

Estudio taxonómico y evolutivo de la subtribu Anthoxanthinae (Poaceae; Pooideae)

Irene Lema Suárez

Tesis doctoral UDC 2017

Directores: Elvira Sahuquillo Balbuena, Manuel Pimentel Pereira

Tutora: Ana Ínsua Pombo

Programa de doctorado en Biología Celular y Molecular, RD 99/2011



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

**Estudo taxonómico e evolutivo da subtribu
Anthoxanthinae (Poaceae; Pooideae)**

**Estudio taxonómico y evolutivo de la subtribu
Anthoxanthinae (Poaceae; Pooideae)**

**Evolutionary and taxonomic study of subtribe
Anthoxanthinae (Poaceae; Pooideae)**

Irene Lema Suárez

Tese de Doutoramento / Tesis Doctoral / PhD Thesis, 2017

Directores / Directores / Supervisors:

Dr. Elvira Sahuquillo Balbuena

Dr. Manuel Pimentel Pereira

Titor / Tutor / Tutor:

Dr. Ana Ínsua Pombo

Revisado por / Revisado por / Reviewed by:

Dr. Celestino Quintela Sabarís (Université de Lorraine, Nancy, France)

Dr. António Luís Crespí (Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro, Portugal)

Programa Oficial de Doutoramento en Bioloxía Celular e Molecular, RD 99/2011

Departamento de Bioloxía, Facultade de Ciencias



UNIVERSIDADE DA CORUÑA



ELVIRA SAHUQUILLO BALBUENA E MANUEL PIMENTEL PEREIRA,
RESPECTIVAMENTE, PROFESORA TITULAR DA UNIVERSIDADE E
CONTRATADO DOUTOR NO DEPARTAMENTO DE BIOLOXÍA DA
UNIVERSIDADE DA CORUÑA,

DECLARAN:

Que a seguinte memoria titulada: “**Estudio taxonómico e evolutivo da subtribo Anthoxanthinae (Poaceae; Pooideae)**” presentada por Dona **IRENE LEMA SUÁREZ** foi realizada baixo a súa dirección no Departamento de Bioloxía da Facultade de Ciencias da Universidade da Coruña, dentro do programa Oficial de Doutoramento en Bioloxía Celular e Molecular, regulado polo RD99/2011, e cumpre coas condicións esixidas para ser defendido e optar ao grao de “Doutorado Internacional” ante o tribunal que o deberá xulgar.

E para que así conste aos efectos oportunos, asinan a presente en A Coruña a 30 de outubro de 2017.

Dra. Elvira Sahuquillo Balbuena

Dr. Manuel Pimentel Pereira



ELVIRA SAHUQUILLO BALBUENA Y MANUEL PIMENTEL PEREIRA,
RESPECTIVAMENTE, PROFESORA TITULAR DE UNIVERSIDAD Y CONTRATADO
DOCTOR, EN EL DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA DE LA UNIVERSIDADE DA
CORUÑA,

DECLARAN:

Que la siguiente memoria titulada: “**Estudio taxonómico y evolutivo de la subtribu Anthoxanthinae (Poaceae; Pooideae)**” presentada por Doña **IRENE LEMA SUÁREZ** ha sido realizada bajo su dirección en el Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidade da Coruña, dentro del programa Oficial de Doctorado en Biología Celular y Molecular, regulado por el RD99/2011, y cumple con las condiciones exigidas para ser defendido y optar al grado de “Doctorado Internacional” ante el tribunal que lo deberá juzgar.

Y para que así conste a los efectos oportunos, firman la presente en A Coruña a 30 de octubre de 2017.

Dra. Elvira Sahuquillo Balbuena

Dr. Manuel Pimentel Pereira



ELVIRA SAHUQUILLO BALBUENA AND MANUEL PIMENTEL PEREIRA,
REPECTIVELY, PROFESSOR AND ASSOCIATE PROFESSOR OF BOTANY IN THE
DEPARTMENT OF BIOLOGY OF THE UNIVERSIDADE DA CORUÑA,

CERTIFY:

That the following report entitled “**Evolutionary and taxonomic study of subtribe Anthoxanthinae (Poaceae; Pooideae)**” written by Ms **IRENE LEMA SUÁREZ** has been prepared under their supervision in the Department of Biology and Faculty of Sciences of the Universidade da Coruña, within the framework of the official PhD program in Cellular and Molecular Biology regulated by RD 99/2011. The report meets the requirements to be defended and to aspire to the degree of “International PhD”.

For any legal statement, the present document is signed in A Coruña, 30 October 2017.

Dr. Elvira Sahuquillo Balbuena

Dr. Manuel Pimentel Pereira

Para la realización de esta Tesis Doctoral he contado con financiación procedente de las ayudas “Estadías predoutorais de investigación Inditex-UDC” otorgadas por la Universidade da Coruña en el año 2015 y del Grupo de Investigación en Biología Evolutiva (GIBE, GRC2014/050), que me han permitido realizar una estancia internacional y asistir a cursos y congresos.

A mi familia

AGRADECIMIENTOS

Quiero empezar agradeciendo a mis directores, los Drs. Elvira Sahuquillo y Manuel Pimentel, que me dieran la oportunidad de trabajar con ellos y hayan tenido tanta paciencia y dedicación conmigo durante estos años. Este proyecto de tesis no se parece mucho a lo que yo tenía en mente cuando, al acabar el Máster, decidí hacer el doctorado, pero han conseguido que haya disfrutado y aprendido mucho durante estos años. Elvira fue la culpable de despertar mi interés por la Botánica cuando empecé la Licenciatura y ambos han conseguido que a lo largo de estos años ese interés no se apague.

También a mi tutora, la Dra. Ana Ínsua, que ha sido de gran ayuda con los numerosos asuntos burocráticos que he tenido que resolver y con dudas sobre Genética, y a la Dra. Graciela Estévez, que me ha ayudado en los apartados estadísticos de este proyecto demostrando una paciencia infinita. Gracias también a los Drs. Josefina Méndez, Ana González, Andrés Martínez, Horacio Naveira y Marta Vila por permitirme usar los laboratorios de Genética y su material, y a los Drs. Manuel Becerra de Bioquímica y Enrique Torres de Microbiología que me dieron algunos consejos para las clonaciones.

Gracias a los Drs. Sílvia Castro y João Loureiro, que me acogieron durante mi estancia de tres meses en el Centro de Ecología Funcional de la Universidade de Coimbra, y a los demás miembros del grupo, el Dr. Daniel Montesinos y Paco, Luís, Ana, Inês, Bruno, Mariana, Joana, Andreia, Marta, Nuno y especialmente a Daniela y Lucie, que me acompañaron en mis primeros días en la ciudad y en el laboratorio y me explicaron todo con mucha paciencia.

En los primeros meses del doctorado tuve la suerte de trabajar en el laboratorio con Raquel Lorenzo y Dorina Pitorac, de las que aprendí mucho. Los miembros de *AllGenetics*, Joaquín, Álex, Antón, Neus, Iria, Belén... también han sido de gran ayuda para el desarrollo de los microsatélites.

Durante los años de Licenciatura y Máster y los que pasé en el colegio Calasanz tuve la suerte de tener como profesores a personas a las que les gustaba su trabajo y que a lo largo de esos años estimularon mis ganas de aprender. Muchos de ellos se preocuparon por el trascurso de esta tesis, y a todos los recuerdo con gran cariño.

A mis amigos de la facultad y ya no solo de allí, Alba, Ana, Grecia, Sandra, Marta Esperanza, Marta Seoane, Marta Lois, Laura, Manu, Cris, Rafa, David, Agustín... por esas conversaciones

para descansar del doctorado en las que siempre acabábamos hablando de él y por animar las comidas en la facultad. También a todos los compañeros del máster, que en solo unos meses se convirtieron en amigos y lo siguen siendo a pesar de la distancia, Alberto, Irene, Bea, Luis, Eugenia, Mario y Alba. Luis, Cris y Agustín además, como recientes doctores, han respondido a mis numerosas dudas sobre la burocracia relativa a la tesis y los “dichosos” formatos, y Alba ha continuado demostrando su infinita paciencia soportándome dentro y fuera de la facultad, recomendándome series, respondiendo mis preguntas sobre cualquier cosa y soportando mi impuntualidad.

A mis amigos del colegio, Teté, Noe, Sara, Adri y Belén, que han seguido caminos muy diferentes pero siempre han estado ahí, ya no tenéis que volver a preguntarme *¿Cómo va la tesis?* y *¿Cuándo terminas?* Y a los amigos pajareros, que me ayudaron a desconectar de vez en cuando haciendo que valiera la pena levantarse un domingo a las 5 a.m., os debo unos cuantos cafés.

Gracias a mi familia, mis padres, mi hermano, mis abuelos y mis tías, por enseñarme el valor del estudio y el esfuerzo y apoyarme siempre para que estudiara. A todos, incluida la familia política, gracias por entender que estos últimos meses no haya estado tan presente y ayudarme en todo lo que habéis podido. Especialmente a Lucía, a quien le debo muchas clases de pintura y ella a mí de natación sincronizada. A Manuel, gracias también por la ayuda con el Excel y la maquetación de esta tesis.

Y por último a Jesús, por estar a mi lado durante estos años, especialmente los últimos meses, y hacerlo todo más fácil.

Gracias a todos por haberme ayudado, cada uno en su medida, a terminar esta tesis. Puedo decir que no se me ha hecho tan duro como muchos dicen que ha sido para ellos y que he aprendido mucho. Esta tesis también es vuestra.

RESUMO

A subtribo Anthoxanthinae (Poaceae; Pooideae; Poeae) está formada por dous xéneros moi próximos filoxenéticamente, *Anthoxanthum* e *Hierochloë*, cuxa adscrición taxonómica segue sendo fonte de controversias. Aínda así, foi considerada adecuada como organismo modelo para o estudo da evolución recente das gramíneas C3 debido á súa incompleta diferenciación morfolóxica, a súa ampla distribución xeográfica e a súa estrutura citoxenética. Nesta Tese de Doutoramento utilízanse diferentes métodos para contribuír a clarificar a taxonomía e establecer as relacións filoxenéticas entre os representantes da subtribo Anthoxanthinae. Para acadar os obxectivos do traballo empregáronse métodos estatísticos multivariantes para o tratamento dos datos morfolóxicos, análises filoxenéticas para procesar os datos moleculares, desenvolvéronse marcadores microsátélites e determinouse o tamaño xenómico mediante citometría de fluxo, que se relacionou cos niveis de ploidía. Primeiro, fíxose un estudo da subtribo integrando datos morfolóxicos, ecolóxicos, citoxenéticos e moleculares para clarificar a súa historia evolutiva (incluíndo patróns bioxeográficos xerais) e a súa organización taxonómica (capítulo 1). Despois, profundouse na sección *Monoecia* do xénero *Hierochloë*, modelo de diversificación de plantas C3 nos Andes (capítulo 2). A continuación, realizouse a revisión taxonómica desta sección (capítulo 3) e das especies ibéricas do xénero *Anthoxanthum* (capítulo 4). Finalmente, desenvolvéronse marcadores moleculares específicos (microsátélites) non plastídicos para as especies do complexo eurosiberiano do xénero *Anthoxanthum*, seleccionándose 15 parellas de *primers* obtidas a partir dun test preliminar realizado coas liñaxes diploides do complexo diploide mediterráneo *A. aristatum/A. ovatum* (capítulo 5).

RESUMEN

La subtribu Anthoxanthinae (Poaceae; Pooideae; Poeae) está formada por dos géneros muy próximos filogenéticamente, *Anthoxanthum* e *Hierochloë*, cuya adscripción taxonómica sigue siendo fuente de controversias. Aún así, ha sido considerada adecuada como organismo modelo para el estudio de la evolución reciente de las gramíneas C3 debido a su incompleta diferenciación morfológica, su amplia distribución geográfica y su estructura citogenética. En esta Tesis Doctoral se utilizan diferentes métodos para contribuir a clarificar la taxonomía y establecer las relaciones filogenéticas entre los representantes de la subtribu Anthoxanthinae. Para conseguir los objetivos del trabajo se emplearon métodos estadísticos multivariantes para el tratamiento de los datos morfológicos, análisis filogenéticos para procesar los datos moleculares, se desarrollaron marcadores microsatélites y se determinó el tamaño genómico mediante citometría de flujo, que se relacionó con los niveles de ploidía. Primero, se hizo un estudio de la subtribu integrando datos morfológicos, ecológicos, citogenéticos y moleculares para clarificar su historia evolutiva (incluyendo patrones biogeográficos generales) y su organización taxonómica (capítulo 1). Después, se profundizó en la sección *Monoecia* del género *Hierochloë*, modelo de diversificación de plantas C3 en los Andes (capítulo 2). A continuación, se realizó la revisión taxonómica de esta sección (capítulo 3) y de las especies ibéricas del género *Anthoxanthum* (capítulo 4). Finalmente, se han desarrollado marcadores moleculares específicos (microsatélites) no plastídicos para las especies del complejo eurosiberiano del género *Anthoxanthum*, seleccionándose 15 parejas de *primers* obtenidas a partir de un test preliminar realizado con los linajes diploides del complejo diploide mediterráneo *A. aristatum*/*A. ovatum* (capítulo 5).

ABSTRACT

The subtribe Anthoxanthinae (Poaceae; Pooideae; Poeae) is composed by two genera closely related phylogenetically, *Anthoxanthum* and *Hierochloë*, whose taxonomic ascription remains a source of controversy. Nevertheless, it has been considered a good model organism for the study of the recent evolution of C3 grasses due to its incomplete morphological differentiation, wide geographic distribution and cytogenetic structure. In this Doctoral Thesis different methods are used to contribute to clarify the taxonomy and establish the phylogenetic relationships among the members of the Anthoxanthinae subtribe. To achieve the objectives of this study, multivariate statistical methods were used for the treatment of morphological data, phylogenetic analyses were applied to process molecular data, microsatellite markers were developed and genomic size was determined by flow cytometry and related to ploidy levels. First, a study of the subtribe was conducted integrating morphological, ecological, cytogenetic and molecular data to clarify its evolutionary history (including general biogeographic patterns) and its taxonomic organization (chapter 1). Later, the section *Monoecia* of the genus *Hierochloë*, a model for the diversification of C3 plants in the Andes, was studied thoroughly (chapter 2). Then, the taxonomic revision of this section (chapter 3) and the Iberian species of the genus *Anthoxanthum* (chapter 4) were conducted. Finally, specific non-plastid molecular markers (microsatellites) have been developed for the species of the Eurosiberian complex of the genus *Anthoxanthum*, selecting 15 pairs of primers obtained from a preliminary test performed with the diploid lineages of the Mediterranean diploid *A. aristatum*/*A. ovatum* (chapter 5).

ABREVIATURAS

al.	<i>alii</i> (otros)
basión.	basiónimo
bot.	en botánica
C	Centro
c.	<i>circiter</i> (aproximadamente), <i>circa</i> (en torno a)
cat.	catalán
cf.	<i>confer</i> (compárese con, véase)
Co.	Condado
E	Este
ed.	<i>editio</i> (edición), en referencias bibliográficas; <i>editor</i> (editor), en los demás casos
eds.	<i>editores</i> (editores)
eusk.	euskera
f.	femenino, en contexto gramatical; forma, como rango taxonómico
fasc.	fascículo
fig(s).	figura(s)
fil.	<i>filius</i> (hijo)
gall.	gallego
gen.	<i>genus</i> (género)
ic.	iconografía
ind. loc.	<i>indicatio locotypica</i> (indicación locotípica)
lám.	lámina
lusit.	<i>lusitanicus, -a, -um</i> (de Portugal)
Mt.	Monte o montaña
N	Norte
n.v.	nombre vernáculo; detrás de una referencia bibliográfica, <i>non vidi</i> (no lo he visto)
nom. illeg.	<i>nomen illegitimum</i> (nombre ilegítimo)
nov.	<i>novus, -a, -um</i> (nuevo)
P.N. o N.P.	Parque Nacional
pl.	<i>planche, plate</i> (lámina, plancha); plural, en contexto gramatical
port.	portugués
Prov.	Provincia
S	Sur
s.l.	<i>sensu lato</i> (en sentido amplio)
s.str.	<i>sensu stricto</i> (en sentido estricto)
sect.	<i>sectio</i> (sección)
ser.	<i>series</i> (serie)
sp.	<i>species</i> (especie)
sp. pl.	<i>species plures</i> (especies varias)
stat.	<i>status</i> (categoría o rango taxonómico)
subsp.	<i>subspecies</i> (subespecie)
syn.	<i>synonymon</i> (sinónimo)
var.	<i>varietas</i> (variedad)
vol.	volumen
W	Oeste

[]	Encerrando una sigla provincial, indica que el taxon en cuestión está naturalizado —o está cultivado y puede no parecerlo— en esa provincia; después de PM, se usa para indicar las islas en las que la planta está presente.
=	Igualdad heterotípica, en contexto taxonómico; igual, en contexto filológico
<i>n</i>	Número gamético de cromosomas
2<i>n</i>	Número somático de cromosomas

Países

AFG	Afganistán	ITA	Italia
AND	Andorra	JPN	Japón
ARG	Argentina	KEN	Kenia
AUS	Australia	MAR	Marruecos
AUT	Austria	MDG	Madagascar
BEL	Bélgica	MEX	México
CAN	Canadá	MLT	Malta
CHE	Suiza	MMR	Myanmar
CHL	Chile	MNE	Montenegro
CHN	China	NOR	Noruega
CRI	Costa Rica	NPL	Nepal
CZE	República Checa	NZL	Nueva Zelanda
DEU	Alemania	PAK	Pakistán
ESP	España	PER	Perú
EST	Estonia	PNG	Papúa Nueva Guinea
ETH	Etiopía	POR	Portugal
FIN	Finlandia	ROU	Romania
FRA	Francia	RUS	Rusia
GBR	Reino Unido	SRB	Serbia
GRE	Grecia	SWE	Suecia
GRL	Groenlandia	TWN	Taiwán
GTM	Guatemala	TZA	Tanzania
IDN	Indonesia	UGA	Uganda
IND	India	USA	Estados Unidos de América
IRE	Irlanda	VEN	Venezuela
		ZAF	Sudáfrica

Provincias de la Península Ibérica empleadas en *Flora Iberica*

España

A	Alicante	Bu	Burgos
Ab	Albacete	C	A Coruña
Al	Almería	Ca	Cádiz
Av	Ávila	Cc	Cáceres
B	Barcelona	Co	Córdoba
Ba	Badajoz	CR	Ciudad Real
Bi	Vizcaya-Bizkaia	Cs	Castellón

Cu	Cuenca	Ib	Ibiza
Ge	Girona	Mll	Mallorca
Gr	Granada	Mn	Menorca
Gu	Guadalajara	Po	Pontevedra
H	Huelva	S	Santander-Cantabria
Hu	Huesca	Sa	Salamanca
J	Jaén	Se	Sevilla
L	Lleida	Sg	Segovia
Le	León	So	Soria
Lo	Logroño-La Rioja	SS	San Sebastián-Gipuzkoa
Lu	Lugo	T	Tarragona
M	Madrid	Te	Teruel
Ma	Málaga	To	Toledo
Mu	Murcia	V	Valencia
N	Navarra	Va	Valladolid
O	Oviedo-Asturias	Vi	Vitoria-Arava
Or	Ourense	Z	Zaragoza
P	Palencia	Za	Zamora
PM	Islas Baleares		

Portugal

AAI	Alto Alentejo	DL	Douro Litoral
Ag	Algarve	E	Estremadura
BA	Beira Alta	Mi	Minho
BAI	Baixo Alentejo	R	Ribatejo
BB	Beira Baixa	TM	Trás os Montes
BL	Beira Litoral		

Herbarios consultados

ARAN	Departamento de Botánica de la Sociedad de Ciencias Aranzadi (San Sebastián, España)
BCN	Universidad de Barcelona (España)
CONC	Departamento de Botánica de la Universidad de Concepción (Concepción, Chile)
ELVE	Estação Nacional de Melhoramento de Plantas (Elvas, Portugal)
FCO	Departamento de Biología de Organismos y Sistemas de la Universidad de Oviedo (España)
GDA	Universidad de Granada (España)
JBA	Jardín Botánico Atlántico (Gijón, España)
K	Royal Botanic Gardens, Kew (Reino Unido)
LISI	Instituto Superior de Agronomia de Tapada da Ajuda (Lisboa, Portugal)
LOU	Centro de Investigaciones Forestales de Lourizán (Pontevedra, España)
M	Botanische Staatssammlung München (Múnich, Alemania)
MA	Real Jardín Botánico de Madrid, CSIC (España)
PH	Academy of Natural Sciences of Drexel University (Philadelphia, Pennsylvania, EEUU)
PO	Jardín Botánico de Porto (Portugal)
SALA	Facultad de Ciencias de la Universidad de Salamanca (España)
SALAF	Facultad de Farmacia de la Universidad de Salamanca (España)

SANT Universidade de Santiago de Compostela (España)
SEV Facultad de Ciencias de la Universidad de Sevilla (España)
UPS Museo de la Evolución de la Universidad de Uppsala (Suecia)
US United States National Herbarium (Smithsonian Institution, Washington DC, EEUU)
UTAD Jardim Botánico de Vila-Real (Portugal)
VAL Universidad de Valencia (España)
VIT Museo de Ciencias Naturales de Álava (España)

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
Subtribu Anthoxanthinae.....	3
Taxonomía de la subtribu Anthoxanthinae	4
Composición, estructura y distribución del género <i>Anthoxanthum</i>	7
Composición, estructura y distribución de la sección <i>Ataxia</i>	12
Composición, estructura y distribución del género <i>Hierochloë</i>	15
Composición, estructura y distribución de la sección <i>Hierochloë</i>	17
Composición, estructura y distribución de la sección <i>Monoecia</i>	21
Algunas consideraciones metodológicas.....	23
 OBJETIVOS	 33
 RESULTADOS	
 CAPÍTULO 1.....	 37
The tale of two genera: taxonomy and evolution of <i>Anthoxanthum</i> L. and <i>Hierochloë</i> R.Br. (subtribu Anthoxanthinae; Poaceae, Pooideae, Poeae)	
 CAPÍTULO 2.....	 157
A taxonomic and evolutionary review of the South American <i>Hierochloë</i> section <i>Monoecia</i> Connor (Poaceae; Anthoxanthinae)	
 CAPÍTULO 3.....	 205
<i>Hierochloë</i> section <i>Monoecia</i> Connor: taxonomic structure	
 CAPÍTULO 4.....	 223
Los géneros <i>Anthoxanthum</i> L. e <i>Hierochloë</i> R.Br. en la Península Ibérica	
 CAPÍTULO 5.....	 289
Polymorphic microsatellite markers in the Eurasian complex of the genus <i>Anthoxanthum</i> L.	

CONCLUSIONES.....305

RESUMEN EN ESPAÑOL.....315

RESUMO EN GALEGO.....329

INTRODUCCIÓN



Subtribu Anthoxanthinae

La subtribu Anthoxanthinae (Poaceae; Pooideae; Poeae) está formada por dos géneros muy próximos filogenéticamente, *Anthoxanthum* e *Hierochloë*, cuya adscripción taxonómica sigue siendo fuente de controversias (Connor, 2012; Kellogg et al., 2016; Soreng et al., 2017). A pesar de esta compleja situación, ambos géneros han sido considerados adecuados “organismos modelo” para el estudio de la evolución reciente de las gramíneas C3 debido a su incompleta diferenciación morfológica, su amplia distribución geográfica y su estructura citogenética (Pimentel et al., 2013; Chumová et al., 2015).

Esta subtribu está incluida dentro de la familia Poaceae (gramíneas), la más importante para el ser humano tanto desde un punto de vista económico (Bruinsma, 2003; GPWG, 2001, 2012) como ecológico (GPWG, 2001, 2012). Según las últimas revisiones esta familia está formada por 12 subfamilias, siete supertribus, 52 tribus, 90 subtribus, 768 géneros y aproximadamente 11506 especies (Kellogg, 2016; Soreng et al., 2017; Fig. 1).

La subtribu Anthoxanthinae se incluye dentro de la subfamilia Pooideae, que engloba la mayoría de las gramíneas de la zona templada y que se caracteriza por una serie de sinapomorfías, como la presencia de ramas estilares separadas desde el ovario y la existencia, en la carióspside, de un hilum linear y un endosperma lipídico (Kellogg, 2016). Dentro de esta subfamilia, la subtribu Anthoxanthinae se ha situado en la tribu Poeae (*sensu* Kellogg, 2016) o en la tribu Aveneae (*sensu* Soreng et al., 1990; Soreng & Davis, 1998, 2000) dependiendo del criterio taxonómico aplicado. La tribu Poeae presenta dos linajes bien apoyados filogenéticamente según estudios del DNA cloroplástico (tipo 1: Aveneae y tipo 2: Poeae), pero dicha estructura no se sostiene cuando se analiza el ADN nuclear. Este hecho se interpreta como resultado de la frecuente hibridación y reticulación que se produce entre especies y géneros de gramíneas (Stebbins, 1950; Kellogg & Watson, 1993) y ha llevado a la fusión de las tradicionales tribus Aveneae y Poeae. Al grupo resultante, que englobaría todos los táxones incluidos en ambas tribus, se le asignaría la categoría de tribu Poeae (Kellogg, 2016) o supertribu Poodae (Soreng et al., 2017), si bien este último rango taxonómico ha

sido rechazado por algunos autores (Kellogg, 2016) y no es recomendado por el Código Internacional de Nomenclatura para algas, hongos y plantas (Código Melbourne, 2011). La tribu Poeae se caracteriza por incluir plantas anuales o perennes, con hojas generalmente sin aurículas, ramas de la panícula ramificadas, espiguillas comprimidas lateralmente que se desarticulan sobre las glumas, y cariósipide con hilum pequeño y endosperma lipídico (carácter este último propio del conjunto de las Pooideae; Kellogg, 2016).

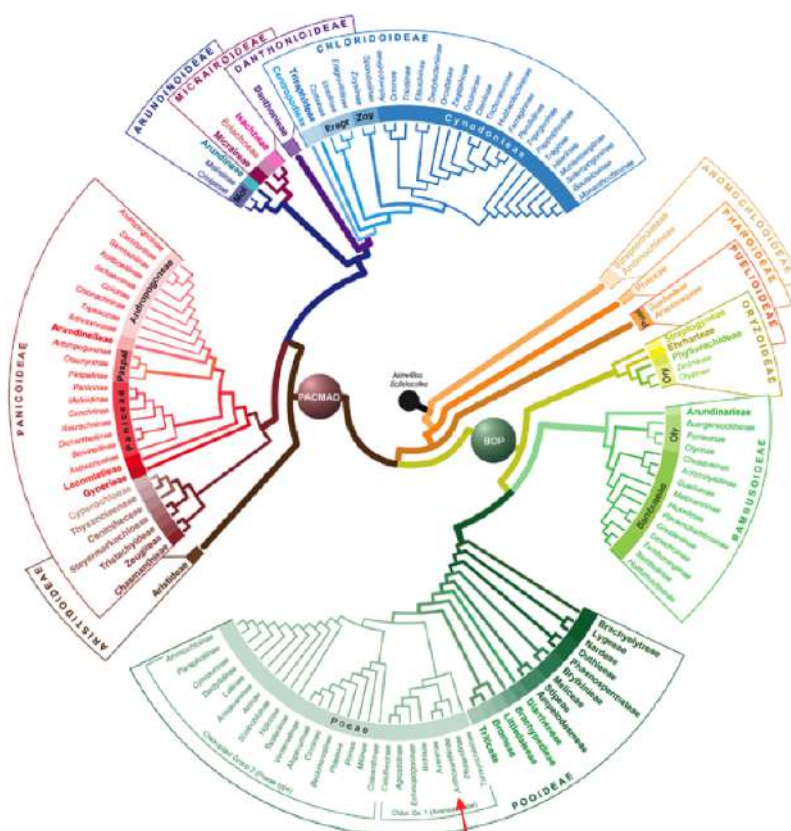


Figura 1. Árbol filogenético de la familia Poaceae incluyendo 12 subfamilias, 53 tribus y 90 subtribus. La flecha roja indica la posición de la subtribu Anthoxanthinae. Fuente: Soreng et al. (2017).

Taxonomía de la subtribu Anthoxanthinae

La subtribu Anthoxanthinae A. Gray (1856) [sin. Foenodorinae Krause (1909, nom. inval.)] fue descrita a mediados del siglo XIX, empleándose como caracteres diagnósticos la presencia de espiguillas trifloras comprimidas lateralmente y la producción de cumarina. Está formada por dos géneros, *Anthoxanthum* e *Hierochloë*, inicialmente considerados muy próximos al género *Phalaris* por sus características

florales, ya que los tres presentan espiguillas trifloras con la flor distal femenina o hermafrodita y las dos basales masculinas o estériles. Basándose en estas características se reunieron inicialmente en las tribus Phalaridae Dumort. (Acherson & Graebner, 1898–1902) o Anthoxantheae Endl. (Roshevits, 1942). Posteriormente, fueron llevados a la subtribu Phalaridinae (Clayton & Renvoize, 1986; Soreng et al., 2003), aunque algunos autores los incluyeron directamente en la tribu Aveneae (Hilu & Wright, 1982; Watson & Dallwitz, 1992). Análisis moleculares mostraron que el género *Phalaris* no está directamente relacionado con *Anthoxanthum* e *Hierochloë* y estos últimos deberían asignarse a la tribu Aveneae (Quintanar et al., 2007). Por ello, se planteó la separación de estos tres géneros en dos subtribus: la subtribu Anthoxanthinae formada por *Anthoxanthum* e *Hierochloë*, caracterizada, además de por su estructura floral, por su olor a cumarina, su ovario glabro, el hilum corto y el endosperma duro; mientras que la subtribu Phalaridinae quedó restringida al género *Phalaris*, que presenta hilum largo y linear, embriones largos y pequeños y carece de cumarina (Quintanar et al., 2007).

La subtribu Anthoxanthinae así establecida sería monofilética y estaría constituida por dos géneros hermanos, estrechamente emparentados y de difícil diferenciación por la similitud de su estructura floral y la existencia de especies con características intermedias entre ambos (Schouten & Veldkamp, 1985; Connor, 2008). La diferenciación entre estos géneros se basa en la estructura de su espiguilla, que en ambos está comprimida lateralmente y porta tres flores (Fig. 2). En *Anthoxanthum* (Fig. 2A) las dos inferiores son estériles (sin pistilos, estambres o páleas), mientras que en *Hierochloë* (Fig. 2C) son masculinas triestaminadas y paleadas.



Figura 2. Estructura floral de la subtribu Anthoxanthinae. **A.** *Anthoxanthum odoratum* (sección *Anthoxanthum*). **B.** *Anthoxanthum hookeri* (sección *Ataxia*) **C.** *Hierochloë odorata* (sección *Hierochloë*).

Algunas especies presentan características intermedias entre los géneros *Anthoxanthum* e *Hierochloë* y se clasifican por lo tanto en una sección diferente, *Anthoxanthum* sección *Ataxia* (Fig. 2B). En ambos géneros existe una flor apical hermafrodita o femenina, biestaminada pero protógina en ambos géneros (Weimarck, 1971; Connor, 2008, 2012). La separación de ambos géneros se basa únicamente en el número de flores fértiles, diferenciación ya propuesta por Brown (1810) hace más de dos siglos.

El número de especies que componen esta subtribu es controvertido (e.g. Willkomm & Lange, 1870; Paunero, 1953; De Paula, 1975; Tutin, 1980; Teppner, 1998; Soreng et al., 2015), presentando en algunos casos distribuciones solapadas (Figs. 3, 5, 6 y 7). Esta Tesis Doctoral se plantea como objetivo general clarificar las relaciones taxonómicas y evolutivas entre los táxones que componen la subtribu, con especial atención al género *Hierochloë* y a la sección *Ataxia* del género *Anthoxanthum*. Se discutirán los resultados a la luz de las propuestas taxonómicas más modernas integrando los datos publicados recientemente (Connor & Renvoize 2009; Connor, 2012; Pimentel et al., 2007a, 2008, 2013; Clayton et al., 2016) con los obtenidos en este estudio.

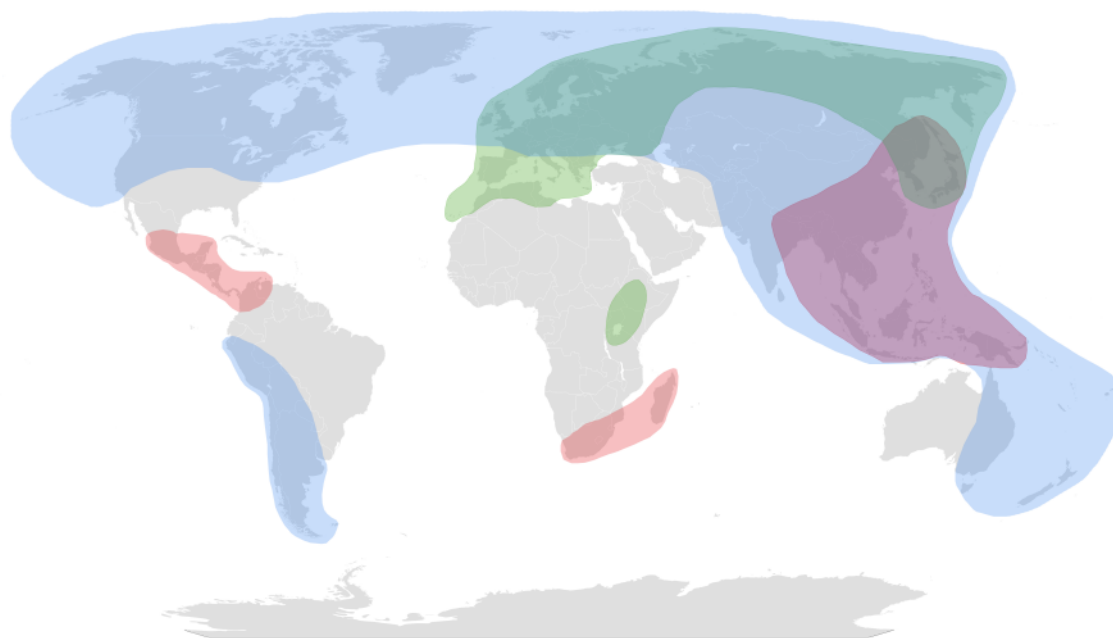


Figura 3. Áreas de distribución aproximadas de los tres grupos de la subtribu Anthoxanthinae. Sección *Anthoxanthum*, verde; Sección *Ataxia*, rojo; género *Hierochloë*, azul. Referencias: De Paula (1975), Tutin (1980), Zhenlan & Phillips (2006), Allred & Barkworth (2007), Connor & Renvoize (2009), Anton & Zuloaga (2012), Connor (2012), Pimentel et al. (2013), Clayton et al. (2016) y Tusiime et al. (2017).

Composición, estructura y distribución del género *Anthoxanthum*

El género *Anthoxanthum* incluye alrededor de 21 especies distribuidas principalmente por zonas templadas y montañas tropicales y subtropicales del Viejo Mundo [Eurasia (de España a Japón), Macaronesia, N de África, E de África tropical, S de África, Madagascar y Sudeste Asiático] y Centroamérica (Watson & Dallwitz, 2008; Clayton et al., 2016; Figs. 3, 4 y 5). Según Pimentel et al. (2013) el género es monofilético.

Dentro del género *Anthoxanthum* se diferencian dos secciones en función de su estructura floral (Fig. 2): (i) sección *Anthoxanthum*, sin páleas en las flores estériles inferiores de la espiguilla (Fig. 2A); (ii) sección *Ataxia*, con flores inferiores paleadas e irregularmente estaminadas (Fig. 2B; Schouten & Veldkamp, 1985; Connor, 2008). La relación entre ambas secciones sigue siendo controvertida. La sección *Anthoxanthum* es monofilética y hermana de la sección *Ataxia* en su filogenia nuclear, siendo *A. gracile* la especie más antigua de la sección *Anthoxanthum*, mientras que en la filogenia plastídica *A. gracile* es hermana del clado formado por ambas secciones, *Anthoxanthum* - *Ataxia* (Pimentel et al., 2013).

La sección *Anthoxanthum* comprende nueve especies anuales y perennes con niveles de ploidía variados (Pimentel et al., 2007a, b; Chumová et al., 2017; Tabla 1). Las especies que conforman esta sección crecen en zonas templadas y ártico-alpinas de Eurasia, el Mediterráneo, Macaronesia, el E de África y Centroamérica (Fig. 4; Clayton et al., 2016; Missouri Botanical Garden, 2017).

Tabla 1. Especies incluidas en el género *Anthoxanthum* sección *Anthoxanthum*, nivel de ploidía y áreas de distribución. Clasificación basada en Connor (2012), Pimentel et al. (2013) y Clayton et al. (2016). Niveles de ploidía obtenidos de *Chromosome Counts Database* (Bennet & Leitch, 2005 – www.cddb.tau.ac.il/) y *Plant DNA C-value database* (Rice et al., 2015 – www.data.kew.org/cvalues). Áreas de distribución según Tutin (1980), Zhenlan & Phillips (2006), Allred & Barkworth (2007), Connor (2012), Pimentel et al. (2013), Clayton et al. (2016) y Tusiime et al. (2017).

ESPECIE	NIVEL DE PLOIDÍA	DISTRIBUCIÓN
Sección <i>Anthoxanthum</i>		
<i>A. alpinum</i> Á.Löve & D.Löve	2x	Eurosiberiana
<i>A. odoratum</i> L.	4x	Eurosiberiana
<i>A. gracile</i> Biv.	2x	Mediterráneo

<i>A. ovatum</i> Lag. – <i>A. aristatum</i> Boiss.	2x	Mediterráneo
<i>Anthoxanthum</i> 2x	2x	Mediterráneo oriental
<i>A. amarum</i> Brot.	16–18x	Península Ibérica
<i>A. maderense</i> Teppner	2x	Macaronesia
<i>A. aethiopicum</i> I.Hedberg	4x	Etiopía
<i>A. nivale</i> K.Shum.	4x, 16x	E de África tropical

Anthoxanthum gracile está considerado la primera divergencia de la sección. Sus características morfológicas, genéticas (diversidad y tamaño genómico) y su distribución apoyan esta consideración (Pimentel et al., 2007a, b; Chumová et al., 2015). Esta especie se encuentra en la actualidad relictas en valles profundos, cañones y cauces fluviales de islas del C y E del Mediterráneo (Fig. 4; Tutin, 1980), pero probablemente su distribución fue más amplia en el pasado hasta el cambio climático producido durante el Mioceno Medio (hace 11.6–13.7 Ma; Petit et al., 2005), momento en el que parece haberse producido su divergencia (Pimentel et al., 2013). El resto de especies de la sección tienen un origen mucho más reciente y complejo, divergiendo en el Plioceno (hace 5.3–2.6 Ma) en dos linajes: un clado eurosiberiano - E africano formados por táxones diploides, tetraploides y dodecaploides (2x–12x) y un clado mediterráneo formado por diploides, tetraploides y 18-ploides (2x–18x; Pimentel et al., 2013).

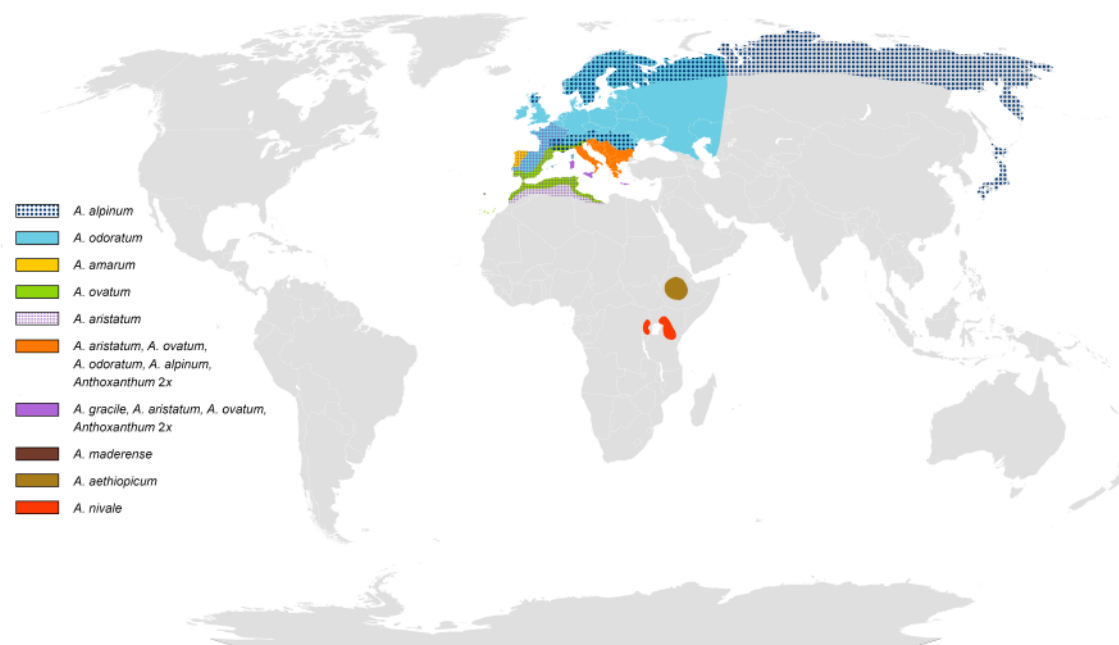


Figura 4. Áreas de distribución aproximadas de las especies de la sección *Anthoxanthum*. Referencias: Tutin (1980), Zhenlan & Phillips (2006), Allred & Barkworth (2007), Connor (2012), Pimentel et al. (2013), Clayton et al. (2016) y Tusiime et al. (2017).

En el clado eurosiberiano - E africano se engloban las especies de las montañas del E de África *A. nivale* y *A. aethiopicum*, la eurosiberiana *A. alpinum* y las poblaciones del N de Europa de *A. odoratum*. Hace tiempo que se conocen las similitudes entre la flora afroalpina y la del N de Europa y los Alpes (Engler, 1904; Hedberg, 1970; Ehrich et al., 2007; Namaganda & Lye, 2007; Gehrke & Linder, 2009). Un estudio reciente de Tusiime et al. (2017) sobre el origen de *A. nivale* confirma esta hipótesis, que ya había sido propuesta por Pimentel et al. (2013). Así, su formación se produjo por la migración de representantes del género *Anthoxanthum* procedentes de Eurasia occidental hacia el E de África en el Plioceno Tardío (hace 3.0–2.6 Ma). Los resultados de Tusiime et al. (2017) indican que algunas poblaciones dodecaploides de *A. nivale* tienen naturaleza aloploide y origen híbrido doble, siendo resultado de una introgresión entre un linaje procedente del Sudeste Asiático (a través de las especies sudafricanas de *Anthoxanthum*, de la sección *Ataxia*) y otro de Eurasia. La colonización de África por el género *Anthoxanthum* tuvo lugar, por lo tanto, en dos etapas que dieron lugar a dos linajes divergentes actualmente alopátricos, pero que debieron haber hibridado al final del Pleistoceno en el E de África (Tusiime et al., 2017). La ruta más probable para el linaje euroasiático hacia el E de África sería través de las montañas de la Península Arábiga y el macizo Etíope durante los períodos glaciares (Pimentel et al., 2013).

Actualmente no hay ninguna especie de *Anthoxanthum* en la Península Arábiga, pero sí hay una endémica de las montañas de Etiopía, *A. aethiopicum*. Se trata de una especie tetraploide ($2n = 4x$) emparentada con los linajes de *A. nivale* del este de África, por lo que se incluye en el clado eurosiberiano - E africano de la sección *Anthoxanthum* (Hedberg, 1986; Tusiime et al., 2017). Los niveles de ploidía de estos dos táxones ($2n = 4x$ en *A. aethiopicum* y $2n = 2x, 4x, 12x$ en *A. nivale*, Tabla 1), variables pero generalmente elevados, son consistentes con un origen híbrido a partir de linajes diploides (Tusiime et al., 2017).

Las otras dos especies pertenecientes al clado eurosiberiano - E africano son el tetraploide *A. odoratum* y el diploide *A. alpinum*, ambas perennes, muy similares genética y morfológicamente (Figs. 4 y 5). Estudios moleculares recientes confirman

que *A. odoratum* tiene múltiples orígenes (Pimentel et al., 2013) como habían propuesto anteriormente Jones (1964), Hedberg (1986) y Felber (1988). Dentro de esta especie tetraploide se reconocen dos linajes divergentes: uno pertenecería al grupo eurosiberiano - E africano con *A. alpinum* y otro estaría en el grupo mediterráneo con *A. ovatum*, diploide anual, y *A. amarum*, poliploide perenne (Pimentel et al., 2013). Los resultados obtenidos por Chumová et al. (2015) en su estudio cariológico y citométrico confirman el origen alopoliploide de *A. odoratum*, siendo *A. alpinum* el parental más probable junto a una especie diploide mediterránea, como ya sugerían otros autores (Borrill, 1963; Jones, 1964; Teppner, 1970; Hedberg, 1986; Pimentel et al., 2007a, b).

Anthoxanthum alpinum es una especie diploide perenne que crece en zonas boreales y montañas del centro y sur de Eurasia (Alpes, Balcanes y Cárpatos; Fig. 4). Morfológicamente es muy similar a *A. odoratum*, pero estudios moleculares (Pimentel et al., 2007a, b, 2008, 2013; Chumová et al., 2017) y cariológicos (Chumová et al., 2015) apoyan su caracterización específica. Asimismo, la existencia de diferentes requerimientos ecológicos para ambas especies fue comprobada por Flégrová & Krahulec (1999). Esta posición filogenética de *A. alpinum* sugiere que puede haber tenido un papel importante en la evolución de los poliploides de la sección *Anthoxanthum* (Pimentel et al. 2013; Chumová et al., 2017), tanto en Eurasia como en el E de África (Tusiime et al., 2017).



Figura 5. *Anthoxanthum odoratum*, inflorescencia y espiguilla. 1. Gluma inferior. 2. Gluma superior. 3. Arista. 4. Lema estéril. 5. Flor apical, hermafrodita. 6. Espiguilla. Fuente: D. Romero Pedreira.

El clado mediterráneo de la sección está formado por el poliploide *A. amarum*, las especies diploides *A. aristatum*, *A. maderense* y *A. ovatum* y el linaje mediterráneo del tetraploide *A. odoratum* (Pimentel et al., 2013). Asimismo, diversos autores proponen la existencia de linajes mediterráneos diploides pendientes de caracterización taxonómica (Hedberg, 1990; Chumová et al., 2017). Con la excepción de *A. amarum*, las especies de este clado se diferencian poco molecular y morfológicamente, pero cada una tiene su propio nicho ecológico (Pimentel et al. 2006, 2007; Chumová et al., 2017).

La única especie presente en Macaronesia, *A. maderense*, es monofilética, lo que apoya un origen debido a una única colonización de Madeira seguida de especiación *in situ* (Pimentel et al., 2013). Habita en las zonas más elevadas y expuestas de Madeira, siendo su cariotipo y su ecología las características utilizadas para su diferenciación (Teppner, 1998).

Anthoxanthum amarum es una especie perenne, endémica del Noroeste de la Península Ibérica (Fig. 4), que tiene un elevado nivel de ploidía ($2n = 16x-18x$) y un genoma anormalmente grande en comparación con las demás especies del género (Chumová et al., 2015). Habita en pastizales, bosques húmedos no muy densos y caminos siempre con humedad edáfica. Morfológicamente se diferencia bien en base al tamaño de sus espiguillas y el ancho del limbo de sus hojas (Pimentel et al., 2007a, b; Lema-Suárez et al., 2017b).

Los diploides mediterráneos *A. aristatum* y *A. ovatum* se han considerado tradicionalmente especies diferentes (Tutin, 1980; Pignatti, 1982; Conert, 1988), pero su similitud morfológica (Valdés, 1973; Pimentel & Sahuquillo, 2003; Pimentel et al., 2007a, 2010), su proximidad genética (Pimentel et al., 2007a, 2010) y su tamaño genómico muy variable (Chumová et al., 2015) han llevado a cuestionar esta separación. Ambos táxones son anuales, viven en pastizales terofíticos que se desarrollan sobre suelos pobres y tienen distribuciones solapantes. *A. ovatum* es endémico del mediterráneo occidental, mientras que *A. aristatum* está presente en los países de la orla mediterránea (Fig. 4; Tutin, 1980; Lema-Suárez et al., 2017b).

Recientemente, se han analizado poblaciones atribuidas al “diploide mediterráneo perenne” antes mencionado, y que tradicionalmente se han interpretado como un linaje diploide de *A. odoratum* (Teppner, 1970; Felber, 1987). Los resultados de Chumová et al. (2017) indican que puede tratarse del ancestro de las especies diploides anuales de *Anthoxanthum* sección *Anthoxanthum*. El tipo de hábitat que ocupa (zonas abiertas húmedas) y su área de distribución (montañas del Centro y E del Mediterráneo, Apeninos y Balcanes, Fig. 4), apoyan esta hipótesis.

Composición, estructura y distribución de la sección *Ataxia*

Estudios más detallados de la estructura floral de los representantes de la subtribu *Anthoxanthinae* pusieron de manifiesto que un grupo de especies presentaban las flores inferiores completas (con lema y pálea), pudiendo ser masculinas o estériles, y la flor apical hermafrodita (Stapf, 1899; Connor, 2012). Estas especies, con características intermedias entre los géneros *Anthoxanthum* e *Hierochloë*, se incluyeron en la sección *Ataxia* (Schouten & Veldkamp, 1985), creada a partir del género *Ataxia* R.Br. (Brown, 1823). La existencia de estas formas intermedias puso en duda la separación taxonómica de *Anthoxanthum* e *Hierochloë*, por lo que algunos autores propusieron su fusión en un único género, *Anthoxanthum* s.l. (Schouten & Veldkamp 1985, Soreng et al., 2003, 2015, Zhenlan & Phillips, 2006; Allred & Barkworth, 2007) mientras que otros apoyaron su separación basándose en las diferentes morfologías florales y su número cromosómico básico: $x = 5$ en *Anthoxanthum* y $x = 7$ en *Hierochloë* (Clayton & Renvoize, 1986; Connor, 2008, 2012; Edgar & Connor, 2010). Las 12 especies de la sección *Ataxia* reconocidas en GrassBase (Clayton et al., 2016) y Tropicos.org (Missouri Botanical Garden, 2017) se indican en la Tabla 2 y su distribución aproximada está representada en la Fig. 6.

Según el estudio de Pimentel et al. (2013), la sección *Ataxia* es monofilética y en ella se diferencian dos linajes que coinciden con su distribución geográfica disyunta, el grupo distribuido por el Sudeste Asiático y el del sur de África (Fig. 6). Las especies de la sección *Ataxia* presentes en el S de África y Madagascar (*A. dregeanum*, *A. ecklonii*, *A. madagascariense* y *A. tongo*) están muy alejadas genéticamente de las del este de África

(*A. aethiopicum* y *A. nivale*), más cercanas a las especies europeas y englobadas en *Anthoxanthum* sección *Anthoxanthum*. En otros grupos de plantas se ha demostrado que se produjeron múltiples colonizaciones de zonas tropical-alpinas o templado-alpinas de África (Koch et al., 2006; Assefa et al., 2007; Ehrich et al., 2007; Namaganda & Lye, 2007; Gehrke & Linder, 2009).

Tabla 2. Especies de la sección *Ataxia* según Connor (2012), Pimentel et al. (2013) y Clayton et al. (2016). Niveles de ploidía obtenidos de *Chromosome Counts Database* (Bennet & Leitch, 2005 – www.ccdb.tau.ac.il/) y *Plant DNA C-value database* (Rice et al., 2015 – www.data.kew.org/cvalues). Áreas de distribución según Zhenlan & Phillips (2006), Allred & Barkworth (2007), Connor (2012) y Clayton et al. (2016).

ESPECIE	NIVEL DE PLOIDÍA	DISTRIBUCIÓN
Sección <i>Ataxia</i>		
<i>A. dregeanum</i> (Nees ex Trin.) Stapf	-	S de África
<i>A. ecklonii</i> (Nees) Stapf	-	S de África
<i>A. tongo</i> (Nees ex Trin.) Stapf	4x	S de África
<i>A. madagascariense</i> Stapf	-	Madagascar
<i>A. pallidum</i> (Hand.-Mazz.) Tzvelev	-	Asia templada
<i>A. hookeri</i> (Griseb.) Rendle	-	Asia templada y Asia tropical
<i>A. horsfieldii</i> (Kunth ex Benn.) Mez ex Reeder	-	Asia templada y Asia tropical
<i>A. sikkimense</i> (Maxim.) Ohwi	-	Asia templada y Asia tropical
<i>A. borii</i> Jain & Pal	4x	India
<i>A. japonicum</i> (Maxim.) Hack. ex Matsum.	-	Japón
<i>A. davidsei</i> (R.W.Pohl) Veldkamp	8x	Mesoamérica y N de Sudamérica
<i>A. mexicanum</i> (Rupr. ex E.Fourn.) Mez	-	Mesoamérica y N de Sudamérica

El clado asiático está formado por seis especies (*A. horsfieldii*, *A. hookeri*, *A. pallidum*, *A. sikkimense*, *A. bori*, *A. japonicum*). De estas, dos especies presentan amplia distribución por el Sudeste Asiático *A. horsfieldii* y *A. hookeri*, pero el resto de las especies presentan una distribución más limitada (Tabla 2, Fig. 6), como los endemismos *A. pallidum*, que habita en los prados húmedos situados por encima de los 2700 m de las provincias chinas de Yunnan y Sichuan, y *A. sikkimense*, que habita en zonas herbáceas y arbustivas entre los 2000–2500 m en Yunnan, N de la India y Nepal (Zhenlan & Phyllips, 2006). Estas especies se incluyen en esta sección pese a no presentar páleas o estambres en las flores inferiores, carácter para el que se ha observado una alta variabilidad (Zhenlan & Phillips, 2006). En Pakistán está citada otra especie endémica,

H. wendelboi, descrita por Weimarck (1977), si bien se trata de un taxon para el que se dispone de poca información referida a su distribución o morfología.

En esta sección se incluyen además dos especies centroamericanas cuya adscripción taxonómica es discutida. Se trata de: *A. mexicanum* (*H. mexicana*), que habita en los bosques de pino y páramos desde el Centro de México a Venezuela, a 2300–3700 m de altitud (Missouri Botanical Garden, 2017) y *A. davidsei* (*H. davidsei*), que habita en los páramos entre 3000–3400 m de altitud entre Costa Rica y Venezuela (Missouri Botanical Garden, 2017). La estructura y apertura de sus flores las acerca a *Anthoxanthum* (Connor 2008, 2012), pero la ausencia de aristas (excepto en *A. mexicanum* que presenta una arista inserta en la mitad dorsal de la lema inferior; Morales, 2003) y el número de cromosomas obtenido en *A. davidsei* ($2n = 8x = 56$) las emparenta con *Hierochloë* ($x = 7$). Ambas especies parecen estar cercanamente emparentadas, al existir individuos con formas intermedias en Guatemala y Chiapas (Fig. 6; Pohl, 1994).

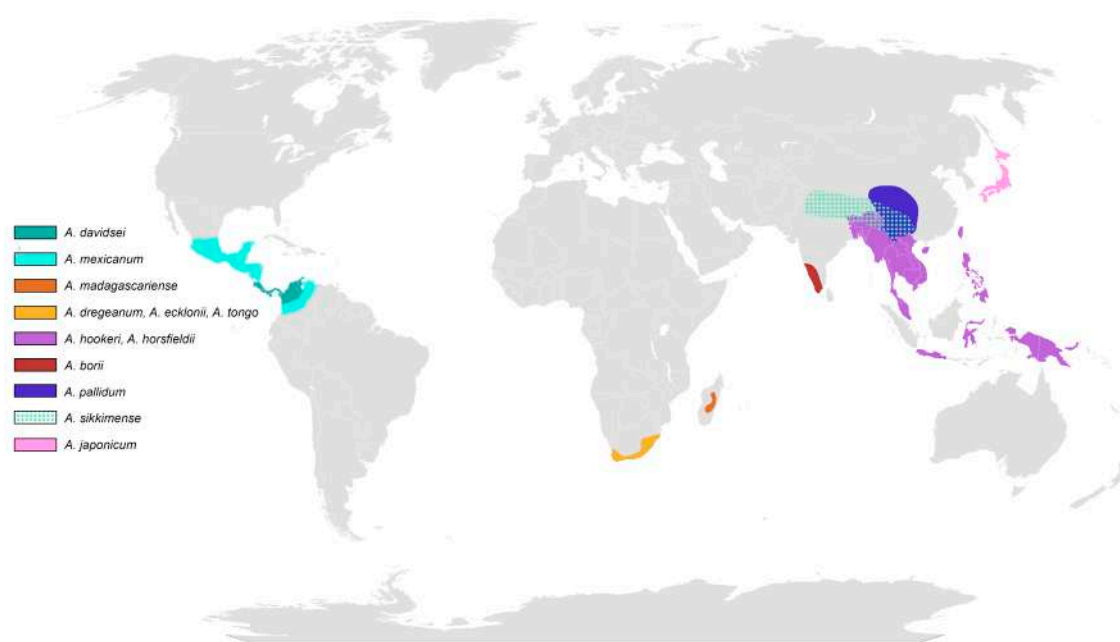


Figura 6. Áreas de distribución aproximadas de las especies de la sección *Ataxia*. Referencias: Tutin (1980), Zhenlan & Phillis (2006), Allred & Barkworth (2007), Connor (2012) y Clayton et al. (2016).

El estudio de Pimentel et al. (2013) puso de manifiesto el probable origen híbrido de las especies de esta sección. Esta hibridación pudo estar asociada a la diversificación que se produjo en muchos linajes de gramíneas a partir del Mioceno (23 Ma) debido al descenso de las temperaturas y el incremento de la aridez a nivel global (Strömberg, 2005). Las migraciones de grupos de especies, asociadas a estos cambios ambientales, podrían ser las causantes de hibridación entre un linaje de *Anthoxanthum*, con dos flores inferiores estériles epaleadas y una apical fértil, y uno de *Hierochloë*, con las tres flores fértiles, en el Mioceno (23–5 Ma). Si se asume la herencia materna de los cloroplastos, el linaje materno de *Ataxia* sería el ancestro de todo el linaje de *Anthoxanthum*, que ya habría adquirido su estructura floral actual, mientras que su linaje paterno pertenecería a *Hierochloë* y tendría la misma estructura floral que las especies actuales del género (Pimentel et al., 2013).

Composición, estructura y distribución del género *Hierochloë*

El género *Hierochloë* R.Br. está compuesto por unas 33 especies y tiene una distribución circumpolar y alpina-tropical (Tabla 3, Figs. 3 y 7). Está presente en zonas frías y templadas de ambos hemisferios, y en las montañas tropicales y subtropicales del Nuevo y Viejo Mundo, excepto en África (donde sí se encuentran representadas las secciones *Ataxia* y *Anthoxanthum*). *Hierochloë* está ampliamente distribuido en Eurasia (de Centroeuropa a Japón), Australasia (Indonesia, Papúa, Australia, Tasmania y Nueva Zelanda), Norteamérica (región boreal y Costa W) y Sudamérica (de Venezuela a Tierra de Fuego), con dos centros de diversificación, en base al número de especies, en Asia y Australia-Nueva Zelanda (Watson and Dallwitz, 2008; Connor, 2012; Clayton et al., 2016).

En este género se han descrito complejos poliploides de difícil caracterización taxonómica, constituidos por diploides, tetraploides, hexaploides, decaploides y dodecaploides (Weimarck, 1975; Murray et al., 2005). El número básico de cromosomas es $x = 7$, pero todavía existen muchas especies cuyo nivel de ploidía es desconocido, incluida toda la sección *Monoecia* (Tabla 3).

Tabla 3. Especies del género *Hierochloë* según Connor & Renvoize (2009), Connor (2012) y Clayton et al. (2016). Niveles de ploidía obtenidos de *Chromosome Counts Database* (Bennet & Leitch, 2005 – www.ccbd.tau.ac.il/) y *Plant DNA C-value database* (Rice et al., 2015 – www.data.kew.org/cvalues). Áreas de distribución según De Paula (1975), Tutin (1980), Zhenlan & Phillips (2006), Allred & Barkworth (2007), Connor & Renvoize (2009), Anton & Zuloaga (2012), Connor (2012) y Clayton et al. (2016).

ESPECIE	NIVEL DE PLOIDÍA	DISTRIBUCIÓN
Sección <i>Hierochloë</i>		
<i>H. alpina</i> (Sw. ex Willd.) Roem. & Schult.	8x	Holártica
<i>H. hirta</i> (Schrank)	8x	Holártica
<i>H. odorata</i> (L.) P.Beauv.	4x, 6x, 8x	Holártica
<i>H. pauciflora</i> R.Br.	4x	Holártica
<i>H. repens</i> (Host) P.Beauv.	4x	Eurosiberiana
<i>H. australis</i> (Schrad.) Roem. & Schult.	2x	Europa central
<i>H. occidentalis</i> Buckley	6x	Costa W de EE.UU.
<i>H. flexuosa</i> Hook.f.	-	Himalaya
<i>H. tibetica</i> Bor	-	Himalaya
<i>H. wendelboi</i> G.Weim.	-	Pakistán
<i>H. khasiana</i> C.B.Clarke ex Hook.f.	6x	India
<i>H. laxa</i> Hook.f.	4x	India
<i>H. glabra</i> Trin.	4x, 6x, 8x	Asia templada
<i>H. potanini</i> Tzvelev	-	Asia templada
<i>H. pluriflora</i> Koidz.	-	Japón
<i>H. redolens</i> (Vahl) Roem. & Schult.	12x	Papuasia, Australia, Nueva Zelanda, islas subantárticas
<i>H. fraseri</i> Hook.f.	-	Australia
<i>H. rariflora</i> Hook.f.	-	Australia
<i>H. submutica</i> F.Muell.	-	Australia
<i>H. brunonis</i> Hook.f.	12x	Nueva Zelanda
<i>H. cuprea</i> Zotov	-	Nueva Zelanda
<i>H. equisetata</i> Zotov	6x	Nueva Zelanda
<i>H. fusca</i> Zotov	12x	Nueva Zelanda
<i>H. novae-zelandiae</i> Gand.	4x	Nueva Zelanda
<i>H. recurvata</i> (Hack.) Zotov	4x	Nueva Zelanda
Sección <i>Monoecia</i>		
<i>H. redolens</i> Monoecia	-	Centro y S de Sudamérica
<i>H. altissima</i> Steud	-	S de Sudamérica
<i>H. gunckelii</i> Parodi	-	S de Sudamérica
<i>H. juncifolia</i> (Hack.) Parodi	-	S de Sudamérica
<i>H. pusilla</i> Hack. ex Dusén	-	S de Sudamérica
<i>H. spicata</i> Parodi	-	S de Sudamérica
<i>H. utriculata</i> (Ruiz & Pav.) Kunth	-	S de Sudamérica
<i>H. quebrada</i> Connor & Renvoize	-	Centro de Sudamérica

Dentro del género se pueden encontrar dos formas florales que son reflejo de la existencia de distintos sistemas de polinización (Connor, 2012). La estructura general de la espiguilla es **andromonoica**, lo que implica la existencia de dos flores inferiores masculinas y una flor apical hermafrodita. Esta estructura es propia de las especies de Norteamérica, Eurasia y Australasia (Figs. 2C y 8). Por otro lado están las espiguillas **monoicas**, propias de las especies sudamericanas del género, en las que sus flores inferiores son masculinas y su flor apical es femenina (Fig. 10), presentando ocasionalmente estaminodios (Parodi, 1941; Connor, 2012). Esta estructura floral característica llevó a separar las especies del género *Hierochloë* nativas de Sudamérica en la sección *Monoecia* Connor (2012).

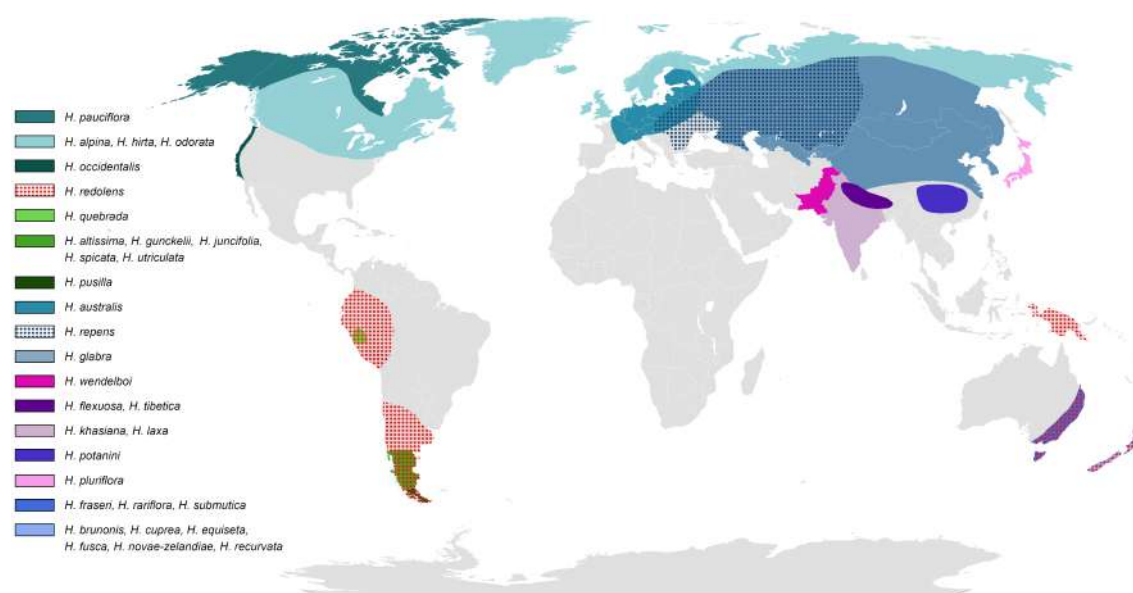


Figura 7. Áreas de distribución aproximadas de las especies del género *Hierochloë*. Referencias: De Paula (1975), Tutin (1980), Zhenlan & Phillips (2006), Allred & Barkworth (2007), Connor & Renvoize (2009), Anton & Zuloaga (2012), Connor (2012) y Clayton et al. (2016).

Composición, estructura y distribución de la sección *Hierochloë*

En esta sección las especies boreales de Eurasia y Norteamérica son las mejor estudiadas (Weimarck, 1971, 1975; Tutin, 1980; Allred & Barkworth, 2007; Zhenlan & Phillips, 2006). Aunque su organización taxonómica sigue siendo compleja, ya que se trata de especies próximas, muy similares morfológicamente, que comparten hábitats

en muchos casos y forman parte de varios complejos poliploides (Tutin, 1980; Allred & Barkworth, 2007; Zhenlan & Phillips 2006; Tablas 3, 4 y 5, Figs. 3 y 7).

Entre estas especies tres son las que presentan una distribución más amplia y forman complejos de especies muy próximas. Se trata de *Hierochloë odorata* (subsp. *odorata*), *H. hirta* (subsp. *arctica*) e *H. alpina*, que son circumpolares, circumboreales o anfiatlánticas (Fig. 6). Dentro de estos complejos se han descrito otras subespecies con distribución limitada a uno de los continentes, como *H. odorata* subsp. *baltica*, endemismo de la Península Báltica y del NW de Rusia, *H. hirta* subsp. *hirta*, endemismo de Finlandia (Tutin, 1980) o *Anthoxanthum monticola* subsp. *monticola* (sinónimo de *H. alpina*) de Groenlandia, parte E de la Bahía de Hudson y Península del Labrador (Allred & Barkworth, 2007). Asimismo, existe una especie exclusiva del W de Norteamérica, *H. occidentalis*, considerada próxima al complejo *H. odorata* – *hirta*, del que se diferencia por la longitud del limbo de la hoja y la forma de la espiguilla. Se distribuye principalmente por las montañas costeras del W de EE.UU., desde Washington al N de California (Tabla 4, Fig. 7).

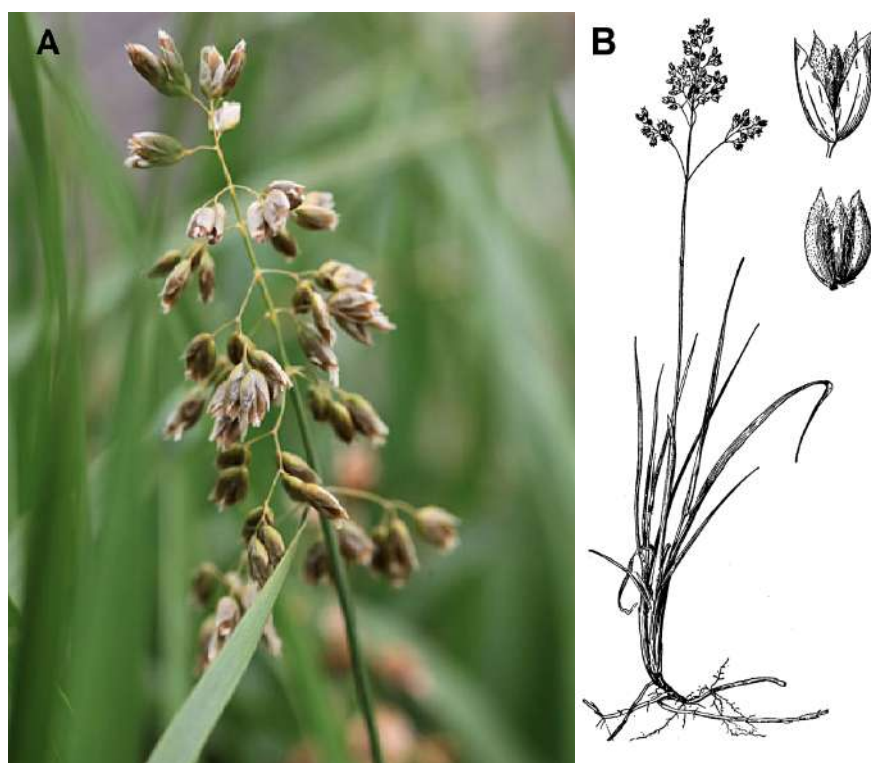


Figura 6. *Hierochloë odorata*. **A.** Detalle de la espiga. Fuente: <http://www.plantpref.co.uk/>. **B.** Aspecto general de la planta y espiguilla, abajo sin glumas. Fuente: USDA-NRCS PLANTS Database.

En Europa se han descrito tres especies endémicas (Tablas 3, 4 y 5, Fig. 7): *H. australis*, caracterizada por la presencia de una prominente arista en las flores masculinas basales y única especie diploide del género ($2n = 14 = 2x$); *Hierochloë stepporum*, de las zonas esteparias del SE de Rusia, e *H. repens*, de zonas abiertas y secas del C y E de Europa y C de Rusia. Se engloban en el complejo de *H. odorata* y se diferencian por el color de la hoja y la forma de la panícula, además del número de vainas en la base del tallo (Tutin, 1980).

Existe una gran diversificación del género *Hierochloë* en tres zonas geográficas: China-Japón-India, Australia y Nueva Zelanda (Connor, 2012; Zhenlan & Phillips, 2006; Figs. 3, 7 y 9). En China-India, además de varias formas de *H. odorata* que se han considerado especies independientes por algunos autores (*A. glabrum* = *H. odorata* subsp. *glabra*, *H. nitens* = *H. odorata* subsp. *pubescens*, Schouten & Veldkamp, 1985) e *H. alpina* (*A. monticola*), que presentarían una distribución más amplia, se diferencian cuatro endemismos caracterizados por la presencia de arista en las flores masculinas y el tamaño de la planta: *Hierochloë tibetica*, exclusiva del Tíbet; *H. potaninii*, del CW y NW de China; *H. laxa*, de India y Nepal, e *H. flexuosa*, del W del Himalaya (Hooker, 1896; Zhenlan & Phillips, 2006).

Tabla 4. Especies y subespecies de la sección *Hierochloë* con el nombre empleado en las floras del Hemisferio Norte y sus sinónimos. * mismo complejo poliploide; verde, endemismos; rojo, especies de diferenciación difícil.

Flora Europaea (1980)	Flora de Norteamérica (2007)	Flora de China (2006)	Sinónimos
<i>H. australis</i>			
<i>H. alpina</i>	<i>A. monticola</i>	<i>A. monticola</i>	<i>H. alpina</i> (Sw. ex Willd.) Roem. & Schult.
	subsp. <i>alpinum</i>		
	subsp. <i>monticola</i>		
<i>H. pauciflora</i>	<i>A. arcticum</i>		
<i>H. repens</i> *			
<i>H. stepporum</i> *			
<i>H. odorata</i> *	<i>A. nitens</i>	<i>A. nitens</i>	<i>H. odorata</i> (L.) P.Beauv.
subsp. <i>odorata</i>	subsp. <i>nitens</i>		
subsp. <i>baltica</i>	subsp. <i>baltica</i>	<i>A. glabrum</i>	<i>H. odorata</i> subsp. <i>glabra</i>
<i>H. hirta</i> *	<i>A. hirtum</i>		
subsp. <i>hirta</i>	No apoyan la diferenciación en subsp. por la continuidad de los caracteres		
subsp. <i>arctica</i>	<i>A. occidentale</i>		

Cuatro especies del género *Hierochloë* crecen en Australia: *H. fraseri* en Tasmania, *H. rariflora* e *H. redolens* en el E de Australia y en Tasmania e *H. submutica* en zonas alpinas del SE (Tabla 3; Figs. 3, 7 y 9). Todas son andromonoicas y endémicas del continente australiano excepto *H. redolens*, en la que junto con *H. fraseri* es común encontrar espiguillas con flores masculinas inferiores estériles (Connor, 2008; Simon & Alfonso, 2011).

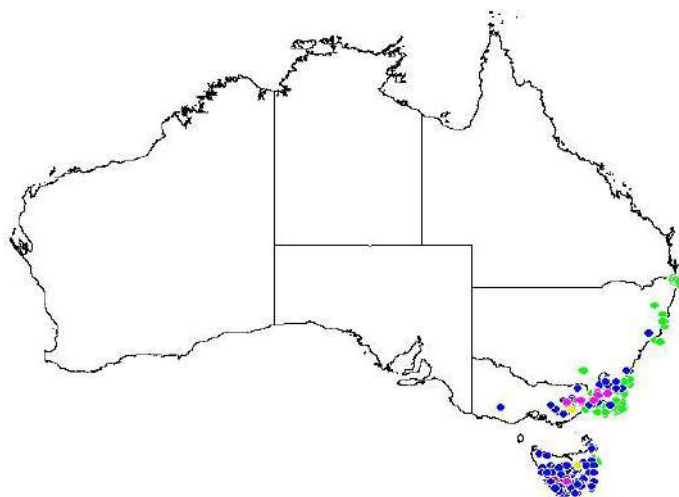


Figura 9. Áreas de distribución de las especies del género *Hierochloë* en Australia. *H. rariflora*, verde; *H. redolens*, azul; *H. submutica*, fucsia; *H. fraseri*, rojo; *Hierochloë* sp., amarillo. Fuente: Simon & Alfonso (2011).

Hierochloë redolens, tal y como está considerada en la actualidad, es una especie de distribución muy amplia que presenta diferencias en su estructura floral a lo largo de su área de distribución (Connor, 2008). Se encuentra en el W y S de Sudamérica, Islas Malvinas, Papúa Nueva Guinea, Australia y Nueva Zelanda (Figs. 7 y 9). Asimismo, los números cromosómicos conocidos de esta especie a lo largo de su área de distribución permiten diferenciar dos zonas: los individuos de Nueva Zelanda son dodecaploides ($2n = 12x = 84$; Murray et al., 2005) y los del E de Nueva Guinea e Islas Malvinas son octoploides ($2n = 8x = 56$; Borgman, 1964; Moore, 1967). Debido a las diferencias morfológicas observadas entre las poblaciones sudamericanas y asiáticas, los datos moleculares y el variable nivel de ploidía, recientemente se ha indicado la posibilidad de que se trate de especies distintas (Connor, 2012; Lema-Suárez et al., 2017a); por lo tanto, la taxonomía de esta especie, al igual que otras del género, requiere una revisión profunda.

En Nueva Zelanda además de *H. redolens*, se han descrito seis especies endémicas (Figs. 7 y 9; Edgar & Connor, 2010). La diferenciación entre estas especies es compleja, basándose principalmente en el tamaño y la forma de las glumas. Estas especies se pueden separar en dos grupos, las especies próximas a *H. alpina* o las cercanas a *H. redolens*. En el primer grupo estarían las que se caracterizan por el menor tamaño de su gluma (< 7 mm) y la forma obovada de esta. En este grupo estarían *H. equisetata*, *H. novae-zelandiae* e *H. recurvata* (gluma de 7 mm, igual a las flores). En el segundo grupo estarían las especies que presentan glumas mayores y ovado-lanceoladas. En este grupo se incluirían: *H. brunonis*, *H. cuprea*, e *H. fusca*. Las especies neozelandesas se caracterizan también por una clara disyunción ecológica, existiendo plantas de ambientes alpinos y costeros (Edgar & Connor, 2010).

Composición, estructura y distribución de la sección *Monoecia*

Esta sección incluye ocho especies (Tabla 3), la mayoría de las cuales fueron descritas en la segunda mitad del siglo XX por Parodi (1941) y De Paula (1975) en sendos trabajos sobre el género *Hierochloë* en Argentina-Chile y Sudamérica. Algunas de estas especies (e.g. *H. sorianoi*, *H. moorei*) se consideran actualmente formas extremas de la especie *H. redolens* (Anton & Zuloaga, 2012; Villalobos & Finot, 2016).

Recientemente, Connor & Renvoize (2009) describieron otra especie, *H. quebrada* (Figs. 7 y 10), que crece en los acantilados graníticos alpino-tropicales del N de Perú, a 4600 m. Esta especie es morfológicamente muy próxima a *H. juncifolia*, con la que se la ha confundido (Tovar, 1993) y de la que se diferencia por la pubescencia de la lema estéril, la posición de la arista y la micromorfología de la hoja (surcos simples y profundos y sin nervio medio marcado). Además, ambos táxones ocupan ambientes muy diferentes, ya que *H. juncifolia* se desarrolla sobre suelos volcánicos, en latitudes más templadas y a menor altitud, ca. 1750 m (Connor & Renvoize, 2009).

De las ocho especies de la sección *Monoecia*, cinco son muy similares morfológicamente, lo que hace difícil establecer su estatus taxonómico (Villalobos & Finot, 2016). Solo tres se diferencian claramente: *H. pusilla*, por su pequeño tamaño y la ausencia de

aristas en las flores masculinas, e *H. juncifolia* e *H. quebrada* por la inserción de las aristas en las flores masculinas, el tamaño de las aristas y la forma de la hoja (De Paula, 1975; Connor & Renvoize, 2009). Para diferenciar el resto de las especies se utilizan caracteres continuos o poco claros como la forma o la laxitud de las panículas. También se han usado caracteres micromorfológicos (De Paula, 1975; Connor, 2008; Villalobos & Finot, 2016), si bien estos a menudo están afectados por las condiciones ambientales en las que se desarrollan las plantas (Hauenstein et al., 1990; Pimentel et al., 2010).

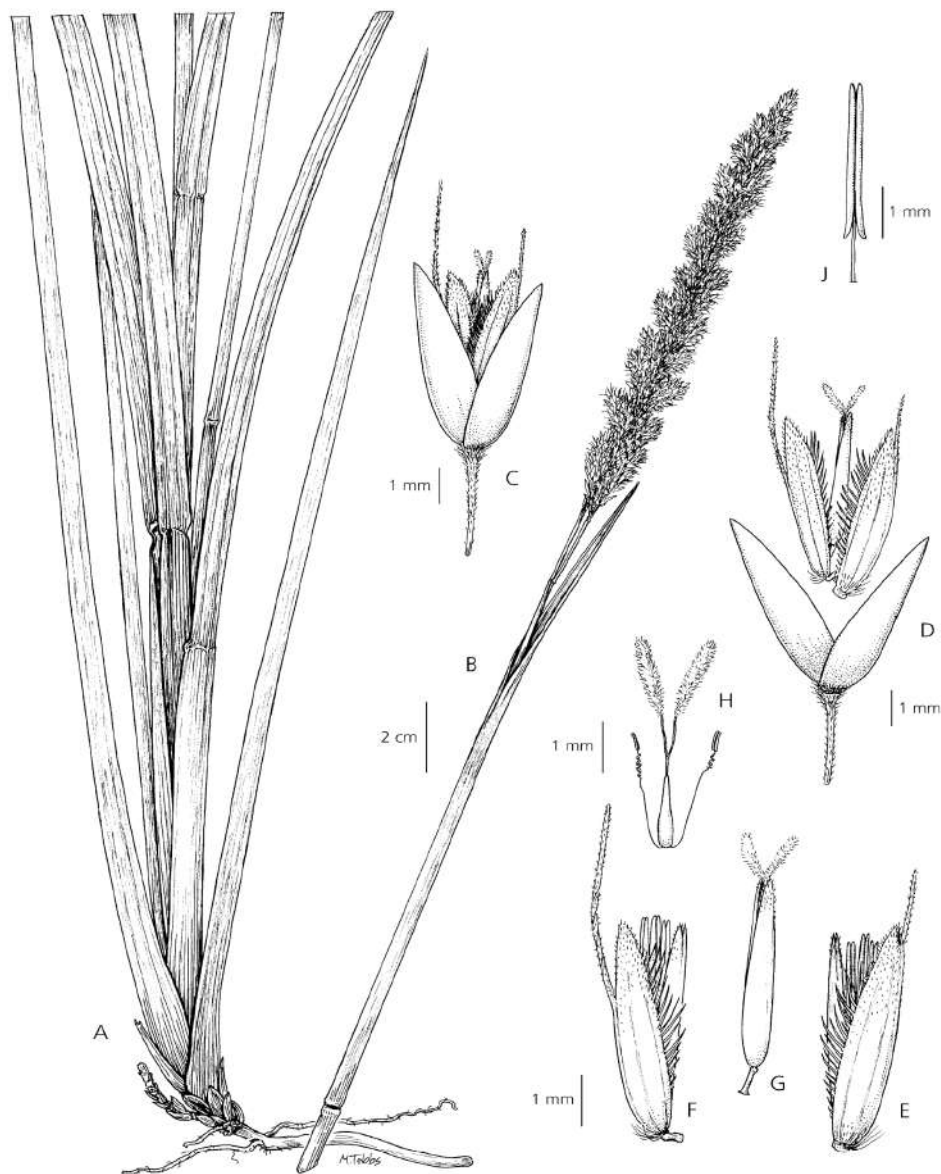


Figura 10. *Hierochloë quebrada*. A. Aspecto general. B. Inflorescencia. C. Espiguilla. D. Glumas y flores. E-F. Flores inferiores, masculinas. G. Flor apical, femenina. H. Gineceo de la flor superior. J. Antera. Fuente: Connor & Renvoize (2009).

La sección *Monoecia* se distribuye desde Venezuela a Tierra del Fuego, en ambientes desde templados en la zona costera a fríos en los Andes (De Paula, 1975; Connor, 2008; Anton & Zuloaga, 2012; Fig. 7). *Hierochloë altissima*, *H. juncifolia*, *H. gunckelii*, *H. spicata* e *H. utriculata* presentan distribuciones solapantes a diferentes latitudes (y altitudes) del Centro al S de Sudamérica, en uno o ambos lados de los Andes, mientras que *H. quebrada* e *H. pusilla* tienen una distribución y rango altitudinal más restringidos (De Paula, 1975; Connor & Renvoize, 2009).

Hierochloë redolens tiene una distribución discontinua en América del Sur: crece en áreas tropicalpinas de Venezuela a Perú por encima de los 3850 m de altitud y en áreas húmedas del Centro al S de Argentina y Chile en altitudes bajas. En su distribución se observa por lo tanto una relación altitudinal inversa, común a la mayoría de gramíneas C3 (Still et al., 2003). También está presente en Australia, Nueva Zelanda y Nueva Guinea, pero la estructura floral de los especímenes de estas zonas es distinta, por lo que algunos autores las consideran especies diferentes (Zotov, 1973; De Paula, 1975; Connor, 2012).

Algunas consideraciones metodológicas

La integración de datos originados a partir de diferentes fuentes ha demostrado ser una buena estrategia para resolver problemas taxonómicos (Ruhfel et al., 2013; Besse, 2014; Slazchetko et al., 2017). En esta Tesis Doctoral se utilizan diferentes métodos para clarificar la taxonomía y establecer las relaciones filogenéticas entre los representantes de la subtribu Anthoxanthinae. Seguimos en este trabajo la propuesta de Stuessy (2003), quien plantea que el estudio de los organismos debe abarcar todos los niveles estructurales, desde el nanomorfológico (molecular) hasta el macromorfológico (fenotipo).

Para conseguir los objetivos del trabajo se emplearon métodos estadísticos multivariantes para el tratamiento de los datos morfológicos, análisis filogenéticos para el estudio de los datos moleculares (secuenciación de regiones de DNA cloroplástico y nuclear), se desarrollaron marcadores microsatélites que permitirán determinar el flujo

génico entre poblaciones en futuros estudios y se determinó el tamaño genómico para las especies de la subtribu mediante citometría de flujo, que se relacionó con los niveles de ploidía.

El análisis multivariante de datos macro- y micromorfológicos (de la epidermis foliar y la sección transversal del limbo) se llevó a cabo con dos objetivos principales: (i) comprobar la fiabilidad de los caracteres usados tradicionalmente para diferenciar las especies de la subtribu *Anthoxanthinae* y (ii) analizar su validez para identificar los táxones utilizando un elevado número de características morfológicas. Esta metodología se ha usado con éxito en otros grupos complejos de plantas (e.g. Repka, 2003; Ospina et al., 2016), incluyendo el género *Anthoxanthum* (Pimentel et al., 2007a; 2010). Aunque diversos estudios han señalado que los caracteres micromorfológicos pueden estar correlacionados con las condiciones ambientales (Connor, 1960; Hauenstein et al., 1990), según Villalobos & Finot (2016) parecen ser adecuados para trabajar con algunos representantes de la subtribu Anthoxanthinae (género *Hierochloë*). La metodología utilizada para la obtención de datos y el análisis de los mismos, así como la discusión de los resultados obtenidos se incluyen en los **capítulos 1** (para el conjunto de la subtribu) y **2** (para la sección *Monoecia*).

El estudio molecular se basó en la secuenciación de varios marcadores plastídicos (*trnL-F*, *trnT-L*) y nucleares (ITS, ETS) de uso habitual en estudios filogenéticos (Torrecilla et al., 2003, Consaul et al., 2010) y que han demostrado ser útiles en la subtribu Anthoxanthinae (Pimentel et al., 2013; Tusiime et al., 2017). Además, dada la naturaleza multicopia de las regiones nucleares empleadas, se clonaron individuos de las distintas especies de la sección *Monoecia* para detectar posibles casos de evolución reticulada (Díaz-Pérez et al., 2014; Wan et al., 2014). La descripción de la metodología utilizada, el tratamiento de los datos y los resultados obtenidos se incluyen en los **capítulos 1** (para la subtribu) y **2** (para la sección *Monoecia*). Así mismo, se estimaron los tiempos de divergencia de los táxones incluidos en la subtribu (**capítulo 1**) utilizando métodos de coalescencia y empleando el sistema de calibración desarrollado por Minaya et al. (2017).

El análisis conjunto de los datos obtenidos tras la revisión morfométrica (2039 pliegos revisados de herbarios peninsulares y 94 de herbarios internacionales) y el estudio filogenético referidos a la subtribu Anthoxanthinae han servido para plantear la revisión taxonómica de las especies ibéricas del género *Anthoxanthum* (**capítulo 4**) y de la sección *Monoecia* del género *Hierochloë* (**capítulo 3**). En ambos capítulos se realizan claves de identificación útiles para distinguir las distintas unidades taxonómicas.

Los microsatélites son marcadores del ADN codominantes, muy variables, especialmente útiles para diferenciar genomas individuales y detectar el flujo génico dentro de una especie o entre especies relacionadas (González, 2003). En este estudio se han desarrollado marcadores moleculares específicos (microsatélites) no plastídicos para las especies del complejo eurosiberiano del género *Anthoxanthum*. Se seleccionaron parejas de *primers* obtenidas en un test preliminar realizado con los linajes diploides del complejo diploide mediterráneo *A. aristatum*/*A. ovatum*. Los marcadores generados podrán ser empleados para determinar los patrones geográficos del flujo génico y dilucidar el origen de los poliploides (**capítulo 5**).

Un requisito esencial para establecer la historia evolutiva de los grupos de especies que incluyen complejos poliploides es conocer los diferentes citotipos que los forman y su distribución geográfica (Chumová et al., 2015). En esta Tesis se usó la citometría de flujo para determinar el tamaño del ADN nuclear como método para inferir los niveles de ploidía comparando los datos obtenidos con los publicados para algunas especies mediante recuentos cromosómicos (e.g. Jones, 1964; Drapikowska et al., 2013; Chumová et al., 2015; Missouri Botanical Garden, 2017). Aunque el tamaño genómico nuclear no siempre presenta una correlación directa con el nivel de ploidía, se ha demostrado que esta sí existe en el caso de especies próximas de la subtribu Anthoxanthinae (Chumová et al., 2015). Los resultados obtenidos han sido útiles para la caracterización de las especies y para el estudio de procesos de reticulación en la subtribu. En los **capítulos 1 y 2** se discute la necesidad de interpretar los niveles de ploidía inferidos con cautela y el valor de los valores de volumen de ADN en el estudio de la evolución de grupos complejos como esta subtribu de gramíneas.

REFERENCIAS

- Allred KW, Barkworth ME. 2007.** *Anthoxanthum* L. & *Hierochloë* R.Br. In: Barkworth ME, Capels KM, Long S, Anderton LK, Piep MB (ed.). *Flora of North America* vol. XXIV. New York: Oxford University Press.
- Anton AM, Zuloaga FO. 2012.** *Flora Argentina – Flora Vasculare de la República Argentina* vol. III (II). *Monocotyledoneae. Poaceae: Pooideae*. Córdoba: Gráficamente Ediciones.
- Ascherson PF, Graebner P. 1898–1902.** *Synopsis der Mitteleuropäischen Flora Glumiflorae I Graminae*. Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- Assefa A, Ehrich D, Taberlet P, Nemomissa S, Brochmann C. 2007.** Pleistocene colonisation of afro-alpine 'sky islands' by the arctic-alpine *Arabis alpina*. *Heredity* **99**: 133–142.
- Barker NP, Clark LG, Davis JI, Duvall MR, Guala GF, Hsiao C, Kellogg EA, Linder HP, Mason-Gamer R, Mathews S, Soreng R. 2000.** A phylogeny of the grass family (Poaceae), as inferred from eight character sets. *Grasses: systematics and evolution* **2000**: 3–7.
- Bennett MD, Leitch IJ. 2005.** *Plant DNA C-values database*. Kew: Royal Botanic Gardens. www.data.kew.org/cvalues [consultado el 29/9/2017].
- Besse P (ed.). 2014.** *Molecular Plant Taxonomy – Methods and Protocols*. New York: Humana Press (Springer).
- Borgman E. 1964.** Anteil der Polyploiden in der Flora des Bismarcksgebirges von Ostneuguinea. *Zeitschrift für Botanik* **52**: 118–172 .
- Borrill M. 1963.** Experimental studies of evolution in *Anthoxanthum* (Gramineae). *Genetica* **34**: 183–210.
- Brown R. 1810.** *Prodromus Florae Novae Hollandiae et Insulae van Diemen*. London: Johnson.
- Brown R. 1823.** *Chloris Melvilliana: a list of plants collected in Melville island*. London: W. Clowes.
- Bruinsma J. 2003.** *World Agriculture: Towards 2015/2030 : a FAO Perspective*. Earthscan.
- Chumová Z, Krejčíková J, Mandáková T, Suda J, Trávníček P. 2015.** Evolutionary and taxonomic implications of variation in nuclear genome size: lesson from the grass genus *Anthoxanthum* (Poaceae). *PLOS ONE* **10**: e0133748.
- Chumová Z, Závěská E, Mandáková T, Krak K, Trávníček P. 2017.** The Mediterranean: the cradle of *Anthoxanthum* (Poaceae) diploid diversity. *Annals of Botany* **120**: 285–302.
- Clayton WD, Renvoize S. 1986.** *Genera Graminum: Grasses of the world*. *Kew Bulletin, Additional series* **13**: 1–389.
- Clayton WD, Vorontsova MS, Harman KT, Williamson H. 2016.** *GrassBase – The Online World Grass Flora*. Kew: Royal Botanic Gardens Kew. <http://www.kew.org/data/grasses-db.html> [consultado el 20/9/2017].
- Conert HJ. 1988.** *Gramineae*. In: Hegi G (ed.). *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* I/3. Hamburg: Verlag Paul Parey.
- Connor HE, Renvoize SA. 2009.** *Hierochloë quebrada* (Poaceae), a new species from Peru and notes on floral biology in South American species. *Kew bulletin* **64**: 727–734.

- Connor HE. 1960.** Variation in leaf anatomy in *Festuca novae-zelandiae* (Hack.) Cockayne, and *F. matthewsii* (Hack.) Cheeseman. *New Zealand Journal of Sciences* **3**: 468–509.
- Connor HE. 2008.** Floral biology of Australian species of *Hierochloë* (Gramineae). *Australian Journal of Botany* **50**: 166–176.
- Connor HE. 2012.** Flowers and floral biology of the holy grasses (*Hierochloë* and *Anthoxanthum*: Aveneae, Gramineae). *Flora* **207**: 323–333.
- Consaul LL, Gillespie LJ, Waterway M. 2010.** Evolution and polyploid origins in North American Arctic *Puccinellia* (Poaceae) based on nuclear ribosomal spacer and chloroplast DNA sequences. *American Journal of Botany* **97**: 324–336.
- De Paula ME. 1975.** Las especies del género *Hierochloë* (Gramineae) de Argentina y Chile. *Darwiniana* **19**: 422–457.
- Díaz-Pérez A, Sharifi-Tehrani M, Inda LA, Catalán P. 2014.** Polyphyly, gene-duplication and extensive allopolyploidy framed the evolution of the ephemeral *Vulpia* grasses and other fine-leaved *Loliinae* (Poaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **79**: 92–105.
- Drapikowska M, Susek K, Hasterok R, Szkudlarz P, Celka Z, Jackowiak B. 2013.** Variability of stomata and 45S and 5S rDNAs loci characteristics in two species of *Anthoxanthum* genus: *A. aristatum* and *A. odoratum* (Poaceae). *Acta Biologica Hungarica* **64**: 352–363.
- Edgar E, Connor HE. 2010.** *Flora of New Zealand* vol. V, 2nd edition. Lincoln: Manaaki Whenua Press.
- Ehrich D, Gaudeul M, Assefa A, et al. 2007.** Genetic consequences of Pleistocene range shifts: contrast between the Arctic, the Alps and the East African mountains. *Molecular Ecology* **16**: 2542–2559.
- Engler A. 1904.** *Über Die Vegetationsverhältnisse Des Somalilandes*. Kessinger Legacy Reprints.
- Felber F. 1987.** Phénologie de la floraison de populations diploïdes et tetraploïdes d'*Anthoxanthum odoratum* L. *Revue Canadienne de Botanique* **66(11)**: 2258–2264.
- Felber F. 1988.** Distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. *s.l.* en France et dans les régions limitrophes. *Bulletin de la Société Botanique de la France* **135**: 281–293.
- Flégrová M, Krahulec F. 1999.** *Anthoxanthum odoratum* and *A. alpinum*: life history parameters at two different altitudes. *Folia Geobotanica* **34**: 19–31.
- Gehrke B, Linder HP. 2009.** The scramble for Africa: pan-temperate elements on the African high mountains. *Proceedings of the Royal Society B* **276**: 2657–2665.
- González EG. 2003.** Microsatélites: sus aplicaciones en la conservación de la biodiversidad. *Graellsia* **59(2–3)**: 377–388.
- Grass Phylogeny Working Group (GPWG). 2001.** *A phylogeny of the grass family (Poaceae) as inferred from eight character sets*. In: Jacobs SWL & Everett J (ed.). 2000. *Grasses: systematics and evolution*, 3–7. CSIRO Publishing, Collingwood, Victoria, Australia.
- Grass Phylogeny Working Group II (GPWG II). 2012.** New grass phylogeny resolves deep evolutionary relationships and discovers C4 origins. *New Phytologist* **193**: 304–312.

- Hauenstein E, Arriagada V, Latsague M. 1990.** La epidermis foliar de las Loranthaceae chilenas y su relación con la ecología. *Darwiniana* **30**: 143–153.
- Hedberg I. 1970.** Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. IV. Karyotypes, meiosis and the origin of tetraploid *A. odoratum*. *Hereditas* **64**: 153–176.
- Hedberg I. 1986.** The genesis of tetraploid *Anthoxanthum odoratum*. *Symbolae Botanicae Upsaliensis* **27**: 147–154.
- Hedberg I. 1990.** Morphological, cytotaxonomic and evolutionary studies in *Anthoxanthum odoratum* L. s.l.- a critical review. *Sommerfeltia* **11**: 97–107.
- Hilu KW, Wright K. 1982.** Systematic of Graminae: A cluster analysis study. *Taxon* **31**(1): 9–36.
- Hooker JD. 1896.** *Hierochloë flexuosa*. In: Hooker JD. *The flora of British India* **7**(21): 222.
- Jones K. 1964.** Chromosomes and the origin of *Anthoxanthum odoratum* L. *Chromosoma* **15**: 248–274.
- Kellogg EA, Watson L. 1993.** Phylogenetic studies of a large data set. I. Bambusoideae, Pooideae, and Andropogoneae (Gramineae). *Botanical Review* **59**: 273–343.
- Kellogg EA. 2016.** *Flowering Plants. Monocots. The Families and Genera of Vascular Plants* 13. doi: 10.1007/978-3-319-15332-2_20. Cham: Springer International Publishing.
- Koch M, Kiefer C, Ehrich D, Vogel J, Brochmann C, Mummenhoff K. 2006.** Three times out of Asia Minor: the phylogeography of *Arabis alpina* L (Brassicaceae). *Molecular Ecology* **15**: 825–839.
- Lema-Suárez I, Sahuquillo E, Estévez G, Loureiro J, Castro S, Pimentel M. 2017a.** A taxonomic and evolutionary review of the South American *Hierochloë* section *Monoecia* Connor (Poaceae; Anthoxanthinae). *Botanical Journal Linnaean Society* (in press).
- Lema-Suárez I, Sahuquillo E, Pimentel M. 2017b.** *Anthoxanthum* L. In: Castroviejo S (coord.). *Flora iberica* vol. XIX. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Minaya M, Hackel J, Namaganda M, Brochmann C, Vorontsova MS, Besnard G, Catalán P. 2017.** Contrasting dispersal histories of broad- and fine-leaved temperate *Loliinae* grasses: range expansion, founder events, and the roles of distance and barriers. *Journal of Biogeography*. doi:10.1111/jbi.13012.
- Moore DM. 1967.** Chromosome numbers of Falkland Islands angiosperms. *British Antarctic Survey Bulletin* **14**: 69–82.
- Morales JF. 2003.** *Poaceae*. In: Hammel MH, Grayum C, Herrera C, Zamora N (ed.). *Manual de Plantas de Costa Rica* vol. III. *Gymnospermas y Monocotiledóneas (Orchidaceae-Zingiberaceae)*. St Louis: Missouri Botanical Garden Press, pg. 598–821.
- Müller K. 2005.** SeqState-primer design and sequence statistics for phylogenetic data sets. *Applied Bioinformatics* **4**: 65–69.
- Murray BG, de Lange PJ, Ferguson AR. 2005.** Nuclear DNA variation, chromosome numbers and polyploidy in the endemic and indigenous grass flora of New Zealand. *Annals of Botany* **96**: 1293–1305. doi: 10.1093/aob/mci281.
- Namaganda M, Lye K. 2007.** The species distinction of the narrow leaved *Festuca* from East Africa based on AFLP fingerprinting and morphology. *Nordic Journal of Botany* **25**: 85–95.

- Ospina JC, Sylvester SP, Sylvester MDPV. 2016.** Multivariate Analysis and Taxonomic Delimitation within the *Festuca setifolia* Complex (Poaceae) and a New Species from the Central Andes. *Systematic Botany* **41(3)**: 727–746. doi: 10.1600/036364416X692398.
- Parodi LR. 1941.** Revisión de las gramíneas sudamericana del género *Hierochloë*. *Revista del Museo de La Plata (N.S.)* **3**: 183–212.
- Paunero E. 1953.** Las especies españolas del género *Anthoxanthum* L. *Anales del Instituto Botánico AJ Cavanilles* **12**: 401–442.
- Petit RJ, Duminil J, Fineschi S, Hampe A, Salvini D, Vendramin GG. 2005.** Comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear diversity in plant populations. *Molecular Ecology* **14**: 689–701.
- Pignatti S. 1982.** *Flora d'Italia* vol. III. Bologna: Edagricole.
- Pimentel M, Catalán P, Sahuquillo E. 2010.** Morphological and molecular taxonomy of the annual diploids *Anthoxanthum aristatum* and *A. ovatum* (Poaceae) in the Iberian Peninsula. Evidence of introgression in natural populations. *Botanical Journal of the Linnean Society* **164**: 53–71.
- Pimentel M, Estévez G, Sahuquillo E. 2007a.** European sweet vernal grasses (*Anthoxanthum*, Poaceae; Pooideae; Aveneae): a morphometric taxonomical approach. *Systematic Botany* **32**: 43–59.
- Pimentel M, Sahuquillo E, Catalán P. 2007b.** Genetic diversity and spatial correlation patterns unravel the biogeographical history of the European sweet vernal grasses (*Anthoxanthum* L., Poaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **44**: 667–684.
- Pimentel M, Sahuquillo E, Torrecilla Z, Popp M, Catalán P, Brochmann C. 2013.** Hybridization and long-distance colonization at different time scales: towards resolution of long-term controversies in the sweet vernal grasses (*Anthoxanthum*). *Annals of Botany* **112**: 1015–1030. doi:10.1093/aob/mct170.
- Pimentel M, Sahuquillo E. 2003.** An approach to the study of morphological relationships among the sweet vernal grasses (*Anthoxanthum* L. Poaceae, Pooideae) in the Iberian Peninsula. *Bocconea* **16**: 731–737.
- Pimentel M, Sahuquillo E. 2008.** Relationships between the close congeners *Anthoxanthum odoratum* and *A. alpinum* (Poaceae: Pooideae) assessed by morphological and molecular methods. *Botanical Journal of the Linnean Society* **156**: 237–252.
- Pohl RW. 1994.** *Hierochloë* R.Br., nom. cons. In: Davidse G, Sousa Sánchez M, Chater AO (ed.). 1994. *Flora Mesoamericana*. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México, pg. 235–236.
- Quintanar A, Castroviejo S, Catalán P. 2007.** Phylogeny of the tribe *Aveneae* (Pooideae, Poaceae) inferred from plastid *trnT-F* and nuclear *ITS* sequences. *American Journal of Botany* **94**: 1554–1569.
- Repka R. 2003.** The *Carex muricata* aggregate in the Czech Republic: multivariate analysis of quantitative morphological characters. *Preslia* **75**: 233–248.
- Rice A, Glick L, Abadi S, Einhorn M, Kopelman NM, Salman-Minkov A, Mayzel J, Chay O, Mayrose I. 2015.** The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers. *New Phytologist* **206(1)**: 19–26. www.ccdb.tau.ac.il/ [consultado el 29/9/2017].

- Roshevits RY. 1946.** *Sistema zlakov v svyazi s ikh evolyutsiei*. Leningrado: Kamarov Botanical Institute, USSR Academy of Sciences.
- Ruhfel BR, Stevens PF, Davis CC. 2013.** Combined Morphological and Molecular Phylogeny of the Clusioid Clade (*Malpighiales*) and the Placement of the Ancient Rosid Macrofossil *Paleoclusia*. *International Journal of Plant Sciences* **174** (6): 910–936.
- Sage RF. 2004.** The evolution of C4 photosynthesis. *New Phytologist* **161**: 341–370.
- Schouten Y, Veldkamp JF. 1985.** A revision of *Anthoxanthum* including *Hierochloë* (Gramineae) in Malesia and Thailand. *Blumea* **30**: 319–351.
- Simon BK, Alfonso Y. 2011.** *AusGrass2 – Grasses of Australia*. www.ausgrass2.myspecies.info/ [consultado el 4/10/2017].
- Soreng RJ, Davis JI, Doyle JJ. 1990.** A phylogenetic analysis of chloroplast DNA restriction site variation in Poaceae subfam. Pooideae. *Plant Systematics and Evolution* **172**: 83–97.
- Soreng RJ, Davis JI. 1998.** Phylogenetics and character evolution in the grass family (Poaceae): Simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets. *Botanical Review* **64**: 1–85.
- Soreng RJ, Davis JI. 2000.** *Phylogenetic structure in Poaceae subfamily Pooideae as inferred from molecular and morphological characters: Misclassification versus reticulation*. In: Jacobs SWL, Everett J (ed.). *Grasses: Systematics and evolution*. Melbourne: CSIRO, pg. 61–74.
- Soreng RJ, Peterson PM, Davidse G, Judziewicz EJ, Zuloaga FO, Filgueiras TS, Morrone O. 2003.** Catalogue of New World Grasses (Poaceae): IV. Subfamily Pooideae. *Contributions from the United States National Herbarium* **48**: 111–115.
- Soreng RJ, Peterson PM, Romaschenko K, Davidse G, Teisher JK, Clark LG, Barberá P, Gillespie LJ, Zuloaga FO. 2017.** A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) II: An update and a comparison of two 2015 classifications. *Journal of Systematics Evolution* **55**: 259–290.
- Soreng RJ, Peterson PM, Romaschenko K, Gerrit D, Zuloaga FO, Judziewicz EJ, Filgueiras TS, Davis JI, Morrone O. 2015.** A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *Journal of Systematics and Evolution* **53**: 117–137.
- Stapf O. 1898–1900.** *Anthoxanthum*. In: Harvey WH, Sonder OW (ed.). *Flora Capensis* vol. VII. Dublin: Hodges, Smith and Co., pg. 465–468.
- Stebbins GL. 1950.** *Variation and evolution in plants*. New York: Columbia University Press.
- Still CJ, Berry J A, Collatz GJ, DeFries RS. 2003.** Global distribution of C3 and C4 vegetation: carbon cycle implications. *Global Biogeochemical Cycles* **17**: 1–6.
- Strömberg CAE. 2005.** Decoupled taxonomic radiation and ecological expansion of open-habitat grasses in the Cenozoic of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **102**: 11980–11984.

- Stuessy TF, Tremetsberger K, Müllner AN, Jankowicz J, Guo YP, Baeza CM, Samuel RM. 2003.** The melding of systematics and biogeography through investigations at the populational level: examples from the genus *Hypochoeris* (Asteraceae). *Basic and Applied Ecology* **4**: 287–296.
- Szlachetko DL, Kolanowska M, Naczka A, Górniak M, Dudek M, Rutkowski P & Chiron G. 2017.** Taxonomy of *Cyrtochilum*-alliance (Orchidaceae) in the light of molecular and morphological data. *Botanical Studies* **58**: 8. doi: 10.1186/s40529-017-0164-z.
- Teppner H. 1970.** Karyotypen europäischer, perennierender Sippen der Gramineen-Gattung *Anthoxanthum*. *Österreichische Botanische Zeitschrift* **118**: 280–292.
- Teppner H. 1998.** *Anthoxanthum maderense* spec. nova und *A. odoratum* (Poaceae-Aveneae) von Madeira und deren chromosomen morphologie. *Phyton* **38(2)**: 307–321.
- Torrejilla P, López-Rodríguez JA, Stancik D, Catalán P. 2003.** Systematics of *Festuca* sects. *Eskia* Willk., *Pseudatropis* Kriv., *Amphigenes* (Janka) Tzvel. *Pseudoscariosa* Kriv. and *Scariosae* Hack. based on analysis of morphological characters and DNA sequences. *Plant Systematics and Evolution* **239**: 113–139.
- Tovar O. 1993.** Las gramíneas (Poaceae) del Perú. *Ruizia* **13**: 1–480.
- Tusiime FM, Gizaw A, Wondimu T, Masao CA, Abdi AA, Muwanika W, Travnicek P, Nemomissa S, Popp M, Eilu G, Brochmann C, Pimentel M. 2017.** Sweet vernal grasses (*Anthoxanthum*) colonized African mountains along two fronts in the Late Pliocene, followed by secondary contact, polyploidization and local extinction in the Pleistocene. *Molecular Ecology* doi: 10.1111/mec.14136.
- Tutin TG. 1980.** *Anthoxanthum* L. & *Hierochloë* R.Br. In: Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Moore DM, Valentine DH, Walters SM, Webb DA (ed.). *Flora Europaea* vol. V. Cambridge: Cambridge University Press, pg. 229–230.
- Valdés B. 1973.** Revisión de las especies anuales del género *Anthoxanthum* (Gramineae). *Lagascalia* **3**: 99–141.
- Vicentini A, Barber JC, Aliscioni SS, Giussani LM, Kellogg EA. 2008.** The age of the grasses and clusters of origins of C4 photosynthesis. *Global Change Biology* **14**: 2963–2977.
- Villalobos N, Finot V. 2016.** Anatomía foliar y micromorfología de la lemma de *Hierochloë* (Poaceae: Anthoxanthinae) en Sudamérica Austral. Concón: XXVII Reunión Anual de la Sociedad de Botánica de Chile.
- Wan D, Sun Y, Zhang X, Bai X, Wang J, Wang A, Milne R. 2014.** Multiple ITS copies reveal extensive hybridization within *Rheum* (Polygonaceae), a genus that has undergone rapid radiation. *PLOS ONE* **9(2)**: e89769. doi:10.1371/journal.pone.0089769.
- Watson L, Dallwitz MJ. 1992.** *The grass genera of the world*. Wallingford: CAB.
- Watson L, Dallwitz MJ. 2008.** *The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval*. Vancouver: DIALOG.
- Weimarck G. 1971.** Variation and taxonomy of *Hierochloë* (Gramineae) in the northern hemisphere. *Botaniska Notiser* **124**: 129–175.
- Weimarck G. 1975.** Karyotypes of eight taxa of *Hierochloë* (Gramineae). *Hereditas* **81**: 19–22.

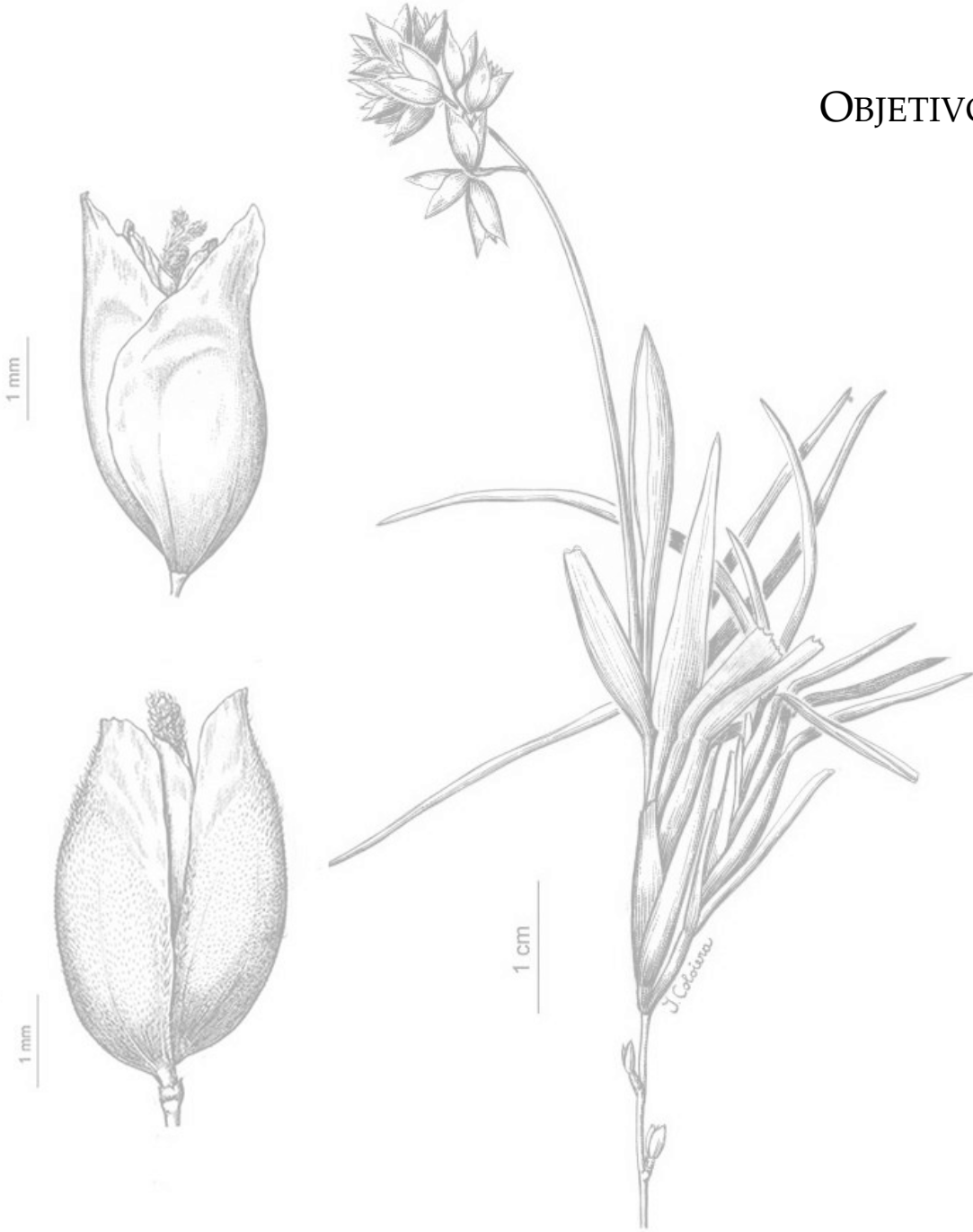
Weimarck G. 1977. *Hierochloë wendelboi*. *Publications from the Cairo University Herbarium* 7–8: 299.

Willkomm M, Lange J. 1870. *Prodromus Florae Hispanicae*. Stuttgart: E. Schweizerbart.

Zhenlan W, Phillips SM. 2006. *Anthoxanthum* L. In: Zhengyi W, Raven PH, Deyuan H (ed). *Flora of China* vol. XXII. Beijing: Science Press.

Zotov VD. 1973. *Hierochloe* R.Br. (Gramineae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 11: 561–580.

OBJETIVOS



OBJETIVOS

El principal objetivo de esta Tesis Doctoral es contribuir a la clarificación de la taxonomía y la evolución de la subtribu Anthoxanthinae, así como desarrollar herramientas que permitan continuar esos estudios en el futuro. Para alcanzarlo, se establecieron los siguientes objetivos (sin perjuicio de los objetivos específicos indicados en cada uno de los capítulos de la Tesis):

1. Profundizar en las relaciones filogenéticas entre las especies que constituyen la subtribu Anthoxanthinae, integrando datos morfológicos, ecológicos, citogenéticos y moleculares, para clarificar su historia evolutiva y su organización taxonómica.
2. Analizar los procesos evolutivos que llevaron a la diversificación de la sección *Monoecia* del género *Hierochloë* en Sudamérica, modelo de diversificación de plantas C3 en los Andes.
3. Integrar datos citogenéticos, moleculares y ecogeográficos para explicar los procesos evolutivos que llevaron a la diversificación de la sección *Ataxia* del género *Anthoxanthum*, a nivel mundial.
4. Realizar la revisión taxonómica de las especies del género *Anthoxanthum* en la Península Ibérica a la luz de los recientes datos filogenéticos y morfológicos.
5. Averiguar el tamaño genómico de las especies de la subtribu Anthoxanthinae y establecer su relación con los niveles de ploidía conocidos en algunos táxones, para entender las interacciones entre los distintos genomas que desembocaron en la actual diversidad de la subtribu.
6. Obtener marcadores moleculares específicos (microsatélites) con la resolución suficiente para, en un futuro, determinar la existencia de flujo génico entre distintos linajes del género *Anthoxanthum*, donde la evolución reticulada es común.



CAPÍTULO 1

THE TALE OF TWO GENERA: TAXONOMY AND EVOLUTION OF
ANTHOXANTHUM L. AND *HIEROCHLOË* R.BR.
(SUBTRIBE ANTHOXANTHINAE; POACEAE, POOIDEAE, POEAE)

ABSTRACT

Tribe Anthoxanthinae has long been recognised as including two separate, closely related genera, *Anthoxanthum* and *Hierochloë*. The existence of morphologically intermediate taxa has led different authors to propose their merging, although the question remains open. The Anthoxanthinae comprises approximately 54 taxa distributed in temperate areas of the northern and southern Hemispheres and also in tropical mountains, and it constitutes a good model to infer general global dispersal and distribution patterns for C3 grass genera. In this paper, we use morphological, karyological and molecular information to unravel the taxonomic structure of the subtribe and to analyse its evolution and biogeography. Statistical tests were applied to 44 morphological traits measured in 969 Anthoxanthinae specimens. Also, DNA content values were estimated through flow cytometry in 337 specimens of the subtribe, whereas 115 individuals were used in plastid and nuclear phylogenetic analyses. Our results show a clear morphological differentiation between the genera, but a putative hybridogenous section within *Anthoxanthum* (section *Ataxia*) joins *Hierochloë* in the morphological space. Detailed analyses of the flowering patterns obtained from the bibliography together with molecular evidence indicate that both genera are different entities. Within genus *Hierochloë* and *Anthoxanthum* section *Ataxia* several species are not supported following the phenetic species concept. Different biogeographic patterns are inferred for different lineages of the subtribe, especially those growing in the southern Hemisphere and tropical mountains.

Keywords: hybridisation – molecular phylogenetic analysis – morphometric analysis – nuclear DNA content – taxonomy.

INTRODUCTION

Different evolutionary phenomena such as horizontal gene transfer, polyploidization or convergent evolution may obscure the taxonomy of plant groups regardless of the species concept chosen (cf. Judd et al., 2002). A combination of macro- and micromorphological, molecular and karyological data has been proven useful to clarify evolutionary and taxonomical questions in different groups of the pooid subtribe Anthoxanthinae A. Gray (e.g. Pimentel et al., 2007, 2010, 2013; Chumová et al., 2015, 2017; Tusiime et al., 2017). Here, we use this approach to analyse the taxonomic structure of the subtribe, as well as to unravel the evolutionary and biogeographic relationships among its species, with special emphasis in the poorly studied *Anthoxanthum* section *Ataxia* and genus *Hierochloë* R.Br.

The subtribe Anthoxanthinae (including genera *Anthoxanthum* L. and *Hierochloë* R.Br.) is clearly established as a monophyletic group in the most recent classifications of the subfamily Pooideae (e.g. Quintanar et al., 2007; Soreng et al., 2015; 2017). It belongs to the enlarged tribe Poeae, which includes the former Aveneae where the Anthoxanthinae was previously included (Quintanar et al., 2007). Subtribes Aveninae + Anthoxanthinae are sister to the subtribe Phalaridinae Fr., previously thought (as tribe Phalarideae Dumort) to encompass genera *Anthoxanthum* and *Hierochloë* based on the shared floral structure (Paunero, 1953; Schouten & Veldkamp, 1985; but see Horsfield et al., 1838). The two genera included in the Anthoxanthinae present different floral structure and basic chromosome number ($x = 5$ in *Anthoxanthum* and $x = 7$ in *Hierochloë*; Schouten & Veldkamp, 1985). The *Hierochloë* spikelet presents lodicules, and the lower two florets are paleate and three-staminate, whereas the *Anthoxanthum* spikelet has no lodicules and lower epaleate, empty florets (Schouten & Veldkamp, 1985). The existence in E Asia and S Africa of intermediate forms between both genera (included in genus *Ataxia* R.Br. or *Anthoxanthum* sect. *Ataxia* Stapf) led different authors to propose their merging (Schouten & Veldkamp, 1985), a criterion followed in different regional floras (e.g. Zhenlan & Phillips, 2006; Allred & Barkworth, 2007; Anton & Zuloaga, 2012). Connor (2008, 2012) based on his detailed analyses of floral

morphology and development and on the different basic chromosome numbers, considered that the traditional generic and sectional classification should stand. He also created *Hierochloë* section *Monoecia* Connor to accommodate South American monoecious species (Connor, 2012). Few *Ataxia* species have been included in phylogenetic or morphological taxonomic studies. Pimentel et al. (2013) proposed a hybrid origin for this section based on the different positions it occupied in the plastid and nuclear topologies. Tusiime et al. (2017) in their analysis of the E African species of *Anthoxanthum* (section *Anthoxanthum*) suggested that some populations of the Afroalpine *A. nivale* presented a double hybrid background involving a secondary contact between these sections (*Anthoxanthum* and *Ataxia*).

Genus *Anthoxanthum* and *Hierochloë* are constituted by approximately 21 (12 of them in section *Ataxia*) and 33 species (8 of them in section *Monoecia*), respectively (e.g. Clayton et al., 2016 onwards; a complete list of accepted taxa and its distribution can be seen in Tables 1, 2 and 3 of the general introduction of this thesis). The distribution of the two genera is partially overlapping, and both taxa are representative of many temperate C3 grasses that grow in mid- to low latitudes and tropical mountains (e.g. Inda et al., 2008; Pimentel et al., 2013; Minaya et al., 2017). *Anthoxanthum* section *Anthoxanthum* grows in temperate Eurasia (especially the Mediterranean basin), the Macaronesia and the E African Mountains (Pimentel et al., 2013; Chumová et al., 2017; Tusiime et al., 2017), and it has been introduced elsewhere (e.g. *A. odoratum* in North America, Australia and New Zealand; Allred & Barkworth, 2007; Weiller et al., 2009; Edgar & Connor, 2010;). Section *Ataxia* presents a much more disjunct distribution centered in tropical to temperate mountains. It grows in central and northern South America, southern Africa and Madagascar and E and SE Asia. As regards the more diverse genus *Hierochloë*, its section *Hierochloë* is distributed in Eurasia (especially central and northern Europe and Siberia), temperate Asia and the Himalayas, SE Asia, Australia, New Zealand and the Subantarctic Islands, North America and central América. Section *Monoecia* is strictly South American: genus *Hierochloë* is absent from Africa (e.g. Stapf, 1898-1900; De Paula, 1975; Hedberg, 1976; Tutin et al., 1980; Schouten & Veldkamp, 1985; Tovar, 1993;

Zhenlan & Phillips, 2006; Allred & Barkworth, 2007; Connor & Renvoize, 2009; Edgar & Connor, 2010).

Reticulate evolution is a common feature in many Anthoxanthinae groups (e.g. Pimentel et al., 2013; Chumová et al., 2015; Tusiime et al., 2017), as in many other Pooideae grasses displaying complex evolutionary patterns (e.g. Díaz-Pérez et al., 2014). As a consequence, both *Anthoxanthum* and *Hierochloë* present highly variable chromosome numbers. In the former, diploids (mostly Mediterranean and Macaronesian), tetraploids, octoploids, dodecaploids and 18-ploids have been found (e.g. Hedberg, 1990; Teppner, 1998; Chumová et al., 2015). In *Hierochloë*, wherein fewer data are available, diploids, tetraploids, hexaploids and dodecaploids have been observed (e.g. Weimarck, 1971; Murray et al., 2005). Unlike in *Anthoxanthum*, diploids are rare in *Hierochloë*, where only one diploid species has been confirmed [*Hierochloë australis* (Schrad.) Roem. & Schult.; $2n = 14$, Krahulková, 2003]. Little is known about chromosome numbers in the putatively hybrid *Anthoxanthum* section *Ataxia*. *Anthoxanthum japonicum* (Maxim.) Hack. ex Matsum. has 70 chromosomes (sporophytic count; Tateoka, 1987), which is compatible with $x = 7$ and $x = 5$ (basic chromosome numbers of *Hierochloë* and *Anthoxanthum*, respectively). *Anthoxanthum tongo* (Nees ex Trin.) Stapf is a putative octoploid ($2n = 40$) with $x = 5$ (Spies & Voges, 1988). Finally, *Anthoxanthum davidsei* (R.W. Pohl) Veldkamp presents 56 chromosomes (Pohl, 1972), again an octoploid, but in this case assuming $x = 7$.

Reticulate (including secondary contacts and allopolyploidisation), convergent evolution (e.g. Chumová et al., 2015; Tusiime et al., 2017), and a scarce morphological differentiation within and among the sections/genera (Pimentel et al., 2007, 2008, 2010; Pimentel & Sahuquillo, 2007) have complicated the taxonomy of the Anthoxanthinae. No complete taxonomic study for the subtribe has been conducted, but partial studies suggest that taxa do not always coincide with natural groups defined based on molecular results (e.g. Pimentel et al., 2007a, 2010, 2013; Chumová et al., 2015; Lema-Suárez et al., 2017a). Only *A. amarum*, *A. gracile*, *A. nivale* and two loosely defined “annual” (including *A. ovatum*, *A. aristatum* and *A. maderense*) and “perennial”

(including *A. alpinum* and *A. odoratum*) groups could be unambiguously differentiated based on morphology in *Anthoxanthum* section *Anthoxanthum* (Pimentel et al., 2007). Taxa included in section *Ataxia* require a re-assessment of their placement in either *Anthoxanthum* or *Hierochloë* (or in an enlarged *Anthoxanthum s. lat.*) due to their particular floral structure (Schouten & Veldkamp, 1985; Connor 2012). As regards *Hierochloë* section *Monoecia*, a combination of morphological and molecular tests indicated that the taxonomic status of some of the species defined by de Paula (1975) is untenable (Lema-Suárez et al., 2017a). Finally, Edgar & Connor (2010) call for a re-evaluation of the *Hierochloë* species from New Zealand due to the overlapping in floral characteristics of the species described by Zotov (1973).

Morphological taxonomy studies using a high number of macro- and micromorphological traits have been useful in the taxonomic study of grasses (Kellogg, 2006; Besnard et al., 2013; Aliscioni et al., 2016), including within the Anthoxanthinae (Pimentel et al., 2007). Combining these data with molecular analyses is essential to build a robust taxonomy and to explore the evolution of lineages (cf. Besnard et al., 2013). Analysing plastid and nuclear markers independently will allow the discovery of reticulation events, although other hypotheses such as incomplete lineage sorting should also be considered (e.g. Mugrabi de Kuppler et al., 2015). The use of the highly variable ribosomal nuclear DNA regions (ITS-ETS) combined with plastid markers (*trnL-F* and *trnT-L*) has offered valuable insights into the evolution of different groups of grasses (e.g. Consaul et al., 2010; Cerros-Tlatilpa et al., 2011). The assessment of the DNA content offers a good approximation to ploidy levels in plant groups with high karyological diversity where fresh materials for chromosome counting might not be readily available (e.g. Chumová et al., 2016; Tusiime et al., 2017).

Here, we combine information from different sources (macro- and micromorphology, karyology and phylogeny) in order to analyse the evolution and biogeography of the subtribe Anthoxanthinae. The biogeographical and evolutionary patterns detected in the subtribe will be discussed in the light of previous research on the biogeography of other C3 grasses (e.g. Minaya et al., 2017) and the evolution of Floras (Ezcurra et al.,

2008). In addition to this, the data generated will be used to contribute to the clarification of the taxonomy of the tribe, with special emphasis on the position of *Anthoxanthum* section *Ataxia* species and the internal structure of genus *Hierochloë*. More particularly, we want to answer the following questions: (i) what biogeographic patterns can be inferred in subtribe Anthoxanthinae, and what is the role of long distance dispersal in the current distribution of the subtribe? (ii) Do all *Ataxia* species share the hybrid nature detected in Pimentel et al. (2013)? (iii) When and how often did transitions in spikelet structure and basic chromosome number take place in the subtribe? As regards the taxonomy of the Anthoxanthinae, we discuss the convenience of merging genera *Hierochloë* and *Anthoxanthum* and we try to detect problems in the current taxonomy of both genera.

MATERIALS AND METHODS

Plant materials

Sampling was designed in order to cover taxonomic and geographical groups that were under-represented in our previous studies (e.g. Pimentel et al. 2013; Tusiime et al., 2017), and special attention was paid to the Southern Hemisphere species of the subtribe. Sampling included representatives of 42 of the approximately 54 species in the Anthoxanthinae, covering ~78% of the total taxonomic diversity and 100% of the total estimated geographical distribution. In *Anthoxanthum* 17 out of 21 species were sampled (~81%), including 8 *Ataxia* *sensu* Connor (2012) and in *Hierochloë* 25 out of 33 species (~76%). Vouchers were deposited in SANT and CONC (Holmgren et al. 1990) and voucher and herbarium numbers are included in Appendix 1. Taxonomic representation was not equal across the different analyses conducted in this study, and the different numbers will be indicated in the Appendix 1 and in the different parts of the Materials and Methods section. All plants used in the study were tentatively identified or, for herbarium samples, their identity was confirmed, following, among others, Paunero (1953), Weimarck (1971), Valdés (1973), Zotov (1973), De Paula (1975),

Schouten & Veldkamp (1985), Teppner (1998), Connor & Renvoize (2009) and Connor (2012). Herbarium specimens were obtained from CONC, K, M, MA, PH, SANT, UPS and US (Holmgren et al., 1990).

Genome size estimation by flow cytometry

A total of 337 samples belonging to 11 species of *Anthoxanthum* (6 of section *Ataxia*) and 13 species of *Hierochloë* (8 of section *Monoecia*) were measured. Nuclear DNA content was estimated through flow cytometry (FCM) following Galbraith et al. (1983) and Loureiro et al. (2007). Approximately 1.5 cm in length of leaf tissue was chopped with a razor blade together with 0.5–1 cm of fresh leaves of the internal reference standard in a glass Petri dish containing 1 mL of WPB isolation buffer [200 mM Tris HCl, 4 mM MgCl₂ 6 H₂O, 2 mM EDTA Na₂ 2 H₂O, 86 mM NaCl, 10 mM sodium metabisulfite, 1% PVP-10, 1% (v/v) Triton X-100, pH 7.5; Loureiro et al., 2007]. *Pisum sativum* L. 'Ctirad' (2C = 9.09 pg of DNA, Doležel et al., 1998) served as the primary internal reference standard. Two additional standards (*Solanum lycopersicum* L. 'Stupické', 2C = 1.96 pg, and *Vicia faba* L. 'Inovec', 2C = 26.60 pg) were used to analyse some specimens due to large genome size and/or similarity in C-values between the sample and the primary standard. The resulting suspension containing the released nuclei was then filtered through a 40 µm nylon mesh. 50 µg·mL⁻¹ of propidium iodide (PI, Fluka, Buchs, Switzerland) and 50 µg·mL⁻¹ of RNase (Fluka, Buchs, Switzerland) were later added to the sample in order to stain nuclear DNA and prevent staining of double-stranded RNA, respectively. After a 5 min incubation period, samples were analysed in a Partec CyFlow Space flow cytometer (532 nm green solid-state laser, operating at 30 mW; Partec GmbH., Görlitz, Germany). Data were acquired using the Partec FloMax software v. 2.4d (Partec GmbH, Münster, Germany). The holoploid genome size in pg (2C; *sensu* Greilhuber et al., 2005; 1 pg = 978 Mbp) of each individual was estimated using the formula: $GS_{\text{sample}} = (G_1 \text{ sample}/G_{1rs}) * GS_{rs}$, where GS_{sample} and GS_{rs} are the genome size of sample and reference nuclei, respectively, and $G_1 \text{ sample}$ and G_{1rs} are the mean fluorescence of the G₁ peak of the sample and reference nuclei (Doležel et al., 2003). At least five individuals were assessed *per* population for field-collected

material. Low-quality measures were discarded before the statistical analyses. A univariate analysis of variance (ANOVA) and a Tukey's test were used to characterize the groups with similar measures of nuclear DNA content.

Macro- and micromorphological analyses

A set of 26 macromorphological (14 quantitative and 12 qualitative) and 18 micromorphological (3 quantitative and 15 qualitative; 10 from the leaf epidermis and 8 from the leaf transverse section) characters were measured. The characters were selected because: (i) they are commonly used in the taxonomy of different groups within the Anthoxanthinae, (ii) we observed a high variability among the samples included in the analyses and (iii) they were useful in previous numerical taxonomy studies of genus *Anthoxanthum* conducted by Pimentel *et al.* (2007, 2010). To standardize data collection, leaf and spikelet data were gathered in the second leaf of the plant from the base and the basal spikelet, respectively. Micromorphological data were obtained following Devesa (1992) and Pimentel & Sahuquillo (2003), with minor modifications. All macromorphological quantitative traits were logarithmically transformed to limit the influence of allometry on the results (Dufrene *et al.*, 1991; Almeida-Pinheiro de Carvalho *et al.*, 2004); and quantitative micromorphological data were obtained by calculating the mean value of 12 measurements. Qualitative characters were scored as binary variables (presence/absence) and those qualitative characters that presented more than 2 states were transformed into binary traits. All characters used are listed in Appendix 2. New macro- and micromorphological data were generated in this study from 190 and 137 specimens (field collected and herbarium), respectively. The final number of specimens included in the macro- and micromorphological data matrices was 969 and 358. Values for Eurasian, Macaronesian and East African *Anthoxanthum* species were obtained from Pimentel *et al.* (2007, 2010), who used an identical process of data collection and standardization. Species for which only one specimen was available were excluded from all morphometric analyses (54% of the Anthoxanthinae species were represented in these tests, 100% of *Anthoxanthum*, 42% of *Ataxia* and 49% of *Hierochloë*).

Each specimen measured was treated as an independent operational taxonomic unit (OTU) for all statistical analyses. Macro- and micromorphological databases were built and analysed separately due to the different number of samples. Qualitative and quantitative data were analysed jointly and separately. Combined quantitative and qualitative analyses were based on the Gower's similarity coefficient for mixed data (Gower, 1971) as estimated in cluster 2.0.5 (Maechler et al., 2016). Analyses were performed in the complete data set and in a partial database including only *Hierochloë* specimens. We conducted all tests with the IBM SPSS Statistics for Mac v. 20.0 (IBM Corp., 2011) and R v. 3.3.2 (R Core Team, 2016a) as implemented in RStudio v. 1.0.136 (RStudio Team, 2016) and Rcmdr v. 2.3-1 (Fox, 2005, 2017; Fox & Bouchet-Valat, 2016). The packages 'RcmdrMisc' (Fox, 2016) and 'foreign' (R Core Team, 2016b) were used to translate our Excel- and SPSS-built databases into a R-readable format. Plots were built using the packages 'lattice' (Sarkar, 2008) and 'rgl' (Adler & Murdoch, 2016).

Exploratory analyses were performed for all databases in order to remove non-informative characters and to detect outliers. Exploratory tests for quantitative data included the calculation of basic descriptive statistics (mean, standard deviation and coefficient of variation), the normality test of Kolmogorov-Smirnov-Lilliefors and the representation of data using box plots. Univariate and multivariate analyses of variance (ANOVA and MANOVA, respectively) and Tukey's post-hoc tests were carried out to assess the reliability of quantitative characters separating the species. A Kaiser-Meyer-Olkin (KMO) test was performed to assess the suitability of our data for multivariate analyses (Almeida-Pinheiro de Carvalho et al., 2004) and a correlation-based principal components analysis (PCA) was conducted (Sargent et al., 2004). We did not apply this test for the quantitative micromorphological characters since only three variables were considered. The varimax rotation was used to maximize the variance of each factor (Legendre & Legendre, 1998). A linear discriminant test (LDA, cross-validation) based on the PCA results was conducted to identify the set of characteristics that best differentiates among species and to determine the group each specimen belonged to with the highest probability (Legendre and Legendre, 1998).

Finally, a cluster analysis was carried out using the quadratic Euclidean distance and Ward's method (Legendre and Legendre, 1998).

Contingency and frequency tables and colour plots were built to explore the usefulness of the selected qualitative traits in differentiating the taxa. Non-parametric tests such as the Chi-Square Test of Independence and the permutational MANOVA using distance matrices (ADONIS; Anderson, 2001) were conducted to analyse whether the differences among species based on qualitative traits were significant. Subsequently, we applied ordination methods to map a distance or dissimilarity matrix onto an ordination space preserving the original distances or ranked differences, respectively (Shepard, 1966). More particularly, the principal coordinate analysis (PCoA) and the non-metric multidimensional scaling (NMDS) were applied using ape v. 4.0 (Paradis et al., 2004) and vegan v. 2.4-2 (Oksanen et al., 2017). The Jaccard and Bray-Curtis indices were used since they are appropriate for binary data (Legendre & Legendre, 1998). The same indices were used to conduct a hierarchical cluster analysis using the packages cluster v. 2.0.5 (Maechler et al., 2016) and flexclust (Leisch, 2006). Finally, we performed a multiple correspondence analysis (MCA) using the package FactoMineR (Le et al., 2008) in order to represent information from a large set of categorical variables as points in a low-dimensional Euclidean space.

DNA isolation, amplification and sequencing

DNA from silica-gel dried, field-collected leaves and herbarium samples was extracted using the NORGEN Plant/Fungi DNA isolation kit (Norgen Biotek Corporation, Thorold, Ontario) and the NucleoSpin Plant II kit (Macherey-Nagel, Düren, Germany), and the DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Hilden, Germany), respectively. We followed the manufacturer's protocols, with modifications in the latter case following Bendiksby (2011). A total of 115 specimens, field-collected (68) or from herbaria (47), were used in this section (Appendix 1).

Plastid and nuclear DNA regions were chosen based on Pimentel et al. (2013) and Tusiime et al. (2017). The plastid trnT-L and trnL-F (including the trnL intron *plus* the

trnL-F intergenic spacer; Taberlet et al., 1991) regions were amplified and sequenced using primers a and b (trnT-L intergenic spacer; Taberlet et al., 1991) and primers c and f. Amplification of the trnT-L region followed Galley and Linder (2007), whereas for the trnL-F PCR conditions followed Torrecilla et al. (2003). Amplification conditions for the ribosomal nuclear ITS (ITS1-5.8S-ITS2) and ETS regions were obtained from Hsiao et al. (1995) and Gillespie et al. (2009), respectively. Homology issues connected to concerted evolution have been raised regarding these regions (Álvarez & Wendel, 2003), but their usefulness has been proven in many phylogenetic studies on grasses (e.g. Saarela et al., 2010). Multiple bands were recovered for the ETS in some highly polyploid members of the group, so cloned sequences were obtained from Pimentel et al. (2013) and Lema-Suárez et al. (2017a). Sequencing products were purified using ExoSap-IT PCR cleanup reagent (Affymetrix, Santa Clara, CA, USA), and all products were sequenced using the BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction v3.1 kit (Applied Biosystems, Paisley, UK) on an Applied Biosystem 3710 automated sequencer at the Universidade da Coruña Sequencing Service. Amplification primers were used for all sequencing reactions.

Sequence alignment and phylogenetic analysis

The forward and reverse sequences were edited and assembled using CodonCode Aligner v. 4.0 (CodonCode Corp., Dedham, MA, USA). All DNA regions were independently aligned using the MUSCLE algorithm (Edgar, 2004) as implemented in SeaView v. 4 (Gouy et al., 2010) and manually adjusted upon the detection of errors. 441 new sequences were generated for this study: 109 ETS, 109 ITS, 114 trnL-F and 108 trnT-L (Appendix 1). Independent databases were built *per* each region. Plastid and nuclear sequences from thirteen Poaceae species belonging to subfamilies Bambusoideae and Pooideae (tribes Brachyelytreae and Stipeae and supertribes Triticoideae and Pooideae, *sensu* Soreng et al., 2015) were used as outgroups (Appendix 1). Separate plastid (117 specimens) and nuclear (123 specimens) matrices were built and analysed independently. Sequences missing due to PCR and/or sequencing problems were coded as missing data in the concatenated data sets. Plastid and nuclear datasets

were also concatenated and jointly analysed once conflicting samples were removed (the final concatenated matrix included 105 specimens of Anthoxanthinae + outgroups). Maximum Parsimony (MP) and Bayesian Inference (BI) analyses were run for all data sets. Gaps were treated as missing data in all analyses, since gapped positions removal or codification following Simmons & Ochoterena (2000) did not render improved results (Dwivedi & Gadagkar, 2009).

Maximum parsimony and Bayesian analyses followed Torrecilla et al. (2003), Pimentel et al. (2013) and Minaya et al. (2017). Maximum parsimony analyses were conducted through a heuristic search strategy with 1000 random trees as starting point and TBR (Tree Bisection Reconnection) branch swapping. Ten trees were saved in each replicate. A bootstrap analysis was conducted with full heuristics, 1000 replicates, TBR branch swapping, MULTREES off and random addition of sequences (four replicates). All analyses were conducted with the software PAUP* v. 4.0 beta10 (Swofford, 2003).

Bayesian tests were carried out using MrBayes v. 3.2B4 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001) and BEAST v. 2.4.6 (Bouckaert et al., 2014). Model selection was conducted using MrModelTest v2.3 (Nylander, 2004), and a GTR + G substitution model was applied to all the analyses. All analyses conducted with MrBayes proceeded as follows: (i) tests were initiated with a random starting tree; (ii) 15000000 generations were run and (iii) sampling was conducted every 1000 generations. The program was allowed to estimate the likelihood parameters required. Convergence was assessed using the software Tracer v. 1.6.0 (Rambaut et al., 2014) as well as using the “compare” function in the online application AWTY (Nylander et al., 2008). Results collected prior to stationarity were discarded as burn-in. Results were presented as the halfcompat posterior probability consensus tree built using MrBayes.

Absolute divergence times in the Anthoxanthinae and outgroup lineages (Appendix 1) were estimated using a Bayesian relaxed lognormal clock implemented in BEAST v.2.4.6 (Bouckaert et al., 2014). Input data were compiled using BEAUTI v.2.4.6 and clock model selection was conducted using Tracer v. 1.6.0 (Rambaut et al., 2014) and following Drummond & Bouckaert (2015). Both the Harmonic mean estimator

(Newton & Raftery, 1994) and the AICM method, a posterior simulation-based analogue of Akaike's information criterion were conducted (Raftery et al., 2007). The GTR + I + G model was imposed on all datasets. For the combined analyses, substitution models were unlinked across partitions. A Yule tree model was used for all BEAST analyses. The Yule model is adequate for our studies (Condamine et al., 2015) since our ingroup is young (Pimentel et al., 2013) and therefore a high prevalence of extinction is unlikely for the Anthoxanthinae. In addition to this, our sampling of the tribe is high and very few species have been left out (Appendix 1). Wide intervals covering all biologically realistic values were assigned as substitution rates for all analyses (Tusiime et al., 2017).

Three independent analyses were run for a total of $2 \cdot 10^8$ generations and stored every $2 \cdot 10^4$ iterations for the nuclear and plastid data sets. A total of $4 \cdot 10^8$ generations stored every $4 \cdot 10^4$ iterations were applied for the combined data set due to its higher complexity. To test the influence of the chosen priors on the posterior estimates, one additional chain was run for the same number of generations without data (Popp et al., 2011; Drummond & Bouckaert, 2015). Log files were analysed using Tracer v. 1.6.0 (Rambaut et al., 2014) to assess convergence and confirm that the effective sample size (ESS) for all parameters was over 200 (Drummond & Bouckaert, 2015). Resulting trees were combined using LogCombiner v. 2.4.6 (Bouckaert et al., 2014) with a burn-in of 25%. A maximum-credibility tree was then produced using TreeAnnotator v. 2.4.6 (Bouckaert et al., 2014) and edited with FigTree v.1.4.2 (Rambaut, 2014). Due to the presence of different results for each analysis of the nuclear data set, the resulting posterior sample of trees was additionally visualized with DensiTree v. 2.2.6 (Bouckaert & Heled 2014) to assess the uncertainties in the tree topology. To render the representation of these trees clearer, trees used in the DensiTree analysis were pruned using the R package ape (Paradis et al., 2004; R Development Core Team, 2011).

A multi-labelled species tree was constructed using the multi-species multi-model as implemented in *BEAST to retrieve the origin of the progenitor lineages of clades putatively affected by reticulation processes (Blanco-Pastor et al., 2012; Pimentel et al.,

2013). These trees are built by assigning putative homoeologous sequences from the putative hybrids to separate labels: in our case the nuclear sequences to one label (N) and the plastid sequences to a second label (P). The two labels of a potential hybrid are treated as different species in the *BEAST test, and possible reticulations can be studied without violating the assumptions of the *BEAST model, i.e., that gene tree differences are due to coalescent stochasticity (Heled & Drummond, 2010). Missing data were used to represent a specimen without sequence for a locus. Four independent analyses were run for $5 \cdot 10^8$ generations and stored every $5 \cdot 10^4$ iterations with linked site model and unlinked clock model and trees. The site model and calibration points were the same as in the divergence dating analyses with BEAST. A strict clock model was applied with a Yule prior and a population function linear with constant root. Log files were analysed using Tracer v. 1.6.0 (Rambaut et al., 2014) to assess convergence and confirm that ESS was above 200 for all parameters (Drummond & Bouckaert, 2015). Operator parameters were fine tuned following the report instructions produced by the software until ESS was above 200. Resulting trees were combined using LogCombiner v. 2.4.6 (Bouckaert et al., 2014) with a burn-in of 25%. A maximum-credibility tree was then produced using TreeAnnotator v. 2.4.6 (Bouckaert et al., 2014) and edited with FigTree v. 1.4.2 (Rambaut, 2014).

For all dating analyses, tree calibration points were set following Minaya et al. (2017). Two nodes were calibrated: (i) the crown group of the Pooideae based on Zucol et al. (2010; lognormal prior mean = 44.2 Mya, SD = 0.051) and (ii) the crown node of the Stipeae based on Manchester (2001; lognormal prior mean = 36.2, SD = 0.048). These settings established a minimum age for the Pooideae and Stipeae at 40.4 Mya and 33.9 Mya, respectively. Lognormal priors with soft bounds were chosen following Prasad et al. (2011) in order to incorporate fossil calibration uncertainties into the divergence time analyses.

RESULTS

Genome size estimations

Holoploid genome sizes (2C) ranged between 2C = 4.18 pg in *A. ecklonii* and 2C = 54.48 pg in *A. amarum*. Values *per species* are listed in Table 1, including values *per population* for species with high intraspecific variation (Results for all populations are listed in Appendix 4). Figs. 1 and 2 represent values *per specimen* sorted according to increasing C2-values. Coefficient of variation (CV) of genome size values was high for some species, especially *A. alpinum*, *A. ecklonii*, *H. altissima* and *H. odorata*. For all these taxa, this high variation was due to some particular specimens displaying a markedly different genome size (Table 1; one specimen from population MP68 in *A. alpinum*, population A1 in *H. altissima*; populations H142 and R95 in *A. ecklonii* and population H112 in *H. odorata*).

Anthoxanthum hookeri, *A. mexicanum*, *H. australis*, *H. glabra*, *H. occidentalis*, *H. quebrada*, *H. repens* and *H. spicata* were represented by less than three samples and thus were not included in the statistical tests. The Tukey's test performed at species level revealed that the samples were classified in six homogeneous subsets according to their mean 2C nuclear DNA content: i) *A. alpinum*, *A. maderense*, *A. aristatum* and *A. ovatum* (2C = 6.60–8.02 pg); ii) *A. ecklonii*, *H. pusilla*, *A. dregeanum*, *A. maderense*, *H. juncifolia*, *H. odorata* and *A. odoratum* (2C = 12.68–14.67 pg); iii) *A. tongo* (2C = 15.84 pg); iv) *H. utriculata*, *H. gunckelii* and *H. redolens* (2C = 18.43–19.54 pg); v) *H. altissima* (2C = 25.09 pg) and vi) *A. amarum* (2C = 44.88 pg), although only subsets i, iv, v and vi have high support (p-values > 0.95).

A population-wise Tukey's test yielded similar results, classifying the populations in eight groups based on their mean 2C nuclear DNA content. The subsets for the populations were: i) *A. alpinum*, *A. maderense*, *A. aristatum*, *A. ovatum* and *A. ecklonii* population R95 (2C = 6.02–8.69 pg); ii) *A. dregeanum* population R137, *A. ecklonii* population R97 and *H. pusilla* (2C = 11.98–12.82 pg); iii) *A. dregeanum* population R112, *A. ecklonii* populations R90, R94 and R115, *A. madagascariense*, *A. odoratum* populations

X40, X89–X94, X145, X146, X153, X155, X156, X169 and X173, *A. tongo* R111, *H. juncifolia* and *H. odorata* (2C = 13.59–15.20 pg); iv) *A. ecklonii* population R93, *A. tongo* populations R96 and R114 and *A. odoratum* populations X95 and X141 (2C = 15.46–16.78 pg); v) *H. altissima* population A1, *H. gunckelii*, *H. redolens* and *H. utriculata* (2C = 18.27–20.26 pg); vi) *H. altissima* populations A2, A3 and A4 (2C = 27.04–27.43 pg); vii) *A. amarum* populations S202, S210 and X177 (2C = 42.47–44.17 pg) and viii) *A. amarum* population S195 (2C = 46.08 pg). Subsets v, vi, vii and viii received strong statistical support (p -values > 0.95).

Table 1. Nuclear DNA content in the species analysed in this study. Species with genome size variation across its populations are broken down into populations. SD, standard deviation; Min., minimum value; Max., maximum value; CV, coefficient of variation; G, group according to the mean 2C nuclear DNA content by species; n sp., number of specimens *per* species. For population details see Appendix 1.

Species/populations	Genome size (2 C, pg)				CV (%)	G	n sp.
	Mean	SD	Min.	Max.			
<i>A. alpinum</i>	6,60	1,23	5,90	14,11	18,59	1	46
<i>A. amarum</i>	44,88	2,96	41,02	54,48	6,60	6	21
<i>A. aristatum</i>	7,93	0,55	7,17	8,93	6,94	1	16
<i>A. dregeanum</i>	13,41	2,22	10,61	16,94	16,55	2	7
<i>A. ecklonii</i>	12,68	3,60	4,18	20,36	28,39	2	29
H142	6,51	-	-	-	-	-	1
R90	13,73	1,04	12,82	15,22	7,57	-	4
R93	15,69	3,60	12,01	20,36	22,94	-	5
R94	14,57	1,29	13,52	16,40	8,85	-	4
R95	8,69	3,52	4,18	14,94	40,51	-	7
R97	12,40	0,38	12,14	12,83	3,06	-	3
R115	14,29	0,73	13,22	14,96	5,11	-	5
<i>A. hookeri</i>	14,80	-	-	-	-	-	1
<i>A. madagascariense</i>	14,02	0,51	13,42	14,54	3,61	2	5
<i>A. maderense</i>	7,47	0,10	7,32	7,54	1,33	1	4
<i>A. mexicanum</i>	18,25	0,90	17,62	18,89	4,93	-	2
<i>A. odoratum</i>	14,67	0,88	13,28	16,96	5,98	2	87
<i>A. ovatum</i>	8,02	0,29	7,50	8,54	3,60	1	10
<i>A. tongo</i>	15,84	1,20	14,00	17,49	7,58	3	17
<i>H. altissima</i>	25,09	3,87	18,19	27,91	15,43	5	20
A1	18,58	0,36	18,19	19,08	1,94	-	5
A2	27,43	0,37	27,02	27,91	1,34	-	5
A3	27,04	0,40	26,65	27,58	1,48	-	5
A4	27,30	0,25	27,04	27,55	0,90	-	5
<i>H. australis</i>	11,63	2,28	10,01	13,24	19,64	-	2
<i>H. glabra</i>	8,36	-	-	-	-	-	1
<i>H. gunckelii</i>	19,43	0,32	19,06	19,84	1,64	4	5
<i>H. juncifolia</i>	14,42	0,41	13,86	14,98	2,85	2	10
<i>H. occidentalis</i>	21,84	-	-	-	-	-	1
<i>H. odorata</i>	14,66	1,37	13,96	18,30	9,37	2	9
X147	14,15	0,13	14,05	14,30	0,92	-	3
X148	14,24	0,22	13,96	14,52	1,54	-	5
H112	18,30	-	-	-	-	-	1
<i>H. pusilla</i>	12,82	0,21	12,63	13,12	1,61	2	5
<i>H. quebrada</i>	18,87	-	-	-	-	-	1
<i>H. redolens</i>	19,54	0,51	18,34	20,42	2,63	4	20
<i>H. repens</i>	8,57	-	-	-	-	-	1
<i>H. spicata</i>	13,28	-	-	-	-	-	1
<i>H. utriculata</i>	18,43	0,56	16,89	19,34	3,03	4	16
Total			4,18	54,48			337

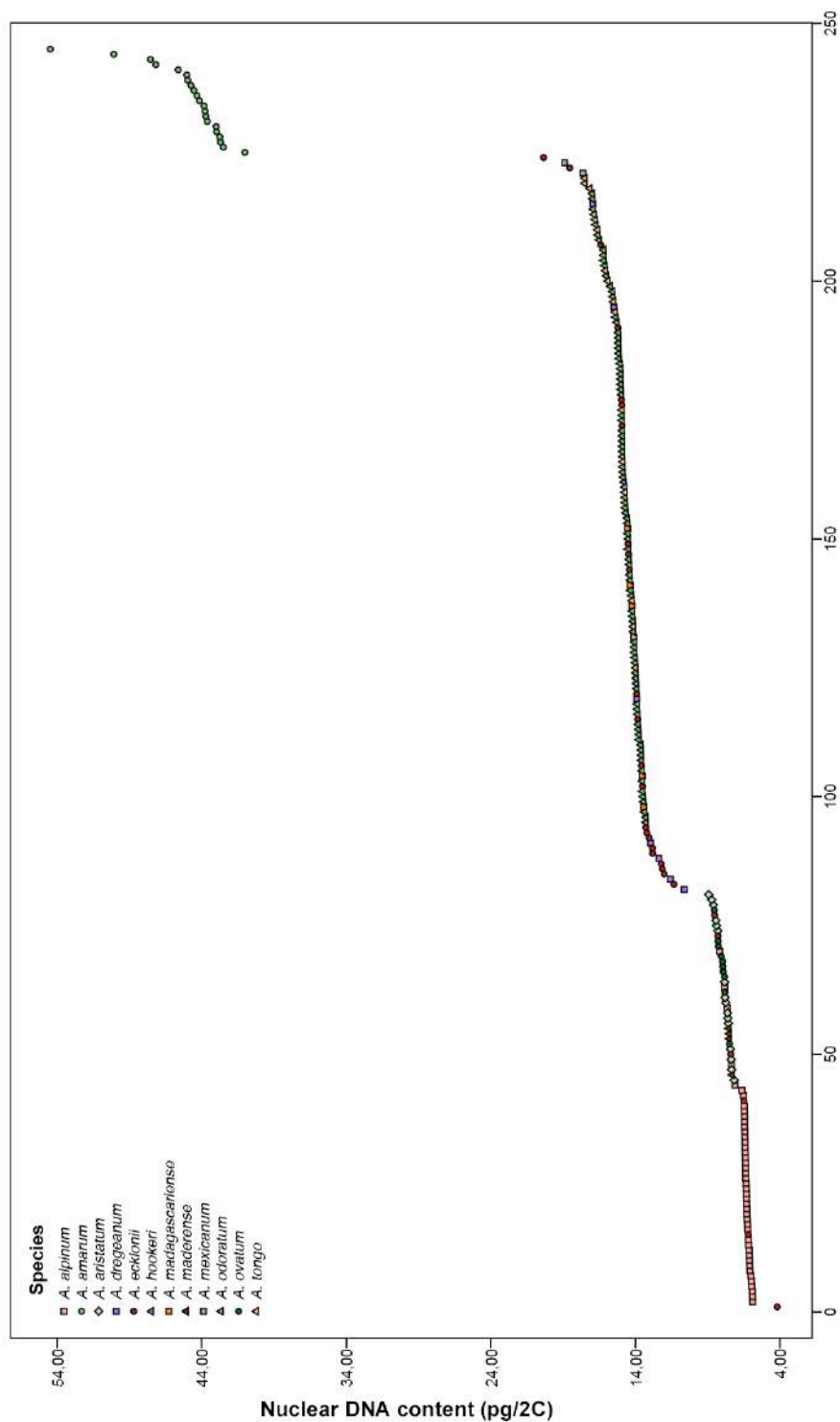


Figure 1. Nuclear DNA content (pg/2C) estimated using flow cytometric analysis of genus *Anthoxanthum* and section *Ataxia*. Specimens sorted according to increasing 2C-values.

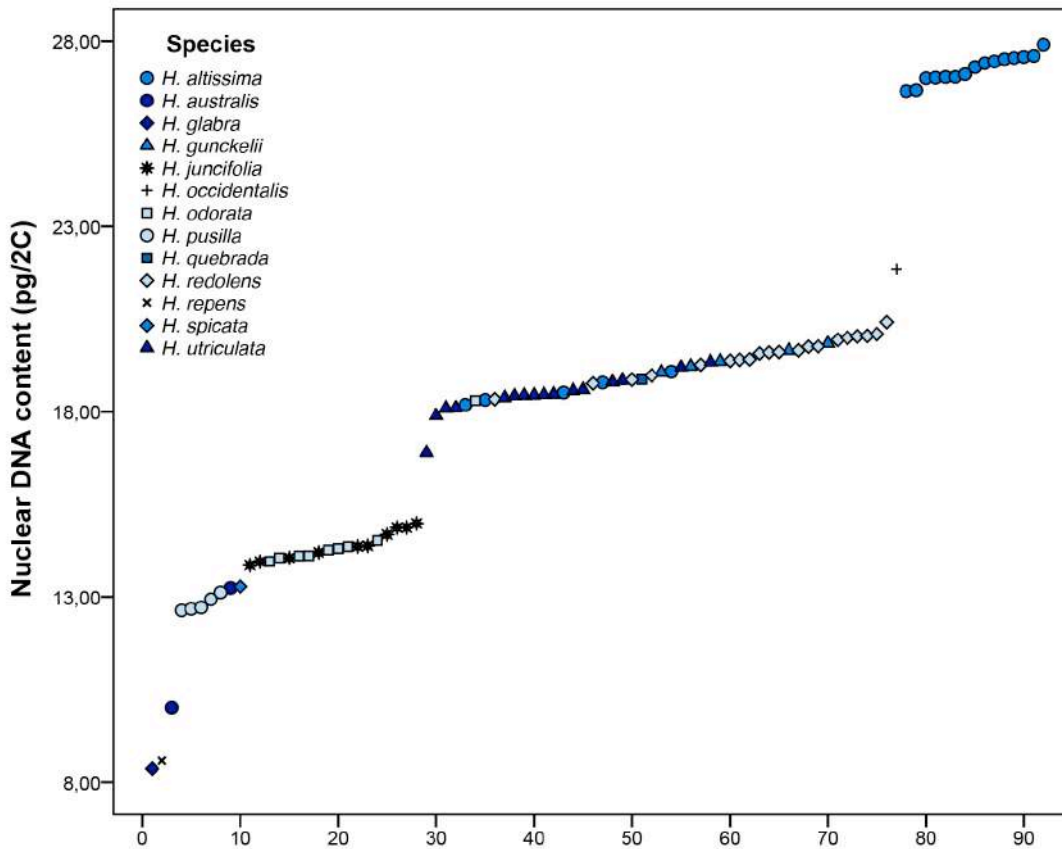


Figure 2. Nuclear DNA content (pg/2C) estimated using flow cytometric analysis of genus *Hierochloë*. Specimens sorted according to increasing 2C-values.

Morphometric analyses

The final list of characters was reduced to 27 macromorphological (8 quantitative and 12 qualitative) and 18 micromorphological traits (3 quantitative and 15 qualitative) based on the results of descriptive statistical tests. Used characters are listed in Appendix 2.

Global Anthoxanthinae: macromorphological quantitative characters

All analyses were carried out in two levels: genus/sections and species. Descriptive statistics (not shown) and box-plots (Fig. 3) indicate that all characters overlap among genera and species. *Anthoxanthum* sect. *Anthoxanthum* shows more intra-specific variation than *Anthoxanthum* sect. *Ataxia* or genus *Hierochloë*. The ANOVA analysis (not shown) recovers significant differentiation for all characters among species inside

each of the three groups, hence the comparison was conducted for the species of each genera. The Tukey's test revealed that spikelet length (SL) and flower length (FL) were the characters that showed the highest differentiation, separating the specimens in three subsets according to their genus/section, while all other characters grouped them in only one or two subgroups. The Kruskal-Wallis test also showed that there is significant differentiation for all characters among the three groups, but their behaviour is not homogeneous. The KMO test performed (KMO = 0.851) indicated that our data were adequate for multivariate analyses. In the PCA analysis conducted, the three first principal components (C1, C2 and C3) accounted for 85.25% of the variability. C1 was formed mostly by vegetative characters while C2 and C3 were formed by floral characters (Table 2). Considering the three groups analysed (*Anthoxanthum* sections *Anthoxanthum* and *Ataxia* and *Hierochloë*), our accessions clustered into two groups: i) section *Anthoxanthum* and ii) section *Ataxia* and genus *Hierochloë*.

Table 2. Loadings of rotated components (Varimax rotation) of the PCA performed using macromorphological quantitative data of the subtribe Anthoxanthinae. In bold are highlighted the highest loading of the morphological characters on the first three principal components. For character codes, see Appendix 2.

Character	Component		
	1	2	3
PH_ln	0,901	0,159	0,087
LL_ln	0,878	0,253	-0,029
LW_ln	0,774	0,278	0,112
IL_ln	0,862	0,379	-0,157
SLBL_ln	0,683	0,537	-0,340
SL_ln	0,010	-0,041	0,967
FL_ln	0,232	0,901	-0,189
LGL_ln	0,449	0,747	0,271
% variability	60.29	15.21	9.75

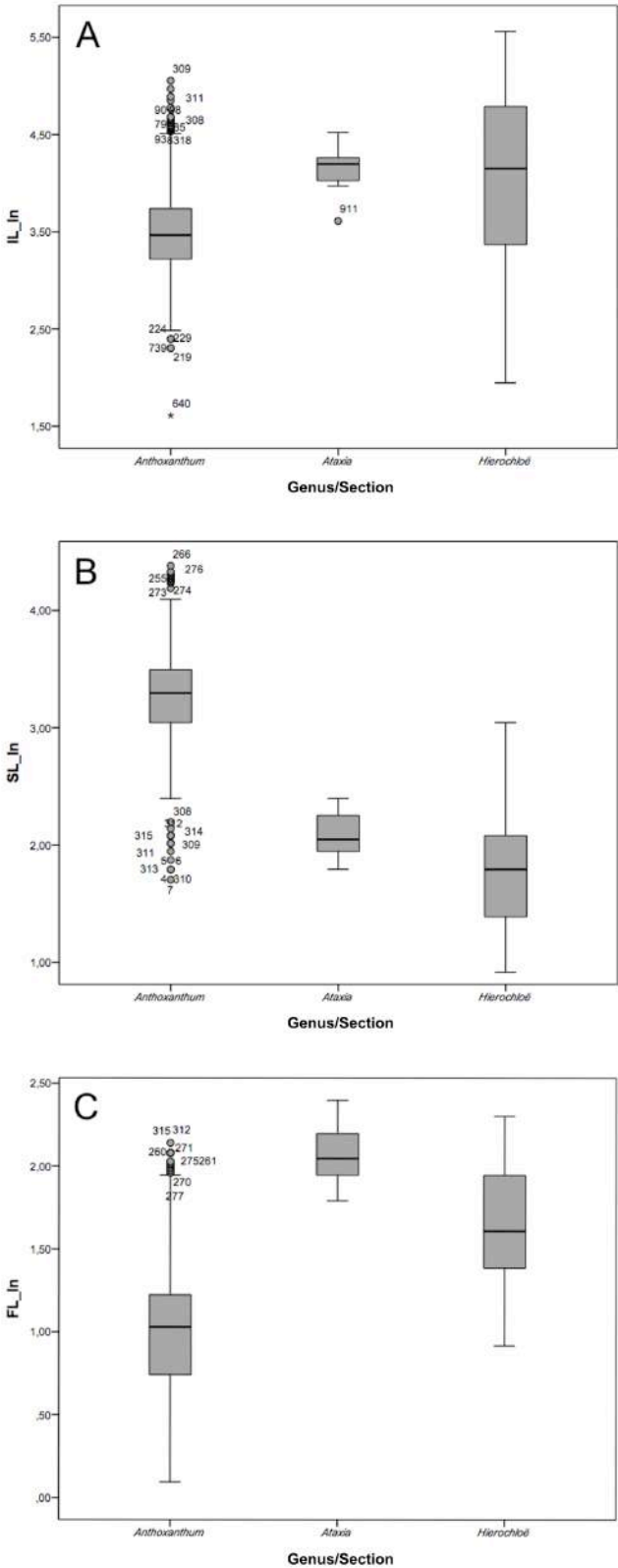


Figure 3. Boxplots for three macromorphological quantitative characters of subtribe Anthoxanthinae at genus/section level. **A.** IL, inflorescence length. **B.** SL, spikelet length. **C.** FL, flower length.

A linear discriminant test (LDA) was performed based on the PCA results. Only two discriminant functions were produced given that only three groups were considered. Discriminant function 1 (F1) corresponded with the third component (C3; SL, spikelet length; Table 2) and F2 was composed by the three components of the PCA but mostly C2 and C3 [floral traits, especially FL (flower length); LGL (lower glume length) and SL (spikelet length) are the most important ones in these components]. The two functions are significant according to Wilks's Lambda. The plot representing F1 and F2 (Fig. 4A) reveals a clear separation of *Anthoxanthum* and *Hierochloë*, with *Ataxia* intermingled with the latter. Discriminant functions correctly classified 96.9% of the specimens, with the majority of *Anthoxanthum* and *Hierochloë* well classified, but all the specimens of *Ataxia* are with *Hierochloë* (data not shown, Fig. 4A). The LDA performed at species level (Fig. 4B) showed that most *Ataxia* specimens classified with *Hierochloë*, as did some *A. nivale* samples (*Anthoxanthum* sect. *Anthoxanthum*). In *Hierochloë*, *H. juncifolia* samples are highly dispersed, and they are mostly positioned between the two groups defined in the PCA or LDA (Fig. 4B). *Hierochloë* taxa are generally less well defined than *Anthoxanthum* ones. The species that are better differentiated in the LDA are *A. amarum*, *A. gracile*, *A. maderense*, *H. occidentalis*, *H. pauciflora* and *H. pusilla* (Fig. 4B). The hierarchical cluster analysis (not shown) was consistent with the LDA results.

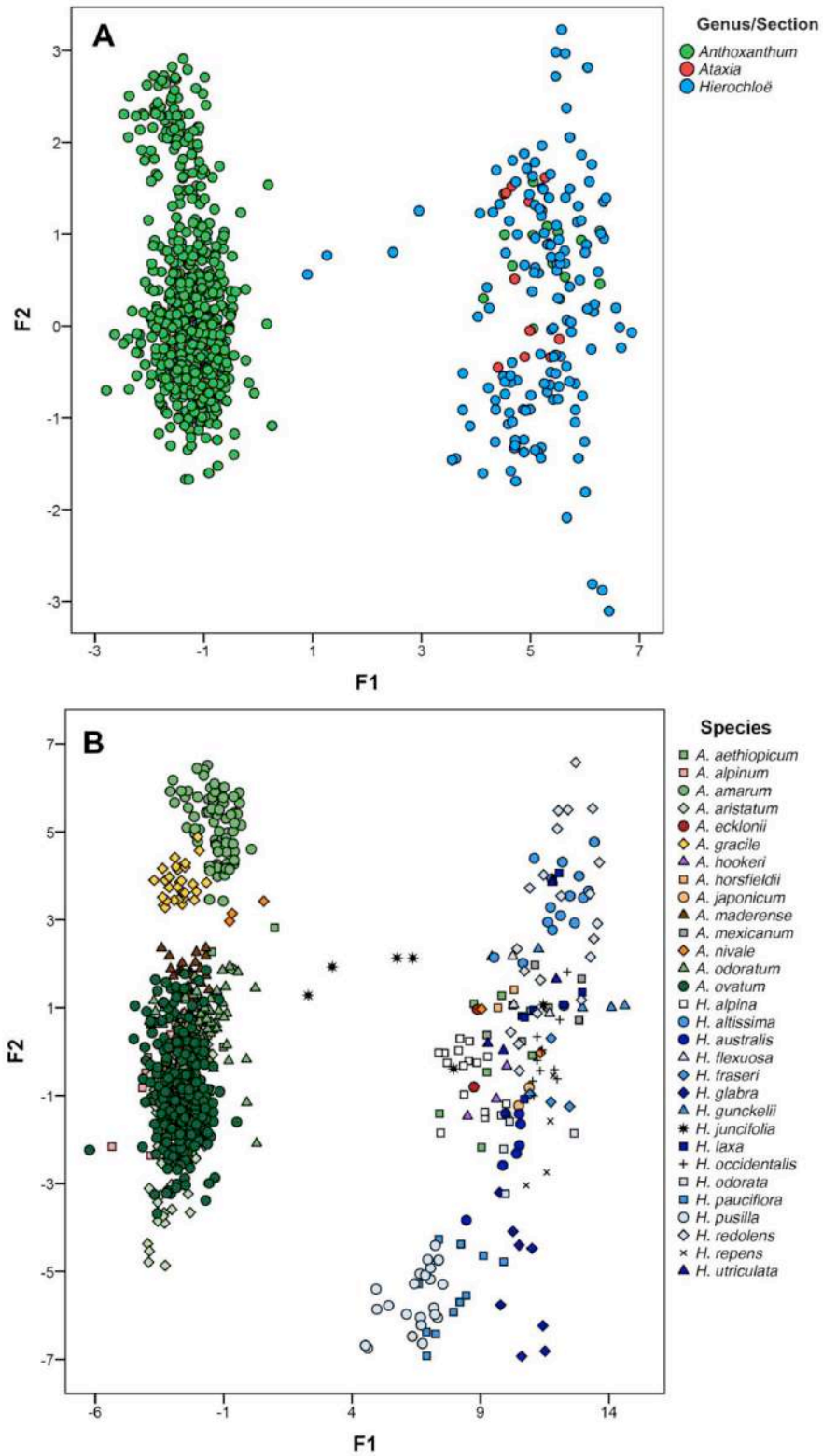


Figure 4. Two-dimensional scatterplot of the linear discriminant analysis (LDA) of subtribe Anthoxanthinae, classification functions 2 against 1. **A.** At genus/section level. **B.** At species level. The percentage of variability explained by each component and the characters associated are indicated in Table 2.

Genus Hierochloë: macromorphological quantitative characters

Descriptive statistics indicated that most species overlap for most characters, although some traits such as inflorescence length (IL), spike lower branch length (SLBL) and flower length (FL) offer some differentiation for some taxa (Fig. 5). The ANOVA and Tukey's test showed significant differentiation among species for all characters (p-value < 0.05) and the results of the Kruskal-Wallis test indicated that the differences among groups are significant (p-value < 0.05).

The KMO analysis indicated that our data were adequate for multivariate analyses (KMO = 0.868). In the correlation-based principal components analysis (PCA) the two components accounted for 88.29% of the variability (Table 3). The component 1 (C1) included mostly vegetative characters (plant height, PH; leaf length, LL; leaf width, LW; inflorescence length, IL; spike lower glume branch, SLSB), whereas component 2 (C2) encompassed floral traits (spikelet length, SL; flower length, FL and lower glume length, LGL). Our accessions clustered into four groups: i) *H. alpina*, ii) *H. pauciflora* and *H. pusilla*, iii) *H. glabra* and iv) all other *Hierochloë* species.

Table 3. Loadings of rotated components (Varimax rotation) of the PCA performed using macromorphological quantitative data of genus *Hierochloë*. In bold are highlighted the highest loading of the morphological characters on the first two principal components. For character codes, see Appendix 2.

Character	Component	
	1	2
PH_ln	0,91	0,31
LL_ln	0,85	0,37
LW_ln	0,88	0,18
IL_ln	0,93	0,29
SLSB_ln	0,88	0,33
SL_ln	0,25	0,91
FL_ln	0,26	0,90
LGL_ln	0,36	0,86
% variability	71.45	16.84

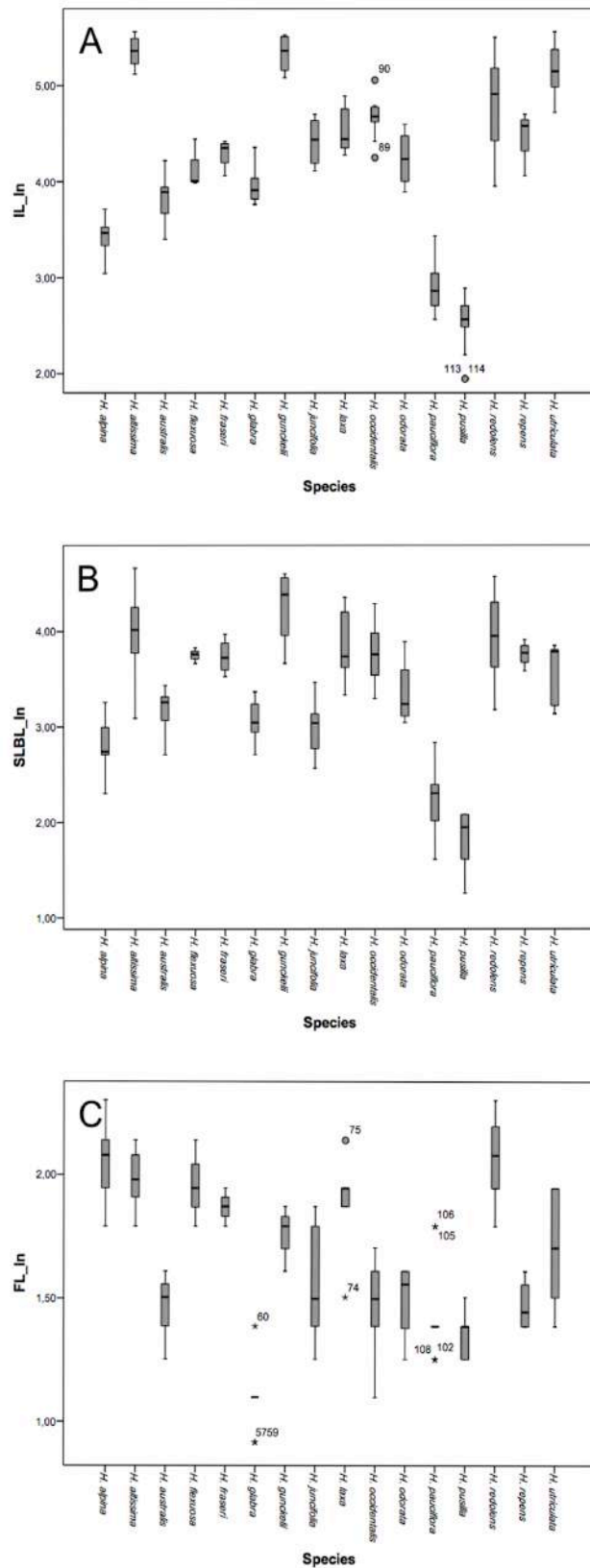


Figure 5. Boxplots for three macromorphological quantitative characters of genus *Hierochloë*. **A.** IL, inflorescence length. **B.** SLBL, spike lower branch length. **C.** FL, flower length.

The linear discriminant test (LDA) conducted with the components of the PCA slightly improved the discrimination of the species (Fig. 6). Discriminant function 1 (F1) corresponded with C1 and discriminant function 2 (F2) corresponded with C2. According to Wilks's Lambda, both functions are significant. The scatterplot representing F1 and F2 (Fig. 6) revealed a good separation of *H. alpina*, *H. glabra*, *H. occidentalis*, *H. pauciflora* and *H. pusilla*, while the rest of the species overlapped with a varying degree of dispersion in the scatter plot (Fig. 6). Discriminant functions classified 71.1% of the specimens correctly. The hierarchical cluster analysis (not shown) was consistent with the LDA results.

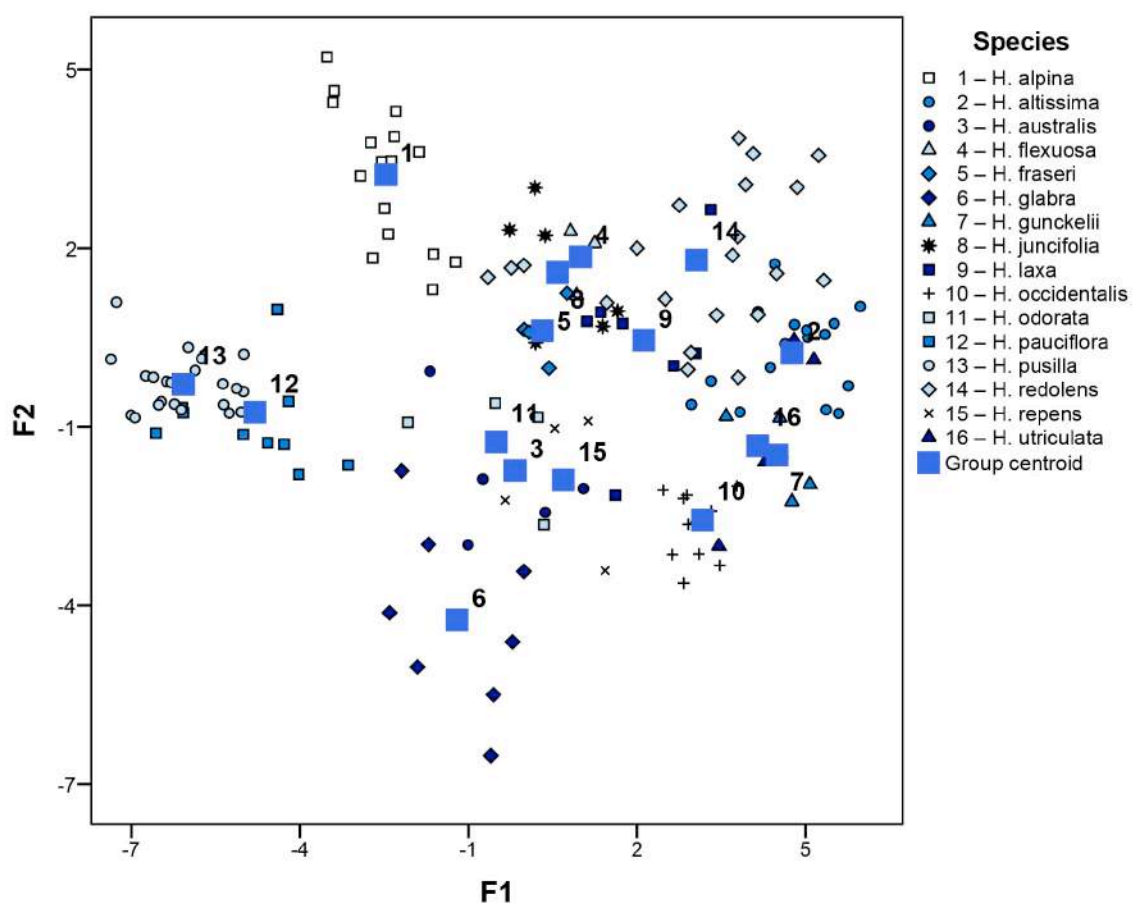


Figure 6. Two-dimensional scatterplot of the linear discriminant analysis (LDA) of macromorphological quantitative characters of genus *Hierochloë*, classification functions 2 against 1. The percentage of variability explained by each component and the characters associated are indicated in Table 3.

Global Anthoxanthinae: macromorphological qualitative traits

The Chi-Square test of independence revealed that all qualitative characters differed among species and were useful to differentiate them (p-value < 0.05). However, the permutational MANOVA using distance matrix test (ADONIS) showed that many species pairs display high similarity based on these traits (80% or higher; p-value > 0.80). The highest similarity is found among the *Ataxia* species and between *Ataxia* and *Hierochloë*, whilst only three pairs of taxa were identical for *Anthoxanthum*, the Mediterranean diploids *A. aristatum* and *A. ovatum* and the East African *A. aethiopicum* and *A. nivale* with section *Ataxia*, but not between them.

The principal coordinate analysis (PCoA; not shown) and the non-metric multidimensional scaling test (NMDS; Fig. 7) using the Jaccard index for three axes (stress = 0.06) separate the specimens into three groups: i) *Anthoxanthum* but *A. horsfieldii* and *A. aethiopicum*; ii) *Ataxia*, *Hierochloë* and *A. aethiopicum*; iii) *A. horsfieldii*. The specimens belonging to the Eurasian species of *Anthoxanthum* are less dispersed than the others in the plot (Fig. 7). The hierarchical cluster analysis (not shown) revealed the existence of three clear groups in the data, but these were not consistent with the taxonomy. As in quantitative macromorphological characters, *Ataxia* and *Hierochloë* were grouped together, while *Anthoxanthum* was divided in two groups (differentiated by the presence or absence of hairs in the glumes). Increasing the number of groups did not improve discrimination, but further split the genera into non taxonomic groups.

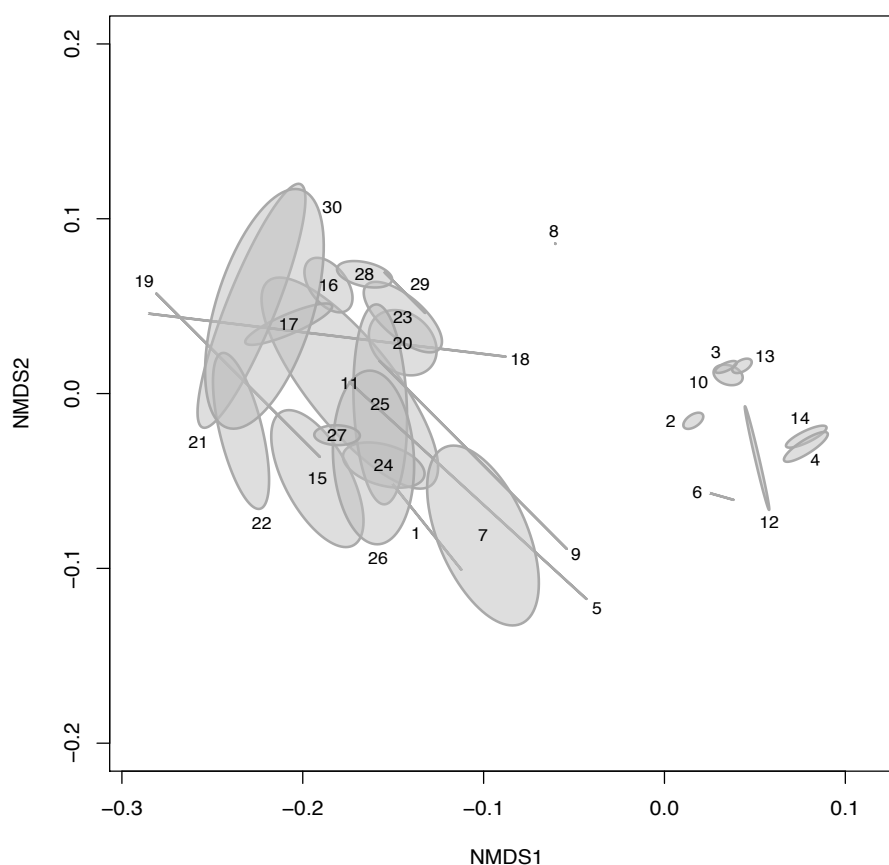


Figure 7. Plot of the non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis of the macromorphological qualitative data of subtribe Anthoxanthinae using the Jaccard index for three axes (stress = 0.06). **1.** *A. aethiopicum*, **2.** *A. alpinum*, **3.** *A. amarum*, **4.** *A. aristatum*, **5.** *A. ecklonii*, **6.** *A. gracile*, **7.** *A. hookeri*, **8.** *A. horsfieldii*, **9.** *A. japonicum*, **10.** *A. maderense*, **11.** *A. mexicanum*, **12.** *A. nivale*, **13.** *A. odoratum*, **14.** *A. ovatum*, **15.** *H. alpina*, **16.** *H. altissima*, **17.** *H. australis*, **18.** *H. flexuosa*, **19.** *H. fraseri*, **20.** *H. glabra*, **21.** *H. gunckelii*, **22.** *H. juncifolia*, **23.** *H. laxa*, **24.** *H. occidentalis*, **25.** *H. odorata*, **26.** *H. pauciflora*, **27.** *H. pusilla*, **28.** *H. redolens*, **29.** *H. repens*, **30.** *H. utriculata*.

The classification tree comparing the three largest taxonomic groups (genus *Hierochloë*, *Anthoxanthum* sections *Anthoxanthum* and *Ataxia*) showed that the better differentiating traits are UGAI (upper male floret awn insertion in the inferior part) and LGAI (lower male floret awn insertion in the inferior part), but they do not separate *Ataxia* and *Hierochloë*. At the species level, the classification tree differentiates well among the *Anthoxanthum* taxa, but only discriminates some species of *Hierochloë* and none of *Ataxia*. The traits showing the highest differentiating power are LC (life cycle), CL (convolute leaf), AW (awn presence) and several traits related to pilosity and awn insertion (LGP, UGP, LGAS, LGAI and UGAS).

Genus Hierochloë: macromorphological qualitative characters

The Chi-Square test of independence revealed that all qualitative characters differed among species and were useful to differentiate them (p-value < 0.05) except FE (fertile floret empty), which was deleted. The permutational MANOVA using distance matrix test (ADONIS) showed that a large percentage of the species are highly to entirely similar for these characters (similarity of 80% or higher; p-value > 0.80). This lack of species differentiation was observed among taxa from all the geographical areas where *Hierochloë* grows.

The principal coordinate analysis (PCoA; not shown) and the non-metric multidimensional scaling test (NMDS; Fig. 8) using the Jaccard index for three axes (stress = 0.12) did not separate the species into different groups and showed that data for the different species is highly dispersed in the scatter plot (Fig. 8). The hierarchical cluster analysis (not shown) was able to create groups within *Hierochloë*, but they were not consistent with the taxonomy of the genus. The classification tree (not shown) revealed that the characters that better differentiate the species are the presence of awn and its insertion, the presence of convolute leaves, the presence of pilosity in the fertile floret, and if the fertile floret is hermaphrodite or feminine with staminodes. Not all the species are separated with this test.

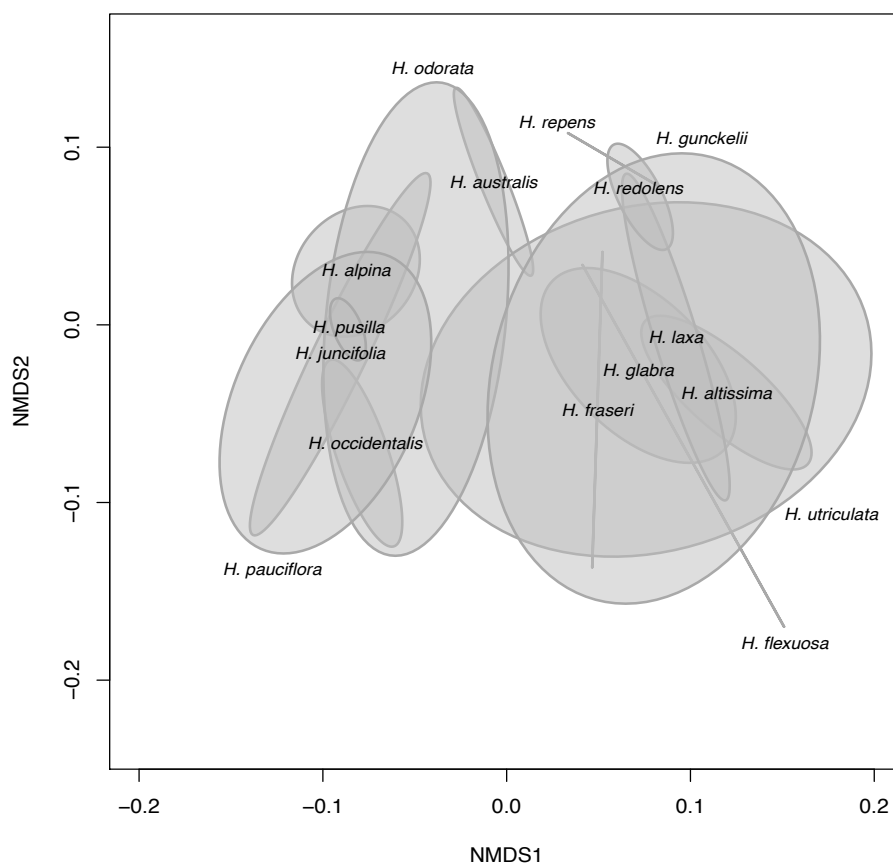


Figure 8. Plot of the non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis of the macromorphological qualitative data of genus *Hierochloë* using the Jaccard index for three axes (stress = 0.12).

Global Anthoxanthinae: macromorphological combined traits

The NMDS (three axes, stress = 0.08; Fig. 9), the PCoA (not shown) and the MCA (not shown) performed with combined macromorphological data were consistent with the tests based on qualitative macromorphological data (e.g. Fig. 7). Specimens were clustered into three groups: i) *Anthoxanthum* but *A. aethiopicum* and *A. horsfieldii*; ii) *Ataxia* and *Hierochloë* and *A. aethiopicum*; iii) *A. horsfieldii*.

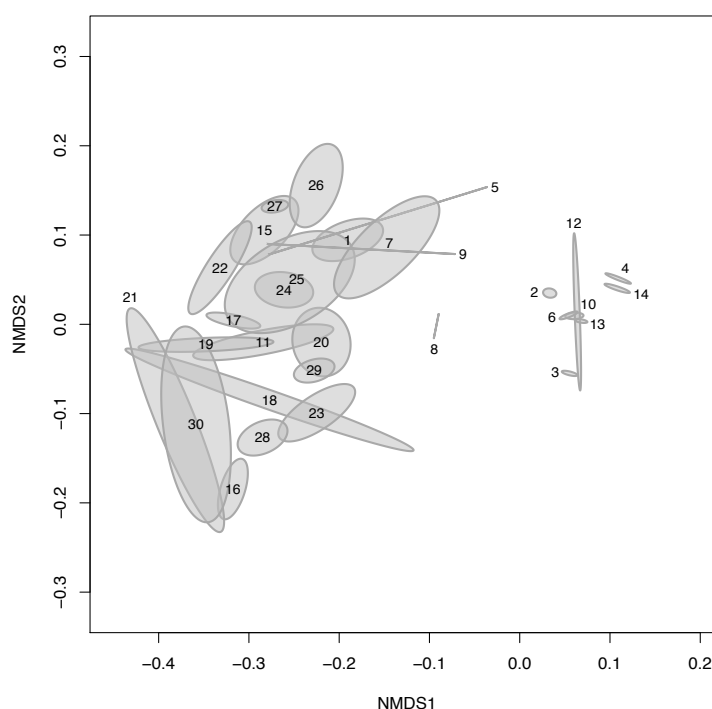


Figure 9. Plot of the non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis of the combined macromorphological quantitative and qualitative data of subtribe Anthoxanthinae. Data combination was conducted using the Gower's similarity coefficient. **1.** *A. aethiopicum*, **2.** *A. alpinum*, **3.** *A. amarum*, **4.** *A. aristatum*, **5.** *A. ecklonii*, **6.** *A. gracile*, **7.** *A. hookeri*, **8.** *A. horsfieldii*, **9.** *A. japonicum*, **10.** *A. maderense*, **11.** *A. mexicanum*, **12.** *A. nivale*, **13.** *A. odoratum*, **14.** *A. ovatum*, **15.** *H. alpina*, **16.** *H. altissima*, **17.** *H. australis*, **18.** *H. flexuosa*, **19.** *H. fraseri*, **20.** *H. glabra*, **21.** *H. gunckelii*, **22.** *H. juncifolia*, **23.** *H. laxa*, **24.** *H. occidentalis*, **25.** *H. odorata*, **26.** *H. pauciflora*, **27.** *H. pusilla*, **28.** *H. redolens*, **29.** *H. repens*, **30.** *H. utriculata*.

Genus Hierochloë: macromorphological combined characters

The NMDS (three axes, stress = 0.09; Fig. 10) and the PCoA (not shown) performed with combined data using Gower's similarity coefficient clustered the species in four groups: i) *H. repens*; ii) *H. pauciflora* and *H. pusilla*; iii) *H. alpina*, *H. australis*, *H. juncifolia*, *H. occidentalis* and *H. odorata*; iv) *H. altissima*, *H. flexuosa*, *H. fraseri*, *H. glabra*, *H. gunckelii*, *H. laxa*, *H. redolens* and *H. utriculata*. The multiple correspondence analysis (MCA; not shown) yielded consistent results. The classification tree (not shown) revealed that the species are better differentiated with a combination of quantitative and qualitative characters, especially plant height, leaf length, leaf width, inflorescence length, spikelet length, spike lower branch length, presence of convolute leaf and presence of awn in the lower male floret inserted in the upper part (for trait codes see Appendix 2).

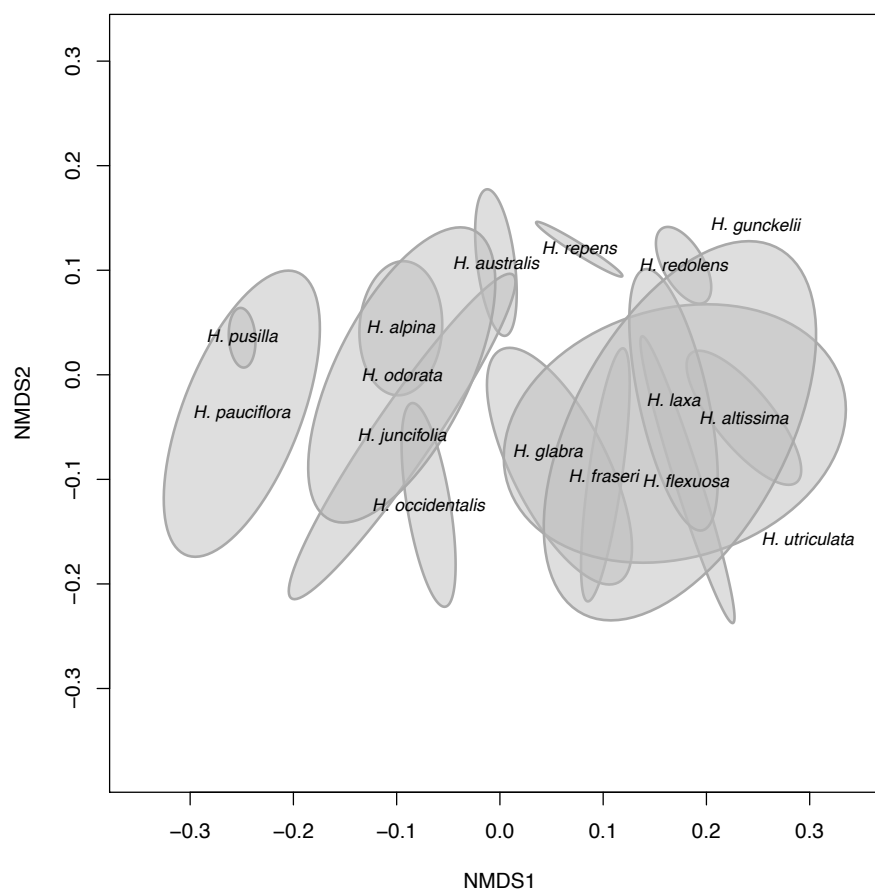


Figure 10. Plot of the non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis of the combined macromorphological quantitative and qualitative data of genus *Hierochloë*. Data combination was conducted using the Gower's similarity coefficient.

Global Anthoxanthinae: micromorphological traits

The very few micromorphological quantitative traits considered were not able to differentiate among the sections-genera or among the species and they will not be commented further.

The Chi-Square test of independence based on qualitative data showed that several traits were not significantly different among taxa and thus were deleted from the analyses (7, presence of cilia; 10, furrows depth; 13, presence of hooks; 14, estomata position; 16, presence of sclerenchyma associated to the vascular bundles and 18, leaf section shape). The permutational MANOVA using a distance matrix test (ADONIS) showed that a large proportion of the studied species presented the same micromorphological traits (similarity of 80% or higher; p-value > 0.80). The most

similar species are all the *Ataxia* plus most *Hierochloë* and the African *A. aethiopicum* and *A. nivale*. Among *Anthoxanthum* species there are also similarities, but fewer than in the other two genera/sections.

The NMDS based on the Jaccard index for two axes (stress = 0.08, Fig. 11) separated the species into seven groups: i) *H. juncifolia*, ii) *H. pusilla*, iii) *H. utriculata*, iv) *A. horsfieldii*, v) *A. mexicanum*, vi) most of the *Anthoxanthum* species, vii) *Ataxia* and the remaining *Hierochloë* species, more disperse and forming three subgroups (for the exact composition of the groups see Fig. 11). Finally, the hierarchical cluster analysis and the classification tree built (not shown) were not useful to discriminate sections-genera or species.

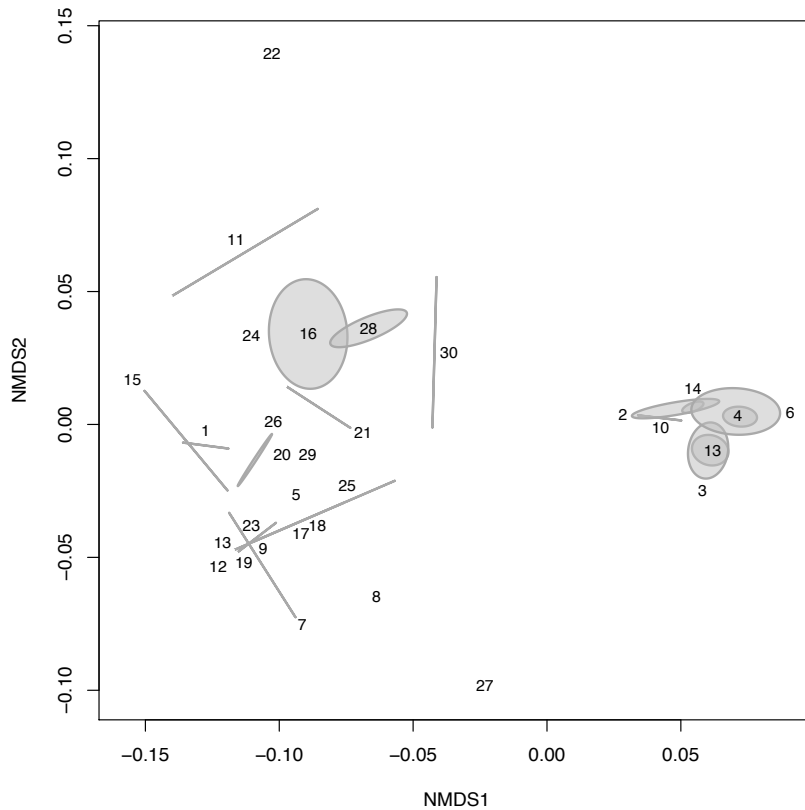


Figure 11. Plot of the non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis of the micromorphological qualitative data of subtribe Anthoxanthinae using the Jaccard index for three axes (stress = 0.08). **1.** *A. aethiopicum*, **2.** *A. alpinum*, **3.** *A. amarum*, **4.** *A. aristatum*, **5.** *A. ecklonii*, **6.** *A. gracile*, **7.** *A. hookeri*, **8.** *A. horsfieldii*, **9.** *A. japonicum*, **10.** *A. maderense*, **11.** *A. mexicanum*, **12.** *A. nivale*, **13.** *A. odoratum*, **14.** *A. ovatum*, **15.** *H. alpina*, **16.** *H. altissima*, **17.** *H. australis*, **18.** *H. flexuosa*, **19.** *H. fraseri*, **20.** *H. glabra*, **21.** *H. gunckelii*, **22.** *H. juncifolia*, **23.** *H. laxa*, **24.** *H. occidentalis*, **25.** *H. odorata*, **26.** *H. pauciflora*, **27.** *H. pusilla*, **28.** *H. redolens*, **29.** *H. repens*, **30.** *H. utriculata*.

Genus Hierochloë: micromorphological characters

As regards quantitative traits, descriptive statistics showed that all variables overlap among species (not shown). The character stomata size (StS) was not included in the analyses to avoid increasing the number of missing data. The LDA plot (Fig. 12) indicated that only *H. juncifolia* is not mixed with the rest of the taxa. This species presents low values for the two characters included in the test, number of ribs (NRi) and long cells length (LlcL). The specimens belonging to the other taxa are overlapped and dispersed, making the distinction of species difficult. Only 53.7% of the specimens were correctly classified with this test.

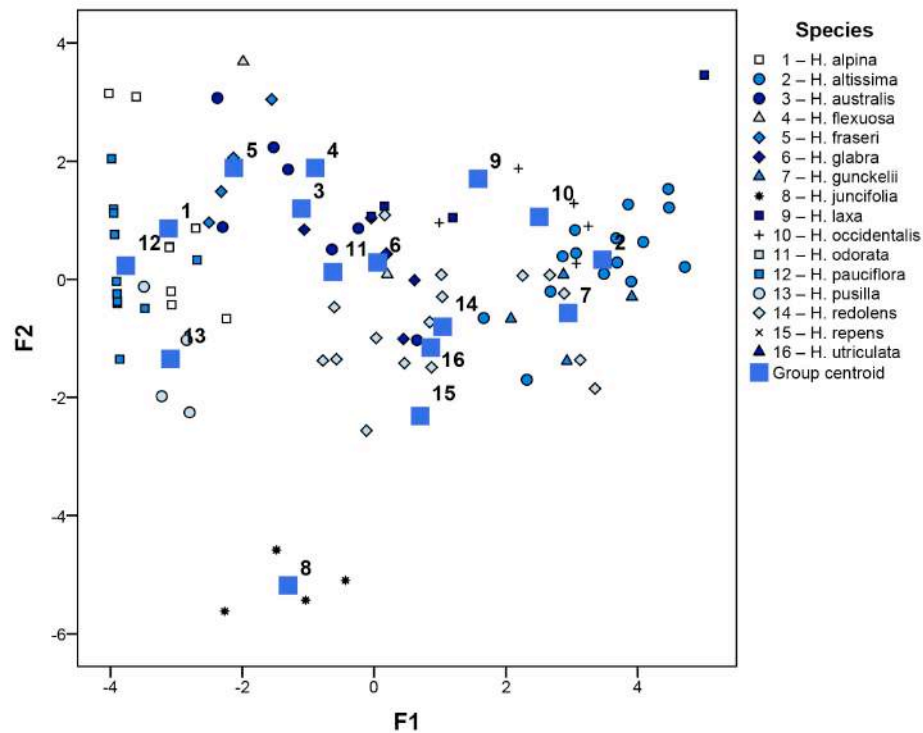


Figure 12. Two-dimensional scatterplot of the linear discriminant analysis (LDA) of micromorphological quantitative characters of genus *Hierochloë*, classification functions 2 against 1.

The Chi-Square test of independence conducted with qualitative micromorphological data showed that three traits were not significantly different among taxa (p -value > 0.05), and thus were deleted from the analyses (furrows depth; stomata position and leaf section shape; Appendix 2). The permutational MANOVA using distance matrix

test (ADONIS) indicated that most species are very similar (similarity of 80% or higher; p-value > 0.80). The NMDS based on the Jaccard index for three axes (stress = 0.07) separated the species into six groups: i) *H. juncifolia*; ii) *H. pusilla*; iii) *H. gunckelii*; iv) *H. altissima*, *H. redolens*, *H. utriculata*; v) *H. alpina*, *H. pauciflora*, *H. repens*; vi) *H. australis*, *H. flexuosa*, *H. fraseri*, *H. glabra*, *H. laxa*, *H. occidentalis*, *H. odorata*.

The hierarchical cluster analysis conducted recovered groups that were mostly consistent with the taxonomy of the genus. Only four South American *Hierochloë* section *Monoecia* species (*H. altissima*, *H. gunckelii*, *H. redolens* and *H. utriculata*) never split in the dendrogram. The classification tree (not shown) revealed that the characters that better differentiate the species are the presence of ribs and its shape (presence, RS; round-flattened, RSD; round, RSR; quadrangular, RSQ; polygonal, RSP; triangular, RST), the presence of hooks and its density (low density, HoF; intermediate density, HoN; high density, HoM), and the relative size of the central and the marginal vascular bundles (MN). This test did not separate all the taxa but created groups that matched the ones created in previous analyses.

The PCoA, MCA (not shown) and NMDS analyses performed using Gower's similarity coefficient (combined data) for three axes (stress = 0.09; Fig. 13) offered similar results and revealed the same groupings as in the micromorphological qualitative tests. The hierarchical cluster analysis (not shown) was also consistent, and nine out of the 16 *Hierochloë* species were correctly classified (formed monospecific clusters), while the other 7 were split in several groups (similarity index = 93%). The species classified in the same groups and thus presenting the same traits are: i) part of *H. alpina* and *H. pauciflora*; ii) *H. altissima*, *H. redolens* and *H. utriculata*; iii) *H. australis*, *H. flexuosa*, *H. fraseri* and *H. odorata*. The classification tree (Fig. 14) produced results compatible with the previous tests and revealed that the most differentiating micromorphological traits were the same as in the analyses based on qualitative data, plus the number of ribs (NRi).

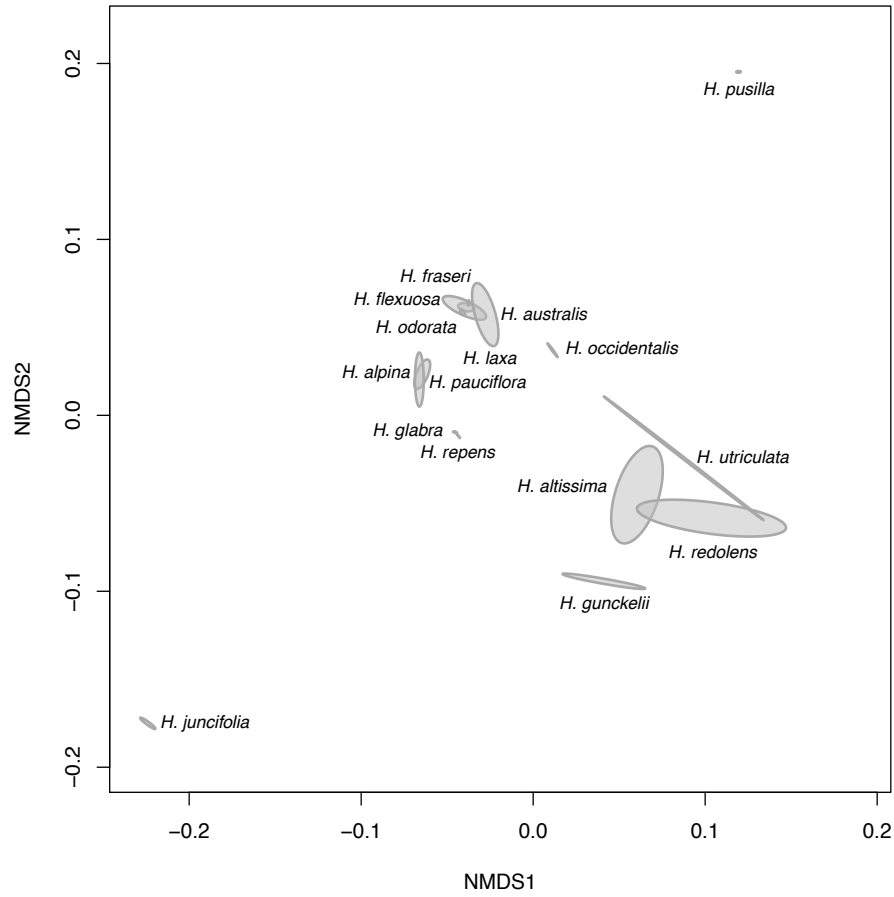


Figure 13. Plot of the non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis of the combined macromorphological quantitative and qualitative data of genus *Hierochloë*. Data combination was conducted using the Gower’s similarity coefficient.

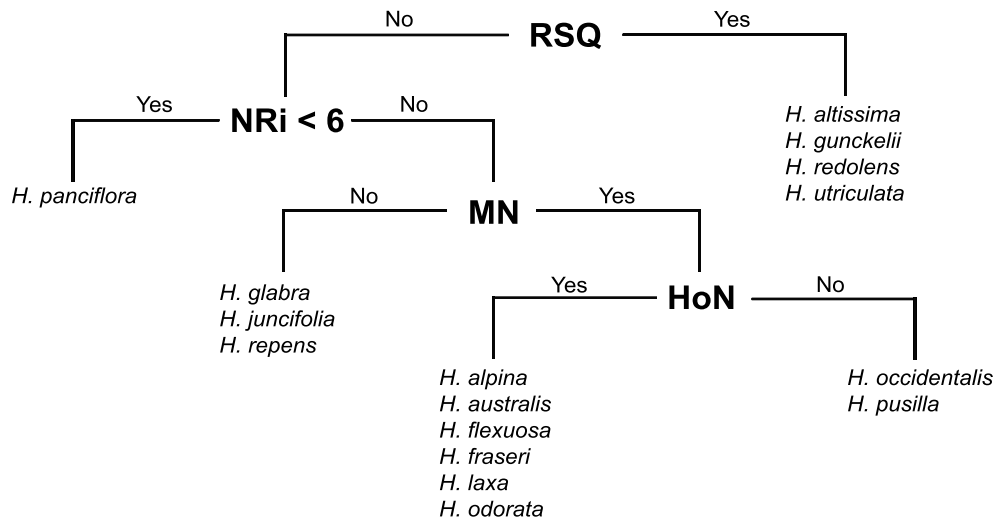


Figure 14. Classification tree of the combined macromorphological quantitative and qualitative data of genus *Hierochloë*.

Phylogenetic reconstruction

The independent analyses of the nrDNA markers produced congruent topologies and the ITS and ETS regions were combined. Tree comparison indicated that the combination of the complete plastid and nuclear data was untenable due to topological conflict (Pirie et al., 2009). The aligned nuclear and plastid matrices included 1508 (ETS: 1-828; ITS: 829-1508) and 2034 (trnL-F: 1-1176; trnT-L: 1177-2034) base pairs, respectively. The number of parsimony-informative characters was 601 for the nuclear matrix (39.8%) and 289 for the plastid database (14.2%). The maximum parsimony and bayesian tests offered equal topologies. Only bayesian results will be shown since the recovered support values were higher. As regards the different bayesian tests conducted, topologies built with MrBayes and BEAST were consistent, and only the latter are included in this paper.

All topologies (e.g. Figs. 15, 16) recover the outgroups arranged in the expected order according to Soreng et al. (2017). In all cases, the Anthoxanthinae is rendered monophyletic with high support in the analyses [1.00 Posterior Probability Support, PPS, in the plastid (Fig. 14) and nuclear (Fig. 16) topologies]. Support values are generally high in the upper levels of the tree, whereas support in more shallow nodes is highly variable. The topological structure of the Anthoxanthinae is different in the plastid (Fig. 15) and nuclear analyses (Fig. 16), but in all cases the four main groups (sections *Anthoxanthum*, *Ataxia*, *Hierochloë* and *Monoecia*) are recovered as roughly monophyletic. *Anthoxanthum* section *Anthoxanthum* and genus *Hierochloë* receive strong support in the trees; PPS 1.00 and 0.99 in the plastid and nuclear tests, respectively. As regards section *Ataxia*, its support is also high (0.97 and 1.00 in the plastid and nuclear trees), but its topological position differs between the analyses. In the plastid analysis (Fig. 15), section *Ataxia* (including *Anthoxanthum mexicanum*) is sister to all section *Anthoxanthum* but *A. gracile*, which is sister to a clade including sections *Anthoxanthum* + *Ataxia*. The nuclear topology recovers an uncertain position for section *Ataxia* (PPS 0.26). The analysis of the pruned posterior trees from the nuclear BEAST test conducted with DensiTree reveals the existence of three clearly dominant topologies in the

posterior (Fig. 17). These three topologies follow three different patterns based on the position of *Ataxia*: (i) as sister to section *Anthoxanthum* (Fig. 17A), (ii) as sister to *Hierochloë* (Fig. 17B) and (iii) as sister to section *Anthoxanthum* + *Hierochloë* (Fig. 17C).

The composition of the three main groups in the nuclear and plastid topologies is very constant, and few specimens differ between the topologies. *Hierochloë australis* and *H. quebrada* are clearly supported in the plastid tree as sister to a clade including sections *Anthoxanthum* + *Ataxia*, and nested within *Hierochloë* (section *Monoecia*), respectively, (Fig. 15). Conversely, their position is not clear in the nuclear analysis (Fig. 16). *Anthoxanthum mexicanum* is always sister to section *Anthoxanthum* clade (but *A. gracile* in the plastid phylogeny). In the plastid topology, *A. mexicanum* is nested with all other *Ataxia* samples.

The ages recovered are roughly consistent with what was observed in previous studies (Pimentel et al., 2013), though generally older. The crown and stem nodes of the Anthoxanthinae were dated back to the Oligocene in the plastid [24.4 Mya (High Posterior Density, HPD, 18.3–30.7 Mya) and 29.9 Mya (HPD, 23.6–36.2 Mya)] and the nuclear [24.4 Mya (HPD, 17.8–31.7 Mya) and 30 Mya (HPD, 22.6–37.0 Mya)] analyses. Crown and stem ages of the main groups in the phylogeny (*Anthoxanthum* sections *Anthoxanthum* and *Ataxia* and genus *Hierochloë*) are largely consistent, regardless of whether the phylogenetic position of these lineages is constant or conflicting (section *Ataxia*). Section *Anthoxanthum* dates back (crown age) to the Late Oligocene to Mid-Miocene and to the Early to Mid-Miocene in the plastid and nuclear phylogenies, respectively [17.7 Mya (HPD, 12.7–23.7 Mya) and 15.3 Mya (HPD, 10.3–20.9 Mya)], whereas genus *Hierochloë* is recovered as slightly older [crown age, plastid data, 24 Mya (HPD, 13.9–27.8 Mya) and nuclear data 15.27 Mya (HPD, 8.6–22.13 Mya)]. As regards section *Ataxia*, its crown age dates back to the Mid- to Late Miocene [plastid data: 12.2 Mya (HPD, 7.5–17.5); nuclear data: 9.7 Mya (HPD, 5.2–15 Mya)]. The three main groups included in the phylogeny display a rather different behaviour as regards resolution and branch support. Nodes within *Hierochloë* received very low support regardless of the analysis conducted, although plastid data offered better results for

this genus. The first split within the *Hierochloë* lineage took place in the Late Oligocene [stem age of *Hierochloë* section *Monoecia*; crown age of genus *Hierochloë*: 24 Mya (HPD, 13.9–27.8 Mya); Fig. 15] to originate the mostly South American section *Monoecia*. This section also exists with high support in the nuclear tree (Figs. 16, 17), although its position is uncertain. Diversification within the section, according to the plastid tree, happened between the Mid-Miocene (split of *H. pusilla*; 12.5 Mya; HPD, 5.9–19.3 Mya) and the Pliocene (last supported split, corresponding to the divergence of the *H. redolens* complex; 4.3 Mya, HPD, 0.99–8 Mya). The composition of section *Monoecia* in the plastid and nuclear analyses is not exactly the same, reflecting the slight differences between the nuclear and plastid matrices and also conflicting positions across the analyses. The plastid phylogeny recovers an entirely South American *Monoecia* (including *H. quebrada*), whereas nuclear data excludes *H. quebrada* and includes some New Zealand specimens belonging to *H. fusca* and *H. redolens* (Fig. 16). Most other internal nodes in the *Hierochloë* clade are poorly supported, but clearly significantly different groups can be observed. A first group (PPS 0.98) includes the only *H. angusta* sample together with three *H. redolens*, one from New Zealand and two from New Guinea (one from Indonesia and one from Papua-New Guinea). A second lineage (PPS 1) groups all *H. occidentalis* accessions. These two clades constitute a moderately supported group (PPS 0.83). A third clade with moderate support (PPS 0.92) includes *H. flexuosa* accessions from Nepal together with *H. redolens* from New Zealand and *H. rariflora* from Australia. A fourth group, considerably larger than the rest but only moderately supported (PPS 0.86) comprises three highly supported subclades: (i) a first subclade including *H. alpina* and *H. pauciflora* (PPS 1.00); (ii) a second subclade encompassing *H. odorata*, *H. glabra*, *H. repens* and *H. hirta* (PPS 0.99) and (iii) a third group comprising *H. flexuosa* and *H. laxa* from India (PPS 0.97; Fig. 16). Diversification of these groups took place between the Late Miocene and the Pleistocene, although the low support in many nodes makes the estimate of ages problematic. The age of all splits in *Hierochloë* based on plastid data can be found in Fig. S1 and based on nuclear data in Fig. S4. Some of the detected clades can also be observed on the nuclear tree despite its general lower support for *Hierochloë* (Fig. 16; *H. rariflora* clade, PPS 1.00; *H.*

alpina clade, PPS 0.98; *H. occidentalis* clade, PPS 1.00, *H. flexuosa* + *H. laxa* clade PPS 1.00 and *H. odorata* + *H. hirta* + *H. repens* + *H. wendelboi* + *H. glabra*).

As stated above, *Anthoxanthum* section *Anthoxanthum* constitutes a well supported and clearly monophyletic group (PPS 1.00). Notwithstanding the conflicting relationship between sections *Anthoxanthum* and *Ataxia* in the plastid and nuclear relationships, all analyses register a close relationship between section *Anthoxanthum* and *A. mexicanum* (section *Ataxia*). The split between these two groups was dated back to the Early Miocene [stem age of section *Anthoxanthum*; 19 Mya (HPD, 13.1–25.7 Mya)]. The divergence between section *Anthoxanthum* and *A. mexicanum* is not direct in the plastid tree, but the date for the split between sections *Anthoxanthum* and *Ataxia* [15.3 Mya (HPD, 10.6–20.5 Mya)] is consistent with the date recovered from the nuclear data. The position of *A. gracile* is different in the plastid and the nuclear topologies, depending of whether it splits later than the divergence of *A. mexicanum* (nuclear data) or before (plastid data, although in this case *A. mexicanum* is nested within the *Ataxia* clade). The split of *A. gracile* was dated back to the Mid- to Late Miocene [17.7 Mya (HPD, 15–27 Mya) and 15.3 Mya (HPD, 10.3–20.9 Mya) according to the plastid and nuclear results, respectively]. The relationships recovered within section *Anthoxanthum* (excluding *A. gracile*) follow what was described in Pimentel et al. (2013) and Tusiime et al. (2017), although the dates recovered in this study were generally older (Figs. S2 and S5).

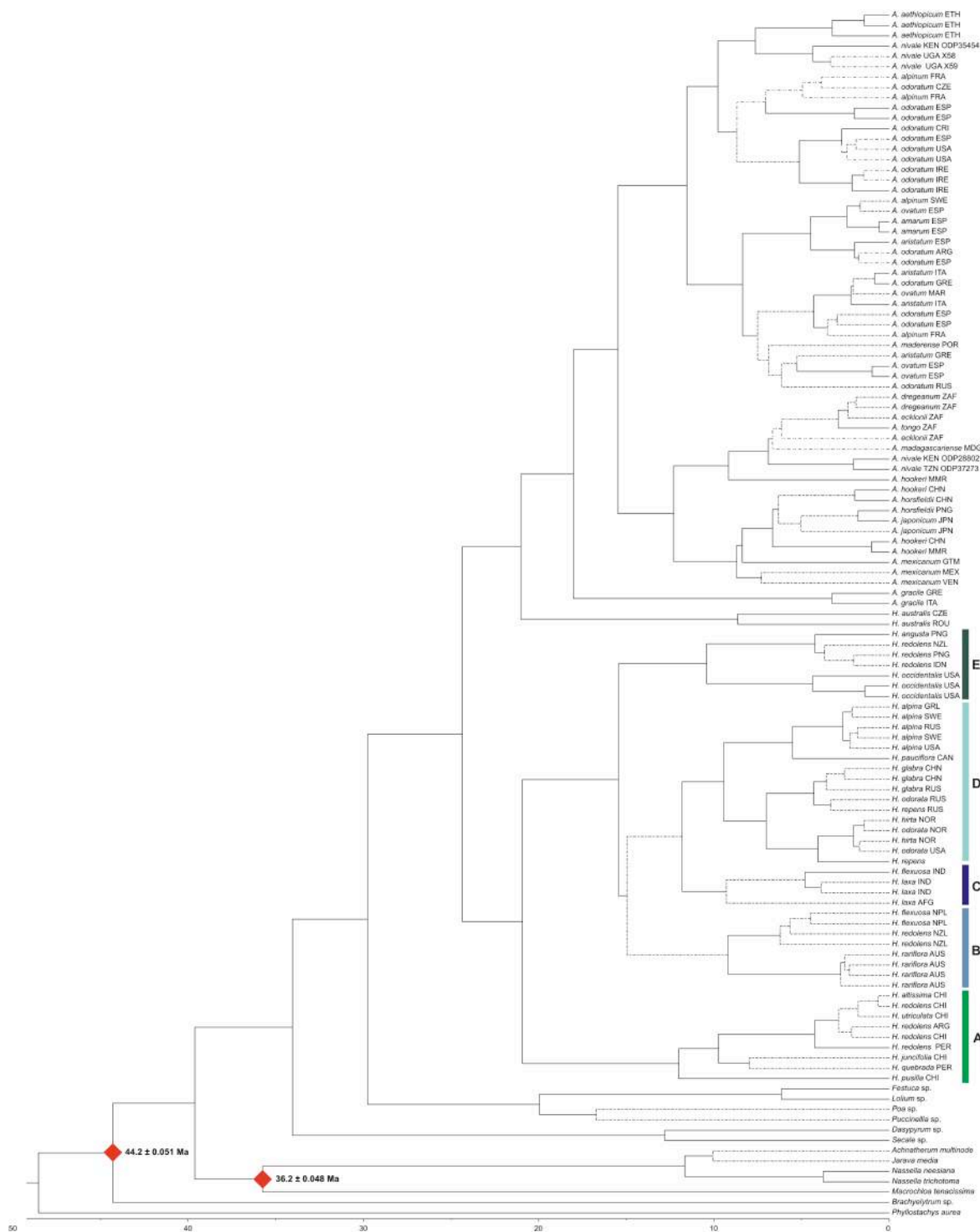


Figure 15. Maximum clade credibility tree inferred from Bayesian analysis of plastid DNA sequences (*trnT-L* and *trnL-F*) constructed with BEAST2 using a Yule prior. Divergence times were inferred using a relaxed molecular clock. Dashed lines represent branches with PPS < 0.8. Rhombi indicate the fossil based calibration priors imposed to the crown nodes of Pooideae and Stipeae. For each terminal, the species name is followed by country of origin (see abbreviations). For clade letters see Discussion.

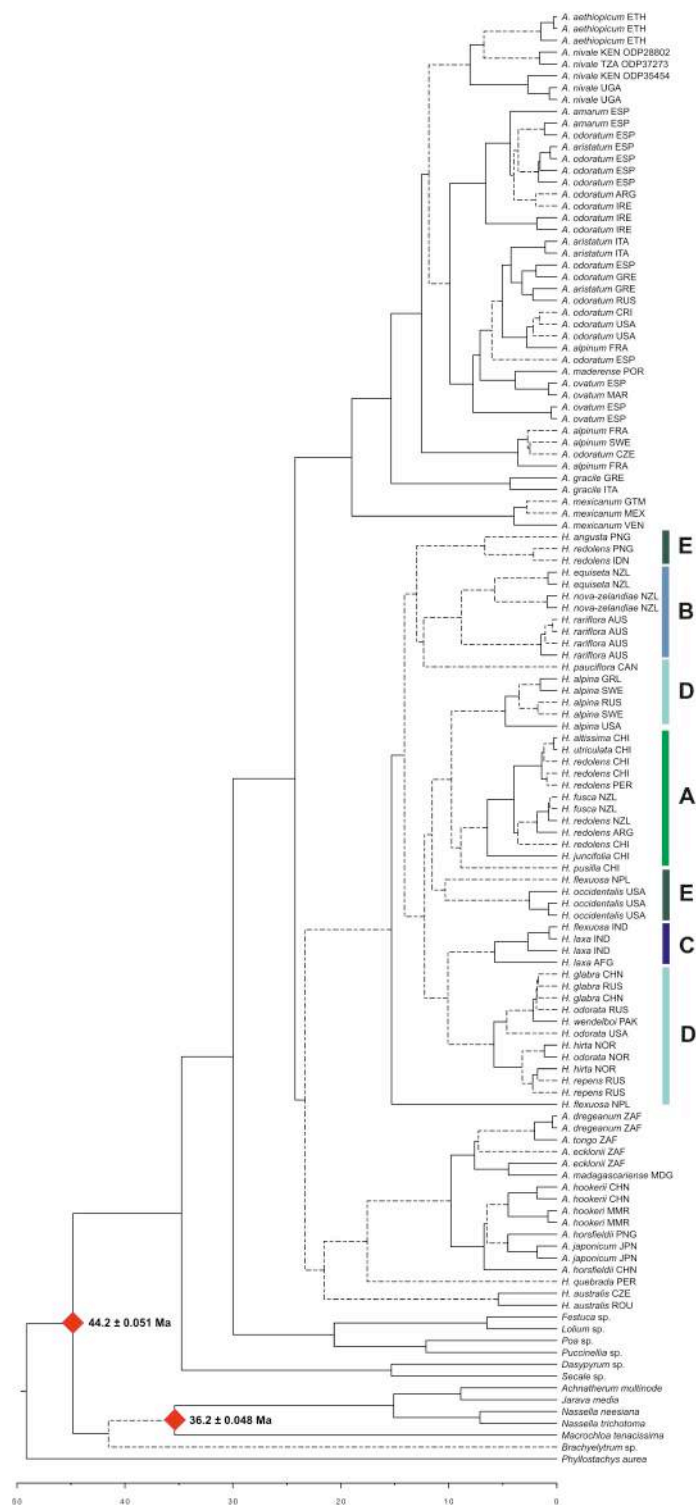


Figure 16. Maximum clade credibility tree inferred from Bayesian analysis of nuclear DNA sequences (ETS and ITS) constructed with BEAST2 using a Yule prior. Divergence times were inferred using a relaxed molecular clock. Dashed lines represent branches with PPS < 0.8. Rhombi indicate the fossil based calibration priors imposed to the crown nodes of Pooideae and Stipeae. For each terminal, the species name is followed by country of origin (see abbreviations). For clade letters see Discussion.

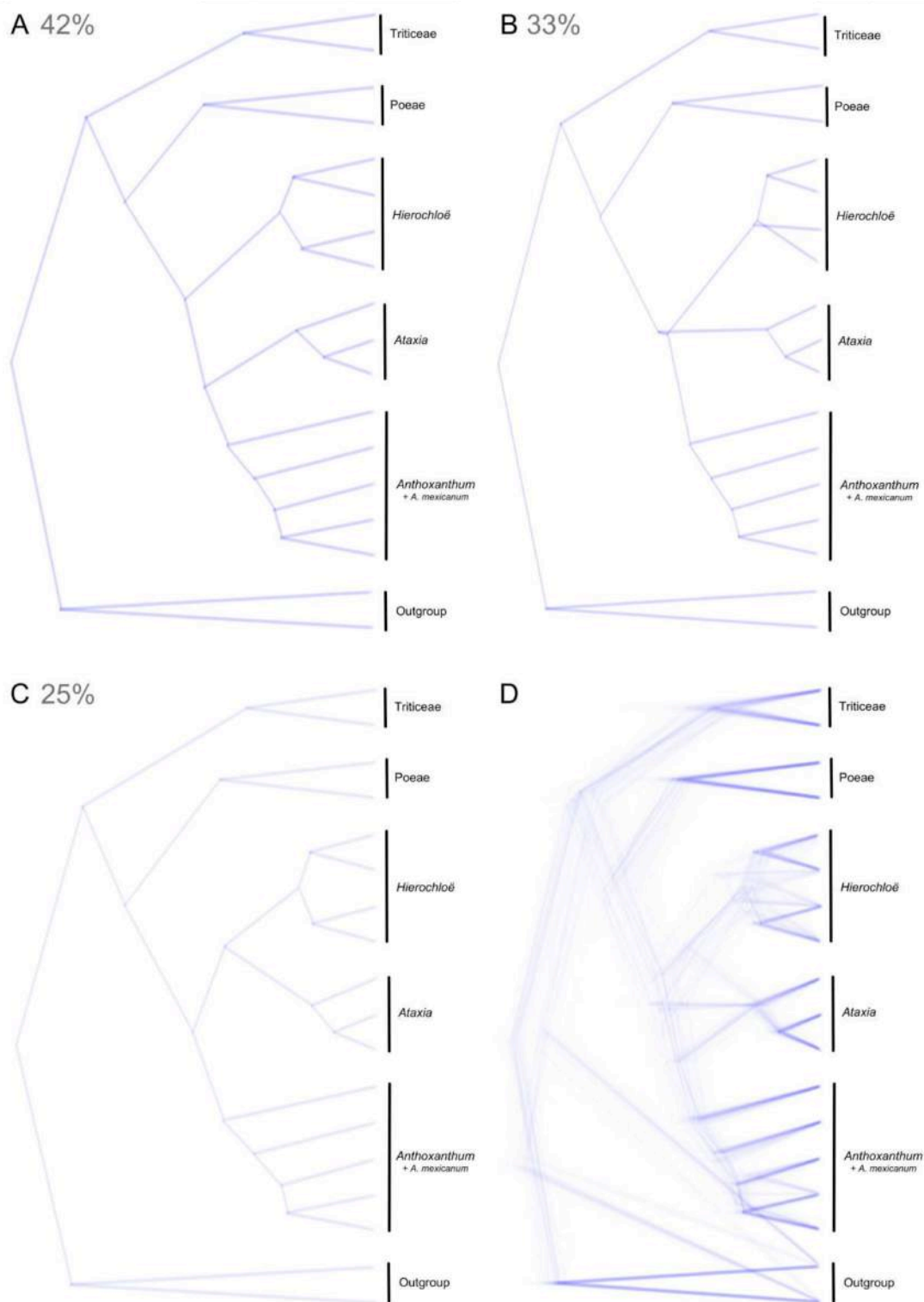


Figure 17. Maximum clade credibility tree inferred from Bayesian analysis of nuclear DNA sequences (ETS and ITS) constructed with BEAST2 and processed with DensiTree to reveal the existence of three dominant topologies in the posterior (A, B and C). **A.** *Ataxia* as sister to section *Anthoxanthum* (42%). **B.** *Ataxia* as sister to *Hierochloë* (33%). **C.** *Ataxia* as sister to section *Anthoxanthum* + *Hierochloë* (25%). **D.** Cloudogram of the total set of trees.

Plastid and nuclear data recovered a similar internal structure for section *Ataxia*. In both cases there is a clear split between a predominantly African group (also including an Asian sample in the plastid topology) and an Asian clade (encompassing *A. mexicanum* samples in the plastid tree). The divergence between these two groups took place in the Late Miocene [12.2 Mya (HPD, 7.5–17.5 Mya) and 9.7 Mya (HPD, 5.2–15 Mya) according to the plastid and nuclear results, respectively]. Diversification within these two groups took place between the Late Miocene and the Pleistocene (Figs. 15, 16). Ages and support for all *Ataxia* splits (nuclear and plastid) can be found in Figs. S3 and S6.

The multispecies coalescent model implemented in *BEAST produced a multilabelled species tree (Fig. S7) that is largely consistent with what was observed in the BEAST analyses, especially the plastid topology. Support for most nodes in the tree is low, and all supported nodes recovered younger ages than the previous phylogenetic tests due to the use of a strict clock (Fig. S7). The Anthoxanthinae is again clearly monophyletic, as are section *Ataxia* and genus *Hierochloë*, whilst section *Anthoxanthum* is monophyletic only when *A. gracile* is not considered (Fig. S7). All groups supported in the *BEAST analysis were consistent with either the plastid or the nuclear topologies, or both. Labelled samples occupy their expected positions in the tree, although in all cases support is low (Fig. S7).

DISCUSSION

Our combined analyses reveal an old origin for the subtribe Anthoxanthinae (Late Oligocene) and a very active diversification for this group during the Late Miocene–Pleistocene, consistent with what has been observed for the wider Pooideae (e.g. Strömberg, 2005; Pimentel et al., 2017). The ages obtained in these analyses were generally older than those recovered in Pimentel et al. (2013), due to the different choice of calibration priors (Minaya et al., 2017) and clock model. Morphological differentiation among most of the taxa within the tribe is difficult, but the two genera

are clearly separated when most *Ataxia* species are grouped with genus *Hierochloë*. The putatively hybrid origin of all species in section *Ataxia* but *A. mexicanum* is supported by our results, and more than one transition in spikelet structure is observed throughout the evolution of the subtribe. We recover a scenario of multiple instances of reticulate evolution within the subtribe, and chromosome numbers are inferred for different groups in the Anthoxanthinae. The number of basic chromosome number (*sensu* Cusimano et al., 2012) transitions in the subtribe is uncertain; due to the lack of direct chromosome counts in most species, especially in some key taxa in section *Ataxia*.

Inference of DNA ploidy levels

Our results provide new information on the nuclear DNA content for numerous taxa of the Anthoxanthinae. This subtribe presents a wide range of ploidy levels (Figs. 1, 2), from diploids to high polyploids in both *Anthoxanthum* and *Hierochloë* (e.g. Weimarck, 1971; Murray et al., 2005). The karyological studies on the Eurasian species of *Anthoxanthum* (e.g. Jones, 1964; Hedberg, 1990; Felber-Girard et al., 1996), including some recent measurements of nuclear DNA content verified with chromosome counts (Chumová et al., 2015), allow for the reliable translation of our 2C values to ploidy levels (Table 1, Appendix 4). Our results for *A. alpinum*, *A. aristatum*, *A. ovatum*, *A. maderense*, *A. odoratum* and *A. amarum* were consistent with Chumová et al. (2015), so our samples can be safely assigned to diploids (*A. alpinum*, *A. aristatum*, *A. ovatum*, and *A. maderense*), tetraploids (*A. odoratum*) and 18-ploids (*A. amarum*). We could not obtain data for *A. gracile*, and intrapopulation variation was observed for *A. alpinum* (diploids and tetraploids in population MP68), which is consistent with Felber (1988). The strictly Afro-alpine species *A. nivale* and *A. aethiopicum* were not included in the analyses but they have been studied elsewhere (Hedberg, 1976; Tusiime et al., 2017). Diploids, tetraploids and dodecaploids were detected in the E African mountains (Fig. 1). The translation of 2C-values for the other *Anthoxanthum* species (section *Ataxia*) has to be cautiously undertaken. Given the putative hybrid origin for most species in the section (all but *A. mexicanum*; Pimentel et al., 2013; this work); and considering that the

parental groups (section *Anthoxanthum* and genus *Hierochloë*) have different basic chromosome numbers ($x = 5$ and 7 , respectively), inferring the basic chromosome number for the section might be problematic. The very few chromosome counts in the literature do not fully clarify the problem. *Anthoxanthum japonicum* has 70 chromosomes (Tateoka, 1987), which is compatible with both $x = 5$ and $x = 7$. *Anthoxanthum tongo* presents 40 chromosomes (Spies & Voges, 1988), which would support 5 as the basic chromosome number for the section. It is important to consider however that two very distinct clades with an old divergence (7.5–17.5 Mya in the plastid data, Fig. 15, and 5.2–14.9 Mya in the nuclear data, Figs. 16, S6) can be found in section *Ataxia* and therefore the basic chromosome number could potentially be different. Assuming that 5 is the basic chromosome number for the African clade, *A. dregeanum*, *A. hookeri*, *A. madagascariense* and *A. tongo* correspond to DNA tetraploids and *A. ecklonii* presents diploid and tetraploid populations. Our data regarding *A. tongo* is not consistent with its known chromosome number (Spies & Voges, l.c.), which indicates that this South African endemism is octoploid. It could be that *A. tongo* presents different cytotypes, a common feature in many *Anthoxanthum* species (e.g. Chumová, 2015). However, chromosome counts would be necessary to ascertain the ploidy level of this taxon.

Regarding *Hierochloë*, the DNA content and chromosome numbers of four species occurring in New Zealand (Murray et al., 2005) can be used for the interpretation of our results. The New Zealand species were identified as tetraploids: *H. novae-zelandiae* ($2n = 28$; $2C = 12.54$ pg), hexaploids: *H. equisetata* ($2n = 42$; $2C = 18.10$ pg) and duodecaploids: *H. brunonis*, *H. fusca* and *H. redolens* ($2n = 84$; $2C = 27.55$ – 29.97 pg). According to this, and considering that 7 is the basic chromosome number for the genus, *H. australis*, *H. juncifolia*, *H. odorata* (populations X147 and X148), *H. pusilla* and *H. spicata* correspond to DNA tetraploids; *H. altissima* (population A1), *H. gunckelii*, *H. odorata* (population H112), *H. quebrada*, *H. redolens* and *H. utriculata* are DNA hexaploids, and *H. altissima* (populations A2, A3 and A4) probably corresponds to DNA dodecaploid (Fig. 2). Again, these results should be cautiously interpreted. Most New Zealand species were not included in our phylogenies, and our nuclear topology

(Fig. 16) reveals that *H. fusca*, is nested within the South American *Monoecia* clade (together with some *H. redolens* samples from the North Island of New Zealand; Fig. 16). This result supports our direct translation of nuclear DNA content to ploidy levels in this section [discussed in detail in Lema-Suárez et al. (2017a)]. However, the plastid phylogeny (Fig. 15) reveals an old split between sections *Monoecia* and *Hierochloë* (Miocene; 13.9–27.8 Mya). According to Bhutkar et al. (2008), the likelihood of chromosome transformations that may disrupt the direct relationship between DNA content values and ploidy increases with time. In addition to this, DNA content and ploidy are not always directly correlated, although that is the case in closely related Anthoxanthinae groups (Chumová et al., 2016). The assignment of ploidy level was especially difficult for 4 *Hierochloë* and 1 section *Ataxia* species (*A. mexicanum*, *H. glabra*, *H. occidentalis* and *H. repens*) for which no fresh or recent herbarium material was available. In these taxa, DNA content values do not correspond exactly with ploidy levels (considering $x = 5$ and $x = 7$ for *Anthoxanthum* and *Hierochloë*, respectively). *Anthoxanthum mexicanum* presents 2C values (18.25 pg) similar to what would correspond to an hexaploid. Again, the lack of knowledge of the basic chromosome number in *Ataxia* makes this assignment less reliable. *Hierochloë occidentalis* presents DNA content values (2C = 21.84 pg) that are roughly consistent with its hexaploid nature ($2x = 42$; Smith, 2017). *Hierochloë glabra* and *H. repens* (2C = 8.36 pg and 2C = 8.57 pg) present low DNA content values that would correspond to a diploid plant, but no diploid *Hierochloë* other than *H. australis* has been detected (e.g. Weimarck, 1971). Our *H. australis* samples seem to correspond to tetraploids, although only diploids have been detected to date (Krahulcová, 2003).

Reticulation in the Anthoxanthinae: phylogenetic, morphological and karyological evidence

The putatively hybrid nature of *Anthoxanthum* section *Ataxia* was recognised by Pimentel et al. (2013) based on its conflicting phylogenetic positions and intermediate spikelet structure (Schouten & Veldkamp, 1985). Our results using a bigger representation of the section support this idea (e.g. Figs. 15, 16, S7), but not all lineages display the same behaviour. The ataxiad (*sensu* Connor, 2012) *A. mexicanum* is

recovered as sister to *Anthoxanthum* section *Anthoxanthum* in both topologies and in the multilabelled species tree. Considering this position, it can be assumed that hybridization took place early in the diversification of the Anthoxanthinae, but after the split that originated the *A. mexicanum* lineage in the Early Miocene, which is roughly consistent with Pimentel et al. (2013). It is important to mention, however, that *A. mexicanum* presents paleate and staminate fl florets (*sensu* Connor, 2012), which would suggest that it shares the hybrid nature of all *Ataxia*. The transition (or transitions) in the haploid chromosome number (*sensu* Mayrose et al., 2010) from 7 to 5 is clearly linked to the divergence between genera *Hierochloë* and *Anthoxanthum* that took place between the Early Miocene (plastid data, Fig. 15) and the Late Oligocene (nuclear data, Fig. 16). Our lack of knowledge of the haploid chromosome number in section *Ataxia* (and, more specifically, *A. mexicanum*) prevents us from being more precise. Pohl (1972) indicates that the octoploid central American *A. davidsei* ($2n = 56$; $x = 7$) is closely related to *A. mexicanum*, but that species was not included in our analyses. Two clades including most Asian (+ *A. mexicanum* in the plastid data) and all African species, respectively, can be observed in section *Ataxia*. Assuming $x = 7$ in *A. mexicanum* would mean that the transition between $x = 7$ and $x = 5$ took place at least twice in the subfamily [one for section *Anthoxanthum* and another for the *Ataxia* species with $x = 5$, such as *A. tongo* (Spies & Voges, 1988)]. A similar conclusion is drawn if the nuclear topology of section *Ataxia* is considered (Fig. 16). Transitions in basic chromosome number are rare in the Pooideae (Pimentel et al., 2017), so two independent losses of single chromosomes in one lineage are remarkable. New analyses, including direct chromosome counts in *Ataxia* species (especially *A. mexicanum* and *A. davidsei*) and detailed cytogenetic studies should be conducted to further clarify this issue. The topological position of section *Ataxia* as sister to genus *Hierochloë* in the nuclear phylogeny (Fig. 16) is weakly supported (PPS 0.26), a clear contrast with results from Pimentel et al. (2013), who recovered a well supported relationship using fewer samples. The analysis of the posterior file of trees showed that three different topologies coexist with similar support (Fig. 18). Deep hybridisation events may be obscured by different evolutionary processes (e.g. García et al., 2017),

and concerted evolution is especially significant when using ribosomal nuclear DNA (Álvarez & Wendel, 2003; Small et al., 2004). Concerted evolution might erode the phylogenetic signal that highlights hybridization by eliminating copies inherited by one of the parents (Álvarez & Wendel, 2003). This might also explain the apparent inconsistency between the topological positions of *A. mexicanum* and its ataxiad spikelet structure. Morphological analyses indicate that, despite the intermediate nature of the spikelet structure in section *Ataxia*, this group is closer to *Hierochloë* in a morphological space (eg. Figs. 4A, 4B, 7, 9, 11). Given that both taxa commonly grow in high tropical mountains, convergent evolution might be behind their morphological similarity. Two section *Anthoxanthum* species that also inhabit tropical-alpine environments, *A. nivale* and *A. aethiopicum*, also cluster with *Hierochloë* in morphological analyses (Figs. 4B, 7, 9, 11). This reinforces the idea that convergent evolution is producing morphological similarity among genetically distant groups (e.g. Fuller et al., 2014). The putative involvement of section *Ataxia* species in the origin of at least some polyploid groups within *A. nivale* (Tusiime et al., 2017) might also have a role in this observation.

In his detailed reviews, Connor (2008, 2012) highlights the stability of the spikelet structure in *Anthoxanthum* section *Anthoxanthum* and genus *Hierochloë*. In the former, a complete loss of floral expression happens in the lower florets (f1, f2 *sensu* Connor, 2008), whereas in the latter the lower florets are invariably tristaminate and it is the upper floret (f3 *sensu* Connor, 2012) that shows variability. Uniquely in the genus, South American *Hierochloë* section *Monoecia* displays a loss of male floral expression in the f3 floret; a trait shared by some New Zealand species according to Zotov (1973), although Edgar & Connor (2010) and Connor (2012) describe all New Zealand taxa as andromonoecious. Our phylogenies (Figs. 15, 16, S7) show two main transitions in floral structure throughout the evolution of the tribe: (i) the loss of male floral expression in the lower florets between *Hierochloë* and *Anthoxanthum* section *Anthoxanthum* (20.7 Mya, split between *H. australis* and *Anthoxanthum* in the plastid topology, and 24.2 Mya, split between *Hierochloë* + *Ataxia* in the nuclear phylogeny, respectively); (ii) the loss of male floral expression in the upper floret in the split

between *Hierochloë* section *Monoecia* [+ *H. redolens* (*pro parte*) and *H. fusca* in the nuclear topology and the multilabelled species tree, the latter species not included in plastid analyses] and the remaining species of the genus (19.5 Mya in the plastid phylogeny; nuclear topology unresolved). Introgressive hybridization originating section *Ataxia* has probably disrupted the genetic control of floral expression in the lower florets, generating a new range of spikelet diversity in the section (Schouten and Veldkamp, 1985; Connor, 2012). The role of hybridisation in generating new floral diversity has been detected in different groups of plants (e.g. Stankowski & Streisfeld, 2015). Transitions in floral sex expression have occurred repeatedly and frequently in grasses (Malcomber & Kellogg, 2006). Even among closely related species, gains and losses of unisexuality (and genetically-controlled sterility) are common, and more than 6 independent transitions have been detected in some genera (e.g. Kinney et al., 2003). All studies conducted to date indicate that there is not a single sex-determining pathway in the grasses, but they often are lineage-specific (e.g. Zaitchik et al., 2000). In addition to this, male and female organs usually are controlled by different pathways, and multiple gene groups are involved in sex expression (Malcomber & Kellogg, 2004, 2006; Reinheimer et al., 2006). Little is known about sex determination in multiple-flowered taxa in the Pooideae such as the Anthoxanthinae, but anatomical and transcriptome studies in this group clearly look promising.

Other reticulation events were detected in shallower levels of the phylogeny, especially in the group with the highest resolution, *Anthoxanthum* section *Anthoxanthum*. Our topology was entirely consistent with Chumová et al. (2017) and Tusiime et al. (2017) when specimens with different positions in the plastid and nuclear topologies were removed (Fig. S2, S5). In this paper, the “perennial diploid taxon” referred to in Chumová et al. (2017), and characterised using exclusively karyological traits, is included in *Anthoxanthum ovatum* Lag. The evolutionary and taxonomic structure in section *Anthoxanthum* has been thoroughly discussed elsewhere (e.g. Pimentel et al., 2007; Pimentel et al., 2013; Chumová et al., 2015, 2017). We will just add that our results confirm the several origins of the tetraploid *Anthoxanthum odoratum* L. (Pimentel et al., 2013) and they also indicate an autopolyploid origin for the high polyploid Iberian

Anthoxanthum amarum Brot.

The lower resolution and number of specimens used prevents us from observing clear cases of reticulation in section *Ataxia* and genus *Hierochloë*. In *Ataxia*, only one sample (*A. hookeri* MMR H22, Appendix 1) is recovered in a different supported position in the plastid and nuclear topologies (Figs. 15, 16, S3, S6). As regards *Hierochloë*, only *H. redolens* from New Zealand North Island (*H. redolens* NZL CHR1) is placed differently in both topologies (Figs. 15, 16, S1, S4). This sample shows affinity with South American *Hierochloë* in the nuclear topology and with other *Hierochloë* from New Guinea specimens in the plastid tree. In the multilabelled species tree has the same position that in the nuclear topology, accompanied by *H. fusca* (Fig. S7). The biogeographical affinities of the different groups of Anthoxanthinae are discussed in the next section.

Biogeographic patterns in subtribe Anthoxanthinae

Biogeographical patterns in the Anthoxanthinae are obscured by low statistical support in some parts of the phylogeny and by the differing plastid and nuclear topologies. This fact discourage the use of most phylogenetic biogeography methods, which assume trees that are completely bifurcating, without unsupported nodes or polytomies (e.g. Yu et al., 2015). For this reason, we infer biogeographic patterns from the direct observation of the obtained trees and we compare our results to published data about the origin and the relationships among different Floras of which subtribe Anthoxanthinae is part.

Different processes probably explain the current distribution of the subtribe in the northern and southern Hemispheres. Distribution areas (Fig. 3 of the general introduction of this thesis) and phylogenetic relationships (Figs. 15, 16) indicate that long distance dispersal has been prevalent among the Anthoxanthinae taxa growing in the Southern Hemisphere and tropical mountains, whereas other processes are responsible for the current distribution of the subtribe in temperate areas. Similar patterns have been observed for many other plant groups (e.g. Sanmartín & Ronquist,

2004; Merckx et al., 2015). Long distance dispersal is seldom necessary to explain the current distribution of species from temperate-cold areas of the Northern Hemisphere [e.g. *Anthoxanthum* section *Anthoxanthum* (Figs. S2, S5) and genus *Hierochloë* (Figs. S1, S4)]. Contiguous (or overlapping) distribution areas (Appendix 1) generally correspond to phylogenetically closely related taxa (e.g. Eurosiberian *Hierochloë*, Figs. S1, S4, and Mediterranean *Anthoxanthum* section *Anthoxanthum*, Figs. S2, S5). The observed pattern is consistent with post-glacial colonization, which shapes the distribution of many boreal plants (e.g. Taberlet et al., 1998) and was already detected in *Anthoxanthum* (Pimentel & Sahuquillo, 2007). Young age and lack of phylogenetic and morphological (Figs. 3, 4A, 4B, 7, 9, 11; Pimentel et al., 2007) differentiation (most taxa are unresolved or not monophyletic) are compatible with recent dispersal within well differentiated geographic units in the Anthoxanthinae (Figs. 15, 16).

As regards the origin of the three main taxonomic groups analysed, our plastid phylogeny (Fig. 15) suggests that *Anthoxanthum* was formed from *Hierochloë*-like ancestors through the loss of male floral expression in florets f1 and f2 (*sensu* Connor, 2012) in the Early Miocene (20.9 Mya, HPD 15–26.9 Mya). The sister relationship between *Anthoxanthum* and *H. australis*, the only diploid species of the genus (but see Appendix 4), together with the high diversity of *Anthoxanthum* section *Anthoxanthum* in and around the Mediterranean Basin suggests that these ancestors probably grew in western Eurosiberia. *Hierochloë australis* currently grows from Italy, the Balkans and Romania to the South northwards to Finland and European Russia (e.g. Tutin, 1980). The position of this taxon in the nuclear phylogeny is unsupported. The diversification and spread of *Anthoxanthum* in the Mediterranean Basin has been thoroughly studied in the past (e.g. Chumová et al., 2017) but it is important to mention that our results confirm the close relationship between western Mediterranean and Macaronesian samples (Figs. S2, S5), common to many plant groups (e.g. Díaz-Pérez et al., 2012). The diversification of *Anthoxanthum* from the Late Miocene to the Pleistocene is consistent with what has been observed in other grasses (Strömberg, 2005; Hoffmann et al., 2013; Minaya et al., 2017). This fast diversification in the family has been attributed to the climatic transformations of the Late Miocene onwards (Bruch et al., 2007).

Although the position of section *Ataxia* is unclear especially in the nuclear topology, a few general patterns can be observed. Regardless of whether the hypothesis of a hybrid origin for Section *Ataxia* is correct, an event of long distance dispersal to Central or northern South America has to be inferred. The source and age of such migration is unclear. In the plastid lineage (Figs. 15, S3), *A. mexicanum* is nested with E Asian *Ataxia* species, which would suggest a connexion between both areas. The high-altitude northern Andean flora (*A. mexicanum* is a tropical-alpine plant; Pohl, 1972) is a mosaic of elements with different geographic affinities (e.g. Luebert & Weigend, 2014), but connections with Oceania and E Asia are scarce (Luebert & Weigend, 2014). When they exist they are older (Paleocene-Eocene; Biffin et al., 2011; Knopf et al., 2012; Sauquet et al., 2012) than our estimated age for *A. mexicanum*. The nuclear topology recovers an older *A. mexicanum* (19 Mya; HPD 13.1–25.7 Mya), sister to the Eurasian + East African section *Anthoxanthum*. Direct connexions between the western Palearctic and the high altitude northern Andean Floras have not been discovered yet; however, the Atlantic Land Bridge communicated the Palearctic and the Nearctic during the Early Cenozoic and (discontinuously) up to the late Miocene (Denk et al., 2010). Nearctic elements are especially common in Andean high altitude floras (Luebert & Weigend, 2014); but no section *Anthoxanthum* or *Ataxia* taxa currently grow in North America (Allred & Barworth, 2007). Four *Hierochloë* species present a partially or totally North American distribution (Allred & Barworth, 2007), but they are unrelated to *A. mexicanum*. New studies including cytogenetic and molecular analyses are needed to clarify the evolutionary history of this intriguing American species.

Section *Ataxia* is better resolved in the nuclear (Fig. S6) than in the plastid phylogeny (Fig. S3). In both cases the basic structure is similar, with well separated African (+ Asian) and E Asian clades. The split between both groups was dated back to the Late Miocene in all analyses. The plastid topology recovers a well supported sister relationship between an E Asian *Anthoxanthum hookeri* Rendle sample (*A. hookeri* MMR H22; Appendix 1) and all African taxa (unsupported in the nuclear analyses). An East Asian origin had already been suggested for the African *Ataxia* (Pimentel et al., 2013). The better supported nuclear phylogenetic tree (Fig. S6) shows a close relationship

between *A. ecklonii* (growing from the Eastern Cape in South Africa to Malawi) and *A. madagascariense* (Madagascar endemism). A triple connexion between East Asia, Madagascar and South Africa has been discovered for different plant genera (Warren et al., 2010). *Anthoxanthum ecklonii* is not monophyletic in the topologies, which may be related to the high variation this taxon presents as regards DNA content (Appendix 4). Some *A. nivale* specimens (section *Anthoxanthum*) cluster with section *Ataxia* in the plastid data. This particular reticulation event was thoroughly discussed in Tusiime et al. (2017). All species in the “Asian” clade of *Ataxia* but *Anthoxanthum horsfieldii* (Kunth.) Mez. are monophyletic (Fig. S6). Splits within this group of samples are relatively old, even if they belong to the same taxon (e.g. split between Chinese and Burmese samples of *A. hookeri*, crown age 4.5 Mya; HPD 1.5–7.4 Mya; nuclear topology, Fig S6). A Pliocene origin for eastern Himalayas subnival species such as *A. hookeri* is consistent to what has been observed for other taxa with similar distribution (Luo et al., 2016).

Inferring biogeographic patterns for genus *Hierochloë* is hampered by the low resolution recovered in most clades, especially in the nuclear phylogenetic tree. Different monophyletic, highly supported geographic groups can be established in both topologies, although the composition is not always identical (Figs. 15, 16, S1, S4): the southern American section *Monoecia* (Figs. S1A, S4A), an East Asian + Australian and New Zealand clade (Figs. S1B, S4B), an East Asian group (Figs. S1C, S4C), a large Holarctic clade (Figs. S1D, S4D) and a poorly supported (PPS 0.83) North American + New Guinea + New Zealand group (Figs. S1E, S4E). The relationships among the groups in the nuclear tree are completely unresolved, so the plastid topology will be mostly used to discuss their affinities. An old origin is recovered for the Andean section *Monoecia* (stem age Early Miocene, 20.9 Mya; HPD 13.9–27.8; crown age Mid-Miocene, 12 Mya; HPD 5.9–19.3). This group is typically characterised by its monoecious inflorescence, although the inclusion of some New Zealand samples in the section in the nuclear phylogeny (Fig. 16, S4) would indicate a (possibly secondary) transition to andromonoecism (Edgar & Connor, 2010; Connor, 2012; but see Zotov, 1973). The first species to diverge within this group is the Fuegian *H. pusilla*, which is

consistent with a generally older origin for southern Andean species as compared to central or northern Andean taxa (Doan, 2003; Luebert & Weigend, 2014). Northwards colonization of the Andes took place, according to our nuclear data (Fig. S4), between the Late Miocene (crown age of the central to northern Andean section *Monoecia* species; 6.4 Mya; HPD 2.9–10.2) and the Pleistocene. Our dating analyses of *Monoecia* species are consistent with current knowledge on the uplift of the Andes system, a complex process that displays a remarkable regional heterogeneity (e.g. Blisniuk et al., 2005; Bayona et al., 2008). Thus, the uplift of the southern Andes was finished by the Mid-Miocene (16.5 Mya; Blisniuk et al., 2005), whereas that of the central and northern Andes is younger and had different pulses in the Late Miocene and the Pleistocene (Luebert & Weigend, 2014). The taxonomy and evolution of section *Monoecia* is thoroughly studied in Lema-Suárez et al. (2017a).

The split between South American *H. redolens* (*H. redolens* ARG H177; Appendix 1) and New Zealand *H. redolens* + *H. fusca* (nuclear data; Fig. S4) is dated back to the Late Pliocene - Early Pleistocene. The plastid tree failed to detect any connection between New Zealand and South America. Our nuclear phylogeny indicates that these New Zealand accessions probably have an Andean origin, whereas other *Hierochloë* taxa from New Zealand show different affinities based on nuclear (*H. equisetata*, *H. novae-zelandiae*) or plastid (*H. redolens*; *H. redolens* NZL CHR3, *H. redolens* NZL CHR2, not represented in our nuclear tree) data, with variable support. *Hierochloë fusca* and *H. redolens* grow in low to mid-altitude areas near the coast, whereas *H. equisetata* and *H. novae-zelandiae* are alpine plants (Edgar & Connor, 2010). Different researchers have highlighted the “southern connection” between the South American and New Zealand Floras (e.g. Darwin, 1859; Sanmartín & Ronquist, 2004). This similarity however, is not homogeneous and it is highest in coastal plants, whereas alpine and forest plants usually present other, mostly Asian and Palearctic, geographic affinities (Ezcurra et al., 2008); *Hierochloë* seems to follow that pattern. Our results also suggest several entries at different times for *Hierochloë* into New Zealand. The South American-related samples (*H. fusca* and *H. redolens* *H. redolens* NZL CHR1; Appendix 1) are much younger than the other taxa represented in our nuclear phylogeny (Late Pliocene-Pleistocene vs. Late

Miocene; Fig. S1D). Interestingly, plastid topologies (Fig. S1E) recover an old (Late Miocene) origin for *H. redolens* as well (*H. fusca* is not represented in the plastid tree). Ezcurra et al. (2008) suggest a recent transoceanic dispersal for many coastal species in New Zealand, which again is consistent with our (nuclear) results. *Hierochloë* (mostly *H. redolens*) currently grows in numerous Subantarctic Islands including Tierra de Fuego, Malvinas, Auckland and Campbell Islands (e.g. De Paula, 1975; Johnson & Campbell, 1975; Edgar & Connor, 2010). Little can be said about the vectors for dispersal, but Zotov (1973) suggested that birds were involved in the dispersal of *H. fusca*.

The case of *H. redolens* in New Zealand is particularly interesting, although the low support recovered in our nuclear topologies renders it difficult to examine. Only one sample was included in both the plastid and the nuclear tests (*H. redolens* NZL CHR1; Appendix 1) and the (supported) affinities recovered were different, with Papuan samples in the plastid topology and with section *Monoecia* accessions in the nuclear tree (Fig. S4D). Other New Zealand *H. redolens* samples (from the South Island and the Chatham Islands; Appendix 1) included in the plastid phylogenetic tree clustered with Australian (*H. rariflora*) and East Asian (*H. flexuosa*) species, but these samples could not be used in the nuclear analyses. It is interesting that the crown age of these samples (Late Miocene; 6.2 Mya; HPD 0.3–9.5 Mya) is similar to the one obtained for the *H. equisetata* and *H. novae-zelandiae* clade in the nuclear tree (5.7 Mya; HPD 1.3–9.2), whereas *H. fusca* and *H. redolens* (*H. redolens* NZL CHR1) have a much more recent divergence. A connection between the *H. redolens* samples (*H. redolens* NZL CHR3 and *H. redolens* NZL CHR2) and section *Monoecia* in the nuclear phylogeny would indicate a putative event of reticulation for *H. redolens* in New Zealand, but we could not amplify nuclear regions from these accessions. However, this hypothesis would explain some observations on *H. redolens*. A hybrid background could explain the different floral structure observed in *H. redolens* in South America and New Zealand. It could also account for the different ages obtained for the plastid and nuclear lineages (if the introgression event took place between an old, Asia-related New Zealand lineage and a recently arrived South American lineage). Finally, this secondary contact would

contribute to explain the high morphological diversity found for *H. redolens* in the tropics and the Southern Hemisphere (Schouten & Veldkamp, 1985; Edgar & Connor, 2012). Secondary contacts between genetically differentiated lineages in the Anthoxanthinae have already been hypothesized for other groups (Tusiime et al., 2017; Lema-Suárez et al., 2017a). New molecular analyses including more markers and more specimens should be conducted to check the merits of this hypothesis. The hexaploid nature of all *H. redolens* specimens studied do far (e.g. Murray et al., 2005; Appendix 4), together with their protogynous, duodichogamous character (Edgar & Connor, 2010) makes hybridisation likely.

The Holarctic clade observed in the plastid and (to a large extent) in the nuclear topologies (Figs. S1, S4) includes several morphologically similar, often non monophyletic species (especially the widely distributed alpine-boreal *H. odorata* and *H. repens*). The sister relationship recovered between this clade and an East Asian one including *H. flexuosa* and *H. laxa* from the temperate Himalayas (N India and Afghanistan) is consistent with Kadereit et al. (2008) and Hou et al. (2015). These authors observed a direct link between the Himalayas and boreal and alpine areas of Eurasia. The split between the clades (plastid data) took place in the Late Miocene (11.8 Mya; HPD 6.4–17.1 Mya), a time of active diversification in many Himalayan plant groups (e.g. Zhang et al., 2014). The two clades described above are sister to a third one including *H. flexuosa* from Nepal, *H. redolens* from New Zealand (discussed above) and the Australian *H. rariflora* (distributed in Victoria, New South Wales and Tasmania), but the low support of the relationship prevents us from drawing clear conclusions. An intriguing but poorly supported group (PPS 0.83) encompassing the North American endemism *H. occidentalis* sister to a clade with New Zealand and New Guinea accessions of *H. redolens* and *H. angustifolia* is also found in the phylogeny, but its position is uncertain.

Taxonomic assessment of the Anthoxanthinae

The taxonomic status of genera *Anthoxanthum* and *Hierochloë* has been thoroughly discussed throughout the last decades (e.g. Schouten & Veldkamp, 1985; Connor, 2008,

2012), but remains an open question due to the different interpretations of morphological variability in the Anthoxanthinae (e.g. Schouten & Veldkamp, 1985). Different sources of information must be combined in order to decide the right taxonomic arrangement for a group (Stuessy, 2009), although each data type has its own drawbacks, which at times become evident in this subtribe. It is also important to stress the dynamic nature of taxonomy, since new information needs to be incorporated as it is generated in order to have useful natural classification systems (Stuessy, 2009). The main element obscuring taxonomic relationships in the Anthoxanthinae is reticulation affecting not just different elements within a genus (e.g. Weimarck, 1971; Pimentel et al., 2013; Chumová et al., 2017; this work), but also across genera (e.g. Pimentel et al., 2013; Tusiime et al., 2017, this work). These introgression events, which took place in different lineages and in distant geographic areas, had morphological consequences that can still be detected. The intermediate floral structure in *Ataxia* is the most conspicuous case, but our analyses also detect a morphological affinity between *A. aethiopicum* and *A. nivale* (section *Anthoxanthum*) samples with a double hybrid background (Tusiime et al., 2017) and *Hierochloë* (Figs. 4B, 7, 9). Karyological variability (Appendix 4) is also problematic from a taxonomic perspective [especially the existence of different basic chromosome number *sensu* Mayrose et al. (2010) in the subtribe]. The lack of karyological information in section *Ataxia* hampers the analysis of the chromosomal evolution in the Anthoxanthinae. Recent divergence in different clades (e.g. Figs. S1–6) and the likely effect of convergent evolution in different distantly related groups of taxa (e.g. *H. pusilla* and *H. pauciflora*; Fig. 6) further complicates making taxonomic decisions in the subtribe.

Morphological analyses (e.g. Figs. 4A, 4B, 7, 9, 11) reveal clear differences between *Anthoxanthum* section *Anthoxanthum* and *Hierochloë*, with all section *Ataxia* specimens clustering with the latter (also some E African section *Anthoxanthum* specimens, see above). Molecular data reveal different placements for section *Ataxia* (Figs. 15, 16), but only the plastid-based sister relationship between sections *Ataxia* and *Anthoxanthum* is supported, whereas three topologies with similar support are revealed in nuclear tests (Figs. 16, 17). Our molecular results are in conflict with our morphological tests, but

they are consistent with the observations by Connor (2008, 2012), who conducted a much more thorough study on the floral structure of *Hierochloë* and *Anthoxanthum*. According to Connor (2012), aspects such as the presence of lodicules, the opening of the anthoecium and the relative size of the different floral pieces characterise the genera. *Hierochloë* presents a constant andromonoecism broken by the dioecious section *Monoecia*, whereas *Anthoxanthum* has a more variable floral structure. The difference between our morphological analyses and Connor (2012) might be explained by decoupling between floral and vegetative traits in plants (Armbruster et al., 1999; Ashman & Majetic, 2006). Higher selective pressure in floral organs often leads to a lack of covariance between floral and vegetative traits, which are allowed to vary more randomly (Ashman & Majetic, 2006). Considering all the above, we support Connor's (2008, 2012) view that the two genera should be kept separate and should be characterized using floral structure traits. In our view, occasional hybridization across the generic line does not justify their merging. More karyological studies including *Ataxia* specimens are needed to ascertain our conclusion.

The taxonomy of *Anthoxanthum* section *Anthoxanthum* and *Hierochloë* section *Monoecia* species have been discussed elsewhere (e.g. Pimentel et al., 2007, 2010; Chumová et al., 2017; Lema-Suárez et al., 2017a, b), and our results concerning those groups are completely consistent. As regards species within genus *Hierochloë* section *Hierochloë* and *Anthoxanthum* section *Ataxia*, our results reveal a scenario of incomplete morphological differentiation combined with the potential effect of convergent evolution. This is in agreement with the findings of different researchers who studied particular groups within the sections (Stapf, 1898-1900; Weimarck, 1971; Allred & Barkworth, 2007). Figures 5, 6, 8 and 10 show that the complete isolation in the morphological space called for by the phenetic species concept (*sensu* Soltis et al., 2007) is not achieved using macromorphological data. Despite this, different groups can be observed in some of the plots (Figs. 6, 10). A group including *H. pauciflora* and *H. pusilla* can be distinguished based on macromorphological quantitative data, as can groups including *H. alpina*, *H. glabra* and *H. occidentalis*. The remaining species overlap in the morphological space generated. When species of section *Ataxia* are included

(Figs. 4A, 4B, 7, 9, 11) they are completely intermingled with *Hierochloë*. Macromorphological qualitative traits (Fig. 7) offer less resolution than the quantitative analyses. Correspondence between our morphological analyses and phylogenetic trees is quite high, since the above-mentioned species mentioned above tend to constitute well supported clades in the topologies (e.g. Figs. 15, 16), whereas the remaining taxa are not generally monophyletic. The morphological affinity between *H. pauciflora* and *H. pusilla* is probably due to convergent evolution, since they present entirely different molecular affinities but inhabit similar environments. Molecular and micromorphological results (Figs. 12, 13, 14, 15, 16) clearly support their taxonomical status (Weimarck, 1971; De Paula, 1975). *Hierochloë*, *alpina*, *H. australis*, *H. glabra* and *H. occidentalis* are also supported as species based on macro- and micromorphological traits (Figs. 10, 12, 13). As regards the remaining taxa, new analyses, molecular and morphological, should be conducted to ascertain their status. However, our results indicate that the specific rank is often untenable (*H. odorata* - *hirta* complex, *H. altissima* - *gunckelii* - *spicata* - *utriculata* i.e. *H. redolens* complex *sensu* Lema-Suárez et al., 2017). Micromorphological data (Figs. 11, 12, 13) look promising for *Hierochloë* (and *Ataxia*) taxonomy (Villalobos & Finot, 2016; Lema-Suárez et al., 2017a), and new analyses assessing the influence of environmental data on leaf morphology should be conducted. Different studies in the Anthoxanthinae and other groups of grasses suggest that that may well be the case (e.g. Pimentel et al., 2010).

CONCLUSIONS

Cytometry analyses reveal a subtribe with high karyological variability linked to a high frequency of reticulation in different lineages. Direct inference of ploidy levels from DNA content values is feasible in some groups where a lot of karyological information is available. Direct chromosome counts are needed especially in groups that are less well understood and with an ambiguous haploid base number, such as *Anthoxanthum* section *Ataxia*.

Reticulation and hybridization are common in subtribe Anthoxanthinae, both within and between genera. New examples are presented in this work and the morphological consequences of some reticulation events are discussed. Reticulation event obscures the taxonomic signal in both morphological and molecular data.

Long distance migration is dominant in tropical areas and the southern Hemisphere, whereas migration among adjacent region seems to be prevalent in the northern Hemisphere.

Different clades in the phylogeny of the Anthoxanthinae have origins that are consistent with the uplifting of different mountain areas, particularly the Himalayas and the Andes. *Hierochloë* seems to follow the common pattern of New Zealand plants, whereby coastal species often have younger origins linked to long distance dispersal from South America, whereas alpine plants usually have older northern Hemisphere affinities. New analyses are needed to ascertain this last hypothesis.

Our results support keeping *Anthoxanthum* and *Hierochloë* as different entities, although numerical taxonomy tests indicate a closer morphological similarity between *Anthoxanthum* section *Ataxia* and *Hierochloë*. Few *Hierochloë* species as currently defined are consistent with the phenetic species concept.

Low resolution in our phylogenetic trees is a major hindrance to analyse the evolution and biogeography of this group, and it has prevented us from applying statistical biogeography methods. New molecular markers should be used in order to build on this study.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to R. Lorenzo, L. Mota and D. Tavares for their help and advice in the lab. We thank D. García San León (SANT Herbarium) who arranged and managed loans from different institutions. The curators at CONC, K, M, MA, PH, SANT, UPS and US are thanked for those loans, especially W. Chen, A.P. Clark, R. Duque-Thues,

H.J. Esser, A. Freire-Fierro, A. Marticorena, J. Palmer, C. Smith, M.S. Toner, M. Vorontsova and M. Xanthos. G. Holligsworth (Landcare Research, New Zealand) provided some sequences and information on New Zealand plants. The late Dr H.E. Connor (University of Otago, New Zealand) kindly sent us his detailed measurements of floral organs in the Anthoxanthinae. This work was supported by grants from the Spanish Ministry for Science and Technology (CGL2009–12955–C02–02). G.E. was supported by MINECO grant MTM2014-52876-R and by the Xunta de Galicia (Grupos de Referencia Competitiva ED431C-2016-015 and Centro Singular de Investigación de Galicia ED431G/01), all of them through the ERDF. I.L. was supported by grants from the Universidade da Coruña (Inditex-UDC) and Grupo de Investigación en Biología Evolutiva (GIBE, GRC2014/050).

REFERENCES

- Adler D, Murdoch D. 2016.** rgl: 3D Visualization Using OpenGL. R package version 0.96.0. <https://CRAN.R-project.org/package=rgl>.
- Aliscioni SS, Ospina JC, Gomiz NE. 2016.** Morphology and foliar anatomy of *Setaria s.l.* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) and its taxonomical significance. *Plant Systematics and Evolution* **302**: 173–185.
- Allred KW, Barkworth ME. 2007.** *Anthoxanthum* L. and *Hierochloë* R.Br. In: Barkworth ME, Capels KM, Long S, Anderton LK, Piep MB. eds. *Flora of North America* vol. XXIV. New York: Oxford University Press, pg. 758–764.
- Almeida-Pinheiro de Carvalho MA, Wilcock CC, Marques dos Santos TM, Vale-Lucas IC, Teixeira-Ganança JF, Franco E, Thangadurai D, Muralid-Hara-Rao D, Freitas-Sousa D. 2004.** A review of the genus *Semele* (Ruscaceae) systematics in Madeira. *Botanical Journal of the Linnean Society* **146**: 483–497.
- Álvarez I, Wendel JF. 2003.** Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **29**: 417–434.
- Anderson MJ. 2001.** A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* **26**: 32–46.
- Anton AM, Zuloaga FO. 2012.** *Flora Argentina – Flora Vasculare de la República Argentina*. Volume 3 (II). *Monocotyledoneae. Poaceae: Pooideae*. Córdoba: Gráficamente Ediciones.
- Armbruster WS, Di Stilio VS, Tuxill JD, Flores TC, Velasquez Runk JL. 1999.** Covariance and Decoupling of Floral and Vegetative Traits in Nine Neotropical Plants: A Re-Evaluation of Berg's Correlation-Pleiades Concept. *American Journal of Botany* **86**: 39–55.
- Ashman TL, Majetic CJ. 2006.** Genetic constraints on floral evolution: a review and evaluation of patterns. *Heredity* **96**: 343–352.
- Bayona, G., Cortes, M., Jaramillo, C., Ojeda, G., Aristizabal, J., Reyes-Harker, A., 2008.** An integrated analysis of an orogen-sedimentary basin pair: latest Cretaceous–Cenozoic evolution of the linked Eastern Cordillera orogen and the Llanos foreland basin of Colombia. *Geological Society of America Bulletin*. **120**: 1171–1197.
- Bendiksby M. 2011.** Molecular phylogeny, taxonomy, and historical biogeography of Lamiaceae subfamily Lamioideae, including surveys of allopolyploid speciation in two Eurasian genera, *Galeopsis* and *Lamium*. PhD Thesis, University of Oslo, Norway.
- Besnard G, Christin PA, Malé PJG, Coissac E, Ralimanana H, Vorontsova MS. 2013.** Phylogenomics and taxonomy of *Lecomtelleae* (Poaceae), an isolated panicoid lineage from Madagascar. *Annals of Botany* **112**: 1057–1066.
- Bhutkar A, Schaeffer SW, Russo SM, Xu M, Smith TF, Gelbart WM. 2008.** Chromosomal rearrangement inferred from comparisons of 12 *Drosophila* genomes. *Genetics* **179**: 1657–1680.

- Biffin E, Conran JG, Lowe AJ. 2011.** Podocarp evolution: a molecular phylogenetic perspective. *Smithsonian Contributions to Botany* **95**: 1–20.
- Blanco-Pastor JL, Vargas P, Pfeil BE. 2012.** Coalescent simulations reveal hybridization and incomplete lineage sorting in Mediterranean *Linaria*. *PLOS ONE* **7(6)**: e39089. doi: 10.1371/journal.pone.0039089.
- Blisniuk PM, Stern LA, Chamberlain CP, Idleman B, Zeitler PK. 2005.** Climatic and ecologic changes during Miocene surface uplift in the southern Patagonian Andes. *Earth Planetary Science Letters* **230**: 125–142.
- Bouckaert R, Heled J, Kühnert D, Vaughan T, Wu CH, Xie D, Suchard MA, Rambaut A, Drummond AJ. 2014.** BEAST2: A software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLOS Computational Biology* **10**: e1003537.
- Bouckaert R, Heled J, Kühnert D, Vaughan T, Wu CH, Xie D, Suchard MA, Rambaut A, Drummond AJ. 2014.** BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLoS Computational Biology* **10(4)**: e1003537. doi: 10.1371/journal.pcbi.1003537.
- Bouckaert RR, Heled J. 2014.** DensiTree 2: Seeing Trees Through the Forest. doi: <http://dx.doi.org/10.1101/012401>.
- Bruch AA, Uhl D, Mosbrugger V. 2007.** Miocene Climate in Europe — Patterns and Evolution — a first synthesis of NECLIME. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* **253**: 1–7.
- Cerros-Tlatilpa R, Travis Columbus J, Barker NP. 2011.** Phylogenetic relationships of *Aristida* and relatives (Poaceae, Aristidoideae) based on non coding chloroplast (*trnL-F*, *rpl16*) and nuclear (ITS) DNA sequences. *American Journal of Botany* **98**: 1868–1886.
- Chumová Z, Krejčíková J, Mandáková T, Suda J, Trávníček P. 2015.** Evolutionary and taxonomic implications of variation in nuclear genome size: lesson from the grass genus *Anthoxanthum* (Poaceae). *PLOS ONE* **10**: e0133748.
- Chumová Z, Mandáková T, Trávníček P. 2016.** Are B-chromosomes responsible for the extraordinary genome size variation in selected *Anthoxanthum* annuals? *Plant Systematics and Evolution* **302**: 731–738.
- Chumová Z, Závěská E, Mandáková T, Krak K, Trávníček P. 2017.** The Mediterranean: the cradle of *Anthoxanthum* (Poaceae) diploid diversity. *Annals of Botany* **120**: 285–302.
- Clayton WD, Vorontsova MS, Harman KT, Williamson H. 2016.** *GrassBase—The Online World Grass Flora*. Kew: Royal Botanic Gardens Kew. <http://www.kew.org/data/grasses-db.html>.
- Condamine FL, Nagalingum NS, Marshall CR, Morlon H. 2015.** Origin and diversification of living cycads: a cautionary tale on the impact of the branching process prior in Bayesian molecular dating. *BMC Evolutionary Biology* **17**: 15–65. doi: 10.1186/s12862-015-0347-8.
- Connor HE, Renvoize SA. 2009.** *Hierochloe quebrada* (Poaceae), a new species from Peru and notes on floral biology in South American species. *Kew bulletin* **64**: 727–734.
- Connor HE. 2008.** Floral biology of Australian species of *Hierochloe* (Gramineae). *Australian Journal of Botany* **50**: 166–176.

- Connor HE. 2012.** Flowers and floral biology of the holy grasses (*Hierochloe* and *Anthoxanthum*: Aveneae, Gramineae). *Flora* **207**: 323–333.
- Consaul LL, Gillespie LJ, Waterway M. 2010.** Evolution and polyploid origins in North American Arctic *Puccinellia* (Poaceae) based on nuclear ribosomal spacer and chloroplast DNA sequences. *American Journal of Botany* **97**: 324–336.
- Cusimano N, Sousa A, Renner SS. 2012.** Maximum likelihood inference implies a high, not a low, ancestral haploid chromosome number in Araceae, with a critique of the bias introduced by “x”. *Annals of Botany* **109**: 681_692 doi: 10.1093/aob/mcr302.
- Darwin C. 1859.** *On the Origin of species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London: John Murray (ed.).
- De Paula ME. 1975.** Las especies del género *Hierochloë* (Gramineae) de Argentina y Chile. *Darwiniana* **19**: 422–457.
- Denk T, Grimsson F, Zetter R. 2010.** Episodic migration of oaks to Iceland – Evidence for a North Atlantic ‘land bridge’ in the latest Miocene. *American Journal of Botany*. **97**: 276–287.
- Devesa JA. 1992.** *Anatomía foliar y palinología de las gramíneas extremeñas*. Badajoz: Universidad de Extremadura.
- Díaz-Pérez A, Sharifi-Tehrani M, Inda LA, Catalán P. 2014.** Polyphyly, gene-duplication and extensive allopolyploidy framed the evolution of the ephemeral *Vulpia* grasses and other fine-leaved Loliinae (Poaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **79**: 92–105.
- Díaz-Pérez AJ, Sequeira M, Santos-Guerra A, Catalán P. 2012.** Divergence and biogeography of the recently evolved Macaronesian red *Festuca* (Gramineae) species inferred from coalescence-based analyses. *Molecular Ecology* **21**: 1702–1726. doi: 10.1111/j.1365-294X.2012.05495.x.
- Doan TM. 2003.** A south to north biogeographic hypothesis for Andean speciation: evidence from the lizard genus *Proctoporus* (Reptilia, Gymnophthalmidae). *Journal of Biogeography* **30**: 361–374.
- Doležel J, Bartoš J, Voglmayr H, Greilhuber J. 2003.** Nuclear DNA content and genome size of trout and human. *Cytometry* **51**: 127–128.
- Drummond AJ, Bouckaert R. 2015.** *Bayesian Evolutionary Analysis with BEAST*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Dufrene M, Gathoye JL, Tyteca D. 1991.** Bio-statistical studies on western European *Dactylorhiza* (Orchidaceae): the *D. maculata* group. *Plant Systematics and Evolution* **175**: 55–72.
- Dwivedi B, Gadagkar SR. 2009.** Phylogenetic inference under varying proportions of indel induced alignment gaps. *BMC Evolutionary Biology* **9**: 211.
- Edgar E, Connor HE. 2010.** *Flora of New Zealand* vol. V. 2nd edition. Lincoln: Manaaki Whenua Press.
- Edgar RC. 2004.** MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* **32**: 1792–1797.

- Ezcurra C, Bacala N, Wardle P. 2008.** Floristic Relationships Among Vegetation Types of New Zealand and the Southern Andes: Similarities and Biogeographic Implications. *Annals of Botany* **101**: 1401–1412.
- Felber F. 1988.** Distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s.l. en France et dans les régions limitrophes. *Bulletin de la Société Botanique de la France*. **135**: 218–293.
- Felber-Girard M, Felber F, Buttler A. 1996.** Habitat differentiation in a narrow hybrid zone between diploid and tetraploid *Anthoxanthum alpinum*. *New Phytologist* **133**: 531–540.
- Fox J, Bouchet-Valat M. 2016.** Rcmdr: R Commander. R package version 2.3–1. <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Misc/Rcmdr/>.
- Fox J. 2005.** The R Commander: A Basic Statistics Graphical User Interface to R. *Journal of Statistical Software* **14(9)**: 1–42.
- Fox J. 2016.** Rcmdr Misc: R Commander Miscellaneous Functions. R package version 1.0-5. <https://CRAN.R-project.org/package=RcmdrMisc>.
- Fox J. 2017.** *Using the R Commander: A Point-and-Click Interface to R*. Boca Raton FL: Chapman and Hall/CRC Press.
- Fuller DQ, Denham T, Arroyo-Kalin M, Lucas L, StevensChJ, Qin L, Allaby RG, Purugganan MD. 2014.** Convergent evolution and parallelism in plant domestication revealed by an expanding archaeological record. *PNAS* **111(17)**: 6147–6152.
- Galbraith DW, Harkins KH, Maddox JM, Ayres NM, Sharma DP, Firoozabady E. 1983.** Rapid flow cytometric analysis of the cell cycle in intact plant tissues. *Science* **220**: 1049–1051.
- Galley CA, Linder HP. 2007.** The phylogeny of the *Pentaschistis* clade (Danthonioideae, Poaceae) based on chloroplast DNA, and the evolution and loss of complex characters. *Evolution* **61**: 864–884.
- García N, Folk RA, Meerow AW, Chamala S, Gitzendanner MA, Souza de Oliveira R, Soltis DE, Soltis PS. 2017.** Deep reticulation and incomplete lineage sorting obscure the diploid phylogeny of rain lilies and allies (Amaryllidaceae tribe Hippeastreae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **111**: 231–247.
- Gillespie LJ, Soreng RJ, Jacobs SWL. 2009.** Phylogenetic relationships of Australian *Poa* (Poaceae: Poinae), including molecular evidence for two new genera, *Saxipoa* and *Sylvipoa*. *Australian Journal of Botany* **22**: 413–436.
- Gouy M, Guindon S, Gascuel O. 2010.** SeaView version 4: a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Molecular Biology and Evolution* **27**: 221–224.
- Gower J. 1971.** A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometrics*, **27(4)**: 857–871. doi: 10.2307/2528823.
- Greilhuber J, Doležel J, Lysák MA, Bennet MD. 2005.** The origin, evolution and proposed stabilization of the terms “Genome Size” and “C-Value” to describe nuclear DNA contents. *Annals of Botany* **95**: 255–260.

- Hedberg I. 1976.** A cytotaxonomic reconnaissance of tropical African *Anthoxanthum* L. (Gramineae). *Botanisk Notiser* **129**: 85–90.
- Hedberg I. 1990.** Morphological, cytotaxonomic and evolutionary studies in *Anthoxanthum odoratum* L. s.l. - a critical review. *Sommerfeltia* **11**: 97–107.
- Heled J, Drummond AJ. 2010.** Bayesian inference of species trees from multilocus data. *Molecular Biology and Evolution* **27**: 570–580.
- Hoffmann MH, Schneider J, Hase P, Röser M. 2013.** Rapid and Recent World-Wide Diversification of Bluegrasses (*Poa*, Poaceae) and Related Genera. *PLOS ONE* **8(3)**: e60061. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060061>.
- Holmgren PK, Holmgren NH, Barnett LC. 1990.** *Index herbariorum*. Part I: Herbaria of the World. New York: New York Botanical Garden.
- Horsfield T, Bennett JJ, Brown R. 1838.** *Plantae javanicae rariores*. London: WH Allen.
- Hou Y, Nowak MD, Mirré V, Bjorå CS, Brochmann C, Popp M. 2015.** Thousands of RAD-seq Loci Fully Resolve the Phylogeny of the Highly Disjunct Arctic-Alpine Genus *Diapensia* (Diapensiaceae). *PLOS ONE* **10**: e0140175.
- Hsiao C, Chatterton NJ, Asay KH, Jensen KB. 1995.** Molecular phylogeny of the Pooideae (Poaceae) based on nuclear rDNA (ITS) sequences. *Theoretical and Applied Genetics* **90**: 389–398.
- Huelsenbeck JP, Ronquist F. 2001.** MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* **17**: 754–755.
- IBM Corporation. 2011.** *IBM SPSS Statistics for Mac* Version 20.0. Armonk: IBM Corp.
- Inda LA, Segarra-Moragues JG, Müller J, Peterson PM, Catalán P. 2008.** Dated historical biogeography of the temperate *Loliinae* (Poaceae, Pooideae) grasses in the northern and southern hemispheres. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **46**: 932–957.
- Johnson PN, Campbell DJ. 1975.** Vascular Plants of the Auckland Islands. *New Zealand Journal of Botany* **13**: 665–720.
- Jones K. 1964.** Chromosomes and the origin of *Anthoxanthum odoratum* L. *Chromosoma* **15**: 248–274.
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF, Donoghue MJ. 2002.** *Plant Systematics: A phylogenetic approach*. 2nd edition. Sunderland: Sinauer Associates.
- Kadereit JW, W Licht, Uhink CH. 2008.** Asian relationships of the flora of the European Alps. *Plant Ecology & Diversity* **1(2)**: 171–179. doi: 10.1080/175508708 02328751.
- Kellogg EA. 2006.** Beyond taxonomy: prospects for understanding morphological diversity in the grasses (Poaceae). *Darwiniana* **44**: 7–17.
- Kinney MS, Columbus JT, Friar EA. 2003.** Molecular evolution of the maize sex-determining gene TASSELSEED2. *Bouteloua* (Poaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **29**: 519–528.
- Knopf P, Schulz C, Little DP, Stützel T, Stevenson DW. 2012.** Relationships within Podocarpaceae based on DNA sequence, anatomical, morphological, and biogeographical data. *Cladistics* **28**: 271–299. doi: 10.1111/j.1096-0031.2011.00381.x

- Krahulková A. 2003.** Chromosome numbers in selected monocotyledons (Czech Republic, Hungary, and Slovakia). *Preslia* **75**: 97–113.
- Le S, Josse J, Husson F. 2008.** FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software* **25(1)**: 1–18. 10.18637/jss.v025.i01.
- Legendre P, Legendre L. 1998.** *Numerical Ecology*. 2nd edition. Amsterdam: Elsevier.
- Leisch F. 2006.** A Toolbox for K-Centroids Cluster Analysis. *Computational Statistics and Data Analysis* **51(2)**: 526–544. <http://www.stat.uni-muenchen.de/~leisch>.
- Lema-Suárez I, Sahuquillo E, Estévez G, Loureiro J, Castro S, Pimentel M. 2017a.** A taxonomic and evolutionary review of the South American *Hierochloë* section *Monoecia* Connor (Poaceae; Anthoxanthinae). *Botanical Journal of the Linnean Society* (in press).
- Lema-Suárez I, Sahuquillo E, Pimentel M. 2017b.** *Anthoxanthum* L. In: Castroviejo S (coord.). *Flora iberica* vol. XIX. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Loureiro J, Rodriguez E, Doležal J, Santos C. 2007.** Two new nuclear isolation buffers for plant DNA flow cytometry—a test with 37 species. *Annals of Botany* **100**: 875–888.
- Luebert F, Weigend, M. 2014.** Phylogenetic insights into Andean plant diversification. *Frontiers in Ecology and Evolution* **2**: 27. doi: 10.3389/fevo.2014.00027.
- Luo D, Ji-Pei Y, Wen-Guang S, Bo X, Zhi-Min L, Hang S. 2016.** Evolutionary history of the subnival flora of the Himalaya-Hengduan Mountains: first insights from comparative phylogeography of four perennial herbs. *Journal of Biogeography* **43**: 31–43.
- Maechler M, Rousseeuw P, Struyf A, Hubert M, Hornik K. 2016.** *Cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions*. R package version 2.0.5.
- Malcomber ST, Kellogg EA. 2004.** Heterogeneous expression patterns and separate roles of the SEPALLATA gene LEAFY HULL STERILE1 in grasses. *Plant Cell* **16**: 1692–1706.
- Malcomber ST, Kellogg EA. 2006.** Evolution of unisexual flowers in grasses (Poaceae) and the putative sex-determination gene, *TASSELSEED2* (*TS2*). *New Phytologist* **170**: 885–899.
- Manchester SR. 2001.** Update on the megafossil flora of Florissant Colorado. *Proceedings of the Denver Museum of Nature & Science, series 4*: 137–161.
- Mayrose I, Barker MS, Otto SP. 2010.** Probabilistic models of chromosome numbers evolution and the inference of polyploidy. *Systematic Biology* **59**: 132–144. doi: 10.1093/sysbio/syp083.
- Merckx VSFT, Hendriks KP, Beentjes KK, Mennes CB, Becking LE, Peijnenburg KTCA, Afendy A, Arumugam N, de Boer H, Biun A et al. 2015.** Evolution of endemism in a young tropical mountain. *Nature* **524**: 347–350.
- Minaya M, Hackel J, Namaganda M, Brochmann C, Vorontsova MS, Besnard G, Catalán P. 2017.** Contrasting dispersal histories of broad- and fine-leaved temperate Loliinae grasses: range expansion, founder events, and the roles of distance and barriers. *Journal of Biogeography* doi: 10.1111/jbi.13012.

- Mugrabi de Kuppler AL, Fagúndez J, Bellstedt DU, Oliver EGH, Léon J, Pirie MD. 2015.** Testing reticulate versus coalescent origins of *Erica lusitanica* using a species phylogeny of the northern heathers (*Ericaceae*, *Ericaceae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2015.04.005>
- Murray BG, PJ de Lange, Ferguson AR. 2005.** Nuclear DNA variation, chromosome numbers and polyploidy in the endemic and indigenous grass flora of New Zealand. *Annals of Botany* **96**: 1293–1305.
- Newton MA, Raftery AE. 1994.** Approximate Bayesian inference with the weighted likelihood Bootstrap. *Journal of the Royal Statistical Society, series B*, **56(1)**: 3–48.
- Nylander JA, Wilgenbus CJC, Warren DL, Swofford DL. 2008.** AWTY (are we there yet?): a system for graphical exploration of MCMC convergence in Bayesian phylogenetics. *Bioinformatics* **24**: 581–583.
- Nylander JAA. 2004.** MrModeltest v2. Program distributed by the author. Uppsala: Uppsala University. <https://github.com/nylander/MrModeltest2>.
- Oksanen JF, Blanchet G, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlenn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs, Wagner H. 2017.** Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4–2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Paradis E, Claude J, Strimmer K. 2004.** APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* **20**: 289–290.
- Paunero E. 1953.** Las especies españolas del género *Anthoxanthum* L. *Anales del Instituto Botánico AJ Cavanilles* **12**: 401–442.
- Pimentel M, Catalán P, Sahuquillo E. 2010.** Morphological and molecular taxonomy of the annual diploids *Anthoxanthum aristatum* and *A. ovatum* (Poaceae) in the Iberian Peninsula. Evidence of introgression in natural populations. *Botanical Journal of the Linnean Society* **164**: 53–71.
- Pimentel M, Escudero M, Sahuquillo E, Minaya M, Catalán P. 2017.** Are diversification rates and chromosome evolution in the temperate grasses (Pooideae) associated with major environmental changes in the Oligocene-Miocene? *PeerJ* **5**: e3815. doi: 10.7717/peerj.3815.
- Pimentel M, Estévez G, Sahuquillo E. 2007.** European sweet vernal grasses (*Anthoxanthum*, Poaceae; Pooideae; Aveneae): a morphometric taxonomical approach. *Systematic Botany* **32**: 43–59.
- Pimentel M, Sahuquillo E, Torrecilla Z, Popp M, Catalán P, Brochmann C. 2013.** Hybridization and long-distance colonization at different time scales: towards resolution of long-term controversies in the sweet vernal grasses (*Anthoxanthum*). *Annals of Botany* **112**: 1015–1030. doi: 10.1093/aob/mct170.
- Pimentel M, Sahuquillo E. 2003.** An approach to the study of morphological relationships among the sweet vernal grasses (*Anthoxanthum* L. Poaceae, Pooideae) in the Iberian Peninsula. *Bocconea* **16**: 731–737.
- Pimentel M, Sahuquillo E. 2007.** Intraspecific variation and phylogeography of the high-polyploid Iberian endemic *Anthoxanthum amarum* Brot. (Poaceae; Pooideae) assessed by random amplified

- polymorphic DNA markers (RAPDs) and morphology. *Botanical Journal of the Linnean Society* **155**: 179–192.
- Pirie MD, Humphreys AM, Barker NP, Linder HP. 2009.** Reticulation, data combination, and inferring evolutionary history: an example from *Danthonioideae* (Poaceae). *Systematic Biology* **58**: 612–628.
- Pohl RW. 1972.** New taxa of *Hierochloe*, *Pariana* and *Triplasis* from Costa Rica. *Iowa State Journal of Research* **47**: 71–78.
- Popp M, Mirré V, Brochmann C. 2011.** A single mid-Pleistocene long distance dispersal by a bird can explain the extreme bipolar disjunction in crowberries (*Empetrum*). *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **108**: 6520–6525.
- Prasad V, Strömberg CAE, Leaché AD, Samant B, Patnaik R, Tang L, Mohabey DM, Ge S, Sahni A. 2011.** Late Cretaceous origin of the rice tribe provides evidence for early diversification in Poaceae. *Nature Commun* **2**: 480.
- Quintanar A, Castroviejo S, Catalán P. 2007.** Phylogeny of the tribe *Aveneae* (Pooideae, Poaceae) inferred from plastid trnT-F and nuclear ITS sequences. *American Journal of Botany* **94**: 1554–1569.
- R Core Team. 2016a.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- R Core Team. 2016b.** foreign: Read Data Stored by Minitab, S, SAS, SPSS, Stata, Systat, Weka, dBase, R package version 0.8-67. <https://CRAN.R-project.org/package=foreign>.
- R Development Core Team, 2011.** R: *A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Raftery AE, Newton MA, Satagopan JM, Krivitsky P. 2007.** Estimating the Integrated Likelihood via Posterior Simulation Using the Harmonic Mean Identity (with Discussion). In *Bayesian Statistics 8* (edited by JM Bernardo et al.). Oxford: Oxford University Press, pg. 1–45.
- Rambaut A, Suchard MA, Xie D, Drummond AJ. 2014.** Tracer v. 1.6 software. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>.
- Rambaut A. 2014.** FigTree v. 1.4.2 software. University of Edinburgh: Institute of Evolutionary Biology. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.
- Reinheimer R, Malcomber ST, Kellogg EA. 2006.** Evidence for distinct roles of the *SEPALLATA* gene *LEAFY HULL STERILE1* in *Eleusine indica* and *Megathyrsus maximus* (Poaceae). *Evolution and Development* **8**: 293–303.
- RStudio Team. 2016.** RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA. <http://www.rstudio.com/>.
- Saarela JM, Liu Q, Peterson PM, Soreng RJ, Paszko B. 2010.** Phylogenetics of the grass ‘Aveneae-type plastid DNA clade’ (Poaceae: Pooideae, Poaceae) based on plastid and nuclear ribosomal DNA sequence data. In: Seberg O, Petersen G, Barfod AS, Davis J, eds. *Diversity, Phylogeny, and Evolution in the Monocotyledons*. Copenhagen: Aarhus University Press, pg. 557–587.

- Sanmartín I, Ronquist F. 2004.** Southern Hemisphere Biogeography Inferred by Event-Based Models: Plant versus Animal Patterns. *Systematic Biology* **53**: 216–243.
- Sargent DJ, Geibel M, Hawkins JA, Wilkinson MJ, Battey MH, Simpson DW. 2004.** Quantitative and qualitative differences in morphological characters revealed between diploid *Fragaria* species. *Annals of Botany* **94**: 787–796.
- Sarkar D. 2008.** *lattice: Multivariate Data Visualization with R*. New York: Springer-Verlag.
- Sauquet H, Ho SY, Gandolfo MA, Jordan GJ, Wilf P, Cantrill DJ, Bayly MJ, Bromham L, Brown GK, Carpenter RJ, Lee DM, Murphy DJ, Sniderman JM, Udovicic F. 2012.** Testing the impact of calibration on molecular divergence times using a fossil-rich group: the case of Nothofagus (Fagales). *Systematic Biology* **61(2)**: 289–313. doi: 10.1093/sysbio/syr116. Epub 2011 Dec 26.
- Schouten Y, Veldkamp JF. 1985.** A revision of *Anthoxanthum* including *Hierochloe* (Gramineae) in Malesia and Thailand. *Blumea* **30**: 319–351.
- Shepard RN. 1966.** Metric structures in ordinal data. *Journal of Mathematical Psychology* **3**: 287–315.
- Simmons MP, Ochoterena H. 2000.** Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Systematic Biology* **49**: 369–381.
- Small RL, Cronn RC, Wendel JF. 2004.** Use of nuclear genes for phylogeny reconstruction in plants. *Australian Systematic Botany* **17**: 145–170.
- Smith, JP Jr. 2017.** *Anthoxanthum occidentale* in Jepson Flora Project (eds.) *Jepson eFlora*, http://ucjeps.berkeley.edu/cgi-bin/get_IJM.pl?tid=13521 [accessed 26 September 2017].
- Soltis DE, Soltis PS, Schemske DW, Hancock JF, Thompson JN, Husband BC, Judd WS. 2007.** Autopolyploidy in angiosperms: have we grossly underestimated the number of species? *Taxon* **56**: 13–30.
- Soreng RJ, Peterson PM, Romaschenko K, Davidse G, Teisher JK, Clark LG, Barberá P, Gillespie LJ, Zuloaga FO. 2017.** A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) II: An update and a comparison of two 2015 classifications. *Journal of Systematics Evolution* **55**: 259–290.
- Soreng RJ, Peterson PM, Romaschenko K, Gerrit D, Zuloaga FO, Judziewicz EJ, Filgueiras TS, Davis JI, Morrone O. 2015.** A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *Journal of Systematics and Evolution* **53**: 117–137.
- Spies JJ, Voges S. 1988.** Chromosome studies on African plants 7. *Bothalia* **18**: 114–119.
- Stankowski S, Streisfeld MA. 2015.** Introgressive hybridization facilitates adaptive divergence in a recent radiation of monkey flowers. *Proceedings of the Royal Society B* **282**: 20151666. doi: 10.1098/rspb.2015.1666.
- Stapf O. 1898–1900.** *Anthoxanthum*. In: Harvey WH, Sonder OW. eds. *Flora Capensis* vol. VII. Dublin: Hodges, Smith and Co., pg. 465–468.
- Strömberg CAE. 2005.** Decoupled taxonomic radiation and ecological expansion of open-habitat grasses in the Cenozoic of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **102**: 11980–11984.

- Stuessy TF. 2009.** Plant Taxonomy: The Systematic Evaluation of Comparative Data, 2nd ed. New York: Columbia University Press.
- Swofford DL. 2003.** PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (* and other methods). Version 4. Sunderland: Sinauer Associates.
- Taberlet P, Gielly G, Pautou G, Bouvet J. 1991.** Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* **17**: 1105–1109.
- Taberlet, P, Fumagalli L, Wust-Saucy AG, Cosson JF. 1998.** Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* **7**: 453–464. doi: 10.1046/j.1365-294x.1998.00289.x
- Tateoka T. 1987.** Chromosome numbers of two species of *Anthoxanthum* (Poaceae) in Japan. *Bulletin of the National Science Museum Tokyo, series B: Botany* **13**: 123–127.
- Teppner H. 1998.** *Anthoxanthum maderense* spec. nova und *A. odoratum* (Poaceae- Aveneae) von Madeira und der en chromosomen morphologie. *Phyton* **38(2)**: 307–321.
- Torreçilla P, López-Rodríguez JA, Stancik D, Catalán P. 2003.** Systematics of *Festuca* sects. *Eskia* Willk., *Pseudotropis* Kriv., *Amphigenes* (Janka)Tzvel., *Pseudoscariosa* Kriv. and *Scariosae* Hack. based on analysis of morphological characters and DNA sequences. *Plant Systematics and Evolution* **239**: 113–139.
- Tovar O. 1993.** Las gramíneas (Poaceae) del Perú. *Ruizia* **13**: 1–480.
- Tusiime FM, Gizaw A, Wondimu T, Masao CA, Abdi AA, Muwanika W, Travnicek P, Nemomissa S, Popp M, Eilu G, Brochmann C, Pimentel M. 2017.** Sweet vernal grasses (*Anthoxanthum*) colonized African mountains along two fronts in the Late Pliocene, followed by secondary contact, polyploidization and local extinction in the Pleistocene. *Molecular Ecology* doi: 10.1111/mec.14136.
- Tutin TG. 1980.** *Anthoxanthum* L. In: Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Moore DM, Valentine DH, Walters SM, Webb DA, eds. *Flora Europaea* vol. V. Cambridge: Cambridge University Press, pg. 229–230.
- Valdés B. 1973.** Revisión de las especies anuales del género *Anthoxanthum* (Graminae). *Lagascalia* **3**: 99–141.
- Villalobos N, Finot V. 2016.** Anatomía foliar y micromorfología de la lemma de *Hierochloe* (Poaceae: *Anthoxanthinae*) en Sudamérica Austral. Concón: XXVII Reunión Anual de la Sociedad de Botánica de Chile.
- Warren BH, Strasberg D, Bruggemann JH, Prys-Jones RP, Thébaud C. 2010.** Why does the biota of the Madagascar region have such a Sorong Asiatic flavour? *Cladistics* **26**: 526–538. doi: 10.1111/j.1096-0031.2009.00300.x.
- Weiller CM, Jacobs SWL, Thompson IR. 2009.** *Hierochloe* and *Anthoxanthum*. *Flora of Australia* **44A**: 140–145.
- Weimarck G. 1971.** Variation and taxonomy of *Hierochloë* (Gramineae) in the northern hemisphere. *Botaniska Notiser* **124**: 129–175.
- Yu Y, Harris AJ, Blair C, He X. 2015.** RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): A tool for historical Biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **87**: 46–49.

- Zaitchik BF, Le Roux LG, Kellogg EA. 2000.** Development of male flowers in *Zizania aquatica* (North American Wild-Rice; Gramineae). *International Journal of Plant Sciences* **161**: 345–351.
- Zhang ML, Meng HH, Zhang HX, Vyacheslav BV, Sanderson SC. 2014.** Himalayan Origin and Evolution of *Myricaria* (Tamaricaceae) in the Neogene. *PLOS ONE* **9(6)**: e97582. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097582>.
- Zhenlan W, Phillips SM. 2006.** *Anthoxanthum* L. In: Zhengyi W, Raven PH, Deyuan H. eds. *Flora of China* vol. XXII. Beijing: Science Press.
- Zotov VD. 1973.** *Hierochloa* R.Br. (Gramineae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* **11**: 561–580.
- Zucol AF, Passeggi M, Brea NI, Patterer MAG, Fernández P, Colobig MM. 2010.** Phytolith analysis for the Potrok Aike lake drilling project: sample treatment protocols for the PASADO microfossil manual. In: Corbella H, Maidana NI, eds. *1ª Reunión Internodos del Proyecto Interdisciplinario Patagonia Austral y 1er Workshop Argentino del Proyecto Potrok Aike Maar Lake Sediment Archive Drilling Project*. Buenos Aires: Proyecto Editorial PIPA, pg. 81–84.

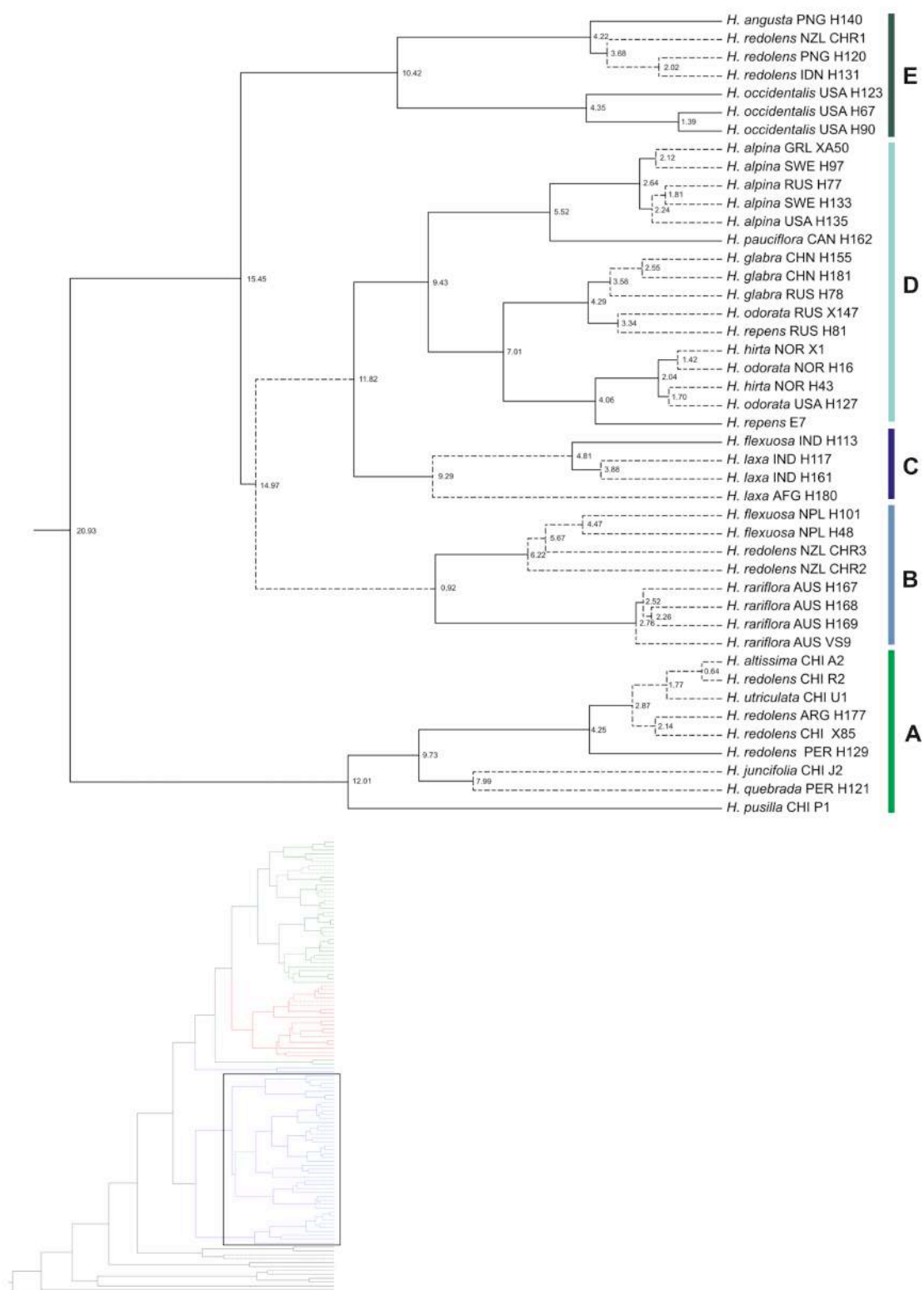


Figure S1. Maximum clade credibility tree inferred from Bayesian analysis of plastid (*trnT-L* and *trnL-F*) DNA sequences constructed with BEAST enhancing genus *Hierochloë*. Dashed lines represent branches with PPS < 0.8. Node ages are represented on the right of the branches. Colours represent the three groups in the subtribe: green, *Anthoxanthum*; red, *Ataxia*; blue, *Hierochloë*. For clade letters see discussion.

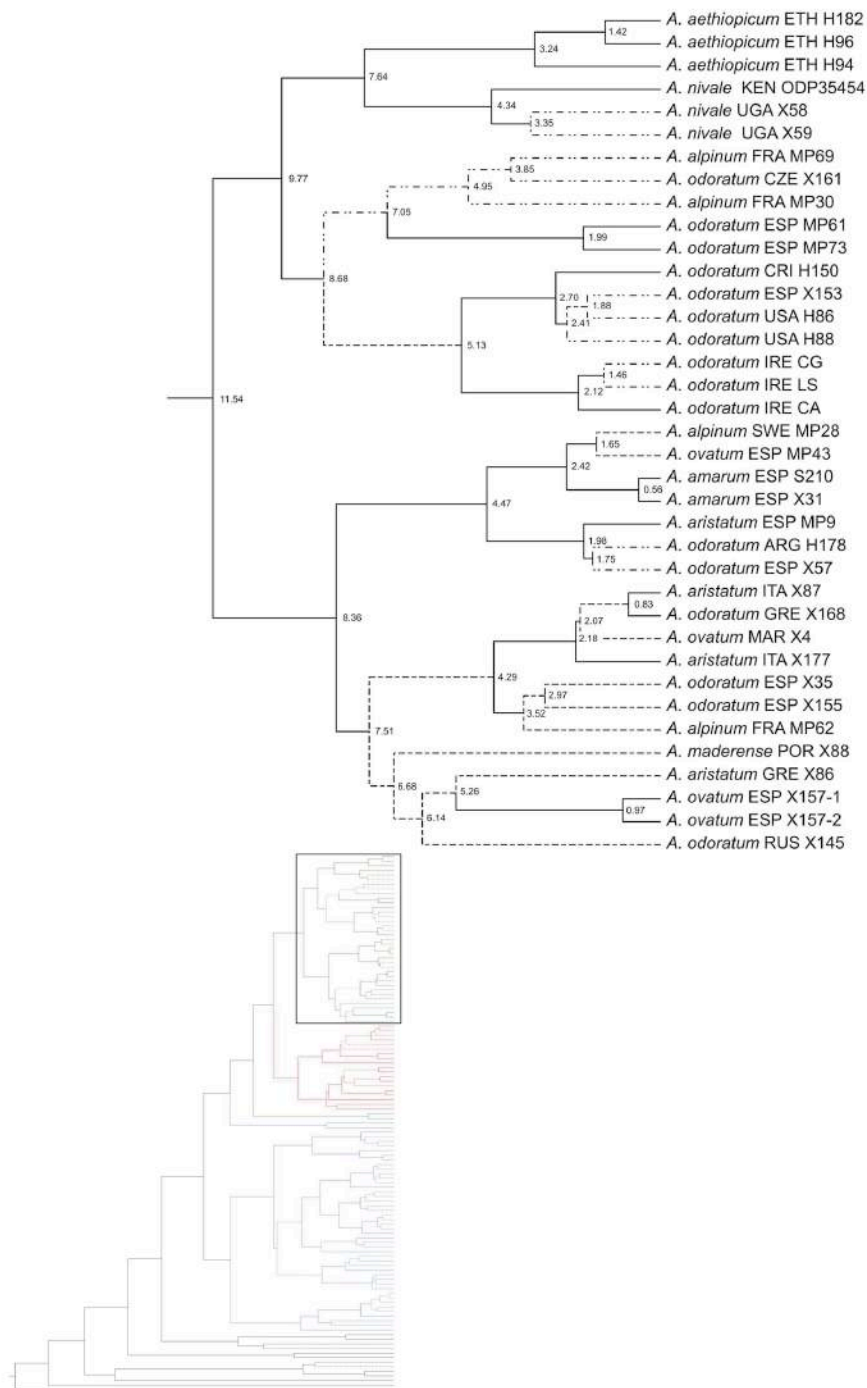


Figure S2. Maximum clade credibility tree inferred from Bayesian analysis of plastid (*trnT-L* and *trnL-F*) DNA sequences constructed with BEAST enhancing genus *Anthoxanthum*. Dashed lines represent branches with PPS < 0.8. Node ages are represented on the right of the branches. Colours represent the three groups in the subtribe: green, *Anthoxanthum*; red, *Ataxia*; blue, *Hierochloë*.

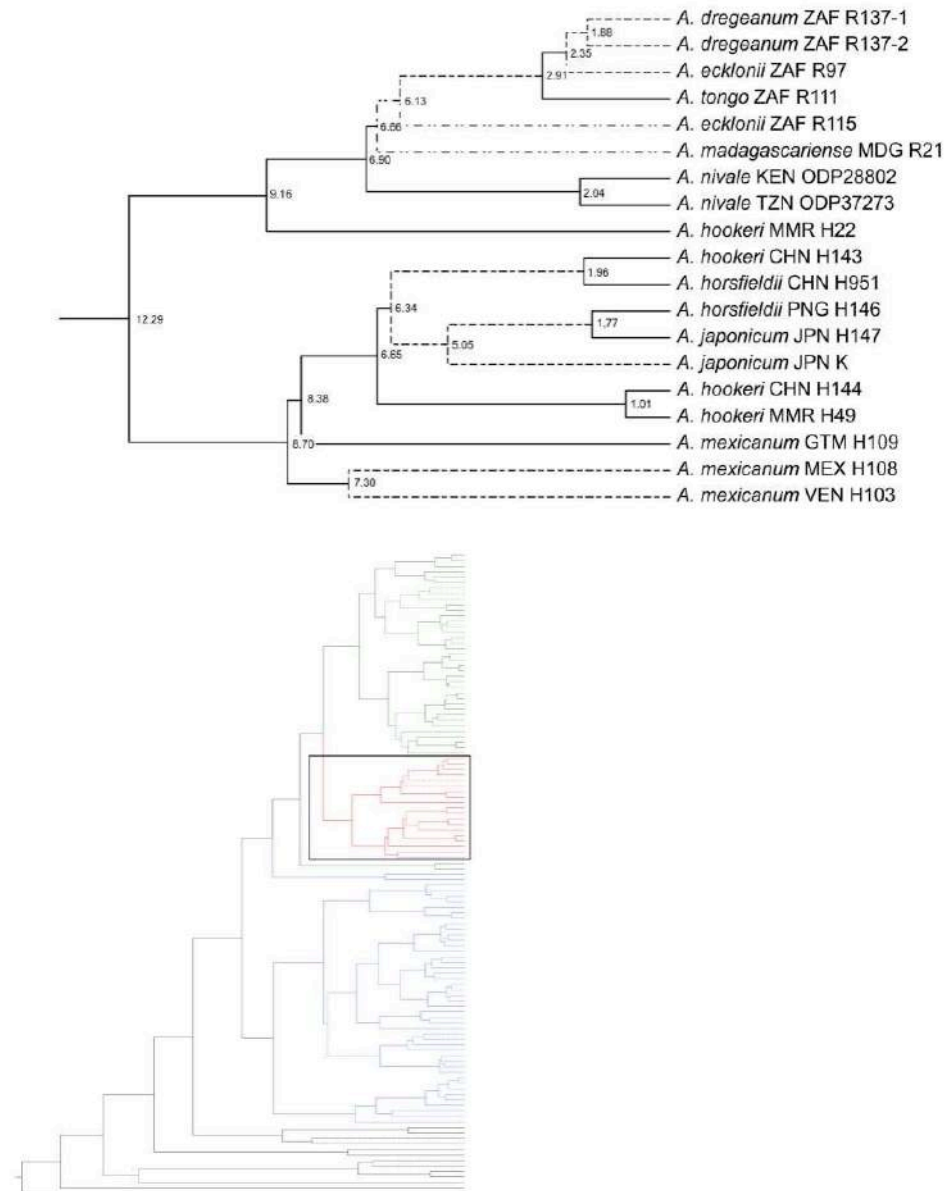


Figure S3. Maximum clade credibility tree inferred from Bayesian analysis of plastid (*trnT-L* and *trnL-F*) DNA sequences constructed with BEAST enhancing section *Ataxia*. Dashed lines represent branches with PPS < 0.8. Node ages are represented on the right of the branches. Colours represent the three groups in the subtribe: green, *Anthoxanthum*; red, *Ataxia*; blue, *Hierochloë*.

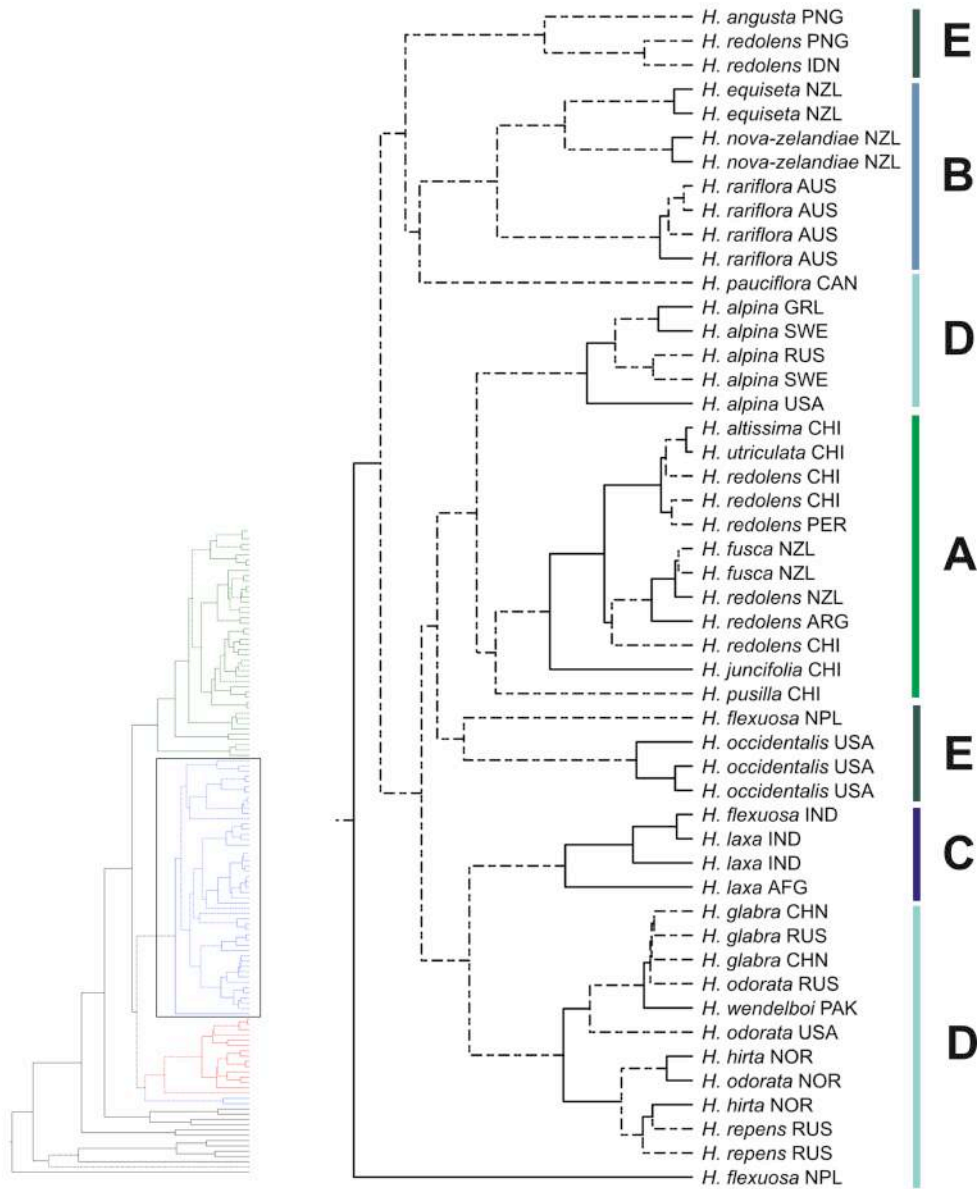


Figure S4. Maximum clade credibility tree inferred from Bayesian analysis of nuclear (ETS and ITS) DNA sequences constructed with BEAST enhancing genus *Hierochloë*. Dashed lines represent branches with PPS < 0.8. Node ages are represented on the right of the branches. Colours represent the three groups in the subtribe: green, *Anthoxanthum*; red, *Ataxia*; blue, *Hierochloë*. For clade letters see discussion.

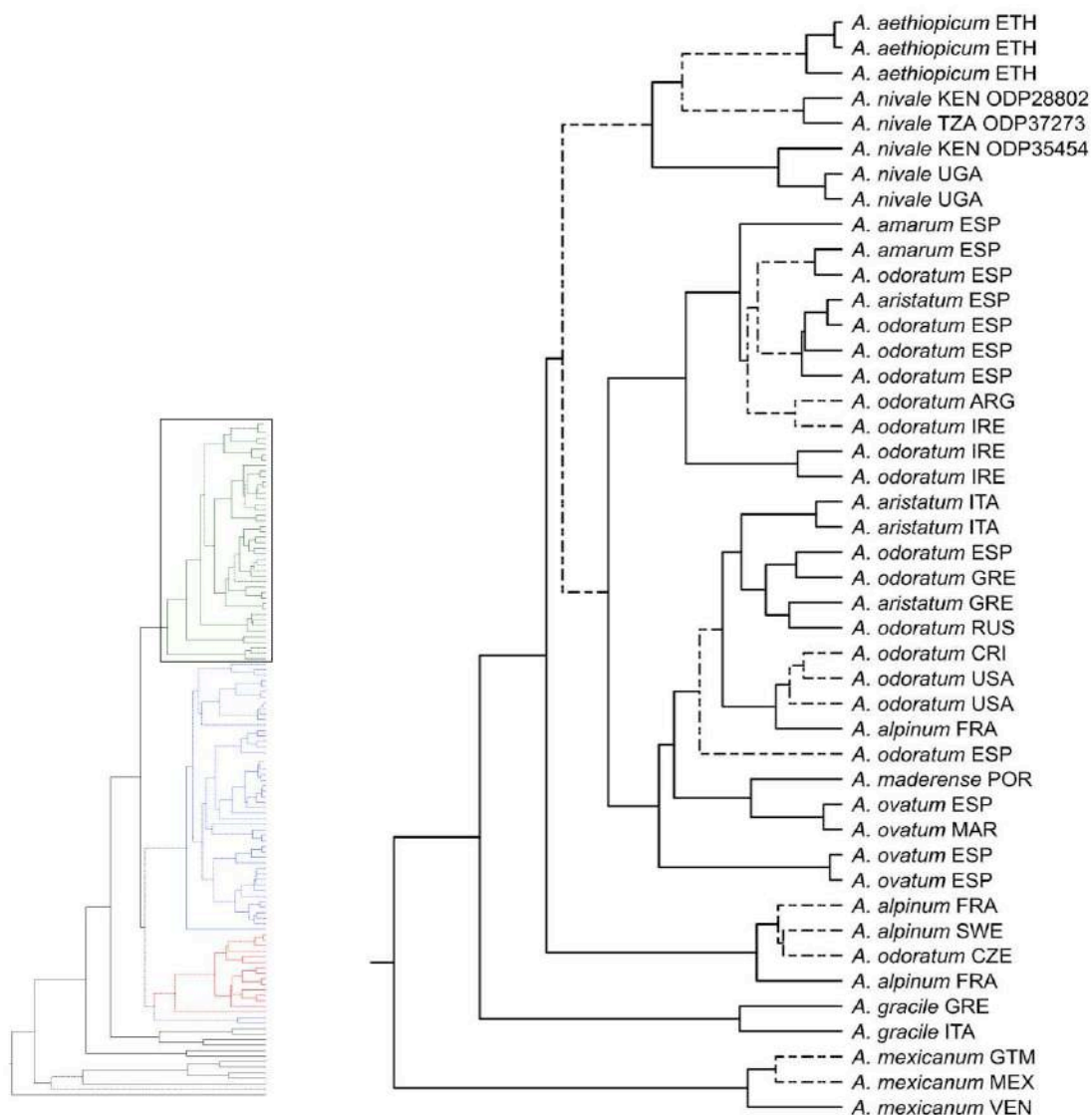


Figure S5. Maximum clade credibility tree inferred from Bayesian analysis of nuclear (ETS and ITS) DNA sequences constructed with BEAST enhancing genus *Anthoxanthum*. Dashed lines represent branches with PPS < 0.8. Node ages are represented on the right of the branches. Colours represent the three groups in the subtribe: green, *Anthoxanthum*; red, *Ataxia*; blue, *Hierochloë*.

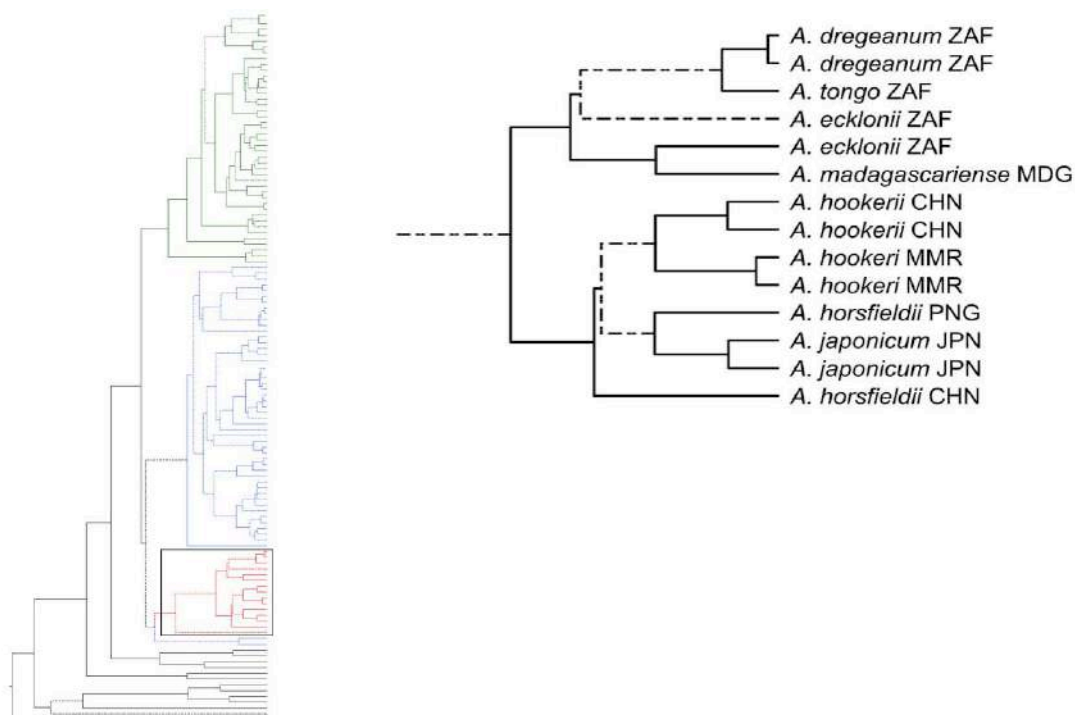


Figure S6. Maximum clade credibility tree inferred from Bayesian analysis of nuclear (ETS and ITS) DNA sequences constructed with BEAST enhancing section *Ataxia*. Dashed lines represent branches with PPS < 0.8. Node ages are represented on the right of the branches. Colours represent the three groups in the subtribe: green, *Anthoxanthum*; red, *Ataxia*; blue, *Hierochloë*.

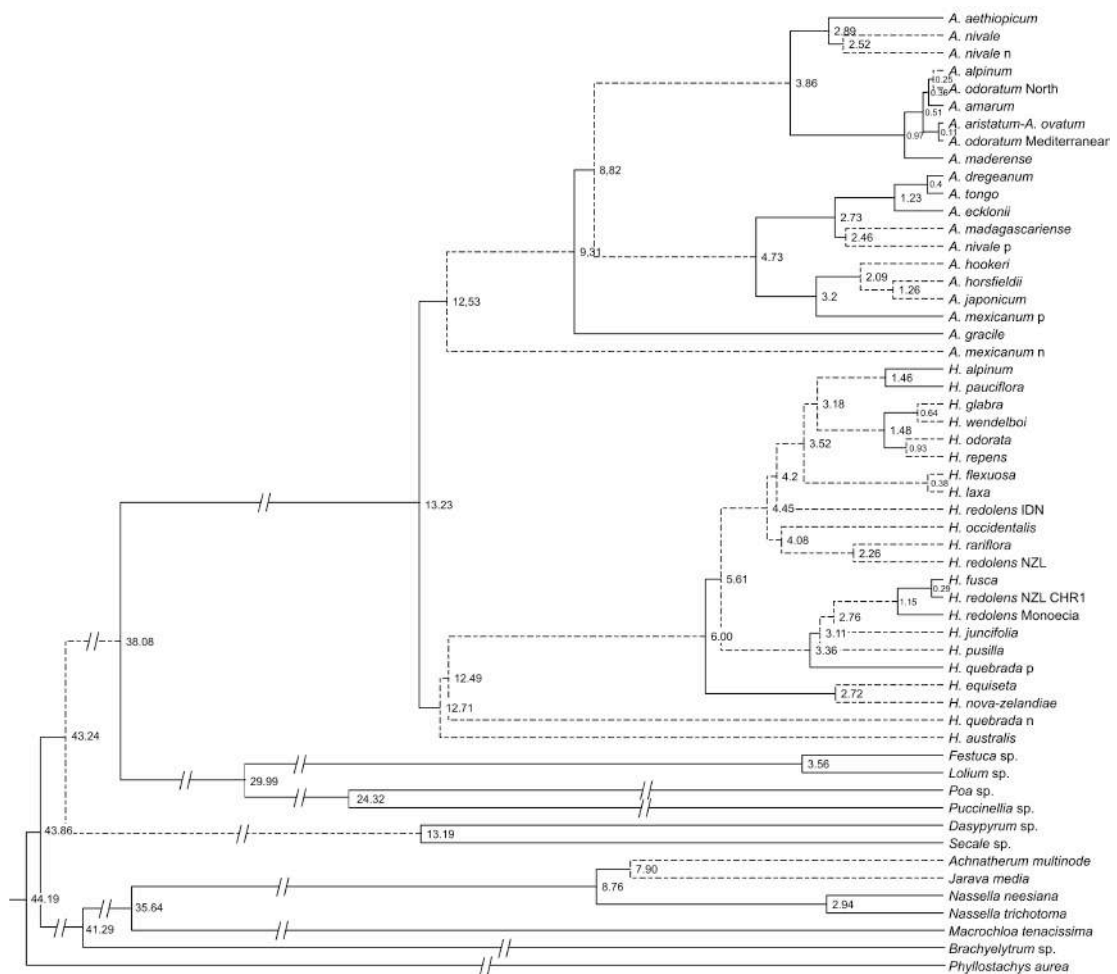


Figure S7. Maximum clade credibility tree inferred from Bayesian analysis of nuclear (ETS and ITS) and plastid (*trnT-L* and *trnL-F*) DNA sequences constructed with *BEAST. Dashed lines represent branches with PPS < 0.8. Node ages are represented on the right of the branches. The symbol // denotes branches that were shortened to simplify presentation.

Appendix 1. Specimens and populations used in the analyses. Macrom, macromorphological characters; Microm, micromorphological characters; Phylog., phylogenetic tests; FCM, flow cytometry; Prov., province; Co, county; Mt., mountain; N.P. or P.N., National Park; *, populations from Pimentel et al. (2007, 2010). Numbers represent how many specimens were used per population in each analysis.

Species	Country Location		Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	PHYLOG			FCM
								ETS	ITS	trnL-F	
<i>A. aethiopicum</i>	ETH	Bale Region: Bale Mountains N.P.	1986	H95	UPS V-234212	1	1	-	-	-	-
<i>A. aethiopicum</i>	ETH	Bale Region: Web river.	1970	HI82	M-0257422	-	-	1	1	1	1
<i>A. aethiopicum</i>	ETH	Bale Region.	1984	HI05	US 3289331	2	2	-	-	-	-
<i>A. aethiopicum</i>	ETH	Bale Region.	1984	H80	K 44826	3	3	-	-	-	-
<i>A. aethiopicum</i>	ETH	Bale Region.	1986	H94	UPS V-234211	2	2	1	1	1	1
<i>A. aethiopicum</i>	KEN	Rift Valley.	1965	H96	UPS V-234213	3	3	1	1	1	1
<i>A. alpinum</i>	BGR	Central Balkans N.P., road between Hristo Donovo to Trojan path from Ostrec Gnezdo Mt.	2010	X131	-	-	-	-	-	-	5
<i>A. alpinum</i>	BGR	N Rhodopians: Sofia, Vitosa N.P.:	2010	X129	-	-	-	-	-	-	6
<i>A. alpinum</i>	BGR	Aleko, path to antenna.	2010	X135	-	-	-	-	-	-	4
<i>A. alpinum</i>	BGR	Rhodopians: Pirin N.P.:	2010	X137	-	-	-	-	-	-	5
		Rhodopians: Rila N.P.:									
		Seven Rila Lakes.									
* <i>A. alpinum</i>	CHE	Valais: Grimselfpass.	2004	MP70	SANT 52220	15	5	-	-	-	-
* <i>A. alpinum</i>	CZE	Krkonoše Mt., Rokytnice: Svetlanka.	2003	MP85	SANT 52203	30	-	-	-	-	-
* <i>A. alpinum</i>	FRA	Auvergne-Rhône-Alpes: Haute-Savoie: Le Brévent.	2004	MP69	SANT 52191	-	5	KC897944	KC897883	KC897695	KC897819
* <i>A. alpinum</i>	FRA	Auvergne-Rhône-Alpes: Savoie: La Rosière.	2004	MP62	SANT 52218	-	5	1	1	1	1
<i>A. alpinum</i>	FRA	Provence-Alpes-Côte d'Azur: Hautes-Alpes: Col du Lautaret.	2004	MP30	SANT 53387	-	-	KC897979	KC897920	KC897732	KC897855
<i>A. alpinum</i>	ITA	Abruzzo: Central Apennines: Gran Sasso e Monti della Laga N.P.	2010	X133	-	-	-	-	-	-	5
* <i>A. alpinum</i>	ITA	Valle d'Aosta: Aosta: Colle del Piccolo	2004	MP68	SANT 52209	15	-	-	-	-	5

Species	Country	Location	Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	PHYLOG			FCM	
								ETS	ITS	trnL-F trnT-L		
		San Bernardo.										
<i>A. alpinum</i>	MNE	High Dinars: Durmitor N.P.: Zabljak, path up to Savin Kuk.	2010	X125	-	-	-	-	-	-	3	
<i>A. alpinum</i>	SRB	W Balcans, path between Zarkova and Midzor.	2010	X139	-	-	-	-	-	-	2	
<i>A. alpinum</i>	SRB	W Balkans, road between Paracim and Zajecar, near to Boljeac.	2010	X127	-	-	-	-	-	-	4	
* <i>A. alpinum</i>	SWE	Dalarna: Nipfjallet.	2002	MP28	SANT 52182	30	-	1	1	1	-	
* <i>A. alpinum</i>	SWE	Lappland: Brjorkliden 10 km N.	2002	MP31	SANT 53395	30	-	-	-	-	-	
<i>A. amarum</i>	ESP	Asturias: Grandas de Salime: La Coba.	2009	S210	SANT 65936	-	-	KC897950	KC897889	KC897701	KC897825	3
<i>A. amarum</i>	ESP	Asturias: Taramundi: Road between Taramundi and Teixoes.	2009	S195	SANT 65935	-	-	-	-	-	-	5
* <i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: A Capela: Fraga do Beelle.	2000	MP1	SANT 53449	32	5	-	-	-	-	-
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: A Zapateira.	2015	X181	-	-	-	-	-	-	-	1
* <i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Cedeira: San Andrés de Teixido.	1999	MP2	SANT 52216	32	5	-	-	-	-	-
* <i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Chelo.	2015	MP3	SANT 53451	31	5	-	-	-	-	4
* <i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: Esmelle: Valón.	2004	MP71	SANT 53453	30	-	-	-	-	-	-
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Santa Comba.	2009	S194	-	-	-	-	-	-	-	1
* <i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: Lugo: Xove: Praia de Esteiro.	2004	MP57	SANT 52215	30	-	-	-	-	-	-
* <i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: Ourense: Montederramo: Gabín.	2002	MP6	SANT 52222	34	5	-	-	-	-	-
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: Pontevedra: Bueu: Estrada de Ermelo a Bueu.	2009	S202	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: Pontevedra: Caldas de Reis: río Home.	2009	S198	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: Pontevedra: Redondela.	2009	S201	-	-	-	-	-	-	-	1
* <i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: Pontevedra: Tomiño: Amorín.	1999	MP5	SANT 52217	30	5	-	-	-	-	-
* <i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: Pontevedra: Vigo: Piñeiral de	2000	MP4	SANT 53448	30	5	-	-	-	-	1

Species	Country	Location	Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	PHYLOG				FCM
								ETS	ITS	trnL-F	trnT-L	
Valadares.												
<i>A. amarum</i>	POR	Aveiro: Águeda: Redonda.	2012	X31	SANT 65934	-	-	KC897949	KC897888	KC897700	KC897824	-
* <i>A. aristatum</i>	ESP	Extremadura: Cáceres: P.N. De Monfragüe: Fuente de Tres Cantos.	2001	MP13	SANT 52197	30	5	-	-	-	-	-
<i>A. aristatum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Oleiros: Dexo.	2016	X182	-	-	-	-	-	-	-	5
* <i>A. aristatum</i>	ESP	Galicia: Lugo: Quiroga: Sequeiros.	2016	MP10	SANT 52195	-	5	-	-	-	-	1
* <i>A. aristatum</i>	ESP	Galicia: Lugo: Sarria: San Xil.		MP12	-	-	5	-	-	-	-	-
* <i>A. aristatum</i>	ESP	Galicia: Ourense: Larouco.	1998	MP8	SANT 53405	-	5	-	-	-	-	-
* <i>A. aristatum</i>	ESP	Galicia: Ourense: O Barco de Valdeorras: Entoma.	1999	MP11	SANT 53426	-	5	-	-	-	-	-
* <i>A. aristatum</i>	ESP	Galicia: Pontevedra: Baiona: Cabo Silleiro.	2002	MP9	SANT 52193	15	5	KC897959	KC897898	KC897710	KC897834	4
* <i>A. aristatum</i>	ESP	Madrid: Montejo de la Sierra.	2002	MP89	SANT 53404	15	-	-	-	-	-	-
<i>A. aristatum</i>	GRE	Crete: Imbros: Imbros gorge.	2009	X86	SANT 65967	-	-	KC897978	KC897919	KC897731	KC897854	-
<i>A. aristatum</i>	ITA	Sardinia: Bunia.	2009	X87	-	-	-	1	1	1	1	-
<i>A. aristatum</i>	ITA	Sardinia: South Sardinia: Fluminimaggiore.	2009	X177	SANT 65970	-	-	KC897958	KC897897	KC897709	KC897833	-
<i>A. dregeanum</i>	ZAF	Western Cape: Stelenbosch: Jonkershoek.	2010	R112	SANT 65939	-	-	-	-	-	-	4
<i>A. dregeanum</i>	ZAF	Western Cape: Swartberg Pass.	2010	R137	SANT 65938	-	-	KC897961	KC897900	KC897712	KC897836	3
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Eastern Cape: Stutterheim: Amatole Mountains: Dohne Swamp.	2010	R97	SANT 65943	-	-	KC897964	KC897903	KC897715	KC897839	3
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Eastern Cape: Stutterheim: Amatole Mountains: Mt. Thomas.	2010	R115	SANT 65940	-	-	KC897963	KC897902	KC897714	KC897838	5
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	KwaZulu-Natal: Organ Pipes Pass.	2010	R93	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Mahlangubo river.	2010	R95	-	-	-	-	-	-	-	7
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Mont-Aux-Sources.	1978	H142	US 3004428	2	2	-	-	-	-	1
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Sani Pass.	2010	R90	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Top of Gaukas Kop.	2010	R94	-	-	-	-	-	-	-	4

Species	Country	Location	Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	PHYLOG			FCM	
								ETS	ITS	trnL-F trnT-L		
<i>A. gracile</i>	GRE	Crete: Gouverneto: Katholiko gorge.	2009	X63	SANT 65947	-	-	KC897966	KC897905	KC897717	KC897841	-
<i>A. gracile</i>	ITA	Sardinia: South Sardinia: Lago Corsi.	2009	X60	SANT 65965	-	-	KC897968	KC897907	KC897719	KC897843	-
* <i>A. gracile</i>	MLT	Wied Zembraq.	2004	MP76	SANT 52223	30	5	-	-	-	-	-
<i>A. hookeri</i>	CHN	Yunnan: Cangshan Mountains.	2007	H145	US 3531243	1	1	-	-	-	-	-
<i>A. hookeri</i>	CHN	Yunnan: Kunming.	1984	H143	US 3043448	2	2	1	1	1	1	1
<i>A. hookeri</i>	CHN	Yunnan: Shangri-La.	2007	H144	US 3526927	1	1	1	-	1	1	-
<i>A. hookeri</i>	MMR	North Triangle: North Burma.	1953	H22	-	-	-	1	1	1	1	-
<i>A. hookeri</i>	MMR	North Triangle: North Burma.	1953	H49	-	-	-	1	1	1	1	-
<i>A. horsfieldii</i>	CHN	Taiwan: Nantou County, Jen-ai Hsiang, Hsiao-feng-kou.	-	H951	SANT 65951	-	-	KC897971	KC897910	KC897722	KC897845	-
<i>A. horsfieldii</i>	PNG	Western Highlands.	1963	H146	US 2594484	2	2	1	1	1	1	-
<i>A. japonicum</i>	JPN	-	-	K	-	-	-	1	-	1	-	-
<i>A. japonicum</i>	JPN	Hondo.	1935	H147	US 1647418	2	2	1	1	1	1	-
<i>A. madagascariense</i>	MDG	Vakinankaratra Region: Ambatolampy District: Tsiatajavona Ankaratra: SW of Tsiatajavona Mt.	2013	R21	SANT 65953	-	-	KC897972	KC897911	KC897723	KC897846	5
* <i>A. maderense</i>	POR	Madeira: Poça da Neve.	2004	X88	-	30	5	1	1	1	1	4
<i>A. mexicanum</i>	GTM	Huehuetenango: Sierra de los Cuchumatanes.	1960	H109	US 2381698	1	1	1	-	1	1	1
<i>A. mexicanum</i>	MEX	Chiapas State: San Cristóbal de Las Casas: Las Piedrecitas.	1965	H110	US 3007642	1	1	-	-	-	-	-
<i>A. mexicanum</i>	MEX	Morelos State: Lagunas de Zempoala N.P.	1951	H108	US 2079184	1	1	MF374534	-	MF678683	MF678731	-
<i>A. mexicanum</i>	VEN	Andean Region: Mérida State: El Rincón.	1968	H186	M-0257426	1	-	-	-	-	-	-
<i>A. mexicanum</i>	VEN	Andean Region: Mérida State: Sierra de Santo Domingo.	1977	H103	UPS V-653028	1	1	MF374533	MF374579	MF678682	MF678730	-
<i>A. mexicanum</i>	VEN	Andean Region: Mérida State: Sierra Nevada de Mérida: Lake Coromoto.	1966	H122	US 2951758	1	1	-	-	-	-	1
<i>A. nitida</i>	KEN	Mt. Elgon: Caldera.	-	KN0176	ODP35454	-	-	1	1	1	1	-

Species	Country	Location	Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	PHYLOG			FCM
								ETS	ITS	trnL-F	
<i>A. nitale</i>	KEN	Mt. Kenya: Under the hill where Shipton Camp is set / North of the camp.	-	KN0851	ODP28802	-	-	1	1	1	1
* <i>A. nitale</i>	KEN	Mt. Kenya.	1943	MP87a	H2005/00137-8	1	-	-	-	-	-
<i>A. nitale</i>	TZA	Kilimanjaro: Shira 2 camp site.	-	TZ0092	ODP37273	-	-	1	1	1	1
* <i>A. nitale</i>	UGA	Kiggi.	1946	MP87c	H2005/00137-5	1	-	-	-	-	-
* <i>A. nitale</i>	UGA	Mt. Elgon.	1961	MP87b	H2005/00137-7	1	-	-	-	-	-
<i>A. nitale</i>	UGA	Ruwenzori: Upper Bigo Bog.	2012	X58	SANT 65955	-	-	KC897974	KC897913	KC897725	KC897848
<i>A. nitale</i>	UGA	Virunga Volcanoes: Muhavura.	2012	X59	SANT 65956	-	-	KC897975	KC897914	KC897726	KC897849
<i>A. odoratum</i>	ARG	Región de la Patagonia: Tierra del Fuego: Herberston: Moat.	2008	H178	-	-	-	1	1	1	1
* <i>A. odoratum</i>	CHE	Vaud: Col des Mosses.	2004	MP64	SANT 52192	15	-	-	-	-	-
<i>A. odoratum</i>	CHI	IX Región de La Araucanía: Conguillío N.P.	2006	H173	CONC 173419	-	-	MF374535	MF374580	MF678684	MF678732
<i>A. odoratum</i>	CHI	IX Región de la Araucanía: Curacautín-Lonquimay: Manzanales, hostería Rotonda del Cautín.	2014	CHI3	SANT 72591	-	-	-	-	-	6
<i>A. odoratum</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Concepción: Coronel: Escuadrón.	2014	CHI2	SANT 72525	-	-	-	-	-	5
<i>A. odoratum</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Prov. Arauco: Refugio Lago Lanalhue.	2014	CHI7	-	-	-	-	-	-	4
<i>A. odoratum</i>	CHI	X Región de los Lagos: Isla de Chiloe: Iglesia Compu. Pastizal junto Iglesia.	2014	CHI1	SANT 72593	-	-	-	-	-	5
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Lago Ranco. Carretera a Rupameica.	2014	CHI5	SANT 72601	-	-	-	-	-	5
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Los Liles. Castro carretera Chailhuin.	2014	CHI6	-	-	-	-	-	-	5
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Antes de Caleta el Molinar.	2014	CHI4	SANT 72592	-	-	-	-	-	5
<i>A. odoratum</i>	CRI	Cartago: Volcán Irazú	1968	H150	US 3054776	-	-	1	-	1	1

Species	Country	Location	Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	PHYLOG			FCM	
								ETS	ITS	trnL-F		trnT-L
<i>A. odoratum</i>	CZE	-	2000	X161	-	-	-	1	1	1	1	-
* <i>A. odoratum</i>	CZE	Krkonoše Mt., Modrý důl Valley.	2003	MP40	SANT 52206	15	-	-	-	-	-	-
* <i>A. odoratum</i>	CZE	Krkonoše Mt., Rokytnice: Jehlanka.	2003	MP33	SANT 52208	30	-	-	-	-	-	-
* <i>A. odoratum</i>	ESP	Aragón: Huesca: Benasque: La Renclusa.	-	MP61	SANT 52210	15	5	KC897982	KC897923	KC897735	KC897858	-
<i>A. odoratum</i>	ESP	Asturias: Hermo.	2014	X156	-	-	-	-	-	-	-	5
* <i>A. odoratum</i>	ESP	C. Valenciana: Castellón: El Boixar.	2004	MP75	SANT 52213	15	-	-	-	-	-	-
* <i>A. odoratum</i>	ESP	Castilla y León: Soría: Cidones.	2004	MP73	SANT 52211	15	-	1	1	1	1	-
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Chelo.	2015	X173	-	-	-	-	-	-	-	4
* <i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: Domiños.	2002	MP14	SANT 53423	-	5	-	-	-	-	-
* <i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo.	2004	MP7	SANT 52196	-	5	-	-	-	-	17
* <i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Oleiros.	2015	MP17	SANT 53361	30	5	-	-	-	-	4
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Lugo: Folgoso do Courel: Taro Blanco.	2009	X57	SANT 53364	-	-	KC897984	KC897925	KC897737	KC897860	-
* <i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Lugo: Marei: O Corgo.	2005	MP18	SANT 53424	30	5	-	-	-	-	-
* <i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Lugo: O Courel: Alto de Pedrafita.	2001	MP20	SANT 52190	-	5	-	-	-	-	-
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Lugo: Sarria.	2010	X35	-	-	-	1	1	1	1	-
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Ourense: Carballeda de Valdeorras: O Estreito.	2014	X153	-	-	-	1	1	1	1	5
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Ourense: Rubiá: Casaio.	2014	X155	-	-	-	1	1	1	1	5
* <i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Ourense: Rubiá: Covas.	1999	MP16	SANT 53422	-	5	-	-	-	-	-
* <i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Ourense: Vilardevós: Trasigrexa.	2000	MP15	SANT 53412	-	5	-	-	-	-	-
<i>A. odoratum</i>	GRE	Crete: Omalos: Omalos plain.	2009	X168	SANT 65966	-	-	KC897981	KC897922	KC897734	KC897857	-
<i>A. odoratum</i>	IRE	Dublin County: Carrickgollogan.	-	CG	SANT 65958	-	-	KC897976	KC897915	KC897727	KC897850	-
<i>A. odoratum</i>	IRE	Wicklow County: Carrigoona.	-	CA	SANT 65959	-	-	KC897851	KC897728	KC897916	KC897977	-

Species	Country	Location	Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	PHYLOG				FCM
								ETS	ITS	trnL-F	trnT-L	
<i>A. odoratum</i>	IRE	Wicklow County: Little Sugar Loaf.	-	LS	SANT 65957	-	-	KC897980	KC897921	KC897733	KC897856	-
<i>A. odoratum</i>	ITA	Tuscany: Alpi Apune: Vinca track to Capanna Gannerone.	2010	X141	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>A. odoratum</i>	ITA	Tuscany.	-	X183	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>A. odoratum</i>	MNE	-	-	X184	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>A. odoratum</i>	RUS	Siberia: Tomsk oblast: Protonomoba.	2014	X145	-	-	-	1	1	1	1	2
<i>A. odoratum</i>	RUS	Siberia: Tomsk oblast: Protonomoba.	2014	X146	-	-	-	-	-	-	-	2
* <i>A. odoratum</i>	SWE	Uppland: Alunda.	2002	MP23	SANT 53396	30	5	-	-	-	-	-
<i>A. odoratum</i>	USA	PA: Chester County	2007	H88	PH 01069172	-	-	1	1	1	1	-
<i>A. odoratum</i>	USA	PA: Crawford County.	2005	H86	PH 01076527	-	-	1	1	1	1	1
* <i>A. ovatum</i>	ESP	Andalusia: Cádiz: Los Barrios: Arroyo del Tiradero.	2001	MP21	SANT 53400	-	5	-	-	-	-	-
* <i>A. ovatum</i>	ESP	Andalusia: Cádiz: Los Barrios: Montera del Torero.	2001	MP22	SANT 52186	29	5	-	-	-	-	-
* <i>A. ovatum</i>	ESP	Andalusia: Huelva: P.N. De Doñana: Caño del Tío Antoñito.	2002	MP101	SANT 53357	30	-	-	-	-	-	-
* <i>A. ovatum</i>	ESP	Andalusia: Huelva: P.N. De Doñana: Caño del Tío Antoñito.	2002	MP53	SANT 53384	-	20	-	-	-	-	-
* <i>A. ovatum</i>	ESP	Andalusia: Huelva: P.N. De Doñana: El Martínazo.	2002	MP52	SANT 53379	-	15	-	-	-	-	-
* <i>A. ovatum</i>	ESP	Andalusia: Huelva: P.N. De Doñana: Laguna de Santa Olalla.	2002	MP51	SANT 53383	-	10	-	-	-	-	-
* <i>A. ovatum</i>	ESP	Andalusia: Huelva: P.N. De Doñana: Navazo del Toro.	2002	MP54	SANT 52180	-	10	-	-	-	-	-
* <i>A. ovatum</i>	ESP	Andalusia: Huelva: P.N. De Doñana: Pinar de El Acebuche.	2001	MP43, MP105	SANT 53378	30	10	KC897989	KC897930	KC897742	KC897865	-
* <i>A. ovatum</i>	ESP	Andalusia: Huelva: P.N. De Doñana: Pinar de San Agustín.	2002	MP55	SANT 52183	-	10	-	-	-	-	-
<i>A. ovatum</i>	ESP	Andalusia: Sevilla: Sevilla.	2009	X143	-	-	-	-	-	-	-	6
<i>A. ovatum</i>	ESP	Santa Cruz de Tenerife: La Palma.	2010	X157	-	-	-	KC897995	KC897936	KC897748	KC897871	10
								KC897996	KC897749	KC897872		
									KC897937			

Species	Country	Location	Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	PHYLOG			FCM	
								ETS	ITS	trnL-F trnT-L		
<i>A. ovatum</i>	MAR	Road Tánger-Rabat, Boukhalef Sovahel, 15 km from Tanger near Club Tanger TIR.	-	X4	SANT 65971	-	-	KC897985	KC897926	KC897738	KC897861	-
<i>A. tongo</i>	ZAF	-	2011	R100	06-6400	-	-	-	-	-	-	1
<i>A. tongo</i>	ZAF	-	2010	R96	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>A. tongo</i>	ZAF	Western Cape: Ceres: Gyda's Pass.	2010	R111	SANT 65976	-	-	KC897991	KC897932	KC897744	KC897867	5
<i>A. tongo</i>	ZAF	Western Cape: Sir Lowys Pass.	2010	R114	-	-	-	-	-	-	-	6
<i>H. alpina</i>	GRL	-	1958	H134	US 2306994	1	1	-	-	-	-	-
<i>H. alpina</i>	GRL	-	-	XA50	-	-	-	1	1	1	1	-
<i>H. alpina</i>	GRL	Kangerlussuaq.	2014	X149	-	-	-	MF374536	MF374581	MF678685	MF678733	-
<i>H. alpina</i>	NOR	Svalbard: Spitzbergen Island: Isfjorden fjord	1975	H188	M-0257428	6	-	-	-	-	-	-
<i>H. alpina</i>	NOR	Troms: Storffjord	1980	H189	M-0257429	4	-	-	-	-	-	-
<i>H. alpina</i>	RUS	Far Eastern: Kamchatka: Tolbachik Volcano.	2003	H77	K 44823	-	-	1	1	1	1	-
<i>H. alpina</i>	RUS	Urals: Tyumen oblast.	1964	H98	UPS V- 653077	2	2	-	-	-	-	-
<i>H. alpina</i>	SWE	Norrbottnen: Kiruna: Jukkasjärvi.	1934	H132	US 1626439	2	2	-	-	-	-	-
<i>H. alpina</i>	SWE	Norrbottnen: Kiruna: Jukkasjärvi.	1939	H97	UPS V- 653071	2	2	1	1	1	1	-
<i>H. alpina</i>	SWE	Norrbottnen: Kiruna: Torneträsk.	1952	H133	US 2115244	1	1	1	1	1	1	-
<i>H. alpina</i>	USA	AK: Selawik NWR: Waring Mountains.	2005	H135	US 3543959	1	1	MF374537	MF374582	MF678686	MF678734	-
<i>H. altissima</i>	CHI	IX Región de la Araucanía: Lake Budi.	2014	A1	SANT 73530	4	4	-	-	-	-	5
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Castro: Playa de Huiro.	2014	A2	SANT 73528	4	4	MF374540	MF374585	MF678689	MF678736	5
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Caleta el Molinar.	2014	A3	SANT 73527	4	5	-	-	-	-	5
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Pista hacia P.N. Oncol.	2014	A4	SANT 73529	4	4	-	-	-	-	5

Species	Country	Location	Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	PHYLOG			FCM	
								ETS	ITS	trnL-F trnT-L		
<i>H. angusta</i>	PNG	Western Highlands.	1960	H140	US 2380225	-	-	1	1	1	1	-
<i>H. australis</i>	CZE	Bohemia.	1908	H137	US 1504837	1	1	-	-	-	-	-
<i>H. australis</i>	CZE	Bohemia.	1931	H153	US 1554716	1	1	-	-	-	-	-
<i>H. australis</i>	CZE	Moravia: Brno.	1929	H136	US 1501981	1	1	1	1	1	1	-
<i>H. australis</i>	DEU	Regensburg.	1942	H138	US 3041902	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. australis</i>	FIN	Hämeenlinna.	1988	H99	UPS V- 653063	2	2	-	-	-	-	1
<i>H. australis</i>	ITA	Trentino-Alto Adige Region: Trento Prov.	1970	H187	M-0257427	-	-	-	-	-	-	1
<i>H. australis</i>	ROU	Oltenia.	1969	H100	UPS V- 653069	2	2	1	-	1	1	-
<i>H. australis</i>	SWE	-	1933	H139	US 2077422	1	1	-	-	-	-	-
<i>H. australis</i>	ITA	Trentino-Alto Adige Region: Bolzano-Alto Adige Prov.	1987	H185	M-0257425	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. equisetata</i>	NZL	-	-	AH43	AH 43	-	-	-	-	KC512890	-	-
<i>H. equisetata</i>	NZL	-	-	CH562182	CH 562182	-	-	-	-	AY705901	-	-
<i>H. flexuosa</i>	IND	Punjab.	1934	H113	US 1983389	2	2	1	-	1	1	-
<i>H. flexuosa</i>	NEP	Raswa District: Bahmati.	1998	H48	-	-	-	-	1	1	-	-
<i>H. flexuosa</i>	NPL	Mechi.	1956	H101	UPS V- 653039	1	1	1	-	1	1	-
<i>H. fraseri</i>	NZL	Otago: Garvie Mt.	-	H102	UPS V- 653029	4	4	-	-	-	-	-
<i>H. fusca</i>	NZL	-	-	AH45	AH 45	-	-	-	-	KC512896	-	-
<i>H. fusca</i>	NZL	Kapiti Island.	-	AK286448	AK 286448	-	-	-	-	AY705902	-	-
<i>H. glabra</i>	CHN	Heilongjiang: Harbin.	1925	H155	US 3102678	3	3	MF374545	MF374588	MF678694	MF678740	-
<i>H. glabra</i>	CHN	Manchuria.	1925	H114	US 3102679	1	1	-	-	-	-	-
<i>H. glabra</i>	CHN	Manchuria.	1925	H115	US 1258736	2	2	-	-	-	-	-
<i>H. glabra</i>	CHN	Manchuria.	1925	H154	US 3102677	2	2	-	-	-	-	-

Species	Country	Location	Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	PHYLOG			FCM	
								ETS	ITS	trnL-F		trnT-L
<i>H. glabra</i>	CHN	Xizang: E Tibet: Salween.	1994	H181	M MSB-143129	5	-	1	1	1	1	1
<i>H. glabra</i>	RUS	-	1912	H78	K 44824	-	-	1	1	-	-	1
<i>H. gunckelii</i>	CHI	X Región de los Lagos: Chiloé Island: Compu.	2014	G1	SANT 73538	4	4	-	-	-	-	5
<i>H. hirta</i>	NOR	Hedmark: Hamar.	2007	H43	O 313689	-	-	MF374548	MF374591	MF678697	MF678743	-
<i>H. hirta</i>	NOR	Moss.	2008	X1	-	-	-	1	1	1	1	-
<i>H. juncifolia</i>	ARG	Río Negro: San Carlos de Bariloche.	1948	H157	US 2117914	1	1	-	-	-	-	-
<i>H. juncifolia</i>	CHI	X Región de Los Lagos: Puyehue N.P.	2014	J2	-	-	-	MF374550	MF374593	MF678700	MF678746	5
<i>H. juncifolia</i>	CHI	XI Región Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo: Capitán Prat: Cochrane.	2007	H172	CONC 172568	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. juncifolia</i>	CHI	XI Región Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo: Capitán Prat.	2006	H174	CONC 166409	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. juncifolia</i>	CHI	XI Región Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo: Capitán Prat.	2006	H175	CONC 172569	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. juncifolia</i>	CHI	XI Región de La Araucanía: Curacautín: near Conguillío N.P.	2014	J1	SANT 73531	4	4	-	-	-	-	5
<i>H. juncifolia</i>	PER	Ancash Region: Yungay Prov.: Llanganuco Valley.	1959	H158	US 2882401	1	1	-	-	-	-	-
<i>H. laxa</i>	AFG	Kunar Prov.: Chapa Dara District.	1973	H180	M MSB-005986	1	-	MF374551	MF374594	MF678701	MF678747	-
<i>H. laxa</i>	IND	Himachal Pradesh State: Lahaul-Spiti District.	1930	H117	US 1537029	2	2	MF374552	MF374595	MF678702	MF678748	-
<i>H. laxa</i>	IND	Kashmir	1921	H116	US 1125503	1	1	-	-	-	-	-
<i>H. laxa</i>	IND	Punjab.	1934	H159	US 1983415	1	1	-	-	-	-	-
<i>H. laxa</i>	IND	Punjab.	1934	H160	US 1983418	1	1	-	-	-	-	-
<i>H. laxa</i>	IND	Uttarakhand: Kumaon.	1948	H161	US 2499154	1	1	1	1	1	1	-
<i>H. nova-zelandiae</i>	NZL	-	-	AH44	AH 44	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. nova-zelandiae</i>	NZL	-	-	AK287053	AK 287053	-	-	-	-	-	-	-

Species	Country Location			Date	Code	Herbarium	MACROM			MICROM			PHYLOG			FCM
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Del Norte Co.		1936	H92	PH 756844	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Humboldt Co: around Humboldt Bay.		1918	H107	US 1061985	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Humboldt Co: Redwood N.P.		1996	H67	K 44813	-	-	MF374553	MF374596	MF678703	MF678749	-	-	-	-
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Marin Co: Lagunitas Creek.		1949	H124	US 2079007	2	2	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Marin Co: Mt. Tamalpais.		1925	H126	US 3182072	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Marin Co.		1964	H184	M-0257424	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Marin Co.		1960	H89	PH 625586	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Marin Co.		1935	H93	PH 994366	1	-	-	-	MF678705	MF678751	-	-	-	-
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Monterey Co: Big Sur River.		1937	H123	US 1649421	1	1	MF374555	MF374598	MF678706	MF678752	-	-	-	-
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Santa Cruz Co: along Lockhart Gulch Road.		1950	H125	US 2976155	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. occidentalis</i>	USA	OR: Coos Co.		1929	H91	PH 684550	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. occidentalis</i>	USA	OR: Curry Co.		1928	H90	PH 662901	1	-	MF374554	MF374597	MF678704	MF678750	-	-	-	-
<i>H. odorata</i>	CAN	Northwest Territory: Yellowknife River: Prosperous Lake. 1949, 2587942		1949	H111	US 2587942	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. odorata</i>	NOR	Østfold-Mass.		2005	H16	-	-	-	1	1	1	1	-	-	-	-
<i>H. odorata</i>	ROU	Tulcea: near Babadag.		1924	H190	US 2696983	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. odorata</i>	RUS	Siberia: Tomsk oblast: Protonomoba.		2014	X147	-	-	-	1	1	1	1	3	-	-	-
<i>H. odorata</i>	RUS	Siberia: Tomsk oblast: Protonomoba.		2014	X148	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-
<i>H. odorata</i>	USA	AK: Valdez-Cordova C.A.: mile 173 Glenn highway.		1959	H127	US 3495920	1	1	MF374556	MF374599	MF678707	MF678753	-	-	-	-
<i>H. odorata</i>	USA	OR: Grant Co: Wickiup Creek.		1938	H112	US 3055577	1	1	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>H. pauciflora</i>	CAN	Victoria Island: Sinclair Creek North Warning System.		2008	H162	US 3644193	3	3	1	-	1	1	1	-	-	-
<i>H. pauciflora</i>	USA	AK: Lake Schader.		1948	H141	US 3044977	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. pauciflora</i>	USA	AK.		-	H106	US 2078441	-	7	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. pusilla</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la		2014	P1	SANT 73539	22	4	MF374557	MF374600	MF678708	MF678754	5	-	-	-

Species	Country	Location	Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	PHYLOG			FCM	
								ETS	ITS	trnL-F		trnT-L
Antártida Chilena: near Pali Aike N.P.												
<i>H. quebrada</i>	PER	Ancash Region: Recuay Prov.: Cordillera Blanca.	1997	H121	US 3423081	(1)	(1)	MF374559	MF374602	MF678710	MF678756	1
<i>H. rariflora</i>	AUS	-	-	P5762	-	-	-	-	KC512893	-	-	-
<i>H. rariflora</i>	AUS	-	-	VS9	-	-	-	-	-	KC698989	-	-
<i>H. rariflora</i>	AUS	New South Wales: South Coast.	1978	H167	CBG 7810365.1	-	-	1	1	1	1	-
<i>H. rariflora</i>	AUS	Victoria: East Gippsland region.	1979	H168	CANB 548770.1	-	-	1	1	1	1	-
<i>H. rariflora</i>	AUS	Victoria: East Gippsland region.	2002	H169	CANB 639386.1	-	-	1	1	1	1	-
<i>H. redolens</i>	ARG	Región de la Patagonia: Tierra del Fuego: Herberston: Moat.	2008	H176	-	-	-	MF374560	MF374603	MF678711	MF678757	-
<i>H. redolens</i>	ARG	Región de la Patagonia: Tierra del Fuego: Lake Roca.	2009	H177	-	-	-	MF374561	MF374604	MF678712	MF678758	-
<i>H. redolens</i>	CHI	X Región de Los Lagos: Puyehue N.P.	-	US7232	US 7232	-	-	-	FJ377667	-	-	-
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Cameron: Cape Cameron: Inútil Bay.	2014	R2	SANT 73534	4	4	MF374566	MF374607	MF678718	MF678763	5
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Cameron: Cape Cameron.	2014	R3	SANT 73532	4	1	-	-	-	-	5
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Lake Roca.	2014	X85	-	-	-	MF374562	MF374605	MF678713	MF678759	-
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Porvenir: Cape Boquerón.	2014	R1	SANT 73533	6	4	-	-	-	-	5
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Torres del Paine N.P.: above Lake Grey.	2014	R4	SANT 73535	2	2	-	-	-	-	5
<i>H. redolens</i>	IDN	New Guinea: Papua Prov.: Maoke Mountains: Sudirman Range: 11 km NE of Puncaak Trikora.	1938	H131	US 1761695	1	1	MF374570	-	MF678721	MF678767	-

Species	Country	Location	Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	PHYLOG			FCM
								ETS	ITS	trnL-F trnT-L	
<i>H. redolens</i>	IDN	New Guinea: Papua Prov.: Maoke Mountains: Sudirman Range: Lake Habbema.	1938	H130	US 1761684	1	1	-	-	-	-
<i>H. redolens</i>	NZL	Southland Land District: Fiordland: Chalky Island.	1976	CHR3	CHR 310915 B	-	-	-	1	-	-
<i>H. redolens</i>	NZL	Taranaki Land District: Mt. Egmont: Holly Flat.	1973	CHR1	CHR 158672	-	-	1	1	-	-
<i>H. redolens</i>	NZL	Wellington Land District: Chatham Island: Margins of L. Huro.	2002	CHR2	CHR 562185	-	-	-	1	-	-
<i>H. redolens</i>	PER	Ancash Region: Yungay Prov.: Huascarán N.P., between Lake Llanganuco and Portachuelo.	1984	H128	US 3097904	1	-	-	-	-	-
<i>H. redolens</i>	PER	Cajamarca Region: Cajamarca Province: road from Cajamarca to Bambamarca.	1988	H129	US 3480791	1	-	MF374571	MF374610	MF678722	MF678768
<i>H. redolens</i>	PNG	Central Prov.: Wharton Range: Mt. Albert Edward.	1974	H119	US 2741741	1	1	-	-	-	-
<i>H. redolens</i>	PNG	East Sepik Prov.: Mt. Burgets.	1977	H120	US 2978618	2	2	1	1	1	1
<i>H. repens</i>	RUS	Central: Voronezh oblast: Novohopersk.	1969	H81	K 44827	-	-	-	-	-	1
<i>H. repens</i>	RUS	South: Volgograd oblast.	-	LE6295	LE 6295	-	-	-	KC512883	-	-
<i>H. repens</i>	RUS	Volga: Samara oblast.	-	LE3231	LE 3231	-	-	-	KC512884	-	-
<i>H. repens</i>	RUS	Volga: Saratov oblast.	1977	H183	M-0257423	1	-	-	-	-	1
<i>H. repens</i>	-	-	-	E7	-	-	-	-	-	KC698990	-
<i>H. repens</i>	-	-	-	H104	V-653027	3	3	-	-	-	-
<i>H. spicata</i>	CHI	IX Región de La Araucanía: Cautín: Temuco.	1923	H163	US 1189418	(1)	(1)	-	-	-	1
<i>H. utriculata</i>	CHI	IX Región de La Araucanía: Lake Budi: Puancho.	2014	U3	-	-	-	-	-	-	5
<i>H. utriculata</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Arauco: Lake Lanalhue.	2014	U1	SANT 73536	3	2	MF374573	MF374612	MF678724	MF678769
<i>H. utriculata</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Concepción: Hualpén: Cala Lengua.	2014	U2	SANT 73537	2	2	-	-	-	5

Species	Country	Location	Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	PHYLOG				FCM	
								ETS	ITS	trnL-F	trnT-L		
<i>H. wendelboi</i>	PAK	Khyber Pakhtunkhwa District: Swat District.	-	H83	K 44829	-	-	-	1	-	-	-	-
Outgroup						969	358	109	110	114	108	337	
<i>Achnatherum multinode</i>								1	1	1	1		
<i>Brachyelytrum</i> sp.								1	1	1	1		
<i>Dasypyrum</i> sp.								AJ315031	JQ972933	JQ972965	-		
<i>Festuca pratensis</i>								JN187582	JN187604	JN187652	JQ973011		
<i>Jaraca media</i>								1	1	1	1		
<i>Lolium perenne</i>								JN187583	JN187605	JN187653	KC897880		
<i>Macrochloa</i> sp.								1	1	1	1		
<i>Nassella neesiana</i>								1	1	1	1		
<i>Nassella trichotoma</i>								1	1	1	1		
<i>Phyllostachys aurea</i>								1	1	1	1		
<i>Poa</i> sp.								GQ324369	JF904811	JN030969	JN030969		
<i>Puccinellia</i> sp.								GQ283196	AF532934	AF533024	DQ336859		
<i>Secale</i>								AJ315034	AF803400	EU013658	DQ336856		

Appendix 2. Morphological characters used in this study. Micromorphological characters were selected and described according to Devesa (1992). Characters in grey were excluded from final analyses (see Discussion).

Macromorphological characters. Quantitative: 1. **Plant height** (mm) (PH). 2. **Leaf length** (mm) (LL) measured in the second leaf from the base of the plant. 3. **Leaf width** (mm) (LW) measured in the second leaf from the base of the plant. 4. **Inflorescence length** (mm) (IL). 5. **Inflorescence width at 1/3 of its length** (mm) (IW1). 6. **Inflorescence width at 2/3 of its length** (mm) (IW2). 7. **Spike lower branch length** (mm) (SLBL). 8. **Spike lower branch angle** (°) (SLBA). The next three characters were measured in the second spikelet from the base of the inflorescence. 9. **Spikelet length** (mm) (SL). 10. **Flower length** (mm) (FL). 11. **Lower glume length** (mm) (LGL). 12. **Upper glume length** (mm) (UGL). 13. **Lower male floret awn length** (mm) (LGAL). 14. **Upper male floret awn length** (mm) (UGAL). **Qualitative. Binary:** 15. **Life cycle** (CL): perennial (0), annual (1). 16. **Convolute leaves** (CL): planar (0), convolute (1). 17. **Notched leaves** (NL): pointed (0), notched (1). 18. **Lower glume pubescence** (LGP): absence (0), presence (1). 19. **Upper glume pubescence** (UGP): absence (0), presence (1). 20. **Apical floret pubescence** (FFP): absence (0), presence (1). 21. **Awn in male florets** (AW): absence (0), presence (1). 22. **Lower floret** (LF): empty (0), male (1). 23. **Intermediate floret** (MF): empty (0), male (1). *Multi-estate:* 24-I. **Lower male floret awn inserted in the lower part** (LGAI): yes (1), no (0). 24-II. **Lower male floret awn inserted in the middle part** (LGAM): yes (1), no (0). 24-III. **Lower male floret awn inserted in the upper part** (LGAS): yes (1), no (0). 25-I. **Upper male floret awn inserted in the lower part** (UGAI): yes (1), no (0). 25-II. **Upper male floret awn inserted in the middle part** (UGAM): yes (1), no (0). 25-III. **Upper male floret awn inserted in the upper part** (UGAS): yes (1), no (0). 26-I. **Apical floret empty** (FE): yes (1), no (0). 26-II. **Apical floret hermaphrodite** (FH): yes (1), no (0). 26-III. **Apical floret female** (FF): yes (1), no (0). 26-IV. **Apical floret with staminodes** (FFE): yes (1), no (0).

Micromorphological characters. Quantitative: 1. **Long cells length** (µm) (LlCL). 2. **Stomata size** (µm) (StS). 3. **Number of ribs** (NRi). **Qualitative. Binary:** 4. **Short cells** (ShP): absence (0), presence (1). 5. **Short cells type** (ShT): siliceous S (0), suberous Z (1). 6. **Companion cells type** (CoC): round S5 (0), ax S2 (1). 7. **Cilia** (C): absence (0), presence (1). 8. **Median vascular bundle sheath type** (MVBST): single (0), complete (1). 9. **Median nerve** (MN): similar to the other nerves (0), bigger (1). 10. **Furrows depth** (FD): <3/4 of the total width (0), >3/4 of the total width (1). *Multi-estate:* 11-I. **Long cell walls flat** (I2): no (0), yes (1). 11-II. **Long cell walls intermediate between I2 and I3** (I2/3): no (0), yes (1). 11-III. **Long cell walls smooth** (I3N): no (0), yes (1). 11-IV. **Long cell walls moderately undulating** (I3P): no (0), yes (1). 11-V. **Long cell walls deeply undulating** (I3R): yes (1), no (0). 12-I. **Bulliform cells** (CB): absence (0), presence (1). 12-II. **Bulliform cells very abundant** (CBM): no (0), yes (1). 13-I. **Low density of hooks** (HoF): absence (0), presence (1). 13-II. **Intermediate density of hooks** (HoN): absence (0), presence (1). 13-III. **High density of hooks** (HoM): absence (0), presence (1). 14-I. **Stomata in adaxial surface** (StAd): absence (0), presence (1). 14-II. **Stomata in abaxial surface** (StAb): absence (0), presence (1). 14-III. **Stomata in both surfaces** (StBo): absence (0), presence (1). 15-I. **Subepidermal sclerenchyma discontinuous** (SScD): no (0), yes (1). 15-II. **Subepidermal sclerenchyma continuous** (SScC): no (0), yes (1). 15-III. **Subepidermal sclerenchyma continuous and abundant** (SScCA): no (0), yes (1). 16-I. **Vascular bundles without sclerenchyma associated** (PBS): no (0), yes (1). 16-II. **Vascular bundles with sclerenchyma associated in the abaxial surface** (PBAb): no (0), yes (1). 16-III. **Vascular bundles with sclerenchyma associated only in the margin of the leaf** (PBEx): no (0), yes (1). 17-I. **Ribs shape** (RS): presence of ribs (0), absence of ribs (1). 17-II. **Ribs round-flattened** (RSD): no (0), yes (1). 17-III. **Ribs round** (RSR): no (0), yes (1). 17-IV. **Ribs quadrangular** (RSQ): no (0), yes (1). 17-V. **Ribs polygonal** (RSP): no (0), yes (1). 17-VI. **Ribs triangular** (RST): no (0), yes (1). 18-I. **Leaf section planar** (LSP): no (0), yes (1). 18-II. **Leaf section open** (LSO): no (0), yes (1). 18-III. **Leaf section closed** (LSC): no (0), yes (1).

Appendix 3. Mean value, standard deviation (SD) and number of specimens (N) for each quantitative morphological character used in this study. For character codes see Appendix 2.

Character	Species	Mean	SD	N	
PH	<i>A. aethiopicum</i>	333.27	101.36	11	
	<i>A. alpinum</i>	351.47	123.86	55	
	<i>A. amarum</i>	829.88	228.93	76	
	<i>A. aristatum</i>	171.55	77.22	105	
	<i>A. ecklonii</i>	342.50	28.99	2	
	<i>A. gracile</i>	257.63	46.77	30	
	<i>A. hookeri</i>	762.00	214.27	4	
	<i>A. horsfieldii</i>	384.00	42.43	2	
	<i>A. japonicum</i>	421.00	28.28	2	
	<i>A. maderense</i>	306.67	64.64	30	
	<i>A. mexicanum</i>	808.00	303.02	6	
	<i>A. nivale</i>	520.80	209.05	5	
	<i>A. odoratum</i>	431.22	151.51	130	
	<i>A. ovatum</i>	290.45	141.21	298	
	<i>H. alpina</i>	247.69	65.51	16	
	<i>H. altissima</i>	1419.44	332.11	16	
	<i>H. australis</i>	416.29	151.27	7	
	<i>H. flexuosa</i>	345.33	64.75	3	
	<i>H. fraseri</i>	287.00	18.57	4	
	<i>H. glabra</i>	311.00	68.28	8	
	<i>H. guncckelii</i>	1245.00	216.85	4	
	<i>H. juncifolia</i>	545.00	89.86	6	
	<i>H. laxa</i>	511.57	135.08	7	
	<i>H. occidentalis</i>	707.55	166.87	11	
	<i>H. odorata</i>	336.75	94.59	4	
	<i>H. pauciflora</i>	145.00	63.62	11	
	<i>H. pusilla</i>	55.77	10.19	22	
	<i>H. redolens</i>	747.90	289.73	21	
	<i>H. repens</i>	582.50	80.61	4	
	<i>H. utriculata</i>	1364.60	361.19	5	
	Total	397.04	293.46	905	
	LL	<i>A. aethiopicum</i>	73.09	32.75	11
		<i>A. alpinum</i>	28.66	11.00	55
<i>A. amarum</i>		154.84	37.87	76	
<i>A. aristatum</i>		34.01	18.06	105	
<i>A. ecklonii</i>		59.00	4.24	2	
<i>A. gracile</i>		61.60	16.45	30	
<i>A. hookeri</i>		165.25	53.15	4	
<i>A. horsfieldii</i>		94.50	34.65	2	
<i>A. japonicum</i>		128.00	28.28	2	
<i>A. maderense</i>		58.57	16.11	30	
<i>A. mexicanum</i>		139.50	32.12	6	
<i>A. nivale</i>		117.00	42.02	5	
<i>A. odoratum</i>		54.80	20.52	130	
<i>A. ovatum</i>		51.18	25.66	298	
<i>H. alpina</i>		50.75	24.18	16	
<i>H. altissima</i>		454.00	152.57	16	
<i>H. australis</i>		106.86	53.00	7	

	<i>H. flexuosa</i>	92.33	19.50	3
	<i>H. fraseri</i>	94.25	35.08	4
	<i>H. glabra</i>	31.25	11.51	8
	<i>H. gunckelii</i>	355.50	77.53	4
	<i>H. juncifolia</i>	244.00	82.70	6
	<i>H. laxa</i>	84.07	22.96	7
	<i>H. occidentalis</i>	252.91	61.39	11
	<i>H. odorata</i>	28.50	19.07	4
	<i>H. pauciflora</i>	24.55	19.77	11
	<i>H. pusilla</i>	10.84	3.75	22
	<i>H. redolens</i>	340.05	145.69	21
	<i>H. repens</i>	32.50	12.71	4
	<i>H. utriculata</i>	444.20	112.17	5
	Total	80.05	93.62	905
	<hr/>			
	<i>A. aethiopicum</i>	3.68	1.06	11
	<i>A. alpinum</i>	2.68	0.76	55
	<i>A. amarum</i>	13.27	4.17	76
	<i>A. aristatum</i>	2.60	1.05	105
	<i>A. ecklonii</i>	4.00	0.00	2
	<i>A. gracile</i>	4.19	0.79	30
	<i>A. hookeri</i>	4.50	0.58	4
	<i>A. horsfieldii</i>	3.50	0.71	2
	<i>A. japonicum</i>	6.00	0.00	2
	<i>A. maderense</i>	5.70	1.15	30
	<i>A. mexicanum</i>	6.00	2.83	6
	<i>A. nivale</i>	5.40	1.14	5
	<i>A. odoratum</i>	2.91	1.09	130
	<i>A. ovatum</i>	3.25	1.35	298
	<i>H. alpina</i>	2.50	0.48	16
LW	<i>H. altissima</i>	9.47	1.59	16
	<i>H. australis</i>	4.43	1.40	7
	<i>H. flexuosa</i>	6.67	2.52	3
	<i>H. fraseri</i>	4.00	1.15	4
	<i>H. glabra</i>	3.13	1.13	8
	<i>H. gunckelii</i>	7.50	2.52	4
	<i>H. juncifolia</i>	3.67	1.51	6
	<i>H. laxa</i>	8.71	1.60	7
	<i>H. occidentalis</i>	9.09	1.92	11
	<i>H. odorata</i>	4.50	2.38	4
	<i>H. pauciflora</i>	1.59	0.44	11
	<i>H. pusilla</i>	2.35	0.47	22
	<i>H. redolens</i>	6.93	2.41	21
	<i>H. repens</i>	4.25	1.19	4
	<i>H. utriculata</i>	8.80	0.45	5
	Total	4.43	3.51	905
	<hr/>			
	<i>A. aethiopicum</i>	53.09	19.15	11
	<i>A. alpinum</i>	30.60	5.66	55
	<i>A. amarum</i>	83.28	16.41	76
IL	<i>A. aristatum</i>	23.95	6.98	105
	<i>A. ecklonii</i>	46.50	13.44	2
	<i>A. gracile</i>	32.00	5.96	30
	<i>A. hookeri</i>	68.00	10.89	4

<i>A. horsfieldii</i>	65.00	4.24	2
<i>A. japonicum</i>	78.50	19.09	2
<i>A. maderense</i>	36.23	6.43	30
<i>A. mexicanum</i>	108.50	37.02	6
<i>A. nivale</i>	84.20	14.65	5
<i>A. odoratum</i>	42.29	9.91	130
<i>A. ovatum</i>	28.93	7.83	298
<i>H. alpina</i>	30.78	5.61	16
<i>H. altissima</i>	213.31	30.47	16
<i>H. australis</i>	47.14	12.99	7
<i>H. flexuosa</i>	64.67	17.62	3
<i>H. fraseri</i>	74.00	11.05	4
<i>H. glabra</i>	56.00	12.26	8
<i>H. gunckelii</i>	210.50	43.59	4
<i>H. juncifolia</i>	84.83	19.43	6
<i>H. laxa</i>	97.00	25.72	7
<i>H. occidentalis</i>	109.00	22.41	11
<i>H. odorata</i>	71.75	21.72	4
<i>H. pauciflora</i>	20.55	5.99	11
<i>H. pusilla</i>	12.86	2.80	22
<i>H. redolens</i>	134.62	56.76	21
<i>H. repens</i>	90.75	22.62	4
<i>H. utriculata</i>	181.20	58.17	5
Total	46.73	39.70	905
<hr/>			
<i>A. aethiopicum</i>	22.55	8.65	11
<i>A. alpinum</i>	11.04	2.64	55
<i>A. amarum</i>	22.83	4.46	76
<i>A. aristatum</i>	8.76	1.86	105
<i>A. ecklonii</i>	17.50	0.71	2
<i>A. gracile</i>	13.43	1.99	30
<i>A. hookeri</i>	21.75	4.99	4
<i>A. horsfieldii</i>	26.50	2.12	2
<i>A. japonicum</i>	30.00	4.24	2
<i>A. maderense</i>	12.60	2.36	30
<i>A. mexicanum</i>	45.17	18.39	6
<i>A. nivale</i>	24.60	6.47	5
<i>A. odoratum</i>	12.65	3.02	130
<i>A. ovatum</i>	9.63	1.97	298
<i>H. alpina</i>	17.38	4.08	16
<i>H. altissima</i>	57.63	21.12	16
<i>H. australis</i>	24.86	5.27	7
<i>H. flexuosa</i>	42.67	3.51	3
<i>H. fraseri</i>	42.50	8.10	4
<i>H. glabra</i>	23.63	4.00	8
<i>H. gunckelii</i>	75.25	27.29	4
<i>H. juncifolia</i>	21.00	6.66	6
<i>H. laxa</i>	51.00	19.35	7
<i>H. occidentalis</i>	47.09	13.56	11
<i>H. odorata</i>	30.25	12.74	4
<i>H. pauciflora</i>	9.82	3.52	11
<i>H. pusilla</i>	6.41	1.51	22
<i>H. redolens</i>	58.76	21.73	21

SLBL

	<i>H. repens</i>	43.25	5.74	4
	<i>H. utriculata</i>	36.80	11.76	5
	Total	16.08	14.01	905
	<hr/>			
	<i>A. aethiopicum</i>	14.23	12.26	11
	<i>A. alpinum</i>	35.32	3.52	55
	<i>A. amarum</i>	46.87	4.88	76
	<i>A. aristatum</i>	25.00	3.91	105
	<i>A. ecklonii</i>	9.00	2.83	2
	<i>A. gracile</i>	72.17	2.79	30
	<i>A. hookeri</i>	8.50	1.68	4
	<i>A. horsfieldii</i>	9.25	0.35	2
	<i>A. japonicum</i>	6.50	0.71	2
	<i>A. maderense</i>	30.60	1.45	30
	<i>A. mexicanum</i>	7.33	0.88	6
	<i>A. nivale</i>	27.50	18.05	5
	<i>A. odoratum</i>	30.01	3.16	130
	<i>A. ovatum</i>	22.34	4.21	298
	<i>H. alpina</i>	8.34	1.00	16
SL	<i>H. altissima</i>	7.66	0.94	16
	<i>H. australis</i>	4.50	0.58	7
	<i>H. flexuosa</i>	8.17	0.76	3
	<i>H. fraseri</i>	7.00	0.41	4
	<i>H. glabra</i>	3.25	0.53	8
	<i>H. gunckelii</i>	6.13	0.48	4
	<i>H. juncifolia</i>	12.27	6.28	6
	<i>H. laxa</i>	7.21	1.35	7
	<i>H. occidentalis</i>	5.09	0.44	11
	<i>H. odorata</i>	4.88	0.48	4
	<i>H. pauciflora</i>	4.32	0.84	11
	<i>H. pusilla</i>	4.16	0.32	22
	<i>H. redolens</i>	8.50	1.46	21
	<i>H. repens</i>	5.00	0.58	4
	<i>H. utriculata</i>	5.90	1.02	5
	Total	25.58	14.38	905
	<hr/>			
	<i>A. aethiopicum</i>	6.04	2.00	11
	<i>A. alpinum</i>	3.53	0.35	55
	<i>A. amarum</i>	4.69	0.49	76
	<i>A. aristatum</i>	2.50	0.39	105
	<i>A. ecklonii</i>	9.00	2.83	2
	<i>A. gracile</i>	7.22	0.28	30
	<i>A. hookeri</i>	8.50	1.68	4
	<i>A. horsfieldii</i>	8.75	0.35	2
	<i>A. japonicum</i>	6.25	0.35	2
FL	<i>A. maderense</i>	3.06	0.15	30
	<i>A. mexicanum</i>	7.17	0.82	6
	<i>A. nivale</i>	5.54	2.03	5
	<i>A. odoratum</i>	3.00	0.32	130
	<i>A. ovatum</i>	2.23	0.42	298
	<i>H. alpina</i>	7.88	1.12	16
	<i>H. altissima</i>	7.22	0.80	16
	<i>H. australis</i>	4.36	0.56	7
	<i>H. flexuosa</i>	7.17	1.26	3

	<i>H. fraseri</i>	6.50	0.41	4
	<i>H. glabra</i>	3.00	0.46	8
	<i>H. gunckelii</i>	5.88	0.63	4
	<i>H. juncifolia</i>	4.83	1.21	6
	<i>H. laxa</i>	6.71	1.19	7
	<i>H. occidentalis</i>	4.50	0.74	11
	<i>H. odorata</i>	4.50	0.71	4
	<i>H. pauciflora</i>	4.23	0.90	11
	<i>H. pusilla</i>	3.89	0.26	22
	<i>H. redolens</i>	8.05	1.35	21
	<i>H. repens</i>	4.38	0.48	4
	<i>H. utriculata</i>	5.60	1.39	5
	Total	3.59	1.83	905
	<i>A. aethiopicum</i>	5.37	0.74	11
	<i>A. alpinum</i>	3.60	0.40	55
	<i>A. amarum</i>	5.79	0.67	76
	<i>A. aristatum</i>	3.58	0.53	105
	<i>A. ecklonii</i>	4.75	0.35	2
	<i>A. gracile</i>	5.51	0.44	30
	<i>A. hookeri</i>	3.63	0.95	4
	<i>A. horsfieldii</i>	5.75	0.35	2
	<i>A. japonicum</i>	3.50	0.00	2
	<i>A. maderense</i>	4.94	0.36	30
	<i>A. mexicanum</i>	4.83	0.41	6
	<i>A. nivale</i>	4.84	0.26	5
	<i>A. odoratum</i>	4.14	0.47	130
	<i>A. ovatum</i>	3.88	0.48	298
	<i>H. alpina</i>	5.25	0.68	16
GL	<i>H. altissima</i>	5.88	0.72	16
	<i>H. australis</i>	3.93	0.45	7
	<i>H. flexuosa</i>	6.00	1.00	3
	<i>H. fraseri</i>	4.25	0.50	4
	<i>H. glabra</i>	2.81	0.70	8
	<i>H. gunckelii</i>	4.50	0.41	4
	<i>H. juncifolia</i>	5.53	1.03	6
	<i>H. laxa</i>	5.36	1.25	7
	<i>H. occidentalis</i>	4.09	0.58	11
	<i>H. odorata</i>	4.13	0.25	4
	<i>H. pauciflora</i>	3.14	0.32	11
	<i>H. pusilla</i>	3.59	0.37	22
	<i>H. redolens</i>	6.74	1.75	21
	<i>H. repens</i>	3.88	0.85	4
	<i>H. utriculata</i>	5.30	1.40	5
	Total	4.30	1.02	905
	<i>A. aethiopicum</i>	46.00	4.18	5
	<i>A. ecklonii</i>	45.00	0.00	2
StS	<i>A. hookeri</i>	45.00	0.00	2
	<i>A. horsfieldii</i>	40.00	-	1
	<i>A. japonicum</i>	52.50	3.54	2

	<i>A. mexicanum</i>	60.00	-	1
	<i>A. nivale</i>	42.50	3.54	2
	<i>H. alpina</i>	58.00	9.08	5
	<i>H. altissima</i>	44.30	2.16	10
	<i>H. australis</i>	35.75	1.50	4
	<i>H. flexuosa</i>	52.50	3.54	2
	<i>H. fraseri</i>	43.75	2.50	4
	<i>H. glabra</i>	42.50	2.74	6
	<i>H. laxa</i>	50.00	0.00	4
	<i>H. occidentalis</i>	35.00	7.07	2
	<i>H. odorata</i>	50.00	-	1
	<i>H. pauciflora</i>	31.67	7.91	9
	<i>H. redolens</i>	41.90	11.99	10
	<i>H. repens</i>	35.00	7.07	2
	Total	43.31	9.20	74
	<hr/>			
	<i>A. aethiopicum</i>	348.60	119.82	5
	<i>A. ecklonii</i>	451.00	5.66	2
	<i>A. hookeri</i>	516.50	57.28	2
	<i>A. horsfieldii</i>	405.00	-	1
	<i>A. japonicum</i>	366.00	39.60	2
	<i>A. mexicanum</i>	458.00	-	1
	<i>A. nivale</i>	240.50	43.13	2
	<i>H. alpina</i>	431.80	159.55	5
	<i>H. altissima</i>	269.00	37.43	10
LlCL	<i>H. australis</i>	429.00	115.22	4
	<i>H. flexuosa</i>	464.50	273.65	2
	<i>H. fraseri</i>	442.00	88.88	4
	<i>H. glabra</i>	288.50	48.38	6
	<i>H. laxa</i>	387.50	91.53	4
	<i>H. occidentalis</i>	346.50	61.52	2
	<i>H. odorata</i>	279.00	-	1
	<i>H. pauciflora</i>	301.67	74.05	9
	<i>H. redolens</i>	231.00	47.94	10
	<i>H. repens</i>	153.50	0.71	2
	Total	332.45	115.38	74
	<hr/>			
	<i>A. aethiopicum</i>	12.20	2.28	5
	<i>A. ecklonii</i>	15.00	2.83	2
	<i>A. hookeri</i>	23.00	4.24	2
	<i>A. horsfieldii</i>	19.00	-	1
	<i>A. japonicum</i>	28.00	9.90	2
	<i>A. mexicanum</i>	14.00	-	1
	<i>A. nivale</i>	31.00	18.38	2
	<i>H. alpina</i>	8.20	2.28	5
NRi	<i>H. altissima</i>	41.60	4.74	10
	<i>H. australis</i>	16.50	4.73	4
	<i>H. flexuosa</i>	20.00	7.07	2
	<i>H. fraseri</i>	14.00	2.16	4
	<i>H. glabra</i>	24.33	2.80	6
	<i>H. laxa</i>	32.00	11.63	4
	<i>H. occidentalis</i>	37.50	3.54	2
	<i>H. odorata</i>	21.00	-	1
	<i>H. pauciflora</i>	5.89	2.03	9

<i>H. redolens</i>	25.70	4.57	10
<i>H. repens</i>	27.00	0.00	2
Total	22.18	12.28	74

Appendix 4. Nuclear DNA content estimations through flow cytometry (FCM). *P.s.*, internal reference standard *Pisum sativum* L. 'Citrad' (2C = 9.09 pg); *S.L.*, internal reference standard *Solanum lycopersicum* L. 'Stupické' (2C = 1.96 pg); *V.f.*, internal reference standard *Vicia faba* L. 'Inovec' (2C = 26.60 pg); FL Standard, mean fluorescence of the G₁ peak of the internal reference standard; FL Sample, mean fluorescence of the G₁ peak of the sample; DI, DNA index (FL sample/FL standard); G.s., genome size (pg/2C); CV Sample, coefficient of variation of DNA peaks of samples; CV Standard, coefficient of variation of DNA peaks of standards.

Species	Country	Location	Date	Code	Individual	FL Sample	FL Standard	DI	G.s.	CV Sample	CV Standard	Ploidy level	Standard
<i>A. alpinum</i>	BGR	Central Balkans N.P., road between Hristo Donovo to Trojan path from Ostrec Gnezdo Mt.	2010	X131	1	131.10	479.37	0.27	7.36	4.63	2.00	2	<i>P.s.</i>
<i>A. alpinum</i>	BGR	Central Balkans N.P., road between Hristo Donovo to Trojan path from Ostrec Gnezdo Mt.	2010	X131	2	111.22	165.05	0.67	6.13	5.28	2.48	2	<i>P.s.</i>
<i>A. alpinum</i>	BGR	Central Balkans N.P., road between Hristo Donovo to Trojan path from Ostrec Gnezdo Mt.	2010	X131	6	111.46	163.79	0.68	6.19	5.13	2.65	2	<i>P.s.</i>
<i>A. alpinum</i>	BGR	Central Balkans N.P., road between Hristo Donovo to Trojan path from Ostrec Gnezdo Mt.	2010	X131	7	121.13	154.56	0.78	7.12	5.03	2.28	2	<i>P.s.</i>
<i>A. alpinum</i>	BGR	Central Balkans N.P., road between Hristo Donovo to Trojan path from Ostrec Gnezdo Mt.	2010	X131	8	115.77	167.16	0.69	6.30	3.98	2.00	2	<i>P.s.</i>
<i>A. alpinum</i>	BGR	N Rhodopians: Sofia, Vitosha N.P.: Aleko, path to antenna.	2010	X129	3	118.76	171.24	0.69	6.30	4.92	2.68	2	<i>P.s.</i>
<i>A. alpinum</i>	BGR	N Rhodopians: Sofia, Vitosha N.P.: Aleko, path to antenna.	2010	X129	4	118.38	166.68	0.71	6.46	4.08	2.59	2	<i>P.s.</i>
<i>A. alpinum</i>	BGR	N Rhodopians: Sofia, Vitosha N.P.: Aleko, path to antenna.	2010	X129	6	120.64	171.58	0.70	6.39	4.39	2.96	2	<i>P.s.</i>
<i>A. alpinum</i>	BGR	N Rhodopians: Sofia, Vitosha N.P.: Aleko, path to antenna.	2010	X129	7	116.20	176.38	0.66	5.99	6.57	2.54	2	<i>P.s.</i>
<i>A. alpinum</i>	BGR	N Rhodopians: Sofia, Vitosha N.P.: Aleko, path to antenna.	2010	X129	9	109.48	157.18	0.70	6.33	5.38	2.75	2	<i>P.s.</i>
<i>A. alpinum</i>	BGR	N Rhodopians: Sofia, Vitosha N.P.: Aleko, path to antenna.	2010	X129	10	107.73	151.59	0.71	6.46	4.17	2.15	2	<i>P.s.</i>
<i>A. alpinum</i>	BGR	Rhodopians: Pirin N.P.: Bangkso.	2010	X135	1	113.55	164.25	0.69	6.28	6.89	2.39	2	<i>P.s.</i>
<i>A. alpinum</i>	BGR	Rhodopians: Pirin N.P.: Bangkso.	2010	X135	2	112.73	167.00	0.68	6.14	6.75	2.49	2	<i>P.s.</i>
<i>A. alpinum</i>	BGR	Rhodopians: Pirin N.P.: Bangkso.	2010	X135	3	112.92	162.01	0.70	6.34	5.99	2.29	2	<i>P.s.</i>
<i>A. alpinum</i>	BGR	Rhodopians: Pirin N.P.: Bangkso.	2010	X135	6	114.20	162.58	0.70	6.39	3.76	2.40	2	<i>P.s.</i>
<i>A. alpinum</i>	BGR	Rhodopians: Rila N.P.: Seven Rila Lakes.	2010	X137	4	115.15	162.95	0.71	6.42	5.10	2.36	2	<i>P.s.</i>
<i>A. alpinum</i>	BGR	Rhodopians: Rila N.P.: Seven Rila Lakes.	2010	X137	5	114.00	163.17	0.70	6.35	4.62	2.32	2	<i>P.s.</i>

Species	Country	Location	Date	Code	Individual	FL Sample	FL Standard	DI	G.s.	CV Sample	CV Standard	Ploidy level	Standard
<i>A. alpinum</i>	BGR	Rhodopians: Rila N.P.: Seven Rila Lakes.	2010	X137	6	117.21	166.00	0.71	6.42	4.46	2.20	2	P.s.
<i>A. alpinum</i>	BGR	Rhodopians: Rila N.P.: Seven Rila Lakes.	2010	X137	7	113.74	165.75	0.69	6.24	5.22	2.30	2	P.s.
<i>A. alpinum</i>	BGR	Rhodopians: Rila N.P.: Seven Rila Lakes.	2010	X137	8	107.67	162.60	0.66	6.02	5.16	2.19	2	P.s.
<i>A. alpinum</i>	FRA	Provence-Alpes-Côte d'Azur: Hautes-Alpes: Col du Lautaret.	2004	MP30	1	141.69	623.98	0.23	6.11	4.19	1.62	2	V.f.
<i>A. alpinum</i>	FRA	Provence-Alpes-Côte d'Azur: Hautes-Alpes: Col du Lautaret.	2004	MP30	2	137.21	623.04	0.22	5.92	3.59	1.80	2	V.f.
<i>A. alpinum</i>	FRA	Provence-Alpes-Côte d'Azur: Hautes-Alpes: Col du Lautaret.	2004	MP30	3	140.99	642.65	0.22	5.90	4.19	1.69	2	V.f.
<i>A. alpinum</i>	FRA	Provence-Alpes-Côte d'Azur: Hautes-Alpes: Col du Lautaret.	2004	MP30	4	150.49	664.29	0.23	6.09	4.52	1.96	2	V.f.
<i>A. alpinum</i>	FRA	Provence-Alpes-Côte d'Azur: Hautes-Alpes: Col du Lautaret.	2004	MP30	5	143.99	648.74	0.22	5.97	4.00	1.32	2	V.f.
<i>A. alpinum</i>	FRA	Provence-Alpes-Côte d'Azur: Hautes-Alpes: Col du Lautaret.	2004	MP30	6	141.01	641.39	0.22	5.91	3.95	1.37	2	V.f.
<i>A. alpinum</i>	FRA	Provence-Alpes-Côte d'Azur: Hautes-Alpes: Col du Lautaret.	2004	MP30	7	159.45	686.04	0.23	6.25	3.78	1.58	2	V.f.
<i>A. alpinum</i>	ITA	Abruzzo: Central Apennines: Gran Sasso e Monti della Laga N.P.	2010	X133	3	115.24	162.58	0.71	6.44	5.06	2.53	2	P.s.
<i>A. alpinum</i>	ITA	Abruzzo: Central Apennines: Gran Sasso e Monti della Laga N.P.	2010	X133	4	116.41	167.50	0.69	6.32	5.60	2.95	2	P.s.
<i>A. alpinum</i>	ITA	Abruzzo: Central Apennines: Gran Sasso e Monti della Laga N.P.	2010	X133	6	115.79	162.80	0.71	6.47	5.37	2.55	2	P.s.
<i>A. alpinum</i>	ITA	Abruzzo: Central Apennines: Gran Sasso e Monti della Laga N.P.	2010	X133	7	115.77	164.60	0.70	6.39	6.26	2.08	2	P.s.
<i>A. alpinum</i>	ITA	Abruzzo: Central Apennines: Gran Sasso e Monti della Laga N.P.	2010	X133	8	113.27	166.73	0.68	6.18	6.33	2.06	2	P.s.
<i>A. alpinum</i>	ITA	Valle d'Aosta: Aosta: Colle del Piccolo San Bernardo.	2004	MP68	1	423.75	808.12	0.52	14.11	2.34	1.59	4	V.f.
<i>A. alpinum</i>	ITA	Valle d'Aosta: Aosta: Colle del Piccolo San Bernardo.	2004	MP68	2	148.50	618.28	0.24	6.46	3.38	1.61	2	V.f.
<i>A. alpinum</i>	ITA	Valle d'Aosta: Aosta: Colle del Piccolo San Bernardo.	2004	MP68	3	147.78	619.94	0.24	6.41	5.12	1.39	2	V.f.
<i>A. alpinum</i>	ITA	Valle d'Aosta: Aosta: Colle del Piccolo San Bernardo.	2004	MP68	4	145.48	603.71	0.24	6.48	3.27	1.73	2	V.f.

Species	Country	Location	Date	Code	Individual	FL Sample	FL Standard	DI	G.s.	CV Sample	CV Standard	Ploidy level	Standard
<i>A. alpinum</i>	ITA	Valle d'Aosta: Aosta: Colle del Piccolo San Bernardo.	2004	MP68	5	150.97	611.18	0.25	6.64	3.33	1.57	2	V.f.
<i>A. alpinum</i>	MNE	High Dinaries: Durmitor N.P.: Zabljak, path up to Savin Kuk.	2010	X125	3	114.23	164.09	0.70	6.33	3.72	2.28	2	P.s.
<i>A. alpinum</i>	MNE	High Dinaries: Durmitor N.P.: Zabljak, path up to Savin Kuk.	2010	X125	4	113.99	160.88	0.71	6.44	4.49	2.64	2	P.s.
<i>A. alpinum</i>	MNE	High Dinaries: Durmitor N.P.: Zabljak, path up to Savin Kuk.	2010	X125	5	118.42	164.73	0.72	6.53	4.48	3.15	2	P.s.
<i>A. alpinum</i>	SRB	W Balcans, path between Zarkova and Midzor.	2010	X139	1	109.12	162.18	0.67	6.12	4.58	2.28	2	P.s.
<i>A. alpinum</i>	SRB	W Balcans, path between Zarkova and Midzor.	2010	X139	3	117.67	167.00	0.70	6.40	4.45	1.88	2	P.s.
<i>A. alpinum</i>	SRB	W Balkans, road between Paracim and Zajecar, near to Boljeac.	2010	X127	2	156.62	515.32	0.30	8.18	5.24	2.00	2	V.f.
<i>A. alpinum</i>	SRB	W Balkans, road between Paracim and Zajecar, near to Boljeac.	2010	X127	6	119.92	505.83	0.24	6.38	4.78	2.17	2	V.f.
<i>A. alpinum</i>	SRB	W Balkans, road between Paracim and Zajecar, near to Boljeac.	2010	X127	7	149.96	515.24	0.29	7.83	5.60	1.72	2	V.f.
<i>A. alpinum</i>	SRB	W Balkans, road between Paracim and Zajecar, near to Boljeac.	2010	X127	8	142.68	500.66	0.28	7.67	6.33	1.65	2	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Asturias: Grandas de Salime: La Coba.	2009	S210	1	320.47	197.23	1.62	43.71	5.78	5.72	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Asturias: Grandas de Salime: La Coba.	2009	S210	2	386.37	237.44	1.63	43.77	2.77	2.69	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Asturias: Grandas de Salime: La Coba.	2009	S210	3	403.54	241.12	1.67	45.02	2.24	2.36	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Asturias: Taramundi: Road between Taramundi and Teixoes.	2009	S195	1	382.42	234.71	1.63	43.83	4.41	3.29	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Asturias: Taramundi: Road between Taramundi and Teixoes.	2009	S195	2	430.20	258.68	1.66	44.74	2.45	2.40	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Asturias: Taramundi: Road between Taramundi and Teixoes.	2009	S195	3	407.60	243.86	1.67	44.96	3.10	2.61	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Asturias: Taramundi: Road between Taramundi and Teixoes.	2009	S195	4	391.62	237.68	1.65	44.32	3.93	2.94	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Asturias: Taramundi: Road between Taramundi and Teixoes.	2009	S195	6	388.30	236.61	1.64	44.15	3.52	3.01	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: A Zapateira.	2015	X181	1	257.51	145.67	1.77	47.55	3.74	2.82	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Chelo.	2015	MP3	1	235.89	147.57	1.60	43.00	3.27	2.31	16	V.f.

Species	Country	Location	Date	Code	Individual	FL Sample	FL Standard	DI	G.s.	CV Sample	CV Standard	Ploidy level	Standard
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Chelo.	2015	MP3	2	248.13	149.89	1.66	44.53	4.37	2.99	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Chelo.	2015	MP3	3	259.09	152.72	1.70	45.64	3.21	2.15	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Chelo.	2015	MP3	4	257.30	162.10	1.59	42.70	3.41	2.94	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Santa Comba.	2009	S194	1	405.07	253.58	1.60	42.97	4.65	2.90	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: Pontevedra: Bueu: Estrada de Ermelo a Bueu.	2009	S202	1	317.19	208.03	1.52	41.02	3.60	3.17	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: Pontevedra: Bueu: Estrada de Ermelo a Bueu.	2009	S202	2	401.48	252.64	1.59	42.75	3.70	2.41	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: Pontevedra: Bueu: Estrada de Ermelo a Bueu.	2009	S202	3	396.29	250.81	1.58	42.50	3.66	2.70	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: Pontevedra: Bueu: Estrada de Ermelo a Bueu.	2009	S202	4	383.23	236.40	1.62	43.61	4.35	3.90	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: Pontevedra: Caldas de Reis: río Home.	2009	S198	1	315.08	155.56	2.03	54.48	2.25	3.11	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: Pontevedra: Redondela.	2009	S201	1	284.05	152.58	1.86	50.08	3.36	2.37	16	V.f.
<i>A. amarum</i>	ESP	Galicia: Pontevedra: Vigo: Piñeiral de Valadares.	2000	MP4	1	269.25	153.52	1.75	47.18	2.67	2.55	16	V.f.
<i>A. aristatum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Oleiros: Dexo Dereita.	2016	X182	1	106.29	365.14	0.29	7.83	4.73	2.62	2	V.f.
<i>A. aristatum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Oleiros: Dexo Dereita.	2016	X182	2	110.90	393.79	0.28	7.58	5.07	2.46	2	V.f.
<i>A. aristatum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Oleiros: Dexo Dereita.	2016	X182	3	109.06	397.42	0.27	7.38	4.29	2.65	2	V.f.
<i>A. aristatum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Oleiros: Dexo Esquerda.	2016	X182	2	118.75	412.03	0.29	7.75	3.33	2.52	2	V.f.
<i>A. aristatum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Oleiros: Dexo Esquerda.	2016	X182	3	111.28	393.41	0.28	7.61	3.85	2.69	2	V.f.
<i>A. aristatum</i>	ESP	Galicia: Lugo: Quiroga: Sequeiros.	2016	MP10	1	185.70	696.74	0.27	7.17	2.97	2.24	2	V.f.
<i>A. aristatum</i>	ESP	Galicia: Pontevedra: Baiona: Cabo Silleiro.	2002	MP9	1	108.63	397.71	0.27	7.35	3.75	3.21	2	V.f.
<i>A. aristatum</i>	ESP	Galicia: Pontevedra: Baiona: Cabo Silleiro.	2002	MP9	2	113.01	398.59	0.28	7.63	3.88	2.87	2	V.f.
<i>A. aristatum</i>	ESP	Galicia: Pontevedra: Baiona: Cabo Silleiro.	2002	MP9	3	112.74	388.89	0.29	7.80	4.27	2.95	2	V.f.
<i>A. aristatum</i>	ESP	Galicia: Pontevedra: Baiona: Cabo Silleiro.	2002	MP9	4	105.81	383.16	0.28	7.43	3.97	2.40	2	V.f.
<i>A. dregeanum</i>	ZAF	Western Cape: Stelen Bosch: Jonkershoek.	2010	R112	4	207.34	481.96	0.43	11.57	11.39	5.33	4	V.f.
<i>A. dregeanum</i>	ZAF	Western Cape: Stelen Bosch: Jonkershoek.	2010	R112	5	345.07	667.21	0.52	13.91	6.74	2.39	4	V.f.

Species	Country	Location	Date	Code	Individual	FL Sample	FL Standard	DI	G.s.	CV Sample	CV Standard	Ploidy level	Standard
<i>A. dregeanum</i>	ZAF	Western Cape: Stelen Bosch: Jonkershoek.	2010	R112	6	396.53	689.01	0.58	15.48	4.27	2.66	4	V.f.
<i>A. dregeanum</i>	ZAF	Western Cape: Stelen Bosch: Jonkershoek.	2010	R112	10	412.96	655.91	0.63	16.94	4.67	2.87	4	V.f.
<i>A. dregeanum</i>	ZAF	Western Cape: Swartberg Pass.	2010	R137	1	260.38	540.40	0.48	12.96	7.61	3.85	4	V.f.
<i>A. dregeanum</i>	ZAF	Western Cape: Swartberg Pass.	2010	R137	3	296.31	644.00	0.46	12.38	6.42	1.73	4	V.f.
<i>A. dregeanum</i>	ZAF	Western Cape: Swartberg Pass.	2010	R137	7	198.53	503.12	0.39	10.61	8.74	4.36		V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Eastern Cape: Stutterheim: Amatole Mountains: Dohne Swamp.	2010	R97	2	285.54	598.61	0.48	12.83	4.79	1.85	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Eastern Cape: Stutterheim: Amatole Mountains: Dohne Swamp.	2010	R97	4	247.58	545.12	0.45	12.22	8.81	1.75	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Eastern Cape: Stutterheim: Amatole Mountains: Dohne Swamp.	2010	R97	5	252.78	560.27	0.45	12.14	5.71	2.80	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Eastern Cape: Stutterheim: Amatole Mountains: Mt. Thomas.	2010	R115	1	359.04	694.02	0.52	13.92	6.24	2.28	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Eastern Cape: Stutterheim: Amatole Mountains: Mt. Thomas.	2010	R115	3	354.23	660.82	0.54	14.42	4.28	2.62	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Eastern Cape: Stutterheim: Amatole Mountains: Mt. Thomas.	2010	R115	5	373.16	672.13	0.56	14.93	5.13	2.31	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Eastern Cape: Stutterheim: Amatole Mountains: Mt. Thomas.	2010	R115	6	398.51	716.53	0.56	14.96	3.83	2.01	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Eastern Cape: Stutterheim: Amatole Mountains: Mt. Thomas.	2010	R115	7	331.32	674.01	0.49	13.22	6.17	2.27	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	KwaZulu-Natal: Organ Pipes Pass.	2010	R93	1	273.80	508.85	0.54	14.47	3.91	3.41	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	KwaZulu-Natal: Organ Pipes Pass.	2010	R93	2	354.64	468.64	0.76	20.36	5.67	3.57		V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	KwaZulu-Natal: Organ Pipes Pass.	2010	R93	4	389.43	565.20	0.69	18.53	4.70	2.16		V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	KwaZulu-Natal: Organ Pipes Pass.	2010	R93	5	248.53	556.65	0.45	12.01	6.59	2.02	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	KwaZulu-Natal: Organ Pipes Pass.	2010	R93	6	263.80	543.41	0.49	13.06	5.92	2.71	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Mahlangubo river.	2010	R95	1	193.16	609.96	0.32	8.52	9.47	1.51	2	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Mahlangubo river.	2010	R95	2	158.49	688.15	0.23	6.20	10.20	1.69	2	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Mahlangubo river.	2010	R95	3	164.15	596.51	0.28	7.40	9.32	2.79	2	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Mahlangubo river.	2010	R95	4	97.58	627.29	0.16	4.18	10.67	1.88		V.f.

Species	Country	Location	Date	Code	Individual	FL Sample	FL Standard	DI	G.s.	CV Sample	CV Standard	Ploidy level	Standard
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Mahlangubo river.	2010	R95	5	181.08	587.76	0.31	8.29	8.17	1.85	2	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Mahlangubo river.	2010	R95	9	247.70	588.85	0.42	11.32	7.71	3.00		V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Mahlangubo river.	2010	R95	10	303.22	546.06	0.56	14.94	6.01	3.53	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Mont-Aux-Sources.	1978	H142	1	174.40	720.62	0.24	6.51	7.72	1.73	2	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Sani Pass.	2010	R90	4	309.49	612.60	0.51	13.59	2.21	1.85	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Sani Pass.	2010	R90	5	313.97	554.97	0.57	15.22	3.89	2.71	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Sani Pass.	2010	R90	6	255.03	535.00	0.48	12.82	6.83	1.97	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Sani Pass.	2010	R90	7	257.27	521.30	0.49	13.28	6.85	2.96	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Top of Gaukas Kop.	2010	R94	1	306.65	503.05	0.61	16.40	4.92	2.32	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Top of Gaukas Kop.	2010	R94	3	284.15	526.62	0.54	14.51	5.68	2.73	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Top of Gaukas Kop.	2010	R94	4	298.70	594.51	0.50	13.52	6.02	2.25	4	V.f.
<i>A. ecklonii</i>	ZAF	Top of Gaukas Kop.	2010	R94	6	292.35	567.97	0.51	13.85	5.71	2.24	4	V.f.
<i>A. hookeri</i>	CHN	Yunnan: Kunming.	1984	H143	1	404.27	734.83	0.55	14.80	3.64	1.77	4	V.f.
<i>A. madagascariense</i>	MDG	Vakinankaratra Region: Ambatolampy District: Tsiafajavona Ankaratra: SW of Tsiafajavona Mt.	2013	R21	2	336.58	214.83	1.57	14.24	4.19	4.14	4	P.s.
<i>A. madagascariense</i>	MDG	Vakinankaratra Region: Ambatolampy District: Tsiafajavona Ankaratra: SW of Tsiafajavona Mt.	2013	R21	3	315.13	211.54	1.49	13.54	3.34	3.34	4	P.s.
<i>A. madagascariense</i>	MDG	Vakinankaratra Region: Ambatolampy District: Tsiafajavona Ankaratra: SW of Tsiafajavona Mt.	2013	R21	4	316.83	198.03	1.60	14.54	2.73	2.74	4	P.s.
<i>A. madagascariense</i>	MDG	Vakinankaratra Region: Ambatolampy District: Tsiafajavona Ankaratra: SW of Tsiafajavona Mt.	2013	R21	8	394.43	738.68	0.53	14.36	3.88	2.18	4	P.s.
<i>A. madagascariense</i>	MDG	Vakinankaratra Region: Ambatolampy District: Tsiafajavona Ankaratra: SW of Tsiafajavona Mt.	2013	R21	9	393.72	788.99	0.50	13.42	4.52	2.22	4	P.s.
<i>A. maderense</i>	POR	Madeira: Poça da Neve.	2004	X88	2	503.02	131.16	3.84	7.52	3.05	3.23	2	S.l.
<i>A. maderense</i>	POR	Madeira: Poça da Neve.	2004	X88	4	494.55	128.63	3.84	7.54	2.64	2.62	2	S.l.
<i>A. maderense</i>	POR	Madeira: Poça da Neve.	2004	X88	13	460.80	123.31	3.74	7.32	2.30	2.88	2	S.l.
<i>A. maderense</i>	POR	Madeira: Poça da Neve.	2004	X88	14	477.05	124.45	3.83	7.51	2.86	2.58	2	S.l.
<i>A. mexicanum</i>	GTM	Huehuetenango: Sierra de los Cuchumatanes.	1960	F109	1	312.77	445.42	0.70	18.89	5.27	2.42	6	V.f.

Species	Country	Location	Date	Code	Individual	FL Sample	FL Standard	DI	G.s.	CV Sample	CV Standard	Ploidy level	Standard
<i>A. mexicanum</i>	VEN	Andean Region: Mérida State: Sierra Nevada de Mérida: Lake Coromoto.	1966	HI22	1	291.63	445.34	0.65	17.62	5.91	2.18	6	V.f.
<i>A. odoratum</i>	CHI	IX Región de la Araucanía: Curacautín-Longuimay: Manzanales, hostería Rotonda del Cautín.	2015	CHI3	1	385.05	766.58	0.50	13.51	3.05	2.45	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	CHI	IX Región de la Araucanía: Curacautín-Longuimay: Manzanales, hostería Rotonda del Cautín.	2015	CHI3	2	401.08	766.33	0.52	14.08	2.51	2.03	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	CHI	IX Región de la Araucanía: Curacautín-Longuimay: Manzanales, hostería Rotonda del Cautín.	2015	CHI3	3	363.58	730.24	0.50	13.39	2.70	2.28	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	CHI	IX Región de la Araucanía: Curacautín-Longuimay: Manzanales, hostería Rotonda del Cautín.	2015	CHI3	4	379.96	750.39	0.51	13.62	2.52	1.89	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	CHI	IX Región de la Araucanía: Curacautín-Longuimay: Manzanales, hostería Rotonda del Cautín.	2015	CHI3	5	359.73	709.54	0.51	13.64	3.29	3.04	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	CHI	IX Región de la Araucanía: Curacautín-Longuimay: Manzanales, hostería Rotonda del Cautín.	2015	CHI3	6	354.46	717.85	0.49	13.28	3.11	2.33	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Concepción: Coronel: Escuadrón.	2014	CHI2	1	278.26	169.64	1.64	14.91	3.98	3.10	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Concepción: Coronel: Escuadrón.	2014	CHI2	2	275.55	165.02	1.67	15.18	3.61	2.36	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Concepción: Coronel: Escuadrón.	2014	CHI2	3	272.27	166.23	1.64	14.89	4.67	2.33	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Concepción: Coronel: Escuadrón.	2014	CHI2	4	268.35	165.39	1.62	14.75	2.92	2.95	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Concepción: Coronel: Escuadrón.	2014	CHI2	5	279.02	168.76	1.65	15.03	3.74	2.79	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Prov. Arauco: Refugio Lago Lanalhue.	2015	CHI7	1	462.09	732.72	0.63	16.96	3.52	2.73	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Prov. Arauco: Refugio Lago Lanalhue.	2015	CHI7	2	443.54	722.92	0.61	16.50	3.89	2.52	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Prov. Arauco: Refugio Lago Lanalhue.	2015	CHI7	3	449.13	721.94	0.62	16.73	3.51	2.01	4	V.f.

Species	Country	Location	Date	Code	Individual	FL Sample	FL Standard	DI	G.s.	CV Sample	CV Standard	Ploidy level	Standard
<i>A. odoratum</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Prov. Arauco: Refugio Lago Lanahue.	2015	CHI7	4	331.51	527.18	0.63	16.92	2.59	2.22	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	CHI	X Región de los Lagos: Isla de Chiloe: Iglesia Compu. Pastizal junto Iglesia.	2014	CHI1	1	248.42	148.97	1.67	15.16	4.07	3.06	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	X Región de los Lagos: Isla de Chiloe: Iglesia Compu. Pastizal junto Iglesia.	2014	CHI1	2	241.02	143.40	1.68	15.28	3.29	2.79	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	X Región de los Lagos: Isla de Chiloe: Iglesia Compu. Pastizal junto Iglesia.	2014	CHI1	3	260.80	158.92	1.64	14.92	3.57	2.78	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	X Región de los Lagos: Isla de Chiloe: Iglesia Compu. Pastizal junto Iglesia.	2014	CHI1	4	264.09	167.40	1.58	14.34	2.75	2.97	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	X Región de los Lagos: Isla de Chiloe: Iglesia Compu. Pastizal junto Iglesia.	2014	CHI1	5	287.87	174.68	1.65	14.98	2.81	1.93	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Lago Ranco. Carretera a Rupameica.	2014	CHI5	4	273.44	166.44	1.64	14.93	3.37	2.92	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Lago Ranco. Carretera a Rupameica.	2014	CHI5	5	265.12	160.53	1.65	15.01	2.16	2.64	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Lago Ranco. Carretera a Rupameica.	2014	CHI5	6	264.43	161.24	1.64	14.91	2.69	2.75	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Lago Ranco. Carretera a Rupameica.	2014	CHI5	7	259.51	158.55	1.64	14.88	2.53	2.51	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Lago Ranco. Carretera a Rupameica.	2014	CHI5	8	272.70	164.88	1.65	15.03	3.29	2.57	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Los Liles. Castro carretera Chaihuin.	2014	CHI6	1	269.39	169.82	1.59	14.42	3.48	2.42	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Los Liles. Castro carretera Chaihuin.	2014	CHI6	2	267.62	165.53	1.62	14.70	3.49	2.49	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Los Liles. Castro carretera Chaihuin.	2014	CHI6	3	278.34	174.32	1.60	14.51	3.41	2.60	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Los Liles. Castro carretera Chaihuin.	2014	CHI6	4	293.67	175.82	1.67	15.18	2.69	2.51	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Los Liles. Castro carretera Chaihuin.	2014	CHI6	5	281.49	173.66	1.62	14.73	3.47	2.16	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Antes de Caleta el Molinar.	2014	CHI4	1	265.05	161.45	1.64	14.92	3.51	2.74	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Antes de Caleta el Molinar.	2014	CHI4	5	284.61	171.88	1.66	15.05	3.92	1.69	4	P.s.

Species	Country	Location	Date	Code	Individual	FL Sample	FL Standard	DI	G.s.	CV Sample	CV Standard	Ploidy level	Standard
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Antes de Caleta el Molinar.	2014	CHI4	6	280.15	169.41	1.65	15.03	3.14	3.00	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Antes de Caleta el Molinar.	2014	CHI4	7	282.51	169.04	1.67	15.19	2.71	2.78	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Antes de Caleta el Molinar.	2014	CHI4	8	265.69	162.65	1.63	14.85	2.67	2.31	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Asturias: Hermo.	2014	X156	1	300.98	194.32	1.55	14.08	3.42	2.49	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Asturias: Hermo.	2014	X156	2	301.48	195.74	1.54	14.00	4.33	3.05	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Asturias: Hermo.	2014	X156	3	309.71	200.82	1.54	14.02	4.64	3.46	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Asturias: Hermo.	2014	X156	4	316.06	202.01	1.56	14.22	4.00	3.49	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Asturias: Hermo.	2014	X156	5	295.55	192.28	1.54	13.97	3.36	3.36	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Chelo.	2015	X173	1	243.40	159.74	1.52	13.85	2.77	2.96	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Chelo.	2015	X173	2	247.58	166.30	1.49	13.53	2.47	2.09	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Chelo.	2015	X173	3	244.14	163.72	1.49	13.56	2.63	2.20	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Chelo.	2015	X173	4	253.05	167.24	1.51	13.75	2.84	2.16	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo Zona 1.	2016	MP7	1	214.18	396.12	0.54	14.54	3.11	2.57	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo Zona 1.	2016	MP7	2	213.09	390.87	0.55	14.67	3.01	2.61	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo Zona 1.	2016	MP7	3	214.07	396.44	0.54	14.53	3.09	2.77	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo Zona 1.	2016	MP7	4	212.97	394.96	0.54	14.50	2.46	2.49	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo Zona 1.	2016	MP7	5	228.47	406.37	0.56	15.12	3.34	2.93	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo Zona 2.	2016	MP7	1	203.28	386.20	0.53	14.16	2.18	2.05	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo Zona 2.	2016	MP7	2	212.85	401.02	0.53	14.28	2.44	2.53	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo Zona 2.	2016	MP7	3	215.17	401.91	0.54	14.40	2.21	2.32	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo Zona 2.	2016	MP7	4	211.20	389.99	0.54	14.57	2.42	2.23	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo Zona 2.	2016	MP7	5	206.92	387.26	0.53	14.37	2.57	2.63	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo.	2004	MP7	1	404.07	678.46	0.60	16.02	3.16	1.44	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo.	2004	MP7	2	409.67	680.42	0.60	16.20	2.52	1.52	4	V.f.

Species	Country	Location	Date	Code	Individual	FL		DI	G.s.	CV		Ploidy level	Standard
						Sample	Standard			Sample	Standard		
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo.	2004	MP7	3	408.50	662.56	0.62	16.59	3.20	1.18	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo.	2004	MP7	4	380.59	635.56	0.60	16.11	3.97	1.37	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo.	2004	MP7	5	435.37	722.94	0.60	16.20	2.97	1.36	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo.	2004	MP7	6	397.94	686.79	0.58	15.59	4.03	1.35	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Ferrol: San Cristovo.	2004	MP7	7	234.62	422.64	0.56	14.93	5.24	1.66	4	V.f.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Oleiros.	2015	MP17	1	235.62	155.19	1.52	13.80	3.48	2.42	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Oleiros.	2015	MP17	2	237.55	155.10	1.53	13.92	3.43	2.66	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Oleiros.	2015	MP17	3	243.84	163.12	1.49	13.59	2.88	2.89	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: A Coruña: Oleiros.	2015	MP17	4	255.22	168.57	1.51	13.76	2.76	2.36	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Ourense: Carballeda de Valdeorras: O Estreito.	2014	X153	1	224.81	147.71	1.52	13.83	6.48	2.76	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Ourense: Carballeda de Valdeorras: O Estreito.	2014	X153	2	293.87	198.72	1.48	13.44	3.48	2.35	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Ourense: Carballeda de Valdeorras: O Estreito.	2014	X153	3	306.97	196.93	1.56	14.17	3.93	2.26	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Ourense: Carballeda de Valdeorras: O Estreito.	2014	X153	4	301.76	194.78	1.55	14.08	3.83	2.43	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Ourense: Carballeda de Valdeorras: O Estreito.	2014	X153	5	300.66	200.74	1.50	13.61	3.84	2.25	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Ourense: Rubiá: Casaio.	2014	X155	1	340.88	206.55	1.65	15.00	3.41	3.24	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Ourense: Rubiá: Casaio.	2014	X155	2	306.25	195.92	1.56	14.21	3.85	2.65	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Ourense: Rubiá: Casaio.	2014	X155	3	324.86	200.69	1.62	14.71	4.38	5.46	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Ourense: Rubiá: Casaio.	2014	X155	4	336.04	198.87	1.69	15.36	3.72	3.58	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ESP	Galicia: Ourense: Rubiá: Casaio.	2014	X155	5	248.30	151.52	1.64	14.90	4.34	2.86	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ITA	Tuscany: Alpi Apune: Vinca track to Capanna Gannerone.	2010	X141	2	272.81	163.58	1.67	15.16	3.56	2.12	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ITA	Tuscany: Alpi Apune: Vinca track to Capanna Gannerone.	2010	X141	3	282.31	164.87	1.71	15.56	3.82	2.23	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ITA	Tuscany: Alpi Apune: Vinca track to Capanna Gannerone.	2010	X141	4	265.86	162.57	1.64	14.87	3.29	1.73	4	P.s.

Species	Country	Location	Date	Code	Individual	FL Sample	FL Standard	DI	G.s.	CV Sample	CV Standard	Ploidy level	Standard
<i>A. odoratum</i>	ITA	Tuscany: Alpi Apune: Vinca track to Capanna Gannerone.	2010	X141	5	280.23	161.86	1.73	15.74	2.59	2.61	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ITA	Tuscany: Alpi Apune: Vinca track to Capanna Gannerone.	2010	X141	6	282.37	158.62	1.78	16.18	2.77	1.82	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	ITA	Tuscany.	2015	X183	1	246.93	166.42	1.48	13.49	3.13	2.48	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	MNE	-	2015	X184	1	244.09	166.92	1.46	13.29	2.72	2.86	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	RUS	Siberia: Toms oblast: Protonomoba.	2014	X145	1	240.62	156.82	1.53	13.95	3.50	2.14	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	RUS	Siberia: Toms oblast: Protonomoba.	2014	X145	2	236.96	153.58	1.54	14.03	3.20	2.26	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	RUS	Siberia: Toms oblast: Protonomoba.	2014	X146	1	236.99	155.18	1.53	13.88	4.01	2.55	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	RUS	Siberia: Toms oblast: Protonomoba.	2014	X146	2	234.29	153.37	1.53	13.89	4.46	2.82	4	P.s.
<i>A. odoratum</i>	USA	PA: Crawford County.	2005	H86	1	243.71	453.76	0.54	14.45	4.03	2.27	4	V.f.
<i>A. ovatum</i>	ESP	Andalusia: Sevilla: Sevilla.	2009	X143	1	143.09	463.57	0.31	8.30	4.23	2.38	2	V.f.
<i>A. ovatum</i>	ESP	Andalusia: Sevilla: Sevilla.	2009	X143	2	150.95	454.55	0.33	8.93	4.33	2.45	2	V.f.
<i>A. ovatum</i>	ESP	Andalusia: Sevilla: Sevilla.	2009	X143	5	142.42	445.05	0.32	8.61	4.99	1.68	2	V.f.
<i>A. ovatum</i>	ESP	Andalusia: Sevilla: Sevilla.	2009	X143	6	149.32	460.38	0.32	8.72	3.80	1.83	2	V.f.
<i>A. ovatum</i>	ESP	Andalusia: Sevilla: Sevilla.	2009	X143	9	146.22	466.61	0.31	8.43	4.31	1.58	2	V.f.
<i>A. ovatum</i>	ESP	Andalusia: Sevilla: Sevilla.	2009	X143	10	144.15	462.39	0.31	8.39	4.10	1.54	2	V.f.
<i>A. ovatum</i>	ESP	Santa Cruz de Tenerife: La Palma.	2010	X157	1	170.69	611.92	0.28	7.50	7.29	1.70	2	P.s.
<i>A. ovatum</i>	ESP	Santa Cruz de Tenerife: La Palma.	2010	X157	2	190.54	635.60	0.30	8.06	6.00	1.32	2	P.s.
<i>A. ovatum</i>	ESP	Santa Cruz de Tenerife: La Palma.	2010	X157	3	187.84	632.85	0.30	7.98	6.36	2.45	2	V.f.
<i>A. ovatum</i>	ESP	Santa Cruz de Tenerife: La Palma.	2010	X157	4	184.12	622.18	0.30	7.96	4.61	2.09	2	V.f.
<i>A. ovatum</i>	ESP	Santa Cruz de Tenerife: La Palma.	2010	X157	5	176.14	597.26	0.29	7.93	5.19	1.91	2	V.f.
<i>A. ovatum</i>	ESP	Santa Cruz de Tenerife: La Palma.	2010	X157	6	179.44	565.06	0.32	8.54	5.33	1.50	2	V.f.
<i>A. ovatum</i>	ESP	Santa Cruz de Tenerife: La Palma.	2010	X157	7	174.89	567.96	0.31	8.28	4.41	1.83	2	V.f.
<i>A. ovatum</i>	ESP	Santa Cruz de Tenerife: La Palma.	2010	X157	8	178.43	580.93	0.31	8.26	5.15	1.83	2	V.f.
<i>A. ovatum</i>	ESP	Santa Cruz de Tenerife: La Palma.	2010	X157	9	170.78	587.28	0.29	7.82	4.92	1.73	2	V.f.

Species	Country	Location	Date	Code	Individual	FL Sample	FL Standard	DI	G.s.	CV Sample	CV Standard	Ploidy level	Standard
<i>A. ovatum</i>	ESP	Santa Cruz de Tenerife: La Palma.	2010	X157	10	171.44	587.99	0.29	7.84	6.01	1.90	2	V.f.
<i>A. tongo</i>	ZAF	-	2011	R100	1	404.02	683.38	0.59	15.90	4.64	2.72	4	V.f.
<i>A. tongo</i>	ZAF	-	2010	R96	1	368.65	638.66	0.58	15.53	6.57	2.92	4	V.f.
<i>A. tongo</i>	ZAF	-	2010	R96	2	358.66	646.18	0.56	14.93	3.82	2.02	4	V.f.
<i>A. tongo</i>	ZAF	-	2010	R96	4	390.98	654.47	0.60	16.07	3.26	2.01	4	V.f.
<i>A. tongo</i>	ZAF	-	2010	R96	5	329.47	626.04	0.53	14.16	6.85	2.95	4	V.f.
<i>A. tongo</i>	ZAF	-	2010	R96	7	399.80	647.67	0.62	16.61	5.18	2.95	4	V.f.
<i>A. tongo</i>	ZAF	Western Cape: Ceres: Gyda's Pass.	2010	R111	1	429.36	660.20	0.65	17.49	4.49	3.30	4	V.f.
<i>A. tongo</i>	ZAF	Western Cape: Ceres: Gyda's Pass.	2010	R111	2	431.82	780.68	0.55	14.88	3.20	2.94	4	V.f.
<i>A. tongo</i>	ZAF	Western Cape: Ceres: Gyda's Pass.	2010	R111	5	342.52	598.12	0.57	15.40	2.34	2.57	4	V.f.
<i>A. tongo</i>	ZAF	Western Cape: Ceres: Gyda's Pass.	2010	R111	6	307.22	590.31	0.52	14.00	5.37	2.51	4	V.f.
<i>A. tongo</i>	ZAF	Western Cape: Ceres: Gyda's Pass.	2010	R111	8	288.86	545.67	0.53	14.24	6.94	3.84	4	V.f.
<i>A. tongo</i>	ZAF	Western Cape: Sir Lowys Pass.	2010	R114	2	372.00	593.80	0.63	16.85	3.14	1.55	4	V.f.
<i>A. tongo</i>	ZAF	Western Cape: Sir Lowys Pass.	2010	R114	3	324.30	592.29	0.55	14.73	6.67	2.35	4	V.f.
<i>A. tongo</i>	ZAF	Western Cape: Sir Lowys Pass.	2010	R114	4	382.10	599.48	0.64	17.15	3.77	1.70	4	V.f.
<i>A. tongo</i>	ZAF	Western Cape: Sir Lowys Pass.	2010	R114	5	383.35	589.50	0.65	17.49	3.49	1.84	4	V.f.
<i>A. tongo</i>	ZAF	Western Cape: Sir Lowys Pass.	2010	R114	6	369.49	592.31	0.62	16.78	4.51	1.44	4	V.f.
<i>A. tongo</i>	ZAF	Western Cape: Sir Lowys Pass.	2010	R114	9	383.23	607.15	0.63	16.98	4.51	1.74	4	V.f.
<i>H. altissima</i>	CHI	IX Región de la Araucanía: Lake Budi.	2014	A1	1	313.88	151.86	2.07	18.79	2.91	2.89	6	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	IX Región de la Araucanía: Lake Budi.	2014	A1	2	317.35	155.79	2.04	18.52	4.01	2.71	6	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	IX Región de la Araucanía: Lake Budi.	2014	A1	3	321.52	160.70	2.00	18.19	4.31	2.77	6	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	IX Región de la Araucanía: Lake Budi.	2014	A1	4	326.59	155.59	2.10	19.08	3.93	2.33	6	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	IX Región de la Araucanía: Lake Budi.	2014	A1	5	320.67	159.13	2.02	18.32	3.94	2.27	6	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Castro: Playa de Huitro.	2014	A2	1	427.38	143.29	2.98	27.11	4.30	2.29	12	P.s.

Species	Country	Location	Date	Code	Individual	FL Sample	FL Standard	DI	G.s.	CV Sample	CV Standard	Ploidy level	Standard
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Castro: Playa de Huiro.	2014	A2	2	425.57	138.62	3.07	27.91	3.18	2.13	12	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Castro: Playa de Huiro.	2014	A2	3	430.01	144.68	2.97	27.02	3.52	2.13	12	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Castro: Playa de Huiro.	2014	A2	4	414.07	136.77	3.03	27.52	3.30	2.17	12	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Castro: Playa de Huiro.	2014	A2	5	456.50	150.31	3.04	27.61	3.28	1.84	12	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Caleta el Molinar.	2014	A3	1	421.82	140.43	3.00	27.30	4.33	2.19	12	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Caleta el Molinar.	2014	A3	2	445.91	151.92	2.94	26.68	4.46	2.26	12	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Caleta el Molinar.	2014	A3	3	470.47	158.38	2.97	27.00	3.61	2.29	12	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Caleta el Molinar.	2014	A3	4	467.62	154.13	3.03	27.58	3.64	2.17	12	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Caleta el Molinar.	2014	A3	5	461.40	157.35	2.93	26.65	4.45	1.93	12	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Pista hacia P.N. Oncol.	2014	A4	1	457.08	151.31	3.02	27.46	3.48	2.46	12	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Pista hacia P.N. Oncol.	2014	A4	2	447.88	150.59	2.97	27.04	3.74	2.66	12	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Pista hacia P.N. Oncol.	2014	A4	3	447.79	150.55	2.97	27.04	3.94	2.58	12	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Pista hacia P.N. Oncol.	2014	A4	4	451.95	149.11	3.03	27.55	3.68	2.88	12	P.s.
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla: Pista hacia P.N. Oncol.	2014	A4	5	446.15	147.95	3.02	27.41	2.66	2.64	12	P.s.
<i>H. australis</i>	FIN	Hämeenlinna.	1988	H99	1	169.38	455.07	0.37	10.01	8.28	3.26	4	V.f.
<i>H. australis</i>	ITA	Trentino-Alto Adige Region: Trento Prov.	1970	H187	1	274.27	557.18	0.49	13.24	3.83	2.00	4	V.f.
<i>H. glabra</i>	CHN	Xizang: E Tibet: Salween.	1994	H181	1	211.77	681.53	0.31	8.36	6.02	1.64	2	V.f.
<i>H. gunckelii</i>	CHI	X Región de los Lagos: Chiloé Island: Compu.	2014	G1	1	308.86	142.88	2.16	19.65	2.73	3.13	6	P.s.
<i>H. gunckelii</i>	CHI	X Región de los Lagos: Chiloé Island: Compu.	2014	G1	2	319.09	146.17	2.18	19.84	3.54	3.00	6	P.s.
<i>H. gunckelii</i>	CHI	X Región de los Lagos: Chiloé Island: Compu.	2014	G1	3	357.87	170.67	2.10	19.06	3.80	2.43	6	P.s.

Species	Country	Location	Date	Code	Individual	FL Sample	FL Standard	DI	G.s.	CV Sample	CV Standard	Ploidy level	Standard
<i>H. gunckelii</i>	CHI	X Región de los Lagos: Chiloé Island: Compu.	2014	G1	4	354.05	167.43	2.11	19.22	4.20	2.28	6	P.s.
<i>H. gunckelii</i>	CHI	X Región de los Lagos: Chiloé Island: Compu.	2014	G1	5	354.85	166.65	2.13	19.36	4.05	2.36	6	P.s.
<i>H. juncifolia</i>	CHI	X Región de Los Lagos: Puyehue N.P.	2014	J2	1	226.39	148.50	1.52	13.86	3.61	2.84	4	P.s.
<i>H. juncifolia</i>	CHI	X Región de Los Lagos: Puyehue N.P.	2014	J2	2	232.16	151.29	1.53	13.95	3.72	2.39	4	P.s.
<i>H. juncifolia</i>	CHI	X Región de Los Lagos: Puyehue N.P.	2014	J2	3	231.61	146.42	1.58	14.38	4.01	2.81	4	P.s.
<i>H. juncifolia</i>	CHI	X Región de Los Lagos: Puyehue N.P.	2014	J2	4	229.73	147.07	1.56	14.20	3.02	2.57	4	P.s.
<i>H. juncifolia</i>	CHI	X Región de Los Lagos: Puyehue N.P.	2014	J2	5	238.72	154.41	1.55	14.05	3.93	2.53	4	P.s.
<i>H. juncifolia</i>	CHI	XI Región de La Araucanía: Curacautín: near Conguillío N.P.	2014	J1	1	242.24	153.34	1.58	14.36	3.71	3.07	4	P.s.
<i>H. juncifolia</i>	CHI	XI Región de La Araucanía: Curacautín: near Conguillío N.P.	2014	J1	2	253.86	157.18	1.62	14.68	3.35	2.91	4	P.s.
<i>H. juncifolia</i>	CHI	XI Región de La Araucanía: Curacautín: near Conguillío N.P.	2014	J1	3	261.90	158.90	1.65	14.98	3.88	2.22	4	P.s.
<i>H. juncifolia</i>	CHI	XI Región de La Araucanía: Curacautín: near Conguillío N.P.	2014	J1	4	252.96	154.62	1.64	14.87	2.81	2.02	4	P.s.
<i>H. juncifolia</i>	CHI	XI Región de La Araucanía: Curacautín: near Conguillío N.P.	2014	J1	5	238.61	145.86	1.64	14.87	3.28	2.65	4	P.s.
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Marin Co: Lagunitas Creek.	1949	H124	1	395.85	487.47	0.81	21.84	4.52	2.07	6	V.f.
<i>H. odorata</i>	RUS	Siberia: Tomsok oblast: Protonomoba.	2014	X147	1	224.45	142.64	1.57	14.30	3.72	3.24	4	P.s.
<i>H. odorata</i>	RUS	Siberia: Tomsok oblast: Protonomoba.	2014	X147	2	225.35	145.19	1.55	14.11	3.42	2.75	4	P.s.
<i>H. odorata</i>	RUS	Siberia: Tomsok oblast: Protonomoba.	2014	X147	3	319.42	206.63	1.55	14.05	2.80	2.04	4	P.s.
<i>H. odorata</i>	RUS	Siberia: Tomsok oblast: Protonomoba.	2014	X148	4	233.52	152.09	1.54	13.96	3.12	2.27	4	P.s.
<i>H. odorata</i>	RUS	Siberia: Tomsok oblast: Protonomoba.	2014	X148	5	247.77	155.08	1.60	14.52	3.35	3.05	4	P.s.
<i>H. odorata</i>	RUS	Siberia: Tomsok oblast: Protonomoba.	2014	X148	6	253.82	161.74	1.57	14.27	3.03	2.66	4	P.s.
<i>H. odorata</i>	RUS	Siberia: Tomsok oblast: Protonomoba.	2014	X148	8	255.33	161.68	1.58	14.36	2.41	2.89	4	P.s.
<i>H. odorata</i>	RUS	Siberia: Tomsok oblast: Protonomoba.	2014	X148	9	256.40	165.23	1.55	14.11	2.99	2.05	4	P.s.
<i>H. odorata</i>	USA	OR: Grant Co: Wickiup Creek.	1988	H112	1	312.95	460.05	0.68	18.30	5.83	1.91	6	V.f.
<i>H. pusilla</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida	2014	P1	1	198.95	139.81	1.42	12.94	3.22	2.58	4	P.s.

Species	Country	Location	Date	Code	Individual	FL Sample	FL Standard	DI	G.s.	CV Sample	CV Standard	Ploidy level	Standard
<i>H. pusilla</i>	CHI	Chilena: near Pali Aike N.P. XII Región de Magallanes y de la Antártida	2014	P1	2	205.88	142.64	1.44	13.12	2.22	2.13	4	P.s.
<i>H. pusilla</i>	CHI	Chilena: near Pali Aike N.P. XII Región de Magallanes y de la Antártida	2014	P1	3	225.30	161.08	1.40	12.71	3.14	2.21	4	P.s.
<i>H. pusilla</i>	CHI	Chilena: near Pali Aike N.P. XII Región de Magallanes y de la Antártida	2014	P1	4	231.44	166.53	1.39	12.63	2.87	2.10	4	P.s.
<i>H. pusilla</i>	CHI	Chilena: near Pali Aike N.P. XII Región de Magallanes y de la Antártida	2014	P1	5	225.39	161.64	1.39	12.68	3.19	2.55	4	P.s.
<i>H. quebrada</i>	PER	Ancash: Recuay: Cordillera Blanca.	1997	H121	1	332.29	473.63	0.70	18.87	5.02	1.71	6	V.f.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Cameron: Cape Cameron: Intútil Bay.	2014	R2	1	340.99	155.03	2.20	19.99	3.97	2.17	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Cameron: Cape Cameron: Intútil Bay.	2014	R2	2	340.10	157.65	2.16	19.61	3.52	2.06	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Cameron: Cape Cameron: Intútil Bay.	2014	R2	3	343.05	159.34	2.15	19.57	4.58	3.08	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Cameron: Cape Cameron: Intútil Bay.	2014	R2	4	332.44	156.84	2.12	19.27	3.61	2.17	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Cameron: Cape Cameron: Intútil Bay.	2014	R2	5	340.56	164.11	2.08	18.86	5.46	2.20	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Cameron: Cape Cameron: Intútil Bay.	2014	R3	1	359.75	163.13	2.21	20.05	3.77	2.74	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Cameron: Cape Cameron.	2014	R3	2	357.54	165.35	2.16	19.66	3.43	2.30	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Cameron: Cape Cameron.	2014	R3	3	362.45	164.45	2.20	20.03	3.84	2.11	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Cameron: Cape Cameron.	2014	R3	4	491.17	218.65	2.25	20.42	2.51	2.15	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Cameron: Cape Cameron.	2014	R3	5	464.67	210.19	2.21	20.10	2.47	3.64	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Cameron: Cape Cameron.	2014	R1	1	332.73	155.90	2.13	19.40	3.39	1.96	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Porvenir: Cape Boquerón.	2014	R1	2	335.73	153.06	2.19	19.94	3.64	1.94	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Porvenir: Cape Boquerón.	2014	R1	3	337.15	155.14	2.17	19.75	4.00	2.13	6	P.s.

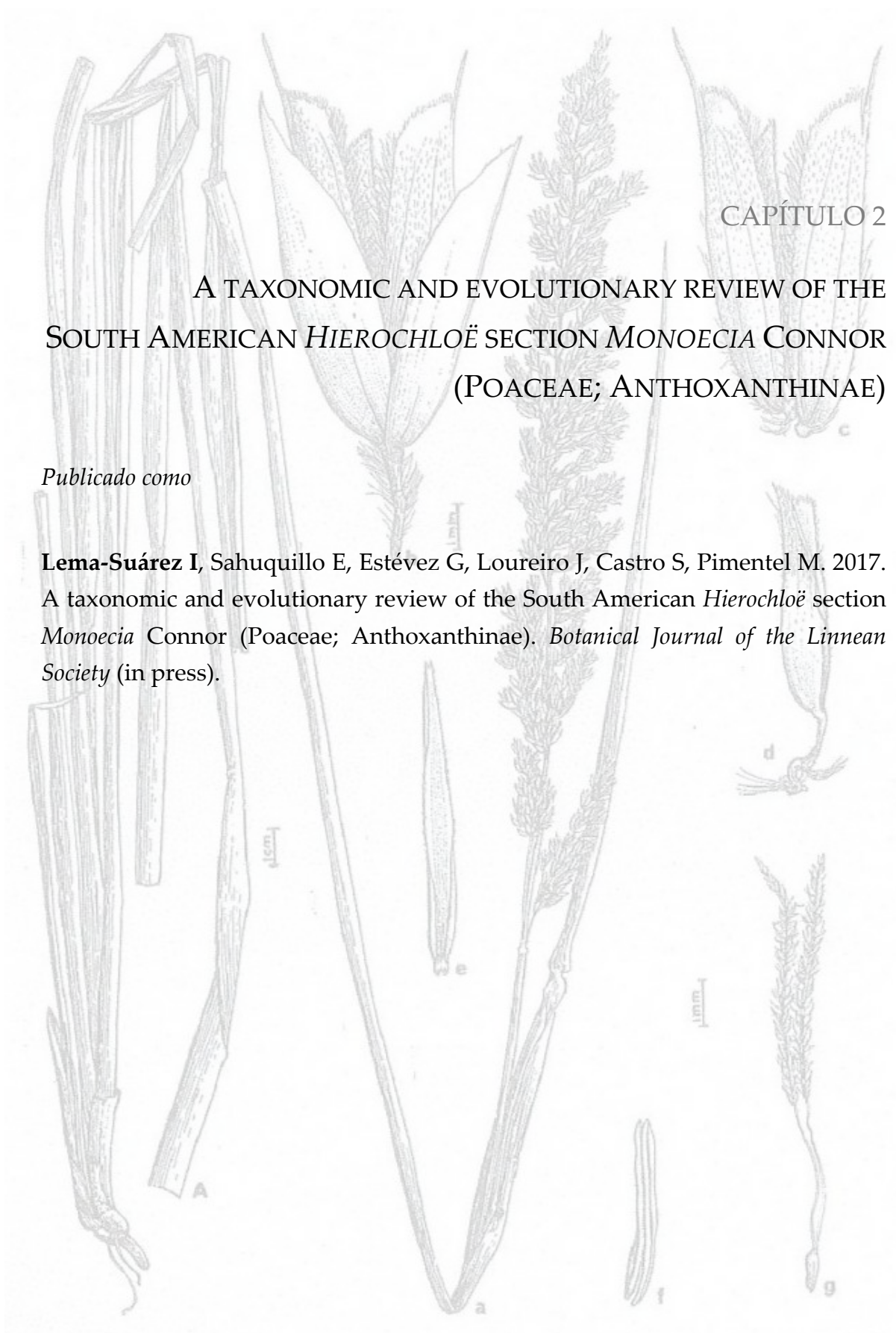
Species	Country	Location	Date	Code	Individual	FL Sample	FL Standard	DI	G.s.	CV Sample	CV Standard	Ploidy level	Standard
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Porvenir: Cape Boquerón.	2014	R1	4	337.40	155.19	2.17	19.76	4.53	2.16	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Porvenir: Cape Boquerón.	2014	R1	5	328.61	154.18	2.13	19.37	3.92	1.94	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Torres del Paine N.P.: above Lake Grey.	2014	R4	1	330.56	163.87	2.02	18.34	5.30	1.80	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Torres del Paine N.P.: above Lake Grey.	2014	R4	2	349.39	163.61	2.14	19.41	3.17	1.84	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Torres del Paine N.P.: above Lake Grey.	2014	R4	3	359.65	166.82	2.16	19.60	3.17	2.06	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Torres del Paine N.P.: above Lake Grey.	2014	R4	4	329.60	159.68	2.06	18.76	4.92	2.12	6	P.s.
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Torres del Paine N.P.: above Lake Grey.	2014	R4	5	329.42	157.80	2.09	18.98	3.29	1.95	6	P.s.
<i>H. repens</i>	RUS	Saratov Oblast.	1977	H183	1	171.52	538.17	0.32	8.57	7.11	2.53	2	V.f.
<i>H. spicata</i>	CHI	IX Región de La Araucanía: Cautín: Temuco.	1923	H163	1	283.75	574.79	0.49	13.28	6.73	2.49	4	V.f.
<i>H. utriculata</i>	CHI	IX Región de La Araucanía: Lake Budi: Puancho.	2014	U3	1	302.22	149.52	2.02	18.37	2.52	2.13	6	P.s.
<i>H. utriculata</i>	CHI	IX Región de La Araucanía: Lake Budi: Puancho.	2014	U3	2	288.20	142.13	2.03	18.43	3.03	2.22	6	P.s.
<i>H. utriculata</i>	CHI	IX Región de La Araucanía: Lake Budi: Puancho.	2014	U3	3	304.40	146.85	2.07	18.84	3.59	2.34	6	P.s.
<i>H. utriculata</i>	CHI	IX Región de La Araucanía: Lake Budi: Puancho.	2014	U3	4	289.81	145.52	1.99	18.10	3.84	2.35	6	P.s.
<i>H. utriculata</i>	CHI	IX Región de La Araucanía: Lake Budi: Puancho.	2014	U3	5	298.44	146.13	2.04	18.56	2.69	2.20	6	P.s.
<i>H. utriculata</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Arauco: Lake Lanalhue.	2014	U1	2	340.98	161.38	2.11	19.21	2.12	2.52	6	P.s.
<i>H. utriculata</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Arauco: Lake Lanalhue.	2014	U1	3	418.79	206.47	2.03	18.44	3.00	3.20	6	P.s.
<i>H. utriculata</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Arauco: Lake Lanalhue.	2014	U1	4	334.17	157.04	2.13	19.34	2.82	2.01	6	P.s.

Species	Country	Location	Date	Code	Individual	FL Sample	FL Standard	DI	G.s.	CV Sample	CV Standard	Ploidy level	Standard
<i>H. utriculata</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Arauco: Lake Lanalhue.	2014	U1	5	423.68	228.07	1.86	16.89	3.95	2.95	6	P.s.
<i>H. utriculata</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Arauco: Lake Lanalhue.	2014	U1	6	325.29	159.03	2.05	18.59	4.17	2.21	6	P.s.
<i>H. utriculata</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Arauco: Lake Lanalhue.	2014	U1	7	323.96	156.63	2.07	18.80	3.36	2.05	6	P.s.
<i>H. utriculata</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Concepción: Hualpén: Cala Lengua.	2014	U2	1	314.56	154.83	2.03	18.47	2.86	2.48	6	P.s.
<i>H. utriculata</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Concepción: Hualpén: Cala Lengua.	2014	U2	2	304.93	153.21	1.99	18.09	2.66	2.38	6	P.s.
<i>H. utriculata</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Concepción: Hualpén: Cala Lengua.	2014	U2	3	319.22	157.34	2.03	18.44	3.29	2.31	6	P.s.
<i>H. utriculata</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Concepción: Hualpén: Cala Lengua.	2014	U2	4	321.37	163.24	1.97	17.90	3.23	2.54	6	P.s.
<i>H. utriculata</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Concepción: Hualpén: Cala Lengua.	2014	U2	5	309.34	152.28	2.03	18.47	3.00	2.43	6	P.s.

A TAXONOMIC AND EVOLUTIONARY REVIEW OF THE
SOUTH AMERICAN *HIEROCHLOË* SECTION *MONOECIA* CONNOR
(POACEAE; ANTHOXANTHINAE)

Publicado como

Lema-Suárez I, Sahuquillo E, Estévez G, Loureiro J, Castro S, Pimentel M. 2017. A taxonomic and evolutionary review of the South American *Hierochloë* section *Monoecia* Connor (Poaceae; Anthoxanthinae). *Botanical Journal of the Linnean Society* (in press).



ABSTRACT

An integrative approach combining morphological, molecular and cytological information was used to assess the taxonomy and biogeography of *Hierochloë* section *Monoecia*. More specifically, we aimed to evaluate (i) if the morphological and molecular data are in concert with the current taxonomy of the group, and, (ii) if speciation in this exclusively South American group could be linked to the formation of the Andes. Our analysis of 33 macro- and micromorphological characters, four plastid and nuclear DNA regions and nuclear DNA content suggests that the taxonomic status of several of the species in the section is not justified based on either the phylogenetic (apomorphic) or the phenetic species concepts. We propose that only four out of the eight species in the section (*Hierochloë pusilla*, *H. juncifolia*, *H. quebrada* and *H. redolens*) should be recognised, whereas the remaining taxa (*H. altissima*, *H. gunckelii*, *H. spicata* and *H. utriculata*) should be reduced to varieties of the widespread *H. redolens*. In addition to this, we recover a biogeographic scenario for section *Monoecia* including genetic exchange between the southern and the central Andes, recent and incomplete diversification in the southern Andes, and longer isolation history for those species in the section with restricted ecological and/or geographical ranges.

Keywords: biogeography – nuclear DNA content – molecular phylogenetic analysis – morphometric analysis – South America – taxonomy.

INTRODUCTION

All South American species of *Hierochloë* present monoecious spikelets, which are unique in the genus. This trait has led different authors to recognise their close relationships (Parodi, 1941; De Paula, 1975; Connor & Renvoize, 2009) and to propose their inclusion in section *Monoecia* Connor (Connor, 2012). Here, we use micro- and macromorphological, molecular and karyological data in order to clarify the taxonomy within the section, as well as to discuss the biogeography and evolution of *Hierochloë* in the southern New World.

Floral structure is key to the taxonomy of the closely related genera *Hierochloë* and *Anthoxanthum* (e.g. Connor, 2012; Pimentel et al., 2013), the two only components of subtribe Anthoxanthinae (Poaceae). They present laterally compressed spikelets bearing three florets, the two lower being male or neuter in *Anthoxanthum* and invariably tristaminate in *Hierochloë*; whereas the apical floret is usually bisexual, bistaminate and protogynous in both genera. Schouten & Veldkamp (1985) proposed merging the two genera based on the existence of intermediate forms, the putatively hybrid *Anthoxanthum* section *Ataxia* (Pimentel et al., 2013). However, Connor (2012) indicated that “both genera should be maintained...because of their distinctive floral biology and of their separate pathways to individual floral expression”. Andromonoecism (i.e., perfect apical floret and male lower florets) is dominant in boreal New World, Old World and Australasian *Hierochloë* (Weimark, 1971; Connor, 2008), with only the South American taxa (section *Monoecia*) escaping this pattern by presenting monoecism (i.e. the apical floret is functionally female, whilst the lower florets are male; Parodi, 1941). The number of species comprised in section *Monoecia* is difficult to establish since no recent taxonomic review is available (Parodi 1941, De Paula, 1975). In his 2012 study on floral biology, Connor (2012) included seven species in section *Monoecia*: *Hierochloë juncifolia* (Hack.) Parodi, *H. quebrada* Connor & Renvoize, *H. utriculata* (Ruiz & Pav.) Kunth, *H. altissima* Steud., *H. redolens* (Vahl) Roem. & Schult., *H. gunckelii* Parodi and *H. pusilla* Hack. All these species but the recently described *H. quebrada* from the Central Andes of Peru (Connor & Renvoize, 2009) were also recognised by De Paula (1975) and

Parodi (1941) in their taxonomic reviews of the genus in Chile and Argentina and South America, respectively. Parodi (1941) included one additional taxon in his study, *H. spicata* Parodi, a species also accepted by De Paula (1975) who described it as a South Chile endemism. In her review, De Paula (1975) added two more taxa, *H. sorianoi* De Paula and *H. moorei* De Paula, currently considered extreme forms of the widespread *H. redolens* (e.g. Anton & Zuloaga, 2012; but see Villalobos & Finot, 2016).

Taxa in the exclusively South American *Hierochloë* section *Monoecia* grow from Venezuela to Tierra del Fuego (De Paula, 1975; Anton & Zuloaga, 2012; Connor, 2008) and are restricted to temperate to cold environments in the Andes, defined in this paper following Nagy & Grabherr (2009) and Körner et al. (2011). An inverse relationship between altitude and latitude common to most C3 grass groups (Still et al., 2003) can be observed in the distribution of the section. The central Andean *H. quebrada* from Peru is restricted to tropicalpine areas more than 4000 m.a.s.l. (Connor & Renvoize, 2009), whereas *H. redolens* presents a disjunct distribution, growing in tropicalpine areas from Venezuela to Peru (up to 3850 m.a.s.l.) and in moist areas in southern South America (central to southern Chile and Argentina) at lower altitudes. Some doubt has been cast on the identity of the plants from both regions (e.g. Parodi, 1941; Connor, 2012). This taxon has also been recorded in New Zealand, Australia and New Guinea, but populations from these areas show fundamental differences in floral constitution and development and should be considered a different species (Zotov, 1973; De Paula, 1975; Connor, 2012). *Hierochloë utriculata*, *H. altissima*, *H. spicata* and *H. gunckelii* present overlapping ranges at different latitudes in central to southern South America, either in one or both sides of the Andes (De Paula, 1975), whereas *Hierochloë juncifolia* grows in volcanic or sandy soils in mountains up to 1750 m.a.s.l. in central Chile and central-west Argentina, showing a discontinuous distribution. Finally, *H. pusilla* is restricted to moist areas between 100 and 1000 m.a.s.l. at high latitudes in Argentina (Santa Cruz and Tierra del Fuego provinces) and Chile (Magallanes province; De Paula, 1975).

Morphological differentiation within section *Monoecia* is complicated, casting doubts on the taxonomical status of some of its members (Villalobos & Finot, 2016). *Hierochloë juncifolia* and *H. pusilla* are the only species showing a clear-cut differentiation, based on awn insertion in the male floret and leaf shape, and plant size and lack of awned male florets, respectively (De Paula, 1975). With regard to the remaining taxa, artificial limits in inflorescence shape, an otherwise continuous trait, are used to differentiate between *H. altissima*, *H. quebrada*, *H. spicata* and *H. utriculata* [spiciform panicles] and *H. gunckelii* and *H. redolens* [lax to somewhat contracted panicles]. The use of micromorphological traits for species differentiation is promising (Connor, 2008; Villalobos & Finot, 2016); however, more complete analyses including more individuals and populations are needed to assess their usefulness.

The genus *Hierochloë* (basic chromosome number, $x = 7$) also displays a high variation of ploidy levels, with diploids, tetraploids, hexaploids and duodecaploids having been identified (e.g., Weimark, 1971). Still, to the best of our knowledge, chromosome numbers or genome size estimations are unknown in section *Monoecia*. These cytogenetic characters have proven to be essential in the clarification of taxonomic problems in reticulated groups with high variation in chromosome numbers, a feature common to many sections in the Anthoxanthinae (Chumová et al., 2015).

Overlapping morphologies and distribution ranges associated to climatic conditions highlight the need for a reappraisal of the taxonomy of *Hierochloë* section *Monoecia*, a possible model for C3 taxa diversification in the Andes due to its distribution encompassing the whole mountain range. Combined analyses using data from different sources have been deemed especially useful in solving taxonomic problems (Ruhfel et al., 2013; Besse, 2014; Szlachetko et al., 2017). Here, we follow this approach in order to clarify the taxonomy of the section and to discuss the evolution and biogeography of this group of South American grasses. First, nuclear DNA content values were assessed for the different species in the section through flow cytometry (e.g. Doležel et al., 2007). Second, we conducted multivariate analyses of macro- and micromorphological data to assess the boundaries among taxa and the reliability of the

traits traditionally used in the taxonomy of section *Monoecia*. This methodology has been successfully applied to other complex groups of plants (e.g. Repka, 2003; Ospina et al., 2016), including those within the Anthoxanthinae (Pimentel et al., 2007, 2010). Thirdly, we sequenced several commonly used plastid and ribosomal nuclear DNA markers (e.g. Pimentel et al., 2013) to determine whether the taxonomy of the section is in concert with its phylogenetic tree. Given the multicopy nature of the nuclear regions used, a cloning strategy was devised in order to detect possible instances of reticulate evolution (Díaz-Pérez et al., 2014; Wan et al., 2014). Molecular data were also analysed in the light of what is known about the evolution and biogeography of Andean plants (reviewed in Luebert & Weigend, 2014).

MATERIALS AND METHODS

Plant material

A total of 96 field-collected or herbarium specimens were used in this study (Appendix 1); 94 plants were included in the morphometric analyses, whereas a subset of specimens were considered in the anatomical (66 samples), molecular (39 samples, 31 used for cloning) and flow cytometry (83 samples) analyses. In *Hierochloë* section *Monoecia*, between 4 and 22 specimens were sampled *per* species (Appendix 1), with the exception of *H. quebrada* and *H. spicata*, for which only one plant was included due to the difficulty in differentiating them in the field and their poor representation in the analysed herbaria. Sixty-seven of the analysed specimens were directly collected in the field (15 populations, 5 specimens per population on average; for population details see Appendix 1). In each population we collected specimens in anthesis that were at least 3 m apart to avoid sampling clones. Collected plants were pressed, leaves were taken and preserved in silica gel for DNA extraction and, when available, seeds were stored for cytometry studies. The selection of localities was based in De Paula (1975) and vouchers were deposited in SANT and CONC (Holmgren et al., 1990). For the geographical location of populations see Fig. 1. Twenty-nine herbarium specimens

were added to the database in order to: (i) complete the representation of section *Monoecia* and (ii) include samples of two of the three other exclusively American *Anthoxanthum* or non-*Monoecia* *Hierochloë* species, i.e., *Anthoxanthum mexicanum* Mez and *Hierochloë occidentalis* Buckley and populations of *H. redolens* from SE Asia. All plants used in the study were tentatively identified (or, for herbarium samples, their identity was confirmed) following De Paula (1975). Herbarium specimens were obtained from CONC, K, M, MA, PH, SANT, UPS and US (Holmgren et al., 1990).

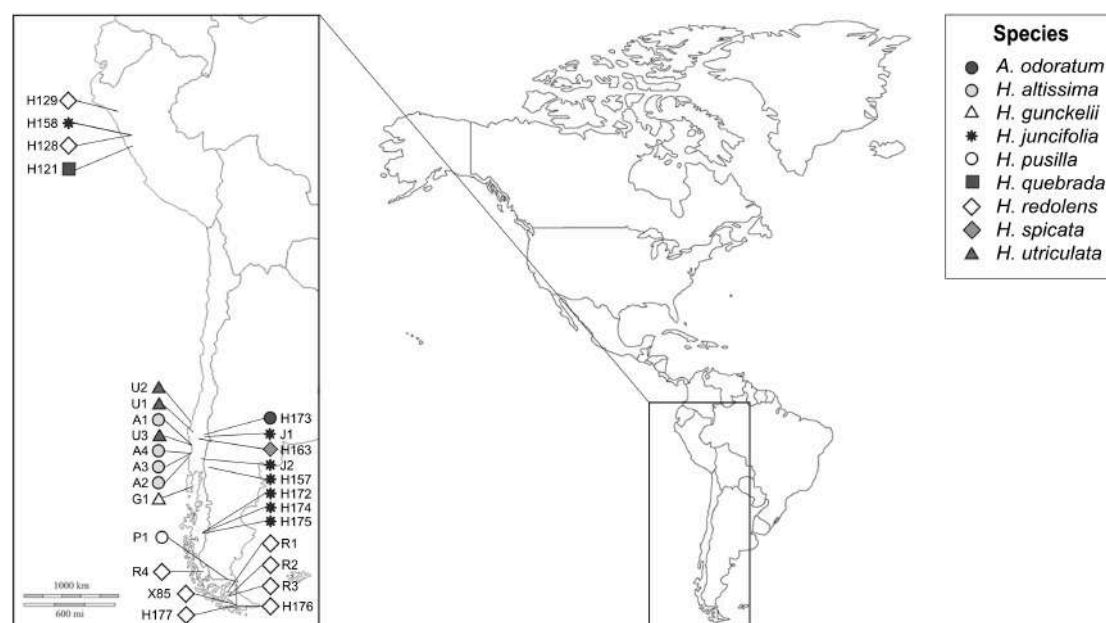


Figure 1. Sampled *Hierochloë* section *Monoecia* and *Anthoxanthum odoratum* populations in South America (population names follow Appendix 1).

Genome size estimation by flow cytometry

Nuclear DNA content was estimated through flow cytometry (FCM) following Galbraith et al. (1983) and Loureiro et al. (2007). The obtained values were expressed in picograms (pg) and in mega base pairs (Mbp) using the formula by Doležel et al. (2003) (1 pg = 978 Mbp). At least five individuals were assessed per species. A univariate analysis of variance (ANOVA) and a Tukey's test were used in order to characterize the groups with similar measures of nuclear DNA content (2C values; *sensu* Greilhuber et al., 2005). For a full description of the procedure see Appendix S1.

Macro- and micromorphological analyses

A set of 15 macromorphological (8 quantitative and 7 qualitative) and 16 micromorphological (3 quantitative and 13 qualitative; 11 from the leaf epidermis and 5 from the leaf transverse section) characters were measured. The characters were selected because: (i) they are commonly used in the taxonomy of subtribe Anthoxanthinae and (ii) we observed a high variability among the samples included in the analyses. To standardize data collection, leaf and spikelet data were gathered in the second leaf of the plant from the base and the basal spikelet, respectively. Micromorphological data were obtained following Devesa (1992) and Pimentel & Sahuquillo (2003), with minor modifications. All quantitative macromorphological traits and one quantitative micromorphological character (long cells length; LlcL) were logarithmically transformed to limit the influence of allometry on the results (Dufrene et al., 1991; Almeida-Pinheiro de Carvalho et al., 2004), and quantitative micromorphological data were obtained by calculating the mean value of 12 measurements. Qualitative characters were scored as binary variables (presence/absence). Those qualitative characters that presented more than 2 states (3 macro- and 8 micromorphological) were transformed into binary traits. All macro- and micromorphological characters used are listed in Appendix 2.

Each specimen measured was treated as an independent operational taxonomic unit (OTU) for all statistical tests. Macro- and micromorphological databases were built and analysed separately due to the different number of samples, but the same statistical techniques were used. Qualitative and quantitative data were analysed jointly and separately. All statistical analyses were performed using IBM SPSS Statistics for Mac v. 20.0 (IBM Corp., 2011) and R v. 3.3.2 (R Core Team, 2016a) as implemented in RStudio v. 1.0.136 (RStudio Team, 2016) and Rcmdr v. 2.3-1 (Fox, 2005, 2017; Fox & Bouchet-Valat, 2016). The packages 'RcmdrMisc' (Fox, 2016) and 'foreign' (R Core Team, 2016b) were used to translate our Excel- and SPSS-built databases into a R-readable format. Plots were built using the packages 'lattice' (Sarkar, 2008) and 'rgl' (Adler et al., 2016). A detailed description of the methods applied can be found in Appendix S2.

DNA isolation, amplification, cloning and sequencing

DNA from silica-gel dried, field-collected leaves and herbarium samples was extracted using the NORGEN Plant/Fungi DNA isolation kit (Norgen Biotek Corporation, Thorold, Ontario) and the DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Hilden, Germany), respectively. We followed the manufacturer's protocols, with modifications in the latter case following Bendiksby (2011).

The selected plastid and nuclear regions were chosen based on results from Pimentel et al. (2013) and Tusiime et al. (2017). The plastid trnT-L and trnL-F (including the trnL intron plus the trnL-F intergenic spacer; Taberlet et al., 1991) regions were amplified and sequenced using primers a and b (trnT-L intergenic spacer; Taberlet et al., 1991) and primers c and f. Amplification of the trnT-L region followed Galley and Linder (2007), whereas for the trnL-F PCR conditions followed Torrecilla et al. (2003). Amplification of the ribosomal nuclear ITS (ITS1-5.8S-ITS2) and ETS regions followed Hsiao et al. (1995) and Gillespie et al. (2009), respectively. Although these regions have produced useful results when comparing closely related taxa (e.g. Consaul et al., 2010; Pimentel et al., 2013), homology issues connected to concerted evolution have been raised (Alvarez & Wendel, 2003). Considering the above, and in view that multiple bands were registered in the ETS of several specimens, this region was cloned in 31 plants belonging to all species in section *Monoecia* plus *A. mexicanum* and SE Asian *H. redolens* populations (cloning failed for the northern American *H. occidentalis*). Between 6 and 19 clones were sequenced for each plant (Appendix 1). Clones were analysed separately and were only added to the general DNA matrix when direct sequencing of non-cloned ETS amplicons failed. Cloning and plasmid extractions were performed using the StrataClone PCR cloning kit (Agilent Technologies, Santa Clara, CA, USA) and the QIAprep kit (Qiagen, Hilden, Germany), respectively, following the manufacturer's protocols. An ETS sequence from *Anthoxanthum odoratum* L. was used as an outgroup (Appendix 1).

Non-cloned products were purified using ExoSap-IT PCR cleanup reagent (Affymetrix, Santa Clara, CA, USA), and all products were sequenced using the BigDye Terminator

Cycle Sequencing Ready Reaction v3.1 kit (Applied Biosystems, Paisley, UK) on an Applied Biosystem 3710 automated sequencer at the Universidade da Coruña Sequencing Service. Amplification primers were used for all sequencing but for the clones, for which the M13/T7 primer pair was used. Conservative approaches are recommended to reduce the impact of PCR artefacts on the phylogenetic reconstruction based on clones (Popp & Oxelman, 2007). Here, we followed a mixed approach based on Popp & Oxelman (2007) and Díaz-Pérez et al. (2014). A maximum parsimony analysis based only on parsimony informative characters (see Sequence alignment and phylogenetic analyses) was run in order to detect putative chimeric sequences (long terminal branches due to homoplasy; Popp & Oxelman 2007). These sequences were excluded from all subsequent analyses. Monophyletic groups of clones differing only by autapomorphic substitutions were considered as a single sequence (Popp & Oxelman 2007). For the remaining clones, whose position in the parsimony tree was polytomic we followed Díaz-Pérez et al. (2014). A p -distance matrix was built using MEGA v. 6.0 (Tamura et al., 2013). All sequences with a p -distance lower than 0.01 base substitutions *per* site were collapsed into a single type. Consensus sequences were built using SeaView v4 (Gouy et al., 2010).

Sequence alignment and phylogenetic analysis

The forward and reverse sequences were edited and assembled using CodonCode Aligner v. 4.0 (CodonCode Corp., Dedham, MA, USA). All DNA regions were independently aligned using the MUSCLE algorithm (Edgar, 2004) as implemented in SeaView v. 4 (Gouy et al., 2010) and manually adjusted upon the detection of errors. 555 new sequences were generated for this study: 409 ETS (363 clones), 41 ITS, 48 trnL-F and 41 trnT-L (Appendix 1). Independent databases were built *per* each region (plus a fifth database including all clones). Plastid and nuclear sequences from four Eurasian *Hierochloë* species were also obtained and added to the different databases in order to clarify the phylogenetic position of section *Monoecia* in the genus. Two additional sequences belonging to the closely related but separate *Anthoxanthum* section *Anthoxanthum* were also added and used as outgroups (Appendix 1).

Separate plastid, nuclear and nuclear-clones matrices were built and analysed independently. Sequences missing due to PCR and/or sequencing problems were coded as missing data in the concatenated data sets. Plastid and nuclear datasets were also concatenated and jointly analysed once conflicting samples were removed (see Results). Maximum Parsimony (MP) or Bayesian Inference (BI) analyses were run depending on the data set; MP was used to detect putative chimeric sequences in the clones data base, whereas BI was applied to the inference of phylogenetic relationships in all matrices (plastid, nuclear, combined and clones). Maximum parsimony and Bayesian analyses followed Torrecilla et al. (2003) and Pimentel et al. (2013); and are described in Appendix S3. Gaps were treated as missing data in all analyses, except in the combined plastid + nuclear tests, for which all gapped positions were excluded.

Phylogenetic networks

Phylogenetic networks were computed in order to represent groupings in the data and evolutionary distances among taxa simultaneously (López-Pujol et al., 2012). Statistical parsimony analyses as implemented in the software TCS v. 1.21 (Clement et al., 2002) and PopArt v. 1.7 (<http://popart.otago.ac.nz>) were applied to the plastid, nuclear and ETS-clones databases. Gaps were ignored and the remaining parameters were set by default. This method was chosen due to: (i) its simplicity of representation; (ii) it allows for the detection of haplotypes that are candidates for being products of recombination (Templeton et al., 1992; Posada & Crandall, 2001) and (iii) it has been proven useful in the definition of species under the phylogenetic species concept (Hart & Sunday, 2007).

RESULTS

Genome size estimations

Holoploid genome sizes (2C) ranged between $2C = 12.82$ pg in *H. pusilla* and $2C = 27.43$ pg in *H. altissima* and are listed in Table 1 and Fig. S1. Coefficient of variation (CV) of genome size values was lower than 3% for all populations represented by more than

one specimen but for one *H. utriculata* population (U1; CV = 4.77%; for population codes see Appendix 1). *Hierochloë altissima* is the only species showing significant genome size variation across its populations.

According to the ANOVA and Tukey's test conducted, there are five groups based on 2C nuclear DNA content (Table 1; Fig. S1). Groups G1 (*H. pusilla*, 2C = 12.63–13.12 pg), G2 (*H. juncifolia*, 2C = 13.86–14.98 pg) and G5 (*H. altissima* populations A2, A3, A4; 2C = 27.04–27.43 pg) are clearly differentiated, whereas groups G3 (*H. altissima* population A1, *H. redolens* population R4 and *H. utriculata*; 2C = 16.89–19.60 pg) and G4 (*H. gunkelii* and *H. redolens* populations R1, R2 and R3; 2C = 18.76–20.42 pg) are partially overlapping. *Anthoxanthum mexicanum*, *H. occidentalis*, *H. quebrada* and *H. spicata* were represented by only one sample and were excluded from the statistical tests.

Table 1. Nuclear DNA content in the South American *Hierochloë* section *Monoecia* species analysed in this study. Pop., population; SD, standard deviation; Min., minimum value; Max., maximum value; CV, coefficient of variation; G, DNA content group; n. spec., number of specimens measured. For population codes see Appendix 1.

Species	Pop.	Genome size (2C, pg)					G*	n. spec.
		Mean	SD	Min.	Max.	CV (%)		
<i>H. altissima</i>	A1	18.58	0.36	18.19	19.08	1.94	G3	5
<i>H. altissima</i>	A2	27.43	0.37	27.02	27.91	1.34	G5	5
<i>H. altissima</i>	A3	27.04	0.40	26.65	27.58	1.48	G5	5
<i>H. altissima</i>	A4	27.30	0.25	27.04	27.55	0.90	G5	5
<i>H. gunkelii</i>	G1	19.43	0.32	19.06	19.84	1.64	G4	5
<i>H. juncifolia</i>	J1	14.75	0.24	14.36	14.98	1.66	G2	5
<i>H. juncifolia</i>	J1	14.09	0.21	13.86	14.38	1.47	G2	5
<i>A. mexicanum</i>	M1	18.89	-	-	-	-		1
<i>A. mexicanum</i>	M2	17.62	-	-	-	-		1
<i>H. occidentalis</i>	O1	21.84	-	-	-	-		1
<i>H. pusilla</i>	P1	12.82	0.21	12.63	13.12	1.61	G1	5
<i>H. quebrada</i>	Q1	18.87	-	-	-	-		1
<i>H. redolens</i>	R1	19.65	0.25	19.37	19.94	1.26	G4	5
<i>H. redolens</i>	R2	19.46	0.42	18.86	19.99	2.17	G4	5
<i>H. redolens</i>	R3	19.84	0.58	18.76	20.42	2.92	G4	6
<i>H. redolens</i>	R4	19.02	0.51	18.34	19.60	2.66	G3	5
<i>H. spicata</i>	S1	13.28	-	-	-	-		1
<i>H. utriculata</i>	U1	18.54	0.88	16.89	19.34	4.77	G3	6
<i>H. utriculata</i>	U2	18.27	0.26	17.90	18.47	1.45	G3	5
<i>H. utriculata</i>	U3	18.46	0.27	18.10	18.84	1.47	G3	5

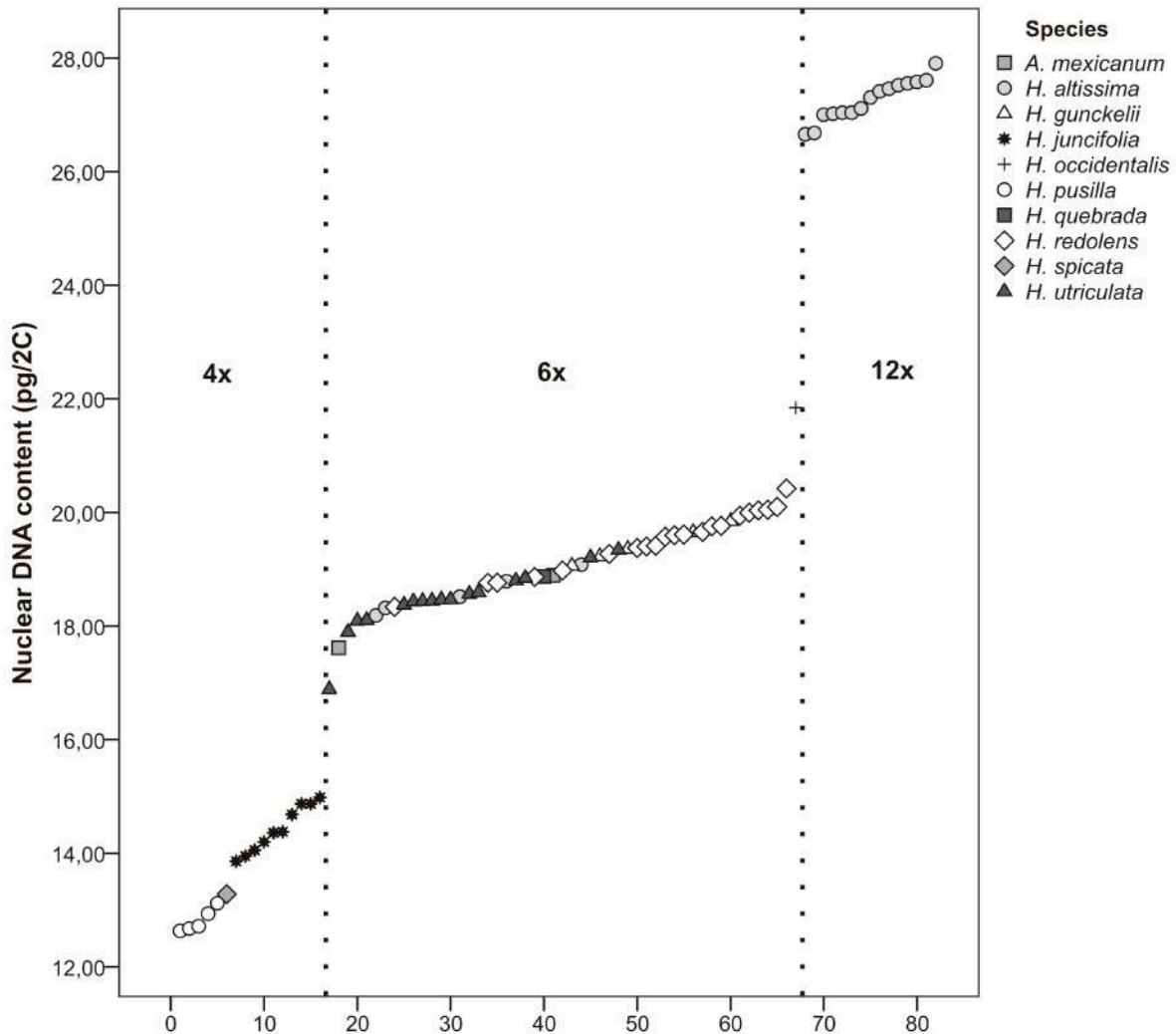


Figure S1. Nuclear DNA content (pg/2C) in 82 plants of *Hierochloë* section *Monoecia* estimated using flow cytometric analysis. Specimens sorted according to increasing 2C-values. Putative DNA ploidy levels (see Discussion) were also included. Group G1 corresponds to *H. pusilla* [4x]; G2 to *H. juncifolia* [4x]; G3 and G4 to *H. altissima* population A1, *H. redolens*, *H. utriculata* and *H. gunckelii* [all 6x]; G5 to *H. altissima* populations A2, A3 and A4 [12x].

Macromorphological analyses: quantitative characters

Descriptive statistics (not shown) indicate that all characters overlap among most species with plant height (PH) and spikelet length (SL) showing the highest differentiation. Despite this, the ANOVA and the Tukey’s test revealed significant differentiation among species for all characters. The KMO analysis performed indicated that our data were adequate for multivariate analyses (Fig. 2AB). In the PCA analysis, the three first principal components (C1, C2 and C3) accounted for 94.50% of the variability and the characters were grouped as in Table 2. Our accessions clustered

into three groups: (i) *H. pusilla*, (ii) *H. juncifolia* and (iii) the other six species (Fig. 2B). Vegetative characters differentiated *H. pusilla* from the rest while floral characters were responsible for the differentiation of *H. juncifolia*. A linear discriminant test (LDA) was performed based on the PCA results. Discriminant function 1 (F1) corresponded with the first component (C1; vegetative characters); F2 was composed by the three components of the PCA and F3 corresponded to C2 and C3 (spikelet length, SL; flower length, FL and lower glume length, LGL; all floral characters). The three functions are significant according to Wilks's Lambda. The plot representing F1 and F3 (Fig. 2A) reveals a clear separation of *H. pusilla* and *H. juncifolia*, while the rest of the species are intermingled. Discriminant functions correctly classified 74.7% of the specimens, although this percentage was very different across species (not shown). The hierarchical cluster analysis (not shown) offered results that were consistent with the LDA.

Table 2. Matrix of rotated components (Varimax rotation) of the PCA performed using macromorphological quantitative data. In bold are highlighted the morphological characters showing highest factor loadings on the first three principal components. For character codes, see Appendix 2.

Component loadings			
Characters	Component 1	Component 2	Component 3
PH_ln	0.874	0.285	0.357
LL_ln	0.861	0.242	0.399
LW_ln	0.899	0.331	-0.017
IL_ln	0.863	0.322	0.349
SLSB_ln	0.826	0.378	0.300
SL_ln	0.283	0.387	0.860
FL_ln	0.418	0.838	0.250
LGL_ln	0.319	0.754	0.495
% variability	78.65	11.08	4.75

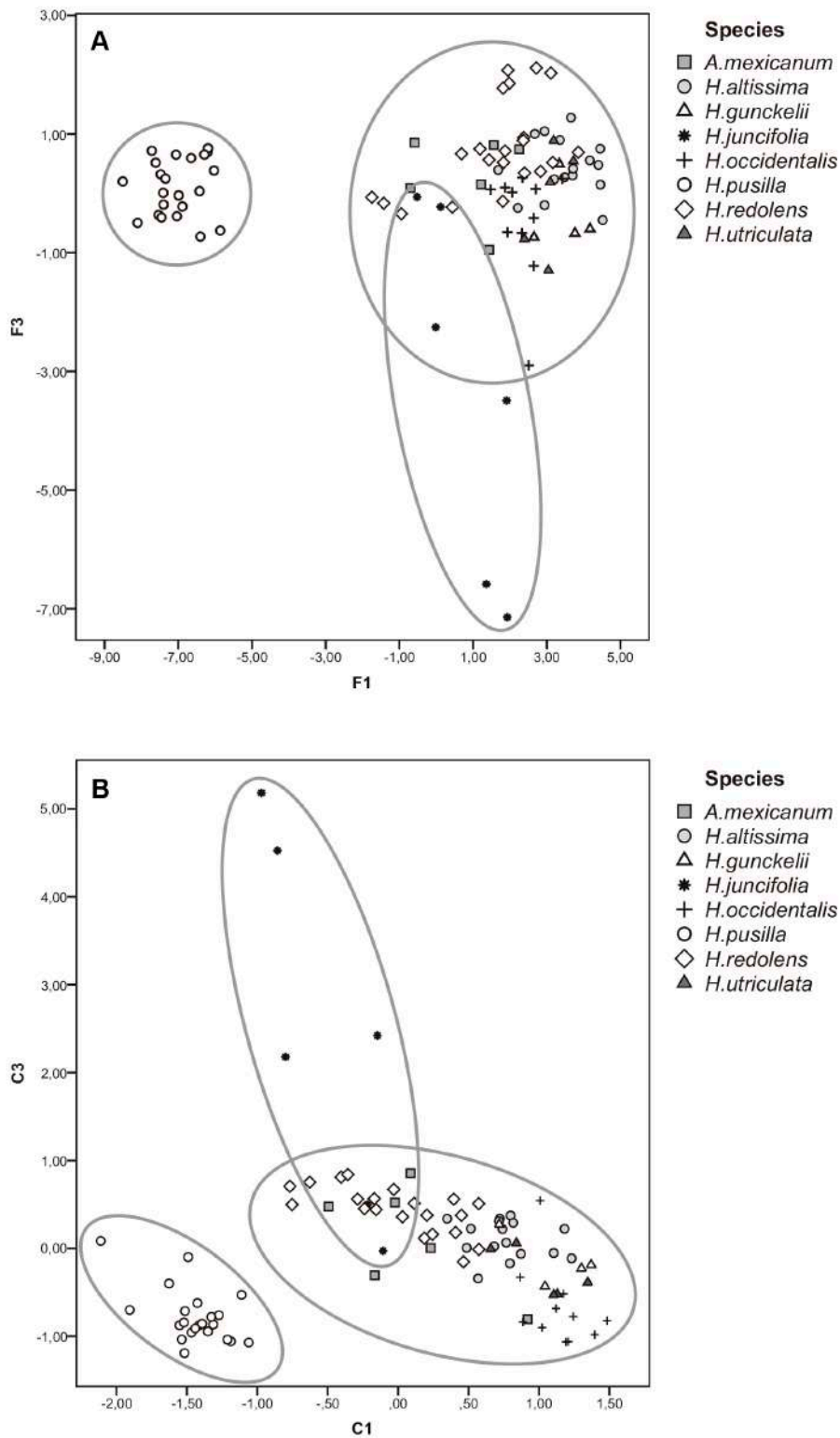


Figure 2. Scatterplots of macromorphological quantitative data. (A). Two-dimensional scatterplot of the linear discriminant analysis (LDA), classification functions 1 and 3. (B). Two-dimensional scatterplot of the PCA, components 1 and 3. The percentage of variability explained by each component and the contributions of single characters are indicated in Table 2.

Macromorphological analyses: qualitative characters and combined analyses

The Chi-Square test of independence revealed that qualitative characters differed among species. The permutational MANOVA using distance matrix test (ADONIS, Appendix S2) showed that the most similar species are *H. gunkelii* and *H. utriculata* (94.2% similarity; p-value = 0.942), while all other species showed a higher differentiation (less than 30% similarity). The principal coordinate analysis (PCoA; not shown) and the non-metric multidimensional scaling test (NMDS; Fig. S2A) using the Jaccard index for three axes (stress = 0.07) separate the species in two groups: i) *H. altissima*, *H. gunkelii*, *H. redolens* and *H. utriculata* and ii) *A. mexicanum*, *H. juncifolia*, *H. occidentalis* and *H. pusilla*. The hierarchical cluster analysis (not shown) revealed the existence of two clear groupings in the data that did not follow the taxonomy of the section. Increasing the number of groups did not improve species discrimination, highlighting data dispersion. *Hierochloë pusilla*, *H. redolens* and, to a lesser extent, *H. juncifolia* are the taxa with a less ambiguous adscription into one of the groups.

The NMDS (three axes, stress = 0.09; Fig. 3A) and the PCoA (not shown) performed with combined data using Gower's similarity coefficient clustered the species in three groups: i) *H. altissima*, *H. gunkelii*, *H. redolens*, *H. utriculata* (highly overlapped); ii) *A. mexicanum*, *H. juncifolia*, *H. occidentalis* (slightly overlapped); iii) *H. pusilla* (clearly differentiated). The multiple correspondence analysis (MCA; not shown) yielded the same results than the NMDS.

Micromorphological analyses: quantitative characters

Descriptive statistics showed that all variables overlap among species (not shown; for character names see Appendix 2). The ANOVA indicates that stomata size (StS) does not differentiate among species (p-value = 0.176), whereas long cells length (LlL) and number of ribs (NRi) showed significant differences across taxa. Only these variables (LlL and NRi) were included in the discriminant functions obtained in the linear discriminant test (LDA) using the stepwise method. The LDA plot (not shown) indicated that only *H. juncifolia* and *H. pusilla* are clearly different from the rest of the

taxa. *Hierochloë juncifolia* presents low values for the two characters, while *H. pusilla* has low values for number of ribs (NRi) but intermediate ones for long cells length (LlL). The other five species are grouped together, especially *H. altissima*, *H. gunckelii* and *H. occidentalis*, presenting higher values for number of ribs (NRi), whereas *H. redolens* and *H. utriculata* presented intermediate values.

Micromorphological analyses: qualitative characters and combined analysis

The Chi-Square test of independence results showed that only two traits, furrows depth (FD) and vascular bundles with sclerenchyma associated only in the margin of the leaf (PBEx) (for character names see Appendix 2) were not significantly different among taxa. The ADONIS analysis indicated that *A. mexicanum*, *H. occidentalis* and *H. pusilla* showed the highest consistency (100% internal similarity; p-value = 1.000) followed by *H. redolens* and *H. utriculata* (30.4% similarity; p-value = 0.304). The NMDS based on the Jaccard index for three axes (stress = 0.1, Fig. S2B) separated the species in four groups: i) *H. altissima*, *H. gunckelii*, *H. pusilla*, *H. redolens* and *H. utriculata*; ii) *H. juncifolia*; iii) *A. mexicanum*; iv) *H. occidentalis*. The hierarchical cluster analysis (not shown) revealed low differentiating power for micromorphological qualitative data.

Qualitative and quantitative characteristics that did not have discriminating power according to the exploratory tests (StS, FD and PBEx; for character names see Appendix 2) were excluded from the combined analyses. The PCoA, MCA (not shown) and the NMDS plots performed using Gower's similarity coefficient for three axes (stress = 0.1; Fig. 3B) offered similar results and showed differentiation among the taxa. Consistent results were obtained in the hierarchical cluster analysis when the number of groups chosen equals the number of taxa. These analyses revealed that hook density (low density, HoF; intermediate density, HoN; high density, HoM), presence and shape of ribs (presence, RS; round-flattened, RSD; round, RSR; quadrangular, RSQ; polygonal, RSP), and leaf section shape (planar, LSP; open, LSO; closed, LSC) were the most differentiating traits.

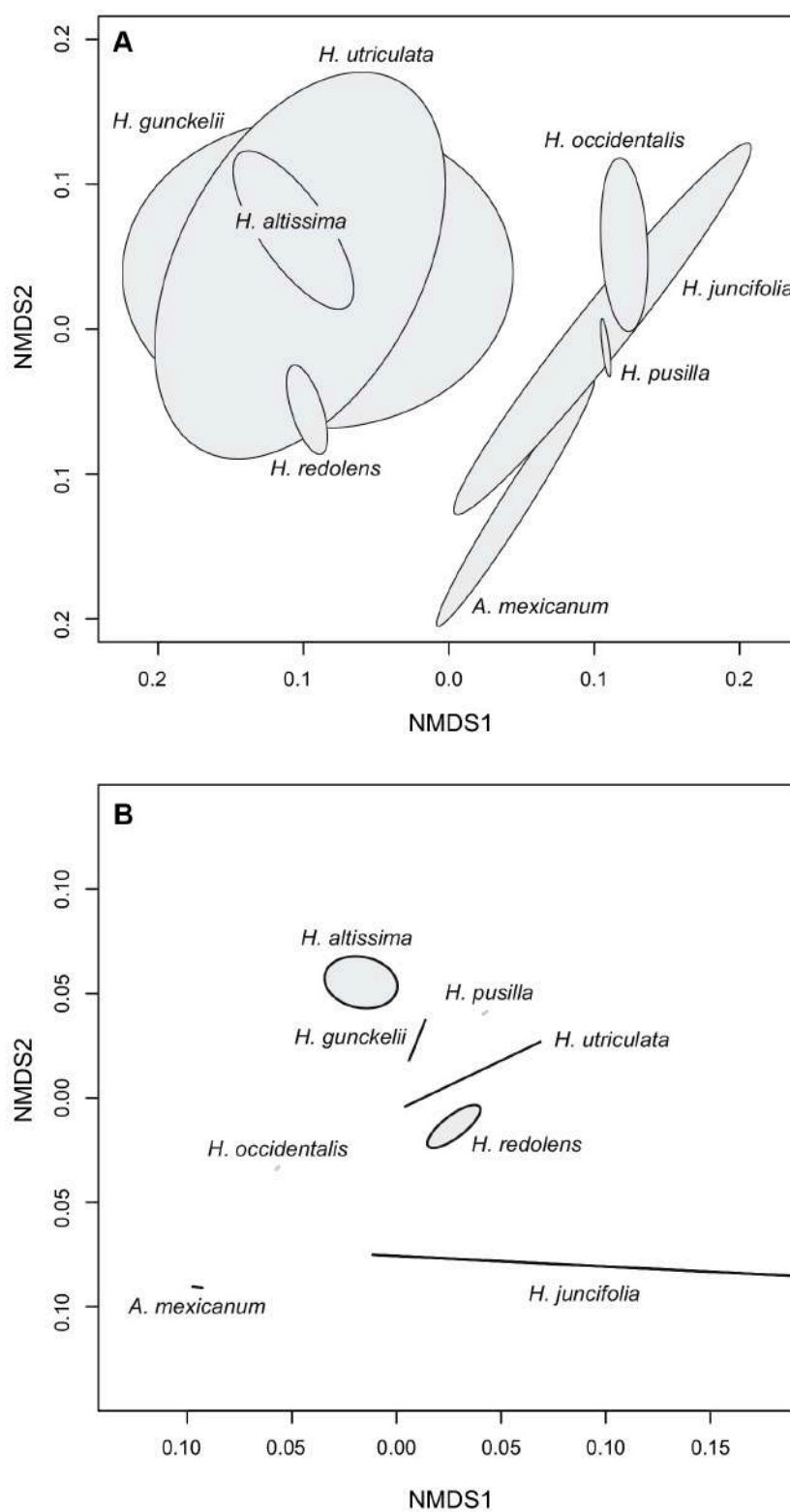


Figure S2. Plots of the non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis. (A). Qualitative macromorphological data. (B). Qualitative micromorphological data. Data combination was conducted using the Gower's similarity coefficient.

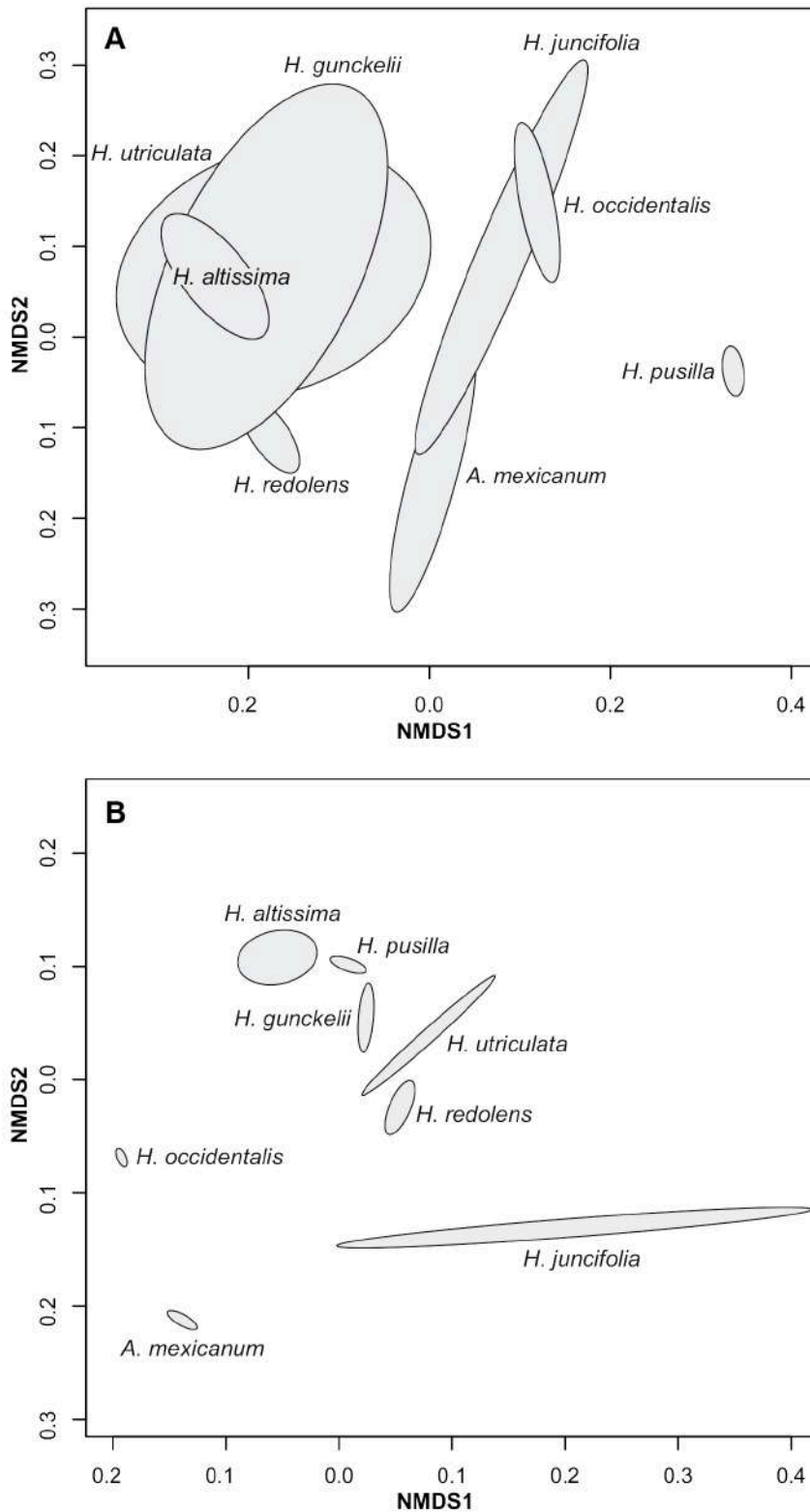


Figure 3. Plots of the non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis. (A). Combined macromorphological quantitative and qualitative data. (B). Combined micromorphological quantitative and qualitative data. Data combination was conducted using the Gower's similarity coefficient.

Phylogenetic reconstruction

The independent analyses of the nrDNA markers produced congruent topologies and the ITS and ETS regions were combined. Tree comparison indicated that the combination of the complete plastid and nuclear data was untenable due to topological conflict (Pirie et al., 2009). A joint plastid + nuclear analysis was conducted after removing conflicting samples.

The aligned plastid and nuclear matrices included 48 and 47 terminals, respectively (37 and 36 in section *Monoecia*). They represented 16 species (14 *Hierochloë* + 1 South American *Anthoxanthum* + 1 Eurasian *Anthoxanthum*, outgroup) and 1788 (plastid; trnL-F, 1-1084; trnT-L, 1085-1788) and 1288 (nuclear; ETS, 1-626; ITS, 627-1288) characters. The Bayesian consensus plastid and nuclear trees are represented in Figures 4 and 5. Both topologies were largely congruent (better general resolution in the plastid tree) and only the different position of *H. quebrada* was supported. The results of the concatenated analysis (*H. quebrada* removed from the matrices) are presented in Fig. S3. In all trees, *A. mexicanum* is clearly differentiated from *Hierochloë* species (regardless of their geographical origin), constituting a highly supported clade. The plastid and concatenated topologies showed a well-supported and monophyletic *Hierochloë* section *Monoecia* as sister to the Eurasian and northern American species. The nuclear tree failed to recover this structure, and section *Monoecia* resulted as paraphyletic with *H. quebrada* as sister to all the other *Hierochloë*. A large polytomy including seven independent clades can be observed in the nuclear topology (*H. redolens* from SE Asia; *H. alpina*; *H. odorata* + *H. hirta* + *H. glabra*; *H. occidentalis*; *Hierochloë* section *Monoecia* but *H. quebrada* and *H. pusilla*; Fig. 5). The plastid tree recovered a weakly supported position for the SE Asian *H. redolens* in the Eurasian + North American clade as the earliest diverging group, whereas the concatenated tree strongly supports *H. occidentalis* as sister to all other non *Monoecia Hierochloë*. With regard to *Hierochloë* section *Monoecia*, *H. pusilla* is well-supported as the first diverging group (Figures 4 and S3) followed by *H. quebrada* (not represented in the concatenated tree). The position of *H. juncifolia* is not well resolved in the plastid tree (Fig. 4), but the nuclear

and concatenated topologies (Figs. 5 and S3) clearly place it as sister to all other *Monoecia*, except *H. pusilla* and *H. quebrada*. The phylogenetic resolution of the *H. redolens* species complex, including *H. redolens* (central and southern Andean), *Hierochloë altissima*, *H. gunckelii*, *H. utriculata* and *H. spicata* (also *H. juncifolia* in the plastid tree; Fig. 4) is very poor (Figs. 4, 5 and S3). The nuclear and concatenated topologies (Figs. 5 and S3) recover a well-supported position for an Argentinian *H. redolens* sample (H177, Appendix 1), positioning it as sister to all other specimens in the clade. In the plastid topology (Fig. 4) this position is occupied by a central Andean *H. redolens* (H129, Appendix 1), with low support. No structure could be obtained for *H. altissima*, *H. gunckelii*, *H. spicata* and *H. utriculata*.

The final aligned ETS-clones matrix included 34 consensus sequences and 851 characters representing eight South American *Hierochloë* species + *A. mexicanum* and *A. odoratum* (outgroup). Consensus sequences were generated from a total of 363 ETS clones. Only *H. quebrada*, *H. pusilla* and *H. redolens* (Indonesia) were represented by one monospecific consensus sequence including 9, 10 and 9 clones, respectively. *Hierochloë juncifolia* (77 clones) was represented by 12 consensus sequences, 11 of which were monospecific. *Hierochloë altissima* (80 clones) and *H. utriculata* (52 clones) were represented by 6 and 8 consensus sequences, 3 and 5 of which included only one taxon, respectively. South American *H. redolens* (78 clones) and *H. spicata* (10 clones) participated in 7 (4 monospecific) and 2 consensus sequences, respectively, and all *H. gunckelii* (20 clones) were included in one non-monospecific consensus sequence (Appendix 1, Fig. S4). The number of clones represented *per* each consensus sequence was highly variable. Fifteen of them (4.13%) were constituted by one clone, whereas one consensus sequence accounted for 264 (72.7%) of the clones. This latter sequence represented a high percentage of the clones of all *Hierochloë* section *Monoecia* species except *H. juncifolia* and *H. pusilla*.

The Bayesian consensus tree based on the ETS-clones matrix is represented in Fig. S4 and it is largely consistent with the phylogenetic tree based on nuclear data (Fig. 5). Resolution in the tree is generally low and only few relationships are strongly

supported. *Hierochloë* section *Monoecia* is recovered as monophyletic with respect to *A. mexicanum*, whereas *H. quebrada* is sister to the remaining taxa in the section with high support. *Hierochloë altissima*, *H. utriculata*, *H. juncifolia*, *H. pusilla*, *H. gunckelii*, *H. spicata* and *H. redolens* (all populations) are grouped (low support) in a large polytomy with three moderate- to strongly supported clades: a highly supported group of two consensus sequences representing two clones of *H. utriculata* and *H. altissima*; a moderately supported clade grouping all but two *H. juncifolia* consensus sequences and one *H. redolens* from the Central Andes, and a third group including 3 consensus sequences of *H. redolens*, *H. juncifolia* and *H. utriculata* (6 clones).

Phylogenetic networks were built to represent ambiguities in the phylogenetic reconstructions that can be caused by reticulate evolution. The lack of resolution in the phylogenetic trees for *Hierochloë* section *Monoecia* (Figs. 4, 5) renders this approach useful even if it has been traditionally used at an intraspecific level (Clement et al., 2000). The statistical parsimony networks produced with plastid (Fig. S5) and nuclear sequences (not shown) were largely consistent with the plastid and nuclear Bayesian topologies (Figs. 4, 5). *Hierochloë* section *Monoecia* samples except *H. juncifolia*, *H. pusilla* and *H. quebrada* are grouped in one haplotype, with these three latter species closely related to it. Eurasian and northern American species (+ SE Asian *H. redolens*) occupy more distant positions in the network. Two missing intermediaries were created (Clement et al., 2000) and one cycle was observed in the plastid network affecting Eurasian, N American, S American and SE Asian samples (Fig. S5). No cycle is defined in the nuclear network and 8 missing intermediaries were inferred. The statistical parsimony network based on clone data (Fig. 6) groups 264 out of 352 clones (75%) in one ribotype. Twenty-four additional ribotypes were defined in the network: *H. juncifolia* (9), *H. juncifolia* + *H. altissima* (1), *H. altissima* (2), *H. altissima* + *H. redolens* (1), *H. redolens* (6 including the SE Asian populations), *H. utriculata* (4) and *H. quebrada* (1). Two cycles were defined in this network and 10 missing intermediaries were inferred.

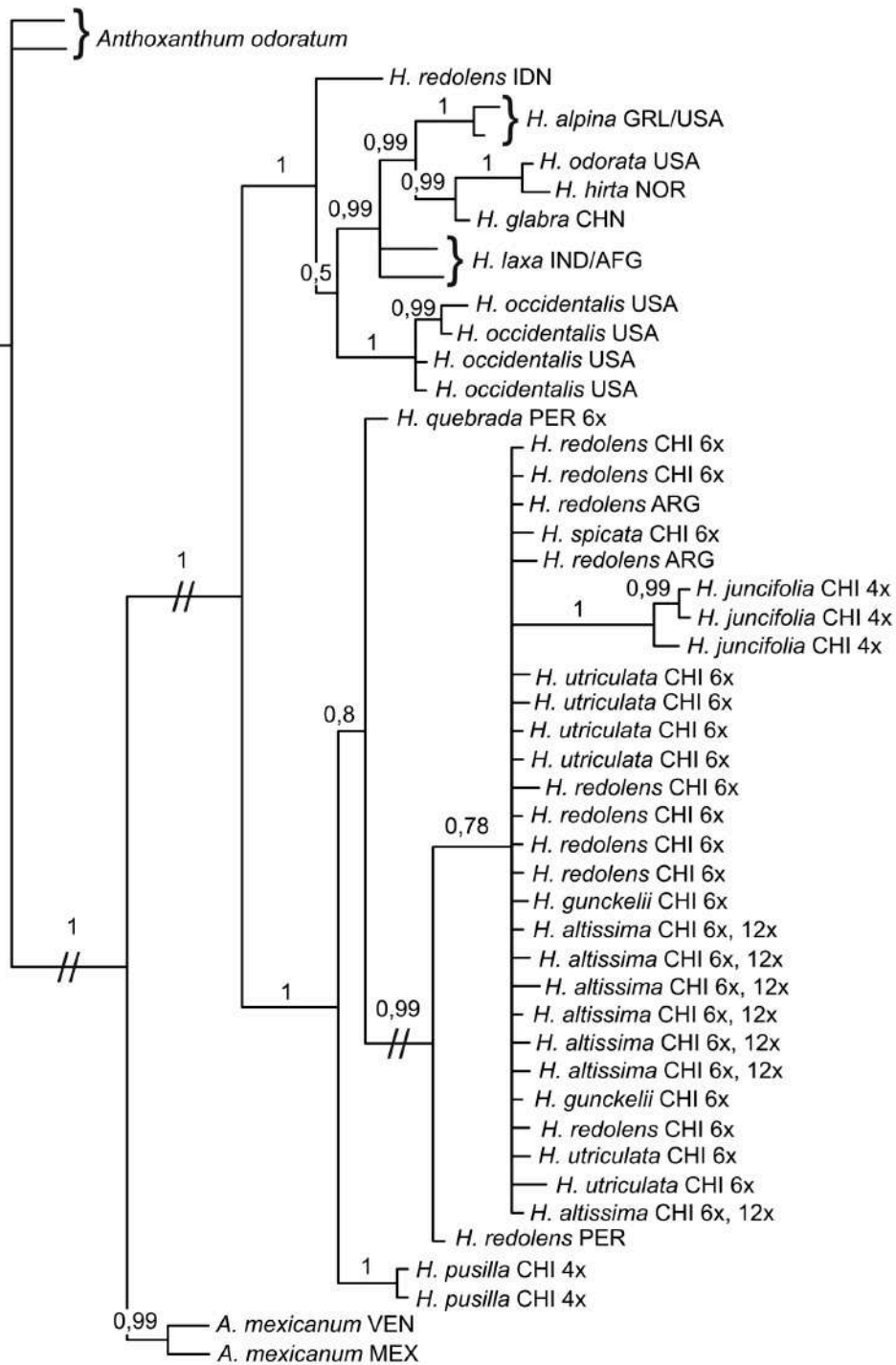


Figure 4. Majority rule consensus tree inferred from Bayesian analysis (MrBayes) of plastid DNA sequences (*trnT-L* and *trnL-F*). Forty-eight samples representing seventeen *Hierochloë* and *Anthoxanthum* section *Ataxia* taxa and one outgroup (*Anthoxanthum odoratum*) are represented in the tree. The symbol // denotes branches that were shortened to simplify presentation. Posterior probability support values are represented above the branches. For each terminal, the species name is followed by country of origin [IDN, Indonesia; GRL, Greenland; USA, United States of America; NOR, Norway; CHN, China; IND, India; AFG, Afghanistan; PER, Peru; CHI, Chile; ARG, Argentina; VEN, Venezuela; MEX, Mexico].

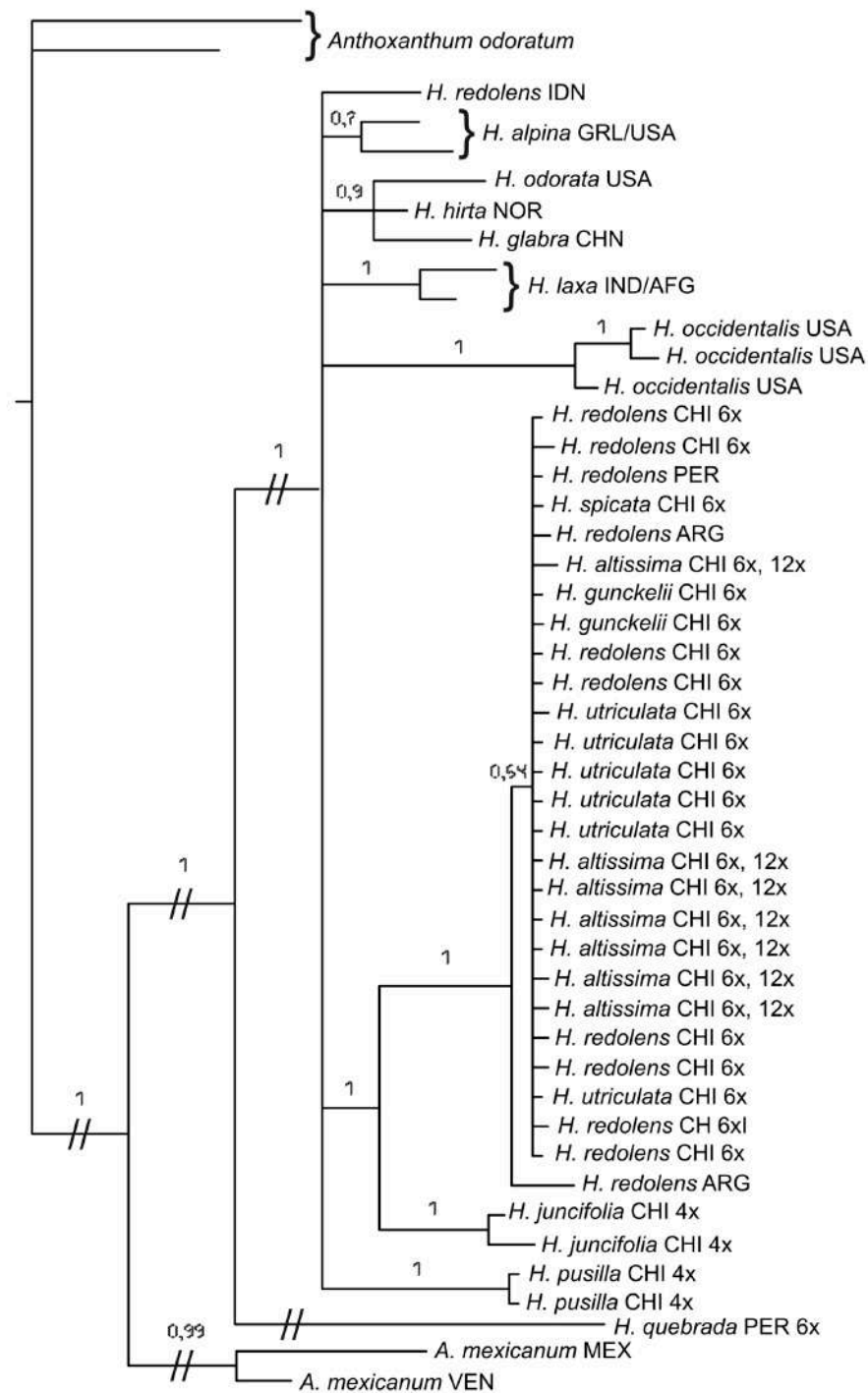


Figure 5. Majority rule consensus tree inferred from Bayesian analysis (MrBayes) of nuclear DNA sequences (ETS and ITS). Forty-seven samples representing sixteen *Hierochloë* and *Anthoxanthum* section *Ataxia* taxa and one outgroup (*Anthoxanthum odoratum*) are represented in the tree. The symbol // denotes branches that were shortened to simplify presentation. Posterior probability support values are represented above the branches. For each terminal, the species name is followed by country of origin [IDN, Indonesia; GRL, Greenland; USA, United States of America; NOR, Norway; CHN, China; IND, India; AFG, Afghanistan; PER, Peru; CHI, Chile; ARG, Argentina; VEN, Venezuela; MEX, Mexico].

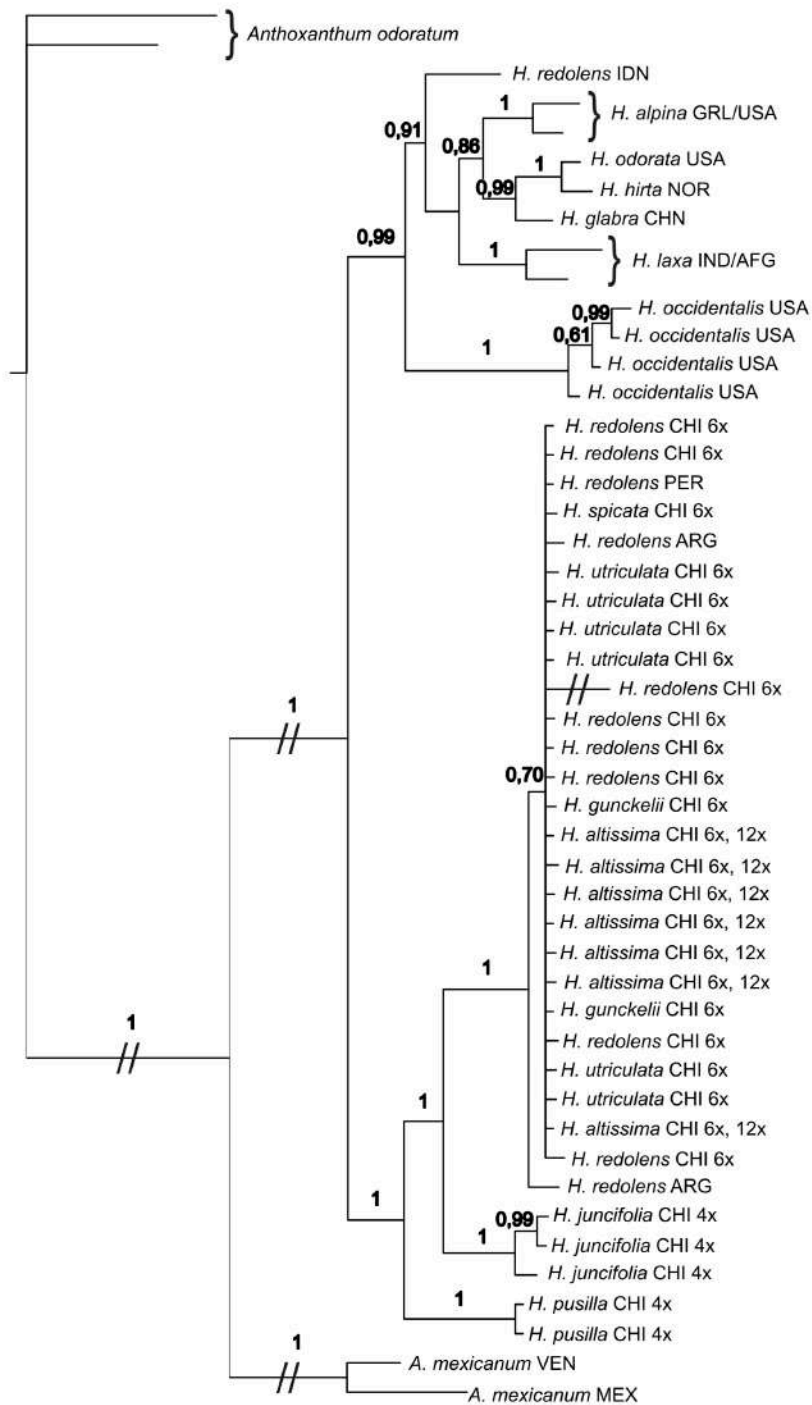


Figure S3. Majority rule consensus tree inferred from Bayesian analysis (MrBayes) of concatenated nuclear (ETS and ITS) and plastid (*trnT-L* and *trnL-F*) DNA sequences. Forty-eight samples representing seventeen *Hierochloë* and *Anthoxanthum* section *Ataxia* taxa and one outgroup (*Anthoxanthum odoratum*) are represented in the tree. The symbol // denotes branches that were shortened to simplify presentation. Posterior probability support values are represented above the branches. For each terminal, the species name is followed by country of origin [IDN, Indonesia; GRL, Greenland; USA, United States of America; NOR, Norway; CHN, China; IND, India; AFG, Afghanistan; PER, Peru; CHI, Chile; ARG, Argentina; VEN, Venezuela; MEX, Mexico].

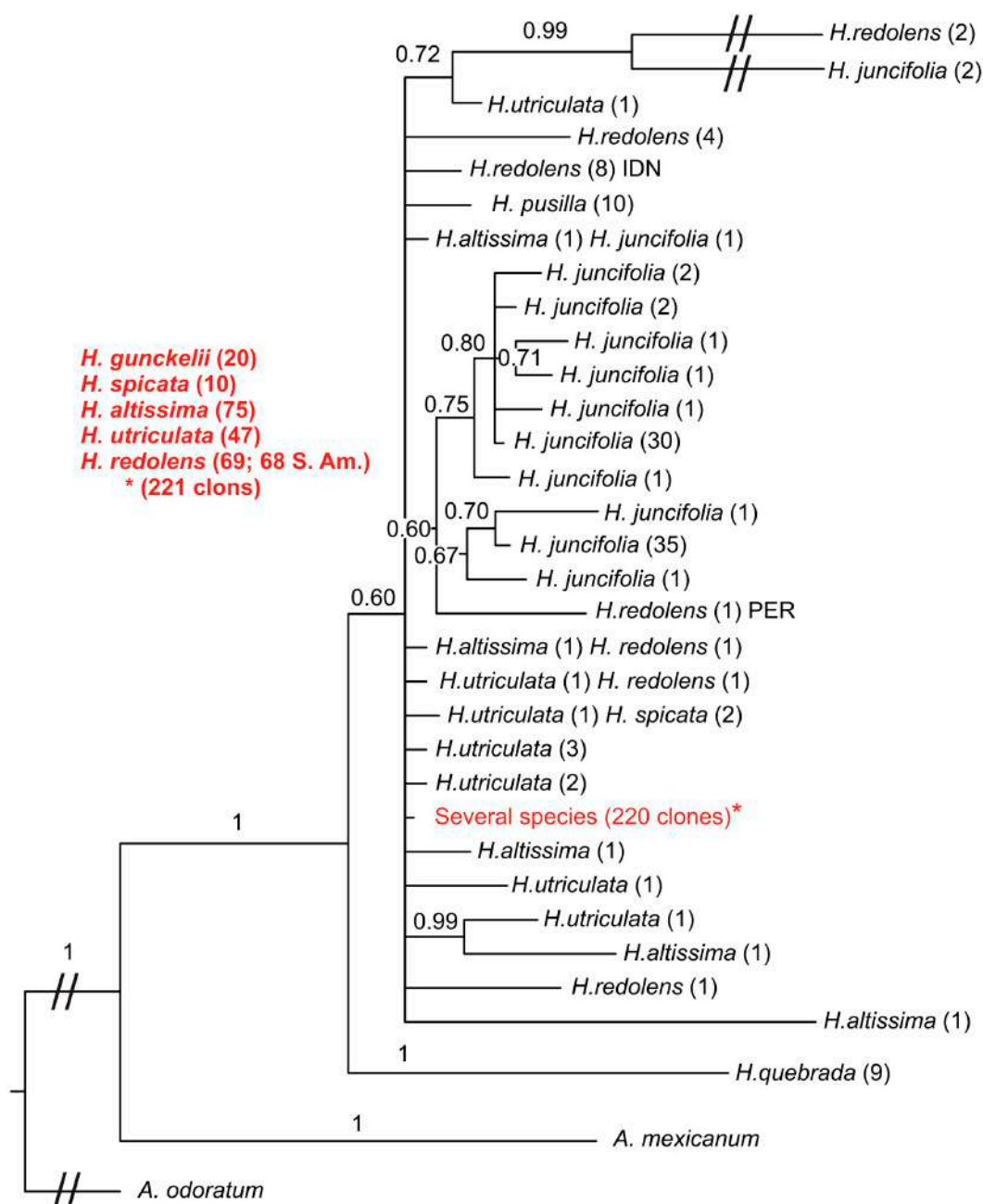


Figure S4. Majority rule consensus tree inferred from Bayesian analysis (MrBayes) of the ETS-clones DNA matrix. 352 samples representing seventeen *Hierochloë* and *Anthoxanthum* section *Ataxia* taxa and one outgroup (*Anthoxanthum odoratum*) are represented in the tree. The symbol // denotes branches that were shortened to simplify presentation. Posterior probability support values are represented above the branches. S. Am.; South America. Numbers between parentheses represent the number of clones included in each ribotype (for more information see Materials and Methods section).

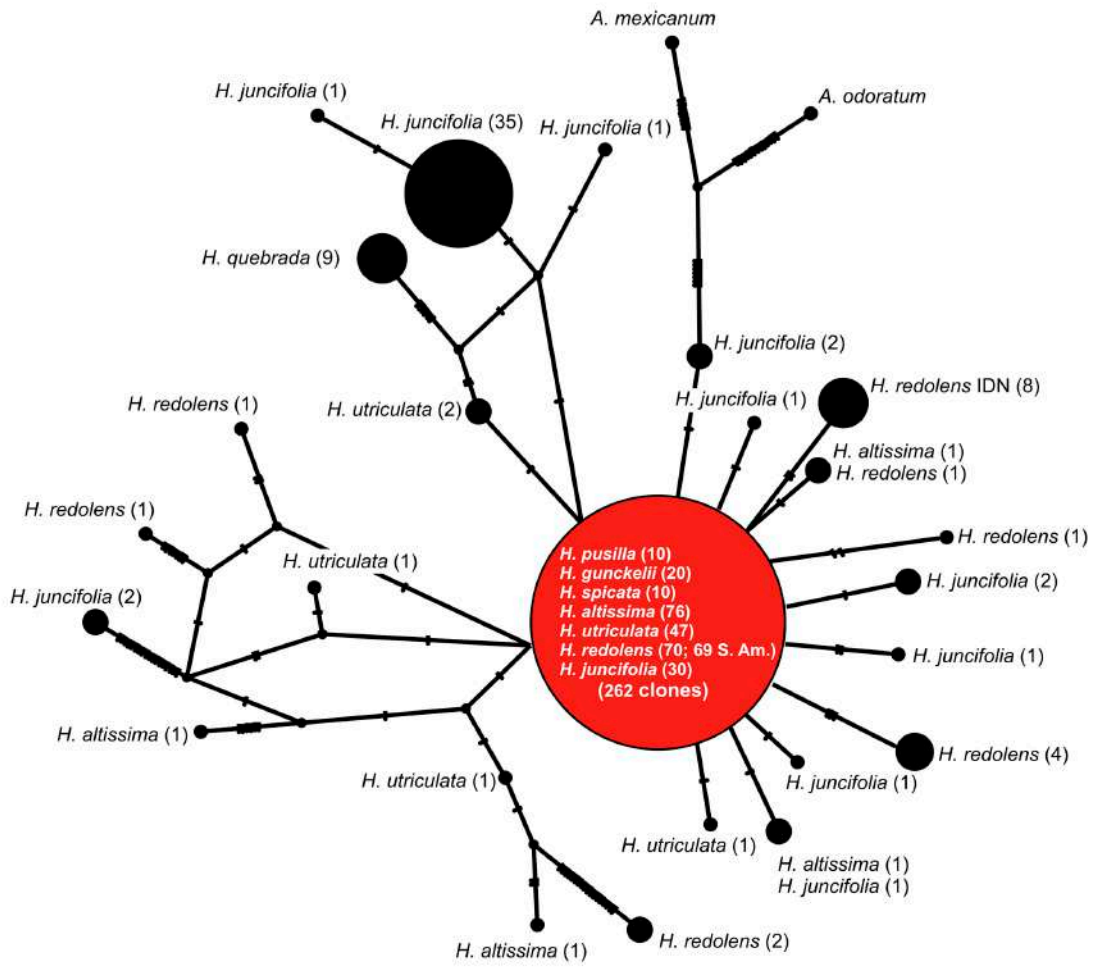


Figure 6. Statistical Parsimony Network based on the ETS-clones data matrix and conducted using the software TCS v. 1.21 and PopArt v. 1.7. S. Am., South America.

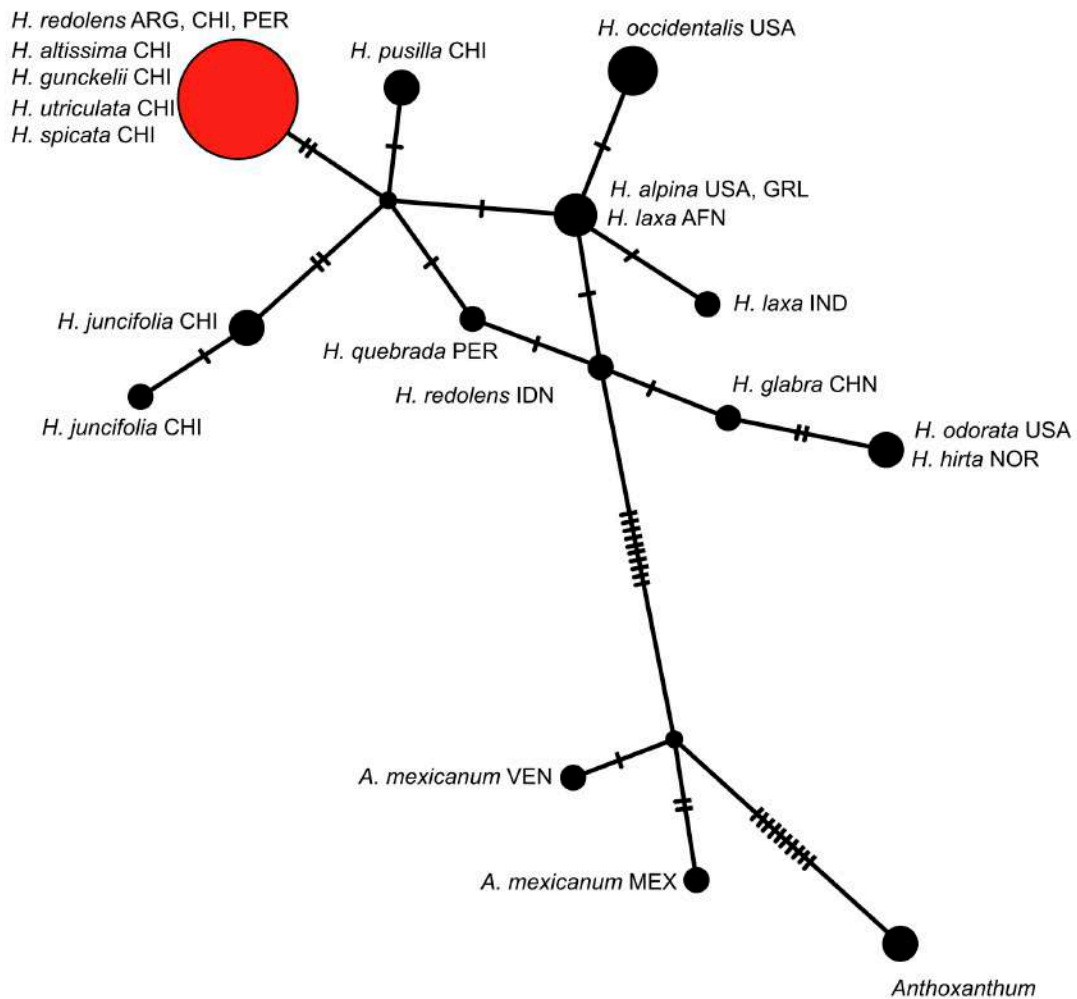


Figure S5. Statistical Parsimony Network based on plastid data and conducted using the software TCS v. 1.21 and PopArt v. 1.7.

DISCUSSION

Integrative approaches offer the best results in exploring biodiversity (e.g. Hörandl, 2007; Schlick-Steiner et al., 2010). Here, we combine macro-, micromorphological, molecular and cytological information to assess the taxonomy of *Hierochloë* section *Monoecia*. We conclude that the taxonomic status of several of the species in the section is not justified based on either the phylogenetic (apomorphic) or the phenetic species concepts (for a discussion on the application of different species concepts in plants see

Soltis et al., 2007). In addition to this, we recover a scenario of recent and incomplete diversification in the southern Andes for section *Monoecia*, as well as a longer isolation history for those species with restricted ecological and/or geographical ranges.

Inference of DNA ploidy levels in Hierochloë section Monoecia

Genus *Hierochloë* displays a high variation of ploidy levels, and diploids, tetraploids, hexaploids and duodecaploids have been identified (e.g., Weimarck, 1971). As a reference for the tentative translation of our nuclear DNA content values into DNA ploidy levels we used the measurements performed by Murray et al. (2005) in New Zealand *Hierochloë*. These authors found duodecaploids: *H. redolens*, *Hierochloë fusca* Zotov and *Hierochloë brunonis* Hook [12x; 2n = 84; 2C = 27.55–29.97 pg]; hexaploids: *Hierochloë equisetata* Zotov [6x; 2n = 42; 2C = 18.10 pg] and tetraploids: *Hierochloë novae-zelandiae* Gand [4x; 2n = 28; 2C = 12.54 pg]. Considering this, our groups G1 and G2 [2C = 12.82–14.45 pg; Table 1, Fig. S1], including *H. pusilla* and *H. juncifolia*, correspond to DNA tetraploids; groups G3 (*H. altissima* population A1, *H. redolens* population R4 and *H. utriculata*) and G4 (*H. gunckelii* and *H. redolens* populations R1, R2 and R3) are putative DNA hexaploids [2C = 18.27–19.84 pg] and group G5 [*H. altissima* populations A2, A3, A4; 2C = 27.04–27.43 pg] most probably correspond to DNA duodecaploids (for population codes see Appendix 1 or Fig. 1). *Hierochloë quebrada* and *H. spicata* are very likely a DNA hexaploid (2C = 18.87 pg) and a DNA tetraploid (2C = 13.28 pg), respectively, but only one measurement could be attained for these taxa (Table 1).

Genome size variation and the number of chromosomes are not always positively correlated (e.g. Chumová et al., 2016), and the likelihood of chromosome rearrangements increases with evolutionary distance (Bhutkar et al., 2008). New Zealand *Hierochloë* taxa do not belong to section *Monoecia* based on morphology; however, recent phylogenies of the Anthoxanthinae based on nuclear data (Lema-Suárez et al., unpubl. data) indicate that *H. fusca* is nested within the *Monoecia* clade and close to the South American *H. redolens* complex. This evolutionary proximity gives consistency to our results; still, the inferred ploidy levels must be interpreted

with caution. B-chromosomes have been found in the Anthoxanthinae (Chumová et al., 2016), including in some *Hierochloë* Weimarck (1978). However, according to Chumová et al. (2015), the contribution of B-chromosomes is small in plants with large genomes, and, in different Anthoxanthinae groups, a high degree of intraspecific genome size variability has been found to be caused by A-chromosomes, only (Chumová et al., 2015).

Evolution and Biogeography of Hierochloë section Monoecia

Phylogenetic analyses (e.g. Figs. 4, 5, S3) recover a well-defined and monophyletic section *Monoecia* that is clearly separated from other South American Anthoxanthinae groups. This result is consistent with Connor & Renvoize (2009) who established that spikelet monoecism is a good indicator of evolutionary isolation in the genus. Andromonoecious spikelets are dominant in *Hierochloë* (Connor, 2012) and only one transition to monoecism has been detected. Reversals in this transition have not been yet reported, although recent phylogenetic results (Lema-Suárez et al., unpubl. data) indicate that some andromonoecious taxa are nested in the *Monoecia* clade (e.g. *H. fusca*, a New Zealand endemism).

All analyses recover the split of *A. mexicanum* (*A. davidsei* is not represented in the tree) prior to the divergence of section *Monoecia* and the development of monoecism in genus *Hierochloë*. Connor & Renvoize (2009) suggested that monoecious *Hierochloë* section *Monoecia* species evolved from non-South American andromonoecious ancestors through the development and fixation of male sterility genes in the apical floret. According to these authors, “the *Ataxia* system could not give rise to *Monoecism*” and therefore the central to northern South American *Ataxia* species *A. mexicanum* and *A. davidsei* can be excluded as ancestors of section *Monoecia* (Connor & Renvoize, 2009). Our molecular phylogenetic trees and networks support this view. The putative andromonoecious ancestors of the section must be found among the Eurasian-Australasian or the Nearctic groups of *Hierochloë*. Our limited sampling and phylogenies do not allow us to indicate with certainty where these ancestors grew or

when the section diverged from the remaining *Hierochloë*, but Nearctic (and Central American) colonizers are among the main components of the Andean flora since the Mid-Miocene (e.g. Simpson, 1983). A Nearctic origin has been detected for other groups of high altitude Andean grasses such as *Festuca* (Inda et al., 2008), and long distance colonization of high mountain environments by cold adapted lineages has been observed in different tropical alpine areas of the world (e.g. Gehrke & Linder, 2014; Luebert & Weigend, 2014; Merckx et al., 2015), including in the Anthoxanthinae (Tusiime et al., 2017). Our well-supported plastid and concatenated phylogenetic trees (Figs. 4, S3) do not seem to support this scenario, as it recovers an old divergence for section *Monoecia* and it does not show a close association between South American and Nearctic or Holarctic *Hierochloë*.

Taxa in section *Monoecia* represent a mixture of well-defined species and other species not yet well differentiated based on morphology or molecular data (e.g. Figs. 2, 3A, 4, 5). A clear correlation can be observed between morphological and phylogenetic differentiation and ecological, geographical and/or cytological isolation. The central Andean hexaploid *H. quebrada* and the southern Andean tetraploid *H. pusilla* are the first groups to diverge in section *Monoecia* (Figs. 4, 5, S3). Only the plastid phylogenetic tree did not recover a strongly supported position for *H. quebrada* (Fig. 4), and all the analyses based on ETS clones (Fig. 6, S4) failed to produce a well-differentiated *H. pusilla*. This latter species, well characterised regarding macromorphological vegetative characters, especially plant size (Figs. 2; e.g. Parodi, 1941) is ecologically restricted to moist meadows in the Patagonian and Tierra del Fuego floristic provinces (De Paula, 1975). Only the hexaploid *H. redolens* grows in similar areas, but both taxa seem to be completely isolated (Figs. 4, 5). *Hierochloë pusilla* shows very low levels of macro- and micromorphological variation (Figs. 3). This might reflect its small distribution area and the general pattern of low morphological diversity for cold-adapted (ant)arctic species (Grundt et al., 2006), although the number of analysed specimens was too low to draw final conclusions. The ETS clones obtained from *H. pusilla* were reduced to one, monospecific consensus sequence indicating isolation, but the ETS clones-based

network (Fig. 6) and phylogenetic tree (Fig. S4) failed to recover a well-supported position for this taxon. The high differentiation observed is consistent with an old relative age for *H. pusilla*, a species restricted to the southern-most tip of the Andes (*sensu* Nagy & Grabherr, 2009; Körner et al., 2011). Mountain southern species are generally older than those from the central or northern Andes (Doan, 2003; Luebert & Weigend, 2014) due to earlier uplift (Blisniuk et al., 2005).

The central Andean putative hexaploid *H. quebrada* occupies different positions in the plastid and nuclear trees (Fig. 4, 5). Discordance in topologies is common in plants and can be due to different causes, most commonly hybridisation and incomplete lineage sorting (Renoult et al., 2009). The frequency of reticulate evolution in *Hierochloë* and the wider Anthoxanthinae (Pimentel et al., 2010, 2013; Chumová et al., 2017; Tusiime et al., 2017), together with the variation of ploidy level found in the section makes hybridisation a likely phenomenon. Nevertheless, specific tests using more samples should be made to confirm this hypothesis for *H. quebrada*. With regard to the possible parents in a putative reticulation event, a plant from section *Monoecia* is the most likely chloroplast donor (Fig. 4), whereas the paternal plant must be outside the section. *Hierochloë quebrada* is restricted to high altitude (4000–4600 m.a.s.l.), arid areas in the western slopes of the central Andes (Connor & Renvoize, 2009). Two other *Monoecia* species currently grow at lower altitudes in the central Andes: the hexaploid *H. redolens* and the tetraploid *H. juncifolia* (Tovar, 1993). The presence of the latter species has been questioned due to the description of *H. quebrada* based on materials identified as *H. juncifolia* (Connor & Renvoize, 2009). An analysis of a *H. juncifolia* specimen collected in Ancash, Peru (US2882401, Appendix 1) seems to indicate that *H. juncifolia* does grow in the central Andes. Our network based in ETS clones (Fig. 6) shows a close proximity between *H. juncifolia* and *H. quebrada*, pointing to *H. juncifolia* as the most likely chloroplast donor. Only two non *Monoecia* Anthoxanthinae species grow in the northern to central Andes, *A. mexicanum* and *A. davidsei*. The ploidy level of these species, as well as their phylogenetic position within the wider Anthoxanthinae, remains poorly known; still their lineages are clear candidates to be involved in the

putative hybridization. With regard to the age of this reticulation event, the fact that all *H. quebrada* clones cluster in one consensus sequence points to an old origin and the effect of concerted evolution (Okuyama et al., 2005).

Nuclear and concatenated phylogenies recover the tetraploid *H. juncifolia* as sister to the *H. redolens* complex (Figs. 5, S3), whereas its position is not well supported in the plastid topology (Fig. 4). All analyses reveal *H. juncifolia* as a consistent group within section *Monoecia*, highly distinct based on morphology or molecules (e.g. Figs. 3, 4, S3). A high variation is also detected within the species. *Hierochloë juncifolia* samples occupy a large morphological space in the NMDS analyses based on the combined macro- or micromorphological data (Fig. 3A and B). A similar pattern is observed in the ETS-clones analyses. The phylogenetic tree (Fig. S5) recovered some (poorly supported) structure for the species, which was consistent with the clones-based network (Fig. 6). In addition to this, the 77 *Hierochloë juncifolia* clones were collapsed into 12 mostly monospecific consensus sequences, a number much higher than that obtained for the other *Monoecia* species with a similar number of specimens sampled (Appendix 1). This scenario of high consistency combined with high interpopulational diversity can be due to the current ecology and distribution of the species. *Hierochloë juncifolia* grows in sandy or volcanic soils up to 1750 m.a.s.l. in mountains of the Andean areas of the Argentine provinces of Río Negro, Neuquén and Chubut, as well as in the Chilean adjacent regions (also in the central Andes of Peru, although no Peruvian sample could be used in the molecular analyses). *Hierochloë juncifolia* populations show a complete ecological and (to a lesser extent) cytological and geographical isolation from the *H. redolens* complex (De Paula, 1975). They also present isolation from each other, since *H. juncifolia* has a highly discontinuous distribution area due to its ecological requirements (De Paula, 1975; Anton & Zuloaga, 2012). This isolation is probably related to the emerging genetic structure in the species.

The *H. redolens* complex, including also *H. altissima*, *H. gunckelii*, *H. spicata* and *H. utriculata*, is the only group in the section that grows from the northern to the southern Andes. The phylogenetic analyses conducted recovered an almost complete lack of

resolution for this group (e.g. Figs. 4, 5, S3, S5), which might reflect its very recent evolutionary origin and lack of reproductive isolation. The main exception to this pattern is the position of the *H. redolens* accessions from Indonesia, which are clearly differentiated from the South American samples in all molecular analyses. Different authors have highlighted the need for a taxonomical reappraisal of *H. redolens* and have called for the separation of the Asian-Australian and South American andromonoecious populations of this taxon (Zotov, 1973; De Paula, 1975; Connor, 2012). It is important to note that although most of the ETS clones obtained from the Indonesian *H. redolens* sample clustered together in one exclusive consensus sequence, one Indonesian ETS clone clustered to the consensus sequence including most South American *H. redolens* complex clones. More research is needed to assess a possible relationship between the SE Asian and the South American populations.

The distribution range of the *Hierochloë redolens* complex in South America is clearly disjunct. It grows at low altitudes in temperate to subantarctic areas of Chile and Argentina and at mid- to high altitudes (up to 3850 m.a.s.l.; Connor & Renvoize, 2009) in the tropical central and northern Andes. The plastid phylogenetic tree (Fig. 4) shows a well-supported sister relationship between the central and the southern Andean populations that is not recovered in the nuclear or concatenated trees (Figs. 5, S3). Analyses based on clones recover a scenario of very low differentiation between central and southern Andean populations. All clones obtained from the Peruvian specimen collapsed in a consensus sequence that also comprised most clones in the southern South American *H. redolens* complex (Figs. 6, S4). The biogeographical limit between the central and the southern Andes is the southern limit of the dry Puna (Luebert & Pliscoff, 2006), a high aridity area that acts as a filter to Andean elements, North and South of it (Arroyo et al., 1998). This barrier formed in the Miocene-Pliocene (e.g. Sepulchre et al., 2009; Heibl & Renner, 2012) as a result of the Andean uplift together with the combined effect of the Humboldt Current and the Pacific anticyclone (Luebert & Weigend, 2014). It currently precludes the possibility of gene flow between the southern temperate and the northern tropical-alpine *H. redolens*, but the lack of

differentiation observed suggests that gene flow occurred at least for some time after the formation of the barrier.

The *H. redolens* complex taxa in southern South America present distribution and ecological ranges that are partially overlapping in a North-South gradient (De Paula, 1975; Anton & Zuloaga, 2012), and the obtained results must be interpreted in light with this. These groups, but *H. spicata* (tetraploid) and some *H. altissima* populations (duodecaploid), are putative hexaploids (Table 1), but differences in ploidy are not reflected in our phylogenetic analyses (e.g. Figs. 4, 5). Differentiation among the species is minimal regardless of the analysis conducted, morphological or otherwise (e.g. Figs. 2A, 4, 5, S2A), and only micromorphological data can separate all taxa (Fig. 3B, S2B), except *H. spicata*. This species was not included in the analysis, but Villalobos & Finot (2016) indicated that it cannot be well defined based on leaf anatomy. The use of foliar micromorphological characters in grass taxonomy has been hindered by the effect of environmental parameters in leaf anatomy (Aiken et al., 1984; Dubé & Moriset, 1996), including within the Anthoxanthinae (Pimentel & Sahuquillo, 2008). Given the North-South distribution ranges of the species, new analyses based more populations are necessary to assess this point.

Analyses based on ETS clones revealed that: (i) almost no structure exist in the data as regards the *H. redolens* complex (Figs. 6, S4) and (ii) most clones obtained from specimens of the complex collapse into one consensus sequence (between 80 and 100% of clones for *H. altissima*, *H. gunckelii*, *H. redolens*, *H. spicata* and *H. utriculata*; Fig. S4). Lack of phylogenetic resolution (Fig. S4) prevents us from making inferences about reticulation in this group; however, the general lack of differentiation observed, together with the abundance of multispecific consensus sequences (~50%) leads us to believe that gene flow does exist in this group. The similar DNA content values obtained for most taxa also support this idea.

Taxonomic assessment of Hierochloë section Monoecia

Different species concepts have been applied in plants, especially in groups where polyploidization is common (e.g., Soltis et al., 2007). Here, we combined the morphologically based phenetic species concept (Sokal & Crovello, 1970) with the DNA focused apomorphic species concept (Judd et al., 2002). The first approach is practical for taxonomic purposes (e.g., Soltis et al., 2007) and assumes that species are separated by a gap in morphological variation (Sokal & Crovello, 1970), whilst the second approach reduces subjectivity by recognising only monophyletic groups that share a number of apomorphies, morphological or otherwise (Mishler & Theriot, 2000).

Our analyses have shown that the macromorphological traits used by Parodi (1941) and De Paula (1975) to underpin their classification of section *Monoecia* (plant size, inflorescence structure, awn insertion) are not useful to unambiguously differentiate among the species. Based on the two above-mentioned concepts and considering our results, only four species should be recognised in *Hierochloë* section *Monoecia*: *H. juncifolia*, *H. pusilla*, *H. quebrada* and *H. redolens pro parte*. This latter name should be restricted to South American specimens following De Paula (1975, but see Zotov, 1973) and it would also comprise *H. altissima*, *H. gunckelii*, *H. spicata* and *H. utriculata*, as varieties. We consider that they should be recognised taxonomically despite their lack of isolation given their micro-morphological differences. Although the limits between varieties and subspecies are far from clear-cut (e.g. McNeill et al., 2012), in our view the overlapping ecological and geographical ranges of these taxa would render the varietal rank more appropriate. *Hierochloë sorianoi* and *H. moorei*, not considered in our study, have already been transferred to *H. redolens* by other authors (e.g. Anton & Zuloaga, 2012), but recent results on *H. moorei* (Villalobos & Finot, 2016) call for a reassessment of this species.

CONCLUSIONS

Only four out of the eight *Monoecia* species (*H. pusilla*, *H. juncifolia*, *H. quebrada* and *H. redolens*) should be maintained based on morphological and molecular data. The remaining taxa (*H. altissima*, *H. gunkelii*, *H. spicata* and *H. utriculata*) should be reduced to varieties within *H. redolens*. The inclusion of SE Asian and South American *H. redolens* populations in the same species is untenable according to our data.

Our results support the hypothesis proposed by Connor & Renvoize (2009), who suggested that *Hierochloë* section *Monoecia* species evolved from non-South American andromonoecious ancestors, and not from other South American Anthoxanthinae.

Our phylogenetic trees reveal a likely hybrid origin for the central Andean *H. quebrada*, although further studies are needed to confirm this hypothesis. The highly ecologically differentiated *H. pusilla* and *H. juncifolia* revealed to be the oldest species of the group. Extensive gene flow due to ecological, chorological and cytological similarities probably exists within the *H. redolens* complex.

New studies using a higher number of specimens and hypervariable nuclear markers are needed to clarify the structure within the *H. redolens* complex. Conducting chromosome counts in the different species is also necessary to confirm ploidy levels across the section.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to R. Lorenzo, L. Mota and D. Tavares for their help and advice in the lab. We thank D. García San León (SANT Herbarium) who arranged and managed loans from different institutions. The curators at CONC, K, M, MA, PH, SANT, UPS and US are thanked for those loans, especially W. Chen, A.P. Clark, R. Duque-Thues, H.J. Esser, A. Freire-Fierro, A. Marticorena, J. Palmer, C. Smith, M.S. Toner, M. Vorontsova and M. Xanthos. J. Amigo and A. Marticorena provided us with

information about the populations from Chile. This work was supported by grants from the Spanish Ministry for Science and Technology (CGL2009–12955–C02–02). I.L. was supported by grants from the Universidade da Coruña (Inditex-UDC) and Grupo de Investigación en Bioloxía Evolutiva (GIBE, GRC2014/050).

Appendix 1. Specimens and populations used in the analyses. Macrom, macromorphological characters; Microm, micromorphological characters; Phylog., phylogenetic tests; FCM, flow cytometry; Prov., province; Co, county; Mt., mountain. Numbers represent how many specimens were used per population in each analysis.

Species	Country	Location	Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	PHYLOG			FCM	
								ETS	ITS	trnL-F		
<i>A. odoratum</i>	CHI	IX Región de La Araucanía:	2006	H173	CONC 173419	-	-	MF374535	MF374580	MF678684	MF678732	MF688256- MF688264
<i>H. alpina</i>	GRL	Conguillío N.P. Kangertussuaq.	2014	X149	-	-	-	MF374536	MF374581	MF678685	MF678733	-
<i>H. alpina</i>	USA	AK: Selawik NWR:	2005	H135	US 3543959	-	-	MF374537	MF374582	MF678686	MF678734	-
<i>H. glabra</i>	CHN	Waring Mountains. Heilongjiang:	1925	H155	US 3102678	-	-	MF374545	MF374588	MF678694	MF678740	-
<i>H. hirta</i>	NOR	Harbin. Hedmark: Hamar.	2007	H43	O 313689	-	-	MF374548	MF374591	MF678697	MF678743	-
<i>H. laxa</i>	AFG	Kunar Prov.: Chapa Dara District.	1973	H180	M MSB-005986	-	-	MF374551	MF374594	MF678701	MF678747	-
<i>H. laxa</i>	IND	Himachal Pradesh State: Lahaul-Spiti District.	1930	H117	US 1537029	-	-	MF374552	MF374595	MF678702	MF678748	-
<i>H. odorata</i>	USA	AK: Valdez-Cordova C.A.: mile 173 Glenn highway.	1959	H127	US 3495920	-	-	MF374556	MF374599	MF678707	MF678753	-
<i>A. mexicanum</i>	GTM	Huehuetenango: Sierra de los Cuchumatanes.	1960	H109	US 2381698	1	1	-	-	-	-	1
<i>A. mexicanum</i>	MEX	Morelos State: Lagunas de Zempoala N.P.	1951	H108	US 2079184	1	1	MF374534	-	MF678683	MF678731	-
<i>A. mexicanum</i>	MEX	Chiapas State: San Cristóbal de Las Casas: Las Piedrecitas.	1965	H110	US 3007642	1	1	-	-	-	-	-
<i>A. mexicanum</i>	VEN	Andean Region: Mérida State: El Rincón.	1968	H186	M-0257426	1	-	-	-	-	-	MF688247- MF688255
<i>A. mexicanum</i>	VEN	Andean Region: Mérida State: Sierra de Santo Domingo.	1977	H103	UPS V-653028	1	1	MF374533	MF374579	MF678682	MF678730	-

Species	Country	Location	Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	PHYLOG			FCM		
								ETS	ITS	trnL-F		trnT-L	CLONES
<i>A. mexicanum</i>	VEN	Andean Region: Mérida State: Sierra Nevada de Mérida: Lake Coromoto.	1966	H122	US 2951758	1	1	-	-	-	-	1	
<i>H. altissima</i>	CHI	IX Región de la Araucanía: Lake Budi.	2014	A1	SANT 73530	4	4	MF374538	MF374583	MF678687	MF678735	MF688265– MF688288	5
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Castro.	2014	A2	SANT 73528	4	4	MF374539 MF374540	MF374584 MF374585	MF678688 MF678689	MF678736	MF688289– MF688299	5
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla.	2014	A3	SANT 73527	4	5	MF374541 MF374542	-	MF678690 MF678691	MF678737	MF688300– MF688312, MF688314– MF688316	5
<i>H. altissima</i>	CHI	XIV Región de Los Ríos: Valdivia: Niebla.	2014	A4	SANT 73529	4	4	MF374543 MF374544	MF374586 MF374587	MF678692 MF678693	MF678738 MF678739	MF688317– MF688344	5
<i>H. gunckelii</i>	CHI	X Región de los Lagos: Chiloé Island: Compu.	2014	G1	SANT 73538	4	4	MF374546 MF374547	MF374589 MF374590	MF678695 MF678696	MF678741 MF678742	MF688345– MF688364	5
<i>H. juncifolia</i>	ARG	Río Negro: San Carlos de Bariloche.	1948	H157	US 2117914	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>H. juncifolia</i>	CHI	XI Región Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo: Capitán Prat: Cochrane.	2007	H172	CONC 172568	-	-	-	-	-	-	MF688365– MF688370	-
<i>H. juncifolia</i>	CHI	XI Región Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo: Capitán Prat.	2006	H174	CONC 166409	-	-	-	-	-	-	MF688371– MF688379	-
<i>H. juncifolia</i>	CHI	XI Región Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo: Capitán Prat.	2006	H175	CONC 172569	-	-	-	-	-	-	MF688380– MF688386	-
<i>H. juncifolia</i>	CHI	XI Región de La	2014	J1	SANT 73531	4	4	MF374549	MF374592	MF678698	MF678744	MF688387–	5

Species	Country	Location	Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	ETS			ITS	PHYLOG		CLONES	FCM
								ETS	ETS	ETS		trnL-F	trnT-L		
		Araucanía:													
		Curacautín: near												MF688391,	
		Conguillío N.P.												MF688394-	
														MF688420	
<i>H. juncifolia</i>	CHI	X Región de Los	2014	J2	-	-	-	MF374550	MF374593	MF678700	MF678746	MF688421-	5		
		Lagos: Puyehue N.P.												MF688443	
<i>H. juncifolia</i>	PER	Ancash Region:	1959	H158	US 2882401	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
		Yungay Prov.:													
		Llanganuco Valley.													
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Humboldt Co:	1996	H67	K 44813	-	-	MF374553	MF374596	MF678703	MF678749	-	-	-	-
		Redwood N.P.													
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Marin Co.	1964	H184	M-0257424	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Marin Co.	1960	H89	PH 625586	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. occidentalis</i>	USA	OR: Curry Co.	1928	H90	PH 662901	1	-	MF374554	MF374597	MF678704	MF678750	-	-	-	-
<i>H. occidentalis</i>	USA	OR: Coos Co.	1929	H91	PH 684550	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Del Norte Co.	1936	H92	PH 756844	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Marin Co.	1935	H93	PH 994366	1	-	-	-	MF678705	MF678751	-	-	-	-
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Humboldt Co:	1918	H107	US 1061985	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
		around Humboldt													
		Bay.													
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Monterey Co:	1937	H123	US 1649421	1	1	MF374555	MF374598	MF678706	MF678752	-	-	-	-
		Big Sur River.													
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Marin Co:	1949	H124	US 2079007	2	2	-	-	-	-	-	-	-	1
		Lagunitas Creek.													
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Santa Cruz Co:	1950	H125	US 2976155	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
		along Lockhart													
		Gulch Road.													
<i>H. occidentalis</i>	USA	CA: Marin Co: Mt.	1925	H126	US 3182072	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
		Tamalpais.													
<i>H. pusilla</i>	CHI	XII Región de	2014	P1	SANT 73539	22	4	MF374557	MF374600	MF678708	MF678754	MF688444-	5		
		Magallanes y de la						MF374558	MF374601	MF678709	MF678755	MF688453			
		Antártida Chilena:													
		near Pali Aike N.P.													
<i>H. quebrada</i>	PER	Ancash Region:	1997	H121	US 3423081	1	1	MF374559	MF374602	MF678710	MF678756	MF688454-	1		
		Recuay Prov.:													
		Cordillera Blanca.													
<i>H. retolens</i>	ARG	Región de la	2008	H176	-	-	-	MF374560	MF374603	MF678711	MF678757	-	-	-	-

Species	Country	Location	Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	PHYLOG			FCM	
								ETS	ITS	<i>trnL-F</i>		<i>trnT-L</i>
<i>H. redolens</i>	ARG	Patagonia: Tierra del Fuego: Herber-ton: Moat.	2009	H177	-	-	-	MF374561	MF374604	MF678712	MF678758	-
		Región de la Patagonia: Tierra del Fuego: Lake Roca.										
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Lake Roca.	2014	X85	-	-	MF374562	MF374605	MF678713	MF678759	-	
		Magallanes y de la Antártida Chilena: Lake Roca.					MF374563	MF374606	MF678714	MF678760		
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Porvenir: Cape Boquerón.	2014	R1	SANT 73533	6	MF374564	-	MF678715	MF678761	MF688463- MF688481	5
		Magallanes y de la Antártida Chilena: Porvenir: Cape Boquerón.						MF678716				
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Cameron: Cape Cameron: Inútil Bay.	2014	R2	SANT 73534	4	MF374565	MF374607	MF678717	MF678762	MF688482- MF688492, MF688494- MF688505	5
		Magallanes y de la Antártida Chilena: Cameron: Cape Cameron: Inútil Bay.					MF374566		MF678718	MF678763		
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Cameron: Cape Cameron.	2014	R3	SANT 73532	4	MF374567	MF374608	MF678719	MF678764	MF688506- MF688525	6
		Magallanes y de la Antártida Chilena: Cameron: Cape Cameron.					MF374568		MF678720	MF678765		
<i>H. redolens</i>	CHI	XII Región de Magallanes y de la Antártida Chilena: Torres del Paine N.P.: above Lake Grey.	2014	R4	SANT 73535	2	MF374569	MF374609	-	MF678766	MF688526- MF688534	5
		Magallanes y de la Antártida Chilena: Torres del Paine N.P.: above Lake Grey.										
<i>H. redolens</i>	IDN	New Guinea: Papua Prov.: Maoke Mountains: Sudirman Range: Lake Habbema.	1938	H130	US 1761684	1	-	-	-	-	-	-

Species	Country	Location	Date	Code	Herbarium	MACROM	MICROM	PHYLOG			FCM		
								ETS	ITS	<i>trnL-F</i>		<i>trnT-L</i>	CLONES
<i>H. redolens</i>	IDN	New Guinea: Papua Prov.: Maoke Mountains: Sudirman Range: 11 km NE of Puncak Trikora.	1938	H131	US 1761695	1	1	MF374570	-	MF678721	MF678767	MF688535- MF688543	-
<i>H. redolens</i>	PER	Ancash Region: Yungay Prov.: Huascarán N. P., between Lake Llanganuco and Portachuelo.	1984	H128	US 3097904	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>H. redolens</i>	PER	Cajamarca Region: Cajamarca Province: road from Cajamarca to Bambamarca.	1988	H129	US 3480791	1	1	MF374571	MF374610	MF678722	MF678768	MF688544- MF688550	-
<i>H. redolens</i>	PNG	Central Prov.: Wharton Range: Mt. Albert Edward.	1974	H119	US 2741741	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>H. redolens</i>	PNG	East Sepik Prov.: Mt. Burgers.	1977	H120	US 2978618	2	2	-	-	-	-	-	-
<i>H. spicata</i>	CHI	IX Región de La Araucanía: Cautín: Temuco.	1923	H163	US 1189418	1	1	MF374572	MF374611	MF678723	-	MF688551- MF688560	1
<i>H. utriculata</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Arauco: Lake Lanalhue.	2014	U1	SANT 73536	3	2	MF374573	MF374612	MF678724	MF678769	MF688561- MF688579	6
								MF374574	MF374613	MF678725	MF678770		
<i>H. utriculata</i>	CHI	VIII Región del Biobío: Concepción: Hualpén: Cala Lengua.	2014	U2	SANT 73537	2	2	MF374575 MF374576	MF374614 MF374615	MF678726 MF678727	-	MF688580- MF688596	5
<i>H. utriculata</i>	CHI	IX Región de La Araucanía: Lake Budi: Puancho.	2014	U3	-	-	-	MF374577 MF374578	MF374616	MF678728 MF678729	-	MF688597- MF688612	5
						96	66	38	33	40	33	363	82

Appendix 2. Morphological characters used in this study. Micromorphological characters were selected and described according to Devesa (1992).

Macromorphological characters. Quantitative: 1. **Plant height** (mm) (PH). 2. **Leaf length** (mm) (LL) measured in the second leaf from the base of the plant. 3. **Leaf width** (mm) (LW) measured in the second leaf from the base of the plant. 4. **Inflorescence length** (mm) (IL). 5. **Spike lower branch length** (mm) (SLBL). The next three characters were measured in the second spikelet from the base of the inflorescence. 6. **Spikelet length** (mm) (SL). 7. **Flower length** (mm) (FL). 8. **Lower glume length** (mm) (LGL). **Qualitative. Binary:** 9. **Convolute leaves** (CL): planar (0), convolute (1). 10. **Awn in masculine florets** (AW): absence (0), presence (1). 11. **Lower floret** (LF): empty (0), male (1). 12. **Intermediate floret** (MF): empty (0), male (1). *Multi-estate:* 12-I. **Lower male floret awn inserted in the middle part** (LGAM): yes (1), no (0). 12-II. **Lower male floret awn inserted in the upper part** (LGAS): yes (1), no (0). 13-I. **Upper male floret awn inserted in the middle part** (UGAM): yes (1), no (0). 13-II. **Upper male floret awn inserted in the upper part** (UGAS): yes (1), no (0). 14-I. **Apical floret empty** (FE): yes (1), no (0). 14-II. **Apical floret hermaphrodite** (FH): yes (1), no (0). 14-III. **Apical floret female** (FF): yes (1), no (0). 14-IV. **Apical floret with staminodes** (FFE): yes (1), no (0).

Micromorphological characters. Quantitative: 1. **Long cells length** (μm) (LlCL). 2. **Stomata size** (μm) (StS). 3. **Number of ribs** (NRi). **Qualitative. Binary:** 4. **Companion cells type** (CoC): round S5 (0), ax S2 (1). 5. **Cilia** (C): absence (0), presence (1). 6. **Median vascular bundle sheath type** (MVBt): single (0), complete (1). 7. **Median nerve** (MN): similar to the other nerves (0), bigger (1). 8. **Furrows depth** (FD): $<3/4$ of the total width (0), $>3/4$ of the total width (1). *Multi-estate:* 9-I. **Long cell walls smooth** (I3) (I3N): no (0), yes (1). 9-II. **Long cell walls moderately undulating** (I3P): no (0), yes (1). 9-III. **Long cell deeply undulating** (I3R): yes (1), no (0). 10-I. **Bulliform cells** (CB): absence (0), presence (1). 10-II. **Bulliform cells very abundant** (CBM): no (0), yes (1). 11-I. **Low density of hooks** (HoF): absence (0), presence (1). 11-II. **Intermediate density of hooks** (HoN): absence (0), presence (1). 11-III. **High density of hooks** (HoM): absence (0), presence (1). 12-I. **Stomata in adaxial surface** (StAd): absence (0), presence (1). 12-II. **Stomata in abaxial surface** (StAb): absence (0), presence (1). 12-III. **Stomata in both surfaces** (StBo): absence (0), presence (1). 13-I. **Subepidermal sclerenchyma discontinuous** (SScD): no (0), yes (1). 13-II. **Subepidermal sclerenchyma continuous** (SScC): no (0), yes (1). 13-III. **Subepidermal sclerenchyma continuous and abundant** (SScCA): no (0), yes (1). 14-I. **Vascular bundles without sclerenchyma associated** (PBS): no (0), yes (1). 14-II. **Vascular bundles with sclerenchyma associated in the abaxial surface** (PBAb): no (0), yes (1). 14-III. **Vascular bundles with sclerenchyma associated only in the margin of the leaf** (PBEx): no (0), yes (1). 15-I. **Ribs shape** (RS): presence of ribs (0), absence of ribs (1). 15-II. **Ribs round-flattened** (RSD): no (0), yes (1). 15-III. **Ribs round** (RSR): no (0), yes (1). 15-IV. **Ribs quadrangular** (RSQ): no (0), yes (1). 15-V. **Ribs polygonal** (RSP): no (0), yes (1). 16-I. **Leaf section planar** (LSP): no (0), yes (1). 16-II. **Leaf section open** (LSO): no (0), yes (1). 16-III. **Leaf section closed** (LSC): no (0), yes (1).

Appendix S1

Approximately 1.5 cm in length of leaf tissue was chopped with a razor blade together with 0.5–1 cm of fresh leaves of the internal reference standard in a glass Petri dish containing 1 mL of WPB isolation buffer (200 mM Tris HCl, 4 mM $\text{MgCl}_2 \cdot 6 \text{H}_2\text{O}$, 2 mM EDTA $\text{Na}_2 \cdot 2 \text{H}_2\text{O}$, 86 mM NaCl, 10 mM sodium metabisulfite, 1% PVP-10, 1% (v/v) Triton X-100, pH 7.5, stored at 4 °C; Loureiro et al., 2007). *Pisum sativum* L. 'Citrad' (2C = 9.09 pg of DNA, Dolezel et al., 1998) served as the primary internal reference standard. A secondary standard (*Vicia faba* L. 'Inovec', 2C = 26.60 pg) was used to analyse some specimens due to large genome size and/or similarity in C-values between the sample and the primary standard. The resulting suspension containing the released nuclei was then filtered through a 40 μm nylon mesh, and 50 $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ of propidium iodide (PI, Fluka, Buchs, Switzerland) and 50 $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ of RNase (Fluka, Buchs, Switzerland)

were added to the sample in order to stain nuclear DNA and prevent staining of double-stranded RNA, respectively. After a 5 min incubation period, samples were analysed in a Partec CyFlow Space flow cytometer (532 nm green solid-state laser, operating at 30 mW; Partec GmbH, Görlitz, Germany). Data were acquired using the Partec FloMax software v 2.4d (Partec GmbH, Münster, Germany). The holoploid genome size in pg (2C; *sensu* Greilhuber et al., 2005) of each individual was estimated using the formula: $GS_{\text{sample}} = (G_1 \text{ sample}/G_{1rs}) * GS_{rs}$, where GS_{sample} and GS_{rs} are the genome size of sample and reference nuclei, respectively, and $G_1 \text{ sample}$ and G_{1rs} are the mean fluorescence of G_1 peak of the sample and reference nuclei, respectively.

Appendix S2

For all quantitative characters, exploratory analyses were performed, including the calculation of basic descriptive statistics (mean, standard deviation and coefficient of variation, cv) and the normality test of Kolmogorov-Smirnov-Lilliefors. Graphical techniques such as box plots were also applied in order to detect outliers. Univariate and multivariate analyses of variance (ANOVA and MANOVA, respectively) and Tukey's post-hoc test were carried out to assess the reliability of quantitative characters separating the species. A Kaiser-Meyer-Olkin (KMO) test was performed to assess the suitability of our data for multivariate analyses (Almeida-Pinheiro de Carvalho et al., 2004) and a correlation-based principal components analysis (PCA) was conducted (Sargent et al., 2004). We did not apply this test for the quantitative micromorphological characters since only three variables were considered. The varimax rotation was used to maximize the variance of each factor (Legendre & Legendre, 1998). A linear discriminant test (LDA, cross-validation) was performed using the results obtained in the PCA to locate the set of characteristics that allows for the best differentiation between the species and determine the group each specimen belonged to with the highest probability (Legendre and Legendre, 1998). Finally, a cluster analysis was carried out using the quadratic Euclidean distance and Ward's method.

Contingency and frequency tables, bar graphs and colour plots were created to evaluate the predictive value of the different qualitative characters used. Nonparametric tests such as the Chi-Square Test of Independence and the permutational MANOVA using distance matrices (ADONIS; Anderson, 2001) were used to test whether the differences among species based on qualitative traits are significant. Ordination techniques such as principal coordinate analysis (PCoA) and non-metric multidimensional scaling (NMDS) were applied using ape 4.0 (Paradis et al., 2004) and vegan 2.4-2 (Oksanen et al., 2017). These methods map a distance or dissimilarity matrix onto an ordination space preserving the original distances or ranked differences, respectively (Shepard, 1966). The Jaccard and Bray-Curtis indices were used since they are appropriate for binary data (Legendre & Legendre, 1998). The same indices were used to conduct a hierarchical cluster analysis using the packages cluster 2.0.5 (Maechler et al., 2016) and flexclust (Leisch, 2006).

Combined quantitative and qualitative analyses were based on the Gower's similarity coefficient for mixed data (Gower, 1971) as estimated in cluster 2.0.5 (Maechler et al., 2016). The same statistical analyses were applied to mixed data as for qualitative data. A multiple correspondence analysis (MCA) was performed using the package FactoMineR (Le et al., 2008). This test allows representing information from a large set of categorical variables as points in a low-dimensional Euclidean space.

Appendix S3

Maximum parsimony analyses were conducted through a heuristic search strategy with 1000 random trees as starting point and TBR (Tree Bisection Reconnection) branch swapping. Ten trees were saved in each

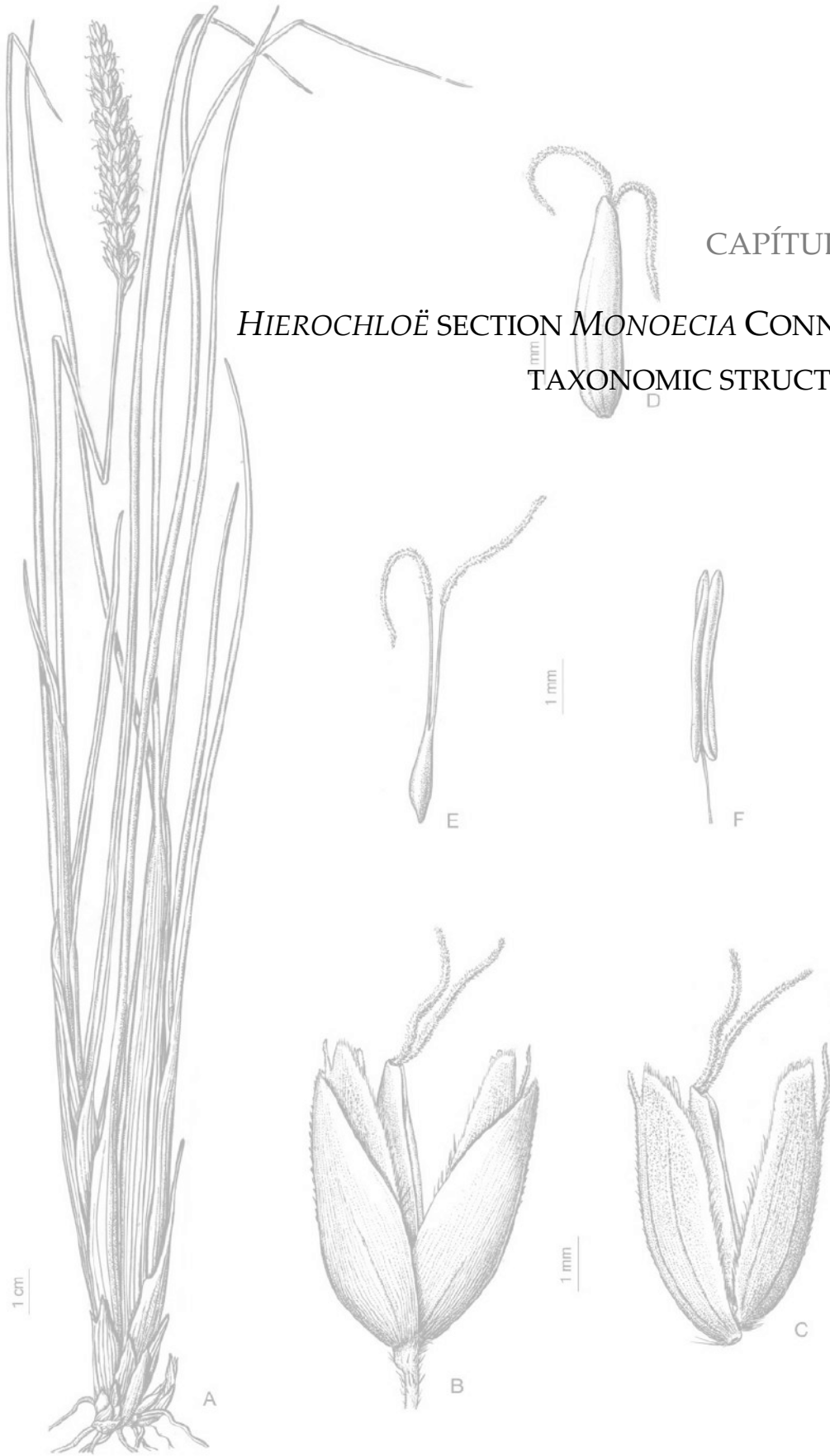
replicate. A bootstrap analysis was conducted with full heuristics, 1000 replicates, TBR branch swapping, MULTREES off and random addition of sequences (four replicates).

Bayesian tests were carried out using MrBayes v. 3.2B4 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001) and following Pimentel et al. (2013). Model selection was conducted using MrModelTest v2.3 (Nylander, 2004). A GTR + G substitution model was applied to all the analyses. Gaps were coded in the matrix as presence/absence following the simple method from Simmons & Ochoterena (2000) as implemented in SeqState (Müller, 2005). They were assumed to follow the binary model of evolution (Ronquist et al., 2005) and were included in the analysis following Dwivedi & Gadagkar (2009). All Bayesian phylogenetic analyses were carried out with and without the gaps.

Each independent data set was analysed as follows: (i) analyses were initiated with a random starting tree; (ii) 15000000 generations were run and (iii) sampling was conducted every 1000 generations. The program was allowed to estimate the likelihood parameters required. Convergence was assessed using the software TRACER v. 1.5 (Rambaut & Drummond, 2007) as well as using the “compare” function in the online application AWTY (Nylander et al., 2008). Results collected prior to stationarity were discarded as burn-in. Results were presented as the halfcompat posterior probability consensus tree built using MrBayes.

CAPÍTULO 3

HIEROCHLOË SECTION *MONOECIA* CONNOR:
TAXONOMIC STRUCTURE



***Hierochloë* section *Monoecia* Connor: taxonomic structure**

Theoretical basis

A study combining anatomical, molecular and cytological information was conducted to assess the taxonomy of *Hierochloë* section *Monoecia* Connor (Lema-Suárez et al., 2017; Chapter 2). These results suggest that the taxonomic status of several species in the section is not justified based on either the phylogenetic (apomorphic) or the phenetic species concepts (Sokal & Crovello, 1970; Judd et al., 2002; Soltis et al., 2007).

Parodi (1941) and De Paula (1975) based their classification of section *Monoecia* mostly on macromorphological and leaf micro-morphological traits. Our results including these and others characters (see Appendix 2 in Lema-Suárez et al., 2017; Chapter 2) reveal that only a combination of micromorphological traits (Fig. 1) is useful to separate most species in the section, whilst macromorphological and molecular characters fail to unambiguously differentiate them (Lema-Suárez et al., 2017; Chapter 2). Our results, together with the known impact of environmental variables on leaf micromorphological data (Aiken et al., 1984; Dubé & Moriset, 1996) call into question the traditional taxonomic structure of the section.

Only *Hierochloë pusilla* and *H. juncifolia* are well differentiated based on the molecular tests conducted. Likewise, *H. pusilla* is well-characterised based on macromorphological vegetative characters. *Hierochloë juncifolia*, traditionally characterised by its dorsally inserted awn in the upper male floret (De Paula, 1975; Anton & Zuloaga, 2012), displays a large variation regarding macromorphological data, but it is clearly separated from the other section *Monoecia* species.

Differentiation within the *H. redolens* complex, including *H. altissima*, *H. gunckelii*, *H. redolens*, *H. spicata* and *H. utriculata* is not justified based on morphological or molecular data. *Hierochloë redolens* from New Guinea are clearly differentiated from the southern American samples in all molecular analyses, supporting a separation between the Asian-Australian and South American populations of this taxon (Zotov, 1973; De Paula, 1975; Connor, 2012). The central Andean and high altitude taxon *H. quebrada*, is

well-supported and differentiated based on molecular (Lema-Suárez et al., 2017; Chapter 2) and morphological (Connor & Renvoize, 2009) data. Our results support the view that *H. quebrada* and *H. juncifolia* (also present in the Central Andes at lower altitudes) are clearly separated species and not synonymous taxa.

Considering the above, the taxonomic status of several species in the section is not justified based on either the phylogenetic (apomorphic) or the phenetic species concepts (Sokal & Crovello, 1970; Soltis et al., 2007). Only four species should be differentiate: *H. pusilla*, *H. juncifolia*, *H. quebrada* and *H. redolens pro parte*. This latter name should be restricted to southern American specimens following De Paula (1975, but see Zotov, 1973) and it would also comprise *H. altissima*, *H. gunckelii*, *H. spicata* and *H. utriculata* as varieties. Although the limits between varieties and subspecies are far from clear-cut (e.g. McNeill et al., 2012), the overlapping ecological and geographical ranges of these taxa would render the varietal rank more appropriate. *Hierochloë sorianoii* and *H. moorei*, not considered in our study, have already been transferred to *H. redolens* by other authors (e.g. Anton & Zuloaga, 2012), but recent results on *H. moorei* (Villalobos & Finot, 2016) call for a reassessment of this species.

***Hierochloë* section *Monoecia* Connor**

Perennial grasses, culms erect. Leaf-blades planar or convolute. Ligules membranous. Inflorescence a panicle, spiciform or open, with solitary spikelets. Spikelets pedicelled, laterally compressed, formed by 2 basal male florets and 1 apical female, protogynous floret. Pedicels pubescent. Glumes persistent, subequal, membranous and transparent, generally 3-nerved. Basal male florets similar, paleate, tristaminate. Apical female floret composed by two staminodes and a glabrous ovary with two plumose stigmas, exerted during anthesis. Lemma of apical female floret with margins convolute, covering most of the palea, and apex acute or obtuse. Palea of apical female floret linear, 1-veined, unkeeled. Leaf epidermis with long cells type I3 (Ellis, 1979; Devesa, 1992) and stomata in adaxial surface only or in both surfaces.

1. Plant height shorter than 10 cm; lemmas of male florets muticous.....*H. pusilla*
– Plant height longer than 10 cm; lemmas of male florets awned.....2
2. Awns dorsally inserted; panicle spiciform.....3
– Awns apically or subapically inserted; panicle open or spiciform.....*H. redolens*
3. Awn of upper male floret shorter than 4 mm, lower male floret muticous.....*H. juncifolia*
– Awn of upper male floret 3–6.6 mm long, awn of lower male floret 0.2–1.5 mm long.....*H. quebrada*

***H. pusilla* Hack. ex Dusén**

Synonyms: *Anthoxanthum pusillum* (Hack. ex Dusén) Veldkamp (Missouri Botanical Garden, 2017).

Habit: Perennial grass, 4–10 cm tall. Leaf-sheaths pubescent, at least the superior ones. Ligules truncate, erose. Leaf-blades basal, growing from nodes very close to each other,

5–7, planar or conduplicate, stiff, 3.5–30 mm long and 1.5–3.0 mm wide, striate and pubescent adaxially, glabrous or scarcely pubescent abaxially.

Inflorescence: Panicle spiciform, oblong, 7–20 mm long and 3–10 mm wide, bearing few spikelets. Rhachis glabrous.

Spikelets: Ovate, 4–5 mm long.

Glumes: Ovate, 3-nerved, completely covering the florets. Lower glume 3–5 mm long. Upper glume 4–5 mm long.

Florets: Lemmas of male florets 3.5–5 mm long, mucronate, papyraceous, rough above, truncate or obtuse, muticous. Lemma of lower male floret elliptic, scaberulous, 1-keeled, 5-veined. Lemma of upper male floret oblong, scabrous. Lemma of apical female floret ovate, 3–3.5 mm long, membranous, light brown, unkeeled, 5-veined.

Leaf anatomy: Leaf surface with long cells type I3, rough, 170–290 μm long. Short cells S5 (round). Stomata in adaxial surface. Cilia present; hooks and bulliform cells absent. Leaf section open with 7–10 round ribs. Median vascular bundle sheath single (not complete), median bundle the largest; subepidermal sclerenchyma discontinuous, more abundant contiguous to the median nerve and the leaf margins.

Distribution: Southern tip of the Andes (Santa Cruz and Tierra del Fuego in Argentina, Magallanes in Chile; De Paula, 1975; Anton & Zuloaga, 2012).

Habitat: Damp meadows and wetlands, 100–1000 m.a.s.l. (De Paula, 1975; Anton & Zuloaga, 2012).

***H. juncifolia* (Hack.) Parodi**

Synonyms: *Anthoxanthum juncifolium* (Hack.) Veldkamp; *Hierochloe utriculata* var. *juncifolia* Hack (Missouri Botanical Garden, 2017).

Habit: Perennial grass, 30–80 cm tall. Leaf-sheaths longer than the internodes, glabrous or scabrid. Ligule ciliate. Leaf-blade filiform, convolute, stiff, 7–35(37) cm long and

(1)2–6 mm wide, striate, pubescent and scabrous adaxially and glabrous abaxially. Apex pungent.

Inflorescence: Panicle spiciform, linear, 6–11(15) cm long and (0.6)1–1.5 cm wide. Rhachis and pedicels short and scabrous.

Spikelets: Ovate, 6–7 mm long.

Glumes: Ovate, 3-nerved, equal or shorter than the spikelet. Glumes 5–7 mm long.

Florets: Lemmas of male florets 5–6.5 mm long, papyraceous, ciliolate on margins, obtuse. Lemma of lower male floret elliptic, mucronate, 1-keeled, 5-veined, muticous. Lemma of upper male floret oblong, awned. Awn of upper male floret dorsally inserted, shorter than 4 mm. Lemma of apical female floret ovate, 4–4.5 mm long, membranous, unkeeled, 5-veined, glabrous or scaberulous, scabrous in the upper third.

Leaf anatomy: Leaf surface with long I3 cells 77–96 μm long. Short cells S2 (ax shaped). Stomata in adaxial surface. Presence of hooks, very abundant, and bulliform cells. Leaf section closed with 12–25 polygonal ribs. Median vascular bundle sheath single (not complete), median nerve not different from the other nerves. Subepidermal sclerenchyma continuous.

Distribution: Central-South Chile and Argentina, discontinuous. Also recorded in the Central Andes in Peru (De Paula, 1975; Connor & Renvoize, 2009; Anton & Zuloaga, 2012).

Habitat: Volcanic, stony or sandy soils in mountain slopes, 0–1750 m.a.s.l. (De Paula, 1975; Connor & Renvoize, 2009; Anton & Zuloaga, 2012).

***H. quebrada* Connor & Renvoize**

Habit: Perennial grass, 60–100 cm tall. Caespitose, erect, densely clumped. Leaf-sheaths 10–20 cm long, mostly shorter than internodes, ringed, scabrid. Ligules erose. Leaf-blades erect, planar, coriaceous, stiff, 20–40 cm long, 5–10 mm wide, ribbed, scabrous,

with apex acute or acuminate. Culms erect, 2-noded, glabrous. Inflorescence internodes 25–35(50) cm long.

Inflorescence: Panicle spiciform, linear, continuous, 10–20 cm long, 1 cm wide. Rhachis scaberulous, branches puberulous.

Spikelets: Linear to linear-ovate, 5–8.5 mm long, without rhachilla extension.

Glumes: Ovate, scarios, 1–3-nerved, 1-keeled, glabrous, sometimes violet tinged, with apex acute. Lower glume 4.5–6.2 mm long. Upper glume 5–6.5 mm long.

Florets: Lemmas of male florets elliptic, awned. Lemma of lower male floret 4.5–6.1 mm long. Lemma of upper male floret 4.2–5.9 mm long. Awns dorsally inserted. Awn of lower male floret 0.2–1.5 mm long, straight. Awn of upper male floret 3–6.6 mm long, geniculate. Lemma of apical female floret ovate, 3.4–4.5 mm long, membranous, brown, shiny, 1-keeled, 3-veined. Lemma midvein scaberulous. Lemma surface scaberulous and puberulous. Lemma surface ciliolate, pubescent in the upper part.

Leaf anatomy: Leaf surface with long cells type I3, 110 μm long. Stomata 37.5 μm long, present only in the adaxial epidermis, in the lower sides of the grooves. Presence of bulliform cells in the adaxial epidermis. Leaf section with approximately 18 quadrangular ribs. Median vascular bundle sheath complete and median nerve not differentiated. Subepidermal sclerenchyma continuous adaxially and abaxially.

Distribution: Central Andes of Peru, in Áncash region (Connor & Renvoize, 2009).

Habitat: Grassland on steep granitic and derived soils. 4000–4600 m.a.s.l. (Connor & Renvoize, 2009).

H. redolens

Habit: Perennial grass, (25)40–200(300) cm tall. Erect, 3–5-noded. Basal innovations extravaginal. Leaf-sheaths striate and scabrous. Ligules triangular or obtuse. Leaf-

blades (10)15–55(75) cm long and (3)5–14 mm wide; planar or convolute; glabrous, pubescent, scaberulous or scabrous; with apex acuminate.

Inflorescence: Panicle spiciform, slightly contracted or open; linear or lanceolate; interrupted or not; 5–26 cm long and 0.7–5 cm wide.

Spikelets: 5–14 mm long, cuneate or oblong, without rhachilla extension.

Glumes: Elliptic, lanceolate or ovate, 1-keeled, 1- or 3-veined, with apex acute or obtuse. Glumes shorter than the spikelet, reaching the apex of florets or longer. Lower glume 4–12 mm long. Upper glume 4–14 mm long.

Florets: Lemmas of male florets 4–10 mm long, awned, membranous. Lemma of lower male floret 5-veined. Awns of male florets apically or subapically inserted, 0.5–6 mm long. Lemma of apical female floret ovate, (3)4–5 mm long, unkeeled, 5-veined; mucicous, mucronated or awned.

Leaf anatomy: Leaf surface with long cells type I3, 150–250 µm long and short cells S5 (round). Stomata in adaxial surface only or in both. Hooks present. Cilia absent. Leaf section open with 20–50 quadrangular ribs or alternate quadrangular and triangular ribs. Median vascular bundle sheath complete and median nerve not differentiated. Subepidermal sclerenchyma discontinuous adaxially and continuous or discontinuous abaxially, concurring with the vascular bundles.

***Hierochloë redolens*: infraspecific taxa**

4. Panicle open or slightly contracted.....5
– Panicle spiciform.....6
5. Upper glume larger than the florets; glumes lanceolate; spikelet 6.5–14 mm long.....*H. redolens* var. *redolens*
– Upper glume smaller or equal than the florets; glumes ovate; spikelet 5.5–7 mm long.....*H. redolens* var. *gunckelii*
6. Upper glume larger than the florets; spikelet 6.5 mm long; leaf-blade with alternate quadrangular and triangular ribs.....*H. redolens* var. *spicata*
– Upper glume smaller or equal than the florets; leaf-blade with subepidermal sclerenchyma continuous abaxially.....7
7. Awn apically inserted; spikelet 5–7 mm long; leaf-blade with 28–30 ribs.....*H. redolens* var. *utriculata*
– Awn subapically inserted; spikelet 6–9 mm long; leaf-blade with 30–50 ribs.....*H. redolens* var. *altissima*

H. redolens* var. *altissima

Synonyms: *Anthoxanthum altissimum* (Steud.) Veldkamp, *Hierochloe altissima* Steud. (Missouri Botanical Garden, 2017).

Habit: Perennial grass, (60)100–150(220) cm tall. Robust, 3–5-noded. Nodes brown, glabrous. Ligules obtuse. Leaf-blades (20)30–75 cm long and 5–14 mm wide, planar, scabrous on both sides and striate adaxially.

Inflorescence: Panicle spiciform, linear, interrupted, 15–25 cm long and 1–3 cm wide. Lower branches adpressed. Peduncle, rhachis and branches scabrous. Pedicels pubescent.

Spikelets: Cuneate, (6)7–8(9) mm long.

Glumes: Lanceolate, 3-veined, central nerve scabrous; apex obtuse. Glumes shorter than or equal to the spikelet. Lower glume (5)6.5–7.5 mm long. Upper glume 6–8 mm long.

Florets: Lemmas of male florets 6–8.5 mm long, awned, reddish brown, papyraceous, scabrous, ciliolate on midvein, obtuse. Lemma of lower male floret elliptic, 1-keeled, 5-veined. Lemma of upper male floret oblong. Awns of male florets terminally inserted. Awn of lower male floret subapical, 1.5–2 mm long, straight. Awn of upper male floret 2.3–3 mm long, straight. Lemma of apical female floret 4 mm long, membranous.

Leaf anatomy: Leaf surface with long cells type I3 170–340 µm long. Stomata in adaxial surface or in both, 42–50 µm long. Bulliform cells absent. Leaf section open with 30–50 quadrangular ribs. Subepidermal sclerenchyma continuous abaxially and discontinuous adaxially, concurring with the vascular bundles.

Distribution: Present in Central-South Chile (from Biobío to Los Lagos, including Chiloé Island; De Paula, 1975; Anton & Zuloaga, 2012).

Habitat: Big shrubs on sandy soils, 0–350 m.a.s.l. (De Paula, 1975; Anton & Zuloaga, 2012).

H. redolens* var. *gunckelii

Synonyms: *Anthoxanthum gunckelii* (Parodi) Veldkamp, *Hierochloe gunckelii* Parodi (Missouri Botanical Garden, 2017).

Habit: Perennial grass, (50)100–150 cm tall. Robust. Ligules obtuse. Leaf-blades (15)25–35(50) cm long and 5–7(11) mm wide, convolute, scabrous adaxially and glabrous, scaberulous or scabrous abaxially.

Inflorescence: Panicle open or slightly contracted, lanceolate, equilateral or nodding, 10–25 cm long and 1.5–3 cm wide. Lower branches geminate, 5–7 cm long. Rhachis glabrous or scaberulous. Panicle branches pubescent, without spikelets in the lower third. Pedicels ciliate.

Spikelets: Cuneate, 5.5–7 mm long.

Glumes: Ovate, 3-veined, primary vein smooth or scaberulous and lateral veins interrupted in the middle. Apex acute. Glumes shorter than or equal to the spikelet. Lower glume 4–6 mm long. Upper glume 5–7 mm long.

Florets: Lemmas of male florets elliptic or oblong, 5–7 mm long, papyraceous, 5-veined, scabrous, eciliate or ciliolate on midvein and on margins, fringed below, obtuse, awned. Awn of lower male floret subterminally inserted, 0.3–1.5 mm long. Awn of upper male floret dorsally inserted, 1.5–2 mm long, straight. Lemma of apical female floret 4.3–4.8 mm long, membranous. Lemma midvein eciliate or ciliolate, surface scabrous.

Leaf anatomy: Leaf surface with long cells type I3 180–250 μm long. Stomata in adaxial surface. Hooks present but scarce. Bulliform cells absent. Leaf section open with 30–45 quadrangular ribs. Subepidermal sclerenchyma discontinuous abaxially and adaxially, concurring with the vascular bundles.

Distribution: Present in Central-South Chile (from Biobío to Los Lagos, including Chiloé Island) and Central Argentina (Río Negro) (De Paula, 1975; Anton & Zuloaga, 2012).

Habitat: Sandy or dry soils in coastal areas, at sea level (De Paula, 1975; Anton & Zuloaga, 2012).

H. redolens* var. *redolens

Synonyms: *Anthoxanthum redolens* (Vahl) P.Royen, *Avena redolens* (Vahl) Pers., *Hierochloe antarctica* var. *redolens* (Vahl) Brongn., *Hierochloe arenaria* Steud., *Hierochloe magellanica* (Desr.) Hook.f., *Hierochloe moorei* De Paula, *Hierochloe redolens* (Vahl) Roem. & Schult., *Hierochloe redolens* var. *magellanica* (Hook.f.) Macloskie, *Hierochloe redolens* var. *typica* Parodi, *Hierochloe sorianoi* De Paula, *Holcus redolens* Vahl, *Melica magellanica* Desr., *Torresia redolens* (Vahl) Roem. & Schult. (Missouri Botanical Garden, 2017).

Habit: Perennial grass, (25)40–100(300) cm tall. Caespitose, 4–5-noded, nodes glabrous. Ligules triangular to obtuse. Leaf-blades 15–55 cm long and 5–12 mm wide, planar, stiff, deeply ribbed, scabrous adaxially and glabrous abaxially.

Inflorescence: Panicle open, lanceolate, (5)7–20(25) cm long and 0.7–5 cm wide. Rhachis and branches glabrous or pubescent, without spikelets in the lower third. Pedicels shorter than the spikelets, pubescent.

Spikelets: Cuneate, 6.5–14 mm long.

Glumes: Lanceolate, with apex acute or obtuse. Glumes longer than the spikelet. Lower glume 5–12 mm long, 1-veined; upper glume 4–14 mm long, 3-veined.

Florets: Lemmas of male florets elliptic or oblong, 5.5–10 mm long, membranous, 5-veined, scaberulous, ciliolate on margins, obtuse, awned. Awns of male florets subterminally inserted. Awn of lower male floret 1–4.5 mm long. Awn of upper male floret 2–6 mm long. Lemma of apical female floret awned or muticous, glabrous in the lower part and scabrous in the upper part, with margin oblique or obtuse. Awn shorter than 1 mm.

Leaf anatomy: Leaf surface with long cells type I3 150–250 μm long. Stomata in adaxial surface, 20–50 μm long. Bulliform cells absent. Leaf section closed with 20–40 quadrangular ribs. Subepidermal sclerenchyma discontinuous abaxially and adaxially, concurring with the vascular bundles.

Distribution: Disjunct distribution in South America. From Venezuela to Peru and from central Chile and Argentina to the Falkland Islands. Tropicalpine at low latitudes (De Paula, 1975; Anton & Zuloaga, 2012).

Habitat: Wet meadows, 0–3850 m.a.s.l. (De Paula, 1975; Anton & Zuloaga, 2012).

H. redolens* var. *spicata

Synonyms: *Anthoxanthum spicata* (Parodi) Veldkamp, *Hierochloe spicata* Parodi (Missouri Botanical Garden, 2017).

Habit: Perennial grass, 100–130 cm tall, 3–4-noded. Leaf-sheaths shorter than the internodes. Ligules triangular. Leaf-blades 23–35 cm long and 8–10 mm wide, planar or convolute, glabrous.

Inflorescence: Panicle spiciform, linear, continuous or interrupted, up to 15 cm long and 1–1.5 cm wide. Lower branches adpressed, geminate. Rhachis glabrous.

Spikelets: Cuneate, 6.5 mm long.

Glumes: Lanceolate. Apex acute or obtuse. Lower glume elliptic, 5.5 mm long, reaching the apex of the florets, 1-veined. Upper glume ovate, 6.5 mm long, exceeding the apex of the florets, 3-veined, central nerve glabrous and lateral nerves interrupted in the middle.

Florets: Lemmas of male florets oblong, 5 mm long, awned, papyraceous, truncate or obtuse. Lemma of lower male floret scaberulous, scabrous above, ciliate on midvein and ciliolate on margins, 1-keeled, 5-veined, dark brown. Lemma of upper male floret scabrous, ciliolate on margins. Awns of male florets subterminally inserted, 1–1.5 mm long. Lemma of apical female floret up to 4 mm long, membranous, pubescent.

Leaf anatomy: Leaf surface with long cells type I3 up to 190 μm long. Stomata in adaxial surface, up to 45 μm long. Bulliform cells present. Leaf section with 40 alternate quadrangular and triangular ribs. Subepidermal sclerenchyma discontinuous abaxially and adaxially, concurring with the vascular bundles.

Distribution: Present only in Chile (from Araucanía to Magallanes) (De Paula, 1975).

Habitat: Sandy soils near the beach, 15–20 m.a.s.l. (De Paula, 1975).

H. redolens* var. *utriculata

Synonyms: *Anthoxanthum utriculatum* (Ruiz & Pav.) Y.Schouten & Veldkamp, *Hierochloe utriculata* (Ruiz & Pav.) Kunth, *Hierochloe utriculata* var. *minor* Desvaux in Gay, *Torresia utriculata* Ruiz & Pav. (Missouri Botanical Garden, 2017).

Habit: Perennial grass, 100–200 cm tall. Robust, 3–5-noded. Nodes brown, glabrous. Ligules obtuse. Leaf-blades 20–60 cm long and (5)8–9(14) mm wide, convolute, glabrous or scaberulous adaxially and scabrous abaxially.

Inflorescence: Panicle spiciform, dense, linear, interrupted, narrowing toward the apex, 9–26 cm long and 0.9–3.3 cm wide. Lower branches adpressed. Peduncle scabrous. Rhachis and branches scabrous and short.

Spikelets: Oblong, 5–7 mm long.

Glumes: Ovate, 3-veined, primary vein scabrous and lateral veins interrupted in the middle. Apex obtuse. Lower glume 4–7 mm long, shorter than the spikelet. Upper glume 4.5–7 mm long, shorter than the spikelet or reaching its apex.

Florets: Lemmas of male florets 5–7 mm long, awned, membranous, scabrous, with margin oblique or obtuse. Lemma of lower male floret elliptic, 1-keeled, 5-veined. Lemma of upper male floret oblong. Awns of male florets terminally inserted, 0.5–1.5 mm long. Lemma of apical female floret 4 mm long, muticous or mucronate.

Leaf anatomy: Leaf surface with long cells type I3 190–240 µm long. Stomata in adaxial surface, 36–42 µm long. Bulliform cells present. Leaf section closed with 28–30 quadrangular ribs. Subepidermal sclerenchyma continuous abaxially and discontinuous adaxially, concurring with the vascular bundles.

Distribution: Central Chile (from Biobío to Los Ríos) and Argentina (Neuquén) (De Paula, 1975; Anton & Zuloaga, 2012).

Habitat: Sandy soils in coastal areas and riverbanks, 0–1450 m.a.s.l. (De Paula, 1975; Anton & Zuloaga, 2012).

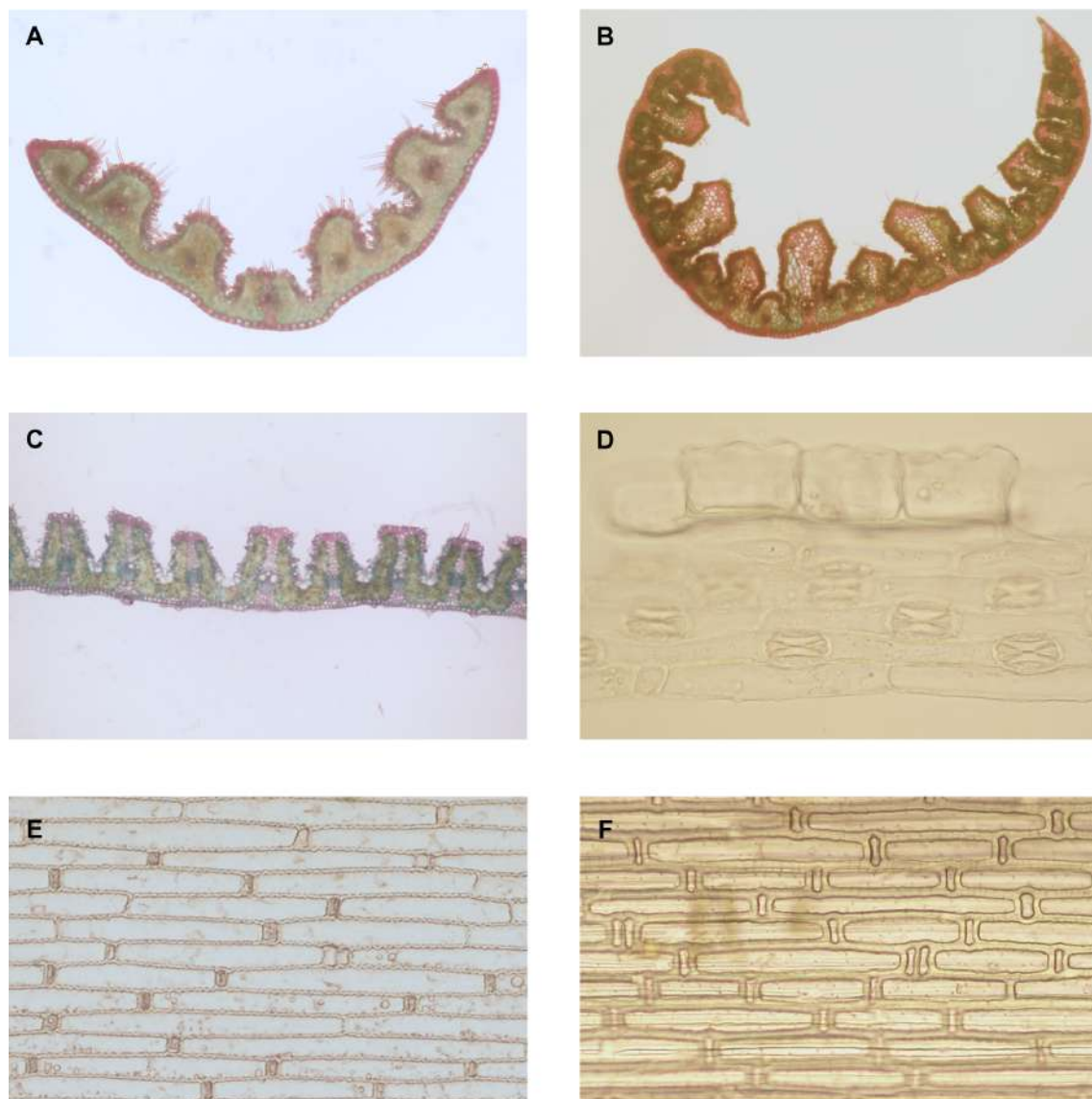


Figure 1. *Hierochloë* section *Monoecia* micromorphology details. **A–C.** Leaf transverse section. **A.** *Hierochloë pusilla*, leaf transverse section open with round ribs. **B.** *Hierochloë juncifolia*, leaf transverse section closed with polygonal ribs. **C.** *Hierochloë redolens* var. *altissima*, leaf transverse section open with quadrangular ribs. **D–F.** Leaf epidermis. **D.** *Hierochloë redolens* var. *gunckelii*, adaxial epidermis with long cells type I3 and stomata. **E.** *Hierochloë pusilla*, leaf epidermis with long cells type I3 and short cells S5 (round). **F.** *Hierochloë juncifolia*, leaf epidermis with long cells type I3 and short cells S2 (ax shaped).

REFERENCES

- Anton AM, Zuloaga FO. 2012.** Flora Argentina – Flora Vascular de la República Argentina vol. 3 (II). Monocotyledoneae. Poaceae: Pooideae. Córdoba: Graficamente Ediciones. www.floraargentina.edu.ar [accessed 25/5/2017].
- Clayton WD, Vorontsova MS, Harman KT, Williamson H. 2016.** *GrassBase—The Online World Grass Flora*. Kew: Royal Botanic Gardens Kew. <http://www.kew.org/data/grasses-db.html> [accessed 26/5/2017].
- Connor HE. 2008.** Floral biology of Australian species of *Hierochloe* (Gramineae). *Australian Journal of Botany* 56: 166–176.
- Connor HE, Renvoize SA. 2009.** *Hierochloe quebrada* (Poaceae) a new species from Peru and notes on floral biology in South American species. *Kew Bulletin* 64: 727–734.
- De Paula ME. 1975.** Las especies del género *Hierochloe* (Gramineae) de Argentina y Chile. *Darwiniana* 19: 422–457.
- Ellis RP. 1976.** A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf blade as viewed in transverse section. *Bothalia* 12: 65–109.
- Ellis RP. 1979.** A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12: 641–671.
- Lema-Suárez I, Sahuquillo E, Estévez G, Loureiro J, Castro S, Pimentel M. 2017.** A taxonomic and evolutionary review of the South American *Hierochloë* section *Monoecia* Connor (Poaceae; Anthoxanthinae). *Botanical Journal of the Linnean Society* (in press).
- Missouri Botanical Garden. 2017.** *Tropicos.org*. Published online at <http://www.tropicos.org/Home.aspx> [accessed 26/5/2017].

A detailed botanical illustration of grasses, showing various parts of the plant including the culm, leaf sheaths, and panicle. The drawing is in a light, sketchy style. The panicle is shown in detail, with individual spikelets and glumes. The culm is shown with several leaf sheaths attached. The leaf blades are long and narrow. The illustration is positioned in the background of the page.

CAPÍTULO 4

LOS GÉNEROS *ANTHOXANTHUM* L. E *HIEROCHLOË* R.BR. EN LA
PENÍNSULA IBÉRICA

Publicado como

Lema-Suárez I, Pimentel M, Sahuquillo E. 2017. *Anthoxanthum* L. & *Hierochloë* R.Br. En: Castroviejo S (coord.). *Flora iberica* vol XIX. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.

***Anthoxanthum* L.**

Sp. Pl. 1: 28

(1753)

Hierbas perennes o anuales, laxa o densamente cespitosas, a menudo estoloníferas, con o sin pequeños tubérculos en la base de las cañas, glabras o pelosas. Tallos erectos o ascendentes, cilíndricos, con 2–16 nudos, glabros. Hojas basales en innovaciones extravaginales e intravaginales, las caulinares 3–7; vaina abierta casi hasta la base; lígula corta, de aguda a truncada, membranácea, glabra; aurículas ciliadas y a menudo coloreadas; limbo linear, plano, liso o ligeramente surcado en el haz, liso en el envés. Inflorescencia en panícula ± densa, cortamente ramificada, de base truncada o aguda, con ramas generalmente escábridas o pelosas. Espiguillas comprimidas lateralmente, con 2 glumas y 3 flores. Glumas desiguales, encerrando a las flores completamente, con márgenes ampliamente membranáceos, aquilladas, escábridas sobre el nervio medio desde la base o en la zona apical, con el ápice de agudo a mucronado, la inferior de 1/2 a 2/3 de la longitud de la superior, con 1 nervio, la superior con 3 nervios. Flores inferiores reducidas a lemas estériles, la superior hermafrodita, casmógama. Lemas de las flores estériles de membranáceos a coriáceos, a menudo pelosos, con ápice de entero a bilobado, con lóbulos redondeados u oblongos, con arista dorsal, escábrida, la del lema estéril inferior recta e inserta en la mitad superior, la del lema estéril superior geniculada e inserta en la mitad inferior; lema de la flor fértil de dorso redondeado y ápice obtuso, sin arista, glabro —rara vez peloso en ejemplares no ibéricos—. Pálea elíptica, parecida al lema fértil en tamaño y consistencia, emarginada, membranácea, uninervada. Androceo formado por 2 estambres exertos apicalmente en anthesis, habitualmente amarillos. Ovario ovoide, glabro; estigmas exertos apicalmente. Fruto oblongo o elíptico, con hilo linear, glabro y brillante.

Observaciones.—El género en sentido estricto incluye unas 18 especies que se distribuyen por las zonas templadas y frías del hemisferio norte, principalmente en el Viejo Mundo, C y SE de Asia, N, E y S de África y América Central. Para la delimitación del género se sigue a Clayton et al. en GrassBase (Clayton et al., 2016). Las especies ibéricas se encuadran en la sección *Anthoxanthum*, que es monofilética, encontrándose próximas a los táxones de África Oriental y la Macaronesia (Pimentel et al., 2013). Conforman un complejo poliploide con numerosos eventos de evolución reticulada (cf. Hedberg, 1986) que se muestran como incongruencias entre su filogenia nuclear y cloroplástica (cf. Pimentel et al., 2013).

Citótupos de igual número cromosómico originados de forma independiente e indistinguibles morfológicamente se clasifican dentro de la misma especie, dificultando la definición de táxones naturales (cf. Felber, 1986). Se ha propuesto la fusión de *Anthoxanthum* con su género hermano *Hierochloe* R.Br. (Schouten & Veldkamp, 1985) en base a la existencia de formas intermedias asiáticas y africanas tradicionalmente incluidas en *Anthoxanthum* sect. *Ataxia* (R.Br.) Stapf (Stapf, 1899). Este criterio no ha sido seguido en el presente trabajo en base a lo expuesto por Connor (2008) y por la elevada coherencia morfológica y cromosómica de las especies europeas de *Anthoxanthum* frente a *Hierochloë*. Lo mismo se ha venido haciendo en diversas floras que han tratado el género, si bien no es un criterio seguido universalmente (revisado por Connor, 2008).

Los limbos presentan generalmente en sección transversal una banda de células buliformes asociada a cada surco, en grupos de 4–7 en forma de abanico; haces vasculares mayores normalmente unidos a la epidermis abaxial por una banda de esclerénquima.

Las plantas de este género se caracterizan por presentar un aroma peculiar debido a la acumulación de cumarina (2H-cromen-2-ona), compuesto con numerosos usos medicinales e industriales.

1. Planta perenne, estolonífera y a menudo presentando pequeños tubérculos en la base de los tallos; hojas con limbo de 9–30(40) mm de anchura; espiguillas (9)10–17 mm.....**1. *A. amarum***
- Plantas anuales o perennes, estoloníferas o no, sin tubérculos; hojas con limbo de 0,8–9,5 mm de anchura; espiguillas 5–10 mm.. **2**
2. Planta perenne, estolonífera o no, con brotes estériles en antesis; primer entrenudo de la inflorescencia (0,3)0,4–1,7(2) cm.....**2. *A. odoratum***
- Planta anual, no estolonífera, sin brotes estériles en antesis; primer entrenudo de la inflorescencia 0,1–0,4(0,5) cm.....**3. *A. ovatum***

1. *A. amarum* Brot., Phytogr. Lusit. Select. Fasc. I: 4 (1800)

Sinónimos:

Anthoxanthum avenaceum Retz., Observ. Bot. 3: 8 (1789)

Anthoxanthum odoratum var. *amarum* (Brot.) Trin., Sp. Gram. 1 t. 15 (1826)

Anthoxanthum odoratum var. *majus* Hack., Cat. Rais. Gramin. Portugal 8: 9 (1880)

Ind. loc.: "Habitat in solo raro, subhumido, aut frigidiusculo vallium aut clivorunt Beirae altioris et Interamniae; etiam prope Conimbricam in Villafranca."

Ic.: E. Paunero in Anales Inst. Bot. Cavanilles 12: 426 lám. V (1954); Trinius, Sp. Gram. 1(2): lám. 15 (1828)

Hierba perenne de (30)50–150 cm, estolonífera y a menudo presentando pequeños tubérculos en la base de los tallos. Tallos (30)38–150 cm, a menudo geniculados en la base, lisos, con 3–7 nudos visibles generalmente coloreados y glabros. Hojas con vaina cilíndrica, a menudo abierta, ± pelosa, sobre todo en el tercio superior; lígula hasta de

7 mm, membranácea, de truncada a oblonga con ápice obtuso, en general glabra; aurículas marcadas y a menudo coloreadas, habitualmente ciliadas; limbo 40–400 × 9–30(40) mm, plano y liso, de verde a verde-azulado, a menudo pruinoso, ciliado en los bordes, rara vez algo áspero. Inflorescencia 4–15(20) cm, en panícula condensada, espiciforme, lanceolada, amarilla en la madurez; rama basal de la inflorescencia 1–3,5 cm, erecta; entrenudo basal de la inflorescencia 0,7–4 cm, liso. Espiguillas (9)10–17 mm, comprimidas lateralmente, con 1 flor fértil apical y dos flores basales estériles reducidas a los lemas; pedúnculo a menudo peloso. Glumas desiguales, lanceolado-acuminadas, con márgenes ampliamente membranáceos, aquilladas, escábridas sobre el nervio medio en la zona apical; la inferior 3–8 mm, 1/2 a 2/3 de la longitud de la superior, con 1 nervio; la superior de 9–17 mm, con 3 nervios. Lemas de las flores estériles subiguales, de (3)4,5–6 mm, aristados, con 5 nervios, con la porción terminal membranácea, quebradizos en la madurez, con abundantes pelos; ápices de los lemas estériles escotados, de escotadura poco profunda y lóbulos obtusos; arista del lema estéril inferior corta, recta e inserta en el tercio superior; arista del lema estéril superior (4)6–15 mm, de inserción basal, a menudo sobrepasando a la gluma superior, geniculada; lema de la flor fértil (1,5)2–4,5 mm, suborbicular, sin arista, liso y pardo-brillante en la madurez. Pálea elíptica, algo más corta que el lema y de consistencia semejante a este. Fruto 2,2–2,75 × 1–1,2 mm, oblongo. $2n = 80, 86, 88, 90$.

Pastizales y bosques húmedos no muy densos, herbazales en márgenes de cursos de agua, bordes de caminos con humedad abundante, indiferente edáfica pero más abundante en zonas ácidas; 0–1000 m. III–VI. • NW de España y N de Portugal. **Esp.:** C Lu O Or Po. **Port.:** BA BB BL DL Mi TM. **N.v.:** alesta, grama de olor, lesta; *port.:* feno de cheiro amargoso; *gall.:* balesta, lesta.

Observaciones.—Especie poliploide de elevado número cromosómico localmente frecuente en su área de distribución (Fig. 1A). Se ha citado en zonas del E de la Península Ibérica (cf. Moreno-Saiz & Sainz-Ollero, 1992), si bien las plantas analizadas de esas zonas corresponden a especímenes de gran tamaño del muy variable *A. odoratum*. Presenta una elevada tasa de reproducción vegetativa que se observa en la estructura de las poblaciones (cf. Pimentel & Sahuquillo, 2007). Especie filogenéticamente próxima a los táxones ibéricos anuales diploides y a las poblaciones del NW ibérico del tetraploide *A. odoratum* (cf. Pimentel et al., 2013).

2. *A. odoratum* L. in Sp. Pl. 28 (1753)

A. odoratum subsp. *alpinum* (Löve & Löve) Hultén in Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl. n.s. 7: 9 (1958)

Sinónimos:

Anthoxanthum alpinum Á. Löve & D. Löve in Rep. Univ. Inst. Appl. Sci., Reykjavik, Dept. Agric., Ser. B 3: 105 (1948)

Anthoxanthum odoratum var. *ciliatum* Opiz in Sezn. Rostl. Ceske 16 (1852)

Anthoxanthum odoratum var. *barbatum* Opiz in Sezn. Rostl. Ceske 16 (1852)

Anthoxanthum odoratum var. *brevifolium* Opiz in Sezn. Rostl. Ceske 16 (1852)

Anthoxanthum odoratum var. *glabrescens* Celak., Prod. Fl. Böhm. 39 (1867)

Anthoxanthum odoratum var. *montanum* Pancic in Vehr. Zoo.-Bot. Ges. Wien 6: 595 (1856)

Anthoxanthum odoratum var. *pilosum* Celak., Prod. Fl. Böhm. 39 (1867)

Anthoxanthum odoratum var. *pubescens* Gray in Nat. Arr. Brit. Pl. 2: 35 (1821)

Anthoxanthum odoratum var. *villosissimum* Freyn in Vehr. Zoo.-Bot. Ges. Wien 6: 595 (1877)

Ind. loc.: "Habitat in Europae pratis" [lectótipo designado por T.A. Cope in Regnum Veg. 127: 19 (1993): LINN 46.1]

lc.: E. Paunero in Anales Inst. Bot. Cavanilles 12: 427 lám. VI; 428 lám. VII; 429 lám. VIII (1954); Pignatti, Flora d'Italia 3: 5179 (1982); Trinius, Sp. Gram. 1(2): lám. 14 (1828)

Hierba perenne, laxamente cespitosa, estolonífera en ocasiones, pero siempre sin tubérculos en la base de los tallos. Tallos (8)10–90 cm, a menudo ascendentes y geniculados en la base, lisos, con 3–16 nudos visibles, en ocasiones coloreados, glabros. Hojas con vaina cilíndrica, a menudo abierta, ampliamente variable en indumento, pero habitualmente pelosa en su parte superior; aurículas claramente marcadas y a menudo coloreadas, habitualmente ciliadas; lígula hasta de 3 mm, cortamente ciliada, membranáceas y de ápice truncado más o menos laciniado; limbo (10)15–180 × (0,8)1,5–8(9,5) mm, linear–lanceolado, habitualmente ciliado en los bordes y de pilosidad muy variable. Inflorescencia 1,4–9 cm, en panícula condensada, relativamente laxa o densa, variable en la forma, lanceolada, cilíndrica, oblonga u ovado-oblonga, de base truncada o aguda, amarilla en la madurez; rama basal de la inflorescencia 0,6–3,0 cm, erecta; entrenudo basal de la inflorescencia (0,3)0,4–1,7(2) cm, liso. Espiguillas 5–8(10) mm, comprimidas lateralmente, con una flor fértil apical y dos flores estériles basales reducidas a los lemas; pedúnculo a menudo peloso. Glumas desiguales, lanceolado-acuminadas, con márgenes ampliamente membranáceos, aquilladas, escábridas o largamente ciliadas sobre el nervio medio, a menudo pelosas sobre toda su superficie; la inferior 3–6 mm, 1/2 a 2/3 de la longitud de la superior, con 1 nervio; la superior 5–

8(9) mm, con 3 nervios. Lemas de las flores estériles 2–4 mm, subiguales, aristados, con 5 nervios, con los bordes laterales paralelos, truncados, bilobados o irregularmente dentados, con la porción terminal levemente membranácea, quebradizos en la madurez, habitualmente con pelos abundantes; arista del lema estéril inferior corta, recta, inserta en el tercio superior; arista del lema estéril superior 4–11 mm, geniculada, de inserción basal y que supera normalmente a la gluma superior; lema de la flor fértil 1–3 mm, suborbicular, glabro —o peloso en ejemplares no ibéricos—, liso y pardo-brillante en la madurez. Pálea elíptica, algo más corta o igualando al lema y de consistencia semejante a este. Fruto c. 2 x 1–1,2 mm (cf. Paunero, 1954), oblongo. $2n = 10, 20$.

Prados, bosques, setos, bordes de camino; indiferente edáfica, creciendo en zonas de ácidas a ultrabásicas; 0–2200 m. III–VIII. Eurasia y NW de África; introducida en América. Presente en casi toda la Península Ibérica —con la excepción del SW— y en las Islas Baleares (Fig. 1B). **And. Esp.:** Al Av B Ba Bi Bu C Ca Cc Co CR Cs Cu Ge Gr Gu Hu J L Le Lo Lu M Ma Mu Na O Or P PM [Mll Mn] Po S Sa Se Sg So SS T Te To V Va Vi Z Za. **Port.:** AAl BA BB BL DL Mi TM. **N.v.:** alesta, grama de olor, lesta; port.: feno de cheiro; cat.: gram d'olor; eusk.: alestaz, alestraz; gall.: balesta, lesta.

Observaciones. — Especie diploide y tetraploide de amplísima variabilidad morfológica que responde a su amplitud corológica y ecológica y a su posible origen polifilético (cf. Pimentel et al., 2007; Pimentel et al., 2013). Conforman un complejo poliploide junto a la especie de estatus dudoso *A. alpinum* Löve & Löve (citótipo diploide) al que no son ajenas las restantes especies ibéricas del género (cf. Felber, 1986). Los citótipos diploides (no localizados hasta el momento en la Península Ibérica) se diferencian en base a su ecología, siendo propios de zonas de montaña, y por caracteres morfológicos, como la pubescencia, de utilidad taxonómica dudosa (cf. Hedberg, 1986; Pimentel & Sahuquillo, 2007). La diferenciación entre *A. odoratum* y los táxones ibéricos diploides es discutida por distintos autores (López-González, 1994). En este trabajo se ha seguido el criterio de mantenerlos separados por su diferenciación genética y morfológica (cf. Pimentel et al., 2007; Pimentel et al., 2013), así como por la separación geográfica en sus poblaciones. Sin embargo, el estatus taxonómico de estas especies no podrá aclararse de forma definitiva hasta que se estudien las poblaciones mediterráneas perennes de *Anthoxanthum* aún no bien caracterizadas. Se sospecha la existencia de varios orígenes independientes para el tetraploide *A. odoratum*, sin que se hayan detectado diferencias morfológicas entre los distintos linajes (cf. Pimentel et al., 2013).

3. *A. ovatum* Lag., Gen. Sp. Nov.: 2 (1816)

Sinónimos:

- *Anthoxanthum lasianthum* Salzm. ex Ball in J. Linn. Soc. Bot. 16:709 (1878), pro. syn.
- ≡ *Anthoxanthum odoratum* subsp. *ovatum* (Lag.) Trabutt in Batt. & Trabutt, Fl. Algér. (Monocot.): 143 (1985)
- ≡ *Anthoxanthum odoratum* var. *ovatum* (Lag.) Cosson & Dur., Expl. Sci. Algér., 2:22 (1854)

Ind. loc.: "H. circa Gades" [lectótipo designado por B. Valdés in Lagasalia 3(1): 131 (1973): COI-Willkomm]

Hierba anual, densamente cespitosa, pluricaule. Tallos (5)10–70(85) cm, con 3–6 nudos glabros. Hojas con vaina abierta hasta la base, coriácea, de pubescencia variable; aurículas bien definidas, cilidas en el margen; lígula 0,2–0,4 mm, membranácea, truncada u obtusa; limbo 80–140 × 0,8–9,5 mm, linear, aplanado, ligeramente surcado y escábrido en el haz, con pelos cortos dispersos en el envés. Inflorescencia 1,5–5,5 cm, en panícula densa o relativamente laxa, ovada, de base truncada o aguda, rama basal de la inflorescencia (0,2)0,6–1,4(1,9) cm, erecta u horizontal; entrenudo basal 0,1–0,5(0,6) cm, liso. Espiguillas 6–10 mm, con 3 flores, una fértil apical y dos estériles en la base. Glumas desiguales, lanceoladas, agudas, escariosas en los márgenes, glabras o pelosas, a veces algo teñidas de violeta; la inferior 3–6 mm, con 1 nervio; la superior (4,5)5–8(9) mm, con 3 nervios. Lemas de las flores estériles 1,5–4,6 mm, subiguales, aristados, con 5 nervios, que pueden cubrir o no a la flor fértil en toda su longitud, enteros o bilobados, con el margen membranáceo de la parte apical variable, pelosos en la parte inferior; arista del lema estéril inferior corta, recta, inserta en el tercio superior; arista del lema estéril superior 5–14 mm, geniculada, de inserción dorsal, largamente exerta o no; lema de la flor fértil 1–3,2 mm, superando los 3/4 de la longitud de los lemas estériles, sin arista, glabro. Pálea elíptica, igualando al lema y de consistencia semejante a este. Fruto 1–1,75 × 1,5 mm, oblongo. $2n = 10$.

Pastizales terofíticos o en bosques abiertos de alcornoque o encina en suelos pobres, de carácter ácido preferentemente; 0–850(1400) m. IV–VI. Europa –principalmente en la zona atlántica y C y W del Mediterráneo– y NW de África; introducida en otras regiones del mundo. Presente en toda la Península Ibérica y en Menorca. **Esp.:** Al Av Ba Bu C Ca Cc CR Co Cu Ge Gu H J Le Lu M Ma O Or P PM[Mn] Po Sa Se Sg So Te To Va Z Za. **Port.:** AAl Ab Ag BA BAl BB BL DL E Mi R TM.

Observaciones.—La caracterización taxonómica de los linajes diploides anuales ibéricos de *Anthoxanthum* ha sido fuente de discusiones, centradas especialmente en dos aspectos: su diferenciación con respecto al tetraploide perenne *A. odoratum* y el estatus taxonómico de sus variantes morfológicas (cf. López-González, 1994). En este trabajo hemos optado por mantener separados los grupos perennes y anuales por la diferenciación morfológica y genética observada entre ambos (cf. Pimentel et al., 2007; Pimentel et al., 2013). La aceptación de una única especie anual tiene en cuenta, en primer lugar, la difícil diferenciación de grupos morfológicos dentro de los linajes anuales diploides (cf. López-González, 1994) y en segundo lugar, la observación de que, a pesar de haberse detectado introgresión entre poblaciones atribuidas a *A. ovatum* subsp. *aristatum* y *A. ovatum* subsp. *ovatum*, ambas entidades mantienen una cierta, si bien incompleta, separación morfológica y

genética (Pimentel et al., 2010). Asimismo, siguiendo el criterio de la antigüedad para la atribución del nombre, corresponde al lagascano *A. ovatum* (Lagasca, 1816) ser la referencia para todos los linajes diploides anuales presentes en la Península, reduciéndose a *A. aristatum* a la categoría de subespecie siguiendo a Litardière (1937). Estudios morfométricos y genéticos desaconsejan, a nuestro parecer, la definición de otros táxones infraspecíficos dentro de *A. ovatum*, a excepción de la ya citada subsp. *aristatum*. Estudios genéticos parciales han mostrado que *A. ovatum* subsp. *ovatum* presenta una distribución más estrictamente mediterránea que *A. ovatum* subsp. *aristatum* (Pimentel et al., 2013).

1. Lemas estériles de la misma anchura en toda su longitud, de bordes paralelos, sin márgenes papiráceos anchos en la parte superior; lema de la flor fértil claramente mayor que la mitad de los lemas estériles; panícula relativamente laxa o densa, truncada en la base; tallos hasta 70(85) cm.....**a.** subsp. *ovatum*
- Lemas estériles más anchos hacia el ápice, de bordes no paralelos, con márgenes papiráceos más anchos en la parte superior; lema de la flor fértil ligeramente mayor que la mitad de los lemas estériles; panícula relativamente laxa, estrechándose hacia la base; tallos hasta 45(51) cm.....**b.** subsp. *aristatum*

a. subsp. *ovatum*

A. aristatum subsp. *macranthum* Valdés in Lagasalia 3: 130 (1973)

Sinónimos:

- *Anthoxanthum aristatum* sensu Balansa, Pl. Algér: 273 (1852), non Boiss. (1842)
- = *Anthoxanthum australe* Boiss. & Reuter ex Huet de Pavillon, Pl. Sic.: 500 (1855)
- *Anthoxanthum carrenianum* Parl., Pl. Nov.: 37 (1842), p.p.
- = *Anthoxanthum odoratum* f. *macranthum* (Valdés) G.López in Anales Jard. Bot. Madrid 51(2): 312 (1994)
- = *Anthoxanthum odoratum* subvar. *mamorae* (Lindberg) Marie in Maire & Weiller, Fl. Afr. Nord., 2: 28 (1953)
- = *Anthoxanthum odoratum* subvar. *villiglume* Maire et Weiller in Marie, Fl. Afr. Nord., 2: 28 (1953)
- = *Anthoxanthum odoratum* var. *eu-ovatum* Maire et Weller in Emberger et Maire, Cat. Pl. Maroc. 4: 926 (1941), nom. illeg.
- = *Anthoxanthum odoratum* subvar. *ciliatum* (Emberger) Emberger et Maire, Cat. Pl. Maroc. 4: 926 (1941)
- ≡ *Anthoxanthum odoratum* var. *ovatum* (Boiss.) Fiori, Nuov. Fl. Anal. Ital. 1: 84 (1823)
- = *Anthoxanthum ovatum* f. *scabrum* (Emberger) Paunero, Anal. Inst. Bot. Cavanilles, 12(1): 409 (1954)
- = *Anthoxanthum ovatum* subsp. *macranthum* (Valdés) Rivas Martínez in Lazaroa 2:159 (1980)
- = *Anthoxanthum ovatum* var. *ciliatum* Emberger in Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord 21: 104 (1930)
- = *Anthoxanthum ovatum* var. *exertum* H. Lindberg fil. in Acta. Soc. Sci. Fenn., nov. Ser., B 1(2): 11 (1932)
- = *Anthoxanthum ovatum* var. *genuinum* Pérez Lara, Anal. Soc. Españ. Hist. Nat., 15:382 (1886), nom. illeg.
- = *Anthoxanthum ovatum* var. *scabrum* Emberger in Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord 21: 104

(1930)

– *Anthoxanthum puelii* sensu Huter, Porta & Rigo, Itinere It. 3, 31 (1877), non Lecoq & Lamotte (1847)

Ic.: Valdés, Talavera & Galiano (eds.), Fl. Andalucía Occid. 3: 350–351 (1987) [sub *A. aristatum* subsp. *macranthum* y *A. ovatum*]

Tallos (6)10–70(85) cm. Hojas basales con limbo de (8)15–120(130) × (0,5)1–7,0(1,1) mm, estrechamente ovado o linear. Panícula de (1)2–4,9 (5,7) cm, relativamente laxa o densa, truncada en la base, usualmente muy pelosa. Espiguillas (5,5)6–8(9,3) mm, con lemas estériles que envuelven, total o parcialmente, a la flor fértil. Gluma inferior (2,9)3–5,5(5,7) mm, la superior 6–9 mm. Lemas estériles 1,5–4,0 mm, de la misma anchura en toda su longitud, de bordes paralelos, sin márgenes papiráceos anchos en la parte superior, cubriendo o no la flor fértil; lema de la flor fértil 1,2–2,2(3), claramente mayor que la mitad de los lemas estériles. Arista del lema estéril superior 4–14 mm, exerta o no. $2n = 10$.

Pastizales terofíticos o en bosques abiertos de alcornoque o encina, en suelos arenosos pobres; 0–550 (1000) m. IV–V. Península Ibérica y países de la orla mediterránea de Europa y NW de África. SW de la Península Ibérica (Fig. 1C). **Esp.**: Ca Co H Ma Se. **Port.**: Ag.

b. subsp. *aristatum* (Boiss.) R. Litard. in Candollea 7: 231 (1937)

A. aristatum Boiss., Voy. Bot. Espagne 2: 638 (1842) [basiación.]

Sinónimos:

= *Anthoxanthum aristatum* var. *welwitschii* Ricci in Nuovo Giorn. Bot. Ital. 13:143 (1881)

= *Anthoxanthum aristatum* subsp. *puelii* (Lecoq & Lamotte) P. Silva in Agron. Lusit. 333(18): 1 (1971)

– *Anthoxanthum carrenianum* Parl., Pl. Nov.: 37 (1842), p.p.

≡ *Anthoxanthum odoratum* subsp. *aristatum* (Boiss.) Trabut in Batt. & Trabut, Fl. Algérie 2: 142 (1895)

= *Anthoxanthum odoratum* var. *puelii* (Lecoq & Lamotte) Coss. & Durieu, Expl. Sci. Algérie 2: 21 (1854)

≡ *Anthoxanthum odoratum* var. *aristatum* Cosson & Dur., Expl. Sci. Algér 2: 22 (1854)

= *Anthoxanthum ovatum* var. *aristatum* (Boiss.) Pérez Lara in Anales Soc. Esp. Hist. Nat. 15: 382 (1886)

= *Anthoxanthum puelii* Lecoq & Lamotte, Cat. Pl. Vasc. Centr. Fr.: 385 (1847)

Ind. loc.: "Hab. in Sardinia (Thomas), Hispania interiori propè Matritum (Carreño)" [lectótipo designado por B. Valdés in Lagasalia 3(1): 119 (1973): G-Boissier]

Ic.: Valdés, Talavera & Galiano (eds.), Fl. Andalucía Occid. 3: 350 (1987) [sub *A. aristatum* subsp. *aristatum*]

Tallos 9–45(51) cm. Hojas basales con limbo de 15–110 × 1,5–5(6,5) mm, linear o estrechamente ovado. Panícula 1,5–4(5) cm, relativamente laxa, estrechándose hacia la base, que es aguda, generalmente glabra o poco pelosa. Espiguillas (4,5)5–7(8) mm. Gluma inferior (2,8)3–3,8(4) mm, la superior (4,5)5–7(8) mm. Lemas de las flores estériles 1,8–4,6 mm, más anchos hacia el ápice, de bordes no paralelos, con márgenes papiráceos más anchos en la parte superior, que dejan ver a la flor fértil; lema de la flor fértil 1–2,2 mm, ligeramente mayor que la mitad de los lemas estériles. Arista del lema estéril superior 3,5–14 mm, corta o largamente exerta. $2n = 10$.

Pastizales terofíticos en suelos pobres, de carácter ácido preferentemente; 0–850(1400) m. IV–VI. Zona atlántica de Europa y C y W del Mediterráneo; su presencia en otras regiones requiere confirmación. Presente en gran parte de la Península Ibérica y en Menorca (Fig. 1D). **Esp.:** Ab Al Av Ba Bu C Ca Cc CR Co Cu Ge Gu H J Le Lu M Ma O Or P PM[Mn] Po Sa Se Sg So Te To Va Z Za. **Port.:** AAl Ag BA (BAI) BB BL DL E Mi R TM.

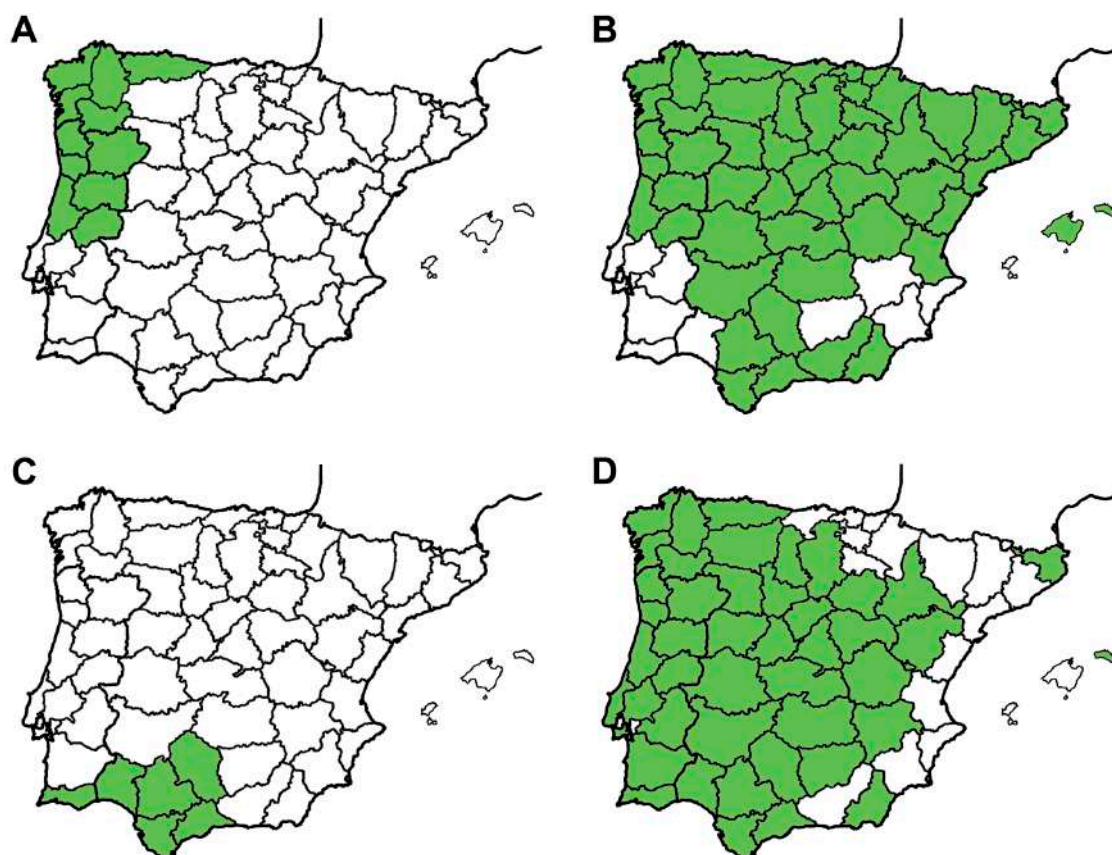


Figura 1. Distribución de las especies y subespecies del género *Anthoxanthum* en la Península Ibérica. **A.** *A. amarum*. **B.** *A. odoratum*. **C.** *A. ovatum* subsp. *ovatum*. **D.** *A. ovatum* subsp. *aristatum*.

***Hierochloë* R.Br.**

in Prodr. 208 (1810)

Hierbas perennes, laxas o cespitosas, en ocasiones estoloníferas según las especies, glabras, o pelosas. Tallos erectos o ascendentes, cilíndricos, con 2–16 nudos, glabros. Hojas basales en innovaciones extravaginales e intravaginales, hojas caulinares de limbo corto; lígula corta de aguda a truncada, membranácea; limbo plano o convoluto, a veces cilíndrico, de superficie de lisa a profundamente surcada en el haz. Inflorescencia en panícula condensada, espiciforme o laxa, con ramas a menudo escábridas o pilosas. Espiguillas comprimidas lateralmente, con 2 glumas y 3 flores. Glumas subiguales, membranosas, ovadas, que cierran las flores completamente, trinervadas. Flor superior hermafrodita, casmógama; lema de la flor fértil con 5 nervios, sin arista, brillante y dura en fruto, a menudo pilosa en su parte superior; flores inferiores masculinas o estériles, con lemas membranosos, obtusos, de 3 a 5-nervados, mucronados o aristados; páleas más cortos que los lemas, uninervado el de la flor superior e binervados el de las flores inferiores. Androceo de las flores inferiores, cuando está presente, compuesto por tres estambres, el de las flores inferiores biestaminado.

Observaciones.—El género incluye unas 33 especies conocidas que se distribuyen por las zonas templadas y frías del hemisferio norte, principalmente en el Viejo Mundo, C y SE de Asia, América y Oceanía. La delimitación del género es la de Clayton et al. en GrassBase (Clayton et al., 2016). Las especies europeas son monofiléticas y están claramente caracterizadas morfológicamente en base al carácter masculino de las flores inferiores (Schouten & Veldkamp, 1985). Existen, sin embargo, formas morfológicas intermedias entre *Hierochloë* y *Anthoxanthum* en otras zonas de su área de distribución (sección *Ataxia*: Stapf, 1899). En base a esto se ha propuesto la fusión ambos géneros (Schouten & Veldkamp, 1985). Este criterio no ha sido seguido en el presente trabajo en base a lo concluido por Connor (2008), así como por la clara diferenciación morfológica y cromosómica de las especies europeas de *Anthoxanthum* e *Hierochloë*. Lo mismo se ha venido haciendo en diversas Floras que han tratado el género, si bien no es un criterio seguido universalmente (Connor, 2008). Será necesario clarificar la filogenia del grupo para llegar a conclusiones definitivas.

ESPECIE QUE HA DE BUSCARSE

1. *H. odorata* (L.) Beauv. in Agrost. 62: 164 (1812)

Sinónimos:

Holcus odoratus L., Sp. Pl. 2: 1048 (1753) [basión.] *Poa nitens* Weber in Prim. Fl. Holsat. 2: 6 (1787)*Hierochloë borealis* (Schrud.) Roem. & Schult., Syst. Veg. 2: 513 (1817)*Anthoxanthum nitens* (Weber) Y. Schouten & Veldkamp in Blumea 30: 319–351 (1985)

Ind. loc.: "prope Ratisbonam legi: in den Schwabelweisbergen" [referido por Linneo a un pliego que incluye también la especie *H. australis* (Schrud.) Roem. & Schult. G. Weimarck in Bot. Notiser 124: 129–175 (1971)]

lc.: S. Pignatti, Fl. Italia 3: 579 (1982); G. Weimarck in Bot. Notiser 124: 129–175 (1971); f. 4

Hierba estolonífera perenne que puede alcanzar los 60(90) cm, estolones con escamas no persistentes en los nudos. Tallos glabros, sin hojas en la parte superior. Hojas en la parte inferior, de vaina abierta marrón-rojiza; lígula corta, (0,2)0,5–2,5(8) mm, truncada, obtusa o aguda, membranácea; limbo 0,5–11 x (0,3)0,4–0,6(0,8) cm, linear, con márgenes serrulados, glabro y brillante en el haz, piloso disperso en el envés; nervios en ambas superficies con agujones dispersos. Inflorescencia (2,5)3,5–9,0(12,5) cm, en panícula laxa, de color marrón rojizo o blanco. Espiguillas 25–60(100) mm, con 3 flores, la superior hermafrodita con 2 estambres, las inferiores masculinas con 3 estambres, pelos en la base de las flores. Glumas iguales, ovadas, que cubren las flores, con quilla marcada y trinervadas, (2,5)3,5–5,5(7,5) mm, míticas, glabras, doradas en la madurez. Lema flores masculinas (2,5)3–4,5(5,5) mm, aguda, mucronada o ligeramente emarginada o bífida ápice, pilosa en margen y nervios. Lema flor hermafrodita 2,5–3,8(4,0) mm, pilosa. Mítica o con arista muy corta que no supera 0,8 mm. Esta especie de la Europa Central y Septentrional ha sido citada en la vertiente norte de los Pirineos, concretamente en la Vall de Llo, Alta Cerdanya (Gausson & Le Brun, 1961; Bolós & Vigo, 2001), podría encontrarse en el territorio de *Flora Iberica*.

REFERENCIAS

- Bolós O, Vigo J. 2001.** *Flora dels Països Catalans* vol. IV. Barcelona: Barcino.
- Clayton WD, Vorontsova MS, Harman KT, Williamson H. 2016.** *GrassBase—The Online World Grass Flora*. Kew: Royal Botanic Gardens Kew. <http://www.kew.org/data/grasses-db.html> [consultado el 10/06/2015].
- Connor HE. 2008.** Floral biology of Australian species of *Hierochloe* (Gramineae). *Australian Journal of Botany* **50**: 166–176.
- Duckert-Henriod MM. 1973.** *Hierochloë odorata* dans le Jura. *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* **96**: 33–35.
- Felber F. 1986.** Distribution des cytodemes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. En Suisse. Les relations Alpes-Jura. Index des nombres chromosomiques des Spermatiphytes de la Suisse: III Poaceae, Genre *Anthoxanthum*. *Botanica Helvetica* **96(2)**: 145–158.
- Gaussen H, Le Brun P. 1961.** Espèces douteuses ou citées par erreur pour la flore des Pyrénées. *Bulletin de la Société Botanique de France* **108(9)**: 420–430.
- Hedberg I. 1986.** *Symbolae Botanicae Upsaliensis* **27**: 147–154.
- Lagasca M. 1816.** *Genera et Species Plantarum, quae aut nondum Recte Cognoscuntur* vol. II. Madrid: Typographia Regia.
- Litardière R. 1937.** *Anthoxanthum* L. *Candollea* **7**: 230–231.
- López-González G. 1993.** Nota sobre el género *Anthoxanthum* L. (Gramineae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **51(2)**: 309–312.
- Moreno-Saiz JC, Sainz-Ollero H. 1992.** *Atlas corológico de las monocotiledóneas de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Madrid: ICONA.
- Paunero E. 1953.** Las especies españolas del género *Anthoxanthum* L. *Anales del Instituto Botánico AJ Cavanilles* **12**: 401–442.
- Pimentel M, Catalán P, Sahuquillo E. 2010.** Morphological and molecular taxonomy of the annual diploids *Anthoxanthum aristatum* and *A. ovatum* (Poaceae) in the Iberian Peninsula. Evidence of introgression in natural populations. *Botanical Journal of the Linnean Society* **164**: 53–71.
- Pimentel M, Estévez G, Sahuquillo E. 2007.** European sweet vernal grasses (*Anthoxanthum*, Poaceae; Pooideae; Aveneae): a morphometric taxonomical approach. *Systematic Botany* **32**: 43–59.
- Pimentel M, Sahuquillo E, Torrecilla Z, Popp M, Catalán P, Brochmann C. 2013.** Hybridization and long-distance colonization at different time scales: towards resolution of long-term controversies in the sweet vernal grasses (*Anthoxanthum*). *Annals of Botany* **112**: 1015–1030.

- Pimentel M, Sahuquillo E. 2008.** Relationships between the close congeners *Anthoxanthum odoratum* and *A. alpinum* (Poaceae: Pooideae) assessed by morphological and molecular methods. *Botanical Journal of the Linnean Society* **156**: 237–252.
- Schouten Y, Veldkamp JF. 1985.** A revision of *Anthoxanthum* including *Hierochloe* (Gramineae) in Malesia and Thailand. *Blumea* **30**: 319–351.
- Stapf O. 1899.** *Flora Capensis* vol. VII. London: L. Reeve & Co.
- Weimarck G. 1971.** Variation and taxonomy of *Hierochloë* (Gramineae) in the northern hemisphere. *Botaniska Notiser* **124**: 129–175.

Apéndice 1. Pliegos revisados para elaborar la revisión taxonómica del género *Anthoxanthum* L. en la Península Ibérica.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 53449	ESP	A Coruña	A Capela: Fraga do Belle.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 28399	ESP	A Coruña	Aranga: cerca de Ponte Aranga: riberas del río Mandeo.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 55995	ESP	A Coruña	As Pontes de García Rodríguez: Fraga de Lostegal, tramo próximo al Eume.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 50222	ESP	A Coruña	Barqueiro: Río Sor.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	JBA 216234	ESP	A Coruña	Caaveiro.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 06027	ESP	A Coruña	Cedeira: San Andrés de Teixido: á beira da estrada.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 52216	ESP	A Coruña	Cedeira: San Andrés de Teixido: A Capelada.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 30920	ESP	A Coruña	Cedeira: San Andrés de Teixido.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 37867	ESP	A Coruña	Cedeira: Serra da Capelada: Monte Pozo de Atuga.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 32406	ESP	A Coruña	Cedeira: Serra da Capelada.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 37863	ESP	A Coruña	Cedeira: Serra da Capelada.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 53451	ESP	A Coruña	Coirós: Couto de Chelo; junto al río Mandeo.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 55501	ESP	A Coruña	Cuenca del río Deo (Alto Mandeo).
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 55502	ESP	A Coruña	Cuenca del río Deo (Alto Mandeo).
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	MA 869132	ESP	A Coruña	Eume: riberas del embalse del río Eume.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 53453	ESP	A Coruña	Ferrol: Esmelle: Valón.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 53458	ESP	A Coruña	Ferrol: Esmelle.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 49814	ESP	A Coruña	Ferrol: Pazos: río da Sardiña.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 47707	ESP	A Coruña	Ferrol: Ponzos
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 21104	ESP	A Coruña	Monfero: Monasterio.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 13108	ESP	A Coruña	Monfero.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 33527	ESP	A Coruña	Ortigueira: Serra da Capelada: cantiles del cuadro.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SEV 232724	ESP	A Coruña	Ribeira: Artes.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 26604, 26605	ESP	A Coruña	Santa Comba: Freixeiro: al pie de la aldea de Castro, cayendo hacia el río Abuí.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 51440	ESP	A Coruña	Santa Comba: Freixeiro: al pie de la aldea de Castro, cayendo hacia el río Abuí.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	UTAD 12692	ESP	A Coruña	Santa Comba: Freixeiro. al pie de la aldea de Castro, cayendo hacia el río Abuí.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	GDA 27007	ESP	A Coruña	Santiago de Compostela: Aríns.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 18488	ESP	A Coruña	Santiago de Compostela: Aríns.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 22059	ESP	A Coruña	Santiago de Compostela: Aríns.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	VIT 86387	ESP	A Coruña	Santiago de Compostela: Aríns.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SEV 30117	ESP	A Coruña	Santiago de Compostela.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SEV 232727	ESP	A Coruña	Santiago: La Floreira: Teo.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SEV 232727	ESP	A Coruña	Santiago: La Floreira: Teo.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 9405	ESP	A Coruña	Serra da Loba.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 62922	ESP	A Coruña	Zas, entrada do pobo de Zas.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 62923	ESP	A Coruña	Zas, entrada do pobo de Zas.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 62925	ESP	A Coruña	Zas, entrada do pobo de Zas.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	JBA 216235	ESP	A Coruña	Zas, pobo.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 37533	ESP	Lugo	A Pontenova.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>		ESP	Lugo	Antas De Ulla: San Tomé.

Especie	Identificación anterior	N.º herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 15307	ESP	Lugo	Cebreiro: Parroquia De Liñares.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	JBA 216236	ESP	Lugo	Fonsagrada.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 56039	ESP	Lugo	Friol: A Portela: Alto De Nora: Señora-Zancos.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 64663	ESP	Lugo	Friol: Trasmonte: A Muraza.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 52215	ESP	Lugo	Lugo: Xove: Praia De Esteiro.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 9453	ESP	Lugo	Muras.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 65937	ESP	Lugo	Palas De Rei: Castelo De Pambre.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	GDA 30205	ESP	Lugo	Palas de Rei.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 5963	ESP	Lugo	Palas de Rei.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 6924	ESP	Lugo	Palas de Rei.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SEV 6093	ESP	Lugo	Palas de Rei.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 34629	ESP	Lugo	Ribas de Sil: de Torbeo hacia Cubela.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 23270	ESP	Ourense	Blancos: Aguis: Fontearcada: A Cunca.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 68613	ESP	Ourense	Montederramo: Gabin: Bidueiral De San Mamede.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 59459	ESP	Ourense	Montederramo: Serra de San Mamede.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 52222	ESP	Ourense	Montederramo.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 11255	ESP	Ourense	Montederramo.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 64307	ESP	Ourense	Vilariño de Conso: P.N. Montes de Invernadeiro: Ribeira Grande: Val de Figueiro.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SEV 236592	ESP	Ourense	Vilariño de Conso: P.N. Montes de Invernadeiro.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 22579	ESP	Oviedo	Circiter Liñares: Prope Piedraflita.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 30090	ESP	Oviedo	Grandas De Salime: La Coba.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 65936	ESP	Oviedo	Grandas De Salime: La Coba.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 65935	ESP	Oviedo	Grandas De Salime: La Coba.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 52217	ESP	Oviedo	Taramundi: carretera de Taramundi a Teixoes.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 53455	ESP	Pontevedra	Amorín: Tomiño.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 09105	ESP	Pontevedra	As Neves.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 41868	ESP	Pontevedra	Porrño: Gándaras de Budiño: Bajo Quintela.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 23596	ESP	Pontevedra	Salvaterra de Miño: Porto: riberas del río Miño.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 32467	ESP	Pontevedra	Tomiño: Amorín: cerca de la orilla del río Miño.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 28306	ESP	Pontevedra	Tomiño: Amorín: cerca de la orilla del río Miño.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 53428	ESP	Pontevedra	Tui: Caldela de Tui: ribera del río Miño.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 53429	ESP	Pontevedra	Tui: P.N. do Mt. Aloia.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 53438	ESP	Pontevedra	Vigo: Matamá.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 53448	ESP	Pontevedra	Vigo: Matamá.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 54917	ESP	Pontevedra	Vigo: Valadares.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SANT 41847	ESP	Pontevedra	Vila de Cruces: Obra: Riberas del río Ulla.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LSI 50504/1999	POR	Beira Alta	Vila de Cruces: Obra: Riberas del río Ulla.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	PO 5497	POR	Beira Alta	Entre Angeja e Viseu.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	PO 68662	POR	Beira Alta	Entre Angeja e Viseu.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	UTAD 20797, 20798	POR	Beira Alta	Lamego: Serra De Fontelo.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LSI 50508/1999	POR	Beira Alta	Póvoa De Montemuro: Castro Daire.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LOU 06400	POR	Beira Alta	Sabugal: Aldeia de Santo António: Prox. Cabeço de Alagoas.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>		POR	Beira Alta	Serra da Lapa: Granjal.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	PO 28661	POR	Beira Alta	Serra da Lapa: Granjal.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	UTAD 11081, 11082	POR	Beira Alta	Serra da Lapa: Granjal.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LISI 50506/1999	POR	Beira Alta	Tondela: Doraraz: Pínhal do Marco.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LISI 50502/1999	POR	Beira Alta	Vilar Formoso: Castelo Mendo.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	PO 4251, 4252	POR	Beira Alta	Vouzela.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	MA 784386, 784387	POR	Beira Baixa	Alcogosta.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	UTAD 203	POR	Beira Litoral	Aveiro: Águeda: Estrada Eixo-Travassó.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	UTAD 17919	POR	Beira Litoral	Caramulinho.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	JBA 19508	POR	Beira Litoral	Coimbra: Vila Franca.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LISI 50505/1999	POR	Beira Litoral	Penacova: Espinheira.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	PO 5496, 5497	POR	Douro Litoral	Amarante: Sao Joao da Serra: Calhoeira.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SEV 79701	POR	Douro Litoral	Entre Amarante e Vila Real: Revilhaés.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	PO 31032	POR	Douro Litoral	Entre Amarante e Vila Real: Revilhaés.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SEV 79701	POR	Douro Litoral	Entre Amarante e Vila Real: Revilhaés.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	UTAD 205	POR	Douro Litoral	Fafe: Amil.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	PO 28673	POR	Douro Litoral	Lamego: Baixo Corgo: Margem Esquerda do Douro: Na Proximidade De Samodães.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	PO 5498	POR	Douro Litoral	Matosinhos: Aguiar
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	PO 26746	POR	Douro Litoral	Matosinhos: Sao Martin De Grifoes.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	PO 638	POR	Douro Litoral	Matosinhos: Maia.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	PO 3710	POR	Douro Litoral	Porto: Ponte do Comboio.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	PO 637	POR	Minho	Vilanova de Gaia: Serra do Pilar.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SEV 232736	POR	Minho	Carregadouro: Arcos de Val de Vez: Rio Lime.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	VIT 89128	POR	Minho	Entre Ponte da Barca y Braga: Prado de San Miguel.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	PO 61812	POR	Minho	Insua do Castro: Lapela: Monção: Viana do Castelo: Minho.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	SEV 246617	POR	Minho	Melgaço: Planalto de Mourela en Trabassos.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	PO 28664	POR	Minho	Minho: Entre Ponte da Barca e Vila Verde.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	PO 28659	POR	Minho	Monção: Valados.
<i>A. amarum</i>	<i>A. odoratum</i>	LISI 37787	POR	Minho	Paredes de Coura: Padornelo: Pedras Blancas.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	PO 636	POR	Minho	Ponte De Lima: Carvalhal da Boalhosa.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	UTAD 10272	POR	Minho	Ponte de Lima: Estorãos.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LISI 50510/1999	POR	Minho	Ponte de Lima: Estorãos.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LISI 7361/1940	POR	Trás os Montes	Vila Nova da Cerveira: Gondar.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	UTAD 204	POR	Trás os Montes	Baleiro: Fontelo.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LISI 50499/1999	POR	Trás os Montes	Entre Valença do Douro e Tabuaço: Proximidades de Santa Bárbara.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LISI 50500/1999	POR	Trás os Montes	Entre Valença do Douro e Tabuaço: Proximidades de Santa Bárbara.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	UTAD 20856	POR	Trás os Montes	Lamego.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	UTAD 3709, 478220	POR	Trás os Montes	Montalegre: NW de Vila da Ponte.
<i>A. amarum</i>	<i>A. amarum</i>	LISI 50512/1999	POR	Beira Alta	Vila Real: Campeã: Carvalhal da Campeã.
Dudoso	<i>A. amarum</i>	LISI 50509/1999	POR	Beira Alta	Vila Nova de Paiva.
Dudoso	<i>A. amarum</i>	LISI 50507/1999	POR	Beira Alta	Viseu: Colá: viveiro florestal do vale de Cavalos.
Dudoso	<i>A. amarum</i>	LISI 50503/1999	POR	Douro Litoral	Baião: Cruzeiro: Martírio.
Dudoso	<i>A. amarum</i>	LISI 50501/1999	POR	Trás os Montes	Lamego: Melcões.
			POR	Trás os Montes	Lamego.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 66290	AND	Andorra	La Massana: bordes de Setúnia.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53432	ESP	A Coruña	A Capela: Fraga do Bellelle.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53442	ESP	A Coruña	A Capela: Fraga do Bellelle.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 52188	ESP	A Coruña	A Zapateira.
<i>A. odoratum</i>	<i>Anthoxanthum</i> sp.	SEV 233240	ESP	A Coruña	Bregua.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 45012	ESP	A Coruña	Carboeiro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 36441	ESP	A Coruña	Carnota: Cemiterio do Pindo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 36452	ESP	A Coruña	Carnota: Entre Lariño e Lira.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 36446	ESP	A Coruña	Carnota: marisma.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 36442	ESP	A Coruña	Carnota: Montes do Pindo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 36453	ESP	A Coruña	Carnota: Montes do Pindo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 36454	ESP	A Coruña	Carnota: Montes do Pindo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 36455	ESP	A Coruña	Carnota: Montes do Pindo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53436	ESP	A Coruña	Carnota: Montes do Pindo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 36438	ESP	A Coruña	Carnota: San Cibrán.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53437	ESP	A Coruña	Cedeira: Punta Candelaria.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 60012	ESP	A Coruña	Cedeira: Punta Candelaria.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 55499	ESP	A Coruña	Cuenca del río Deo (Alto Mandeo).
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53500	ESP	A Coruña	Cuenca del río Deo (Alto Mandeo).
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 36439	ESP	A Coruña	Dumbria: Ézaro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 36440	ESP	A Coruña	Dumbria: Ézaro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 36448	ESP	A Coruña	Dumbria: Ézaro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 36451	ESP	A Coruña	Dumbria: Ézaro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 37858	ESP	A Coruña	Ferrol: A Gándara.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 47700	ESP	A Coruña	Ferrol: A Graña.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 47703	ESP	A Coruña	Ferrol: Chamorro: Serantes.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 47705	ESP	A Coruña	Ferrol: Covas.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 47706	ESP	A Coruña	Ferrol: Covas.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 37902	ESP	A Coruña	Ferrol: Domiños.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 47702	ESP	A Coruña	Ferrol: Domiños.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53423	ESP	A Coruña	Ferrol: Domiños.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 37861	ESP	A Coruña	Ferrol: Esmelle.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 47701	ESP	A Coruña	Ferrol: Esmelle.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53440	ESP	A Coruña	Ferrol: Ponzos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 23569	ESP	A Coruña	Lamas: Zas.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 36456	ESP	A Coruña	Mazaricos: O Fieiro, subida a moa.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 36447	ESP	A Coruña	Mazaricos: por debajo de O Fieiro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 39717	ESP	A Coruña	Melide: Furelos: Braña de Furelos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 51865	ESP	A Coruña	Muros: alrededor de la laguna de Louro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53361	ESP	A Coruña	Oleiros: Arillo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53445	ESP	A Coruña	Ortigueira: Garita da Herbeira.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53267	ESP	A Coruña	Porto do Son: Espiñeirido.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 43855	ESP	A Coruña	Rianxo: Taragoña.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 19736	ESP	A Coruña	Ribadulla: embalse de Portodemouros.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 19833	ESP	A Coruña	Ribadulla: embalse de Portodemouros.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53433	ESP	A Coruña	Ribeira: Corrubedo: Lagoa de Vixán.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 29689	ESP	A Coruña	Ribeira: P. N. de Corrubedo.
<i>A. odoratum</i>	<i>Anthoxanthum</i> sp.	SEV 232723	ESP	A Coruña	Ribeira.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 30350	ESP	A Coruña	Santiago de Compostela: Brins.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 30351	ESP	A Coruña	Santiago de Compostela: Lamachán.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53439	ESP	A Coruña	Santiago de Compostela: Silvouta: Roxos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 6096	ESP	A Coruña	Santiago de Compostela.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 50411	ESP	A Coruña	Santiso: Barazón.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 50425	ESP	A Coruña	Santiso: Barazón.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 29244	ESP	A Coruña	Somozas: Silvao.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53418	ESP	A Coruña	Valdoviño: Lagoa da Frouxeira.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 24841	ESP	A Coruña	Valdoviño.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 52429	ESP	Almería	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 138162	ESP	Almería	Abrucena: Garganta de la Mina.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 138162	ESP	Almería	Abrucena: Garganta de la Mina.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 224722	ESP	Almería	Paterna del Río: Fuente Agría.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 37427	ESP	Almería	Sierra de Gador: barranco de Juan Campos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 614278	ESP	Almería	Sierra Nevada: Barcayal.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 232853	ESP	Almería	Sierra Nevada: Cerro del Almírez.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 224821	ESP	Almería	Sierra Nevada: El Chullo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 10661	ESP	Almería	Sierra Nevada: Lanjar: río Andarax.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 224408	ESP	Almería	Sierra Nevada: Lanjar: río Andarax.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 174988	ESP	Almería	Sierra Nevada: Lanjar: río Andarax.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 174988	ESP	Almería	Sierra Nevada: Lanjar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 614278	ESP	Almería	Sierra Nevada: Lanjar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 428089	ESP	Ávila	Sierra Nevada.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 120721	ESP	Ávila	Arenas de San Pedro: Los Regajales: Sierra de los Ojos Albos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 406389	ESP	Ávila	Arenas de San Pedro: río Pelayo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 783988	ESP	Ávila	Arenas de San Pedro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 232857	ESP	Ávila	Arenas de San Pedro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 490012	ESP	Ávila	Becedas.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 201462	ESP	Ávila	Candeleda: Garganta Lobrega.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 187716	ESP	Ávila	Candeleda: Santuario Nuestra Señora de Chilla.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 201468	ESP	Ávila	Casavieja: Gredos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 478619	ESP	Ávila	Casavieja: Gredos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 156823	ESP	Ávila	La Adrada.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 805932	ESP	Ávila	Sierra de Gredos: Hoyos del Espino.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 407591	ESP	Ávila	Sierra de Gredos: Hoyos del Espino.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 183712	ESP	Badajoz	Sierra de Gredos: Mactoz Central
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>		ESP	Badajoz	Badajoz: Castillejos.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 362358	ESP	Badajoz	Calamonte.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 478625	ESP	Barcelona	La Roca del Vallés.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 478625	ESP	Barcelona	La Roca del Vallés.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4860	ESP	Barcelona	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 640295	ESP	Burgos	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 640296	ESP	Burgos	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 640297	ESP	Burgos	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4811	ESP	Burgos	Arlanzon.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 640297	ESP	Burgos	Basconillos del Tozo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 441955	ESP	Burgos	Entre Belorado y Villafranca.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LISI 371/2015	ESP	Burgos	Espinosa de Los Monteros.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 201451	ESP	Burgos	Fresneda de la Sierra: Tirón.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 640296	ESP	Burgos	Huidobro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 413108	ESP	Burgos	La Revilla: Salas.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4823	ESP	Burgos	Monte de La Madera.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 2474	ESP	Burgos	Oña.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 520270	ESP	Burgos	Pineda de la Sierra: La Mencilla.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4822	ESP	Burgos	Pineda de la Sierra.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SALA 124475	ESP	Burgos	Pineda de la Sierra.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SALA 124544	ESP	Burgos	Puentedeley.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4820	ESP	Burgos	Quintanar de la Sierra.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 520223	ESP	Burgos	Rabanos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 640295	ESP	Burgos	San Felices.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 5840	ESP	Burgos	Sierra de San Millán.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SALA 103985	ESP	Burgos	Stones: Valle de Mena: Campillo de Mena.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SALA 103987	ESP	Burgos	Stones: Valle de Mena: Campillo de Mena.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SALA 103989	ESP	Burgos	Stones: Valle de Mena: Campillo de Mena.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SALA 103988	ESP	Burgos	Stones: Valle de Mena: Nava de Mena.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SALA 104081	ESP	Burgos	Stones: Valle de Mena: Partearroyo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SALA 103984	ESP	Burgos	Stones: Valle de Mena: Tres Concejos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2046	ESP	Burgos	Stones: Valle de Mena.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 520272	ESP	Burgos	Urrez.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 838373	ESP	Cáceres	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 185127	ESP	Cáceres	Baños de Montemayor.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4841	ESP	Cáceres	Baños de Montemayor.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 64068	ESP	Cáceres	Baños de Montemayor.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 789697	ESP	Cáceres	Hervás.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 838373	ESP	Cáceres	Hervás.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 521903	ESP	Cáceres	Peralés del Puerto.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4842	ESP	Cáceres	Plasencia: Praderas del Jerte.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 719426	ESP	Cáceres	Valle del Jerte: Garganta del Infierno: Los Pilones.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 150558	ESP	Cádiz	

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 251666	ESP	Cádiz	Chiclana.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 150558	ESP	Cádiz	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 37676	ESP	Cantabria	Puerto de San Glorito.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 6097	ESP	Cantabria	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 548561	ESP	Castellón	Alto de La Sierra de Pina.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 440245	ESP	Castellón	Arroyo de La Canales.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 57734	ESP	Castellón	Arroyo de La Canales.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 115171	ESP	Castellón	Bejis.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 5519	ESP	Castellón	Bejis.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 6766	ESP	Castellón	Bejis.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	MA 486065	ESP	Castellón	Benafigós.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 63912	ESP	Castellón	Benafigós.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 35394	ESP	Castellón	Castelló.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 22073	ESP	Castellón	Caudiel: Collado del Zurdo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 26282	ESP	Castellón	Caudiel: Collado del Zurdo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 16835	ESP	Castellón	Cortes de Arenoso.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 52213	ESP	Castellón	El Boixar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 36831	ESP	Castellón	El Boixar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 7532	ESP	Castellón	El Boixar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 1090	ESP	Castellón	La Sierra de Pinar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 22072	ESP	Castellón	Montán: El Rastrillador.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 548570	ESP	Castellón	Peñagolosa: El Rebolllar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 331544	ESP	Castellón	Peñagolosa: Vistabella del Maestrazgo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 115151	ESP	Castellón	Peñagolosa: Vistabella del Maestrazgo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 115152	ESP	Castellón	Peñagolosa: Vistabella del Maestrazgo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 174243	ESP	Castellón	Peñagolosa: Vistabella del Maestrazgo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4857	ESP	Castellón	Peñagolosa.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4857	ESP	Castellón	Peñagolosa.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4858	ESP	Castellón	Peñagolosa.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 626919	ESP	Castellón	Peñagolosa.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 626919	ESP	Castellón	Peñagolosa.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 199629	ESP	Castellón	Sierra de El Toro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 465952	ESP	Castellón	Sierra de Pina.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 465952	ESP	Castellón	Sierra de Pina.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 115167	ESP	Castellón	Sierra de Pina.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 115169	ESP	Castellón	Sierra de Pina.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 115170	ESP	Castellón	Sierra de Pina.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	MA 463221	ESP	Castellón	Sierra de El Toro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 465885	ESP	Castellón	Sierra de El Toro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 549656	ESP	Castellón	Sierra de El Toro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 463222	ESP	Castellón	Torraiba del Pinar.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 115166	ESP	Castellón	Torralba del Pinar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 115168	ESP	Castellón	Torralba del Pinar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 14218	ESP	Castellón	Torralba del Pinar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 173772	ESP	Castellón	Villafranca.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 89514	ESP	Castellón	Villafranca.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 185448	ESP	Castellón	Villamalur: El Tojar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 1098	ESP	Castellón	Villamalur: Torralba.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 331544	ESP	Castellón	Vistabella del Maestrazgo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 14815	ESP	Castellón	Vistabella: El Rebollar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 63913	ESP	Castellón	Vistabella.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 783629	ESP	Ciudad Real	San Lorenzo de Calatrava.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 423857	ESP	Córdoba	Paterna.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 183706	ESP	Córdoba	Trepuntes.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 154762	ESP	Córdoba	Barchin del Hoyo: Arroyo Navodres
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4814	ESP	Cuenca	Beteta: Hoz de Beteta.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4814	ESP	Cuenca	Beteta: Hoz de Beteta.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4810	ESP	Cuenca	Beteta: Solán de Cabras.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4810	ESP	Cuenca	Beteta: Solán de Cabras.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4810 (2)	ESP	Cuenca	Beteta: Solán de Cabras.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4810 (3)	ESP	Cuenca	Beteta: Solán de Cabras.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4810 (4)	ESP	Cuenca	Beteta: Solán de Cabras.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4810 (5)	ESP	Cuenca	Beteta: Solán de Cabras.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SALA 59673	ESP	Cuenca	Beteta: Solán de Cabras.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 91654	ESP	Cuenca	Cañete: Rodenos de Fuente Sierra.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 80104	ESP	Cuenca	Cañete: Rodenos de Fuente Sierra.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 83538	ESP	Cuenca	Fuenteespino de Moya: bajo Puntal de San Francisco.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 115160	ESP	Cuenca	Huerta del Marquesado: Sierra de Valdemeca.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 115161	ESP	Cuenca	Talayuelas: Alta Umbria del Pico Romera.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	MA 549446	ESP	Cuenca	Talayuelas: Pico Romera.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 415768	ESP	Cuenca	Talayuelas: Sierra de Talayuelas.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 415768	ESP	Cuenca	Valdemeca: Sierra de Valdemeca.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 107465	ESP	Cuenca	Valdemeca: Sierra de Valdemeca.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 115164	ESP	Cuenca	Valdemeca: Sierra de Valdemeca.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	MA 4849	ESP	Girona	Vega del Codorno: nacimiento río Cuervo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 789646	ESP	Girona	Aiguaviva: Riu Masrocs.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 789646	ESP	Girona	Aiguaviva.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 528901	ESP	Girona	Alt Empordà: La Jonquera.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 528901	ESP	Girona	Alt Empordà: La Jonquera.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 91381	ESP	Girona	Alt Empordà: La Jonquera.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 783783	ESP	Girona	Baix Empordà: Santa Cristina d'Aro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 783783	ESP	Girona	Baix Empordà.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 72971	ESP	Girona	Camprodón: Coll d'Ares.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 156824	ESP	Girona	Empalme.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 72958	ESP	Girona	Llagostera: carretera entre Calde de Malavella y Llagostera.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 22481	ESP	Girona	Martorell de la Selva.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 382233	ESP	Girona	Martorell de la Selva.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4861	ESP	Girona	Martorell de la Selva.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 2168	ESP	Girona	Martorell de la Selva.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. aristatum</i>	BCN 65889	ESP	Girona	Roses: Cap de Creus.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 415498	ESP	Girona	Toses: Collada de Toses.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 10288	ESP	Granada	Cáñar: Las Alpujarras.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 548324	ESP	Granada	Cáñar: Las Alpujarras.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 13835	ESP	Granada	Huétor: Santillán.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 40929	ESP	Granada	Jerez del Marquesado: Arroyo Alhori.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 10627	ESP	Granada	Laroles.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 57980	ESP	Granada	Sierra de Baza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 24399	ESP	Granada	Sierra Nevada: Puerto de La Ragua.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 753745	ESP	Granada	Sierra Nevada: barranco de Los Prados del Aire.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 753745	ESP	Granada	Sierra Nevada: barranco de Los Prados del Aire.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 13515	ESP	Granada	Sierra Nevada: barranco de río Chico.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 24398	ESP	Granada	Sierra Nevada: Campos de Otero.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 13516	ESP	Granada	Sierra Nevada: Cañada de la Laguna de Aguas Verdes.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 415501	ESP	Granada	Sierra Nevada: La Mora.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 2925	ESP	Granada	Sierra Nevada: río Chico.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 86368	ESP	Granada	Sierra Nevada: río Monachil.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 86368	ESP	Granada	Sierra Nevada: río Monachil.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 415501	ESP	Granada	Sierra Nevada: río Monachil.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 16284	ESP	Granada	Sierra Nevada.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 16284	ESP	Granada	Sierra Nevada.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 224190	ESP	Granada	Sierra Nevada.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 210920	ESP	Guadalajara	Sierra Nevada.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 210920	ESP	Guadalajara	Aldeanueva de Atienza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 30049	ESP	Guadalajara	Aldeanueva de Atienza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 30684	ESP	Guadalajara	Aldeanueva de Atienza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 30684	ESP	Guadalajara	Aldeanueva de Atienza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 214805	ESP	Guadalajara	Campillo de Dueñas.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 214805	ESP	Guadalajara	Hombrados.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	MA 558724	ESP	Guadalajara	Orea: río de la Hoz Seca.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 558724	ESP	Guadalajara	Orea.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 215396	ESP	Guadalajara	Setiles.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	MA 802965	ESP	Guadalajara	Umbralejo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 802965	ESP	Guadalajara	Umbralejo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 183702	ESP	Guadalajara	Valverde.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 5921	ESP	Guipúzkoa	Carretera Aritxulegi: pista de bajada a la central eléctrica.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 5923	ESP	Guipúzkoa	Itxaso.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 24815	ESP	Huesca	Aisa: Divisoria de La Magdalena.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 52210	ESP	Huesca	Benasque: La Renclusa.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 15598	ESP	Huesca	Benasque: río Esera.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53415	ESP	Huesca	El Portalet.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 242179	ESP	Huesca	Jaca: Peña Oroel.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 232856	ESP	Huesca	Jaca: San Juan de La Peña.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2060	ESP	Huesca	Panticosa: Pico del Infierno.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 172370	ESP	Huesca	Sahún: Guayente.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	SEV 232854	ESP	Huesca	Sallent de Gállego: Formigal de Tena: Monte Lapazuzo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 16287	ESP	Huesca	Valle de Zuriza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 232728	ESP	Huesca	Vilas del Turbón: Canal Los Pasos.
<i>A. odoratum</i>	<i>Anthoxanthum</i> sp.	MA 790378	ESP	Las Palmas	Lanzarote.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 825211	ESP	León	Ancares.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 751490	ESP	León	Arroyo Fresnedelo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 196545	ESP	León	Oseja de Sajambre.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 15146	ESP	León	Oseja de Sajambre.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 67549	ESP	León	Pereje.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 298533	ESP	León	Ponterrada: Montes Aquilianos: La Guiana.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 298534	ESP	León	Ponterrada: Montes Aquilianos: La Guiana.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 298535	ESP	León	Ponterrada: Montes Aquilianos: La Guiana.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 298536	ESP	León	Ponterrada: Montes Aquilianos: Los Apóstoles.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 42434	ESP	León	Ponterrada: San Esteban: camino Valdeañada: orillas del río Oza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 478620	ESP	León	Posada.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 505265	ESP	León	Puerto de San Glorio.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4752	ESP	León	Santa Coloma de Somoza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4753	ESP	León	Sierra del Teleno.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 15327	ESP	León	Subida al Puerto de Landerrueda.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 36359	ESP	León	Subida al Puerto Panderrueda.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 36359	ESP	León	Subida al Puerto Panderrueda.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 298537	ESP	León	Truchas: Sierra de La Cabrera.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 526920	ESP	León	Valdefrancos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53416	ESP	León	Valdehuesa: Boñar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4807	ESP	León	Valle Grande de Nogueiras.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4806	ESP	León	Villadangos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 853453	ESP	León	Villaobispo de Las Regueras.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 15257	ESP	León	Villangusán.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 787002	ESP	León	Villasecino de Babia.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 415498	ESP	Lleida	El Soldegat.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 415498	ESP	Lleida	El Soldegat.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 115156	ESP	Lleida	Esport.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	MA 4844	ESP	Lleida	La Seu d'Urgell.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4844	ESP	Lleida	La Seu d'Urgell.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 16222	ESP	Lleida	La Seu d'Urgell.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 232851	ESP	Lleida	La Val de Boi: delta del Llebreta.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 232855	ESP	Lleida	Noguera de Tor.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 6617	ESP	Lleida	Puerto de Cantó: entre Junyet y Sort.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 15326	ESP	Lleida	Puerto de Cantó: entre Junyet y Sort.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 15325	ESP	Lleida	Sierra de Cadi: entre Fornols y Ges.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4843	ESP	Lleida	Vall d'Aran.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4843	ESP	Lleida	Vall d'Aran.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 66685	ESP	Lleida	Vallferrera: Pla de Boet.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 700465	ESP	Lleida	Vallferrera: Pla de Boet.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 700465	ESP	Lleida	Vallferrera.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SALA 100729	ESP	Logroño	Ezcaray: Barranco Usaya.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SALA 100728	ESP	Logroño	Ezcaray: fuentes del río Oja.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SALA 100727	ESP	Logroño	Ojacastró.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SALA 100730	ESP	Logroño	Santurde: Barranco de Sarna.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 15599	ESP	Logroño	Sierra de La Demanda: entre Canales y Pico San Lorenzo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SALA 100731	ESP	Logroño	Valgañón: barranco del arroyo Ciloría.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 6618	ESP	Logroño	Viniegra de Abajo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 15660	ESP	Logroño	Viniegra de Abajo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 171578	ESP	Lugo	A Fonsagrada: Monteseiro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53420	ESP	Lugo	Abadín: nacimiento del río Eume.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53446	ESP	Lugo	Abadín: nacimiento del río Eume.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 45015	ESP	Lugo	Begonte: refugio fluvial: orillas del río Parga.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 11439	ESP	Lugo	Cervantes: Castelo de Doiras.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 11448	ESP	Lugo	Cervantes: Castelo de Doiras.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 13797	ESP	Lugo	Cervantes: Penas de Apeirdao.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53424	ESP	Lugo	Marei: O Corgo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 26618	ESP	Lugo	Mondoñedo: Argomoso.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 52190	ESP	Lugo	O Courel: Alto de Pedrafita.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 14915	ESP	Lugo	O Courel: de Folgoso a Boi.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 14916	ESP	Lugo	O Courel: de Folgoso a Boi.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 16173	ESP	Lugo	O Courel: Moreda.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 15572	ESP	Lugo	O Courel: Seoane: Camin Rial.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53443	ESP	Lugo	O Courel: Seoane.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53364	ESP	Lugo	O Courel: Taro Blanco.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53447	ESP	Lugo	Peites: Ribas de Sil.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53364	ESP	Lugo	Rábade.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 5917	ESP	Lugo	Rábade.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53403	ESP	Lugo	Ribas de Sil.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53421	ESP	Lugo	Vilarello: Serra dos Ancares.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 169130	ESP	Lugo	Villardiaz: A Fonsagrada.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4796	ESP	Madrid	Braojos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4800	ESP	Madrid	Buitrago.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 20766	ESP	Madrid	Cercedilla: Las Dehesas.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 199329	ESP	Madrid	Cercedilla.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4799	ESP	Madrid	Cercedilla.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4833	ESP	Madrid	Cercedilla.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 150559	ESP	Madrid	Colmenar Viejo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4801	ESP	Madrid	Dehesa de la Villa.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 143401	ESP	Madrid	El Escorial.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4834	ESP	Madrid	El Escorial.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 16285	ESP	Madrid	Manzanares El Real: La Pedriza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 52221	ESP	Madrid	Monasterio El Paular.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53431	ESP	Madrid	Montejo de la Sierra.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 550096	ESP	Madrid	Montejo de la Vega.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 16286	ESP	Madrid	Navacerrada: Puerto de los Cotos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4829	ESP	Madrid	Navacerrada.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 14334	ESP	Madrid	Pedriza del Manzanares.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2045	ESP	Madrid	Pedriza del Manzanares.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 347265	ESP	Madrid	Puente La Reja.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4832	ESP	Madrid	Robregordo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 447473	ESP	Madrid	Sierra de Guadarrama: Peñalara.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4830	ESP	Madrid	Sierra de Guadarrama: Peñalara.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 16246	ESP	Madrid	Sierra de Guadarrama: Peñalara.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4831	ESP	Madrid	Sierra de Guadarrama: Puerto Morcuera.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4825	ESP	Madrid	Sierra de Guadarrama.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4827	ESP	Madrid	Somosierra.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4828	ESP	Madrid	Somosierra.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4859	ESP	Málaga	Canillas de Albaida.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4859	ESP	Málaga	Canillas de Albaida.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 2167	ESP	Mallorca	Aumallutx.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 140963	ESP	Mallorca	Gorc Blau.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 382228	ESP	Mallorca	Gorg Blau a Cúber.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 30211	ESP	Mallorca	Gorg Blau.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 382228	ESP	Mallorca	Gorg Blau.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4863	ESP	Mallorca	Mahón.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4864	ESP	Mallorca	Mahón.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4862	ESP	Mallorca	Puig Major.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4862	ESP	Mallorca	Puig Major.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 79962	ESP	Menorca	Ferrierías: Barranco del Algendar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 225455	ESP	Menorca	Ferrierías: camino a Cala Mitjana.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 30212	ESP	Menorca	Ferrierías.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 169125	ESP	Menorca	Ferrierías.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 169125	ESP	Menorca	Ferrierías.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL. 225023	ESP	Menorca	Mahón: aledaños de Sa Mesquida.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4864	ESP	Menorca	Mahón: Fonduco.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4863	ESP	Menorca	Mahón.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4849	ESP	Menorca	Montes de Mallón.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2043	ESP	Navarra	Ancín.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26266	ESP	Navarra	Antxoriz: Esteriba.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26279	ESP	Navarra	Aranaz.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 15211	ESP	Navarra	Batzan: Urrizate.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 15182	ESP	Navarra	Batzan: Col. de Elorrietra.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 91377	ESP	Navarra	Batzan: Puerto de Velate.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 91378	ESP	Navarra	Batzan: Puerto de Velate.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26270	ESP	Navarra	Batzan.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26289	ESP	Navarra	Bera.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2042	ESP	Navarra	Cabredo: Loma Colorada.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 91376	ESP	Navarra	Ergoyena: Monte Beriain.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26269	ESP	Navarra	Erro: Espinal.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 15170	ESP	Navarra	Esteribar: Lohiluz: Peña de los Generales.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 21696	ESP	Navarra	Esteribar: Lohiluz: Peña de los Generales.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26273	ESP	Navarra	Goizueta: Artikutza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26274	ESP	Navarra	Goizueta: Artikutza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26275	ESP	Navarra	Goizueta: Artikutza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26276	ESP	Navarra	Goizueta: Artikutza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26280	ESP	Navarra	Goizueta: Artikutza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26283	ESP	Navarra	Goizueta: Artikutza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26284	ESP	Navarra	Goizueta: Artikutza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26285	ESP	Navarra	Goizueta: Artikutza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 35720	ESP	Navarra	Huarte-Arakil: subida a Beriain.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26271	ESP	Navarra	Lakora.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26281	ESP	Navarra	Lesaka.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26268	ESP	Navarra	Mendigil: Oloriz.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 91375	ESP	Navarra	Olza: Peña Echaauri.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2040	ESP	Navarra	Toralba del Río: Mataverde: Otiñano.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2038	ESP	Navarra	Toralba del Río: Peña de la Concepción.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26272	ESP	Navarra	Toralba del Río: Sierra de Kodes.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 35682	ESP	Navarra	Ubago: Mendaza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 35683	ESP	Navarra	Ubago: Mendaza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26267	ESP	Navarra	Urroz de Santesteban.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 15661	ESP	Navarra	Valle del Roncal: Puerto de Arlás.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 16223	ESP	Navarra	Valle del Roncal: Puerto de Arlás.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53435	ESP	Ourense	A Peroxa: Os Peares.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 23260	ESP	Ourense	Camporrairo: Sober.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 33845	ESP	Ourense	Carballada de Valdeorras: cerca de Riodolas.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 16332	ESP	Ourense	Carballada de Valdeorras: Fonte da Cova.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 16274	ESP	Ourense	Carballada de Valdeorras: principio del camino entre el Refugio y Pena Trevinca.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 45900	ESP	Ourense	Chandrea de Queixa.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 45882	ESP	Ourense	Corrainzas: Montederramo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 64553	ESP	Ourense	Lobios.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 64568	ESP	Ourense	Lobios.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 65880	ESP	Ourense	Lobios.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 20954	ESP	Ourense	Parada de Sil.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 45514	ESP	Ourense	Pereiro de Aguiar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53422	ESP	Ourense	Rubiá: Covas.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 20469	ESP	Ourense	Sainza: A Limia.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 30352	ESP	Ourense	Sainza: Rairiz de Veiga.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53412	ESP	Ourense	Trasigreja: Vilardevós.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum/A. aristatum</i>	MA 171579	ESP	Oviedo	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 20873	ESP	Oviedo	Arcenorio.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 20876	ESP	Oviedo	Arcenorio.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 20877	ESP	Oviedo	Arcenorio.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 20878	ESP	Oviedo	Arcenorio.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 20896	ESP	Oviedo	Arcenorio.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 20970	ESP	Oviedo	Arcenorio.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 20971	ESP	Oviedo	Arcenorio.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 20973	ESP	Oviedo	Arcenorio.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 20992	ESP	Oviedo	Arcenorio.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 20994	ESP	Oviedo	Arcenorio.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 20995	ESP	Oviedo	Arcenorio.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 20998	ESP	Oviedo	Arcenorio.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 21001	ESP	Oviedo	Arcenorio.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 21008	ESP	Oviedo	Arcenorio.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 21047	ESP	Oviedo	Arcenorio.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 20095	ESP	Oviedo	Bajo Nalón: Saucedas.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 20096	ESP	Oviedo	Bajo Nalón: Saucedas.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 23586	ESP	Oviedo	Barcia: Luarca.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53441	ESP	Oviedo	Cabrates.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 6619	ESP	Oviedo	Camino de Foceya.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 30514	ESP	Oviedo	Cangas de Onís: Cebia.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 32552	ESP	Oviedo	Cangas de Onís: Margolles: El Barrial.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 25557	ESP	Oviedo	Cangas de Onís: Margolles: La Cruz.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 26588	ESP	Oviedo	Cangas de Onís: Margolles: La Cruz.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 50234	ESP	Oviedo	Cangas de Onís: Margolles.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum/A. aristatum</i>	MA 622513	ESP	Oviedo	Ceredo: Degaña.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 33226	ESP	Oviedo	Grado: Acebedo.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 33225	ESP	Oviedo	Grado: Agiera.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum/A. aristatum</i>	MA 201466	ESP	Oviedo	La Bobia.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum/A. aristatum</i>	MA 201467	ESP	Oviedo	La Bobia.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 28360	ESP	Oviedo	Ladera SE del Monte Naranco.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 790177	ESP	Oviedo	Lena: Tuiza de Arriba: Peña Ubiña
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 11809	ESP	Oviedo	Luarca: Canero: camino a Argumoso.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 835101	ESP	Oviedo	Pr. Nueva
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 15281	ESP	Oviedo	Proaza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 16113	ESP	Oviedo	Proaza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 25439	ESP	Oviedo	Reres: Caso.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 25440	ESP	Oviedo	Reres: Landa Alta.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 11292	ESP	Oviedo	Somiedo: Coto de Buenamadre.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 11291	ESP	Oviedo	Somiedo: Puerto de Torrestío.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 11293	ESP	Oviedo	Somiedo: Subida a Valle de Lago desde Urria.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 23616	ESP	Oviedo	Subida a La Vega de Brañagallones.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 6621	ESP	Oviedo	Teverga: Puerto Ventana.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 15345	ESP	Oviedo	Teverga: Subida a Puerto Ventana.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 15383	ESP	Oviedo	Teverga: Subida a Puerto Ventana.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LISI 544/2006	ESP	Oviedo	Teverga: Subida a Puerto Ventana.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 6616	ESP	Oviedo	Teverga.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 6620	ESP	Oviedo	Teverga.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 1874	ESP	Palencia	Carrión de los Condes.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 622511	ESP	Palencia	Sierra de Peña Labra.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 1851/3	ESP	Pontevedra	Arbo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 19970	ESP	Pontevedra	As Eiras.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 33670	ESP	Pontevedra	Bueu: Illa de Ons.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 6342	ESP	Pontevedra	Cuntis: Monte Xesteiras.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 32468	ESP	Pontevedra	Foracarei: Serra do Candán.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 20286	ESP	Pontevedra	Lourizán.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53434	ESP	Pontevedra	Matamá.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 13222	ESP	Pontevedra	Merza: Río Deza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53457	ESP	Pontevedra	Pena do Coiro: Cangas do Morrazo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 27710/1	ESP	Pontevedra	Salvaterra do Miño: Corzáns.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 27710/2	ESP	Pontevedra	Salvaterra do Miño: Corzáns.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 31668	ESP	Pontevedra	Tui: Monte Aloia.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 519048	ESP	Salamanca	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 71055	ESP	Salamanca	Béjar: Puerto de Vallejera.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4809	ESP	Salamanca	Carretera de Salamanca: La Alberca.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 519048	ESP	Salamanca	Lineares de Riofrío.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 784256	ESP	Salamanca	Puerto de Béjar: colonia de la estación.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 196547	ESP	Salamanca	San Esteban de La Sierra.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 53391	ESP	Salamanca	Sierra de Francia.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 805932	ESP	Salamanca	Sierra de Gredos: Hoyos del Espino.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 805932	ESP	Salamanca	Sierra de Gredos: Hoyos del Espino.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 5924	ESP	San Sebastián	Altzaina: Ibai Ertzean: Zeláia.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 5920	ESP	San Sebastián	Azkoitia.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26286	ESP	San Sebastián	Irún: Isla de los Faisanes.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26278	ESP	San Sebastián	Irún: Meaka.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26277	ESP	San Sebastián	Irún: Urdambia.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26282	ESP	San Sebastián	Irún: Urdambia.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 5922	ESP	San Sebastián	Oartzun: cabecera del río Oiartzun.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26287	ESP	San Sebastián	Pasai Domibane.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 26288	ESP	San Sebastián	Pasai Domibane.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 1920	ESP	Santander	Barreda: Torrelavega.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 1198	ESP	Santander	Bores: Vega de Liébana.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 751	ESP	Santander	Camaleño.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 951	ESP	Santander	Camaleño.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 938	ESP	Santander	Espinama: Camaleño.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 870	ESP	Santander	Lebeña: Cillorigo de Liébana.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	FCO 14308	ESP	Santander	Macizo Central de Picos de Europa: Lagos de Lloroza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 24550	ESP	Santander	Puerto de Pozazal
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 6097	ESP	Santander	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 785211	ESP	Segovia	Aldealengua de Pedraza: Puerto de Navafría.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 785214	ESP	Segovia	Aldealengua de Pedraza: Puerto de Navafría.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SALA 40699	ESP	Segovia	Cerezo de Arriba: La Pinilla
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 567304	ESP	Segovia	Cerezo de Arriba: La Pinilla.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 569141	ESP	Segovia	Cerezo de Arriba.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 755389	ESP	Segovia	Cuellar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 196546	ESP	Segovia	La Granja.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 785212	ESP	Segovia	La Granja.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 15329	ESP	Segovia	La Granja.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SALA 40506	ESP	Segovia	Matandrino.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 783167	ESP	Segovia	Navafría.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 783168	ESP	Segovia	Pedraza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SALA 40700	ESP	Segovia	Prádena.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4855	ESP	Sevilla	Dehesas de Sevilla.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 15415	ESP	Sevilla	Entre Alcalá del Río y Burguillos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 15328	ESP	Sevilla	Entre Juan Antón y El Madroño.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 182625	ESP	Soria	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 52211	ESP	Soria	Cidones: embalse de La Cuerda del Pozo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 94825	ESP	Soria	Dehesa de Vallejo del Rey.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4812	ESP	Soria	El Rasillo de Cameros.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 38610	ESP	Soria	Picos de Urbión: hacia la Cima del Pico Zorraquín.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 182625	ESP	Soria	Puerto del Madero.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 712004	ESP	Soria	Ucero.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> / <i>A. aristatum</i>	MA 362357	ESP	Soria	Villaciervos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 362346	ESP	Soria	Vinuesa.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 825658	ESP	Soria	Vinuesa.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 626796	ESP	Tarragona	Fredes: La Mola del Boix.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 626796	ESP	Tarragona	Fredes: La Mola del Boix.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 8624	ESP	Tarragona	La Sénia.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 42513	ESP	Tarragona	Prades: Tossal de La Baltasana.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 949	ESP	Tarragona	Prades: Tossal de La Baltasana.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 115163	ESP	Tarragona	Puerto Tortora.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SANT 52212	ESP	Teruel	Albarracín.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 6773	ESP	Teruel	Barranco de Los Paraisos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 166512	ESP	Teruel	Blancas.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 80885	ESP	Teruel	Cantavieja: Puerto de La Tarayuela.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	SEV 6098	ESP	Teruel	Carretera de Orihuela de Albarracín.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 63148	ESP	Teruel	Peñarroyas: Montalbán.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 120726	ESP	Teruel	Sierra de Javalambre.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 182307	ESP	Teruel	Torres de Albarracín: Monte de La Roza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 56216	ESP	Teruel	Valdeucena: Fuente Buena.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 115158	ESP	Teruel	Valdelinares.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 1246	ESP	Teruel	Valdelinares.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 2341	ESP	Teruel	Valdelinares.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 201461	ESP	Toledo	Los Yébenes: Quintos de Mora.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 201461	ESP	Toledo	Los Yébenes: Quintos de Mora.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 549252	ESP	Toledo	Navahermosa: Sierra Fría.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 113783	ESP	Toledo	Navamorcuende: Real de San Vicente.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 113783	ESP	Toledo	Navamorcuende: Real de San Vicente.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 6095	ESP	Toledo	Talavera de la Reina.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 222055	ESP	Valencia	Castielfabib: Racó D'Ademús: Monte El Rodeno.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 333858	ESP	Valencia	Castielfabib.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 115150	ESP	Valencia	Castielfabib.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>odoratum</i>	VAL 10043	ESP	Valencia	La Muela: Alpuente: Fuente Roya.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 183708	ESP	Valladolid	Olmedo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2051	ESP	Vitoria	Altube: Caserío La Pita.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2066	ESP	Vitoria	Altube.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2053	ESP	Vitoria	Arceniega.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2054	ESP	Vitoria	Arrep.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2061	ESP	Vitoria	Cervera.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2055	ESP	Vitoria	Eivillar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 76928	ESP	Vitoria	Eskibel: Cerro del Castillo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2056	ESP	Vitoria	Fontecha: Lantarón.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2068	ESP	Vitoria	Gorbea: Zubialde.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2039	ESP	Vitoria	Lagran.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2057	ESP	Vitoria	Landeta: Monte Calarraga.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2058	ESP	Vitoria	Lukiano: Zuia.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2063	ESP	Vitoria	Marieta.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2052	ESP	Vitoria	Murga.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2067	ESP	Vitoria	Murua.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2069	ESP	Vitoria	Murua.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2059	ESP	Vitoria	Okina.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2062	ESP	Vitoria	Pipaón.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2064	ESP	Vitoria	Puerto Azaceta.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 15869	ESP	Vitoria	Quintana.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2044	ESP	Vitoria	Sobron: Lantarón.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2065	ESP	Vitoria	Ullibarri de los Olleros.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2048	ESP	Vitoria	Valdegobia.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 85544	ESP	Vitoria	Zorruga: Zuia: Barranco de Bortal.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 5919	ESP	Vizcaya	Bakio: desvío a San Juan de Gaztelugatxe.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2041	ESP	Vizcaya	Balmaseda: carretera a Amurrio.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 95328	ESP	Vizcaya	Ceanuri: Humedal de Saldropo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 5925	ESP	Vizcaya	Gernika.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2049	ESP	Vizcaya	Ixina: Gorbea.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 91383	ESP	Vizcaya	La Matanza: Trucios
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2037	ESP	Vizcaya	Leioa.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 91385	ESP	Vizcaya	Mañaria: Pista Andoan.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 5918	ESP	Vizcaya	Ranero.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2047	ESP	Vizcaya	Ubidea: Puerto de Barazar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 91384	ESP	Vizcaya	Valle de Karrantza.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 2050	ESP	Vizcaya	Villaro: Zeanuri.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 91380	ESP	Vizcaya	Zalla: Ametzaga.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 651124	ESP	Zamora	Escober de Tábara: Los Cosos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 651133	ESP	Zamora	Escober de Tábara: Los Linares.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 275378	ESP	Zamora	Sierra Secundera.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 60162	ESP	Zaragoza	Añón: Cabezo del Caiz: bajo el Collado del Muerto.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 215285	ESP	Zaragoza	Añón: El Hoyo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 64318	ESP	Zaragoza	Añón: Hoyo de Morana.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 215346	ESP	Zaragoza	Añón: La Lobera.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 1648	ESP	Zaragoza	Añón.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 220497	ESP	Zaragoza	Calatayud: Sierra de Vicor
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 215197	ESP	Zaragoza	El Frasno.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 115157	ESP	Zaragoza	Herrera de Los Navarros.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 59646	ESP	Zaragoza	Litago.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 42512	ESP	Zaragoza	Moncayo: Barranco de Castilla.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 15417	ESP	Zaragoza	Moncayo: subida al santuario.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 6094	ESP	Zaragoza	Moncayo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 60590	ESP	Zaragoza	Tarazona: El Cucharón.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 59654	ESP	Zaragoza	Trasmoz: Monte de La Mata.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 59702	ESP	Zaragoza	Trasmoz.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4860	ESP		
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 16466	FIN	Lahti	Asikkala: Virtovouri-Levonpelto Hill Area In Kalkkinen Village.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>alpinum</i> (A & D. Löve) Jones & Meldreis	LOU 17575	FIN	Northern Lapland	Utsjoki: Kistuskäidi: Jameshavdi.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 19490	FRA	Essonne	Forêt de Sénart.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 216244	FRA	Hauts-Alpes	Col du Lautaret: Glacier Combeynot.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 91379	FRA	Landes	Seignosse: L'Etang Blanc.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 23106	FRA	Lot	Les Guilleries.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 216238	FRA	Lot-et-Garonne	Sos.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 15539	FRA	Pyrénées-Atlantiques	Salies-de-Béarn: entre Lartien y Pont de la Barthe.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 216240	GBR	Dorset	Corfe Castle Area.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 216239	GBR	Gloucestershire	Daglingworth Rectory.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 216241	GBR	Kent	Beckenham.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 216242	GBR	Oxfordshire	Near Tackley Heath.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 23769	GBR	Oxfordshire	Shotover Hill.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	JBA 23769	GBR	Oxfordshire	Shotover Hill.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 233898	MAR	Alhucemas	Alhucemas: entre Tleta Ketama y Mont Tidighine.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 233899	MAR	Alhucemas	Alhucemas: entre Tleta Ketama y Mont Tidighine.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 233899	MAR	Alhucemas	Alhucemas: entre Tleta Ketama y Mont Tidighine.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	UTAD 18331	MAR	Chefchaouen	Entre Bab Berret y Ketama.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 12444	MAR	Ifrane	Atlas Medio: entre Azrou y Timahdite.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 12444	MAR	Ifrane	Atlas Medio: entre Azrou y Timahdite.
<i>A. odoratum</i>	<i>Anthoxanthum</i> sp.	SEV 275379	MAR	Ifrane	Atlas Medio: entre Azrou y Timahdite.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>macranthum</i> corrig. a <i>A. odoratum</i> por Valdés	SEV 246612	MAR	Larache	Entre Larache y Ksar-El-Kebir.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>macranthum</i> corrig. a <i>A. odoratum</i> por Valdés	SEV 233897	MAR	Taza	P.N. de Tazekka: cima de Mt. Tazekka.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>macranthum</i> corrig. a <i>A. odoratum</i> por Valdés	SEV 233894	MAR	Taza	P.N. de Tazekka: entrada.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>macranthum</i> corrig. a <i>A. odoratum</i> por Valdés	SEV 233895	MAR	Taza	P.N. de Tazekka: entrada.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>macranthum</i> corrig. a <i>A. odoratum</i> por Valdés	SEV 233896	MAR	Taza	P.N. de Tazekka: entrada.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>macranthum</i> corrig. a <i>A. odoratum</i> por Valdés	SEV 233894	MAR	Taza	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>macranthum</i> corrig. a <i>A. odoratum</i> por Valdés	SEV 233894	MAR	Taza	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>macranthum</i> corrig. a <i>A. odoratum</i> por Valdés	SEV 233895	MAR	Taza	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>macranthum</i> corrig. a <i>A. odoratum</i> por Valdés	SEV 233895	MAR	Taza	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>macranthum</i> corrig. a <i>A. odoratum</i> por Valdés	SEV 233897	MAR	Taza	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> subsp. <i>macranthum</i> corrig. a <i>A. odoratum</i> por Valdés	SEV 246613	MAR	Tetuán	Souk El Arba de Beni Hassam: vertiente occidental del Jbel Bou Hassim.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 246613	MAR	Tetuán	Souk El Arba de Beni Hassam: vertiente occidental del Jbel Bou Hassim.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 30209	MAR	Tetuán	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 30213	MAR	Tetuán	

Especie	Identificación anterior	N.º herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 30215	MAR		
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LISI 7581/1940	POR	Alto Alentejo	Elvas.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 232756	POR	Alto Alentejo	San Mamede: Repetidor de televisión.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 183845	POR	Beira Alta	Cerca de Leomie: Quintas de Alvite.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LISI 56932/1999	POR	Beira Alta	Guarda: Adão: S. Pedro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LISI 56932/1999	POR	Beira Alta	Guarda: Adão: S. Pedro.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LISI 56935/1999	POR	Beira Alta	Sabugal: Quadrazais.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ELVE 1424	POR	Beira Alta	Serra da Estrela: carretera do Poço do Inferno.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 187305	POR	Beira Alta	Serra da Estrela: carretera do Poço do Inferno.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 284491	POR	Beira Alta	Serra da Estrela: carretera do Poço do Inferno.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 284492	POR	Beira Alta	Serra da Estrela: carretera do Poço do Inferno.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. arislatum</i>	ELVE 1421	POR	Beira Alta	Serra da Estrela: Vale do Conde.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LISI 56930/1999	POR	Beira Baixa	Fundão: Alcaide: vertente oriental do Cabeço de S. Macário.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LISI 56936/1999	POR	Beira Baixa	Penamacor: Meimão: Vale da Moeda.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	PO 7397	POR	Beira Litoral	Caramulinho.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	PO 6096	POR	Douro Litoral	Amarante.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	PO 26669	POR	Douro Litoral	Barcelos: Uxa: Vieiros.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	PO 28456	POR	Douro Litoral	Gondomar: Ataões.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	PO 28671	POR	Douro Litoral	Gondomar: Foz de Sousa
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ELVE 25615	POR	Douro Litoral	Leça da Palmeira: Boa Nova: Baixa Húmida: Barreta.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 284495	POR	Douro Litoral	Leça da Palmeira.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	PO 6095	POR	Douro Litoral	Matosinhos: Santa Cruz do Bispo: Lomba.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	PO 28670	POR	Douro Litoral	Porto: Maia: Moreira.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	PO 642	POR	Douro Litoral	Valongo: Alfena.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	PO 20992	POR	Douro Litoral	Vilanova de Gaia: Praia de Salgueiros.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	PO 3535	POR	Douro Litoral	Vilanova de Gaia: Quebrantões.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum/A. maderense</i>	MA 655271	POR	Madeira	Pico Avieiro: borde del camino.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 824580	POR	Minho	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. annarium</i>	LISI 50511/1999	POR	Minho	Arcos de Valdevez: Cabreiro: Val Médio do rio Ramiscal.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 820062	POR	Minho	Braga: Povoia do Lanhoso: Calvas.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LISI 56933/1999	POR	Minho	Braga: Santa Maria do Alto.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	UTAD 16261	POR	Minho	Chaves: França.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ELVE 25289	POR	Minho	Fafe: Lameira: Mouta das Regadas: Carvalhal da Cerdeira.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 284496	POR	Minho	Fafe.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 768539	POR	Minho	Figueiredo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	PO 28667	POR	Minho	Melgaço: Lamas de Mouros.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 232738	POR	Minho	Peneda.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LISI 56927/1999	POR	Minho	Serra Amarela.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LISI 56931/1999	POR	Minho	Serra da Peneda: Corgas de Masanca.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LISI 56928/1999	POR	Minho	Serra do Gerês: entre Preguiça e Lages.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ELVE 9437	POR	Minho	Serra do Gerês: Pala Ferreira: Carga da Peixa Ferreira.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	PO 56979	POR	Minho	Serra do Gerês: Rio Caldo: Ponte da Seara.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 284494	POR	Minho	Serra do Gerês.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4781	POR	Minho	Torra da Barca.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 89057	POR	Minho	Vila Nova da Cerveira: Gondarém: entre Estalagem Boega y Calvario.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 825673	POR	Trás os Montes	
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	UTAD 16262	POR	Trás os Montes	Alijó: Carião.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	ELVE 4826	POR	Trás os Montes	Alto Douro: Vila Panea de Aguiar: Carvalhal.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. amarum</i>	LSI 50513/1999	POR	Trás os Montes	Bragança: França.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. amarum</i>	LSI 50513/1999	POR	Trás os Montes	Bragança: França.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. amarum</i>	LSI 50513/1999	POR	Trás os Montes	Bragança: França.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 823723	POR	Trás os Montes	Bragança: Serra da Nogueira.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LSI 56934/1999	POR	Trás os Montes	Chaves: Sarmatoes: Palas.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. amarum</i> corrig. a <i>A. odoratum</i> por J. de V. (1952)	LSI 56929/1999	POR	Trás os Montes	Felgueiras: Torre de Moncorvo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. amarum</i> corrig. a <i>A. odoratum</i> por J. de V. (1952)	LSI 56929/1999	POR	Trás os Montes	Felgueiras: Torre de Moncorvo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	UTAD 5628	POR	Trás os Montes	Gralhas-Montalegre: junto a Ribeiro de Meixedo.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	UTAD 16259	POR	Trás os Montes	Macedo de Cavaleiros: Montezinho.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	UTAD 5627	POR	Trás os Montes	Padroso-Montalegre: Lamas.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 809739	POR	Trás os Montes	Vila Real: Chaves.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	UTAD 16260	POR	Trás os Montes	Vila Real: Quinta dos Prados.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 284493	POR	Trás os Montes	Vila Real: Vila Pouca de Aguiar.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 825116	POR	Trás os Montes	Vilareal: Mt. Alegre.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 30207	RUS	Distrito Central	Moscú.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	GDA 30208	RUS	Distrito Central	Moscú.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 1849/1			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 1849/2			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 1849/3			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 1849/4			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 1849/5			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	LOU 1850/1			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> forma <i>villosum</i>	LOU 1850/2			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> forma <i>villosum</i>	LOU 1850/3			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> forma <i>villosum</i>	LOU 1851/1			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> forma <i>villosum</i>	LOU 1851/2			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> forma <i>villosum</i>	LOU 1851/4			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> forma <i>villosum</i>	LOU 1851/5			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> forma <i>villosum</i>	LOU 1851/6			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> forma <i>villosum</i>	LOU 1851/7			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i> forma <i>villosum</i>	MA 196545			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 196546			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 201461			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 298537			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 382233			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 415499			

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 415499			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 428089			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 463221			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 463222			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4808			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4809			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4812			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4813			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 855808			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4856			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 218695			
<i>A. odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	VIT 91382			
Dudoso	<i>A. odoratum</i>	MA 769580	ESP	Cádiz	Castellar: Puerto de La Cotilla.
Dudoso	<i>A. odoratum</i>	MA 251666	ESP	Cádiz	Chiclana de la Frontera.
Dudoso	<i>A. odoratum</i>	MA 795563	ESP	Cádiz	Los Barrios.
Dudoso	<i>A. odoratum</i>	GDA 29162	ESP	Granada	Sierra de Baza: Prados del Rey.
Dudoso	<i>A. odoratum</i>	MA 4813	ESP	Soria	Montenegro de Cameros.
Dudoso	<i>A. ovatum</i> / <i>A. odoratum</i>	SEV 279377	ESP	Zamora	Lago de Sanabria.
Dudoso	<i>A. odoratum</i>	GDA 30214	MAR		
Dudoso	<i>A. amarum</i>	LISI 50512/1999	POR	Beira Alta	Vila Nova de Paiva.
Dudoso	<i>A. amarum</i>	LISI 50509/1999	POR	Beira Alta	Viseu: Colá: Viveiro Florestal do Vale de Cavalos.
Dudoso	<i>A. odoratum</i>	LISI 50507/1999	POR	Douro Litoral	Baião: Martirio.
Dudoso	<i>A. amarum</i>	LISI 50503/1999	POR	Trás os Montes	Lamego: Melcões.
Dudoso	<i>A. amarum</i>	LISI 50501/1999	POR	Trás os Montes	Lamego.
<i>A. ovatum</i>	<i>Anthoxanthum</i> sp.	SEV 275377	ESP	Cádiz	Alcalá de Los Gazules: El Picacho.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 11758	ESP	Cádiz	Algeciras: Carretera Forestal del Río de La Miel.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 76300	ESP	Cádiz	Algeciras: Cerro del Rayo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. por Valdés a subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11713	ESP	Cádiz	Algeciras: El Cobre.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> por Valdés	SEV 11742	ESP	Cádiz	Algeciras: El Cobre.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 76298	ESP	Cádiz	Algeciras: Sierra del Algarrobo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 76303	ESP	Cádiz	Algeciras: Sierra del Algarrobo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 76303	ESP	Cádiz	Algeciras: Sierra del Algarrobo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 186973	ESP	Cádiz	Algeciras.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 186974	ESP	Cádiz	Algeciras.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 13529	ESP	Cádiz	Algeciras.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 27847, 59685	ESP	Cádiz	Algodonales: Sierra de Lijar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 22824	ESP	Cádiz	Arcos de La Frontera: dehesas cercanas a La Fuensanta.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 22755	ESP	Cádiz	Bornos: Pantano.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11755	ESP	Cádiz	Carretera de Arcos de la Frontera a El Bosque.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 11756	ESP	Cádiz	Carretera de Arcos de la Frontera a El Bosque.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> por Valdés	MA 769580	ESP	Cádiz	Castellar: Puerto de La Cotilla.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11726	ESP	Cádiz	Chiclana: Pinar de La Dehesilla.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11738	ESP	Cádiz	Chiclana: Pinar de La Dehesilla.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	MA 201449	ESP	Cádiz	Chiclana: Pinar del Hierro.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SANT 9871	ESP	Cádiz	Chiclana: Pinar del Hierro.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11702	ESP	Cádiz	Chiclana: Pinar del Hierro.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 6099	ESP	Cádiz	Chiclana: Pinar del Hierro.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. por Valdés a subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11712	ESP	Cádiz	Chiclana: Pinare de La Barrosa.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	GDA 46588	ESP	Cádiz	Chiclana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 169129	ESP	Cádiz	Chiclana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 199327	ESP	Cádiz	Chiclana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 202443	ESP	Cádiz	Chiclana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 223975	ESP	Cádiz	Chiclana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 223982	ESP	Cádiz	Chiclana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 284486	ESP	Cádiz	Chiclana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 362361	ESP	Cádiz	Chiclana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 702607	ESP	Cádiz	Chiclana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 16066	ESP	Cádiz	Chiclana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 246147	ESP	Cádiz	Chiclana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	VIT 70358	ESP	Cádiz	Chiclana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232797	ESP	Cádiz	El Gastor: Sierra del Gastor.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232793	ESP	Cádiz	El Pantalejo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> por Valdés	SEV 11747	ESP	Cádiz	Entre Alcalá de los Gazules y Los Barrios: Puerto de La Cebada.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11748	ESP	Cádiz	Entre Alcalá de los Gazules y Los Barrios: Puerto de La Cebada.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 12437	ESP	Cádiz	Entre Alcalá de los Gazules y Los Barrios: Puerto de La Cebada.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 53879	ESP	Cádiz	Entre Chiclana y Vejer de La Frontera: Cabo Roche.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 83103	ESP	Cádiz	Entre San Roque y Almoraima: Pinar del Rey.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	JBA 216228	ESP	Cádiz	Entre Tarifa y Algeciras.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> / <i>A. aristatum</i>	MA 448277	ESP	Cádiz	Esan Roque: Finca La Alcaidesa.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 549645	ESP	Cádiz	Esan Roque: Finca La Alcaidesa.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232800	ESP	Cádiz	Grazalema: Cerro del Montón: Sierra Los Ballesteros
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232798	ESP	Cádiz	Grazalema: Corros.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232796	ESP	Cádiz	Grazalema: Loma de La Mojonera.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232818	ESP	Cádiz	Grazalema: Sierra del Endrinal: Pozo de Las Presillas.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 4728	ESP	Cádiz	Jerez.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	GDA 30217	ESP	Cádiz	La Almoraima.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> correg. por Valdés a <i>A. ovatum</i>	SEV 55670	ESP	Cádiz	Las Navas: Los Barrios.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 410281	ESP	Cádiz	Los Barrios: Alcalá de Los Gazules.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 73680	ESP	Cádiz	Los Barrios: El Tiradero.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11710	ESP	Cádiz	Los Barrios: La Granja: Sierra del Niño.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SANT 52186	ESP	Cádiz	Los Barrios: Montero del Torero.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232825	ESP	Cádiz	Los Barrios: Montero del Torero.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 12438	ESP	Cádiz	Los Barrios: Sierra del Niño.

Especie	Identificación anterior	N.º herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 201457	ESP	Cádiz	Los Barrios.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 392680	ESP	Cádiz	Los Barrios.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 392680	ESP	Cádiz	Los Barrios.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. odoratum/A. ovatum</i>	MA 795563	ESP	Cádiz	Los Barrios.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. por Valdés a subsp. <i>macranthum</i>	SEV 76302	ESP	Cádiz	Los Barrios: Sierra de La Palma.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> y <i>ovatum</i>	SEV 76297	ESP	Cádiz	Los Barrios: Sierra de La Palma. Las Zorrillas. Arroyo El Tiradero.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 75878	ESP	Cádiz	Los Barrios: Sierra de Luna.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 81673	ESP	Cádiz	Los Barrios: Sierra del Niño.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 232848	ESP	Cádiz	Medina Sidonia: Puerto de Los Reyes; márgenes del pantano de Celemin.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11703	ESP	Cádiz	Montes Propios de Jerez: Sierra de La Gallina: Casa Forestal de La Jarda.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SANT 53400	ESP	Cádiz	P.N. Los Alcornocales: Arroyo del Tiradero.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SANT 53371	ESP	Cádiz	P.N. Los Alcornocales: Cerro del Águila.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SANT 53399	ESP	Cádiz	P.N. Los Alcornocales.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 730503	ESP	Cádiz	Puerto de Gáliz.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SANT 65969	ESP	Cádiz	Puerto de Gáliz.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 584990	ESP	Cádiz	Puerto Real.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 721154	ESP	Cádiz	Puerto Real.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232790	ESP	Cádiz	San Roque: Sierra Carbonera.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 83205	ESP	Cádiz	San Roque.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 83205	ESP	Cádiz	San Roque.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 12556	ESP	Cádiz	Sierra de La Gallina: Montes Propios de Jerez.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> por Valdés	SEV 12557	ESP	Cádiz	Sierra de La Gallina: Montes Propios de Jerez.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 73685	ESP	Cádiz	Tarifa: Cerro de Los Morrones.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 73685	ESP	Cádiz	Tarifa: Cerro de Los Morrones.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 73679	ESP	Cádiz	Tarifa: Cerro de Los Morrones.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232844	ESP	Cádiz	Tarifa: Cerro de Torrejosa.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 76880	ESP	Cádiz	Tarifa: Sierra de La Plata.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 76880	ESP	Cádiz	Tarifa: Sierra de Saladavieja: Cerro Quemado.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 76789	ESP	Cádiz	Tarifa: Sierra de Saladavieja: Cerro Quemado.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 76301	ESP	Cádiz	Tarifa: Sierra de Saladavieja: El Carrascal.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 73681	ESP	Cádiz	Tarifa: Sierra de Saladavieja.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 73681	ESP	Cádiz	Tarifa: Sierra del Niño: Arroyo de Bugones: Cerro del Mirador.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 81919	ESP	Cádiz	Tarifa: Sierra del Niño: Arroyo de La Paloma.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>exertum</i>	MA 490703	ESP	Cádiz	Tarifa: Sierra del Niño: Cerro de Los Morrones.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 81674	ESP	Cádiz	Tarifa: Sierra del Niño: Cerro de Los Morrones.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	MA 490703	ESP	Cádiz	Tarifa.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 81675	ESP	Cádiz	Tarifa. Embalse de Almodóvar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232829	ESP	Cádiz	Villaluenga: Sierra Peralto.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 232858	ESP	Cádiz	Villaluenga: Sierra Peralto.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 22825	ESP	Cádiz	Villamartín: Finca La Ahumada.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232822	ESP	Cádiz	Zahara de Los Atunes.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 13530	ESP	Cádiz	Algeciras.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232795	ESP	Córdoba	Los Azahares.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	GDA 39365	ESP	Córdoba	Montoro: Los Rasos.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 81580	ESP	Huelva	Almonte: Arroyo de La Marina.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232828	ESP	Huelva	Almonte: Arroyo de La Rocina.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232827	ESP	Huelva	Almonte: Arroyo del Loro.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232837	ESP	Huelva	Almonte: El Rocío. Arroyo de La Rocina.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232788	ESP	Huelva	Almonte: entre El Cerro de Los Ansares y El Lucio del Membrillo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 251667	ESP	Huelva	Almonte: entre Rocío y Matalascañas.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 260538	ESP	Huelva	Almonte: Laguna de Rivatehillos.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 20422	ESP	Huelva	Almonte: Matalascañas.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 246149	ESP	Huelva	Almonte: Salida Hacia Hinojos.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	GDA 15074	ESP	Huelva	Almonte.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 247214	ESP	Huelva	Almonte.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 251667	ESP	Huelva	Almonte.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 362372	ESP	Huelva	Almonte.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 4722	ESP	Huelva	Almonte.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 4722	ESP	Huelva	Almonte.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 772251	ESP	Huelva	Almonte.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. por Valdés a subsp. <i>ovatum</i>	SEV 53880	ESP	Huelva	Almonte.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 260534	ESP	Huelva	Camino de Moguer.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 260535	ESP	Huelva	Camino de Moguer.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232791	ESP	Huelva	Carretera de Mazagón a Matalascañas
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	MA 642813	ESP	Huelva	Cartaya: Laguna de Las Borreras.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 4720	ESP	Huelva	Cartaya.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 4720	ESP	Huelva	Cartaya.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 642813	ESP	Huelva	Cartaya.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 167085	ESP	Huelva	Cultivo Jardín Botánico.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11699	ESP	Huelva	Entre Almonte y El Rocío.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11701	ESP	Huelva	Entre Almonte y El Rocío.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232839	ESP	Huelva	Entre Almonte y El Rocío.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 56627	ESP	Huelva	Entre El Abalorio y Mazagón, cerca de la Playa del Oro.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	MA 548426	ESP	Huelva	Entre El Abalorio y Mazagón, cerca de la Playa del Oro.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 548426	ESP	Huelva	Entre El Abalorio y Mazagón.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 53878	ESP	Huelva	Entre Hinojos y Almonte.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232838	ESP	Huelva	Entre Palos y Mazagón: Laguna de las Madres.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 36354	ESP	Huelva	Entre Venta del Cruce y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232832	ESP	Huelva	Hinojos: Coto del Rey.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 126319	ESP	Huelva	Hinojos: Dehesa de Garruchera.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 130195	ESP	Huelva	Hinojos: Dehesa de Propios.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 130196	ESP	Huelva	Hinojos: Dehesa de Propios.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11757	ESP	Huelva	Hinojos: Las Palomas.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232835	ESP	Huelva	Hinojos: Melo.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 244336	ESP	Huelva	Hinojos.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 244342	ESP	Huelva	Hinojos.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 244433	ESP	Huelva	Hinojos.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232821	ESP	Huelva	La Dehesilla.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 260540	ESP	Huelva	La Pardilla.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 4721	ESP	Huelva	Lepe: Alcornocal.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232836	ESP	Huelva	Marisma del Río Odiel: isla de En Medio
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232824	ESP	Huelva	Mazagón: Laguna de Las Madres.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232789	ESP	Huelva	Mazagón: Laguna de Las Pozas.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 447927	ESP	Huelva	Mazagón.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232823	ESP	Huelva	Mazagón.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 4723	ESP	Huelva	Moguer.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 4723	ESP	Huelva	Moguer.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11705	ESP	Huelva	Monasterio de La Rábida.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 447926	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: alrededores del Caño Fuente del Duque.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11725	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: alrededores del Palacio.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11725	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: alrededores del Palacio.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 11740	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: alrededores del Palacio.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 11721	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: bordes de la Marisma.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> /A. <i>odoratum</i>	MA 549607	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño del Moral.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> /A. <i>odoratum</i>	MA 549607	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño del Moral.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> /A. <i>odoratum</i>	MA 549607	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño del Moral.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 447929	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño del Moral.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SANT 53357	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño del Tío Antoñito.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SANT 53384	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño del Tío Antoñito.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 11743	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño del Tío Antoñito.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 11744	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño del Tío Antoñito.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 18366	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño del Tío Antoñito.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	MA 201455	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño Fuente del Duque.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 447919	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño Fuente del Duque.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 447926	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño Fuente del Duque.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 11717	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño Fuente del Duque.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11759	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño Fuente del Duque.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11764	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño Fuente del Duque.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> por Valdés	SEV 18453	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño Fuente del Duque.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> por Valdés	SEV 18453	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño Fuente del Duque.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> por Valdés	SEV 18453	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño Fuente del Duque.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 39958	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño Fuente del Duque.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 251662	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: cerca de Laguna del Taraja.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 11761	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: cerca del Palacio: borde de la marisma.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> por Valdés	SEV 11760	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: cerca del Palacio.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> /A. <i>odoratum</i>	MA 549322	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Corchuelo.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> /A. odoratum	MA 549322	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Corchuelo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> /A. odoratum	MA 549322	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Corchuelo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 194197	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SANT 53344	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SANT 53379	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 11716	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11720	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11731	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11732	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 11746	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 11749	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 11751	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 11751	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 11752	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 11752	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> por Valdés	SEV 11753	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 12408	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 17647	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 17647	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) Presl. var. <i>bulbosum</i> (Wild.) Spenn. correg. a <i>Anthoxanthum aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i> Valdés (rev. C. Romero, 1981)	SEV 17647-1	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) Presl. var. <i>bulbosum</i> (Wild.) Spenn. correg. a <i>Anthoxanthum aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i> Valdés (rev. C. Romero, 1981)	SEV 17647-1, 3	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) Presl. var. <i>bulbosum</i> (Wild.) Spenn. correg. a <i>Anthoxanthum aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i> Valdés (rev. C. Romero, 1981)	SEV 17647-2	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) Presl. var. <i>bulbosum</i> (Wild.) Spenn. correg. a <i>Anthoxanthum aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i> Valdés (rev. C. Romero, 1981)	SEV 17647-3	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) Presl. var. <i>bulbosum</i> (Wild.) Spenn. correg. a <i>Anthoxanthum aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i> Valdés (rev. C. Romero, 1981)	SEV 17647-4	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 260537	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 36345	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 36346	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 36348	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 246145	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Rocío: carretera de Matalascañas.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 257112	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Rocío: finca El Rincón.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11766	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: entre Caño Fuente del Duque y Chorrillo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> por Valdés	SEV 11754	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: entre Caño Fuente del Duque y Pinar de San Agustín.

Especie	Identificación anterior	N.º herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 232846	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: entre El Cerro de Los Ánsares y El Lucio del Membrillo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 12406	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: entre El Rocío y Matalascañas.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 12407	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: entre El Rocío y Matalascañas.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 36350	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: entre El Rocío y Matalascañas.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> por Valdés	SEV 20357	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Laboratorio L. Biaggi.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 20357	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Laboratorio L. Biaggi.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> por Valdés	SEV 22827	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Laguna de Santa Olalla.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SANT 52184	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Laguna de Santa Olalla.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SANT 53383	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Laguna de Santa Olalla.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11763	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Laguna de Santa Olalla.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11718	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Laguna de Santa Olalla.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 246150	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Laguna del Sopotón.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 61116	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Laguna del Taraje.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 61116	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Laguna del Taraje.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 260533	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Las Beles.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. macranthum</i>	MA 251668	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Lucio del Membrillo.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 116711	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Marisma.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	JBA 20950	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Marismas de El Rocío.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	JBA 216227	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Marismas de El Rocío.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 247213	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Marismas de El Rocío.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 247213	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Marismas de El Rocío.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. macranthum</i>	MA 247214	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Marismas de El Rocío.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 362348	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Marismas de El Rocío.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. macranthum</i>	MA 362348	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Marismas de El Rocío.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 77921	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Marismas de El Rocío.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 77921	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Marismas de El Rocío.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 77922	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Marismas de El Rocío.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	MA 447876	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Nava del Marqués.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SANT 52180	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Navazo de Toro.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11730	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Navazo del Toro.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 104596	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Palacio del Acebrón.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 104596	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Palacio del Acebrón.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 104596	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Palacio del Acebrón.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SANT 53378	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Pinar de El Acebuche.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11727	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Pinar de San Agustín.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SANT 52183	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Pinar de San Agustín.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> por Valdés	SEV 11750	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Pinar de San Agustín.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 362372	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Talavera y Valdés.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	LOU 04553	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 177950	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 177950	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SANT 53370	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 11719	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11728	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 11729	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11733	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 11745	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11762	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 12400	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 12401	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 12402	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232833	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>Anthoxanthum</i> sp.	SEV 242095	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 260536	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 36351	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 36352	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 36353	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 549342	ESP	Huelva	P.N. de Doñana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 11765	ESP	Huelva	Playa del Rompido.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232842	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño Fuente del Duque.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 4727	ESP	Málaga	Atajate.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 268804	ESP	Málaga	Benarrabá.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 460571	ESP	Málaga	Casa Bermeja.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 460867	ESP	Málaga	Cortes de La Fra: Cerro del Rubio.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 460867	ESP	Málaga	Cortes de La Frontera: Cerro del Rubio.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 460867	ESP	Málaga	Cortes de La Frontera: Cerro del Rubio.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> por Valdés	SEV 232847	ESP	Málaga	Cortes de La Frontera: Cerro del Rubio.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 246144	ESP	Málaga	Entre Ardales y El Burgo: Sierra de Alcaparain: Cerro El Gollino.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 789394	ESP	Málaga	Igualeja.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232841	ESP	Málaga	Júzcar: Arroyo Blanco.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232843	ESP	Málaga	Júzcar: Arroyo Blanco.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 4724	ESP	Málaga	Manilva.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 4724	ESP	Málaga	Manilva.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 789409	ESP	Málaga	Marbella: Linarejos: Las Chapas.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232826	ESP	Málaga	Playas de Casares.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 460868	ESP	Málaga	Ronda de Los Alcornocales.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> /A. <i>aristatum</i>	MA 470868	ESP	Málaga	Ronda de Los Alcornocales.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232799	ESP	Málaga	Ronda de Los Alcornocales.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232831	ESP	Málaga	Sierra de Las Nieves.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 246143	ESP	Málaga	Sierra de Parda de Tolox.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SANT 65973	ESP	Sevilla	Alcalá de Guadaíra: El Gandul
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	MA 201456	ESP	Sevilla	Aznalcar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 201456	ESP	Sevilla	Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 84289	ESP	Sevilla	Aznalcázar.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11722	ESP	Sevilla	Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232794	ESP	Sevilla	Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11723	ESP	Sevilla	Bollullos de La Mitación.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	MA 4855	ESP	Sevilla	Dehesas de Sevilla.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SANT 55932	ESP	Sevilla	Dos Hermanas: Campus de la Universidad Pablo de Olavide.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 201450	ESP	Sevilla	Dos Hermanas: Isla Menor.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 11715	ESP	Sevilla	Dos Hermanas: Isla Menor.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 11734	ESP	Sevilla	Dos Hermanas: Isla Menor.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>exertum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	MA 201450	ESP	Sevilla	Dos Hermanas: Isla Menor.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 20421	ESP	Sevilla	El Ronquillo: Pantano de La Minilla.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11708	ESP	Sevilla	Entre Bollullos de la Mitación y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 12439	ESP	Sevilla	Entre Bollullos de la Mitación y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 246148	ESP	Sevilla	Entre Bollullos de la Mitación y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 11741	ESP	Sevilla	Entre Carmona y La Luisiana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 246146	ESP	Sevilla	Entre Carmona y La Luisiana.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232830	ESP	Sevilla	Entre El Arahah y Paradas.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 201453	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 201454	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11700	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11707	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11709	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 11714	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11735	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i>	SEV 12440	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> correg. a var. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 12441	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 20356	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	MA 201454	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	MA 201453	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 12389	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 12390	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 12391	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>exertum</i>	SEV 12392	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 12393	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 12394	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>exertum</i>	SEV 12395	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>exertum</i>	SEV 12396	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>exertum</i>	SEV 12397	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>exertum</i>	SEV 36347	ESP	Sevilla	Entre La Puebla del Río y Aznalcázar.
<i>A. ovatum</i>	<i>Anthoxanthum</i> sp.	SEV 243196	ESP	Sevilla	Fuentes de Andalucía.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 4726	ESP	Sevilla	Paradas.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 11724	ESP	Sevilla	Puebla de Cazalla.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 105798	ESP	Sevilla	Puebla del Río: Venta del Cruce: Cortijo "Los Pobres"

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232816	ESP	Sevilla	Puebla del Río: Venta del Cruce.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232817	ESP	Sevilla	Puebla del Río: Venta del Cruce.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>exertum</i>	SEV 36349	ESP	Sevilla	Puebla del Río: Venta del Cruce.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 4726	ESP	Sevilla	Sevilla: Paradas.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 4725	ESP	Sevilla	Sevilla.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232819	ESP	Sevilla	Universidad Laboral.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232834	ESP	Sevilla	Venta del Cruce.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232840	ESP	Sevilla	Venta del Cruce.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 4729	ESP	Sevilla	Vereda dos Hermanas.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 4725	ESP	Sevilla	
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 232820	MAR		Bosque de Mamora: Sidi-A'mira.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SEV 246152	MAR		Chefchaouen: Bab Taza: cumbre meridional del Jbel Khizana sobre Bab el Karn.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 246611	MAR		Chefchaouen: Bab Taza: cumbre meridional del Jbel Khizana sobre Bab el Karn.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> subsp. <i>macranthum</i> por Valdés	SEV 11739	MAR		Entre Rabat y Tifet: bosque de Mamora.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 233893	MAR		Kenitra: de Sidi Yahya du Rharb al bosque de Mamora.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 246151	MAR		De Taza a Bab-Azhar.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 246614	MAR		Titt'Aouen: Fnidek.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 246615	MAR		Titt'Aouen: Fnidek.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>ovatum</i>	SEV 246616	MAR		Titt'Aouen: Fnidek.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	GDA 30216	MAR		
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	GDA 30218	MAR		
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> por Franco & Rocha Alfonso (1997)	LISI 50585/1999	POR	Algarve	Tavira: Torre de Ares.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> por Franco & Rocha Alfonso (1997)	LISI 50585/1999	POR	Algarve	Tavira: Torre de Ares.
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 183713			
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 223979			
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 223980			
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 223981			
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 223981			
<i>A. ovatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 573226			
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 91374	BEL	Limburg	Tessenderlo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 64452	ESP	A Coruña	As Pontes: Escombrera exterior de la mina.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 24769	ESP	A Coruña	Carballedo: Oleiros: Touza-Bocele.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 36449	ESP	A Coruña	Carnota: Lariño.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 36450	ESP	A Coruña	Carnota: Montes do Pindo: Camiño de Pena Lonca.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LOU 23311	ESP	A Coruña	Carnota: por debajo de San Cibrán.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 32522	ESP	A Coruña	Carnota: por debajo de San Cibrán.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 36445	ESP	A Coruña	Carnota: por debajo de San Cibrán.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 36444	ESP	A Coruña	Carnota: San Cibrán: proximidades del río Vadebois.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 36443	ESP	A Coruña	Carnota: San Cibrán.

Especie	Identificación anterior	N.º herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 46941	ESP	A Coruña	Cospiteo: Feira do Monte.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 55503	ESP	A Coruña	Cuenca del río Deo (Alto Mandeo).
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 50727	ESP	A Coruña	Ferrol: Domiños: Monte da Cha.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 47708	ESP	A Coruña	Ferrol: Domiños: Prioriño.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 37860	ESP	A Coruña	Ferrol: San Cristovo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 52196	ESP	A Coruña	Ferrol: San Cristovo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 32870	ESP	A Coruña	Ferrol: San Felipe.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 47704	ESP	A Coruña	Ferrol: San Felipe.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 50728	ESP	A Coruña	Ferrol: Serantes: Pico do Ouro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 65557	ESP	A Coruña	Lousame: Lesende: Proximidades del río Vilacoba.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 45014	ESP	A Coruña	Oleiros: Faro de Mera.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 44356	ESP	A Coruña	Ortigueira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 44409	ESP	A Coruña	Ortigueira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 44025	ESP	A Coruña	Rianxo: Taragoña: Vista Real.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 53406	ESP	A Coruña	Ribeira: P.N. de Corrubedo: Lagoa de Vixán.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 2166	ESP	A Coruña	Santiago de Compostela: Alrededores.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4755	ESP	A Coruña	Santiago.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 486781	ESP	Albacete	Bienservida: Cañada del Conejo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 486781	ESP	Albacete	Bienservida: Cañada del Conejo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 232859	ESP	Almería	Adra: El Toril.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> var. <i>aristatum</i>	GDA 24988	ESP	Ávila	
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 406346	ESP	Ávila	
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	ARAN 26262	ESP	Ávila	El Raso: Collado Freillo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 687356	ESP	Ávila	Gredos: Parador.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 514349	ESP	Ávila	Guisando: Nugal del Barranco.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 12404	ESP	Ávila	Hoyocasero.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	SEV 12405	ESP	Ávila	Navas del Marqués.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	MA 499948	ESP	Ávila	Navas del Marqués.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 499947	ESP	Ávila	Pedralaves.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 825875	ESP	Ávila	Pedralaves. Pinosilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	GDA 9109	ESP	Ávila	Puerto del Pico.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 972957	ESP	Ávila	Riofrío.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 103352	ESP	Ávila	Romacastaña.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 538571	ESP	Ávila	Romacastaña.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	SEV 11692	ESP	Ávila	Sierra de Béjar: entre Beceda y El Barco de Ávila: Puerto del Tremedal.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	SEV 20358	ESP	Ávila	Sierra de Béjar: entre Beceda y El Barco de Ávila: Puerto del Tremedal.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	SEV 36355	ESP	Ávila	Sierra de Béjar: entre Beceda y El Barco de Ávila: Puerto del Tremedal.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	SEV 12399	ESP	Ávila	Sierra de Béjar: entre Beceda y El Barco de Ávila.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	SEV 12399	ESP	Ávila	Sierra de Béjar: entre Beceda y El Barco de Ávila.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	SEV 12403	ESP	Ávila	Sierra de Béjar: entre Beceda y El Barco de Ávila.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 201465	ESP	Ávila	Sierra de Béjar.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	SEV 12054	ESP	Ávila	Sierra de Gredos: Cerca del Puerto El Pico.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 22398	ESP	Ávila	Sierra de Gredos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 362368	ESP	Ávila	Sierra de Gredos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 355122	ESP	Ávila	Sierra de Ojos Albos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 649473	ESP	Ávila	Solana de Ávila: Pedreras de Arroyo Maíllo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 284499	ESP	Badajoz	
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 691639	ESP	Badajoz	
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 232688	ESP	Badajoz	Alburquerque: Márgenes de los Arroyos del río Zapatón.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 766160	ESP	Badajoz	Cabeza del Buey: Sierra de las Vacas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 766708	ESP	Badajoz	Cabeza del Buey: Sierra de las Vacas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	SEV 11691	ESP	Badajoz	Calera de León: Sierra de Tentudía.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 421237	ESP	Badajoz	Campanario.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 421237	ESP	Badajoz	Campanario.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 284499	ESP	Badajoz	Central Nuclear de Valdecaballeros.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 284515	ESP	Badajoz	Central Nuclear de Valdecaballeros.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 284515	ESP	Badajoz	Central Nuclear de Valdecaballeros.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 36270	ESP	Badajoz	Hornachos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	SEV 41082	ESP	Badajoz	Hornachos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>exertum</i>	MA 521904	ESP	Badajoz	Magacela: El Berrocal.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 766161	ESP	Badajoz	Magacela.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 691145	ESP	Badajoz	Olivienza.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 415510	ESP	Badajoz	Orellana de La Sierra: El Peñón.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 691145	ESP	Badajoz	Pr. Olivienza.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 691639	ESP	Badajoz	Santa Amalia: Río Gudalo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 2035	ESP	Burgos	Carazo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4759	ESP	Burgos	Pineda de la Sierra: Barranco de Rojerizas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 520271	ESP	Burgos	Pineda de la Sierra.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 590665	ESP	Cáceres	Alcántara: de Membrijo a Alcántara.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4837	ESP	Cáceres	Alia: Proximidades del Río Guadarranque.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 53425	ESP	Cáceres	Almaraz.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4640	ESP	Cáceres	Baños de Montemayor.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 522716	ESP	Cáceres	Barquilla de Pinars.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>welwitschii</i>	SANT 53427	ESP	Cáceres	Camino al castillo de Monfragüe.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 719375	ESP	Cáceres	Casar de Palomero: Puerto del Gamo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 340769	ESP	Cáceres	Casas de Miravete: Canchal de La Peñuela.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 340769	ESP	Cáceres	Casas de Miravete.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 394303	ESP	Cáceres	El Torno: Opidulum.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 394309	ESP	Cáceres	El Torno.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 518238	ESP	Cáceres	Embalse de Gabriel Y Galan.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4836	ESP	Cáceres	Guadalupe: Altamira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4836	ESP	Cáceres	Guadalupe: Las Altamiras.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 187264	ESP	Cáceres	Guadalupe.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>wehleitischii</i>	SANT 53408	ESP	Cáceres	La Higuera: P.N. de Monfragüe.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 716875	ESP	Cáceres	La Jola: Rivera de La Jola.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 716875	ESP	Cáceres	La Jola.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 53343	ESP	Cáceres	La Macarra: P.N. de Monfragüe.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>exertum</i>	GDA 23531	ESP	Cáceres	La Peraleda: cerca de Navalmoral de La Mata.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 719379	ESP	Cáceres	Las Hurdes: Casares de Las Hurdes: Riberas del Río Hurdano.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4838	ESP	Cáceres	Las Hurdes.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4838	ESP	Cáceres	Las Hurdes.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 719379	ESP	Cáceres	Las Hurdes.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4839	ESP	Cáceres	Las Villuercas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4839	ESP	Cáceres	Las Villuercas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 718769	ESP	Cáceres	Mohedas: El Cruce.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 521904	ESP	Cáceres	Navalmoral de La Mata.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 549100	ESP	Cáceres	Navalmoral de La Mata.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>exertum</i>	MA 766161	ESP	Cáceres	Navalmoral de La Mata.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SANT 53356	ESP	Cáceres	Navalmoral de La Mata.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 119487	ESP	Cáceres	Navalmoral de La Mata.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232849	ESP	Cáceres	Navalmoral de La Mata.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 52197	ESP	Cáceres	P.N. de Monfragüe: Fuente Tres Cantos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>wehleitischii</i>	GDA 7318	ESP	Cáceres	Plasencia.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 4842	ESP	Cáceres	Plasencia.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4837 (2)	ESP	Cáceres	Río Guadarrenque.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 718223	ESP	Cáceres	Salorino: Sierra de San Pedro; Puerto de Elice.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 718223	ESP	Cáceres	Salorino.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 718460	ESP	Cáceres	Santiago de Alcántara: Camino de La Vica de Barreros.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 549099	ESP	Cáceres	Serradilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4754	ESP	Cáceres	Sierra Majareina.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 392863	ESP	Cáceres	Torrejón El Rubio.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 392863	ESP	Cáceres	Torrejón El Rubio.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 69410	ESP	Cáceres	Valencia de Alcántara.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 519486	ESP	Cáceres	Valverde del Fresno.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 649254	ESP	Cáceres	Villanueva de La Vera.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 649254	ESP	Cáceres	Villanueva de La Vera.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 136777	ESP	Cádiz	Cerro de Bornos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 136777	ESP	Cádiz	Cerro de Bornos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 201449	ESP	Cádiz	Chiclana.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4758	ESP	Castilla	
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 711994	ESP	Ciudad Real	Argamasilla de Calatrava.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 729688	ESP	Ciudad Real	Argamasilla de Calatrava.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 596982	ESP	Ciudad Real	Brazatortas: Tormeros.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 596928	ESP	Ciudad Real	Brazatortas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 596926	ESP	Ciudad Real	Fuencaliente.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 596927	ESP	Ciudad Real	Fuencaliente.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 596992	ESP	Ciudad Real	Mestanza: Hoz Rio Jandula.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 737782	ESP	Ciudad Real	Mestanza: Laguna de La Alberquilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 627559	ESP	Ciudad Real	Piedrabuena.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 737885	ESP	Ciudad Real	Pr. Cortijo de Las Cañas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 623822	ESP	Ciudad Real	Puebla de Don Rodrigo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 388743	ESP	Ciudad Real	Puerto de Mestanza: Valle de Alendia.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> var. <i>weiwitschii</i>	SALA 87735	ESP	Ciudad Real	Puertollano: Sierra de Puertollano: Subida al Alto de La Posadilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 722766	ESP	Ciudad Real	San Lorenzo de Calatrava.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 783629	ESP	Ciudad Real	San Lorenzo de Calatrava.
<i>A. aristatum</i>	<i>Anthoxanthum</i> sp.	SEV 232721	ESP	Ciudad Real	Sierra Madrona: Puerto de Valderrepisa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 596986	ESP	Ciudad Real	Solana del Pino: Serra Madrona.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	GDA 41473	ESP	Córdoba	
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 347264	ESP	Córdoba	
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>weiwitschii</i>	SEV 81731	ESP	Córdoba	Almodóvar: Río de La Cabrilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>Anthoxanthum</i> sp.	SEV 257050	ESP	Córdoba	Arroyo Benajarate (Camino de Icona).
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 232861	ESP	Córdoba	Camino de La Carretera de Villaviciosa: Paralelo Al del Icona.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 232860	ESP	Córdoba	Carretera de Cerro Muriano: Cercanías del Club de Golf.
<i>A. aristatum</i>	<i>Anthoxanthum</i> sp.	SEV 268629	ESP	Córdoba	Cercanías Urbanización "Las Jaras".
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>weiwitschii</i>	SEV 34894	ESP	Córdoba	Comarca de Los Pedroches. Cardaña: Finca de Yegüerizo.
<i>A. aristatum</i>	<i>Anthoxanthum</i> sp.	SEV 244373	ESP	Córdoba	Comarca del Zujar: Sierra de La Grana: Collado de Los Lobos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 347264	ESP	Córdoba	Córdoba.
<i>A. aristatum</i>	<i>Anthoxanthum</i> sp.	SEV 257081	ESP	Córdoba	Entrada del Camino de Icona.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	GDA 40871	ESP	Córdoba	Sierra Morena: Paso de Valquemado.
<i>A. aristatum</i>	<i>Laxiflorum</i>	GDA 30206	ESP	Córdoba	Sierra.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 183706	ESP	Córdoba	Trespuentes.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 102818	ESP	Cuenca	Beteta: Valle del Tajo: Pr. Hoyo Redondo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 102818	ESP	Cuenca	Beteta.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	BCN65898	ESP	Girona	Cap de Creus: Port de La Selva.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	BCN 65887	ESP	Girona	Cap de Creus: Puig Alt.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i> / <i>A. aristatum</i>	FCO 4030	ESP	Guadalajara	Campillejo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 78755	ESP	Guadalajara	Cantalojas: Hacia Majeltrayo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 514709	ESP	Guadalajara	Cantalojas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 78755	ESP	Guadalajara	Cantalojas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 193084	ESP	Guadalajara	Checa: El Manadero.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 782947	ESP	Guadalajara	Checa: Pr. El Manadero: Las Coronillas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 193084	ESP	Guadalajara	Checa: Pr. El Manadero: Las Coronillas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 92469	ESP	Guadalajara	Checa: Pr. Villanueva de Las Tres Fuentes.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 92469	ESP	Guadalajara	Checa: Villanueva Tres Fuentes.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 28468	ESP	Guadalajara	Corduente: Monte Coronado.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 64731	ESP	Guadalajara	El Pobo de Dueñas: Zona Cabrera.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 64731	ESP	Guadalajara	El Pobo de Dueñas: Zona de Cabrera.

Especie	Identificación anterior	N.º herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 513177	ESP	Guadalajara	La Fuensaviñan: Navajo del Pozo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 488165	ESP	Guadalajara	La Fuensaviñan.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 463382	ESP	Guadalajara	La Huerce.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 60762	ESP	Guadalajara	La Huerce.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 883859	ESP	Guadalajara	La Huerce.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 80212	ESP	Guadalajara	Mazarete: Hacia Ciruelos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 80212	ESP	Guadalajara	Mazarete.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>weitschii</i>	SEV 11697	ESP	Guadalajara	Pinar de Aldeanueva de Atienza.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 486982	ESP	Guadalajara	Puebla de Beleña: Laguna Grande.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SALA 50151	ESP	Guadalajara	Puebla de Beleña: Laguna Grande.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 770642	ESP	Guadalajara	Riofrio del Llano: Cardenosa: Turbera de La Bodera.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	ARAN 26265	ESP	Guadalajara	Tamajón.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 74634	ESP	Guadalajara	Ventosa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 74634	ESP	Guadalajara	Ventosa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 247321	ESP	Huelva	
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 151948	ESP	Huelva	Almonaster La Real: Carretera a Valdelamusa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 251662	ESP	Huelva	Almonte: Doñana: cerca de Laguna del Taraja.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 251663	ESP	Huelva	Almonte: P.N. de Doñana: Lucio del Membrillo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	GDA 15075	ESP	Huelva	Almonte.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 151949	ESP	Huelva	Alonso: entre Alonso y El Almendro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 151950	ESP	Huelva	Alonso: entre Alonso y El Almendro.
<i>A. aristatum</i>	<i>Anthoxanthum</i> sp.	SEV 277255	ESP	Huelva	Aracena.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 151951	ESP	Huelva	Calañas: Arroyo del Calabazar.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 151952	ESP	Huelva	Calañas: entre el Apeadero de Cobujón y el río Oraque.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 53375	ESP	Huelva	Caño del Tío Antoñito.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 50174	ESP	Huelva	Carboneras.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>weitschii</i>	MA 447926	ESP	Huelva	Coto de Doñana: Alrededores Caño de La Fuente del Duque.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	GDA 26751	ESP	Huelva	Coto de Doñana: La Percha.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 151953	ESP	Huelva	El Almendro: Sierra Abuela.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 151954	ESP	Huelva	El Cerro de Andévalo: entre El Cerro y Valdelamusa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 151955	ESP	Huelva	El Cerro de Andévalo: entre Montes de San Benito y Villanueva de Las Ceruces.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 11729	ESP	Huelva	El Rocío: Coto de Doñana.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 39958	ESP	Huelva	El Rocío: Coto de Doñana.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 12443	ESP	Huelva	Entre Almonte y El Rocío.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 247321	ESP	Huelva	Entre Aroche y Las Contiendas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>weitschii</i>	SEV 50175	ESP	Huelva	Entre Aroche y Las Contiendas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 232862	ESP	Huelva	Entre Cartaya e Hinojales.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 151956	ESP	Huelva	Entre El Granado y La Isabel.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>weitschii</i>	SEV 50173	ESP	Huelva	Entre La Junta y Pantano de Aracena.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 790836	ESP	Huelva	Gibraleón: Pr.El Rincón: alrededores de La Cañada del Rincón.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 244337	ESP	Huelva	Hinojos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SANT 52185	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño del Tío Antoñito.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 201455	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño Fuente del Duque.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 11717	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño Fuente del Duque.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 39958	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Caño Fuente del Duque.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 53365	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 11716	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 52187	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Laguna de Santa Olalla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 53366	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Laguna de Santa Olalla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 53368	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Navazo del Toro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	SANT 52181	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: Pinar de San Agustín.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 151957	ESP	Huelva	Paymogo: río Chanza.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 151958	ESP	Huelva	Sanlúcar de Guadiana: Rivera Grande.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4700/4780	ESP	Huelva	Santa Bárbara.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4780	ESP	Huelva	Santa Bárbara.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 151960	ESP	Huelva	Valverde del Camino: de La Florida al poblado del Manzamillo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 151959	ESP	Huelva	Valverde del Camino: Rivera de La Casa de Valverde.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 269348	ESP	Huelva	Valverde del Camino: Rivera de La Casa de Valverde.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 151962	ESP	Huelva	Villanueva de Las Cruces: Arroyo Monte La Osa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 151963	ESP	Huelva	Zalamea La Real: Mina de Oriente.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 181490	ESP	Jaén	Andújar: Lugar Nuevo.
<i>A. aristatum</i>	<i>Anthoxanthum</i> sp.	SEV 261183	ESP	Jaén	Andújar: Sierra de La Quintana: La Nava: subida al Burcio del Pino.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 445650	ESP	Jaén	Andújar: Sierra Quintana.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	JBA 20961	ESP	Jaén	Andújar: Valdeinfierro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 201469	ESP	Jaén	Andújar.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 201469	ESP	Jaén	Andújar.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	ARAN 26264	ESP	Jaén	Arroyo del Rey: Sierra Morena.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 275065	ESP	Jaén	Entre Las Correderas y Aldeaquemada.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 652456	ESP	Jaén	Marmolejo.
<i>A. aristatum</i>	<i>Poa bulbosa</i> correg. a <i>A. aristatum</i> por Valdés	SEV 232863	ESP	Jaén	Villanueva del Arzobispo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	LOU 14289	ESP	León	Campohermoso.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> /A. <i>odonatum</i>	LOU 14289	ESP	León	Campohermoso.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	LOU 13791	ESP	León	Candín: Pereda de Ancares.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LOU 13971	ESP	León	Candín: Pereda de Ancares.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	JBA 19097	ESP	León	Entre Los Barrios de Luna y Mora de Luna.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 68405	ESP	León	Fabero: Bárcena de la Abadía.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 275376	ESP	León	La Baña: cercanías del Lago.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 807003	ESP	León	La Omañuela.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 2169	ESP	León	Sanabria: Ponterrada.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>velutischi</i>	GDA 12352	ESP	León	Sierra de León: Valverde del Camino.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4808	ESP	León	Sierras de Tabuyo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	LOU 11480	ESP	León	Villafranca del Bierzo: Teixeira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	LOU 11480	ESP	León	Villafranca del Bierzo: Teixeira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 15599	ESP	Logroño	Sierra de La Demanda: entre Canales y Pico San Lorenzo.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	LOU 13821	ESP	Lugo	Cervantes: Estremer de Abaixo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	LOU 13761	ESP	Lugo	Cervantes: Riamonte de Abaixo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 21252	ESP	Lugo	De Quiroga a El Barco (Viaducto Sequeiros).
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 53409	ESP	Lugo	Folgoso do Courel.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 23261	ESP	Lugo	Montforte: A Vid.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 23259	ESP	Lugo	Montforte: por la carretera de Bóveda.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 23361	ESP	Lugo	Nocedo: Quiroga.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> forma <i>Lloydii</i>	LOU 1848/3	ESP	Lugo	Nogales.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> var. <i>numm</i>	LOU 1848/4	ESP	Lugo	Nogales.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 15715	ESP	Lugo	O Courel: Puente de Ferreira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4757	ESP	Lugo	Piornedo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LOU 05153	ESP	Lugo	Ribas de Sil: Nogueira: Castro de Abaixo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 24774	ESP	Lugo	San Clodio: Leiro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 52195	ESP	Lugo	Sequeiros: Quiroga.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 59706	ESP	Lugo	Sequeiros: Quiroga.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 174991	ESP	Lugo	Vilarello: Ancares.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>wehritschii</i>	GDA 21283	ESP	Madrid	
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 183713	ESP	Madrid	
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 223981	ESP	Madrid	
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4769	ESP	Madrid	Berzosa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4767	ESP	Madrid	Braojos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4766	ESP	Madrid	Buitrago.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 143407	ESP	Madrid	Cercedilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 199329	ESP	Madrid	Cercedilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 448006	ESP	Madrid	Cercedilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4775	ESP	Madrid	Cercedilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 549962	ESP	Madrid	Cercedilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 11689	ESP	Madrid	Cercedilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>wehritschii</i>	VAL 166511	ESP	Madrid	Cercedilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 166511	ESP	Madrid	Cercedilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 4771	ESP	Madrid	Chozas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4770	ESP	Madrid	Colmenar Viejo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 527789	ESP	Madrid	El Cuadrón.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 143403	ESP	Madrid	El Escorial.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 143405	ESP	Madrid	El Escorial.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 156819	ESP	Madrid	El Escorial.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4761	ESP	Madrid	El Escorial.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4772	ESP	Madrid	El Escorial.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4778	ESP	Madrid	El Escorial.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i> subsp. <i>exertum</i>	SEV 266844	ESP	Madrid	El Escorial.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 150563	ESP	Madrid	El Paular.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 573622	ESP	Madrid	El Paular.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 573622	ESP	Madrid	El Paular.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>wehleitsehii</i>	SANT 13113	ESP	Madrid	Embalse de Santillana: Casa de Cerro Casal.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>wehleitsehii</i>	SEV 102331	ESP	Madrid	Embalse de Santillana: Casa de Cerro Casal.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 81936	ESP	Madrid	Embalse de Santillana.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 251664	ESP	Madrid	Embalse Santillana.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 4778	ESP	Madrid	Escorial.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 4776	ESP	Madrid	Guadarrama: Cercedilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 4777	ESP	Madrid	Guadarrama: Cercedilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>wehleitsehii</i>	SEV 11694	ESP	Madrid	Hoyo de Manzanares.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 187263	ESP	Madrid	La Granja.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 247290	ESP	Madrid	La Pedriza del Manzanares.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 478618	ESP	Madrid	La Pedriza del Manzanares.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 643992	ESP	Madrid	La Pedriza del Manzanares.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 53363	ESP	Madrid	Mangirón: Sierra de Guadarrama.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> var. <i>wehleitsehii</i>	VAL 77862	ESP	Madrid	Mangirón.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>wehleitsehii</i>	SEV 11693	ESP	Madrid	Manzanares del Real: La Pedriza.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	ARAN 26263	ESP	Madrid	Manzanares del Real.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>wehleitsehii</i>	SANT 53404	ESP	Madrid	Montejo de La Sierra.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 150564	ESP	Madrid	Navacerrada.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4764	ESP	Madrid	Navacerrada.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 52194	ESP	Madrid	Navafria.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 769329	ESP	Madrid	Patones de Arriba.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 769329	ESP	Madrid	Patones de Arriba.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	LOU 10574	ESP	Madrid	Pedrezuela.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 20139	ESP	Madrid	Pedrezuela.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 2034	ESP	Madrid	Pedriza de Manzanares.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 2033	ESP	Madrid	Pedriza del Manzanares.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4768	ESP	Madrid	Pontón de La Oliva.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SALA 35835	ESP	Madrid	Pontón de La Oliva.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 261366	ESP	Madrid	Pontón de La Oliva.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 201468	ESP	Madrid	Puerto del Galapar.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232850	ESP	Madrid	Sierra de Guadarrama: Canto Cochinos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 232850	ESP	Madrid	Sierra de Guadarrama: Canto Cochinos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 4776	ESP	Madrid	Sierra de Guadarrama: Cercedilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 4777	ESP	Madrid	Sierra de Guadarrama: Cercedilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4762	ESP	Madrid	Sierra de Guadarrama.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 2162	ESP	Madrid	Sierra del Guadarrama: Valle de la Fuentría.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 2163	ESP	Madrid	Somosierra: Pico de La Cebollera.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 450825	ESP	Madrid	Soto del Real.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 460571	ESP	Málaga	Cortes de la Frontera: Cerro del Rubio.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 789394	ESP	Málaga	Igualeja.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4779	ESP	Málaga	Málaga.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i>	MA 789709	ESP	Málaga	Marbella.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 470868	ESP	Málaga	Ronda Los Alcornocales.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4779	ESP	Málaga	
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 79877	ESP	Menorca	Formells: Cabo Caballería.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 79877	ESP	Menorca	Formells.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	JBA 20960	ESP	Menorca	Lluriach (Mercadal).
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 225022	ESP	Menorca	Mahón: Sa Mesquida.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 225022	ESP	Menorca	Mahón: Sa Mesquida.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 716005	ESP	Menorca	Son Ermita.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>welwitschii</i>	SANT 24864	ESP	Ourense	A Rua: Vilela.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>welwitschii</i>	SANT 24867	ESP	Ourense	A Rúa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>welwitschii</i>	SANT 24868	ESP	Ourense	A Rúa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LOU 09077	ESP	Ourense	Bande: Guiriz: entre Porqueira y Bande.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 93908	ESP	Ourense	Cádavos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 53410	ESP	Ourense	Campa do Hotel: Pena Trevinca.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 24861	ESP	Ourense	Carballada de Avia: Costeira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 33756	ESP	Ourense	Carballada de Valdeorras: Cerca de Sobradelo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 16241	ESP	Ourense	Carballada de Valdeorras: Cercanía de La Ermita.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 33849	ESP	Ourense	Carballada de Valdeorras: Riodolas.
<i>A. aristatum</i>	<i>Anthoxanthum</i> sp.	LOU 28205	ESP	Ourense	Cartelle: A Lomba.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 23360	ESP	Ourense	Casaio: Carreira Sobradelo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 24863	ESP	Ourense	Córgomo: Vilamartín de Valdeorras.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>welwitschii</i>	SANT 14094	ESP	Ourense	De Quiroga a El Barco (Viaducto de Sequeiros).
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 53426	ESP	Ourense	Entoma: O Barco de Valdeorras.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	MA 869997	ESP	Ourense	Entre Puebla Trives Y Larouco.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 174990	ESP	Ourense	Invernadeiro: Serra da Queixa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 53405	ESP	Ourense	Larouco.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 64727	ESP	Ourense	Lobios: Serra de Santa Eufemia.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 64737	ESP	Ourense	Lobios: Serra de Santa Eufemia.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>welwitschii</i>	SANT 24869	ESP	Ourense	O Barco: A Xaguaza.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 23369	ESP	Ourense	Pobra de Trives: hacia Freixido.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 150556	ESP	Ourense	Prados de Herbedelo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 232866	ESP	Ourense	Río Seco.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	JBA 20953	ESP	Ourense	Rubiá: Sobre Oulego.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	SANT 24862	ESP	Ourense	Rubiá.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>welwitschii</i>	SANT 24767	ESP	Ourense	Verín: Feceas de Abaixo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 539308	ESP	Oviedo	A Cobai: Grandas de Salime.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	JBA 18119	ESP	Oviedo	Riodeporcos: Ibiais.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 622511	ESP	Palencia	Monte de Carrión.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	JBA 20956	ESP	Palencia	Monte de Carrión.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	JBA 20957	ESP	Palencia	Monte de Carrión.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	LOU 1848/1	ESP	Pontevedra	Arbo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>		ESP		

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 39835	ESP	Pontevedra	As Neves: Altos de San Nomedio.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 24772	ESP	Pontevedra	As Neves: Tortoreos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 24771	ESP	Pontevedra	Baión: Vilanova de Arousa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>welwitschii</i>	SANT 52193	ESP	Pontevedra	Baiona: Cabo Silleiro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	LOU 35084	ESP	Pontevedra	Bueu: A Portela.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 18416	ESP	Pontevedra	Cambados.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 18417	ESP	Pontevedra	Cambados.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 53407	ESP	Pontevedra	Cambados.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 196540	ESP	Pontevedra	Cangas de Morrazo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 2164	ESP	Pontevedra	Carretera Pontevedra-Marín.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 6350	ESP	Pontevedra	Cuntis: Couso.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 549449	ESP	Pontevedra	Dozón: Nogueiras.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 787542	ESP	Pontevedra	Goian.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 199330	ESP	Pontevedra	Lourizán.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 441966	ESP	Pontevedra	Lourizán.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	MA 635273	ESP	Pontevedra	Lourizán.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 655512	ESP	Pontevedra	Lourizán.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 24768	ESP	Pontevedra	Meaño: Simes: Galiñanes.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>welwitschii</i>	SANT 24866	ESP	Pontevedra	Meaño: Simes: Galiñanes.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LOU 56401	ESP	Pontevedra	Meis: Veiga da Vila.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 19988	ESP	Pontevedra	Meis.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 855810	ESP	Pontevedra	Mirador de Catoira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LOU 05874	ESP	Pontevedra	O Grove: San Vicente do Mar: Praia da Lagoa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 24770	ESP	Pontevedra	O Rosal.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 232865	ESP	Pontevedra	Porteciña.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 24773	ESP	Pontevedra	Ribadumia: Lois.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 13211	ESP	Pontevedra	Río Deza.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SANT 24865	ESP	Pontevedra	Tomíño: Sobrada: Bouzabalada.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>welwitschii</i>	LOU 28304	ESP	Pontevedra	Tui: Caldeas de Tui.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	LOU 25326	ESP	Pontevedra	Tui: Monte Aloia: Pazos de Reis.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	LOU 31846	ESP	Pontevedra	Tui: Monte Aloia: San Xiao.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 2165	ESP	Pontevedra	Villagarcía: Pico Xiabre.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 276354	ESP	Salamanca	Aldehuela de Bóveda: Dehesa de Rodas Viejas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 276354	ESP	Salamanca	Aldehuela de Bóveda: Dehesa de Rodas Viejas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4773	ESP	Salamanca	Batuecas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 223975	ESP	Salamanca	Entre Villares de Yelte Y Boada.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 584376	ESP	Salamanca	La Alberca.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 94264	ESP	Salamanca	Martillán: Río Águeda.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	MA 517470	ESP	Salamanca	Navasfrías.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 517470	ESP	Salamanca	Navasfrías.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	JBA 20955	ESP	Salamanca	Pelagarcía.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	MA 584446	ESP	Salamanca	Peña Francia.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>				

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	JBA 20959	ESP	Salamanca	Perales; El Payo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 223963	ESP	Salamanca	Perena.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i>	ARAN 45823	ESP	Salamanca	Santibáñez de Cañedo; Valdelosa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 531877	ESP	Salamanca	Valdelosa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 223964	ESP	Salamanca	Villarino de los Aires.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 6097	ESP	Santander	
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	MA 783144	ESP	Segovia	Aldealengua de Pedraza.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SALA 40698	ESP	Segovia	Aldeansancho.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	MA 783165	ESP	Segovia	Basardilla; La Builla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SALA 145442	ESP	Segovia	Cantalejo; Laguna de Navalayegua.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	MA 783137	ESP	Segovia	Collado Hermoso.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 506809	ESP	Segovia	Fresno de La Fuente.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SALA 40697	ESP	Segovia	Fuentidueña.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4763	ESP	Segovia	La Granja.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	MA 783139	ESP	Segovia	La Granja.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	MA 783157	ESP	Segovia	La Granja.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	MA 783162	ESP	Segovia	La Granja.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 569243	ESP	Segovia	Matandrino.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	MA 783166	ESP	Segovia	Pedraza; Las Torcas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	MA 783136	ESP	Segovia	Pedraza.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	MA 783143	ESP	Segovia	Pedraza.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	MA 783159	ESP	Segovia	Pedraza.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	MA 783135	ESP	Segovia	Pelayos del Arroyo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	MA 783164	ESP	Segovia	Pelayos del Arroyo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 569142	ESP	Segovia	Prádena.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	MA 783133	ESP	Segovia	Torre Val de San Pedro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	MA 783134	ESP	Segovia	Trescasas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 232864	ESP	Sevilla	Almadén de La Plata; Finca El Berrocal. Arroyo Quevedo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 151964	ESP	Sevilla	El Madroño; Arroyo del Porzuno.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	SEV 20420	ESP	Sevilla	El Ronquillo; Cuesta de La Media Fanega.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	SEV 20420	ESP	Sevilla	El Ronquillo; Cuesta de La Media Fanega.
<i>A. aristatum</i>	<i>Anthoxanthum</i> sp.	SEV 275380	ESP	Sevilla	Entre Constantina Y Lora del Río.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	SEV 12442	ESP	Sevilla	Entre Puebla del Río Y Aznalcázar; Venta del Cruce.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 12442	ESP	Sevilla	Entre Puebla del Río Y Aznalcázar.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 11690	ESP	Sevilla	San Nicolás del Puerto; Canal de Viar.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 712004	ESP	Soria	
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i>	VAL 104851	ESP	Soria	Castilfrío de La Sierra.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 104851	ESP	Soria	Castilfrío de La Sierra.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 86645	ESP	Soria	Cidomes; Pantano de La Cuerda del Pozo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 86645	ESP	Soria	Cidomes.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 93284	ESP	Soria	Cubo de La Solana; Pr. Laguna de La Dehesa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 93284	ESP	Soria	Cubo de La Solana.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 362375	ESP	Soria	Embalse de La Muedra.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 617264	ESP	Soria	Lubia.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 108679	ESP	Soria	Lubia.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 108679	ESP	Soria	Lubia.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 2036	ESP	Soria	Lubia.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 362366	ESP	Soria	Noviercas: Laguna.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 53388	ESP	Soria	Talveila.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 53388	ESP	Soria	Talveila.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	MA 362371	ESP	Soria	Valdealvillo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 502501	ESP	Soria	Villaciervos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 74944	ESP	Soria	Villaciervos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 74944	ESP	Soria	Villaciervos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i>	SEV 6098	ESP	Teruel	Carretera de Orihuela de Albarracín.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 197334	ESP	Teruel	Ródenas: Balsa de Los Pozuelos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 207120	ESP	Teruel	Ródenas: Hacia Alto del Castillo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 197334	ESP	Teruel	Ródenas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 207120	ESP	Teruel	Ródenas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 772243	ESP	Toledo	Los Navalucillos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> /A. <i>odoratum</i>	MA 549252	ESP	Toledo	Navahermosa: Sierra Fria: Salida Rocigalgo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 103437	ESP	Toledo	Parrillas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VAL 973043	ESP	Toledo	Parrillas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> var. <i>weltwitschii</i>	VAL 120723	ESP	Toledo	Sierra de San Vicente: Pico de San Vicente.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> var. <i>weltwitschii</i>	SALAF 10596	ESP	Toledo	Velada.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> var. <i>ovatum</i>	SALAF 11211	ESP	Toledo	Velada.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. odoratum</i>	MA 183708	ESP	Valladolid	
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 498994	ESP	Valladolid	La Pedraja del Portillo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 698701	ESP	Valladolid	Medina del Campo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4835	ESP	Valladolid	Olmedo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4835	ESP	Valladolid	Olmedo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 157415	ESP	Zamora	Cueva San Martín Valle Río Tesa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SANT 53411	ESP	Zamora	Encoro de Ricobayo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>weltwitschii</i>	SEV 279377	ESP	Zamora	Lago de Sanabria.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. ovatum</i>	MA 157416	ESP	Zamora	Lago Sanabria.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 416376	ESP	Zamora	Mayalde.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 298532	ESP	Zamora	Porto: Carretera de Pías A Porto.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 157412	ESP	Zamora	Ribadelago.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 157413	ESP	Zamora	Ribadelago.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 509604	ESP	Zamora	Ribadelago.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 651131	ESP	Zamora	Tabara Mte La Ribera.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 64578	ESP	Zaragoza	Añón: Hoyo de Morana.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 61005	ESP	Zaragoza	Añón: Muela del Horcajuelo: Sobre Los Corrales del Horcajuelo de Arriba.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 66363	ESP	Zaragoza	Añón: Picabrero.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	VAL 172372	ESP	Zaragoza	Calatayud.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 78917	ESP	Zaragoza	Purujosa: Entre Peñas de Ibañez Y Cocota del Rincón.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 78991	ESP	Zaragoza	Talamantes: La Lagunilla.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	JBA 20951	FRA	Loir-et-Cher	Romorantín: Moissons bordant La Route de Langon.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 522109	POR	Açores	Flores: río da Facenda.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>aristatum</i>	LISI 50530/1999	POR	Algarve	Aljezur: Esteveira Junto Ao Litoral.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 187893	POR	Algarve	Caldas de Monchique.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 187895	POR	Algarve	Caldas de Monchique.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 362376	POR	Algarve	Caldas de Monchique.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 588826	POR	Algarve	Caldas de Monchique.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 284502	POR	Algarve	Cimbral: Junto Cruce Vila Real de S. Antonio.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	PO 5889	POR	algarve	De Vila Real de Sto Antonio A Castro Marim: Cruce de Carreteras.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	LISI 872/2015	POR	Algarve	Faro: Vila do Bispo: Raposeira: Lagoa Funda.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 94995	POR	Algarve	Faro: Vila do Bispo: Raposeira: Lagoa Funda.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>uehatschii</i>	LISI 50582/1999	POR	Algarve	Lagos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 187848	POR	Algarve	Mirador de Caldeirao.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 187892	POR	Algarve	Mirador de Caldeirao.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 11696	POR	Algarve	Mirador de Caldeirao.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	SEV 11696	POR	Algarve	Mirador de Caldeirao.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 284511	POR	Algarve	Serra de Caldeirao.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 188018	POR	Algarve	Serra de Monchique: Ribeira de Lageado.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 11698	POR	Algarve	Serra de Monchique: Ribeira do Lajeado.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 11698	POR	Algarve	Serra de Monchique: Ribeira do Lajeado.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 284510	POR	Algarve	Serra de Monchique.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 284513	POR	Algarve	Serra de Monchique.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>uehatschii</i>	SEV 12555	POR	Algarve	Serra de Monchique.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>uehatschii</i>	SEV 12555	POR	Algarve	Serra de Monchique.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	GDA 53569	POR	Alto Alentejo	Serra do Caldeirao: cerca del mirador.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	ELVE 1417	POR	Alto Alentejo	Serra do Caldeirao: cerca del mirador.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	ELVE 1418	POR	Alto Alentejo	Castelo de Vide: Tapada da Cabeça.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. puelii</i> por J. de V. (1964)	LISI 50562/1999	POR	Alto Alentejo	Castelo de Vide: Vale de Calcínhas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	ELVE 35768	POR	Alto Alentejo	Concelho do Redondo: Herdade dos Godinhos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 232687	POR	Alto Alentejo	Crato: Monte Orvalho: Pousio.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 284512	POR	Alto Alentejo	Elvas: Falcato.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LISI 50561/1999	POR	Alto Alentejo	Elvas: Falcato.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. puelii</i> por J. de V. (1964)	LISI 50560/1999	POR	Alto Alentejo	Évora: Graça do Divar: Herdade do Azinhal.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. puelii</i> por J. de V. (1964)	ELVE 1419	POR	Alto Alentejo	Freguesia de Crato e Mártires: Herdade do Mélio.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LISI 46/2010	POR	Alto Alentejo	Montalvão: Dourados: Barreiras do rio Sever.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LISI 47/2010	POR	Alto Alentejo	Montemor O Novo: S. Cristovão: Corta Rabos de Baixo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	ARAN 68793	POR	Alto Alentejo	Montemor O Novo: S. Cristovão: Corta Rabos de Baixo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	JBA 2739	POR	Alto Alentejo	Montemor O Novo: S. Cristovão: Corta Rabos de Baixo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	LISI 979/2007	POR	Alto Alentejo	Montemor O Novo: S. Cristovão: Corta Rabos de Baixo.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 80821	POR	Alto Alentejo	Montemor O Novo: S. Cristovão: Corta Rabos de Cima.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 790036	POR	Alto Alentejo	Montemor O Novo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 691507	POR	Alto Alentejo	Mourao.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> corrig. a <i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> por J. Amaral Franco (1979)	LI SI 50552/1999	POR	Alto Alentejo	Portalegre: Algrete: Tapada das Amendoeiras do Lado do Jardim.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 820022	POR	Alto Alentejo	Portalegre: Serra de Sao Mamede: parte alta de la sierra.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	ELVE 34223	POR	Alto Alentejo	Serra D'Ossa: á esquerda da estrada da aldeia da Serra.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	ELVE 1423	POR	Alto Alentejo	Serra D'Ossa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> corrig. a <i>A. puellii</i> por J. de V. (1964)	LI SI 50559/1999	POR	Alto Alentejo	Serra D'Ossa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 284507	POR	Alto Alentejo	Serra D'Ossa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 865525	POR	Alto Alentejo	Serra de Sao Mamede: alrededores del Pico San Mamede.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 284501	POR	Alto Alentejo	Serra de Sao Mamede.
<i>A. aristatum</i>	<i>Anthoxanthum</i> sp.	SEV 232748	POR	Alto Alentejo	Subida al punto geodésico de San Mamede.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	ELVE 1420	POR	Alto Alentejo	Vendas Novas: Barranco da Malhada das Vacas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 284509	POR	Alto Alentejo	Vendas Novas: Barranco da Malhada das Vacas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	PO 4209	POR	Alto Alentejo	Vendas Novas: casa de Bragança en Adegas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 736608	POR	Baixo Alentejo	Cabeza de Vaca.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 11695	POR	Baixo Alentejo	Entre Cercal y Odamira: márgenes de Ribeira de Torgal.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 11695	POR	Baixo Alentejo	Entre Cercal y Odamira: márgenes de Ribeira de Torgal.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 187942	POR	Baixo Alentejo	Entre Cercal y Odamira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 284500	POR	Baixo Alentejo	Entre Cercal y Odamira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> corrig. a <i>A. puellii</i> por J. de V. (1964)	LI SI 50565/1999	POR	Baixo Alentejo	Grândola: Herdade de Cadoços.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 691314	POR	Baixo Alentejo	Puente del río Murtiga al Norte de Moura.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	LI SI 50578/1999	POR	Beira Alta	Almeida: Mido: Lameiras.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> var. <i>aristatum</i>	LI SI 50536/1999	POR	Beira Alta	Almeida: Nave de Haver.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 208	POR	Beira Alta	Barca D'Alva: Pena Ruiua: Cabeço da Mulher.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> corrig. a <i>A. puellii</i> por J. de V. (1964)	LI SI 50558/1999	POR	Beira Alta	Entre Angeja e Viseu: Vale do Vouga.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 284505	POR	Beira Alta	Entre Celonies e Trancoso.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	ELVE 4825	POR	Beira Alta	Entre Celonies e Traveoso: Lameiro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 284503	POR	Beira Alta	Entre Sujêja e Viseu.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 8123	POR	Beira Alta	Figueira de Castelo Rodrigo: Escalhão: rio Águeda.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 8168	POR	Beira Alta	Figueira de Castelo Rodrigo: Escalhão: rio Águeda.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 8649	POR	Beira Alta	Figueira de Castelo Rodrigo: Escalhão.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	UTAD 8648	POR	Beira Alta	Figueira de Castelo Rodrigo: Escalhão.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	UTAD 13358	POR	Beira Alta	Figueira de Castelo Rodrigo: Escalhão.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	UTAD 18539	POR	Beira Alta	Figueira de Castelo Rodrigo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 18602	POR	Beira Alta	Figueira de Castelo Rodrigo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	LI SI 50567/1999	POR	Beira Alta	Guarda: Arrifana: Outeiro de Sao Miguel.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	LI SI 50569/1999	POR	Beira Alta	Guarda: Santana da Azinha.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> corrig. a <i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> por J. Amaral Franco (1979)	LI SI 50540/1999	POR	Beira Alta	Mata de Lobos: Eiras (Dereza).
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	LI SI 50568/1999	POR	Beira Alta	Pinhel.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>puellii</i>	LIISI 50571/1999	POR	Beira Alta	Sabugal: Aldeia da Ribeira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	LIISI 50570/1999	POR	Beira Alta	Sabugal: Baraçal a 1 km al Sur de Fonte Fargueira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> var. <i>aristatum</i>	LIISI 50531/1999	POR	Beira Alta	Sabugal: Fóios: Cabeço do Canto da Ribeira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> por J. Amaral Franco (1979)	LIISI 50551/1999	POR	Beira Alta	Serra da Estrela: Viveiro dos Corvais: Manteiga.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 284506	POR	Beira Alta	Serra da Estrela.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 284508	POR	Beira Alta	Serra da Estrela.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	PO 28678	POR	Beira Alta	Serra da Lapa.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	PO 28676	POR	Beira Alta	Taboço: Quinta dos Frades: márgenes del río Duero.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	LIISI 50577/1999	POR	Beira Alta	Trancoso: Freches: Ribeira das Canadas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>aristatum</i>	LIISI 50520/1999	POR	Beira Alta	Trancoso: Moreira do Rei: A dos Cavalos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	PO 28680	POR	Beira Alta	Trancoso: Sebadelhe da Serra: carretera para Penodono cerca de cruce para Sebadelhe.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	ELVE 4878	POR	Beira Alta	Viseu: Vale do Vouga: junto al río.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LIISI 6532/1940	POR	Beira Baixa	Belmonte: Carvalhal: Tapada de Nogueira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	LIISI 50527/1999	POR	Beira Baixa	Belmonte.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	LIISI 50534/1999	POR	Beira Baixa	Belmonte.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 840654	POR	Beira Baixa	Castelo Branco: Covilha.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>aristatum</i>	LIISI 50529/1999	POR	Beira Baixa	Covilha: Orjais Quinta do río.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. puellii</i> por J. de V. (1964)	LIISI 50563/1999	POR	Beira Baixa	Idanha a Nova: Aldeia de Sta. Margarida.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>macranthum</i> correg. a <i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>aristatum</i> por Franco & Rocha Afonso (1987)	LIISI 50528/1999	POR	Beira Baixa	Idanha a Nova: Ladoeiro: Molineira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>aristatum</i>	LIISI 50533/1999	POR	Beira Baixa	Penamacor: Afluente da Rib. de Valdeodra.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>aristatum</i>	LIISI 50532/1999	POR	Beira Baixa	Penamacor: cerca del cruce Penamacor-Meimão y de Rib. de Bazágueda.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>aristatum</i>	LIISI 50557/1999	POR	Beira Baixa	Ribeiro do Lêdo: Idanha-A-Nova: Castelo Branco.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. puellii</i> por J. de V. (1964)	MA 784361	POR	Beira Baixa	Serra da Gardunha: Pr. Pico Carvalinho.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LIISI 50525/1999	POR	Beira Litoral	Aveiro: Cacia.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 206	POR	Beira Litoral	Aveiro: Vagos: Estrada Vagos-Quintã.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LIISI 50523/1999	POR	Beira Litoral	Castanheira de Pera: Amial.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 373945	POR	Beira Litoral	Coimbra: Penacova.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 223966	POR	Beira Litoral	Coimbra.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 187302	POR	Beira Litoral	Cruce Brejo-Borralha: Pr. Agueda.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LIISI 4806/1940	POR	Beira Litoral	Murtosa: Bunheiro: Celeiro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> por J. Amaral Franco (1979)	LIISI 50550/1999	POR	Beira Litoral	Oliveira de Azemeis: Vilar: Quinta da Parra.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	PO 3085	POR	Douro Litoral	Gondomar: San Pedro da Cova.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>aristatum</i>	LIISI 50519/1999	POR	Douro Litoral	Maia: Moreira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LIISI 50518/1999	POR	Douro Litoral	Maia: Vermorim.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	PO 3086	POR	Douro Litoral	Matosinhos: Custoias.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> por J. Amaral Franco (1979)	LIISI 5739/1940	POR	Douro Litoral	Matosinhos: Senhora da Hora.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LIISI 50521/1999	POR	Douro Litoral	Pintassilga.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LOU 06399	POR	Douro Litoral	Porto: Valongo.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 183839	POR	Douro Litoral	Porto: Valongo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LSI 50538/1999	POR	Douro Litoral	Serra do Marão: base da Fraga da Ermida.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	PO 5954	POR	Douro Litoral	Valongo: Couce.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 11082	POR	Douro Litoral	Valongo: Couce.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	PO 643	POR	Douro Litoral	Vila do Conde.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LSI 50547/1999	POR	Estremadura	Cascais: Malveira: Biscaia.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. puellii</i> por J. de V. (1964)	LSI 50545/1999	POR	Estremadura	Cascais: Malveira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LSI 50517/1999	POR	Estremadura	Malveira: Encosta da Monte Leite.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 413491	POR	Estremadura	Sines: Estoril: Herbario.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LSI 50515/1999	POR	Estremadura	Sintra.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LSI 5453/1940	POR	Estremadura	Sintra.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. puellii</i> por J. de V. (1964) y a <i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>aristatum</i> por Franco & Rocha Alfonso (1987)	LSI 50514/1999	POR	Madeira	Funchal: Alcaíça.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	PO 645	POR	Minho	Arcos de Val de Vez: Carregadouro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>uehatschii</i>	LSI 50579/1999	POR	Minho	Arcos de Valdevez: Cabreiro: Cabeceira do Vale do rio Remiscal.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	PO 4040	POR	Minho	Caminha.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	ELVE 5174	POR	Minho	Entre Braga e Porto: Matos Muro: Senhor Dos Pertódes.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 284504	POR	Minho	Entre Braga e Porto.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 808677	POR	Minho	Figueira de Castelo Rodrigo: Escalhão.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	PO 4084	POR	Minho	Geres: entre Borrageirinha y Auga da Cigarra.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> por J. Amaral Franco (1979)	LSI 50522/1999	POR	Minho	Guimarães.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	PO 644	POR	Minho	Povoa de Lanhoso: Sao Gens: G. Sampaio.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 89126	POR	Minho	Viana do Castelo: Melgaço: Serra de Peneda: Lamas de Mouro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 823048	POR	Minho	Viana do Castelo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	PO 28679	POR	Minho	Vieira do Miño.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>uehatschii</i>	SEV 36356	POR	POR	Jardín Botánico de Coimbra (cultivado).
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>uehatschii</i>	SEV 36356	POR	POR	Jardín Botánico de Coimbra (cultivado).
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>uehatschii</i>	SEV 36357	POR	POR	Jardín Botánico de Coimbra (cultivado).
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>uehatschii</i>	SEV 36357	POR	POR	Jardín Botánico de Coimbra (cultivado).
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>uehatschii</i>	SEV 36358	POR	POR	Jardín Botánico de Coimbra (cultivado).
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>uehatschii</i>	SEV 36358	POR	POR	Jardín Botánico de Coimbra (cultivado).
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> por J. Amaral Franco (1979)	LSI 50554/1999	POR	Ribatejo	Almeirim: Raposa: Herdade de Besteiros.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>aristatum</i>	LSI 252/2003	POR	Ribatejo	Cartaxo: Aramenha junto a Serventia.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. puellii</i> por J. de V. (1964)	LSI 50564/1999	POR	Ribatejo	Cartaxo: Cruz do Campo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>aristatum</i>	LSI 253/2003	POR	Ribatejo	Sta. Margarida da Coutada: Caldeias.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> por J. Amaral Franco (1979)	LSI 50553/1999	POR	Ribatejo	Sta. Margarida da Coutada: Chã de Carvalhoso.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 16256	POR	Trás os Montes	Alijó: Carilão.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 6754	POR	Trás os Montes	Arnal: Vila Real: Alto dos Viduais.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 834086	POR	Trás os Montes	Bemposta; Mogadouro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	LI SI 50574/1999	POR	Trás os Montes	Bragança; Cima da Vertente Ne do Alto de Vigia.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. puellii</i>	UTAD 16257	POR	Trás os Montes	Bragança; Falgueirão.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>aristatum</i>	LI SI 50537/1999	POR	Trás os Montes	Bragança; França; Alto do Falgueirão.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	LI SI 50573/1999	POR	Trás os Montes	Bragança; França; entre Fonte Ferrugenta y Fonte Fria (Serra de Montesinhos).
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	LI SI 50581/1999	POR	Trás os Montes	Bragança; França; Viveiros Florestais, margen izquierdo del río Sabor.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	SEV 11246	POR	Trás os Montes	Bragança; Fresulfe.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>puellii</i> correg. a <i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i> por Franco & Rocha Afonso (1987)	LI SI 50580/1999	POR	Trás os Montes	Bragança; Joguinho-Baçal.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	LI SI 50575/1999	POR	Trás os Montes	Bragança; Quintanilhas; sobre el río Maçás.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	LI SI 50572/1999	POR	Trás os Montes	Bragança; Rabal.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>welwitschii</i>	MA 284485	POR	Trás os Montes	Bragança.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. puellii</i>	UTAD 16255	POR	Trás os Montes	Chaves; Nogueira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>puellii</i>	UTAD 14113	POR	Trás os Montes	Chaves.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 6606	POR	Trás os Montes	Dornelas; Vila Real; al Sur de Dornelas; junto al río Olo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 7049	POR	Trás os Montes	Ferveça; Mondim de Basto.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 7010	POR	Trás os Montes	Ferveça; Vila Real; Mata de Ferveça.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. puellii</i> por J. de V. (1964)	LI SI 50542/1999	POR	Trás os Montes	Foz de Tua; Caminho de Tralhariz.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 656894	POR	Trás os Montes	Foz de Tua.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	UTAD 5318	POR	Trás os Montes	Lagoaça.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	UTAD 5356	POR	Trás os Montes	Lagoaça.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	UTAD 10953	POR	Trás os Montes	Lamas de Olo; Vila Real; próximo a B. da Cimeira.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 6713	POR	Trás os Montes	Lamas de Olo; Vila Real.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. puellii</i> por J. de V. (1964)	LI SI 50548/1999	POR	Trás os Montes	Lamego; Avoêo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. puellii</i> por J. de V. (1964)	LI SI 50541/1999	POR	Trás os Montes	Ligares; Ribeira de Mosteiro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 5519	POR	Trás os Montes	Lugar de Aranga; Ermelo; Mondim de Bastos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. puellii</i>	UTAD 16254	POR	Trás os Montes	Macedo de Cavaleiros; Montezinho.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 209	POR	Trás os Montes	Margem direita do Douro; Tua Arredores.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> por J. Amaral Franco (1979)	LI SI 50555/1999	POR	Trás os Montes	Miranda do Douro; Duas Igrejas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	PO 494	POR	Trás os Montes	Mirandela; junto a la vía del ferrocarril.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	UTAD 6092	POR	Trás os Montes	Mogadouro; Bemposta.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	UTAD 8803	POR	Trás os Montes	Mogadouro; Perto de Meirinhos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	GDA 41452	POR	Trás os Montes	Mogadouro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	GDA 41496	POR	Trás os Montes	Mogadouro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	MA 591977	POR	Trás os Montes	Mogadouro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. puellii</i>	UTAD 16252	POR	Trás os Montes	Montalegre; Padroso.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. puellii</i>	UTAD 16251	POR	Trás os Montes	Montalegre; Rebordãos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 6636	POR	Trás os Montes	Muas; Vila Real.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	ARAN 59296	POR	Trás os Montes	Quintanilha.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 628005	POR	Trás os Montes	Quintanilha.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 59235	POR	Trás os Montes	Quintanilha.

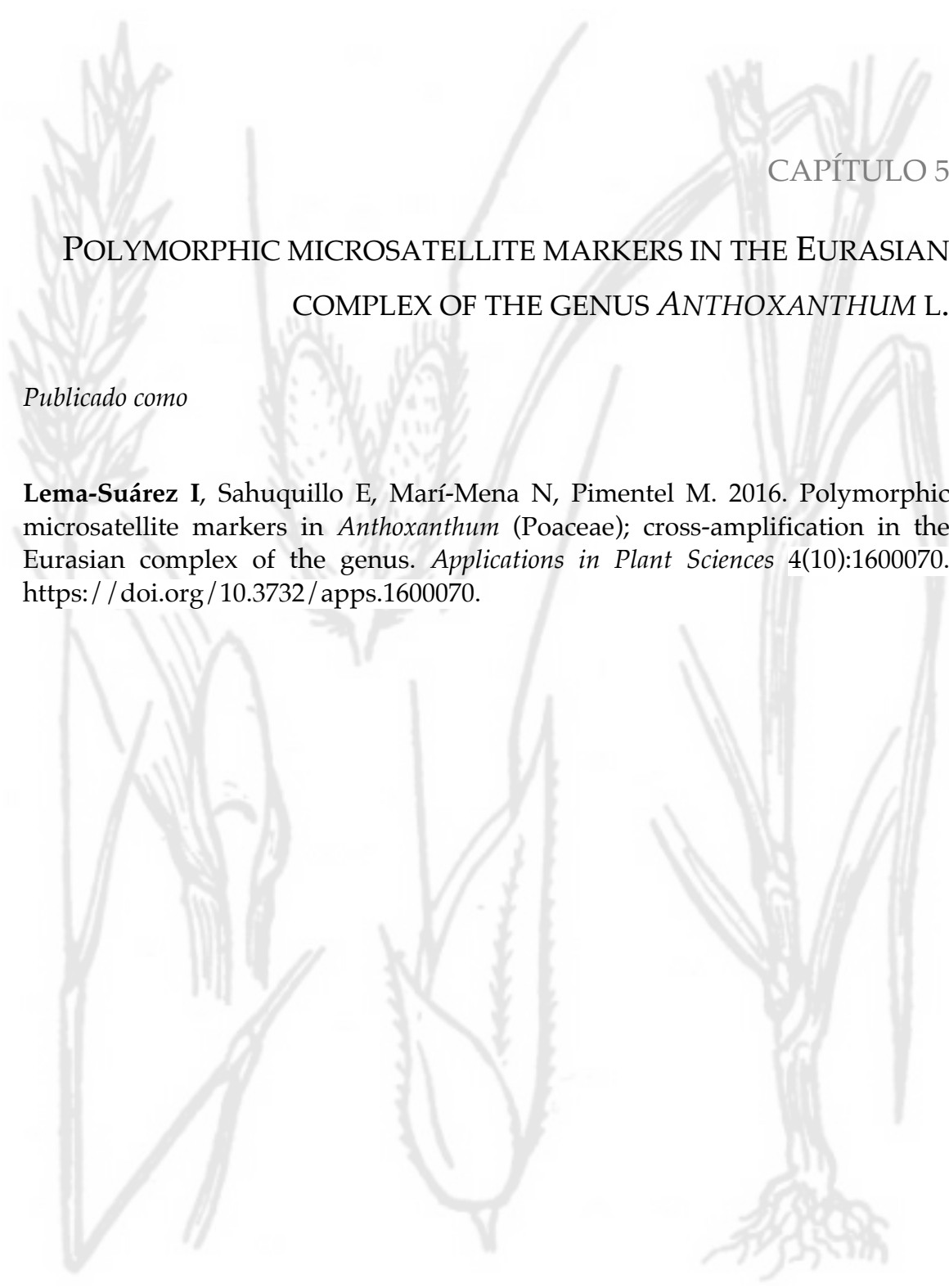
Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 207	POR	Trás os Montes	Régua: Lamego: Matança: Caminho Para Lobas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	UTAD 7531	POR	Trás os Montes	Régua: Lobrigos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. puelii</i>	UTAD 16253	POR	Trás os Montes	Régua: Quinta das Murças.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. puelii</i> por J. de V. (1964)	LISI 50543/1999	POR	Trás os Montes	S. Mamede de Ribatua: Entre A Povoação e A Estação.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	PO 313	POR	Trás os Montes	Sabrosa: Covas do Douro: Mantelinha.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 412234	POR	Trás os Montes	San Mamede de Riba: Tua.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 17846	POR	Trás os Montes	Serra da Nogueira: entre Cruzes e Mosqueiro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 8426	POR	Trás os Montes	Serra do Marão: case da Fraga da Ermida.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 8427	POR	Trás os Montes	Serra do Marão: entre Alto do Velão e Ermelo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i>	UTAD 8804	POR	Trás os Montes	Torre de Moncorvo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. puelii</i>	UTAD 16258	POR	Trás os Montes	Vila Real: Borbela.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. puelii</i> por J. de V. (1964)	LISI 50546/1999	POR	Trás os Montes	Vila Real: Entre Relva E Parada de Cunhos.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. puelii</i> por J. de V. (1964)	LISI 50544/1999	POR	Trás os Montes	Vila Real: Entre Vilarinho da Samardá E Samardá: Monte do Sabugueiro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. puelii</i> por J. de V. (1964)	LISI 50556/1999	POR	Trás os Montes	Vila Real: Lamas de Olo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 7628	POR	Trás os Montes	Vila Real: P. N. do Alvão: Barreiro.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 4764	POR	Trás os Montes	Vila Real: P. N. do Alvão: Lamas de Olo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 4765	POR	Trás os Montes	Vila Real: P. N. do Alvão: Lamas de Olo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 4766	POR	Trás os Montes	Vila Real: P. N. do Alvão: Lamas de Olo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 4767	POR	Trás os Montes	Vila Real: P. N. do Alvão: Lamas de Olo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 4768	POR	Trás os Montes	Vila Real: P. N. do Alvão: Lamas de Olo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 4769	POR	Trás os Montes	Vila Real: P. N. do Alvão: Lamas de Olo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 9695	POR	Trás os Montes	Vila Real: Régua: entre A Foz do rio Varosa y A Quinta da Vacaria.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	UTAD 3354	POR	Trás os Montes	Vila Real: Serra do Marão.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> por J. Amaral Franco (1979)	LISI 50549/1999	POR	Trás os Montes	Vila Seca de Armamar: Rodoeda.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. puelii</i> por J. de V. (1964)	LISI 50516/1999	POR	Trás os Montes	Vila Seca de Poiares.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 806692	POR	Trás os Montes	Vilareal: Dornelas.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 834213	POR	Trás os Montes	Vilareal.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>aristatum</i> var. <i>weitschii</i>	LISI 50576/1999	POR	Trás os Montes	Vimioso: Argozelo.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	VIT 56372	POR	Trás os Montes	S. Patino & AHIM
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> forma <i>aristatum</i>	LOU 1848-10			
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> var. <i>puelii</i>	LOU 1848/2			
<i>A. aristatum</i>		LOU 1848/5			
<i>A. aristatum</i>		LOU 1848/6			
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LOU 1848/7			
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LOU 1848/8			
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	LOU 1848/9			
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i> correg. a <i>A. puelii</i> por J. de V. (1964)	LISI 50539/1999			
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4754			Arras: Cabeço da Mulher.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 4745			Sierra de Majareica.
<i>A. aristatum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 347263			Touzal.
<i>A. odoratum</i>	<i>A. aristatum</i>	MA 157414	ESP	Zamora	Subida A Moncabril Ribadelago.

Especie	Identificación anterior	Nº herbario	País	Provincia	Localidad
Dudoso	<i>A. aristatum</i>	JBA 20952	ESP	A Coruña	As Pontes de García Rodríguez.
Dudoso	<i>A. aristatum</i>	SEV 233240	ESP	A Coruña	Bregua.
Dudoso	<i>A. aristatum/A. odoratum</i>	MA 565173	ESP	A Coruña	Carnota.
Dudoso	<i>A. aristatum/A. odoratum</i>	MA 590775	ESP	A Coruña	Carnota.
Dudoso	<i>A. ovatum/A. aristatum</i>	SANT 59909	ESP	A Coruña	Ribeira: Faro de Corrubedo.
Dudoso	<i>A. ovatum/A. aristatum</i>	MA 448277	ESP	Cádiz	San Roque: Finca La Alcaidesa.
Dudoso	<i>A. aristatum</i>	MA 529392	ESP	Girona	Queralbs: Níria: Camino del Pico de Nou Creu.
Dudoso	<i>A. aristatum</i>	GDA 2926	ESP	Gran Canaria	
Dudoso	<i>A. aristatum</i>	GDA 31058	ESP	Gran Canaria	San Mateo.
Dudoso	<i>A. ovatum/A. aristatum</i>	SEV 233665-2	ESP	Granada	Subida Al Puerto de La Ragua.
Dudoso	<i>A. ovatum</i> var. <i>ovatum</i> correg. a subsp. <i>ovatum</i> por Valdés	SEV 11711	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: cerca del Palacio.
Dudoso	<i>A. aristatum</i> subsp. <i>micranthum</i> correg. a <i>A. ovatum</i> por Valdés	SEV 11749	ESP	Huelva	P.N. de Doñana: El Martinazo.
Dudoso	<i>A. aristatum</i>	ELVE 1421	POR	Beira Alta	Serra da Estrela: Vale do Conde.
Dudoso	<i>A. aristatum</i>	ELVE 1422	POR	Beira Alta	Serra da Estrela: Vale do Conde.

POLYMORPHIC MICROSATELLITE MARKERS IN THE EURASIAN
COMPLEX OF THE GENUS *ANTHOXANTHUM* L.

Publicado como

Lema-Suárez I, Sahuquillo E, Marí-Mena N, Pimentel M. 2016. Polymorphic microsatellite markers in *Anthoxanthum* (Poaceae); cross-amplification in the Eurasian complex of the genus. *Applications in Plant Sciences* 4(10):1600070. <https://doi.org/10.3732/apps.1600070>.



ABSTRACT

Non-plastid microsatellite primers were developed for the first time in the Eurosiberian complex of *Anthoxanthum* L., a genus of temperate grasses in which reticulate evolution is common. A microsatellite-enriched genomic DNA library allowed the detection of 500 fragments containing a microsatellite motif and for which primers were designed. Fifteen primer pairs were selected for an extended primer test. These markers were used in the preliminary analysis of the Eurasian diploid lineages of *Anthoxanthum*, with special emphasis on three populations of the Mediterranean *A. aristatum*/*A. ovatum* complex. A total of 102 alleles were recorded in the analysis. Most selected primers were successfully amplified in the perennial Eurasian polyploids *A. odoratum* L. and *A. amarum* Brot. These newly generated microsatellite markers will enable the analysis of evolution and phylogeography in both diploid and polyploid lineages of this important group of grasses.

Keywords: *Anthoxanthum* – microsatellites – NGS – polyploidy – SSR – transferability

INTRODUCTION

Next Generation Sequencing (NGS)-based methods have allowed the quick development of microsatellite primers specific to non model organisms (e.g. Duwe et al., 2015; González et al., 2015). We present microsatellite markers for the grass genus *Anthoxanthum*, a taxon comprising around 20 species often affected by reticulation and polyploidy (Pimentel et al., 2010, 2013). The phylogeny of *Anthoxanthum* defines a Eurosiberian (+ Macaronesian and Afroalpine) polyploid complex of species (Pimentel et al., 2013). It includes 4 diploid taxa: (i) the Mediterranean *A. aristatum* Boiss./*A. ovatum* Lag. complex (Pimentel et al., 2010), (ii) the Macaronesian *A. maderense* Teppner and (iii) the Arctic-alpine *A. alpinum* Löve & Löve (Pimentel et al., 2013). The clade also includes at least 3 polyploid lineages (Chumová et al., 2015): the Iberian endemism *A. amarum* (16x–18x), the East African *A. nivale* K. Schum. (4x, 6x) and the Eurasian *A. odoratum* (4x).

We have isolated and characterized 15 microsatellite markers which can be applied to the Eurosiberian complex of *Anthoxanthum*. We aim at determining the geographic patterns of gene flow within and among the different diploid lineages in the complex, as well as unravelling the origin of its polyploid groups.

METHODS AND RESULTS

Microsatellite development

A microsatellite-enriched genomic library (motifs AC, AG, ACC, AGG and ACG) was constructed at AllGenetics & Biology SL (A Coruña, Spain) from an equimolar mix of three DNA extracts from the diploid *A. aristatum*/*A. ovatum* and the tetraploid *A. odoratum* (Appendix 1). The Nextera XT DNA kit (Illumina, San Diego, California, USA) was used following the manufacturer's protocol. The ploidy level of the samples used was assessed through flow cytometry following Galbraith et al. (1983). DNA was extracted from silica dried leaves using the DNAeasy Plant Minikit (Qiagen, Hilden,

Germany). The enriched genomic library was sequenced in a fraction of an Illumina MiSeq PE300 run (Illumina, San Diego, USA) and the reads were processed using the software Geneious 7.1.5 (Biomatters, Auckland, New Zealand). We detected 500 loci containing a microsatellite and flanked by regions adequate to design PCR primers using Primer3 (Untergrasser et al., 2012).

Forty microsatellite loci were selected for preliminary assessment of polymorphism. Six diploid and two tetraploid samples (Appendix 1) were chosen based on: (i) they belonged to the different *Anthoxanthum* lineages; (ii) they came from geographically distant populations. Primer pairs were multiplexed using the software Multiplex Manager 1.0 (Holleley & Geerts, 2009). Each reaction was performed with 3 oligonucleotides (one of them fluorescently labelled using FAM or HEX). For a full description of the methodology see Schuelke (2000). PCR reactions were conducted in a final volume of 12.5 µl, containing 1 µl of DNA (10 ng/µl), 6.25 µl Type-it Microsatellite PCR kit (Qiagen, Hilden, Germany), 4 µl PCR-grade water and 1.25 µl of the primer mix (Schuelke, 2000). The optimal PCR protocol consisted in an initial denaturation step at 95 °C for 5 min, followed by 30 cycles of 95 °C for 30 s, 56 °C for 90 s and 72 °C for 30 s; 8 cycles of 95 °C for 30 s, 52 °C for 90 s and 72 °C for 30 s; and a final extension step at 68 °C for 30 min. Labelled PCR products were then subjected to fragment analysis in Macrogen Inc. (Seoul, South Korea). The resulting .fsa files were manually analyzed using Geneious 7.1.5. Fifteen primers were selected based on amplification success and the number of alleles generated. The selected primers, as well as their motif and the suggested combination of primers in multiplex reactions are indicated in Table 1.

Polymorphism assessment. Amplification in Eurasian taxa

Analyses were conducted on 61 individuals (3 populations, population size: 20-21; Appendix 1) belonging to the diploid *A. aristatum*/*A. ovatum*. Fragment amplification and analysis was conducted as explained above. Descriptive statistics (number of alleles, observed and expected heterozygosities and polymorphism information

content, PIC) and departure from Hardy-Weimberg equilibrium (HWE) were estimated *per* population using GenAlEx 6.5 (Peakall & Smouse, 2006) and Genepop (Raymond & Rousset, 1995). Twelve out of fifteen candidate microsatellite primers used in the test were polymorphic at least in two of the analysed populations (Table 2), whereas the remaining three primers resulted in monomorphic amplifications. Across these populations, mean observed and expected heterozygosity in polymorphic markers was 0.364 (between 0.117 and 0.692 *per* locus) and 0.359 (between 0.154 and 0.705 *per* locus), respectively. Mean polymorphism information content (PIC) was 0.452 (between 0.160 and 0.792 *per* locus), and the number of alleles *per* locus across populations ranged from 3 to 10. Detailed values *per* loci and population are included in Table 2. All polymorphic loci but four (AG_AX_01, AG_AX_39, AG_AX_159 and AG_AX_472; p-value 0.01) were in HWE in all surveyed populations (Table 2).

An extended polymorphism test was conducted in eighty individuals (9 populations, Appendices 1, 2) belonging to the different diploid taxa included in the Eurosiberian clade of *Anthoxanthum*. We limited this extended analysis to diploids due to the uncertainty of allele dosage in polyploids (Servick et al., 2010). Thirteen out of fifteen microsatellite primers used in the extended test were polymorphic in *A. aristatum*/*A. ovatum* individuals (7 populations, 50 specimens; Table S1), whereas the remaining two primers resulted in monomorphic amplifications (locus AG_AX_472, monomorphic in the first test, was polymorphic in this extended analysis). The number of alleles ranged between 3 and 10. Observed and expected heterozygosity were 0.385 (between 0.063 and 0.731 *per* locus) and 0.630 (between 0.363 and 0.815 *per* locus), respectively. The polymorphism information content (PIC) ranged between 0.331 and 0.8. Values *per* loci are included in Table S1. The number of alleles recovered in *A. maderense* (one population, 5 specimens) ranged between 2 and 3, with only 9 out of 15 primers showing polymorphism. Observed and expected heterozygosities were 0.41 and 0.407, respectively (0.1 to 0.6 *per* locus in both parameters; Table S1). PIC values oscillated between 0.160 and 0.470. In *A. alpinum* (5 populations, 25 specimens) the number of alleles *per* locus ranged between 2 and 11, with 11 out of 15 primers showing polymorphism. Overall observed and expected heterozygosity for *A. alpinum* was 0.27,

showing a great variation across loci (0.067 - 0.556, observed heterozygosity; 0.067 - 0.849, expected heterozygosity). PIC values ranged between 0.062 and 0.672 (Table S1).

Amplification was successfully conducted in two polyploid lineages in the complex (Table 1). Eighty specimens (10 populations) of the widespread tetraploid *A. odoratum* and 15 plants of the narrow endemic polyploid *A. amarum* (three populations) were used. Eleven and 14 primers out of 15 showed polymorphism in *A. amarum* (16x–18x) and *A. odoratum* (4x), respectively. The number of alleles obtained for each species ranged between 2 and 6 for *A. amarum* and between 3 and 12 in *A. odoratum*.

CONCLUSIONS

In this study, 15 novel microsatellite loci were developed for the diploid Mediterranean *A. aristatum*/*A. ovatum* lineage. Between nine and eleven microsatellite markers produced polymorphic amplification in the other Eurasian (+ Macaronesian) diploid lineages of *Anthoxanthum*, *A. alpinum* and *A. maderense*. Cross amplification in polyploid *Anthoxanthum* revealed high transferability to the highly invasive tetraploid *A. odoratum* and to the narrowly distributed high polyploid Iberian endemism *A. amarum*. These markers constitute a valuable tool for biogeographic and evolutionary studies in this important group of grasses.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank J. Vierna and A. Vizcaíno for their help in the laboratory. This work was supported by the Spanish Government (grant CGL2009-12955-C02-02).

Table 1. Characterization of 15 microsatellite loci obtained from *Anthoxanthum aristatum*/*A. ovatum* and test of cross amplification in different Eurasian diploid and polyploid *Anthoxanthum* spp.

Locus	Primer sequences (5'-3')	Repeat motif	T _a (°C)	Size	Successful cross-amplification ^a	GB accession no.
AG_AX_232 ^b	F: AGTACAACAGCACTGGAGCATC (FAM) R: CAGTTGTCAGCGAAGCTGAG	(AGC) ₆	59	112	<i>A. made</i> , <i>A. alpi</i> , <i>A. ama</i> , <i>A. odo</i>	KU883614
AG_AX_24 ^b	F: CTTCCGGATCGAAGAACTGA (HEX) R: AGAACATGGGAAGCAACCAG	(AGC) ₅	60	112	<i>A. made</i> , <i>A. alpi</i> , <i>A. ama</i> , <i>A. odo</i>	KU883615
AG_AX_402 ^c	F: GGTTGCCGTCAAAACAAA (FAM) R: CGTCTGCCACCTCCCAT	(AG) ₅	59	106	<i>A. made</i> , <i>A. alpi</i> , <i>A. ama</i>	KU883616
AG_AX_01 ^c	F: TCACGTGGTCCAGGTAACA (HEX) R: TGCTCGAGGAAGAACTCGAT	(AG) ₈	60	107	<i>A. made</i> , <i>A. alpi</i> , <i>A. ama</i> , <i>A. odo</i>	KU883617
AG_AX_07 ^d	F: GCTGTTCCTGTTCCGACTCC (FAM) R: GCGTGAATTTGACCAATCCT	(AC) ₇	60	230	<i>A. made</i> , <i>A. alpi</i> , <i>A. ama</i> , <i>A. odo</i>	KU883618
AG_AX_390 ^d	F: TGGTCTCCTCGTCAGCG (HEX) R: AAGTGATAAAGAATGCACCTCGG	(AGG) ₈	59	149	<i>A. ama</i> , <i>A. odo</i>	KU883619
AG_AX_29 ^d	F: TCTTAGAGGTGGATTCCG (HEX) R: GAGGATGCAGTGAAGGAGGA	(AG) ₆	60	245	<i>A. ama</i> , <i>A. odo</i>	KU883620
AG_AX_39 ^e	F: ACGACAGGACTTTCACCTGG (FAM) R: TGTAGCATAGCATCCGGGTT	(AG) ₅	60	307	<i>A. made</i> , <i>A. alpi</i> , <i>A. ama</i> , <i>A. odo</i>	KU883621
AG_AX_159 ^e	F: CAGTGTCAAGTTACATCGGG (HEX) R: GGCCACCACATCATATGTGAC	(AG) ₅	60	131	<i>A. alpi</i> , <i>A. odo</i>	KU883622
AG_AX_472 ^e	F: CTTGTAACTGGCGGACAAAT (HEX) R: ATCGGTTCTTGGTCGGATTA	(AG) ₆	60	295	<i>A. made</i> , <i>A. alpi</i> , <i>A. ama</i> , <i>A. odo</i>	KU883623
AG_AX_17 ^f	F: TGTAGAGGTAGGCACTGACG (FAM) R: CCACCTAGCTTCCAGGACAA	(ATC) ₅	60	106	<i>A. made</i> , <i>A. alpi</i> , <i>A. ama</i> , <i>A. odo</i>	KU883624
AG_AX_08 ^f	F: GAGTAGCGACTCGTGGAGC (HEX) R: AGGGAGAAAGAGGCTTGAG	(CCG) ₅	60	371	<i>A. made</i> , <i>A. alpi</i> , <i>A. ama</i> , <i>A. odo</i>	KU883625
AG_AX_55	F: TTGCCTGTTGAGAGTCACG (HEX) R: CATGAAGGGAGCACATGAAG	(AG) ₇	60	222	<i>A. odo</i>	KU883626
AG_AX_476	F: AAGGATGAGCACCCAGAGC (FAM) R: AGTCGTCTCCCGAATCCTG	(AC) ₅	60	117	<i>A. odo</i>	KU883627
AG_AX_177	F: CAATCGTGCCTGTATCCG (HEX) R: GGATTTGAGGGAGGAGATGA	(AC) ₅	60	328	<i>A. alpi</i> , <i>A. odo</i>	KU883628

Note: *A. made* = *A. maderense*; *A. alpi* = *A. alpinum*; *A. ama* = *A. amarum*; *A. odo* = *A. odoratum*; T_a = annealing temperature. GB, GenBank.

^aAll loci are polymorphic for these species, with a minimum of two (*A. maderense*, *A. amarum*) or three alleles (*A. alpinum*, *A. odoratum*). ^{b,c,d,e,f} indicate the primers that were co-amplified in multiplex reactions. The primers AG_AX_177, AG_AX_55 and AG_AX_476 were amplified in single-plex reactions.

Table 2. Genetic properties of the developed microsatellites of specimens from three populations of the Eurasian diploid *Anthoxanthum aristatum*/*A. ovatum* lineage. The numbers of individuals used *per* population are indicated between parentheses.

Locus	NA	H _e	H _s	PIC
<i>Anthoxanthum aristatum</i> / <i>A. ovatum</i> . Population: Fluminimaggiore (Sardinia, Italy) (21)				
AG_AX_232	4	0,52	0,52	0,47
AG_AX_24	2	0,32	0,30	0,26
AG_AX_402	1	0,00	0,00	0,00
AG_AX_01*	6	0,73	0,56	0,69
AG_AX_07	1	0,00	0,00	0,00
AG_AX_390	6	0,57	0,60	0,55
AG_AX_29	3	0,51	0,50	0,43
AG_AX_39	4	0,44	0,45	0,40
AG_AX_159*	5	0,63	1,00	0,57
AG_AX_472*	3	0,46	0,14	0,37
AG_AX_17	3	0,52	0,63	0,45
AG_AX_08	6	0,43	0,49	0,42
AG_AX_177	2	0,01	0,10	0,10
AG_AX_476	1	0,00	0,00	0,00
AG_AX_55	1	0,00	0,00	0,00
<i>Anthoxanthum aristatum</i> / <i>A. ovatum</i> . Population: Omalos Plain (Crete, Greece) (20)				
AG_AX_232	3	0,516	0,60	0,46
AG_AX_24	1	0,00	0,00	0,00
AG_AX_402	1	0,00	0,00	0,00
AG_AX_01	4	0,62	0,75	0,57
AG_AX_07	2	0,47	0,45	0,36
AG_AX_390	4	0,30	0,35	0,28
AG_AX_29	4	0,65	0,47	0,60
AG_AX_39*	2	0,5	1,00	0,37
AG_AX_159	2	0,31	0,23	0,26
AG_AX_472*	3	0,55	0,20	0,50
AG_AX_17	4	0,60	0,75	0,52
AG_AX_08	2	0,27	0,33	0,24
AG_AX_177	1	0,00	0,00	0,00
AG_AX_476	1	0,00	0,00	0,00
AG_AX_55	1	0,00	0,00	0,00

Locus	NA	H _e	H _o	PIC
<i>Anthoxanthum aristatum/A. ovatum</i> . Population: Cabo Silleiro (Galicia, Spain) (20)				
AG_AX_232	5	0,64	0,70	0,59
AG_AX_24	3	0,14	0,06	0,14
AG_AX_402	1	0,00	0,00	0,00
AG_AX_01*	7	0,76	0,76	0,73
AG_AX_07	4	0,67	0,60	0,60
AG_AX_390	4	0,60	0,83	0,52
AG_AX_29	1	0,00	0,00	0,00
AG_AX_39*	3	0,52	0,10	0,46
AG_AX_159	5	0,60	0,53	0,56
AG_AX_472	3	0,54	0,55	0,44
AG_AX_17	5	0,62	0,67	0,57
AG_AX_08	4	0,56	0,56	0,51
AG_AX_177	2	0,46	0,72	0,35
AG_AX_476	1	0,00	0,00	0,00
AG_AX_55	1	0,00	0,00	0,00

Note: NA = number of alleles; H_e = expected heterozygosity; H_o = observed heterozygosity; PIC = polymorphism information content.

* Primers that were not in Hardy-Weimberg Equilibrium in each population

Table 3. Genetic properties of the developed microsatellites of specimens from all the diploid lineages in Eurasian *Anthoxanthum*. The numbers of populations/specimens used per lineage are indicated between parentheses.

Locus	NA	H _e	H _o	PI _C
<i>Anthoxanthum aristatum/A. ovatum</i> (9/50)				
AG_AX_232	8	0.81	0.56	0.78
AG_AX_24	7	0.52	0.43	0.47
AG_AX_402	3	0.52	0.07	0.41
AG_AX_01	6	0.52	0.43	0.47
AG_AX_07	4	0.54	0.38	0.44
AG_AX_390	4	0.68	0.44	0.62
AG_AX_29	5	0.62	0.12	0.58
AG_AX_39	6	0.62	0.47	0.54
AG_AX_159	9	0.82	0.30	0.80
AG_AX_472	10	0.8	0.43	0.76
AG_AX_17	6	0.60	0.73	0.54
AG_AX_08	6	0.76	0.20	0.69
AG_AX_177	4	0.36	0.44	0.33
AG_AX_476	1	0	0	-
AG_AX_55	1	0	0	-
<i>A. alpinum</i> (5/25)				
AG_AX_232	3	0.12	0.12	0.11
AG_AX_24	4	0.36	0.37	0.32
AG_AX_402	2	0.07	0.07	0.06
AG_AX_01	4	0.36	0.37	0.32
AG_AX_07	3	0.32	0.36	0.28
AG_AX_39	5	0.74	0.80	0.67
AG_AX_159	3	0.23	0.25	0.21
AG_AX_472	10	0.84	0.55	0.80
AG_AX_17	3	0.41	0.54	0.34
AG_AX_08	2	0.27	0.27	0.21
AG_AX_177	2	0.09	0.09	0.08

Locus	NA	H _e	H _o	PIC
<i>A. maderense</i> (1/5)				
AG_AX_232	3	0.60	0.60	0.47
AG_AX_24	2	0.20	0.20	0.16
AG_AX_402	2	1.00	1.00	0.37
AG_AX_01	2	0.20	0.20	0.16
AG_AX_07	2	0.20	0.20	0.16
AG_AX_39	3	0.38	0.40	0.31
AG_AX_472	2	0.57	0.50	0.37
AG_AX_17	2	0.57	1.00	0.37
AG_AX_08	2	0.35	0.00	0.27

Note: NA = number of alleles; H_e = expected heterozygosity; H_o = observed heterozygosity; PIC = polymorphism information content.

Appendix 1. Voucher details for the samples used. All vouchers are deposited in the Santiago de Compostela University Herbarium (SANT).

Population	N	Voucher nº
<i>Anthoxanthum aristatum/A. ovatum</i> (2x)		
^a SPAIN: Lugo, Quiroga, Sequeiros. Collectors: M. Perille, M. Pimentel, D. Romero & E. Sahuquillo. N 42°26'50,31" W 007°13'32,04"	5	SANT 52195
^{a,b} GREECE: Crete: Imbros Gorge. Collectors: M. Pimentel & E. Sahuquillo. N 35°14'49,2" E 24°10'05,2"	5	SANT 65967
^c MOROCCO: Boukhalet Sovahel: 15 Km SW Tanger. Collector: M.A. Minaya. N 35°44'26,6" W 005°54'10,5"	5	SANT 65971
^c MOROCCO: On the road from Tiflet to Si AïfaelBakraoui: Mamora Forest. Collector: M.A. Minaya. N 34°10'19,1" 006°31'32,0"	5	SANT 65972
^c SPAIN: Sevilla, Alcalá de Guadaíra, El Gandul. Collector: P. Jiménez, S. Martín-Bravo, M. Luceño, F.J. Fernández. N 37°23'19,03" W 005°59'13,47"	5	SANT 65973
^c SPAIN: Santa Cruz de Tenerife: La Palma. Collector: A. Santos-Guerra. N 28°40'38,86" W 17°49'04,62"	9	-
^c SPAIN: Huelva, Parque Nacional de Doñana, Caño del Tío Antónito. Collectors: M. Pimentel & E. Sahuquillo. N 36°58'44,01" 006°28'11,17"	5	SANT 53375
^c SPAIN: Madrid, Montejo de la Sierra. Collectors: C. Cortizo & E. Sahuquillo. N 40°59'01,07" W 003°49'00,28"	5	SANT 53404
^c SPAIN: Ourense, Larouco. Collectors: C. Cortizo, M. Perille, M. Pimentel & E. Sahuquillo. N 42°20'42,56" 007°09'40,42"	6	SANT 53405
^{c,b} SPAIN: Pontevedra, Baiona, Cabo Silleiro. Collectors: C. Cortizo & E. Sahuquillo. N 42°06'42,67" W 008°53'53,94"	20	SANT 52193
^c GREECE: Crete, Omalos Plain. Collectors: M. Pimentel & E. Sahuquillo. N 35°19'25,0" E 23°53'31,2"	20	SANT 65966
^c ITALY: Sardinia, Iglesias, Fluminimaggiore. Collectors: M. Pimentel & E. Sahuquillo. N39°27'01,5" E 008°28'15,7"	21	SANT 65970
<i>Anthoxanthum maderense</i> (2x)		
^c PORTUGAL: Madeira, Poça da Neve, Estrada cara ao Arieiro. Collectors: M. Sequeira & P. Catalán. N 32°44'58,66" W 16°58'53,09"	5	SANT 52179
<i>Anthoxanthum alpinum</i> (2x)		
^c FRANCE: Auvergne-Rhône-Alpes, Haute-Savoie, Col de Galibier. Collectors: M. Perille, M. Pimentel & D. Romero. N 45°03'48,7" E 006°24'29,6"	5	SANT 52189
^c ITALY: Central Apennines, Gran Sasso e Monti della Laga National Park, 2230-2240 m.s.m. Collector: P. Jiménez. N 42°29'32,9" E13°29'48,3"	5	SANT 72599
^c BULGARIA: Pirin National Park, Bangkso, path to Vihren peak from the hut, 1950-2300 m.s.m. Collector: P. Jiménez. N 41°44'22,3" E 23°25'26,9"	5	SANT 72598
^c BULGARIA: Rila National Park, Seven Rila Lakes; 2100-2300 m.s.m. Collector: P. Jiménez. N 42°12'07,2" E 23°19'01,4"	4	SANT 72597
^{b,c} SERBIA: W Balkans, path between Zarkova and Midzor. 1800-2000 m.s.m. Collector: P. Jiménez. N 43° 23' 24,01" E 22° 40' 16,60"	5	SANT 72583
<i>Anthoxanthum amarum</i> (16x-18x)		
SPAIN: Ourense, Montederramo, Gabín. Collectors: M. Perille, M. Pimentel & E. Sahuquillo. N 42°15'52,71" W 007°28'53,45"	5	SANT 52222
SPAIN: Asturias, Santa Eulalia de Oscos, Road Taramundi - Teixoes. Collectors: M. Pimentel & E. Sahuquillo. N 43°21'42,9" W 007°01'25,8"	5	SANT 65935
SPAIN: Pontevedra, Tomiño, Amorín. Collectors: C. Cortizo & E. Sahuquillo. N 41°38'39,1" W 008°43'54,9"	5	SANT 52217

Population	N	Voucher n°
^{a,b} PORTUGAL: Guarda, Serra da Estrela, Manteigas. Collectors: M. Pimentel & E. Sahuquillo. N 40°23'54.7" W007°32'48.3"	5	SANT 72584
ITALY: Tuscany, Alpi Apune, Vinca track to Capanna Gannerone. 1050 m.s.m. Collector: P. Jiménez. N 44°08'23.7" E 10°09'32.9"	5	SANT 72586
^b SPAIN: Ourense, Rubiá, Casaio. Collectors: M. Pimentel & E. Sahuquillo. N 42°20'14.15" W 006°48'7.48"	5	SANT 72596
SWEDEN: Uppland, Alunda. Collector: M. Pimentel. N 60°03'46.0" E 18°04'58.7"	5	SANT 53396
CHILE: X Región de los Lagos, Isla de Chiloé, Iglesia Compu. Collectors: M. Pimentel & E. Sahuquillo. S 42°52.300' W 73°42.086'	10	SANT 72593
CHILE: VIII Región del Biobío, Concepción, Coronel, Escuadrón. Collectors: M. Pimentel & E. Sahuquillo. S 37°011' W 73°08'	10	SANT 72595
CHILE: IX Región de la Araucanía, Curacautín-Lonquimay, Manzanales. Collectors: M. Pimentel & E. Sahuquillo. S 38°27.676' W 71°42.681'	10	SANT 72591
CHILE: XIV Región de Los Ríos, Valdivia, Los Liles. Castro carretera Chathuin. Collectors: M. Pimentel & E. Sahuquillo. S 39°52.166' W 73°28.348'	10	SANT 72594
CHILE: XIV Región de Los Ríos, Valdivia, Lago Ranco. Carretera to Rupameica. Collectors: M. Pimentel & E. Sahuquillo. S 40°23.348' W 72°04.943'	10	SANT 72601
CHILE: XIV Región de Los Ríos, Valdivia, Niebla, before Caleta el Molinar. Collectors: M. Pimentel & E. Sahuquillo. S 39°51.002' W 73°23.431'	10	SANT 72592

Note: N = sample number.

^aIndividuals used for the construction of the microsatellite-enriched genomic library (one specimen *per* population); ^bIndividuals used in the extended primer test (two specimens *per* population); ^cIndividuals used in the polymorphism assessment of the 15 selected primers.

REFERENCES

- Chumová Z, Krejčíková J, Mandáková T, Suda J, Trávníček P. 2015.** Evolutionary and taxonomic implications of variation in nuclear genome size: lesson from the grass genus *Anthoxanthum* (Poaceae). *PLOS ONE* **10**: e0133748.
- Duwe VK, Ismail SA, Buser A, Sossai E, Borsch T, Muller LAH. 2015.** Fourteen polymorphic microsatellite markers for the threatened *Arnica montana* (Asteraceae). *Applications in Plant Sciences* **3**: 1400091.
- Galbraith DW, Harkins KH, Maddox JM, Ayres NM, Sharma DP, Firoozabady E. 1983.** Rapid flow cytometric analysis of the cell cycle in intact plant tissues. *Science* **220**: 1049–1051.
- González C, Harvey N, Ornelas JF. 2015.** Development and characterization of microsatellite loci in the mistletoe *Psittacanthus schiedeana* (Loranthaceae). *Applications in Plant Sciences* **3**: 1400099.
- Holleley CE, Geerts PG. 2009.** Multiplex Manager 1.0: A cross-platform computer program that plans out and optimizes multiplex PCR. *BioTechniques* **46**: 511–517.
- Peakall R, Smouse PE. 2006.** GenAlEx 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* **6**: 288–295.
- Pimentel M, Catalán P, Sahuquillo E. 2010.** Morphological and molecular taxonomy of the annual diploids *Anthoxanthum aristatum* and *A. ovatum* (Poaceae) in the Iberian Peninsula. Evidence of introgression in natural populations. *Botanical Journal of the Linnean Society* **164**: 53–71.
- Pimentel M, Sahuquillo E, Torrecilla Z, Popp M, Catalán P, Brochmann C. 2013.** Hybridization and long-distance colonization at different time scales: towards resolution of long-term controversies in the sweet vernal grasses (*Anthoxanthum*). *Annals of Botany* **112**: 1015–1030. doi: 10.1093/aob/mct170.
- Raymond M, Rousset F. 1995.** GENEPOP (Version 1.2): Population genetics Software for exact tests and Ecumenicism. *Journal of Heredity* **86**: 248–249.
- Schuelke M. 2000.** An economic method for the fluorescent labelling of PCR fragments. *Nature Biotechnology* **18**: 233–234.
- Servick SV, Soltis PS, Soltis DE. 2010.** Microsatellite marker development for *Galax urceolata* (Diapensiaceae). *American Journal of Botany* **98**: e48–e50.
- Untergrasser A, Cutcutache I, Koressaar T, Ye J, Faircloth BC, Remm M, Rozen SG. 2012.** Primer3—New capabilities and interfaces. *Nucleic Acids Research* **40**: e115.

CONCLUSIONES



CONCLUSIONES

De este trabajo se pueden extraer las siguientes conclusiones sobre la evolución y taxonomía de la subtribu Anthoxanthinae:

1. El origen de la subtribu Anthoxanthinae se sitúa en el Oligoceno Tardío, con una elevada diversificación posterior durante el Mioceno-Pleistoceno. Este resultado es coherente con lo que sucedió en la subfamilia Pooideae a nivel global. *Anthoxanthum* probablemente se originó a partir de ancestros de *Hierochloë* que perdieron los caracteres masculinos de las flores inferiores y las páleas, evento que tendría lugar durante el Mioceno Temprano (hace 20.7 Ma). Durante este período (hace 19.5 Ma) se produjo al menos otra transición en la estructura de la espiguilla, que supuso la pérdida de los caracteres masculinos de la flor apical dando lugar a la sección *Monoecia*.
2. Los fenómenos de hibridación y reticulación son frecuentes en la subtribu, tanto dentro de los géneros como entre ellos, lo que dificulta la diferenciación taxonómica de las especies. Los géneros *Anthoxanthum* e *Hierochloë* se diferencian claramente en base a sus características morfológicas y moleculares, por lo que deberían mantenerse como géneros separados.
3. La subtribu Anthoxanthinae presenta una elevada variabilidad cariológica, lo que coincide con una frecuencia elevada de reticulaciones. A partir de los resultados de cantidad de ADN nuclear se pudieron inferir los niveles de ploidía de algunas especies, pero es necesario disponer de más recuentos cromosómicos para confirmar estos datos. En *Anthoxanthum*, cuyo número básico de cromosomas es $x = 5$, se han encontrado diploides, tetraploides y poliploides altos (16–18 x). En *Hierochloë*, con un número básico de cromosomas de $x = 7$, se obtuvieron tetraploides, hexaploides y dodecaploides. En la sección *Ataxia* todas las especies analizadas se corresponderían con tetraploides y el taxon sudafricano *A. ecklonii* presentaría además poblaciones diploides.
4. Las áreas de distribución que ocupan las especies de la subtribu

Anthoxanthinae y sus relaciones filogenéticas indican que la dispersión a larga distancia ha sido importante para los táxones del Hemisferio Sur y las montañas tropicales, pero no tanto para las especies del Hemisferio Norte. En esta zona los grupos cercanos filogenéticamente ocupan áreas contiguas o solapadas y sus patrones de distribución son coherentes con una colonización postglacial. En el Hemisferio Sur, sus linajes muestran patrones biogeográficos coherentes con las orogenias en zonas tropicales. La ausencia de diferenciación filogenética y morfológica es compatible con una dispersión reciente y posterior diversificación.

5. La sección *Ataxia* parece tener un origen híbrido entre los género *Anthoxanthum* e *Hierochloë*, y sus representantes de esta sección no se diferencian morfológicamente del género *Hierochloë*. En las filogenias apoyadas estadísticamente esta sección aparece siempre como clado hermano de la sección *Anthoxanthum*, si bien se han detectado distintas señales filogenéticas nucleares. La hibridación probablemente tuvo lugar en los comienzos de la separación de la subtribu y pudo estar asociada a la diversificación que se produjo en muchos linajes de gramíneas a partir del Mioceno (hace 23–5 Ma) debido al descenso de las temperaturas y el incremento de la aridez a nivel global. La evolución concertada puede explicar las incongruencias observadas entre las filogenias nucleares y plastídicas.
6. El estudio taxonómico y evolutivo de la sección *Monoecia* del género *Hierochloë* en Sudamérica permite diferenciar como especies cuatro de los ocho táxones que integran la sección: (*H. pusilla*, *H. juncifolia*, *H. quebrada* y *H. redolens*) mientras que los cuatro restantes, (*H. altissima*, *H. gunckelii*, *H. spicata* y *H. utriculata*) pasarían a la categoría de variedad dentro de *H. redolens*. Dentro del complejo *H. redolens* es posible que exista flujo génico debido a las similitudes ecológicas, corológicas y citológicas de los táxones que lo conforman. Los resultados de este estudio apoyan la hipótesis que propone que la sección *Monoecia* evolucionó a partir de plantas andromonoicas no procedentes de

Sudamérica. *H. juncifolia* e *H. pusilla*, las especies mejor diferenciadas de la sección, parecen ser las más antiguas e *H. quebrada*, especie de los Andes peruanos, probablemente se originó por hibridación.

7. La revisión taxonómica de las especies del género *Anthoxanthum* en la Península Ibérica utilizando datos filogenéticos y morfológicos recientes permitió proponer una organización taxonómica para los táxones presentes en este territorio y establecer su área de distribución. Como resultado se reconocen como especies *A. amarum* Brot., poliploide endémico del NO peninsular; *A. odoratum* L., tetraploide eurosiberiano, y el diploide mediterráneo *A. ovatum* Lag. Esta última especie se divide en dos subespecies, subsp. *ovatum*, del SO de la Península Ibérica, y subsp. *aristatum*, presente en la Europa atlántica y el Centro y Oeste del Mediterráneo.
8. Los marcadores moleculares específicos (microsatélites) desarrollados detectaron polimorfismo en el complejo diploide mediterráneo *A. aristatum/A. ovatum*. La amplificación también tuvo éxito en *A. odoratum* (93% de loci polimórficos), *A. amarum* (73% de loci polimórficos), *A. alpinum* (73% de loci polimórficos) y *A. maderense* (60% de loci polimórficos). La amplificación en las dos especies poliploides reveló una alta transferibilidad, por lo que los marcadores generados podrán ser empleados para determinar los patrones geográficos de distribución de la diversidad genética en el género *Anthoxanthum*.

Futuras vías de trabajo

A la vista de los resultados obtenidos parece necesario profundizar en algunos aspectos para completar la información sobre la evolución y taxonomía de la subtribu Anthoxanthinae. Un aspecto importante sería completar la representación de especies procedentes de Asia, Australia y Nueva Zelanda de las secciones *Ataxia* e *Hierochloë*. Durante este proyecto fue imposible conseguir una mejor representación de estas secciones debido a su distribución en zonas poco accesibles y lejanas y a la falta de financiación para hacer muestreos. De muchas especies solo se consiguieron secuencias procedentes de GenBank o ADN extraído de muestras de herbario, a veces muy antiguas. Otro problema fue la baja viabilidad de las pocas cariósides obtenidas, con las que se intentó obtener material fresco para análisis citológicos y moleculares.

La baja resolución obtenida en los análisis filogenéticos de algunas secciones limita las conclusiones que se pueden sacar y ha impedido aplicar técnicas estadísticas biogeográficas. Este problema podría solucionarse utilizando marcadores hipervariables para estudiar algunas especies a nivel poblacional. Otro paso importante sería la realización de estudios citológicos más completos en la sección *Ataxia* y el género *Hierochloë* para confirmar los niveles de ploidía y así poder aclarar los procesos evolutivos que tuvieron lugar en estos grupos.

CONCLUSIONS

From this work the following conclusions can be drawn on the evolution and taxonomy of the subtribe Anthoxanthinae:

1. The origin of the subtribe Anthoxanthinae dates back to the Late Oligocene, with a high diversification occurring during the Miocene-Pleistocene. This result is consistent with what happened in the subfamily Pooideae at a global level. *Anthoxanthum* probably originated from *Hierochloë* ancestors that lost the male elements of the lower florets as well as the paleas, an event that took place during the Early Miocene (20.7 Mya). During this period (19.5 Mya) there was at least one more transition in the structure of the spikelet, the loss of the male characters of the apical flower in section *Monoecia*.
2. Hybridization and reticulation events are frequent in the subtribe, both within and between genera, which makes the taxonomic differentiation of species difficult. The genera *Anthoxanthum* and *Hierochloë* clearly differ according to their morphological and molecular characteristics and should therefore be maintained as separate genera.
3. The subtribe Anthoxanthinae has high karyological variability, which is consistent with a high frequency of reticulation events. Ploidy levels of some species were inferred from the results of nuclear DNA content, but it is necessary to have more chromosome counts to confirm these data. In *Anthoxanthum*, whose basic number of chromosomes is $x = 5$, diploids, tetraploids and high polyploids (16-18x) have been found. In *Hierochloë*, with a basic number of chromosomes of $x = 7$, tetraploids, hexaploids and dodecaploids were obtained. In section *Ataxia* all the analysed species would correspond to tetraploids and the South African taxon *A. ecklonii* would also present diploid populations.
4. Distribution areas of the species in subtribe Anthoxanthinae together with their phylogenetic relationships indicate that long-distance dispersal has been

important for taxa in the Southern Hemisphere and tropical mountains. In the Northern Hemisphere phylogenetically close groups occupy contiguous or overlapping areas, and their distribution patterns are consistent with postglacial colonization. Biogeographic patterns in the Southern Hemisphere are consistent with orogenies in tropical areas. The absence of phylogenetic and morphological differentiation is compatible with a scenario of recent dispersal and incomplete diversification.

5. Section *Ataxia* appears to have a hybrid origin between genera *Anthoxanthum* and *Hierochloë*, and its species do not differ morphologically from the genus *Hierochloë*. In the statistically supported phylogenies, this section always appears as sister to section *Anthoxanthum*, although different phylogenetic signals have been detected in the nuclear data. Hybridization probably took place early in the split of the subtribe and may have been associated with the diversification that occurred in many grass lineages from the Miocene (23-5 Mya) due to the decrease in temperatures and the increase in the aridity at a global level. Concerted evolution may explain the incongruences between the position of the section in the plastid and nuclear phylogenies.
6. The taxonomic and evolutionary study of section *Monoecia* of genus *Hierochloë* in South America allows the differentiation of four species of the eight taxa that integrate the section: (*H. pusilla*, *H. juncifolia*, *H. quebrada* and *H. redolens*) while the remaining four (*H. altissima*, *H. gunckelii*, *H. spicata* and *H. utriculata*) would fall into the variety category within *H. redolens*. Within the *H. redolens* complex it is possible that there is gene flow due to the ecological, chorological and cytological similarities of the taxa that constitute this complex. We support the hypothesis that proposes that section *Monoecia* evolved from andromonoecious plants originating from out of South America. *Hierochloë juncifolia* and *H. pusilla* are the best differentiated species of the section and appear to be the oldest. We infer a putatively hybrid origin for *H. quebrada*.
7. We propose a partially new taxonomic organization for the taxa growing in the

Iberian Peninsula. As a result, three species are recognised: *A. amarum* Brot., a polyploid endemic to NW Iberian Peninsula; *A. odoratum* L., Eurosiberian tetraploid, and the Mediterranean diploid *A. ovatum* Lag. The latter species is divided into two subspecies, subsp. *ovatum*, from SW Iberian Peninsula, and subsp. *aristatum*, present in Atlantic Europe and in the Central and western parts of the Mediterranean basin.

8. Microsatellites markers were developed that detect polymorphism in the Mediterranean diploid complex *A. aristatum/A. ovatum*. Amplification was also successful in *A. odoratum* (93% polymorphic loci), *A. amarum* (73% polymorphic loci), *A. alpinum* (73% polymorphic loci) and *A. maderense* (60% polymorphic loci). Amplification in the two polyploid species revealed high transferability, and the generated markers can be used to determine the geographic patterns of genetic diversity distribution in genus *Anthoxanthum*.

Future lines of work

More work is needed to obtain a more complete picture of the evolution and taxonomy of subtribe Anthoxanthinae. It would be important to complete the representation of species from Asia, Australia and New Zealand in sections *Ataxia* and *Hierochloë*. A better representation of the subtribe could not be obtained due to their distribution in distant and hard to access areas. For many species we only got sequences from GenBank or DNA obtained from herbarium specimens. The low viability of the few caryopsis collected in the field was another problem, especially regarding chromosome counts or DNA sequencing.

The low resolution obtained in the phylogenetic analyses of some sections limits the conclusions that can be drawn and has prevented us to apply statistical biogeographic techniques. Another important step would be to conduct more complete karyological studies in section *Ataxia* and genus *Hierochloë*; in order to confirm ploidy levels and to further clarify the evolutionary processes that took place in these groups.

RESUMEN EN ESPAÑOL

Estudio taxonómico y evolutivo de la subtribu Anthoxanthinae (Poaceae; Pooideae)

Introducción

Taxonomía de la subtribu Anthoxanthinae

La subtribu Anthoxanthinae (Poaceae; Pooideae; Poeae) está formada por dos géneros muy próximos filogenéticamente, *Anthoxanthum* e *Hierochloë*, cuya adscripción taxonómica sigue siendo fuente de controversias. Aún así, ha sido considerada adecuada como organismo modelo para el estudio de la evolución reciente de las gramíneas C3 debido a su incompleta diferenciación morfológica, su amplia distribución geográfica y su estructura citogenética. En esta Tesis Doctoral se utilizan diferentes métodos para clarificar la taxonomía y establecer las relaciones filogenéticas entre los representantes de la subtribu Anthoxanthinae.

Esta subtribu se incluye dentro de la subfamilia Pooideae, que engloba la mayoría de las gramíneas de la zona templada, y dentro de esta subfamilia en la tribu Poeae. La subtribu Anthoxanthinae fue descrita a mediados del siglo XIX, empleándose como caracteres diagnósticos la presencia de espiguillas trifloras comprimidas lateralmente y la producción de cumarina. Está formada por dos géneros, *Anthoxanthum* e *Hierochloë*, que inicialmente se consideraron muy próximos al género *Phalaris*, pero recientes estudios moleculares descartan esta relación, por lo que se separaron en dos subtribus: Anthoxanthinae y Phalaridinae, esta última monofilética. La subtribu Anthoxanthinae así establecida sería monofilética y estaría constituida por dos géneros, estrechamente emparentados y de difícil diferenciación por la similitud de su estructura floral y la existencia de especies con características intermedias entre ambos. La separación entre estos géneros se basa en la estructura de su espiguilla, *Anthoxanthum* con dos flores inferiores estériles y sin páleas, mientras que en *Hierochloë* son masculinas triestaminadas y paleadas. Existen algunas especies que presentan características intermedias entre los géneros *Anthoxanthum* e *Hierochloë*, cuya posición taxonómica es

discutida, inicialmente incluidas en el género *Ataxia* y posteriormente como sección en el género *Anthoxanthum*.

El número de especies que componen esta subtribu es controvertido, presentando en algunos casos distribuciones solapadas. Esta Tesis Doctoral se plantea como objetivo general contribuir a clarificar las relaciones taxonómicas y evolutivas entre los táxones que componen la subtribu, con especial atención al género *Hierochloë* y a la sección *Ataxia* del género *Anthoxanthum*. Se discutirán los resultados a la luz de las propuestas taxonómicas más modernas, con lo que se pretende integrar los datos publicados recientemente a los resultados obtenidos en este estudio.

Composición, estructura y distribución del género Anthoxanthum

El género *Anthoxanthum* incluye alrededor de 21 especies distribuidas principalmente por zonas templadas y montañas tropicales y subtropicales del Viejo Mundo [Eurasia (de España a Japón), Macaronesia, Norte de África, Este de África tropical, Sur de África, Madagascar y Sudeste Asiático] y Centroamérica. Dentro del género *Anthoxanthum* se diferencian dos secciones en función de su estructura floral: (i) sección *Anthoxanthum*, sin páleas en las flores estériles inferiores de la espiguilla; (ii) sección *Ataxia*, con flores inferiores paleadas e irregularmente estaminadas. La sección *Anthoxanthum* comprende nueve especies anuales y perennes, con niveles de ploidía variados. Las especies que conforman esta sección crecen en zonas templadas y ártico-alpinas de Eurasia, el Mediterráneo, Macaronesia, el Este de África y Centroamérica. *Anthoxanthum gracile* está considerado la primera divergencia de la sección. El resto de especies divergen en el Plioceno en dos linajes: un clado eurosiberiano - E africano formados por táxones diploides, tetraploides y dodecaploides y un clado mediterráneo formado por diploides, tetraploides y 18-ploides.

En el clado eurosiberiano - E africano se engloban las especies de las montañas del Este de África *A. nivale* y *A. aethiopicum*, la eurosiberiana *A. alpinum* y las poblaciones del Norte de Europa de *A. odoratum*. *A. odoratum* y *A. alpinum* son perennes y muy similares genética- y morfológicamente. Estudios moleculares recientes confirman que

A. odoratum tiene múltiples orígenes. Dentro de esta especie tetraploide se reconocen dos linajes divergentes: uno pertenecería al grupo eurosiberiano - E africano con *A. alpinum* y otro estaría en el grupo mediterráneo.

El clado mediterráneo de la sección está formado por el poliploide *A. amarum*, las especies diploides *A. aristatum*, *A. maderense* y *A. ovatum* y el linaje mediterráneo del tetraploide *A. odoratum*. Asimismo, diversos autores proponen la existencia de linajes mediterráneos diploides pendientes de caracterización taxonómica. Con la excepción de *A. amarum*, las especies de este clado se diferencian poco molecular y morfológicamente, pero cada una tiene su propio nicho ecológico. La única especie presente en Macaronesia, *A. maderense*, es monofilética, lo que apoya un origen debido a una única colonización de Madeira seguida de especiación *in situ*. Los diploides mediterráneos, *A. aristatum* y *A. ovatum*, se han considerado tradicionalmente especies diferentes. Recientemente, se han analizado poblaciones atribuidas al “diploide mediterráneo perenne” antes mencionado, y que tradicionalmente se han interpretado como un linaje diploide de *A. odoratum*. Resultados de estudios recientes indican que puede tratarse del ancestro de las especies diploides anuales de *Anthoxanthum* sección *Anthoxanthum*.

Composición, estructura y distribución de la sección Ataxia

La sección *Ataxia* es monofilética y en ella se diferencian dos linajes que coinciden con su distribución geográfica disyunta: el grupo distribuido por el Sudeste Asiático y el del sur de África. Las especies de la sección *Ataxia* presentes en el Sur de África y Madagascar están muy alejadas genéticamente de las del este de África, más cercanas a las especies europeas y englobadas en *Anthoxanthum* sección *Anthoxanthum*. El clado asiático está formado por siete especies. De estas, dos presentan amplia distribución por el Sudeste Asiático, pero el resto de las especies presentan una distribución más limitada.

En esta sección se incluyen además dos especies centroamericanas cuya adscripción taxonómica es discutida. Se trata de *A. mexicanum* y *A. davidsei*. La estructura y

apertura de sus flores las acerca a *Anthoxanthum*, pero la ausencia de aristas (excepto en *A. mexicanum*, que presenta una) y el número de cromosomas de *A. davidsei* las emparenta con *Hierochloë*. Ambas especies parecen estar cercanamente emparentadas.

Las especies de esta sección tienen un origen probablemente híbrido. Esta hibridación pudo estar asociada a la diversificación que se produjo en muchos linajes de gramíneas a partir del Mioceno (23.0 Ma) debido al descenso de las temperaturas y el incremento de la aridez a nivel global. Las migraciones de grupos de especies, asociadas a estos cambios ambientales, podrían ser las causantes de la hibridación entre un linaje de *Anthoxanthum*, con dos flores inferiores estériles epaleadas y una apical fértil, y uno de *Hierochloë*, con las tres flores fértiles, en el Mioceno (23.0–5.3 Ma).

Composición, estructura y distribución del género Hierochloë

El género *Hierochloë* R.Br. está compuesto por unas 33 especies y tiene una distribución circumpolar y alpina-tropical. Está ampliamente distribuido en zonas frías y templadas de Eurasia, Australasia y Norteamérica, además de en las montañas tropicales y subtropicales de Sudamérica, con dos centros de diversificación, en base al número de especies, en Asia y Australia-Nueva Zelanda. En este género se han descrito complejos poliploides de difícil caracterización taxonómica, constituidos por diploides, tetraploides, hexaploides, decaploides y dodecaploides. El número básico de cromosomas es $x = 7$, pero todavía existen muchas especies cuyo nivel de ploidía es desconocido, incluida toda la sección *Monoecia*.

Dentro del género se pueden encontrar dos formas florales que son reflejo de la existencia de distintos sistemas de polinización. La estructura general de la espiguilla es andromonoica, lo que implica la existencia de dos flores inferiores masculinas y una flor apical hermafrodita. Esta estructura es propia de las especies de Norteamérica, Eurasia y Australasia. Por otro lado están las espiguillas monoicas, propias de las especies sudamericanas del género, en las que sus flores inferiores son masculinas y su flor apical es femenina, presentando ocasionalmente estaminodios. Esta estructura floral característica llevó a separar las especies del género *Hierochloë* nativas de

Sudamérica en la sección *Monoecia*.

Composición, estructura y distribución de la sección Monoecia

Esta sección incluye ocho especies, la mayoría de las cuales fueron descritas en la segunda mitad del siglo XX en trabajos sobre el género *Hierochloë* en Argentina-Chile y Sudamérica. Algunas de estas especies se consideran actualmente formas extremas de la especie *H. redolens*. Recientemente fue descrita otra especie, *H. quebrada*, que crece en Perú. Esta especie es morfológicamente muy próxima a *H. juncifolia*, con la que se la ha confundido y de la que se diferencia por varias características morfológicas y su hábitat.

La sección *Monoecia* se distribuye desde Venezuela a Tierra del Fuego, en ambientes desde templados en la zona costera a fríos en los Andes. *Hierochloë altissima*, *H. juncifolia*, *H. gunckelii*, *H. spicata* e *H. utriculata* presentan distribuciones solapantes a diferentes latitudes y altitudes del Centro al Sur de América del Sur, en uno o ambos lados de los Andes, mientras que *H. quebrada* e *H. pusilla* tienen una distribución y rango altitudinal más restringidos. *Hierochloë redolens* tiene una distribución discontinua en América del Sur: crece en áreas tropicalpinas de Venezuela a Perú por encima de los 3850 m de altitud y en áreas húmedas del Centro al Sur de Argentina y Chile en altitudes bajas. En su distribución se observa por lo tanto una relación altitudinal inversa, común a la mayoría de gramíneas C3. También está presente en Australia, Nueva Zelanda y Nueva Guinea, pero la estructura floral de los especímenes de estas zonas es distinta, por lo que algunos autores las consideran especies diferentes.

Composición, estructura y distribución de la sección Hierochloë

En esta sección las especies boreales de Eurasia y Norteamérica son las mejor estudiadas. Aunque su organización taxonómica sigue siendo compleja, ya que se trata de especies próximas, muy similares morfológicamente, que comparten hábitats en muchos casos y forman parte de varios complejos poliploides. Entre estas especies tres son las que presentan una distribución más amplia. Se trata de *Hierochloë odorata*

(subsp. *odorata*), *H. hirta* (subsp. *arctica*) e *H. alpina*, que son circumpolares, circumboreales o anfiatlánticas. Dentro de estos complejos se han descrito otras subespecies con distribución limitada a uno de los continentes. Asimismo, existe una especie exclusiva del Oeste de Norteamérica, *H. occidentalis*, considerada próxima al complejo *H. odorata* – *hirta*. En Europa se han descrito tres especies endémicas, *H. australis*, *Hierochloë stepporum* e *H. repens*, que se engloban en el complejo de *H. odorata*.

Existe una gran diversificación del género *Hierochloë* en tres zonas geográficas: China-Japón-India, Australia y Nueva Zelanda. En China-India, además de varias formas de *H. odorata* e *H. alpina*, se diferencian cuatro endemismos, en Australia otros tres y seis en Nueva Zelanda. Estas especies se pueden separar en dos grupos, las especies próximas a *H. alpina* o las cercanas a *H. redolens*.

Hierochloë redolens es la especie de distribución más amplia en el Hemisferio Sur, que presenta diferencias en su estructura floral a lo largo de su área de distribución. Se encuentra en el Oeste y Sur de Sudamérica, Islas Malvinas, Papúa Nueva Guinea, Australia y Nueva Zelanda. Asimismo, los números cromosómicos conocidos de esta especie a lo largo de su área de distribución permiten diferenciar dos zonas. Debido a las diferencias morfológicas observadas entre las poblaciones sudamericanas y asiáticas, los datos moleculares y el variable nivel de ploidía, recientemente se ha indicado la posibilidad de que se trate de especies distintas.

Consideraciones metodológicas

La integración de datos originados a partir de diferentes fuentes ha demostrado ser una buena estrategia para resolver problemas taxonómicos. Seguimos en este trabajo un planteamiento en el que se abarcan todos los niveles estructurales para el estudio de un organismo, desde el nanomorfológico (molecular) hasta el macromorfológico (fenotipo). Para conseguir los objetivos del trabajo se emplearon métodos estadísticos multivariantes para el tratamiento de los datos morfológicos, análisis filogenéticos para el procesado de los datos moleculares (secuenciación de regiones de DNA cloroplástico y nuclear), se desarrollaron marcadores microsatélites que permitirán determinar el

flujo génico entre poblaciones en futuros estudios y se determinó el tamaño genómico para las especies de la subtribu mediante citometría de flujo, que se relacionó con los niveles de ploidía.

Objetivos

El principal objetivo de esta Tesis Doctoral es contribuir a la clarificación de la taxonomía y la evolución de la subtribu Anthoxanthinae, así como desarrollar herramientas que permitan continuar esos estudios en el futuro. Para alcanzarlo, se establecieron los siguientes objetivos generales:

1. Profundizar en las relaciones filogenéticas entre las especies que constituyen la subtribu Anthoxanthinae, integrando datos morfológicos, ecológicos, citogenéticos y moleculares, para clarificar su historia evolutiva y su organización taxonómica.
2. Analizar los procesos evolutivos que llevaron a la diversificación de la sección *Monoecia* del género *Hierochloë* en Sudamérica, modelo de diversificación de plantas C3 en los Andes.
3. Integrar datos citogenéticos, moleculares y ecogeográficos para explicar los procesos evolutivos que llevaron a la diversificación de la sección *Ataxia* del género *Anthoxanthum* a nivel mundial.
4. Realizar la revisión taxonómica de las especies del género *Anthoxanthum* en la Península Ibérica a la luz de los recientes datos filogenéticos y morfológicos.
5. Averiguar el tamaño genómico de las especies de la subtribu Anthoxanthinae y establecer su relación con los niveles de ploidía conocidos en algunos táxones, para entender las interacciones entre los distintos genomas que desembocaron en la actual diversidad de la subtribu.
6. Obtener marcadores moleculares específicos (microsatélites) con la resolución suficiente para, en un futuro, determinar la existencia de flujo génico entre

distintos linajes del género *Anthoxanthum*, donde la evolución reticulada es común.

Resultados y conclusiones

En el capítulo 1 se hizo un estudio integrando datos morfológicos, ecológicos, citogenéticos y moleculares para clarificar la historia evolutiva y la organización taxonómica de la subtribu Anthoxanthinae. El análisis multivariante de caracteres macro- y micromorfológicos (de la epidermis foliar y la sección transversal del limbo) se planteó con dos objetivos: (i) comprobar la fiabilidad de los caracteres usados tradicionalmente en la diferenciación de especies de la subtribu Anthoxanthinae y (ii) analizar la eficacia de utilizar un elevado número de características morfológicas en la identificación de los táxones. Esta metodología se ha usado con éxito en otros grupos complejos de plantas, incluyendo el género *Anthoxanthum*. La citometría de flujo se utilizó para determinar el tamaño del ADN nuclear como método para inferir los niveles de ploidía comparando los datos obtenidos con los publicados para algunas especies mediante recuentos cromosómicos. Los resultados obtenidos han sido útiles para la caracterización de las especies y para el estudio de procesos de reticulación en la subtribu.

La subtribu Anthoxanthinae presenta una elevada variabilidad cariológica, lo que coincide con una frecuencia elevada de reticulaciones. A partir de los resultados de cantidad de ADN nuclear se pueden inferir los niveles de ploidía de algunas especies, pero es necesario disponer de recuentos cromosómicos para confirmar estos datos. En *Anthoxanthum* se han encontrado diploides, tetraploides y poliploides (16–18x), resultados que coinciden con los de otros estudios verificados con recuentos cromosómicos. En *Hierochloë* se reconocieron tetraploides, hexaploides y dodecaploides en las secciones Hierochloe y Monoecia. En la sección *Ataxia* todas las especies analizadas (las africanas *A. dregeanum*, *A. ecklonii*, *A. madagascariense* y *A. tongo* y la asiática *A. hookeri*) se corresponderían con tetraploides, presentando *A. ecklonii* además poblaciones diploides.

El estudio molecular se basó en la secuenciación de varios marcadores plastídicos (*trnL-F* y *trnT-L*) y nucleares (ITS y ETS) de uso habitual en estudios filogenéticos y que han demostrado ser útiles en la subtribu Anthoxanthinae. También se estimaron los tiempos de divergencia de los táxones incluidos en la subtribu utilizando métodos de coalescencia. Los resultados indican que la subtribu Anthoxanthinae tiene un origen antiguo, en el Oligoceno Tardío (28.5–23.0 Ma), con una elevada diversificación posterior durante el Mioceno Tardío-Pleistoceno (11.6–0.8 Ma) coherente con lo que sucedió en las Pooideae a nivel global. Los fenómenos de hibridación y reticulación parecen ser frecuentes en la subtribu, tanto dentro de los géneros como entre ellos, dificultando la diferenciación de especies.

Los resultados obtenidos ponen de manifiesto que los géneros *Anthoxanthum* e *Hierochloë* se diferencian claramente en base a sus características morfológicas y moleculares, por lo que deberían mantenerse como géneros separados. En cambio, la sección *Ataxia* no se diferencia morfológicamente de *Hierochloë*, aunque en las filogenias que presentaban apoyo estadístico aparece siempre como clado hermano de *Anthoxanthum*. Lo más probable es que *Anthoxanthum* se originara a partir de ancestros de *Hierochloë* que perdieron los caracteres masculinos de las flores inferiores durante el Mioceno Temprano (hace 20.7 Ma). Los resultados filogenéticos muestran al menos otra transición en la estructura de la espiguilla, la pérdida de los caracteres masculinos de la flor apical en la sección *Monoecia* dentro del género *Hierochloë* también en el Mioceno Temprano (hace 19.5 Ma). Las áreas de distribución que ocupan las especies de la subtribu y sus relaciones filogenéticas indican que la dispersión a larga distancia ha sido importante para los táxones del Hemisferio Sur y las montañas tropicales, pero no parece que haya sido relevante para las especies del Hemisferio Norte. En esta zona, los grupos cercanos filogenéticamente ocupan áreas contiguas o solapadas y sus patrones de distribución son coherentes con una colonización postglacial, mientras que varios clados muestran patrones biogeográficos coherentes con las orogenias en zonas tropicales, especialmente los Andes y el Himalaya. Las especies de Nueva Zelanda parecen seguir el patrón habitual de las plantas de esa región, con las especies costeras más cercanas a táxones de Sudamérica y las especies alpinas próximas a las del

Hemisferio Norte. La baja resolución obtenida en los resultados filogenéticos ha impedido aplicar técnicas estadísticas biogeográficas, pero la ausencia de diferenciación filogenética y morfológica y la reciente diversificación son compatibles con una dispersión reciente.

La sección *Ataxia* parece tener un origen híbrido entre los géneros *Anthoxanthum* e *Hierochloë*. Los análisis moleculares revelan distintas posiciones para *Ataxia*, pero solo la posición como clado hermano de *Anthoxanthum* tiene apoyo. La hibridación probablemente tuvo lugar en los comienzos de la diversificación de la subtribu pero después de que se originara *A. mexicanum*, que siempre aparece en los árboles filogenéticos como hermano de la sección *Anthoxanthum*. Morfológicamente, la sección *Ataxia* se parece más a *Hierochloë*, pero esto puede deberse a un fenómeno de convergencia adaptativa causado porque ambos grupos crecen en el mismo tipo de hábitat (montañas tropicales de gran altitud). Dos especies de la sección *Anthoxanthum* que crecen en áreas tropicalpinas (*A. nivale* y *A. aethiopicum*) también se agrupan con el género *Hierochloë* en los análisis morfológicos, reforzando la idea de que la similitud morfológica entre grupos genéticamente separados se produce por evolución convergente.

La hibridación que originó la sección *Ataxia* pudo estar asociada a la diversificación que se produjo en muchos linajes de gramíneas templadas a partir del Mioceno (23.0–5.3 Ma) debido al descenso de las temperaturas y el incremento de la aridez a nivel global. Las migraciones de grupos de especies asociadas a estos cambios ambientales podrían ser la causa de la hibridación en esta época entre un linaje de *Anthoxanthum* con dos flores inferiores estériles epaleadas y una apical fértil y uno de *Hierochloë* con las tres flores fértiles. La evolución concertada es especialmente significativa cuando se usa ADN nuclear ribosomal, ya que al eliminar copias heredadas de uno de los parentales puede disminuir la señal filogenética que indica una hibridación. También puede explicar la incongruencia entre la posición de la sección *Ataxia* y especialmente de *A. mexicanum* en las filogenias y en los análisis morfológicos. Algunas especies pertenecientes a esta sección no presentan apoyo según el concepto fenético de especie

para ser consideradas como tales y requieren de una revisión más profunda.

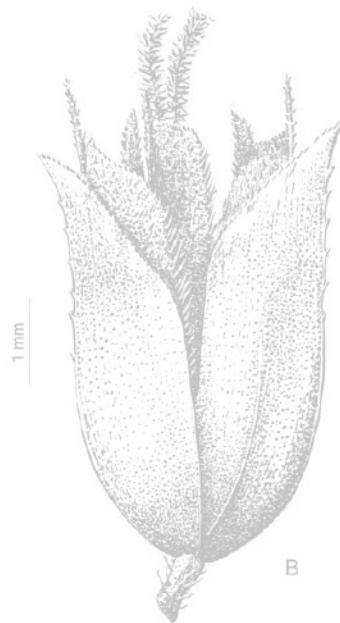
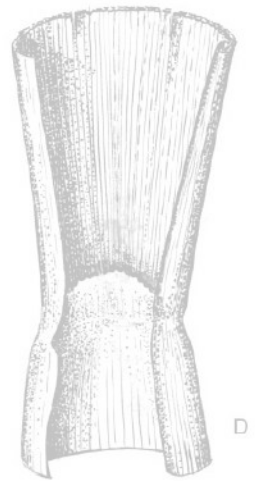
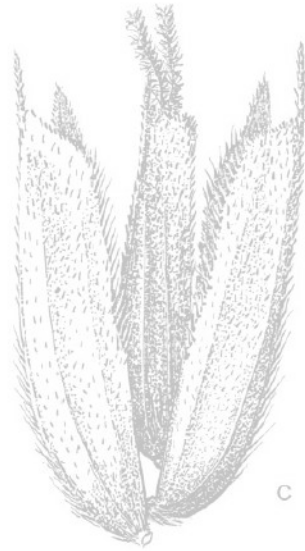
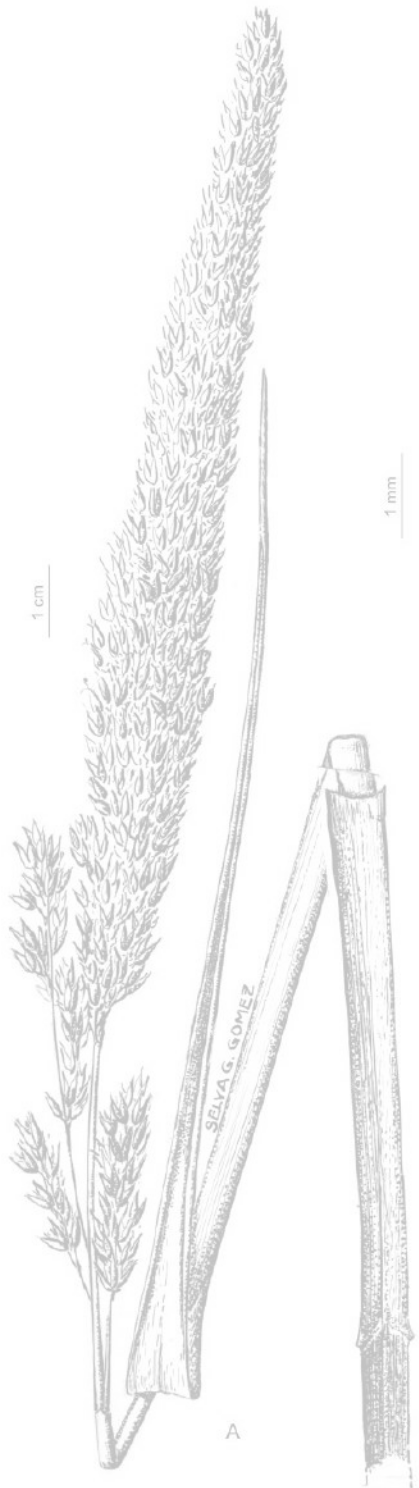
En el capítulo 2 se profundizó en el estudio de la sección *Monoecia* del género *Hierochloë*, que puede servir como modelo de diversificación de plantas C3 en los Andes, empleando los mismos métodos que en el capítulo 1. Además, dada la naturaleza multicopia de las regiones nucleares empleadas, se clonaron individuos de las distintas especies de la sección para detectar posibles casos de evolución reticulada. Este estudio, además, permitió aclarar la taxonomía de la sección *Monoecia*. Según los resultados obtenidos se deben mantener como especies cuatro de los ocho táxones que integran la sección (*H. pusilla*, *H. juncifolia*, *H. quebrada* y *H. redolens*) y se propone que los cuatro restantes (*H. altissima*, *H. gunckelii*, *H. spicata* y *H. utriculata*) pasen a la categoría de variedad dentro de *H. redolens*. En este estudio también se puso de manifiesto el origen híbrido de la especie *H. quebrada* originaria de los Andes peruanos. En general, los resultados apoyan la hipótesis que propone que la sección *Monoecia* evolucionó a partir de plantas andromonoicas que no procedían de Sudamérica. A continuación, en el capítulo 3, se realizó la propuesta taxonómica de esta sección incluyendo una clave de identificación para diferenciar las especies y subespecies.

En el capítulo 4 se hizo la revisión taxonómica de las especies del género *Anthoxanthum* presentes en la Península Ibérica apoyándose en los datos filogenéticos y morfológicos publicados y en la revisión de material de herbario. Para elaborar esta revisión se examinaron más de 2000 pliegos de herbarios peninsulares para obtener una buena representación de la variabilidad que presentan las especies en la Península Ibérica. Como resultado de esta revisión se reconocen tres especies: *A. amarum* Brot., poliploide endémico del NO peninsular; *A. odoratum* L., tetraploide eurosiberiano, y el diploide mediterráneo *A. ovatum* Lag. Esta última especie se divide en dos subespecies, subsp. *ovatum*, presente en el SO de la Península Ibérica, y subsp. *aristatum*, distribuida por la Europa atlántica y el Centro y Oeste del Mediterráneo. La caracterización taxonómica de los linajes diploides anuales ibéricos de *Anthoxanthum* ha sido tradicionalmente fuente de controversias, centradas especialmente en su diferenciación con respecto al tetraploide perenne *A. odoratum* y el estatus taxonómico de las variedades o

subespecies descritas dentro de los táxones anuales. Tras la revisión realizada se ha optado por mantener separados los taxones perennes frente a los anuales, basándose en su diferenciación morfológica y genética. Asimismo, se ha decidido proponer una única especie anual debido a la difícil diferenciación morfológica y genética entre los linajes anuales diploides y diferenciar dos subespecies (*A. ovatum* subsp. *aristatum* y *A. ovatum* subsp. *ovatum*) a pesar de haberse detectado introgresión entre poblaciones atribuidas a ambas subespecies, ya que estas mantienen una cierta separación morfológica y genética, aunque sea incompleta. Estudios morfométricos y genéticos desaconsejan la definición de otros táxones infraspecíficos dentro de *A. ovatum*.

Finalmente, en el capítulo 5 se desarrollaron 15 nuevos marcadores moleculares específicos (microsatélites) no plastídicos para las especies del complejo eurosiberiano del género *Anthoxanthum* y se seleccionaron parejas de *primers* obtenidas en un test preliminar realizado con el complejo diploide mediterráneo *A. aristatum*/*A. ovatum*. En total, se registraron 102 alelos. Entre nueve y once marcadores microsatélite produjeron amplificación polimórfica en otros linajes del género *Anthoxanthum*, incluidas las especies *A. alpinum* (73% de loci polimórficos) y *A. maderense* (60% de loci polimórficos). Además, la mayoría de los *primers* seleccionados se ampliaron con éxito en dos especies, el poliploide ibérico *A. amarum* (73% de loci polimórficos) y el tetraploide altamente invasivo *A. odoratum* (93% de loci polimórficos). La amplificación en estas dos especies poliploides del género reveló una alta transferibilidad. Los marcadores generados podrán ser empleados para determinar los patrones geográficos del flujo génico y dilucidar el origen tanto de diploides como de poliploides pertenecientes al género *Anthoxanthum*.

RESUMO EN GALEGO



Estudo taxonómico e evolutivo da subtribu Anthoxanthinae (Poaceae; Pooideae)

Introdución

Taxonomía da subtribu Anthoxanthinae

A subtribu Anthoxanthinae (Poaceae; Pooideae; Poae) está formada por dous xéneros moi próximos filoxenéticamente, *Anthoxanthum* e *Hierochloë*, cuxa adscripción taxonómica segue sendo fonte de controversias. Aínda así, foi considerada adecuada como organismo modelo para o estudo da evolución recente das gramíneas C3 debido á súa incompleta diferenciación morfolóxica, a súa ampla distribución xeográfica e a súa estrutura citoxenética. Nesta Tese de Doutoramento utilízanse diferentes métodos para clarificar a taxonomía e establecer as relacións filoxenéticas entre os representantes da subtribu Anthoxanthinae.

Esta subtribu inclúese dentro da subfamilia Pooideae, que engloba a maioría das gramíneas da zona tépeda, e dentro desta subfamilia na tribo Poae. A subtribu Anthoxanthinae foi descrita a mediados do século XIX, empregándose como caracteres diagnósticos a presenza de espiguiñas trifloras comprimidas lateralmente e a produción de cumarina. Está formada por dous xéneros, *Anthoxanthum* e *Hierochloë*, que inicialmente se consideraron moi próximos ao xénero *Phalaris*, pero recentes estudos moleculares descartan esta relación, polo que se separaron en dúas subtribus: Anthoxanthinae e Phalaridinae, esta última monofilética. A subtribu Anthoxanthinae así establecida sería monofilética e estaría constituída por dous xéneros, estreitamente emparentados e de difícil diferenciación pola similitude da súa estrutura floral e a existencia de especies con características intermedias entre ambos. A separación entre estes xéneros baséase na estrutura da súa espiguiña, en *Anthoxanthum* con dúas flores inferiores estériles e sen páleas, mentres que en *Hierochloë* son masculinas triestaminadas e paleadas. Existen algunhas especies que presentan características intermedias entre os xéneros *Anthoxanthum* e *Hierochloë*, cuxa posición taxonómica é discutida, inicialmente incluídas no xénero *Ataxia* e posteriormente como sección do

xénero *Anthoxanthum*.

O número de especies que compoñen esta subtribu é controvertido, presentando nalgúns casos distribucións solapadas. Esta Tese de Doctoramento expone como obxectivo xeral contribuír a clarificar as relacións taxonómicas e evolutivas entre os taxons que compoñen a subtribu, con especial atención ao xénero *Hierochloë* e á sección *Ataxia* do xénero *Anthoxanthum*. Discútanse os resultados á luz das propostas taxonómicas máis modernas, co que se pretende integrar os datos publicados recentemente aos resultados obtidos neste estudo.

Composición, estrutura e distribución do xénero Anthoxanthum

O xénero *Anthoxanthum* inclúe ao redor de 21 especies distribuídas principalmente por zonas tépedas e montañas tropicais e subtropicales do Vello Mundo [Eurasia (de España a Xapón), Macaronesia, Norte de África, Este de África tropical, Sur de África, Madagascar e Sueste Asiático] e Centroamérica. Dentro do xénero *Anthoxanthum* diferéncianse dúas seccións en función da súa estrutura floral: (i) sección *Anthoxanthum*, sen páleas nas flores estériles inferiores da espiguiña; (ii) sección *Ataxia*, con flores inferiores paleadas e irregularmente estaminadas. A sección *Anthoxanthum* comprende nove especies anuais e perennes, con niveis de ploidía variados. As especies que conforman esta sección crecen en zonas tépedas e ártico-alpinas de Eurasia, o Mediterráneo, Macaronesia, o Leste de África e Centroamérica. *Anthoxanthum gracile* está considerado a primeira diverxencia da sección. O resto de especies diverxen no Plioceno en dúas liñaxes: un clado eurosiberiano - E africano formados por taxons diploides, tetraploides e dodecaploides e un clado mediterráneo formado por diploides, tetraploides e 18-ploides.

No clado eurosiberiano - E africano inclúense as especies das montañas do Este de África *A. nivale* e *A. aethiopicum*, a eurosiberiana *A. alpinum* e as poboacións do Norte de Europa de *A. odoratum*. *A. odoratum* e *A. alpinum* son perennes e moi similares xenética- e morfolóxicamente. Estudos moleculares recentes confirman que *A. odoratum* ten múltiples orixes. Dentro desta especie tetraploide recoñécense dúas liñaxes

diverxentes: un pertencería ao grupo eurosiberiano - E africano con *A. alpinum* e outro estaría no grupo mediterráneo.

O clado mediterráneo da sección está formado polo poliploide *A. amarum*, as especies diploides *A. aristatum*, *A. maderense* e *A. ovatum* e a liñaxe mediterránea do tetraploide *A. odoratum*. Así mesmo, diversos autores propoñen a existencia de liñaxes mediterráneas diploides pendentes de caracterización taxonómica. Coa excepción de *A. amarum*, as especies deste clado diferéncianse pouco molecular e morfolóxicamente, pero cada unha ten o seu propio nicho ecolóxico. A única especie presente en Macaronesia, *A. maderense*, é monofilética, o que apoia unha orixe debida a unha única colonización de Madeira seguida de especiación *in situ*. Os diploides mediterráneos, *A. aristatum* e *A. ovatum*, consideráronse tradicionalmente especies diferentes. Recentemente, analizáronse poboacións atribuídas ao “diploide mediterráneo perenne” antes mencionado, e que tradicionalmente se interpretaron como unha liñaxe diploide de *A. odoratum*. Resultados de estudos recentes indican que pode tratarse do devanceiro das especies diploides anuais de *Anthoxanthum* sección *Anthoxanthum*.

Composición, estrutura e distribución da sección Ataxia

A sección *Ataxia* é monofilética e nela diferéncianse dúas liñaxes que coinciden coa súa distribución xeográfica disxunta: o grupo distribuído polo Sueste Asiático e o do sur de África. As especies da sección *Ataxia* presentes no Sur de África e Madagascar están moi afastadas xeneticamente das do leste de África, máis próximas ás especies europeas e englobadas en *Anthoxanthum* sección *Anthoxanthum*. O clado asiático está formado por sete especies. Destas, dous presentan ampla distribución polo Sueste Asiático, pero o resto das especies presentan unha distribución máis limitada.

Nesta sección inclúense ademais dúas especies centroamericanas cuxa adscripción taxonómica é discutida. Trátase de *A. mexicanum* e *A. davidsei*. A estrutura e apertura das súas flores acércaas a *Anthoxanthum*, pero a ausencia de arestas (excepto en *A. mexicanum*, que presenta unha) e o número de cromosomas de *A. davidsei* emparentaas con *Hierochloë*. Ambas especies semellas estar cercanamente emparentadas.

As especies desta sección teñen unha orixe probablemente híbrida. Esta hibridación puido estar asociada á diversificación que se produciu en moitas liñaxes de gramíneas a partir do Mioceno (23.0 Ma) debido ao descenso das temperaturas e o incremento da aridez a nivel global. As migracións de grupos de especies, asociadas a estes cambios ambientais, poderían ser as causantes da hibridación entre unha liñaxe de *Anthoxanthum*, con dúas flores inferiores estériles epaleadas e unha apical fértil, e un de *Hierochloë*, coas tres flores fértiles, no Mioceno (23.0–5.3 Ma).

Composición, estrutura e distribución do xénero Hierochloë

O xénero *Hierochloë* R.Br. está composto por unhas 33 especies e ten unha distribución circumpolar e alpina-tropical. Está amplamente distribuído en zonas frías e tépedas de Eurasia, Australasia e Norteamérica, ademais de nas montañas tropicais e subtropicales de Sudamérica, con dous centros de diversificación, en base ao número de especies, en Asia e Australia-Nova Zelandia. Neste xénero describíronse complexos poliploides de difícil caracterización taxonómica, constituídos por diploides, tetraploides, hexaploides, decaploides e dodecaploides. O número básico de cromosomas é $x = 7$, pero aínda existen moitas especies cuxo nivel de ploidía é descoñecido, incluída toda a sección *Monoecia*.

Dentro do xénero pódense atopar dúas formas florais que son reflexo da existencia de distintos sistemas de polinización. A estrutura xeral da espiguiña é andromonoica, o que implica a existencia de dúas flores inferiores masculinas e unha flor apical hermafrodita. Esta estrutura é propia das especies de Norteamérica, Eurasia e Australasia. Doutra banda están as espiguiñas monoicas, propias das especies suramericanas do xénero, nas que as súas flores inferiores son masculinas e a súa flor apical é feminina, presentando ocasionalmente estaminodios. Esta estrutura floral característica levou a separar as especies do xénero *Hierochloë* nativas de Sudamérica na sección *Monoecia*.

Composición, estrutura e distribución da sección Monoecia

Esta sección inclúe oito especies, a maioría das cales foron descritas na segunda metade

do século XX en traballos sobre o xénero *Hierochloë* en Arxentina-Chile e Sudamérica. Algunhas destas especies considéranse actualmente formas extremas da especie *H. redolens*. Recentemente foi descrita outra especie, *H. quebrada*, que crece en Perú. Esta especie é morfolóxicamente moi próxima a *H. juncifolia*, coa que se confundiu e da que se diferencia por varias características morfolóxicas e o seu hábitat.

A sección *Monoecia* distribúese desde Venezuela a Tierra del Fuego, en ambientes desde tépedos na zona costeira a fríos nos Andes. *Hierochloë altissima*, *H. juncifolia*, *H. gunckelii*, *H. spicata* e *H. utriculata* presentan distribucións solapantes a diferentes latitudes e altitudes do Centro ao Sur de América do Sur, nun ou ambos lados dos Andes, mentres que *H. quebrada* e *H. pusilla* teñen unha distribución e rango altitudinal máis restrinxidos. *Hierochloë redolens* ten unha distribución discontinua en América do Sur: medra en áreas tropicalpinas de Venezuela a Perú por enriba dos 3850 m de altitude e en áreas húmedas do Centro ao Sur de Arxentina e Chile en altitudes baixas. Na súa distribución obsérvase polo tanto unha relación altitudinal inversa, común á maioría de gramíneas C3. Tamén está presente en Australia, Nova Zelandia e Nova Guinea, pero a estrutura floral dos espécimes destas zonas é distinta, polo que algúns autores considéranas especies diferentes.

Composición, estrutura e distribución da sección Hierochloë

Nesta sección as especies boreais de Eurasia e Norteamérica son as mellor estudadas. Aínda que a súa organización taxonómica segue sendo complexa, xa que se trata de especies próximas, moi similares morfolóxicamente, que comparten hábitats en moitos casos e forman parte de varios complexos poliploides. Entre estas especies tres son as que presentan unha distribución máis ampla. Trátase de *Hierochloë odorata* (subsp. *odorata*), *H. hirta* (subsp. *arctica*) e *H. alpina*, que son circumpolares, circumboreales ou anfiatlánticas. Dentro destes complexos describíronse outras subespecies con distribución limitada a un dos continentes. Así mesmo, existe unha especie exclusiva do Oeste de Norteamérica, *H. occidentalis*, considerada próxima ao complexo *H. odorata* – *hirta*. En Europa describíronse tres especies endémicas, *H. australis*, *Hierochloë stepporum* e *H. repens*, que se engloban no complexo de *H. odorata*.

Existe unha gran diversificación do xénero *Hierochloë* en tres zonas xeográficas: China-Xapón-India, Australia e Nova Zelandia. En China-India, ademais de varias formas de *H. odorata* e *H. alpina*, diferéncianse catro endemismos, en Australia outros tres e seis en Nova Zelandia. Estas especies pódense separar en dous grupos, as especies próximas a *H. alpina* ou as próximas a *H. redolens*.

Hierochloë redolens é a especie de distribución máis ampla no Hemisferio Sur, que presenta diferenzas na súa estrutura floral ao longo da súa área de distribución. Atópase no Oeste e Sur de Sudamérica, Illas Malvinas, Papúa Nova Guinea, Australia e Nova Zelandia. Así mesmo, os números cromosómicos coñecidos desta especie ao longo da súa área de distribución permiten diferenciar dúas zonas. Debido ás diferenzas morfolóxicas observadas entre as poboacións suramericanas e asiáticas, os datos moleculares e o variable nivel de ploidía, recentemente indicouse a posibilidade de que se trate de especies distintas.

Consideracións metodolóxicas

A integración de datos orixinados a partir de diferentes fontes demostrou ser unha boa estratexia para resolver problemas taxonómicos. Seguimos neste traballo unha formulación na que se abarcan todos os niveis estruturais para o estudo dun organismo, desde o nanomorfolóxico (molecular) ata o macromorfolóxico (fenotipo). Para conseguir os obxectivos do traballo empregáronse métodos estatísticos multivariantes para o tratamento dos datos morfolóxicos, análises filoxenéticas para o procesado dos datos moleculares (secuenciación de rexións de DNA cloroplástico e nuclear), desenvolvéronse marcadores microsatélites que permitirán determinar o fluxo xénico entre poboacións en futuros estudos e determinouse o tamaño xenómico para as especies da subtribu mediante citometría de fluxo, que se relacionou cos niveis de ploidía.

Obxectivos

O principal obxectivo desta Tese de Doutoramento é contribuír á clarificación da taxonomía e a evolución da subtribu Anthoxanthinae, así como desenvolver

ferramentas que permitan continuar eses estudos no futuro. Para alcanzalo, establecéronse os seguintes obxectivos xerais:

1. Profundar nas relacións filoxenéticas entre as especies que constitúen a subtribo *Anthoxanthinae*, integrando datos morfolóxicos, ecolóxicos, citoxenéticos e moleculares, para clarificar a súa historia evolutiva e a súa organización taxonómica.
2. Analizar os procesos evolutivos que levaron á diversificación da sección *Monoecia* do xénero *Hierochloë* en Sudamérica, modelo de diversificación de plantas C3 nos Andes.
3. Integrar datos citoxenéticos, moleculares e ecoxeográficos para explicar os procesos evolutivos que levaron á diversificación da sección *Ataxia* do xénero *Anthoxanthum* a nivel mundial.
4. Realizar a revisión taxonómica das especies do xénero *Anthoxanthum* na Península Ibérica á luz dos recentes datos filoxenéticos e morfolóxicos.
5. Pescudar o tamaño xenómico das especies da subtribo *Anthoxanthinae* e establecer a súa relación cos niveis de ploidía coñecidos nalgúns taxons, para entender as interaccións entre os distintos xenomas que desembocaron na actual diversidade da subtribo.
6. Obter marcadores moleculares específicos (microsatélites) coa resolución suficiente para, nun futuro, determinar a existencia de fluxo xénico entre distintas liñaxes do xénero *Anthoxanthum*, onde a evolución reticulada é común.

Resultados e conclusións

No capítulo 1 fíxose un estudo integrando datos morfolóxicos, ecolóxicos, citoxenéticos e moleculares para clarificar a historia evolutiva e a organización taxonómica da subtribo *Anthoxanthinae*. A análise multivariante de caracteres macro- e micromorfolóxicos (da epidermis foliar e a sección transversal do limbo) plantexouse

con dous obxectivos: (i) comprobar a fiabilidade dos caracteres usados tradicionalmente na diferenciación de especies da subtribu Anthoxanthinae e (ii) analizar a eficacia de utilizar un elevado número de características morfolóxicas na identificación dos taxons. Esta metodoloxía usouse con éxito noutros grupos complexos de plantas, incluíndo o xénero *Anthoxanthum*. A citometría de fluxo utilizouse para determinar o tamaño do ADN nuclear como método para inferir os niveis de ploidía comparando os datos obtidos cos publicados para algunhas especies mediante recontos cromosómicos. Os resultados obtidos foron útiles para a caracterización das especies e para o estudo de procesos de reticulación na subtribu.

A subtribu Anthoxanthinae presenta unha elevada variabilidade cariolóxica, o que coincide cunha frecuencia elevada de reticulacións. A partir dos resultados de cantidade de ADN nuclear pódense inferir os niveis de ploidía dalgunhas especies, pero é necesario dispoñer de recontos cromosómicos para confirmar estes datos. En *Anthoxanthum* atopáronse diploides, tetraploides e poliploides (16–18x), resultados que coinciden cos doutros estudos verificados con recontos cromosómicos. En *Hierochloë* recoñecéronse tetraploides, hexaploides e dodecaploides nas seccións *Hierochloe* e *Monoecia*. Na sección *Ataxia* todas as especies analizadas (as africanas *A. dregeanum*, *A. ecklonii*, *A. madagascariense* e *A. tongo* e a asiática *A. hookeri*) corresponderíanse con tetraploides, presentando *A. ecklonii* ademais poboacións diploides.

O estudo molecular baseouse na secuenciación de varios marcadores plastídicos (*trnL-F* e *trnT-L*) e nucleares (ITS e ETS) de uso habitual en estudos filoxenéticos e que demostraron ser útiles na subtribu Anthoxanthinae. Tamén se estimaron os tempos de diverxencia dos taxons incluídos na subtribu utilizando métodos de coalescencia. Os resultados indican que a subtribu Anthoxanthinae ten unha orixe antiga, no Oligoceno Tardío (28.5–23.0 Ma), cunha elevada diversificación posterior durante o Mioceno Tardío-Pleistoceno (11.6–0.8 Ma) coherente co que sucedeu nas Pooideae a nivel global. Os fenómenos de hibridación e reticulación parecen ser frecuentes na subtribu, tanto dentro dos xéneros como entre eles, dificultando a diferenciación de especies.

Os resultado obtidos poñen de manifesto que os xéneros *Anthoxanthum* e *Hierochloë*

diferéncianse claramente en base ás súas características morfolóxicas e moleculares, polo que deberían manterse como xéneros separados. En cambio, a sección *Ataxia* non se diferencia morfolóxicamente de *Hierochloë*, aínda que nas filoxenias que presentaban apoio estatístico aparece sempre como clado irmán de *Anthoxanthum*. O máis probable é que *Anthoxanthum* se orixinase a partir de devanceiros de *Hierochloë* que perderon os caracteres masculinos das flores inferiores durante o Mioceno Temperán (hai 20.7 Ma). Os resultados filoxenéticos mostran polo menos outra transición na estrutura da espiguiña, a perda dos caracteres masculinos da flor apical na sección *Monoecia* dentro do xénero *Hierochloë* tamén no Mioceno Temperán (hai 19.5 Ma). As áreas de distribución que ocupan as especies da subtribo e as súas relacións filoxenéticas indican que a dispersión a longa distancia foi importante para os taxons do Hemisferio Sur e as montañas tropicais, pero non parece que fose relevante para as especies do Hemisferio Norte. Nesta zona, os grupos próximos filoxeneticamente ocupan áreas contiguas ou solapadas e os seus patróns de distribución son coherentes cunha colonización postglacial, mentres que varios clados mostran patróns bioxeográficos coherentes coas oroxenias en zonas tropicais, especialmente nos Andes e o Himalaya. As especies de Nova Zelandia parecen seguir o patrón habitual das plantas desa rexión, coas especies costeiras máis próximas a taxons de Sudamérica e as especies alpinas próximas ás do Hemisferio Norte. A baixa resolución obtida nos resultados filoxenéticos impediu aplicar técnicas estatísticas bioxeográficas, pero a ausencia de diferenciación filoxenética e morfolóxica e a recente diversificación son compatibles cunha dispersión recente.

A sección *Ataxia* parece ter unha orixe híbrida entre os xéneros *Anthoxanthum* e *Hierochloë*. As análises moleculares revelan distintas posicións para *Ataxia*, pero solo a posición como clado irmán de *Anthoxanthum* ten apoio. A hibridación probablemente tivo lugar nos comezos da diversificación da subtribo pero despois de que se orixinara *A. mexicanum*, que sempre aparece nas árbores filoxenéticas como irmán da sección *Anthoxanthum*. Morfolóxicamente, a sección *Ataxia* parécese máis a *Hierochloë*, pero isto pode deberse a un fenómeno de converxencia adaptativa causado porque ambos grupos medran no mesmo tipo de hábitat (montañas tropicais de gran altitude). Dúas

especies da sección *Anthoxanthum* que medran en áreas tropicalpinas (*A. nivale* e *A. aethiopicum*) tamén se agrupan co xénero *Hierochloë* nas análises morfolóxicas, reforzando a idea de que a similaridade morfolóxica entre grupos xeneticamente separados prodúcese por evolución converxente.

A hibridación que orixinou a sección *Ataxia* puido estar asociada á diversificación que se produciu en moitas liñaxes de gramíneas tépedas a partir do Mioceno (23.0–5.3 Ma) debido ao descenso das temperaturas e o incremento da aridez a nivel global. As migracións de grupos de especies asociadas a estes cambios ambientais poderían ser a causa da hibridación nesta época entre unha liñaxe de *Anthoxanthum* con dúas flores inferiores estériles epaleadas e unha apical fértil e unha de *Hierochloë* coas tres flores fértiles. A evolución concertada é especialmente significativa cando se usa ADN nuclear ribosomal, xa que ao eliminar copias herdadas dun dos parentais pode diminuír o sinal filoxenético que indica unha hibridación. Tamén pode explicar a incongruencia entre a posición da sección *Ataxia* e especialmente de *A. mexicanum* nas filoxenias e nas análises morfolóxicas. Algunhas especies pertencentes a esta sección non presentan apoio segundo o concepto fenético de especie para ser consideradas como tales e requiren dunha revisión máis profunda.

No capítulo 2 profundouse no estudo da sección *Monoecia* do xénero *Hierochloë*, que pode servir como modelo de diversificación de plantas C3 nos Andes, empregando os mesmos métodos que no capítulo 1. Ademais, dada a natureza multicopia das rexións nucleares empregadas, clonáronse individuos das distintas especies da sección para detectar posibles casos de evolución reticulada. Este estudo, ademais, permitiu aclarar a taxonomía da sección *Monoecia*. Segundo os resultados obtidos débense manter como especies catro dos oito taxons que integran a sección (*H. pusilla*, *H. juncifolia*, *H. quebrada* e *H. redolens*) e proponse que os catro restantes (*H. altissima*, *H. gunckelii*, *H. spicata* e *H. utriculata*) pasen á categoría de variedade dentro de *H. redolens*. Neste estudo tamén se puxo de manifesto a orixe híbrida da especie *H. quebrada* orixinaria dos Andes peruanos. En xeral, os resultados apoian a hipótese que propón que a sección *Monoecia* evolucionou a partir de plantas andromonoicas que non procedían de

Sudamérica. A continuación, no capítulo 3, realizouse a proposta taxonómica desta sección incluíndo unha clave de identificación para diferenciar as especies e subespecies.

No capítulo 4 fíxose a revisión taxonómica das especies do xénero *Anthoxanthum* presentes na Península Ibérica apoiándose nos datos filoxenéticos e morfolóxicos publicados e na revisión de material de herbario. Para elaborar esta revisión examináronse máis de 2000 pregos de herbarios peninsulares para obter unha boa representación da variabilidade que presentan as especies na Península Ibérica. Como resultado desta revisión recoñécense tres especies: *A. amarum* Brot., poliploide endémico do NO peninsular; *A. odoratum* L., tetraploide eurosiberiano, e o diploide mediterráneo *A. ovatum* Lag. Esta última especie divídese en dúas subespecies, subsp. *ovatum*, presente no SO da Península Ibérica, e subsp. *aristatum*, distribuída pola Europa atlántica e o Centro e Oeste do Mediterráneo. A caracterización taxonómica das liñaxes diploides anuais ibéricas de *Anthoxanthum* foi tradicionalmente fonte de controversias, centradas especialmente na súa diferenciación con respecto ao tetraploide perenne *A. odoratum* e o status taxonómico das variedades ou subespecies descritas dentro dos taxons anuais. Tras a revisión realizada optouse por manter separados os taxons perennes fronte aos anuais, baseándose na súa diferenciación morfolóxica e xenética. Así mesmo, decidiuse propoñer unha única especie anual debido á difícil diferenciación morfolóxica e xenética entre as liñaxes anuais diploides e diferenciar dúas subespecies (*A. ovatum* subsp. *aristatum* xa. *ovatum* subsp. *ovatum*) a pesar de detectarse introgresión entre poboacións atribuídas a ambas as subespecies, xa que estas manteñen unha certa separación morfolóxica e xenética, aínda que sexa incompleta. Estudos morfométricos e xenéticos desaconsellan a definición doutros taxons infraspecíficos dentro de *A. ovatum*.

Finalmente, no capítulo 5 desenvolvéronse 15 novos marcadores moleculares específicos (microsatélites) non plastídicos para as especies do complexo eurosiberiano do xénero *Anthoxanthum* e seleccionáronse parellas de *primers* obtidas nun test preliminar realizado co complexo diploide mediterráneo *A. aristatum/A. ovatum*. En

total, rexistráronse 102 alelos. Entre nove e once marcadores microsatélite produciron amplificación polimórfica noutras liñaxes do xénero *Anthoxanthum*, incluídas as especies *A. alpinum* (73% de loci polimórficos) e *A. maderense* (60% de loci polimórficos). Ademais, a maioría dos *primers* seleccionados ampliáronse con éxito en dúas especies, o poliploide ibérico *A. amarum* (73% de loci polimórficos) e o tetraploide altamente invasivo *A. odoratum* (93% de loci polimórficos). A amplificación nestas dúas especies poliploides do xénero revelou unha alta transferibilidade. Os marcadores xerados poderán ser empregados para determinar os patróns xeográficos do fluxo xénico e dilucidar a orixe tanto de diploides como de poliploides pertencentes ao xénero *Anthoxanthum*.