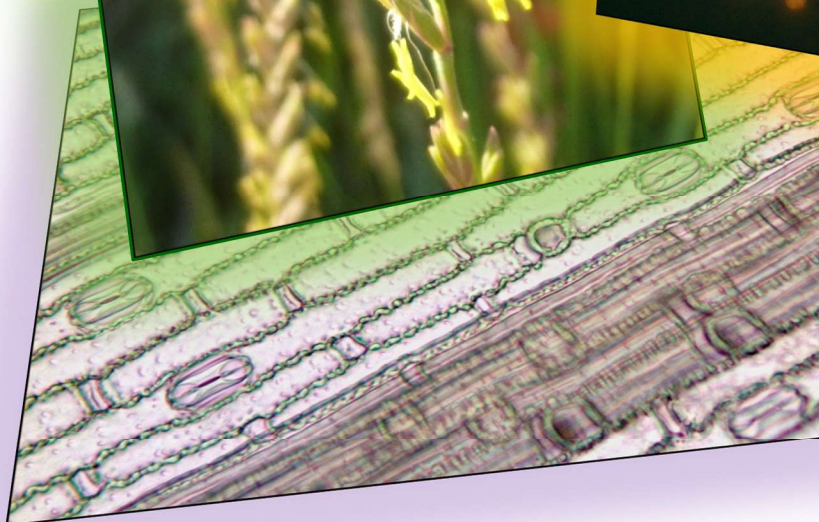




ESTUDIO BIOSISTEMÁTICO DEL GÉNERO ELYMUS L. (TRITICEAE, POACEAE) EN LA PENÍNSULA IBÉRICA E ISLAS BALEARES



Víctor Lucía García

Universidad de Salamanca, Facultad
de Biología, Departamento de
Botánica y Fisiología Vegetal
Salamanca, 2019

FACULTAD DE BIOLOGÍA

DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA Y FISIOLÓGIA VEGETAL



**VNiVERSIDAD
D SALAMANCA**

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

**Estudio biosistemático del género
Elymus L. (Triticeae, Poaceae)
en la Península Ibérica e Islas Baleares**

TESIS DOCTORAL

Víctor Lucía García

Salamanca, 2019

FACULTAD DE BIOLOGÍA

DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA Y FISIOLÓGIA VEGETAL



**VNiVERSiDAD
D SALAMANCA**

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

**Estudio biosistemático del género
Elymus L. (Triticeae, Poaceae)
en la Península Ibérica e Islas Baleares**

Memoria presentada por

Víctor Lucía García

para optar al Grado de Doctor por la

Universidad de Salamanca

V.º B.º del director

V.º B.º de la directora

Prof. Dr. Enrique Rico Hernández

Prof. Dra. M^a Montserrat Martínez Ortega

Salamanca, 2019



**VNiVERSIDAD
D SALAMANCA**

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

D. **Enrique Rico Hernández**, Catedrático de Botánica de la Universidad de Salamanca y Dña. **M^a Montserrat Martínez Ortega**, Catedrática de Botánica de la Universidad de Salamanca

AUTORIZAN, la presentación, para su lectura, de la Tesis Doctoral titulada "**Estudio biosistemático del género *Elymus* L. (*Triticeae*, *Poaceae*) en la Península Ibérica e Islas Baleares**", realizada por D. **Víctor Lucía García**, bajo su dirección, en la Universidad de Salamanca.

Y para que así conste a los efectos legales, expiden y firman el presente certificado en Salamanca, a de Julio de 2019.

Fdo. Enrique Rico Hernández

Fdo. M^a Montserrat Martínez Ortega

AGRADECIMIENTOS

El desarrollo de esta tesis doctoral ha sido posible sólo gracias a la ayuda y el apoyo que me han brindado generosamente muchas personas e instituciones. Muchas gracias a todos.

Gracias a mis directores, Dr. E. Rico y Dra. M^a M. Martínez-Ortega, he cumplido mi deseo de dirigir mi formación botánica hacia el estudio de gramíneas. Me siento muy afortunado por tenerlos como directores. Os admiro como botánicos, como todos lo que tienen la suerte de disfrutar de vuestro conocimiento, pero también os tengo en alta estima por vuestra calidad humana.

Toda mi formación en el ámbito de la citogenética se la debo a la Dra. Kesara Anamthawat-Jónsson. Me enorgullece enormemente que me considere uno de sus discípulos; es la mejor maestra que podría haber tenido.

Mi eterna gratitud a la Dra. Consuelo Cebolla y a la Dra. M^a Antonia Rivas-Ponce por haber despertado mi pasión por la botánica y por prestarme su ayuda durante el desarrollo de la tesis.

Por unos motivos o por otros, estoy muy agradecido a mis compañeros y amigos del Departamento de Botánica de la Universidad de Salamanca. De corazón, muchas gracias Santiago Andrés-Sánchez, Sara Barrios, Javier Bobo, David Gutiérrez-Larruscain, Noemí López-González, Teresa Malvar, Paula Navafría, Nélica Padilla-García, Daniel Pinto-Carrasco, Blanca Rojas-Andrés, Sergio Pérez Gorjón, María Santos-Vicente y Javi Walias. No puedo olvidarme de otros compañeros del Departamento que igualmente me han transmitido continuamente palabras de aliento; muchas gracias Luis Delgado, Ximena Giráldez, Luz María Muñoz, David Rodríguez de la Cruz, Tomás Romero, Estefanía Sánchez, José Ángel Sánchez y Juan Carlos Sánchez.

Doy las gracias a todos los conservadores de los herbarios que fueron consultados. Gracias especialmente a D. Francisco Javier Hernández, conversador del herbario SALA, no sólo por la gestión de los préstamos sino también por todas las lecciones que me ha brindado sobre de la aplicación Herbar y por resolverme dudas sobre georreferenciación. También estoy especialmente agradecido al Dr. Robert Vogt, conservador del herbario B, por facilitarnos materiales extra-ibéricos de las especies tipo de *Elymus s.s.* y *Pseudoroegneria*. Igualmente agradecido al Dr. Olof Ryding, conservador del herbario C, a la Dra. Margaret Gollnick, del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA) y a la Dra. Magdalena Ruiz, del Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA) porque gracias a su pudimos resolver algunas cuestiones referentes a *Paunera curvifolia*.

Gracias a mis compañeros durante las estancias en Reykjavík; a la Dra. Tidarat Puangpairote, por su ayuda en el laboratorio, y a la Dra. Lilja Karlsdóttir, por transmitirme mucha paz durante el transcurso de las investigaciones. También doy las gracias a la Dra. Anna Trias, al Dr. Francisco Cabezas y a la Dra. Patricia Barberá por amenizar mi estancia en Kew; también al Dr. Antoni Buira por su ayuda en la digitalización y el montaje de las láminas de *Flora iberica* y por supuesto, muchísimas gracias a su autor, el ilustrador D. Rodrigo Tavera.

Gracias a toda mi familia, mi pilar más fuerte; a mi padre Fernando, mis hermanos David y Beatriz y a mi novio Michel por darme tantísimo apoyo; os quiero mucho. Gracias también a los demás miembros: Alba, Alexis, Begoña, Carlos, Cati, Claudia, Cristina, Hugo, Juan, Laura, Nines, Paloma, Peri, Quique y Reme ¡os quiero mucho! También a mis amigas y compañeras de la Universidad Autónoma de Madrid: Ana, Andrea, Belver, Io, Mariki, Patix, Pianista, Ra, La Rubia, Sandra, Sara, Vanessa, Viole (o Kylie) y Nacho; en todo momento me he sentido muy arropado por todas vosotras.

Dedico este trabajo a mi madre; siempre presente. Te debo todo cuanto soy; te quiero muchísimo.

INDICE DE CONTENIDOS

| | |
|---|------------|
| CAPÍTULO 1. — INTRODUCCIÓN | 11 |
| 1.1. Introducción general | 13 |
| 1.2. Estructura de la memoria de la tesis doctoral | 16 |
| 1.3. Marco histórico-taxonómico | 18 |
| 1.4. Objetivos generales | 47 |
| 1.5. Referencias bibliográficas | 48 |
| | |
| CAPÍTULO 2. — DISCOVERY OF THE GENUS <i>PSEUDOROEGNERIA</i> (TRITICEAE, POACEAE) IN THE WESTERN MEDITERRANEAN ON EXPLORING THE GENERIC BOUNDARIES OF <i>ELYMUS</i> | 69 |
| 2.1. Abstract | 71 |
| 2.2. Introduction | 72 |
| 2.3. Material and Methods | 76 |
| 2.4. Results | 80 |
| 2.5. Discussion | 93 |
| 2.6. Conclusions | 100 |
| 2.7. Acknowledgements | 101 |
| 2.8. References | 102 |
| 2.9. Supplementary material | 110 |
| | |
| CAPÍTULO 3. — CYTOGENETIC EVIDENCE FOR A NEW GENUS OF THE TRITICEAE (POACEAE) ENDEMIC TO THE IBERIAN PENINSULA: DESCRIPTION AND COMPARISON WITH NEIGHBOUR GENERA | 113 |

| | |
|-----------------------------------|-----|
| 3.1. Abstract | 115 |
| 3.2. Introduction | 116 |
| 3.3. Material and Methods | 120 |
| 3.4. Results | 124 |
| 3.5. Discussion | 136 |
| 3.6. Acknowledgements | 150 |
| 3.7. References | 151 |
| 3.8. Supporting information | 159 |

CAPÍTULO 4. — ON THE GENUS *PSAMMOPYRUM* (TRITICEAE, POACEAE): TAXONOMIC EVALUATION OF *PS. FONTQUERI* WITH COMMENTS ON THE VALIDITY OF THE GENUS 163

| | |
|-----------------------------------|-----|
| 4.1. Abstract | 165 |
| 4.2. Introduction | 166 |
| 4.3. Materials and Methods | 170 |
| 4.4. Results | 175 |
| 4.5. Discussion | 187 |
| 4.6. Acknowledgements | 197 |
| 4.7. References | 198 |
| 4.8. Supplementary Material | 206 |

CAPÍTULO 5. — SÍNTESIS GENÉRICA 209

| | |
|---|-----|
| 5.1. Introducción | 211 |
| 5.2. Material y métodos..... | 211 |
| 5.2.1. Materiales de herbario y prospecciones de campo..... | 211 |
| 5.2.2. Materiales bibliográficos y bases de datos..... | 212 |

| | |
|---|------------|
| 5.3. Resultados..... | 214 |
| 5.3.1. Descripción genérica | 214 |
| 5.3.2. Clave de determinación para <i>Flora iberica</i> | 216 |
| 5.3.3. Descripciones específicas | 219 |
| <i>Elymus caninus</i> | 219 |
| <i>Elymus hispanicus</i> | 221 |
| <i>Elymus repens</i> subsp. <i>repens</i> | 223 |
| <i>Elymus athericus</i> | 226 |
| <i>Elymus campestris</i> | 230 |
| <i>Elymus hispidus</i> | 234 |
| <i>Elymus elongatus</i> | 238 |
| <i>Elymus curvifolius</i> | 242 |
| <i>Elymus farctus</i> | 245 |
| HIBRIDOS | 249 |
| | |
| CAPÍTULO 6. — CONCLUSIONES | 253 |

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

ESTRUCTURA DE LA MEMORIA DE LA TESIS DOCTORAL

MARCO HISTÓRICO-TAXONÓMICO

1.1. INTRODUCCIÓN GENERAL

El propósito que impulsó el desarrollo de este trabajo fue la revisión biosistemática del género *Elymus* L. [delimitado taxonómicamente siguiendo el criterio de Melderis (1978) para *Flora Europaea* (Melderis, 1980)] en la Península Ibérica e Islas Baleares. Sin embargo, durante la primera toma de contacto para familiarizarnos con el género, tomamos conciencia de la complejidad a la que nos enfrentábamos, al quedar de manifiesto dos grandes dificultades.

La primera es la circunscripción del género. *Elymus sensu* Melderis es sólo uno de los muchos conceptos del género que han sido propuestos y las discrepancias entre autores siguen vigentes. Aquellos que basan sus decisiones taxonómicas principalmente en la morfología, consideran *Elymus* en un sentido amplio (e.g. Melderis, 1978) o dividen a este grupo de especies en dos géneros, *Elymus* y *Elytrigia* Desv. (e.g. Tzvelev, 1976). Otros autores, por el contrario, adoptan un criterio basado principalmente en la composición genómica de las especies y circunscriben *Elymus* en un sentido aún más estrecho (i.e., incluyendo un número aún menor de especies). Además, también hay discrepancias entre estos últimos autores, de modo que las especies de *Elymus sensu* Melderis que habitan en el área de estudio pueden ser clasificadas hasta en seis géneros; i.e. *Elymus s.s.*, *Elytrigia*, *Thinopyrum* Á.Löve, *Lophopyrum* Á.Löve, *Trichopyrum* Á.Löve y *Psammopyrum* Á.Löve. El problema que acarrea la aceptación del criterio citogenético es que no contamos ni con claves de identificación, ni con descripciones morfológicas, que permitan la identificación de los géneros mencionados. Löve (1984) fue uno de los principales autores que circunscribieron los géneros sobre la base de un criterio citogenético. El autor proporcionó una clave de identificación para los géneros que reconoce en su tratamiento, pero no aportó descripciones morfológicas de cada uno de ellos. Además, dos años más tarde, Löve (1986) reclasificó varias especies en dos géneros nuevos (i.e. *Trichopyrum* Á.Löve y *Psammopyrum*

Á.Löve) sin actualizar la clave identificación proporcionada originalmente. Como consecuencia, para clasificar con seguridad a una determinada especie en un género citogenético, primeramente es necesario conocer su composición genómica. Hoy en día se conoce la composición genómica de muchas especies, especialmente las de aquellas que presentan amplias áreas de distribución y por consiguiente, han sido consideradas en estudios de diversos autores. Por el contrario, la composición genómica de las especies que presentan áreas de distribución más restringidas (i.e., endémicas de un país o de una región), bien se ha analizado en pocos estudios, o bien es desconocida.

La segunda dificultad que nos encontramos tiene que ver con la historia evolutiva de la tribu Triticeae Dumort. Hoy en día contamos con evidencias que apoyan la monofilia de la tribu (cf. Soreng & al., 2017) y entre sus miembros encontramos algunos géneros que son monofiléticos (cf. Hsiao & al. 1995; Mason-Gamer & al. 2002) [e.g. *Agropyron* Gaertn. o *Peridictyon* Seberg, Fred. & Baden]. Sin embargo, la gran mayoría de los géneros de Triticeae son polifiléticos y muchos de ellos, a su vez, están interconectados bajo un modelo de evolución reticulada. Entre estos últimos géneros se encuentra *Elymus*, ya sea en un sentido amplio o en un sentido restringido. Este fenómeno evolutivo impide abordar el estudio de *Elymus sensu* Melderis (1978) mediante el uso de los marcadores moleculares y técnicas de reconstrucción que son comúnmente empleados para inferir filogenias. Se ha demostrado que éstas técnicas proporcionan árboles filogenéticos resolutivos cuando se aborda el estudio de un pequeño grupo de especies estrechamente relacionadas entre sí. No obstante, incluso en estos casos, la conclusión principal que puede extraerse de los árboles obtenidos es la confirmación de que las especies que son objeto de estudio, están interconectadas con especies que pertenecen a otros géneros de la tribu. En el caso que nos ocupa, las especies de *Elymus s.s.*, están filogenéticamente relacionadas con algunas especies de *Pseudoroegneria* Á.Löve, pero también con algunas otras especies de *Hordeum* L. (e.g.

Mason-Gamer 2013; Mason-Gamer & *al.*, 2010*a, b*). Incluir estos géneros próximamente relacionados en nuestros estudios excede, con mucho, el propósito inicial de esta tesis doctoral.

Ante estos dos grandes obstáculos, reconsideramos nuestro objetivo original y nos planteamos dos grandes cuestiones. La primera; si aceptásemos el criterio de clasificación que se basa en la citogenética ¿cómo quedarían clasificadas las especies que habitan en el área de estudio? Para poder contestar a esta pregunta nos marcamos como objetivo estudiar la composición genómica de aquellas especies de las que apenas se tienen datos citogenéticos o que simplemente son desconocidas. Para abordar este objetivo consultamos la bibliografía al uso y comprobamos que las técnicas de hibridación *in situ* genómica (GISH) y con fluorescencia (FISH) son metodologías muy potentes para el análisis de la composición genómica de las especies de Triticeae y, por tanto, son las técnicas comúnmente utilizadas en los estudios que persiguen éste tipo de objetivo.

La segunda gran pregunta que nos planteamos fue la siguiente; una vez tuviésemos clasificadas las especies en sus respectivos "géneros citogenéticos" ¿podríamos distinguir los géneros entre sí mediante características morfológicas? Para poder contestar a esta pregunta, deberíamos buscar en primer lugar, caracteres macromorfológicos que pudiesen ser diagnósticos de los géneros en cuestión. No obstante, dado que la anatomía foliar ha sido tradicionalmente considerada para la caracterización de los miembros de Poaceae, decidimos igualmente buscar caracteres anatómicos que pudieran ser diagnósticos de los géneros en cuestión. Además, tras consultar la bibliografía referente a la tribu Triticeae, comprobamos que algunos autores habían señalado el valor taxonómico de las lodículas para diferenciar algunos géneros que están estrechamente relacionados como *Elymus s.s.* y *Pseudoroegneria*. Sin embargo, apenas había información sobre las características de éste órgano floral relativa

a otros miembros de *Elymus sensu lato*. Por ello, también decidimos buscar posibles caracteres diagnósticos de los "géneros citogenéticos" en las lodículas.

Para hacer frente a los objetivos que nos marcamos (concretados en el sub-apartado 1.4 de este mismo capítulo) ha sido fundamental contar con la financiación por parte de la Secretaría de Estado de I+D+i, Ministerio de Economía y Competitividad a través de la concesión de la beca FPI (BES-2009-012226) asociada al proyecto *Flora iberica*; concretamente a las fases VIII (CGL2008-02982-C03-02), IX (CGL2011-28613-C03-03) y X (CGL2014-52787-C3-2-P) de dicho proyecto.

1.2. ESTRUCTURA DE LA MEMORIA DE LA TESIS DOCTORAL

La presente memoria se estructura en seis capítulos. El **Capítulo 1**, i.e. en el que nos encontramos, es introductorio. Una vez presentado el contexto general que motivó el desarrollo de la tesis doctoral, en el siguiente subapartado se expone el marco taxonómico para encuadrar a *Elymus*. Dados los diferentes criterios que se han utilizado para la circunscripción del género, resulta ineludible hacer referencia a la tribu Triticeae en su conjunto. Por consiguiente, se señalan las principales clasificaciones intratribales propuestas para Triticeae a lo largo de la historia. En un último subapartado, se concretan los objetivos específicos que nos planteamos durante el desarrollo del presente estudio.

En el **Capítulo 2** enfocamos nuestros propósitos hacia las especies que pertenecen a *Elymus* en su sentido más estricto. En el área de estudio, *Elymus s.s.* está representado por tres especies; i.e. *E. caninus* (L.) L., *E. hispanicus* (Boiss.) Talavera y *E. repens* (L.) Gould. No obstante, muy próxima al área de estudio, encontramos en el Norte de Marruecos una especie, *E. marginatus* (H.Lindb.) Á.Löve, que por su apariencia macromorfológica también

podría pertenecer a *Elymus* s.s. Por ello, aunque rigurosamente no esté distribuida por nuestra área de estudio, no quisimos ignorar dicha especie.

En el **Capítulo 3** dirigimos nuestras prospecciones hacia el resto de las especies que son objeto de nuestro estudio y que, sin embargo, desde el punto de vista citogenético se han clasificado en el género *Thinopyrum* en un sentido amplio; i.e. *Thinopyrum sensu* D.R.Dewey. Por tanto, las especies estudiadas en este capítulo, combinadas bajo *Elymus*, son cinco; i.e. *E. curvifolius* (Lange) Melderis, *E. elongatus* (Host) Runemark, *E. farctus* (Viv.) Runemark ex Melderis, *E. hispidus* (Opiz) Melderis y *E. obtusiflorus* (DC.) Conert.

En el **Capítulo 4** estudiamos un pequeño grupo de dos o tres especies (dependiendo del criterio de cada autor), cuya circunscripción ha sido controvertida, tanto morfológica, como citogenéticamente. Desde el punto de vista morfológico, estas especies se han clasificado en *Elymus* o en *Elytrigia*; desde el punto de vista citogenético, en cambio, se han incluido en un sentido aún más amplio de *Thinopyrum* que el mencionado; i.e. *Thinopyrum sensu* Barkworth o bien en el género *Psammopyrum*. Combinadas bajo *Elymus*, estas son *E. athericus* (Link) Kerguélen y *E. campestris* (Gren. & Godr.) Kerguélen; algunos autores consideran que esta última en realidad engloba a dos especies (cf. Löve, 1986).

En el **Capítulo 5** se propone la síntesis taxonómica de *Elymus sensu* Melderis, sobre la base de las conclusiones que se obtuvieron de los capítulos anteriores y tras haber analizado macromorfológicamente las especies que habitan en el área de estudio. Consta de una descripción del género, clave de determinación para las especies representadas en el territorio que abarca *Flora iberica* y sus respectivos tratamientos taxonómicos. Dicho tratamiento incluye una revisión nomenclatural, descripción morfológica detallada, indicaciones corológicas, ecológicas y fenológicas. En los casos que consideramos

oportunos, proporcionamos iconografías, así como observaciones a la especie que serán de utilidad para el lector.

En el **Capítulo 6** se enumeran las principales conclusiones que fueron obtenidas durante el estudio, clausurando así la presente tesis doctoral.

1.3. MARCO HISTÓRICO-TAXONÓMICO

La tribu Triticeae (Pooideae, Poaceae) incluye alrededor de 300-450 especies, nativas en las regiones templadas y subárticas de ambos hemisferios. Aproximadamente un cuarto del número de especies son plantas anuales y los tres cuartos restantes son plantas perennes. De éstas últimas, la mayoría pertenecen, o han sido clasificadas en algún momento, como miembros de los géneros *Agropyron*, *Elymus* y *Hordeum* (Dewey, 1982).

Las triticeas posiblemente se encuentren entre las gramíneas más estudiadas por dos motivos principales. El primero, es su elevado valor económico ya que la tribu incluye tres de los cereales más importantes del mundo como son, el trigo (*Triticum aestivum* L.), la cebada (*Hordeum vulgare* L.) y el centeno (*Secale cereale* L.). Además, muchos géneros silvestres son valorados como plantas forrajeras o por ser componente importante de diversos tipos de pastos, tanto perennes (e.g. *Elymus*), como anuales (e.g. *Aegilops* L.). Asimismo, un elevado número de especies silvestres constituyen un recurso genético importante para la obtención de cultivos con características agronómicas satisfactorias. El segundo motivo, aunque igual de importante, está relacionado con su historia evolutiva y, por tanto, con la taxonomía. Hoy en día, contamos con numerosas evidencias que apoyan la idea de que las Triticeae han sufrido evolución reticulada. Entre otros, los fenómenos de hibridación, poliploidización e introgresión debieron jugar un papel muy importante durante la especiación y diversificación de la tribu (e.g. Mason-Gamer, 2008; Bernhardt & al., 2017).

Las relaciones de parentesco entre los miembros de Triticeae son tan complejas, que no hay un acuerdo entre los taxónomos sobre cuál es el sistema de clasificación más apropiado, de modo que la cuestión del debate es la siguiente: ¿qué es más conveniente, un sistema que refleje las relaciones de parentesco y la historia evolutiva de la tribu de la forma más fidedigna posible o, por el contrario, un sistema que, aun siendo artificial, nos permita reconocer con cierta facilidad a los taxones?.

Desde finales del s. XIX hasta la actualidad, Triticeae se considera grupo hermano de Bromeae Dumort. (cf. Soreng & *al.*, 2017). Así, el dilema taxonómico actual no tiene que ver con la circunscripción de la tribu, sino con su clasificación interna. A lo largo de la historia encontramos una gran variedad de propuestas; desde autores que consideran que toda la tribu es un único género (e.g. Krause, 1898), hasta otros que reconocen hasta 38 géneros (e.g. Löve, 1982-1986). Dependiendo del criterio taxonómico, entre la literatura podemos encontrar hasta 96 taxones que se han reconocido en algún momento como género de Triticeae (Tabla 1).

Tabla 1. Géneros de Triticeae que han sido propuestos a lo largo de la historia y sinónimos comúnmente aceptados.

* Género que fue considerado miembro de la tribu por algunos autores y que actualmente se considera miembro de otra tribu de Poaceae.

| Género propuesto | Género comúnmente aceptado |
|--|---|
| <i>Aegilops</i> L., Sp. Pl. 2: 1050 (1753) | <i>Aegilops</i> |
| <i>Elymus</i> L., Sp. Pl. 1: 83 (1753) | <i>Elymus</i> |
| * <i>Festuca</i> L., Sp. Pl. 1: 73 (1753) | <i>Festuca</i> |
| <i>Hordeum</i> L., Sp. Pl. 1: 84 (1753) | <i>Hordeum</i> |
| * <i>Lolium</i> L. Sp. Pl. 1: 83 (1753) | <i>Lolium</i> |
| * <i>Nardus</i> L. Sp. Pl. 1: 53 (1753) | <i>Nardus</i> |
| <i>Secale</i> L., Sp. Pl. 1: 84 (1753) | <i>Gramen</i> |
| <i>Triticum</i> L., Sp. Pl. 1: 85 (1753) | <i>Bromus</i> Scop., <i>Crithodium</i> , <i>Deina</i> , <i>Fruentum</i> , <i>Gigachilon</i> , <i>Nivieria</i> , <i>Spelta</i> , <i>Zeia</i> |
| <i>Gramen</i> Ség., Pl. Veron. 3: 145 (1754) | <i>Secale</i> |
| <i>Agropyron</i> Gaertn., Novi Comment. Acad. Sci. Imp. Petrop. 14: 539 (1770) | <i>Australopyrum</i> , <i>Costia</i> , <i>Cremopyrum</i> , <i>Kratzmannia</i> |
| <i>Spelta</i> Wolf, Gen. Pl. 22 (1776) | <i>Triticum</i> |
| <i>Bromus</i> Scop., Intr. Hist. Nat. 74 (1777) non <i>Bromus</i> L., Sp. Pl. 1: 76 (1753) | <i>Triticum</i> |
| <i>Asperella</i> Humb., Bot. Mag. (Römer & Usteri) 7: 5 (1790) | <i>Elymus</i> , <i>Hystrix</i> |
| <i>Hystrix</i> Moench, Methodus 294 (1794) | <i>Asperella</i> , <i>Asprella</i> , <i>Elymus</i> , <i>Gymnostichum</i> |
| <i>Cuviera</i> Koeler, Descriptio Graminum in Gallia et Germania 328 (1802) | <i>Hordelymus</i> |

| | |
|--|---|
| <i>Asprella</i> Willd., Enum. Pl. 1: 132 (1809) | <i>Elymus, Hystrix</i> |
| <i>Elytrigia</i> Desv., Nouv. Bull. Sci. Soc. Philom. Paris 2: 190 (1810) | <i>Elymus, Lophopyrum, Psammopyrum, Pseudoroegneria, Thinopyrum, Trichopyrum</i> |
| * <i>Lepturus</i> R. Br., Prodr. 207 (1810) | <i>Parapholis</i> |
| <i>Gymnostichum</i> Schreb., Beschr. Gras. 2: 127 (1810) | <i>Elymus, Hystrix</i> |
| * <i>Monerma</i> P.Beauv., Ess. Agrostogr. 116, 168 (1812) | <i>Hainardia, Lepturus</i> |
| <i>Critesion</i> Raf., J. Phys. Chim. Hist. Nat. Arts 89: 103 (1819) | <i>Hordeum</i> |
| <i>Sitanion</i> Raf., J. Phys. Chim. Hist. Nat. Arts 89: 103 (1819) | <i>Elymus</i> |
| * <i>Oropetium</i> Trin., Fund. Agrost. 98, pl. 3. (1820) | <i>Chaetostichum</i> C.E. Hubb., <i>Lepturella</i> Stapf |
| * <i>Psilurus</i> Trin., Fund. Agrost. 93 (1820) | <i>Psilurus</i> |
| * <i>Trachynia</i> Link, Hort. Berol. 1: 42 (1827) | <i>Brachypodium</i> P. Beauv. |
| * <i>Kerinozoma</i> Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 358 (1854) | <i>Xerochloa</i> R. Br. |
| * <i>Kralikia</i> Coss. & Durieu, Bull. Soc. Bot. France 14: 89 (1867) | <i>Tripogon</i> Roem. & Schult. |
| * <i>Scribneria</i> Hack., Bot. Gaz. 11: 105 (1886) | <i>Deschampsia</i> P.Beauv. |
| <i>Terrella</i> Nevski, Izv. Bot. Sada Akad. Nauk SSSR 30: 639 (1932) | <i>Elymus</i> |
| <i>Crithodium</i> Link, Linnaea 9: 132, t. 3 (1834) | <i>Triticum</i> |
| <i>Aneurolepidium</i> Nevski, Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk S.S.S.R., Ser. 1, Fl. Sist. Vyssh. Rast. 2: 69 (1934) | <i>Leymus</i> |
| <i>Psathyrostachys</i> Nevski, Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk S.S.S.R., Ser. 1, Fl. Sist. Vyssh. Rast. 2: 57 (1934) | <i>Psathyrostachys</i> |
| <i>Gigachilon</i> Seidl in Bercht. & Opiz, Oekon.-techn. Fl. Böhm. 1: 425 (1836) | <i>Triticum</i> |
| <i>Kratzmannia</i> Opiz in Bercht. & Opiz, Okon.-techn. Fl. Bohm. i. II. 398 (1836) | <i>Agropyron</i> |
| <i>Polyantherix</i> Nees, Ann. Nat. Hist. 1: 284 (1838) | <i>Sitanion, Elymus</i> |
| <i>Orostachys</i> Steud. Nomencl. Bot. [Steudel], ed. 2. 2: 233 (1841) | <i>Hordelymus</i> |
| <i>Nivieria</i> Ser., Ann. Sci. Phys. Nat. Lyon 4: 73 (1841) | <i>Triticum</i> |
| <i>Braconotia</i> Godr., Fl. Lorraine 3: 191 (1844) | <i>Elytrigia</i> |
| <i>Cryptopyrum</i> Heynh. Alph. Aufz. Gew. 174 (1846); Zweiter Band of Nomencl. Bot. Hort. | <i>Elymus</i> |
| <i>Critho</i> E.Mey., Ind. Sem. Hort. Regiom. 5 (1848) | <i>Hordeum</i> |
| <i>Leymus</i> Hochst., Flora 31: 118 (1848) | <i>Aneurolepidium, Anisopyrum, Eremium, Macrohystrix, Malacurus, Microhystrix</i> |
| <i>Roegneria</i> K.Koch, Linnaea 21: 413 (1848) | <i>Elymus</i> |
| <i>Heterantherium</i> Hochst., Pl. Aleppo exsiccatae 130a (1843) | <i>Heterantherium</i> |
| <i>Heterantherium</i> Hochst. ex Jaub. & Spach, Ill. Pl. Orient. 4: 24, pl. 318 (1850) | |
| <i>Crithopsis</i> Jaub. & Spach, Ill. Pl. Orient. 4: 30, t. 321 (1851) | <i>Crithopsis</i> |
| <i>Eremopyrum</i> (Ledeb.) Jaub. & Spach, Ill. Pl. Orient. 4: 26 (1851), Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 3, 14: 360 (1851) | <i>Eremopyrum</i> |
| ≡ <i>Triticum</i> sect. <i>Eremopyrum</i> Ledeb. Flora Altaica 1: 112 (1829) [basi6n] | |
| <i>Secalidium</i> Schur, Verh. Mith. Siebenbürg. Vereins Naturwiss. Hermannstadt 4: 91 (1853) | <i>Dasypyrum</i> |
| <i>Anthosachne</i> Steud., Syn. Pl. Glumac. [Steudel] 1: 237 (1854) | <i>Elymus</i> |
| <i>Crithopyrum</i> Hort.Prag. ex Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 344 (1854) | <i>Triticum</i> |
| <i>Anisopyrum</i> (Griseb.) Gren. & Duval-Jouve, Florula massiliensis advena: Florule exotique des environs de Marseille Supplément. 24 (1857); Mém. Soc. Émul. Doubs ser. 3 4: 392 (1859) | <i>Leymus</i> |
| ≡ <i>Triticum</i> sect. <i>Anisopyrum</i> Griseb. in Ledeb., Fl. Ross. (Ledeb.) 4: 343 (1853) [basi6n] | |
| <i>Costia</i> Willk., Bot. Zeitung (Berlin) 16: 377 (1858) | <i>Agropyron</i> |
| <i>Stenostachys</i> Turcz., Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 35: 330 (1862) | <i>Elymus, Hystrix</i> |
| <i>Cremopyrum</i> Schur, Enum. Pl. Transsilv. 807 (1866) | <i>Agropyron</i> |
| <i>Deina</i> Alef., Landw. Fl. 335 (1866) | <i>Triticum</i> |
| <i>Leptothrix</i> (Dumort.) Dumort., Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 7: 66 (1868) | <i>Hordelymus</i> (≠ <i>Lepfothrix</i> Kuetzing) |
| ≡ <i>Elymus</i> sect. <i>Leptothrix</i> Dumort. (1824) [basi6n] | |
| <i>Haynaldia</i> Schur, Enum. Pl. Transsilv. 807 (1866) | <i>Dasypyrum</i> (≠ <i>Haynaldia</i> Schulzer) |
| <i>Hordelymus</i> (Jess.) Harz, Landw. Samen. 2: 1147 (1885) | <i>Cuviera, Leptothrix, Medusather, Orostachys</i> |
| ≡ <i>Hordeum</i> subgen. <i>Hordelymus</i> Jess., Deutschl. Gräser 202 (1863) [basi6n] | |

| | |
|--|--|
| <i>Dasyphyrum</i> (Coss. & Durieu) T.Durand, Index Gen. Phan. 504 (1888) | <i>Haynaldia, Pseudosecale, Secalidium</i> |
| ≡ <i>Triticum</i> sect. <i>Dasyphyrum</i> Coss. & Durieu, Expl. Sci. Algerie 2: 202 (1855) [basi3n] | |
| <i>Fruentum</i> E.H.L.Krause, Bot. Centralbl. 73: 339 (1898) | <i>Triticum</i> |
| <i>Medusather</i> P.Candargy, Arch. Biol. Veg. Pure Appl. 1: 18, 38 (1901) | <i>Hordelymus</i> |
| <i>Zeia</i> Lunell, Amer. Midl. Naturalist 4: 226 (1915) | <i>Triticum</i> |
| <i>Amblyopyrum</i> (Jaub. & Spach) Eig, P.Z.E. Inst. Agric. & Nat. Hist., Agric. Rec. No. 2, 199 (1929) | <i>Aegilops</i> |
| ≡ <i>Aegilops</i> subgen. <i>Amblyopyrum</i> Jaub. & Spach (1850) [basi3n] | |
| <i>Clinelymus</i> (Griseb) Nevski, Izv. Bot. Sada Akad. Nauk S.S.S.R. 30: 640 (1932); Bull. Jard. Bot. Acad. Sc. URSS 1931, 30: 640 (1932) | <i>Elymus</i> |
| ≡ <i>Elymus</i> sect. <i>Clinelymus</i> Griseb. in Ledeb., Fl. Ross. (Ledeb.) 4: 330 (1853) [basi3n] | |
| <i>Malacurus</i> Nevski, Trudy Sredne-Aziatsk. Gosud. Univ., Ser. 8b, Bot. 17: 38 (1934) | <i>Leymus</i> |
| <i>Taenitherum</i> Nevski, Trudy Sredne-Aziatsk. Gosud. Univ., Ser. 8b, Bot. 17: 38 (1934) | <i>Taenitherum</i> |
| <i>Pseudosecale</i> (Godr.) Degen, Fl. Veleb. 1: 574 (1936) | <i>Dasyphyrum</i> |
| ≡ <i>Triticum</i> sect. <i>Pseudo-secale</i> Godr. in Gren. & Godr., Fl. France [Grenier] 3: 599 (1856) [basi3n] | |
| <i>Campeiostrachys</i> Drobow, Fl. Uzbekistan 1: 300, 540 (1941) | <i>Elymus</i> |
| <i>Semeiostrachys</i> Drobow, Fl. Uzbekistan 1: 281, 539 (1941) | <i>Elymus</i> |
| <i>Cockaynea</i> Zotov, Trans. Roy. Soc. New Zealand, Biol. Sci. 73: 233 (1943) | <i>Cockaynea</i> |
| <i>Henrardia</i> C.E. Hubb., Blumea, Suppl. 3: 15 (1946) | <i>Aegilops</i> |
| * <i>Hainardia</i> Greuter, Boissiera 13: 178 (1967) | <i>Lepturus, Monerma</i> |
| <i>Festucopsis</i> (C.E.Hubb.) Melderis, Bot. J. Linn. Soc. 76: 317 (1978) | <i>Festucopsis</i> |
| ≡ <i>Brachypodium</i> sect. <i>Festucopsis</i> C.E.Hubb., Hooker's Icon. Pl. 33: t. 3280 (1935) [basi3n] | |
| <i>Lophopyrum</i> .L3ve, Taxon 29: 351 (1980) | <i>Elytrigia, Thinopyrum</i> |
| <i>Pascopyrum</i> .L3ve, Taxon 29: 547 (1980) | <i>Pascopyrum</i> |
| <i>Pseudoroegneria</i> (Nevski) .L3ve, Taxon 29: 168 (1980) | <i>Elymus, Elytrigia</i> |
| ≡ <i>Elytrigia</i> sect. <i>Pseudoroegneria</i> Nevski, Trudy Sredne-Aziatsk. Gosud. Univ., Ser. 8b, Bot. 17: 60 (1934) [basi3n] | |
| * <i>Parapholis</i> C.E. Hubb., Blumea, Suppl. 3: 14 (1946) | <i>Parapholis</i> |
| <i>Thinopyrum</i> .L3ve, Taxon 29: 351 (1980) | <i>Elymus, Elytrigia, Lophopyrum, Psammopyrum, Trichopyrum</i> |
| <i>Aegilemma</i> .L3ve, Biol. Zentralbl. 101: 207 (1982) | <i>Aegilops</i> |
| <i>Aegilonearum</i> .L3ve, Biol. Zentralbl. 101: 207 (1982) | <i>Aegilops</i> |
| <i>Aegilopodes</i> .L3ve, Biol. Zentralbl. 101: 207 (1982) | <i>Aegilops</i> |
| <i>Chennapyrum</i> .L3ve, Biol. Zentralbl. 101: 207 (1982) | <i>Aegilops</i> |
| <i>Comopyrum</i> .L3ve, Biol. Zentralbl. 101: 207 (1982) | <i>Aegilops</i> |
| <i>Cylindropyrum</i> (Jaub. & Spach) .L3ve, Biol. Zentralbl. 101: 207 (1982) | <i>Aegilops</i> |
| ≡ <i>Aegilops</i> subgen. <i>Cylindropyrum</i> , Jaub. & Spach (1851) [basi3n] | |
| <i>Gastropyrum</i> (Jaub. & Spach) .L3ve, Biol. Zentralbl. 101: 208 (1982) | <i>Aegilops</i> |
| ≡ <i>Aegilops</i> subgen. <i>Gastropyrum</i> Jaub. & Spach, Ill. Pl. Orient. 4: 12 (1851) [basi3n] | |
| <i>Kiharapyrum</i> .L3ve, Biol. Zentralbl. 101: 207 (1982) | <i>Aegilops</i> |
| <i>Patropyrum</i> .L3ve, Biol. Zentralbl. 101: 206 (1982) | <i>Aegilops</i> |
| <i>Sitopsis</i> (Jaub. & Spach) .L3ve, Biol. Zentralbl. 101: 206 (1982) | <i>Aegilops</i> |
| ≡ <i>Aegilops</i> subgen. <i>Sitopsis</i> Jaub. & Spach, Ill. Pl. Orient. 4: 21 (1851) [basi3n] | |
| <i>Australopyrum</i> (Tzvelev) .L3ve, Feddes Repert. 95: 442 (1984) | <i>Agropyron</i> |
| <i>Psammopyrum</i> .L3ve, Ver3ff. Geobot. Inst. R3bel Z3rich 87: 50 (1986) | <i>Elymus, Elytrigia, Thinopyrum</i> |
| <i>Trichopyrum</i> .L3ve, Ver3ff. Geobot. Inst. R3bel Z3rich 87: 49 (1986) | <i>Elymus, Elytrigia, Thinopyrum</i> |
| <i>Kengyilia</i> C.Yen & J.L.Yang, Canad. J. Bot. 68: 1897 (1990) | <i>Kengyilia</i> |
| <i>Eremium</i> Seberg & Linde-Laursen, Syst. Bot. 21: 10, f. 4 (1996) | <i>Leymus</i> |

| | |
|---|--|
| <i>Douglasdeweya</i> C.Yen, J.L.Yang & B.R. Baum, <i>Canad. J. Bot.</i> 83: 416 (2005) | <i>Douglasdeweya</i> |
| <i>Connorochloa</i> Barkworth, S.W.L.Jacobs & H.Q.Zhang, <i>Breed. Sci.</i> 59: 685–686 (2009) | <i>Connorochloa</i> |
| <i>Macrohystrix</i> (Tzvelev) Tzvelev & Prob., <i>Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)</i> 95: 858 (2010) | <i>Leymus</i> |
| <i>Microhystrix</i> (Tzvelev) Tzvelev & Prob., <i>Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)</i> 95: 858 (2010) | <i>Leymus</i> |
| <i>Paunera</i> V.Lucía, E. Rico, K. Anamth-Jon. & M.M. Mart. Ort., <i>Bot. J. Linn. Soc.</i> (aceptado, 2019) | <i>Elymus, Elytrigia, Lophopyrum, Thinopyrum</i> |

Remontándonos a los orígenes de la nomenclatura botánica, encontramos 5 nombres linneanos que seguimos aceptando como géneros de la tribu (cf. Linnaeus 1753; Tabla 2) i.e. *Aegilops*, *Elymus*, *Hordeum*, *Secale* L. y *Triticum* L. Sin embargo, la circunscripción de algunos de ellos ha variado desde entonces. Por ejemplo, *Triticum* originalmente incluía algunas especies que hoy se clasifican en *Elymus* o *Elytrigia* Desv. [*Tr. repens* L. y *Tr. caninum* L., esta última reclasificada en *Elymus* por el propio autor (Linnaeus, 1755)]. Otro ejemplo es *Elymus*, que incluía especies que hoy se clasifican en *Leymus* Hochst. y en *Taeniatherum* Nevski (*E. arenarius* L., *E. caput-medusae* L., respectivamente). Otros 3 géneros linneanos (*Festuca* L., *Lolium* L. y *Nardus* L.) se consideraron miembros de Triticeae hasta el s. XVIII (Tabla 2).

Gaertner (1769) propuso el género *Agropyron* para clasificar aquellas especies morfológicamente intermedias entre *Bromus* L. y *Triticum*. El autor indicó que la especie tipo está basada en *B. cristatus* L. Sin embargo, durante algún tiempo se consideró erróneamente que la especie tipo era *A. triticeum* Gaertn. (cf. Jones, 1960).

Uno de los géneros más controvertidos de la tribu es *Elytrigia*. Originalmente, Desvaux (1810) propuso este taxón para incluir a las especies próximamente relacionadas con *Tr. repens*. Sin embargo, Beauvois (1812), naturalista francés que admitía amplios conceptos de género y de tribu (Tabla 2), circunscribió *Agropyron* incluyendo a *Elytrigia*. Este último taxón, no volvió a ser considerado en los principales tratamientos hasta que Nevski (1934b) lo recupera en el primer tercio del s. XX (Tabla 2). Desde entonces, *Elytrigia* ha sido interpretado en un sentido amplio (e.g. Tzvelev, 1976), en sentidos más o menos estrechos

Tabla 2. Circunscripciones de los miembros de Triticeae (1753-1934). Los espacios en blanco significan que el autor/es de la columna no reconocen el género correspondiente a cada fila (es sinónimo de alguno de los géneros indicados o el género no está reflejado en su tratamiento). Superíndices: **1.** Clasificado en otra subdivisión de la tribu; **2.** El autor considera que se trata de un género obscuro y lo clasifica en otra subdivisión de la tribu; **3.** Clasificado fuera de la tribu Triticeae; **4.** Clasificado fuera de ‘Gramineae Hordeaceae’; **5.** Clasificado fuera de la tribu Hordeae.

| Linnaeus (1753) | Beauvois (1812) | Dumortier (1823) | Kunt (1838) | Bentham (1881) | Bentham & Hooker (1883) | Hackel (1887) | Ascherson & Graebner (1901) | Holmberg (1926) | Nevski 1934b |
|---------------------------------------|---|---|-----------------|--|---|---|----------------------------------|---|---|
| <i>Aegilops</i> L. | <i>Aegilops</i> <i>Agropyron</i> Gaertn. | <i>Aegilops</i> <i>Agropyron</i> | | <i>Agropyron</i> | <i>Agropyron</i> | <i>Agropyron</i> | | <i>Agropyron</i> | <i>Aegilops</i> <i>Agropyron</i> <i>Aneurolepidium</i> Nevski <i>Anthosachne</i> Steud. |
| | | ³ _ | | <i>Asprella</i> Willd. | <i>Asprella</i> | <i>Asprella</i> | | | <i>Asperella</i> Humb. <i>Brachypodium</i> |
| | <i>Brachypodium</i> P.Beauv. | <i>Brachypodium</i> | | ⁵ _ | ⁵ _ | ⁵ _ | <i>Brachypodium</i> | <i>Brachypodium</i> <i>Bromus</i> L. | <i>Clinelymus</i> Nevski <i>Crithopsis</i> Jaub. & Spach <i>Cuviera</i> Koeler <i>Elymus</i> (Leymus) |
| <i>Elymus</i> L. <i>Festuca</i> L. | <i>Elymus</i> <i>Festuca</i> | <i>Elymus</i> | <i>Elymus</i> | <i>Elymus</i> | <i>Elymus</i> | <i>Elymus</i> | | <i>Elymus</i> | <i>Elytrigia</i> Desv. <i>Eremopyrum</i> |
| | | <i>Eremopyrum</i> Jaub. & Spach <i>Gymnostrichum</i> Schreb. | | | | <i>Haynaldia</i> Kanitz <i>Heterantherium</i> Hochst. ex Jaub. & Spach <i>Hordeum</i> <i>Jouvea</i> E.Fourn. <i>Kerinozoma</i> Steud. ex Zoll. <i>Kralikia</i> | | | <i>Haynaldia</i> <i>Heterantherium</i> |
| <i>Hordeum</i> L. | ¹ _ | <i>Hordeum</i> | <i>Hordeum</i> | <i>Hordeum</i> | <i>Hordeum</i> | | <i>Hordeum</i> | <i>Hordeum</i> | <i>Hordeum</i> |
| | | | | <i>Kralikia</i> Coss. & Durieu | <i>Kralikia</i> | | | | |
| <i>Lolium</i> L. | ² _ <i>Lolium</i> | ³ _ <i>Lolium</i> | <i>Lolium</i> | <i>Lepturus</i> R.Br. <i>Lolium</i> | <i>Lepturus</i> <i>Lolium</i> | <i>Lepturus</i> <i>Lolium</i> | <i>Lepturus</i> <i>Lolium</i> | | <i>Malacurus</i> Nevski |
| <i>Nardus</i> L. | ¹ _ ¹ _ | ³ _ | ⁴ _ | <i>Nardus</i> | <i>Nardus</i> <i>Oropetium</i> Trin. | <i>Monerma</i> P.Beauv. <i>Nardus</i> <i>Oropetium</i> <i>Pariana</i> Aubl. <i>Psilurus</i> | ⁵ _ | | |
| | | | | <i>Psilurus</i> Trin. | <i>Psilurus</i> | | <i>Psilurus</i> | | <i>Psathyrostachys</i> Nevski <i>Roegneria</i> K.Koch |
| <i>Secale</i> L. | <i>Secale</i> | <i>Secale</i> | <i>Secale</i> | <i>Secale</i> | <i>Secale</i> | <i>Scribneria</i> Hack. <i>Secale</i> | | <i>Secale</i> | <i>Secale</i> <i>Sitanion</i> Raf. <i>Taeniatherum</i> Nevski <i>Terrella</i> Nevski <i>Trachynia</i> Link <i>Triticum</i> |
| <i>Triticum</i> L. | <i>Triticum</i> | <i>Triticum</i> | <i>Triticum</i> | <i>Triticum</i> | <i>Triticum</i> | <i>Triticum</i> | <i>Triticum</i> | <i>Triticum</i> | |

(Löve, 1982-1986; Dewey, 1984) o se ha considerado sinónimo de *Elymus* (e.g. Melderis, 1978; Barkworth, 1997). Volviendo a Beauvois (1812) y a su amplio concepto de *Agropyron*, el autor advirtió sobre que este, era susceptible de ser dividido. Dentro del género, reconoció 4 grupos naturales, pero se abstuvo de proponer más géneros por las críticas que ya había recibido por proponer tantos taxones.

Debemos a Dumortier (1823) el nombre de la tribu. Dos años después de la propuesta del botánico belga, el botánico alemán Spenner (1825) recuperó el nombre *Gramineae Hordeacea* Kunth (1815). Posiblemente debido a que autores de renombre como Bentham (1881) y Hackel (1887) se refirieron a la tribu como *Hordeae* Kunth ex Spenn., el nombre de Dumortier pasó desapercibido durante más de 50 años.

También cabe destacar la *Flora de Berlín* donde Kunth (1838) incluye *Brachypodium* P.Beauv. como sinónimo de *Triticum*. Además, el autor combinó las especies de *Agropyron* en *Triticum* (Tabla 2).

Los tratamientos de los autores mencionados y los posteriores hasta finales del s. XIX (Tabla 2), estaban basados principalmente en escasos caracteres relativos a la inflorescencia; e.g. número de espiguillas por cada nudo del raquis, la disposición de las espiguillas respecto al eje del raquis, la forma de las glumas, etc. Destaca la falta de acuerdo entre los autores sobre la delimitación de la tribu, de manera que es controvertida la inclusión en la misma de géneros como *Lolium*, *Nardus*, *Brachypodium* o *Bromus*. Hubo una tendencia generalizada por mantener los conceptos genéricos que eran comúnmente reconocidos por su valor agronómico (*Triticum*, *Hordeum* y *Secale*). Sin embargo, de unos tratamientos a otros, la gran mayoría de las tritíceas fluctuaron entre géneros, sobre todo, entre *Triticum*, *Agropyron* y *Elymus* (Tabla 2).

Harz (1880) propuso una clasificación de Poaceae que, desafortunadamente, pasó desapercibida durante muchos años. Con ella el autor se aproximó a la circunscripción de Triticeae y a su clasificación dentro de Poaceae tal y como hoy la consideramos (cf. Soreng & al., 2017). Un año después de ésta propuesta, Bentham (1881) publicó una circunscripción y clasificación interna para la tribu que difería de la de su predecesor y esta, por el contrario, se popularizó (Tabla 2). Una de las principales diferencias entre ambos tratamientos es que el primer autor relacionó *Brachypodium* y *Bromus* con Triticeae, mientras que el segundo relacionó ambos géneros con Festuceae Dumort.

Dos años más tarde, Bentham y Hooker (1883) mantuvieron en esencia el mismo tratamiento, si bien reconocen *Oropetium* Trin. como un género monoespecífico (Tabla 2). Los autores aceptaron *Agropyron* en el sentido amplio de Beauvois (1812) rechazando, por tanto, el concepto de *Elytrigia*. La propuesta posterior de Hackel (1887) fue similar, con algunas diferencias en lo que respecta a la clasificación interna de la tribu. El autor propuso una subtribu sólo para clasificar a *Nardus*, otra exclusiva de *Lolium* y el resto de las tritíceas las clasificó en otras dos subtribus. En una de ellas agrupó a *Elymus*, *Hordeum*, *Asprella* Willd. y *Pariana* Aubl., y en la otra, a *Agropyron*, *Haynaldia* Kanitz, *Heterantherium* Hochst. ex Jaub. & Spach, *Secale* y *Triticum* (Tabla 2). Aunque las propuestas de Bentham (1881) y Hackel (1887) diferían en su clasificación interna, eran dos tratamientos que coincidían en la circunscripción de la tribu y en su clasificación dentro de Poaceae. Posiblemente por ser botánicos de renombre, ambos tratamientos fueron ampliamente aceptados durante muchos años.

La primera mitad del s. XX fue de gran agitación para la taxonomía de Triticeae (Tabla 2). Durante los primeros años de este periodo, varios autores rehusaron seguir manteniendo los tratamientos de Bentham (1881) y Hackel (1887) cuya validez se daba por sentada. Las primeras propuestas se caracterizaron por un concepto amplio de tribu donde

los autores relacionaban a las tritíceas (tal y como hoy las admitimos) con géneros como *Brachypodium* o *Bromus* (Tabla 2). De este modo, propuestas como la de Ascherson y Graebner (1901) o la de Holmberg (1926) rompían con el concepto tradicional de Triticeae y mostraban mayor semejanza con la ignorada propuesta de Harz (1880). Cabe destacar la propuesta de Ascherson y Graebner (1901) que reconocieron tres subtribus (i) en una, clasificaron a *Lolium*; (ii) en otra, englobaron a *Lepturus* R.Br. y *Psilurus* Trin.; y finalmente, (iii) en una tercera incluyeron a los demás miembros de la tribu. Dentro de ésta última, los autores tan sólo reconocieron tres géneros: *Brachypodium*, *Triticum* y *Hordeum*. Por tanto, las especies que hoy en día consideramos miembros de Triticeae, se clasificarían, según su criterio, en tan sólo dos géneros: *Hordeum* y *Triticum*. Los autores citaron la existencia de numerosas formas híbridas intragenéricas y aunque propusieron dos conceptos muy amplios de género, también reconocieron formas híbridas intergenéricas [e.g. *Tr. repens* L. × *H. secalinum* Schreb. o *Tr. junceum* L. × *H. arenarium* Asch.]. En definitiva, esta propuesta, al igual que otras posteriores, tampoco solventaron los problemas taxonómicos de la tribu y, consecuentemente, se siguieron utilizando los sistemas de clasificación tradicionales durante mucho más tiempo.

El cambio tuvo lugar gracias a los acelerados avances que se produjeron en el campo de la microscopía y de la cariólogía, los cuales permitieron la búsqueda de nuevos caracteres más allá de la inflorescencia. Sax (1918) y Sakamura (1918) fueron pioneros al reportar los primeros recuentos cromosómicos de Triticeae. De forma independiente, ambos autores descubrieron los diferentes niveles de ploidía de *Triticum* y concluyeron que el número básico del género es $x = 7$. Kihara (1919) logró obtener híbridos pentaploides de *Triticum* que eran fértiles, lo cual supuso un hito en aquella época. Continuando con su línea de investigación, el autor logró caracterizar las diferentes dotaciones haploides que están implicadas en el genoma de las especies de *Triticum* (cf. Kihara, 1921-1925). Luego,

incorporó a *Aegilops* en sus estudios y a través de numerosas publicaciones, caracterizó las dotaciones haploides de éste género, así como las relaciones genómicas entre *Triticum* y *Aegilops*, obtuvo híbridos fértiles *Triticum* × *Aegilops*, y consiguió el desarrollo de un protocolo para analizar el comportamiento de los cromosomas en las formas híbridas intergenéricas (c.f. Kihara, 1929-1954; Kihara & Lilienfeld, 1932, 1934; Kihara & Katayama, 1931; Kihara & Kondo, 1943; Kihara & Matsumura, 1940, 1941; Kihara & *al.*, 1950). Dichos estudios, suscitaron gran interés entre los citogenetistas, porque demostraron la estrecha relación de ambos géneros y documentaron la interacción de los cromosomas en los híbridos *Triticum* × *Aegilops*. Además, los citogenetistas vislumbraron los beneficios económicos que la técnica podría reportar, ya que se podían obtener cultivos hibridógenos de *Triticum* con características agronómicamente satisfactorias que procedieran de las especies silvestres de *Aegilops*.

En 1933, el citogenetista ruso N.V. Tzitzin fue pionero al obtener formas híbridas *Triticum* × *Agropyron*. Sin embargo, las publicaciones rusas eran poco accesibles en aquel tiempo y solamente los científicos rusos comenzaron a trabajar en la búsqueda de nuevas combinaciones entre ambos géneros. Cuando Armstrong (1936) reportó los avances que se estaban produciendo en la Unión Soviética, las combinaciones *Triticum* × *Agropyron* se popularizaron a nivel mundial y enseguida comenzó a experimentarse también con otros géneros silvestres.

De forma paralela, los taxónomos buscaron caracteres alternativos que permitieran resolver la clasificación de la tribu. Entre los ejemplos destaca el estudio de Prat (1932) sobre la epidermis de las especies de *Agropyron*, donde el autor puso de manifiesto el valor taxonómico de la anatomía, como ya hicieran previamente Duval-Jouve (1870) y Pée-Laby (1898). Paralelamente, Avdulov (1931), Lewitzky (1931) y Hunter (1934) destacaron la importancia taxonómica de las características morfológicas de los cromosomas. Los avances

en el ámbito de la microscopía y las técnicas cariológicas, no sólo beneficiaron a los taxónomos, sino también a los citogenetistas que pudieron apreciar con más detalle los quiasmas y las distintas conformaciones espaciales que adquirirían los cromosomas de los híbridos inter-genéricos (e.g. Darlington, 1931-1934; Huskins & Hearne, 1933; Mather, 1936).

Ya fuera por motivos taxonómicos o agronómicos, a nivel mundial se desarrollaron cuantiosos estudios sobre la citogenética de la tribu. Rápidamente, se obtuvieron datos sobre híbridos que implicaban a especies nativas de diversas regiones del mundo; entre otras, W y S de Europa, S Asia, Japón, Australia, Nueva Zelanda, Norteamérica y Sudamérica. De este modo, los conocimientos sobre citogenética de Triticeae se incrementaron de manera exponencial, superando con creces el que se tenía sobre otros miembros de Poaceae. Los principales objetivos que impulsaron dichos estudios y que, además, se mantuvieron hasta la década de los 80 del s. XX, fueron:

- Desvelar el nivel de ploidía y describir las características cariológicas de los híbridos –tanto artificiales, como silvestres– y de las especies silvestres; e.g. Gaiser (1926, 1930*a*, *b*), Avdulov (1931), Simonet (1935*a*, *b*), Pardi (1937), Nielsen (1939), Nielsen & Humphrey (1937), Peto (1929, 1930), Simonet (1934), Östergren (1940*c*), Stebbins & Love (1941), Löve & Löve (1948), Hartung (1946), Snyder (1950, 1951), Boyle & Holmgren (1955), Matsumura & Sakamoto (1955), Sarkar (1955, 1956), Bowden (1957, 1958, 1965, 1966), Watanabe & *al.* (1959), Gross (1960), Cauderon (1961*a*, 1962), Evans (1962), Dewey (1962*b*, 1972*b*, 1974*c*, 1975*c*), Dewey & Holmgren (1962), Heneen (1962, 1963*a,c*), Heneen & Runemark (1962), Schulz-Schaepper & Jurasits (1962), Sakamoto (1964), Sakamoto & Muramatsu (1965, 1966*a*, *b*), Redmann & Borgaonkar (1966), Heneen & Runemark (1972*a*, *b*), Heneen (1977*a-c*), Breton-Sintes & Cauderon (1978).

- La obtención de híbridos intergenéricos que combinaran especies de interés agronómico con especies silvestres. El fin último era obtener cultivos con determinadas cualidades beneficiosas; entre otras (i) prolongar el periodo vegetativo de los cultivos para su uso como plantas forrajeras; (ii) transformar especies anuales en variedades perennes; (iii) mejorar la productividad incrementando la cantidad de grano; (iv) modificar la forma de la espiga, espiguilla o del grano para interferir en el mecanismo de dispersión o para facilitar la labor de trillado; (v) conferir resistencia a factores externos, como las bajas temperaturas o el viento, gracias al endurecimiento de tejidos; (vi) incrementar el sistema radicular para evitar la erosión y la compactación del suelo; (vii) aumentar la tolerancia al déficit hídrico o a la deficiencia en fosfatos en el suelo; (viii) conferir resistencia a la salinidad del suelo; (ix) conferir inmunidad a diversas enfermedades, tanto fúngicas, como víricas –e.g. el ataque de hongos del género *Puccinia* Pers., o enfermedades víricas como *la cebada enana amarilla* o el *virus del mosaico de la franja del trigo*–; y (x) incrementar el valor nutricional del grano; e.g. Verushkine & Shechurdine (1933), White (1940), Armstrong & McLennan (1944), Reitz & al. (1945), Thompson & Grafius (1950), Gaul (1953), Hyde (1953), Stebbins & Vaarama (1954), Elliott (1956, 1957, 1959), Larter & Elliott (1956), Jenkins (1957), Watanabe & Mukade (1957), Watanabe & al. (1959), Knott (1961, 1964), Schulz-Schaepper (1963, 1970), Johnson (1966), Dewey (1968c, 1974b, 1980), Sharma & al. (1975), y Sharma & Gill (1981).
- Comprender los mecanismos responsables del apareamiento cromosómico en las formas híbridas, ya fueran silvestres o artificiales. En la mayoría de los estudios se analizaron híbridos intergenéricos que implicaban, sobre todo, a *Triticum* con otros géneros; de especial interés fueron los híbridos *Triticum* × *Agropyron* al descubrirse su elevado valor agronómico. En menor medida, también encontramos ejemplos de estudios donde

se analizaron híbridos intragenéricos. Sin embargo, debemos tener en cuenta los amplios conceptos de género que se manejaban durante aquellos años:

- Ejemplos de estudios que aluden a híbridos intergenéricos: Kagawa (1929), Armstrong (1936), Peto (1936), Wakar (1937), Johnson (1938), Östergren (1940*a, b*), Smith (1942, 1943), Love & Suneson (1945), Stebbins & *al.* (1946*a, b*), Stebbins & Snyder (1956), Stebbins & Walters (1949), Moriya & Kondo (1950), Stebbins & Singh (1950), Warren & Love (1952), Stebbins & Pun (1953*b*), Matsumura & Muramatsu (1956), Muramatsu (1955, 1956), Muramatsu & Sakamoto (1956), Jenkins & Mochizuki (1957), Bakshi & Schlehuber (1958), Chennaveeraiah & Sarkar (1959), Mochizuki (1963), Zennyozzi (1959, 1963), Cauderon (1961*b-d*), Cauderon & Saigne (1961), Sasaki (1962), Boyle (1963), Heneen (1963*b*), Sakamoto (1966*b*), Johnson & Kimber (1967), Dewey (1964*a, b, c, d, e*, 1966*a, b, c, d*, 1969*b*, 1970*a, b*, 1971*a, b*, 1972*a*, 1974*a, b*, 1981) y Dvorak & Knott (1974).
- Ejemplos de estudios que aluden a híbridos intragenéricos: Matsumura (1942), Stebbins & Pun (1953*a*), Connor (1956), Stebbins & Snyder (1956), Sakamoto (1966*a*), Sakamoto & Muramatsu (1966), Schulz-Schaepper & Allderdice (1966) y Dewey (1961*a, b*; 1962*a*, 1963*a-c*; 1964*b, c*; 1965*a-c*, 1966*b*; 1967*a*; 1968*c*; 1969*a-c*; 1970*c*; 1972*b*; 1975*a, b*; 1976; 1980).

La lectura cronológica de los estudios citados pone de manifiesto que, desde los primeros estudios de Kihara, los citogenetistas fueron tomando cada vez más conciencia de las siguientes evidencias:

- Las especies de Triticeae, vistas como un conjunto, contienen distintos tipos de genomios, i.e. juegos haploides de cromosomas en número básico $x = 7$.

- El genoma de las especies diploides o autopoliploides está formado por un solo tipo de genomio y éste puede ser similar o distinto al que contienen otras especies diploides o autopoliploides.
- El genoma de las especies alopoliploides, por el contrario, está compuesto por varios tipos de genomios. Cada uno ellos es similar, en la inmensa mayoría de los casos, al genomio que se encuentra en algunas especies diploides o autopoliploides. Existe alguna excepción muy puntual, donde un determinado tipo de genomio solamente se ha detectado en especies alopoliploides; i.e. no se conoce ninguna especie diploide o autopoliploide que actualmente lo contenga (e.g. el genomio que posteriormente se llamará **Y**).

Hasta que se desarrollaron técnicas alternativas más potentes (e.g. técnicas de bandeo cromosómico, o técnicas de hibridación *in situ*) los citogenetistas caracterizaban y diferenciaban los distintos tipos de genomios, en parte, por la morfología de sus cromosomas (i.e. tamaño, forma, patrón de distribución de las constricciones secundarias, etc.) pero sobre todo, mediante *Análisis del Genoma*. El objeto de estudio de esta técnica son híbridos interespecíficos y se parte de una premisa fundamental: los cromosomas homólogos se aparean durante la Meiosis I, mientras que los cromosomas homeólogos, no se aparean entre sí. El nivel de apareamiento cromosomático detectado en el híbrido se interpreta como el grado de similitud u homología que presentan los genomios que son aportados por las especies parentales del híbrido. En otras palabras, un elevado grado de apareamiento, indicaría que las especies parentales presentan el mismo tipo de genomio o genomios muy similares, y a la inversa.

Estas evidencias fueron constatadas inicialmente para todas las especies del complejo *Triticum-Aegilops* y, posteriormente, para otros géneros de Triticeae. En 1958, el Comité Internacional de Genética aprobó una lista de recomendaciones para representar los distintos

tipos de genomas, con el fin último de alcanzar una estandarización en la simbología empleada (Tanaka, 1959). Para entonces, ya se disponía de bastantes evidencias sobre los genomios implicados en el complejo *Triticum-Aegilops* por lo que enseguida se estandarizó su simbología. Sin embargo, los genomios de las especies silvestres del resto de la tribu, fueron caracterizándose paulatinamente a lo largo del s. XX. Pasarían 36 años hasta que se obtuvieran evidencias suficientes como para establecer las reglas de designación de los genomas y la simbología de los genomios de Triticeae en su conjunto (cf. Wang & *al.*, 1994; Tabla 3). Hasta entonces, los autores emplearon diferentes términos para referirse a los genomios; entre otros *grupos de cromosomas*, *dotaciones haploides*, *genomas parciales*, *haplomas* o *genomas*. Asimismo, se usaron términos como *constitución genómica* o *composición genómica* para referirse a la particular combinación de genomios que caracteriza a una determinada especie.

Paralelamente a esta convulsión científica y durante el primer tercio del s. XX, el botánico ruso Sergei Arsenjevic Nevski da a conocer sus investigaciones taxonómicas relativas a Triticeae (e.g. Nevski, 1930-1934a). El autor aceptó la propuesta de Harz (1880) sobre la clasificación de Poaceae, siendo crítico con quienes habían ignorado dicho estudio. Además, tuvo en cuenta las propuestas de Ascherson & Graebner (1901), Holmberg (1926) y los datos cariológicos reportados por Avdulov (1931). Sobre esta base, Nevski (1933) incluye dentro de Triticeae a las gramíneas con inflorescencia en espiga compuesta, raramente espiciforme y con espiguillas sobre pedúnculos rudimentarios, y que contienen granos de almidón simple.

El autor discutió sobre el origen y diversificación de la tribu mediante argumentos filogenéticos y fitogeográficos. Según su propuesta, de la tribu de las aveneas derivó, por un lado, la tribu de las bromeas y por el otro, un proto-ancestro de todas las tritíceas. Éste último, rápidamente se diversificó en varias subtribus y éstas, a su vez, en otras tantas. En cada una

Tabla 3. Símbolos de los distintos tipos de genomios de Triticeae y géneros en cuya composición genómica está implicado el genomio indicado. En negrita y subrayado se señala el motivo/origen por el que se asigna el símbolo. Algunos símbolos no están asociados a ningún significado especial (fueron asignados por ser una letra disponible del alfabeto romano; e.g. **F, O, W**). Siglas C.I.T. = Comité Intenacional de Triticeae.

| Símbolo | Basiónimo del taxón en que fue inicialmente detectado | Géneros |
|------------------------------|--|---|
| A | <i>Triticum monococcum</i> subsp. <i>aegilopoides</i> Asch. & Graebn. | <i>Triticum</i> |
| A ^m | <i>Triticum monococcum</i> L. | <i>Triticum</i> |
| A ^u | <i>Triticum urartu</i> Thumanjan ex Gandilyan | <i>Triticum</i> |
| B | ver S ^b | <i>Aegilops</i> |
| C | <i>Aegilops caudata</i> L. | <i>Aegilops</i> |
| D | <i>Aegilops cylindrica</i> Host | <i>Aegilops, Triticum</i> |
| D ^c | <i>Aegilops crassa</i> Boiss. | <i>Aegilops, Triticum</i> |
| E ^b (= J) | <i>Agropyron bessarabicum</i> Săvul. & Rayss Antiguamente se usaba el símbolo J (<i>Triticum junceum</i> L.) hasta que se demostró que era una versión modificada de E | <i>Paunera, Thinopyrum</i> |
| E ^c (= E) | <i>Triticum elongatum</i> Host Antiguamente se usaba el símbolo E hasta que se demostró que en Triticeae hay varias versiones modificadas de este tipo de genomio | <i>Thinopyrum</i> |
| E ^s | Detectado originalmente en varias especies de <i>Thinopyrum</i> y <i>Psammopyrum</i> Versión modificada de E ^b cuyos cromosomas contienen regiones afines a St | <i>Psammopyrum, Thinopyrum</i> |
| F | <i>Secale orientale</i> L. | <i>Eremopyrum</i> |
| H o I | <i>Hordeum</i> L. excl. <i>H. bulbosum</i> , <i>H. marinum</i> y <i>H. murium</i> / <i>H. sensu</i> C.I.T.; <i>I sensu</i> Blattner (2009) | <i>Elymus, Hordeum</i> |
| I o H | <i>Hordeum vulgare</i> L. / <i>I sensu</i> C.I.T.; <i>H sensu</i> Blattner (2009) | <i>Hordeum</i> |
| K | <i>Elymus delileanus</i> Schult. | <i>Crithopsis</i> |
| L (= G) | <i>Brachypodium serpentini</i> C.E. Hubb. | <i>Festucopsis</i> |
| M | <i>Aegilops comosa</i> Sibth. & Sm. | <i>Aegilops, Triticum</i> |
| N | <i>Aegilops uniaristata</i> Vis. Antiguamente usado para referirse a Ns | <i>Aegilops, Triticum</i> |
| Ns | <i>Elymus lanuginosus</i> Trin. Antiguamente representado por N | <i>Leymus, Pascopyrum, Psathyrostachys</i> |
| O | <i>Lepturus persicus</i> Boiss. | <i>Henrardia</i> |
| P | <i>Triticum pectinatum</i> M.Bieb. | <i>Agropyron, Douglasdeweya, Kengyilia, Paunera, Psammopyrum</i> |
| Q | <i>Elymus pilifer</i> Banks & Sol. | <i>Heteranthelium</i> |
| R | <i>Secale cereale</i> L. (centeno = rye) | <i>Secale</i> |
| S | antiguamente podía referirse a St o S ^b dependiendo del autor | <i>Aegilops</i> |
| S ^b (= B, S p.p.) | <i>Triticum bicorne</i> Forssk. y <i>Aegilops speltoides</i> Tausch En la actualidad S ^b pero C.I.T. propone cambiar el símbolo a B | <i>Aegilops</i> |
| Sl | <i>Aegilops longissima</i> Schweinf. & Muschl. | <i>Aegilops</i> |
| S ^s | <i>Triticum syriacum</i> Bowden | <i>Aegilops, Triticum</i> |
| St (= S p.p.) | <i>Bromus strigosus</i> M.Bieb. | <i>Connorochloa, Douglasdeweya, Elymus, Kengyilia, Pascopyrum, Psammopyrum, Pseudoroegneria, Thinopyrum</i> |
| T | <i>Aegilops mutica</i> Boiss. | <i>Aegilops</i> |
| Ta | <i>Elymus caput-medusae</i> L. | <i>Taeniatherum</i> |
| U | <i>Aegilops umbellata</i> Zhuk. | <i>Aegilops</i> |
| V | <i>Secale villosum</i> L. | <i>Dasyphyrum</i> |
| Vb | <i>Haynaldia breviaristata</i> H.Lindb. | <i>Dasyphyrum</i> |
| W | <i>Festuca pectinata</i> Labill. | <i>Australopyrum</i> |
| Xy (= X) | “X” antiguamente se usaba para genomios de origen desconocido. Posteriormente se reservó Xy para un genomio implicado en <i>Elymus repens</i> (L.) Gould que se cree que pudiera ser una versión modificada del genoma St | <i>Elymus</i> |
| Xa | <i>Hordeum marinum</i> Huds. | <i>Hordeum</i> |
| Xc | <i>Aegilops crassa</i> Boiss. | <i>Aegilops</i> |
| Xe | <i>Secale orientale</i> L. | <i>Eremopyrum</i> |
| Xm | <i>Agropyron smithii</i> Rydb. | <i>Leymus, Pascopyrum</i> |
| Xo | <i>Hordeum europaeum</i> (L.) All. | <i>Hordeum, Hordelymus</i> |
| Xp | <i>Festuca sancta</i> Janka | <i>Peridictyon</i> |
| Xr | <i>Hordeum europaeum</i> (L.) All. | <i>Hordelymus</i> |
| Xu | <i>Hordeum murinum</i> L. | <i>Hordeum</i> |
| Y | Solamente se ha detectado en géneros alopoliploides y se cree que pudiera ser una versión modificada del genoma St | <i>Connorochloa, Kengyilia, Roegneria (= Elymus)</i> |
| Zc | <i>Triticum juvenale</i> Thell. | <i>Aegilops</i> |

de esas ramas evolutivas, el autor consideró que se produjeron una serie de tendencias convergentes; entre ellas (i) simplificación de la inflorescencia: varias espiguillas por cada nudo del raquis (estado de carácter plesiomórfico) vs. espiguillas solitarias por cada nudo del raquis (estado de carácter apomórfico); (ii) modificaciones en el sistema de dispersión; e.g. raquis rígido (estado plesiomórfico) vs. raquis desarticulable (estado apomórfico); y (iii) diferentes modificaciones

Su posterior tratamiento para la *Flora de la Unión Soviética* (cf. Nevski, 1934b) fue muy controvertido y no dejó indiferentes ni a taxónomos, ni a genetistas. Entre los taxónomos sorprendió el hecho de que el autor reconociera 7 subtribus y hasta 24 géneros de los cuales 6, eran nuevos (Tabla 4). Por otro lado, algunos citogenetistas consideraron que la ruptura de la tribu en un número tan elevado de géneros era inconsistente con las nuevas evidencias citogenéticas; Kihara ya había demostrado la capacidad de hibridación del complejo *Triticum-Aegilops* y pocos años después, Armstrong (1936) informaría sobre los híbridos *Triticum* × *Agropyron* obtenidos en la Unión Soviética. En definitiva, las primeras reacciones al sistema de Nevski (1934b) por parte de la comunidad científica en general, fueron en su mayoría de rechazo o pusieron en tela de juicio su validez. Ciertamente, el sistema de Nevski (1934b) supuso un punto de inflexión para la taxonomía de Triticeae ya que, a partir de entonces y según se fueron obteniendo nuevos datos, tanto los taxónomos, como los citogenetistas se posicionaron, bien a favor del uso de los sistemas tradicionales —aunque fueran artificiales—, o bien en predisposición para profundizar sobre las nuevas ideas filogenéticas que el autor había introducido.

La división entre los taxónomos quedó plasmada en los diferentes tratamientos taxonómicos que se siguieron en el mundo. Por ejemplo, en Asia y en Rusia el sistema de Nevski (1934b) fue bien recibido. El tratamiento de Drobow (1941) para la *Flora de*

Tabla 4. Circunscripciones de los miembros de Triticeae (1934-1986). Los espacios en blanco significan que el autor/esindicado/s en la columna no reconoce/n el género correspondiente a cada fila (es sinónimo de alguno de los géneros indicados o el género no está reflejado en su tratamiento).

| Nevski 1934b | Hitchcock 1951 | Melderis 1953 | Pilger 1954 | Keng 1965 | Runemark & Hencen 1968 | Sakamoto 1974 | Tzvelev 1976 | Melderis 1978, 1980 | Löve 1982-1986 |
|--|---|---|---|--|--|--|--|--|--|
| <i>Aegilops</i> L. <i>Agropyron</i> Gaertn. | <i>Aegilops</i> <i>Agropyron</i> | <i>Aegilops</i> <i>Agropyron</i> <i>Amblyopyrum</i> (Jaub. & Spach) Eig | <i>Aegilops</i> <i>Agropyron</i> <i>Amblyopyrum</i> | <i>Aegilops</i> <i>Agropyron</i> | <i>Aegilops</i> <i>Agropyron</i> | <i>Aegilops</i> <i>Agropyron</i> | <i>Aegilops</i> <i>Agropyron</i> <i>Amblyopyrum</i> | <i>Aegilops</i> <i>Agropyron</i> | <i>Aegilemma</i> Á.Löve <i>Aegilonearum</i> Á.Löve <i>Aegilopodes</i> Á.Löve <i>Aegilops</i> <i>Agropyron</i> <i>Amblyopyrum</i> |
| <i>Aneurolepidium</i> Nevski <i>Anthosachne</i> Steud. | | <i>Anthosachne</i> | | <i>Aneurolepidium</i> | | | | | <i>Australopyrum</i> (Tzvelev) Á.Löve |
| <i>Brachypodium</i> P.Beauv. | | <i>Cockaynea</i> Zotov | | | | | | | <i>Chennapyrum</i> Á.Löve |
| | | | | | <i>Critesion</i> Raf. | | | | <i>Comopyrum</i> (Jaub.) Á.Löve <i>Critesion</i> <i>Crithodium</i> Link <i>Crithopsis</i> <i>Cylindropyrum</i> (Jaub.) Á.Löve <i>Dasyppyrum</i> |
| <i>Crithopsis</i> Jaub. & Spach | | <i>Crithopsis</i> | <i>Crithopsis</i> <i>Dasyppyrum</i> (Coss. & Durieu) T.Durand | | <i>Crithopsis</i> | <i>Crithopsis</i> | <i>Dasyppyrum</i> | <i>Crithopsis</i> <i>Dasyppyrum</i> | |
| <i>Elymus</i> (sub <i>Clinelymus</i> Nevski) <i>Elytrigia</i> Desv. <i>Eremopyrum</i> (Ledeb.) Jaub. & Spach | <i>Elymus</i> | <i>Elymus</i> <i>Elytrigia</i> <i>Eremopyrum</i> | <i>Elymus</i> <i>Eremopyrum</i> | <i>Elymus</i> = <i>Clinelymus</i> <i>Elytrigia</i> <i>Eremopyrum</i> | <i>Elymus</i> | <i>Elymus</i> <i>Eremopyrum</i> | <i>Elymus</i> <i>Elytrigia</i> <i>Eremopyrum</i> | <i>Elymus</i> <i>Eremopyrum</i> <i>Festucopsis</i> (C.E.Hubb.) Melderis | <i>Elymus</i> <i>Elytrigia</i> <i>Eremopyrum</i> <i>Festucopsis</i> |
| | | | | | | | | | <i>Gastropyrum</i> (Jaub.) Á.Löve <i>Gigachilon</i> Seidl |
| <i>Haynaldia</i> Schur <i>Heterantherium</i> Hochst. <i>Hordelymus</i> = <i>Civiera</i> Koeler <i>Hordeum</i> L. <i>Hystrix</i> = <i>Asperella</i> Humb. | <i>Hordeum</i> <i>Hystrix</i> | <i>Haynaldia</i> <i>Henrardia</i> C.E.Hubb. <i>Heterantherium</i> | <i>Heterantherium</i> <i>Hordelymus</i> (Jess.) Harz <i>Hordeum</i> <i>Hystrix</i> | <i>Hordeum</i> <i>Hystrix</i> = <i>Asperella</i> <i>Lepturus</i> <i>Leymus</i> = <i>Elymus</i> <i>Lolium</i> | <i>Haynaldia</i> <i>Henrardia</i> <i>Heterantherium</i> <i>Hordelymus</i> <i>Hordeum</i> | <i>Haynaldia</i> <i>Henrardia</i> <i>Heterantherium</i> <i>Hordeum</i> <i>Hystrix</i> = <i>Asperella</i> | <i>Henrardia</i> <i>Heterantherium</i> <i>Hordelymus</i> <i>Hordeum</i> <i>Hystrix</i> | <i>Hordelymus</i> <i>Hordeum</i> | <i>Henrardia</i> <i>Heterantherium</i> <i>Hordelymus</i> <i>Hordeum</i> <i>Kiharapyrum</i> Á.Löve |
| <i>Leymus</i> Hochst. (sub <i>Elymus</i>) | <i>Lolium</i> | | <i>Leymus</i> | | | | <i>Leymus</i> | <i>Leymus</i> | <i>Leymus</i> |
| | | | | | | | | | <i>Lophopyrum</i> Á.Löve |
| <i>Malacurus</i> Nevski | <i>Monerma</i> | | | | <i>Parapholis</i> C.E. Hubb. | | | | |
| <i>Psathyrostachys</i> Nevski <i>Roegneria</i> K.Koch | | <i>Psathyrostachys</i> <i>Roegneria</i> | <i>Psathyrostachys</i> | <i>Psathyrostachys</i> <i>Roegneria</i> | <i>Psathyrostachys</i> | <i>Psathyrostachys</i> | <i>Psathyrostachys</i> | <i>Psathyrostachys</i> | <i>Pascopyrum</i> Á.Löve <i>Patropyrum</i> Á.Löve <i>Psammopyrum</i> Á.Löve <i>Psathyrostachys</i> <i>Pseudoroegneria</i> (Nevski) Á.Löve |
| <i>Secale</i> L. <i>Sitanion</i> Raf. | <i>Scribneria</i> Hack. <i>Secale</i> <i>Sitanion</i> | <i>Secale</i> <i>Sitanion</i> | <i>Secale</i> <i>Sitanion</i> | <i>Secale</i> | <i>Secale</i> | <i>Secale</i> <i>Sitanion</i> | <i>Secale</i> | <i>Secale</i> | <i>Secale</i> <i>Sitopsis</i> (Jaub. & Spach) Á.Löve |
| <i>Taeniatherum</i> Nevski <i>Terrella</i> Nevski | | <i>Taeniatherum</i> <i>Terrella</i> | <i>Taeniatherum</i> | | <i>Taeniatherum</i> | <i>Taeniatherum</i> | <i>Taeniatherum</i> | <i>Taeniatherum</i> | <i>Taeniatherum</i> |
| <i>Trachymia</i> Link | | | | | | | | | <i>Thinopyrum</i> Á.Löve |
| <i>Triticum</i> L. | <i>Triticum</i> | <i>Triticum</i> | <i>Triticum</i> | <i>Triticum</i> | <i>Triticum</i> | <i>Triticum</i> | <i>Triticum</i> | <i>Triticum</i> | <i>Trichopyrum</i> Á.Löve <i>Triticum</i> |

Uzbekistán incluso propone la división de *Roegneria* K.Koch en dos géneros adicionales; *Campeiostrachys* Drobow y *Semeiostrachys* Drobow. También influyó entre los taxónomos asiáticos que reclasificaron muchas especies de *Agropyron* en *Roegneria* (e.g. Keng, 1965, Tabla 3). Al igual que el botánico ruso, el japonés Sakamoto (1973, 1974, Tabla 3) también expuso su teoría sobre la historia evolutiva de Triticeae. Ésta se basa en la morfología (e.g. hábito y características de la espiguilla), el nivel de ploidía, el análisis de híbridos inter- e intragenéricos y la distribución geográfica de las especies. Teorizó sobre las características que tendría el hipotético ancestro de la tribu (caracteres en estados plesiomórficos, por lo tanto); entre otras, ser diploide, presentar un sistema de polinización cruzada, múltiples espiguillas por cada nudo del raquis, endospermo con granos de almidón simple, etc. Con la ayuda de D.R.Dewey, el autor planteó la existencia de dos grandes grupos dentro de la tribu a los cuales denominó *Grupo Ártico-Templado* y *Grupo Mediterráneo*. Aunque no llegó a proponer una clasificación formal, cada uno de estos grupos englobaría, supuestamente, a diferentes subtribus. Como último ejemplo, Tzvelev (1976) compendió la información disponible hasta entonces y reevaluó el sistema de Nevski (1934b). Como resultado, en *Gramíneas de la Unión Soviética* rechazó algunos géneros como *Aneurolepidium* Nevski o *Roegneria*, pero mantuvo *Psathyrostachys* Nevski o *Taeniatherum* Nevski (Tabla 4). También restringió la circunscripción de *Agropyron* para englobar a *A. cristatum* (L.) Gaertn. y los taxa estrechamente relacionados, mediante la reclasificación de otras muchas especies en *Elymus* o en *Elytrigia*.

Por el contrario, la mayoría de los taxónomos norteamericanos apoyaron el criterio de Hitchcock (1935, Tabla 3), que a su vez se fundamenta en los tratamientos de Bentham (1881) y Hackel (1887). También es ilustrativa la propuesta de Gould (1945, 1947) sobre las especies de *Elymus* nativas de California. El autor subrayó la arbitrariedad de los caracteres morfológicos que se estaban utilizando comúnmente para diferenciar a los géneros en

Norteamérica. Al comprobar que algunas especies no cumplían con esas características, propuso la reclasificación de la mayoría de las especies de *Agropyron*, *Hystrix* Moench y *Sitanion* Raf. en un amplio concepto de *Elymus*, propuesta que extendió posteriormente para las especies nativas de Arizona (cf. Gould, 1949). Entre otros autores, Stebbins (1956) rechazó esta propuesta, ya que Gould (1945-1949) no justificaba cuáles serían los límites de ese amplio concepto de *Elymus*; en su opinión, propuestas de este tipo podrían conducir a considerar toda la tribu como un único género.

Los taxónomos europeos fueron más moderados a la hora de evaluar el sistema de Nevski (1934b). Aunque todos coincidieron en rechazar la inclusión de *Brachypodium* en Triticeae, la mayoría aceptó sólo algunas de sus propuestas. Entre otros ejemplos, (i) Pilger (1947, 1949, Tabla 3) propuso una recircunscripción de *Leymus* incluyendo *Aneurolepidium* Nevski, *Malacurus* Nevski y *Psathyrostachys* Nevski *p.p.*; (ii) Hylander (1953) combinó varias especies de la tribu en los géneros *Elytrigia* y *Roegneria* para su posterior tratamiento en la *Flora Vascular Nórdica*; (iii) Tutin (1956) aceptó el criterio de Nevski (1934b) para las especies que habitan en las Islas Británicas; según el autor, dos especies de *Roegneria* y tres especies de *Elytrigia*; (iv) Bor (1960) aceptó la validez del género *Taeniatherum* en *Grasses of Burma, Ceylon, India & Pakistan*, pero al contrario que el botánico ruso, defendió un amplio concepto de *Agropyron*; y finalmente, (v) Runemark & Heneen (1968, Tabla 3) aceptaron varios de los géneros propuestos por Nevski (1934b); aun así, también manifestaron su opinión, según la cual, dividir la tribu en múltiples géneros sería tan inadecuado como la antagónica propuesta de Gould (1945, 1947). Alternativamente, estos autores propusieron 6 grupos morfológicos sin categoría taxonómica, abogando porque se mantuviera un sistema de clasificación artificial para toda la tribu, como ya se hacía en el caso del complejo *Triticum-Aegilops*.

Posiblemente no fuera sencillo aceptar o rechazar la propuesta de Nevski (1934b) de forma categórica de manera inmediata, al menos así lo parece por la evolución manifiesta del criterio de Melderis (1953-1980). En un principio, el autor propuso un sistema para la clasificación de las especies que habitan en Europa donde aceptaba varias de las propuestas del autor ruso (cf. Melderis, 1953; Tabla 3). Reconoció 21 géneros sobre la base de sus propios datos morfológicos y genéticos. Siete años más tarde, tras haber estudiado materiales asiáticos, el autor recapacitó sobre su tratamiento y consideró que *Agropyron* y *Elymus* no podían disgregarse en múltiples géneros (cf. Runemark & Heneen, 1968). Véase como ejemplo el tratamiento de las gramíneas de Afganistán, en el que Bor & Melderis (1965) defienden *Agropyron* en un sentido amplio. Este cambio de criterio también se verá reflejado en el tratamiento para *Flora europaea* (Melderis, 1978, 1980; Tabla 3), en el que sólo reconoce 14 géneros de Triticeae. Para su elaboración, el autor tuvo en cuenta los trabajos de Runemark & Heneen (1968), Sakamoto (1973) y Tzvelev (1976).

La propuesta de Nevski (1934b) también fue debatida por algunos citogenetistas ya que éstos contaban con evidencias que apoyaban el origen mediante procesos evolutivos de reticulación de muchas especies. Así, más allá del beneficio económico que pudiera ofrecer el estudio de los híbridos, muchos se interesaron también por los mecanismos y las barreras de reproducción en Triticeae y por las composiciones genómicas de las especies e híbridos silvestres. Algunos autores no se pronunciaron con respecto a la propuesta de Nevski (1934b), o no al menos de manera inmediata (e.g. Simonet, 1934, 1935a, b; Cauderon, 1961-192; Dewey, 1961-1970a); otros por el contrario, cuestionaron la validez del sistema. Entre ellos, Sears (1948) y Stebbins (1956), quienes en las citadas y en muchas otras de sus publicaciones junto a sus colaboradores, manifestaron una postura más a favor de reconocer pocos géneros, menos incluso de los que eran tradicionalmente aceptados para la tribu. Bowden (1959), por su parte, propuso aunar *Triticum* y *Aegilops* en el mismo género. En

definitiva, estos y otros autores consideraban que la complejidad del sistema de genomas que interrelaciona a las especies autoploides y alopoliploides no permite delimitar géneros dentro de la tribu. A ese respecto, Tutin (1956) juzgó que la postura de los citogenetistas estaba injustificada. En su opinión, los datos citogenéticos indican que la tribu constituye un grupo natural donde las especies están interrelacionadas filogenéticamente; se han diversificado morfológica y ecológicamente pero aún no han surgido las barreras reproductivas entre los distintos grupos de especies. El autor defiende que esa falta de barreras puede ser importante desde el punto de vista genético, pero no es un argumento de peso como para demoler todos los géneros que los taxónomos habían propuesto.

El segundo punto de inflexión en la taxonomía de Triticeae viene a cargo de D.R. Dewey y Á.Löve, al inicio de la década de los 80 del s. XX (Tabla 5). Hasta entonces, D.R. Dewey se había mantenido al margen de los debates taxonómicos en sus numerosas publicaciones (e.g. Dewey, 1961-1970a; Dewey & Holmgren, 1962). Si bien Á.Löve había propuesto algunas combinaciones nomenclaturales (e.g. Löve, 1950, 1962; Löve & Löve, 1948, 1961, 1976), estas fueron simplemente propuestas para acomodar a los taxa en los sistemas de clasificación más recientes de la época, como el de Tzvelev (1976). No obstante, ambos autores comenzaron a manifestar sus inquietudes sobre la biosistemática. Por ejemplo, Löve (1964) plantea cómo queda reflejado el concepto biológico de especie en los sistemas de clasificación; o D.R. Dewey que siendo prudente (porque nunca se consideró a sí mismo taxónomo), prefirió consultar la opinión de diez taxónomos sobre la idea que tenía de reordenar las especies perennes de la tribu en base a su composición genómica (cf. Dewey, 1982). Fue entonces cuando Á.Löve supo del trabajo de D.R. Dewey y al compartir ideas similares, le animó a que continuara con su propuesta. Desde entonces, ambos autores trabajaron independientemente aunque se mantuvieron al corriente sobre sus estudios.

Tabla 5. Circunscripciones de los miembros de Triticeae (1986-2019). Los espacios en blanco significan que el autor/es indicado/s en la columna no reconoce el género correspondiente a cada fila (es sinónimo de alguno de los géneros indicados) o que género no está reflejado en su tratamiento. * Tratamiento taxonómico exclusivamente referido a las especies perennes.

| Löve (1982-1986) | * Dewey (1982-1984) | Kellogg (1989) | Yen & al. (2005b) | Soreng & al. (2017) | International Triticeae Consortium (2019) |
|--|-----------------------------------|--|--|---|---|
| <i>Aegilemma</i> Á.Löve <i>Aegilonearum</i> Á.Löve <i>Aegilopodes</i> Á.Löve <i>Aegilops</i> L. <i>Agropyron</i> Gaertn. <i>Amblyopyrum</i> (Jaub. & Spach) Eig | <i>Agropyron</i> | <i>Aegilops</i> <i>Agropyron</i> | <i>Agropyron</i> | <i>Aegilops</i> <i>Agropyron</i> <i>Amblyopyrum</i> <i>Anthosachne</i> Steud. | <i>Aegilops</i> <i>Agropyron</i> |
| <i>Australopyrum</i> (Tzvelev) Á.Löve <i>Chennapyrum</i> Á.Löve <i>Comopyrum</i> (Jaub.) Á.Löve | | | <i>Australopyrum</i> <i>Campeiostrachys</i> Drobow | <i>Australopyrum</i> | <i>Australopyrum</i> |
| <i>Critesion</i> Raf. <i>Crithodium</i> Link <i>Crithopsis</i> Jaub. & Spach <i>Cylindropyrum</i> (Jaub.) Á.Löve <i>Dasyppyrum</i> (Coss. & Durieu) T. Durand | <i>Critesion</i> | <i>Crithodium</i> <i>Dasyppyrum</i> | | <i>Connorochloa</i> Barkworth, S.W.L. Jacobs & H.Q. Zhang <i>Crithopsis</i> <i>Dasyppyrum</i> | <i>Crithopsis</i> <i>Dasyppyrum</i> |
| <i>Elymus</i> L. <i>Elytrigia</i> Desv. <i>Eremopyrum</i> (Ledeb.) Jaub. & Spach <i>Festucopsis</i> (C.E.Hubb.) Melderis | <i>Elymus</i> <i>Elytrigia</i> | <i>Elymus</i> <i>Elytrigia</i> <i>Eremopyrum</i> <i>Festucopsis</i> | <i>Douglasdeweya</i> C. Yen, J.L. Yang & BR. Baum <i>Elymus</i> | <i>Douglasdeweya</i> <i>Elymus</i> <i>Eremopyrum</i> <i>Festucopsis</i> | <i>Douglasdeweya</i> <i>Elymus</i> <i>Eremopyrum</i> <i>Festucopsis</i> |
| <i>Gastropyrum</i> (Jaub.) Á.Löve <i>Gigachilon</i> Seidl | | | | | |
| <i>Henrardia</i> C.E. Hubb. <i>Heterantheium</i> Hochst. <i>Hordelymus</i> (Less.) Harz <i>Hordeum</i> L. | | <i>Heterantheium</i> <i>Hordeum</i> | <i>Hordeum</i> <i>Kengyilia</i> C. Yen & J.L. Yang | <i>Henrardia</i> <i>Heterantheium</i> <i>Hordelymus</i> <i>Hordeum</i> <i>Kengyilia</i> | <i>Henrardia</i> <i>Heterantheium</i> <i>Hordelymus</i> <i>Hordeum</i> <i>Kengyilia</i> |
| <i>Kiharapyrum</i> Á.Löve <i>Leymus</i> Hochst. <i>Lophopyrum</i> Á.Löve | <i>Leymus</i> | <i>Leymus</i> <i>Lophopyrum</i> | <i>Lophopyrum</i> | <i>Leymus</i> | <i>Leymus</i> |
| <i>Pascopyrum</i> Á.Löve <i>Patropyrum</i> Á.Löve | <i>Pascopyrum</i> | <i>Pascopyrum</i> | | <i>Pascopyrum</i> <i>Peridictyon</i> | <i>Pascopyrum</i> <i>Peridictyon</i> |
| <i>Psammopyrum</i> Á.Löve <i>Psathyrostachys</i> Nevski | <i>Psathyrostachys</i> | <i>Psathyrostachys</i> | | <i>Psathyrostachys</i> | <i>Psathyrostachys</i> |
| <i>Pseudoroegneria</i> (Nevski) Á.Löve <i>Secale</i> L. <i>Sitopsis</i> (Jaub. & Spach) Á.Löve | <i>Pseudoroegneria</i> | <i>Pseudoroegneria</i> <i>Secale</i> | <i>Pseudoroegneria</i> <i>Roegneria</i> K. Koch | <i>Pseudoroegneria</i> <i>Secale</i> | <i>Pseudoroegneria</i> <i>Secale</i> |
| <i>Taeniatherum</i> Nevski <i>Thinopyrum</i> Á.Löve <i>Trichopyrum</i> Á.Löve <i>Triticum</i> L. | <i>Thinopyrum</i> | <i>Thinopyrum</i> <i>Triticum</i> | | <i>Stenostachys</i> Turcz. <i>Taeniatherum</i> <i>Thinopyrum</i> <i>Triticum</i> | <i>Taeniatherum</i> <i>Thinopyrum</i> <i>Triticum</i> |

Antes de dar a conocer sus respectivas propuestas, cada uno publicó un anticipo con el fin de incidir sobre el valor taxonómico de la citogenética, argumentar la necesidad de un cambio en la taxonomía vigente y, tal vez, para allanar las previsibles críticas. Por ejemplo, Dewey (1982) hizo un alegato en defensa del *Análisis del Genoma* ya que varios autores habían cuestionado la validez de la metodología para inferir relaciones de parentesco (e.g. Wet de & Harlan, 1972). En éste manuscrito preliminar se aprecia la prudencia del autor que tan sólo habla de complejos de especies sin asignarles formalmente el rango de género. Refleja la misma actitud al escudarse en el sistema de Tzvelev (1976) para oponerse al sistema tradicional americano (cf. Dewey, 1983a), al proponer combinaciones nomenclaturales para algunas especies norteamericanas *tal y como las percibo* (Dewey, 1983b) o para *asistir a aquellos que deseen usar* su concepto de género (Barkworth & al., 1983). Por su parte, Löve (1982) argumentó que el criterio citogenético no tenía por qué ser incompatible con el criterio morfológico. Pero el autor fue más allá y, ya en el anticipo de su propuesta de clasificación, incluye una sinopsis donde clasifica los miembros de la tribu en 36 géneros de los cuales, 11 eran nuevos y otros 4, los había publicado recientemente sin argumentar los motivos que le habían conducido a tomar tales decisiones (cf. Löve, 1980a, b; Tabla 5).

Ambos autores tenían una percepción similar sobre la evolución de Triticeae aunque con algunas discrepancias. A grandes rasgos, ambos consideraban que las especies que comparten una misma composición genómica deberían clasificarse dentro de un mismo género, de modo que cada uno incluiría (i) especies diploides o autoploiploides que contengan el mismo tipo de genomio o genomios estrechamente relacionados; o bien (ii) especies alopoliploides que contengan la misma combinación de tipos de genomios (Tabla 6). No obstante, el criterio de Dewey (1984, Tabla 5) es más flexible al considerar que *los términos autoploide y aloploide describen extremos teóricos discretos y prácticamente todas*

Tabla 6. Géneros admitidos como válidos por el Comité Internacional de Triticeae y genomios que están implicados en las combinaciones genómicas de sus respectivas especies. En negrita se destacan los géneros que habitan en la Península Ibérica e Islas Baleares.

| Género | Símbolos genómicos |
|------------------------|--|
| <i>Aegilops</i> | B, C, D, Dc, M, N, Sb, Sl, S^s, U, T, X, Xc, Zc |
| <i>Agropyron</i> | P |
| <i>Australopyrum</i> | W |
| <i>Connorochloa</i> | H, St, W, Y |
| <i>Crithopsis</i> | K |
| <i>Dasyphyrum</i> | V, Vb |
| <i>Douglasdeweya</i> | P, St |
| <i>Elymus</i> | H, St |
| <i>Eremopyrum</i> | F, Xc |
| <i>Festucopsis</i> | L |
| <i>Henrardia</i> | O |
| <i>Heteranthelium</i> | Q |
| <i>Hordelymus</i> | Xo, Xr |
| <i>Hordeum</i> | H, I, Xa, Xu |
| <i>Kengyilia</i> | P, St, Y |
| <i>Leymus</i> | Ns, Xm |
| <i>Pascopyrum</i> | H, Ns, St, Xm |
| <i>Paunera</i> | E^b, P |
| <i>Peridictyon</i> | Xp |
| <i>Psammopyrum</i> | E^b, P, St |
| <i>Psathyrostachys</i> | Ns |
| <i>Pseudoroegneria</i> | St |
| <i>Secale</i> | R |
| <i>Taeniatherum</i> | Ta |
| <i>Thinopyrum</i> | E^b, E^c, St |
| <i>Triticum</i> | A, A^m, A^u, B, D, D^c, G, U, M, N, S, S^s, X |

las especies poliploides naturales se encuentran en algún lugar del espectro continuo entre esos dos puntos (Dewey, 1982). Esta es una de las diferencias más importantes entre ambas propuestas: la severidad con la que se aplica el criterio. Por ejemplo, Löve (1982-1986, Tabla 5) propuso *Thinopyrum* Á.Löve, *Lophopyrum* Á.Löve y *Trichopyrum* Á.Löve, porque consideraba que las diferencias citogenéticas entre las respectivas especies tipo son suficientes como para reconocer 3 géneros. Por el contrario, Dewey (1984) no consideraba que las diferencias fueran tan grandes y circunscribe *Thinopyrum* en un sentido amplio que incluye a los tres géneros mencionados.

Ambos sistemas tienen puntos fuertes y puntos débiles; el de Dewey (1982, 1984) sólo se refiere a las especies perennes de la tribu y no aporta clave de identificación, ni descripciones morfológicas y tampoco una lista de sinónimos; el autor deriva al lector a las sinonimias que han reportado otros autores, entre ellos, Löve (1984). A su favor, cabe decir que conocía muy bien plantas que incluye en su tratamiento ya que éste se fundamenta mayoritariamente en sus publicaciones tras más de 25 años analizando híbridos. En cambio, Löve (1982-1986) no conocía todas las especies que recoge en su tratamiento. Además, aportó nuevos datos citológicos sin dar referencias de los materiales testigo que había analizado. En su defensa debe resaltarse que el autor intentó proporcionar una clave y descripciones morfológicas para identificar a todos los miembros de Triticeae. También su honestidad al advertir que varios de los taxones que recoge en su tratamiento no los había estudiado experimentalmente y que su aceptación es preliminar y basada únicamente en conceptos morfológico-geográficos.

Al igual que sucedió con el sistema de Nevski (1934b), ambos sistemas generaron todo tipo de reacciones. Entre otros muchos ejemplos, hubo autores que (i) continuaron investigando sin entrar en debates taxonómicos (e.g. Endo & Gill, 1984; Charpentier & *al.*, 1986); (ii) se opusieron a que se circunscribieran géneros sólo basados en datos citogenéticos (e.g. Gupta & Baum, 1986; Baum & *al.*, 1987; Seberg, 1989); (iii) aceptaron algunos de los nuevos géneros evaluando el sistema mediante el uso de datos morfológicos (cf. Kellogg, 1989); (iv) aportaron evidencias en apoyo al *Análisis del Genoma* (cf. Wang, 1989); (v) cuestionaron el uso de esta metodología para fines taxonómicos (cf. Seberg & Petersen, 1998); (vi) buscaron nuevos caracteres alternativos –morfológicos, anatómicos, enzimáticos– para evaluar la validez del criterio citogenético (e.g. Jarvie & Barkworth, 1990, 1992a, b) y finalmente aceptaron *Elytrigia sensu* Tzvelev (1976) (e.g. Jarvie, 1992); (vii) aceptaron el criterio citogenético aportando nuevas evidencias citogenéticas (e.g. Wang,

1985; Wang & Hsiao, 1989); (viii) aceptaron el concepto de *Elymus sensu* Melderis para *Flora europaea* (1978, 1980) y para la *Flora de Turquía* (1985) aportando nuevas evidencias citogenéticas (cf. Assadi & Runemark, 1995); etc.

Al igual que sucedió con el sistema de Nevski (1934b), ambos sistemas generaron todo tipo de reacciones. Entre otros muchos ejemplos, hubo autores que (i) continuaron investigando sin entrar en debates taxonómicos (e.g. Endo & Gill, 1984; Charpentier & al., 1986); (ii) se opusieron a que se circunscribieran géneros sólo basados en la citogenética (e.g. Gupta & Baum, 1986; Baum & al., 1987; Seberg, 1989); (iii) aceptaron algunos de los nuevos géneros evaluando el sistema mediante el uso de datos morfológicos (cf. Kellogg, 1989); (iv) aportaron evidencias en apoyo al *Análisis del Genoma* (cf. Wang, 1989); (v) cuestionaron el uso de ésta metodología para fines taxonómicos (cf. Seberg & Petersen, 1998); (vi) buscaron nuevos caracteres alternativos –morfológicos, anatómicos, enzimáticos– para evaluar la validez del criterio citogenético (e.g. Jarvie & Barkworth, 1990, 1992a, b) y finalmente aceptaron *Elytrigia sensu* Tzvelev (1976) (e.g. Jarvie, 1992); (vii) aceptaron el criterio citogenético aportando nuevas evidencias citogenéticas (e.g. Wang, 1985; Wang & Hsiao, 1989); (viii) aceptaron el concepto de *Elymus sensu* Melderis para *Flora Europaea* (1978, 1980) y para la *Flora de Turquía* (1985) aportando nuevas evidencias citogenéticas (cf. Assadi & Runemark, 1995); etc.

Las descripciones morfológicas que aporta Löve (1982-1986) son incompletas al no mantener paralelismos entre los géneros. Hubo por tanto críticas muy lícitas; e.g., *los datos citogenéticos se deben usar solo en la medida en que puedan llevarnos a reexaminar la morfología de manera más crítica, pero en ningún caso deben usarse para sugerir una clasificación que no se pueda usar sobre la base de la morfología* (Gupta & Baum, 1986). Dado que Dewey (1982, 1984) no había aportado descripciones morfológicas, posteriormente publicó una clave para apaciguar las críticas, alentado a aquellos que

quisieran desarrollar una mejor apreciación del sistema citogenético (cf. Barkworth & Dewey, 1985). Sin embargo, la clave sólo se refiere a géneros perennes que habitan en Norteamérica. Ésta clave y los tratamientos de Löve (1980-1986) y de Dewey (1982, 1984) fueron evaluados mediante análisis cladístico de datos morfológicos tanto por Baum y sus colaboradores (1987), como por Kellogg (1989). Los primeros autores concluyeron que no se debe conferir prioridad a la citogenética frente a otro tipo de caracteres para delimitar géneros, conclusión que apoyó Seberg (1989) y que fue exhaustivamente criticada por Jauhar y Crane (1989). Por el contrario, Kellogg (1989) aceptó la validez de varios géneros circunscritos en base a la citogenética (Tabla 5) manifestando: *no es extraño que el sistema genómico no sea exitoso, ya que ninguna estructura jerárquica puede ser fiel reflejo de lo que no es jerárquico* (Kellogg, 1989).

También se cuestionó la validez del sistema citogenético por estar basado principalmente en el *Análisis del Genoma* ya que todavía no se conocían exactamente los factores que regulan el apareamiento cromosómico en las formas híbridas (e.g. McGuire & Dvořák, 1982). No obstante, desde aproximadamente el final de la década de los 60 del s. XX, los citogenetistas ya habían incorporado al estudio de Triticeae muchas otras técnicas, más potentes y más fiables. Mediante las mismas, se habían obtenido datos que apoyaban a los resultados obtenidos mediante el *Análisis del Genoma*. Aunque ésta técnica se siguió usando durante algunos años (e.g. Bothmer von & al., 1984; Lu & al., 1990; Lu & Bothmer von, 1993; Lu & Salomon, 1992; Salomon, 1993) finalmente fue en detrimento frente al uso de otras técnicas alternativas; entre ellas, técnicas de Southern Blot (e.g. Wang & Jensen, 1994), de bandeo cromosómico (e.g. Morris & Gill, 1987; Linde-Laursen & al., 1994), o técnicas de hibridación *in situ* (e.g. Ananthawat-Jónsson & al., 1990; Ananthawat-Jónsson & Heslop-Harrison, 1993; Ørgaard & Heslop-Harrison, 1994; Chen & al. 1998).

Hoy en día, pocas dudas caben sobre la existencia de diferentes tipos de genomas o sobre su implicación en la composición genómica de los distintos grupos de especies o géneros de Triticeae (Tabla 6). Además, contamos con evidencias obtenidas mediante marcadores moleculares que sugieren el origen por procesos de evolución reticulada de los grupos de especies que han sido estudiados (e.g. Zhang & *al.*, 2009; Mason-Gamer & *al.*, 2010*a, b*). Se han propuesto nuevos géneros cuya validez viene respaldada, no sólo por su particular composición genómica, sino también por datos anatómicos y morfológicos (e.g. Yen & Yang, 1990, Yen & *al.*, 2005*a*; Barkworth & *al.*, 2009). Muchos de los géneros que Soreng y sus colaboradores (2017, Tabla 5) recogen en la clasificación filogenética mundial de Poaceae, son aceptados por el Comité Internacional de Triticeae, organización que defiende la validez del sistema de clasificación citogenético (Tabla 5).

Sin embargo, la validez y/o la conveniencia de adoptar dicho sistema siguen siendo inciertas debido a una falta de consenso por parte de los taxónomos especialistas en la tribu. Prácticamente nadie excepto Löve (1980, 1984) ha aceptado los 11 géneros que el autor disgregó del complejo *Triticum-Aegilops* (Tabla 5). Sin embargo, los autores que emplean el criterio citogenético no lo aplican con la misma rigidez. Entre otros ejemplos, hay quien acepta el concepto de *Trichopyrum* (Yu & *al.*, 2010; Liao & *al.*, 2011), mientras que otros, por el contrario, aceptan *Thinopyrum sensu* D.R.Dewey (Baum & Johnson, 2018). También sigue siendo controvertida la validez de *Roegneria*, género que se sigue aceptando entre los autores asiáticos (e.g. Yen & *al.*, 2008), pero que se considera sinónimo de *Elymus* según autores europeos. Cabe mencionar a Barkworth (1997) que propuso una recircunscripción de *Thinopyrum* y de *Elymus* rechazando la validez de *Elytrigia*. También debe citarse a Yen y sus colaboradores (2005*b*) que propusieron un tratamiento alternativo al de Dewey (1984) y al de Löve (1982-1986) y que igualmente se basa en la citogenética (Tabla 5). Sin embargo, ni Barkworth (1997), ni Yen & *al.* (2005*b*) proporcionan claves de identificación, ni

descripciones morfológicas. A toda esta incertidumbre de criterios y de conceptos, hay que sumar el hecho de que muchos autores han propuesto combinaciones nomenclaturales automáticas relativas a géneros que, por definición, están circunscritos citogenéticamente.

Ante esta situación, un tanto caótica, los problemas taxonómicos de Triticeae no parece que tengan fácil solución a no ser que los taxónomos mantengan su mente abierta en este debate y, con el fin de alcanzar un consenso, tengan en consideración la información que proporciona diferentes tipos de caracteres. Bajo esta opinión, se ha decidido abordar los problemas taxonómicos de las especies de *Elymus sensu* Melderis en el territorio que abarca *Flora iberica* mediante el uso de técnicas de hibridación *in situ* (GISH/FISH) combinado con el estudio de caracteres morfológicos y anatómicos.

1.4. OBJETIVOS GENERALES

Tomando como base el conocimiento existente relativo a las especies de *Elymus sensu* Melderis (1978) que habitan en el área de estudio y en relación con la controvertida clasificación interna de la tribu Triticeae, el presente trabajo pretende:

1. Llevar a cabo estudios citogenéticos mediante técnicas de hibridación *in situ* que nos proporcionen evidencias exhaustivas sobre las cuales podamos proponer una composición genómica detallada de aquellas especies que (i) no han sido estudiadas previamente; o (ii) habiendo estudios previos, se requiere de la revisión de propuesta formulada por autores anteriores por ser inconsistente con la información que actualmente se dispone. En conexión con nuestras propuestas, clasificar las especies en el sistema taxonómico que se basa en la citogenética.
2. Desarrollar un análisis micro-morfológico minucioso de las lodículas con el fin de caracterizar a las especies que son objeto de estudio y evaluar si existen caracteres

que puedan ser considerados como diagnósticos de los géneros circunscritos bajo el criterio citogenético.

3. Realizar un análisis de la anatomía foliar de las hojas sub-basales fijándonos en los caracteres que son comúnmente considerados en este tipo de análisis, es decir, aquellos relativos a la sección transversal del limbo y aquellos relativos a la epidermis abaxial de éste último. En relación a los resultados obtenidos, caracterizar anatómicamente a las especies estudiadas y valorar si hay caracteres anatómicos que puedan considerarse diagnósticos de los géneros citogenéticos.
4. Llevar a cabo un análisis de la macro-morfología de las especies que habitan en el área de estudio con el fin de caracterizarlas exhaustivamente y evaluar si existen caracteres macro-morfológicos que apoyen el reconocimiento de los géneros que se basan en la citogenética.
5. Integrar los datos obtenidos para aportar una síntesis de los representantes de *Elymus sensu* Melderis (1978) que habitan en la Península Ibérica e Islas Baleares.

1.5. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Anamthawat-Jónsson K, Schwarzacher T, Leitch AR, Bennett MD, Heslop-Harrison JS. 1990.

Discrimination between closely related Triticeae species using genomic DNA as a probe. *Theoretical and Applied Genetics* **79**: 721–728.

Anamthawat-Jónsson K, Heslop-Harrison JS. 1993. Isolation and characterization of genome-specific DNA

sequences in Triticeae species. *Molecular and General Genetics MGG* **240**: 151–158.

Armstrong JM. 1936. Hybridization of *Triticum* and *Agropyron*: I. Crossing results and description of the

first generation hybrids. *Canadian Journal of Research* **14**: 190–202.

Armstrong JM, McLennan HA. 1944. Amphidiploidy in *Triticum-Agropyron* hybrids. *Scientific Agriculture*

24: 285–298.

- Ascherson P, Graebner P. 1901.** 9. Tribus Hordéaceae. In P Ascherson, P Graebner (eds.) *Synopsis der Mitteleuropäischen Flora*. Leipzig: W. Engelmann. 2: 628–769.
- Avdulov NP. 1931.** Karyo-systematische untersuchungen der familie gramineen. *Bulletin for Applied Botany, of Genetics and Plant Breeding, Supplement* 44: 1–428.
- Bakshi JS, Schlehuber AM. 1958.** Identification of a substituted chromosome pair in a *Triticum-Agropyron* line. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science* 39: 16–21.
- Barkworth ME, Dewey DR, Atkins RJ. 1983.** New generic concepts in the Triticeae of the Intermountain region: key and comments. *The Great Basin Naturalist* 43: 561–572.
- Barkworth ME, Dewey DR. 1985.** Genomically based genera in the perennial Triticeae of North America: identification and membership. *American Journal of Botany* 72: 767–776.
- Barkworth ME. 1997.** Taxonomic and nomenclatural comments on the Triticeae in North America. *Phytologia* 83: 302–311.
- Barkworth ME, Bothmer von R. 2005.** Twenty-one years later: The impact of Löve and Dewey's genomic classification proposal. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding* 41: 3–9.
- Barkworth ME, Jacons SWL, Zhang HQ. 2009.** *Connorochloa*: a new genus in Triticeae. *Breeding Science* 59: 685–686.
- Baum BR, Estes JR, Gupta PK. 1987.** Assessment of the genomic system of classification in the Triticeae. *American Journal of Botany* 74: 1388–1395.
- Baum BR, Johnson DA. 2018.** *Lophopyrum* Á.Löve (1980), *Thinopyrum* Á.Löve (1980), *Trichopyrum* Á.Löve (1986): one, two or three genera? A study based on the nuclear 5S DNA. *Genetic Resources and Crop Evolution* 65: 161–186.
- Beauvois de P. 1812.** *Essai d'une nouvelle agrostographie, ou, Nouveaux genres des graminées: avec figures représentant les caractères de tous les genres*. Paris :Chez l'auteur.
- Bentham G. 1881.** Notes on Gramineae. *Journal of the Linnean Society of London, Botany* 19: 14–134.
- Bentham G, Hooker JD. 1883.** Tribus XII. Hordeaceae. In G Bentham, JD Hooker (eds.) *Genera plantarum: ad exemplaria imprimis in Herbariis Kewensibus servata definite*. Londini: A. Black, 1862–1883. 3: 1202–1207.
- Bernhardt N, Brassac J, Kilian B, Blattner FR. 2017.** Dated tribe-wide whole chloroplast genome phylogeny indicates recurrent hybridizations within Triticeae. *BMC Evolutionary Biology* 17: 141.

- Blattner FR. 2009.** Progress in phylogenetic analysis and a new infrageneric classification of the barley genus *Hordeum* (Poaceae: Triticeae). *Breeding Science* **59**: 471–480.
- Bor NL. 1960.** *The grasses of Burma, Ceylon, India and Pakistan (excluding Bambuseae)*. Pergamon: New York. 767 pp.
- Bor NL, Melderis A. 1965.** Gramineae. In M. Kaie, KH Rechinger (eds.) *Symbolae Afghanicae. Biologische Skrifter* **14**: 36–94.
- Bothmer von R, Jacobsen N, Jørgensen RB, Linde-Laursen IB. 1984.** Haploid barley from the intergeneric cross *Hordeum vulgare* × *Psathyrostachys fragilis*. *Euphytica* **33**: 363–367.
- Bowden WM. 1957.** Cytotaxonomy of section *Psammelymus* of the genus *Elymus*. *Canadian Journal of Botany* **35**: 951–993.
- Bowden WM. 1958.** Natural and artificial × *Elymordeum* hybrids. *Canadian Journal of Botany* **36**: 101–123.
- Bowden WM. 1959.** The taxonomy and nomenclature of the wheats, barleys, and ryes and their wild relatives. *Canadian Journal of Botany* **37**: 657–684.
- Bowden WM. 1965.** Cytotaxonomy of the species and interspecific hybrids of the genus *Agropyron* in Canada and neighboring areas. *Canadian Journal of Botany* **43**: 1421–1448.
- Bowden WM. 1966.** Chromosome numbers in seven genera of the tribe Triticeae. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* **8**: 130–136.
- Boyle WS. 1963.** A controlled hybrid between *Sitanion hystrix* and *Agropyron trachycaulum*. *Madroño* **17**: 10–16.
- Boyle WS, Holmgren AH. 1955.** A cytogenetic study of natural and controlled hybrids between *Agropyron trachycaulum* and *Hordeum jubatum*. *Genetics* **40**: 539–545.
- Breton-Sintes S, Cauderon Y. 1978.** Etude cytotaxonomique comparée de l'*Agropyron scirpeum* C. Presl et de l'*A. elongatum* (Host) P.B. *Bulletin de la Société Botanique de France* **125**: 443–455.
- Cauderon Y. 1961a.** List of the *Agropyrum* and interspecific hybrids of *Agropyrum* (and of some *Hordeum*) grown at The Plant Breeding Institute of Clermont-Ferrand. *Wheat Information Service* **12**: 15.
- Cauderon Y. 1961b.** Interspecific and intergeneric hybrids in Hordeae produced and grown at The Plant Breeding Institute of Clermont-Ferrand. *Wheat Information Service* **12**: 18.
- Cauderon Y. 1961c.** List of the *Triticum-Agropyrum* hybrids produced and grown at The Plant Breeding Institute of Clermont-Ferrand. *Wheat Information Service* **12**: 19.

- Cauderon Y. 1961d.** Amphiploids in (*Triticum* × *Agropyrum*) hybrids produced and grown at The Plant Breeding Institute of Clermont-Ferrand. *Wheat Information Service* **12**: 20.
- Cauderon Y. 1962.** Etude cytogénétique du genre *Agropyrum*. *Bulletin de la Société Botanique de France* **109**: 287–301.
- Cauderon Y, Saigne B. 1961.** New interspecific and intergeneric hybrids involving *Agropyrum*. *Wheat Information Service* **12**: 13.
- Charpentier A, Feldman M, Cauderon Y. 1986.** Genetic control of meiotic chromosome pairing in tetraploid *Agropyron elongatum*. I. Pattern of pairing in natural and induced tetraploids and in F1 triploid hybrids. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* **28**: 783–788.
- Chen Q, Conner RL, Laroche A, Thomas JB. 1998.** Genome analysis of *Thinopyrum intermedium* and *Thinopyrum ponticum* using genomic *in situ* hybridization. *Genome* **41**: 580–586.
- Chennaveeraiah MS, Sarkar P. 1959.** Chromosomes of *Heteranthelium piliferum* Hochst. *Wheat Information Service* **9–10**: 42.
- Clayton WD, Govaerts R, Harman KT, Williamson H, Vorontsova M. 2019.** *World Checklist of Poaceae*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <http://wmsp.science.kew.org/> [acceso 02/07/2019].
- Connor HE. 1956.** Interspecific hybrids in New Zealand *Agropyron*. *Evolution* **10**: 415–420.
- Darlington CD. 1931.** The analysis of chromosome pairing in *Triticum* hybrids. *Cytologia* **3**: 21–25.
- Darlington CD. 1933.** The origin and behaviour of chiasmata, VIII. *Secale cereale* (n, 8). *Cytologia* **4**: 444–452.
- Darlington CD. 1934.** The origin and behaviour of chiasmata, VII. *Zea mays*. *Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* **67**: 96–114.
- Desvaux M. 1810.** Extrait d'un mémoire sur quelques nouveaux genres de la famille des graminées. *Nouveau Bulletin des Sciences (Société Philomathique de Paris : 1807)* **2**: 187–190.
- Dewey DR. 1961a.** Hybrids between *Agropyron repens* and *Agropyron desertorum*. *Journal of Heredity* **52**: 13–21.
- Dewey DR. 1961b.** Polyhaploids of crested wheatgrass 1. *Crop Science* **1**: 249–254.
- Dewey DR. 1962a.** Morphology, fertility, and cytology of *Agropyron repens* × *Agropyron desertorum* F2's. *American Journal of Botany* **49**: 78–86.
- Dewey DR. 1962b.** The genome structure of intermediate wheatgrass. *Journal of Heredity* **56**: 282–290.

- Dewey DR. 1963a.** Cytology and morphology of a synthetic *Agropyron trichophorum* × *Agropyron desertorum* hybrid. *American Journal of Botany* **50**: 552–562.
- Dewey DR. 1963b.** Morphology and cytology of synthetic hybrids of *Agropyron trichophorum* × *Agropyron cristatum*. *American Journal of Botany* **50**: 1028–1034.
- Dewey DR. 1963c.** Natural hybrids of *Agropyron trachycaulum* and *Agropyron scribneri*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **90**: 111–122.
- Dewey DR. 1964a.** Natural and synthetic hybrids of *Agropyron spicatum* × *Sitanion hystrix*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **91**: 396–405.
- Dewey DR. 1964b.** Genome analysis of *Agropyron repens* × *Agropyron cristatum* synthetic hybrids. *American Journal of Botany* **51**: 1062–1068.
- Dewey DR. 1964c.** Synthetic hybrids of New World and Old World Agropyrons. I. Tetraploid *Agropyron spicatum* × diploid *Agropyron cristatum*. *American Journal of Botany* **51**: 763–769.
- Dewey DR. 1965a.** Morphology, cytology, and fertility of synthetic hybrids of *Agropyron spicatum* × *Agropyron dasystachyum-riparium*. *Botanical Gazette* **126**: 269–275.
- Dewey DR. 1965b.** Synthetic hybrids of New World and Old World Agropyrons. II. *Agropyron riparium* × *Agropyron repens*. *American Journal of Botany* **52**: 1039–1045.
- Dewey DR. 1965c.** Synthetic hybrids of *Elymus canadensis* × *Elymus glaucus*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **92**: 468–475.
- Dewey DR. 1966a.** Synthetic *Agropyron-Elymus* hybrids. I. *Elymus canadensis* × *Agropyron subsecundum*. *American Journal of Botany* **53**: 87–94.
- Dewey DR. 1966b.** Synthetic hybrids of *Elymus canadensis* × octoploid *Elymus cinereus*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **93**: 323–331.
- Dewey DR. 1967a.** Synthetic hybrids of New World and Old World Agropyrons: III. *Agropyron repens* × tetraploid *Agropyron spicatum*. *American Journal of Botany* **54**: 93–98.
- Dewey DR. 1967b.** Synthetic *Agropyron-Elymus* hybrids: II. *Elymus canadensis* × *Agropyron dasystachyum*. *American Journal of Botany* **54**: 1084–1089.
- Dewey DR. 1967c.** Synthetic hybrids of *Elymus canadensis* × *Sitanion hystrix*. *Botanical Gazette* **128**: 11–16.
- Dewey DR. 1967d.** Synthetic hybrids of *Agropyron scribneri* × *Elymus junceus*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **94**: 388–395.

- Dewey DR. 1967e.** Genome relations between *Agropyron scribneri* and *Sitanion hystrix*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **94**: 395–404.
- Dewey DR. 1968a.** Synthetic *Agropyron-Elymus* hybrids: III. *Elymus canadensis* × *Agropyron caninum*, *A. trachycaulum*, and *A. striatum*. *American Journal of Botany* **55**: 1133–1139.
- Dewey DR. 1968b.** Synthetic hybrids of *Agropyron dasystachyum* × *Elymus glaucus* and *Sitanion hystrix*. *Botanical Gazette* **129**: 309–315.
- Dewey DR. 1968c.** Synthetic hybrids of *Agropyron caespitosum* × *Agropyron dasystachyum* and *Sitanion hystrix*. *Botanical Gazette* **129**: 316–322.
- Dewey DR. 1968d.** Synthetic hybrids among *Hordeum brachyantherum*, *Agropyron scribneri* and *Agropyron latiglume*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **95**: 454–464.
- Dewey DR. 1969a.** Synthetic hybrids of *Agropyron caespitosum* × *Agropyron spicatum*, *Agropyron caninum*, and *Agropyron yezoense*. *Botanical Gazette* **130**: 110–116.
- Dewey DR. 1969b.** Synthetic hybrids of *Agropyron albicans* × *A. dasystachyum*, *Sitanion hystrix*, and *Elymus canadensis*. *American Journal of Botany* **56**: 664–670.
- Dewey DR. 1969c.** Hybrids of *Agropyron*, *Elymus*, and *Sitanion*. *Botanical Gazette* **130**: 203–213.
- Dewey DR. 1970a.** Hybrids of South American *Elymus agropyroides* with *Agropyron caespitosum*, *Agropyron subsecundum*, and *Sitanion hystrix*. *Botanical Gazette* **131**: 210–216.
- Dewey DR. 1970b.** Genome relations among *Elymus canadensis*, *Elymus triticoides*, *Elymus dasystachys*, and *Agropyron smithii*. *American Journal of Botany* **57**: 861–866.
- Dewey DR. 1970c.** Genome relations among diploid *Elymus junceus* and certain tetraploid and octoploid *Elymus* species. *American Journal of Botany* **57**: 633–639.
- Dewey DR. 1971a.** Synthetic hybrids of *Hordeum bogdanii* with *Elymus canadensis* and *Sitanion hystrix*. *American Journal of Botany* **58**: 902–908.
- Dewey DR. 1971b.** Genome relations among *Agropyron spicatum*, *A. scribneri*, *Hordeum brachyantherum*, and *H. arizonicum*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **98**: 200–206.
- Dewey DR. 1972a.** Genome analysis of South American *Elymus patagonicus* and its hybrids with two North American and two Asian *Agropyron* species. *Botanical Gazette* **133**: 436–443.
- Dewey DR. 1972b.** *The origin of Agropyron leptourum*. *American Journal of Botany* **59**: 836–842.
- Dewey DR. 1974a.** Cytogenetics of *Elymus sibiricus* and its hybrids with *Agropyron tauri*, *Elymus canadensis*, and *Agropyron caninum*. *Botanical Gazette* **135**: 80–87.

- Dewey DR. 1974b.** Hybrids and induced amphiploids of *Elymus canadensis* × *Agropyron libanoticum*. *American Journal of Botany* **61**: 181–187.
- Dewey DR. 1974c.** Cytogenetics of a polyhaploid *Agropyron repens*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **101**: 266–271.
- Dewey DR. 1975a.** Genome relations of diploid *Agropyron libanoticum* with diploid and autotetraploid *Agropyron stipifolium*. *Botanical Gazette* **136**: 116–121.
- Dewey DR. 1975b.** Introgression between *Agropyron dasystachyum* and *A. trachycaulum*. *Botanical Gazette* **136**: 122–128.
- Dewey DR. 1975c.** The origin of *Agropyron smithii*. *American Journal of Botany* **62**: 524–530.
- Dewey DR. 1976.** *Agropyron pringlei* and its hybrids with *A. spicatum*, *A. scribneri*, *A. violaceum*, and *A. dasystachyum*. *Botanical Gazette* **137**: 179–185.
- Dewey DR. 1980.** Cytogenetics of *Agropyron ugamicum* and six of its interspecific hybrids. *Botanical Gazette* **141**: 305–312.
- Dewey DR. 1981.** Cytogenetics of *Agropyron ferganense* and its hybrids with six species of *Agropyron*, *Elymus*, and *Sitanion*. *American Journal of Botany* **68**: 216–225.
- Dewey DR. 1982.** Systematics and evolution of the Triticeae: genomic and phylogenetic relationships among North American perennial Triticeae. In JR Estes, JN Brunken, RJ Tyrl (eds.) *Grasses and grasslands: systematics and ecology*. University of Oklahoma Press: Norman, Oklahoma. 51–88.
- Dewey DR. 1983a.** Historical and current taxonomic perspectives of *Agropyron*, *Elymus*, and related genera
1. *Crop Science* **23**: 637–642.
- Dewey DR. 1983b.** New nomenclatural combinations in the North American perennial Triticeae (Gramineae). *Brittonia* **35**: 30–33.
- Dewey DR. 1984.** The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial Triticeae. In JP Gustafson (ed.) *Gene Manipulation in Plant Improvement*. New York: Plenum Publishing Corporation. 209–279.
- Dewey DR, Holmgren AH. 1962.** Natural hybrids of *Elymus cinereus* × *Sitanion hystrix*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **89**: 217–229.
- Dumortier BCJ. 1824.** *Observations sur les graminees de la Flore Belgique*. Impr. de J. Casterman, 1823.
- Duval-Jouve J. 1870.** *Étude anatomique de quelques graminées et en particulier des Agropyrum de l'Hérault*. J.-B. Baillièere et Fils.: Paris.

- Dvorak J, Knott DR. 1974.** Disomic and ditelosomic additions of diploid *Agropyron elongatum* chromosomes to *Triticum aestivum*. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* **16**: 399–417.
- Elliott FC. 1956.** Spring wheat breeding and the transfer of economic characters from related species and genera. *Wheat Information Service* **3**: 30.
- Elliott FC. 1957.** X-ray induced translocation of *Agropyron* stem rust resistance to common wheat. *Journal of Heredity* **48**: 77–81.
- Elliott FC. 1959.** Further information on an X-ray induced translocation of *Agropyron* stem rust resistance to common wheat. *Wheat Information Service* **9-10**: 26.
- Endo TR, Gill BS. 1984.** The heterochromatin distribution and genome evolution in diploid species of *Elymus* and *Agropyron*. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* **26**: 669–678.
- Evans LE. 1962.** Karyotype analysis and chromosome designations for diploid *Agropyron elongatum* (Host) P.B. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* **4**: 267–271.
- Gaertner J. 1769.** Observationes et descriptiones botanicae. *Novi Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae* **14**: 531–547.
- Gaiser LO. 1926.** A list of chromosome numbers in angiosperms. *Genetica* **8**: 401–484.
- Gaiser LO. 1930a.** Chromosome numbers in angiosperms. II. *Bibliographia Genetica* **6**: 171–466.
- Gaiser LO. 1930b.** Chromosome numbers in angiosperms III. *Genetica* **12**: 161–260.
- Gaul H 1953.** Genomanalytische Untersuchungen bei *Triticum* × *Agropyrum intermedium* unter Berücksichtigung von *Secale cereale* × *A. intermedium*. *Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* **85**: 505–546.
- Godley EJ. 1951.** Two natural *Agropyron* hybrids occurring in the British Isles. *Annals of Botany* **15**: 535–544.
- Gould FW. 1945.** Notes on the genus *Elymus*. *Madroño* **8**: 42–47.
- Gould FW. 1947.** Nomenclatorial changes in *Elymus* with a key to the Californian species. *Madroño* **9**: 120–128.
- Gould FW. 1949.** Nomenclatorial changes in Arizona grasses. *Madroño* **10**: 94.
- Gross ATH. 1960.** Distribution and cytology of *Elymus macounii* Vasey. *Canadian Journal of Botany* **38**: 63–67.
- Gupta PK, Baum BR. 1986.** Nomenclature and related taxonomic issues in wheats, triticales and some of their wild relatives. *Taxon* **35**: 144–149.

- Hackel E. 1887.** Tribus XII. Hordeae. In HGA Engler, KAE Prantl (eds.) *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig: W. Engelmann **2 Abt.2**: 76–89.
- Hartung ME. 1946.** Chromosome numbers in *Poa*, *Agropyron*, and *Elymus*. *American Journal of Botany* **33**: 516–531.
- Harz CO. 1880.** Beitrage zur systematik der gramineen. *Linnaea* **43**: 1–30.
- Heneen WK. 1962.** Karyotype studies in *Agropyron junceum*, *A. repens* and their spontaneous hybrids. *Hereditas* **48**: 471–502.
- Heneen WK. 1963a.** Extensive chromosome breakage occurring spontaneously in a certain individual of *Elymus farctus* (= *Agropyron junceum*). *Hereditas* **49**: 1–32.
- Heneen WK. 1963b.** Cytology of the intergeneric hybrid *Elymus arenarius* × *Secale cereale*. *Hereditas* **49**: 61–77.
- Heneen WK. 1963c.** Meiosis in the interspecific hybrid *Elymus farctus* × *E. repens*. *Hereditas* **49**: 107–118.
- Heneen WK. 1977a.** Chromosomal polymorphism in isolated populations of *Elymus* (*Agropyron*) in the Aegean: II. *Elymus rechingeri*. *Hereditas* **86**: 211–224.
- Heneen WK. 1977b.** Chromosomal polymorphism in isolated populations of *Elymus* (*Agropyron*) in the Aegean: III. *Elymus diae*. *Hereditas* **86**: 225–236.
- Heneen WK. 1977c.** Chromosomal polymorphism in isolated populations of *Elymus* (*Agropyron*) in the Aegean: IV. General discussion. *Hereditas* **86**: 237–243.
- Heneen WK, Runemark H. 1962.** Chromosomal polymorphism and morphological diversity in *Elymus rechingeri*. *Hereditas* **48**: 545–564.
- Heneen WK, Runemark H. 1972a.** Chromosomal polymorphism in isolated populations of *Elymus* (*Agropyron*) in the Aegean: I. *Elymus striatulus* sp. nov. *Botaniska Notiser* **125**: 419–429.
- Heneen WK, Runemark H. 1972b.** Cytology of the *Elymus* (*Agropyron*) *elongatus* complex. *Hereditas* **70**: 155–164.
- Hitchcock AS. 1935.** Tribe 3 Hordeae. In AS Hitchcock (ed.) *Manual of the grasses of the United States*. Miscellaneous publication: United States Department of Agriculture n° 200. Washington: United States Government Printing Office. 1040 pp.
- Holmberg OR von, 1926.** Ueber die Begrenzung und Einteilung der Gramineen-Tribus Festuceae und Hordeae. *Botaniska Notiser* **1926**: 69–80.

- Hsiao C, Chatterton NJ, Asay KH, Jensen KB. 1995.** Phylogenetic relationships of the monogenic species of the wheat tribe, Triticeae (Poaceae), inferred from nuclear rDNA (internal transcribed spacer) sequences. *Genome* **38**: 211–223.
- Hunter AWS. 1934.** A karyosystematic investigation in the Gramineae. *Canadian Journal of Research* **11**: 213–241.
- Huskins CL, Hearne EM. 1933.** VII. Meiosis in asynaptic dwarf oats and wheat. *Journal of the Royal Microscopical Society* **53**: 109–117.
- Hunziker JH. 1955.** Artificial and natural hybrids in the Gramineae, Tribe Hordeae. VIII. Four hybrids of *Elymus* and *Agropyron*. *American Journal of Botany* **42**: 459–467.
- Hyde BB. 1953.** Addition of individual *Haynaldia villosa* chromosomes to hexaploid wheat. *American Journal of Botany* **40**: 174–182.
- Hylander N. 1953.** Taxa et nomina nova in opere meo: Nordisk kärnväxtflora I (1953) inclusa. *Botaniska Notizer* **1953**: 352–359.
- Jarvie JK. 1992.** Taxonomy of *Elytrigia* sect. *Caespitosae* and sect. *Junceae* (Gramineae: Triticeae). *Nordic Journal of Botany* **12**: 155–169.
- Jarvie JK, Barkworth ME. 1990.** Isozyme similarity in *Thinopyrum* and its relatives (Triticeae: Gramineae). *Genome* **33**: 885–891.
- Jarvie JK, Barkworth ME. 1992a.** Morphological variation and genome constitution in some perennial Triticeae. *Botanical Journal of the Linnean Society* **108**: 167–180.
- Jarvie JK, Barkworth ME. 1992b.** Anatomical variation in some perennial Triticeae. *Botanical Journal of the Linnean Society* **108**: 287–301.
- Jauhar PP, Crane CF. 1989.** An evaluation of Baum *et al.*'s assessment of the genomic system of classification in the Triticeae. *American Journal of Botany* **76**: 571–576.
- Jenkins BC. 1957.** The addition of an *Agropyron* genome to the common wheat variety Chinese Spring. *Wheat Information Service* **5**: 14.
- Jenkins BC, Mochizuki A. 1957.** A new amphiploid from a cross between *Triticum durum* and *Agropyron elongatum* ($2 \times = 14$). *Wheat Information Service* **5**: 15.
- Johnson LPV. 1938.** Hybridization of *Triticum* and *Agropyron*: IV. Further crossing results and studies on the F 1 hybrids. *Canadian Journal of Research* **16**: 417–444.

- Johnson R. 1966.** The substitution of a chromosome from *Agropyron elongatum* for chromosomes of hexaploid wheat. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* **8**: 279–292.
- Johnson R, Kimber G. 1967.** Homoeologous pairing of a chromosome from *Agropyron elongatum* with those of *Triticum aestivum* and *Aegilops speltoides*. *Genetical Research* **10**: 63–71.
- Jones K. 1960.** The typification of the genus *Agropyron* Gaertn. *Taxon* **9**: 55.
- Kagawa F. 1929.** A study on the phylogeny of some species in *Triticum* and *Aegilops*, based upon the comparison of chromosomes. *Journal of the College of Agriculture, Imperial University of Tokyo* **10**: 173–228.
- Kellogg EA. 1989.** Comments on Genomic Genera in the Triticeae (Poaceae). *American Journal of Botany* **76**: 796–805.
- Keng YL. 1965.** Tribe Hordeae Bentham. In YL Keng (ed.) *Flora Illustrata Plantarum Primarum Sinicarum: Gramineae*. Beijing: Science Press. 340–451.
- Kihara H. 1919.** Über cytologische studien bei einigen getreidearten. Mitteilung I Spezies-bastarde des weizens und weizenroggen-bastard. *Shokubutsugaku Zasshi* **33**: 17–38.
- Kihara H. 1921.** Über cytologische studien bei einigen getreidearten. Mitteilung III. Über die Schwankungen der Chromosomenzahlen bei den Speziesbastarden der *Triticum*-Arten. *Shokubutsugaku Zasshi* **35**: 19–44.
- Kihara H. 1924.** Cytologische und genetische studien bei wichtigen getreidearten mit besonderer rucksicht auf das verhalten der chromosomen und die sterilitat in den bastarden. *Memoirs of the College of Science, Kyoto Imperial University. Series B* **1**: 1–200.
- Kihara H. 1925.** Weitere untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde. I. *Japanese Journal of Botany* **2**: 299–305.
- Kihara H. 1929.** Conjugation of homologous chromosomes in the genus hybrids *Triticum* × *Aegilops* and species hybrids of *Aegilops*. *Cytologia* **1**: 1–15.
- Kihara H. 1930.** Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. *Cytologia* **1**: 263–284.
- Kihara H. 1931.** Genomaanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. II. *Aegilotriticum* und *Aegilops cylindrica*. *Cytologia* **2**: 106–115.
- Kihara H. 1932.** Weitere untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde. I. *Japanese Journal of Botany* **6**: 35–62.
- Kihara H. 1937.** Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops* VII. Kurze übersicht über die ergebnisse der jahre 1934–36. *Memoirs of the College of Agriculture, Kyoto Imperial University* **41**: 1–61.

- Kihara H. 1940.** Verwandtschaft der *Aegilops*-Arten im lichte der genomanalyse. Ein überblick. *Theoretical and Applied Genetics* **12**: 49–62.
- Kihara H. 1944.** Die entdeckung des DD-analysators beim weizen. *Agriculture and Horticulture* **19**: 889–890.
- Kihara H. 1947.** The genus *Aegilops* classified on the basis of genome analysis. *Seiken Ziho* **3**: 7–25.
- Kihara H. 1949.** Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops* IX. *Cytologia* **14**: 135–144.
- Kihara H. 1951.** Substitution of nucleus and its effects on genome manifestations. *Cytologia* **16**: 177–193.
- Kihara H. 1954.** Considerations on the evolution and distribution of *Aegilops* species based on the analyser-method. *Cytologia* **19**: 336–357.
- Kihara H, Lilienfeld FA. 1932.** Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. IV. Untersuchungen an *Aegilops* × *Triticum* und *Aegilops* × *Aegilops*-Bastarden. *Cytologia* **3**: 384–456
- Kihara H, Lilienfeld FA. 1934.** Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. V. *Triticum timopheevi* Zhuk. *Cytologia* **6**: 87–122.
- Kihara H, Katayama Y. 1931.** Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. III. Zur entstehungsweise eines neuen konstanten oktoploiden *Aegilotricum*. *Cytologia* **2**: 234–255.
- Kihara H, Kondo N. 1943.** Studies on amphidiploids of *Aegilops caudata* × *Ae. umbellulata* induced by colchicine. *Seiken Ziho* **2**: 24–42.
- Kihara H, Matsumura S. 1940.** Weitere untersuchungen über die pentaploiden *Triticum*-Bastarde. XII. Schlussmitteilung. *Journal of Japanese Botany* **11**: 27–39.
- Kihara H, Matsumura S. 1941.** Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. VIII. Rückkreuzung des Bastards *Ae. caudata* × *Ae. cylindrica* zu den Eltern und seine Nachkommen. *Cytologia* **11**: 493–506.
- Kihara H, Okamoto M, Ikegami M, Tabushi J, Suemoto H, Yamane Y. 1950.** Morphology and fertility of five new synthesized hexaploid wheats. *Seiken Ziho* **4**: 127–140.
- Knott DR. 1961.** The inheritance of rust resistance. VI. The transfer of stem rust resistance from *Agropyron elongatum* to common wheat. *Canadian Journal of Plant Science* **41**: 109–123.
- Knott DR. 1964.** The effect on wheat of an *Agropyron* chromosome carrying rust resistance. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* **6**: 500–507.
- Krause EHL. 1898.** Floristische Notizen II. Gräser. *Botanisches Zentralblatt* **73**: 337–343.
- Kunth KS. 1838.** IX. Hordeaceae in KS Kunth (ed.) *Flora Berolinensis, sive, Enumeratio plantarum circa Berolinum sponte crescentium secundum familias naturales disposita*. Berolini: Duncker & Humblot. **2**: 404–411.

- Larter EN, Elliott FC. 1956.** An evaluation of different ionizing radiations for possible use in the genetic transfer of bunt resistance from *Agropyron* to wheat. *Canadian Journal of Botany* **34**: 817–823.
- Lewitzky GA 1931.** The morphology of chromosomes. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding* **27**:19–174.
- Linde-Laursen I, Seberg O, Salomon B. 1994.** Comparison of the Giemsa C-banded and N-banded karyotypes of two *Elymus species*, *E. dentatus* and *E. glaucescens* (Poaceae: Triticeae). *Plant Systematics and Evolution* **192**: 165–176.
- Liao JQ, Fan X, Zhang HQ, Sha LN, Kang HY, Wang XL, Liu J, Zhou YH. 2011.** Molecular phylogeny of RNA polymerase II gene reveals the relationships of tetraploid species with *St* genome (Triticeae: Poaceae). *Biochemical Systematics and Ecology* **39**: 609–618.
- Linnaeus C von. 1753.** *Species Plantarum I*. Holmiae : Impensis Laurentii Salvii,1753.
- Linnaeus C von. 1755.** Flora Suecica (ed. 2) Stockholmiae : Sumtu & literis Laurentii Salvii 1755.
- Löve Á. 1950.** Some innovations and nomenclatural suggestions in the Icelandic flora. *Botaniska Notiser* **1950**: 24–60.
- Löve Á. 1962.** Biosystematische analyse der *Elytrigia Junceae* Gruppe. *Kulturpflanze* **3**: 74–85.
- Löve Á. 1964.** The biological species concept and its evolutionary structure. *Taxon* **13**: 33–45.
- Löve Á. 1980a.** IOPB chromosome number reports LXVI. *Taxon* **29**: 163–169.
- Löve Á. 1980b.** IOPB chromosome number reports LXVII. *Taxon* **29**: 347–367.
- Löve Á. 1982.** Generic evolution of the wheatgrasses. *Biologisches Zentralblatt* **101**: 199–212.
- Löve Á. 1984.** Conspectus oh the Triticeae. *Feddes Repertorium* **95**: 425–521.
- Löve Á. 1986.** Some taxonomical adjustments in eurasiatic wheatgrasses. *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidgenössischen Technischen Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich* **87**: 43–52.
- Löve Á, Löve D. 1948.** *Chromosome numbers of northern plant species [Rit Landbúnaðardeildar Atvinnudeild Háskólans B-flokkur 3]*. Reykjavík: Ingólfsprent 131 pp.
- Löve Á, Löve D. 1961.** Some nomenclatural changes in the European flora. I Species and Supraspecific categories. *Botaniska Notiser* **114**: 33–47.
- Löve Á, Löve D. 1976.** Nomenclatural notes of arctic plants. *Botaniska Notiser* **114**: 128–497.
- Love RM, Suneson CA. 1945.** Cytogenetics of certain *Triticum-Agropyron* hybrids and their fertile derivatives. *American Journal of Botany* **32**: 451–456.

- Lu B-R, Salomon B, Bothmer R. von. 1990.** Cytogenetic studies of progeny from the intergeneric crosses *Elymus* × *Hordeum* and *Elymus* × *Secale*. *Genome* **33**: 425–432.
- Lu B-R, Salomon B. 1992.** Differentiation of the **SY** genomes in Asiatic *Elymus*. *Hereditas* **116**: 121–126.
- Lu B-R, Bothmer R von. 1993.** Genomic constitutions of four Chinese endemic *Elymus* species: *E. brevipes*, *E. yangii*, *E. anthosachnoides*, and *E. altissimus* (Triticeae, Poaceae). *Genome* **36**: 863–876.
- Mason-Gamer RJ, Orme NL, Anderson CM. 2002.** Phylogenetic analysis of North American *Elymus* and the monogenomic Triticeae (Poaceae) using three chloroplast DNA data sets. *Genome* **45**: 991–1002.
- Mason-Gamer RJ. 2008.** Allohexaploidy, introgression, and the complex phylogenetic history of *Elymus repens* (Poaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **47**: 598–611.
- Mason-Gamer RJ, Burns MM, Naum M. 2010a.** Phylogenetic relationships and reticulation among Asian *Elymus* (Poaceae) allotetraploids: Analyses of three nuclear gene trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **54**: 10–22.
- Mason-Gamer RJ, Burns MM, Naum M. 2010b.** Reticulate evolutionary history of a complex group of grasses: phylogeny of *Elymus* **StStHH** allotetraploids based on three nuclear genes. *PLoS One* **5**: e10989.
- Mather K. 1936.** Chromosome behaviour in a triploid wheat hybrid. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie* **23**: 117–138.
- Matsumura S. 1942.** Interspecific hybrids in *Agropyron*. II *The Japanese Journal of Genetics* **18**: 133–135.
- Matsumura S, Sakamoto S. 1955.** Karyotypes of diploid *Agropyron* species. *Wheat Information Service* **2**: 19.
- Matsumura S, Muramatsu M. 1956.** F1 hybrids between three species of *Triticum* and *Agropyron intermedium*. *Wheat Information Service* **4**: 13.
- McGuire PE, Dvořák J. 1982.** Genetic regulation of heterogenetic chromosome pairing in polyploid species of the genus *Triticum sensu lato*. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* **24**: 57–82.
- Melderis A. 1953.** Generic Problems within the Tribe Hordeae. In H Osvald, E Aberg (eds.) *Proceedings of the Seventh International Botanical Congress. Stockholm July 12–20 1950*. Almqvist & Wiksell: Stockholm; The Chronica Botanica Co.: Waltham, Massachusetts. 853–854.
- Melderis A. 1978.** Taxonomic notes on the tribe Triticeae (Gramineae), with special reference to the genera *Elymus* L. *sensu lato*, and *Agropyron* Gaertner *sensu lato*. *Botanical Journal of the Linnean Society* **76**: 369–384.

- Melderis A. 1980.** *Elymus* L. In TG Tutin, VH Heywood, NA Burges, DM Moore, DH Valentine, SM Walters, DA Webb (eds.) *Flora europaea*. Cambridge: Cambridge University Press. **5**: 192–198.
- Melderis A. 1985.** *Elymus* L. In PH Davis (ed.) *Flora of Turkey and the East Aegean Islands* **9**: 206–227. Edinburgh: Edinburgh University Press.
- Metcalf CR. 1960.** Anatomy of the Monocotyledons, I. Gramineae. Oxford Clarendon Press: Oxford.
- Mochizuki A. 1963.** *Agropyron* addition lines of durum wheat. *Wheat Information Service* **15-16**: 50.
- Moustakas M, Coucoli H. 1982.** Karyotype and seed protein profile determination of *Agropyron striatulum* natural Greek populations. *Wheat Information Service* **55**: 27.
- Moriya A, Kondo A. 1950.** Cytological studies of forage plants, I. Grasses. *The Japanese Journal of Genetics* **25**: 126–131.
- Morris KLD, Gill BS. 1987.** Genomic affinities of individual chromosomes based on C- and N-banding analyses of tetraploid *Elymus* species and their diploid progenitor species. *Genome* **29**: 247–252.
- Muramatsu M. 1955.** A hybrid between autotetraploid *Triticum aegilopoides* and *Agropyron intermedium*. *Wheat Information Service* **2**: 19.
- Muramatsu M. 1956.** An F1 hybrid between *T. durum* 8× and *Agropyron trichophorum*. *Wheat Information Service* **3**: 31.
- Muramatsu M, Sakamoto S. 1956.** F1 hybrids between three species of *Aegilops* and *Agropyron intermedium*. *Wheat Information Service* **4**: 14.
- Nevski SA. 1930.** О некоторых представителях рода *Agropyrum* Gaertn. *Izvestija Glavnogo Botaničeskogo Sada SSSR* **29**: 536–542.
- Nevski SA. 1931a.** Виды, близкие к *Agropyrum strigosum* (M.B.) Boiss., и их распространение *Izvestiya Botanicheskogo Sada Akademii Nauk SSSR* **30**: 489–507.
- Nevski SA. 1931b.** *Clinelymus* (Gris.) Nevski Novum genus gramineum. *Izvestiya Botanicheskogo Sada Akademii Nauk SSSR* **30**: 637–652.
- Nevski SA. 1932a.** О видах, смешивавшихся с *Agropyrum longiaristatum* Boiss. *Izvestiya Botanicheskogo Sada Akademii Nauk SSSR* **30**: 508–517.
- Nevski SA. 1932b.** К систематике рода *Agropyrum* Gaertn. *Izvestiya Botanicheskogo Sada Akademii Nauk SSSR* **30**: 607.
- Nevski SA. 1933.** О системе трибы *Hordeae* Benth. *Acta Instituti Botanici Academiae Scientiarum USSR. Ser 1. Fasc 1, Leningrad* **1**: 9–32.

- Nevski SA. 1934a.** [*Malacurus, Taeniatherum*, título en ruso] *Trudy Sredne-Aziatskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Seriya 8b, Botanika* **17**: 38–39.
- Nevski SA. 1934b.** Tribe Hordeae. In VL Komarov (ed.) *Flora of the USSR*. Israel Program for Scientific Translations: Jerusalem. **2**: 469–579.
- Nielsen EL, Humphrey LM. 1937.** Grass studies. I. Chromosome numbers in certain members of the tribes Festuceae, Hordeae, Aveneae, Agrostideae, Chlorideae, Phalarideae and Tripsaceae. *American Journal of Botany* **24**: 276–279.
- Nielsen EL. 1939.** Grass studies. III. Additional somatic chromosome complements. *American Journal of Botany* **26**: 366–372.
- Ørgaard M, Heslop-Harrison JS. 1994.** Investigations of genome relationships between *Leymus*, *Psathyrostachys* and *Hordeum* inferred by genomic DNA: DNA *in situ* hybridization. *Annals of Botany* **73**:195–203.
- Östergren G. 1940a.** Cytology of *Agropyron junceum*, *A. repens* and their spontaneous hybrids. *Hereditas* **26**: 305–316.
- Östergren G. 1940b.** A hybrid between *Triticum turgidum* and *Agropyron junceum*. *Hereditas* **26**: 395–398.
- Östergren G. 1940c.** On the morphology of *Agropyron junceum* (L.) PB., *A. repens* (L.) PB. and their spontaneous hybrids. *Botaniska Notiser* **1940**: 133-143.
- Pardi L. 1937.** Il numero dei cromosomi dell' "*Agropyrum junceum*" P. B. del litorale Atlantico e del litorale Mediterraneo. *Giornale Botanico Italiano* **44**: 645–651.
- Pée-Laby E. 1898.** Etude anatomique de la feuille des Graminées de la France. *Annales des Sciences Naturelles; Botanique* **8**: 227–346.
- Peto FH. 1929.** Chromosome numbers in the Agropyrons. *Nature* **124**: 181–182.
- Peto FH. 1930.** Cytological studies in the genus *Agropyron*. *Canadian Journal of Research* **3**: 438–448.
- Peto FH. 1936.** Hybridization of *Triticum* and *Agropyron*: II. Cytology of the male parents and F1 generation. *Canadian Journal of Research* **14c**: 203–214.
- Pilger R. 1947.** Additamenta agrostologica. I. Triticeae (Hordeae). *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* **74**: 1–13.
- Pilger R. 1954.** Das system der Gramineae. *Botanische Jahrbücher Systematische* **76**: 281–384.
- Prat H. 1932.** L'épiderme des Graminées. Étude anatomique et systématique. *Annales des Sciences Naturelles; Botanique Ser. 10* **14**: 117–324.

- Redmann RE, Borgaonkar DS. 1966.** A cytological study of the Hordeae in the Dakotas. *Cytologia* **31**: 213–219.
- Reitz LP, Johnston CO, Anderson KL. 1945.** New combinations of genes in wheat × wheatgrass hybrids. *Transactions of the Kansas Academy of Science* **48**: 151–159.
- Runemark H, Heneen WK. 1968.** *Elymus* and *Agropyron*, a problem of generic delimitation. *Botaniska Notiser* **121**: 51–79.
- Sakamoto S. 1964.** Cytogenetic studies in the tribe Triticeae I. A polyhaploid plant of *Agropyron tsukushiense* var. *transiens* Ohwi found in a state of nature. *The Japanese Journal of Genetics* **39**: 393–400.
- Sakamoto S. 1966a.** Cytogenetic studies in the tribe Triticeae IV. Natural hybridization among Japanese *Agropyron* species. *The Japanese Journal of Genetics* **41**: 189–201.
- Sakamoto S. 1966b.** Intergeneric hybrids between two *Eremopyrum* and *Agropyron* species. *Wheat Information Service* **21**: 22.
- Sakamoto S. 1973.** Patterns of phylogenetic differentiation in the tribe Triticeae. *Seiken Ziho* **24**: 11–31.
- Sakamoto S. 1974.** Intergeneric hybridization among three species of *Heteranthelium*, *Eremopyrum* and *Hordeum*, and its significance for the genetic relationships within the tribe Triticeae. *New Phytologist* **73**: 341–350.
- Sakamoto S, Muramatsu M. 1965.** Gramineae collected by the KUSE (1955) from Pakistan, Afghanistan and Iran. *Wheat Information Service* **19-20**: 24.
- Sakamoto S, Muramatsu M. 1966a.** Cytogenetic studies in the tribe Triticeae II. Tetraploid and hexaploid hybrids of *Agropyron*. *The Japanese Journal of Genetics* **41**: 155–168.
- Sakamoto S, Muramatsu M. 1966b.** Cytogenetic studies in the tribe Triticeae III. Pentaploid *Agropyron* hybrids and genomic relationships among Japanese and Nepalese species. *The Japanese Journal of Genetics* **41**: 175–187.
- Sakamura T. 1918.** Kurze mitteilung ueber die chromosomenzahlen und die verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-arten. *Shokubutsugaku Zasshi* **32**: 150–153.
- Salomon B. 1993.** Interspecific hybridizations in the *Elymus semicostatus* group (Poaceae). *Genome* **36**: 899–905.
- Sarkar P. 1955.** A karyomorphological study on the genus *Eremopyrum*. *Wheat Information Service* **2**: 17.
- Sarkar P. 1956.** Crested wheatgrass complex. *Canadian Journal of Botany* **34**: 328–345.
- Sax K. 1918.** The behavior of the chromosomes in fertilization. *Genetics* **3**: 309–327.

- Sasaki M. 1962.** Chromosome pairing in the F1 hybrid plants between *Triticale* No. 17 (8×) and *Agropyron glaucum* (6×). *Wheat Information Service* **14**: 28.
- Schulz-Schaepper J. 1963.** Hybridization of *Triticum* with 3 *Agropyron* species. *Wheat Information Service* **15-16**: 26.
- Schulz-Schaepper J. 1970.** The *Triticum* × *Agropyron* hybridization project at Montana State University. *Wheat Information Service* **30**: 26.
- Schulz-Schaepper J, Jurasits P. 1962.** Biosystematic investigations in the genus *Agropyron*. I. Cytological studies of species karyotypes. *American Journal of Botany* **49**: 940–953.
- Schulz-Schaepper J, Allderdice PW. 1966.** Determination of species relationships in the genus *Agropyron* by interspecific hybridization and genome analysis. *Wheat Information Service* **21**: 23–26.
- Sears ER. 1948.** The cytology and genetics of the wheats and their relatives. *Advances in Genetics* **2**: 239–270.
- Seberg O. 1989.** Genome analysis, phylogeny, and classification. *Plant Systematics and Evolution* **166**: 159–171.
- Seberg O, Petersen G. 1998.** A critical review of concepts and methods used in classical genome analysis. *The Botanical Review* **64**: 372–417.
- Sharma DC, Morris R, Schmidt JW. 1975.** Misdivision of an *Agropyron* chromosome. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* **17**: 615–619.
- Sharma DC, Gill BS. 1981.** New hybrids between *Agropyron* and wheat. I. *A. ciliare* × wheat and *A. smithii* × wheat. *Wheat Information Service* **52**: 19.
- Simonet M. 1934.** Sur la valeur taxinomique de l'*Agropyrum acutum* Roehm. et S.-Contrôle cytologique. *Bulletin de la Société Botanique de France* **81**: 801–814.
- Simonet M. 1935a.** Contributions à l'étude cytologique et génétique de quelques *Agropyrum*. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* **201**: 1210–1212.
- Simonet M. 1935b.** Observations sur quelques espèces et hybrides d'*Agropyrum*. I. Revision de l'*Agropyrum junceum* (L.) PB et de l'*A. elongatum* (Host) PB d'après l'étude cytologique. *Bulletin de la Société Botanique de France* **82**: 624–632.
- Smith DC. 1942.** Intergeneric hybridization of cereals and other grasses. *Journal of Agricultural Research* **64**: 33–47.

- Smith DC. 1943.** Intergeneric hybridization of *Triticum* and other grasses, principally *Agropyron*. *Journal of Heredity* **34**: 219–224.
- Snyder LA. 1950.** Morphological variability and hybrid development in *Elymus glaucus*. *American Journal of Botany* **37**: 628–635.
- Snyder LA. 1951.** Cytology of inter-strain hybrids and the probable origin of variability in *Elymus glaucus*. *American Journal of Botany* **38**: 195–202.
- Stebbins GL. 1956.** Taxonomy and the evolution of genera, with special reference to the family Gramineae. *Evolution* **10**: 235–245.
- Stebbins GL, Love RM. 1941.** A cytological study of California forage grasses. *American Journal of Botany* **28**: 371–382.
- Stebbins GL, Pun FT. 1953a.** Artificial and natural hybrids in the Gramineae, tribe Hordeae. V. Diploid hybrids of *Agropyron*. *American Journal of Botany* **40**: 444–449.
- Stebbins GL, Pun FT 1953b.** Artificial and natural hybrids in the Gramineae, tribe Hordeae. VI. Chromosome pairing in *Secale cereale* × *Agropyron intermedium* and the problem of genome homologies in the Triticinae. *Genetics* **38**: 600–608.
- Stebbins GL, Singh R. 1950.** Artificial and natural hybrids in the Gramineae, tribe Hordeae. IV. Two triploid hybrids of *Agropyron* and *Elymus*. *American Journal of Botany* **37**: 388–393.
- Stebbins GL, Snyder LA. 1956.** Artificial and natural hybrids in the Gramineae, tribe Hordeae. IX. Hybrids between Western and Eastern North American species. *American Journal of Botany* **43**: 305–312.
- Stebbins GL, Vaarama A. 1954.** Artificial and natural hybrids in the Gramineae, tribe Hordeae. VII. Hybrids and allopolyploids between *Elymus glaucus* and *Sitanion* spp. *Genetics* **39**: 378–395.
- Stebbins GL, Walters MS. 1949.** Artificial and natural hybrids in the Gramineae, Tribe Hordeae. III. Hybrids involving *Elymus condensatus* and *E. triticoides*. *American Journal of Botany* **36**: 291–301.
- Stebbins GL, Valencia JI, Valencia RM. 1946a.** Artificial and natural hybrids in the Gramineae, Tribe Hordeae I. *Elymus*, *Sitanion*, and *Agropyron*. *American Journal of Botany* **33**: 338–351.
- Stebbins GL, Valencia JI, Valencia RM. 1946b.** Artificial and natural hybrids in the Gramineae, Tribe Hordeae. II. *Agropyron*, *Elymus* and *Hordeum*. *American Journal of Botany* **33**: 579–586.
- 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 and Evolution* **55**: 259–290.

- Tanaka K. 1959.** IV. Report of the International Committee on Genetic Symbols and Nomenclature. *Wheat Information Service* **8**: 24.
- Thompson DL, Grafius JE. 1950.** Cytological observations of the F1 and two backcross generations of *Triticum vulgare* × *Agropyron trichophorum*. *Agronomy Journal* **42**: 298–303.
- Tutin TG. 1956.** Generic criteria in flowering plants. *Watsonia* **3**: 317–323.
- Tzvelev NN. 1976.** *Zlaski SSSR (Grasses of the Soviet Union)*. Leningrad: Nauka.
- Verushkine S, Shechurdine A. 1933.** Hybrids between wheat and couch grass: Fertile *Triticum-Agropyrum* hybrids of great scientific and practical interest. *Journal of Heredity* **24**: 329–335.
- Wang RRC. 1985.** Genome analysis of *Thinopyrum bessarabicum* and *T. elongatum*. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* **27**: 722–728.
- Wang RRC. 1989.** An assessment of genome analysis based on chromosome pairing in hybrids of perennial Triticeae. *Genome* **32**: 179–189.
- Wang RRC, Hsiao C. 1989.** Genome relationship between *Thinopyrum bessarabicum* and *T. elongatum*: revisited. *Genome* **32**: 802–809.
- Wang RRC, Jensen KB. 1994.** Absence of the J genome in *Leymus* species (Poaceae: Triticeae): evidence from DNA hybridization and meiotic pairing. *Genome* **37**: 231–235.
- Wang RRC, von Bothmer R, Dvorak J, Fedak G, Linde-Laursen I, Muramatsu M. 1994.** Genome symbols in the Triticeae (Poaceae). In RR-C Wang, KB Jensen, C Jaussi (eds.) *Proceedings of the 2nd International Triticeae Symposium, June 20–24, 1994*, Logan, USDA-Forage and Range Laboratory (Utah State University Publication Design and Production) Utah. 29–34 pp.
- Wakar BA. 1937.** Cytologische Untersuchung der selbstfertilen ersten Generation der Weizen-Queckengras Bastarde. *Cytologia* **8**: 67–90.
- Warren KP, Love RM. 1952.** Comparative cytology of colchicine-induced amphidiploids of interspecific hybrids: *Agropyron trichophorum* × *Triticum durum*, *T. Timopheevi* and *T. macha*. *Hilgardia* **21**: 411–429.
- Watanabe Y, Mukade K. 1957.** Cytogenetical studies on the intergeneric hybrids between *Triticum* and *Agropyron* I. The meiotic behaviour and the morphology of F1 hybrids between *Triticum vulgare* Vill. and *Agropyron glaucum* Roem. et Schult. *The Japanese Journal of Genetics* **32**: 136–145.
- Watanabe Y, Mukade K, Kokubun K. 1959.** Meiotic chromosome behaviours and cross-abilities of some species in the genus *Agropyron*. *Wheat Information Service* **9-10**: 28.
- Wet de JMJ, Harlan JR. 1972.** Chromosome pairing and phylogenetic affinities. *Taxon* **21**: 67–70.

- White WJ. 1940.** Intergeneric crosses between *Triticum* and *Agropyron*. *Scientific Agriculture* **21**: 198–232.
- Yen C, Yang J-L. 1990.** *Kengyilia gobicola*, a new taxon from west China. *Canadian Journal of Botany* **68**: 1894–1897.
- Yen C, Yang J-L, Baum BR. 2005a.** *Douglasdeweya*: A new genus, with a new species and a new combination (Triticeae: Poaceae). *Canadian Journal of Botany* **83**: 413–419.
- Yen C, Yang J, Yen Y. 2005b.** Hitoshi Kihara, Áskell Löve and the modern genetic concept of the genera in the tribe Triticeae (Poaceae). *Acta Phytotaxonomica Sinica* **43**: 82–93.
- Yen C, Yang J-L, Baum BR. 2008.** *Roegneria heterophylla*, a new combination for *Roegneria* (Poaceae, Triticeae) from Lebanon. *Novon: A Journal for Botanical Nomenclature* **18**: 405–407.
- Yu HQ, Zhang C, Ding CB, Wang X, Zhang HQ, Zhou YH. 2010.** Genome constitutions of *Pseudoroegneria geniculata*, *P. geniculata* ssp. *scythica* and *P. geniculata* ssp. *pruinifera* (Poaceae: Triticeae) revealed by genomic *in situ* hybridization. *Acta Physiologiae Plantarum* **32**: 645–650.
- Zennyzi A. 1959.** Results of crossings between *Triticum* and *Agropyron*. *Wheat Information Service* **9-10**: 25.
- Zennyzi A. 1963.** F1 hybrids between four species of *Secale* and *Agropyron intermedium*. *Wheat Information Service* **15-16**: 30.
- Zhang C, Fan X, Yu HQ, Zeng J, Zhang HQ, Wang XL, Zhou YH. 2009.** Phylogenetic relationships among the species of *Elymus sensu lato* in Triticeae (Poaceae) based on nuclear rDNA ITS sequences. *Russian Journal of Genetics* **45**: 696–706.

DISCOVERY OF THE GENUS *PSEUDOROEGNERIA*
(TRITICEAE, POACEAE) IN THE WESTERN MEDITERRANEAN
ON EXPLORING THE GENERIC BOUNDARIES OF *ELYMUS*

Víctor Lucía, M^a Montserrat Martínez-Ortega, Enrique Rico & Kesara Anamthawat-Jónsson

Journal of Systematics and Evolution **57**: 23-41

Received 4 March 2018; Accepted 10 May 2018; Article first published online 19 June 2018

2.1. ABSTRACT

In this study, we review the classification of two species, *Elymus hispanicus* and *E. marginatus*, which are restricted to highly valuable and sensitive Mediterranean ecosystems. The genomic composition of the two species is analysed by *in situ* hybridization. In addition, lodicule morphology and foliar anatomy of both species are compared with those of *E. caninus*, *E. repens*, *E. sibiricus* (i.e., the type species of *Elymus s.s.*) and *Pseudoroegneria strigosa* (i.e., the type species of *Pseudoroegneria*). The genomic formula $2n = 8x = 56$; **HStStSt** is proposed for *E. hispanicus* and $2n = 4x = 28$; **StSt** for *E. marginatus*. In this latter species, the absence of the ribosomal genes in one of the two **St** genomes suggests that diploidization may have occurred during the evolution of the species. Regarding foliar anatomy, *E. hispanicus*, *E. caninus*, *E. repens*, and *E. sibiricus* shared several characteristics, but the leaf blades of *E. marginatus* proved anatomically more similar to those of *Ps. strigosa*. The data compiled support the contention that: (i) *E. hispanicus* belongs to *Elymus s.s.*; (ii) *E. marginatus* should be transferred to *Pseudoroegneria*; and (iii) the morphology of the lodicules should be carefully reconsidered for appropriately describing the boundaries between *Elymus s.s.* and *Pseudoroegneria*. The new combination *Ps. marginata* is proposed and a detailed iconography of the plant is provided.

Key words: foliar anatomy, genomic constitution, *in situ* hybridization, lodicule morphology, Western Mediterranean flora.

2.2. INTRODUCTION

The genus *Elymus* L. (Triticeae, Poaceae) is a wild relative of several economically important grasses (e.g., wheat, barley, and rye) and may be therefore a valuable genetic resource for improving grain crops. Moreover, many species of the genus have long been investigated as model organisms in studies on reticulate evolution, genome dynamics, and chromosome organization (Mason-Gamer & *al.*, 2002, 2010; Yang & *al.*, 2016, 2017; Tang & *al.*, 2017). The genus concept of *Elymus* has notably changed over history (e.g. Nevski, 1934; Tzvelev, 1976; Melderis, 1978, 1980; Dewey, 1984; Löve, 1984) and continues to be investigated by taxonomists (e.g., Soreng & *al.*, 2017). For example, Dewey (1982, 1984) and Löve (1982, 1984, 1986) established a genomic system for the infratribal classification of Triticeae and gave preference to the cytogenetic criterion over morphology. Consequently, the perennial grasses included by Bentham (1881) in *Agropyron* Gaertn. and *Elymus* were split into 14 genera (Assadi & Runemark, 1995), a criterion that remains widely accepted today (e.g. International Triticeae Consortium, 2017).

The genus *Elymus* in the strict sense [hereafter, *Elymus s.s.*; type species *Elymus sibiricus* L.; genomic compositions containing the **H** genome from *Hordeum* L. and the **St** genome from *Pseudoroegneria* (Nevski) A. Löve (Löve 1980; Wang & *al.*, 1994)] includes ca. 83 allopolyploid species (Wang & Lu, 2014) which are widely distributed in temperate latitudes of both hemispheres. In the westernmost part of the Mediterranean region (i.e., Iberian Peninsula, Balearic Islands and Northern Morocco) the genus has four species. Two of these, i.e., *E. caninus* (L.) L. and *E. repens* (L.) Gould, are distributed throughout most of Europe and considerable information available concerning their genomic composition supports the inclusion of these species into *Elymus s.s.* (Redinbaugh & *al.*, 2000; Ørgaard & Anamthawat-Jónsson, 2001; Mason-Gamer & *al.*, 2002). On the contrary, the other two

species have received very little attention, probably because they have restricted distribution areas. *Elymus marginatus* (H.Lindb.) A Löve endemic of the Maghreb, is distributed mostly in the High, Middle, and Tell Atlas (Morocco and Algeria). It grows in calcareous mountains above 1350 m, in rock fissures and shady places in Moroccan cedar [*Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carriere] and/or fir forests [*Abies marocana* Trab. in Morocco and *A. numidica* de Lannoy ex Carriere in Algeria]. Two subspecies have been recognized (Valdés & Scholz, 2006); they are the type subspecies (analyzed in this study) and the subsp. *kabylicus* (Maire & Weiller) Valdés & H.Scholz. *Elymus marginatus* is therefore almost restricted to ecosystems which are highly sensitive to climate change among other threats (IUCN, 2015). *Elymus hispanicus* (Boiss.) Talavera is endemic to North African and the Iberian Peninsula (Valdés & Scholz, 2009), growing on calcareous soils at 700–1820 m in wet pasturelands and in shady environments within coniferous forests. In the Iberian Peninsula this species is restricted to southern Spain (Talavera, 1986, 1987) and to ecosystems of high ecological value included in the Natura 2000 Network (European Habitat Directive 92/43/CEE) [e.g. Spanish fir forests (*Abies pinsapo* Boiss.)]. In Morocco and Algeria the species has a distribution area and habitat preference similar to that described for *E. marginatus* [Maire, 1955 (sub *Agropyron*); Romero Zarco, 2002]. Most authors assume, based on morphology, that both *E. marginatus* and *E. hispanicus* belong to *Elymus s.s.* (Clayton & al., 2006; Valdés & Scholz, 2009), but no cytogenetic data available allow a definite inclusion into *Elymus s.s.* Although assuming a genomic composition for *E. marginatus* containing the **H** and the **St** genomes, Löve (1984) offered no cytogenetic evidence. Regarding *E. hispanicus*, several authors (Soler & al., 1997; Nieto-Lopez & al., 2000; García & al., 2002) have suggested the **H** and **St** genomes as the most likely genomic combination for the species, based on the molecular similarities with *E. caninus*, but the exact genomic formula has not been experimentally confirmed.

The genus *Pseudoroegneria* [type species *Ps. strigosa* (M.Bieb.) A.Löve genomic compositions based exclusively on the **St** genome (Löve 1980; Wang & *al.*, 1994)] includes ca. 15–20 species (Carlson, 2007) which are closely related to *Elymus s.s.* Excluding the Western North American species *Ps. spicata* (Pursh) A.Löve the remaining species of the genus are distributed mainly in Eurasia at latitudes above 35°N (Gamache & Sun, 2015). As far as is known, *Pseudoroegneria* is absent from the westernmost part of the Mediterranean region. The known westernmost Mediterranean population of the genus appears to correspond to the type species *Ps. strigosa*, which was found by Babalonas & Moustakas (1986) in a serpentine area of Mount Voras (N Greece).

The genomic composition of many species of the Triticeae has been widely investigated to establish generic boundaries within the tribe (International Triticeae Consortium, 2017). Dewey (1984) and Löve (1984, 1986) provided morphological descriptions for the genera in the Triticeae, that would help classify other species not considered by these authors. Since their work, a vast amount of new cytogenetic data has been amassed, new genera have been proposed, and many species have been reclassified (e.g., Yen & *al.*, 2005; Yen & Yang, 2009; Wang & Lu, 2014). As a result, the initial generic descriptions by Dewey (1984) and Löve (1984, 1986) often remain incomplete or controversial. Moreover, few more or less recent studies have focused on morphological traits that characterize the newly established or recircumscribed genera. Thus, at least two challenges remain to be solved by systematists. First, investigations of the genomic composition of all members of the tribe are required. To this end, genomic *in situ* hybridization (GISH) and fluorescent *in situ* hybridization (FISH) are powerful cytogenetic techniques (Schwarzacher, 2003; Silva & Souza, 2013). These methods have been useful to elucidate the genomic composition of many members of the tribe (e.g., *Elymus s.s.*, Ørgaard & Ananthawat-Jónsson, 2001; Yang & *al.*, 2016, 2017; Liu & *al.*, 2017; *Hordelymus* (Jess.)

Harz, Ellneskog-Staam & al., 2006 ; *Psammopyrum* A.Löve Refoufi & al., 2001a, 2001b, Ellneskog-Staam & al., 2001, 2003; *Pseudoroegneria*, Yu & al., 2010a; *Roegneria* K.Koch, Yu & al., 2010b; *Thinopyrum* A.Löve Chen & al., 1998; Refoufi & al., 2001b; Brasileiro-Vidal & al., 2003 ; Liu & al., 2007), of other Poaceae tribes (e.g., *Avena* L., Shelukhina & al., 2007, Badaeva & al., 2010; *Oryza* L., Li & al., 2001), and of genera from other families (e.g., *Salix* L., Barcaccia & al., 2014; *Vigna*, She & al., 2015). Second, updated descriptions of additional characters used in the taxonomy of the Poaceae are needed (e.g., lodicule morphology, leaf-blade anatomy) relative to the genera recognized by the genome based systems of Triticeae classification. The taxonomic value of lodicule morphology is well known (e.g., Jirasek & Jozifiva, 1968; Guedes & Dupuy, 1976), and several examples illustrate this below the genus level within the tribe Triticeae (e.g., *Hordeum*, Baum, 1978; Baum & Bailey, 1984, 1986; *Triticum* L., Kosina, 2011), including *Elymus s.s.* (Baum, 1979). Several authors have also highlighted morphological differences among the lodicules of *Elymus s.s.* and those of closely related genera such as *Pseudoroegneria* (e.g., Barkworth & al., 2007; Watson & al., 1992; International Triticeae Consortium, 2017). However, further studies are needed to test whether the morphological differences found in the lodicules are distinguishing features of each genus. Foliar anatomy, a primary source of taxonomic information in the Poaceae (e.g., Prat, 1932; Metcalfe, 1960), have mostly been made at the family or tribe levels, covering few species within each genus. In *Elymus s.s.*, the foliar anatomy of *E. caninus* and *E. repens* has frequently been analysed, but only a few studies consider other species within this genus and/or other closely related genera (Webb & Almeida, 1990; Szczepaniak, 2009; Mavi & al., 2011; Su & al., 2012). The current absence of anatomical data for several species preclude determining whether the cytogenetically defined genera are anatomically recognizable, as suggested by Jarvie & Barkworth (1992)

and whether the anatomical differences among genera (Watson & *al.*, 1992) are actually distinguishing features.

In this context, we (i) describe the genomic composition of *E. hispanicus* and *E. marginatus* using GISH and FISH techniques, (ii) provide accurate descriptions of the morphology of the lodicules and of the anatomy of the leaf blades for four species of *Elymus s.s.* represented in the westernmost area of the Mediterranean region, and (iii) compare the morphological and anatomical traits of these latter with those of the type species of *Elymus s.s.* and *Pseudoroegneria*. In the light of the original data generated, we combine the information available with the aim of exploring the boundaries between these closely related genera.

2.3. MATERIAL AND METHODS

2.3.1 Plant materials

Fully grown plant specimens and their diaspores (lemma and palea enclosing a caryopsis) were collected from Spanish and Moroccan populations from 2010 to 2014 (Data S1). Nine populations of *Elymus hispanicus* and seven populations of *E. marginatus* were cytogenetically analysed. The same populations of both species in addition to eight populations of *E. caninus* and eight populations of *E. repens* were analysed in studies concerning lodicule morphology and foliar anatomy of the leaf blades. The vouchers corresponding to the wild specimens are deposited in the herbarium of the University of Salamanca, Spain (SALA, acronym according to Thiers, 2018). Morphological traits were compared to those of the type species of *Elymus s.s.* and *Pseudoroegneria*, analysing four voucher specimens from the herbarium B (acronym according to Thiers, 2018) of *E. sibiricus* (B100205232, B100473864, B100525806 and B100525809) and one of *Ps. strigosa* (B100673613, see Babalonas & Moustakas, 1986).

2.3.2 Chromosome counts and *in situ* hybridization experiments (GISH/FISH)

Diaspores of both *E. hispanicus* and *E. marginatus* were preserved with silica-gel at 4 °C prior to germination. Diaspores were cultivated with soil in a growth room at 21–26 °C and 16 h daylight. Vouchers corresponding to the cultivated specimens were deposited at the School of Engineering and Natural Sciences, University of Iceland (Reykjavik, Iceland). Collected root tips were pre-treated in ice-water at 4 °C for 24 h (the optimal duration for synchronising the mitosis) and stored in fixative (1:3 glacial acetic acid and absolute ethanol) at 0 °C or below. Chromosome preparations were made by enzymatic squash method following Schwarzacher & Leitch (1994). The best preparations (14 corresponding to *E. hispanicus* and 14 to *E. marginatus*) were selected.

GISH experiments were conducted following Anamthawat-Jónsson & *al.* (1990) and Anamthawat-Jónsson & Reader (1995). Total genomic DNA from the diploid species *Hordeum brachyantherum* Nevski (**H** genome) and *Ps. strigosa* (**St** genome) were used as GISH probes (Table 1). FISH experiments were made following Anamthawat-Jónsson & *al.* (1996, 2009). The isolated cloned ribosomal sequences pTa71 and pTa794 from *Triticum aestivum* L. were used as FISH probes; the former contains the repeat unit of 18S-5.8S-26S rDNA (Gerlach & Bedbrook, 1979) and the latter contains a 410 bp BamHI fragment of the 5S rDNA (Gerlach & Dyer, 1980). Both FISH and GISH probes, were labelled with Spectrum Red dUTP (Vysis Inc., IL, U.S.A.) and Fluorescein-11-dUTP (Enzo-Roche, Mannheim, Germany) by nick translation. The hybridization mixture (20 mL) contained 20% dextran sulfate, 50% formamide, 0.5% SDS, 2x SSC and 50–100 ng of each labelled probe. In GISH experiments, the **H**-probe and the **St**-probe were tested individually or

Table 1 Total genomic DNA used as probes in GISH experiments

| Species | Genome constitution | Accession No. | Origin |
|---|---------------------|-------------------|------------------------|
| <i>Hordeum brachyantherum</i> Nevski | $2n = 2x = 14$ | H H 2084 H | California, USA Altai, |
| <i>Pseudoroegneria strigosa</i> (M.Bieb.) A.Löve | $2n = 2x = 14$ | St 10130 | Russia |

simultaneously and the hybridization mixture contained additionally highly concentrated (ca. 0.5 mg/mL) unlabelled blocking DNA from *Triticum aestivum* ‘Chinese Spring’ or *T. aestivum* ‘Sicco’. It provided between 1:5 and 1:10 probe to block ratio. Thus, the resulting hybridization signal was essentially species- or genomespecific due to the blocking of common sequences across Triticeae genomes (Anamthawat-Jónsson & *al.*, 1990) and shared sequences between the simultaneously labelled probe species (Anamthawat-Jónsson & Reader, 1995). The percentage of formamide was increased in some experiments from 50% to 60% to provide a 90% hybridization stringency. In FISH experiments, the clones pTa71 and pTa794 were tested simultaneously in the absence of unlabelled blocking DNA. Combined denaturations of chromosomes and probes (GISH or FISH probes) were carried out at 88 °C for 10 min in PTC-100 Programmable Thermocycler with a heating block for 16 slides (MJ Research Inc., U.S.A.) with a simulated slide-control function. For localization of the ribosomal sequences, preparations which were previously run in GISH experiments were re-probed under the same denaturation conditions in FISH experiments after re-fixation and dehydration with absolute ethanol. Finally, preparations were counterstained with 4, 6-diamidino-2-phenylindole (DAPI) and mounted in antifade Citifluor AF1 (Citifluor Ltd., UK). Microscopic examination was performed in epifluorescence microscope Nikon Eclipse E800 using the following Nikon filtersets: UV-2A for DAPI, B-2A for green fluorescence, G-2A for red fluorescence, Double-band F-R and Triple-band D-F-T filter sets. The images at 1000× magnification were captured with Nikon Digital Camera DXM1200F.

The cytogenetic decisions on genome identity were based on GISH probe specificity, signal strength and pattern of hybridization. Thus, genome assignment was given to the type of probe that best hybridized the target chromosomes—that is, the one that produces high signal intensity and uniform pattern of hybridization over the entire chromosome length or most of it, except, of course, at the centromeres, nucleolar organizer regions (NORs) and true telomeres, as these repeats are highly conserved and therefore blocked.

Karyotypes and idiograms were prepared using the best metaphases found. Homologous chromosomes were paired based on chromosome morphology, hybridization signal, and measuring arm-length ratios using the software Nuc Type 1.5. 2.3 Lodicule morphology and foliar anatomy.

2.3.3 Lodicule morphology and foliar anatomy)

Well-developed spikelets in bloom or fructified spikelets were selected from the medium level of a spike and boiled in distilled water until hydration. The lodicules of the middle floret of each spikelet were removed and mounted in distilled water until examination. For foliar anatomy, the second leaf of the sterile basal shoots were selected and the leaf blades were also boiled in distilled water until hydration. Foliar samples were kept in 50% lactic acid for 5 min at room temperature to harden and clarify tissues. Cross sections were hand cut with a razor blade 1 cm above the ligule. The abaxial epidermis from the lowest quarter of the leaf blades were isolated following Lopez & Devesa (1991). The method consists mainly of scraping the remaining tissues with a lancet while the sample is moistened in a tempered mixture of water and lactic acid. The cross sections and abaxial epidermises were mounted in 50% lactic acid for a final rinse.

Preparations of lodicules, cross sections, and abaxial epidermises were examined with Nikon Optiphot Polarized Light Microscope. The images at 75× magnification were

captured with a Leica DFC290 microscope. Image processing and measurements were made with the Leica Application Suite Program V3.3.0. Finally, images were artificially coloured with HDR (high dynamic range) tones using Adobe Photoshop (version 13.0).

The nomenclature proposed by Kosina (2011) was followed to name the different parts of lodicules. The terminology of Ellis (1976) was followed to name the anatomical characters in cross section. The terminology of Prat (1932) was followed to name the epidermal cell types.

2.4. RESULTS

2.4.1 Chromosome counts and in situ hybridization experiments (GISH/FISH)

The cytogenetic experiments revealed that *Elymus hispanicus* is an octoploid species with an allopolyploid composition based on the **H** and the **St** genomes: $2n = 8x = 56$; **HStStSt** (Figs. 1, 2). On the other hand, *E. marginatus* is a tetraploid species with an autopolyploid constitution based on the **St** genome: $2n = 4x = 28$; **StSt** (Figs. 3, 4). In both cases the findings are supported consistently by all the samples studied (Data S1).

Elymus hispanicus: The 56 chromosomes showed affinities different from both the **H**- and the **St**-probes. In all the experiments, whether testing the two probes together (e.g., Figs. 1A, 1B), individually (e.g., Fig. 1C), or even under more stringent conditions, different groups of chromosomes were distinguishable. One group of 14 chromosomes showed a clear, uniform hybridization with the **H**-probe, but a significantly less distinct hybridization signal was found using the **St**-probe. This diploid subset was therefore identified as an **H** genome (Fig. 2).

On the other hand, the remaining 42 of 56 chromosomes hybridized more clearly with the **St**-probe than with the **H**-probe (Fig. 1B). In this case, two subsets of chromosomes

were further distinguishable (Figs. 1A, 2). One group of ca. 28-30 of 42 chromosomes (different recounts were made even from metaphasic nuclei of the same preparation) hybridized chiefly with the St-probe and weakly with the H-probe; the signal of this latter probe was particularly concentrated in the subtelomeric regions and absent towards the centromeric regions of these chromosomes (Fig. 1C). The remaining 12-14 of 42

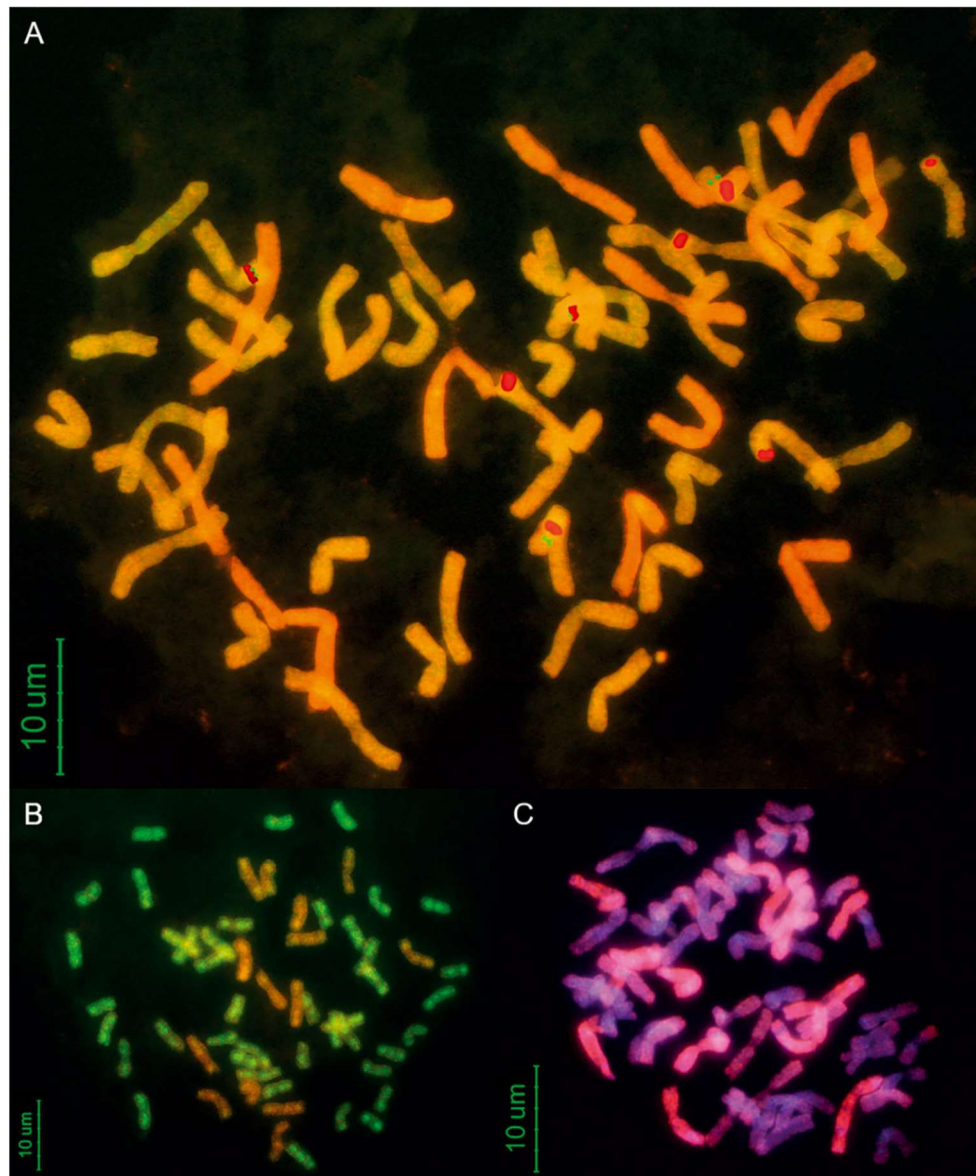


Fig. 1. *In situ* hybridization experiments on mitotic metaphases of the alloctoploid *Elymus hispanicus*. 1000× magnification. **A**, GISH with spectrum red-labelled H-probe (red) and fluorescein-labelled St-probe (green) blocking with *Triticum aestivum* 'Sicco' and FISH re-probing (image overlapped) with fluorescein-labelled pTa794 probe (green) and spectrum red-labelled pTa71 probe (red). Ribosomal clones are located in 4 St chromosome pairs. **B**, GISH with spectrum red-labelled H-probe (red) and fluorescein-labelled St-probe (green) blocking with *T. aestivum* 'Sicco'. Fourteen chromosomes hybridize with the H-probe and 42 chromosomes hybridize mainly with the St-probe. **C**, GISH with spectrum red-labelled H-probe (red) blocking with *T. aestivum* 'Chinese Spring' and counterstained with DAPI. The H-probe signal is dense over 14 chromosomes. The remaining 42 show weaker affinities with the H-probe being the signal uniformly distributed or absent in the centromeric regions.

chromosomes hybridized similarly with both probes but the signal of the **St**-probe was a slightly stronger than that of the **H**-probe (Figs. 1A, 1B). Moreover, the signal of the **H**-probe was rather less intense than that detected over the chromosomes identified as an **H** genome (Fig. 1C). Despite the different affinity to the two probes, the elaboration of karyotypes indicated that these latter 12–14 chromosomes were homologous to some of the remaining 28–30 of 42 chromosomes (e.g., see colour differences between paired chromosomes in Fig. 2).



Fig. 2. Karyotype and ideogram of *Elymus hispanicus*. Genomic composition based on combination of one **H** genome (red) and three **St** genomes (green). The location of the ribosomal clones as tandem repeat sequences is represented with green (pTa 794) and red (pTa71) lines. The mean arm: ratio value is indicated below each chromosome pair.

Therefore, these 42 of 56 chromosomes were identified as three **St** genomes. Regarding ribosomal DNA genes, the clones pTa71 and pTa794 were detected in 4 **St** chromosome pairs but were absent at the **H** genome (Figs. 1A, 2). Two of these chromosome pairs (2**St**1 and 6**St**3) showed a band in the middle of the short arms where the two clones came together as tandem repeat sequences. Next to this band and closer to the telomeres, another band was also detected with the clone pTa794 having the same organization. The other 2 chromosome pairs (2**St**3 and 3**St**3) had a single subtelomeric band where the two clones were came together equally as tandemrepeat sequences.

Elymus marginatus: The 28 chromosomes hybridized with both the **St**- and the **H**-probes (Fig. 3). Each of these probes registered the same hybridization pattern across all experiments (probes tested individually, together or under more stringent conditions). The **St**-probe displayed a dense and spotty signal throughout the 28 chromosomes that was slightly less concentrated near the centromeres (Figs. 3B, 3 D). The **H**-probe also hybridized more or less with all the species with an autopolyploid constitution based on the **St** genome: $2n = 4x = 28$; **StSt** (Figs. 3, 4). In both cases the findings are supported consistently by all the samples studied (Data S1).

Concerning the ribosomal DNA genes (Figs. 3D, 4) both clones, pTa71 and pTa794 were located as tandem repeat sequences in 3 **St** chromosome pairs (1**St**2, 3**St**2 and 6**St**2). Both clones were placed together, forming a single band in the subtelomeric region of the short arms. Moreover, 2 of these pairs (1**St**2 and 6**St**2) also displayed a band of pTa71 located next to the aforementioned bands but closer to the centromeres and finally, one of these two chromosome pairs (1**St**2) also showed a pTa794 band sited at the subtelomeric region of the long arms.

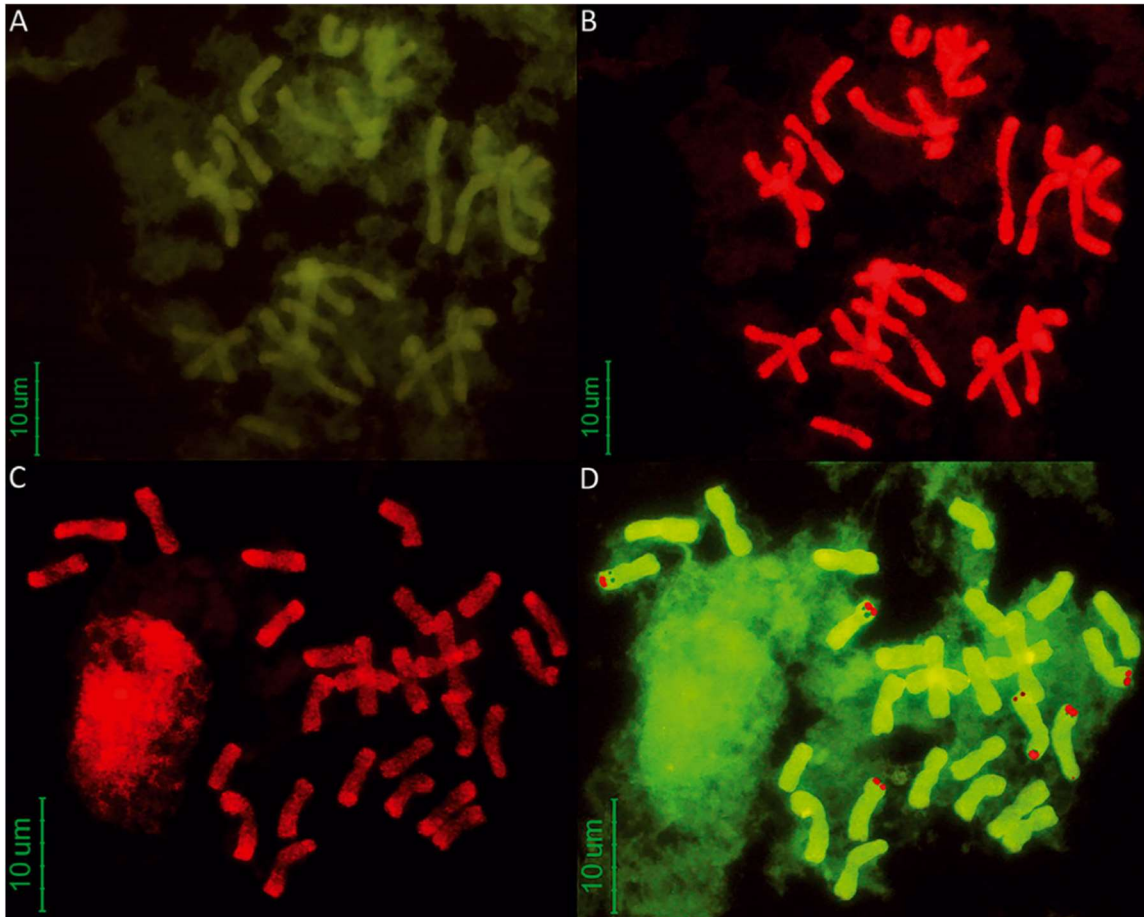


Fig. 3. *In situ* hybridization experiments on mitotic metaphases of the autotetraploid *Elymus marginatus* blocking with *Triticum aestivum* ‘Sicco’. 1000× magnification. **A**, GISH with fluorescein-labelled **H**-probe (green). The hybridization signal of the **H**- probe can hardly be distinguished. **B**, The same metaphase than **A** but GISH with spectrum red-labelled **St**-probe (red). The **St**- probe shows a dense spotty pattern of hybridization in every chromosome. **C**, GISH with spectrum red-labelled **H**-probe (red). The hybridization signal of the **H**-probe is weakly reported in many subtelomeric regions. **D**, The same metaphase than **C** but GISH with fluorescein-labelled **St**-probe (green) and FISH reprobings (image overlapped) with fluorescein-labelled pTa794 probe (green) and spectrum red-labelled pTa71 probe (red). All chromosomes show a dense spotty pattern of hybridization with the **St**-probe, and the ribosomal clones are located as a tandem repeat sequences in 3 chromosome pairs.

2.4.2 Lodicule morphology

The morphological characteristics evaluated from the lodicules are summarized in the first column of Table 2. These characteristics showed no clear distinguishing features of *E. hispanicus* in comparison with the type species studied (*E. sibiricus* and *Ps. strigosa*), or with *E. caninus* and *E. repens* (Fig. 5). The lodicules of *E. hispanicus* were quite similar among the populations studied (Data S1). The shapes were rather triangular or slightly rhomboid, because the inner side of the main lobe was quite straight over most of its length, whereas the lateral lobe was underdeveloped and the sinus was hardly distinguishable (Fig.

Table 2 Morphological characteristics of the lodicules

| | <i>E. sib.</i> | <i>E. can.</i> | <i>E. hisp.</i> | <i>E. rep.</i> | <i>E. marg.</i> | <i>Ps. str.</i> |
|------------------------------|------------------------------|---|---|---|---|---|
| Shape | Triangular or rhomboid | Triangular or rhomboid | Rather triangular or slightly rhomboid | Triangular or rhomboid | Ovate-lanceolate | Triangular or rhomboid |
| Main lobe | Apex | Acute or narrowly truncated | Acute or narrowly truncated | Acute or narrowly truncated | Acute or narrowly truncated | Narrowly truncated |
| | Inner side | Glabrous or ciliated in the upper half | Ciliated in the upper half | Ciliated in the upper half or further than the upper half | Ciliated in the upper half or further than the upper half | Ciliated in the upper half or further than the upper half |
| Lateral lobe | Outer side | Attenuated from the lower 1/2 – 2/3 of the length to the apex | Attenuated from the lower 2/3 – 3/4 of the length to the apex | Attenuated from the lower 1/2 – 2/3 of the length to the apex | Attenuated from the lower 1/2 – 2/3 of the length to the apex | Attenuated from the lower 1/2 – 2/3 of the length to the apex |
| | Surface | Straight to concave | Straight to concave | Straight to concave | Straight to concave | Straight to concave |
| Sinus | Growth | Glabrous or locally ciliated | Glabrous or locally ciliated | Glabrous or locally ciliated | Entirely ciliated | Locally ciliated |
| | Maximum width | Inconspicuous or conspicuous | Inconspicuous or conspicuous | Inconspicuous or conspicuous | Absent, very rarely inconspicuous | Conspicuous |
| Cushion | Surface | Under- or well-developed | Under- or well-developed | Under- or well-developed | Absent, very rarely rudimentary | Well-developed |
| | Base | Near the apex of the cushion or above | Near the apex of the cushion or above | Near the apex of the cushion or above | Near the apex of the cushion or above | Near the apex of the cushion or above |
| Apex or 3 rd lobe | Relative size | Glabrous | Glabrous | Glabrous | Glabrous | Glabrous |
| | Apex or 3 rd lobe | Rounded | Rounded | Rounded | Attenuated | Attenuated |
| | | Shorter than half of the lodicule | Shorter than half of the lodicule | Shorter than half of the lodicule | Shorter than half of the lodicule | Shorter than half of the lodicule |
| | | Ciliated | Ciliated | Ciliated | Ciliated | Ciliated |

Abbreviations: *E. can.*, *Elymus caninus*; *E. hisp.*, *E. hispanicus*; *E. marg.*, *E. marginatus*; *E. rep.*, *E. repens*; *E. sib.*, *E. sibiricus*; *Ps. str.*, *Pseudoroegneria strigosa*.

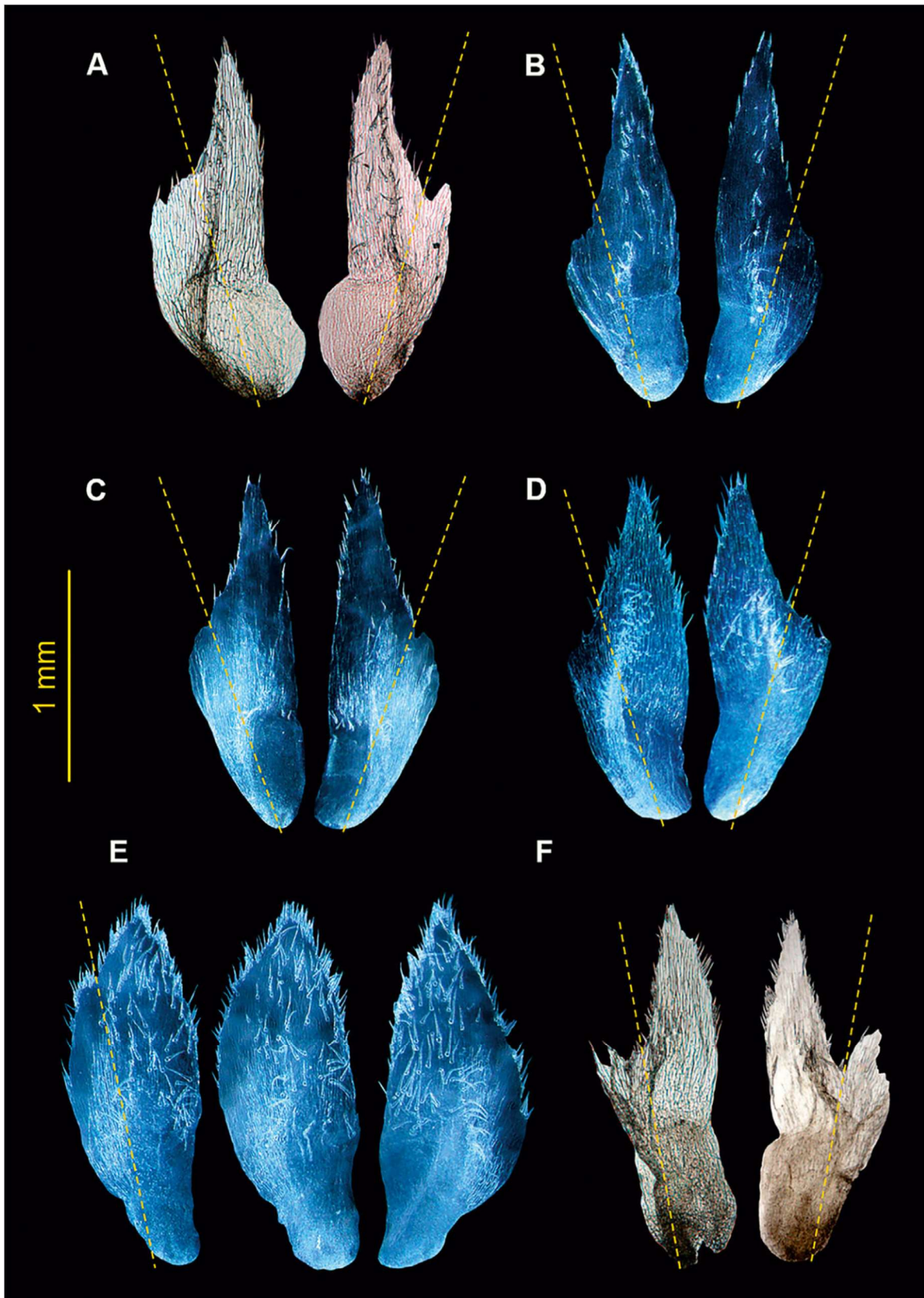


Fig. 5. Lodicules of the species studied. The imaginary line between the main lobe and the lateral lobe is represented with a dashed line. **A,** *Elymus sibiricus*. **B,** *E. caninus*. **C,** *E. hispanicus*. **D,** *E. repens*. **E,** *E. marginatus*. **F,** *Pseudoroegneria strigosa*.

5C). However, the lodicules of *E. sibiricus* (Fig. 5A), *E. caninus* (5B) and *E. repens* (Fig. 5D) showed (within species) comparatively higher interpopulational variability and therefore the morphological features referred to the lodicules that frequently overlapped with those of *E. hispanicus* (Table 2).

By contrast, the lodicules of *E. marginatus* differed clearly from those of the remaining species studied by some morphological traits (Table 2; Fig. 5E). In this species, the lodicules were ovate-lanceolate shaped, so that the upper half of the outer side was gradually narrowed from the broader part to the apex and the edge was convex or somewhat straight, rarely concave. Meanwhile, the lodicules of *E. sibiricus*, *E. caninus*, *E. hispanicus*, *E. repens* and *Ps. strigosa* were triangular or rhomboid shaped so that the upper half of the outer side narrowed more abruptly and the edge was concave or somewhat straight (Figs. 5A–5D, 5F).

Moreover, the absence of a lateral lobe was common in all the samples of *E. marginatus* (Data S1). Rarely, some lodicules developed a rudimentary lateral lobe (Fig. 5E) preserving the shape ovate-lanceolate (even within one individual both alternatives proved possible). Conversely, all lodicules presented a lateral lobe in the remaining five species studied (Figs. 5A–5D, 5F). Although its development was variable, the triangular or rhomboid shape was found in all cases even when the lateral lobe was not prominent and the sinus was hardly distinguishable (e.g., *E. hispanicus* in Fig. 5D).

In addition, all the samples of *E. marginatus* were characterized by the entirely ciliated surface of the main lobe (Fig. 5E), whereas in the remaining species studied, the surface of the main lobe was glabrous or locally ciliated (near the apex of the cushion or near the third lobe when the latter was present, Table 2; Figs. 5A–5D, 5 F).

Notably, *E. marginatus* shared with *Ps. strigosa* the attenuated shape of the lateral lobe at the base, so that it widens from a region located above the base of the cushion (Figs. 5E, 5F). By contrast, the type species of *Elymus*, *E. sibiricus*, and also *E. caninus*, *E. hispanicus* and *E. repens* showed a rounded shape of the lateral lobe towards the base—that is, the lateral lobe widens immediately from the base of the cushion (Figs. 5A–5 D).

2.4.3 Foliar anatomy

The analysis of foliar anatomy showed the following common characteristics among the species studied: cross section (Figs. 6, 7) wide V-shaped with arms straight and slightly asymmetrical (one arm slightly longer), 1st-order (or median rib) and 2nd-order ribs similar sized with vascular bundles associated to sclerenchyma girders and 3rd-order ribs slightly less prominent than those of 2nd-order, mesophyll poorly differentiated, vascular bundles with an incomplete outer sheath and a complete mestome, 1st-order vascular bundle solitary in the midrib or more often accompanied by one or two vascular bundles of lower order (3rd or 4th order), and end of the arms with small, triangular shaped and isolated islet of sclerenchyma; abaxial epidermises (Fig. 8) with costal and intercostal zones distinguishables, cell types poorly differentiated, and absence of P elements.

Other anatomical traits in the cross sections clearly differentiated the two type species studied (Table 3). In the case of *E. sibiricus*, the largest adaxial ribs were mostly rounded and some of them trapezoidal, in both cases with girders I-shaped; the furrows were wide and covered by superficial linear groups of buliform cells (Fig. 6A). The same morphological traits were also observed in *E. caninus*, *E. hispanicus*, and *E. repens*; in the latter two, buliform cell groups were sometimes slightly sunken (Figs. 6B–6D). On the other hand, *Ps. strigosa* had the largest adaxial ribs, square shaped with girders more or less T-shaped, and narrow furrows that showed fan groups of buliform cells slightly sunken at the bottom (Fig.

Table 3 Anatomical characteristics of the representative species of *Elymus* s.s. in the study area plus the type species *E. sibiricus* and *Pseudomegleria strigosa*

| Characters | | <i>E. sib.</i> | <i>E. can.</i> | <i>E. hisp.</i> | <i>E. rep.</i> | <i>E. marg.</i> | <i>Ps. str.</i> |
|------------------|-----------------------------|----------------------------------|----------------------------------|--|--|--|--|
| CROSS SECTION | Ribs | Mostly rounded, some trapezoidal | Mostly rounded, some trapezoidal | Mostly rounded, some trapezoidal | Mostly rounded, some trapezoidal | Square | Square |
| | ad. largest | Mostly rounded, some trapezoidal | Mostly rounded, some trapezoidal | Mostly rounded, some trapezoidal | Mostly rounded, some trapezoidal | Trapezoidal | Triangular or rounded |
| | ad. shortest | Rounded | Rounded | Rounded | Rounded | | |
| | ab. largest | Prominent | Prominent | Slightly prominent or inconspicuous | Slightly prominent | Slightly prominent | Slightly prominent |
| Furrows | Location | Wide | Wide | Wide | Wide | Narrow | Narrow |
| | Shape of the groups | Covering the furrows | Covering the furrows | Covering the furrows | Covering the furrows | At the bottom of the furrows | At the bottom of the furrows |
| Vascular bundles | 3rd order | Linear, superficial | Linear, superficial | Linear, superficial or slightly sunken | Linear, superficial or slightly sunken | Fan; slightly sunken | Fan; slightly sunken |
| | 4th order | Sch. girders I-shaped | Sch. girders I-shaped | Sch. girders I-shaped | Sch. girders I-shaped | Sch. girders I-or T-shaped | Sch. girders T-shaped or ab. sch. pillars plus ad. sch. islets |
| MCZ | Under furrows or tiny bumps | Free | On ribs | Under furrows or tiny bumps | Under furrows | On ribs | Under furrows or tiny bumps |
| | Free | Free | Sch. girders I-shaped | Free | Free | Sch. girders I-shaped or ab. sch. pillars plus ad. sch. islets | Free or ab. sch. pillars plus ad. sch. islets |
| MIZ | L | L2-3 | L2-3 | L2-3 | L2-3 | L2-3 | L2-3 |
| | Z | Z* | Z* | Z | Z* | Z | Z |
| Z+S | Infrequent | Infrequent | Frequent | Infrequent | Frequent | Infrequent | Infrequent |
| | Absent | Absent | Absent | Absent | Absent | Abundant | Abundant |
| P0 | Abundant | Abundant | Frequent | Frequent | Absent | Frequent | Well-developed |
| | L2 | L2 | L2 | L2-3 | L2 or L2-3 | Absent | Frequent |
| P1 | Absent | Absent | Z* | Z | Z* | L2-3 | L2-3 |
| | Infrequent | Infrequent | Frequent | Infrequent | Frequent | Infrequent | Infrequent |
| Stomata | Abundant | Abundant | Frequent | Infrequent | Infrequent | Abundant | Abundant |
| | Xi | Xi | Xi | Mostly Xi, some X | Mostly Xi, some X | Absent | Absent |

ab., abaxial; ad., adaxial; *E. can.*, *Elymus caninus*; *E. hisp.*, *E. hispanicus*; *E. marg.*, *E. marginatus*; *E. rep.*, *E. repens*; *E. sib.*, *E. sibiricus*; *MCZ*, Medial Costal Zones; *MIZ*, Medial Intercostal Zones; *Ps. str.*, *Ps. strigosa*; *sch.*, sclerenchyma.
 Footnote symbols: L (L2, L2-3), long cells; P (P0, P1, P2), exodermal elements; S, siliceous cells; Z, rectangular corky cells; Z*, square corky cells; X, stomata dome-shaped; Xi, stomata with parallel sides; +, associated with.

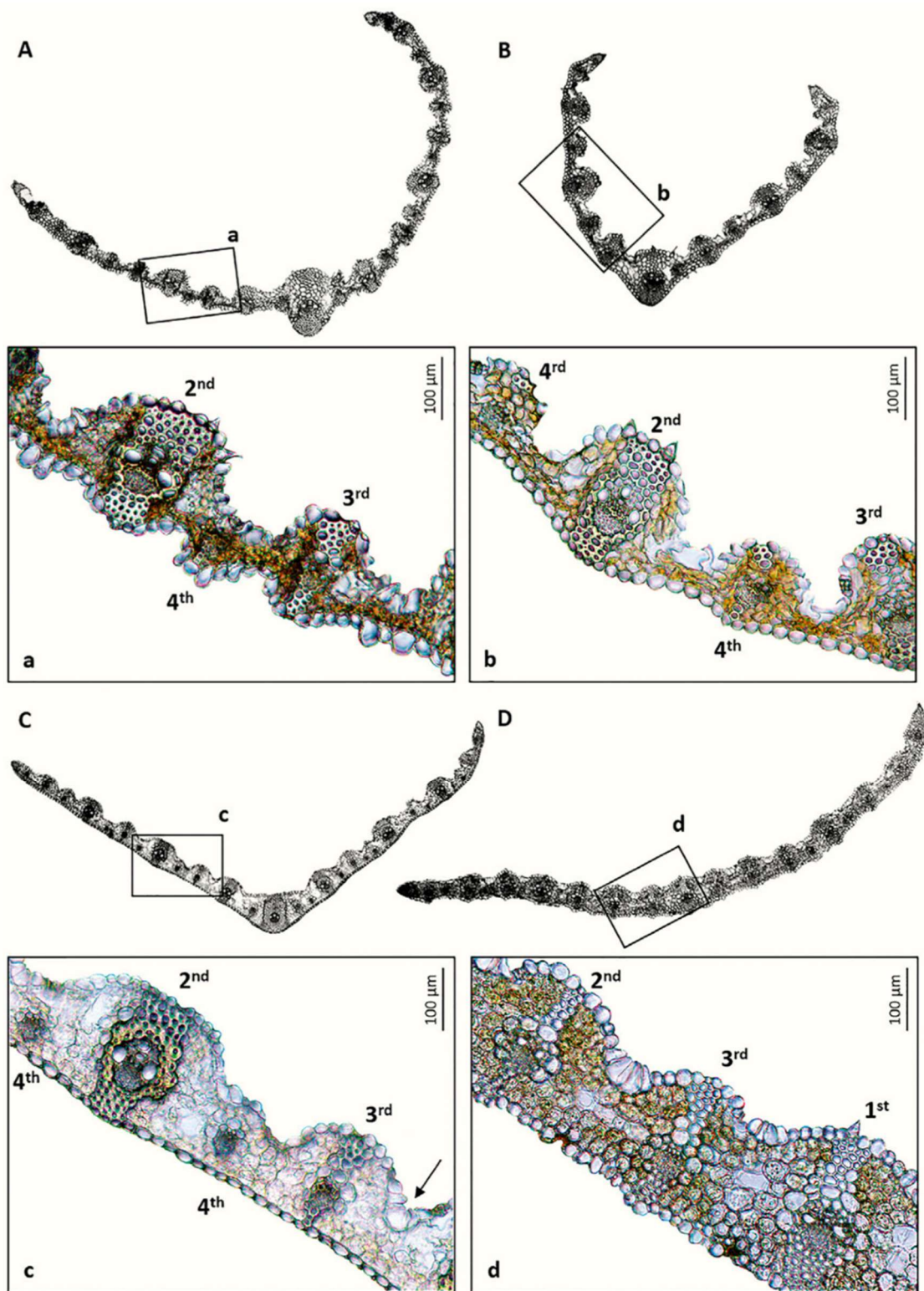
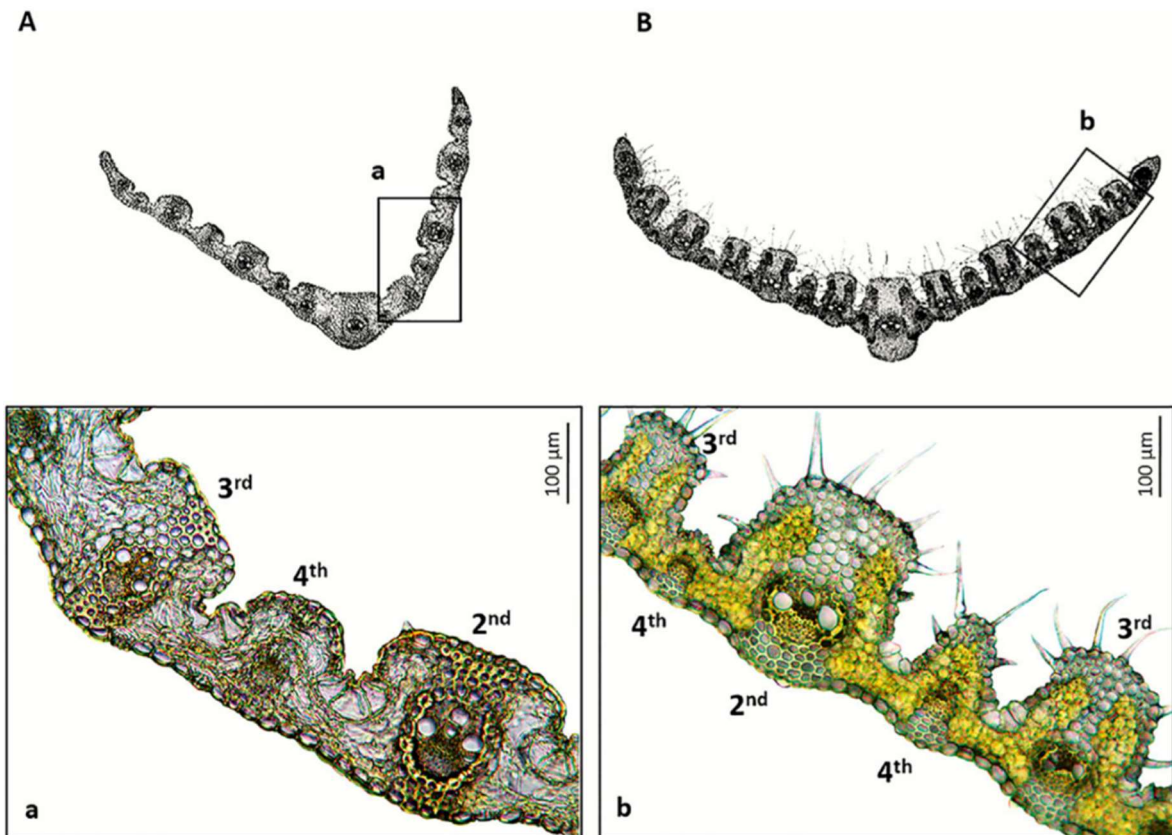


Fig. 6. Cross sections of the leaf blades (part 1). **A**, *Elymus sibiricus*. **B**, *E. caninus*. **C**, *E. hispanicus*. **D**, *E. repens*. The amplified details of the four species (a–d) show the presence of largest adaxial ribs mostly rounded, sometimes some trapezoidal. The buliform cells are organized in superficial linear groups covering the furrows, sometimes slightly sunken (e.g., see the arrow in c). The order number of each vascular bundle is indicated.

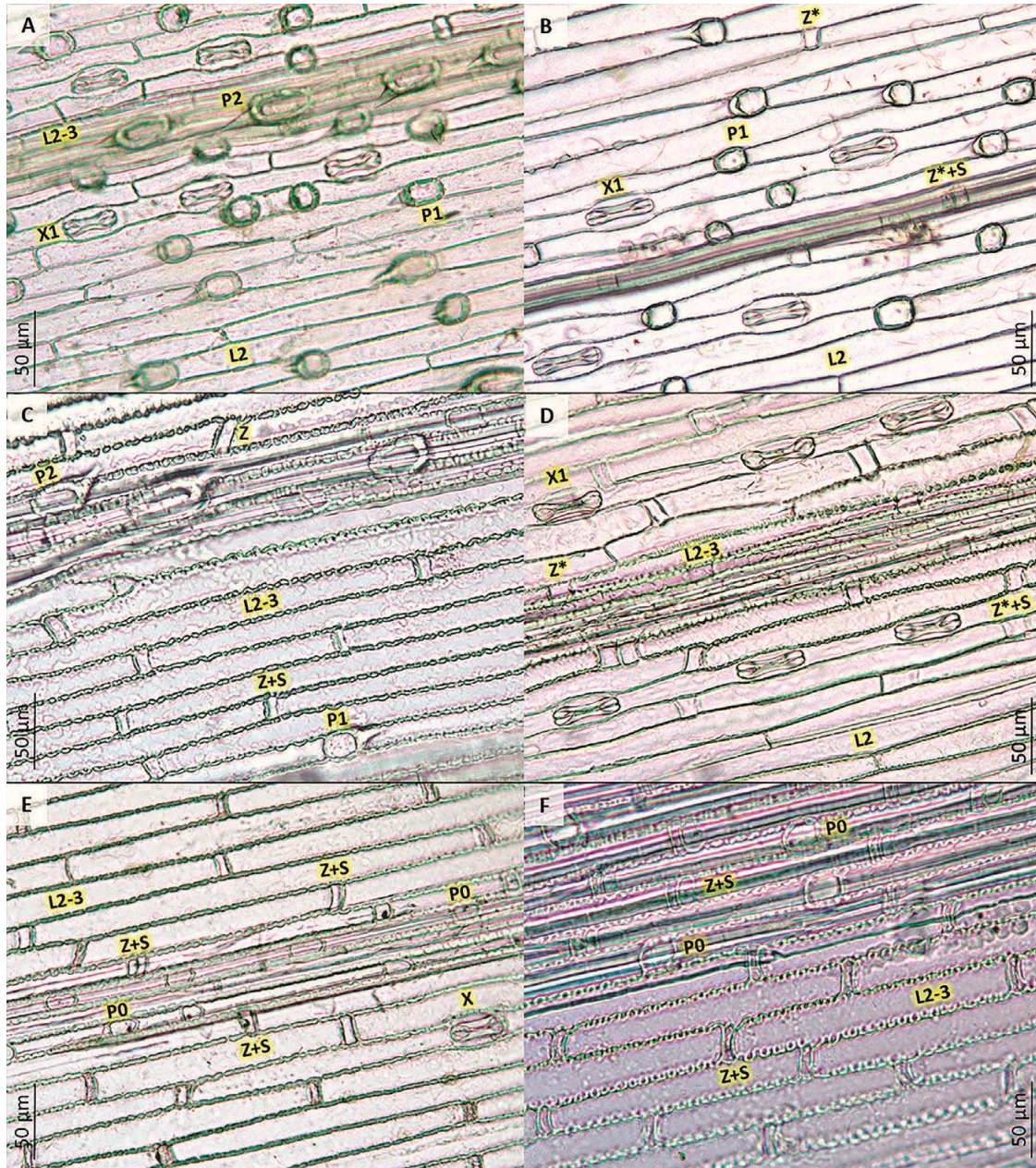
Fig. 7. Cross sections of the leaf blades (part 2). **A**, *Elymus marginatus*. **B**, *Pseudoroegneria strigosa*. The amplified details of the two species (a, b) show the presence of largest adaxial ribs to be square and shortest adaxial ribs triangular or rounded (a) or trapezoidal (b). The buliform cells of the two species are organized in fan-shaped groups sunken in the bottom of the furrows. The order number of each vascular bundle is indicated.



7B). Quite similar characteristics were also noted in *E. marginatus* but the largest adaxial ribs had girders I- or slightly T-shaped (Fig. 7 A).

Both type species also showed distinguishing features relative to the abaxial epidermis (Fig. 8). Thus, *E. sibiricus* had long type-L2 cells in the medial intercostal zones, lacked P0 elements in the medial costal zones, and had type Z corky cells (Fig. 8A). By contrast, *Ps. strigosa* had long type-L2-3 cells in the medial intercostal zones, P0 elements in the medial costal zones, type Z corky cells (Fig. 8F). In *E. caninus*, the abaxial epidermis was quite similar to that of *E. sibiricus* so that no clear differences between the two species were detected except for the relative abundance of the different epidermal cell types (Fig. 8B). The abaxial epidermis of *E. repens* (Fig. 8D) was also quite similar to that of *E. sibiricus*;

Fig. 8. Abaxial epidermises of the leaf blades. **A,** *Elymus sibiricus*. **B,** *E. caninus*. **C,** *E. hispanicus*. **D,** *E. repens*. **E,** *E. marginatus*. **F,** *Pseudoroegneria strigosa*. Symbols: L (L2, L2-3), long cells; P (P0, P1, P2), exodermal elements; S, siliceous cells; Z, rectangular corky cells; Z, square corky cells; X, stomata dome-shaped; X1, stomata with parallel sides; +, associated with.



in some samples, long cells type L2-3 were visible in the medial intercostal zones. *Elymus hispanicus* (Fig. 8C) and *E. marginatus* (Fig. 8E), on the other hand, bore L2-3 in all samples. This, plus the presence of type Z corky cells, made the abaxial epidermis of both species similar to that of *Ps. strigosa*. This similarity was especially noteworthy in the case of *E. marginatus* due to the additional presence of P0 elements at the medial costal zones (Fig. 8E).

2.5. DISCUSSION

2.5.1 Cytogenetic data support the inclusion of *Elymus hispanicus* in *Elymus s.s.*

Because *E. hispanicus* is a wild relative of some crop cereals, several studies have focused on the genetic diversity of the species (Soler & al., 1997; Nieto-Lopez & al., 2000; García & al., 2002). Based on similarities with *E. caninus* relative to polymorphisms of Random Amplification of Polymorphic DNA (RAPDs), Sequence-Tagged Sites (STSs), and endosperm proteins, these authors have suggested that *E. hispanicus* probably combines the H and the St genomes. The cytogenetic evidence provided here (Figs. 1,2) corroborates this hypothesis. Surprisingly, *E. hispanicus* has been reported to be tetraploid (Soler & al., 1997) and/or hexaploid (Nieto-Lopez & al., 2000; García & al., 2002), whereas all samples examined in the present study were found to be octoploid (Data S1; Figs. 1, 2). Considering this discrepancy, we attempted to review the samples used in these previous studies, but unfortunately they are no longer available at the Spanish institution where the samples were deposited (INIA). Nevertheless, Dr. Björn Salomon and Dr. Roland von Bothmer had raised plants corresponding to two of these accessions (C. Soler 475: H3959 and C. Soler 485: H3960) and they confirmed that both samples were undoubtedly octoploid (Roland von Bothmer, personal communication). Therefore, the tetraploid and hexaploid chromosome numbers might be questionable.

The hybridization patterns of the assayed GISH probes (Table 1) support a genomic composition represented by the formula $2n = 8x = 56$, **HStStSt** (Figs. 1, 2). Thus, *E. hispanicus* fits into *Elymus s.s.* according to the established genomic system for the infratribal classification of the Triticeae (Wang & al., 1994). This is additionally supported by our FISH results (Figs. 1C, 2). The presence of the ribosomal DNA genes in the **St** genomes and the absence at the **H** genome have been reported for many other members of the genus such as *E. scabrifolius* (Döll) J.H.Hunz., *E. caninus*, and *E. repens* (Ørgaard &

Anamthawat-Jónsson, 2001; Mahelka & Kopecky, 2010; Tomas & *al.*, 2012). This has previously been explained as a product of a loss of rDNA loci activity in the **H** genome (Dubcovsky & *al.*, 1992; Linde-Laursen & *al.*, 1992) during the evolutionary history of *Elymus s.s.*

2.5.2 Weak hybridization observed between St chromosomes and the H probe in *E. hispanicus*

The distinction between the **H** and the **St** genomes was slightly blurred in *E. hispanicus* even under the most stringent hybridization conditions (Fig. 1A). The **St** chromosomes showed some affinity with the assayed **H**-probe (Fig. 1C). Ellneskog-Staam & *al.* (2006) observed that an **H**-probe undertaken with the same accession as that used by us (Table 1) also reported weak hybridization with DNA target of *Ps. strigosa* (with a relative hybridization intensity value of 1 scored from 0 to 5). This finding indicates that the assayed **H**-probe is able to hybridize weakly with the **St** genome even in the absence of the **H** genome. Therefore, in the particular case of *E. hispanicus*, the positive weak hybridization of the assayed **H**-probe over the **St** chromosomes is probably caused by the **H**-probe used, which may preclude a clearer distinction between the two genomes (Figs. 1A, 2). Therefore, when both the **H**- and the **St**-probes are tested together, the former may interfere in the hybridization of the latter with the **St** chromosomes (Figs. 1A–1C, 2). This may explain the different hybridization pattern observed between homologous chromosomes belonging to the same pair (e.g., see colour differences in 4St1, 2St2 or 6St3; Fig. 2).

2.5.3 *Elymus marginatus* belongs to *Pseudoroegneria*, based on cytogenetic, macromorphological, and anatomical data

Löve (1984) assumed that *E. marginatus* would have a heterogenomic constitution based on the **H** and the **St** genomes. However, the cytogenetic evidence reported here (Figs.

3, 4) demonstrate a homogenomic composition based on two **St** genomes ($2n = 4x = 28$; **StSt**). Therefore, according to the cytogenetic-based taxonomic criterion, the species should be included into the genus *Pseudoroegneria*.

The **St** is the most widespread genome in the Triticeae (International Triticeae Consortium, 2017). Different modified versions are involved in the genomic composition of *Pseudoroegneria* and several other genera including *Elymus s.s.* (Stebbins & Punn, 1953; Dewey, 1970, 1974, 1982, 1984; Löve, 1982, 1984; Wang & *al.*, 1994). For instance, Yu & *al.* (2010a) detected the involvement of two modified versions of the **St** genome in the genomic composition of *Ps. geniculata* (Trin.) A.Löve based on the different hybridization patterns reported by the assayed **St**-probe from *Ps. libanotica* (Hack.) D.R.Dewey. Also a **St**-probe from *Ps. spicata* hybridized entirely with the **St** genome of both *E. caninus* and *E. alaskanus* (Scribn. & Merr.) A.Löve but it reported a spotty and dispersed signal over the modified **St** genomes of *E. repens* (Ørgaard & Anamthawat-Jónsson, 2001). In our study, the fluorescent signal of the assayed **St**-probe from *Ps. strigosa* was slightly less concentrated towards the centromeres and more concentrated towards the telomeres of *E. marginatus* (Fig. 3B). By contrast, under the same stringency conditions, the **St** genomes of *E. hispanicus* hybridized with the same **St**-probe (Fig. 1B) more densely and uniformly along the chromosome length (despite that the **H**-probe might have been interfering, as explained above). This comparison indicates that the **St** genomes of *E. marginatus* are less similar to the **St** genome of the type species of *Pseudoroegneria* (assayed as **St**-probe) so that they might be a modified version.

Additionally, the rDNA genes of *E. marginatus* are located in one of the two **St** genomes (chromosome pairs 1, 3 and 6), but they are absent in the respective homeologous pairs (Figs. 3D, 4). This loss of rDNA loci suggests that diploidization may have occurred during the evolutionary history of *E. marginatus*. Thus, the loci in one of the two **St** genomes

might be rearranged and/or lost after an autopolyploidization event. Similar evolutionary processes have been reported in several other genera and families of Angiosperms (e.g., *Camellia* L., Gu & Xiao, 2003, Liu & Gu, 2011; *Ipomoea* L., Srisuwan & al., 2006). Diploidization and genome downsizing have also been reported for several members of the Triticeae, among them, the autotetraploid *Thinopyrum elongatum* (Host) D.R.Dewey (Eilam & al., 2009, 2010), which is closely related to *Pseudoroegneria*.

In the absence of a global and updated taxonomic treatment for *Pseudoroegneria*, the macromorphological characters used by different authors to distinguish this genus from *Elymus s.s.* have not always been the same (summarized in Table 4). Our observations relative to the macromorphological characters of *E. marginatus* [see also the morphological descriptions provided by Lindberg (1932: 9) and Clayton & al. (2006)] clearly indicate that this species fits better within *Pseudoroegneria* than within *Elymus s.s.* (Table 4). Thus, *E. marginatus* (Fig. 9) has lax spikes, sessile or pedicelled spikelets, packing broadside to rachis; glumes with smooth veins (sometimes the main one with few spicules in the distal third), a slightly outwardly curved palea tapering to a flattened tip, and anthers 5–8 mm long.

The anatomical comparison of the leaf blades performed indicated that those characteristics relative to the shape of the adaxial ribs, the arrangement of the buliform cells, and the distribution of the P0 elements might be of further use for defining the generic boundaries between *Elymus s.s.* and *Pseudoroegneria*. The character states observed in *E. marginatus* are similar to those shown by the type species *Ps. strigosa*. Thus, the largest adaxial ribs in both species are square and only those of lower order are triangular or rounded, the fan-shaped groups of buliform cells are slightly sunken in the bottom of the furrows, and the P0 elements are present in the medial costal zones (Figs. 8E, 8F). Notably, the same character states relative to the cross section were observed by Cabi & al. (2010) in the species

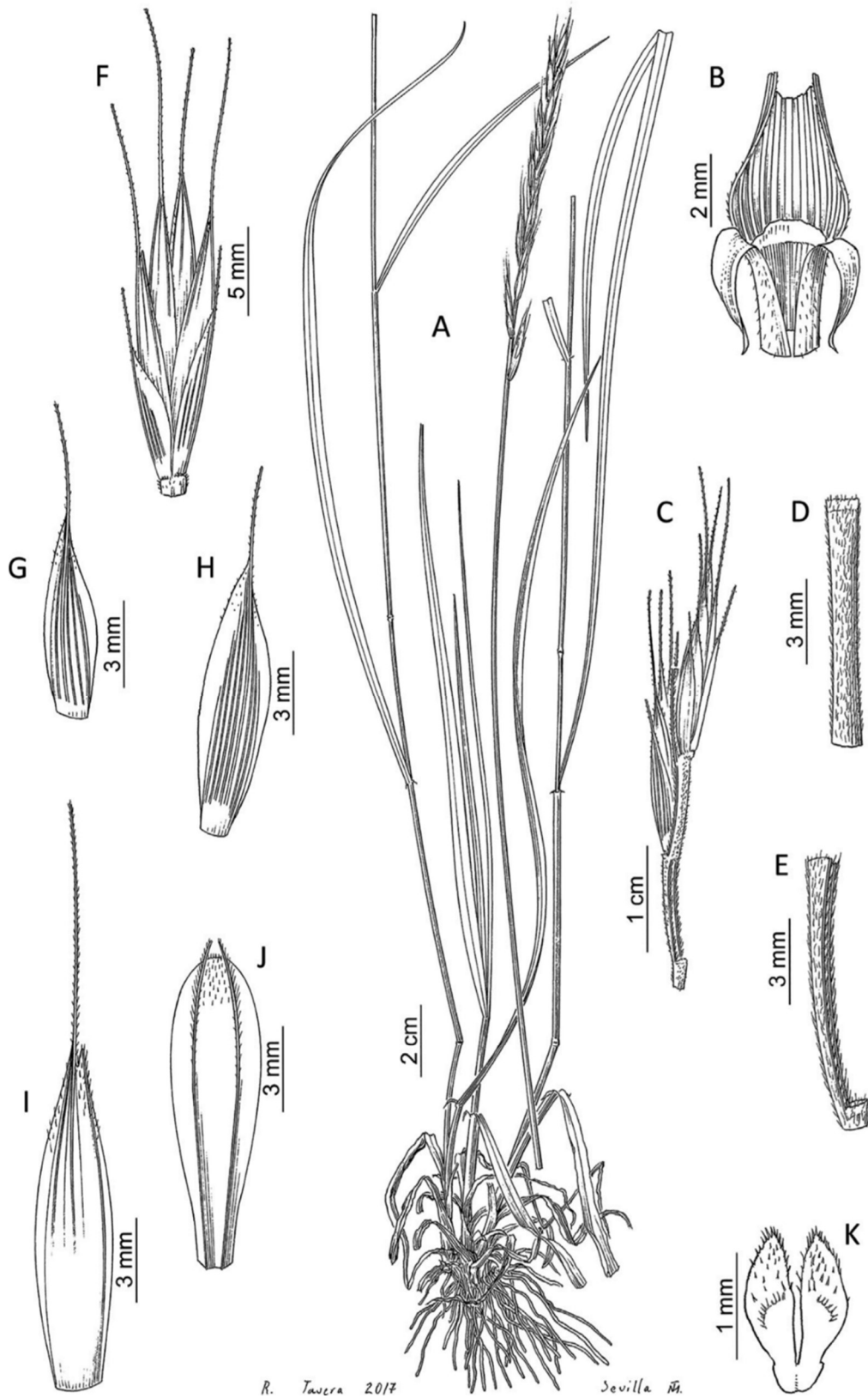


Fig. 9. Iconography of *Pseudoroegneria marginata* [= *Elymus marginatus*]: Tizi-n-Tretten, Fes-Mekn es, Morocco (SALA 157696). **A**, Plant habit. **B**, Leaf blade, ligule, auricles, and sheath. **C**, Spike detail. **D**, Rachis (dorsal view). **E**, Rachis (lateral view). **F**, Spikelet. **G**, Lower glume. **H**, Upper glume. **I**, Lemma. **J**, Palea. **K**, Lodicules.

Table 4 Distinguishing features of *Elymus s.s.* and *Pseudoroegneria* according to different authors

| | | <i>Elymus s.s.</i> | <i>Pseudoroegneria</i> |
|---|-----------|--|--|
| Löve (1984, 1986) | Glumes | More or less scabrous on veins | Glabrous or the midvein with few spicules towards the apex |
| | Anthers | 1–3.5 mm long | 4–7 mm long |
| Watson et al. (1992) | Spikelets | Not all embedded in the rachis | All spikelets partially embedded in the rachis |
| | Anthers | 1–4 mm long | 4–7 mm long |
| International Triticeae Consortium (2017) | Spikes | Rather dense with the middle spikelets 2-3 times as long as the adjacent internode | Rather lax with middle internodes only slightly shorter than the spikelets |
| | Spikelets | On pedicels 0.3–0.6 mm long | Truly sessile or on pedicels up to 0.3 mm long |
| | Palea | Straight-sided distally tapering to a narrow tip | Slightly outwardly curved tapering to a flattened tip |

Ps. sosnowskyi (Hack.) A.Löve [under *Elymus sosnowskyi* (Hack.) Melderis]. The remaining species studied of *Elymus s.s.* have: the largest adaxial ribs, mostly rounded (some trapezoidal) and those of a lower order are rounded; buliform cells organized mostly into superficial linear groups covering the furrows (sometimes linear groups slightly sunken in case of *E. hispanicus* and *E. repens*); and P0 elements absent in the medial costal zones (Figs. 6, 8A–8D). These results agree with the anatomical descriptions provided by several authors relative to *E. caninus* (e.g., Metcalfe, 1960; Farragher, 1974; Ortega-Olivencia, 1992) and *E. repens* (e.g., Lewton-Brain, 1904; Metcalfe, 1960; Farragher, 1974; Ortega-Olivencia, 1992; Szczepaniak, 2009).

Given the above evidence, particularly the similarities between *E. marginatus* and the type species of *Pseudoroegneria*, we suggest that this species should be transferred to this genus. Thus, the following nomenclatural combination is proposed:

Pseudoroegneria marginata (H.Lindb.) V.Lucía, M.M.Mart. Ort., E.Rico & K.Ananth.-

Jon. **comb. nov.** ≡ *Agropyron marginatum* H.Lindb. in Acta Soc. Sci. Fenn., Ser. B, Opera Biol. 1(2): 9. 1932 [basionym]

≡ *Elymus marginatus* (H.Lindb.) A.Löve in Feddes Repert. 95: 453. 1984

With regard to the Algerian populations that have been considered as a separate subspecies (i.e., *Elymus marginatus* subsp. *kabylicus*), in our opinion, there are still not enough morphological nor cytogenetic evidences allowing a proper evaluation on its taxonomic value. Therefore, we refrain from proposing a new nomenclatural combination.

2.5.4 On the taxonomic value of the lodicules in the study group

Most of the characters examined relative to the morphology of the lodicules revealed intraspecific variability within *Elymus s.s.*, which does not allow a clear distinction among the species studied (Table 2; Fig. 5). Similarly, Kosina (2006) indicated that the lodicule morphology within *E. repens* is highly variable, supporting the idea that the morphology of the lodicules is not in fact useful for the taxonomy of *Elymus s.s.*

Some characteristics of the lodicules of *Ps. marginata* were not detected in any of the *Elymus s.s.* samples (Table 2, Fig. 5E): ovate-lanceolate shape, absence of a lateral lobe exceptionally with a rudimentary lobe, and an attenuated shape of the lateral lobe at the base. It is noteworthy that the lodicules of several species of *Pseudoroegneria* have been described as ‘*elliptic*’ by Clayton & al. (2006). Examples include *Ps. cognata* (Hack.) A.Löve, *Ps. kosaninii* (Nabelek) A.Löve, *Ps. libanotica*, *Ps. sosnowskyi*, *Ps. stewartii* (Melderis) A.Löve and *Ps. tauri* (Boiss. & Balansa) A.Löve. Thus the contour of the blade of the lodicules in these species should be similar to the shape ovate-lanceolate observed in *E. marginatus*. With regard to the absence of a lateral lobe, the International Triticeae Consortium (2017) indicates that the lodicules of *Elymus s.s.* are lobed (sometimes weakly), whereas those of *Pseudoroegneria* are unlobed. In the present study the lodicule morphology of one sample of the type species *Ps. strigosa* was examined for comparison purposes (Table 2; Fig. 5F). The absence of clear differences between the lodicules of *Ps. strigosa* and *E. sibiricus* (the type species of the genera involved) has been demonstrated. Moreover, *Ps. strigosa* shares

only with *Ps. marginata* the attenuated shape of the lateral lobe at the base (Figs. 5E, 5F). In this situation, the ovate-lanceolate shape or ‘*elliptic*’ of the lodicules and the fact that they are unlobed appears to be simply part of the variation of *Pseudoroegneria*. In the absence of a global taxonomic treatment for the genus *Pseudoroegneria*, the information provided here should therefore be carefully considered with the aim of selecting morphological characters useful to properly identify and delimit *Pseudoroegneria*.

2.6. CONCLUSIONS

With the exception of *Pseudoroegneria spicata*, which is endemic to Western North America, the genus *Pseudoroegneria* is distributed mainly throughout Eurasia (Gamache & Sun, 2015). Here, the presence of *Pseudoroegneria* in the westernmost part of the Mediterranean region is demonstrated. Apart from the isolated population of the type species of the genus (*Ps. strigosa*) from northern Greece (Babalonas & Moustakas, 1986) which was included in this study, the geographically closest species to *Ps. marginata* are *Ps. tauri* and *Ps. libanotica*, since both species reach the Eastern Mediterranean Region in the Anatolian Peninsula (with the latter species additionally present in Lebanon). Based on single-copy nuclear genes, Yan & Sun (2011) confirmed that both *Ps. tauri* and *Ps. libanotica* are phylogenetically distant from other species of *Pseudoroegneria*, including the type species *Ps. strigosa*. Additionally, Jensen & al. (1995) indicated that *Ps. strigosa* (which is distributed primarily in the Crimean Peninsula) together with *Ps. geniculata* [native to Russia (Western Siberia: Altai; and Eastern Siberia: Agara-Sayan) and Mongolia], *Ps. elytrigioides* (C.Yen & J.L.Yang) B.R. Lu (native to Eastern Tibet) and the Western North American *Ps. spicata* should be considered members of a single trans-Beringian species complex. In this study the **St** genome involved in the autotetraploid constitution of *Ps.*

marginata has been suggested to be merely a modified version of the *St* genome of the type species *Ps. strigosa*. Further investigation using molecular markers might clarify, first, whether *Ps. marginata* is actually phylogenetically closer to *Ps. tauri* and *Ps. libanotica* (as the geographical distribution of these species would initially suggest), or to the aforementioned trans-Beringian species complex; and, second, whether *Ps. marginata* differs genomically from the type species, as suggested by the in situ hybridization patterns.

Given the biogeographical interest of *Ps. marginata* and the fact that the species grows in coniferous forest seriously endangered by climate change (Cheddadi & *al.*, 2009; Cheddadi & Khater, 2016), the demonstrated presence of a single species of the genus *Pseudoroegneria* in the westernmost Mediterranean area provides additional reasons for the conservation of these ecosystems.

2.7. ACKNOWLEDGEMENTS

We express our sincere thanks to Dr. Björn Salomon of the Swedish Agricultural University, Alnarp (Sweden), whose inestimable help has been present throughout the research not only for the kindness of providing the samples used as GISH probes but also for sharing his cytogenetic knowledge about *E. hispanicus* through Dr. Roland von Bothmer, to whom we are also especially thankful. We are also grateful to Dr. Tidarat Puangpairote of the Mahidol University (Thailand) for the technical support concerning cytogenetic experiments; to Dr. Consuelo Cebolla Lozano of the Autonomous University of Madrid (Spain) for the technical assistance and recommendations relative to the foliar anatomy; to Rodrigo Tavera, author of the iconography of *Ps. marginata*; to Dr. Robert Vogt, curator at the herbarium of the Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem (B), for loaning the materials of the

type species studied; to Francisco Javier Hernandez Garcia, curator of the herbarium of the University of Salamanca (SALA), for loaning several of the plant materials analysed; to Dr. Santiago Andrés-Sánchez, Noemí López-González and Daniel Pinto Carrasco of the University of Salamanca for the support in the fieldwork; and finally, to the anonymous reviewers of this study for their helpful and accurate suggestions. This work has been partially financed by the Spanish Government (Secretaría de Estado de I+D+i, Ministerio de Economía y Competitividad) through the research projects CGL2008-02982-C03-02, CGL2011-28613C03-03 and CGL2014-52787-C3-2-P. The first author was supported by the research grants BES-2009-012226, EEBB-I2012-05778 and EEBB-I-13-07757 financed also by the Spanish Government.

2.8. REFERENCES

- Anamthawat-Jónsson K, Heslop-Harrison JS, Schwarzacher T. 1996.** Genomic *in situ* hybridization for whole chromosome and genome analysis. In: Clark M ed. *In situ* hybridization: A laboratory companion. Weinheim: Wiley-VCH. 1–23.
- Anamthawat-Jónsson K, Reader SM. 1995.** Pre-annealing of total genomic DNA probes for simultaneous genomic *in situ* hybridization in cereal species. *Genome* **38**: 814–816.
- Anamthawat-Jónsson K, Schwarzacher T, Leitch AR, Bennett MD, Heslop-Harrison JS. 1990.** Discrimination between closely related Triticeae species using genomic DNA as a probe. *Theoretical and Applied Genetics* **79**: 721–728.
- Anamthawat-Jónsson K, Wenke T, Thorsson AT, Sveinsson S, Zakrzewski F, Schmidt T. 2009.** Evolutionary diversification of satellite DNA sequences from *Leymus* (Poaceae: Triticeae). *Genome* **54**: 381–390.
- Assadi M, Runemark H. 1995.** Hybridization, genomic constitution and generic delimitation in *Elymus s.l.* (Poaceae, Triticeae). *Plant Systematics and Evolution* **194**: 189–205.

- Babalonas D, Moustakas M. 1986.** *Agropyron strigosum* (Poaceae), a Pontic element found in Northern Greece. *Willdenowia* **16**: 69–71.
- Badaeva ED, Shelukhina OY, Diederichsen A, Loskutov IG, Pukhalskiy VA. 2010.** Comparative cytogenetic analysis of *Avena macrostachya* and diploid C-genome *Avena* species. *Genome* **53**: 125–137.
- Barcaccia G, Meneghetti S, Lucchin M, de Jong H. 2014.** Genetic segregation and genomic hybridization patterns support an allotetraploid structure and disomic inheritance for *Salix* species. *Diversity* **6**: 633–651.
- Barkworth ME, Campbell JJN, Salomon B. 2007.** *Elymus*. In: Barkworth ME, Capels KMC, Long S, Anderton LK, Piep M eds. *Flora of North America*. New York: Oxford University Press. **24**: 288–343.
- Baum BR. 1978.** The status of *Hordeum brachyantherum* in eastern Canada, with related discussions. *Canadian Journal of Botany* **56**: 107–109.
- Baum BR. 1979.** The genus *Elymus* in Canada-Bowden's generic concept and key reappraised and relectotypification of *E. canadensis*. *Canadian Journal of Botany* **57**: 946–951.
- Baum BR, Bailey G. 1984.** Taxonomic studies in wall barley (*Hordeum murinum*) and sea barley (*Hordeum marinum*). 1. Character investigation: Assessment of new and traditional characters. *Canadian Journal of Botany* **62**: 753–762.
- Baum BR, Bailey G. 1986.** Taxonomy of the North and South American species of *Hordeum* section *Hordeastrum*. *Canadian Journal of Botany* **64**: 1745–1759.
- Bentham G. 1881.** Notes on Gramineae. Tribe XIII. Hordeae. *Journal of the Linnean Society* **19**: 129–134.
- Brasileiro-Vidal AC, Cuadrado A, Brammer SP, Zanatta ACA, Prestes AM, Moraes-Fernandes MIB, Guerra M. 2003.** Chromosome characterization in *Thinopyrum ponticum* (Triticeae, Poaceae) using *in situ* hybridization with different DNA sequences. *Genetics and Molecular Biology* **26**: 505–510.
- Cabi E, Dogan M, Mavi O, Karabacak E, Baser S B. 2010.** *Elymus sosnowskyi* (Hackel) Melderis (Poaceae), a rare endemic species in Turkey. *Turkish Journal of Botany* **34**: 105–114.
- Carlson JR. 2007.** *Pseudoroegneria* (Nevski) A.Löve In: Barkworth ME, Capels KMC, Long S, Anderton LK, Piep M eds. *Flora of North America*. New York: Oxford University Press. **24**: 238–378.
- Cheddadi R, Fady B, Francois S L, Hajar L, Suc JP, Huang K, Demarteau M, Vendramin GG, Ortu E. 2009.** Putative glacial refugia of *Cedrus atlantica* deduced from Quaternary pollen records and modern genetic diversity. *Journal of Biogeography* **36**: 1361–1371.
- Cheddadi R, Khater C. 2016.** Climate change since the last glacial period in Lebanon and the persistence of Mediterranean species. *Quaternary Science Reviews* **150**: 146–157.

- Chen Q, Conner RL, Laroche A, Thomas JB. 1998.** Genome analysis of *Thinopyrum intermedium* and *Thinopyrum ponticum* using genomic *in situ* hybridization. *Genome* **41**: 580–586.
- Clayton WD, Vorontsova MS, Harman KT, Williamson H. 2006.** World Grass Species: Descriptions, Identification, and Information Retrieval [online]. Available from www.kew.org/data/grassesdb.html [accessed 28 May 2018].
- Dewey DR. 1970.** Cytogenetics of *Agropyron stipaeifolium* and its hybrids with *Agropyron repens*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **97**: 315–320.
- Dewey DR. 1974.** Cytogenetics of *Elymus sibiricus* and its hybrids with *Agropyron tauri*, *Elymus canadensis*, and *Agropyron caninum*. *Botanical Gazette* **135**: 80–87.
- Dewey DR. 1982.** Genomic and phylogenetic relationships among North American Triticeae. In: Estes JR, Tyrl RJ, Brunken JN eds. *Grass and grasslands, systematics and ecology*. Norman: University of Oklahoma Press. 51–88.
- Dewey DR. 1984.** The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial Triticeae. In: Gustafson JP ed. *Gene manipulation in plant improvement*. New York: Plenum Publishing Corporation. 209–279.
- Dubcovsky J, Lewis SM, Hopp EH. 1992.** Variation in the restriction fragments of 18S–26S rRNA loci in South American *Elymus* (Triticeae). *Genome* **35**: 881–885.
- Eilam T, Anikster Y, Millet E, Manisterski J, Feldman M. 2009.** Genome size in natural and synthetic autopolyploids and in a natural segmental allopolyploid of several Triticeae species. *Genome* **52**: 275–285.
- Eilam T, Anikster Y, Millet E, Manisterski J, Feldman M. 2010.** Genome size in diploids, allopolyploids, and autopolyploids of Mediterranean Triticeae. *Journal of Botany* **2010**: 341380.
- 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.
- Ellneskog-Staam P, Salomon B, von Bothmer R, Anamthawat-Jónsson K. 2001.** Trigenomic origin of the hexaploid *Psammopyrum athericum* (Triticeae: Poaceae) revealed by *in-situ* hybridization. *Chromosome Research* **9**: 243–249.
- Ellneskog-Staam P, Salomon B, von Bothmer R, Anamthawat-Jónsson K. 2003.** The genome composition of hexaploid *Psammopyrum athericum* and octoploid *Psammopyrum pungens* (Poaceae: Triticeae). *Genome* **46**: 164–169.

- Ellneskog-Staam P, Taketa S, Salomon B, Anamthawat-Jónsson K, von Bothmer R. 2006.** Identifying the genome of wood barley *Hordelymus europaeus* (Poaceae: Triticeae). *Hereditas* **143**: 103–112.
- Farragher MA. 1974.** Poaceae-Irish members. Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society. Series A. **5**: 159–198.
- Gamache J, Sun G. 2015.** Phylogenetic analysis of the genus *Pseudoroegneria* and the Triticeae tribe using the *rbcl* gene. *Biochemical Systematics and Ecology* **62**: 73–81.
- García P, Monte JV, Casanova C, Soler C. 2002.** Genetic similarities among Spanish populations of *Agropyron*, *Elymus* and *Thinopyrum*, using PCR-based markers. *Genetic Resources and Crop Evolution* **49**: 103–109.
- Gerlach WL, Bedbrook JL. 1979.** Cloning and characterization of ribosomal RNA genes from wheat and barley. *Nucleic Acids Research* **7**: 1869–1885.
- Gerlach WL, Dyer TA. 1980.** Sequence organization of the repeating units in the nucleus of wheat which contain 5S rRNA genes. *Nucleic Acids Research* **8**: 4851–4865.
- Gu Z, Xiao H. 2003.** Physical mapping of the 18S-26S rDNA by fluorescent *in situ* hybridization (FISH) in *Camellia reticulata* polyploid complex (Theaceae). *Plant Science* **164**: 279–285.
- Guedes M, Dupuy P. 1976.** Comparative morphology of lodicules in grasses. *Botanical Journal of the Linnean Society* **73**: 317–331.
- International Triticeae Consortium. 2017.** Triticeae [online]. Available from herbarium.usu.edu/projects/triticeae/index [accessed 28 May 2018].
- IUCN. 2015.** Libro rojo de los ecosistemas forestales de Marruecos. Gland, Suiza y Málaga, España: UICN. 164.
- Jarvie JK, Barkworth ME. 1992.** Anatomical variation in some perennial Triticeae. *Botanical Journal of the Linnean Society* **8**: 287–301.
- Jensen KB, Curto M, Asay KH. 1995.** Cytogenetics of Eurasian bluebunch wheatgrass and their relationship to North American bluebunch and thickspike wheatgrasses. *Crop Sciences* **35**: 1157–1162.
- Jirásek V, Jozifivá M. 1968.** Morphology of lodicules, their variability and importance in the taxonomy of the Poaceae family. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* **12**: 324–349.
- Kosina R. 2006.** Zmienność strukturalna i funkcjonalna łuszczyk traw. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica* **13**: 139–153.

- Kosina R. 2011.** Morphometry of lodicules in the genus *Triticum* L. *Genetic Resources and Crop Evolution* **58**: 1129–1142.
- Lewton-Brain L. 1904.** On the anatomy of the leaves of British grasses. *Transactions of the Linnean Society of London Series 2* **7**: 315–359.
- Li CB, Zhang DM, Ge S, Lu, BR Hong DY. 2001.** Differentiation and intergenomic relationships among C, E and D genomes in the *Oryza officinalis* complex (Poaceae) as revealed by multicolor genomic *in situ* hybridization. *Theoretical and Applied Genetics* **103**: 197–203.
- Lindberg H. 1932.** Itinera Mediterranea. Ein Beitrag zur Kenntnis der westmediterranen flora auf Grund eines materials von Gefäßpflanzen, gesammelt in Tunesien und Sizilien im Jahre 1924 und in Spanien und Marokko im Jahre 1926. *Acta Societatis Scientiarum Fennicae. Series B. Opera Biologica* **1**: 1–178.
- Linde-Laursen I, Ibsen E, von Bothmer R, Giese H. 1992.** Physical localization of active and inactive rRNA gene loci in *Hordeum marinum* ssp. *gussoneanum* (4x) by *in situ* hybridization. *Genome* **35**: 1032–1036.
- Liu LQ, Gu ZJ. 2011.** Genomic *in situ* hybridization identifies genome donors of *Camellia reticulata* (Theaceae). *Plant Science* **180**: 554–559.
- Liu RJ, Wang RRC, Yu F, Lu XW, Dou QW. 2017.** Characterization of genome in tetraploid StY species of *Elymus* (Triticeae: Poaceae) using sequential FISH and GISH. *Genome* **60**: 679–685.
- Liu ZW, Li DY, Zhang XY. 2007.** Genetic relationships among five basic genomes St, E, A, B and D in Triticeae revealed by genomic southern and *in situ* hybridization. *Journal of Integrative Plant Biology* **49**: 1080–1086.
- López J, Devesa JA. 1991.** Contribución al conocimiento de la anatomía foliar de las Aveneae (Poaceae, Pooideae) del centro-oeste de España. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **48**: 171–187.
- Löve Á. 1980.** Chromosome number reports LXVII. Poaceae-Triticeae. *Taxon* **29**: 350–351.
- Löve Á. 1982.** Generic evolution of the wheatgrasses. *Biologisches Zentralblatt* **101**: 199–212.
- Löve Á. 1984.** Conspectus oh the Triticeae. *Feddes Repertorium* **95**: 125–521.
- Löve Á. 1986.** Some taxonomical adjustments in eurasiatic wheatgrasses. *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel in Zürich* **87**: 43–52.
- Mahelka V, Kopecky D. 2010.** Gene capture from across the grass family in the allohexaploid *Elymus repens* (L.) Gould (Poaceae, Triticeae) as evidenced by ITS, GBSSI, and molecular cytogenetics. *Molecular Biology and Evolution* **27**: 1370–1390.

- Maire R. 1955.** *Agropyron*. In: Maire R ed. Flore de l'Afrique du Nord: (Maroc, Algerie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrenaïque et Sahara). Paris: Paul Lechevalier Editeur. **3**: 307–332.
- Mason-Gamer RJ, Burns MM, Naum M. 2010.** Phylogenetic relationships and reticulation among Asian *Elymus* (Poaceae) allotetraploids: Analyses of three nuclear gene trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **54**: 10–22.
- Mason-Gamer RJ, Orme NL, Anderson CM. 2002.** Phylogenetic analysis of North American *Elymus* and the monogenomic Triticeae (Poaceae) using three chloroplast DNA data sets. *Genome* **45**: 991–1002.
- Mavi Ö, Doğan M, Cabi E. 2011.** Leaf anatomy of *Agropyron* Gaertn. (Gramineae) in Turkey. *Turkish Journal of Botany* **35**: 1–8.
- Melderis A. 1978.** Taxonomic notes on the tribe Triticeae (Gramineae), with special reference to the genera *Elymus* L. *sensu lato*, and *Agropyron* Gaertner *sensu lato*. *Botanical Journal of the Linnean Society* **76**: 369–384.
- Melderis A. 1980.** *Elymus* L. In: Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Moore DM, Valentine DH, Walters SM, Webb DA eds. Flora europaea. Cambridge: Cambridge University Press. **5**: 192–198.
- Metcalf CR. 1960.** Anatomy of the Monocotyledons, I. Gramineae. New York: Oxford University Press.
- Nevski SA. 1934.** Triticeae. In: Komarov VL ed. Flora USSR. Jarusalem: Israel Program for Scientific Translations Press. **2**: 469–579.
- Nieto-López RM, Casanova C, Soler C. 2000.** Analysis of the genetic diversity of wild, Spanish populations of the species *Elymus caninus* (L.) Linnaeus and *Elymus hispanicus* (Boiss.) Talavera by PCR-based markers and endosperm proteins. *Agronomie* **20**: 893–905.
- Ørgaard M, Anamthawat-Jónsson K. 2001.** Genome discrimination by *in situ* hybridization in Icelandic species of *Elymus* and *Elytrigia* (Poaceae: Triticeae). *Genome* **44**: 275–283.
- Ortega-Olivencia A. 1992.** *Elymus*. In: Devesa Alcaraz JA ed. Anatomía foliar y palinología de las gramíneas extremeñas. Badajoz: Servicio de publicaciones de la Universidad de Extremadura. 159–161.
- Prat H. 1932.** L'épiderme des Graminees. Etude anatomique et systematique. Annales des Sciences Naturelles, Botanique Series. 10 **14**: 117–324.
- Redinbaugh MG, Jones TA, Zhang Y. 2000.** Ubiquity of the *St* chloroplast genome in *St*-containing Triticeae polyploids. *Genome* **43**: 846–852.
- Refoufi A, Jahier J, Esnault MA. 2001a.** Genome analysis of a natural hybrid with $2n = 63$ chromosomes in the genus *Elytrigia* Desv. (Poaceae) using the GISH technique. *Plant Biology* **3**: 386–390.

- Refoufi A, Jahier J, Esnault MA. 2001b.** Genome analysis of *Elytrigia pycnantha* and *Thinopyrum junceiforme* and of their putative natural hybrid using the GISH technique. *Genome* **44**: 708–715.
- Romero Zarco C. 2002.** *Elymus* L. In: Valdés B, Rejdali M, Achhal El Kadmiri A, Jury SL, Montserrat JM eds. Catalogue des plantes vasculaires du nord du Maroc, incluant des clés d'identification. Madrid: CSIC. 809–811.
- Schwarzacher T. 2003.** DNA, chromosomes, and *in situ* hybridization. *Genome* **46**: 953–962.
- Schwarzacher T, Leitch A. 1994.** Enzymatic treatment of plant material to spread chromosomes for *in situ* hybridization. In PG Isaac (ed.) *Methods in molecular biology. 28. Protocols for nucleic acid analysis by non radioactive probes*. Totowa, New Jersey: Humana Press Inc. 153–160.
- She CW, Jiang XH, Ou LJ, Liu J, Long KL, Zhang LH, Duan WT, Zhao W, Hu JC. 2015.** Molecular cytogenetic characterisation and phylogenetic analysis of the seven cultivated *Vigna* species (Fabaceae). *Plant Biology* **17**: 268–280.
- Shelukhina OY, Badaeva ED, Loskutov IG, Pukhal'sky VA. 2007.** A comparative cytogenetic study of the tetraploid oat species with the **A** and **C** genomes: *Avena insularis*, *A. magna*, and *A. murphyi*. *Russian Journal of Genetics* **43**: 613–626.
- Silva GS, Souza MM. 2013.** Genomic *in situ* hybridization in plants. *Genetics and Molecular Research* **12**: 2953–2965.
- Soler C, Ruiz-Fernandez J, Monte JV, de Bustos A, Jouve N. 1997.** The assessment of variability in Spanish populations of wild relatives of cereals. *Bocconea* **7**: 107–119.
- Soreng RJ, Peterson PM, Romaschenko K, Davidse G, Teisher JK, Clark LG, Barbera 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 and Evolution* **55**: 259–290.
- Srisuwan S, Sihachakr D, Siljak-Yakovlev S. 2006.** The origin and evolution of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) and its wild relatives through the cytogenetic approaches. *Plant Science* **171**: 424–433.
- Stebbins GL, Punnett FT. 1953.** Artificial and natural hybrids in the Gramineae, tribe Hordeae. V. Diploid hybrids of *Agropyron*. *American Journal of Botany* **40**: 444–449.
- Su X, Liu YP, Chen KL. 2012.** Biosystematic relationships among sect. *Elymus*, sect. *Turczaninovia* and sect. *Macrolepis* in *Elymus* (Poaceae) based on the micromorphological characteristics of leaf epidermis. *Zhiwu Yanjiu - Bulletin of Botanical Research* **32**: 129–136.

- Szczepaniak M. 2009.** Ecological aspects of anatomical and morphological variation of *Elymus hispidus*, *E. repens* and *E. mucronatus*. In: L Frey (ed.) *Grass research*. Krakow, Poland: W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences. 49–67.
- Talavera S. 1986.** Notas breves: 242. *Elymus hispanicus* (Boiss.) Talavera, comb. nova. *Lagascalía* **14**: 170–171.
- Talavera S. 1987.** *Elymus* L. In B Valdés, S. Talavera, E Fernández-Galiano E (eds.) *Flora vascular de Andalucía Occidental*. Barcelona: Ketres Editora S.A. **3**: 373–375.
- Tang C, Qi J, Chen N, Sha LN, Wang Y, Zeng J, Kang HY, Zhang HQ, Zhou YH, Fan X. 2017.** Genome origin and phylogenetic relationships of *Elymus villosus* (Triticeae: Poaceae) based on single-copy nuclear Acc1, Pgl1, DMC1 and chloroplast trnL-F sequences. *Biochemical Systematics and Ecology* **70**: 168–176.
- Thiers B. 2018** [continuously updated]. *Index herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. [online]. Available from sweetgum.nybg.org/science/ih/ [accessed 28 May 2018].
- Tomas PA, Gonzalez GE, Schrauf GE, Poggio L. 2012.** Chromosomal characterization in native populations of *Elymus scabrifolius* from Argentina through classical and molecular cytogenetics (FISH–GISH). *Genome* **55**: 591–598.
- Tzvelev NN. 1976.** *Zlaski SSSR (Grasses of the Soviet Union)*. Leningrad: Nauka.
- Valdés B, Scholz H. 2006.** The Euro+Med treatment of Gramineae: A generic synopsis and some new names. *Willdenowia* **36**: 657–669.
- Valdés B, Scholz H. 2009.** Poaceae (pro parte majore). *Euro+Med Plantbase - the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity* [online]. Available from ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/ [accessed 28 May 2018].
- Wang RRC, Lu BR. 2014.** Biosystematics and evolutionary relationships of perennial Triticeae species revealed by genomic analyses. *Journal of Systematics and Evolution* **52**: 697–705.
- Wang RRC, Bothmer R von, Dvorak J, Fedak G, Linde-Laursen I, Muramatsu M. 1994.** Genome symbols in the Triticeae (Poaceae). In RRC Wang, KB Jensen, C Jaussi (eds.) *Proceedings of the 2 nd International Triticeae Symposium, USDA-Forage and Range Laboratory Logan, Utah, 20 June-24-June, 1994*. Utah: Utah State University Publication Design and Production. 29–34.
- Watson L, Macfarlane TD, Dallwitz MJ. 1992.** *The grass genera of the world: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology,*

- phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution and references* [online]. Available from www1.biologie.uni-hamburg.de/b-online/delta/grass/index.htm [accessed 28 May 2018].
- Webb ME, Almeida MT. 1990.** Micromorphology of the leaf epidermis in taxa of the *Agropyron-Elymus* complex (Poaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **103**: 153–158.
- Yan C, Sun G. 2011.** Nucleotide divergence and genetic relationships of *Pseudoroegneria* species. *Biochemical Systematics and Ecology* **39**: 309–319.
- Yang CR, Baum BR, Chen WH, Zhang HQ, Liu XY, Fan X, Sha LN, Kang HY, Wang Y, Zhou YH. 2016.** Genomic constitution and taxonomy of the Chinese hexaploids *Elymus cylindricus* and *E. breviaristatus* (Poaceae: Triticeae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **182**: 650–657.
- Yang CR, Zhang HQ, Chen WH, Kang HY, Wang Y, Sha LN, Fan X, Zeng J, Zhou YH. 2017.** Genomic constitution and intergenomic translocations in *Elymus dahuricus* complex revealed by multicolor GISH. *Genome* **60**: 510–517.
- Yen C, Yang JL. 2009.** Historical review and prospect of taxonomy of tribe Triticeae Dumortier (Poaceae). *Breeding Science* **59**: 513–518.
- Yen C, Yang JL, Yen Y. 2005.** Hitoshi Kihara, Aspell Löve and the modern genetic concept of the genera in the tribe Triticeae (Poaceae). *Acta Phytotaxonomica Sinica* **43**: 82–93.
- Yu HQ, Zhang C, Ding CB, Wang X, Zhang HQ, Zhou YH. 2010a.** Genome constitutions of *Pseudoroegneria geniculata*, *P. geniculata* ssp. *scythica* and *P. geniculata* ssp. *pruinifera* (Poaceae: Triticeae) revealed by genomic *in situ* hybridization. *Acta Physiologiae Plantarum* **32**: 645–650.
- Yu HQ, Zhang C, Ding CB, Zhang HQ, Zhou YH. 2010b.** Genome constitutions of *Roegneria alashanica*, *R. elytrigioides*, *R. magnicaespes* and *R. grandis* (Poaceae: Triticeae) via genomic *in-situ* hybridization. *Nordic Journal of Botany* **28**: 206–211.

2.9. SUPPLEMENTARY MATERIAL

The following supplementary material is available online for this article at <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jse.12426/supinfo>

Data S1. Herbarium specimens used in the analyses relative to the cytogenetics, lodicule morphology and foliar anatomy, available from the Dryad Digital Repository: <http://doi.org/10.5061/dryad.732c1c5>

Populations analysed. Specimens of the four investigated species (*Elymus caninus*, *E. hispanicus*, *E. marginatus* and *E. repens*) were used in analyses relative to both the lodicule morphology and the anatomy of the leaf blades. Those of *E. hispanicus* and *E. marginatus* were also cytogenetically analysed. For each population it is indicated: country (abbreviations: AND, Andorra; FRA, France; ESP, Spain; MAR, Morocco), region/autonomous community, island, province, location, coordinates, altitude, ecology, date, collectors, collector number and reference of the herbarium SALA. ***Elymus caninus*** (eight samples): AND, Ordino, inside the village, 31T CH8005012744, 1339 m, pine forest edges, 06-08-2014, D.Pinto & V.Lucía, DP1758, SALA161251 / ESP, Cataluña, Lerida, Gósol, along the path from the town Coll de Mola, 31T CG8869876402, 1461 m, scrubs and pastures in limestones, 07-08-2014, D.Pinto & V.Lucía, DP1799, SALA161158/ ESP, Castilla y León, Zamora, Vigo de Sanabria, 29T 690201 4666342, wet grasslands in oak forest, 1008 m, 24-06-2010, V.Lucía, M. M. Martínez-Ortega, VL33, SALA157692 / ESP, Aragón, Huesca, San Juan de Plan, road to Plan, 31T BH8185118313, 1143 m, grassland and roads edges, 03-08-2014, D.Pinto & V.Lucía, DP1642, SALA161250 / ESP, Andalucía, Jaén, Otiñar o Santa Cristina, Sierra de Propias, Cañada de la Azadilla, near the picnic area, 30S 4168384.1N 436585.88E, 900 m, shady areas into a *Pinus halepensis* Mill. forest, 03-07-2012, V.Lucía, VL143, SALA161173 / ESP, Cataluña, Lérida, Espot, road from Espot to Sant Maurici, 31T CH4181416489, 1438 m, grassland next to a river, 5-8-14, D.Pinto & V.Lucía, DP1717, SALA161208 / ESP, Comunidad de Madrid, Madrid, Pinilla del Valle - Alameda del Valle, way edges from Pinilla del Valle to Alameda del Valle, 30T VL3030, 1095 m, shady trail in ash forest, 26-06-2010, V.Lucía, VL38, SALA161323 / ESP, Cataluña, Gerona, Das, road from Das to Masella, near the municipal limit with Alp, 31T DG0750990737, 1263 m, pastures in pine forest, 07-08-2014, D. Pinto & V.Lucía, DP 1782, SALA162448 / ***Elymus hispanicus*** (nine samples): ESP, Castilla-La Mancha, Albacete, Bienservida, Sierra de Alcaraz, A-27 road to Fuente Pileta, Campamentos y Sierra, north slope of El Puerto, 30S 4264134.47N 537292.37E, 1204 m, shady areas of pine forest, 04-07-2012, V.Lucía, VL149, SALA161206 / ESP, Andalucía, Cádiz, Benaocaz - Villaluenga del Rosario, Sierra de Grazalema natural park, between Benaocaz and Villaluenga del Rosario, A-2302 road, between La Manga de Villaluenga del Rosario and the picnic area, shady areas of open cork oak forest, 30S 4062505.98N 283347.20E, 764 m, 01-07-2012, V.Lucía, VL134, SALA161205 / ESP, Andalucía, Granada, Alhama de Granada, Pilas de Algaida – Natural park of Sierras de Tejeda, Almijara y Alhama, Arroyo de la Alcauca in the crossing of the rill with Carril de la Alcauca, near Cortijo de la Alcauca o de Las Fuentes, 30S 4088474.24N 404554.19 E, 1067 m, shady areas at *Pinus pinaster* Aiton forest 02-07-2012, V.Lucía, VL141, SALA161090 / ESP, Andalucía, Jaén, Torre del Campo, going up to Jabalcruz, 30S VG2416677807, 1018 m, pine forest and thalweg on basic substrate, 14-06-2010, D.Pinto, S.Andrés-Sánchez & V.Lucía, DP740, SALA161271 / ESP, Andalucía, Jaén, Torres, Sierra de Mágina natural park, Arroyo de la Víbora in the crossing of the rill with Cordel de Guadahortuna, 30S 4179366.37N 457240.10 E, 1140 m, shady areas of mixed pine and maple forest of *Pinus halepensis* Mill. and *Acer monspessulanum* L., 04-07-2012, V.Lucía, VL144, SALA161204 / ESP, Andalucía, Málaga, Ronda, Sierra de las Nieves natural park, near the crossing of the way from Tolox to Cortijo de Quejigares and the way of Cortijo de las Carboneras, 30S 4062071.64N 317147.27E, 1314 m, shady areas of mixed forest of *Abies pinsapo* Boiss. and *Pinus halepensis* Mill., 02-07-2012, V.Lucía, VL137, SALA161207 / MAR, Fès-Meknès, Ifrane, crater of Michlifene, 30S 306708 3698714, 1903 m, cedral forest edge, 18-7-13, N.López, V.Lucía & D.Pinto, NLG47, SALA161076 / MAR, Fès-Meknès, Southeast of Azrou, between Azrou and the Jebel Hebri, Forêt d' Azrou, 30S 297272 3700297, 1742 m, cedral forest, 18-07-2013, N.López, V.Lucía & D.Pinto, NLG51, SALA161253 / MAR, Tanger-Tétouan-Al Hoceïma, Chefchaouen, way between Chefchaouen and Bab Taza along the Jebel Tisouka and the Jebel Khmes (Jabel Lakraa), 30S 297481 3895737, 1596 m, holm oak, cedral and fir forests over limestone, 16-07-2013, D.Pinto, N.López & V.Lucía, DP1355BIS, SALA161087 / ***Elymus marginatus*** (seven samples): MAR, Fès-Meknès, Ifrane, crater of Michlifene, 30S 306708 3698714, 1903 m, cedral forest edges, 18-07-2013, N.López, V.Lucía & D.Pinto, NLG46, SALA161075 / MAR, Fès-Meknès, Ifrane, hill southwest crater of Michlifene, near the aerial summit, 30S 304426 3698230, 2055, cedral forest, 18-07-2013, N.López, V.Lucía & D.Pinto, NLG53, SALA161089 / MAR, Fès-Meknès, Ifrane, Tizi-n-Tretten, 30S 310437 3703683, 1937 m, holm oak edges with *Adenocarpus sp.* bush, 17-07-2013, V.Lucía, N.López & D.Pinto, VL170, SALA157696 / MAR, Meknès-Tafilalet, Southeast of Azrou between Azrou and the Jebel Hebri,

Forêt d' Azrou, 30S 297272 3700297, 1742 m, cedral forest, 18-07-2013, N.López, V.Lucía & D.Pinto, NLG50, SALA161088 / MAR, Tanger-Tétouan-Al Hoceïma, Chefchaouen province, road from Bab Berred (Boureït) to Ketama (Issaugen), north of Amesougane, 30S 342265 3870810, 1637 m, cedral forest near the road, 16-07-2013, D.Pinto, N.López & V.Lucía, DP1365, SALA161200 / MAR, Tanger-Tétouan-Al Hoceïma, Chefchaouen, way between Chefchaouen and Bab Taza along the Jebel Tisouka and the Jebel Khmes (Jabel Lakraa), 30S 297481 3895737, 1596 m, holm oak, cedral and fir forests over limestone, 16-07-2013, D.Pinto, N.López & V.Lucía, DP1355, SALA161087 / MAR, Taza-Al Hoceima-Taounate, southeast slope of Jebel Tazekka, 30S 391092 3772540, 1885 m, cedral forest, 17-07-2013, V.Lucía, N.López & D.Pinto, VL158, SALA161199 / *Elymus repens* (eight samples): MAR, Fès-Meknès, Khénifra, around Louggagh, 30S 305918 3586947, 1925 m, cultivation and brook edges, 19-07-2013, D.Pinto, N.López & V.Lucía, DP1385, SALA161227 / ESP, Balearic Islands, Mallorca, Alcúdia, L' Albufereta, edge of the way path from MA-2202 K. 5-6 road near the crossing with the MA-2220 coastal road, 31S507324.03E 4413365.72, 1 m, wetland edge with halophytic vegetation as *Juncus acutus* (L.) Torr. ex Retz., *J. maritimus* Lam., *J. subulatus* Forsk., 09-07-2014, V.Lucía, VL229, SALA161322 / ESP, Castilla y León, Burgos, Huerta del Rey, near the river Arandilla in the town, 41.83663N -3.34741W, creek edge, 1000 m, 13-06-2010, S. Andrés-Sánchez, SA347, SALA161334 / ESP, Castilla-La Mancha, Ciudad Real, CM412 road between Cañamares and Villahermosa, 30S WH19974 88515, 977 m, roadside ditch and temporarily flooded crop edges, 18-06-2010, V.Lucía S.Andrés-Sánchez & D.Pinto, VL23, SALA161203 / ESP, Andalucía, Jaén, Torres, Sierra de Mágina natural park, at the crossing of Arroyo de la Víbora with Cordel de Guadahortuna, 30S 4179366.37N 457240.10 E, 1140 m, shady area of mixed pine and maple forest of *Pinus halepensis* Mill. and *Acer monspessulanum* L., 04-07-2012, V.Lucía, VL144-bis, SALA161204 / ESP, Aragón, Zaragoza, Longás, between the way to Bailo and Barranco Caparrito, 30T XN6984505494, 732 m, grassland over ancient irrigated crops and creek edges, 02-08-2014, D.Pinto & V.Lucía, DP1610, SALA161235 / ESP, Aragón, Zaragoza, Sigüés, on the banks of Embalse de Yesa, between Escó and Venta Carica, 30T XN6095619636, 490 m, riparian forest, 01-08-2014, D.Pinto & V.Lucía, DP1600, SALA161236 / FRA, Pyrénées-Orientales, Llo, gargantas del Rio Segre, left margin of the river, 31T DH2327400304, 1440 m, way and river edges, 07-08-2014, D.Pinto & V.Lucía, DP1775, SALA161234.

CAPÍTULO 6

CONCLUSIONES

1. Se ha llevado a cabo el primer estudio sobre la composición genómica de las especies *Elymus hispanicus* y *E. marginatus*, mediante hibridación *in situ* genómica (GISH) y con fluorescencia (FISH). Sobre la base de las nuevas evidencias obtenidas, se propone la caracterización de *E. hispanicus* mediante la fórmula genómica $2n = 8x = 56$, **HStStSt**, y de *E. marginatus* mediante la fórmula $2n = 4x = 28$, **StSt**.
2. La detección de los genomios **H** de *Hordeum* y **St** de *Pseudoroegneria* en el genoma de *E. hispanicus* corroboran su inclusión en *Elymus s.s.* bajo el criterio taxonómico basado en composición genómica. Bajo este mismo criterio, *E. marginatus* debe clasificarse, en cambio, en *Pseudoroegneria*, dado que es un autotetraploide que contiene exclusivamente el genomio **St**. Con este fin, se propone la nueva combinación nomenclatural *Ps. marginata* (H.Lindb.) V.Lucía, M.M.Mart. Ort., E.Rico & K.Anamth.-Jon..
3. Se han detectado similitudes anatómicas foliares entre las especies de *Elymus s.s.* que habitan en la Península Ibérica y Baleares y la especie tipo *E. sibiricus*, así como entre *Ps. marginata* y la especie tipo del género *Pseudoroegneria*, esto es, *Ps. strigosa*. Estas nuevas evidencias ofrecen apoyo adicional para la inclusión de *E. hispanicus* y *Ps. marginata* en los géneros *Elymus s.s.* y en *Pseudoroegneria*, respectivamente.
4. El estudio de la micromorfología de las lodículas ha puesto de manifiesto que las características referentes a este órgano floral deben ser cuidadosamente valoradas con el objetivo de seleccionar caracteres morfológicos se sean útiles para delimitar los géneros *Elymus s.s.* y *Pseudoroegneria*.
5. Se ha llevado a cabo el primer estudio sobre la composición genómica de *E. curvifolius* mediante técnicas de hibridación *in situ*. La nueva información citogenética aportada indica que la especie es alotetraploide y que contiene el genomio **E^b** de *Thinopyrum bessarabicum* y el genomio **P** de *Agropyron cristatum*. En consecuencia, se ha

propuesto la nueva fórmula $2n = 4x = 28$, **E^bP** para *E. curvifolius*. Adicionalmente, se ha revisado la determinación de la muestra [PI 287739 (USDA)], sobre la cual autores anteriores habían propuesto la composición genómica para la especie. Dado que dicha muestra no se corresponde con la especie *E. curvifolius*, se debe considerar que la composición genómica que desvela el presente estudio es la primera propuesta para la especie.

6. La combinación de los genomios **E^bP** no había sido reportada con anterioridad para ningún otro miembro de Triticeae. Con el fin de clasificar apropiadamente a la especie *E. curvifolius* en el sistema de clasificación basado en criterios citogenéticos, se propone el nuevo género monoespecífico *Paunera* V. Lucía, E. Rico, K. Anamth.-Jon. & M.M. Mart. Ort., y la nueva combinación nomenclatural *P. curvifolia* (Lange) V. Lucía, E. Rico, K. Anamth.-Jon. & M.M. Mart. Ort.. Adicionalmente, tanto la anatomía foliar, como la morfología de las lodículas, han demostrado ser útiles para la caracterización de la especie.
7. Se aportan las primeras evidencias citogenéticas relativas a la composición genómica de *Psammopyrum fontqueri*. Sobre la base de las mismas, se propone la caracterización del taxon mediante la fórmula $2n = 8x = 56$, **E^sStStP^s**, donde los símbolos **E^s** y **P^s** representan genomios **E^b** y **P** que contienen regiones intracromosómicas con secuencias específicas del genomio **St**.
8. Se ha estudiado la micromorfología de las lodículas y la anatomía foliar de los taxones que se incluyen en el género *Psammopyrum*. Aunque no se han detectado diferencias interespecíficas, los taxones estudiados difieren claramente de los representantes de los géneros *Elymus s.s.*, *Paunera* y *Thinopyrum* presentes en el área de estudio, de manera que dichos caracteres resultan muy útiles para la determinación de los géneros, al menos en la Península Ibérica y las islas Baleares.

- 9.** Se argumenta el escaso valor taxonómico de *Ps. fontqueri* y se propone su sinonimización a *Ps. pungens* subsp. *campestre* tras evaluar (i) las nuevas evidencias citogenéticas, anatómicas y morfológicas relativas al taxon, (ii) su comparación con materiales relevantes para la tipificación de los taxones que se incluyen en el género *Psammopyrum*, y (iii) la información citogenética disponible hasta la fecha sobre este grupo de especies. Dado que la validez taxonómica del género aún está lejos de resolverse, se incide en la necesidad de desarrollar más investigaciones relacionadas con su nomenclatura, taxonomía, morfología y citogenética, combinadas con estudios filogenéticos profundos.
- 10.** Se ha llevado a cabo una revisión taxonómica del género *Elymus sensu* Melderis en la Península Ibérica e Islas Baleares. La síntesis resultante incluye una clave de determinación, el tratamiento nomenclatural y las descripciones morfológicas para las diez especies que se reconocen en el territorio que abarca *Flora iberica*.

