

GENERALIDADES, DIVERSIDAD POLÍNICA Y EVOLUCION DE LAS SECCIONES MACARONESICAS: *STRICTA*, *VIRESCENTIA*, *GENTIANOIDEA* Y *ECHIUM*, DEL GENERO *ECHIUM* L. (BORAGINACEAE).

JULIA PEREZ DE PAZ

Jardín Botánico Canario "Viera y Clavijo". Apdo. 14 de Tafira Alta. 35017 Las Palmas de Gran Canaria.

Recibido: Julio 1994.

Palabras clave: diversidad polínica, evolución, Macaronesia, *Echium*.

Key words: Palynology, diversity, evolution, Macaronesia, *Echium*.

RESUMEN

En estas cuatro secciones macaronésicas de *Echium*, la diversificación polínica de la talla, ornamentación y estructura de la exina, han puesto en evidencia las dos formas extremas relacionadas por las numerosas intermedias. En la ornamentación del polen, se pueden reconocer los cinco niveles o estados en que ha sido resumida esta serie morfológica que abarca desde el tectum perforado al microrreticulado, tendencia a un retículo poligonal, generalmente de muros rectos, y ausencia de fósulas y de muros ruguloides. En la estructura de la exina, se ha observado igualmente, el paso de estructura poco elaborada con infratectum casi inexistente hacia infratectum columelar, resumido en cuatro estados. Estas dos series continuas, junto con la talla del polen, se han asociado a las tendencias evolutivas que relacionan a determinados táxones macaronésicos de *Echium* con los mediterráneos.

SUMMARY

In these four Macaronesian sections of *Echium* the pollen diversity in terms of size, ornamentation and structure of the exine demonstrates the presence of two extreme forms linked by a series of intermediates. Five levels or states of pollen ornamentation can be recognised and which summarize this morphological from perforate tectum to microreticulate, a tendency towards polygonal reticulation generally with straight-muri, absence of fossules and ruguloid muri. In the exine structure the change from a simple structure with an almost inexistnt infratectum towards a columellae is summarized in four states. These two continuous series together with pollen size, are linked to the Macaronesian taxa of *Echium* to the Mediterranean ones.

INTRODUCCION

De los treinta y ocho táxones macaronésicos de *Echium*, divididos en ocho secciones, siete son esencialmente leñosas y la octava, típicamente herbácea, es de gran afinidad mediterránea (BRAMWELL, 1971, 1972, 1975). Las siete secciones macaronésicas leñosas han sido consideradas como primitivas y estrechamente relacionadas al género sudafricano *Lobostemon* Lehm. (JOHNSTON, 1953, 1954; BRAMWELL, 1973, 1986; KOUTNIK, 1985; etc.).

Antes que se realizara un estudio palinológico detallado de los géneros *Echium* y *Lobostemon*, se encuentran antecedentes en trabajos anteriores realizados con pólenes acetolizados al MO, MEB y MET dirigidos al conjunto de la familia Boraginaceae, en los que la información acerca de los *Echium* mediterráneos es abundante, frente a la escasa o prácticamente nula de los táxones macaronésicos y género *Lobostemon* (BOU, 1968; CLARKE, 1977; SAHAY, 1980; DIEZ, 1981, 1984; BEEN SAAD-LIMAN, 1984).

Un análisis al MO y MEB del grupo macaronésico de *Echium*, con representantes de todas las secciones, y tres especies de *Lobostemon* (PEREZ DE PAZ, 1988) así como el estudio ultraestructural de los mismos táxones (PEREZ DE PAZ & TESTILLANO, 1990), permitió poner en evidencia que en la diversificación de la talla del polen, tipos de ornamentación y estructura de la exina aparecían dos formas extremas que se relacionaban por numerosas intermedias.

El estudio (MO, MEB y MET) del polen de unas doscientas poblaciones que comprendían a los treinta y ocho táxones macaronésicos de *Echium*, ocho mediterráneos y diecisiete de *Lobostemon* representando a todos los grupos taxonómicos y secciones (PEREZ DE PAZ, 1993, 1995 en prensa; PEREZ DE PAZ & PARDO, 1994) ha confirmado los resultados anteriores, tanto para la talla del polen (*Echium*: P=12-28, E1=9-20, E2=5-16 y *Lobostemon*: P=15-23, E1=11-18, E2=7-13), como para la ornamentación y estructura de la exina. La ornamentación ha revelado una serie morfológica continua, y se ha resumido en cinco niveles o estados, que comprende desde el tipo perforado al microrreticulado, en la que se pueden identificar dos modalidades denominadas: OT1 y OT2. En la OT1, que se caracteriza generalmente por los muros rectos, tendencia a un retículo poligonal y ausencia de fósulas y muros ruguloides (Figs.1-5), los cinco niveles o estados son: 1=perforado, 2=perforado-reticulado, 3=reticulado-perforado, 4=reticulado y 5=reticulado con retículo doble, alto y bajo. En la OT2, con presencia de fósulas y muros ruguloides, los cinco niveles o estados son: 1'=perforado-fosulado, 2'=rugulado-perforado, 3'=rugulado-reticulado, 4'=reticulado-rugulado, 5'=reticulado-rugulado con retículo doble.

La ultraestructura de la exina, ha permitido distinguir igualmente una serie morfológica que se ha resumido en cuatro niveles: A= infratéctum casi inexistente, B= infratéctum rudimentario con gránulos o columelas rudimentarias, C= infratéctum generalmente columelar, con presencia de gránulos o columelas rudimentarias, y D= infratéctum fundamentalmente columelar con columelas bien formadas y desarrolladas.

Estas series morfológicas continuas se han identificado con tendencias

evolutivas hipotéticas en las cuales, el tipo de ornamentación perforada y estructura poco elaborada con infratécum casi inexistente, se ha interpretado como caracteres primitivos del polen en los dos géneros, que se diversifican hacia una ornamentación microrreticulada y estructura columelar. Esta interpretación se apoya en las correlaciones que existen en los mismos táxones referidas a macrocaracteres relacionados con el hábito, inflorescencia, corola, androceo, y a la citología (JOHNSTON, 1953, 1954; BRAMWELL, 1973; LUQUE, 1984; PEREZ DE PAZ, 1993, 1995 en prensa; PEREZ DE PAZ & PARDO, 1994).

MATERIAL Y METODOS

El material polínico observado, procede de poblaciones que representan a los táxones de estas cuatro secciones macaronésicas, cuyos pliegos testigos se encuentran fundamentalmente en el herbario del Jardín Botánico Canario "Viera y Clavijo" (LPA), una parte en el Instituto Canario de Investigaciones Agronómicas: Jardín Botánico de la Orotava (ORT); y de forma ocasional, en el British Museum (BM) y colecciones particulares. La procedencia de todas las muestras se relacionan en el trabajo de taxonomía numérica basado en la palinología de los *Echium* macaronésicos (PEREZ DE PAZ, en prensa), siguiendo básicamente la jerarquía taxonómica de BRAMWELL (1972).

Para la observación del material polínico se ha hecho uso de la Microscopía Óptica (MO), Electrónica de Barrido (MEB) y Electrónica de Transmisión (MET). Se siguió el método acetolítico de ERDTMAN (1969), ligeramente modificado por HIDEUX (1972), tanto para las observaciones al MO como para el MEB y algunas del MET.

En la observación al MO, las medidas se han realizado en un Olympus BHB provisto de ocular micrométrico Reichert PK 12,5x con objetivo de inmersión 100x; las microfotografías, en un Zeiss Standard phot.1 con iluminación halógena 12V 100W, objetivo de inmersión 100x planapocromático y una cámara automática Olympus Photomicrographic System Model PM-10AD.

El MEB utilizado fue un Jeol JSM T-220A con cámara fotográfica Mamiya 6x7. La observación se ha realizado de dos formas: sobre granos acetolizados enteros y sobre granos acetolizados fracturados o seccionados. Las fracturas se han obtenido por acetolisis prolongada, en la mayor parte del material observado. Por ultrasonidos, sólo se tuvo éxito con una mínima parte del material debido a la extrema delgadez de las paredes polínicas del material estudiado. Para las secciones se realizaron algunos cortes semifinos de granos acetolizados utilizando un microtomo de congelación Sartorius Werke AG; después del alcohol absoluto y lavar varias veces con agua destilada, se procede a la congelación de la suspensión acuosa de los granos de polen y se corta según la técnica de MÜLLER (1973), realizada en el Dpto. de Biología Vegetal II de la Universidad Complutense de Madrid y señalada en el material investigado con las siglas Mi-UCM. Los cortes se depositan sobre un cubreobjetos en los portamuestras del MEB. El segmento escalar de las microfotografías corresponde a 1- 0,5 y/o 0.1

μm , según aumentos.

Para el MET, el polen no acetolizado y acetolizado ha sido fijado en una solución de glutaraldehído 3% en tampón cacodilato (0,025 M.), y generalmente postfijado en tetróxido de osmio (PEREZ DE PAZ & TESTILLANO, 1990). Se ha observado en microscopios Philips 300 ó 301, y el segmento escalar de las microfotografías es de 1 μm . Para la terminología utilizada se han tenido en cuenta las recomendaciones del glosario de BLACKMORE *et al.* (1992) y castellanización de SÁENZ DE RIVAS (1978).

RESULTADOS

Dada la homogeneidad de algunas de las características polínicas se hace, en primer lugar, una descripción general, válida para el conjunto de los géneros *Echium* y *Lobostemon*, en la que los valores de los distintos parámetros, corresponden a máximos y mínimos. En segundo lugar, en las descripciones de las secciones en cuestión, se reflejan fundamentalmente las particularidades.

Descripción general: (Figs. 1 y 2).

Simetría y forma: Granos heteropolares, a veces subisopolares y ocasionalmente isopolares, simetría de orden 3 y ocasionalmente de orden 2 y 4. De generalmente longiaxos y sublongiaxos a ocasionalmente equiaxos con valores mínimos y máximos, del eje polar P entre 12-28 μm , de los diámetros subecuatorial E1 entre 9-20 μm y E2 entre 5-6 μm (Fig. 1: 1). En corte óptico meridiano (c.o.m.) presentan contornos desde ovales a piriformes, triangulares (Fig.: 3) y ocasionalmente subcirculares o elípticos, constreñidos o no. En corte óptico ecuatorial (c.o.e.) se observan desde subcirculares a \pm triangulares, ocasionalmente cuadrangulares, planaperturados y trilobados interaperturados.

Aperturas: 3-colporados, ocasionalmente 2 y 4-colporados. La ectoapertura es un colpo \pm terminal y la endoapertura (EN, Fig.1: 6) variable, desde circular (3-6 μm); a muy lalongada (largo = 2-5 μm ; ancho = 3-6 μm) o a muy lalongada (l = 3,5-6 μm ; a = 3-6 μm), situada generalmente en la zona subecuatorial distal, acercándose al ecuador en las formas isopolares ocasionales. Suelen presentar costillas endoaperturales en la zona cercana a la ectoapertura.

Exina: Muy fina, de escasamente 0,5-1 μm en el polo distal y de 1 μm a casi 2 μm de grosor en el polo proximal. Desde \pm uniforme por todo el grano (Fig. 1: 3) hasta marcadamente más gruesa en el polo proximal por alargamiento de las columelas (Fig. 1: 1, 4 y 6, EE2).

Ornamentación: El téctum es perforado y parcial, presentando superficies desde perforadas a microrreticuladas (con las modalidades OT1 y OT2) y con distribución (OD, Fig.2: 1-3), y densidad de sus elementos variable, con abundantes formas intermedias. En los granos con ornamentación mixta, siempre la perforada corresponderá a zonas polares y subpolares y la microrreticulada a la zona ecuatorial (Fig. 2: 1).

Las perforaciones o lúmenes de contornos lisos o festoneados son más pequeñas en las zonas polares y subpolares y aumentan de manera gradual o

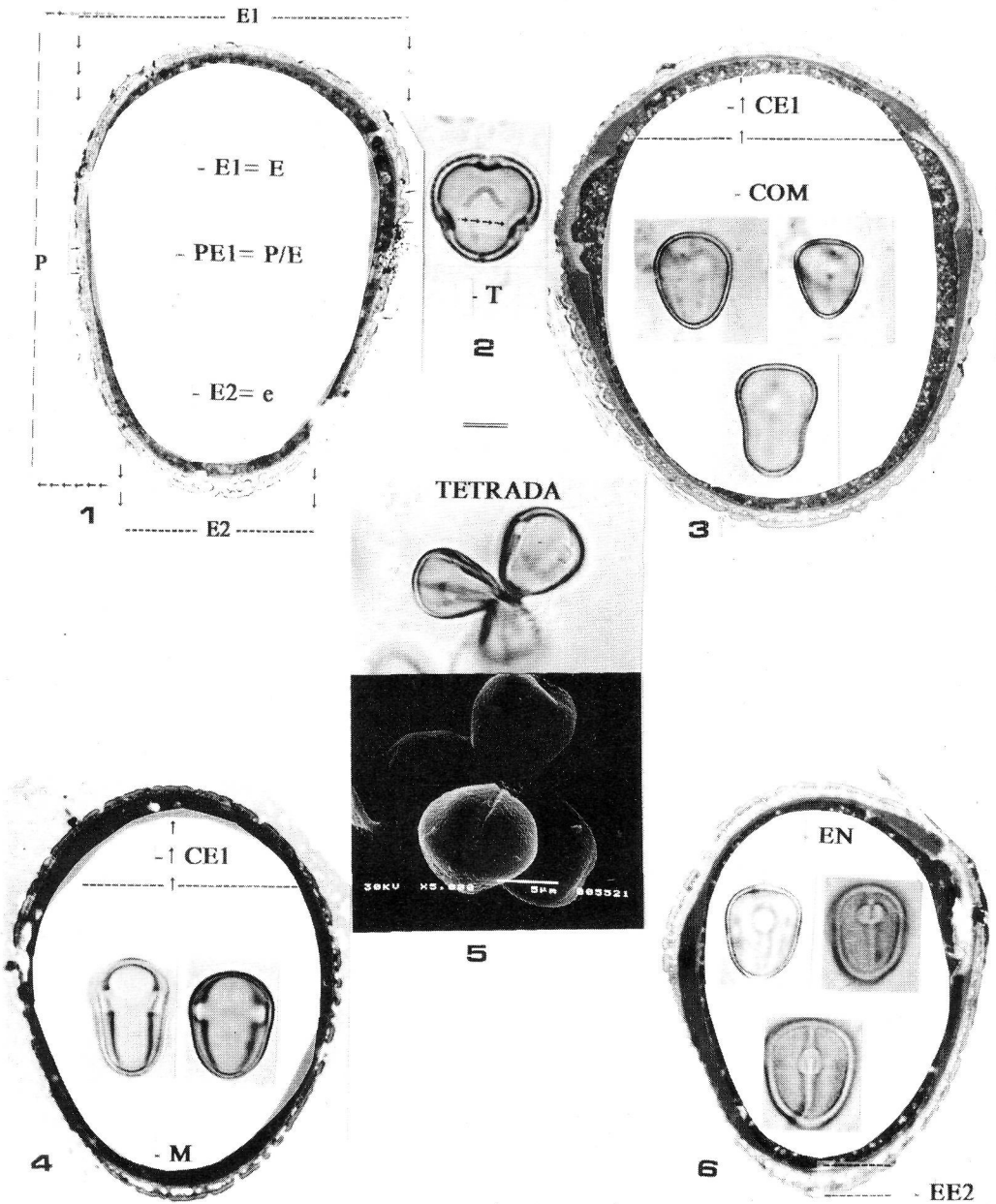


Figura 1.- DESCRIPCIÓN GENERAL: Caracteres cuantitativos al MO: 1 (P, E1, E2, PE1) y 2 (T = ancho mesocolpia distal en c.o.e.). Cualitativos al MO y MET: 3 (COM = corte óptico meridiano y CE1 = curvatura polar distal poco convexa); 4 (M = forma mesocolpia y CE1 = muy convexa); 6 (EN y EE2 = grueso exina proximal).- Tetrada tetraédrica al MO y MEB en el género *Echium* (5 = polos ancho y estrecho en posiciones distal y proximal respectivamente).- MET: ectexina (EE2) y endexina en cortes meridianos.- 1: *E. strictum*.- 3: *E. webbii*.- 4: *L. montanus* (DC.) Buek.- 6: *E. wildpretii*.

brusca, hasta las zonas ecuatoriales. En el fondo de las mismas, a veces se detecta la presencia de formaciones ectexínicas secundarias, a modo de granulaciones o gránulos infratectales cuya fusión dará lugar a los muros de un microrretículo secundario bajo (Fig. 4: 21-22). La complejidad de lúmenes también es variable y se observan desde simples a compuestos de dos, tres o más subdivisiones. El grado de complejidad máximo culmina en un microrretículo doble, con el principal de lúmenes más altos, y secundario, más bajos.

Los muros de dicho retículo suelen ser variables. Unas veces son homogéneos, que tienden a más o menos estrechos, bien delimitados y rectos; o a veces ruguloides. Otras veces, los muros son heterogéneos con zonas de aspecto hinchado que bordean lúmenes generalmente simples o de baja complejidad, pudiendo ser también ruguloides. Respecto a la altura, se les puede observar sencillos con un solo borde, y otras veces con doble borde: bajo y alto.

Sobre la superficie del tectum se observan formaciones ectexínicas con densidad variable, generalmente redondeadas, a veces \pm alargadas o triangulares, a modo de espínulas o gránulos que, en principio, no parecen estar relacionados con los orbículos o cuerpos de Ubisch (HESSE, 1986; KEIJZER, 1987; EL-GHAZALY, 1989, etc). Su tamaño está comprendido entre los 0,1 y 0,2 μm aproximadamente.

En las zonas aperturales, la membrana apertural se observa ornamentada de forma \pm densa, con gránulos del tipo de los supracteales anteriormente descritos y que muestran en esta zona mayor diversidad.

Ultraestructura:

- Zona interapertural:

Ectexina:

Supratectum con formaciones puntuales \pm densas a los electrones que se identifican en principio con la trifina fibrilar (RODRIGUEZ-GARCIA & FERNANDEZ, 1985; ROWLEY & ROWLEY, 1986; CLAUGHER & ROWLEY, 1990; PACINI, 1990), masas variables de "pollenkitt" (DICKINSON, 1973; HESSE, 1981) generalmente denso y formaciones ectexínicas que se podrían calificar de espínulas o gránulos (PEREZ DE PAZ & TESTILLANO, 1990).

Tectum perforado y parcial con perforaciones de diferente talla. Margen externo desde \pm rectilíneo a \pm ondulado. De grosor mayor, igual y menor que la capa basal. Margen interno de \pm rectilíneo a ondulado o con protuberancias.

Infratectum fundamentalmente columelar, con columelas heterogéneas, de configuración rudimentaria a modo de protuberancias o por apilamiento de gránulos, o \pm homogéneas y bien configuradas. Simples, divididas e incluso ramificadas, libres o soldadas y de longitud generalmente mayor en el polo proximal. Se observan también gránulos, libres y agrupados, bien formando columelas por apilamiento o bien en masas, a modo de racimo o con formas parecidas a las descritas para las Annonaceae (LE THOMAS 1980; LE THOMAS & LUGARDON, 1976; PEREZ DE PAZ & TESTILLANO *op. cit.*; PEREZ DE PAZ & PARDO, 1994). Ocasionalmente se observan otros, generalmente de talla menor, \pm libres o ligados al tectum en los espacios intercolumnelares, donde también aparecen masas heterogéneas de "pollenkitt" más o menos denso a los electrones.

Capa basal, variable en morfología y espesor. Tanto en su cara externa como

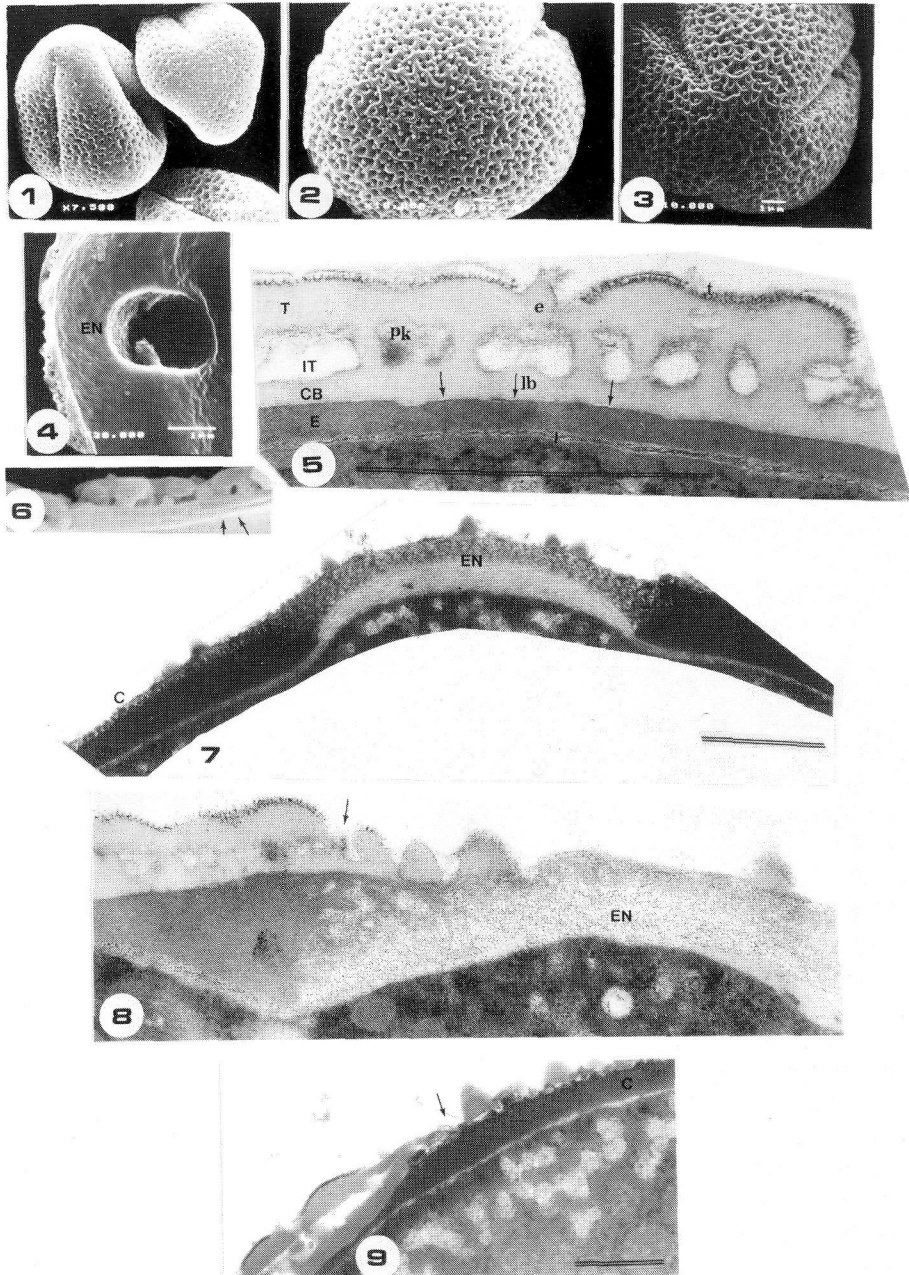


Figura 2.- DESCRIPCION GENERAL: Distribución de la ornamentación y polos (1-3). Ultraestructura interapertural y apertural: endoapertura y ectoapertura.- MEB (1-4, 6) y MET.- 1: *E. strictum*, polos proximal y distal, 7500x.- 2: *E. bonnetii*, polo distal, 10000x; 3: polo proximal.- 4: *E. callithyrsum*, endoapertura (EN), 20000x.- 5: *E. giganteum* L. fil., zona interapertural (e = espínula, t = trifina, T = tétum, IT = infratétum, pk = pollenkitt, CB = capa basal, lb = línea blanca, E = endexina, I = intina), 79800x.- 6: *L. glaucophyllus* Buek, diferencia morfológica entre la capa basal y endexina, 25500x.- 7 y 9: *E. decaisnei* Webb & Berth., zona apertural (EN = endoapertura, C = colpo), 26000x y 19600x.- 8: *E. giganteum*, colpo y membrana apertural con espínulas; endoapertura.

en la interna se muestra, desde irregular muy accidentada con protuberancias variables, a \pm regular. En ocasiones se observa una línea blanca que la separa de la endexina colindante, identificada con la "discontinuidad" de las Lamiaceae (NABLI, 1975a y b, 1976) y de las Boraginaceae en los géneros *Echium* y *Alkanna* (BEEN SAAD-LIMAN, 1984; PEREZ DE PAZ & TESTILLANO, 1990). Se trata de una ligera separación de los dos estratos, transparente a los electrones que se corresponde con una diferencia morfométrica de ambos al MEB (Fig. 2: 6).

En las proximidades de las aperturas, el tectum, el infratectum y capa basal se adelgazan, hasta que desaparece el infratectum y se une el tectum con la base, para quedar convertidos en la membrana apertural, de aspecto laminar aparentemente tectal o a veces basal (Fig. 2: 8-9).

Endexina:

Más compacta y densa a los electrones que la ectexina, de grosor variable por todo el grano de forma inversa a las columelas, principalmente en las zonas que circundan las aperturas y a nivel de la endoapertura. Fuera de estas zonas, varía desde más gruesa en el polo distal hasta muy fina en el proximal, donde a veces parece que se interrumpe (Fig. 1).

- Zona apertural:

La ectexina a nivel ectoapertura, se adelgaza por desaparición del infratectum y adelgazamiento conjunto del tectum y capa basal, quedando reducida a una "membrana apertural" de aspecto laminar aparentemente tectal o basal, que soporta generalmente espínulas y/o gránulos, según sea su contorno puntiagudo o redondeado respectivamente, del mismo tipo a los descritos para el supratectum pero con más diversidad (Fig. 2).

La endexina, a nivel de ectoapertura y bajo dicha membrana apertural, presenta una primera zona muy estrecha "laminar-granulosa", seguida de otra con naturaleza compacta y densa, que al nivel de la endoapertura se vuelve esponjoso-granular (Fig. 2: 7-8), coincidiendo con BEEN SAAD-LIMAN (1984) para *Echium italicum* y *Alkanna tinctoria*. A nivel endoapertura, la endexina se muestra con aspecto granuloso \pm variable hasta que se interrumpe.

A veces, en los granos no acetolizados y a este nivel, se observan los engrosamientos de la íntina denominados por muchos autores "oncus" (RODRIGUEZ-GARCIA & FERNANDEZ, 1985 y 1988; FERNANDEZ & RODRIGUEZ-GARCIA, 1988 Y 1989; ROWLEY *et al.* 1992), (Fig. 2: 7-8).

Descripción por secciones:

1- Sección **STRICTA** (Christ ex Spr. & Hutch.) Bramwell (Tablas 1-2 y Fig.3).

Inflorescencias laxas.

Corola \pm regular con lóbulos \pm iguales.

Flores color azul o rosa.

Arbustos pequeños y laxos.

Está formada por dos especies de ecología diferente, *E. strictum* L. *fil.* ampliamente distribuida en el archipiélago canario generalmente en zonas

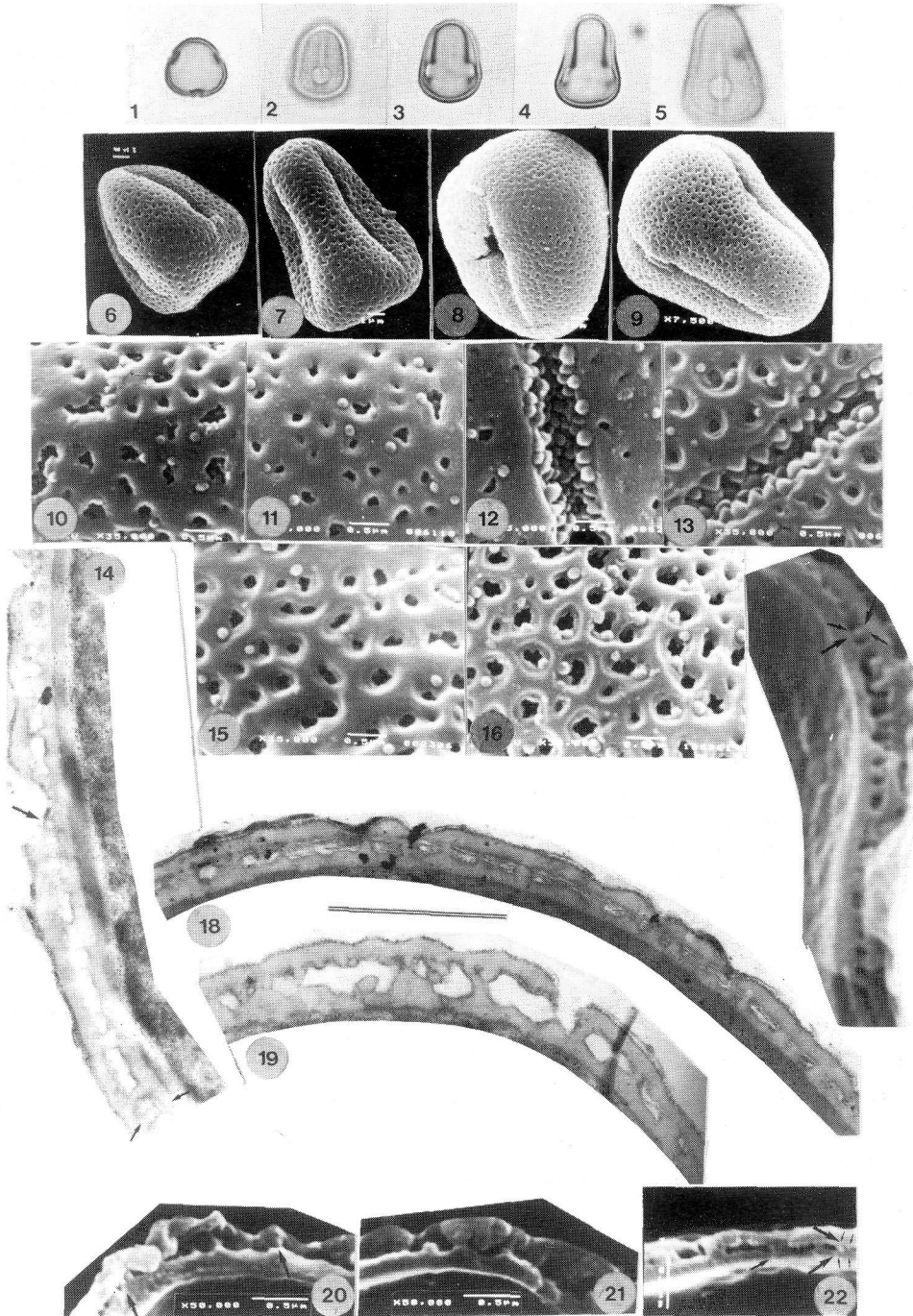


Figura 3.- Sección *STRICTA*. *E. strictum* (1-4, 6-7, 10-15, 17-22). *E. stenosphon* (5, 8-9 y 16).- 1-5: MO, 1000x; 6-9: MEB, 7500x; 10-13, 15-16: MEB, 35000x; 14, 18 y 19: MET, segmento = 1 μ m. 10-11: mesocolpia ecuatorial PR(2).- 12-13: colpo y membrana apertural.- 15: mesocolpia RP(3); 16: mesocolpia R(4).- 14, 17 (MEB) y 22 (MEB): cortes interaperturales meridianos con gránulos infratectales (nivel B).- 18 (MET): corte meridiano distal, infratéctum rudimentario con protuberancias (nivel B); 19 (MET), 20 y 21 (MEB): cortes meridianos proximales (B y C).

boscosas húmedas y colindantes superiores e inferiores, y *E. stenosphon* Webb en zonas ± xerofíticas del archipiélago de Cabo Verde.

Simetría y Forma: Granos heteropolares con simetría de orden tres, tricolporados, sublongiaxos y longiaxos. Los valores métricos de sus ejes polares P y diámetros subecuatoriales, E1 y E2 expresados en μm , se encuentran en la Tabla 1. Con respecto a ellos, esta sección presenta en *E. strictum* los valores extremos inferiores e intermedios pequeños. Valores intermedios mayores, se han encontrado en las poblaciones de *E. stenosphon*. En c.o.m. se observan contornos desde ovales a piriformes en las dos especies. El polo distal en corte meridiano se caracteriza por mostrar una tendencia hacia los contornos casi planos; *E. strictum* se caracteriza por la abundancia de contornos convexos con presencia de casi planos y *E. stenosphon* presenta desde contornos muy convexos a casi planos de forma muy abundante. La mesocolpia muestra una clara tendencia hacia las formas constreñidas tanto en *E. strictum* como en *E. stenosphon*.

Aperturas: La forma de la endoapertura se observa, desde muy lalongada a circular en *E. stenosphon* (3-5 x 3,5-5 μm), hasta fundamentalmente circular en *E. strictum* (3-4 x 3-4 μm) también con formas lalongadas y sublalongadas.

Exina: El grosor de la exina en el polo proximal, se observa desde con engrosamientos intermedios y máximos en *E. strictum*, a solo intermedios en *E. stenosphon*.

Ornamentación: El tectum se observa con la modalidad OT1 de la serie morfológica ornamental, presentando los niveles mínimos de granos perforados (1P) hasta reticulado-perforados (3RP) en *E. strictum*, y los más altos desde granos perforado-reticulados (2PR) a reticulados (4R) con retículo doble (5RR2) en *E. stenosphon*. Esta ornamentación, se distribuye por la superficie de los granos, de forma gradual en *E. strictum* con presencia de formas mixtas. *E. stenosphon* también presenta formas graduales de un tipo a otro, pero generalmente se observan las uniformes.

Los muros generalmente presentan doble borde, alto y bajo, en las dos especies, aunque *E. strictum* tiene alguna población con muros de un borde.

Los lúmenes y perforaciones presentan formas tanto redondas como alargadas en la especie canaria, y un claro predominio de redondos en la especie de Cabo Verde; la complejidad de las mismas es generalmente, simple, aunque presenta también lúmenes compuestos subdivididos dos y tres veces en *E. strictum* de forma ocasional, y abundante en *E. stenosphon*. El borde de los mismos presenta contornos tanto lisos como festoneados en las dos especies. En el interior de ellos se observa granulaciones frecuentemente en *E. strictum*, y ocasionalmente en *E. stenosphon*. Presentan gránulos suprategmiales con dos tipos de talla en *E. strictum*, que se distribuyen por la superficie exínica, de forma poco densa; en *E. stenosphon* se observan gránulos de tres tipos de talla que se distribuyen de forma densa.

Ultraestructura: Al MET en granos no acetolizados, la ectexina presenta:

Supratectum: formaciones puntuales identificadas con la trifina fibrilar; masas variables de "pollenkitt" denso; y las formaciones de naturaleza ectexínica calificadas de espínulas o gránulos.

Tectum: Parcial y perforado. El margen externo desde más o menos rectilíneo

a ondulado, y el interno igual pero con protuberancias. Su grosor es mayor o igual al de la capa basal.

Infratéctum: Fundamentalmente columelar, con columelas heterogéneas generalmente de configuración rudimentaria a modo de protuberancias, o formadas a veces por apilamiento de gránulos; simples, a veces divididas y de longitud mayor en el polo proximal. Asimismo se observan gránulos en los espacios intercolumnelares y ocasionalmente "pollenkitt" más o menos denso.

Capa basal: El margen externo irregular con protuberancias y el interno es \pm regular, a veces con línea blanca que la separa de la endexina colindante. En *E. stenosisiphon* solo se han observado granos acetolizados y rotos al MEB. El téctum más o menos ondulado, infratéctum columelar-granular con gránulos en pila y columelas \pm bien formadas.

2- Sección *VIRESCENTIA* (Christ ex Spr. & Hutch.) Bramwell (Tablas 1-2 y Figs.4-5).

Inflorescencias densas y cilíndricas.

Corola casi regular.

Flores de color azul o rosa.

Arbustos ramificados candelabroiformes \pm laxos.

Está formada por once especies, nueve son del archipiélago canario generalmente en zonas boscosas y colindantes a ellas, superiores e inferiores, y las dos restantes de Madeira, una en el equivalente al piso termocanario, y la otra al equivalente del meso-supracanario de matorral de alta montaña.

Simetría y forma: granos heteropolares con simetría de orden tres, ocasionalmente cuatro, tri y ocasionalmente tetracolporados, sublongiaxos y longiaxos. Los valores métricos de sus ejes y diámetros polínicos, se presentan en la Tabla 1 y son, en general, mínimos e intermedios; las dos especies de Madeira *E. nervosum* Dryander in Aiton y *E. candicans* L. fil. presentan las tallas mayores de la sección. En c.o.m., se observan formas oval y piriforme, con presencia y ausencia de formas triangulares, según especies; presencia de triangulares en: *E. callithyrsum* Webb ex Bolle, *E. onosmifolium* Webb & Berth., *E. virescens* DC., *E. sventenii* Bramwell, *E. webbii* Coincy, *E. acanthocarpum* Svent. y *E. nervosum*; ausencia de formas triangulares en: *E. hierrense* Webb ex Bolle, *E. handiense* Svent., y *E. candicans*. Los contornos distales son generalmente convexos con presencia ocasional de muy convexos y de casi planos. La mesocolpia es generalmente no constreñida, aunque ocasionalmente se observe también constreñida.

Exina: Granos con marcados engrosamientos proximales principalmente en *E. handiense*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*, aunque la generalidad de las especies apenas presentan estos engrosamientos.

Aperturas: Todas las especies, a excepción de *E. bethencourtii* Santos y *E. nervosum*, presentan endoaperturas circulares. Presencia de endoaperturas muy lalongadas en *E. onosmifolium* (2-3,5 x 3-5 μ m) y *E. nervosum* (3 x 4-5 μ m); abundancia de sublalongadas en *E. callithyrsum* (3-4 x 3,5-5 μ m), *E. vires-*

cens (3-4 x 3,5-4 μm), *E. webbii* (2,5-4 x 3,5-4 μm), *E. acanthocarpum* (3-3,5 x 3,5-4 μm), *E. hierrense* (3-4 x 4-5 μm), *E. candicans* (3-4 x 4-5 μm) y *E. bethencourtii* (2,5-3 x 3,5-4 μm). Las endoaperturas sublongadas son escasas y se observan en *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. handiense* (4 x 3,5-4 μm).

Ornamentación: El tectum presenta generalmente la modalidad OT1 de la serie ornamental, con los niveles más bajos de formas perforadas (1) y perforado-reticuladas (2) en *E. bethencourtii*, *E. acanthocarpum*, *E. hierrense*, *E. nervosum* y *E. candicans*; los niveles medios superiores con granos reticulado-perforados (3) en *E. webbii*, *E. sventenii* y *E. handiense*; con mayor amplitud y granos ya reticulados (4) en *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. virescens*. La modalidad OT2 no se ha observado en *Virescentia* salvo de manera ocasional en *E. nervosum* de Madeira. La distribución de la ornamentación, varía según las especies: con tendencia a gradual en *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*; con ligera tendencia a mixta en *E. callithyrsum*, *E. virescens*, *E. sventenii*, *E. webbii*, *E. acanthocarpum*, *E. hierrense*; y tanto uniforme, como gradual y mixta en *E. handiense*, *E. nervosum*, *E. candicans* y *E. bethencourtii*.

Los muros se caracterizan por la presencia casi general de dos bordes, alto y bajo, salvo alguna población de *E. acanthocarpum*, *E. hierrense* y *E. virescens*, también con muros de un solo borde.

La morfología de las perforaciones y lúmenes se ha observado redonda y alargada en *E. bethencourtii*, si bien en algunas especies se ha observado un predominio de redondas como en *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium*, *E. webbii*, *E. acanthocarpum*, *E. hierrense* y *E. nervosum*. Sólo de forma excepcional en una población de *E. virescens*, se ha observado predominancia de alargadas; su complejidad se observa del mismo tipo que la sección anterior, con sólo lúminas simples en *E. bethencourtii*, algunas poblaciones de *E. callithyrsum*, *E. acanthocarpum* y *E. candicans*; con predominio de simples sobre compuestas de dos y tres subdivisiones en *E. webbii*, *E. hierrense* y *E. acanthocarpum*; y tanto simples como compuestas, en *E. onosmifolium*, *E. virescens*, *E. sventenii*, *E. nervosum* y *E. handiense*. El borde de las mismas, se observa exclusivamente liso en *E. nervosum*, y presencia de festoneados en las demás especies. En el interior de las mismas, se observan granulaciones de forma más o menos abundantes cuya fusión dará lugar a los muros del microrretículo secundario más bajo (Fig. 4: 21-22).

Los gránulos suprategmiales, en general, se presentan con valores medios tanto en tipos de talla como en densidad; en algunas especies, se observa la presencia de uno a tres tipos en *E. callithyrsum* y *E. virescens*; más de tres tipos en una sola población, *E. onosmifolium*; presencia de dos y tres tipos, *E. sventenii*; con un sólo tipo y presencia escasa, *E. acanthocarpum*; *E. webbii* es variable con respecto a los tres tipos, pero no los presenta de forma muy abundante; con tres tipos y distribución muy densa, *E. hierrense*; y con tres tipos distribuidos de forma medianamente densa, *E. handiense*, *E. nervosum* y *E. candicans*.

Ultraestructura: Al MET y al MEB con granos no acetolizados y acetolizados respectivamente, la ectexina se observa con:

Supratectum: Con trifina fibrilar en todas las especies, y zonas de "pollenkitt" denso y en masas, en *E. callithyrsum*, o a modo de hilachas y de forma más o menos escasa en el resto de las especies observadas. Asimismo, se observan

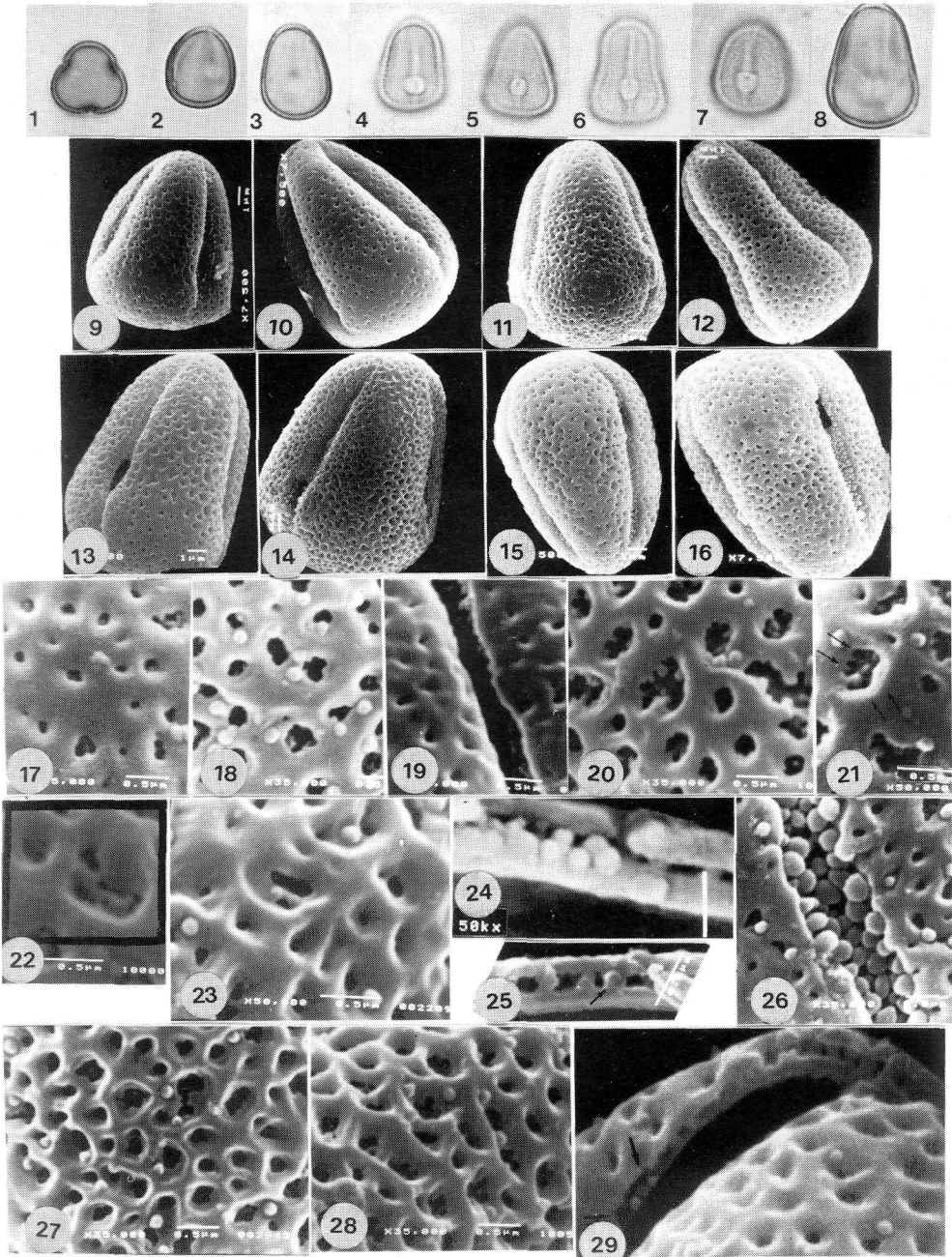


Figura 4.- Sección *VIRESCENTIA*. *E. sventenii* (1). *E. acanthocarpum* (2, 9, 19, 25). *E. onosmifolium* (3, 14, 17, 26-27). *E. virescens* (4, 12, 23). *E. webbii* (5). *E. callithyrsum* (6, 13, 20-22, 24, 28-29). *E. nervosum* (7, 15). *E. candicans* (8, 16, 18).- 1-8: MO, 1000x. 9-16: MEB, 7000x; 17-20 y 26-29: 35000x y 21-25: 50000x.- 17-18: mesocolpia P(1) y PR(2).- 19 y 26: colpo.- 20-23: mesocolpia RP(3) con granulaciones en el fondo de lúmenes y detalle de la fusión de estas.- 24 y 29: corte de lumen con granulaciones y corte subecuatorial con gránulo infratectal.- 27-28: mesocolpia R(4).

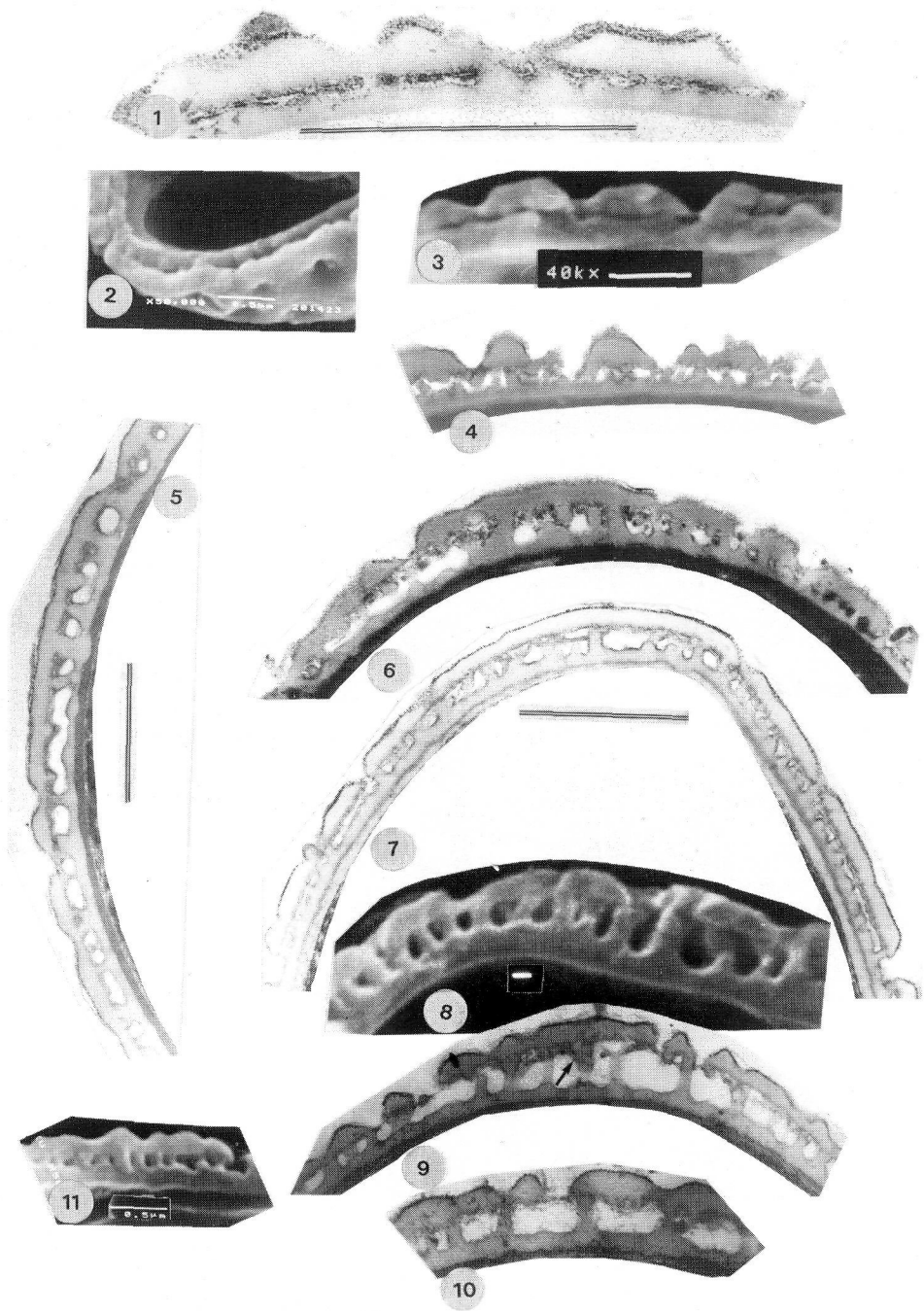


Figura 5.- Sección *VIRESCENTIA*. Ultraestructura (MET, segmento = $1\mu\text{m}$ y MEB, segmentos de 0.5 y $0.1\mu\text{m}$).- *E. callithyrsum* (1, 4, 7). *E. onosmifolium* (2, 9, 11). *E. hierrense* (3, 6). *E. webbii* (5, 8). *E. virescens* (10).- 1(MET), 2-3, 8, 11(MEB): infratéctum casi inexistente en cortes subecuatoriales (1 y 3: nivel A); 5-10 (MET): cortes meridianos en zona proximal con infratéctum más o menos rudimentario (B), columelar (C) y a veces con gránulos agrupados en racimo (9:C).

espínulas con contorno \pm puntiagudo en todas las especies.

Téctum: Perforado y parcial generalmente en la zona ecuatorial. Su cara externa

es de \pm rectilínea a ondulada. De grosor generalmente el doble que la capa basal en *E. onosmifolium* y *E. webbii*, o más, en el resto de las especies, y su cara interna es de \pm rectilínea a ondulada o con protuberancias que se consideran columelas rudimentarias.

Infratéctum: A veces casi inexistente, constituido por el simple contacto de las ondulaciones del téctum y de la capa basal (A), principalmente en *E. callithyrsum* y *E. acanthocarpum*. En general es rudimentario con protuberancias (B) como en *E. nervosum*, o columelar, con aspecto variable, desde rudimentario heterogéneo (B), a \pm homogéneo con columelas muy cortas y anchas en *E. callithyrsum* (C), ligeramente más largas en la zona próximo polar, simples, a veces divididas y en ocasiones con ramificaciones incipientes o digitadas. Otras veces hay gránulos en los espacios intercolumnelares, más o menos ligados al téctum, ocasionales en *E. webbii*, o que se asocian por apilamiento como en *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. virescens*, o por la agrupación en masa a modo de racimo, como *E. onosmifolium*, dando como resultado columelas granulares de talla y forma variable. El "pollenkitt", en los espacios intercolumnelares, suele ser poco denso en la mayoría de las especies, o denso y abundante como en *E. hierrense*.

Capa basal: Su cara externa es \pm rectilínea u ondulada y con protuberancias o columelas incipientes. La interna es generalmente \pm regular a veces con línea blanca que la separa de la endexina; presenta ondulaciones variables que se adentran en la endexina colindante principalmente en *E. virescens*, *E. webbii* o *E. hierrense*.

En la zona apertural, a nivel ectoapertura, la membrana apertural se observa generalmente con espínulas.

3- Sección *GENTIANOIDEA* Bramwell (Tablas 1-2 y Fig.6).

Inflorescencia laxa y \pm cónica.

Corola peculiar con estambres \pm inclusos.

Flores de color azul-violeta.

Arbustos \pm pequeños ramificados fruticosos.

Sección monoespecífica.

E. gentianoides Webb ex Coincy

Especie endémica de La Palma, muy rara en algunos riscos de la zona de pinar alrededor de la Caldera de Taburiente.

Simetría y forma: Heteroplares, simetría de orden tres, tricolporados, sublongiaxos con $P/E = 1,29$ y valores extremos en μm : $P = 17-21$; $E_1 = 13-16$; $E_2 = 9-11$ y $T = 8,5$. En c.o.m. son subpiriformes y piriformes. El contorno meridiano distal polar es tanto convexo como casi plano, y la mesocolpia varía de no constreñida a constreñida.

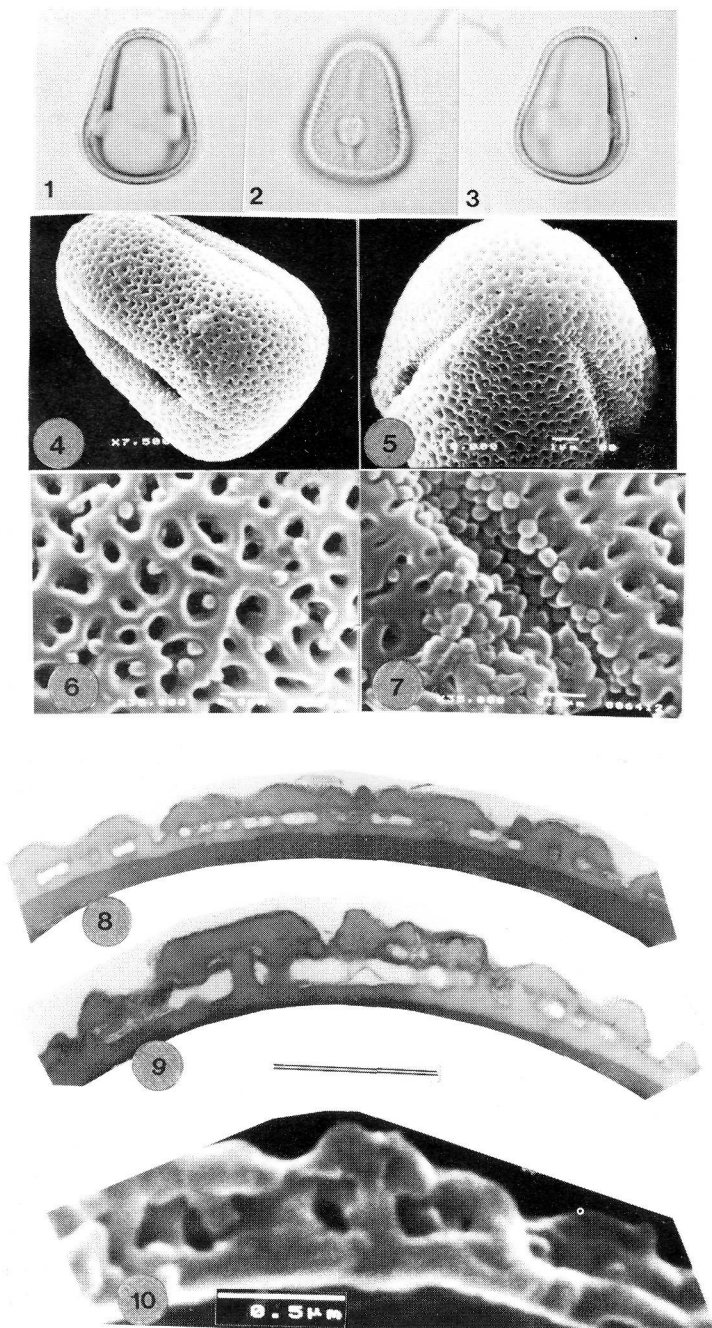


Figura 6.- Sección *GENTIANOIDEA. E. gentianoides*.- 1-3: MO, 1000x; 4-5: MEB, 75000x y 10000x; 6-7, 10: MEB.- 6: mesocolpia R(4), 35000x.- 7: colpo, 35000x.- 8-9 (MET): cortes meridianos, en zonas distal y proximal respectivamente, con infratæctum fundamentalmente columelar (C).- 10: infratæctum con columela ramificada (D).

Aperturas: La endoapertura es de circular (5 μm) a sublongada, o sublongada (5 x 4,5 μm).

Exina: El grosor en la zona próximo polar es generalmente marcadamente mayor que en la distal.

Ornamentación: Se observan superficies tectales OT1 con formas reticulado-perforadas (3) y reticuladas (4), con predominio de las primeras. La distribución de dicha ornamentación, se observa tanto uniforme como gradual.

Los muros son sencillos o dobles.

Los lúmenes redondos predominan ligeramente y su complejidad suele ser simple. Sus contornos son lisos, y en su interior apenas se observan granulaciones.

Los gránulos supratactales son heterogéneos de dos tipos y se disponen por la superficie de manera poco densa.

Ultraestructura: Al MET a partir de granos no acetolizados y al MEB a partir de granos acetolizados y partidos, la ectexina se observa con:

Supratéctum: Con trifina fibrilar, espínulas de manera esporádica y presencia ocasional de "pollenkitt" denso en masas alargadas sobre la superficie tectal.

Téctum: En su margen externo se observa bastante ondulado, a veces rectilíneo. Su grosor es generalmente mayor que la capa basal. En su interior varía desde rectilíneo hasta accidentado con protuberancias.

Infratéctum: Fundamentalmente columelar con columelas de aspecto desde rudimentario, ocasionalmente granulares por apilamiento, a más o menos regulares (C), a veces divididas. De longitud mayor en el polo proximal. Se observa algún gránulo asociado al téctum y columelas granulares. Presencia de "pollenkitt" poco denso.

Capa basal: Exteriormente es de irregular y accidentada a más o menos regular y rectilínea. En su interior es de lisa a ligeramente ondulada. Ocasionalmente se observa línea blanca.

A nivel de la ectoapertura, la membrana apertural se observa con espínulas más o menos puntiagudas.

4- Sección *ECHIUM* DC. (Tablas 1 y 2 , Fig.7)

Hábito herbáceo anual y perenne.

Afinidad mediterránea.

Anillos de la corola Gamolepis y Eleuterolepis.

Está representada por tres especies, de las que dos son endémicas.

E. lancerottense Lems & Holzap., endemismo de Lanzarote frecuente en la zona norte de Famara; hierba anual, presenta anillo con 5 lóbulos separados, inflorescencia ramificada y laxa, corola azul rojiza con estambres \pm inclusos.

E. bonnetii Coincy, endemismo canario presente en zonas \pm xerofíticas de Tenerife, Gran Canaria y Fuerteventura donde tiene una subespecie; hierba anual, presenta anillo continuo, inflorescencia \pm simple, corola azul con dos estambres exsertos. *E. plantagineum* L., especie mediterránea que llega a Macaronesia en Azores, Madeira y Canarias en Gran Canaria, Tenerife, La Palma, La Gomera y El Hierro. Ampliamente distribuida, desde el nivel del mar hasta casi

los 2000 metros; hierbas anuales y bienales, anillo con 10 lóbulos diferenciados, inflorescencia \pm ramificada, corola azul con 2 estambres exertos.

Simetría y forma: Heteropolares y a veces subisopolares e isopolares, simetría de orden tres, tricolporados. La talla presenta en los ejes P y diámetros E1 y E2, valores intermedios grandes y máximos según se observa en la Tabla 1. En c.o.m., no se observan los contornos triangulares y sí una dominancia de los contornos \pm piriformes. El contorno meridiano distal se observa con ausencia de contornos casi planos. La mesocolpia muestra una clara tendencia hacia las formas muy constreñidas.

Exina: Se observa también una clara tendencia hacia los engrosamientos en el polo proximal.

Aperturas: Se observa una tendencia hacia las formas de endoaperturas lalongadas en *E. lancerottense* (5-6 x 5-6 μ m), *E. bonnetii* (4-7 x 5-5,5 μ m) y *E. plantagineum* (5-6 x 5-5,5 μ m), este último con ausencia de endoaperturas lalongadas.

Ornamentación: Presenta superficies tectales OT1 cuya tendencia es marcadamente reticulada (4) hacia formas con retículo doble de más de tres subdivisiones (5), según se observa en la Tabla 2. Las superficies tectales OT2 sólo se han observado en las especies macaronésicas, *E. lancerottense* con formas rugulado-reticuladas (3') en una población, y *E. bonnetii* con formas reticulado-ruguladas (4') y presencia de retículo doble con lúmenes de más de tres subdivisiones (5') que constituye el nivel superior. La distribución de la ornamentación se presenta uniforme en *E. lancerottense* y en las otras dos especies, la tendencia se dirige también hacia las formas uniformes.

Los muros se observan con dos bordes en *E. lancerottense*, y con uno y con dos en *E. bonnetii* y *E. plantagineum*.

Los lúmenes se observan tanto redondos como alargados a excepción de una población de *E. lancerottense* con predominio de redondos, y una población de *E. plantagineum* con ligero predominio de alargados. La complejidad de los mismos se dirige hacia los lúmenes compuestos con más de tres subdivisiones, sobretodo en las especies *E. bonnetii* y *E. plantagineum*. El contorno de los mismos es generalmente liso, salvo *E. lancerottense* y lisos y festoneados en *E. bonnetii* y *E. plantagineum*. En su interior no se han observado granulaciones en *E. bonnetii* y sí, aunque de forma escasa, en las otras dos especies.

Los gránulos suprategmiales son de dos y tres tipos y se disponen de manera generalmente densa en *E. lancerottense*, y muy densa en *E. bonnetii* y *E. plantagineum*.

Ultraestructura: Al MET a partir de granos no acetolizados, la ectexina presenta:

Supratéctum: Trifina fibrilar y espínulas o gránulos. En alguna de las zonas perforadas, masas de "pollenkitt" denso en *E. lancerottense*.

Téctum: Generalmente parcial, con alguna zona continua. En su margen externo, fundamentalmente es muy ondulado. Su grosor, normalmente se observa mayor al de la capa basal en *E. lancerottense* y *E. plantagineum*, o más en *E. bonnetii*. En su interior se muestra desde más o menos liso, a veces ondulado y/o con protuberancias.

Infratéctum: Fundamentalmente columelar, con columelas desde más o menos

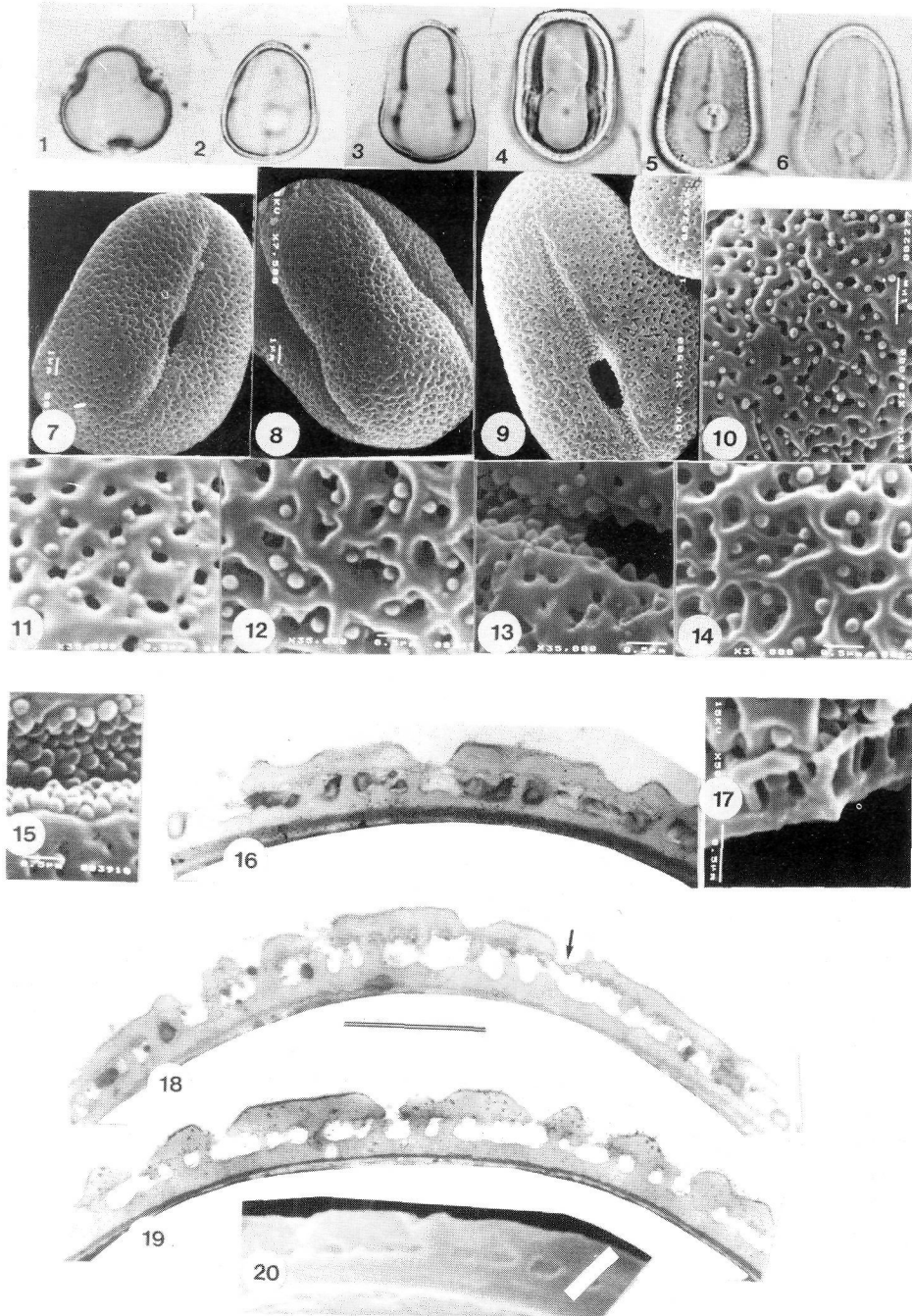


Figura 7.- Sección *ECHIUM*. *E. bonnetii* (2, 7, 10-11, 13-14, 18). *E. lancerottense* (4-5, 15-17). *E. plantagineum* (1, 3, 6, 9, 12, 19-20).- 4 (MO) y 8 (MEB, 7500x): polen isopolar.- 10 (MEB, 20000x): mesocolpia RuR(3'); 11 (MEB, 35000x): RP(3); 12 y 14 (MEB, 35000x): mesocolpia R(4) con retículo doble, RR2(5).- 13, 15 (MEB; 35000x): colpo.- 16, 18-19 (MET): estructura con infratéctum columelar con presencia de "pollenkitt" denso.- 17, 20 (MEB, 50000x): estructuras columelar (D) y columelar-granular (C).

incipientes o a modo de protuberancias hasta más o menos homogéneas que a veces se observan divididas y ocasionalmente digitadas. De longitud variable, sensiblemente mayores en el polo proximal. En *E. bonnetii*, a veces se observan gránulos en los espacios intercolumnelares, o más o menos ligados al tectum, o formando parte de una columela granular, u ocasionalmente agrupados en racimo. Escasa presencia de "pollenkitt" poco denso en *E. bonnetii* y *E. plantagineum*. En *E. lancerottense*, la gran abundancia de la modalidad más densa, dificulta la buena observación de este estrato.

Capa basal: En su exterior se muestra desde muy accidentada e irregular hasta más o menos lisa. En su interior por lo general es lisa o con ligeras ondulaciones.

A nivel de ectoapertura, la membrana apertural se observa con espínulas más o menos puntiagudas.

DISCUSION

El análisis comparado al MO, MEB y MET, confirma los resultados de los estudios iniciales (PEREZ DE PAZ, 1988; PEREZ DE PAZ & TESTILLANO, 1990), revelando además que la diversificación en la sección *Virescentia* es más acusada que en las tres restantes de este estudio:

1. Los valores polínicos de la talla (P, E1 y E2) en estas cuatro secciones macaronésicas de *Echium* son relativamente homogéneos, con valores correlativos que aumentan según el siguiente orden: mínimos en las secciones *Virescentia* y *Stricta* (sin incluir a *E. stenosphon*), medios en *Gentianoidea*, y máximos en los táxones herbáceos de la sección *Echium*.

2. Los valores métricos de la endoapertura están correlacionados con los referidos a la talla. También tienden a ser homogéneos en cada sección, aumentando según la misma secuencia de la talla. La forma de la endoapertura que puede ser circular, lalongada y lolongada, es variable en el interior de un mismo taxon, no pudiendo establecerse correlaciones significativas para las secciones. No obstante, cabe destacar, que la forma lalongada no se ha observado en ninguno de los táxones mediterráneos europeos (CLARKE, 1977; SAHAY, 1980; DIEZ, 1981; etc.) que se caracterizan por endoaperturas circulares y lolongadas. En los táxones mediterráneos norteafricanos (BOU, 1968; BEEN SAAD-LIMAN, 1984) las endoaperturas son en general lalongadas y a veces circulares.

3. En cuanto a la polaridad de los granos, es importante señalar que en los táxones de la sección *Echium* aparece un porcentaje notable de formas subisopolares e isopolares, mientras en las restantes secciones son heteropolares. La posición de la endoapertura parece estar relacionada con la polaridad, situada hacia el polo distal en los heteropolares, tendiendo a ocupar una posición ecuatorial a medida que se avanza hacia las formas isopolares.

4. La ornamentación ha confirmado la existencia de la serie morfológica continua constituida por cinco niveles, desde el tipo perforado al microrreticulado. La modalidad OT1 es característica de estas secciones: en

Stricta (excluyendo a *E. stenosphon*) y *Virescentia*, son más abundantes los primeros niveles o estados, mientras que en *Gentianoidea* y *Echium* son más frecuentes los finales. Esta modalidad ornamental ha podido ser reconocida en las descripciones polínicas anteriores del género *Echium* de táxones no macaronésicos (BOU, 1968; CLARKE, 1977; SAHAY, 1980; DIEZ, 1981, 1984; BEEN SAAD-LIMAN, 1984).

Tabla 1.- TALLA DEL POLEN. Los valores numéricos corresponden respectivamente al rango, media aritmética, e intervalo de confianza del eje P y diámetros E1, E2.

ECHIMUM	P			E1			E2		
1- STRICTA									
<i>E. strictum</i>	12-16	14,6	± 0,3	10-12	10,9	± 0,2	6-8	7,5	± 0,2
subesp. <i>gomeræ</i>	14-16	14,9	± 0,2	10-12	11,0	± 0,2	6-8	7,2	± 0,2
subesp. <i>exasperatum</i>	13-15	14,3	± 0,2	10-11	10,9	± 0,1	7-8	7,3	± 0,2
<i>E. stenosphon</i>	17-23	19,6	± 1,5	13-16	14,9	± 1	8-12	10,2	± 1,4
2- VIRESCENTIA									
<i>E. callithyrsum</i>	13-19	15,4	± 0,6	10-13	11,5	± 0,4	6-10	8,1	± 0,4
<i>E. onosmifolium</i>	13-19	15,3	± 0,5	10-15	11,9	± 0,5	6-10	8,3	± 0,4
subesp. <i>spectab.</i>	13-16	14,4	± 0,2	11-13	11,6	± 0,2	7-9	7,9	± 0,2
<i>E. virescens</i>	12-18	15,0	± 0,3	10-13	11,3	± 0,3	7-10	8,3	± 0,3
subesp. <i>angust.</i>	15-18	16,6	± 0,3	11-13	12,3	± 0,2	8-10	9,1	± 0,1
<i>E. sventenii</i>	14-17	15,5	± 0,9	11-13	11,6	± 0,5	7-9	7,9	± 0,3
<i>E. webbii</i>	12-17	14,1	± 0,7	10-13	11,0	± 0,5	6-10	7,9	± 0,5
<i>E. acanthocarpum</i>	12-17	14,9	± 1,1	10-12	11,7	± 0,4	6-9	7,9	± 0,2
<i>E. hierrense</i>	14-17	15,6	± 0,1	10-13	11,8	± 0,4	7-9	8,5	± 0,2
<i>E. handiense</i>	14-16	14,7	± 0,2	10-11	10,8	± 0,1	8-9	8,3	± 0,2
<i>E. nervosum</i>	14-17	15,9	± 0,5	12-14	12,6	± 0,8	8-11	8,9	± 0
<i>E. candicans</i>	16-19	17,2	± 1,3	12-15	13,2	± 0,7	9-11	9,5	± 0,4
<i>E. bethencourtii</i>	14-16	15,4	± 0,2	12-13	12,2	± 0,1	8-9	8,8	± 0,1
3- GENTIANOIDEA									
<i>E. gentianoides</i>	17-21	19,1	± 0,3	13-16	14,8	± 0,2	9-11	9,8	± 0,2
4- ECHIMUM									
<i>lancerottense</i>	21-25	22,7	± 0,5	15-19	16,9	± 1	11-15	13,7	± 0,8
<i>bonnetii</i>	18-27	21,7	± 3,6	14-20	16,4	± 2	11-16	13,1	± 1,6
subesp. <i>fuerteventur.</i>	22-25	23,6	± 0,3	16-19	17,1	± 0,2	13-15	14,0	± 0,2
<i>plantagineum</i>	21-28	23,5	± 0,8	15-18	16,3	± 0,4	11-15	12,9	± 0,1

La OT2 aparece ocasionalmente en *Virescentia* y en la sección *Echium* (herbácea), su presencia es ocasional y no se ha observado en las secciones *Stricta*, y *Gentianoidea*. En el resto de las secciones y género *Lobostemon*, esta modalidad es la más generalizada (PEREZ DE PAZ, 1993 y PEREZ DE PAZ & PARDO, 1994) y no se ha observado en los táxones mediterráneos europeos.

5. En la Ultraestructura, la estratificación de las paredes polínicas se ha confirmado como un dato de vital interés, porque ha permitido reafirmar, con relación al infratécum, la serie morfológica estructural, con los dos extremos bien diferenciados (A y D), y ambos, relacionados por múltiples formas intermedias (B y C). Asimismo, se ha observado un alto grado de asociación con los niveles de la serie morfológica ornamental. Se han reconocido los cuatro

niveles: A-B-C-D, así como las numerosas formas intermedias de los tipos B y C, estando el tipo D más raramente representado, con mayor frecuencia en la sección *Echium*.

6. La relación ornamentación-estructura se ha observado mediante la estrecha asociación entre los distintos niveles de las dos series morfológicas de ornamentación y estructura. Generalmente coinciden los primeros estados de la serie ornamental con los de la estructural:

A ←-----→ 1P - 2PR

B ←-----→ 1P - 2PR

C ←-----→ 3RP - 4R

D ←-----→ 4R - 5RR2

Las dos series establecidas para la ornamentación y estructura se correlacionan, pues, y se reafirman como una tendencia evolutiva en la que, el tipo de ornamentación perforado, y la estructura poco elaborada con infratétum casi inexistente, se interpretan como caracteres primitivos, que derivan hacia una ornamentación microrreticulada y estructura columelar. Esta interpretación se fundamenta y apoya en las correlaciones existentes para los mismos táxones respecto a caracteres no polínicos.

Tabla 2.- ORNAMENTACION y ESTRUCTURA. Niveles morfológicos 1, 2, 3, 4 y 1', 2', 3', 4' y 5, de la serie ornamental. Niveles A, B, C y D, de la serie estructural.

ECHIUM	ORNAMENTACION	ESTRUCTURA
1-STRICTA <i>E. strictum</i> subesp. <i>gomeræ</i> subesp. <i>exasperatum</i> <i>E. stenosphon</i>	1,2,3 2,3 1,2 2,3,4,5	B,C CD
2-VIRESCENTIA <i>E. callithyrsum</i> <i>E. onosmifolium</i> subesp. <i>spectabile</i> <i>E. virescens</i> subesp. <i>angustifolia</i> <i>E. sventenii</i> <i>E. webbii</i> <i>E. acanthocarpum</i> <i>E. hierrense</i> <i>E. handiense</i> <i>E. nervosum</i> <i>E. candicans</i> <i>E. bethencourtii</i>	1,2,3,4 2,3,4 2,3 2,3,4 3,4 2,3 2,3 1,2 1,2 3 2-(1,2,3)' 2 1.2	A,B,C B,C C C C C C A,B B C C B
3-GENTIANOIDEA <i>E. gentianoides</i>	3,4	C
4-ECHIUM <i>lancerottense</i> <i>bonnetii</i> subesp. <i>fuerteventuræ</i> <i>plantagineum</i>	3,4,5-(3)' 2,3,4,5-(3,4,5)' 3,4,5 4,5	C,D C,D D

7. Las correlaciones **ornamentación-estructura** y **ornamentación-hábito**, permiten considerar a los **táxones herbáceos** como formas derivadas de los dos géneros. Esto refuerza la hipótesis de SAHAY (1980) para las Boragináceas, que relaciona los **táxones leñosos** con los caracteres polínicos más primitivos.

Sin embargo, la presencia de tipos de ornamentación derivada y de estructura exínica muy diferenciada en algunos **táxones canarios** de carácter fuertemente leñoso (*E. onosmifolium*, *E. virescens*) se puede interpretar como el resultado rápido de una especiación por radiación adaptativa. Este proceso parece tener una mayor incidencia sobre la ornamentación y estructura del polen, lo que probablemente está directamente relacionado con las particularidades ecológicas y de polinización de cada taxon.

Asimismo, la gran diversidad de ornamentación tectal de algunas especies y la abundancia de formas intermedias, revelan la condición de "epibionte activo" de estos **táxones canarios** en vías de diversificación.

8. Se refuerza el paralelismo entre los grupos macaronésico y mediterráneo, y se reafirma la correlación entre las **tendencias evolutivas** polínicas y las de los caracteres macromorfológicos relacionados con el hábito, corola, androceo, y citológicos:

- Los pólenes de tallas medias con **téctum** de tipo perforado y afines, con **infratéctum** casi inexistente, se consideran primitivos en los **táxones macaronésicos**. Se relacionan por abundantes formas intermedias (RP, RuR e **infratéctum** gránulo-columelar, **columelar-granular**) que evolucionan hacia pólenes de talla generalmente mayor, **téctum** reticulado y reticulado doble, con **infratéctum** columelar, más generalizado en los **táxones** de afinidad mediterránea.

- Los tipos de endoapertura y ornamentación del **téctum**, podrían revelar dos tendencias evolutivas que probablemente han seguido dos rutas geográficas, una europea hacia las endoaperturas lalongadas y últimos niveles de la serie tectal OT1, representada por algunos **táxones macaronésicos** y mediterráneo-europeos, y otra africana hacia las endoaperturas lalongadas y **téctum** OT2, más generalizada y representada por los **táxones africanos** (PEREZ DE PAZ, 1993; PEREZ DE PAZ & PARDO, 1994). En los **táxones macaronésicos**, fundamentalmente leñosos, coexisten las tres formas de endoapertura: circular (en los tres centros geográficos), lalongada y lolongada (esta última con menos profusión) junto con las dos series ornamentales OT1 y OT2, pero la correlación entre estos caracteres no parece estar suficientemente establecida. Al mismo tiempo, se reforzaría la condición de arquetipo para los **táxones macaronésicos**, y la de derivada de los **táxones mediterráneos**, situando a las Islas Canarias como lugar de encrucijada entre Africa y Europa.

- La posible identificación de **otras correlaciones** (KEVAN, 1984; PEREZ DE PAZ, 1993) como: inflorescencia densa→ laxa; color de las flores (blanco primitivo→ rosa y azul→ rojo); junto con las de estructura floral, del androceo y polínicas mencionadas (PEREZ DE PAZ, 1993; PEREZ DE PAZ & PARDO, 1994), sugieren una fuerte asociación a factores externos de los ecosistemas y relativos a polinizadores diferentes, en el grupo macaronésico.

El rojo de algunas corolas (en *E. wildpretii* H.W. Pearson ex Hook. fil. y ocasional en *E. callithyrsum*) actuaría como reclamo de pájaros, y las radiaciones

ultravioletas desprendidas por las corolas, como reclamo de insectos (OLESEN, 1988). Esto refuerza la hipótesis establecida para el grupo mediterráneo de especies ibéricas (GIBBS, 1971) que relaciona estos mismos caracteres macromorfológicos con la existencia de distintos tipos de polinización entomógama, hacia la polinización cleistogámica relacionada a la inclusión de estambres y más generalizada en los táxones herbáceos.

CONCLUSIONES

1. Las dos series morfológicas establecidas para la ornamentación y estructura del polen en el género *Echium*, se correlacionan y se reafirman como una tendencia evolutiva por la cual, el tipo de ornamentación perforado y la estructura poco elaborada con infratécum casi inexistente, se interpretan como caracteres primitivos, que derivan hacia una ornamentación microrreticulada y estructura columelar. Esta interpretación se fundamenta y apoya en las correlaciones existentes, anteriormente señaladas y generalizadas para el complejo *Echium-Lobostemon* respecto a caracteres no polínicos.

2. De la correlación entre los caracteres polínicos (talla, endoapertura, ornamentación y estructura exínicas) y no polínicos (macromorfológicos y cariológicos) se deduce:

a. Que los caracteres polínicos no parecen estar correlacionados con el tipo de anillo interno de la corola, coincidiendo con DIEZ (1981) y demostrando además que, en dicho complejo taxonómico, las correlaciones se establecen con otros caracteres florales referidos a la morfología y color de la corola, androceo, inflorescencia, hábito y cariología, base del modelo taxonómico empleado por BRAMWELL (1972). En el grupo de táxones mediterráneos no macaronésicos, estas correlaciones y tendencias evolutivas siguen esta misma dirección según se deduce de las descripciones polínicas (BOU, 1968; CLARKE, 1975; DIEZ, 1981; SAHAY, 1980; etc) y parecen estar en relación con los cuatro grupos taxonómicos establecidos por GIBBS (1971) para los táxones mediterráneo-ibéricos.

b. El fortalecimiento de la hipótesis de que la gran diversificación frecuentemente observada en los táxones de las islas oceánicas, frente a sus congenéricas continentales, se explica por el efecto pleiotrópico (CRAWFORD *et al.*, 1987). Dicho efecto es un proceso que tendría lugar como consecuencia del reajuste genético del impacto colonizador en dichas islas, a través del cual, un sólo gen o unos pocos pueden ser los responsables del control de la mayor parte de los caracteres fenotípicos, lo cual justificaría asimismo la rapidez del proceso.

c. Desde el punto de vista biogeográfico-polínico, una diversificación asociada a dos rutas geográficas, una africano-macaronésica y otra macaronésico-africano-europea, subrayando al mismo tiempo la condición de arquetipo para los táxones macaronésicos.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a las Dras. Risueño y Testillano (Consejo Superior de Investigaciones Científicas de Madrid), así como al Dr. Regidor y Sr. Freire las microfotografías al MET y Dña. V. Sánchez (Universidad de Las Palmas de Gran Canaria), los cortes ultrafinos. También a la Dra. Pardo (Universidad Complutense, Madrid), los cortes microtómicos por congelación.

REFERENCIAS

- BEEN SAAD-LIMAN, S., 1984.- *Contribution a une étude ultrastructural de l'exine chez quelques Boraginacées Tunisiennes*. Thèse Doctorale. Faculté des Sciences de Tunis. 76pp.
- BLACKMORE, S., A. LE THOMAS, S. NILSSON & W. PUNT, 1992.- *A Glossary of Palynological Terms*. I.F.P.S.
- BOU, G., 1968.- *Caracteres polínicos de quelques Boraginacées Méditerranéens et Saharo-sindiennes*. Rapport de Stage, D.E.A. Biol. Veget. Montpellier.
- BRAMWELL, D., 1971.- *Studies in the Flora of the Canary Islands*. Tesis Doctoral. University Reading. Unp.
- 1972.- A revision of the genus *Echium* in Macaronesia. *Lagasalia* 2: 37-115.
- 1973.- Studies in the genus *Echium* from Macaronesia. *Monogr. Biol. Canar.*, 4: 71-82.
- 1975.- Some morphological aspects of adaptive radiation of Canary Islands *Echium* species. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 32(2): 241-254.
- 1986.- Contribución a la Biogeografía de las Islas Canarias. *Bot. Macaronésica* (14): 3-34.
- CLARKE, G.C.S., 1977.- *The Northwest European Pollen Flora*, II: 59-101 (Boraginaceae). Reprinted from Review of Palaeobotany and Palynology, vol. 24. Ed. W. Punt and G.C.S. Clarke. E.S.P.C. 1980.
- CLAUGHER, D. & J.R. ROWLEY, 1990.- Pollen exine substructure in *Fagus* (Fagaceae): of tufts in exine expansion. *Can. J. Bot.* 68: 2195-2200.
- CRAWFORD, D.J., R. WITKUS & T.F. STUESSY, 1987.- Plant Evolution and Speciation on Oceanic Islands. In Urbanska, K.M. (ed.) *Differentiation Patterns in Higher Plants*: 182-199. Academic Press. London.
- DICKINSON, H.G., 1973.- The role of plastids in the formation of pollen grain coating. *Cytobios*, 8: 25-40.
- DIEZ, M.J., 1981.- *Polen de Boraginaceae en la Península Ibérica*. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla. Ump.
- 1984.- Contribución al Atlas Palinológico de Andalucía Occidental, I. Boraginaceae. *Lagasalia* 13(1): 147-171.
- EL-GHAZALY, G., 1989.- Pollen and orbicule morphology of some *Euphorbia* species. *Grana* 28:243-259.
- ERDTMAN, G., 1969.- *Handbook of Palynology*. Copenhagen. Munksgaard. 486 pp.
- FERNANDEZ M.C. & M.I. RODRÍGUEZ-GARCIA, 1988.- Pollen wall development in *Olea europaea* L. *New. Phytol.* 108: 91-99.
- FERNANDEZ M.C. & M.I. RODRÍGUEZ-GARCIA, 1989.- Developmental changes in the aperture during pollen grain ontogeny in *Olea europaea* L. *New. Phytol.*, 111: 717-723.
- GIBBS, P.E., 1971.- Taxonomic studies on the genus *Echium*. L. An outline revision of the Spanish species. *Lagasalia* 1: 27-82.
- HESSE, M., 1981.- The fine structure of the exine in relation to the stickiness of Angiosperm Pollen. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 35: 93-123.
- HESSE, M., 1986.- Orbicules and the Ectexine are homologous Sporopollenin Concretions in Spermatophyta. *Pl. Syst. Evol.* 153: 37-48.
- HIDEUX, M., 1972.- Techniques d'étude du pollen au M.E.B. effect differents traitements physicochimiques. *Micron* 3: 1-31.
- JOHNSTON, I.M., 1953.- Studies in the Boraginaceae XXV. A revaluation of some genera of the Lithospermeae. *Journ. Arnold Arbor.* 34: 258-299.

- 1954.- Studies in the Boraginaceae XXVII. Some general observation concerning the Lithospermeae. *Journ. Arnold Arbor*. 35: 158-166.
- KEIJZER, C.J., 1987.- The processes of anter dehiscence and pollen dispersal. II. The formation and the transfer mechanisms of pollenkit, cell-wall development of the loculos tissues and a function of orbicules in pollen dispersal. *New. Phytol.*, 105: 499-507.
- KEVAN, P.G., 1984.- Pollination by Animals and Angiosperm Biosystematics. In William F. Grant (Ed): *Plant Biosystematics*: 271-292. Academic Press. Canadá.
- KOUTNIK, D.L., 1985.- Lectotypification in the genus *Lobostemon* (Boraginaceae). *Taxon* 34: 525-528.
- LE THOMAS, A., 1980.- Ultrastructural characters of the pollen grains of African Annonaceae and their significance for the phylogeny of primitive Angiosperms.I. *Polen et Spores*, 22(3-4): 267-342.
- & B.LUGARDON, 1976.- Structure exinique chez quelques genres d'Annonacées. In Ferguson I.K. & J.Muller (eds.): *The evolutionary significance of the Exine*: 309-325. Academic Press. London.
- LUQUE, T., 1984.- Estudio cariológico de Boragináceas españolas. II. *Echium* L. de España peninsular e islas Baleares. *Lagascalia* 13 (1): 17-38.
- MÜLLER, J., 1973.- Pollen morphology of *Barringtonia calyptocalyx* K. Sch. (Lecythidaceae). *Grana* 13: 29-44.
- NABLI, M.A., 1975a.- Mise en evidence de deux lamelles primordiales, ectexinique et endexinique, dans l'exine de quelques Labiatae. *C. R. Acad. Sc.(Paris)*, ser. D: 251-254.
- 1975b.- *Contribution a l'etude ultrastructural et ontogenique de l'exine de quelques Labiatae*. Thèse. Centre Universitaire de Marseille- Luminy. C.W.R.S.A.O.11.647.
- 1976.- Étude ultrastructurale comparée de l'exine chez quelques genres de Labiatae. In Ferguson I.K. & J.Muller (eds.). *The evolutionary significance of the exine*: 499-525. Academy Press. London.
- OLESEN, J.M., 1988.- Floral biology of the Canarian *Echium wildpretii*: bird-flower or water resource to desert-bees?. *Acta Bot. Neerl.* 37: 509-513.
- PACINI, E., 1990.- Tapetum and microspore function. In S. Blackmore & R.B. Knox (eds): *Microspores: Evolution and Ontogeny*: 213-237. Academic Press. London.
- PEREZ DE PAZ, J., 1988.- Introducción a la palinología del género *Echium* Tourn. en la Macaronesia. *Actas del VI Simposio de Palinología, A.P.L.E.* Universidad de Salamanca: 121-135.
- 1993.- *Diversidad polínica, sistemática, evolución y biogeografía del género Echium L. y de Lobostemon Lehm. (Boraginaceae)*. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna. *Ump*.
- 1995.- Palinología y taxonomía numérica del género *Echium* L. en Macaronesia. *Bot. Macaronésica*, 22.- (En prensa).
- & P.S.TESTILLANO, 1990.- Nuevas aportaciones palinológicas de *Echium* (L.) Tourn. en la Macaronesia y de *Lobostemon* Lehm. (Boraginaceae): Ultraestructura I. *Polen, esporas y sus aplicaciones*. VII Simposio de Palinología (A.P.L.E., Granada, Septiembre 1988): 261-269. Granada.
- & C.PARDO, 1994.- Afinidades Palynologiquas entre le genre *Echium* L. (sect. *Gigantea*, *Decaisnea*, *Simplisia*, *Auberiana*) et *Lobostemon* Lehm. (Boraginaceae). *Acta Botanica Galica*, 141 (2): 243-255.
- RODRÍGUEZ-GARCIA, M.I. & M.C.FERNANDEZ-FERNANDEZ, 1985.- Ultraes-tractura y desarrollo de la pared celular del grano de polen del olivo (*Olea europaea*): I. Zona interapertural. *An. Asoc. Palinol. Leng. Esp.* 2: 227-235.
- & M.C.FERNANDEZ, 1988.- A review of the terminology applied to apertural thickenings of the pollen grain: zwischenkörper or oncus?. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 54: 159-163.
- ROWLEY, J.R. & J. ROWLEY, 1986.- Ontogenetic development of microspores of *Ulmus* (Ulmaceae). In Barnes & Blackmore (eds): *Pollen and Spores: Form and Function*: 19-33. The Linnean Society of London. Academic Press.
- ROWLEY, J.R., J. SKAVARLA & J. PETTIT, 1992.- Pollen wall development in *Eucomia ulmoides* (Eucommiaceae). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 70: 297-323.
- SÁENZ DE RIVAS, C., 1978.- *Polen y esporas*. Introducción a la palinología y vocabulario palinológico. Ed. Blume, Madrid. 219 pp.
- SAHAY, S.K., 1980.- Palynotaxonomy of Boraginaceae and some other families of Tubiflorae. *Biol. Mem.* 4 (1&2): 117-205.