente, A., Alonso, M. A. & Crespo, M. B. (2015) Epitype designation for the name *Biscutella didyma* L. (Brassicaceae). *Phytotaxa* 233: 288–292.

Capítulo 3: Vicente, A., Alonso, M. A., Gautier, L. & Crespo, M. B. (2016) Revisiting the lectotype of *Biscutella boetica* (Brassicaceae). *Phytotaxa* 268(4):291–295.

Capítulo 4: Vicente, A., Villar, J. L., Alonso, M. A. & Crespo, M. B. (en prensa) Typification of 14 North African names belonging to *Biscutella ser. Biscutella*.

Sección II.- Estudios taxonómicos, corológicos y filogenéticos

Capítulo 5: Vicente, A., Alonso, M. A. & Crespo, M. B. (2016) Taxonomic circumscription of the N African endemic *Biscutella raphanifolia* (Brassicaceae) based on morphological and molecular characters. *Willdenowia* 46: 411–422.

Capítulo 6: Vicente, A., Alonso, M. A., El Mokni, R., El Aouni, M. H. & Crespo, M. B. (2017) Taxonomic notes on native taxa: *Biscutella maritima* (Cruciferae) in North Africa. Pp. 136–138 in: Sukhorukov, A. P., Verloove, F., Alonso, M. A., Belyaeva, I. V., Chapano, C., Crespo, M. B., El Aouni, M. H., El Mokni, R., Maroyi, A., Shekede, M. D., Vicente, A.,

Dreyer, A. & Kushunima, M. Chorological and taxonomic notes on African plants, 2. *Botany Letters* 164(2): 135–153.

Capítulo 7: Vicente, A., Alonso, M. A. & Crespo, M. B. (en preparación). Approach to the phylogeny of *Biscutella* serie *Biscutella* (*B. ser. Lyratae* Malin.) based on plastid regions (rpl32-trnl, trnv) and nuclear ribosomal spacer (ITS).

Discusión general

La etapa inicial de esta Tesis Doctoral se centró, principalmente, en la revisión de todos los táxones descritos sobre *B. ser. Biscutella*, y el establecimiento, tras un estudio morfológico y bibliográfico, de su verdadera identidad. En este punto se hallaron varios aspectos nomenclaturales y de tipificación no resueltos con anterioridad, que debían ser solucionados como primer paso para dilucidar la taxonomía de la serie, y cuya resolución dio lugar a una serie trabajos de tipificación que han sido englobados en la sección 1.

Así, en el artículo *Lectotype designation for three North African names of Biscutella (Brassicaceae) published by Claude Thomas Alexis Jordan*, correspondiente al capítulo 1, se establecieron lectótipos de tres táxones norteafricanos descritos por Jordan (1864): *B. algeriensis*, *B. choulettei* y *B. mauritanica*, perteneciendo, los dos primeros, a la serie *Biscutella*. En los tres casos, se localizó el material original que había pertenecido al herbario personal de Jordan y se eligieron los lectótipos correspondientes.

El capítulo 2 corresponde a la publicación *Epitype designation for the name Biscutella didyma L. (Brassicaceae)*, en la que se realizó una epitipificación de *B. didyma*, considerada necesaria para mejorar la comprensión de dicha especie y su rango morfológico, ya que el tipo designado por Heywood (1964) consistía en un fragmento del tallo, carente de hojas basales o caulinares inferiores, que hacía muy ambigua la aplicación del nombre. Se seleccionó un epítipo a partir de material completo y bien representativo de la especie, recolectado en el sur de Italia, que permite mantener el uso tradicional del nombre linneano.

La revisión y el estudio de *B. boetica* puso de manifiesto la lectotipificación errónea de la especie, realizada previamente por Burdet & al. (1984) sobre un pliego de *B. megacarpaea* Boiss. & Reut., por lo que se propuso un nuevo lectótipo para la especie, tal y como se recoge en el capítulo 3. El material elegido corresponde a recolecciones de Boissier en la provincia de Málaga.

El capítulo 4, se corresponde con el artículo, pendiente de publicación, *Typification of 14 African names belonging to Biscutella ser. Biscutella*, que recoge varias tipificaciones consideradas necesarias para establecer el posterior tratamiento taxonómico de la serie. La mayoría corresponden a táxones descritos por R. Maire y sus colaboradores (cf. Maire 1967), aunque también se incluyen algunas tipificaciones de táxones tan antiguos y extendidos como *B. eriocarpa* o *B. depressa* (a menudo malinterpretados o minusvalorados).

Paralelamente se realizó el estudio morfológico de *B. ser. Biscutella* en el que gran parte de los esfuerzos iniciales se centraron en dilucidar la validez de los distintos caracteres típicamente utilizados por autores anteriores con fines taxonómicos. La revisión de los ejemplares de hojas liradas del norte de África centró primeramente nuestra atención en la única especie perenne de la serie, *B. raphanifolia*, y su particular tipo de inflorescencia, que coincide con la encontrada en *B. algeriensis* y otros táxones anuales de la zona. Se escogió este grupo para realizar un primer estudio piloto, combinando datos morfológicos y filogenéticos, que comenzase a revelar la validez de ciertos caracteres sobre la base de la introducción de herramientas moleculares. El artículo *Taxonomic circumscription of the N African endemic Biscutella raphanifolia (Brassicaceae) based on morphological and molecular characters* (capítulo 5) reveló la verdadera identidad de los táxones de hojas liradas e inflorescencia ampliamente paniculada presentes en Argelia y Túnez, que resultaron ser dos extremos de variación de una misma especie, *B. raphanifolia*, a las que se atribuyó el rango varietal. Además, los resultados pusieron de manifiesto el escaso valor taxonómico de dos caracteres a los que se ha atribuido tradicionalmente una gran importancia diagnóstica en este tipo de estudios: el biotipo anual/perenne y la forma de las hojas. Estos primeros árboles filogenéticos parciales de la serie revelaron, por una parte, la estrecha relación entre especímenes perennes y anuales de *B. raphanifolia* y, por otra parte, la pertenencia de los distintos grupos de táxones con hojas liradas, como *B. lyrata*, *B. maritima* y *B. raphanifolia* –que algunos autores (Cosson 1887, Battandier 1888, Maire 1967, Le Floc'h & al. 1999) habían relacionado estrechamente o incluso tratado como sinónimos–, a clados (linajes evolutivos) totalmente distintos.

El capítulo 6 se corresponde con una contribución en la que se reafirma la presencia de *B. maritima* en el norte y este de Túnez y se amplía notablemente su distribución hasta el centro y este de Argelia, mediante la revisión de un amplio número de pliegos de herbario y la realización de un mapa de localidades. Hasta la fecha, la presencia de *B. maritima* (*sensu*

stricto) sólo había sido confirmada por Raffaelli y Ricceri (1989) en escasas localidades del extremo noreste de Túnez.

Finalmente, el capítulo 7 presenta un estudio filogenético de la serie completa y un nuevo tratamiento taxonómico propuesto para las especies que la componen, cuyos resultados son destacables y novedosos. Por una parte, el tipo de inflorescencia, su densidad, la longitud de los nectarios o la longitud del estilo, se revelan como caracteres de elevado valor taxonómico en el rango específico. Por otro lado, se describe una nueva especie del noroeste de Marruecos (entre Larache y Rabat), cuya morfología y ecología se mantienen constantes y bien diferenciadas del resto de entidades marroquíes. Además, los resultados obtenidos contradicen los últimos tratamientos sobre el género en Marruecos (Grau 2002), que identificaban como meras variaciones morfológicas de *B. boetica*, sin valor taxonómico, todas las entidades anuales. Como consecuencia, el nombre *B. eriocarpa* DC. ha sido tipificado y reivindicado para denominar la mayor parte de las entidades marroquíes de la serie, que se propone organizar en 3 táxones varietales que recogen la gran variabilidad morfológica observada. La presencia de *B. boetica* en el norte de África queda, no obstante, confirmada, pero su distribución se limitaría al norte de Marruecos (básicamente al área Tingitana).

Por último, la introducción del estudio molecular ha permitido demostrar, tal y como se intuía desde hacía algunos años, la ausencia de *B. lyrata* en el norte de África—especie que se revela como un buen endemismo ibérico—, así como la presencia de *B. maritima* (*B. lyrata* auct.) en ambas orillas del Mediterráneo, con poblaciones en Italia (incluyendo Sicilia), Argelia y Túnez.

Los aspectos tratados en esta Tesis Doctoral representan una pequeña parte dentro de la dificultad taxonómica que aún encierra el género *Biscutella*. Gran parte de esta complejidad pueden ser estudiada—sobre todo en el complejo grupo de *B.* ser. *Laevigatae*—siguiendo el mismo esquema de trabajo desarrollado en esta Tesis, evaluándose con especial atención los caracteres morfológicos que han resultado más útiles en *B.* ser. *Biscutella*. Sin embargo, las regiones escogidas para el estudio de esta última serie no parecen dar suficiente resolución al aplicarse a especies de *B.* ser. *Laevigatae*, tal y como se ha podido observar en algunos análisis preliminares (no mostrados) realizados por la autora de esta tesis y el grupo de investigación al que pertenece en la UA, por lo que la búsqueda de nuevas regiones, o incluso mejor la aplicación de técnicas de secuenciación de nueva generación (NGS), constituirían un paso más que recomendable para el abordaje del género en su totalidad.

Bibliografía

- Al-Shehbaz, I. A. (2012) A generic and tribal synopsis of the *Brassicaceae* (*Cruciferae*). *Taxon* 61: 931–954.
- Al-Shehbaz, I. A., Beilstein, M. A. & Kellogg, E. A. (2006) Systematics and phylogeny of the *Brassicaceae* (*Cruciferae*): an overview. *Pl. Syst. Evol.* 259: 89–120.
- A.P.G. [= Angiosperm Phylogeny Group] (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linnean Soc.* 161: 105–121.
- A.P.G. [= Angiosperm Phylogeny Group] (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linnean Soc.* 181: 1–20.
- Barrelier, J. (1714) *Plantae per Galliam, Hispaniam et Italiam observatae, iconibus aeneis exhibitae*. Stephanum Ganeau, Paris.
- Battandier, J. A. (1888) Dicotylédones In: Battandier, J. A. & Trabut, L. C. (eds.) *Flore de l'Algérie* 1(1). A. Jourdan & F. Savy, Alger & Paris.
- Battandier J. A. & Trabut L. C. (1902) *Flore analytique & synoptique de l'Algérie et de la Tunisie*. Giralt, Alger.
- Bauhin, C. (1623) *Pinax theatri botanici. Sumptibus & typis Ludovici Regis, Basileae*.
- Beilstein, M. A., Al-Shehbaz, I. A. & Kellogg, E. A. (2006) Brassicaceae phylogeny and trichome evolution. *Am. J. Bot.* 93: 607–619.
- Beilstein, M. A., Al-Shehbaz, I. A., Mathews, S. & Kellogg, E. A. (2008) Brassicaceae phylogeny inferred from phytochrome A and ndhF sequence data: tribes and trichomes revisited. *Am. J. Bot.* 95: 1307–1327.
- Boccone, P. (1674) *Icones & descriptiones rariorum plantarum Siciliae, Melitae, Galliae, & Italiae. E Theatro Sheldoniano prostant apud Robertum Scott Bibliopolam Londinensem, Oxford*.
- Boissier, E. (1854) *Diagnoses plantarum orientalium novarum, ser. 2, part 1. Neocomi* [Como].
- Boulos, L. (1999) *Flora of Egypt* 1. Al-Hadara, El Cairo.

- Burdet, H. M., Charpin, A. & Jacquemoud, F. (1984) Types nomenclaturaux des taxa ibériques décrits par Boissier ou Reuter. V. Convolvulacées à Ericacées. *Candollea* 38: 349–373.
- Candolle, A. P. de (1811) Monographie des Biscutelles ou Lunetières. *Annales du Museum National d'Histoire Naturelle* 18: 292–301.
- Candolle, A. P. de (1821) *Biscutella*. In: Candolle, A. P. de (eds.), *Regni vegetabilis systema naturale [...]* 2. París, Estrasburgo, Londres, pp. 406–417.
- Castroviejo, S. (1982) Números cromosómicos de plantas occidentales. *Anales Jard. Bot. Madrid* 38 (2): 507–513.
- Chase M. W. & Hills, H. G. (1991) Silica gel: an ideal material for field preservation of leaf samples for DNA studies. *Taxon* 40: 215–220.
- Clusius, C. (1583). *Rariorum aliquot stirpium, per Pannoniam, Austriam & vicinas quasdam provincias observatarum historia*. Michaelismesse, Frankfurt.
- Colonna, F. (1616) *Minus cognitarum rariorumque nostro coelo orientium stirpium ekphrasis*. J. Mascardum, Romae, 340 pp.
- Cosson, E. (1873a) *Biscutellae species explanatae et dispositae*. *Bull. Soc. Bot. France* 19: 222–223.
- Cosson, E. (1873b) *Descriptio Biscutellae novae algeriensis*. *Bull. Soc. Bot. France* 19: 224–225.
- Cosson, E. (1887) *Compendium Florae Atlanticae ou Flore des États Barbaresques, Algérie, Tunisie et Maroc* 2. Imprimerie Nationale, París.
- Desfontaines, R. L. (1798) *Flora Atlantica: sive historia plantarum quae in Atlante, agro tunetano et algeriensi crescunt* 2. L.G. Desgranges, París.
- Díez, M. J. (1987) *Biscutella* L. In: Valdés, B., Díez, M. J. & Fernández, I. (eds.), *Atlas polínico de Andalucía Occidental*. Instituto de Desarrollo Regional de la Universidad de Sevilla y Excma. Diputación de Cádiz, Sevilla.
- Doyle, J. J. & Doyle, J. L. (1987) A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11–15.

- Fennane, M. (1999) *Biscutella* L. In: Fennane, M., Tattou, M., Mathez, J., Ouyahya, A. & Oualidi, J. (eds.), *Flore Pratique du Maroc 1*. Institut Scientifique, Université Mohammed V, Rabat, pp 401-404.
- Gardé, A. & Malheiros-Gardé, N. (1953) Contribuição para o estudo cariológico de algumas espécies de Angiospérmicas, I. *Genét. Ibér.* 5: 115–124.
- German, D. A & Al-Shehbaz, I. A. (2008) Five additional tribes (Aphragmeae, Biscutelleae, Calepineae, Conringieae and Erysimeae) in the Brassicaceae (Cruciferae). *Harvard Pap. Bot.* 13: 165–170.
- German, D. A., Friesen, N., Neuffer, B., Al-Shehbaz, I. A. & Hurka, H. (2009) Contribution to ITS phylogeny of the Brassicaceae, with special reference to some Asian taxa. *Plant. Syst. Evol.* 283: 33–56.
- Grau, J. (1999) Nota sobre *Biscutella* en el Norte de Marruecos. *Lagascalía* 21(1): 244–246.
- Grau, J. (2002) *Biscutella* L. In: Valdés, B., Rejdali, M., Achhal El Kadmiri, A., Jury, J. L. & Montserrat, J. M. (eds.), *Catalogue des plantes vasculaires du nord du Maroc 1*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas (C.S.I.C.), Madrid, pp. 259–260.
- Grau, J. & Klingenberg, L. (1993) *Biscutella* L. In: Castroviejo, S., Aedo, C., Cirujano, S., Laínz, M., Montserrat, P., Morales, R., Muñoz Garmendia, F. Navarro, C., Paiva, J. & Soriano, C. (eds.), *Flora iberica 3*. Real Jardín Botánico, C.S.I.C., Madrid, pp. 293–311.
- Guinea, E. (1964) El género *Biscutella*. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 21: 387–405.
- Guinea, E. & Heywood, V. H. (1964) *Biscutella* L. In: Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A., Valentine, D. H., Walters, S. M. & Webb, D. A. (eds.) *Flora europaea* ed. 1, 1. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 325–330.
- Guinea, E. & Heywood, V. H. (1993) *Biscutella* L. In: Tutin, T. G., Burges, N. A., Chater, A. O., Edmondson, J. R., Heywood, V. H., Moore, D. M., Valentine, D. H., Walters, S. M. & Webb, D. A. (eds.), *Flora europaea* ed. 2, 1. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 393–398.
- Gussone, G. (1828) *Florae Siculae prodromus, sive, Plantarum in Sicilia ulteriori nascentium enumeratio secundum systema Linnaeanum disposita 2*. Ex Regia Typographia, Neapoli [Nápoles].

- Halácsy, E. de (1900) *Conspectus florae Graecae 1*. Sumptibus Guilelmi Engelmann, Lipsiae [Leipzig].
- Hayek, A. (1911) Entwurf eines Cruciferensystems auf phylogenetischer Grundlage. *Beih. Bot. Centralbl.* 27: 127–335.
- Hedge, I. C. (1984) *Biscutella L.* In: Davis, P. H. (ed.), *Flora of Turkey and the East Aegean islands*. Vol.1. Edinburgh University Press, Edinburgh, pp. 313–314.
- Hedge, J. (1968) *Biscutella*. In: Rechinger, K. H. (ed.), *Flora Iranica 57*. Akademische Druck und Verlagsanstalt, Graz, Austria, pp. 99–100.
- Heywood, V. H. (ed.) (1964) *Notulae systematicae ad Floram Europaeam spectantes*, n° 4. *Feddes Repertorium* 69: 142–154.
- Humphries, C. J., Murray, B. G., Bocquet, G. & Vasudevan, K. (1978) Chromosome numbers of phanerogams from Morocco and Algeria. *Bot. Not.* 131: 391–406.
- Jafri, S. M. H. (1977) *Brassicaceae*. In: Ali, S. I. & Jafri, S. M. H. (eds.), *Flora of Libya 23*. Al Faateh University, Faculty of Science, Department of Botany, Tripoli, Libya, 205 pp.
- Janchen, E. (1942) Das System der Cruciferen. *Österr. Bot. Z.* 91: 1–28.
- Jordan, A. (1864) *Diagnoses d'espèces nouvelles ou méconnues, pour servir de matériaux à une flore réformée de la France et des contrées voisines*. Tome premier. Première partie. F. Savy, Paris, 355 pp.
- Kamelin, R. V. (2002) *The Cruciferae (brief survey of the system)*. Barnaul, 51 pp.
- Koch, M., Dobes, C., Kiefer, C., Schmickl, R., Klimes, L. & Lysak, M. A. (2007) Supernetwork identifies multiple events of plastid trnF (GAA) pseudogene evolution in the Brassicaceae. *Mol. Biol. Evol.* 24: 63–73.
- Larsen, K & Laegaard, S (1971) Chromosome studies of the Sicilian flora. *Bot. Tidsskr.* 66: 249–268.
- Le Floch, E., Boulos, L. & Vela, E. (2010) *Catalogue synonymique commenté de la Flore de Tunisie*. 2nd Edition. Banque Nationale de Gènes de la Tunisie, Tunis.
- Lindberg, H. (1932) *Itinera Mediterranea, ein Beitrag zur Kenntniss der westmediterranen Flora auf Grund eines Materials von Gefässpflanzen, gesammelt in Tunesien und Sizilien im Jahre 1924 und in Spanien und Marokko im Jahre 1926*. *Acta Soc. Sci. Fenn., Ser. B, Opera Biol.*, 1(2): 1–178, figs. 1–50.

- Linnaeus, C. (1753) *Species plantarum*, 2 vols. Laurentii Salvii, Holmiae [Estocolmo], 1200 pp.
- Linnaeus, C. (1771) *Mantissa Plantarum Altera*. Laurentii Salvii, Holmiae [Estocolmo], ????
- Lobel, M. de (1591) *Plantarum seu stirpium icones*. Antverpiae (ex officina plantiniana), Antwerpen.
- Lysak, M. A. & Koch, M. A. (2011) Phylogeny, Genome, and Karyotype Evolution of Crucifers (Brassicaceae). In: Schmidt, R. & Bancroft, I. (eds.), *Genetics and genomics of the Brassicaceae*. [Plant Genetics and Genomics: Crops and Models 9], pp 1–31.
- Machatschki-Laurich, B. (1926) Die Arten der Gattung *Biscutella* L. sect. *Thlaspidium* (Med.) DC. *Bot. Archiv* 13(1–2) : 1–115.
- Maire, R. (1967) Flore de l'Afrique du Nord 13. [Encyclopédie Biologique 68]. Paul Lechevalier, Paris.
- Malinowski, E. (1911) Monographie du genre *Biscutella* L. I. Classification et distribution géographique. *Bull. Int. Acad. Sci. Cracovie, Cl. Sci. Math., Ser. B, Sci. Nat.* 1910: 111–139.
- Manton, I. (1934) The problem of *Biscutella laevigata* L. *Z. Indukt. Abstammungs Vererbungsl.* 67: 41–57.
- Manton, I. (1937) The problem of *Biscutella laevigata* L. II. The evidence from meiosis. *Ann. Bot.* 1: 439–462.
- Marhold, K. (2011) Brassicaceae. In: Euro+Med Plantbase, the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. Publicado en internet (accesible en: <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/PTaxonDetail.asp?NameId=14297&PTRefFk=7200000>).
- McNeill, J., Barrie, F. R., Buck, W. R., Demoulin, V., Greuter, W., Hawksworth, D. L., Herendeen, P. S., Knapp, S., Marhold, K., Prado, J., Prud'homme Van Reine, W. F., Smith, G. F., Wiersema, J. H. & Turland, N. J. (eds.) (2012) *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code)*. Adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. [Regnum Vegetabile 154]. Koeltz Scientific Books, Königstein.

- Medikus, F. C. (1792) Pflanzen-Gattungen nach dem Inbegriffe sämtlicher Fructificationstheile gebildet. Swan & Götz, Mannheim, 128 pp.
- Meikle, R. D. (1977). Flora of Cyprus. The Bentham-Moxon Trust, Kew.
- Miller, P. (1754) The gardener's dictionary... Agridget ed. 4. London.
- Miller, A. G. & Cope, T. A. (1996) Flora of the Arabian Peninsula and Socotra 1. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- Olowokudejo, J. D. (1985) Scanning Electron Microscopy of fruits in the genus *Biscutella* (Cruciferae). *Phytomorphology* 35: 273–288.
- Olowokudejo, J. D. (1986a) The infrageneric classification of *Biscutella* (Cruciferae). *Brittonia* 38: 86–88.
- Olowokudejo, J. D. (1986b) The taxonomic importance of nectary variation in the genus *Biscutella*. *Feddes Repert.* 97:837–845.
- Olowokudejo, J. D. (1986c) Taxonomic significance of seedling characters in the genus *Biscutella*. *Bol. Soc. Brot.* 59: 5–33.
- Olowokudejo, J. D. (1987) Taxonomic value of petiole anatomy in the genus *Biscutella* L. (Cruciferae). *Bull. Jard. Bot. Natl. Belgique* 57: 307–320.
- Olowokudejo, J. D. (1992a) Morphological variation of fruits and infrutescences in *Biscutella* L. (Cruciferae). *Feddes Repert.* 103 (5-6): 327–337.
- Olowokudejo, J. D. (1992b). Taxonomic significance of leaf indumentum characteristics of the genus *Biscutella* (Cruciferae). *Folio Geobotanica et Phytotaxonomica* 27: 401–417.
- Olowokudejo, J. D. & Heywood, V. H. (1984) Cytotaxonomy and Breeding System of the Genus *Biscutella* (Cruciferae). *Pl. Syst. Evol.* 145:291–309.
- Parisod, G. & Besnard, G. (2007) Glacial in situ survival in the Western Alps and polytopic autopolyploidy in *Biscutella laevigata* L. (Brassicaceae). *Mol. Ecol.* 16: 2755–2767.
- Pignatti, S. (1982) Flora d'Italia 1. Edagricole, Bologna.
- Prantl, K. (1891) Cruciferae. In: Engler, A. & Prantl, K. (eds.), *Dienaturlichen Pflanzenfamilien* 3. Leipzig, pp. 145–206.

- Presl, K. B. (1826) *Flora Sicula, exhibens plantas vasculosas in Sicilia aut sponte crescentes aut frequentissime cultas, secundum systema naturale digestas 1. Sumptibus A. Borrosch, Praga.*
- Poiret, J. L. M. (1789) *Voyage en Barbarie 2. París.*
- Pottier-Alapetite, G. (1979) *Flore de la Tunisie. Angiospermes-Dicotylédones. Apétales-Dialypétales, part 1. Imprimerie Officielle de la République, Tunis.*
- Quézel, P. & Santa, S. (1963) *New flora of Algeria and the desert regions Meridional. French National Center for Scientific Research, Paris.*
- Raffaelli, M. (1985a) Note tassonomiche e corologiche su *Biscutella raphanifolia* Poir. e *B. lyrata* L. ssp. *laxiflora* (Presl) Raffaelli, comb. et stat. nov. *Webbia* 39: 111–118.
- Raffaelli, M. (1985b) Taxonomic rearrangement of *Biscutella lyrata* L. (Cruciferae). *Taxon* 34: 695–697.
- Raffaelli, M. (1990) Sull'appartenenza di *Biscutella lyrata* L. (Cruciferae) alla flora spagnola e sulla sua esclusione dalla flora italiana. *Webbia* 44 (1): 97–105.
- Raffaelli, M. (1991) *Biscutella* L. Ser. *Lyratae* Malin. (Cruciferae) in Italia. Discussione sui caratteri morfologici e tassonomia. *Webbia* 45(1): 1–30.
- Raffaelli, M. (1992) *Biscutella* sect. *Iondraba* (Cruciferae) in the Mediterranean area. *Willdenowia* 22: 19–36.
- Raffaelli, M. & Ricceri, C. (1989) Contribution à la connaissance de la flore de la Tunisie du Centre-Nord. *Candollea* 44: 75–102.
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A. & Huelsenbeck, J. P. (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst. Biol.* 61: 1–4.
- Rouy, G. & Foucaud, J. (1895) *Flore de France 3. Asnières, París, Rochefort.*
- Ruiz de Clavijo, E. (1991) Notas cariológicas sobre algunas especies norteafricanas. *Acta Bot. Malac.* 16: 449–454.
- Schönfelder, P. (1968) Chromosomenzahlen einiger Arten der Gattung *Biscutella* L. *Österr. Bot. Z.* 115: 363–371.
- Schulz, O. E. (1936) Cruciferae. In: Engler, A. & Harms, H. (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien 17B. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig, pp. 227–658.*

- Swofford, D. L. (2002) PAUP* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other methods), version 4.0b10 for Macintosh. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tenore, M. (1811) Flora Napolitana, 1. Napoli.
- The Plant List (2013) The Plant List, version 1.1. Publicada en Internet. (accesible en: <http://www.theplantlist.org>)
- Tournefort, J. P. de (1719) Institutiones rei herbariae. Editio tertia. Typographia regia, París.
- Tremetsberger, K., König, C., Samuel, R., Pinsker, W. & Stuessy, T. F. (2002) Intraspecific genetic variation in *Biscutella laevigata*: New focus on Irene Manton's theory. *Pl. Syst. Evol.* 233: 163–181.
- Vicente, A., Alonso, M. A., Thiébaud, M. & Crespo, M. B. (2015a) Lectotype designation for three North African names of *Biscutella* (Brassicaceae) published by Claude Thomas Alexis Jordan. *Phytotaxa* 212: 236–242.
- Vicente, A., Alonso, M. A. & Crespo, M. B. (2015b) Epitype designation for the name *Biscutella didyma* L. (Brassicaceae). *Phytotaxa* 233: 288–292.
- Vicente, A., Alonso, M. A. & Crespo, M. B. (2016a) Taxonomic circumscription of the N African endemic *Biscutella raphanifolia* (Brassicaceae) based on morphological and molecular characters. *Willdenowia* 46: 411–422.
- Vicente, A., Alonso, M. A., Gautier, L. & Crespo, M. B. (2016b) Revisiting the lectotype of *Biscutella boetica* (Brassicaceae). *Phytotaxa* 268: 291–295.
- Visiani, R. de (1852) Flora dalmatica 3. F. Hofmeister, Leipzig.
- Warwick, S. I. & Al-Shehbaz, I. A. (2006) Brassicaceae: Chromosome number index and database on CD-Rom. *Pl. Syst. Evol.* 259: 237–248.
- Warwick, S. I., Mummenhoff, K., Sauder, C., Koch, M. A. & Al-Shehbaz, I. A. (2010) Closing the gaps: Phylogenetic relationships in the Brassicaceae based on DNA sequence data of nuclear ribosomal ITS region. *Pl. Syst. Evol.* 285: 209–232.
- Willdenow, C. L. (1809) Enumeratio Plantarum Horti Regii Botanici Berolinensis: continens descriptiones omnium vegetabilium in horto dicto cultorum. Taberna Libraria Scholae realis, Berlín.

Willkomm, M. & Lange, J. (1880) *Prodromus florum hispanicae, seu synopsis methodica omnium plantarum in Hispania sponte nascentium vel frequentius cultarum, quae innotuerunt* 3. Stuttgart.

Zohari, M. (1966) *Flora palaestina* 1. The Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Sección I.- Estudios nomenclaturales
Universidad de Alicante

Vicente, A., Alonso, M. A., Thiébaud, M. & Crespo, M. B. (2015) Lectotype designation for three North African names of *Biscutella* (Brassicaceae) published by Claude Thomas Alexis Jordan. *Phytotaxa* 212 (3): 236–242.

ABSTRACT:

In 1864, Alexis Jordan published his *Diagnoses d'espèces nouvelles ou méconnues*, where he described 36 new species of *Biscutella*. Among them, only three species were described from North Africa: *B. algeriensis* Jordan (1864: 318), *B. choulettei* Jordan (1864: 316) and *B. mauritanica* Jordan (1864: 325). In the framework of a revision of western Mediterranean taxa of *Biscutella*, lectotypes are designated below for those three species according to the barcode numbers in their herbarium labels, and some historical notes are also added that support type selection. For typification purposes, Jordan's material conserved at BM, K, LY and P was consulted, as well as relevant material housed at MPU and W. When possible, vouchers examined by Jordan himself were regarded as the best choice for typification.

DOI: <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.212.3.6>

Vicente, A., Alonso, M. A. & Crespo, M. B. (2015) Epitype designation for the name *Biscutella didyma* L. (Brassicaceae). *Phytotaxa* 233: 288–292.

ABSTRACT:

The Linnaean name *Biscutella didyma* was lectotypified in 1964 by a specimen consisting of an incomplete fruiting stem of a plant lacking well developed leaves. This species name, together with its lectotype, was proposed as conserved type for the genus. The taxonomic identity of the lectotype is here shown to be demonstrably ambiguous in the context of *B. sect. Biscutella* (*B. ser. Lyratae*), and might be related to either *B. didyma* var. *didyma* or *B. didyma* var. *ciliata* (*B. didyma* subsp. *apula*). Therefore, in the case that infraspecific taxa are accepted within *B. didyma*, an epitype is designated to warrant further application of the latter name in the sense it is been used in the last decades.

DOI: <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.233.3.6>

Vicente, A., Alonso, M. A., Gautier, L. & Crespo, M. B. (2016) Revisiting the lectotype of *Biscutella boetica* (*Brassicaceae*). *Phytotaxa* 268(4):291–295.

ABSTRACT:

In the series of papers dedicated to typification of the Iberian taxa described by Boissier or Reuter, Burdet et al. curiously selected twice the same specimen to lectotypify two different species: *B. apula* var. [*a*] *megacarpaea* Boiss (and its synonym *B. boetica* Boiss. & Reut.) and *B. megacarpaea* Boiss. & Reut. Accordingly, new *B. boetica* lectotype selection is proposed in this article.

DOI: <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.268.4.8>



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Vicente, A., Villar, J. L., Alonso, M. A. & Crespo, M. B. (en prensa)
Typification of 14 North African names belonging to *Biscutella*
ser. *Biscutella*.

Typification of 14 North African names belonging to *Biscutella* ser. *Biscutella* (Brassicaceae)

ALICIA VICENTE^{1*}, JOSE L. VILLAR¹, M^a ÁNGELES ALONSO¹, MANUEL B. CRESPO¹

¹*Department of Environmental Sciences and Natural Resources & CIBIO (Instituto Universitario de la Biodiversidad), University of Alicante, P.O. Box 99, ES-03080 Alicante, Spain.*

*Author for correspondence: alicia.vicente@ua.es

Abstract

Fourteen names of North African taxa belonging to *Biscutella* ser. *Biscutella*, and described by Candolle, Willdenow and Maire, are here typified in order to allow a better comprehension of this series. Lectotypes are designated from syntypes and original material conserved in the herbaria B, G and MPU. Furthermore, some historical comments are reported to support the type selection.

Introduction

The genus *Biscutella* Linnaeus (1753: 652) comprises about 45–53 species according to the most recent studies (Warwick & Al-Shehbaz 2006, Marhold 2011+, Al-Shehbaz 2012). *Biscutella* ser. *Biscutella* (= ser. *Lyratae* Malin.) includes plants with petals gradually tapering at the base and lateral intrastaminal nectaries.

The relative uniformity of most of the floral and fruiting characters, as well as the big morphological plasticity of those that show variability, have made the genus notorious by its taxonomic difficulty (Guinea & Heywood 1993). These plasticity levels are remarkably high on N African taxa, which has caused a big taxonomic confusion which still remains nowadays.

The taxonomic treatment of two of the N African taxa described at species level, *Biscutella eriocarpa* DC. (1811: 298) and *B. depressa* Willd. (1809: 673), is especially controversial. Thus, *B. eriocarpa* was described on material collected by Broussonet in Morocco. The real

identity of that material remains unknown, and *B. eriocarpa* has been recently considered a synonym of *B. didyma* (Guinea & Heywood 1993, The Plant List 2013) or *B. boetica* (Grau 2002). Furthermore, *B. depressa* is one of the very few taxa belonging to *B. didyma* group, which has been recently considered as an independent entity by several authors (Machatschki-Laurich 1926, Guinea 1964, Boulos 1999), on the basis of its remarkable morphological characters, such as small size and the presence of swollen silicle margin.

Maire (1967), under a very analytic approach, included nearly 30 infraspecific taxa belonging to *B. ser. Biscutella* in his Flore de l'Afrique du Nord, describing numerous new taxa for the series, which were mainly based on highly variable characters such as the fruit size or indumentum. Maire's herbarium and type material are currently kept at MPU, with important sets of duplicates at AL, CAIM, P and PC (Stafleu & Cowan 1981, acronyms according to Thiers 2016) and, even though no publication regarding the typification of these taxa has been made, type revisions have been carried out by authors such as T. Madaule, M. Durand and C. Loup, as can be seen on the labels the "Notula criticae" labels added to Maire's vouchers.

The selection of the 14 names included in the present work is meant to disentangle and clarify the types for the troublesome North African taxa, and is strictly related to the currently ongoing revision of *B. ser. Biscutella*. Therefore, types for 14 North African names in *Biscutella* are designated or highlighted below, and some historical notes are also included in order to support type selection.

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Material and methods

For typification purposes, Maire's material conserved at MPU was consulted, as well as relevant material housed at BC, MA and P. Types are indicated according to the barcode numbers in their herbarium labels and type selection has been based on the International Code of Nomenclature of algae, fungi and plants, ICN (McNeill & al. 2012). Particular issues on holotype specimens were also considered following McNeill (2014).

Results and discussion: typifications

Biscutella eriocarpa DC. (1811: 298).

Holotype: — MOROCCO. “*Biscutella eriocarpa* DC. n. 12” (handwritten). “Teneriffa [strikethrough]; Broussonet 1807” (handwritten) (G00202788 [digital image!]).

Notes: — Candolle (1811: 298) described *Biscutella eriocarpa* from material collected by Pierre Marie August Broussonet at an unspecified location “in itinere trans Hispaniam ad Mogador”. The protologue included a short description together with a reference to an illustration “Tab. IX fig. 2”. Among Candolle’s material at Genève (G-DC), a specimen is found which includes a fragment fully matching the illustration cited in the protologue (Fig. 1). That specimen G00202788 is the only element on which the description was based, and according to the ICN (Art. 9.1, McNeill & al. 2012), it has therefore to be considered the holotype of the name.

Biscutella depressa Willd. (1809: 673).

Lectotype (designated here): — EGYPT. “*B. depressa*; 1” (Schlechtendal’s handwriting). “Hort. Bot. Berol. W” (Schlechtendal’s handwriting) (B–W 11928 -01 0 [digital image!]).

Notes: — Willdenow (1809: 673) described *B. depressa* in a publication in which comprised the descriptions of the plants cultivated in the Royal Botanic Garden of Berlin. No reference to any herbarium material is made in the protologue, which only includes the annotation “Habitat in Aegypto” besides the species description. At Willdenow’s herbarium, kept at Berlin (B), there is one *B. depressa* specimen, with the species name written in the upper right corner of the sheet and “Hort. Bot. Berol. W” annotated in the lower right corner. Since we cannot assure this material was the only upon which the original description was based (Art. 9.1 of the ICN), lectotypification on this specimen (B–W 11928 -01 0) is here proposed.



Fig. 1: Holotype of *B. eriocarpa* (G00202788). Available in Jstor.

B. didyma L. subsp. *lyrata* (L.) Murb. var. *pseudociliata* Maire (1932: 166).

Lectotype (designated here): — MOROCCO. “D^r R. Maire, Iter maroccanum XXI; 1931” (typewritten); *Biscutella didyma* L. subsp. *lyrata* (L.) Murb. var. *pseudociliata* Maire, n. var.; in Anti-Atlante (typewritten); in rupestribus arenaceis montis Fidoust, 2000-2200 m. “Herbier Maire” (typewritten) (MPU002855 [digital image]!).

Notes: — *B. didyma* subsp. *lyrata* var. *pseudociliata* was originally described by Maire (1932: 166) on plants located in “monte Fidoust, ad alt. 2000-2200 m”, in a publication in which no herbarium reference or concrete type designation was made. A specimen extant at MPU, and belonging to Maire’s personal herbarium, is marked as “holotype” in a label signed by T. Madaule, M. Durand and C. Loup. This specimen matches Maire’s protologue and the main

label bears “n. var.” annotated by Maire next to the taxon name. This annotation, nevertheless, does not constitute a concrete type designation since more material with the same indication could have existed and, consequently, this sheet should not be considered as holotype but as original material (Art. 9.1; 9.3 of the ICN), over which lectotypification is here proposed.

***B. didyma* L. subsp. *lyrata* (L.) Murb. var. *pseudomicrocarpa* Maire (1933: 264).**

Lectotype (designated here): — MOROCCO. “D^f R. Maire, Iter maroccanum XXII; 1932” (typewritten); *Biscutella didyma* L. subsp. *lyrata* (L.) Murb. var. *pseudomicrocarpa* Maire; f. odora (Maire’s handwriting); “in Atlante Majore (typewritten); Tizi-n-Tichka, in glareosis schistaceis, 2100 m; corolla ochroleuca odorem Muscari racemosi spirantis; 8 marti” (handwritten). (MPU003200 [digital image!]).

Notes: — Maire described *B. didyma* subsp. *lyrata* var. *pseudomicrocarpa* based on plants growing in two locations: “pâturages pierreux sur les shistes au Tizi-n-Tichka” and “collines de la vallée du Drâa près d’Agdz” without referring to any precise specimen or herbarium. Consequently, any voucher matching the protologue, over which the original description could have been based must be treated as original material (Art. 9.3 of the ICN). One of these specimens, bearing an original label written by Maire, is kept at MPU (MPU003200) and it shows a label by T. Madaule, M. Durand and C. Loup, marking it as “holotype”. As previously exposed, this treatment would be erroneous since the original description was based on, at least, material collected from two locations and no concrete specimen is mentioned in the protologue. Moreover, there exists at least another specimen from this collection, kept at P. Therefore, lectotypification on MPU003200 is here proposed.

Additional type material examined: — P05438226 (isolectotype).

***Biscutella didyma* L. subsp. *apula* (L.) Murb. var. *muscariodora* Maire (1935: 187).**

Lectotype (designated here): — MOROCCO. “D^f R. Maire, Iter maroccanum XXIV; Socio D^{re} E. Wilczek; 1934” (typewritten); “*Biscutella didyma* L. subsp. *apula* (L.) Murb. var. *muscariodora* Maire; Inter Kenifra et Kasba Tadla, in pascuis lapidosis, 700 m, flores ochroleuci

odorem Muscari racemosi spirantis; 15 april” (Maire’s handwriting). “Herbier Maire” (typewritten) (MPU003387 [digital image!]).

Notes: — *Biscutella* var. *muscardiodora* was originally described by Maire (1935:187). In the protologue, no concrete specimen or collector mention was made, and only a single locality was indicated “*in arvis ad radices Atlantis Medii inter Khenifra et Kasba Tadla*” together with the morphological description. Since no concrete specimen indication was made, specimens matching the protologue, upon which it can be shown that the description was based should be considered as original material (Art. 9.3 of the ICN) but not as syntypes (Art. 40 note 2 of the ICN).

Among material belonging to Maire’s herbarium, there is a voucher (MPU003387) collected previously to the publication date and labelled as *B. didyma* subsp. *apula* var. *muscardiodora* whose locality and some flower scent features, annotated by Maire on the label, match with the protologue. The sheet also bears a label indicating it as “holotype”, with the annotation: “*Notulae criticae; autc. T. Madaule, M. Durand & C. Loup; datus: 29/ 06/2004*”. However, since is not possible to make sure this voucher was the only element upon which the description was based –even though the gathering was represented only by this specimen–, according to McNeill (2014) no holotype designation is possible and lectotypification on this voucher is here, therefore, proposed.

B. didyma L. subsp. ***lyrata*** (L.) Murb. var. ***laxiflora*** (Presl.) f. ***chamaecarpa*** Maire (1935: 187).

Lectotype (designated here): — ALGERIA. “*Biscutella didyma* L. subsp. *Lyrata* (L.) Murb. var. *laxiflora* (Presl) Batt. form. *chamaecarpa*; Aïn-Sefra, 13-5-1934; leg. A. Faure” (in Maire’s handwriting). “Herbier Maire” (typewritten) (MPU003389 [digital image!]).

Notes: — Maire (1935) described *B. didyma* f. *chamaecarpa* on two different gatherings collected independently by A. Faure and Wilczek. Therefore, any specimen belonging to those two gatherings has to be considered a syntype (Art. 9.5 of the ICN). Two syntypes are kept at MPU and belong to Maire’s herbarium, both of them marked, on a label, as “syntype” by T. Madaule, M. Durand and C. Loup. The specimen MPU003389, collected by Faure from Aïn Sefra, bears an original label written by Maire where the “*form. chamaecarpa*” is annotated. On the other hand, the sheet MPU003388 belongs to the Series *Wilczed et Gutoit, Plantae in Imperio maroccano orientali* and the original label bears the annotation “*Biscutella lyrata* L.

var. *laxiflora* (Presl) form. *microcarpa* on a handwriting which does not correspond to Maire's. In consequence, among both syntypes we choose here MPU003389 as lectotype since the original label is handwritten by Maire and it bears a concrete reference to form *chamaecarpa*.

Biscutella didyma subsp. *lyrata* var. *maritima* f. *parvivalvis* (Maire 1935: 187).

Lectotype (designated here): — ALGERIA. “D^r R. Maire, Itinera algerica, 1934” (typewritten); *Biscutella didyma* L. subsp. *lyrata* (L.) Murb. var. *maritima* Ten. form. *parvivalvis*; in pascuis arenosis ad Aïn-Sefra; 31-5-1934; leg. A. Faure (handwriting). “Herbier Maire” (typewritten) (MPU003390 [digital image]!).

Notes: — In the protologue of *B. didyma* f. *parvivalvis*, Maire (1935: 187) mentioned a single gathering by A. Faure in Aïn-Sefra. but he did not indicate any particular herbarium or voucher to be considered as type.

One voucher matching the protologue and collected before the original description is part of Maire's herbarium (MPU003390). It bears an original label on Maire's handwritten in which “form. *arvivalvis*” is annotated, even though any reference to the type condition is made. The sheet also bears a second label in which Madaule, Durand and Loup marked the specimen as “holotype”.

According to McNeill (2014), if there is no type indication and only one gathering is mentioned, holotype designation is only correct if there is evidence that only a single specimen existed on the gathering and if it can be established that no other elements were used in the original description. Consequently, designation of this material as lectotype, instead of holotype, seems a more appropriate decision since lack of duplicates at any other herbarium cannot be confirmed.

Biscutella didyma L. subsp. *lyrata* (L.) Murb. var. *suaveolens* Maire (1936: 207).

Lectotype (designated here): — MOROCCO. “Université d'Alger; Herbier de l'Afrique du Nord” (typewritten); “*Biscutella didyma* L. subsp. *apula* (L.) Murb. var. *suaveolens* Maire; Algérie: Ben Chicao, pelouses sur les grès, 1100 m, 19-5-1935, fleurs à odeur de prune blanc-

jaunâtre; D^f R. Maire” (in Maire’s handwriting). “Herbier Maire” (typewritten) (MPU003590 [digital image!]).

Notes: — This taxon was described by Maire (1936: 207) on the basis of material collected from “broussailles, pâturages et forêts claires de *Quercus ilex* L. à Ben-Chicao”. Together with the location, the protologue comprises the plant description, including some details regarding the flower scent. Even though no concrete specimen is designated in the protologue as type, Maire remarked, at the beginning of the publication, that all types are kept at “l’Herbier de l’Afrique du Nord”. A specimen belonging to this herbarium is indicated as “holotype” on a label authored by T. Madaule, M. Durand and C. Loup. It also bears the original label written by Maire which, nevertheless, it does not totally match with the protologue: On the one hand, the var. *suaveolens* is referred to subsp. *apula* instead of *lyrata*. On the other hand, reference regarding the flower scent does not coincide with the protologue description. Consequently, consideration of this sheet as holotype does not seem correct, while it could be considered as original material since the specimen was collected and kept in Maire’s herbarium, previously to the original publication, and it can be assumed that plant description was, at least, partially based on this material. Therefore, the specimen MPU003590, is here selected as lectotype.

***Biscutella didyma* var. *haplotricha* Maire (1938: 406).**

Lectotype (designated here): — MOROCCO. “D^f R. Maire, Iter maroccanum XXVIII; 1937” (typewritten); “*Biscutella didyma* L. subsp. *lyrata* (L.) Murb. var. *haplotricha* Maire; in rupestribus arenaceis inter Sidi-Sbaa et Khatouat. 800 m, 3 – 4; flores inodori e sulfureo ochroleuci” (Maire’s handwriting). “Herbier Maire” (typewritten) (MPU003914).

Notes: — *B. didyma* var. *haplotricha* was described by Maire (1938: 406) based on some plants collected in “rochers de quartzite dans le massif du Khatouat entre boucheron et Oued Zem”. Additionally, at the beginning of the publication Maire specified that the types of the new published taxa were kept into the University of Alger’s Herbaria.

A specimen matching Maire’s protologue and collected previously to the description date is conserved in Maire’s personal herbarium (MPU003914), which was part of the University of Alger’s Herbarium (Stafleu & Cowan 1981). Besides the original label, on Maire’s handwriting, it bears a recent label in which Madaule, Durand and Loup mark this sheet as holotype. In our

opinion, nevertheless, this material cannot be accepted as holotype, but as syntype, since despite being cited in the protologue, it is not specifically designed as holotype and is not possible to assure that was the only material over which Maire based his description (Art. 9.1; 9.3 of the ICN). Therefore, the specimen MPU003914, is here proposed as lectotype.

***Biscutella didyma* L. subsp. *apula* (L.) Murb. var. *scabrida* (Pau & Font Quer) Maire (1945: 92).**

Lectotype (designated here): — MOROCCO. “Dr. Font Quer, Iter Maroccanum 1930; 235. *Biscutella microcarpa* DC. Syst., II, p. 411 (1821); fma. *scabrida*; hab. in arenosis, inter Ceuta et Tetauen, l.d. Rincon de Medik, 4 m alt, 13 martii” (typewritten). “*B. didyma* L. subsp. *scabrida* (L.) Murb. v. *scabrida*; Det. (sic) Maire, *Fl. Afr. N. XIII:133* (handwritten) (BC137361!).

Notes: — In the original description, Marie does not mention any type specimen or herbarium but makes reference to an exiccata: *B. microcarpa* f. *scabrida* Pau & F.Q. in *Font Quer Iter Maroccanum 1930, n°235* (1932), all the specimens comprising the gathering being, therefore, syntypes (Art. 9.5 of the ICN). Among them, we have selected one voucher kept at BC herbarium (BC137361) as lectotype, since it belongs to the personal herbarium of Font Quer.

Additional type material examined: — MPU006772, MA44533 (isolectotypes).

***Biscutella didyma* L. subsp. *apula* (L.) Murb. var. *micraspis* Maire (1945: 92).**

Lectotype (designated here): — MOROCCO. “Dr. Font Quer, Iter Maroccanum 1930; Hab. in quercetis suberis, pr. El Ksar-el-Quebir, 50 m. alt; 27 mart.” (typewritten); “scutas 2-2.5 mm diam” (handwritten). “Herbier Maire” (typewritten) (MPU006771).

Notes: — As in the previous case, Maire referred to the exiccata *B. microcarpa* DC. f. *fructibus glabris* Pau & F.Q. in *Font Quer Iter Maroccanum 1930, n° 236* (1932) in the protologue and, consequently, all the vouchers belonging to the exiccata are syntypes (Art. 9.5 of the ICN). The specimen MPU006771, kept in Maire’s herbarium, has been selected as lectotype due to its good state of preservation and its accuracy with the protologue.

Additional type material examined: — BC137362, MA44534 (isolectotypes).

Biscutella didyma L. f. *parviscutata* Maire & Weiller (Maire 1939: 260).

Lectotype (or perhaps Holotype): — LYBIA. “Dr. R. Maire et M. Weiller, Iter Libycum; 1938” (typewritten); “*Biscutella didyma* l. subsp. *Apula* (L.) Murb. v. *apula* Coss. f. *parviscutata* n. f.” (handwritten); “Cyrena” (typewritten); “in planitie ad meridiem (27 Kil.) oppidi Tokra, solo calcareo; n 98; die aprilis 29” (handwritten). “Herbier Maire” (typewritten) (MPU004115 [digital image!]).

Notes: — R. Maire and M. Weiller described this form (1939: 260) from Cyrenaica, mainly based on the silicle size. In the protologue, together with the description there is an indication: “Cyrénaïque: plaine pierreuse calcaire au S de Tocra (n° 98)”, in which number 98 corresponds to a numeration for the new plants for the Libyan Flora, as pointed out by the authors at the beginning of the publication. Besides, the authors specified that types were kept in “l’Herbier de l’Afrique du Nord de l’Université d’Alger” (currently at MPU).

A voucher (MPU004115) on Maire’s handwriting, labelled with the same location and number is kept at Maire’s herbarium. In addition, “n. f.” is marked by the author next to the taxon name. The sheet also bears a label with the annotation: “Holotype” (handwritten) and “Notulae criticae. Auct. T. Madaule, M. Durand & C. Loup; Herbiers de l’Institut de Botanique-Université de Montpellier” (typewritten). In our opinion, this voucher could only be considered the holotype if no other syntypes are found at any herbaria keeping sets of duplicates which originally belonged to l’Herbier de l’Afrique du Nord de l’Université d’Alger”. Therefore, until no news will be received from the enquired herbaria, we propose the specimen MPU004115 as lectotype.

Biscutella didyma var. *pseudomicrocarpa* Maire f. *orivilla* Maire & Sam. (1939: 9).

Lectotype (or perhaps Holotype): — MOROCCO. “Iter algeriensi-maroccanum; flora maroccana” (typewritten); “6573. *Biscutella didyma* L. var. *pseudomicrocarpa* Maire forma *orivillosa* Maire et Sam. n. f.; atlas major: ad sept. a transitus Tizi-n-Test, in glareosis ad Maison

cantonnière; ca. 200 m. a. m.”(handwritten); “7/4 1936; Gunnar Samuelsson” (typewritten). “Herbier Maire” (typewritten) (MPU006208 [digital image!]).

Notes: — As in the previous case, in the protologue, Maire and Samuelsson (1939: 9) mentioned one concrete voucher number “6573” together with the indicated location, specifying the types belonging to “l’Herbier de l’Afrique du Nord de l’Université d’Alger”. A voucher with the same location and number is kept at MPU, belonging to Maire’s herbarium, in which “n. f.” is annotated besides the taxon name in the main label. In addition, the sheet bears an extra label in which “type” is indicated by Durand, Loup, Madaule and Spitzer. As said in the previous typification, this voucher (MPU006208) could only be considered as holotype if no other duplicates originally comprised at l’Herbier de l’Afrique du Nord can be found and, therefore, it is here proposed as lectotype.

***Biscutella didyma* var. *pseudoalgeriensis* Maire (1938: 406).**

Lectotype (designated here): — MOROCCO. “D^r R. Maire, Iter maroccanum XXVIII; 1937” (typewritten); *Biscutella didyma* L. subsp. *apula* (L.) Murb. var. *pseudo-algeriensis* Maire; in pascuis ditionis Oulad Saïd, solo arenaceo, 200 m; flores inodori, corolla e flavo ochroleuca; 6-4” (Maire’s handwriting). “Herbier Maire” (typewritten) (MPU003915 [digital image!]).

Notes: — Maire described *Biscutella didyma* var. *pseudoalgeriensis* in a publication in which two locations were referred but no concrete voucher or herbarium were mentioned. Two different specimens are kept at Maire’s herbarium, whose locations coincide with those described in the protologue. Additionally, its collection date is previous to the taxon descriptions and, therefore, these two vouchers can be considered original material. Among them, the voucher MPU003915 is here selected as lectotype, since it is nicely conserved and it shows a better developed rosette.

Additional type material examined: — P05438785 (isolectotype); MPU003916

Acknowledgements

We wish to thank the personnel from MPU herbarium, especially to C. Loup (curator), T. Madaule and M. Durand for the previous type selection and its availability online. The FPU grant programme (M^o de Educación, Cultura y Deporte, Spanish Government) is kindly thanked for supporting Alicia Vicente. This research was partly supported by the I+D+i research Project CGL2011-30140 from MICINN (Ministerio de Economía y Competitividad, Spanish Government), and the grants ACIE 13–08 and ACIE 14–01 from Universidad de Alicante.

References

- Al-Shehbaz, I. A. (2012) A generic and tribal synopsis of the *Brassicaceae* (*Cruciferae*). *Taxon* 61: 931–954.
- Boulos, L. (1999) *Flora of Egypt. Vol. 1 (Azollaceae-Oxalidaceae)*. El Caire: Al Hadara Publishing.
- Chase, M.W & Hills, H.G. 1991. Silica gel: an ideal material for field preservation of leaf samples for DNA studies. *Taxon* 40: 215–220.
- Candolle, A. P. de (1811) Monographie des Biscutelles ou Lunetières. *Annales du Museum National d'Histoire Naturelle* 18: 292–301.
- Grau, J. (2002) *Biscutella* L. Pp. 259–260 in: Valdés, B., Rejdali, M., Achhal El Kadmiri, A., Jury, J.L. & Montserrat, J.M. (eds.), *Catalogue des plantes vasculaires du nord du Maroc* 1. Madrid: Consejo Superior de Investigaciones Científicas C.S.I.C.
- Guinea, E. (1964) El género *Biscutella*. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 21: 387–405.
- Guinea, E. & Heywood, V. H. (1993) *Biscutella* L. Pp. 393–398 in: Tutin, T.G, Burges, N.A., Chater, A.O., Edmondson, J.R., Heywood, V.H., Moore, D.M., Valentine, D.H, Walters, S.M. & Webb, D.A. (eds.), *Flora Europaea* ed. 2, 1. Cambridge: Cambridge University Press.
- Linnaeus, C. (1753) *Species plantarum*, 2. Stockholm: Imp. Laurentii Salvii, Holmiae.
- Maire, R. (1932) Contributions à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord 19(1). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord* 23: 166.

- Maire, R. (1933) Contributions à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord 21. *Bulletin de la Société des sciences naturelles du Maroc* 13: 264.
- Maire, R. (1935) Contributions à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord 23. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord* 26: 187.
- Maire, R. (1936) Contributions à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord 24. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord* 27: 207.
- Maire, R. (1938) Contributions à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord 26. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord* 29: 406.
- Maire, R. (1939) Contributions à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord 28. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord* 30: 331.
- Maire, R. (1945). Contributions à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord 34. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord* 36: 92.
- Maire, R. (1967) *Flore de l'Afrique du Nord*. 13. Paris: Paul Lechevalier.
- Maire, R. & Weiller, M. (1939) Contributions à l'étude de la Flore de la Libye Pp: 255-314 in Marie, R. (ed.), Contributions à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord 27. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique* N. 30: 260.
- Maire & Samuelsson (1939) *Plantae maroccanæ novæ vel rarioris*. *Ark. f. Bot.* 29: 9 (1939).
- Marhold, K. (2011+) continuously updated. *Brassicaceae*. in: Euro+Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed> (accessed 1 Feb 2016).
- Machatschki-Laurich, B. (1926) Die Arten der Gattung *Biscutella* L. Sect. *Thlaspidium* (Med.) DC. *Bot. Arch.* 13: 1–115.
- McNeill, J. (2014) Holotype specimens and type citations: General issues. *Taxon* 63(5):1112–1113.
- McNeill, J., Barrie, F. R., Buck, W. R., Demoulin, V., Greuter, W., Hawksworth, D. L., Herendeen, P. S., Knapp, S., Marhold, K., Prado, J., Prud'homme Van Reine, W. F., Smith, G. F., Wiersema, J. H. & Turland, N. J. (eds.) (2012) International Code of Nomenclature

for algae, fungi, and plants (Melbourne Code). Adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. *Regnum Vegetabile* 154: 1–274.

Stafleu, F. A. & Cowan, R. S. (1981) *Taxonomic literature* 3 (ed. 2). A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht. Available at <http://www.sil.si.edu/DigitalCollections/tl-2/index.cfm> [accessed 29 June 2017].

The Plant List (2013) The Plant List. Version 1.1. Published at <http://www.theplantlist.org/> [accessed 10 May 2017].

Thiers, B. (2016+) continuously updated. *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's. Published at <http://sweetgum.nybg.org/ih/> [accessed 1 Jan 2016].

Warwick, S. I. & Al-Shehbaz, I. A. (2006) *Brassicaceae: Chromosome number index and database on CD-Rom*. *Pl. Syst. Evol.* 259: 237–248.

Willdenow, C. L. (1809) *Enumeratio Plantarum Horti Regii Botanici Berolinensis: continens descriptiones omnium vegetabilium in horto dicto cultorum*. In taberna Libraria Scholae realis, Berlín.



**Sección II.- Estudios taxonómicos, corológicos y
filogenéticos**

Vicente, A., Alonso, M. A. & Crespo, M. B. (2016) Taxonomic circumscription of the N African endemic *Biscutella raphanifolia* (*Brassicaceae*) based on morphological and molecular characters. *Willdenowia* 46: 411–422.

ABSTRACT:

Biscutella raphanifolia is a species distributed in N Algeria and Tunisia, characterized by the presence of large, lyrate basal leaves, amplexicaul cauline leaves, and paniculate-branched inflorescences. It has been traditionally considered the only perennial taxon from *B. sect. Biscutella*, lifespan being the strongest argument used to differentiate *B. raphanifolia* from other annual taxa such as *B. algeriensis*, *B. confusa* or *B. didyma* var. *coriophora*, with which it shares both morphological characters and distribution. Reevaluation of morphological characters in the light of phylogenetic trees from plastid (*rpl32-trnL* and *trnV*) and nuclear (ITS region) sequence data support a new circumscription of *B. raphanifolia* to include all those annual taxa. As a result, the new combination *B. raphanifolia* var. *algeriensis* is established, descriptions are provided for both varieties, and synonyms and lectotypes are indicated or designated for the names concerned.

DOI: <http://dx.doi.org/10.3372/wi.46.46309>

Vicente, A., Alonso, M. A., El Mokni, R., El Aouni, M. H. & Crespo, M. B. (2017) Taxonomic notes on native taxa: *Biscutella maritima* (*Cruciferae*) in North Africa. Pp. 136–138 *in*: Sukhorukov, A. P., Verloove, F., Alonso, M. A., Belyaeva, I. V., Chapano, C., Crespo, M. B., El Aouni, M. H., El Mokni, R., Maroyi, A., Shekede, M. D., Vicente, A., Dreyer, A. & Kushunima, M. Chorological and taxonomic notes on African plants, 2. *Botany Letters* 164(2): 135–153.

ABSTRACT: The taxonomy of complicated native African taxa, *Biscutella maritima* (*Brassicaceae*) is discussed. The distribution of *B. maritima* is widened to the most of the coastal areas of NE Algeria and N Tunisia. Morphological differences with regard to other North African members of *Biscutella* ser. *Biscutella* are reported to facilitate the identification of *B. maritima*.

DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/23818107.2017.1311281>



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Vicente, A., Alonso, M. A. & Crespo, M. B. (en preparación).
Approach to the phylogeny of *Biscutella* serie *Biscutella* (*B. ser.*
Lyratae Malin.) based on plastid regions (rpl32-trnI, trnV) and
nuclear ribosomal spacer (ITS).

Approach to the phylogeny of *Biscutella* serie *Biscutella* (*B. ser. Lyratae* Malin.) based on plastid regions (*rpl32-trnI*, *trnV*) and nuclear ribosomal spacer (ITS).

ALICIA VICENTE¹, M^a ÁNGELES ALONSO¹, MANUEL B. CRESPO¹

¹Department of Environmental Sciences and Natural Resources, University of Alicante,
P.O. Box 99, ES-03080 Alicante, Spain

ABSTRACT

Biscutella ser. Biscutella (= *ser. Lyratae* Malin.) comprises plants mostly annual or short-lived perennial, with petals gradually tapering at the base and lateral intrastaminal nectaries. Relatively morphological homogeneity is present on Europe and Asia, whereas a high plasticity in most of the characters traditionally used for taxonomic purposes is found in N Africa, generally leading to overestimation of the number of taxa. The study and re-evaluation of morphological characters, together with the phylogenetic analyses based on two plastid (*rpl32-trnL* and *trnV*) and one nuclear (ITS region) sequence data yielded a new taxonomic proposal for *B. ser. Biscutella*, in which the new species *B. pseudolyrata* is described and the name *B. eriocarpa* is reinterpreted and suggested to represent the high morphological variation found in northern Morocco. In addition, the circumscription of several taxa, such as *B. boetica*, *B. lyrata* or *B. maritima* are revisited. Nomenclatural types, distribution maps and identification keys are reported for the accepted taxa.

KEYWORDS: *Biscutella*, *Brassicaceae*, N Africa, molecular phylogeny, taxonomic proposal.

INTRODUCTION

The genus *Biscutella* (Linnaeus 1753) includes annual herbs or dwarf shrubs distributed throughout Europe, N Africa and SW Asia, and comprises about 45–53 species according to more recent studies (Warwick & Al-Shehbaz 2006, Marhold 2011+, Al-Shehbaz 2012). Two sections morphologically well differentiated are commonly recognized (Guinea & Heywood 1993, Grau & Klingenberg 1993): *Biscutella* sect. *Biscutella* and *B. sect. Jondraba* (Medik.)

DC. (\equiv Jondraba Medik.). *Biscutella* ser. *Biscutella* (= ser. *Lyratae* Malin.), belonging to the former section, comprises plants mostly annual or short-lived perennials, with petals gradually tapering at the base and lateral intrastaminal nectaries (Malinowski 1911, Olowokudejo 1986, Guinea & Heywood 1993) and it is mainly distributed in N Africa, SE Africa and W Europe.

The genus is notorious by its taxonomic complexity, due to the wide variation on vegetative features, with wide interspecific morphological plasticity found in many taxa, and the relative uniformity of flower and fruit characters. Consequently, many contrasting taxonomic treatments are available, according to the criteria adopted by the different authors. This variation is, nevertheless, unequally distributed. Relatively morphological homogeneity can be observed on W Europe and Asia, where *B. didyma* L. is mostly distributed, whereas the biggest morphological plasticity is focused on N Africa.

In recent works, the *B. didyma* group tends to receive a synthetic treatment, many of the species historically described being considered as synonyms of *B. didyma* in several regional Floras (cf. Hedge 1984, Guinea & Heywood 1993). Some of these taxa remain included at infraspecific rank in many floras to comprise the wide variation on fruit surface found in the group. First, plants with glabrous fruits are very often treated as *B. didyma* var. *leiocarpa* (Zohari 1966, Meikle 1977). Furthermore, *B. ciliata* var. *applanata* Mach.-Laur. has been commonly applied to plants with flattened silicles (Machatschki-Laurich 1926, Hedge 1968, 1964), which appears to be the commonest form in the Middle East.

In addition, *Biscutella depressa* is a taxon described by Willdenow comprising small sized plants with silicula margins remarkably swollen, whose morphological features have been considered consistent enough by some authors to treat this taxon at specific (Machatschki-Laurich 1926) or infraspecific (Guinea 1964, Boulos 1999) rank.

Recently, two subspecies of *B. didyma* –subsp. *didyma* and subsp. *apula* Nyman– have been recognised by Raffaelli (1991) to comprise two extremes of variation of the species in the Central Mediterranean basin. In the same work, Raffaelli described *Biscutella morisiana* Raffaelli from Sardinia, to refer to an entity morphologically close to *B. didyma* subsp. *didyma* but differenced by a supposedly peculiar model of silicle. Finally, *B. didyma* subsp. *dunensis* Chrtek & Slavík (1981) has recently been described from sand dunes of Cyprus, based on the small plant size and the constant type of silicle.

The wide morphological variation found in N Africa has received very different taxonomic treatments. On the one hand, Battandier (1888) included 9 taxa to cover all the variability found in *B. ser. Biscutella*, and Maire (1967) recognized in his *Flore de l'Afrique du Nord* nearly 30 infraspecific taxa in the series, producing the most analytic approach to that group ever published. Both treatments are mainly based on fruit size and indumentum and other highly variable characters such as leaf morphology, a fact that contributed to generate more confusion regarding the genus taxonomy. On the other hand, recent Floras of N African countries (Boulos 1999, Jafri 1977, Le Floc'h & al. 2010, Quézel & Santa 1963, Fennane 1999, Grau 2002) usually follow a synthetic approach in which only 1–3 taxa are accepted.

In general terms, the presence of *B. lyrata* L has been traditionally accepted to refer to the N African annual plants with basal lyrate leaves, and many floras include this species under different ranks (Desfontaines 1798, Battandier & Trabut 1902, Maire 1967, Pottier-Alapetite 1979, Le Floc'h & al. 2010). Two decades ago, nevertheless, some authors stated that the presence of *B. lyrata* could not be confirmed on N Morocco, on the basis of the absence of winged staminal filaments in the Moroccan plants (Grau 1999) and this fact was recently confirmed on the first study focused on the genus including molecular analyses (Vicente & al. 2016), which discarded any phylogenetic relationship between the true *B. lyrata* and the African entities. In addition, these authors have recently attributed some lyrate-leaved Algerian and Tunisian plants to different taxa, such as *B. raphanifolia* var. *algeriensis* (Jord.) A. Vicente, M. A. Alonso & M. B. Crespo or *B. maritima* Ten. (Vicente & al. 2016, 2017); the presence of the latter being previously stated by Raffaelli & Ricceri (1989) in NW Tunisia.

The large morphological plasticity of *B. ser. Biscutella* found in Morocco, which Maire (1967) distributed in more than 18 infraspecific taxa, has been attributed in recent Floras to the variability of both *B. didyma* and *B. microcarpa* (Fennane & al. 1999) or *B. boetica* (Grau 2002). Finally, *B. eriocarpa* DC., an African entity described by Candolle (1811) from a specimen collected by Broussonet has often been considered a synonym of *B. didyma* (Guinea & Heywood 1993, The Plant List 2013) or *B. boetica* (Grau 2002), its real identity remaining unknown up to date.

The aim the present work is to study the phylogenetic relationships between the different accepted taxa in *B. ser. Biscutella* and to review the circumscription and taxonomic treatment

of some of them, by using a combination of both morphological and molecular analyses, based on two plastid (*rpl32-trnL*, *trnV*) and one nuclear region (ITS).

MATERIAL AND METHODS

Morphologic study

Morphological study was based on fresh material collected during field work in Spain, Morocco, Algeria, Italy –including Sicily and Sardinia–, Turkey and Tunisia, as well as herbarium specimens conserved at ABH, BC, COA, COFC, G, K, MA, P, SEV and VAL (acronyms according to Thiers 2016+). The principal Mediterranean floras were consulted for taxonomic identification (Battandier 1888, Quézel & Santa 1963, Maire 1967, Pottier-Alapetite 1979, Guinea & Heywood 1993, Grau & Klingenberg, 1993, Pignatti 1982, Hedge 1968) Over 800 herbarium vouchers were visually examined (see Appendix 1) and both qualitative and quantitative analyses were conducted on over 600 of those specimens. The characters observed or measured were selected from those typically used in the literature on the genus (Poiret 1789, Jordan 1864, Malinovski 1911, Guinea 1964, Maire 1967) together with those considered relevant according to our observations and are summarized in Table 3.

In general terms, measurements were made over mature plants, bearing both flowers and well-developed fruiting inflorescences. Fruit measurements were taken only from mature silicles. Six distinct types of indumentum were defined in order to establish a proper arrangement, based on the previous one made by Raffaelli (1991) (Table 1), even though intermediate cases were frequently observed. Pedicel mean was calculated by measuring the first six basal fruits of the panicle terminal branches, and raceme density was obtained by calculating the number of fruits on the firsts 3–5 cm of the terminal branches, depending on the raceme length. The beginning of the inflorescence was considered to be just before the first stem branch, as far as there were no well-developed leaves above it; otherwise, the beginning was considered to be just after the last well-developed leaf. The leaf and fruit indumentum as well as pollen and silicle surface were examined under scanning electron microscope (SEM). Regarding pollen analysis, measures over 15 specimens of *B. ser. Biscutella* were undertaken in the framework of a revision comprising samples from the entire genus (Vicente & al. in prep.).

Table 1. Different models of silicle indumentum in *Biscutella* as considered in the morphological study.

Indumentum type	Trichomes distribution pattern
S1	Surface totally covered by clavate trichomes, including margins, with or without tiny-conical trichomes.
S2	Surface covered with tiny conical-hairs together with clavate hairs in margin and centre, where are longer.
S3	Clavate trichomes distributed only on margin. Generally, lack of tiny-conical indumentum.
S4	Clavate trichomes only present on the central part, with or without tiny-conical indumentum.
S5	Surface only covered with tiny-conical indumentum, with lack of clavate trichomes.
S6	Entirely glabrous silicles.

Molecular analyses

Forty-five samples belonging to 10 taxa of *Biscutella* ser. *Biscutella* were used for phylogenetic reconstruction, using *Lepidium draba* L. (*Cardaria draba* (L.) Desv.) and *Megadenia speluncarum* Vorob. as outgroups. Plant source information and GenBank accession numbers are shown in Table 2. The DNA extraction was made from silicagel-dried leaves (Chase & Hill 1991) or voucher material, according to a modification of the 2× CTAB protocol (Doyle & Doyle 1987). Total DNA was purified using MOBIO minicolumns and kept in 0.1× TE buffer. The study is based on one nrDNA internal transcribed spacer region (ITS) and the cpDNA regions *trp32-trnL* and *trnV* intron. The PCR amplifications of ITS was obtained using the primers ITS5/ITS4 (White & al. 1990), whereas *rpl32-trnL* and *trnV* intron sequences were obtained using the primer pairs *rpl32F/trnL* (Shaw & al. 2007) and *trnV_F/R* (Wang & al. 2003). The amplifications were performed on a reaction volume of 25 µl containing 22.5× ABGene, 1.1× Master Mix, 2.5 mM MgCl₂ (Thermo Scientific Waltham, MA, U.S.A.), 0.5 µl of 0.4% bovine serum albumin (BSA), 0.5 µl of each primer (10 pmol/µl) and 1 µl of template DNA, on a 9700 GeneAmp thermocycler (Applied Biosystems). The PCR programs used were, for ITS: 2 min at 95°, followed by 30 cycles of 95° for 1 min, 53° for 1 min, 72° for 2 min and a final extension of 72° for 5 min; for *rpl32-trnL*: 2 min at 94°, followed by 30 cycles of 94° for 1 min, 56° for 1.5 min, 72° for 10 min and a final extension of 72° for 10 min; and for *trnV*: an initialization step of 3 min at 94°,

followed by 42 cycles of 94° for 1 min, 62° for 1 min, 72° for 1.5 min and a final extension of 72° for 10 min.

Sequencer 4.1 (Gene Codes Corp., Ann Arbor, MI, USA) was used to assemble complementary strands. The DNA regions were aligned using Clustal W, conducted in MEGA 5.02 (Tamura & al. 2011), where minor manual corrections were added. The incongruence length difference (ILD) test (Farris & al. 1994) was implemented in PAUP v.4.0.b10 (Swofford 2002). The gaps were codified with FastGap 1.2 (Borchsenius 2009), according to the method of Simmons & Ochoterena (2000), and added to the DNA matrix as separate partitions.

Maximum parsimony analyses (MP) analyses were conducted in PAUP, assessing MP support by 5000 bootstrap replicates. A Bayesian analysis (BI) was conducted with MrBayes 3.2 (Ronquist & al. 2012) using General Time Reversible (GTR) model. For the three data sets, two simultaneous and independent analyses were performed and the Metropolis coupled Markov chain Monte Carlo were run with four chains for 10×10^6 generations and sampled every 1000 generations. For all the analyses, the first 25 % of the trees were excluded (“burn-in”) and the remaining trees were used to compile a posterior probability (PP) distribution using a 50 % majority-rule consensus. Clades showing bootstrap (BS) values between 50 %–74 % were considered as weakly supported, 75 %–89 % moderately supported and 90 %–100 % strongly supported.

Table 2: Samples included in the phylogenetic analyses of *Biscutella* ser. *Biscutella*.

Code	Taxon	Locality	Voucher	GenBank ref.rpl32-trnL	GenBank ref. trnV	GenBank ref. ITS
<i>L. draba</i> ES	<i>Lepidium draba</i> L.	SPAIN. Alicante	ABH71952	KU746330	KU746332	KU746329
<i>M. speluncarum</i> RU	<i>Megadenia speluncarum</i> Vorob.	RUSSIA. Primorskii Krai, Lozovy	VLA10454	KX943557	KX943556	KX943555
<i>B. psedolyrata</i> MO8	<i>Biscutella psedolyrata</i> Vicente & al.	MOROCCO. Rabat-Salé-Zemmour	ABH 74994	MF521261	MF521296	MF521226
<i>B. psedolyrata</i> MO9	<i>Biscutella psedolyrata</i> Vicente & al.	MOROCCO. Rabat-Salé-Zemmour	ABH 75002	MF521262	MF521297	MF521227
<i>B. psedolyrata</i> MO10	<i>Biscutella psedolyrata</i> Vicente & al.	MOROCCO. Larache	ABH74993	MF521263	MF521298	MF521228
<i>B. erioc.</i> var. <i>riphaea</i> DZ1	<i>B. eriocarpa</i> DC. var. <i>riphaea</i> Vicente & al.	ALGERIA. Tlemcem	ABH 69561	KU570220	KU574029	KU570210
<i>B. erioc.</i> var. <i>riphaea</i> DZ2	<i>B. eriocarpa</i> DC. var. <i>riphaea</i> Vicente & al.	ALGERIA. Plateau Lalla Setti	ABH 59292	MF521239	MF521274	MF521204
<i>B. erioc.</i> var. <i>riphaea</i> MO1	<i>B. eriocarpa</i> DC. var. <i>riphaea</i> Vicente & al.	MOROCCO. Fès -Boulemane	ABH 68408	MF521237	MF521272	MF521202
<i>B. erioc.</i> var. <i>riphaea</i> MO2	<i>B. eriocarpa</i> DC. var. <i>riphaea</i> Vicente & al.	MOROCCO. Meknés, ctra Azrou-Meknés	ABH 68336	MF521264	MF521299	MF521229
<i>B. erioc.</i> var. <i>riphaea</i> MO3	<i>B. eriocarpa</i> DC. var. <i>riphaea</i> Vicente & al.	MOROCCO. Jbel tazzeka	ABH 68350	MF521238	MF521273	MF521203
<i>B. erioc.</i> var. <i>riphaea</i> MO4	<i>B. eriocarpa</i> DC. var. <i>riphaea</i> Vicente & al.	MOROCCO. Oujda	ABH 68371	KU570219	KU574028	KU570209
<i>B. erioc.</i> var. <i>riphaea</i> MO5	<i>B. eriocarpa</i> DC. var. <i>riphaea</i> Vicente & al.	MOROCCO. High Attas, Afourer-Bin-el-Ouidane	MA 625029	MF521240	MF521275	MF521205
<i>B. erioc.</i> var. <i>riphaea</i> MO6	<i>B. eriocarpa</i> DC. var. <i>riphaea</i> Vicente & al.	MOROCCO. Azilal, Djbel azourki	ABH 68360	MF521241	MF521276	MF521206

Cont. Table 2.

Code	Taxon	Locality	Voucher	GenBank ref.rpl32-trnL	GenBank ref. trnV	GenBank ref. ITS
<i>B. erioc.</i> var. <i>pseudociliata</i> bMO7	<i>B. eriocarpa</i> var. <i>pseudociliata</i> (Maire) Vicente & al.	MOROCCO. Marrakech-Tensift-Al Hauz	ABH 69882	MF521266	MF521301	MF521231
<i>B. erioc.</i> var. <i>riphaea</i> MO11	<i>B. eriocarpa</i> DC. var. <i>riphaea</i> Vicente & al.	MOROCCO. From Marrakech to Ouazazat	MA 799996	MF521268	MF521303	MF521233
<i>B. erioc.</i> var. <i>eriocarpa</i> MO12	<i>B. eriocarpa</i> DC. var. <i>eriocarpa</i>	MOROCCO. Chaouia-Ouardigha	ABH 74996	MF521265	MF521300	MF521230
<i>B. erioc.</i> var. <i>pseudociliata</i> MO13	<i>B. eriocarpa</i> var. <i>pseudociliata</i> (Maire) Vicente & al.	MOROCCO. Between Agadir y Tafraoute	SEV 270620	MF521267	MF521302	MF521232
<i>B. erioc.</i> var. <i>eriocarpa</i> MO14	<i>B. eriocarpa</i> DC. var. <i>eriocarpa</i>	MOROCCO. Grand Casablanca	ABH 74998	MF521269	MF521304	MF521234
<i>B. erioc.</i> var. <i>pseudociliata</i> MO15	<i>B. eriocarpa</i> var. <i>pseudociliata</i> (Maire) Vicente & al.	MOROCCO. Souss-Massa-Draa	ABH 74999	MF521270	MF521305	MF521235
<i>B. erioc.</i> var. <i>pseudociliata</i> MO16	<i>B. eriocarpa</i> var. <i>pseudociliata</i> (Maire) Vicente & al.	MOROCCO. Chemaia	SEV 203362	MF521271	MF521306	MF521236
<i>B. boetica</i> MO17	<i>Biscutella boetica</i> Boiss. & Reut.	MOROCCO. Chefchauen	MA 782810	MF521242	MF521277	MF521207
<i>B. boetica</i> MO18	<i>Biscutella boetica</i> Boiss. & Reut.	MOROCCO. Tánger-Tétouan	MA 807348	MF521244	MF521279	MF521209
<i>B. boetica</i> MO19	<i>Biscutella boetica</i> Boiss. & Reut.	MOROCCO. Fahs-Anjra, Ksar-es-Seghir	ABH 69317	MF521245	MF521280	MF521210
<i>B. boetica</i> MO20	<i>Biscutella boetica</i> Boiss. & Reut.	MOROCCO. Chauen, Djebel Kalaa	ABH 68347	MF521246	MF521281	MF521211
<i>B. boetica</i> MO21	<i>Biscutella boetica</i> Boiss. & Reut.	MOROCCO. Tayenza, Forêt Bouhachem	ABH 69331	MF521243	MF521278	MF521208
<i>B. boetica</i> ES4	<i>Biscutella boetica</i> Boiss. & Reut.	SPAIN. Cádiz, Alcalá de los Gazules	ABH 70652	MF521247	MF521282	MF521212

Cont. Table 2.

Code	Taxon	Locality	Voucher	GenBank ref.rpl32-trnL	GenBank ref. trnV	GenBank ref. ITS
<i>B. boetica</i> ES5	<i>Biscutella boetica</i> Boiss. & Reut.	SPAIN. Sedella, ruta Pozancón.	ABH 59820	MF521248	MF521283	MF521213
<i>B. raph.</i> var. <i>algeriensis</i> DZ29	<i>Biscutella raphanifolia</i> Poir. var. <i>algeriensis</i> (Jord.) Vicente & al.	ALGERIA. Médea, Berrouaghia	ABH72640	KU570216	KU574025	KU570206
<i>B. raph.</i> var. <i>algeriensis</i> DZ35	<i>Biscutella raphanifolia</i> Poir. var. <i>algeriensis</i> (Jord.) Vicente & al.	ALGERIA. Blida, Chrea National Park	ABH72641	KU570217	KU574026	KU570207
<i>B. raph.</i> var. <i>raphanifolia</i> DZ10	<i>Biscutella raphanifolia</i> Por. var. <i>raphanifolia</i>	ALGERIA. Wilaya de Tizi-Ouzou	VAL 33967	KU570218	KU574027	KU570208
<i>B. maritima</i> IT1	<i>Biscutella maritima</i> Ten.	ITALY. Sicily, Cerami.	ABH 70575	MF521249	MF521284	MF521214
<i>B. maritima</i> IT2	<i>Biscutella maritima</i> Ten.	ITALY. Calabria. Punta Stalleti	ABH 70571	MF521250	MF521285	MF521215
<i>B. maritima</i> TN1	<i>Biscutella maritima</i> Ten.	ITALY. Nabeul, cap Bon.	MA 797732	KU570214	KU574023	KU570204
<i>B. maritima</i> TN2	<i>Biscutella maritima</i> Ten.	TUNISIA. Rohnia	MA 724301	KU570215	KU574024	KU570205
<i>B. maritima</i> TN3	<i>Biscutella maritima</i> Ten.	TUNISIA. Tabarka	Herb. Fac. Sci. Bizerta	MF521251	MF521286	MF521216
<i>B. didyma</i> GR	<i>Biscutella didyma</i> L.	GREECE. Atica, Cabo Sounion	ABH 58628	KU570212	KU574021	KU570202
<i>B. didyma (morisiana)</i> IT4	<i>Biscutella didyma</i> L.	ITALY (SARDINIA): Siniscola Mte. Albo	ABH 70560	MF521252	MF521287	MF521217
<i>B. didyma (morisiana)</i> IT5	<i>Biscutella didyma</i> L.	ITALY (SARDINIA): Jerzu	ABH 70563	MF521253	MF521288	MF521218
<i>B. didyma</i> IT6	<i>Biscutella didyma</i> L.	ITALY. Puglia, Bari	ABH 70564	MF521254	MF521289	MF521219

Cont. Table 2.

Code	Taxon	Locality	Voucher	GenBank ref.rpl32-trnL	GenBank ref. trnV	GenBank ref. ITS
<i>B. didyma</i> IT7	<i>Biscutella</i> <i>didyma</i> L.	ITALY. Puglia, Martina Franca	ABH 70559	KU570213	KU574022	KU570203
<i>B. didyma</i> TR1	<i>Biscutella</i> <i>didyma</i> L.	TURKEY. Mugla province	ABH 76351	MF521256	MF521291	MF521221
<i>B. didyma</i> TR2	<i>Biscutella</i> <i>didyma</i> L.	TURKEY. Balkesir, Ayvalık Şeytan Sofrası	EGE1 9956	MF521257	MF521292	MF521222
<i>B. didyma</i> CY	<i>Biscutella</i> <i>didyma</i> L.	CYPRUS. District de Paphos	MA526436	MF521255	MF521290	MF521220
<i>B. didyma</i> JO	<i>Biscutella</i> <i>didyma</i> L.	JORDAN. Prov. Ammann, Rücken wenig	GZU 00318728	MF521258	MF521293	MF521223
<i>B. lyrata</i> ES1	<i>Biscutella</i> <i>lyrata</i> L.	SPAIN. Cádiz, Alcalá de los Gazules	ABH 70649	KU570211	KU574020	KU570201
<i>B. lyrata</i> ES2	<i>Biscutella</i> <i>lyrata</i> L.	SPAIN. Cádiz, Alcalá de los Gazules	ABH 70648	MF521259	MF521294	MF521224
<i>B. lyrata</i> ES3	<i>Biscutella</i> <i>lyrata</i> L.	SPAIN. Cádiz, Jerez de la Frontera	MA 790862	MF521260	MF521295	MF521225

RESULTS

Morphological results

Basal and cauline leaves

In general terms, all the groups presented a basal rosette of petiolate leaves, showing different densities (from 3 to more than 20 leaves). Leaf shape usually does not remain a constant character in some groups, since individuals with different leaf morphology can be occasionally found in most taxa. Nevertheless, several general patterns are observed: *Biscutella boetica*, *B. didyma* and some W Moroccan entities, hereinafter *B. eriocarpa* var. *eriocarpa*, generally present oblanceolate and regularly dentate leaves, but occurrence of individuals with pinnatifid or pinnatisect leaves are also relatively common. *Biscutella lyrata*, *B. raphanifolia* and *B. maritima* usually show lyrate leaves, with relatively regular lateral lobes and mostly keeping a broad, rounded and relatively entire terminal lobe (Fig. 1.c and 1.d). Some Tunisian and Algerian specimens of *B. maritima* (e.g. MA746967, MA724301) tend to show spatulate leaves, formed by the reduction of most of the lateral lobes in the regular lyrate leaves; in addition, some deviant *B. maritima* specimens collected from Constantine presented smaller oblanceolate leaves (Fig.1.c.VII). Most of the Moroccan populations belonging to *B. ser. Biscutella*, usually referred to *B. lyrata*, showed pinnatipartite to pinnatisect leaves, mostly lacking a broad and entire terminal lobe. Finally, plants with a very peculiar morphology found on deep sand soils of coastal areas of W Morocco, from Rabat to Larache –hereinafter *B. pseudolyrata*–, mainly showed lyrate leaves with entire terminal lobe, but presenting more irregular teeth or lobes than both the *B. maritima* or *B. raphanifolia* group (Fig. 1.b), whereas some populations of this entity from Rabat (e.g. P04657219, P04745864) showed oblanceolate and long petiolate leaves.

Cauline leaves are sessile and their size decreases upwards, the uppermost being bract-like. *Biscutella pseudolyrata* and *B. maritima* generally lack cauline well-developed leaves. Among the Moroccan population often called *B. lyrata* two clear patterns can be observed. Some population, with a northern distribution, mostly presented well-developed cauline leaves, whereas southernmost individuals always lacked cauline leaves. From now on, the prior will be referred as *B. eriocarpa* var. *riphaea* and the latter as *B. eriocarpa* var. *pseudociliata*. Insertion of well-developed cauline leaves in *B. ser. Biscutella* ranged from attenuate to amplexicaul and, even though some tendencies can be appreciated, it constitutes a

rather inconstant character. However, a clear tendency to present amplexicaul or semiamplexicaul leaves can be appreciated in *B. raphanifolia* individuals.

Indumentum is a constant character all over the series, even though density can vary between individuals. In most cases, plants presented a hirsute indumentum, with short trichomes around 1 mm long distributed on the leaf surface and more densely arranged on the veins, in which they tended to be more rigid and thickened at the base. Some specimens of *B. raphanifolia* var. *raphanifolia* presented, together with the typical indumentum, a villous indumentum with soft and flexuous trichomes often reaching 1.5 mm.

Inflorescence

The 11 types of inflorescence given by Olowokudejo (1992) are here reduced to four, according to the wide range of variation observed.

The type A corresponds to plants presenting a simple raceme, while type B consist of a simple panicle. Both, types C and D, present inflorescences with compound panicle, where the complexity of the branching pattern tends to decrease from the base to the tip. The branching pattern type C consist of double panicle, presenting dyads in, at least, 30 % of the lateral branches. The inflorescences type D consist of a profusely branched panicle, with at least 30 % –commonly overpassing 50 %– of the lateral branches presenting dyads, triads and/or sub-panicles (Fig. 2).

Most of the *B. raphanifolia* specimens –including both varieties–, presented a profusely branched panicle type D, which characterizes that species (Vicente & al. 2016). Consequently, the terminal racemes in those individuals tend to be short and highly numerous (8–30 per stem). Branching pattern was very variable, from B to D, in the remaining groups. Nevertheless, when presenting D branching pattern, the panicle uses to be laxly branched, with up to 8 terminal racemes.

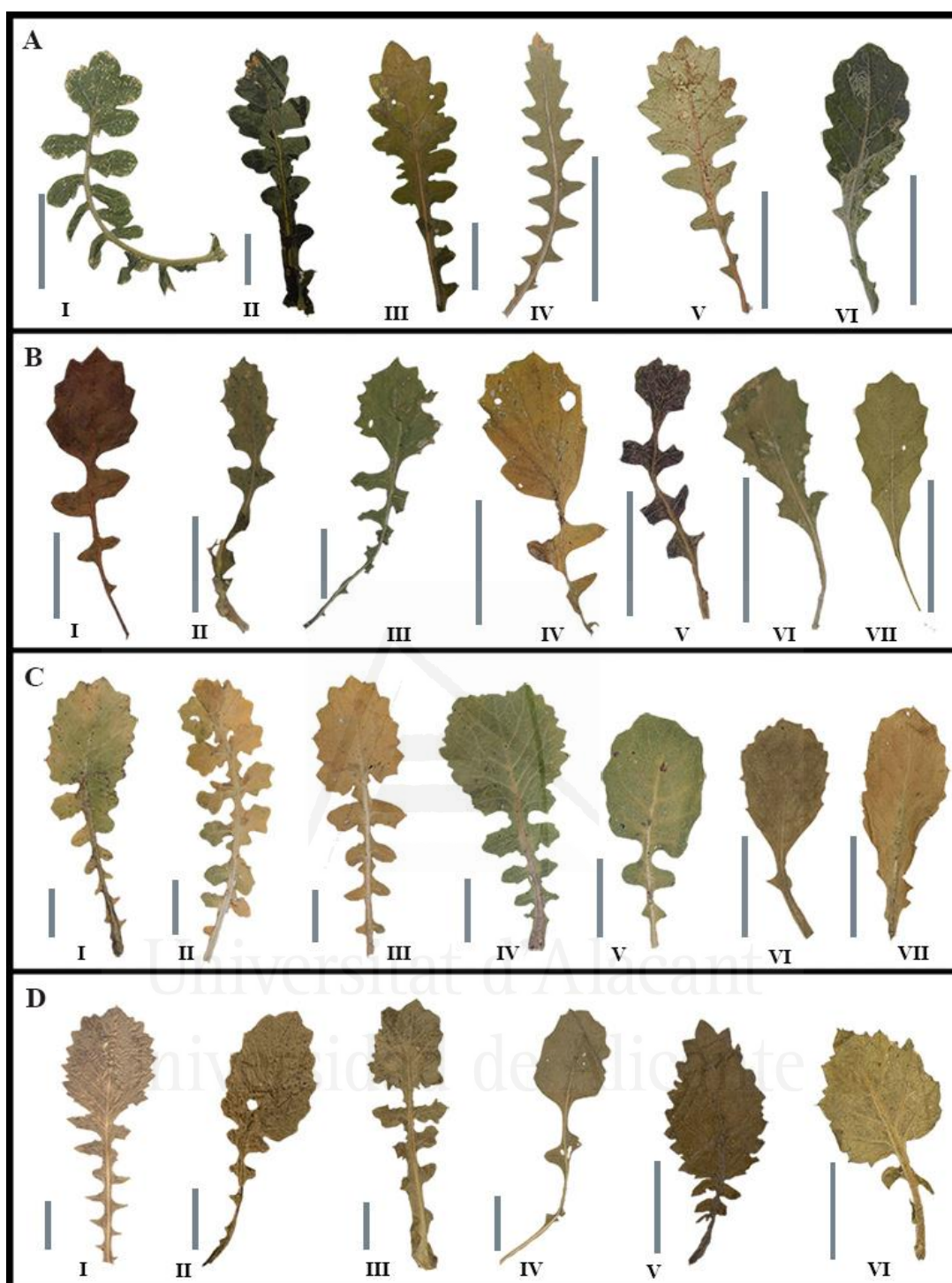


Fig. 1. Leaf plasticity found in some N African taxa of *Biscutella*. A: *B. eriocarpa* var. *riphaea* (I, ABH68371; II, ABH68337; III, ABH68353; IV, ABH59292; V, ABH68339; VI, ABH68354). B: *B. pseudociliata* (I, MA44485; II, ABH74993; III, ABH74995; IV, ABH75002; V, ABH72445; VI, ABH74995; VII, P04657219). C: *B. maritima* (I, ABH70573; II, ABH70558; III, ABH70576; IV, ABH70519; V, ABH70574; VI, P05438830; VII, P05325933). D: *B. raphanifolia* (I, P00166955; II, MPU003730; III, P05438159; IV, P05438188; V, P05438658; VI, ABH72641).

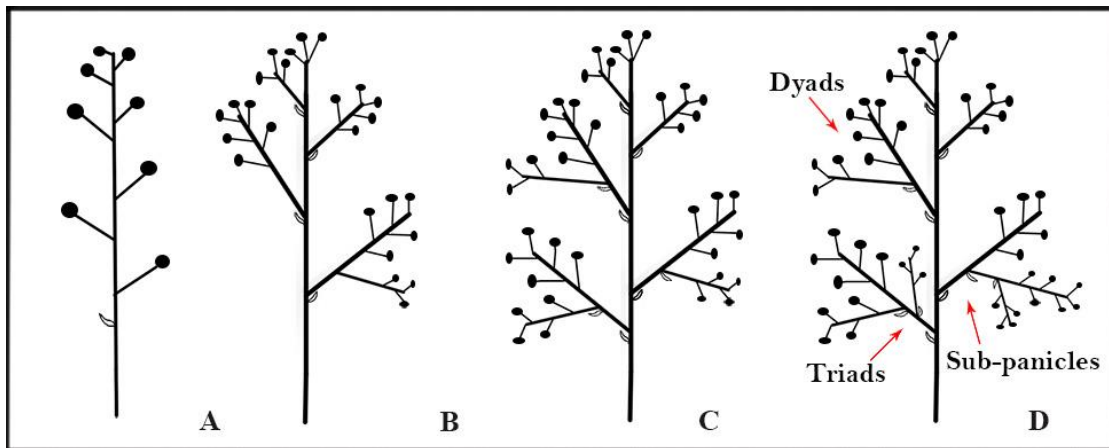


Fig. 2. Branching pattern variability found in *B. ser. Biscutella*.

Fruit density and raceme length

Fruit density and raceme length are related characters with relatively high taxonomic value. Plants belonging to *B. didyma* group usually present condensed racemes (with the relation raceme length/stem length generally being less than 0.2) and high fruit density, even though certain range of variation exists within this group. In contrast, *B. boetica* specimens usually produce elongated racemes in fruit, often reaching half of the total stem length, with density of lower silicles never exceeding 3 fruits/cm. The African taxa *B. eriocarpa* presented dense inflorescences, with 3–10 fruits/cm, whose length can be quite variable, whereas *B. pseudolyrata* usually shows loose racemes.

As said before, *B. raphanifolia* specimens show short and dense inflorescences derived from its peculiar branching pattern. Finally, *B. lyrata* showed a relatively low raceme density (1.5–3.5 fruits/cm) and an elongated fruiting inflorescence (0.21–0.5) while *B. maritima* presents a wide range of fruit density (1.5–4.5(6) fruits/cm) and an intermediate raceme elongation.

Pedicel length and insertion

Biscutella boetica and *B. maritima* generally showed patent pedicels, which may be related to their elongation (pedicel length mean 6.5–9 (10) and (5.5)7–11 respectively). On the other hand, *B. didyma* is characterized by short pedicels, barely exceeding 6 mm long in most individuals, with erect to erecto-patent insertion, even though occasional specimens showed pedicels up to 10 mm long. *B. pseudolyrata* generally presented long (6.5–11 pedicel mean length) and erecto-patent pedicels, while *B. raphanifolia*, *B. eriocarpa* and *B. lyrata* showed intermediate pedicel length.

Most specimens belonging to *B. eriocarpa* var. *pseudociliata* and, to a lesser extent, *B. eriocarpa* var. *riphaea* showed a remarkably unilateral fruiting inflorescence and, in general terms, when presenting bilateral inflorescence, pedicel insertion tended to be erect or erecto-patent. Apart from these two taxa, most individuals of the remaining species in *B. ser. Biscutella* showed bilateral inflorescence, even though some unilateral or almost unilateral racemes were observed in several specimens of both *B. raphanifolia* or *B. boetica*.

Fruit indumentum and margin

Two types of indumentum were found in the *B. ser. Biscutella*. On the one hand, clavate indumentum, with clavate trichomes showing a wide range of length variation, from nearly sessile to clearly elongated up to 300 µm. On the other hand, a minute indumentum formed by recurved and tiny conical hairs more or less densely arranged.

Indumentum resulted very variable in all the taxa (Table 3), which usually presented most of the established types and any kind of intermediate forms. Exceptionally, the type S2 is clearly predominant in *B. boetica*, even though other trichomes distribution, such as S3 and S6, can also appear. This tendency was also observed, to a lesser extent, in *B. eriocarpa* var. *riphaea*, whereas var. *eriocarpa* and var. *pseudociliata* showed wider indumentum variation. On the other hand, some tendency to lack of trichomes was observed in *B. didyma*, in which silicles type S6 and S3 were especially common and a lower indumentum density was generally observed. Most plants of *B. raphanifolia* var. *raphanifolia* showed glabrous silicles, as indicated in the protologue, though var. *algeriensis* showed a wider variation (Vicente & al. 2016).

The specimens from Sardinia belonging to *B. morisiana*, generally showed the type of indumentum described by Raffaelli (1991) –type S3 or S2 with the claviform trichomes very laxly distributed on the central part–, but a certain range of variation was also found, including silicles lacking conical trichomes. Finally, specimens presenting entirely glabrous silicles, historically treated as *B. leiocarpa* DC., were found throughout the genus distribution.

The margin of the silicles showed, in many cases, different grades of widening but even though some tendencies can be appreciated in some groups, this character was usually very variable. Nevertheless, in most of the *B. didyma* individuals from Egypt and Libya the silicle margin presents an extremely remarkable swelling, not found in the rest of specimens. On the

contrary, plants with entirely flattened silicles were found throughout the whole distribution of the series.

Regarding the fruit size, silicles on *B. lyrata* never exceeded 6 mm wide, this being one of its diagnostic characters. Similarly, some specimens bearing silicles up to 6 mm wide were very occasionally found in N Morocco. Furthermore, *B. raphanifolia* var. *raphanifolia* ((8.2)9–15 mm), *B. maritima* ((6.0)7–13 mm) and *B. didyma* (7.0–13.5 mm) produced the biggest silicles. In the latter, plants from Middle East tended to have bigger fruits than specimens from W Mediterranean, but again silicles of all sizes were found in both distribution extremes. In general terms, the Tunisian plants of *B. maritima* showed smaller size than the Italian specimens in all morphological characters.

Style length

Biscutella raphanifolia var. *raphanifolia* presented styles longer (2.6–4.5(5.0)) than the rest of representatives of the series, which usually do not exceed 3.0 mm long. However, when comparing style length and fruit width, more relevant data are revealed. Thus, *B. didyma* showed the smaller relation style length/fruit width, shorter than 0.23 in most cases. Furthermore, *B. boetica*, *B. raphanifolia* or *B. lyrata* showed longer styles in relation to the silicle size (up to 0.4–0.45), and taxa such as *B. ericarpa* var. *eriocarpa*, *B. eriocarpa* var. *pseudociliata* or *B. pseudolyrata* presented a slightly lower relation (from 0.22 to 0.32–0.35).

Stamens with winged filament

The presence of a clear membranous wings in the filaments of medial stamens was observed exclusively in the Spanish individuals belonging to *B. lyrata*, it therefore being a diagnostic character for that species.

Nectary morphology

All taxa belonging to *B. ser. Biscutella* presented four nectary glands: two medial nectaries, located at the base of the medial staminal filaments and two lateral nectaries placed at the base of the lateral filaments, being the medial nectaries extrastaminal and the lateral ones intrastaminal. Thus, the lateral nectaries surround partially the staminal filaments, producing a semi-circular or recurved shape.

Although the medial lateral tended to be inconspicuous or shortly elongated in most cases, the medial ones showed a wide range of length variation which remained constant in some groups. *Biscutella didyma* always presented medial nectaries inconspicuous or shortly elongated, up to 0.2 mm, whereas the remaining taxa usually show elongated ones. The medial nectaries were consistently elongated in all *B. maritima* individuals, reaching (0.4)0.5–0.7(0.8) mm long, and presented a regular clavate shape, generally keeping the same width all along its length. This character is constant and exclusive of the species. *B. pseudolyrata*, nevertheless, also showed elongated nectaries (0.3)0.4–0.6 mm, but usually presenting shorter length and a more unregular shape, with the upper part wider than the base. The rest of the taxa presented variable nectary length, up to 0.4 mm, even though *B. eriocarpa* individuals usually showed shorter nectaries, up to 0.25 mm long.

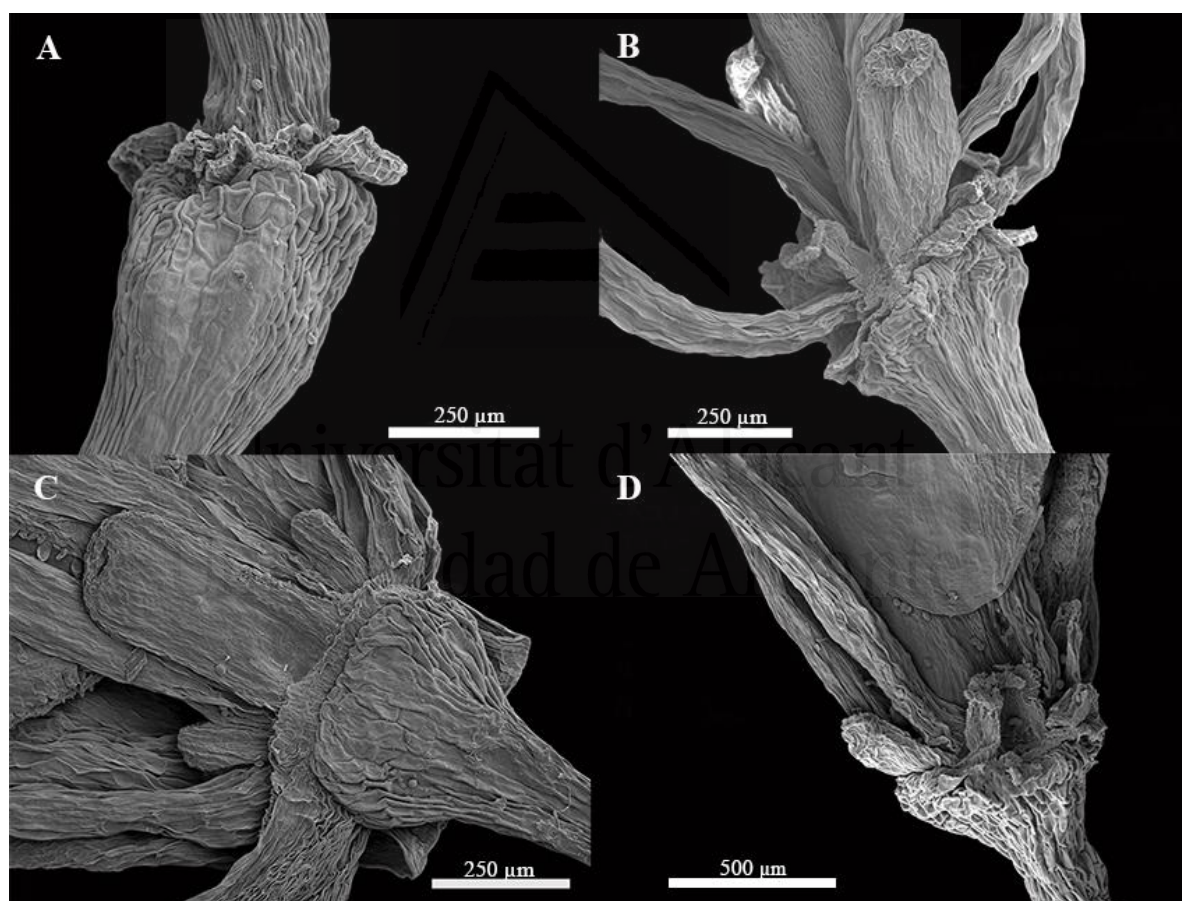


Fig. 3. Nectary variation in *Biscutella* ser. *Biscutella*. A: *B. didyma* (ABH 70569); B: *B. maritima* (ABH 70574); C: *B. pseudolyrata* (ABH 74993); D: *B. eriocarpa* var. *pseudociliata* (ABH 69882).

Pollen morphology

Pollen grains in *Biscutella* are tricolpate, isopolar, with radial symmetry, elliptical in equatorial view and circular and lobed in a polar one, with reticulate surface (Díez 1987). Despite de small number (15) of samples included in the analysis, some tendency could be observed on the pollen size. The 6 samples belonging to *B. didyma* and *B. maritima* showed the larger polar axis length (36.7–43.7 μm), whereas remaining 9 samples of *B. boetica*, *B. lyrata*, *B. eriocarpa* var. *riphaea*, *B. pseudolyrata* and *B. raphanifolia* var. *algeriensis* presented smaller polar axis (25.3–35.0 μm).



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Table 3. Morphological results table, characters selected for its value in the study of *B. ser. Biscutella* are included.

Character	<i>B. didyma</i>	<i>B. raphanifolia</i> var. <i>raphanifolia</i>	<i>B. raphanifolia</i> var. <i>algeriensis</i>	<i>B. maritima</i>	<i>B. pseudolyrata</i>	<i>B. lyrata</i>	<i>B. boetica</i>	<i>B. eriocarpa</i> var. <i>riphaea</i>	<i>B. eriocarpa</i> var. <i>pseudociliata</i>	<i>B. eriocarpa</i> var. <i>eriocarpa</i>
stem length (cm)	(7)15–50(60)	30–100	23–40	15–75	25–45	15–45	20–60(70)	(10)20–50(65)	13–37	13–33
stem indumentum	hirsute at base	hirsute to lanate at base	hirsute at base	hirsute at base	hirsute at base	glabrescent	hirsute at base	hirsute at base	glabrescent to hirsute at base	glabrescent to hirsute at base
leaf indumentum	hirsute	hirsute to lanate	hirsute	hirsute	hirsute	glabrescent, scarcely hirsute	hirsute	hirsute	hirsute	hirsute
basal leaf shape	oblanceolate (pinnatisect)	lyrate-pinnatifid	lyrate-pinnatifid	lyrate-espátulate (oblanceolate)	lyrate to oblanceolate	lyrate-pinnatifid	oblanceolate (pinnatifid)	pinnatifid-pinnatisect	pinnatifid-pinnatisect	oblanceolate, dentate
basal leaf size (cm)	up to 8 × 2	up to 20 × 6	up to 8.5 × 3.5	up to 20 × 6	up to 12 × 3 cm	9 × 3 cm	up to 11 × 3.5	up to 13 × 4.5	up to 7 × 2	up to 6.5 × 2.5
presence cauline leaves	present-absent	present	present (occasionally absent)	absent (occasionally 1)	absent (occasionally 1)	(0)1–5	(0)1–5	1–8	absent (occasionally 1)	(0)1–3
cauline leaves insertion	attenuate	amplexicaul to auriculate	amplexicaul to attenuate	attenuate-semiamplexicaul	attenuate	attenuate	attenuate-semiamplexicaul	attenuate to amplexicaul	attenuate to semiamplexicaul	attenuate to semiamplexicaul
inflor. branching pattern	B–D	profusely branched panicle	profusely branched panicle	B–C–D	(A)B–C(D)	B–C(D)	B–C–D	B–C(D)	B–C(D)	(A)B–C
num. terminal racemes/branch	1–8(15)	8–20(30)	8–20(30)	2–8(15)	1–8	1–8	2–8(15)	2–8(13)	2–8	1–8
raceme length/stem length	0.06–0.25(0.30)	0.05–0.16	0.10–0.25	0.10–0.35	0.19–0.42	0.21–0.5	0.25–0.5 (0.6)	0.15–0.4	0.15–0.32(0.4)	0.10–0.33
pedicel insertion	bilateral erect (to erecto-patent)	erecto-patent	erecto-patent	bilateral, patent to erecto-patent	bilateral erecto-patent	patent to erecto-patent	bilateral, patent to erecto-patent (unilateral)	unilateral or bilateral erect to erecto-patent	unilateral or bilateral erect to erecto-patent	bilateral, patent to erecto-patent

Cont. Table 3.

Character	<i>B. didyma</i>	<i>B. raphanifolia</i> var. <i>raphanifolia</i>	<i>B. raphanifolia</i> var. <i>algeriensis</i>	<i>B. maritima</i>	<i>B. pseudolyrata</i>	<i>B. lyrata</i>	<i>B. boetica</i>	<i>B. eriocarpa</i> var. <i>riphaea</i>	<i>B. eriocarpa</i> var. <i>pseudociliata</i>	<i>B. eriocarpa</i> var. <i>eriocarpa</i>
pedicel length (first 5-fruits mean)	3.0–6(8)	5.3–11	5.4–10.4	(5.5)7–11	6.5–11	5–9	6.5–9 (10)	4.5–8.5 (9.5)	3.5–7.0(8.5)	4.7–9.0
sepals length (mm)	1.3–2.5	1.8–3	1.4–2.6	(1.5)2–3	1.8–3.8	1.3–2.0	1.5–2.5	1.5–2.6	1.5–2.2	1.5–2.5
petals length (mm)	2–5	3–6	2.9–5(6)	(3.5)4–6.5	2.8–5.0 (6.0)	2–4	2.5–5.0	2.3–4.8	2.5–4.3(5.0)	2.5–4.8
staminal filament	not winged	not winged	not winged	not winged	not winged	membranous wing	not winged	not winged	not winged	not winged
median nectary length	inconspicuous or up to 0.20	inconspicuous or up to 0.4 mm	inconspicuous or up to 0.4 mm	(0.4)0.5–0.7(0.8) mm	(0.3)0.4–0.6 mm	up to 0.4 mm	0.2–0.4 mm	up to 0.25 mm	up to 0.25 mm	0.2–0.3 mm
raceme density (fruits/cm)	(2.5)3–9	(1.5)2–5	(1.8)2–4.5	1.5–4.5(6)	1.3–2.8	1.5–3.5	1.5–3(3.5)	(2)3–8	(2.5)3.5–10	(3.5) 4–9
fruit size (mm)	7.0–13.5	(8.2)9–15 × (4.5)5–8	4.5–9(11) × 2.5–6.0	(6.0)7–13	(6.5)7–11	4–6	(4.5)5.0–10	5.5–10(13)	5–9(10)	5.5–10
style length	1.5–2.5(3.0)	2.6–4.5(5.0)	2.0–3.0	2.0–3.5	(1.6)1.9–2.9	1–2(2.5)	1.8–3.0(3.8)	1.5–3.0	1.5–2.5	1.5–2.5
style length/fruit width	0.18– 0.23(0.25)	0.27–0.40	0.28–0.45	(0.23)0.25–0.37	0.22–0.33	0.30–0.40	(0.28)0.30–0.45	0.22–0.40	0.22–0.32	0.22–0.35
fruit indumentum	S1–S6	S6 (S1–S5)	S2 (mostly), S1–S6	S1–S6	S1–S6	S6, S5, S4, S1, usually small and loose; clavate trichomes generally not pedunculate	S2 (mostly), S3, S6	S2, S3, S6	S1, S2, S3 (S6)	S2(mostly), S3, S1

Molecular results

Combination of both cpDNA regions generated a matrix of 2004 characters, of which 1655 were constant, 166 parsimony-uninformative and 183 were parsimony-informative. The MP analysis yielded 4956 most parsimonious trees, with a tree length (TL) of 451, a consistency index (CI) of 0.84 and a retention index (RI) of 0.94 (Fig. 4). One clade formed by *B. lyrata* (100 BS/1.00 PP), with lyrate leaves and Spanish origin, appears at the base of the tree. It is sister to a well-supported clade (95 BS/1.00 PP) formed by the remaining taxa. *Biscutella didyma* nests with *B. maritima* in a very weakly supported clade (68 BS/0.57 PP), and consequently a polytomy with three strongly supported clades –*B. didyma* (clade B), *B. maritima* (clade C) and the clade comprising *B. raphanifolia*, *B. boetica*, *B. eriocarpa* and *B. pseudolyrata* (clades D + E + F)– should be taken into consideration instead. *Biscutella didyma* group comprises three clades apparently following a geographical pattern, whose relationships between them are not adequately resolved. *Biscutella maritima* constitutes a not fully resolved clade and includes some subclades comprising both Italian and Tunisian samples.

The clade comprising the African taxa can be divided into two subclades. On the one hand, *B. boetica* and *B. algeriensis* are strongly supported in the Bayesian analysis (0.99 PP) but weakly supported by the Parsimony one (65 BS). One of the *B. raphanifolia* var. *algeriensis* individuals and *B. raphanifolia* var. *raphanifolia* constitute a clade sister to the second *B. algeriensis* var. *algeriensis* sample. In the *B. boetica* subclade most of the Moroccan specimens formed a clade (66 BS/0.97 PP), while the position of the Spanish samples and one of the Moroccan ones remain unresolved. On the other hand, *B. eriocarpa* and *B. pseudociliata* form a strongly supported clade (clade F, 100 BS/1.00 PP) which is not well resolved, and consequently relationships into the taxa cannot be inferred. Six *B. eriocarpa* var. *riphaea* specimens from Algeria and Morocco form a moderately supported clade (76 BS/0.99 PP). A second clade, also moderately supported, is composed by two specimens of *B. eriocarpa* var. *riphaea* (MO5 and MO6) together with *B. eriocarpa* var. *pseudociliata* (MO7). The three specimens of *B. pseudolyrata* formed the strongest supported clade (98 BS/1.00 PP) in the group. A weakly supported clade comprises two specimens belonging to *B. eriocarpa* var. *eriocarpa* and two *B. eriocarpa* var. *pseudociliata* individuals, collected in relatively close localities. Finally, *B. eriocarpa* var. *pseudociliata* formed a clade whose relationships with the rest of the group remain unresolved.

The ITS matrix included a total of 634 characters, of which 453 were constant, 82 parsimony-uninformative and 99 parsimony-informative. The MP analysis yielded 9500 MP trees, (TL of 227, CI of 0.78 and RI of 0.90). Again, two main clades strongly supported (100 BS/1.00 PP) can be identified on Fig. 5, where the first group corresponds to *B. lyrata* and the second to the remaining taxa. In the latter, two subclades are found, with weak or moderate support. On the one hand, the group comprising *B. didyma*, *B. maritima* and *B. raphanifolia* (clades B + C + D, 75 BS/0.99 PP), on the other hand the group including *B. boetica*, *B. eriocarpa* and *B. pseudolyrata* (53 BS/0.76 PP). In clade B, *B. raphanifolia* formed a strongly supported clade (84 BS/1.00 PP), being a sister group of a bigger subclade comprising *B. didyma* (94 BS/1.00 PP) and *B. maritima* (99 BS, 1.00 PP).

Relationships in clade including *B. boetica*, *B. eriocarpa* and *B. pseudolyrata* are not well resolved, presenting three main groups in a polytomy, according to the lowest support in one of them (– BS/ 0.56 PP). On the one hand, the *B. eriocarpa* var. *pseudociliata* MO13 constitutes a separate branch in an unresolved position; on the other hand, *B. boetica* forms one of the few strongly supported groups in the clade (99 BS/1.00 PP); finally, the group comprising *B. pseudociliata* and the remaining *B. eriocarpa* specimens, which is weakly supported (60 BS/ 0.99 PP) and relationships between the specimens are even less supported than in the plastid matrix.

Application of the Incongruence Length Difference test (ILD) suggested the existence of slight incongruence between data sets ($P = 0.01$). Nevertheless, as both obtained phylogenies did not show at first sight strong differences in their topologies, and also, because some authors (Barker & Lutzoni 2002) argued that combining heterogeneous data can also increase accuracy, even if ILD analyses does not explicitly incorporate that heterogeneity, we merged both plastid and nuclear data to generate a combined phylogeny.

Combination of plastid and nuclear regions generated a matrix of 2638 characters, of which 248 were parsimony-uninformative and 282 parsimony-informative. A total of 9870 most parsimonious trees were obtained, with TL 749, CI 0.80 and RI 0.91 (Fig. 6). As occurred in the plastid tree, relationships into the clade sister to *B. lyrata* are not well resolved, since the group formed of *B. maritima* and the African specimens is very weakly supported (– BS/0.51 PP) and consequently a polytomy formed by three main groups is recognized. Unlike the above mentioned previous trees, *B. raphanifolia* clade is placed alone, and it is sister to the rest of the African taxa, which form in turn a strongly supported clade (89 BS/1.00 PP). This

latter clade, can be divided into two subclades. *B. boetica* forms a strongly supported group (100 BS/1.00 PP), sister of a second clade comprising *B. eriocarpa* and *B. pseudociliata* (100 BS/1.00 PP) which is not fully resolved and shows some polytomies, showing in general terms a topology very similar to the one yielded in the plastid tree.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

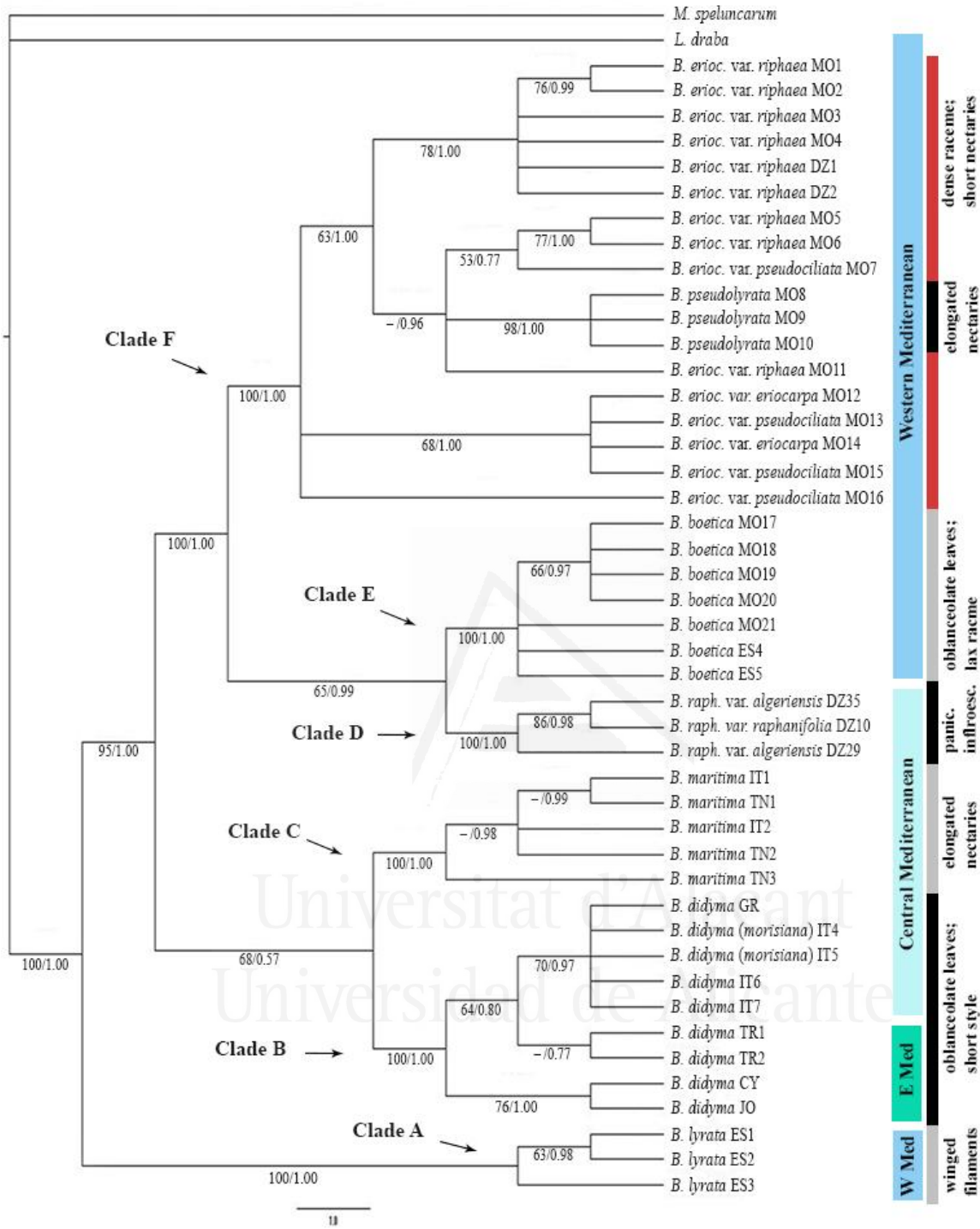


Fig. 4. Phylogenetic tree of *Biscutella* ser. *Biscutella* obtained from the Bayesian inference analysis, based on the combination of *rpl32-trnL* and *trnV* regions. Posterior probabilities and bootstrap support are shown below.

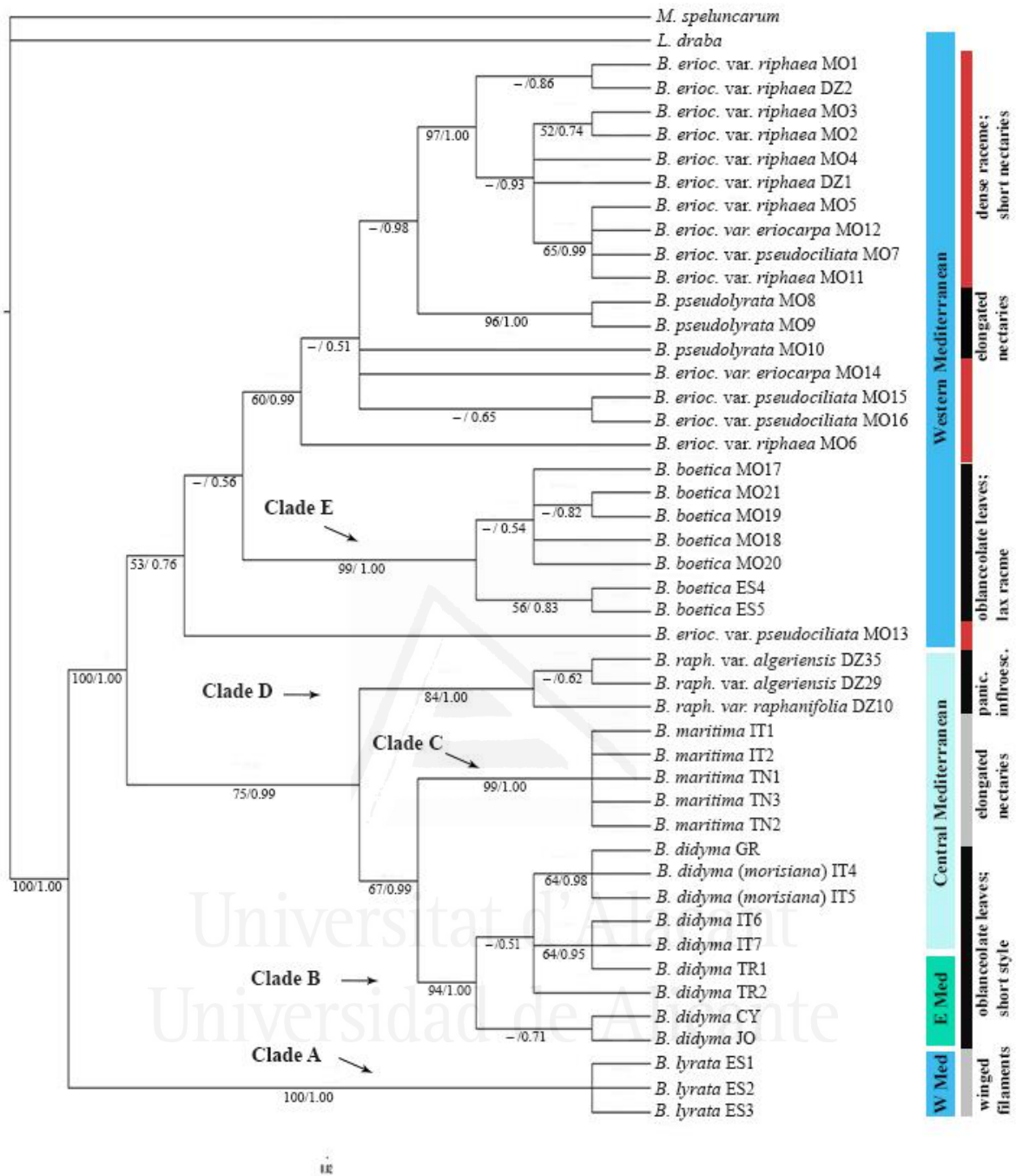


Fig. 5. Phylogenetic tree of *Biscutella* ser. *Biscutella* obtained from the Bayesian inference analysis, based on ITS region. Posterior probabilities and bootstrap support are shown below.

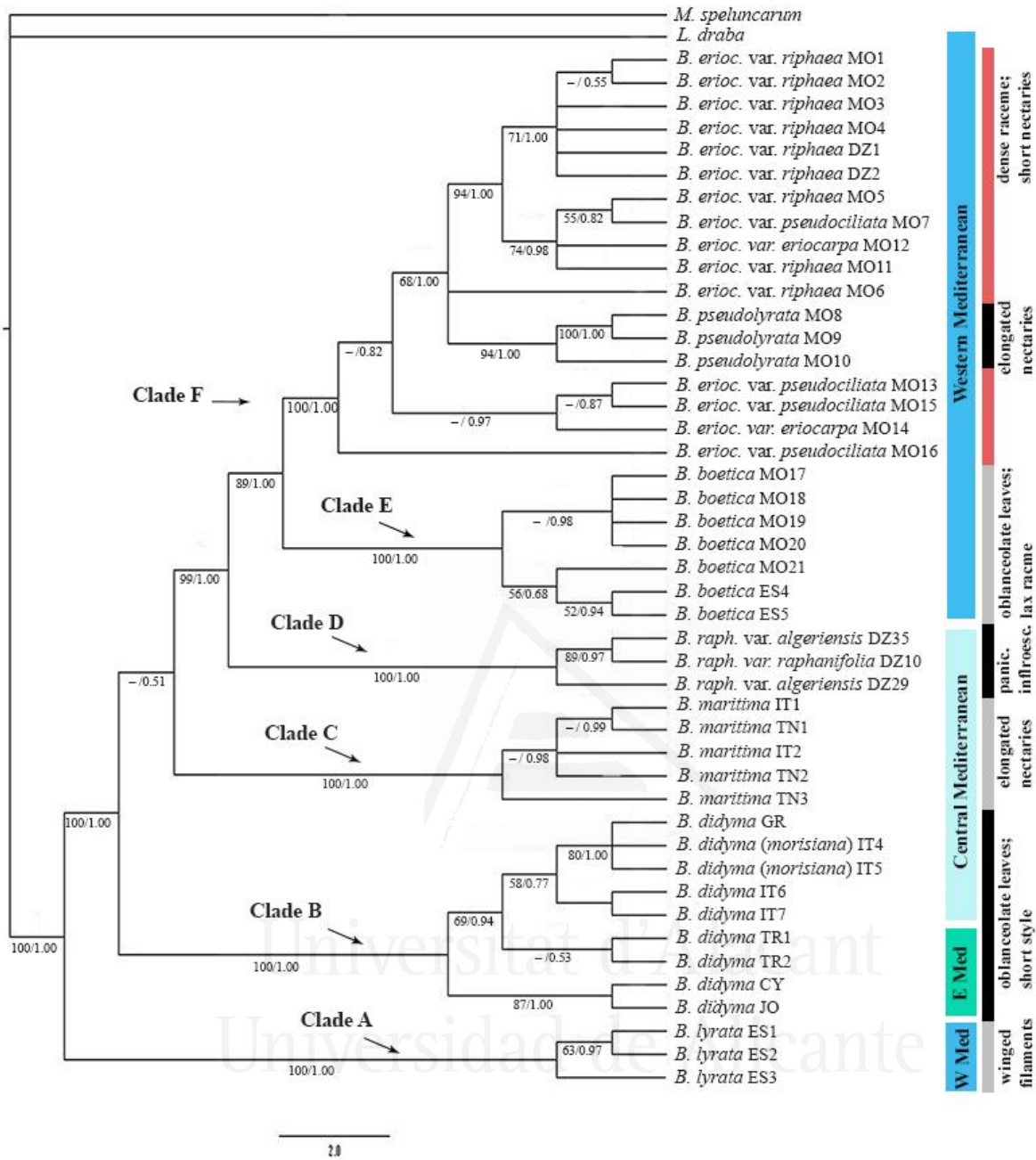


Fig. 6. Phylogenetic tree of *Biscutella* ser. *Biscutella* obtained from the Bayesian inference analysis, based on the combination of both plastid (*rpl32-trnL*, *trnV*) and nuclear (ITS) regions. Posterior probabilities and bootstrap support are shown below.

DISCUSSION

Taxa of *Biscutella* ser. *Biscutella* (= ser. *Lyratae*) is a taxonomically complex group, including morphologically variable entities which have been historically treated in rather diverging ranks (cf. Cosson 1887, Maire 1967, Pottier-Alapetite 1979, Pignatti 1982, Grau & Klingenberg 1993). Most of characters traditionally used to arrange the series have revealed most variable and not always diagnostic for taxonomy. Combination of both morphological and molecular data is being promising for new insights on the specific limits and taxonomic arrangement of taxa in the section (cf. Vicente & al. 2016, 2017). Our results allow recognising several monophyletic groups, which can be rather easily defined by a syndrome of morphological characters, and therefore they can be accepted at different taxonomic ranks. This fact helps to produce a new arrangement more consistent with the observed morphological and molecular variation in the series.

Among all characters measured, only 11 (stem length, basal leaf shape, presence of cauline leaves, inflorescence branching pattern, raceme length and density, pedicel length and insertion, medial nectary length, style length, and presence of winged staminal filaments) were considered informative enough for taxonomical purposes, even though combination of characters is needed to characterize most taxa. Only two characters (presence of winged staminal filaments and medial nectary length) resulted exclusive for two species, *B. lyrata* and *B. maritima* respectively. Despite the differences on the polar axis length found on *B.* ser. *Biscutella* pollen grains, this character is not taken into consideration due to the small number of samples included on the analysis. A study comprising more individuals is needed to determine the real value of this character. (Vicente & al. in prep.).

Biscutella lyrata is a species with relatively constant morphology. It is characterized by its winged staminal filaments which, as remarked by Grau (1999), was an absent character in all the African taxa with lyrate leaves. This fact, together with the outstanding molecular results, would undoubtedly deny the presence of *B. lyrata* in N Africa, it being an endemism exclusive to S Spain. In addition, the basal and isolated position of *B. lyrata* in the phylogenetic trees, together with the chromosome basic number $x = 6$, suggest this species to be the most probable ancestral lineage in the section.

The specimens belonging to *B. didyma* group, form a very well supported clade in all trees, in which inner subclades seems to fit a geographical pattern. Some morphological variations

were observed, with two clear extremes: i) plants presenting developed cauline leaves and some raceme elongation in fruit, and ii) individuals with only bract-like cauline leaves and corymbose raceme. Even though a predominance of the second group can be appreciated in the Balkan Peninsula, a big morphological variability was found, both morphotypes being present in many locations throughout the whole range of the series (e.g. P053844423, P05384419, both from Bastia, Corsica). Combination of morphological and phylogenetic results do not support well enough either the varietal or subspecific rank as proposed by Raffaelli (1991) for these two morphotypes (*B. didyma* subsp. *didyma* and subsp. *apula*). It therefore seems more suitable to treat them as extremes of morphological variation without any taxonomic assignment.

On the other hand, fruit indumentum in the Sardinian *B. morisiana* is slightly variable and not exclusive of the taxa, and consequently it does not seem a character consistent enough to separate these plants as a distinct species. These observations are well supported by the phylogenetic results in which the Sardinian samples are embedded among other members of *B. didyma*, and consequently *B. morisiana* is here better treated as a mere morphological variation of *B. didyma*. Similarly, the presence of both glabrous and flat silicles are characters found throughout the Mediterranean basin, not being consistent enough to define any taxa, as traditionally occurred with *B. leiocarpa* and *B. ciliata* var. *applanata* Mach.-Laur., respectively.

Regarding *B. depressa*, it is morphologically easy to recognize entity with a well delimited distribution: from Cyrenaic peninsula (Lybia) to the Nile river delta (Egypt). The presence of swollen fruit margins is an exclusive character of these plants, found in most of the individuals and absent in the other *B. didyma* representatives. On the other hand, the small plant size, denoted by Machatschki-Laurich (1926), is a constant character in the Egyptian populations, whereas some plants found in Lybia often reached 30–40 cm long. This well delimited distribution and the exclusivity of the swollen silicle point out to the existence of some geographical or ecological isolation, may be caused by proximity to the Sahara and Sinai deserts, and therefore varietal or even subspecific rank could be suitable for this entity. However, further phylogenetic analyses including *B. depressa* samples are needed to provide a definitive taxonomic assignment.

A second group, with very constant morphological characters, comprising Italian and N Tunisian individuals which match *B. maritima*, is characterized by lyrate basal leaves,

absence of well-developed cauline leaves, generally long and patent pedicels and, most importantly, the presence of highly elongated ((0.4)0.5–0.7(0.8) mm) medial nectaries, which constitutes an exclusive character in the genus, only being similar in some *B. pseudolyrata* specimens (NW Morocco). Despite the geographical variation appreciated, such as smaller size and broad leaf shape plasticity in N African individuals, combination of characters allows proper identification of *B. maritima*.

In addition, the revision of some material at P and K, highlighted that in the M. Choulette exiccata, *Frag. flor. Algeriensis* n° 9, two different entities are comprised: on the one hand, *B. maritima* specimens (e.g. P05438288, P05438293, P05438858), and on the other hand, *B. raphanifolia* var. *algeriensis* (K, LY0003809).

As remarked by Vicente & al. (2016), N African plants with lyrate leaves, absence of highly elongated medial nectaries and inflorescence in profusely branched panicle, belong to *B. raphanifolia* and two varieties comprise the two extremes of variation. This species has a very changing position in all trees and, therefore, relationships of this taxon with other species remain still unknown.

The Spanish *B. boetica* specimens showed a relative constant morphology, with oblanceolate and regularly dentate leaves, and inflorescence usually bilateral and loose, with patent pedicels. Only some populations from N Morocco presenting similar morphology but a wider range of plasticity, nested together with the Spanish samples in the phylogenetic trees on a very strongly supported clade, whereas remaining Moroccan specimens showing pinnatipartite to pinnatisect leaves or dense racemes formed a clade sister to the former. Consequently, only northern populations actually belong to *B. boetica*, those results being contrary to the latest treatments on N Moroccan floras (Grau 2002), which considered all the Moroccan annual entities as part of a morphologically widely circumscribed *B. boetica*. Even though, some Moroccan *B. boetica* specimens exhibited some typical characters of *B. eriocarpa* var. *riphaea*, such as pinnatifid leaves or unilateral racemes, the entire combination of characters and the position on the phylogenetic trees confirm them as the southernmost representatives of the species.

Some populations from the Atlantic coastal areas of W Morocco (from Larache to Rabat), growing on sandy soils, presented a very distinct morphology, which clearly differentiated them from the surrounding *B. eriocarpa* populations, such as lower density of racemes, lack

of cauline leaves or presence of elongated medial nectaries ((0.3)0.4–0.6 mm) often with claviform shape, quite thickened in the upper part. These plants are here accepted as a new species, a solution that can be controversial in the light of our phylogenetic trees, since the clade formed by these plants in plastid and combined trees appears mixed with other *B. eriocarpa* groups into a bigger clade not well resolved. However, the specific rank seems the best solution according to several reasons. First, the outstanding and unique combination of morphological characters differentiating *B. pseudolyrata* and *B. eriocarpa*, which makes extremely difficult their eventual inclusion within a single taxon (*B. eriocarpa*) which will bring its morphological variation to an unpracticable point. Second, the position of the three *B. pseudolyrata* samples in a strongly supported clade in plastid and combined trees (98 BS/1.00 PP and 94 BS/1.00 PP respectively) does not totally fit geographical patterns, since localities MO8 and MO9 of *B. pseudolyrata* are closer to *B. eriocarpa* var. *ericarpa* MO14 than to *B. pseudolyrata* MO10 and *B. pseudolyrata* MO8 keeps the same distance with MO12 and MO2, both belonging to *B. eriocarpa*, than with locality MO10, of *B. pseudolyrata* (Fig.7). The Font Quer's (1932) exsiccata *Iter maroccanum* 1930 n° 233 and n° 234, attributed to two forms of *B. didyma*, belong to this species.

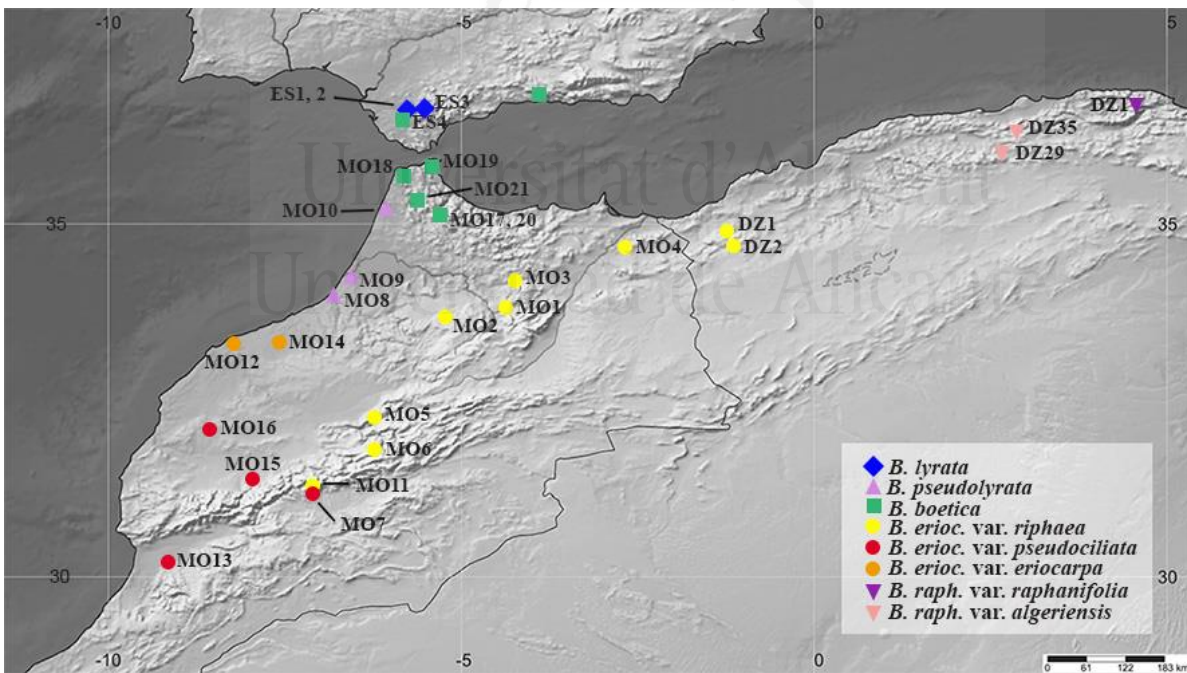


Fig. 7. Locality map of the Spanish, Moroccan and Algerian specimens included in the molecular analyses.

The remaining N African samples can be accommodated in a single species, *B. eriocarpa* DC., which can be arranged into three varietal taxa sharing some characters such as the very dense

racemes (3–10 fruits/cm). However, this aggregate shows a wide morphological variation in the leaf division and distribution on stems or pedicel insertion pattern. First, *B. eriocarpa* var. *eriocarpa* applies to the variety with the smallest distribution (western coast of Morocco) and the only one with oblanceolate dentate leaves and almost bilateral inflorescence, therefore it perhaps not being the best representative of the whole species concept. However, the morphological study of holotype of that name gathered near Mogador (G00202788; cf. Vicente & al. in press), as well as material from the western coast of Morocco, allows us to confirm that it has the priority at specific rank for the whole aggregate, according to Art. 11.4 of the *Melbourne Code* (ICN, McNeill & al. 2012). Secondly, *B. eriocarpa* var. *riphaea* (described here as new) usually presents large plant size and shows mostly pinnatipartite to pinnatisect (rarely subentire) basal leaves, with some to many developed cauline ones, often bearing unilateral inflorescence. It is mainly distributed in central and northern Morocco, reaching the western border of Algeria. Thirdly, with a southern distribution mostly located along the Atlas Mountain range to the neighbouring desert territories, *B. eriocarpa* var. *pseudociliata* usually shows constant characters through its distribution area, such as small plant size, pinnatipartite to pinnatisect leaves arranged in a quite condensed rosette, lack of cauline leaves, unilateral inflorescences, or presence of numerous stems in many individuals.

However, a broad morphological variation is observed into the group, with many intermediate individuals in areas where these three taxa coexist. This fact, together with the obtained molecular results, in which specimens belonging to the three varieties appear together in several clades, point out to the prevalence of hybridation, typical of recently diversified lineages and lack of geographical or ecological isolation. Accordingly, we consider varietal rank to be the most suitable option for these taxa, since isolation (mostly geographical or ecological) is usually assumed as necessary to recognition of higher taxonomic ranks (Avice & Ball 1990, Hamilton & Reichard 1992, Crespo & al. 1998, Ellison & al. 2014).

Further molecular work, with the use of New Generation Sequencing techniques, will surely offer in the future better resolved relationships within the clade of *B. eriocarpa*. In the meantime, the results shown in the present contribution render a suitable scenario to produce a new arrangement, in which the accepted taxa are phylogenetically consistent and can be distinguished on the basis of a syndrome of morphological characters. Below it is presented the taxonomic proposal for *Biscutella* ser. *Biscutella*, a Mediterranean endemic group showing its higher diversity in the mountains of C and SE Mediterranean basin.

Taxonomic arrangement of *Biscutella* ser. *Biscutella*

Biscutella lyrata L., Mant. Pl. Alt.: 254 (1771)

≡ *B. didyma* var. *lyrata* (L.) Coss., Bull. Soc. Bot. France 19: 223 (1872) ≡ *B. didyma* subsp. *lyrata* (L.) Nyman, Consp. Fl. Eur.: 59 (1878)

= *B. microcarpa* DC., Ann. Mus. Hist. Nat. 18: 298 (1811) ≡ *B. apula* var. *microcarpa* (DC.) Boiss., Voy. Bot. Espagne 2: 56 (1839) – Holotype: FI018213 [digital image!]

= *B. scutulata* Boiss. & Reuter, Diagn. Pl. Orient. ser. 2, 1: 41 (1854) – Lectotype (designated by Burdet & al. 1984: 358): G00389119!

= *B. patulipes* Jord., Diagn. Esp. Nouv.: 320 (1864) – Lectotype (designated by Thiébaud & al. 2016: 110): LY0009625 n.v.

= *B. microcarpa* var. *taraxacifolia* Kunze in Flora 29: 694 (1846) [Chloris Austro-Hispanica: 48 (1846)] – Lectotype (designated here): COI00044218 [digital image!]

– *B. tumidula* Lag. ex DC., Syst. Nat. 2: 411 (1821), nom. inval. pro syn.

Lectotype (designated by Raffaelli 1985: 696): LINN 831.3.

Ind. loc.: “Hispania, Sicilia”.

Description:

Annual plants, 15–45 cm tall. Stem 1–6, glabrescent at the base. Basal leaves, 5–14, rosulate, lyrate–pinnatifid, up to 9 × 3 cm, with terminal lobe usually broadly ovate, glabrescent to laxly hirsute. Cauline leaves (0)1–5, sessile, well developed. Inflorescence in rather loose racemes, bilateral, elongated in fruit up to ½ of the total stem length, bearing 1.5–3.5 fruits/cm at the base; pedicels patent to erect-patent in fruit, 4.5–11 mm long. Sepals 1.3–2.0 mm long; petals 2–4 mm long, gradually attenuated at the base. Medial staminal filaments with a wide membranous wing. Medial nectaries clearly elongated, up to 0.4 mm long. Style 1–2(2.5) mm long. Silicles 2–3.2 × 4–6 mm, with narrow swollen rings at margin; surface glabrous to covered with conical and/or clavate trichomes, usually shortly pedunculate.

Distribution: Endemic to the western Iberian Peninsula (Spain: Cádiz province; references from Huelva and Málaga provinces have not been confirmed).

Habitat: Coastal pine tree forests and grasslands, usually on siliceous sandy soils. 10–600 m.

Chromosome number: $2n = 12$ (Manton 1937, Olowokudejo & Heywood 1984, Santa Bárbara & al. 1994).

Biscutella maritima Ten., Fl. Napol. 1: 38 (1811)

≡ *B. lyrata* var. *maritima* (Ten.) Arcang., Comp. Fl. Ital.: 62 (1882) ≡ *B. lyrata* subsp. *maritima* (Ten.) Raffaelli in Taxon 34: 697 (1985) ≡ *B. didyma* subsp. *lyrata* var. *maritima* (Ten.) Batt., Fl. Algérie: 38 (1888)

= *B. marginata* Ten., Fl. Napol. 1: 38 (1811) – Type: n.v.

= *B. laxiflora* C. Presl ≡ *B. didyma* subsp. *lyrata* var. *laxiflora* (C. Presl) Batt., Fl. Algérie: 38 (1888) ≡ *B. lyrata* subsp. *laxiflora* (C. Presl) Raffaelli in Webbia 39: 114 (1985) – Type: n.v.

= *B. erucifolia* Rchb., Iconogr. Bot. Pl. Crit. 7: 5 (1829) – Holotype (indicated here): Icon 828, tabula DCVII

– *B. choulettei* Jord., Diagn. Esp. Nouv.: 316 (1864), pro parte

– *B. lyrata* auct., non L.

Lectotype (designated by Raffaelli 1991: 16): “*Biscutella maritima* Nob., Capri” (Herb. Tenore, NAP).

Ind. loc.: “L’ho raccolta nell’isola di Capri, sopra gli scogli imminenti al litorale, nel luogo detto l’Ungua del cavallo”.

Description:

Annual (occasionally short-lived perennial) plants, 15–75 cm tall. Stem 1–10, hirsute at the base. Basal leaves, 5–13(25), densely rosulate, lyrate to spatulate due to the lateral lobes diminution, up to 14(20) × 4.5(6) cm, with terminal lobe broadly ovate, occasionally oblanceolate, hirsute, with hairs mainly distributed on nerves. Cauline leaves absent. Inflorescence in rather dense racemes, bilateral, with up to 10(15) terminal racemes per stem elongated in fruit, bearing 1.5–4.5(6) fruits/cm at the base; pedicels generally patent in fruit, erect-patent to a lesser extent, (5)6–12 mm long. Sepals (1.5)2–3 mm long; petals 3.5–6.5 mm long, gradually attenuated at the base. Staminal filaments filiform. Medial nectaries always elongated, from (0.4)0.5–0.7(0.8) mm long, usually cylindrical. Style 2–3.5 mm long. Silicles

(3)3.5–6 × (6)7–13 mm, margins flat to slightly thickened; surface covered with clavate and/or minute conical trichomes, with a broad range of distribution patterns, from glabrous to entirely covered with both types of trichomes.

In general terms, plants for Tunisia show smaller size (15–30 mm) and/or smaller fruits and petals. Some Algerian individuals produce oblanceolate subtire leaves, but combination of characters, such as branching pattern, and nectary or pedicel length, easily allow recognition of those individuals as belonging to *B. maritima*.

Distribution: Western coast of the Italian Peninsula, Sicily, N Tunisia and E Algeria.

Habitat: Coastal forest, grassland and open shrubby vegetation. 50–1000 m.

Chromosome number: $2n = 16$ (Larsen & Laegaard 1971, Olowokudejo & Heywood 1984, Fiorini & Raffaelli 1990).

Biscutella raphanifolia Poir., Voy. Barbarie 2: 198 (1789)

Lectotype (designated by Raffaelli 1985: 114): P00166955!, specimen on the right side of the sheet.

Ind. loc.: “Barbarie” [Tunisia-Algeria].

Description:

Annual or perennial plants, 23–100 cm tall. Stems 1–4, hirsute to lanate at base. Basal leaves, 4–10, in a rosette, mostly lyrate, punctually pinnatipartite, up to 20 × 6 cm, with broad entire terminal lobe, hirsute to lanate. Well-developed cauline leaves generally present 1–4, occasionally absent, amplexicaul to attenuate. Inflorescence in profusely branched panicle, generally yielding more than 8 terminal racemes per stem, with short racemes bearing (1.5)2–5 fruits/cm at the base; pedicels 4.5–13 mm, mostly bilateral, erecto-patent. Sepals 1.4–3 mm long; petals 3–6 mm long, gradually attenuated at the base. Staminal filaments filiform. Medial nectaries inconspicuous or elongated up to 0.4 mm. Style 2–4.5 (5.0) mm long.

Silicles with a wide range of variation, 2.5–8 × 4.5–15 mm, from totally glabrous to mostly covered with tiny conical-hairs together with clavate hairs in the central part and on margins.

Distribution: NE Algeria and NW Tunisia, from Theriet el Had to Oued el Hadjar.

Habitat: Grasslands, disturbed ground, and open shrubby or forest vegetation. 10–1800 m.

Chromosome number: ?

Biscutella raphanifolia* Poir. var. *raphanifolia

≡ *B. lyrata* var. *raphanifolia* (Poir.) Arcang., Comp. Fl. Ital.: 62 (1882) ≡ *B. didyma* var. *raphanifolia* (Poir.) Coss., Comp. Fl. Atlant.: 287 (1887)

≡ *B. raphanifolia* var. *genuina* Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 28: 337 (1937), nom. inval. (Art. 24.3 of the ICN, McNeill & al. 2012)

= *B. radicata* Coss. & Durieu, Bull. Soc. Bot. France 19: 224 (1873) [1872 publ. 1873]

= *B. raphanifolia* var. *ditrichocarpa* Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 28: 337 (1937). – Lectotype (designated by Vicente & al. 2016): MPU003738 [digital image!]

= *B. raphanifolia* var. *orivillosa* Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 28: 337 (1937). – Lectotype (designated by Vicente & al. 2016): MPU003737 [digital image!]

Differential characters:

Perennial plants, usually with woody rhizome, 30–100 cm tall. Stems hirsute to lanate at the base. Basal leaves up to 6 × 20 cm, hirsute to lanate. Cauline leaves occasionally absent, when developed, amplexicaul to auriculate at the base, unusually sessile. Sepals 1.8–3 mm long. Style 2.6–4.5 (5.0) mm long. Silicles (4.5)5–8 × (8.2)9–15 mm, generally flat and glabrous, sometimes swollen at margin and hirsute, with clavate and/or tiny conical trichomes.

***Biscutella raphanifolia* var. *algeriensis* (Jord.) A. Vicente, M. A. Alonso & M. B. Crespo**

≡ *B. algeriensis* Jord., Diagn. Esp. Nouv. 318 (1864) [basion.] ≡ *B. didyma* subsp. *lyrata* var. *algeriensis* (Jord.) Batt., Fl. Algérie: 38 (1888)

= *B. confusa* Pomel, Bull. Soc. Sci. Phys. Algérie 11: 231 (1874) [Nouv. Mat. Fl. Atl] ≡ *B. didyma* subsp. *lyrata* var. *confusa* (Pomel) Batt., Fl. Algérie: 38 (1888) – Lectotype (designated by Vicente & al. 2016): MPU005072 [digital image!]

= *B. didyma* subsp. *lyrata* var. *coriophora* Batt., Fl. Algérie: 37 (1888). – Lectotype (designated by Vicente & al. 2016): P00166951!

= *B. choulettei* Jord., Diagn. Esp. Nouv.: 316 (1864) – Lectotype (designated by Vicente & al. 2015): LY0003809 [digital image!]

Lectotype (designated by Vicente & al. 2015): MPU024556!

Ind. loc.: “Je l’a reçue de M. Revelière, qui la récoltée aux environs d’Alger.”

Differential characters:

Annual plants, 23–40 cm tall. Stems hirsute in the lower part. Basal leaves up to 3.5 × 8.5 cm, hirsute. Cauline leaves well developed in most individuals, amplexicaul to sessile. Sepals 1.4–2.6 mm long. Style 2–3 mm long. Silicle 4.5–11 × 2.5–6.0 mm, with wide range of indumentum types, mostly covered with tiny conical hairs together with clavate hairs in the central part and on margins; sometimes with glabrous surface, with clavate indumentum only present in the central part and on margin.

Biscutella boetica Boiss. & Reut., Diagn. Pl. Orient. ser. 2, 1: 42 (1854)

≡ *B. didyma* var. *boetica* (Boiss. & Reut.) Font Quer, Butl. Inst. Catalana Hist. Nat. 26: 102 (1926)

= *B. apula* var. *megacarpaea* Boiss. *pro parte* [syn. excl.], Voy. Bot. Espagne 2: 55 (1839)

= *B. didyma* subsp. *apula* var. *scabrida* (Pau & Font Quer) Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 36: 92 (1945) ≡ *B. microcarpa* f. *scabrida* Pau & Font Quer, Iter Marocc. 1930, n°235 (1932) – Lectotype (designated by Vicente & al. in press.): MPU006772 [digital image!]

= *B. didyma* subsp. *apula* var. *muscardiodora* Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 26: 187 (1935) – Lectotype (designated by Vicente & al. in press.): MPU003387 [digital image!]

Lectotype (designated by Vicente & al. 2016): G00418100 [digital image!]

Ind. loc.: “Hab. in sterilibus Boeticae circa Malaga, Cartagena, etc. etc.”

Description:

Annual plants, 20–60(70) cm tall. Stems 2–6(12), hirsute below. Basal leaves, 2–13(20), usually disposed in a rosette that can be absent or loose, oblanceolate, regularly dentate, up to 11 × 3.5 cm, hirsute. Cauline leaves 1–5, well developed in most individuals, attenuate-semiamplexicaul. Inflorescence in simple or composed branched panicle, with up to 8(11) terminal racemes per stem, broadly elongated –often covering up to ½ of the total stem length– and loose in fruit, bearing 1.5–3(3.5) fruits/cm at the base; pedicels patent to erecto-patent, (5)6–12 mm long. Sepals 1.5–2.5 mm long; petals 2.5–5 mm long, gradually attenuated at the base. Staminal filaments filiform. Medial nectaries elongated, 0.2–0.4 mm. Style 1.8–3.0(3.8) mm long. Silicle (2.3)3.0–5.6 × (4.5)5–10 mm, generally showing a swollen margin and covered with tiny conical trichomes together with clavate ones, they being longer in the central part and shorter on margins; sometimes lacking the conical indumentum or totally glabrous.

Distribution: S Spain and N Morocco.

Habitat: Grasslands, disturbed ground, and open shrubby or forest vegetation. 10–1500 m.

Chromosome number: $2n = 16$ (Schönfelder 1968, Olowokudejo & Heywood 1984).

Biscutella eriocarpa DC., Ann. Mus. Hist. Nat. 18: 298 (1811)

Holotype (indicated by Vicente & al. in press): G00202788 [digital image!].

Ind. loc.: “Hab... in itinere trans Hispaniam ad Mogador reperit Broussonet”.

Description:

Annual plants, 10–50(65) cm tall. Stems 1–20, glabrescent to hirsute in the basal part. Basal leaves, 3–25, usually in a rosette that can be absent or loose, oblanceolate, dentate to variously pinnatisect, up to 13 × 4.5 cm, hirsute. Cauline leaves usually well developed, 1–8, variously divided, attenuate to amplexicaul; sometimes absent or bract-like. Inflorescence in simple or branched panicle, usually yielding up to 8 terminal racemes per stem, with fruiting

inflorescences elongated and dense, bearing (2)3–10 fruits/cm at the base; pedicels 3–10 mm long, unilateral or bilateral, patent to erect. Sepals 1.5–2.6 mm long; petals 2.3–5 mm long, gradually attenuated at the base. Staminal filaments filiform. Medial nectaries usually elongated, up to 0.30 mm. Style 1.5–3.0 mm long. Silicle (2.8)3–6(8) × 5–10(13) mm, glabrous to covered with clavate and/or tiny conical trichomes, with a wide range of distribution patterns; margins flat to clearly thickened.

Distribution: Morocco and Algeria, reaching the southernmost foothills of the Atlas range.

Habitat: Grasslands, disturbed ground, and open shrubby or forest vegetation. 10–2400 m.

Chromosome number: $2n = 16$ (Ruiz de Clavijo 1991).

Biscutella eriocarpa* DC. var. *eriocarpa

≡ *B. didyma* var. *eriocarpa* (DC.) Maire & Weiller, Fl. Afr. Nord 13: 133 (1967)

= *B. didyma* var. *pseudoalgeriensis* Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 29: 406 (1938) – Lectotype (designated by Vicente & al. in press): MPU003915 [digital image!]

= *B. didyma* var. *haplotricha* Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 29: 406 (1938) – Lectotype (designated by Vicente & al. in press.): MPU003914 [digital image!]

= *B. didyma* subsp. *apula* var. *gymnocarpa* Maire, Bull. Soc. Bot. Afrique N. 36: 92 (1945) ≡ *B. didyma* var. *leiocarpa* Maire, Cat. Pl. Maroc: 4: 1001 (1941), nom. illeg., non Halácsy, Consp. Fl. Graec. 1: 105 (1900)

Differential characters:

Plants relatively small, 13–33 cm tall. Stems 1–8, glabrescent to hirsute below. Basal leaves, 3–14, oblanceolate, regularly dentate, exceptionally pinnatifid, up to 6.5 × 2.5 cm. Cauline leaves 1–3, well developed in most individuals, attenuate to semiamplexicaul. Fruiting inflorescence covering up to $\frac{1}{3}$ of the total stem length and bearing (3.5) 4–9 fruits/cm at the base; pedicels bilateral, patent to erecto-patent, 5.5–9.5 mm long. Medial nectaries elongated, 0.2–0.3 mm.

Distribution: W Morocco.

Habitat: Grasslands, disturbed ground, and open shrubby vegetation. 10–500 m.

***B. eriocarpa* DC. var. *riphaea* A. Vicente, M. A. Alonso & M. B. Crespo, var. nov.**

= *B. lyrata* var. *algeriensis* f. *minorisilicula* Sennen & Mauricio, Cat. Rif: 6 (1934), *nom. inval.* (Art. 32 of the ICN, McNeill & al. 2012)

Holotype: Morocco, Oriental province, Oujda, montes Beni Snassen, prox. Taforalt, 30SWD544530, 700 m, 29 April 2013, *M. B. Crespo, M. A. Alonso, A. Vicente & J. L. Villar* (ABH68371). Fig. 8

Ind. loc.: *Habitat in pascuis siccis Regni Maroccani centralis et orientalis, et in montibus vicinis Regni Algeriensis.*

Differential characters:

Plants usually large, (10)20–50(65) cm tall. Stems 1–9 (rarely more numerous), hirsute below. Basal leaves, 5–20, pinnatipartite to pinnatisect, up to 13 × 4.5 cm. Cauline leaves well developed in most individuals, 1–8, attenuate to amplexicaul. Fruiting inflorescence with relation raceme length/ stem length up to 0.4, bearing (2)3–8 fruits/cm at the base; pedicels often unilateral (when bilateral, usually erect to erecto-patent), 4.5–10 mm long. Medial nectaries usually elongated, up to 0.25 mm.

Distribution: Mountains of central and eastern Morocco, extending to the border with Algeria (Beni Snassen Mountain Range).

Habitat: Grasslands, disturbed ground, and open shrubby vegetation. 10–2400 m.

***B. eriocarpa* var. *pseudociliata* (Maire) A. Vicente, M. A. Alonso & M. B. Crespo, comb. nov.**

≡ *B. didyma* subsp. *lyrata* var. *pseudociliata* Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 23: 166 (1932) [basion.]

= *B. didyma* subsp. *lyrata* var. *maritima* f. *graberrima* Lindb, Acta Soc. Sc. Fenn. Ser. B. Opera Biol. 1(2): 59 (1932) – Lectotype (designated by Väre 2012): H1509707 [digital image!]

= *B. didyma* subsp. *lyrata* var. *laxiflora* f. *chamaecarpa* Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 26: 187 (1935) – Lectotype (designated by Vicente & al. in press): MPU003389 [digital image!]

= *B. didyma* subsp. *lyrata* var. *pseudomicrocarpa* Maire, Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc 13: 264 (1933) – Lectotype (designated by Vicente & al. in press): MPU003200 [digital image!]

= *B. didyma* var. *pseudomicrocarpa* f. *orivilla* Maire & Sam., Ark. Bot. 29: 9 (1939) – Holotype (indicated by Vicente & al. in press): MPU006208 [digital image!]

= *B. didyma* subsp. *lyrata* var. *maritima* f. *parvivalvis* Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 26: 187 (1935) – Lectotype (designated by Vicente & al. in press) MPU003390 [digital image!]

= *B. didyma* var. *suaveolens* Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 27: 207 (1936) – Lectotype (designated by Vicente & al. in press.): MPU003590 [digital image!]

Lectotype (designated by Vicente & al. in press.): MPU002855 [digital image!]

Ind. loc.: “Hab. in Anti-Atlantis rupestribus cristallinis: in monte Fidoust, ad alt/2000-2200” [Adrar-Fidoust Mount, E of Agadir, Morocco].

Differential characters:

Plants relatively small, 13–37 cm tall, glabrescent to hirsute below; stems often numerous, (1)5–20. Basal leaves numerous, (5)7–25, usually in a dense rosette, pinnatisect to pinnatipartite, occasionally entire. Cauline leaves absent. Fruiting inflorescence generally covering up to $\frac{1}{3}$ of the total stem length (occasionally longer), and (2.5)3.5–10 fruits/cm at the base; pedicels mostly unilateral (when bilateral, usually erect to erecto-patent), 3–7(9) mm long. Medial nectaries inconspicuous or shortly elongated, up to 0.25 mm.

Distribution: Mountains and plains of the Atlas and Anti-Atlas mountains, in southern Morocco and Algeria, entering onto the predesert Saharan areas.

Habitat: Grasslands, disturbed ground, and open shrubby vegetation. 300–2400 m.

***Biscutella pseudolyrata* A. Vicente, M. A. Alonso & M. B. Crespo, sp. nov.**

Holotype: Morocco, Rabat-Salé-Zemmour-Zaër province, ctra. de Salé a Sidi Allal el Bahraoui, 29SQT239668, 178 m, 6 May 2015, A. Vicente & M. A. Alonso (ABH72445). Fig. 9.

Ind. loc.: Habitat in pascuis littoralibus siccis solo arenoso, inter Rabat et Laraix, in Rego Maroccano boreo-occidentali.

Description:

Annual plant, 25-45 cm tall. Stems 1–10 glabrescent to hirsute below. Basal leaves, 4–25, in a rosette, generally lyrate, keeping the terminal lobe relatively entire and ovate; occasionally spatulate or oblanceolate, due to the lateral lobes diminution, up to 12 × 3 cm, hirsute. Cauline leaves generally absent (exceptionally 1 well developed and attenuate at the base). Inflorescence in simple or branched panicle, usually yielding up to 8 terminal racemes per stem with racemes elongated and loose in fruit, bearing 1.3–2.8 fruits/cm at the base; pedicels patent to erect, 6–12 mm long. Sepals 1.8–3.8 mm long; petals 2.8–5(6) mm long, gradually attenuated at the base. Staminal filaments filiform. Medial nectaries very elongated, (0.3)0.4–0.6 mm, usually clavate. Style (1.6)1.9–2.9 mm long. Silicle 6.5–11 × 3–6 mm; margins from flat to clearly thickened; surface, from glabrous to covered with clavate and/or tiny conical indumentum, with a wide range of distribution patterns.

Distribution: Atlantic coastal areas of W Morocco (from Larache to Rabat).

Habitat: Grasslands, disturbed ground, and open *Quercus suber* L. woodlands, on siliceous sandy soils. 1–300 m.

Chromosome number: ?

***Biscutella didyma* L., Sp. Pl.: 653 (1753)**

= *B. apula* L., Mant. Pl.: 254 (1771), nom. nud. ≡ *B. didyma* var. *apula* Coss., Bull. Soc. Bot. France 19: 223 (1872) ≡ *B. didyma* subsp. *apula* Nyman, Consp. Fl. Eur.: 59 (1878)

= *B. ciliata* DC., Ann. Mus. Natl. Hist. Nat. 18: 297 (1811) ≡ *B. didyma* var. *ciliata* (DC.) Vis., Fl. Dalmat. 3: 113 (1850) ≡ *B. apula* var. *ciliata* (DC.) Arcang., Comp. Fl. Ital.: 62 (1882) ≡ *B. apula*

subsp. *ciliata* (DC.) Rouy & Fouc., Fl. France 2: 116 (1895) ≡ *B. didyma* subsp. *ciliata* (DC.) Maire, Fl. Afrique N. 13: 132 (1967)
= *B. leiocarpa* DC., Ann. Mus. Natl. Hist. Nat. 18: 299 (1811) ≡ *B. didyma* var. *leiocarpa* (DC.) Halácsy, Consp. Fl. Graec. 1: 105 (1900)
= *B. columnae* Ten., Fl. Napol. 1: 38 (1811) ≡ *B. didyma* subsp. *columnae* (Ten.) Nyman, Consp. Fl. Eur.: 59 (1878) ≡ *B. apula* var. *columnae* (Ten.) Arcang., Comp. Fl. Ital.: 62 (1882) ≡ *B. didyma* var. *columnae* (Ten.) Halácsy, Consp. Fl. Graec. 1: 105 (1900) ≡ *B. ciliata* var. *columnae* (Ten.) Mach.-Laur. in Bot. Arch. 13: 31 (1926)
= *B. didyma* subsp. *ciliata* (DC.) Maire, Fl. Afrique N. 13: 132 (1967)
= *B. ciliata* var. *applanata* Mach.-Laur., Bot. Arch. 13: 34 (1926) ≡ *B. didyma* subsp. *applanata* (Mach.-Laur.) Hadač & Chrtek, Acta Univ. Carol., Biol. 1971(4): 238 (1973)
= *B. didyma* subsp. *dunensis* Chrtek & B. Slavík. Preslia 53: 50 (1981)
= *B. alireza-dadjua* Parsa, Fl. Iran 8: 275 (1960)
= *B. depressa* Willd., Enum. Pl.: 673 (1809) ≡ *B. apula* var. *depressa* (Willd.) Asch. & Schweinf., Ill. Fl. Égypte: 39 (1887) ≡ *B. columnae* f. *depressa* (Willd.) Malin. in Bull. Acad. Sci. Cracovie, Ser. B, 1910: 126 (1911) = *B. didyma* f. *parviscutata* Maire & Weiller, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 29: 406 (1939) – Lectotype (designated by Vicente & al. in press): MPU004115 [digital image!]
= *B. elbensis* Chrtek, Čas. Nár. Mus., Odd. Přír. 145(4): 185 (1978) [1976 publ. 1978] ≡ *B. didyma* var. *elbensis* (Chrtek) El Naggar, Taekholmia 11: 71 (1988)

Lectotype (designated by Heywood 1964: 150): BM000646258 [digital image!].

Epytype (designated by Vicente & al. 2015: 291): ABH70565!

Ind. loc.: “Habitat in Germania, Gallia, Italia”.

Description:

Annual plants, 6-50(60) cm tall. Stems 1–7, hirsute below. Basal leaves, 4–20, in a rosette that can be absent or loose; generally oblanceolate, dentate (occasionally pinnatifid or pinnatisect), up to 2.5 × 8 cm, hirsute. Cauline leaves usually well developed, 1–6(10), attenuate, or sometimes absent. Inflorescence in simple or branched panicle, with dense racemes usually shortly elongated in fruit, covering up to ¼ of the total stem length and bearing (2.5)3–9 fruits/cm at the base; pedicels bilateral, erect to erecto-patent, 2–7(9) mm long but not exceeding 6 mm in most individuals. Sepals 1.3–2.5 mm long; petals 2–5 mm long, gradually attenuated at the base. Staminal filaments filiform. Medial nectaries

inconspicuous or up to 0.20 mm. Style 1.5-2.5(3.0) mm long, short in relation to fruit width. Silicle (6)7–12 (14) × (3)3.5–7(8) mm, with broad range of indumentum types, from entirely glabrous to entirely covered with both, clavate and conical trichomes; and flat to thickened on margin.

Some populations described as *B. depressa* by Willdenow (1809) and distributed in the littoral areas of Egypt and Lybia, show a very remarkable swelling on the fruit margin. In addition, all the specimens from Egypt and some plants from Lybia present very small plant size, up to 11 cm, whereas other Lybian specimens with swollen fruits, often reached 30–40 cm long. Even though, typical *B. didyma* plants are also found on these countries, this special morphotype is quite constant and exclusive from SE Mediterranean basin. They probably deserve recognition at an infraspecific rank within *B. didyma*. However, further phylogenetic studies including samples from Lybia and Egypt are needed to assign the proper taxonomical rank.

Distribution: E of the Mediterranean region and Middle East, from Italy to the Iranian coast of Persian Gulf; N Africa, from Tunisia to both coasts of the Red Sea.

Habitat: Grassland and open woodlands. 50–1000 m.

Chromosome number: $2n = 16$ (Al-Shehbaz & Al-Omar 1982, Olowokudejo & Heywood 1984, Raffaelli & Fiorini 1985).

Key for identification of taxa in *Biscutella* ser. *Biscutella*

- 1 Staminal filaments with wide membranous wing; silicles $2-3.2 \times 4-6$ mm .. *B. lyrata*
- 1 Staminal filaments filiform, unwinged2
- 2 Nectaries inconspicuous or < 0.2 mm; relation style length/fruit width < 0.25 ; leaves generally oblanceolate, dentate or occasionally pinnatisect *B. didyma*
- 2 Without these characters altogether..... 3

- 3 Basal leaves oblanceolate, regularly dentate 4
- 3 Basal leaves pinnatifid, pinnatipartite or lyrate (occasionally only dentate, but then nectaries ≥ 0.5 mm) 5
- 4 Raceme density < 3.5 fruits/cm, highly elongated in fruiting time *B. boetica*
- 4 Raceme density > 3.5 fruits/cm, congested or shortly elongated in fruiting time *B. eriocarpa* var. *eriocarpa*
- 5 Infructescence in profusely branching panicle, with more than 8 terminal racemes per branch; lyrate leaves; medial nectaries, when elongated, always less than 0,4 mm long ..
.....*B. raphanifolia*
- 5 Infructescence, leaves and medial nectaries not that way 6
- 6 Medial nectaries ≥ 0.30 mm; stem leaves always bract-like..... 7
- 6 Medial nectaries < 0.30 mm (occasionally longer, but then with stem leaves well developed); stem leaves well developed or bract-like 8
- 7 Petals 3.5–6.5 mm, medial nectaries 0,5–0,8 mm (exceptionally 0,4 mm); usually cylindrical; stem up to 75 cm; racemes bearing 1.5–4.5(6) fruits/cm at the base.....
.....*B. maritima*
- 7 Petals 2.8–5(6) mm, medial nectaries (0,3)0,4–0,5 mm (exceptionally 0,6 mm) usually clavate; stem up to 45 cm; racemes bearing 1.3–2.8 fruits/cm at the base
.....*B. pseudolyrata*
- 8 Raceme density ≥ 3 fruits/cm, moderately elongated in fruiting time (raceme length/stem length 0.15–0.4) 9
- 8 Raceme density < 3 fruits/cm, highly elongated in fruiting time (raceme length/stem length 0.25–0.6)*B. boetica*
- 9 Cauline leaves absent or bract-like; fruiting inflorescences mostly unilateral; stems per rosette commonly more than 5*B. eriocarpa* var. *pseudociliata*
- 9 Cauline leaves well developed, usually lobed; fruiting inflorescence unilateral or bilateral; stems per rosette usually less than 5 *B. eriocarpa* var. *riphaea*

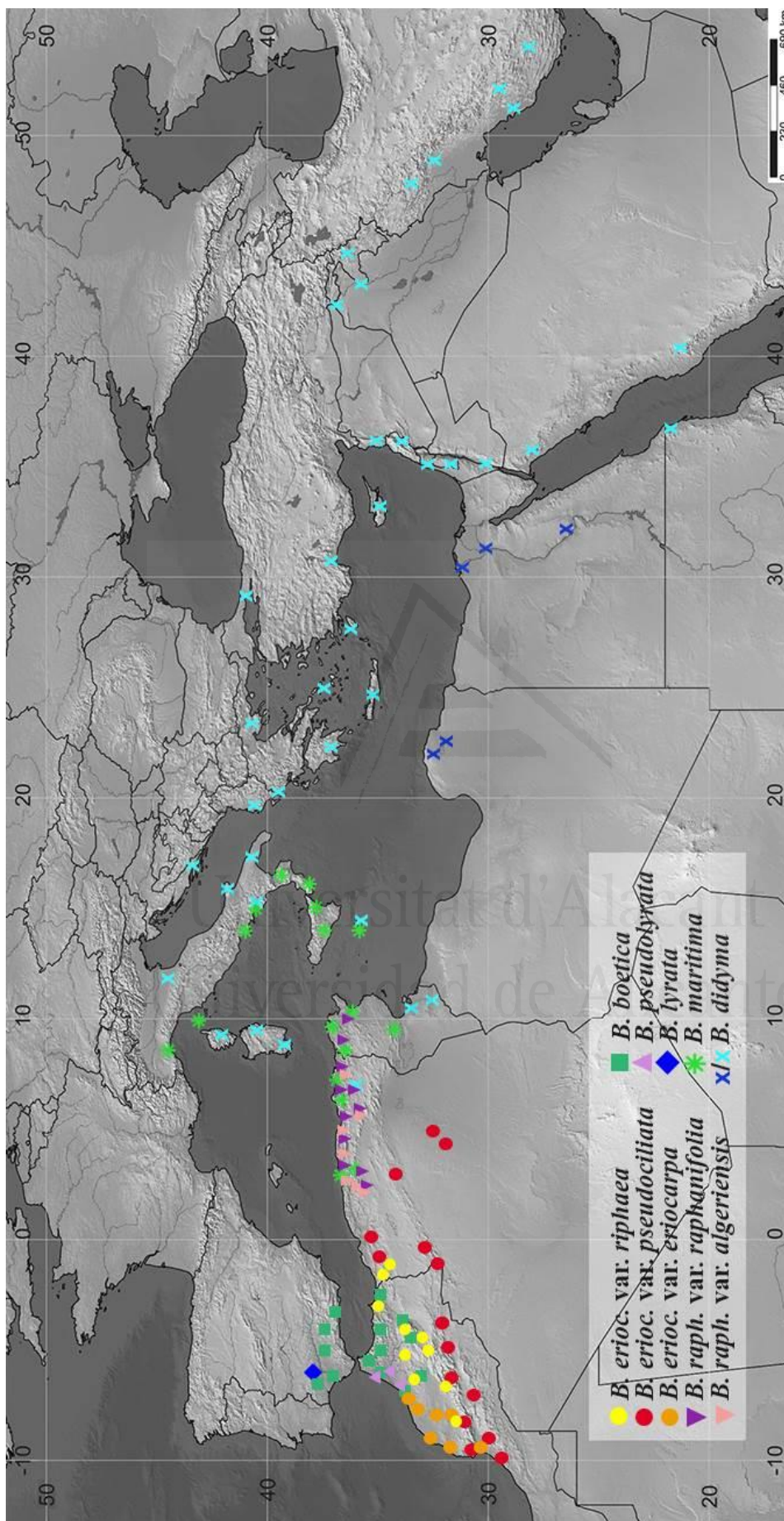


Fig 8. Distribution map of the *B.* ser. *Biscutella*

Acknowledgements

The curators and personal of the herbaria BC, COA, COFC, K, MA, P, SEV and V are kindly thanked for their help with the studied material and the DNA provided, as well as Prof. Elena Artyukova, Dr. Hasan Yildirim and Prof. Ridha El-Mokni, who provided us *Megadenia* and *Biscutella* specimens or samples. The FPU grant programme (M^o de Educación, Cultura y Deporte, Spanish Government) is kindly thanked for supporting Alicia Vicente. This research was partly supported by the I+D+i research project CGL2011-30140 from Dirección Gral. de Investigación, MICINN (Ministerio de Economía y Competitividad, Spanish Government), and the grants ACIE 13-08, ACIE 14-01 and PPI-2015 from the University of Alicante.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

LITERATURE CITED

- Al-Shehbaz, I.A. 2012. A generic and tribal synopsis of the *Brassicaceae* (*Cruciferae*). *Taxon* 61: 931–954.
- Al-Shehbaz, I.A. & Al-Omar, M.M. 1982. Brassicaceae-chromosome number reports. Pp. 587–589 in Löve, A (ed.), IOPB chromosome number reports LXXVI. *Taxon* 31: 574–598.
- Avise, J.C. & Ball, R.M. 1990. Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 7:45–67.
- Barker, F.K. & Lutzoni, F. 2002. The utility of the incongruence length difference test. *Syst. Biol.* 51: 625–637.
- Battandier, J.A. 1888. Dicotylédones in: Battandier, J.A. & Trabut, L.C. (eds.), *Flore de l'Algérie* 1(1). Alger & Paris: A. Jourdan & F. Savy.
- Battandier J.A. & Trabut L.C. 1902. *Flore analytique & synoptique de l'Algérie et de la Tunisie*. Alger: Giralt.
- Boissier, E. 1854. *Diagnoses plantarum orientalium novarum*, ser. 2, part 1. The author, Neocomi [Como].
- Borchsenius, F. 2009. FastGap 1.2. Department of Biosciences, Aarhus University, Denmark. http://www.aubot.dk/FastGap_home.htm
- Boulos, L. 1999. *Flora of Egypt. Vol. 1 (Azollaceae-Oxalidaceae)*. El Caire: Al Hadara Publishing.
- Chase, M.W. & Hills, H.G. 1991. Silica gel: an ideal material for field preservation of leaf samples for DNA studies. *Taxon* 40: 215–220.
- Candolle, A.P. de 1811. Monographie des Biscutelles ou Lunetières. *Annales du Museum National d'Histoire Naturelle* 18: 292–301.
- Chase, M. W. & Hills H.G. 1991. Silica gel: an ideal material for field preservation of leaf samples for DNA studies. *Taxon* 40: 215–220.
- Cosson, E. 1887. *Compendium Florae Atlanticae ou Flore des États Barbaresques, Algérie, Tunisie et Maroc* 2. Paris: Imprimerie Nationale.
- Crespo, M.B., Serra, L. & Juan, A. 1998. *Solenopsis* (*Lobeliaceae*): a genus endemic in the Mediterranean region. *Pl. Syst. Evol.* 210: 211–229.

- Cuénot, A., Pottier-Alapetite, G. & Labbe, A. 1954. Flore analytique et synoptique de la Tunisie- Cryptogames vasculaires, Gymnospermes et Monocotylédones. Tunis: Imprimerie Sefan.
- Desfontaines, R.L. 1798 *Flora Atlantica: sive historia plantarum quae in Atlante, agro tunetano et algeriensi crescunt* 2. París: L.G. Desgranges.
- Díez, M.J. 1987. *Biscutella* L. in: Valdés, B., Díez, M. J. & Fernández, I. (eds.), *Atlas polínico de Andalucía Occidental*. Sevilla: Instituto de Desarrollo Regional de la Universidad de Sevilla y Excma. Diputación de Cádiz.
- Doyle, J.J. & Doyle, J.L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11–15.
- Ellison, A.M., Davis, C.C., Calie, P.J. & Naczi, R.F. 2014. Pitcher plants (*Sarracenia*) provide a 21st century perspective on infraspecific ranks and interspecific hybrids: a modest proposal for appropriate recognition and usage. *Syst. Bot.* 39: 939–949.
- Farris, J.S., Källersjö, M., Kluge, A.G. & Bult, C. 1994. Testing significance of congruence. *Cladistics* 10: 315–319.
- Fennane, M. 1999. *Biscutella* L. Pp. 401–404 in: Fennane, M., Tattou, M., Mathez, J., Ouyahya, A. & Oualidi, J. (eds.), *Flore Pratique du Maroc* 1. Rabat: Institut Scientifique, Université Mohammed V.
- Fiorini, G. & Raffaelli, M. 1990. Números cromosómicos de plantas occidentales, 602-607. *Anales Jard. Bot. Madrid* 47(2): 419–423.
- Grau, J. 1999: Nota sobre *Biscutella* en el Norte de Marruecos. *Lagascalía* 21: 244–246.
- Grau, J. 2002. *Biscutella* L. Pp. 259–260 in: Valdés, B., Rejdali, M., Achhal El Kadmiri, A., Jury, J.L. & Montserrat, J.M. (eds.), *Catalogue des plantes vasculaires du nord du Maroc* 1. Madrid: Consejo Superior de Investigaciones Científicas C.S.I.C.
- Grau, J. & Klingenberg, L. 1993. *Biscutella* L. Pp. 293–311 in: Castroviejo, S., Aedo, C., Cirujano, S., Laínz, M., Montserrat, P., Morales, R., Muñoz Garmendia, F., Navarro, C., Paiva, J. & Soriano, C.(eds.), *Flora Ibérica* 3. Madrid: Real Jardín Botánico, C.S.I.C.
- Guinea, E. 1964. El género *Biscutella*. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 21: 387–405.

- Guinea, E. & Heywood, V.H. 1964. *Biscutella* L. Pp. 325–330 in: Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Valentine, D.H, Walters, S.M. & Webb, D.A. (eds.), *Flora Europaea* ed. 1, 1. Cambridge: Cambridge University Press.
- Guinea, E. & Heywood, V.H. 1993. *Biscutella* L. Pp. 393–398 in: Tutin, T.G, Burges, N.A., Chater, A.O., Edmondson, J.R., Heywood, V.H., Moore, D.M., Valentine, D.H, Walters, S.M. & Webb, D.A. (eds.), *Flora Europaea* ed. 2, 1. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hamilton, C.W. & Reichard, S.H. 1992. Current practice in the use of subspecies, variety, and forma in the classification of wild plants. *Taxon* 41: 485–498.
- Hedge, I.C. 1984. *Biscutella* L. Pp. 313–314 in: Davis, P. H. (ed) *Flora of Turkey and the East Aegean islands*. Vol.1. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- Hedge, J. 1968. *Biscutella*. Pp. 99–100 in: Rechinger, K. H. (ed.), *Flora Iranica* 57. Akademische Druck und Verlagsanstalt, Graz, Austria.
- Hedge, I.C. 1984. *Biscutella* L. Pp: 313–314 in: Davis, P.H. (ed), *Flora of Turkey and the East Aegean islands* 1. Edinburgh: Edinburgh University Press.
- Jafri, S.M.H. 1977. *Brassicaceae*. Pp. 110–112 in: Ali, S.I.& Jafri, S.M.H. (eds.), *Flora of Lybia* 23. Tripoli: Al-Faateh Univ.
- Jordan, A. 1864. *Diagnoses d'espèces nouvelles ou méconnues, pour servir de matériaux à une flore réformée de la France et des contrées voisines. Tome premier. Première partie*. Paris: F. Savy.
- Larsen, K & Laegaard, S. 1971. Chromosome studies of the sicilian flora. *Bot. Tidsskr.* 66: 249–268.
- Le Floch, E., Boulos, L. & Vela, E. 2010. *Catalogue synonymique commenté de la Flore de Tunisie*. Montpellier & Tunis: Ministère de l'Environnement et du Développement durable & Banque Nationale de Gènes.
- Linnaeus, C. 1753. *Species plantarum*, 2. Stockholm: Imp. Laurentii Salvii, Holmiae.
- Linnaeus, C. 1771. *Mantissa Plantarum Altera*. Stockholm: Imp. Laurentii Salvii, Holmiae.
- Machatschki-Laurich, B. 1926. Die Arten der Gattung *Biscutella* L. Sect. *Thlaspidium* (Med.) DC. *Bot. Arch.* 13: 1–115.
- Maire, R. 1967. *Flore de l'Afrique du Nord*. 13. Paris: Paul Lechevalier.

- Malinowski, E. 1911. Monographie du genre *Biscutella* L. I. Classification et distribution géographique. *Bulletin International de l'Academie des Sciences de Cracovie. Classe des Sciences Mathematiques et Naturelles. Serie B. Sciences Naturelles* 1910: 111–139.
- Marhold, K. 2011+ [continuously updated]. *Brassicaceae*. in: Euro+Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed> (accessed 1 Feb 2016).
- McNeill, J., Barrie, F.R., Buck, W.R., Demoulin, V., Greuter, W., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., Knapp, S., Marhold, K., Prado, J., Prud'homme Van Reine, W.F., Smith, G.F., Wiersema, J.H. & Turland, N.J. (eds.) 2012: *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011*. Königstein: Koeltz Scientific Books.
- Meikle, R.D. 1977. *Flora of Cyprus*. Kew: The Bentham-Moxon Trust.
- Olowokudejo, J.D. 1986. The infrageneric classification of *Biscutella* (*Cruciferae*). *Brittonia* 38: 86–88.
- Olowokudejo, J.D. 1992. Morphological variation of fruits and infrutescences in *Biscutella* L. (*Cruciferae*). *Feddes Repertorium* 103 (5-6): 327–337.
- Olowokudejo, J.D. & Heywood, V.H. 1984. Cytotaxonomy and Breeding System of the Genus *Biscutella* (*Cruciferae*). *Pl. Syst. Evol.* 145: 291–309.
- Pignatti, S. 1982. *Flora d'Italia* 1. Bologna: Edagricole.
- Poiret, J.L.M. 1789. *Voyage en Barbarie* 2. Paris: J. B. F. Née de la Rochelle.
- Pottier-Alapetite, G. 1979. *Flore de la Tunisie. Angiospermes-Dicotylédones. Apétales-Dialypétales*, part 1. Tunis: Imprimerie Officielle de la Republique.
- Quézel, P. & Santa, S. 1963. *New flora of Algeria and the desert regions Meridional*. Paris: French National Center for Scientific Research.
- Raffaelli, M. 1991. *Biscutella* L. Ser. *Lyratae* Malin. (*Cruciferae*) in Italia. Discussione sui caratteri morfologici e tassonomia. *Webbia* 45 (1): 1–30.
- Raffaelli, M. & C. Ricceri. 1989. Contribution to the flora of central-northern Tunisia. *Candollea* 44: 75–102.

- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.P. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst. Biol.* 61: 1–4.
- Ruiz de Clavijo, E. 1991. Notas cariológicas sobre algunas especies norteafricanas. *Acta Bot. Malacitana* 16: 449–454.
- Schönfelder, P. 1968. Chromosomenzahlen einiger Arten der Gattung *Biscutella* L. *Österr bot Z.* 115: 363–371.
- Shaw, J., Lickey, E.B., Schilling, E.E. & Small, R.L. 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetics studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *Amer. J. Bot.* 94: 275–288.
- Simmons, M.P & Ochoterena, H. 2000. Gaps as Characters in Sequence-Based Phylogenetic Analyses. *Systematic Biology* 49(2):369–81.
- Swofford, D.L. 2002. PAUP* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other methods), version 4.0b10 for Macintosh. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M. & Kumar, S. 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molec. Biol. Evol.* 28: 2731–2739.
- Tenore, M. 1811. *Flora Napolitana*, 1. Napoli.
- The Plant List 2013. The Plant List. Version 1.1 – Published at <http://www.theplantlist.org/> [accessed 10 may 2017].
- Thiers, B. 2016+ [continuously updated]. *Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's virtual herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (accessed 1 Jan 2016).
- Vicente, A., Alonso, M.A. & Crespo, M.B. 2016. Taxonomic circumscription of the N African endemic *Biscutella raphanifolia* (*Brassicaceae*) based on morphological and molecular characters. *Willdenowia* 46: 411–422.
- Vicente, A., Alonso, M.A., El Mokni, R., El Aouni, M.H. & Crespo, M.B. 2017. Taxonomic notes on native taxa. in: Sukhorukov, A.P., Verloove, F., Alonso, M.A., Belyaeva, I.V., Chapano, C., Crespo, M.B., El Aouni, M.H., El Mokni, R., Maroyi, A., Shekede, M.D.,

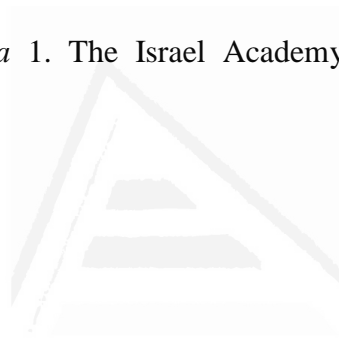
Vicente, A., Dreyer, A. & Kushunima, M., Chorological and taxonomic notes on African plants, 2. *Botany letters* 164: 135–153.

Wang, W.P., Hwang, C.Y., Lin, T.P. & Hwang, S.Y. 2003. Historical biogeography and phylogenetic relationships of the genus *Chamaecyparis* (*Cupressaceae*) inferred from chloroplast DNA polymorphism. *Pl. Syst. Evol.* 241:13–28.

Warwick, S.I. & Al-Shehbaz, I.A. 2006. *Brassicaceae*: Chromosome number index and database on CD-Rom. *Pl. Syst. Evol.* 259: 237–248.

White, T.J., Bruns, T., Lee, S., Taylor, J.W. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. Pp. 315–322 in: Innis, M.A., Gelfand, D.H., Sninsky, J.J. & White, T.J. (eds.), *PCR protocols: a guide to methods and applications*. New York: Academic Press.

Zohari, M. 1966. *Flora Palaestina* 1. The Israel Academy of sciences and humanities, Jerusalem.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

APPENDIX 1

Biscutella maritima

ALGERIA: see Vicente & al. 2017.

ITALY: in aridis montis in Capri, 1832 (P05362156), specimen on the left; Capri, 1832, *M. Tenore* (P05362164); in insula caprearum (P05362156, specimen on the right); Terracina, Aprili 1845, *M. M. Tulasne* (P05362163); Calabria, loc. arenos vinearum ciria Rhegiem Julium (Reggio), 13-17 April 1877, *Huter, Porta & Rigo* (K); Palermo, in campis, May 1890, *H. Rofr.* (MA44507); Grigenti, Temple de la Concorde, Mai 1895, *D. Lattem* (P04632425); Palermo, in campis sterilibus, March, *Todaro* (K); Palermo, collibus reg. infer et montanae, April 1898, *R. Coll* (K); ex Insula Capraearum prope Neapolim, April 1874, *J. Ball* (K); Capri, January 1905, *J. S. Slater* (K); Isola di Capri, 10 May 1907, *M. Guadagno* (MA44512); Sicily, Prov. Messina, Letoianni, 31 March 1969, *S. Kai Larsen, I. N., Laegaard & B. Øligaard* (MA491195); Livorno, île de Gorgona, près de la Punta di Cala Maestra, alt. 100-110 m, 19 April 1988, *G. Moggi, M. Rizzotto, E. Luccioli, P. Cucuini & C. Gori* (MA497102, P04717872); Sicily, Mt. San Giuliano, near Erice, 31 May 1990, *F. M Raimondo, S. L. Jury., R. M. Gebauer, A. Charpin, S. Brullo, H. Hofmann, M. Mastracci., D. Lakusic, E. Pérez Caro, P. Minissale, G. Certa, A. Gambino, F. Gendusa & L. Gianguzzi* (SEV270084); Sicily, Miscilmeri, 31 March 47 (K); Sicilia, Palermo, monte Pellegrino, 33SUC555257, 422 m, 6 May 2014, *M. B. Crespo, M. A. Alonso & A. Vicente* (ABH70519); Sicilia, Cerami, 33SVB559849, 923 m, 6 May 2014, *M. B. Crespo, M. A. Alonso & A. Vicente* (ABH 70574, ABH70575, ABH70576); Sicilia, Nicosia, 33SVB486845, 957 m, 6 May 2014, *M. B. Crespo, M. A. Alonso & A. Vicente* (ABH70558); Calabria, Stalletti, 33SXC360913, 110 m, 5 May 2014, *M. B. Crespo, M. A. Alonso & A. Vicente* (ABH70567, ABH 70571, ABH70572, ABH70573); Sampierdarena, Viilae Balbi prope Genuan, Majo, *F. Baglietto* (P05325945).

TUNISIA: see Vicente & al. 2017.

Biscutella didyma

ALBANIA: Borsh, rocky limestone slopes above road to Valona, 4 June 1933, *A. H. G. Alston & N. Y. Sandwith 1402* (K).

ALGERIA: Constantine, montagnes incultes, June 1865 (P04660571).

FRANCE (Corsica): Bastia, 1845, *Barnard* (P05384426); Corse, collines arides près Bastia, 23 March 1856, *A. André* (K); Bastia, lieux arides, 23 March 1856, *A. André* (P04631955, P05404870); Bastia, coteaux pierreux, 5-20 April 1865, *P. Mabilie* (P05362154 specimens on the right, K); Bastia, rochers á Sta. Lucia, 18 March 1867, *O. Debeaux* (P05362149); Bastia, collines micaschisteuses, 8 March 1867, *O. Debeaux* (P05384419); Bastia, rochers á Sta. Lucia, 16 March 1867, *O. Debeaux* (P05362152); Aléria, lieux meubles, April 1874, *Mauri* (P05384424); Aléria, lieux sablonneux, April 1875, *Hanry* (P04719100, P00214104, P05384425, P05404910, P05362151 specimen on the right); Toga, près Bastia, sur les pelouses, 9 April 1876, *A. Autheman* (P04710159); Calenzana, 20 June 1920, *Fuehs* (P04632231); environs de Bastia, lieux vagues, June 1998, *M. Brun, E. Malinvaud & Fre Jh. Héribaud* (P05404888); Corse, á Bastia, *Goulard* (P05384423).

CROATIA: in insula Lesina, Dalmatia, *Streinz* (P05404908); Scoglio Spalmadore, April 1843 (K); Lesina, April (K).

CYPRUS: in montibus pr. Kythraea, May 1880, *Sintenis & Rigo* (P05404915); Akrotiri forest, March 1939, *G. A. Mavromoustakis, Flora of Cyprus 119* (K); Agios Philon, m. Rizokarpaso, fixed sand dunes at sea level, 19 February 1941, *Davis 2279* (K); Yailá, Kyrenia range, 2000 ft., banks by roadside, 28 March 1941, *Davis 2892* (K); Gerasa, 1000 ft., 20 March 1948, *G. A. Mavromoustakis* (K); Mile 5, Nicsia, F'gusta rd., 500 ft., frequent in wastelands in Asphodel association, *E. Chapman, Flora of Cyprus 42* (K); Komi tou Yialoy, Karpas, 150 ft., frequent in maquis in pineforest, 7 April 1950, *E. Chapman, Flora of Cyprus 220* (K); entre Xylophagou et Ayia Thékla (Larnaca), 0-5 m., champ (blé) abandonné et pseudosteppe á *Sarcopoterium*, 12 April 1991, *Iter Mediterraneum IV 44* (MA495529); piste de long de l'Ezoussas en aval de Ayia, sur 4 à 5 km. à partir du carrefour des pistes de Panayia et de Kannaviou, 400-450 m, complexe volcanique, 23 April 1991, *Iter Mediterraneum IV 1228* (MA496208); République de Chypre, district de Limassol, 140 m., pelouses à annuelles sur terre reuge calcaire entre fourrés de *J. phoenicea*, *Pistacia lentiscus*..., 10 April 1992, *J. Lambinon & Van Den Sande* (MA526338); District de Paphos, div. géobot n° 1, Paphos, entassement de cailloux calcaires en bordure des ruines du château byzantin, 10 m, 11 April 1992, *J. Lambinon & Van Den Sande* (MA526436).

GREECE: Ile de Crète, 1817, *Sieber* (P05362188); Rhodes, March 1845, *Heldreich* (P05362266, P05362276); Ile de Crète, prairies autour de Khania, 1845 *V. Raulin* (P05362278); Creta, March 1846, *Heldreich* (K); Athenas, in collibus aridis pr. Athenas, 13 March 1848, *Heldreich* (P05362154, specimen on the left); in Atticae collibus, March 1848, *Heldreich* (K); in collibus Atticae, April 1855, *Heldreich* (P05362135, P05362263); Rhodes, collines, rocailles près Trianda, 20 June 1870, *Bourgeau* (P04718696); Rhodes, collines rocailles près Rhodes, 20 June, *Bourgeau* (P05362268 specimen on the top); Crète, La Canée, les moissons, 5 April et 24 May 1883, *Reverchon* (P05362138, P05362141, P05362148, P05362254, P05362284, P05362596, P05451710, K); Kissamos, lieux incultes, 21 March et 19 May 1884, *Reverchon* (K, P05362137, P05362285); in m. Pentelico, 3 April 1892, *Heldreich* (P04661686); cycladum insula Andros, in aridis prope Korthion, 5 March 1901 (P04711176); La Caneé, Akrotiri, 19 March 1914, *M. Gandoger 3285* (K); Attica, *Spruner* (K); Skyros, 1927, *Rehinger 751* (K); Delphos, April 1930 (P05404913); Athens, March 1930, *J. A. Rogers 0707* (K); Zographu monastery, 16 April 1934, *A. W. Hill, N. Y. Sandwith, W. B. Turrill 2426* (K); Cyclades, Amorgos, 15 April 1940, *Davis 1508* (K); Peloponese, Mistra, 14 April 1964, *C. C. Tounseud. 640415/3* (K); Rhodes, NE side of Mt Attavirios, 5 April 1971, *J. P. M. Brenan 11033* (K); arche Korinthos, 30 April 1976 (P00036895); Attikí, Ática, cabo Sounion, templo de Poseidón, 22 April 2011, *J. L. Villar & E. Martínez* (ABH58628); Rhodes, *Aucher Eloy* (P05362265 specimen on the left).

IRAN: Kuh-Barbi, prope Schiras, May 1842, *Th. Kotschy* (P06648076); Gere, in rupestribus umbroses faucium pr. Gere, inter Buschir et Schiras, 14 March 1842, *Th. Kotschy* (P06648081, P05362146 specimen on the left); Kazarum Plain, near Bushire, 22 March 1928, *S. Homer* (K); North Khorramabad, 10 April 1929, *Cowan & Darlington* (K); Masiri to Basht, 20 March 1974, *Davis & Bokhari* (K); Shustar, March 1949, *Parsa* (isotype of *B. alirezadadjua*, K); Shah Allamdar, Yarz-e-Khast, 8 March 1959 (K); Lorestan, 3 km West of Mirabad, north of Kashgan R. gorges, 16 April 1960, *H. E. Wright jr. & A. M. Bent* (K); Luristan, 60 km of Khorramabad, 10 April 1966, *J. C. Archibald 1644* (K).

IRAQ: Mésopotamie, Mossoul, 1845, *M. P. E. Botta* (P06648077); Nimrud dagh supra Orfa, 1867, *C. Haussknecht* (P05362269); Kurdistania, in montis Kuh-Sefin reg.infer. ad pagum Schaklava, 9 May 1893, *Bornmüller* (K); Mosul, April 1920, *R. J. D. Graham* (K); Zawita Gorge, 23 April 1932 (K); Dabanjuk, April 1932 (K); South bank of Euphrates opposite Rawa, 28 March 1947, *Gillett & Rawi* (K); Zawita Gorge, 29 April 1956, *Enbroger, Guest*,

Lory, H. E. S. Schuvan & S. Y. Serhahia (K); Kani Kirmaj, 19 March 1958, *M. E. D. Poore* (K); Koy Sanjaq, 7 May 1959, *Rawi, Nuri & Al-Kan* (K); Kirkuk liwa, gorge in Tuni Baba Amara Hills, 10 km South of Durbendikan, 9 April 1964, *F. A. Barkley & S. Y. Haddad* (K); near Zakho, 11 April 1967, *F. Karim, Al Dabbagh & K. Hamad* (K); Haibat Sultan Dagh, N of Koy Sanjaq, 7 May 1969, *Rawi, Nuri, Kan* (K); Jasina, 11 April 1975, *S. Omar* (K).

ITALY: Sardinia, 1835, *Moris* (K); Sardinia, ad Kalarim, 1850, *Gennari* (P05404917); Apulia, Gargano, in agris restilibus pr. Mt S. Angelo, 24 April 1875, *Porta & Rigo* (P05362281, P05362591); Puglia, castel del Monte, 6 April 1976, *Nydegger* (P04717853); Sardinia, comune di Urzulei, cantoniera Bidicolai, 9 May 2014, *M. B. Crespo, A. Vicente & M. A. Alonso* (ABH70561); Sardinia, Jerzu, ctra. a Perdasdefogu, 8 May 2014, *M. B. Crespo, A. Vicente & M. A. Alonso* (ABH70563, ABH70569); Sardinia, comune di Urzulei, ctra. a Dorgali, Genna Croce, 9 May 2014, *M. B. Crespo, A. Vicente & M. A. Alonso* (ABH70562); Sardinia, Siniscola, ctra. Siniscola a Lula, Mte. Albo, 9 May 2014, *M. B. Crespo, A. Vicente & M. A. Alonso* (ABH70560); Puglia, Bari, parking del aeropuerto, 4 May 2014, *M. B. Crespo, A. Vicente & M. A. Alonso* (ABH70564); Puglia, Crispiano, ctra a Statte, cerca de Gravine de Amastuola, 4 May 2014, *A. Vicente, M. B. Crespo & M. A. Alonso* (ABH70570, ABH73578); Puglia, Martina Franca, bosque delle Pianelle, ctra. a Massafra, 4 May 2014, *A. Vicente, M. B. Crespo & M. A. Alonso* (ABH70559, ABH70566); Bologne (P05362153); Circa Neapolim (P05362193).

JORDAN: Amman, 7 March 1922, *V. E. Busiton* (K); Petra, 10 April 1935, *J. E. Dinsmore* (K); Wadi Rum, rocki slope, April 1945 (K); Amman, 5 April 1953, *H. F. Mooney* (K); Prov. Ammann, Rücken wenig E des Berdes Nebo (Dschebel Siyagha) bei Madaba, beweidete Flur mit Kalkblöcken, 650 m, 4 March 1992, *J. Poelt* (GZU00318728); Amman, old peach orchard near university, 28 March 1995, *F. N. Hepper 10016* (K); Zarga, from Kamsheh toward Alouk, 24 March 2004, *K. Abulaila, M. A. Hamoun, S. Saifan & Z. Tehabsem* (K); Tafilah, Dana Reserve, plateau near top of Rumana montain, 7 April 2013, *M. Al Awaji, R. Al Khawaldah, H. Amafadi, R. Borosova, S. Ghazanfar, J. Hearsun, J. Osborne, H. Taifour & E. Williams* (K).

LEBANON: Saïda, rochers calcaires de Kanderom, 28 February 1853, *G. Gaillardt* (P04745934); Saïda, près de village de [unintelligible], 29 February 1853 (P05362265 specimen on the right); Khirbet Qanafar, slopes above Schneller School, 22 April 2004, *F. N.*

Hepper 13289 (K); Beka'a, Hoch Moch (Rayakk), 22 April 2004, *J. Breidy & S. Khairallah LEB244* (K).

MALTA: ile de Malte, 1845, *V. Raulin* (P05362192); Malte, pelouses, 25 February 1847 (P04632429); Malte, 25 February 1847 (P05362131); ile de Malta, environs de Citta-vecchia, 13 March 1865, *Lagrange* (P05362295); Harissa, 17 April 1959, *O. Polunin* (K); Malta, *M. G. Churet* (P05362132); Malte, February, *C. de Foutenay* (P05362146 specimen on the right); Malta (P04661687); Malta (K).

TUNISIA: Tamezred, Djebel Matmata, 21 April 1884, *A. Letourneux* (P05438272, P05438859 specimen on the left); Djebel Bou Hadid prope Douiret, 7 April 1887, *A. Letourneux* (P05438818 specimen below on the right); Ad rupes in cacumine collis prope [unintelligible] a Techin, 1 April 1887, *A. Letourneux* (P05438818 specimen above on the right).

TURKEY: in ditione Constantinopolitana, 1844, *W. Noei* (P05362140); Antalya province, Düdengaz (9 Km N of Antalya), 14 April 1959, *Heiden & al.* (P06648083); Balkesir, Ayvalık Şeytan Sofrası, 70 m, 28 March 1986, *Ö. Seçmen* (EGE19956); Adalia, dans les collines à Chaire, 26 April, *E. Bourgeau* (P06648082). Mugla, Daçta, Hizirsah village, 45 m, 1 March 2016, *H. Yildrin* (ABH76352); Mugla, Datça, 45 m, 6 March 2016, *H. Yildrin* (ABH64354, ABH76351); Ibidem, 5 m, 9 March 2015 (ABH76353).

EGYPT: Gebel Elba, 1 February 1933, *J. R. Shabetai* (K).

LYBIA: Cirenaica, el-Mechili, wadi Ramla, 27 March 1933, *R. Pampanini* (K); Cirenaica, Apollonia, Rgua, 11 April 1933, *R. Pampanini* (lectotype of *B. didyma* var. *lenticularis*: FI003803); Wadi el Kuf, on limestone rock, 13 April 1939, *N. Y. Sandwith 2615* (K).

PALESTINE: Palestina, April 1846, *E. Boissier* (P05362190 specimen on the right); Palestine, April 1846, *E. Boissier* (K); Jerusalem, April 1863, *B. T. Lowne* (K); Jericho, April 1863, *B. T. Lowne* (K); Palestine, East of Jordan, 1873, *J. A. Paine* (K); above Jabbok river, 2 May 1911, *Fred S. Meyers & J. E. Dinsmore 1349* (K); Mashita, 25 April 1911, *Fred S. Meyers & J. E. Dinsmore* (K); Palestine, wady-El-Jib, 1 July 1919, *G. C. Johnson* (K); Ramath-Gan, near Tel-Aviv, sandy fields and field borders, 21 February 1928, *M. Zohary, N. Feinbrun & M. Spindel* (P06648079); Jerusalem, April 1933 (P04718135); Palestine, bords du Cedron, valle de Josafhat, April 1933 (P04718136); Palestine, Wadi Kelt, 4 March 1942, *P.*

H. Davis 4020 (K); Jerusalem, by Jerusalem to Jericho road, March-April 1967 (K); Israel, judean mountains, 1 May 2007, *A. Singer Bidi0202010507* (K); Palestine, Bethlehem, 21 April 1999, *F. N. Hepper & P. S. Davies 13052* (K); Haifa, ad montem Carmel, 9 April 06, *H. Petry* (P04719045).

SAUDI ARABIA: North Hijaz, jebel Dibbagh, 22 March 1978, *I. S. Collenette 460* (K); Wadi Sawawin, 550 miles North of Jeddah, 25 February 1979, *I. S. Collenette 837* (K); viewpoint behind police post, top of the Taif escarpment, 5 February 1980, *I. S. Collenette 1745* (K); Hema Figra, 50 km West of Madinah, 3 March 1989, *I. S. Collenette 6986* (K).

SYRIA: Ariha, April 1945, *frere Louis* (P05123709); env. de Saida, 29 February 1853, *Blanche* (P04719044); Alep (Syrie du Nord), 10 April 1927 (P05434872); Khan Abon Charnat (Désert de Syrie), 10 April 1933, *Daumail* (P05434862); Qalaat el Hosn, 29 April 1934 (P05434871).

***Biscutella didyma* (depressa morphotype)**

EGYPT: in Aegypto, circa Alexandriam, 14 March 1836, *Th. Kotschy* (K); near Alexandria, April 1871, *H. A. Hurst* (K); Ramlí, April 1874, *A. letourneux* (P05362143); Ex Aegypto inferiori prope Alexandriam, February-March 1877, *A. Letourneux* (K); Ramlí, in arenosis, inter segetes, in vervactis, 9 March 1877, *A. letourneux* (P05362271, P05438301, K); Cairo, 1903, *R. Muschler* (K); Kelnan, March 1906, *R. Muschler* (K); between Matruh and Barrani, 2 April 1932, *J. R. Shabetal* (K); Bourg el Arab, 1944, *H. Davis 7249* (K); Ramleh, dry sandy or stony rocks, 8-11 March (P05438284); Aegypto (lectotype of *B. depressa*: B-W11928010).

LIBYA: Benghasi, 1883, *G. Ruhmer* (P05438759); Cirenaica, Lamluda, 9 April 1933, *R. Pampanini* (K); Cirenaica, U. el-Kuf, fra Gasr Beni Gdam e Sidi Abd el-Uahed, 6 April 1933, *R. Pampanini* (lectotype of *B. didyma* var. *ciliata* f. *macrocarpa*: FI003479); Cirenaica, Derna, 21 April 1934, *R. Pampanini & R. Pichi-Sermolli* (FI003484); Cyrena, in planitie ad meridiem (27 Kil.) oppidi Tokra, solo calcáreo, 29 April 1938, *R. Maire & M. Weiller Iter lybicum 98* (lectotype of *B. didyma* f. *parviscutata*: MPU004115); from Cyrene to Apollonia, 5 April 1939, *N. Y. Sandwith 2396* (K); Wadi el Kuf, on limestone rock, 13 April 1939, *N. Y. Sandwith 2614* (K); altiplano between Barce and Tecnis, 3 April 1939, *N. Y. Sandwith 2317* (K); Attag, Fueihat, 21 January 1959, *Keith* (K); Attag, Fueihat, 3 March 1959, *Keith* (K);

Attag, Fueihat, 24 February 1959, *Keith* (K); Benghazi, Rommel's Pool, 15 February 1961, *Kranz* (K); Slonta to Marawa, S. road from Derna to El Merj, 1 April 1970, *Davis 50567* (K).

Biscutella boetica

SPAIN: in agris reg. calid, May 1837, *E. Boissier* (G00418099); in montibus supra Algeciras, June 1849, *Boissier & Reuter* (G00418101); Medina Sidonia, pelouse aride, 21 March 1849, *E. Bourgeau* (P05362287, P05362291 specimens on the left); Medina Sidonia, *E. Bourgeau* (P05362287 specimen on the right); Algeciras, 15 April 1876, *M. Winkler* (P05362159, specimen on the right); Ronda, Andalusien, 19 May 1890, *E. Reverchon* (P05362261); pr. Málaga, loc. aridis in vineis collium supra torre S. Telmo, 28 April 1879, *Huter, Porta & Rigo 163* (P05362272); Ronda, sur les sables calcaires, 1889, *E. Reverchon* (P05362290); prov. gaditana, Mt. Carbonera, pr. S Roque, 11 April 1895, *Porta & Rigo* (P05362293); Málaga, entre Alozaina y Casarabonela, 29 April 1982, *E. Domínguez, E. Ruíz de Clavijo & J. L. Ubera* (COFC51585); Málaga, entre Mijas y Fuengirola, 11 April 1991, *A. Pujadas & F. Navarro* (COA20078); Cádiz, Ubrique, alcornocales sobre suelos silíceos, etapas aclaradas y márgenes de caminos, 24 March 1982, *M. Laredo, F. Navarro, Pérez Chiscano & C. Valle* (COFC46830); Huelva, Zufre, Sierra de Aracena, Cortijo La Carnicera, 11 March 1997, *M. Morales* (COFC25905); Huelva, La Palma del Condado, río Tinto, Camino Cortijo de Aradilla, 65 m, 5 April 2005, *M. A. Alonso, A. Juan, J. Monerri & J. J. Montoya* (ABH51001); Huelva, Alájar, Sierra de Aracena, subida a la ermita Virgen de los Ángeles, 760 m, 9 April 2004, *M. Martínez Azorín* (ABH50293); Málaga, Frigiliana, hacia Torrox, pr. Cetrerías, laderas esquistosas, 450 m, *V. J. Arán 6251* (ABH52054); Málaga, de Colmenar a Olías, Montes de Málaga, 30SUF8075, 750 m, 23 April 2004, *L. Baena & P. García* (ABH49200); Málaga, Casares, 30STF9737, 480 m, 24 April 2012, *A. Vicente & A. Pardo* (ABH59974); Málaga, sierra Tejeda, ctra. hacia Salares, 30SVF0680, 699 m, 21 April 2012, *A. Vicente & A. Pardo* (ABH59821); Málaga, sierra Tejeda, ruta del Pozancón, 30SVF0781, 840 m, 21 April 2012, *A. Vicente & A. Pardo* (ABH59820); Málaga, Montes de Málaga, Lagar de Torrijos, 30SUF7876, 755 m, 22 April 2012, *A. Vicente & A. Pardo* (ABH59822); Cádiz, Castellar de la Frontera, 30STF7921, 14 May 2014, *A. Vicente* (ABH70948); Cádiz, Castellar de la Frontera, cercanías del castillo, 30STF8119, 50 m, 13 May 2014, *A. Vicente* (ABH70650, ABH70657); Cádiz, Alcalá de los Gazules, Sierra del Algibe, 30STF6245, 380 m, 13 May 2014, *A. Vicente* (ABH70655, ABH70656); Cádiz, Jerez de la Frontera, prox. Pto.

de Galis, 30STF64, 450 m, 13 May 2014, A. Vicente (ABH70653, ABH70654); Cádiz, Jerez de la Frontera, ctra. de Cortes de la Frontera a Alcalá de los Gazules, 13 May 2014, A. Vicente (ABH 70651, ABH70652); in campis siccis montosis circâ Malagam et praecipué al Cerro, au nord de la Ville, 30 April (G00418100 lectotype of *B. boetica*).

MOROCCO: Tangiers & Tetuan, April 1871, *D^r. Hooker* (K specimen on the right); Tanger, Bou Bana, in incultis, March 1911, *C. J. Pitard* (P05438772); Tétuan, Jerusa, in incultis, 5 April 1911, *C. J. Pitard* (P05438771); Tanger, cap Spartel, in aridis, 3 March 1911, *C. J. Pitard* (P05438761, P05438765); Aïn Cheggag, in petrosis, February 1913, *Meouret* (P05438764); Tanger-Tétuan, Zinat, in collibus, 11 April 1913, *C. J. Pitard* (P05438760); Tanger, April 1921, *C. Pau* (MA44396); Tanger, April 1921, *C. Pau* (MA44398); ditione Gharb, prope Arbaoua, 14 April 1927, *R. Maire* (P05438784); in ditione Gharb, prope Ouezzan, 13 April 1927, *R. Maire* (P05438783); Rincon de Medik, in arenosis inter Ceuta et Tetauen, 4 m, 13 March 1930, *Font Quer Iter Maroccanum 235* (lectotype of *B. didyma* subsp. *apula* var. *scabrida*: BC137361, isolectotypes: MPU006772, MA44533); Ksar-el-Quebir, in quercetis suberis, 27 March 1930, *Font Quer* (BC137362, MA44534); Fez, May 1930, *A. W. Trethewy* (K); Ibidem, May 1931, *A. W. Trethewy* (K); inter Kenifra et Kasba Tadla, in pascuis lapidosis, 700 m, 1934, *Maire Iter maroccanum XXIV* (lectotype of *B. didyma* subsp. *apula* var. *muscariodora*: MPU003387); Atlas Rifain, montagnes de Ketama, sol schisteux, 11 June 1935, *Sennen & Mauricio* (MA162781); Tanger, Dj. Quebir, 6 April 1939, *Font Quer* (BC107759); between Larache & Ksar-el-Kebir, weeds in eucalyptus plantations and orange groves, 24 March 1972, *D. Branwell, I. B. K. Richardson & B. G. Murray* (K); Tétouan, cerca de Boureït, 1300 m, 29 May 1981, *S. Castroviejo, J. Fdez. Casas, F. Muñoz Garmendía & A. Susanna* (MA232634); Tétouan, cerca de Boureït, Bab Berré, cauce pedregoso de un arroyo, 29 May 1981, *S. Castroviejo, J. Fdez. Casas, F. Muñoz Garmendía & A. Susanna* (MA477642); Tanger-tétouan, Bab Taza, P. N. Talasetmane, sustrato siliceo, 1300 m, 17 June 2008, *J. Calvo & A. Quintanar AQ2790* (MA782670); Tanger-Tétouan, Chefchaouen, pr. Aguelman, 476 m, 17 June 2008, *E. Rico, S. Andrés Sánchez & M. Santos Vicente MS994* (MA782810); Tánger-Tétouan, entre Derdara y Ksar-el-Kebir, pr. Tankoub, 9 April 2009, *J. Calvo & I. Espejo* (MA791267); Tayenza, Forêt Bouhachem, 30STE737042, 1518 m, 27 June 2013, *M. B. Crespo, M. A. Alonso & A. Vicente* (ABH 69331); Fahs-Anjra, Ksar-es-Seghir, roquedos calcáreos, 3 July 2013, *M. B. Crespo, M. A. Alonso & A. Vicente* (ABH69317); Chauen, subida Djebel Kalaa, sustratos calcáreos, 995 m, 27 May 2013, *M. B. Crespo, M. A. Alonso, A. Vicente & J. L. Villar* (ABH68347); Tánger-

Tétouan, Oued Laou, 174 m, 26 March 2017, *T. Buira, J. Calvo & S. Hantson TB1152* (MA807348).

Biscutella lyrata

SPAIN: In sylvaticis supra Algeciras, June 1849, *Reuter* (P0546734 specimen below); Puerto Real. 4 April 1850, *E. Bourgeau* (P05362235, P05426737); Cádiz, Chiclana, April 1873, *M. Winkler* (P05426736 specimen on the left); Cádiz, Chiclana, plinar sobre suelos arenosos, 9 April 1976, *Ladera & Rivas Goday* (MA233571); Algeciras, 15 April 1876, *M. Winkler* (P05426736 specimen on the right); Cádiz, inter Chiclana et Vejer de la Frontera, Cabo Roche, in arenosis maritimas, 13 April 1978, *T. Luque & B. Valdés* (P04717874, MA377631); Cádiz, San Roque, finca La Alcaidesa, 25 April 1979, *G. López* (MA402081); Cádiz, Ojén, 7 June 1987, *E. Hernández, M. Clemente, J. M. Montoro & A. Pujadas* (COA013098); Cádiz, Algeciras, barranco del Canuto del capitán, 14 April 1989, *M. L. Gil Zúñiga, L. F. Sánchez & J. A. Alegandre* (MA485962); Cádiz, Chiclana, laguna campano, 22 April 1990, *A. Pujadas, P. Poyato, R. García-Salmones & G. Manzano* (COA20087); Cádiz, Alcalá de los Gazules, Sierra del Algibe, 22 April 1993, *J. C. Cristóbal, M. B. Crespo & al.* (ABH5663); Cádiz, subida al Pico del Algibe desde el Refugio del Picacho, 6 May 1995, *A. Lora & A. Pujadas* (COA020854); Cádiz, Jerez de la Frontera, pr. puerto de Gáliz, 11 April 2009, *J. Calvo & I. Espejo* (MA790862); Cádiz, Alcalá de los Gazules, sierra del Algibe, inicio ruta al Picacho, 8 July 2014, *A. Vicente* (ABH70648, ABH 70649); Gibraltar, *Broussonet* (P05426735).

Biscutella raphanifolia (see Appendix in Vicente & al. 2016)

Biscutella pseudolyrata

MOROCCO: Larache, February 1886 (P05438255); Mamora forest, May 1888 (K); Forêt de Mamora, 4 April 1888, *Grant* (P05438793); Larache, 1914, *Pérez Camarero* (BC05077); in planitie Gharb, in silva Mamora, 22 April 1925 (P05438224); Kenitra, Rabat, Mamora forest, February 1930, *A. W. Trethewey* (K); El Araix, in arenosis, 20 m, 6 March 1930, *Font Quer 233* (MA4448); Ibidem, *Font Quer 234* (MA44486); Kenitra, March 1931, *A. W. Trethewey* (K);

Sidi Sliman, 60 Km from Meknes, 1936, *A. W. Trethew* (K); Kenitra, plantation d'agrumes au N de la ville, sol sableux, 14 February 1974, *J. Lewalle* 7438 (MA268268, P04657216, P04743559); Région de Rabat, bois du Souissi, aux environs immédiats de Rabat, sur sol sableux, 15 December 1966, *J. Veilex* (MA802415, P04657219, P04718125, P04745864, P05432970); Tanger-Tétouan, Larache, ctra de Larache a Ksar-el-Kebir, 29SQV615893, 19 m, 6 may 2015, *A. Vicente & M. A. Alonso* (ABH74993, ABH74995); Rabat-Salé-Zemmour, ctra de Sidi Allal el Bahraoui a Kenitra, Quercus suber forest, 29SQT235881, 78 m, *A. Vicente & M. A. Alonso* (ABH75002); Rabat-Salé-Zemmour, ctra. de Sale a Sidi Allal el Bahraoui, Quercus suber forest, 29SQT239668, 178 m, *A. Vicente & M. A. Alonso* (ABH72445 holotype, ABH74994); Gharb-Charda-Béni, Ain Felfe, ctra. 4214, sobre sustrato arenoso, 29SQV534586, 6 may 2015, *A. Vicente & M. A. Alonso* (ABH74997).

Biscutella eriocarpa* var. *riphaea

ALGERIA: Tlemcen, 26 May 1843, *M. Durieu* (P05438256 specimen on the left); Gharrouban, May 1855 (K); prov. d'Oran, champs a Gharrouban, 21 May 1856, *E. Bourgeau* (P05438245, P05438851); prov. Oran, Coteaus à Lalla-Maghnia, 28 April 1869, *A. Wariou* (P05438305); Tlemcem, April 1912 (P05438184); Tlemcem, subida al Plateau Lalla Setti, 30SXD5149, 1000 m, 20 May 2012, *A. Juan, M. A. Alonso, B. Gesslahui & C. Mollá* (ABH59292); Tlemcem, 30SXD5860, 800 m, 11 April 2012, *M. A. Alonso & C. Muñoz* (ABH 69560, ABH69561).

MOROCCO: Melilla, 14 Juny 1915, *A. Caballero* (K); Timhadit, 29 June 1918, *R. Benoist* (P05438794); Sidi Abdallah, entre Taza et Fes, 24 February 1921 (P05438233); *Axdir (littore rhiphaeo), in herbosis, 30 April 1927, Font Quer* (MA44502); environs de Taforal, broussailles, 20 May 1931, *A. Faure* (K); Gurugú, marges, éboulis, vers Taquigriat, 21 June 1931, *Sennen & Mauricio* (MA44514); Martimprey-du-Kiss, au Guerbouz, bords des champs, 26 April 1933, *A. Faure* (MA44487); Beni-Mellal, Jab Tassemit au-dessus de Beni-Mellal, 6 June 1980, *A. Charpin, F. Jacquemoud & D. Jeanmonod* (MA 236739); entre Boulemane y Fès, Tizi Abekhmanes, 1700 m, 22 April 1984, *A. Aparicio, J. G. Rowe & S. Silvestre* (SEV203303); Nador, Mont Gourougou, terrain calcaire, 13 April 1988, *A. Acchal, A. Benibid, Z. Díaz, J. C. Diosdados, C. Santa-Bárbara & B. Valdés* (SEV202628); Nador, vertiente meridional del Jbel Arwadi, entre Arbaa Tawirt y Bou Saida, 16 June 1993, *T.*

Abdelkader, J. Molero, J. M. Montserrat, J. Pallàs, J. Vicens & M. Veny JMM-3435/5 (BC906047); Nador, Arbaa Tawrirt, vertiente meridional del Jbel Arwadi, 11 June 1993, *T. Abdelkader, J. Molero, J. M. Montserrat, J. Pallàs, J. Vicens & M. Veny JMM-33645/2* (BC906048); Berkane, Oued Zeg Zel, entre Tazarhine y Takerboust, 8 June 1993, *J. Molero, J. M. Montserrat, J. Pallàs, J. Vicens & M. Veny JMM-3126/5* (BC906054); Oujda, Between Beni Drar and Ahfir, Col de Guerbourss, 29 May 1993, 530 m, *M. Etlafski, M. A. Mateos & B. Valdés* (SEV203364); Meknès, entre Mulay-Idriss y el Puerto de Zeggota, 450 m, 6 April 1994, *J. M. Montserrat & B. Valdés* (SEV203370); Nador, Oulad Berzayer, estribaciones Jbel Guens, 6 April 1994, *A. M. Romo, M. Bouhmadi, J. B. Peris & G. Stübing* (SEV201683); Fes, Bab Zitouna, collado del Jbel Zalagh, 630 m, 10 May 1994, *A. Achhal, Y. Ben Yacoub, F. Bombardó, J. M. Montserrat & M. Soler JMM-5152/3* (BC906076); Region 9 (Zorhoun), ruins of Roman city of Volubilis, 4 June 1994, *S. L. Jury, M. Ait Lafkih & B. Tahiri* (BC906062); Grand Atlas, entre Afourer y Bin-el-Ouidane, 1200m, taludes pedregosos, 9 July 1996, *S. Cirujano, B. Peris, A. Romo, R. Roselló & G. Stübing* (MA625029); Marrakech-Tensift-Al Haouz, desvío en la carretera de Marrakech a Ouazazat, cerca de Col de Tichka hacia Imouzer des Glaoua, 2382 m, 12 June 2009, *R. Gonzalo & al.* 1196 (MA799996); Taza-Al Hoceima, Cabo tres Forques, 18 April 2009, *M. B. Crespo, A. Juan, M. A. Alonso, L. Sáez & al.* (ABH58630, ABH69558); Taza-Al Hoceima, Djebel Tazzeka, 30SVC062787, 1150 m, 30 April 2013, *M. B. Crespo, M. A. Alonso, A. Vicente & J. L. Villar* (ABH68352, ABH68353); Ibidem, 30SVC9671, *M. B. Crespo, A. Juan, M. A. Alonso & al.* (ABH69559); Taza-Al Hoceima, ctra. bajando a Tafferte, djebel Bou Iblane, 30SUC844286, 1562 m, 27 May 2013, *M. B. Crespo, M. A. Alonso, A. Vicente & J. L. Villar* (ABH68381); Meknès, ctra. Azrou-Meknès, pr. Ito, 30STC829152, 1420 m, esquistos, 2 May 2013, *M. B. Crespo, M. A. Alonso, A. Vicente & J. L. Villar* (ABH68336, ABH68337); Ibidem, 30STC844144, 1420 m, suelos esquistosos, *M. B. Crespo, M. A. Alonso, A. Vicente & J. L. Villar* (ABH68339); Oujda, Montes de Beni Snassen, roquedos calcáreos y prados anejos, 30SWD544530, 700 m, 29 April 2013, *M. B. Crespo, M. A. Alonso, A. Vicente & J. L. Villar* (ABH 68371, ABH68372, ABH68373, ABH68374); Azilal, bajada a Beni Mellal, 29SQR410651, 830 m, 2 May 2013, *M. B. Crespo, M. A. Alonso, A. Vicente & J. L. Villar* (ABH 68354); Fes-Boulemane, Fès, Birtam-Tam, 30SUC589516, 860 m, 30 April 2013, *M. B. Crespo, M. A. Alonso, A. Vicente & J. L. Villar* (ABH68408); Taza-Al Hoceima, Taza, Bab-Azhar, montes Tazzeka, 578 m, 30 April 2013, *M. B. Crespo, M. A. Alonso, A. Vicente & J. L. Villar* (ABH68350); Azilal, subida al Jbel Azourki, 29SQR335950, 1150 m, 27 May 2013, *M. B. Crespo, M. A. Alonso, A. Vicente & J. L. Villar* (ABH68360).

Biscutella eriocarpa* var. *pseudociliata

ALGERIA: Oued Zegrir près Guerrara, dans le Mzab, 20 May 1858, *E. Cosson* (P05438837 specimen on the left); El Farch, das le Mzab, 19 May 1858 (P05438815); Sidi Bel Abbés, 1858 (P05438259); Ibidem, May (K); Founassa, 18 April 1888, *E. Bonnet & P. Maury* (P05438150, P05438180 specimen on the right); entre ain Sefra et ain el Hadjadj, 13 April 1888 (P05438178, P05404871); Mograr Tathani, 17 April 1888, *E. Bonnet & P. Maury* (P05404879, P05404898, P05438148); Ibidem, 15 April 1888, *E. Bonnet & P. Maury* (P05438801); Aïn el Hadjadj, 13 April 1888, *E. Bonnet & P. Maury* (P05438149); Djenian Bou Rezk, 17 April 1888, *E. Bonnet & P. Maury* (P05438180); Bounoura prope Ghardaïa, in incultis palmeti et in herbis, 2 April 1899, *L. Chevallier* (P05438296); Ibidem, 3 April 1899, *L. Chevallier* (P05438748; P05438806); Mzab, El Ateuf, 7 April 1899 (P05438749); Anti-Atlante, in rupestribus arenaceis montis Fidoust, 2000-2200 m, *R. Maire, Iter maroccanum XXI* (lectotype of *B. didyma* subsp. *lyrata* var. *pseudociliata*: MPU002855); Ben Chicao, pelouses sur les grès, 1100 m, 19 May 1935, *R. Maire* (lectotype of *B. didyma* var. *suaveolens*: MPU003590); Beni Ounif, rocaïlles gréseuses à la base Nord du Mt. Sidi Youssef, 10 April 1939, *Léouffre* (P05438777); Steppes désertiques à 100 Km Est de Ksar el Hirane, sur la piste de Dzioua, 29 April 1965 (P04745857, P04745858, P04745862); Naama, Aïn Hadhadj, al sud d'Aïn Sefra, 1300 m, 3 June 1989, *C. Benidi, G. Montserrat Martí & J. M. Montserrat Martí JMM-2357* (BC813786); Aïn el Hadjar, *J. A. Battandier* (P05438776).

MOROCCO: Sud-Ouest de Maroc, Djebel Afougneur, 8 June 1875, *Ibrahim* (K); Ibidem, 1876, *Ibrahim* (P05438266); Sud-Ouest de la ville de Maroc, Djebel Afougneur, 11 July 1876, *Ibrahim* (K, P05438267); Ida Ouchemlal et Adrar Mqorn, 1876, *E. Cosson* (P05438820); Montagnes de Siggrat et Ghiliz, jusque verst Ighirmillul, à l'est du district de Tazeroualt, 1876 (P05438849); Ighirmillul at Djebel Taфраout et Kerkar, montagnes à l'Est du district de Tazeroualt, 1876, *E. Cosson* (P05438846); Amaluz et Tidli Ighichan, montagnes das le district d'Ida Ouchemlal, 1876 (P05438835, K); Tirsal, Demnat, 1 July 1881, *Ibrahim* (P05438168); Maroc, Djebel Aziwel, 1883, *Ibrahim* (P05438261); Djebel Aziwel, Aït Adouyous, 1883, *Ibrahim* (P05438796); W. Amsmiz & Tizi-hemiri, October 1888, *J. Thomson* (K); pentes du Djebel Melias, April 1913, *C. J. Pitard* (P05438823); Grand Atlas, Riraya, au desous du Tizi-Tamatert, 17 June 1921, *Jahandiez 818bis* (P05438225); Tazzouguert, Djebel Mechmech, April 1925, *H. Humbert* (P05438741); in Atlante Majore,

Tizi-n-Tichka, in glareosis schistaceis, 2100 m, *Maire, Iter maroccanum XXII* (lectotype of *B. didyma* subsp. *lyrata* var. *pseudomicrocarpa*: MPU003200, isolectotypes: P05438226, P05438231); in rupestribus arenaceis prope Tirmi, in ditione Tazeroualt, Anti Atlas, 500 m, 12 April 1934, *R. Maire & E. Wilczek* (P05438781, MPU008627); in faucibus sidi-el-Ghiat, ditionis Tazeroualt, Anti Atlantis, 2 April 1934, *R. Maire & E. Wilczek* (P05438782); Aïn-Sefra, 13 May 1934, *A. Faure* (lectotype of *B. didyma* f. *chamaecarpa*: MPU003389); in pascuis arenosis ad Aïn-Sefra, 31 May 1934, *A. Faure, R. Maire Itinera algerica* (lectotype of *B. didyma* f. *parvivalvis*: MPU003390); Atlas major, ad sept. a transitus Tizi-n-Test, in glareosis ad Maison cantonnière; 200 m, 7 April 1936, *R. Maire & G. Samuelsson* (lectotype of *B. didyma* f. *orivilla*: MPU006208); chaîne du Grand-Atlas, sur la route du Tizi-n'Test, près de l'hotel Alpina, 1500-1700 m, 31 March 1952, *B. de Retz 31642* (P04657211); *Chemaia, cultivos sobre pizarras, 500 m, 18 April 1984, A. Aparicio, J. G. Rowe & S. Silvestre* (SEV203362); Agadir, col du Kerdouss, solo calcareo, 1270 m, 24 May 1985, *C. Blanché, J. Fernández Casas, J. Molero, J. M. Montserrat & A. Romo* (BC813069, MA340939); *Ouarzazate, inter Tizi n'Tichka et Irherm n'Ougdál, 2000 m, 30 May 1985, C. Blanché, J. Fernández Casas, J. Molero, J. M. Montserrat & A. Romo* (BC 807601, BC813071, MA340586); *Errachidia, steffe rocailleuse, 27 April 1986, J. Lewalle* (MA509404); Agadir, *vallée d'Imouzzar des Ida-ou Tatane, près de Souk el Khemis d'Imouzzar, 1100 m, 10 June 1988, J. Molero, A. M. Romo & A. Susanna* (SEV201908); entre Agadir y Tafraoute, a 18 Km al S de Aid-Baha, 20 April 2003, *S. Talavera, T. Stuessy, R. Berjano, G. Cruz, L. Felix, J. L. García Castaño, M. A. Ortiz, A. Terrab, K. Tremesberger & C. Vega* (SEV270619, SEV270620); Gran Atlas, ctra. Taroudant-Marrakech, 25 Km al S de Tizi-N-Test, suelo calcáreo, 950 m, 21 April 2003, *S. Talavera, T. Stuessy, R. Berjano, G. Cruz, L. Felix, J. L. García Castaño, M. A. Ortiz, A. Terrab, K. Tremesberger & C. Vega* (SEV270651); Er Rachida, road N from Erfoud, Ait Amira, 31°47.22'N 4°14.05'W, 1040 m, 4 Juny 2004, *S. L. Jury, M. Rejdali & T. M. Upson* (ABH46591); *Distrito de Beni-Mellal, en valle de la Felicidad. inmediaciones de Aït Ziri, 1663 m, 4 June 2006, Medina & al.* (MA746284); Souss-Massa-Daraâ, Garganta del Todra, 30RTA5500, 1600 m, 16 May 2007, *M. Martínez Azorín & al.* (ABH69727); *Marrakech-Tensift-Al Hauz, Alto Atlas, collado de Tizi'n-Tichka, 2140 m, 19 September 2013, M. Azorin & al.* (ABH69882); Souss-Massa-Draa, Amerzgane, Sirouna, 1584 m, laderas descarnadas sobre rocas igneas, 27 March 2015, *I. Aizpuru, S. Andrés-Sánchez, D. Gutiérrez-Larruscaín, C. Molina, J. Pedrol, A. Prunell, E. Rico, A. Rodríguez & C. Urones DG614* (ABH75000); Souss-Massa-Draa, entre Ait Mansour y Afella Ighir, 1195 m, laderas pedregosas secas del cañón, 25 March 2015, *I. Aizpuru, S. Andrés-*

Sánchez, D. Gutiérrez-Larruscaín, C. Molina, J. Pedrol, A. Prunell, E. Rico, A. Rodríguez & C. Urones SA965 (ABH74999).

Biscutella eriocarpa* var. *eriocarpa

MOROCCO: Teneriffa [strikethrough], 1807, *Broussonet* (holotype of *B. eriocarpa*: G00202788); South Marocco, near Mogadore, Ain-el-Hadjar, April-May 1871, *Dr. Hooker* (P05438824 specimen above on the left); observeé à Larache, Environs of Casablanca, 20 March 1887, *M. Mellerio* (P05438257, P05438825); Casablanca, April 1897, *Melleria* (P05438736); Sidi Feali, in collibus aridis, 2 June 1912, *C. J. Pitard* (P054438873); Sidi Feali, ad Dar Chafai, in segetibus, 2 June 1912, *C. J. Pitard* (P05438813); Casablanca, 13 February 1918, *R. Benoist* (P05438769); M. Tafetecht, entre chichaoua et Mogador, 5 May 1921 (P05438734); Casablanca. Friches caillouteuses, sur le chemin de Beauséjour à Aïn-Diab, February 1934, *J. Jallu* (MA425421, P05404894); in rupestribus arenaceis inter Sidi-Sbaa et Khatouat, 800 m, 3 April 1937, *Maire Iter maroccanum XXVIII* (lectotype of *B. didyma* var. *haplotricha*: MPU003914); Oulad Saïd, in pascuis ditionis, solo arenaceo, 1937, *R. Maire Iter maroccanum XXVIII* (lectotype of *B. didyma* var. *pseudoalgeriensis*: MPU003915; isolectotype: P05438785); in rupestribus calcareis maritimis ad *promontorium soloim*, Cap Cantin, 1937, *R. Maire* (P05438780); Sehd Eddhed, Oued Ykem, 16 April 1984, *A. Aparicio, J. G. Rowe & S. Silvestre* (SEV203374); entre Berrechid y Sidi Mohammed el Kebir, depresión encharcable, 18 April 1989, *M. A. Carrasco, S. Castroviejo, S. Cirujano & M. Velayos* (MA592328); Mohammedia, pastos primaverales, 50 m, 23 March 1989, *Guzmán, Luceño, Martínez Escribano & Vargas* (MA642943); Agadir, February 1935, *A. W. Trethewey* (K); Dj. Hadid, 1886, *Ibrahim* (P05438306); Mohammedia, Oued Nefifik, 29SPT537322, 1 m, 4 May 2013, *M. B. Crespo, M. A. Alonso, A. Vicente & J. L. Villar* (ABH68462); Chaouia-Ouardigha, ctra. de Rabat a Slimane, 29SPT782331, 179 m, 7 May 2015, *A. Vicente & M. A. Alonso* (ABH74996); Grand Casablanca, ctra. P3011 entre Bouskoura y Dar el Haj Omar, pastos pisoteados en suelos poco profundos de zonas calizas, 169 m, 22 March 2015 *I. Aizpuru, S. Andrés-Sánchez, D. Gutiérrez-Larruscaín, C. Molina, J. Pedrol, A. Prunell, E. Rico, A. Rodríguez & C. Urones SA896* (ABH74998); Mogador (P05438824 specimen below).

Specimens sharing characters of both var. *riphaea* and var. *pseudociliata*

ALGERIA: Saïda, gorges de l'oued, ocaïiles, 28 April 1928, *Le Cesve* (P04632008, P05326060, P05438829); de Tlemcem à Lalla Maghnia, *J. A. Battandier* (P05438222).

MOROCCO: Djebel Sadig, 28 May 1888, *Grant* (P05438837 specimen on the right); Moulay Brahim, Atlantis Majoris, 7 April 1929 (P05438227); 71 Km S from Marrakech along minor roads, 2 Km below Oukaïmeden, 2520 m, 5 July 1987, *S. L. Jury, M. Rejdali & M. F. Watson* 8999 (MA392207); 64 Km from Marrakech on road to Ouarzazate, just beyond Touama, 3 June 2002, *Jury, M. Ait Lafkih, M. A. Carine, F. J. Rumsey & R. W. Rutherford* (MA698283).

Specimens sharing characters of both var. *eriocarpa* and var. *pseudociliata*

MOROCCO: environs of Mogador, April 1867, *B. Balansa* (P05438170); districts de Tazeroualt et Issighiwar jusque à Si Ahmed ou Moussa, Maroc méridional occidental indépendant Mardochée, 1876 (P05438869); Marrakech, Asni toad, 10 miles from Marrakech, March 1930, *A. W. Trethew (K)*; in planitié Haouz prope Marrakech, 8 April 1929 (P05438228); Essaouira, a 1 Km de Moulay-Bouzerktour, sabinares de *Juniperus phoenicia* y *Argania spinosa*, 19 April 2003, *S: Talavera, T. Stuessy, R. Berjano & G. Cruz* (SEV270562); Foumalili et partie septentrionale du district d'Ida Ouchemlal; SW of Maroc, 1876, *Mardochée* (P05438864).

Specimens sharing characters of both var. *eriocarpa* and var. *riphaea*

MOROCCO: Temara, friche herbeuse, 2 March 1986, *J. Lewalle & J. Lambinon* (BC807888, MA464306, P04657207); Rabat, in aridis maritimis, January 1912, *Lecouret* (P05438870).



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Conclusiones

CONCLUSIONES

En los diferentes capítulos de esta Tesis Doctoral se han expuesto algunas conclusiones derivadas de los resultados de cada estudio. Se presentan a continuación las conclusiones globales de la tesis.

1. La designación o identificación de 18 tipos nomenclaturales de táxones de *B. ser. Biscutella* ha sido determinante para conseguir una taxonomía más sólida de este grupo, como en el caso de la corrección de lectotipificaciones previas sobre tipos erróneos (e.g. *B. boetica*) o las tipificaciones de táxones especialmente controvertidos (e.g. *B. didyma* o *B. eriocarpa*), cuyo uso ha quedado definitivamente fijado.
2. Del total de 32 caracteres morfológicos analizados, aquellos que resultaron tener mayor valor taxonómico discriminante fueron, en orden de importancia: i) morfología de los filamentos estaminales; ii) longitud de los nectarios laterales; iii) patrón de ramificación de la inflorescencia; iv) longitud del estilo; v) densidad y longitud del racimo en fructificación; vi) longitud y tipo de inserción de los pedicelos, y vii) morfología de las hojas basales.
3. *Biscutella lyrata* es la especie con los caracteres más constantes y exclusivos dentro de la serie, como son sus filamentos estaminales alados, pequeño tamaño del fruto y número cromosómico único ($n = 6$). Además, la especie ocupa una posición basal en todos los árboles filogenéticos obtenidos, lo que, junto a sus peculiaridades morfológicas, sugiere un carácter ancestral dentro del género. A la luz de los resultados morfológicos y filogenéticos, su distribución se limita al sur de la Península Ibérica, descartándose del norte de África.
4. De igual modo, *Biscutella didyma* es una especie de hojas oblanceoladas y dentadas, de amplia distribución en el Mediterráneo central y oriental, habiéndose encontrado en Constantine (Argelia) sus poblaciones más occidentales. En su amplio rango de distribución, presenta caracteres relativamente constantes, cuya variabilidad morfológica no es lo suficientemente consistente como para establecer rangos infraespecíficos. Táxones descritos en función de características del fruto (*B. leiocarpa*, *B. ciliata*, *B. ciliata* var. *applanata*, o *B.*

morisiana), se consideran, por tanto, sinónimos de *B. didyma*, al igual que *B. didyma* subsp. *apula*, taxon habitualmente aceptado.

5. La entidad del noreste de África descrita como *Biscutella depressa* sí presenta, sin embargo, caracteres relativamente constantes y exclusivos, como la presencia del borde de la silícula muy hinchado o el pequeño porte de la planta, manifestándose, este último, sobre todo, en Egipto. Futuros estudios filogenéticos, que incluyan muestras de estos especímenes, serían necesarios para establecer si puede merecer algún rango infraespecífico, dentro de *B. didyma*.

6. Entre las plantas con hojas liradas, la principal característica de *Biscutella maritima* es la presencia de nectarios laterales muy elongados, llegando hasta 0.8 mm. Este carácter, no indicado hasta la fecha, junto con el tipo de ramificación, son diagnósticos para esta especie, cuya área de distribución se ha ampliado aquí, abarcando la costa de la Península Itálica, Sicilia, norte y este de Túnez, y este de Argelia.

7. Su congénere próximo, *Biscutella raphanifolia*, contrariamente a lo aceptado hasta la fecha, es una especie caracterizada por una panícula ampliamente ramificada, que comprende tanto individuos perennes como anuales. La gran variabilidad encontrada en esta especie, causante del gran número de táxones descritos en su área de distribución, puede reducirse a sólo dos variedades, de las que *B. raphanifolia* var. *algeriensis* se aplica a plantas anuales de menor tamaño y hojas menores y menos divididas.

8. De la amplia variación morfológica presente en Marruecos en *B. ser. Biscutella*, que ha sido recientemente atribuida por algunos autores a altos niveles de plasticidad de *Biscutella boetica*, sólo las poblaciones con racimos laxos y hojas mayoritariamente oblanceoladas y dentadas resultaron pertenecer a dicha especie. La distribución de *B. boetica*, por tanto, queda limitada al sur de la Península Ibérica y el extremo norte de Marruecos, con lo que se resuelve la confusión existente respecto a esta entidad.

9. El endemismo marroquí *Biscutella eriocarpa* constituye una entidad totalmente independiente de *B. didyma* o *B. boetica*, especies con las que comúnmente ha sido confundida o sinonimizada. La gran variabilidad encontrada para *B. eriocarpa* en toda su área muestra, sin embargo, tres claros extremos, cada uno con un patrón geográfico bastante definido. No obstante, la elevada presencia de individuos con caracteres intermedios y la

escasa resolución obtenida en los análisis moleculares, sugieren el rango varietal como mejor tratamiento taxonómico para dichos extremos de variación.

10. *Biscutella pseudolyrata* se describe en esta tesis para denominar una entidad presente en la costa noroccidental de Marruecos, muy bien diferenciada morfológicamente de *B. eriocarpa*, pese a que la resolución obtenida en los árboles filogenéticos no es determinante. La extrema dificultad para incluir los rasgos morfológicos de *B. pseudolyrata* dentro de *B. eriocarpa*, junto con las claras diferencias y la fácil delimitación morfológica de ambas especies, parecen sugerir el tratamiento de esta entidad al nivel específico como la mejor opción posible.

11 De las 11 regiones de ADN analizadas, las regiones plastidiales *trnV* y *rpl32*, junto con la región nuclear ITS –sin ser absolutamente resolutivas– ofrecieron individualmente las filogenias más congruentes y con mejor resolución de clados. Su combinación permite reconocer 6 linajes principales, que no se corresponden con los grandes grupos morfológicos habitualmente establecidos sobre la base de las características foliares y de la inflorescencia.

12. La combinación de los resultados morfológicos y moleculares obtenidos permite reconocer 10 táxones (7 especies y 3 variedades adicionales) dentro de *B. ser. Biscutella*, bien definidos por una combinación particular de caracteres morfológicos, ecología y distribución geográfica. Esta aproximación resulta comparativamente más analítica que las más ampliamente aceptadas, pero mucho más sintética que algunas de las realizadas sólo para el norte de África.

13. La mayor diversidad morfológica de *B. ser. Biscutella* se encuentra en el sur de España y norte de Marruecos, y decrece hacia oriente; fenómeno que se mantiene en el conjunto del género, ya que son estas dos áreas, junto con el norte de Italia, las únicas que poseen representantes de todos los grupos de *Biscutella*: *B. sect. Jondraba*, *B. ser. Laevigatae* y *B. ser. Biscutella*. Estas observaciones, junto con la posición basal de *B. lyrata* en los estudios filogenéticos apuntan al sur de España y norte de Marruecos como centro genético primario de *B. ser. Biscutella*.

14. Dado que la secuenciación clásica (Sanger) de regiones de ADN (plastidial y nuclear) no ofrece una resolución completa en las filogenias obtenidas para *B. ser. Biscutella*, futuros estudios usando técnicas de secuenciación de nueva generación (NGS) podrán incrementar la

resolución de las relaciones en el clado formado por *Biscutella eriocarpa* (s.l.) y *B. pseudolyrata*, así como de las otras dos series de *Biscutella*, con lo que ello constituye uno de los siguientes pasos necesarios para abordar la taxonomía del género en su totalidad.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

