

**ROSACEAE-SANGUISORBEAE DE MACARONESIA: GÉNEROS
MARCETELLA, BENCOMIA Y DENDRIOPOTERIUM. PALINOLOGÍA,
BIOGEOGRAFÍA, SISTEMAS SEXUALES Y FILOGENIA**

JULIA PÉREZ DE PAZ.

Jardín Botánico Canario "Viera y Clavijo" Apdo 14 de Tafira Alta.35017 Las Palmas de Gran Canaria.
(jperezdepaz@grancanaria.com)

Recibido: Marzo 2004

Palabras claves: Rosaceae-Sanguisorbeae, *Dendriopoterium*, *Bencomia*, *Marcetella*, Macaronesia, *Sarcopoterium*, *Sanguisorba*, *Cliffortia*, *Hagenia*, *Leucosidea*, *Polylepis*, *Acaena*, palinología, diversidad, filogenia, sistemas sexuales, tipos polínicos, biogeografía.

Key words: Rosaceae-Sanguisorbeae, *Dendriopoterium*, *Bencomia*, *Marcetella*, Macaronesia, *Sarcopoterium*, *Sanguisorba*, *Cliffortia*, *Hagenia*, *Leucosidea*, *Polylepis*, *Acaena*, palynology, diversity, phylogeny, sexual systems, pollen types, biogeography

RESUMEN

El conocimiento generalizado de los tipos polínicos de los miembros continentales de la tribu Sanguisorbeae, con los modelos de ornamentación exínica, pontopérculo y otras características palinológicas, es el principal objetivo de este estudio, dadas las asociaciones e implicaciones palinológicas de este grupo con la biogeografía, formas de crecimiento de los taxones y sistemas sexuales. Se considera que estas nuevas aportaciones palinológicas ayudarían a conocer y entender el origen y relaciones del grupo de géneros macaronésicos, que además se constituye como uno de los ejemplos clave para el seguimiento y evolución de los sistemas sexuales, representando la vía de acceso a la dioecia desde la monoecia y ginomonoecia con síndromes florales de polinización anemógama. A efectos de un estudio palinológico comparativo lo más completo posible, junto a los representantes de los taxones mediterráneos y continentales de África y América, se han observado nuevas poblaciones de los taxones macaronésicos ya anteriormente estudiados, incluyendo a *B. extipulata*, taxon que no había sido incluido.

Siguiendo la corriente actual de obligada confrontación se analizarán las distintas manifestaciones del o de los tipos polínicos observados según los distintos núcleos biogeográficos. Asimismo, se realizan una serie de correlaciones con la filogenia molecular de secuencias de ITS (ADNn) de HELFGOTT *et al.* (2000) analizando los distintos tipos polínicos según los clados de la topología del cladograma molecular, junto con un seguimiento de las distintas manifestaciones en las formas de crecimiento de los taxones y cambios en los atributos florales y sistemas sexuales de los géneros de Sanguisorbeas estudiados.

SUMMARY

The generalized knowledge of the pollen types of the continental members of the tribe Sanguisorbeae, with the models of exine morphology, pontopericulum and other palynological

ISSN 0211-7150

characteristics is the principal objective of this study, given the association and implication of palynological data in this group with biogeography, growth forms of the taxa and their sexual systems. The new palynological data are considered to help the knowledge and understanding of the origins and evolution of the Macaronesian group of genera, which on the other hand constitute one of the key examples for understanding the evolution of sexual systems representing the route to dioecy from monoecy and gynodioecy with anemogamic floral pollination syndromes. To provide a complete, comparative palynological study, together with the representatives of the Mediterranean and continental American and African taxa, new populations of the Macaronesian taxa already studied have been included as well as the previously unstudied *Bencomia exstipulata*.

Following the current trend of almost obligatory inclusion of molecular data these are confronted with the analysis of the distinct types or type of pollen observed within each biogeographic area. At the same time, a series of correlations are made with the molecular phylogenies based on ITS sequences (DNA) of HELFGOTT *et al.* (2000) analysing the distinct pollen types according to the topographical clades of the molecular cladogram, together with the different types of growth forms of the taxa and the changes in floral characters and sexual systems of the genera of Sanguisorbeae studied.

INTRODUCCIÓN

La tribu Sanguisorbeae Juss., (NORDBORG, 1966 y 1967; SIMPSON, 1979) que se caracteriza por su receptáculo urceolado, presenta unos 14 géneros de especial interés biogeográfico que se distribuyen en ambos hemisferios, austral y boreal, donde están representados todos los continentes. Sin embargo su mayor concentración y centro principal de diversificación, se encuentra en el hemisferio sur, donde los géneros *Polylepis* Ruiz & Pavón, *Tetraglochin* Poeppig., *Magyricarpus* Ruiz & Pavón y *Acaena* Multis ex L., representan a Sudamérica e islas polinésicas, y *Cliffortia* L., *Hagenia* Gmel. y *Leucosidea* Eckl. & Zeyh, al S y E de África. El hemisferio norte templado con Eurasia y América, está representado por una fracción del género *Sanguisorba* L., (subgénero *Sanguisorba* con *S.officinales*, *S.canadensis*, etc.), *Poteridium* Spach. (actualmente como subgénero de *Sanguisorba*) y *Agrimonia* L. Europa y Mediterráneo, representados por la otra fracción de *Sanguisorba* (subgénero *Poterium* o complejo de *S.minor*), con la *subsp muricata* más del norte y la *subsp. minor* más mediterránea que llega a Macaronesia; de forma más restringida, *S. ancistroides* representa al Mediterráneo más occidental inclusive África del norte, y el género *Sarcopoterium* Spach. monotípico, al Mediterráneo oriental. Por último Macaronesia, se encuentra representada por los géneros exclusivos *Bencomia*, *Marcetella* y *Dendriopoterium*. Todos los géneros mencionados son leñosos a excepción de *Acaena* y *Sanguisorba s.l.*, los más ampliamente distribuidos, aunque cabría destacar la existencia de algunos taxones con hábito sufruticoso leñoso (SVENTENIUS, 1948 y 1960; NORDBORG, 1966 y 1967; SIMPSON, 1979).

Asimismo este conjunto de géneros se caracterizan por sus inflorescencias capitadas o en espiga, ausencia de corola y receptáculo sin espinas. Atendiendo a los tipos y síndromes florales con diferentes manifestaciones de los sistemas sexuales, pueden tener uno o varios tipos de inflorescencias cuya presencia tiene un valor diagnóstico indiscutible. Asociadas a un determinado tipo polínico, núcleo biogeográfico y forma de crecimiento, dividirán a los taxones en tres grandes grupos: 1-inflorescencias con sólo flores hermafroditas (subgénero *Sanguisorba*, *Poteridium*, *Agrimonia*: hemisferio boreal y *Leucosidea* y *Acaena* del austral), 2-inflorescencias con flores hermafroditas y unisexuales femeninas (subg. *Poterium* y género *Polylepis*: Europa occidental & mediterráneo y Sudamérica), y 3-

inflorescencias con flores exclusivamente unisexuales masculinas y femeninas (*Sarcopoterium*, *Bencomia*, *Marcetella*, *Dendriopoterium*, *Cliffortia* y *Hagenia*: mediterráneo oriental, macaronesia y África central y SE). Las flores tienen cuatro sépalos y cuando son hermafroditas unas veces son marcadamente protándricas con los estigmas receptivos después de 14 días (NORDBORG, 1966 y 1967) y otras fuertemente protogínicas (GODLEY, 1979; SIMPSON, 1979). El número de estambres puede variar entre 0-50, poco numerosos y de cortos filamentos en las flores hermafroditas de los subgéneros *Sanguisorba* y *Poteridium*, y exertos, numerosos y filiformes en el subgénero *Poterium*. El número de carpelos varía de uno a tres. (Tabla 2a y 2b).

El grupo leñoso de Rosáceas-Sanguisorbeas Macaronésicas formado por los géneros *Dendriopoterium* Svent., *Bencomia* Webb & Berth. y *Marcetella* Svent., comparten con otros géneros de Sanguisorbeae asociados al complejo *Sanguisorba minor* (sect. *Poterium*), caracteres como: presencia de flores unisexuales con síndromes de polinización anemógama, sin nectarios, numerosos estambres con largos filamentos, estigmas penicilados con papilas expuestas y mantienen el mismo tipo polínico con ligeras variantes (SVENTENIUS, 1948 y 1960; NORDBORG, 1966 y 1967; BRAMWELL, 1980; SIMPSON, 1979; PÉREZ DE PAZ, 1982). No se descarta la polinización por insectos, pues algunas características palinológicas del complejo, asociadas al tipo polínico define al conjunto como taxones anfífilos en los que posiblemente tenga lugar los dos tipos de polinización (NORDBORG, 1966; SIMPSON, 1979; HESSE, 1981 y 2000). Presentan todos sus taxones tetraploides con $2n=28$ y $x=7$ y tienen carácter leñoso como muchos de sus parientes continentales: *Sarcopoterium* (mediterráneo-oriental), complejo *Polylepis* (sudamericano con *Tetraglochin* y *Magyricarpus*), *Cliffortia*, *Hagenia* y *Leucosidea*, centro-sudafricanos (NORDBORG, 1966 y 1967; SIMPSON, 1979; BRAMWELL, 1972, 1976 y 1986).

Asimismo poseen un elevado valor ecológico-reproductivo y biogeográfico con manifestaciones evolutivas en los sistemas sexuales especialmente importantes para los ecosistemas isleños y su origen en las islas constituye además un ejemplo de potente diversificación y vía de acceso a la dioecia desde la monoecia (y/o gino-monoecia) del grupo continental mediterráneo-norteafricano representado por *Sarcopoterium*, *Sanguisorba ancistroides* y *S. minor*, (SVENTENIUS, 1948 y 1960; NORDBORG, 1966 y 1967; PÉREZ DE PAZ, 1982; HELFGOTT *et al.*, 2000; PÉREZ DE PAZ, 2002; PÉREZ DE PAZ & FEBLES, 2002 y sin publicar).

Tradicionalmente este complejo de géneros ha sido considerado como uno de los grupos más importantes de la flora macaronésica con carácter relictual, que presenta uno de los modelos más antiguos de disjunciones biogeográficas en todos los continentes, y que además por su condición leñosa y tetraloide (con $x=7$) compartida por la mayoría de los representantes continentales del grupo, constituye un ejemplo de endemismo paleopoliploide (BRAMWELL, 1972, 1976 y 1986; SUNDING, 1979).

Bencomia, cuenta de momento con cuatro especies enmarcadas en dos secciones asociadas a dos tipos de ecosistemas y sistema sexual (SVENTENIUS, 1960). *B. caudata* y *B. sphaerocarpa* pueden presentar situaciones de dioecia y se distribuyen en zonas húmedas y ríscos sombríos del Monteverde. *B. sphaerocarpa* se encuentra en la lista roja de plantas amenazadas (BAÑARES *et al.*, 2003) con la categoría de crítica (CR). En las otras dos especies asociadas a ecosistemas

secos, el bajo número de individuos por población en *B. exstipulata* (VU) de La Palma y Tenerife y más bajo todavía en *B. brachystachya* (CR) de Gran Canaria así como la alta tasa de mortalidad de individuos jóvenes observada en ambas, justifican su presencia en las listas rojas de especies amenazadas (BELTRÁN *et al.*, 1999; BAÑARES *et al.*, 2003). En estas dos especies, los individuos tienden a ser monoicos con inflorescencias mixtas y masculinas y/o *unisexuales* femeninos, rara vez dioicos (SVENTENIUS, 1960; NORDBORG, 1966 y observaciones propias). *Dendriopoterium*, monoico, es exclusivo de Gran Canaria y cuenta con dos especies de ecosistemas similares, una de las cuales ha sido calificada recientemente como (VU) vulnerable (BAÑARES *et al.*, 2003). *Marcetella*, también con dos especies, de condición, en principio exclusivamente dioica, es el único género que llega a otro archipiélago macaronésico con *M. maderensis* y que no tiene taxones en ninguna lista roja.

Estudios recientes de filogenia molecular (HELFGOTT *et al.*, 2000) confirman la monofilia del grupo macaronésico, la gran afinidad de este grupo con el Mediterráneo tanto oriental como occidental representado por los géneros *Sarcopoterium* y taxones del complejo *Sanguisorba minor* (*S. ancistroides* y *S. minor*). Queda sin resolver el modelo de diversificación isleño de los taxones macaronésicos y las relaciones con los otros miembros del complejo *S. minor* representantes de zonas continentalmente lejanas como *Cliffortia*, *Hagenia*, *Leucosidea*, *Polylepis* y *Acaena*. La fracción boreal de *Sanguisorba* queda excluida y separada de la fracción mediterránea y tampoco se resuelven sus relaciones. Al mismo tiempo con los resultados del árbol filogenético, los autores hacen una serie de consideraciones e hipótesis evolutivas acerca del origen de la leñosidad y dioecia del grupo macaronésico, concluyendo que ambos son de condición derivada en el grupo isleño.

Hoy día se tiene la convicción de que la presencia de dioecia y monoecia, en términos generales, tiene un fuerte componente filogenético y está asociada a determinados grupos taxonómicos más que a factores selectivos locales de floras específicas, que desde luego, también actúan de forma importante, pero en segundo lugar (RENNER & RICKLEFS, 1995; RICHARDS, 1997; FREEMAN *et al.*, 1997). En la flora canaria se está confirmando este mismo principio, según las primeras prospecciones generales realizadas hasta el momento, en las que se encuentran incluidos los taxones sujeto de estudio (EHRENDORFER, 1979; PÉREZ DE PAZ, 2002; PÉREZ DE PAZ & FEBLES, 2002 y sin publicar).

Para evaluar pues los sistemas de reproducción, cruzamiento o de polinización de una determinada especie se considera fundamental conocer la historia y peculiaridades evolutivas de los caracteres reproductivos del género y/o familia en cuestión. Principio universalmente conocido como “determinismo filogenético” que se refiere a que la historia evolutiva de un taxon, está condicionando la respuesta a la selección (WEBB, 1984; HAMRICK & GODT, 1996; GITZENDANNER & SOLTIS, 2000). Según esto, se debe “reconocer el verdadero significado biológico de las diferencias estructurales reproductivas” considerando al mismo tiempo: a) la aparición en otros taxones geográficamente lejanos, b) las posibles adaptaciones específicas a fuerzas selectivas ambientales y c) las consecuencias genéticas a niveles de población natural (WEBB, 1984; KARRON *et al.*, 1988; HAMRICK & GODT, 1996; GITZENDANNER & SOLTIS, 2000).

A su vez, las distintas manifestaciones de los síndromes o atributos reproductivos en el tiempo y en el espacio constituyen un potencial especialmente

importante con fuertes implicaciones filogenéticas, poniéndose así de manifiesto las interconexiones recíprocas de la biología reproductiva y sistemática (ORNDUFF, 1969; BARRETT *et al.*, 1997; ANDERSON *et al.*, 2002). El alto componente filogenético de las peculiaridades reproductivas relacionadas principalmente a los síndromes florales infiere un fuerte valor predictivo en taxones relacionados, de manera que para conocer las características reproductivas de una determinada especie en las islas, es obligado conocer de forma prioritaria las peculiaridades del género y familia en cuestión, identificando simultáneamente las posibles "variaciones ambientales" producidas por las diversas fuerzas selectivas locales.

Considerar pues, algunos de los aspectos generales y cuestiones básicas de la dioecia y evolución de los sistemas sexuales, ayudará a entender algunas de las manifestaciones y cambios en los síndromes florales del complejo de Rosaceas Sanguisorbeas en general, y en particular de los géneros macaronésicos *Bencomia*, *Marcetella* y *Dendriopoterium*. Al mismo tiempo, el estudio de las distintas manifestaciones en el espacio y en el tiempo, de los distintos síndromes florales de este grupo, contribuirán al conocimiento de la evolución de los sistemas sexuales y vías de acceso a la dioecia, donde en no pocas ocasiones, la monoecia se encuentra especialmente implicada. Se debe reconocer en este grupo de Sanguisorbeas, el significado biológico de las diferencias estructurales reproductivas considerando e identificando simultáneamente en otros miembros del grupo geográficamente lejanos, las manifestaciones conservativas que constituyen nexo de unión entre los distintos géneros, identificando al mismo tiempo, las posibles adaptaciones específicas a las fuerzas selectivas locales junto con las consecuencias genéticas a niveles de población natural, y todo, a favor del entendimiento y caracterización de las distintas vías de acceso a la dioecia.

En las Angiospermas, algunas situaciones donde la dioecia parece especialmente asociada a la monoecia pueden representar situaciones taxonómicas de origen bastante antiguo (BAWA, 1980) que frecuentemente suelen estar concentradas en los superórdenes y subclases menos avanzados (RENNER & RICKLEFS, 1995; FREEMAN *et al.*, 1997) donde además la monoecia suele estar relacionada a síndromes florales de polinización abiótica y por tanto a determinadas estructuras florales y otros atributos morfológicos.

Frecuentemente se han formulado una serie de asociaciones hipotéticas a la dioecia reforzadas mediante tratamiento estadístico basado en análisis multivariante, referidas a la aparición de flores unisexuales (monoecia y/o dioecia) junto con otros caracteres morfológicos y aspectos ecológicos como, forma de crecimiento (leñoso arbustiva y/o arbórea a veces lianoide), frutos carnosos y frecuentemente a la reproducción vegetativa o incluso presencia de agamospermia (LLOYD & WEBB, 1977; LLOYD, 1979; SOBREVILLA & KALIN-ARROYO, 1982; RENNER & RICKLEFS, 1995; RICHARDS, 1986 y 1997). En los grupos taxonómicos continentales la identificación de situaciones ecológicas que favorecen la dioecia, se reconoce especialmente complicada ya que el análisis de estas asociaciones (con caracteres como el hábito entre otros) entrañan la dificultad de identificar las presiones y mecanismos selectivos ambientales que influyen en el acceso y evolución de la misma. Esa es la razón por la que las islas oceánicas, particularmente ricas en taxones con flores unisexuales (dioicos y monoicos), se consideran actualmente idóneas para los estudios acerca del origen y evolución de los sistemas sexuales en un determinado grupo taxonómico, a ser

posible a partir del conocimiento filogenético, metodológicamente bien resuelto (BARRETT *et al.*, 1997) que permitirá identificar los parientes continentales más allegados y por tanto identificar y confrontar los distintos síndromes reproductivos con las diferentes presiones ambientales implicadas en la diversificación de los taxones endémicos (EHRENDORFER, 1979; SCHULZ & GANDERS, 1996; BARRETT *et al.*, 1997; NORMAN *et al.*, 1997; RICHARDS, 1997; SAKAI *et al.*, 1997; BARRETT, 1998; GRANT, 1998; GIVNISH, 1998; BERNARDELLO *et al.*, 2001; ANDERSON *et al.*, 2001 y 2002).

El origen de la dioecia en las Angiospermas es diverso, se manifiesta en taxones no relacionados y como consecuencia de presiones selectivas diferentes, incluso con situaciones donde las expresiones sexuales varían constantemente en el tiempo. La hipótesis generalizada de que la causa principal que provoca la manifestación de dioecia es la de evitar la auto-fecundación para favorecer la fecundación cruzada o xenogamia, no es la única, hay autores que no sólo son partidarios de esta idea, sino que también consideran que hay fuerzas selectivas que favorecen especialmente la especialización sexual para promocionar y favorecer las ventajas inherentes a cada uno de los morfos masculino y femenino (WEBB, 1979; BAWA, 1980; RENNER & RICKLEFS, 1995; FREEMAN *et al.*, 1997; RICHARDS, 1997). Según esto, el acceso a la dioecia desde el hermafroditismo se puede producir según tres vías evolutivas diferentes: 1º) vía monoecia, 2º) vía ginodioecia inestable y 3º) desde el heteromorfismo asociado a sistemas de auto-incompatibilidad heteromórficos (GANDERS, 1979; RENNER & RICKLEFS, 1995; FREEMAN *et al.*, 1997; SAKAI *et al.*, 1997). El acceso vía ginodioecia inestable suele estar fijado genéticamente (McCAULEY & BROCK, 1980; McCAULEY, 1998; MAURICE *et al.*, 1994; HAAN *et al.*, 1997), aunque presenta formas intermedias de gran labilidad con manifestaciones incluso de androdioecia que suelen estar correlacionadas a factores ecológicos diferentes con incluso tipos distintos de polinización. En Canarias puede estar representada en géneros que frecuentemente presentan síndromes de polinización fundamentalmente entomógama como *Silene*, *Rhamnus*, *Picconia*, *Maythenus*, *Neochamaelea*, etc., sin descartar los síndromes de anemofilia en otros géneros como *Plantago*. La vía de acceso desde el heteromorfismo es la más rara, pero podría estar representada en Canarias por el género endémico *Plocama* (Rubiaceae) donde ya se han observado algunas manifestaciones con asociación de heterostilia y ginodioecia (PUFF, 1982; PEREZ DE PAZ, 2002; PEREZ DE PAZ & FEBLES, 2002 y sin publicar).

El acceso vía monoecia, se caracteriza por la presencia generalizada de flores unisexuales frecuentemente con síndromes de anemofilia, donde la presencia de las flores hermafroditas es ya escasa u ocasional. Presenta una gran labilidad sexual pudiendo coexistir formas exclusivamente masculinas, exclusivamente femeninas e intermedias. Esta vía está representada en Canarias por los géneros *Dendriopoterium* Svent., *Bencomia* Webb & Berth. y *Marcetella* Svent., grupo leñoso de Rosáceas-Sanguisorbeas, géneros *Phyllis* (Rubiaceae), *Myrica* (Myricaceae) y *Rumex* (Poligonaceae) entre otros.

Los mecanismos reproductivos que favorecen la dioecia o diferenciación sexual en individuos diferentes para favorecer la xenogamia y con ello aumentar la diversidad genética, siguen constituyendo una de las principales estrategias para incrementar la biodiversidad en las poblaciones naturales de algunas especies, sobre todo, después de un evento colonizador en ecosistemas aislados. Se puede

decir también que esta estrategia reproductiva es frecuente en hábitats tropicales y de islas oceánicas con altos porcentajes de dioecia y por tanto especialmente común en la floras endémicas como, Nueva Zelanda, Hawai, Juan Fernández y Canarias donde ha sido apenas estudiada e infravalorada (BAWA, 1977 y 1980; CRUDEN & HERMANN-PARKER, 1977; EHRENDORFER, 1979; GANDERS, 1979; RICHARDS, 1986 y 1997; SCHULTZ, 1994; RENNER & RICKLEFS, 1995; SCHULZ & GANDERS, 1996; NORMAN *et al.*, 1997; BARRETT *et al.*, 1997; FREEMAN *et al.*, 1997; SAKAI *et al.*, 1997; PUTERBAUGH *et al.*, 1997; WELLER *et al.*, 1998 y 2001; BARRETT, 1998; GRANT, 1998; GIVNISH, 1998; HELFGOTT *et al.*, 2000; BERNARDELLO *et al.*, 2001, ANDERSON *et al.*, 2001 y 2002; PÉREZ DE PAZ, 2002; PÉREZ DE PAZ & FEBLES, 2002 y en prep).

La *dioecia* en Canarias ha sido cifrada en un 2% (HELFGOTT *et al.*, 2000) porcentaje no del todo significativo ya que la información de los síndromes florales obtenida hasta el momento ha sido muy escasa, esporádica y de carácter puntual e instantáneo, sin tener en cuenta situaciones de dioecia críptica y funcional con fuertes implicaciones de protoginia (GODLEY, 1979; RICHARDS, 1997; KNAPP *et al.*, 1998; HUMEAU, *et al.*, 1999; ANDERSON, 2000), ni tampoco, situaciones frecuentes de fluctuación entre los sistemas sexuales mono y dioecia (subdioecia o trioecia) y polígamo dioecia (CRUDEN & HERMANN-PARKER, 1977; RICHARDS, 1997; PÉREZ DE PAZ, 2002; PÉREZ DE PAZ & FEBLES, 2002 y en prep.). Salvo en ocasiones muy puntuales, no se ha evaluado ni a nivel de especie y mucho menos a niveles de población natural, incluido el grupo de Sanguisorbeas macaronésicas.

Dentro de una misma especie y a nivel de poblaciones naturales, la *ratio de sexos* o número de individuos masculinos en relación a los femeninos, puede variar en el tiempo y en el espacio, ya que los individuos masculinos por lo general suelen ser más tolerantes a los hábitats inestables que los femeninos, que tienen que asegurar la progenie. Hay incluso especies que dentro de una misma población con manifestaciones de dioecia e individuos unisexuales, pueden albergar también individuos monoicos de inflorescencias uni o bisexuales, como *Sanguisorba minor*, taxon herbáceo y mediterráneo que llega a Canarias, al igual que alguno de sus parientes canarios leñosos más allegados pertenecientes al género *Bencomia* (SVENTENIUS, 1960; NORDBORG, 1966; RICHARDS, 1997; PÉREZ DE PAZ, 2002; PÉREZ DE PAZ & FEBLES, 2002 y sin publicar).

Asimismo, dentro de la tribu, las características palinológicas muestran importantes manifestaciones evolutivas de diversificación "asociadas" a los sistemas sexuales, núcleos biogeográficos y formas de crecimiento. Los taxones de *Sanguisorba* sección *Sanguisorba* (boreal) con inflorescencias exclusivas de flores hermafroditas, presentan un tipo polínico 6-colporado y marcadamente prolado, pudiendo variar en algunas especies a tres pares de colpos con tres endoaperturas (no 6) y se considera como la transición al tipo 3-colporado pontoperculado y subprolado (ERDTMAN, 1952 y 1969; NORDBORG, 1966 y 1967; CANDAU & ROMANOS, 1987) de la sección *Poterium*, con inflorescencias mixtas de flores unisexuales femeninas y hermafroditas, protandria muy marcada conformando situaciones de ginomonoecia en *S. minor* y *S. ancistroides*. En relación a la talla del polen, se han encontrado diferencias significativas en *S. officinalis* y *S. minor* subsp *muricata*, ambas con $2n=28$ y 56 , que responden a manifestaciones diferentes de los citotipos tetraploide y octoploide (ERDTMAN, 1952; NORDBORG, 1966 y 1967). Tabla 2.

En algunos géneros leñosos como *Sarcopoterium* y géneros macaronésicos, las inflorescencias pueden seguir siendo mixtas pero de flores unisexuales femeninas y masculinas o incluso completamente unisexuales, "asociadas" al tipo polínico **3-colporado-pontoperculado** subcircular y brevicolpado con variaciones en la talla de la endoapertura, características del pontopérculo (NORDBORG, 1966 y 1967, ERDTMAN, 1952 y 1969; PÉREZ DE PAZ, 1982; CANDAU & ROMANOS, 1987).

En lo referido al modelo de ornamentación exínica y pontopérculo del grupo mediterráneo hay muy poca información, así como en los restantes núcleos biogeográficos es muy escasa e incompleta. ERDTMAN (1969) diferencia el pontopérculo de los géneros macaronésicos (*Dendriopoterium*) del opérculo (no pontopérculo) de *Hagenia*, género africano monotípico, dioico y también leñoso, pero considera el tipo polínico relacionado a macaronesia. *Cliffortia*, también leñoso cuenta con varias secciones fundamentalmente sudafricanas, donde puede presentar indistintamente receptáculo seco o carnoso y monoecia y/o dioecia (NORDBORG, 1966), no se han encontrado descripciones palinológicas como tampoco de *Leucosidea* árbol monotípico del SE de África.

Polylepis, conjunto de árboles endémicos de los Andes, tienen al parecer el mismo tipo polínico junto con *Tetraglochin*, *Magyricarpus* y *Acaena* con ligeras diferencias (NOWICKE en SIMPSON, 1979). Las inflorescencias péndulas presentan flores hermafroditas fuertemente protogínicas o a veces unisexuales femeninas con el androceo abortado (ginomonoecia) que pueden sugerir y no descartan la dioecia funcional. Cercano a *Acaena*, lo separa la ausencia de tricomas anteriformes en este último. El género *Acaena* herbáceo y de flores hermafroditas ampliamente distribuido por América, Hawai e islas polinésicas, a veces presenta situaciones con una protoginia tan acusada que se ha considerado funcionalmente dioico (SIMPSON, 1979; GODLEY, 1979).

En los miembros macaronésicos del grupo, mientras las distintas manifestaciones del pontopérculo en relación a los taxones mediterráneos, no se consideran fundamentalmente importantes, sin embargo la ornamentación del tectum siendo bastante similar a los taxones mediterráneos, los pocos datos al microscopio electrónico de barrido disponibles hasta el momento, señalan algunas diferencias que pudieran resultar relevantes. La presencia de relieve en el tectum de los taxones macaronésicos que le dan un aspecto frecuentemente ondulado y la disposición de las espínulas y nano verrugas suprategales, que pueden resultar bastante significativas y con valor diagnóstico (PÉREZ DE PAZ, 1982; CANDAU & ROMANOS, 1987).

El desconocimiento bastante generalizado de dichos modelos de ornamentación exínica y otras características palinológicas en los restantes miembros de la tribu de otros continentes con el mismo tipo polínico, es el motivo de este estudio constituyendo su principal objetivo, dadas las asociaciones e "implicaciones palinológicas en la biogeografía, formas de crecimiento y biología reproductiva" del grupo. Se considera que estas nuevas aportaciones palinológicas ayudarían a entender y conocer el origen y relaciones del grupo macaronésico.

A efectos de un estudio palinológico comparativo lo más completo posible, junto a los representantes de los taxones mediterráneos y continentales de África y América, se ha ampliado el número de poblaciones de los taxones

macaronésicos ya observados en estudios anteriores (PÉREZ DE PAZ, 1982) incluyendo *B. extipulata*, taxon que no había sido estudiado.

Siguiendo la corriente actual de obligada confrontación molecular (BARRETT et al., 1997; ANDERSON et al., 2002) se analizarán las distintas manifestaciones del o de los tipos polínicos observados según los distintos núcleos biogeográficos. Asimismo, se realizarán una serie de correlaciones con la filogenia molecular de secuencias de ITS (ADNn) de HELFGOTT et al. (2000) analizando los distintos tipos polínicos según los clados de la topología del cladograma molecular, junto con un seguimiento de las distintas manifestaciones en las formas de crecimiento de los taxones y cambios en los atributos florales y sistemas sexuales de los géneros de Sanguisorbeas estudiados.

MATERIAL Y MÉTODOS

El material polínico observado procede de 26 poblaciones de las que 14 pertenecen a la totalidad de las 8 especies descritas hasta el momento de los tres géneros macaronésicos y las 12 restantes pertenecen a 12 taxones de la tribu Sanguisorbeae del complejo *S. minor* que representan a los taxones de los núcleos biogeográficos Mediterráneo, SE de África y Sudamérica. Las muestras estudiadas proceden de poblaciones naturales cuyas pliegos testigos se encuentran fundamentalmente en el herbario del Jardín Botánico Canario "Viera y Clavijo" (LPA) y del Jardín de Aclimatación de la Orotava (ORT) así como a material de los herbarios del British Museum (BM), Jardín Botánico de Kew y Universidad de Reading. La procedencia de todas las muestras se relacionan a continuación siguiendo básicamente los modelos taxonómicos de SVENNIUS (1948 y 1960), NORDBORG (1966 y 1967) y SIMSOM (1979).

Cada taxon lleva entre paréntesis la abreviatura que se utiliza en la leyenda de las tablas y figuras, procedencia y referencia de las distintas poblaciones estudiadas, seguido de las siglas del herbario según Index Herbariorum y referencias de la palinoteca del JBCVC con un número del 1-8 y una o dos letras (p.e.: Ac 1BX):

Bencomia brachystachia Svent. (BB): Canarias: Gran Canaria: Los Lajiales, Tirajana; LPA 11096-11098; Ac 2AB.

Bencomia caudata Webb et Berth. (BC): BCCV- Canarias: Gran Canaria: Valsendero, LPA 11118 – 11121, Ac 4V' y 4U'- BCCT: Los Tiles de Moya, LPA 11102-11104, Ac 6Y. BCTG- Tenerife: Laderas de Güimar, LPA 17028, Ac 1T- BCTT: Taganana, ORT 12874. Ac 4AB.

Bencomia sphaerocarpa Svent. (BS): Canarias: El Hierro: BSH- Fuga Tabano, LPA 16849, Ac 1U'. La Palma: BSPM- Mazo, ORT 3389, Ac 8U'- BSPT: Los Tilos, ORT 3391, Ac 7Y.

Bencomia extipulata Svent. (BE): Canarias: Tenerife - BETBT: Boca Tauce, LPA, legit A.Marrero 3-10-83, Ac 5S'.

Dendriopoterium menendezii Svent. (DM): Canarias: Gran Canaria- DMM: Guayedra, ORT 1902, Ac 3U'; DMV: San Nicolás-Artageve, ORT 1904, Ac 6V'.

Dendriopoterium pulidoi Svent. (DP): Canarias: Gran Canaria: Barranco Tejada, LPA 11156-11163, Ac 7Y.

Marcetella moquiniana Svent. (MMo): Canarias: Tenerife: MMoT- Cuevas Negras, LPA 15545, Ac 5U'- MmoC: Gran Canaria: Barranco Guayadeque, LPA 11188-89, Ac 2U'.

- Marcetella maderensis* Svent. (MMA): Madeira: Curral das Freiras, JBCVC cult., LPA 11195 Ac 7U'.
- Sarcopoterium spinosum* (L) spach. (SS): Mediterráneo oriental: Jordán (Mar Muerto), RU (Reading University), legit G.Swann 1976, Ac 7R' y 7S.
- Sanguisorba minor* subsp. minor (SMM): Mediterraneo, MAF 92105, Ac 5C.
- S. minor* subsp. *muricata* (SMMu): Europa: España (Huesca). MAF 92205., legit A. Monasterio 18-6-43, Ac 8AB.
- Cliffortia pedunculata* (CP): S.Africa; KEW: legit 30-8-39, Salter 6879, Ac 2Y.
- Cliffortia ruscifolia* (CR): S.Africa; KEW: legit 26-8-31, Bullock 4017, Ac 2H.
- Cliffortia tentifolia* (CT): S.Africa (Esterhuysen); KEW: legit 20-4-46, Ac 2G.
- Hagenia abyssinica* (HA): S.Africa; BM: legit Meter J. Tyrer 1962, Ac 8 y 2AN.
- Leucosidea sericea* (LS): S.Africa: S.Rhodesia; RUH 2996, legit 18-10-50 - LS1: África Austral 461, Ac 6AB.
- Acaena magellanica* (AM): Sudamérica; BM: TBAPA 391-Ea Las Buitreras, Ac 5T; AM1-BM: TBPA 2537, Ac 3AB.
- Acaena pinnatifida* (AP): Sudamérica; KEW, Ac 6H.
- Polylepis rugulosa* (PR): Sudamérica: Perú (Huacabamba); KEW, legit Hutchison & Wright 13-9-64, Ac 2T.
- Polylepis incana* (PI): Sudamérica: Ecuador (León); KEW, legit Asplund 25-5-39, Ac 5G.

Para la observación del material polínico se ha hecho uso de la Microscopía Óptica (MO) y Electrónica de Barrido (MEB). En el laboratorio se siguió el método acetolítico de ERDTMAN (1969), ligeramente modificado por HIDEUX (1972), tanto para las observaciones al MO como para el MEB. En la observación al MO, las medidas se han realizado en un Olympus BHB con ocular micrométrico Reichert PK 12.5x y con objetivo de inmersión 100x; las microfotografías, en un Zeiss Standard-phot.1 con iluminación halógena 12V-100W, objetivo de inmersión 100x planapocromático, cámara automática Olympus Photomicrographic System Model PM-10AD, así como capturas por un sistema de Análisis de Imagen Olympus-Microimage 4.5 donde también se han tomado datos biométricos con las debidas calibraciones. Los MEB utilizados fueron un Mini SEM ISI, un ISI- SUPER IIIA y un Jeol JSM T-220A con cámara Mamiya 6x7. La observación se ha realizado sobre granos acetolizados y no acetolizados.

Se estudian 12 caracteres polínicos, cuantitativos tomados al MO en μm , y cualitativos al MO, y al MEB. En los análisis al MO de los caracteres cuantitativos se han realizado un total de 50 medidas para los ejes P, diámetro E, grosor de la exina (Ex), diámetro ecuatorial del pontopérculo (Po) y ejes p (En-p) y e (En-e) de la endoapertura. En todas las poblaciones, las microfotografías al MO (1000x) y al MEB, de los granos de polen enteros son a 3000x y detalles superficiales varían de 7.000x, 14.000x hasta 30.000x. En la terminología empleada se ha tenido en cuenta el glosario de BLACKMORE *et al.* (1992) y para la castellanización de la misma, a SÁENZ de RIVAS (1978).

Se ha incluido la reproducción del cladograma obtenido en el estudio molecular de secuencias de ADNn (ITS) de HELFGOTT *et al.* (2000) tomando exclusivamente, los géneros junto con los valores de bootstrap de los distintos clados, con la finalidad de superponer los tipos polínicos y hacer un seguimiento de las distintas manifestaciones de los sistemas sexuales y formas de cruzamiento en los géneros de *Sanguisorbeas* estudiados.

RESULTADOS

Las características palinológicas de los taxones estudiados, se presentan en primer lugar con una descripción lo más exhaustiva posible en previsión de futuras codificaciones. Los datos biométricos y detalles a nivel de especie se pueden observar y se especifican en la Tabla 1a y 1b y Figuras 1-8.

Descripción general de todos los géneros:

Simetría y forma: granos isopolares con simetría de orden tres, pocas veces cuatro. En vista polar, el c.o.e es generalmente subtriangular plana (BC) o angulo-aperturado o subcircular, (BB) indistintamente según géneros y especies, ocasionalmente cuadrangulares ángulo y planaperturados con lados convexos.

En vista meridiana, generalmente, subequiaxos pudiendo variar desde con formas circulares a elípticas tanto logiaxos como brevixos en *Bencomia*, brevixos en *Dendriopoterium* y circulares y brevixos en *Marcetella*, con tendencia a longiaxos en *Sanguisorba*, siendo longiaxos y declaradamente muy longiaxos en *Leucosidea*. El c.o.m se puede manifestar asimismo como circular o subcircular elíptico y a veces romboidal.

Aperturas: granos tri-colporados y a veces tetra-colporados con endoapertura alargada variable, aparentemente más ancha en su zona central y de contornos frecuentemente imprecisos; otras veces se puede manifestar claramente con contorno rectangular de talla variable.

La ectoapertura tipo colpo es de longitud variable, más o menos larga en los granos longiaxos como, *Leucosidea* y *Hagenia*, generalmente intermedia en los subcirculares de los géneros macaronésicos y hasta muy corta en los granos brevixos del género *Cliffortia* y *Acaena*.

La superficie colpal tiene la particularidad de estar cubierta por un "pontopérculo" (Po) u "opérculo" (Op) cuyas partes apicales confluyen a veces con la exina colindante. En esta zona, muchas veces la continuidad exínica no es tan manifiesta y clara de manera que se pueden observar situaciones discontinuas que se asemejan más a un opérculo (FIG.1-8) y otras veces un sin fin de situaciones intermedias. En la porción ecuatorial del pontopérculo, el diámetro suele ser más ancho disminuyendo gradualmente hacia sus respectivos ápices salvo en *D. menendezii* y *Hagenia*. que es uniforme. Sus valores biométricos suelen variar de unos taxones a otros pero sobre todo a nivel de género, aunque muchas veces se superponen como se observa en la Tabla 1a y 1b.

Exina: entre 1-2 μm , su grosor suele ser uniforme por todo el grano en los taxones macaronésicos en los que destaca *B. extipulata* por ser la de mayor grosor en Macaronesia; a veces aumenta en los polos y otros en el ecuador de los granos.

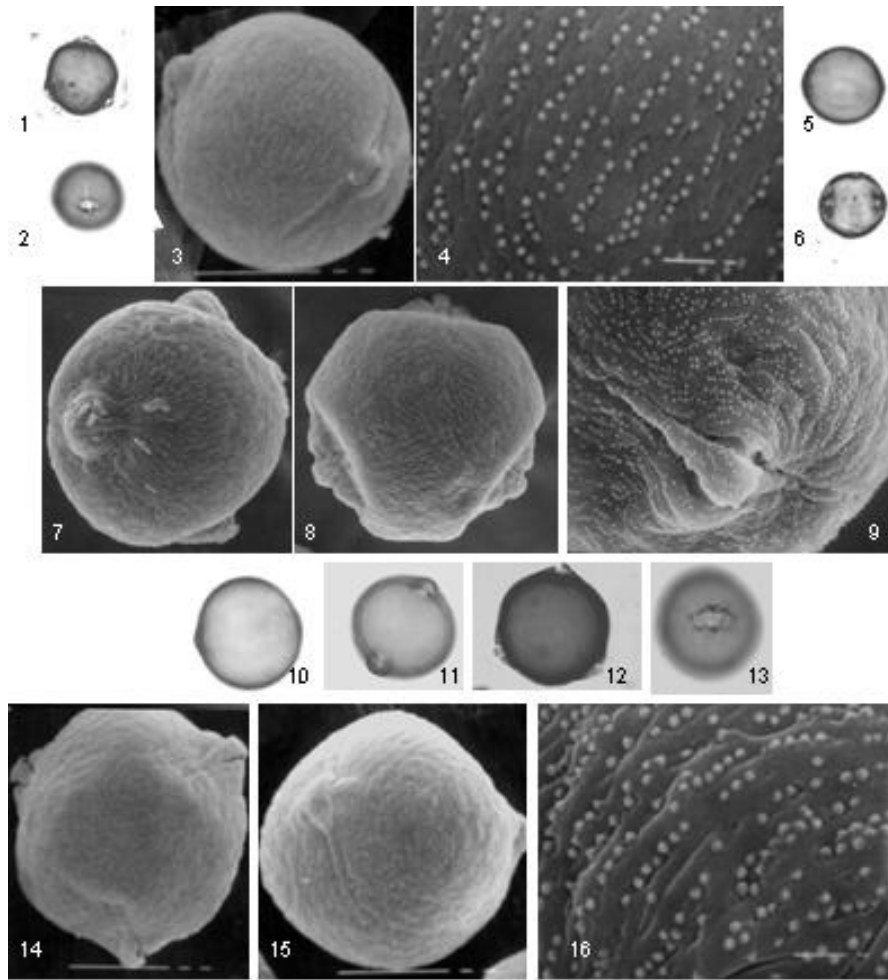


FIGURA 1: *Marcetella*.- 1-9: *M. moquiniana*. MO: 1, vista polar en c.o.e con visión del Po; 2: vista meriana con endoapertura; 5 y 6: vistas meridianas en c.o.m. MEB: 3, vista meridiana con visión de los colpos, 3000x; 4, ornamentación exínica SRu-Sp-L, 15.000x; 7 y 8: vistas polares con visión ecuatorial del Po saliente, 3000x. 9: Po de frente mas ancho en su parte media y con discontinuidades exínicas en sus ápices, 7.000x. 10-16: *M. maderensis*. MO: 10-13; 12, vista polar en c.o.e; 10 y 11: vistas meridianas en c.o.m; 13, endoapertura rectangular. MEB: 14 y 15: vista polar y meridiana con visiones aperturales, 3000x; 16: detalle de ornamentación exínica SRu-Sp-L, 15.000x.

Se suele levantar a modo de vestíbulo y/o engrosar en los márgenes ecuatoriales del colpo y pontopérculo (Po). En los taxones africanos y americanos es más gruesa pudiendo alcanzar los 3.5 μm (Tabla 1b).

Tectum: completo, a veces al parecer, se observa perforado o fosulado. Su contorno externo o relieve varía de casi liso en los taxones mediterráneos, a ondulado en los macaronésicos, y muy ondulado o festoneado escabroso con situaciones mucho más pronunciadas en los taxones continentales no mediterráneos (FIG.5-8).

Ornamentación exínica: variable, con relieve unas veces más pronunciado que otras que suele obedecer a modelos de ornamentación y estructuras exínicas diferentes. Se observa un modelo ornamental estriado rugulado (SRu) liso (L) sin ondulaciones tectales en los taxones mediterráneos (FIG. 4) y estriado rugulado (SRu) liso y también ondulado (L&O) en los géneros macaronésicos (FIG. 1-3), con situaciones muy onduladas a modo de lomas que se alternan con valles más o menos profundos o "barrancos" pero de forma independientemente al modelo ornamental que sigue siendo de dirección (SRu) estriado-rugulada (FIG.1-3); en ocasiones también se pueden observar superficies psilado fosuladas (DP, FIG. 3.17).

En los géneros continentales no mediterráneos, principalmente en los géneros *Cliffortia* y *Polylepis*, la superficie del tectum se observa como constituida por placas insuladas generalmente separadas por fosas (FIG.5 y 8). A veces placas y fosas se observan más pronunciadas y complejas tomando formas de elementos ruguloides en el género *Acaena* (FIG.7). En *Hagenia* las superficies insuladas se manifiestan más prominentes pero con las fosas menos patentes probablemente por la gran densidad de elementos suprategales (FIG.6).

Formaciones suprategales: la superficie supra-TECTAL se presenta en general altamente espinulosa o micro-verrucosa siguiendo tres modelos diferentes de agrupación y de densidad: espinuloso de agrupación lineal (Sp-Ln) en taxones mediterráneos y macaronésicos (FIG.1-4), espinuloso de disposición al azar (Sp-A) en taxones continentales no mediterráneos (FIG. 5, 7 y 8) y espinuloso con nano-verrugas muy densamente agrupadas (SpV-D) en el género *Hagenia* (FIG. 6).

Las espínulas se pueden agrupar siguiendo la dirección lineal de los surcos y estrías en el modelo estriado-rugulado (SRu), situándose indistintamente sobre estos, en los taxones mediterráneos (FIG.4), o también sobre las liras en los macaronésicos. En estos últimos, a pesar de presentar frecuentemente un tectum muy ondulado, las espínulas se siguen observando dispuestas de forma lineal ordenada siguiendo la dirección del modelo ornamental que a veces tiende a manifestarse más psilado (FIG. 1 y 3).

En los taxones africanos y americanos donde la exina aparece dividida en placas, las espínulas, al parecer menos desarrolladas (*Polylepis*, *Acaena*, *Cliffortia*) no se agrupan de ninguna forma especial. En *Hagenia* las formaciones suprategales se manifiestan indistintamente como espínulas o nano-verrugas agrupadas de una forma especialmente densa (FIG. 6) y solamente en *Leucosidea* no se ha observado ningún tipo de formación suprategal sino que presenta solamente el modelo estriado regulado (SRu) de relieve (L) liso (FIG. 6).

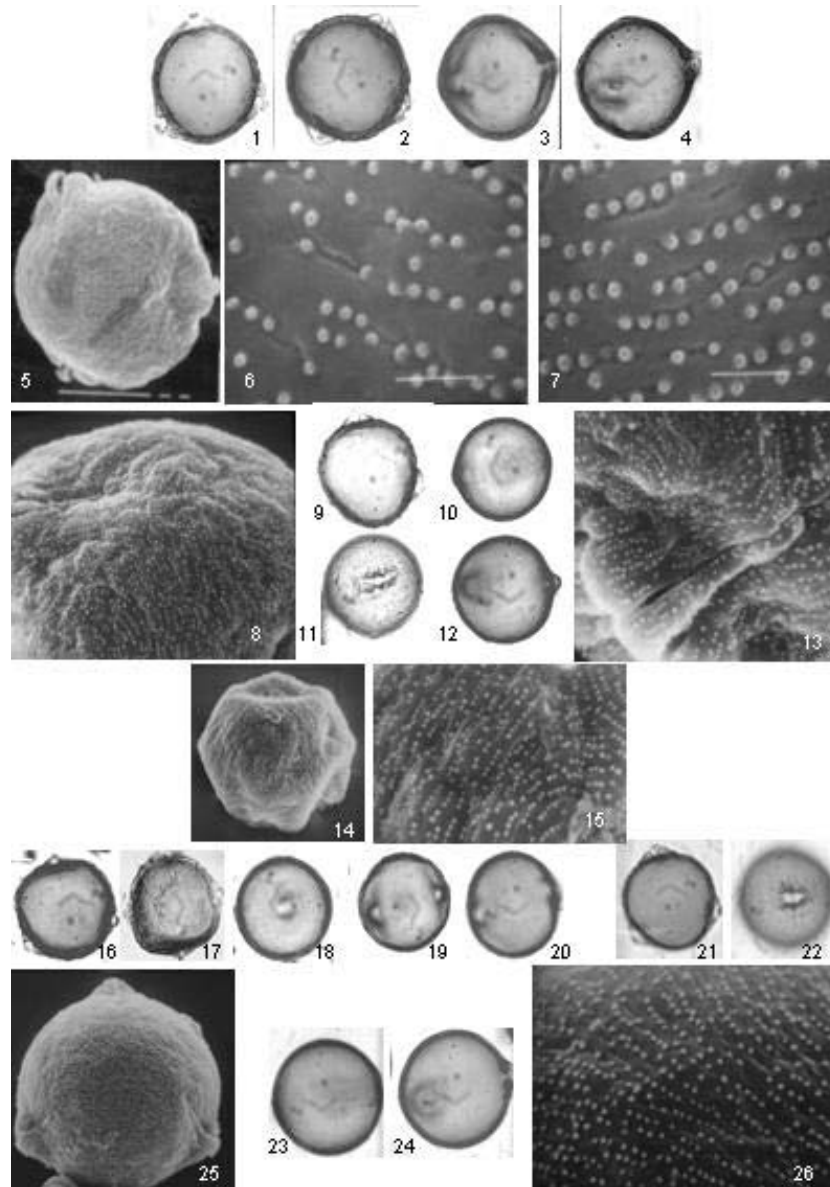


FIGURA 2: *Bencomia*.- 1-4: *B. extipulata*. MO: 1, 2 vista polar en c.o.e con visión del Po; 3 y 4: vista meriana romboidal y con vestíbulo acusado. 5-15: *B. brachystachia*. MO: 9, c.o.e; 10-12, vistas meridianas con endoapertura estrecha. MEB: 5, vista polar con visión del Po, 3000x; 6 y 7, ornamentación exínica de más psilada a SRu-Sp-L, 30.000x; 8: vista subpolar con tectum ondulado a modo de ínsulas, 5000x. 13: Po de perfil ligeramente mas ancho en su parte media y con discontinuidad exínica en el ápice, 7.000x. 14-20: *B. caudata*. MEB: 14, vista polar, 3000x; 15 ornamentación exínica SRu ondulado insulada con depresiones. MO: 16-20; 16 y 17, vista polar en c.o.e tri y tetra aperturadas planaperturadas; 18, 19 y 20: vistas meridianas brevi y longixas. 21-26: *B. sphaerocarpa*. MO: 21, c.o.e; 22-24: vistas meridianas con endoapertura. MEB: 25, vista polar, 3000x; 26, ornamentación SRu-Sp más lisa y menos ondulada, 10.000x.

TABLA 1a. Datos polínicos de Macaronesia y Mediterráneo: biometrías de los ejes P y E, grosor de la exina (ex), diámetro del pontopérculo (Po), alto de la endoapertura (En-p), largo de la endoapertura (En-e), número de aperturas (Ap), relieve del tectum (tectum, L y O) y modelo ornamental (ORN en posición superior): Sc-PI (escabroso con placas), con fosas (F), y con el tipo de agrupación de espínulas (Sp): dispersas al azar (SpV-A), muy densamente agrupadas (Sp-D).

TAXON	P	E	Ex	Po	En-p	En-e	Ap	tect	ORN-Sp
Marcetella	28.5±0.2 (23-34)	29.0±0.2 (23-35)	1.5 (1-2)	2.3±0.1 (1-4.5)	3.3±0.4 2-5	10.9±0.5 9-12			
mo	27.4±0.2 23-31	28.1±0.2 23-31	1.3 1-1.5	2.1±0.1 1-4	2.8±0.2 2-3	10.4±0.5 9-12	3(4)	L&O	SRu Sp-Ln
ma	30.9±0.2 28-34	30.9±0.2 28-35	1.9 1.5-2	3.4±0.1 2.5-4.5	4.5±0.5 4-5	12.0			
Bencomia	33.8±0.1 (28-41)	34.4±0.1 (29-42)	2.0 (1-3)	3.1 (1-5)	2.7±0.3 2-4	11.4±0.4 9-13			
c	33.0±0.1 29-38	33.3±0.1 30-39	2.0 1-2	3.1±0.1 1-5	3.5±0.3 3-4	12.5±0.3 12-13			
s	34.7±0.2 29-39	35.4±0.2 29-40	2.0 1.5-2	3.0±0.1 1-5	2.0	11.0	3 (4)	L&O	SRu Sp-Ln
b	32.5±0.3 28-36	33.2±0.3 29-37	2.0	2.7±0.2 2-4	2.0	11.0±1.0 10-12			
ex	33.2±0.3 29-37	38.7±0.2 35-42	2.1 2-3	4.1±0.2 3-5	2.0	9.0			
Dendriopoterium	31.2 ± 0.2 (25-37)	32.1±0.2 (28-38)	1.8 (1-2)	3.7±0.1 (1-6)	3.1±0.3 2-4	12.7±0.6 11-14			
m	32.2±0.2 28-37	32.8±0.2 29-38	2.0	4.2±0.1 3-6	3.5±0.3 3-4	12.5±0.9 11-14	3 (4)- Po	L&O	SRu Sp-Ln
p	29.1±0.3 25-32	30.4±0.2 28-33	1.3 1-2	2.4±0.1 1-3.5	2.7±0.3 1-3	13±1 11-14			
Sarcopoterium	33.5 ± 0.7 (30-37)	33.7±0.5 (31-36)	2.1±0.1 (2-2.5)	3.3±0.2 (3-4)	2.5±0.5 2-3	6.0	3-Po S	L	SRu Sp-Ln
Sanguisorba	45.5 ± 0.9 (36-54)	45.4±1.0 (35-55)	2.7±0.1 (2-3.5)	6.0±0.3 (3.5-9)	5.9±0.2 5-7	16.5±0.8 12-21			
m-m	41.9±1.0 36-47	41.2±1.0 35-47	2.9±0.1 2.5-3.5	7.1±0.2 6-9	6.0±0.2 5-7	17.7±0.8 15-21	3-Po	L	SRu Sp-Ln
m-mu	49.4±0.7 45-54	49.9±0.7 46-55	2.5±0.2 2-3	4.8±0.3 3.5-6	5.8±0.5 5-7	14.3±0.9 12-16			

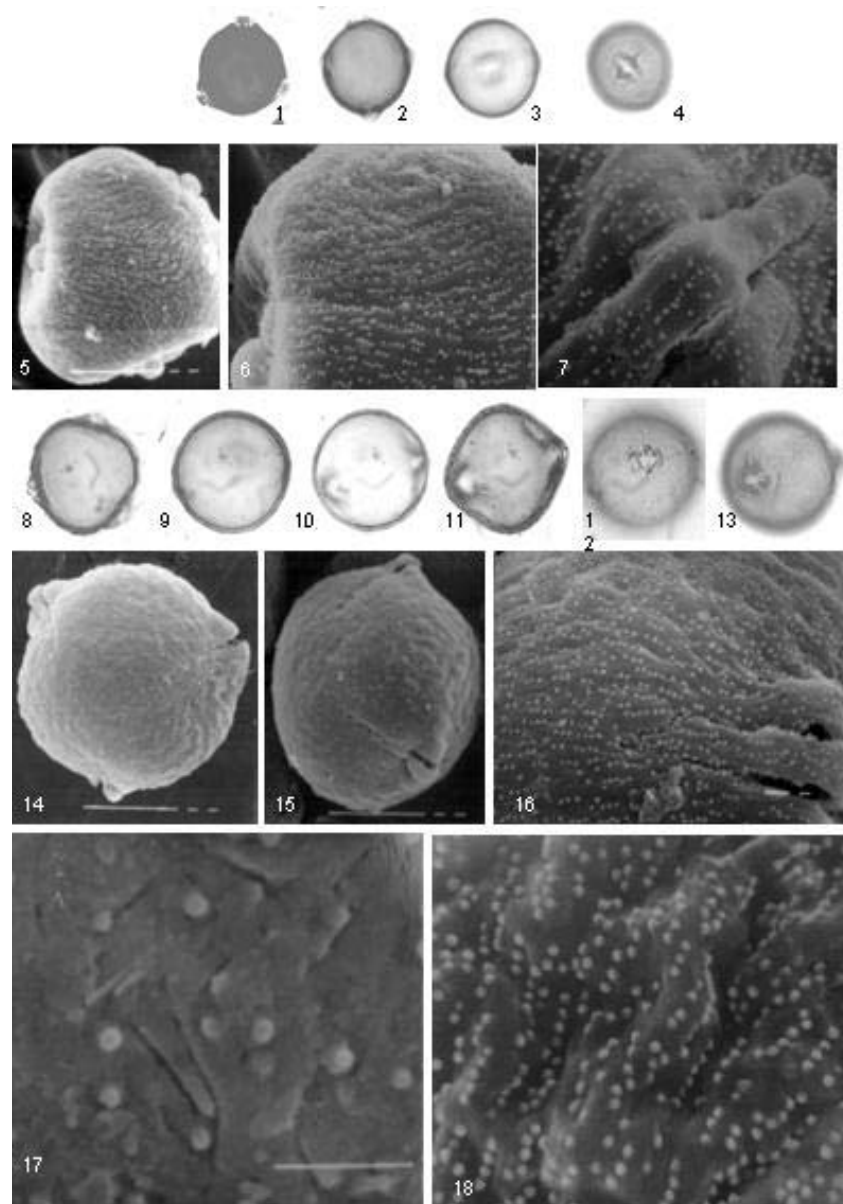


FIGURA 3: *Dendriopoterium*.- 1-7: *D. menendezii*. MO: 1 y 2 vista polar en c.o.e con visión del Po tri y tetra-aperturadas angulo-ap; 3 y 4: vistas meridianas en c.o.m y endoapertura; MEB: 5 y 6, vista polar con Po, 3.000x y 5.000x; 7, detalle ornamental SRu-Sp-L y margen del Po, 10.000x. 8-17: *D. pulidoi*. MO: 8, c.o.e subtriangular planaperturado; 9-11: c.o.m. elípticos y romboidal; 12-13, vistas meridianas con endoaperturas. MEB: 5, vista polar con tectum ondulado y Po, 3.000x; 15, visión submeridiana con márgenes del Po; 16, ornamentación SRu-Sp-L con zona marginal del Po con discontinuidad exínica, 7.000x; 17, detalle ornamental psilado fosulado con poca densidad de espínulas, 30.000x; 8, ornamentación exínica SRu-Sp-Ln de tectum muy ondulado con lomas, 10.000x.

En los grupos Mediterráneo y Macaronésico, se confirma la existencia común de un tipo polínico **3-colporado pontoperculado**, ambos con situaciones ambiguas en el Po referidas a la manifestación de continuidad y discontinuidad exínica en los márgenes del pontopérculo (Po) que en el género *Sarcopoterium*, se manifiesta marcadamente saliente en la zona ecuatorial. Las diferencias en el relieve del tectum, que en el grupo macaronésico llegan a ser muy pronunciadas en algunos taxones, pueden presentar grandes lomas que se alternan con valles estrechos a modo de “barrancos”.

TABLA 1b. **Datos polínicos de África y América:** biometrías de los ejes P y E, grosor de la exina (ex), diámetro del pontopérculo (Po), alto de la endoapertura (En-p), largo de la endoapertura (En-e), número de aperturas (Ap), relieve del tectum (tectum, L y O) y modelo ornamental (ORN en posición superior): Sc-PI (escabroso con placas), con fosas (F), y con el tipo de agrupación de espínulas (Sp): dispersas al azar (SpV-A), muy densamente agrupadas (Sp-D).

TAXON	P	E	ex	Po	En-p	En-e	Ap	tect	ORN-Sp
<i>Cliffortia</i>	33.5±1.2 (25-49)	34.3±1.1 (27-49)	3.0±0.1 (2-4)	2.0±0.1 (1-3)	3.7±0.3 3-4	8.5±2.5 6-11			
p	30.6±0.6 26-35	31.1±0.6 27-35	2.3±0.1 2-3	2.5±0.1 2-3	3.5±0.5 3-4	6.0	3Po-Op	O	Sc-PI Sp-A
r	45.7±0.7 43-49	46.2±0.6 43-49	3.5±0.2 3-4	1.5±0.2 1-2	---	---			
t	28.6±0.7 25-33	30.1±0.5 27-33	3.4±0.2 3-4	1.4±0.2 1-2	4	11.0			
<i>Hagenia</i>	38.9±0.5 (36-42)	34.6±0.7 (31-41)	1.5±0.1 (1-2.5)	5.8±0.3 (4-9)	6.3±0.3 5-9	13.2±0.4 11-16	3Po-O	O	Sc-PI SpV-D
<i>Leucosidea</i>	29.7±0.4 (28-33)	19.9±0.2 (18-21)	0.9±0.1 (0.8-1)	2.2±0.4 (1.5-3)	4.7±0.7 4-6	7	3Op	L	SRu
<i>Polylepis</i>	38.5±0.5 (34-44)	38.3±0.5 (35-43)	2.4±0.1 (2-3)	4.4±0.3 (2.5-6)	4.8±0.6 3-7	7.5±0.3 6-9			
i	38.8±0.9 34-44	38.6±0.8 35-43	2.4±0.1 2-3	4.9±0.3 3-6	5.8±0.4 5-7	7.8±0.4 7-9	3Po-S	O	Sc-PI Sp-A
r	38.2±0.5 36-41	38.0±0.7 35-42	2.5±0.2 2-3	3.6±0.4 2.5-5	3.0	7.0±0.6 6-8			
<i>Acaena</i>	37.9±0.6 (29-43)	38.4±0.6 (30-45)	2.6±0.1 (2-4)	4.2±0.2 (3-6)	5.1±0.7 3-8	9.9±0.7 6-12			
m	37.8±1.1 29-43	38.4±1.0 30-45	2.3±0.2 2-3	3.6±0.2 3-4.5	7.0±0.6 6-8	11.5±0.3	3(4)Po	O	Ru-PI Sp-A
p	37.9±0.5 34-40	38.3±0.5 35-41	2.8±0.2 2-4	4.9±0.2 4-6	3.6±0.2 3-4	8.6±0.7 6-10			

En el resto de los taxones estudiados, se confirma también la presencia del mismo tipo polínico pero las variaciones del tectum y los modelos de ornamentación exínica, y son más importantes. Asimismo las distintas manifesta-

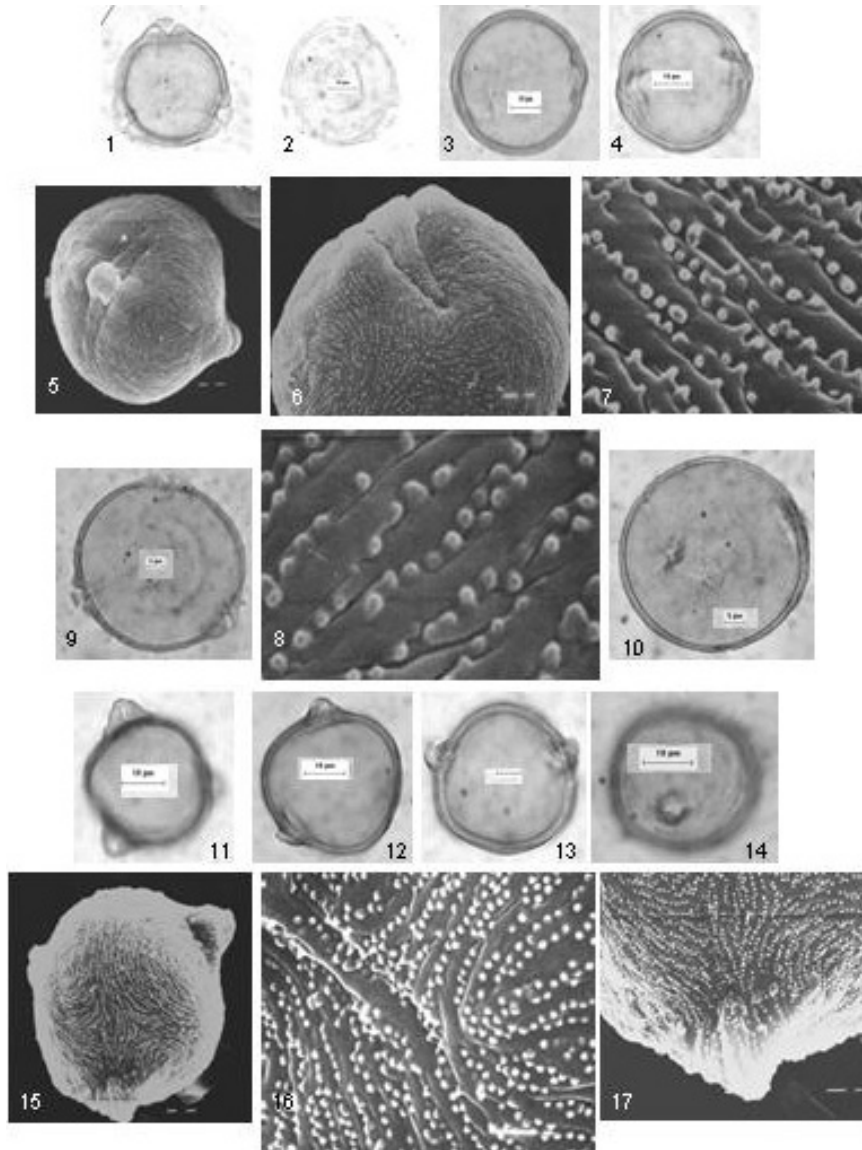


FIGURA 4: *Sanguisorba minor* y *Sarcopoterium*. 1-10, *S. minor*. MO: 1 y 2, vistas polares en c.o.e con visión del Po 3-aperturado ángulo-ap; 3 y 4, vistas meridianas; 9-10, subsp. *muricata* ($2n=28$ y 56) en c.o.e y com con expresión manifiesta de un incremento de talla. MEB: 3 y 5, vista meridiana de perfil y submeridiana con visión del pontopérculo, 3.000X y 5.000X; 7y 8, detalle ornamental SRu con espínulas suprategales en agrupación lineal (Sp-Ln), 15.000X y 30.000X. *S. spinosum*. MO: 11 y 12, c.o.e 3-aperturado plana-aperturado con visión de area del Po muy saliente; 13 y 14, vistas submeridianas. MEB: 15, 16 y 17, visión polar con Po y detalle ornamental SRu-Sp-Ln, 3.000x, 15.000x, 7.000x.

ciones del pontopérculo señalan la posibilidad de situaciones intermedias con el opérculo:

-*Cliffortia*, *Polylepis* y *Acaena* presentan modelos similares de ornamentación con diferenciación de placas separadas por fosas a modo de mosaico o islas, que en *Acaena* pueden simular un modelo ruguloide.

-*Hagenia* se manifiesta más longiáxica con un modelo ornamental particular que recuerda las ondulaciones y placas anteriores, pero con las espínulas suprategales acompañadas de nanoverrugas con un modelo extraordinariamente denso.

-El género *Leucosidea* es el único que no presenta espínulas suprategales, aunque sí un modelo ornamental estriado rugulado (SRu), pero mucho más similar al modelo que presentan géneros como *Agrimonia* y algunos *Prunus* que al complejo que nos ocupa (CANDAU & ROMANOS, 1987).

En relación al Po, mientras *Polylepis* y *Acaena* se muestran con formas similares a Macaronesia, *Cliffortia*, con formas más brevicolpadas presenta Po más cortos y estrechos, con la particularidad que además en sus márgenes apicales no se manifiesta la confluencia con la exina colindante, lo cual hace pensar en la posible naturaleza de opérculo (Op) o en vías de conseguirlo, más que de Po propiamente dicho. El género africano *Leucosidea* presenta un sistema apertural tri-colporado con opérculo como algunos taxones de *Agrimonia* (PLA DALMAU, 1957). En el género *Hagenia*, pese a que ERDTMAN (1969) lo diferencia con presencia de Op y no Po, sus distintas expresiones, a pesar de su manifiesta discontinuidad exínica en los márgenes del mismo, no lo separa suficientemente de las manifestaciones de exina discontinua de los restantes miembros del complejo con Po.

DISCUSIÓN

Se confirma el mismo tipo polínico 3-colporado pontoperculado común al grupo mediterráneo y macaronésico, ambos con situaciones ambiguas en el Po referidas a la manifestación de continuidad y discontinuidad exínica en sus respectivos márgenes apicales. Asimismo, las diferencias entre los dos grupos se manifiestan en el relieve del tectum: liso (L) y sin relieve en los taxones mediterráneos y con ondulaciones (O) muy pronunciadas en el grupo macaronésico, con posibles expresiones a modo de lomas que se pueden alternar con valles estrechos o "barrancos" (FIG. 2 y 3).

En el resto de los taxones estudiados de los distintos continentes, se confirma también la presencia del mismo tipo polínico, pero las diferencias en el tectum y modelos de ornamentación exínica ya son más importantes. Las formaciones suprategales a modo de espínulas también se diferencian del grupo mediterráneo macaronésico por estar dispuestas al azar y no agrupadas linealmente:

Cliffortia, *Polylepis* y *Acaena* presentan modelos similares de ornamentación con diferenciación de placas a modo de mosaicos de superficie ondulada, más o menos separadas por fosas (FIG. 5, 7 y 8). *Acaena*, se aleja un poco más y el modelo de placas se hace más diferenciado con elementos ruguloideos. *Hagenia* se manifiesta más longiáxica con un modelo ornamental particular que recuerda las ondulaciones y placas anteriores, pero con las espínulas suprategales acompañadas de nanoverrugas con un modelo extraordinariamente denso (FIG.6).

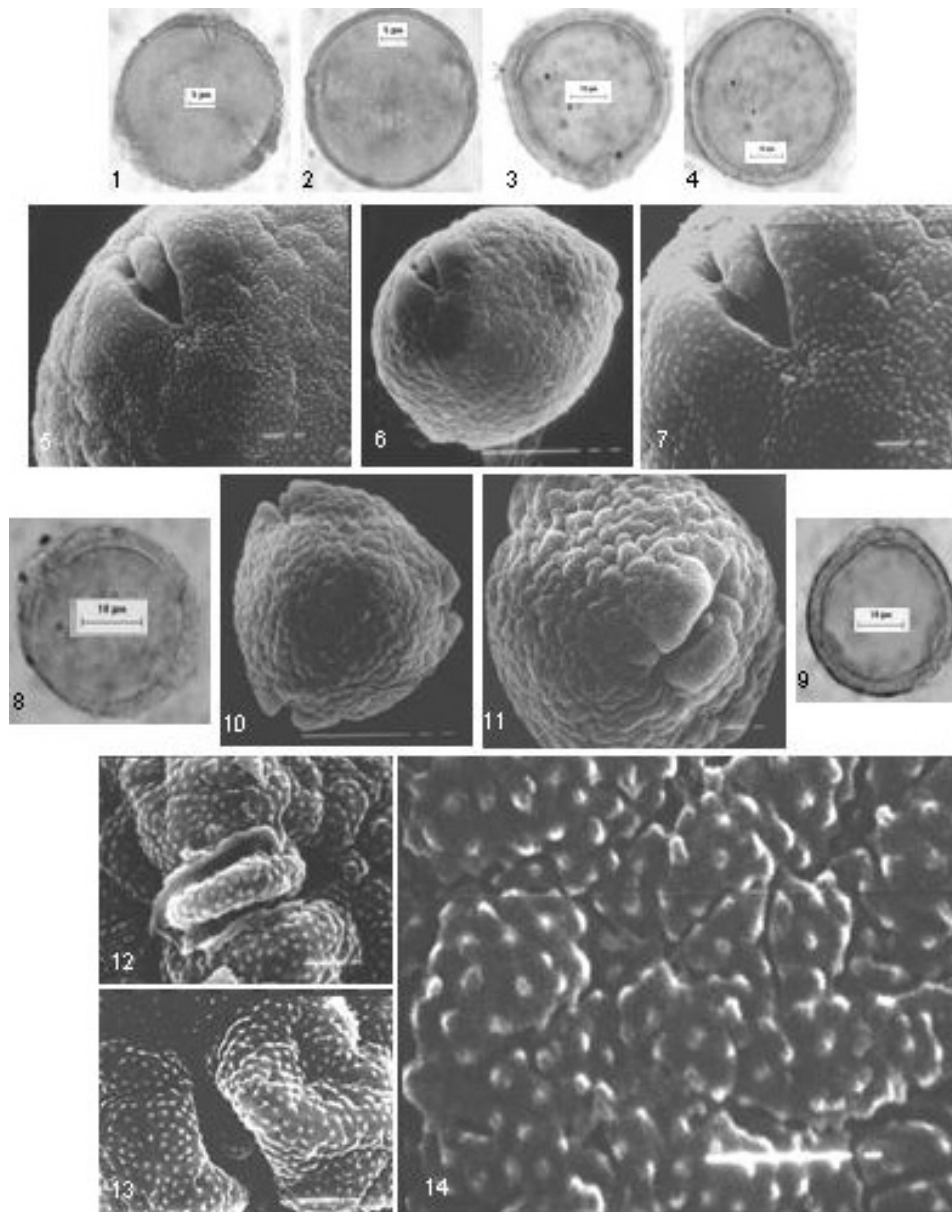


FIGURA 5: *Cliffortia*. 1-2: *C. pedunculata*; MO: 1, c.o.e con tectum ondulado y visión brevicolpada con Po corto y estrecho; 2, vista meridiana brevicolpada subcircular. 3-7: *C. ruscifolia*. MO: 3, c.o.e subtriangular anguloaperturado con Ex gruesa y Po poco manifiesto; 4, vista meridiana. MEB: 5 y 7, Po sin exina superpuesta y ornamentación tectal ligeramente ondulado y en placas 7000x y 10.000x; 6, vista polar brevisimo colpada, 3.000x. 8-14: *C. tentifolia*. MO: 8 y 9, vistas meridiana en c.o.m y polar con c.o.e respectivamente con exina gruesa y Po poco manifiesto; MEB: 10 y 11, vistas meridiana y polar respectivamente con tectum muy ondulado y Op?, 3.000x y 5.000x; 12 y 13, detalles del Po u Op?, 14.000x; 14, detalle ornamental con placas insuladas y espínulas suprategtales dispuestas al azar, 30.000x.

El género *Leucosidea* es el único que no presenta espínulas suprategales, aunque si un modelo ornamental estriado rugulado (SRu), pero que lo relaciona más con géneros como *Agrimonia* (CANDAU & ROMANOS, 1987) que al complejo que nos ocupa. Por otro lado su sistema apertural y tipo polínico es 3-colporado-operculado.

Según las características del pontopérculo (Po), mientras *Polylepis* y *Acaena* se muestran similares a Macaronesia, *Cliffortia*, con formas más brevicolpadas, exhiben pontopérculos más cortos y estrechos, con la particularidad de no manifestar la exina en sus márgenes apicales. Esto hace pensar en la posible naturaleza de opérculo (Op) o de situaciones intermedias en vías de conseguirlo, más que de Po propiamente dicho. *Hagenia*, a pesar que ERDTMAN (1969) describe su tipo polínico con presencia de "opérculo" (Op) y no con "pontopérculo" (Po), y a pesar de su manifiesta discontinuidad exínica en los márgenes del mismo, esta y otras características palinológicas, no lo separan suficientemente del resto de los miembros del grupo.

El Op y situaciones ambiguas en relación al Po, se manifiestan más acusadamente en los taxones del género *Cliffortia* en relación al género *Hagenia*. En *Leucosidea*, aunque su expresión de Op se podría calificar de inconspicua, no parece que haya duda. Es en los taxones africanos donde se manifiesta el Op, o situaciones más cercanas. Según esto, se confirmaría la hipótesis de NORDBORG (1966) para el género *Sanguisorba* que entre los tipos 6-colporado y 3-colporado-Po, observa una serie de formas intermedias, que interpreta como estadios de transición entre un tipo y otro. Este mismo proceso se ha observado en Annonaceae (LE THOMAS & THANIKAIMONI, 1987) donde se pasa de la condición mono-sulcada a la di-sulcada mediante la adquisición de un Op, seguida de la fusión gradual de la exina apical formando un Po, hasta que con distintos estadios de transición, queda configurada la segunda apertura.

TABLA 2a: Rosaceae-Sanguisorbeae complejo mediterráneo-macaronésico: datos de 2n, hábito, sistema sexual, palinología y biogeografía para correlaciones entre este estudio y la filogenia molecular (Helfgott *et al.*, 2000).

TAXON	2n X=7	HÁBITO	SISTEMA SEXUAL	TIPO POLÍNICO	DISTRIBUCIÓN
<i>Marcetella</i>	2n=28	arbustivo arbóreo	dioecia	3-colpor- Po LO-SRu-Sp-Ln	Madeira Canarias
<i>Bencomia</i>	2n=28	arbustivo arbóreo	dioecia monoecia	3-colpor- Po LO-SRu-Sp-Ln	Canarias
<i>Dendriopoterium</i>	2n=28	arbustivo arbóreo	monoecia	3-colpor- Po LO-SRu-Sp-Ln	Canarias
<i>Sarcopoterium</i>	2n=28	arbustivo	monoecia	3-colpor- Po L-SRu-Sp-Ln	Mediterráneo oriental
<i>Sanguisorba ancistroides</i>	2n=28	sufruticoso arbustivo	gino-monoecia	3-colpor- Po L-SRu-Sp-Ln	Mediterráneo occidental África (N)
<i>Sanguisorba minor</i>	2n=28 -56	herbáceo	gino-monoecia	3-colpor- Po L-SRu-Sp-Ln	Europa Mediterránea

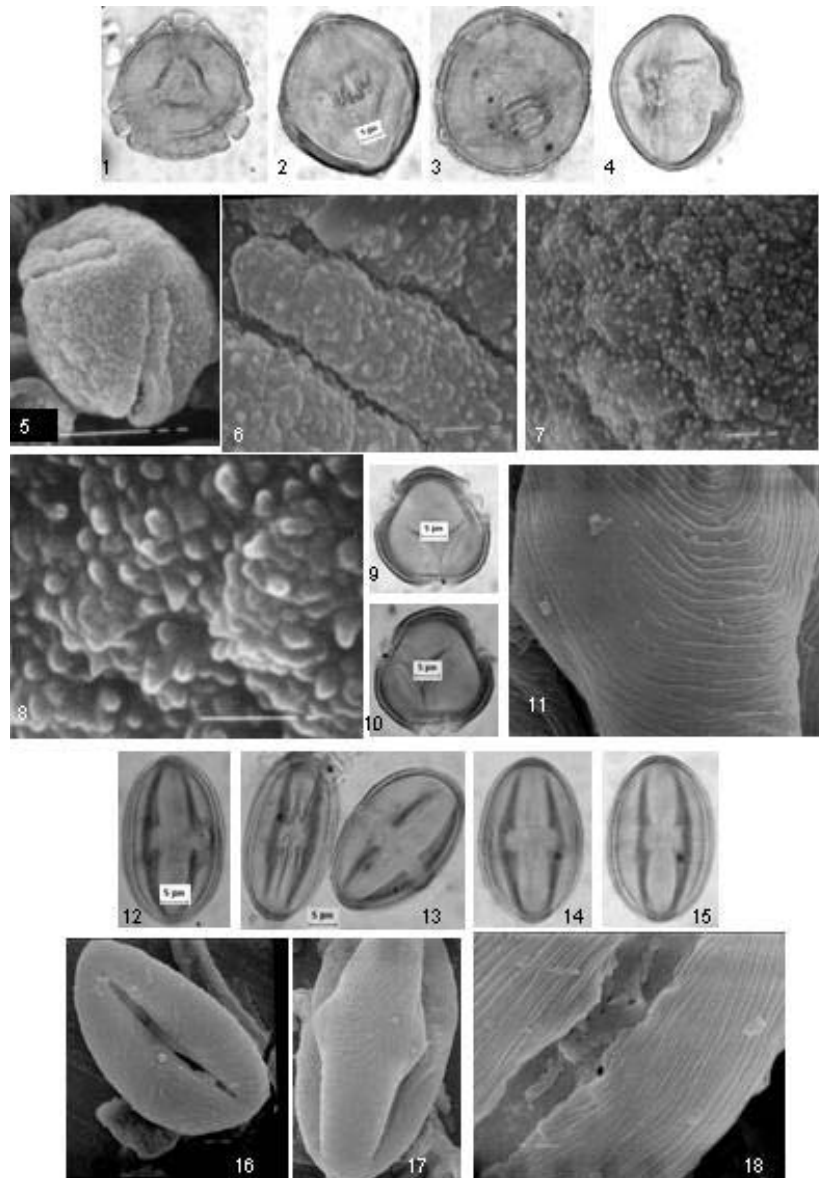


FIGURA 6: *Hagenia* y *Leucosidea*. 1-8 *H. abyssinica*. MO: 1, c.o.e con visión del Po; 2, 3 y 4: vistas meridianas longiaxas en c.o.m romboidal, endoapertura y detalles del colpo y endoapertura de perfil; MEB: 5, visión polar y submeridiana con tectum ondulado en la zona ecuatorial y colpos largos 3.000x; 6, ornamentación y detalle del margen del Po con acusada discontinuidad exínica, 10.000x; 7, ornamentación con tectum ondulado densamente cubierto, 7.000x; 8, detalle de la ornamentación ondulada con placas casi imperceptibles y con espínulas y nanoverrugas suprategales, 30.000x. 11-18: *Leucosidea sericea*. MO: 9 y 10, vistas polares con tectum liso y visión de un Op; 12-14, vistas meridianas muy longiaxas con colpos muy largos y endoapertura manifiesta; 11: detalle de ornamentación SRu sin relieve tectal, 10.000X; 18, detalle del colpo con visión de un Op estrecho en medio de una membrana apertural, 10.000x; 15 y 17, vistas meridianas muy longiaxas con visión del colpo y mesocolpia, 4.000X.

Una vez más los caracteres palinológicos se manifiestan con un alto potencial filogenético y sistemático dado el carácter conservativo de algunas sus peculiaridades, nexo de unión, que le confieren además un elevado valor predictivo y biogeográfico. Así se ha manifestado en grupos macaronésicos con importantes disjunciones con el Mediterráneo y África, como el complejo *Echium-Lobostemon* (PEREZ DE PAZ, 1993, 1995 y en prensa; PEREZ DE PAZ & PARDO, 1994; JAEN *et al.*, en prensa) y género *Androcymbium* (MEMBRIVES *et al.*, 2002 y PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2002).

De la misma manera, los caracteres del polen en el grupo de Sanguisorbeas manifiestan dos tipos polínicos que diferencian los dos grandes núcleos biogeográficos asociados fundamentalmente a los dos hemisferios norte y sur: boreal templado y mediterráneo-austral, que al mismo tiempo representan las dos fracciones del género *Sanguisorba* (subgen. *Sanguisorba* y subg. *Poterium*) junto con sus respectivos asociados: 1) tipo polínico 6-colporado operculado?, en Eurasia y América boreal representado por *S. officinalis* y *S. canadensis* y 2) el tipo polínico 3-colporado-pontoperculado del complejo *S. minor* en el Mediterráneo y ampliamente distribuido por todos los continentes del hemisferio sur. A su vez, estos dos grupos están asociados a diferentes sistemas sexuales, el 1º con flores hermafroditas y el 2º fundamentalmente con presencia de flores unisexuales con síndromes florales de polinización anemógama.

El grupo de Sanguisorbeas macaronésicas se constituye pues, como un grupo de taxones clave para el seguimiento y evolución de los sistemas sexuales, con vías de acceso a la dioecia desde la monoecia o ginomonoecia con síndromes de anemogamia, ostentando uno de los ejemplos más rotundos de esta ruta en Macaronesia y en Canarias, junto a géneros como *Phyllis* (Rubiaceae), *Rumex* (Polygonaceae), *Myrica* (Myricaceae): mientras *Dendriopoterium* se presenta en principio como exclusivamente monoico, *Marcetella* se muestra dioico en sus dos especies. Le corresponde al género *Bencomia* la zona de tránsito que representa la línea endémica de acceso a la dioecia en *B. caudata* y *B. sphaerocarpa*, en principio desde la monoecia de *B. brachystachya* y *B. exstipulata*, aunque ambas situaciones, pueden presentar expresiones mixtas o posibles manifestaciones de trioecia o subdioecia.

Los estudios recientes de filogenia molecular (HELFGOTT *et al.*, 2000) confirman la monofilia del grupo macaronésico y la gran afinidad de este grupo con el mediterráneo, representado por *Sarcopoterium* y taxones del complejo *Sanguisorba minor* (*S. ancistroides* y *S. minor*). Queda sin resolver el modelo de diversificación isleño de los taxones macaronésicos y algunas las relaciones con los otros miembros del complejo representantes de zonas continentalmente lejanas como los géneros *Cliffortia*, *Hagenia*, *Leucosidea*, *Polylepis* y *Acaena* (Tabla 2a y b), FIG. 9).

Asimismo, hay que destacar en la filogenia molecular, que la fracción boreal de *Sanguisorba* (*S. officinalis* y *S. canadensis*) queda excluida y separada de la fracción mediterránea del género, pero también quedan sin resolver sus relaciones (o al menos en clados poco consistentes) con los otros géneros. Este conjunto de taxones hermafroditas y herbáceos con $2n=28$ y 56 poseen un tipo polínico diferente: **6-colporado prolado** (ERDTMAN, 1952; NORDBORG, 1966 y 1967) que justifica su disgregación del complejo *S. minor* (Tabla 2 y FIG. 9).

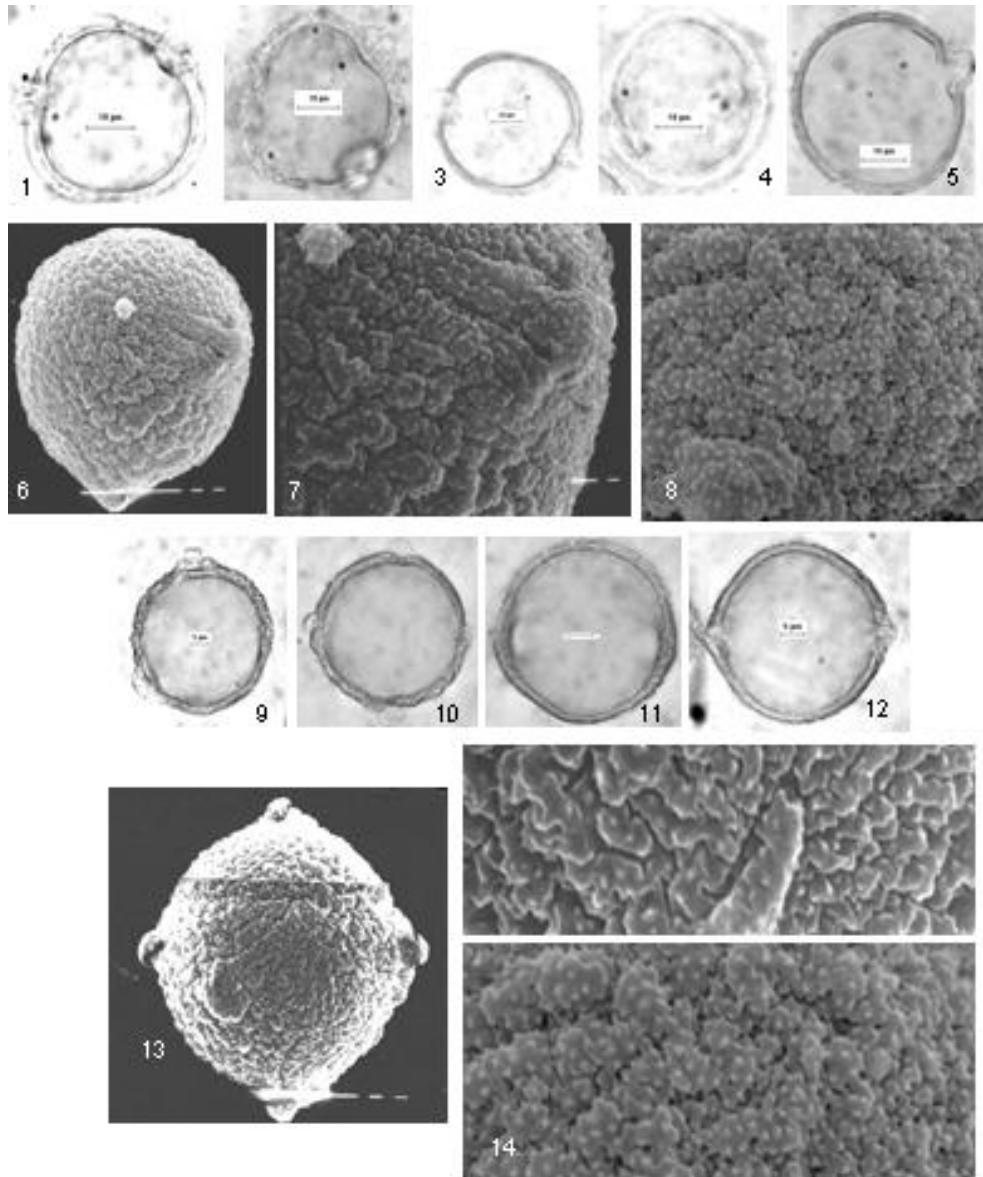


FIGURA 7: *Acaena*. -1-5: *A. magellanica*. MO: 1 y 2, coe con Po saliente; 3, 4 y 5, vistas meridianas. 6-14: *A. pinnatifida*. MO: 9 y 10, vistas polares en c.o.e tri y tetra- aperturados; 11 y 12, vistas meridianas; MEB: 6, vista submeridiana, 3000x; 7 y 8, ornamentación en placas ruguloideas y Po, 10.000x; 13, vista polar tetraperturada, 2.500x; 14, ornamentación en placas ruguloideas y margen del Po con discontinuidad, 10.000x.

TABLA 2b: **Rosaceae-Sanguisorbeae**, representantes de la fracción boreal de *Sanguisorba* L, y géneros Africanos y Americanos: datos de 2n, hábito, sistema sexual, palinología y biogeografía para correlaciones entre este estudio y la filogenia molecular (Helfgott *et al.*, 2000).

TAXON	2n x=7	HÁBITO	SISTEMA SEXUAL	TIPO POLÍNICO	DISTRIBUCIÓN
<i>Sanguisorba officinalis</i>	2n=28-56	herbáceo	hermafrodita	prolado 6-colporado	Eurasia-América Templada boreal
<i>Cliffortia</i>	¿?	arbóreo arbustivo	dioecia monoecia	3-colpor- Po-Op O-Sc-PI Sp-A	África (C y S)
<i>Acaena</i>	42 84 126	herbáceo	dioecia.func. protoginia	3-colpor- Po Sc- PI- F Sp-A	New Zelanda Hawai América
<i>Polylepis</i>	¿?	arbóreo	gino-monoecia protoginia	3-colpor- Po Sc- PI Sp-A	América (S)
<i>Hagenia</i>	¿?	arbóreo	dioecia	3-colpor-Op- Po Sc- PI Sp-D	África (C)
<i>Leucosidea</i>	¿?	arbóreo	hermafrodita	3-colpor-Op prolado SRu	África (S)
<i>Agrimonia</i>	2n=28-56	herbáceo	hermafrodita	3-colpor-Op? prolado SRu	cosmopolita

Implementando a la filogenia molecular las características palinológicas de los géneros estudiados (Tabla 2 y FIG. 9) se podría concluir que:

1°. Todos los géneros macaronésicos y mediterráneo-africanos están unificados por el mismo "tipo polínico: **"tri-colporado pontoperculado"** (Tabla 2 y FIGs. 1-9) integrados en un clado de la filogenia molecular, fuertemente soportado por sus valores de bootstrap, quedando reforzado el origen Mediterráneo-norteafricano del grupo macaronésico.

2°. A su vez, este tipo polínico (con ligeras modificaciones) se encuentra compartido por todos los continentes ya que se ha observado de forma más acusada en los taxones africanos de *Cliffortia* y sud-americanos de *Polylepis* y *Acaena* (también en Hawai y Nueva Zelanda). Esto sugiere que puede ser muy antiguo y por tanto refuerza y contempla la posibilidad del posible origen antiguo del grupo mediterráneo de Rosáceas-Sanguisorbeas.

3°. Este tipo polínico, presente en todos los continentes, está asociado preferentemente al hábito leñoso mediterráneo, africano y americano, aunque también al herbáceo y sufruticoso de *S. minor* y *Acaena*. Esta asociación potencia la idea que, el origen mediterráneo del grupo de Rosáceas-Sanguisorbeas, puede ser muy antiguo y no parece que se evidencie demasiado su origen euro-asiático herbáceo. El origen del grupo mediterráneo, desde un punto de vista palinológico y

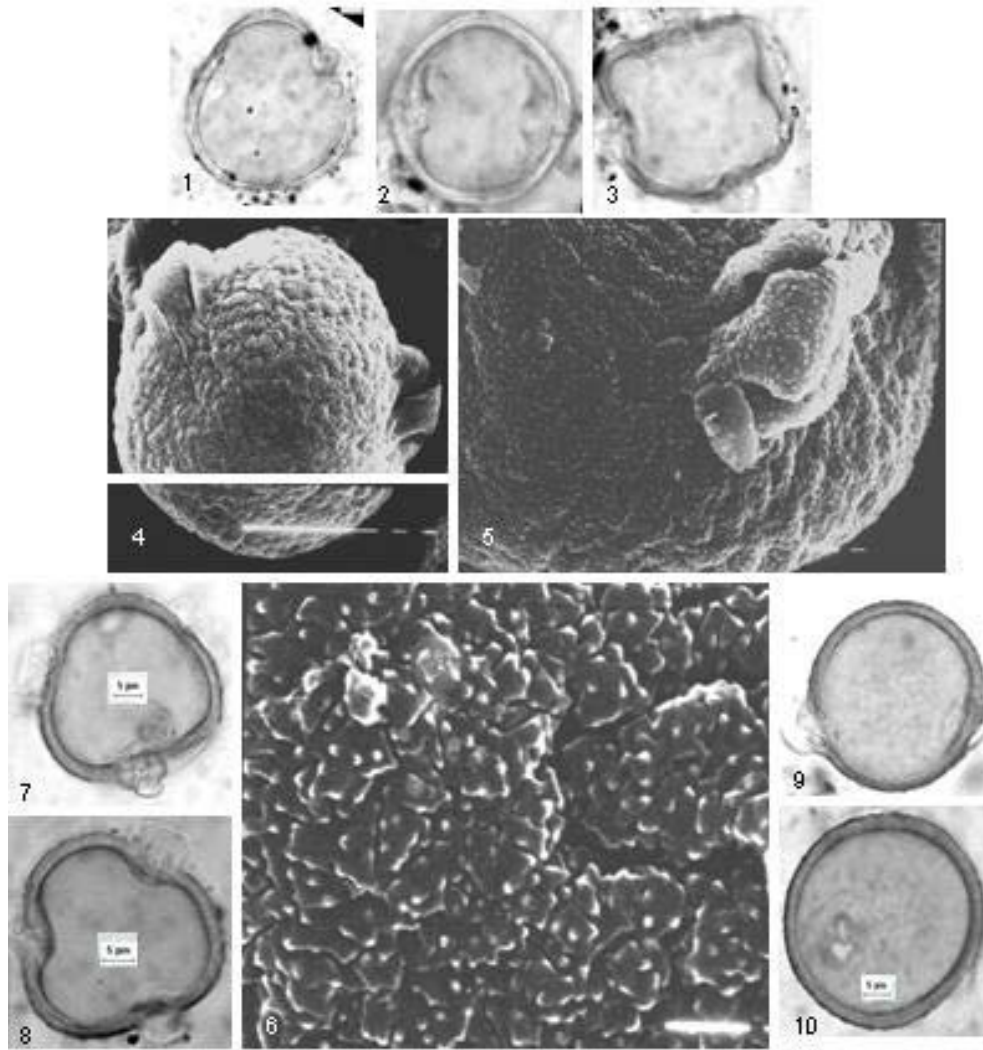


FIGURA 8: *Polylepis*. 1-6: *P. incana*. MO: 1 y 3, c.o.e tri y tetra-plana-aperturados; 2, visión meridiana subromboidal; MEB: 4, visión subpolar con tectum ondulado y Po ancho y saliente, 3000x; 5, ornamentación con tectum ondulado y detalle del margen del Po, 7.000x; 6, detalle de ornamentación en placas insuladas separadas por fósulas, 15.000x. 7-10: *P. ruscifolia*. MO: 7 y 8, c.o.e planaperturado y visión del Po muy saliente; 9 y 10, vistas meridianas con Po y endoapertura muy pequeña.

molecular, tiene las mismas posibilidades de haber surgido desde un ancestro leñoso o herbáceo, común a los continentes americano y africano (*Cliffortia*, *Polylepis*, *Acaena*) y que comparten fundamentalmente el mismo tipo polínico 3-colporado pontoperculado con distintas manifestaciones ornamentales.

4º, El clado formado por la asociación de taxones arbóreos, dioicos y hermafroditas centro y sudafricanos (*Hagenia* y *Leucosidea*) respectivamente, asociados, a su vez con el género *Agrimonia*, 3-colporado a veces con Op (PLA DALMAU, 1957; CANDAU & ROMANOS, 1987), tiene bastante consistencia y se justifica también por dos tipos polínicos (FIG.5 y FIG.9): longiaxo y marcadamente longiaxo que difieren en el sistema apertural representados respectivamente por el modelo Op y Po-Op e intermedios, que además difieren en la ornamentación, ondulada densamente spinulado-verrugosa de *Hagenia*, y estriado rugulada (SRu) sin relieve de *Leucosidea*, más típica de géneros como *Agrimonia* y algunos *Prunus* (Tabla 1b y 2b), (FIG. 6 y 9).

Según los caracteres palinológicos pues, se podría señalar que: (i), la presencia de Op-Po con las distintas manifestaciones intermedias de tránsito son importantes dentro del conjunto taxonómico de cada núcleo biogeográfico, y (ii) las diferencias ornamentales importantes, tienen lugar entre los conjuntos de taxones que representan distintas zonas continentales disjuntas.

Las hipótesis primera y cuarta de HELFGOTT *et al.* (2000), que Macaronesia se originó a partir del Mediterráneo (*Sarcopoterium* y *S. ancistroides*, *S. minor*) y que un ancestro común a todos ellos se desmembró y siguió su proceso evolutivo en los distintos continentes, parecen reforzadas desde todos los puntos de vista.

El origen de la **leñosidad** isleña puede haber surgido paralelamente a la presencia de flores unisexuales **ginomonoecia** y/o **monoecia**, desde el Mediterráneo y, a su vez desde el ancestro común a los continentes (FIG.9), condiciones, al parecer muy antiguas en el grupo, fijadas posiblemente antes de la disgregación de las masas continentales, que se pueden manifestar o no, según las distintas presiones ambientales de aislamiento local.

Asimismo, se refuerza la idea que la **dioecia** completa del grupo se alcanza en Macaronesia y en Sudáfrica (*Cliffortia*) y puede derivar perfectamente de situaciones como la gino-monoecia y/o monoecia que a su vez se pueden manifestar indistintamente según condiciones ambientales. Asimismo el grupo macaronésico de Rosáceas Sanguisorbeas queda constituido como uno de los ejemplos que ratifica a la monoecia como vía de acceso a la dioecia. Sin embargo, se desconoce casi absolutamente en las poblaciones naturales de los tres géneros la incidencia y distribución de las formas sexuales tanto a nivel individuo como de población y nunca se ha evaluado su dinámica reproductiva en relación a las distintas manifestaciones florales y sistemas sexuales. Se desconoce también la cuantificación de propagación vegetativa en las poblaciones naturales sin descartar la posible agamospermia o aposporia facultativa ya detectada en otras Sanguisorbeas como *Sanguisorba* y *Agrimonia* (NORDBORG, 1967; RICHARDS, 1997)

Las correlaciones habituales de la dioecia como la presencia de frutos carnosos y reproducción vegetativa parece ofrecer los ejemplos más contundentes en *Bencomia*. El género *Marcetella* también es leñoso y dioico pero tiene los frutos secos y alados, el género *Dendriopoterium* es leñoso, con frutos secos angulosos pero es en principio monoico (SVTENIUS, 1960; NORDBORG, 1966; BRAMWELL, 1980).

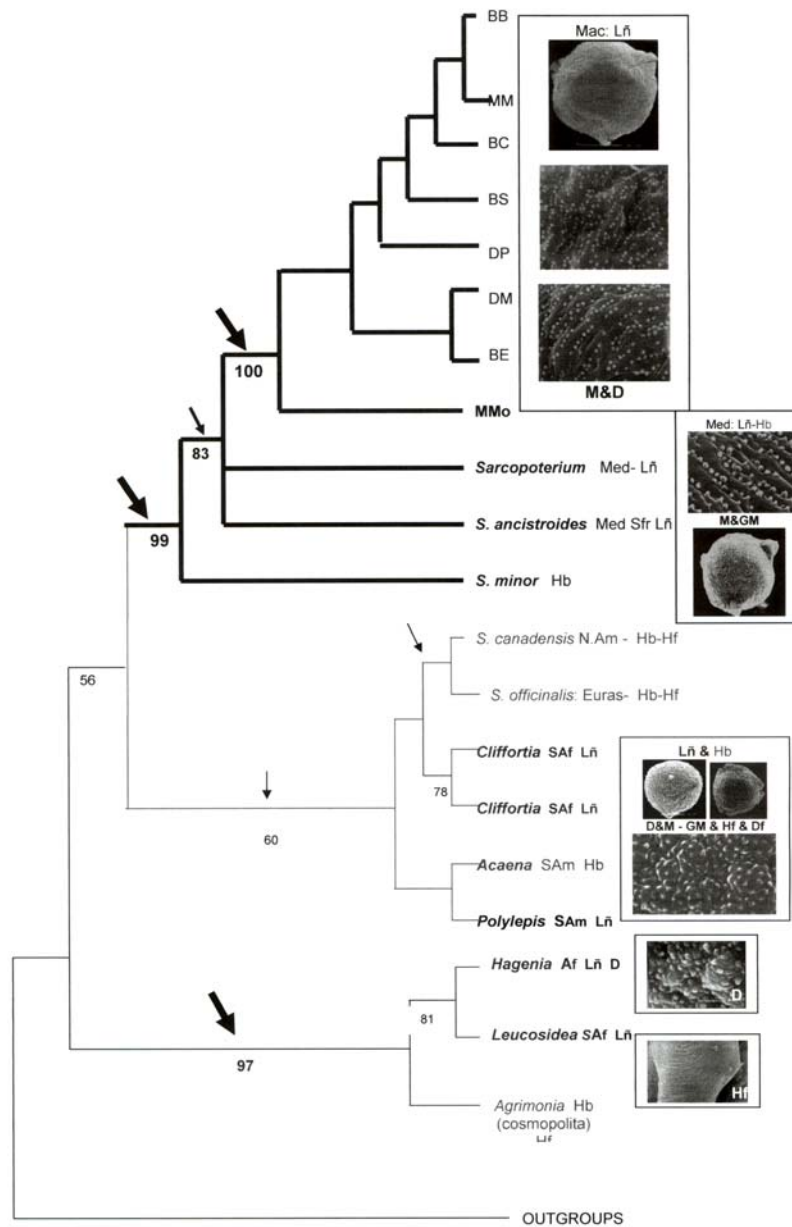


FIGURA 9: Reproducción de la **filogenia molecular** de la tribu Sanguisorbeae (HELFGOTT *et al.* 2000) basada en secuencias de ITS. Las abreviaturas situadas a la derecha de los taxones corresponden: al enclave geográfico (Med, N.Am, Euras., SAF., SAM.), seguidas de la forma de crecimiento (Lñ, Hb, Sfr) y sistemas sexuales (Hf, GM, M, D y Df). Se señalan con flecha los clados comentados en el texto. En la denominación de los taxones, se ha omitido la denominación específica en algunos clados. En algunos de ellos se reproducen los valores de bootstrap del cladograma.

Para terminar y en relación al debate tradicional entre las hipótesis encontradas en grupos taxonómicos de islas oceánicas que, por un lado señalan a las formas de crecimiento leñosas y presencia de flores unisexuales como arquetipos con carácter relictual, frente a las que consideran a estos caracteres como derivados en las islas, habría que considerar las nuevas perspectivas y tendencias actuales, que admiten efectivamente la condición derivada de los caracteres antes mencionados, pero no de manera generalizada, sino solamente cuando la historia evolutiva del grupo lo permita.

A pesar de que muchos de los recientes estudios moleculares señalan en general el origen continental herbáceo de muchos taxones isleños, y en particular el origen mediterráneo herbáceo de muchos grupos macaronésicos, las últimas tendencias aconsejan a centrar el debate separadamente según la historia evolutiva en cada grupo y a partir de filogenias metodológicamente bien resueltas que permitan realizar los seguimientos necesarios en el cladograma resultante, de aquellos caracteres fuertemente sometidos a las distintas fuerzas y presiones selectivas locales.

Señalar por último, la necesidad de profundizar en los estudios palinológicos del grupo incluyendo asimismo el mayor número de taxones posible. Hacer extensivos los estudios filogenéticos a los caracteres polínicos incluyendo también nuevos taxones a la filogenia molecular, con la finalidad de obtener una mejor resolución que permita relacionar los distintos continentes y aportar soluciones a aquellos aspectos reproductivos y formas de crecimiento directamente relacionados con las presiones ambientales y fuerzas selectivas locales.

AGRADECIMIENTOS

A todos los investigadores de los organismos y centros de herbario que contribuyeron a que este trabajo fuera posible.

REFERENCIAS

- ANDERSON, G. J., 2000.- Dioecy and wind pollination in *Permettya rigida* (Ericaceae) of the Juan Fernandez Islands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 132: 121-141.
- , BERNARDELLO, G., STUESSY, T. F., and CRAWFORD, D. J., 2001.- Breeding Systems and pollination of selected plant endemic to Juan Fernandez Islands. *Amer. J. Bot.*: 88 (2):220-233.
- , JOHNSON, S. D., NEAL, P. R. & BERNARDELLO, G. 2002.- Reproductive biology and plant systematics: the growth of a symbiotic association. *Taxon*. 51:637-653.
- BAÑARES, A., BLANCA, G., GÜEMES, J., MORENO, J.C. & ORTÍZ, S., eds.- 2003. *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid. 1072.
- BARRETT, S. C. H., 1998.- The Reproductive Biology and Genetics of Islands Plants. *in*: Grant, P. R. ed. *Evolution on Island*; 18-34. Oxford: Oxford University Press.
- , HARDER, L. D. & WORLEY, A. C., 1997.- The Comparative Biology of Pollination and Mating in flowering plants *in*: Silvertown, J. Franco M. & Harper J. L. eds. *Plant Life Histories: Ecology, Phylogeny and Evolution*; 57-76 Cambridge University Press. U.K.

- BAWA, 1977.- Spatial relationships between staminate and pistillate plants of dioecious tropical forest trees. *Evolution*, 31: 64-68.
- , 1980.- Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:15-39.
- BELTRÁN TEJERA, E., WILDPRET DE LA TORRE, W., LEÓN ARENCIBIA, M.C., GARCÍA GALLO, A. & REYES HERNÁNDEZ, J.A., 1999.- *Libro Rojo de la Flora Canaria contenida en la Directiva-Hábitats Europea*. Organismo Autónomo Parques Nacionales. La Laguna, Tenerife.
- BERNARDELLO, G., ANDERSON, G. J., STUESSY, T. F., & CRAWFORD, D. J. A., 2001.- Survey of floral traits, breeding system, floral visitors and pollination systems of the Angiosperms of the Juan Fernández Islands (Chile). *The Botanical Review*. 67 (3):255-308.
- BLACKMORE, S., A. LETHOMAS, S. NILSSON & W. PUNT.- 1992. *A Glossary of Palynological Terms*. I.F.P.S.
- BRAMWELL, D., 1972.- Endemism in the Flora of the Canary Islands. In Valentine, D.H. (ed.) *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*, 141-159. Academic Press, London.
- , 1976.- The endemic flora of the Canary Islands: distribution, relationships and phytogeography in Kunkel, G. (ed.) *Biogeography and ecology in the Canary Islands*, 207-240. W.Junk & B.V.Chigh Publishers. London.
- , 1980.- The endemic genera of Rosaceae (Poterieae) in Macaronesia. *Bot. Macaronésica*, 6: 67-73.
- , 1986.- Contribución a la biogeografía de las islas Canarias. *Bot. Macaronésica*, 14: 3-34.
- CANDAU, P. & ROMANOS, L.G., 1987.- Rosaceae in Valdés, Díez & Fernández (eds): *Atlas Polínico de Andalucía Occidental*. 450 pp. Sevilla.
- CRUDEN, R. W. & HERMANN-PARKER, S. M., 1977.- Temporal dioecism: an alternative to dioecism? *Evolution*. 31: 863-866.
- ERDTMAN, G., 1952.- *Pollen Morphology and Plant Taxonomy*. Hafner Publishing. New York.
- , 1969.- *Handbook of Palynology*. Munksgaard. Copenhagen.
- EHRENDORFER, F., 1979.- Reproductive Biology in Island Plants. In: Bramwell, D. (ed.) *Plants and Islands*, 293-306. Academic Press. London.
- FREEMAN, D. C., LOVETT-DOUST, J., EL-KEBLAWY, A., MIGLIA, K. J., & MCARTHUR, E. D., 1997.- Sexual Specialization and Inbreeding Avoidance in the Evolution of Dioecia. *The Botanical Review*. 63:65-92.
- GANDERS, F. R., 1979.- The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*, 17:607-35.
- GITZENDANNER, M.A. & SOLTIS, P.S., 2000.- Patterns of genetic variation in rare, and widespread plant congeners. *American Journal of Botany*, 87(6): 783-792.
- GIVNISH, T. J., 1998.- Adaptive Plant Evolution on Islands: classical patterns, molecular data, new insights. in: Grant, P. R. (ed) *Evolution on Islands*, 281-304. Oxford University Press. Oxford.
- GODLEY, E. J., 1979.- Flower biology in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 17 (4): 441-466.
- GRANT, P. R., 1998.- *Evolution on Islands*. Oxford University Press. Oxford.
- HAAN, A. A., LUYTEN, R. M. J. M., BAKX-SCHOTMAN, T. J. M. T., & VAN DAMME, J. M. M., 1997.- The dynamics of gynodioecy in *Plantago lanceolata* L. I. Frequencies of male-steriles and their cytoplasmic male sterility types. *Heredity*, 79: 453-462.
- HAMRICK, J.L. & GODT, M.J.W., 1996.- Conservation Genetic of Endemic Plant Species in Avise, J.C. & Hamrick, J.L. (eds) *Conservation Genetic: Case Histories from Nature*. Chapman & Hall. pp 281-304. London.
- HELFGOTT, D. M., FRANCISCO-ORTEGA, J., SANTOS GUERRA, A., JANSEN, R. K., & SIMPSON, B. B., 2000.- Biogeography and breeding system evolution of the woody Bencomia alliance (Rosaceae) in Macaronesia based on ITS sequence data. *Systematic Botany*, 25 (1): 82-97
- HESSE, M., 1981.- The fine Structure of the exine in relation to the stickiness of Angiosperm Pollen. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 35: 93-123.
- , 2000.- Pollen wall stratification & pollination. *Plant Syst. Evol.* 222 (1-4) (Dafni, A., Hesse, M. & Pacini, E. (Eds): *Pollen and Pollination*): 1-17.

- HIDEUX, M., 1972.- Techniques d'étude du pollen au MEB effect differents traitements physicochimiques. *Micron* 3: 1-31.
- HUMEAU, L., PAILLER, T., & THOMPSON, J. D., 1999.- Cryptic dioecy and leaky dioecy in endemic species of *Dombeya* (Sterculiaceae) on La Reunion. *American Journal of Botany*. 86(10): 1437-1447.
- KARRON, J.D., LINHART, Y.B., CHAULK, C.A. & ROBERTSON, C.A., 1988.- Genetic structure of populations of geographically restricted and widespread species of *Astragalus* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 75 (8): 1114-1119.
- KNAPP, S., PERSSON, V. & BLACKMORE, S., 1998.- Pollen morphology and functional dioecy in *Solanum* (Solanaceae). *Plant Systematics and Evolution* . 210:113-139.
- LE THOMAS, A. & THANIKAIMONI, G., 1987.- Variation de la aperture des Annonacées: tendances palynologiques nouvelles. *Mém.Trav.EPHE, Inst. Montpellier*, 17: 333-353.
- LLOYD, D. G., 1979.- Parental Strategies of Angiosperms. *New Zealand Journal of Botany*. 17: 595-606.
- & WEBB, C. J., 1977.- Secondary Sex Characters in Plants. *The Botanical Review*. 43(2): 177-216.
- MAURICE, S., BELHASSEN, E., COUVET, D., & GOUYON, P. H., 1994.- Evolution of dioecy: can nuclear-cytoplasmic interactions select for maleness? *Heredity*. 73: 346-354.
- McCAULEY, D. E., 1998.- The genetic structure of a gynodioecious plant: nuclear and cytoplasmic genes. *Evolution*. 52(1): 255-260.
- & BROCK, M. T., 1980.- Frequency-dependent fitness in *Silene vulgaris*, a gynodioecious plant. *Evolution*. 52(1): 30-36.
- MEMBRIVES, N., PÉREZ DE PAZ, J., CAUJAPÉ, J. & PEDROLA, J., 2002.- Tipos polínicos en *Androcymbium* Willd. (Colchicaceae), comparación con datos isoenzimáticos y reproductivos. XIV Simposio de Palinología de la Asociación de Palinólogos de Lengua Española (APLE). *Libro de Resúmenes*: 100-103. Salamanca.
- NORDBORG, G., 1966.- *Sanguisorba* L., *Sarcopoterium* Spach. y *Bencomia* W&B. Delimitation and subdivision of the genera. *Opera Botánica*, 11: 1-103.
- , 1967.- The genus *Sanguisorba* L., section *Poterium* experimental studies and taxonomy. *Opera Botánica*. 16: 1-153.
- NORMAN, J. K., WELLER, S. G., & SAKAI, A. K., 1997.- Pollination biology and outcrossing rates in hermaphroditic *Schiedea lydgatei* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* 84(5): 641-648.
- ORNDUFF, R., 1969.- Reproductive biology in relation to systematics. *Taxon* 18:121-244.
- PEREZ DE PAZ, J., 1982.- Estudio preliminar del polen de los géneros macaronésicos *Bencomia*, *Marcella* y *Dendriopoterium* (Rosaceae: Sanguisorbeae) . *Botánica Macaronésica* 8-9: 41-58.
- , 1993.- *Diversidad polínica, sistemática, evolución y biogeografía del género Echium L. en Macaronesia, y del género Lobostemon Lehm. (Boraginaceae)*. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna.
- , 1995.- Palynologie et Tendances évolutives dans le complexe *Echium-Lobostemon* (Boraginaceae). 14^o Symposium de l'APLF (Asociación de Palinólogos de Lengua Francesa) . Actas de Resúmenes. París.
- , 2002.- V. La biología reproductiva. Importancia y tipos de estudios. *in*: Bañares-Baudet, A. (ed) *Biología de la conservación de plantas amenazadas*, 71-132. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Madrid.
- , 2004.- Análisis palinológico del complejo *Echium-Lobostemon* en relación a taxones mediterráneos (*E.russicum* y norteafricanos). (En preparación)
- & PARDO, C., 1994.- Afinidades palynológicas entre la genre *Echium* L. (sect. Gigantea, Decaisnea, Simplicia, Auberiana) et *Lobostemon* Lehm. (Boraginaceae). *Acta Bot. Gallica*: 141(2): 243-255.
- & FEBLES HERNÁNDEZ, R., 2002.- Sistemas sexuales en la flora canaria. Importancia de la dioecia, subdioecia y diclinia. 1^o Congreso de Biología de la Conservación de Plantas. (Libro de Resúmenes: 62).
- , MEMBRIVES, N., CAUJAPÉ, J. & PEDROLA, J., 2002.- Tipos polínicos , diversificación y biogeografía del género *Androcymbium* Willd. XIV Simposio de Palinología de la Asociación de Palinólogos de Lengua Española (APLE). *Libro de Resúmenes*: 103-106. Salamanca.

- PLA DALMAU, J.M., 1957.- *Estudios palinológicos y precisiones morfológicas sobre los granos de polen de quinientas especies botánicas del extremo del NO de España*. Tesis Doctoral. Ed. Universidad de Barcelona. Barcelona
- PUFF, C., 1982.- The limitation of the tribe Anthospermeae and its affinities to the Paederieae (Rubiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 84 (4): 355-377.
- PUTERBAUGH, M. N., WIED, A., & GALEN, C., 1997.- The functional ecology of gynodioecy in *Eritrichium aretioides* (Boraginaceae), the alpine forget-me-not. *American Journal of Botany* 84(3):393-400.
- RENNER, S. S. & RICKLEFS, R. E., 1995.- Dioecy and its correlates in the Flowering Plants. *American Journal of Botany*. 82(5): 596-606.
- RICHARDS, A. J., 1986.- *Plant Breeding Systems*. Chapman & Hall. London.
- , 1997.- *Plant Breeding Systems*. Chapman & Hall. London.
- SAENZ de RIVAS, C.- 1978. Polen y esporas. Introducción a la palinología y vocabulario palinológico. Ed. Blume, Madrid.
- SAKAI, A. K., WELLER, S. G., WAGNER, W. L., SOLTIS, P. S. & SOLTIS, D. E., 1997.- Phylogenetic perspectives on the evolution of dioecy: adaptive radiation in the endemic Hawaiian genera *Schiedea* and *Alsinidendron* (Caryophyllaceae: Alsinoideae) in: Givnish, T. J. & Sytsma K. J. (eds) *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*, 455-473 (1ª ed). Cambridge University Press. USA.
- SCHULTZ, S. T., 1994.- Nucleo-Cytoplasmic Male Sterility and alternative Routes to Dioecy. *Evolution*, 48 (6):1933-1945.
- & GANDERS, F. R., 1996.- Evolution of unisexuality in the Hawaiian flora: a test of microevolutionary theory. *Evolution*. 50 (2): 842-855.
- SIMPSON, B. B., 1979.- A revision of the genus *Polylepis* (Rosaceae: Sanguisorbeae). *Smithsonian Contributions to Botany*, 43: 1-62.
- SOBREVILLA, C. & KALIN-ARROYO, M. T., 1982.- Breeding Systems in a Montane Tropical Cloud Forest in Venezuela. *Plant Systematics and Evolution* 140:19-37.
- SUNDING, P., 1979.- Origins of the Macaronesian Flora. In Bramwell (ed): *Plants and Islands*, 13-40. Academic Press. London.
- SVENTENIUS, E. R. S., 1948.- Estudio taxonómico del género *Bencomia*. *Instituto Nacional De Investigaciones Agronómicas* 95: 1-20.
- , 1960.- *Additamentum ad floram canariense*. *Inst. Nac. Invest. Agron.* Ministerio de Agricultura. Madrid.
- WEBB, C.J., 1979.- Breeding systems and the evolution of dioecy in New Zealand Apioid Umbelliferae. *Evolution* 33(2): 662-672.
- , 1984.- Constraints on the Evolution of Plant Breeding Systems and their Relevance to Systematics. In W. F. Grant (ed.): *Plant Byosystematics*: 249-270.
- WELLER, S.G., SAKAI, A.K., RANKIN, A.E., GOLONKA, A., KUTCHER, B. & ASHBY, K.E., 1998.- Dioecy and the evolution of pollination systems in *Schiedea* and *Alsinidendron* (Caryophyllaceae: Alsinoideae) in the Hawaiian Islands. *American Journal of Botany* 85(10): 1377-1388.
- , SAKAI, A.K. & WAGNER, W.L. 2001.- Artificial and natural hybridization in *Schiedea* and *Alsinidendron* (Caryophyllaceae: Alsinoideae): the importance of phylogeny, genetic divergence, breeding systems, and population size. *Systematic Botany* 26(3): 571-584.