

5 lineas longis, tubo 1 1/2 lineam, ligulâ verò 3 1/2 lineas longâ, 2,5 lineas latâ, apicem versùs angustatâ, apice rotundatâ vix emarginatâ, 5-striatâ. Stylus 2 lineas longus, ramis arrectis cylindrâis, glabrescentibus. Flores disci numerosissimi, multiferales, hermaphroditi, tubulosi, 2 1/2 lineas longi, supernè sensim sensimque dilatati, ceterùm ferè subæquilati, apice 5-dentati, dentibus triangularibus. Anthere exsertæ, apice appendice ovato-lanceolata, acutâ, basi caudis utrinquè instructæ, apice lacero-trifurcatis. Stylus subaxsertus, ramis arrectis ovato-oblongis, subclavatis, minutè puberulis. Achænia oblonga, teretiuscula, brunnea 5-costato-striata, striis lirata, 2/3 lineas longa, callo basilari minuto instructa. Pappus persistens, biserialis, serie externâ brevi, 1/5 lineam longâ, paleacea, paleis circiter n. 10, lineari-lanceolatis, inæqualibus, acutis, integris v. lacero-ciliatis, serie externâ è serie constante n. 10 inæqualibus, 5-6 longioribus (2 lineas longis), reliquis dimidiâ ferè parte brevioribus, dentato-barbatis, supernè dilatatis, clavatis, faciliè ab achænio separandis, fragilibusque.

EXPLICATIO TAB. 79.

1 et 2. Vieræe lævigatæ (non Vieria ut falsò in icone legimus) pars magnitudinè naturali. 3. Achæniùm cum pappo et flore hermaphrodito, sicut omnes partes, quæ sequentur, auctum. 4. Achæniùm cum pappo et flore fœmineo. 5. Flos tubulosus sectione longitudinali divisus cum antherarum cylindro. 6. Anthera singula. 7. Stylus floris hermaphroditi. 8. Achæniùm cum pappo. 9. Receptaculum.

Obs. Analysis partium in icone non bona. Pappus pessimus, cum in statu naturali sit lineari-lanceolatus, subhæcerus; antheræ in plantâ nostrâ sunt exsertæ et caudis lacris instructæ, in icone verò insertæ et caudis simplicibus depictæ; rami styli hermaphroditi in icone contrâ naturam emarginati representantur; ligulam in naturâ vidè vix emarginatam in icone 5-dentatam.

SUBTRIB. V. BUPHTHALMEÆ EUEVACEÆ. Receptaculum paleatum. Anthere caudatæ.

DIV. I. EUBUPHTHALMEÆ. Antherarum caudæ simplices.

SUBDIV. II. Pappus nullus.



9 778 402 109 454



PROGRAMA MAC 2007 - 2013 Cooperación Transnacional

UE FEDER



Invertimos en su futuro

Volumen 41 • Año 2013

vieraea

1. VIERAEA LAEVIGATA. WEBB.

Bupleurum lævigatum Brouss!, Herb. — Willd., Herb., n. 16409. — Willd. in Mag. d. Ges. natw./Freunde zu Berlin, 1807, pag. 138.

Donia Canariensis. Less., Synop. comp., pag. 199.

Jasonia lævigata. DC. Prodr. tab. 377, fig. 777 (Donia).

Vieræa lævigata. Willd., Herb., n. 16409, ubi falsò Vieria dicitur.

Amargura. Nivaria.

Obs. cf. Webb! Nom.

Fortunatarum historia

patriæ historia natura

garia excerptissimus (1).

Has. Stirps ha

Teneriffæ et oppid

Berthelot et prius

DISTRIB. GEOG.

DESCR. Cæulis fruticul

cente, medulla centro pe

anni præterlapsi cicatric

gls, 1/4 lineam latis, ult

bus, in dichotomiâ et in

minatis. Ceterùm caulis

ramorum et caulis inferio

minora evadentiâ, 3/4-2

elliptica, sessilia vel in pe

tato-serrata, dentibus ap

triangularibus 1 lineam

gentibus ac mediis, qui

neo-carnosa, glabra, gla

apicem ramorum, 2-3

in diametro mediantibus

elliptico-linearibus, acu

ricum, basi subintrusum

brevioribus, coriaceo-e

Receptaculum amplum,

elevato, coriaceo, integro

# vieraea

Folia scientiarum biologiarum canariensium



Volumen 41 • Año 2013

(1) Catalogo de los ge  
otros climas de la tierra  
por su actual director. 48

**MNH**  
MUSEOS DE TENERIFE LA NATURALEZA Y EL HOMBRE  
ciencias naturales



caso non se producen en  
los amigos de Canaria,

# VIERAEA

*Folia scientiarum biologiarum  
canariensium*

MUSEUM SCIENTIARUM NATURALIUM  
NIVARIENSE



**VOLUMEN 41 [2013]**

Santa Cruz de Tenerife

Noviembre 2013

EDITA

Organismo Autónomo de Museos y Centros

[CABILDO DE TENERIFE]

# VIERAEA

FOLIA SCIENTIARUM BIOLOGICARUM CANARIENSIIUM

**VIERAEA** es una Revista de Biología editada por el Organismo Autónomo de Museos y Centros del Cabildo de Tenerife. En ella se publican trabajos científicos originales sobre temas biológicos (Botánica, Zoología, Ecología, etc.), que traten sobre las islas Canarias y, en sentido más amplio, sobre la Región Macaronésica. Se invita a los investigadores a enviar artículos sobre estos temas.

**VIERAEA** aparece regularmente a razón de un volumen anual, con un total aproximado de unas 200 páginas.

## COMITÉ EDITORIAL / EDITORIAL BOARD

*Fundador:*      Wolfredo Wildpret de la Torre  
*Director:*       Lázaro Sánchez-Pinto Pérez-Andreu  
*Secretario:*    Alejandro de Vera Hernández  
*Vocales:*       Juan José Bacallado Aránega  
                      Francisco García-Talavera  
                      Fátima Hernández Martín  
                      María Esther Martín González

**VIERAEA** se puede obtener por intercambio con otras publicaciones de contenido similar, o por suscripción.

## PRECIO SUSCRIPCIÓN ANUAL

España ..... 15,00 €  
Extranjero ..... 30,00 €

TODA LA CORRESPONDENCIA (AUTORES, INTERCAMBIO, SUSCRIPCIONES) DIRIGIRLA A:

Redacción de **VIERAEA**  
Museo de Ciencias Naturales de Tenerife  
OAMC - Cabildo de Tenerife  
38080 Santa Cruz de Tenerife  
Islas Canarias - ESPAÑA  
avera@museosdetenerife.org

---

IMPRIME  
Publidisa

ISSN: 0210-945X

**COMITÉ CIENTÍFICO INTERNACIONAL**  
***INTERNATIONAL SCIENTIFIC BOARD***

- Julio Afonso CARRILLO. *Universidad de La Laguna. Tenerife*  
María Teresa ALBERDI. *Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid*  
Xavier BELLÉS. *Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Barcelona*  
Manuel José BISCOITO. *Museu Municipal do História Natural*  
*Estação de Biologia Marinha. Funchal. Madeira*  
Demetrio BOLTOVSKOY. *Universidad de Buenos Aires. Argentina*  
Paulo BORGES. *Universidad de Azores*  
Alberto BRITO. *Universidad de La Laguna. Tenerife*  
Guillermo DELGADO. *Museo de Ciencias Naturales de Tenerife*  
María Candelaria GIL. *Universidad de La Laguna. Tenerife*  
Santiago HERNÁNDEZ. *Universidad de Las Palmas. Gran Canaria*  
John A. LINDLEY. *Sir Alister Hardy Foundation for Ocean Science.*  
*Plymouth. Reino Unido*  
Dieter LÜPNITZ. *Johannes Gutenberg Universität. Mainz. Alemania*  
Águedo MARRERO. *Jardín Canario Viera y Clavijo. Gran Canaria*  
Aurelio MARTÍN. *Universidad de La Laguna. Tenerife*  
José Luis NIEVES. *Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid*  
Gloria ORTEGA. *Museo de Ciencias Naturales de Tenerife*  
Ángel PÉREZ. *Departamento de Ecología. Universidad de Murcia*  
Salvador RIVAS. *Universidad Complutense de Madrid*  
Amoldo SANTOS. *Instituto Canario de Investigaciones Agrarias. Tenerife*  
Pedro OROMÍ MASOLIVER. *Universidad de La Laguna. Tenerife*  
Richard POTT. *Leibniz Universität Hannover. Alemania*  
Marco TAVIANI. *Istituto di Scienze Marine. Consiglio Nazionale delle Ricerche.*  
*Bologna. Italia*  
José TEMPLADO. *Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid*



## INFORMACIÓN PARA LOS AUTORES

### POLÍTICA EDITORIAL DE *VIERAEA*

*Vieraea* es una publicación científica con periodicidad anual que da cabida a artículos y notas científicas inéditas sobre Botánica, Ecología, Paleontología y Zoología relacionados con las islas Canarias o, en sentido más amplio, con la región macaronésica. Se aceptarán asimismo los comentarios bibliográficos de obras que sean de interés.

El volumen anual puede ser dividido en dos o más números sueltos, en función de las materias contenidas o por razones de agilidad editorial.

Todo trabajo o nota científica remitida a *Vieraea* para su publicación será valorado y/o corregido al menos por un evaluador. Actuarán como tal los miembros del Comité Editorial y aquellas personas elegidas directamente por ellos en razón a su competencia y especialidad. Se prestará especial atención a la originalidad, calidad e interés del contenido del manuscrito y su complemento gráfico, así como al cumplimiento de las normas de redacción vigentes. La aceptación de un manuscrito para su publicación corresponde en todo caso al Comité Editorial.

El contenido de los artículos, notas y comentarios bibliográficos publicados en *Vieraea* es de exclusiva responsabilidad de los autores. La aceptación de los trabajos para su publicación implica la cesión expresa al *Organismo Autónomo de Museos y Centros de Tenerife* de los derechos de reproducción, distribución y venta, así como de la facultad de otorgar autorizaciones a terceros de estos derechos.

Los trabajos y notas aceptados serán publicados por orden de aceptación salvo que, por causa justificada y a propuesta del Director de *Vieraea*, así lo acuerde el Comité Editorial.

*Vieraea* publica trabajos escritos preferentemente en español e inglés. Se aceptan también los idiomas alemán, francés, italiano y portugués.

### REMISIÓN DE MANUSCRITOS

Los autores enviarán al Secretario de *Vieraea* una copia de su artículo en CD o por e-mail (se recomienda utilizar las funciones de acuse de recibo y lectura para asegurar la recepción) en cualquier formato de procesador de textos compatible con el sistema operativo Windows de Microsoft, y cumpliendo los siguientes requisitos:

- Fuente Times New Roman, cuerpo de letra 10 (a excepción de los apartados indicados en las normas de redacción), justificación completa e interlineado sencillo.

- Los márgenes siguientes (en cm): superior de 5,6; inferior de 5,1; izquierdo de 4 y derecho de 4,3; para DIN A4 (no componer la página). Se recomienda que dichos artículos no sobrepasen las 25 páginas.

- Las fotos serán publicadas en blanco y negro. Si los autores desean incluir fotos en color, deberán abonar el coste que ello genere. Los archivos de los mismos tendrán que enviarse también por separado, en formato JPG o TIFF de alta resolución.

- El artículo llevará indicación marginal de la ubicación deseada para las figuras en el caso de que éstas no hayan sido intercaladas en el texto.

- El Secretario notificará a los autores el acuerdo de aceptación, si es el caso, y eventualmente, las indicaciones editoriales y correcciones que deben realizar para su oportuna publicación. Hechas éstas, los autores deberán remitir el manuscrito definitivo antes del plazo indicado por el Comité Editorial.

- Los autores recibirán un archivo en formato PDF del artículo final utilizado para impresión. Si desearan disponer de separatas en papel, el coste deberá ser abonado, indicándolo al remitir las pruebas.

### NORMAS DE REDACCIÓN

El contenido de los artículos y notas científicos se ajustarán a las disposiciones de los respectivos códigos internacionales de nomenclatura zoológica y botánica. Se aconseja asimismo atender a las recomendaciones de dichos códigos.

## Artículos

1. Con sangrías en ambos laterales de 10 mm (al párrafo completo):

- Título en mayúsculas y minúsculas, cuerpo de letra 12 y negrita. De existir, los nombres latinos de los taxones del nivel de especie y género irán en cursiva, y se indicará al final del título y entre paréntesis al menos el taxón de nivel de familia y otro superior de conocimiento general.

- El nombre (sin abreviar) y apellido/s de los autores, en mediúscula (versalitas).

- Dirección postal y electrónica de contacto de los autores (en cursiva).

- Reseña bibliográfica del artículo en inglés (o español, si el artículo está escrito en inglés), con cuerpo de letra 8.

- Resumen (ABSTRACT) en inglés de una extensión a ser posible no superior a 12 líneas, seguido de un máximo de diez (10) palabras claves (Keywords), y luego, lo mismo en español (RESUMEN). Cuando el artículo es en inglés, se invierte el orden de los resúmenes, y si está escrito en idioma distinto al español o inglés, podrá seguir otro resumen en dicho idioma.

2. Sin sangría:

- Texto del artículo. Si las figuras no se han intercalado en el texto, su posición se señalará en la copia impresa del artículo, al margen. En este caso, la relación de las figuras con sus respectivas leyendas se añadirá al final del artículo, después de la bibliografía. Las figuras que lleven escala lo harán en sistema métrico. El apartado de agradecimientos, si lo hay, será el último epígrafe del texto.

- Bibliografía: Ordenada alfabéticamente y según ejemplo adjunto. Los comentarios de los autores irán al final [entre corchetes]:

CAVANAUGH, C. M., S. L. GARDINER, M. L. JONES, H. W. JANNASCH, & J. B. WALTERBURY (1981). Prokaryotic Cells in the Hydrothermal Vent Tube Worm *Riftia pachyptila* Jones: Possible Chemoautotrophic Symbionts. *Science* 213 (4505): 340-342.

RICHTER, G. & R. R. SEAPY (1999). Heteropoda, pp. 621-647. In: D. Boltovskoy (ed.), *South Atlantic Zooplankton*. Leiden: Backhuys Publ.

UDEKEM D'ACOSZ, C. D' (1999). *Inventaire et distribution des crustacés décapodes de l'Atlantique nord-oriental, de la Méditerranée et des eaux continentales adjacentes au nord de 25° N*. Patrimoines naturels (M.N.H.N./S.P.N.) 40: 383 pp.

## Notas científicas

Las normas para las notas científicas son equivalentes a las de los artículos, pero no llevarán resumen y los nombres de los autores y su dirección irán al final de todo. No existirá apartado de referencias bibliográficas, que serán insertadas directamente en el texto (entre paréntesis, si es necesario, y el resto [entre corchetes]) siguiendo el ejemplo adjunto:

... (Cavanaugh *et al.*, 1981 [*Science* 213 (4505): 340-342]).

... (Richter & Seapy, 1999 [Heteropoda. In D. Boltovskoy (ed.), *South Atlantic Zooplankton*]).

... (Udekem d'Acoz, 1999 [*Inventaire et distribution des crustacés décapodes de l'Atlantique nord-oriental, de la Méditerranée et des eaux continentales adjacentes au nord de 25° N*]).

Las notas podrán llevar una figura siempre que no superen una página impresa, que es su límite, salvo para las notas corológicas. Las notas corológicas simples, noticias y observaciones puntuales quedan excluidas.

## Comentarios bibliográficos

Irán encabezados por la reseña bibliográfica completa de la obra comentada, así como de la dirección postal y electrónica del editor y el precio, si se conocen. Los nombres de los comentaristas y su filiación académica o dirección irán al final. Se recomienda que no excedan una página impresa.

## Estilo

El estilo de redacción de los trabajos será el propio del lenguaje científico, conciso y con el número mínimo de tablas e ilustraciones. Se recomienda seguir las orientaciones del "Manual de Estilo" e "Illustrating Science" publicados por el Council of Biology Editors (Consejo de Editores de Biología), así como las siguientes pautas:

- Los encabezados principales irán en mayúscula, centrados y separados dos líneas del párrafo precedente y una del siguiente.

- Los apartados secundarios irán en negrilla y al margen izquierdo, separados una línea del párrafo precedente y del siguiente.

- No se deja espacio adicional entre párrafos y el comienzo de cada párrafo se sangrará a 8 mm, salvo que lleve encabezamiento.

- Los encabezados de párrafos irán en negrita, seguidos de dos puntos o un punto y una raya, y luego del texto corrido.

- Para la estructuración del artículo se empleará, si es el caso, el sistema de numeración legal (1., 1.1., 1.1.1., 2., 2.1., etc).

- Las figuras irán numeradas correlativamente con números arábigos (p.ej. fig. 1), y las tablas, con números romanos (p.ej. tabla IV).

- En el texto corrido no se emplearán las mayúsculas salvo para acrónimos. Los nombres de los autores de los taxones o de las obras referenciadas irán en minúscula; si excepcionalmente se ha de diferenciar entre uno y otro caso, se empleará la mediúscula (versalita) para los autores de obras.

- En el texto principal y titulares, la cursiva se empleará exclusivamente para taxones del nivel especie y genérico. El texto en otro idioma o los títulos de obras referenciadas irán entre «comillas francesas».

- Las cifras que representan años no llevan punto de millar.

- En español, las mayúsculas van acentuadas. En español, la coma separará las cifras decimales.

- Las abreviaturas de kilómetros y de hectáreas irán siempre en minúsculas (p.ej. 8 km, 7 ha).

- La redacción de *Vieraea* podrá aplicar un cuerpo menor a aquellas partes del texto que considere menos relevantes o complementarias al discurso principal.

\* \* \*

Estas normas de estilo podrán ser modificadas si la estructura del artículo así lo requiere y es aceptado por el Comité Editorial.

## NOTICE TO CONTRIBUTORS

### EDITORIAL POLICY OF *VIERAEA*

*Vieraea* is an annual scientific publication containing unpublished scientific notes on Botany, Ecology, Paleontology and Zoology concerning the Canary Islands or, in a wider sense, the Macaronesian Region. It will also contain bibliographical commentaries on works which are of interest.

The annual volume may be divided into two or more separate issues, depending on the matters contained or for reasons of editorial speed.

Every work or scientific note sent to *Vieraea* for publication will be assessed by at least one evaluator. Acting as evaluators and correctors will be the members of the Editorial Board and those persons elected directly by them by reason of their competence and speciality. Special attention will be given to the originality, quality and interest of the manuscript's contents and its graphic complement, as well as to the compliance with prevailing writing standards. Approval of a manuscript for its publication rests at all events with the Editorial Board.

The contents of articles, notes and bibliographical commentaries published in *Vieraea* are the exclusive responsibility of the authors. The approval of papers for publication implies the transfer to *Organismo Autónomo de Museos y Centros de Tenerife* the rights of copy, distribution and sale, as well as the power of attorney to grant licenses to third parties of these rights.

Works and scientific notes accepted will be published by order of acceptance unless, for a valid cause and at the proposal of the Director of *Vieraea*, Editorial Board would to decide otherwise.

*Vieraea* publishes works written preferably in Spanish and English. Also accepted are those in German, French, Italian and Portuguese.

## REMITTING OF MANUSCRIPTS

The authors will send the Secretary of *Nieraea* a copy of his article in CD or e-mail (to ensure the reception, “delivery-receipt” and “read-receipt” options are recommended) whichever format of text processor compatible with Microsoft Windows OS, meeting the following requirements:

- Times New Roman font (size 10) will be used (with the exception of the paragraphs indicated below in the “writing standards” section), complete justification and simple interlinear spacing.

- Lateral margins will be defined as follows (in cm): top 5.6, bottom 5.1, left 4 and right 4.3, for DIN A-4 paper (please, don't make up the pages). It is recommended that articles do not exceed 25 pages.

- The photos will be published in black and white. If authors wish to include colour photographs they must pay the cost involved. These files must be sent separately in high resolution JPG or TIFF format.

- The article will have a marginal indication of the position desired for the figures, in the event that these have not been inserted in the text.

- The Secretary will advise the authors of its approval, if this is the case, and eventually, the editorial instructions and corrections he should carry out for its publication. Having done this, authors will send the final manuscript within the period specified by the Editorial Board.

- Authors will receive the final PDF file used for printing. If wishing to dispose of offprints of the article, must be paid for them. It should be ordered when sending the proofs.

## WRITING STANDARDS

The contents of articles and scientific notes will abide by the provisions of the respective international code of zoological and botanical nomenclature. In like manner it is advisable to pay attention to the recommendations of the said codes.

## Articles

1. With both lateral indentation (10 mm) to the whole paragraph:

- Title in capitals and small letters, font size 12 and bold. If they exist, Latin names of taxons of the level of species and genus will be in italics and shown at the end of the title and in brackets, at least the family level taxon and another higher one of general knowledge.

- Name (not shortened) and surname/s of authors, in small capitals.

- Postal and electronic address to contact authors (in italics).

- Bibliographical review of the article (font size 8) in English (or Spanish if article is written in English).

- Abstract in English, if possible not more than 12 lines, followed by a maximum of ten (10) key words, and next, the same in Spanish (RESUMEN). When the article is in English, the order of abstracts is reversed and if written in a language different from Spanish or English, another abstract may follow in such language.

2. Not indented:

- Text of the article. If the figures have not been inserted in the text, their position will be marked on the printed copy of the article, in the margin. In this case, the list of figures with their respective legends will be added at the end of the article, after the bibliography. The figures will have a scale in metric system. The section of acknowledgements, if there is one, will be the last heading of the text.

- Bibliography: In alphabetical order and as the following example. The author's commentaries will go at the end [in square brackets]:

CAVANAUGH, C. M., S. L. GARDINER, M. L. JONES, H. W. JANNASCH, & J. B. WALTERBURY (1981). Prokaryotic Cells in the Hydrothermal Vent Tube Worm *Riftia pachyptila* Jones: Possible Chemoautotrophic Symbionts. *Science* 213 (4505): 340-342.

RICHTER, G. & R. R. SEAPY (1999). Heteropoda, pp. 621-647. In: D. Boltovskoy (ed.), *South Atlantic Zooplankton*. Leiden: Backhuys Publ.

UDEKEM D'ACÓZ, C. D' (1999). *Inventaire et distribution des crustacés décapodes de*



*l'Atlantique nord-oriental, de la Méditerranée et des eaux continentales adjacentes au nord de 25° N. Patrimoines naturels (M.N.H.N./S.P.N.)* 40: 383 pp.

### Scientific Notes

The rules for scientific notes are equivalent to those of the articles, but will not have a summary, and the author's name and address will go right at the end. There will be no literature section. Instead of it, references will be inserted directly in the text (in brackets if necessary, and the rest in [square brackets]), following the example below:

... (Cavanaugh *et al.*, 1981 [*Science* 213 (4505): 340-342]).

... (Richter & Seapy, 1999 [Heteropoda. In D. Boltovskoy (ed.), *South Atlantic Zooplankton*]).

... (Udekem d'Acoz, 1999 [*Inventaire et distribution des crustacés décapodes de l'Atlantique nord-oriental, de la Méditerranée et des eaux continentales adjacentes au nord de 25° N*]).

The notes may include a figure providing they do not exceed a printed page, which is their limit, except to the chorological notes. Short chorological notes, news and single observations are excluded.

### Bibliographical commentaries

The complete bibliographical review of the work discussed will head the commentary, together with the publisher's postal and electronic address and the price, if known. The commentator's name and his academic filiation or address will go at the end. It is advisable not to exceed a printed page.

### Style

The writing style of works will be as befits the scientific language, concise and with the minimum number of tables and illustrations. It is advisable to follow the guidance of the "Style Manual" and "Illustrating Science" published by the Council of Biology Editors, as well as the following norms:

Headings will be in capital letters, centred and separated 2 lines from preceding paragraph, and one line from the next.

Secondary headings will be in bold type and in left margin, separated one line from preceding paragraph and the next.

No additional space is left between paragraphs, and the beginning of each paragraph will be indented (8 mm), unless it has a headline.

Paragraph headlines will be in bold, followed by colon or dot and dash, and then the running text.

For arrangement of the article, if that is the case, the system of legal numeration will be used (1., 1.1., 2., 2.1., etc.).

The figures will be correlatively numbered with Arabic numerals (for ex. Fig. 1), and the tables, with Roman numerals (for ex. Table IV).

In the running text, capital letters will only be used for acronyms. Names of the authors of taxons or of referenced works will be in small letters; if exceptionally a difference has to be made between one and the other, small capitals will be used for the authors of works.

In the main text and headlines, italics will be used exclusively for taxons of species and generic level. The text in another language or titles of referenced works will be in quotation mark (« »).

Numbers representing years will not have the thousand point.

In Spanish, capital letters are accentuated.

In Spanish, the comma will separate decimal numbers.

Abbreviations of kilometres and hectares will always be in small letters (for ex. 8 km, 7 ha).

The editorial staff of *Vieraea* may apply a smaller size of letter to those parts of the text it considers less relevant or complementary to the main treatise.

\* \* \*

These standards of style may be modified if the arrangement of the article requires it and this is accepted by the Editorial Board.

## PRESENTACIÓN

“Desde que en el siglo XVIII el insigne Viera y Clavijo comenzara a dejar constancia manuscrita de las sesiones de la tertulia de Nava en sus gacetas recogidas en *Papel Hebdomadario* (que puede ser considerado el primer periódico canario) y con posterioridad con la redacción de *El Síndico Personero* y la *Gaceta de Daute* se inicia una larga trayectoria de nombres que, unidos al olor de tinta fresca y al ruido de las linotipias, han dejado grabados en las hemerotecas la realidad poliédrica de nuestra sociedad.” Estas líneas fueron escritas en 2005 por el entonces Director General del Libro, Archivos y Bibliotecas del Gobierno de Canarias, José María Hernández Aguiar, como prólogo a los tres tomos de la obra *Periodistas canarios de los siglos XVIII al XX: propuesta para un diccionario biográfico y de seudónimos*, del que es autor el escritor, periodista y ensayista Eliseo Izquierdo Pérez. En esta magna y laboriosa obra se recoge nuestra revista *Vieraea*, haciendo una breve semblanza curricular de quienes fuimos sus directores durante más de 40 años (Wolfredo Wildpret de la Torre y Juan José Bacallado Aránega), así como de aquellos otros que formaron parte del consejo de redacción, llevando a cabo una labor altruista en sus correspondientes cargos y competencias: Esperanza Beltrán Tejera (directora adjunta y redactora de Botánica), Carlos Silva Heuschkel (primer secretario de la revista), Juan José Bacallado Aránega (secretario de redacción) Antonio Machado Carrillo, Marcos Báez Fumero y Pedro Oromí Masoliver (redactores de Zoología), Juan José Hernández Pacheco (secretario de redacción), Gloria Ortega Muñoz (secretaria de redacción), Guillermo Delgado Castro (secretario de redacción), Alejandro de Vera Hernández (secretario de redacción) y una serie de vocales que han ido cambiando con el tiempo, como son los casos de Francisco García-Talavera Casañas, Lázaro Sánchez-Pinto Pérez-Andréu (que se estrena como Director en este número), Julio Afonso Carrillo, Fátima Hernández Martín y tantos otros que han actuado como evaluadores y hasta correctores de estilo. Asimismo, a partir del volumen 33 (2005) se institucionalizó un Comité Científico Internacional con destacadas figuras del orbe científico mundial y de variadas universidades e institutos de investigación nacionales y extranjeros: Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid), Consejo Superior de Investigaciones Científicas (Barcelona), Universidad de La Laguna (Tenerife), Universidad de Las Palmas (Gran Canaria), Universidad de Murcia (Murcia), Universidad de Granada (Granada), Universidad Complutense (Madrid), Universidad de Oviedo (Oviedo), Universidad de Azores (islas Azores), Universidad de Buenos Aires (Argentina), Instituto de Ciencias del Mar (Barcelona), Universität Mainz (Alemania), Leibniz Universität Hannover (Alema-

nia), Instituto de Geología Marina (Bologna, Italia), Instituto di Science Marine (Bologna, Italia), Museu Municipal do História Natural (Funchal, Madeira), Jardín Canario Viera y Clavijo (Gran Canaria), Sir Alister Hardy Foundation for Ocean Science (Plymouth, Reino Unido), Laboratorio de Biología Marina (Funchal, Madeira), Instituto Canario de Investigaciones Agrarias (Tenerife) y Museo de Ciencias Naturales de Tenerife (Museos de Tenerife); todo ello con la colaboración de numerosos evaluadores anónimos que han prestado sus conocimientos y servicios para la mejora, rigor y excelencia de los trabajos de investigación y contenidos generales de la revista que nos ocupa.

Eliseo Izquierdo (2005) deja claro, en la obra ya citada, el siguiente comentario sobre *Vieraea*: "... se trata de una publicación científica que es un referente fundamental de historia natural de la Macaronesia, que comenzó a publicarse en 1970 por el Departamento de Botánica de la Facultad de Ciencias, sección de Biología de la Universidad de La Laguna, y que pasó, al cabo de 20 años, en 1990, al Museo de Ciencias Naturales de Tenerife."

Hablar de *Vieraea* es recuperar la historia más reciente de la implantación en la Universidad de La Laguna de los estudios de Biología, así como paralelamente del despegue de la actividad museística en la isla de Tenerife, muy especialmente del Museo de Ciencias Naturales, con el trío de directores que en esos ilusionados años dieron vida y potenciaron esa señera institución bajo el paraguas protector del Cabildo de Tenerife: Telesforo Bravo Expósito y los firmantes de este prefacio, al que se unirían en la etapa más reciente, e igualmente como directores, Francisco García-Talavera Casañas, Lázaro Sánchez-Pinto Pérez-Andréu y Fátima Hernández Martín. La revista que protagoniza este escrito ha sido, es y será un logro de Wolfredo Wildpret (Bacallado dixit), creador, fundador y primer director de la misma, quien supo rodearse siempre de buenos y efectivos colaboradores en orden a mantener una periodicidad y calidad, escalando peldaño a peldaño la excelencia necesaria para figurar entre las mejores de su género dentro del mundo insular que abarca la Macaronesia (Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde).

*Vieraea* es un milagro, un logro o, si se quiere, una conquista debida al trabajo y constancia de unos pocos intelectuales y científicos en íntima connivencia con los políticos y funcionarios del Cabildo de Tenerife, sin cuya gestión y ayuda económica esta utopía inicial hecha realidad no hubiera sido posible. En los primeros años con la aportación financiera del Aula de Cultura de dicha identidad y luego, en el período democrático, como revista del Museo de Ciencias Naturales. Cuando otras publicaciones similares e incluso periódicos acreditados en el ámbito canario por su larga existencia han desaparecido del panorama cultural y científico, mantener una publicación de esta categoría tan especializada, durante más de 40 años, en la más candente actualidad, con los altibajos que el tiempo y las circunstancias económicas propiciaron en su andadura, merece considerarse como un hito. Es digno de resaltar que siempre el horizonte de la mejora y el rigor imprescindibles, gracias a la colaboración de muchas personas e instituciones, ha sido la norma de los que se han ocupado de modernizar y enriquecer en el tiempo la revista. *Vieraea*, sin vacilación alguna, estará siempre en la memoria colectiva del orbe comunal canario, macaronésico, ibérico y del más alto rango internacional.

El intercambio llevado a cabo desde la Universidad de La Laguna y desde el Museo de Ciencias Naturales de Tenerife (Museos de Tenerife) ha nutrido las bibliotecas de algunos departamentos de nuestro primer centro docente (en especial del Dpto. de Botánica), así

como del citado museo, donde prácticamente se han depositado la casi totalidad de los ejemplares del referido intercambio. El valor de la información recibida y acopiada a lo largo de los últimos 43 años es incalculable, una auténtica herramienta de trabajo para especialistas y naturalistas de las más variadas disciplinas, en las que sin dudarlo priman la taxonomía, biogeografía, ecología y conservación de los ecosistemas terrestres y marinos a lo largo y ancho del Planeta, lo que ha amortizado con creces los costes de nuestra revista.

Durante su existencia se han llegado a contabilizar 275 revistas de intercambio con instituciones científicas de 20 países europeos, 12 suramericanos, 2 norteamericanos, 4 asiáticos, 3 africanos y Australia.

*Vieraea* ha sido pionera en el conocimiento de la biodiversidad marina y terrestre del archipiélago canario en los últimos 40 años, con ese asomo macaronésico al que ya hemos hecho referencia. En sus páginas se han descrito multitud de especies nuevas para la ciencia, cuyos tipos han enriquecido la tipoteca de nuestro Museo, reforzando los cimientos de una institución fundamental para el conocimiento de los ecosistemas insulares y cubriendo una etapa esencial para el estudio de la biota de Canarias; taxones nuevos, la mayoría, del entorno macaronésico, que precisan ser descritos sobre un soporte en papel para que sean válidos —según recomienda el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica— y que podrían emigrar hacia publicaciones que huyen de la falsa seducción del bajo costo que ofrece el mundo digital fácilmente manipulable. Un ejemplo de ello es el presente volumen, donde las especies novedosas tienen un amplio protagonismo. El apoyo institucional a tan preciado éxito sigue siendo del todo fundamental. Sin duda alguna, *Vieraea* es un férreo compromiso vital con la ciencia, la educación y la cultura; así es y así debe seguir siendo. Como muy bien dice el filósofo y ensayista sevillano Emilio Lledó, tan ligado a Tenerife y a la universidad lagunera, al referirse a lo que simboliza el libro y las revistas en papel en tanto que vehículo de cultura y vínculo con el pasado: “SON RECIPIENTES DONDE RE-POSA EL TIEMPO.”

Ese tiempo es algo universal, sigamos aprovechándolo para construir, que no para destruir lo que es patrimonio de todos.

WOLFREDO WILDPRET DE LA TORRE  
JUAN JOSÉ BACALLADO ARÁNEGA



VIERAEA	Vol. 41	5-20	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	------	--	----------------

## Viera y Clavijo, Arnoldo Santos y los Siglos de las Luces

JAVIER FRANCISCO-ORTEGA<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>*Department of Biological Sciences, Florida International University  
Miami, Florida 33199, USA*

<sup>2</sup>*Kushlan Tropical Science Institute, Fairchild Tropical Botanical Garden  
Coral Gables, Miami, Florida 33156, USA*

FRANCISCO-ORTEGA, J. (2013). Viera y Clavijo, Arnoldo Santos and the ages of enlightenment. *VIERAEA* 41: 5-20.

**ABSTRACT:** Botanical studies conducted by naturalists from the Canary Islands have had two major peaks. The first one occurred in the 18th century as part of the enlightenment movement. With his seminal publication, *Dictionary of the Natural History of the Canary Islands*, the priest José de Viera y Clavijo is the most important representative of this period. Alonso de Nava-Grimón and Benitez de Lugo, founder of Botanic Garden of Orotava in 1788, is also an extremely important figure from that time. The second golden age for botanical studies performed by Canarian naturalists started in 1966 when the Biology Section of the Biology Faculty (La Laguna University) was established. This academic unit resulted in the first generation of professional graduates devoted to study the Macaronesian flora. The immediate results were: (1) the founding of the magazine *Vieraea*, (2) the consolidation of the incipient Natural Science Museum of Tenerife, and (3) the enrollment of botanists from the archipelago in the Botanic Garden Botanical Viera y Clavijo, the Canarian Institute of Agrarian Research (including the Botanic Garden of La Orotava), and the center that the National Research Council of Spain has in Tenerife. Within this second golden age of plant biology studies, Dr. Arnoldo Santos Guerra is one of its most important representatives. As a researcher from the Canarian Institute of Agrarian Research he conducted pioneering studies on phytosociology, plant taxonomy (16 new species and about twenty additional ones in preparation) and botanical history. Dr. Santos Guerra has been a pivotal researcher in the vast majority of plant molecular studies of Macaronesia. He is author of the most important floristic studies made to El Hierro and La Palma. This article is a homage to the contributions and inspiration that both Viera and Clavijo and Dr. Santos Guerra have provided to naturalists working in Macaronesia. They are both critical figures to understand the two most relevant periods of the history of science of this region.

Key words: Oceanic islands, botanical exploration, DNA, vegetation, Atlantic, Sventenius, Wolfredo Wildpret

RESUMEN: Los estudios de la botánica de las islas Canarias realizados por naturalistas del archipiélago tienen dos momentos de gran apogeo. El primero ocurre en el siglo XVIII, como parte de la corriente cultural e intelectual de la Ilustración. El clérigo José de Viera y Clavijo es su máximo exponente, con la publicación de su *Diccionario de Historia Natural de las Islas Canarias*. De gran importancia durante este periodo fue Alonso de Nava-Grimón y Benítez de Lugo, fundador del Jardín de Aclimatación de la Orotava en 1788. La segunda época dorada de la botánica canaria viene galvanizada a partir de 1966 con la creación Sección de Biología de la Facultad de Ciencias en la Universidad de La Laguna. Dicha unidad académica produce las primeras generaciones de profesionales canarios dedicados al estudio de la flora Macaronésica. Los resultados inmediatos fueron (1) la fundación de la revista *Vieraea*, (2) la consolidación del Museo de Ciencias Naturales de Tenerife y (3) la incorporación de botánicos canarios al Jardín Botánico Viera y Clavijo, al Instituto Canario de Investigación Agraria (incluyendo el Jardín de Aclimatación de la Orotava) y al centro que el Consejo Superior de Investigaciones Científicas tiene en Tenerife. Dentro de esta segunda época dorada de los estudios de biología vegetal de Canarias destaca el Dr. Arnoldo Santos Guerra, quien desde el Instituto Canario de Investigación Agraria lleva a cabo estudios pioneros en fitosociología, taxonomía vegetal (16 nuevas especies y aproximadamente una veintena en preparación) e historia de la botánica. El Dr. Santos Guerra ha sido uno de los principales protagonistas de la gran mayoría de los trabajos moleculares de la flora de la Macaronesia y autor de uno los estudios florísticos más importantes que se han hecho para El Hierro y La Palma. Este artículo es un homenaje a las contribuciones y fuente de inspiración que Viera and Clavijo y el Dr. Santos Guerra han representado para los naturalistas que han trabajado en la Macaronesia. Ambos son figuras muy relevantes para entender los dos periodos de más relevancia en la historia de la ciencia de la región.

Palabras clave: Islas oceánicas, exploraciones botánicas, DNA, vegetación, Atlántico, Sventenius, Wolfredo Wildpret

*Esteban emprendió la aventura de treparse a un árbol. Y después de vencer la prueba iniciada que le significaba alcanzar las difíciles ramas de acceso, comenzó a ascender hacia el remate de una copa, por un caracol de brazos cada vez más apretados y livianos, sostenes del gran revestimiento de follajes, de la colmena verde, del suntuoso sotechado visto desde dentro por vez primera. Una exaltación inexplicable, rara, profunda, alegraba a Esteban, cuando pudo descansar, a horcajadas, sobre la horquilla cimera de aquella estremecida edificación de maderas y estambres.*

Alejo CARPENTIER, *El siglo de las luces* (1962)

Durante el siglo XVIII la corriente cultural e intelectual de la Ilustración da un gran impulso a las ciencias y las humanidades en las islas Canarias, y José de Viera y Clavijo (1731-1813) es su máximo representante en el archipiélago (Morales Lezcano, 1965; Hernández González, 1988). Pocos hijos de nuestras islas han sido tan influyentes en el conocimiento y la divulgación de aspectos relacionados con la naturaleza e historia de Canarias (Hernández González, 2006; Santos Guerra, 2013). Viera y Clavijo surge en un momento en el que el racionalismo científico se asienta en Europa como paradigma. En esta época la ciencia encuentra nuevos espacios con el establecimiento de sociedades científicas y académicas en todo el ámbito europeo. La Ilustración conduce a la popularización de la ciencia y la percepción de su gran importancia por parte del Estado y de las clases con mayor poder económico. No es por tanto casualidad que durante este siglo surjan las primeras revistas científicas de amplia difusión y que las enciclopedias y diccionarios de tipo secular florezcan (Outram, 2005). En el campo de las ciencias biológicas resalta Carolus Linnaeus (1707-1778), quien pone las bases para un sistema de clasificación de los organismos que se sigue utilizando en la actualidad. Para Linnaeus la especie (*species*) y el género (*genus*) eran categorías taxonómicas con existencia real y objetiva; la clase y el orden serían elaboraciones puramente subjetivas resultado de la capacidad de abstracción del espíritu humano. Así lo dejó escrito en su obra *Classes Plantarum seu Systemata Plantarum*: “*Clasis et Ordo est sapientia, Genus et species opera naturae*” (Bacallado, 2002).

Viera y Clavijo pertenece a una generación que forma un auténtico siglo de oro para la cultura y las ciencias del archipiélago. Su figura como uno de los aglutinadores de este grupo de canarios ilustres ha sido resaltada en numerosas ocasiones (Morales Lezcano, 1965; Hernández González, 2006). El gran Eric Sventenius (1910-1973) le hace un reconocimiento oficial al crear el “Jardín Botánico Viera y Clavijo” en Gran Canaria (O’Shanahan, 1977).

Dos aristócratas de Tenerife, Tomás de Nava-Grimón y Porlier (1734-1739) y su hijo Alonso de Nava-Grimón y Benítez de Lugo (1757-1832), destacan entre los miembros de esta generación. El primero establece en La Laguna las denominadas “Tertulias de Nava”; que proporcionan un foro de discusión centrado en la búsqueda del conocimiento como vía para la prosperidad de las islas. Dentro de este periodo, en Canarias se fundan dos sociedades de gran importancia que han perdurado hasta nuestros días: la Real Sociedad Económica de Amigos del País de Las Palmas (establecida en 1776) y la Real Sociedad Económica de Amigos del País de Tenerife (establecida en 1777) (Romeu Palazuelos, 1979). Dichas sociedades le dan una nueva dimensión a las varias tertulias que en este momento prosperan principalmente en Tenerife (Morales Lezcano, 1965). Tomás de Nava-Grimón llega



a ser el primer director de la Sociedad Económica de Amigos del País de Tenerife.

En 1788, Alonso de Nava-Grimón sigue el gran legado de su padre como promotor de las ciencias con la fundación del Jardín de Aclimatación de La Orotava. Esta es la institución científica más antigua de la Macaronesia. Dentro del territorio español solamente el Real Jardín Botánico de Madrid (fundado en 1755 en un lugar diferente al actual, en Migas Calientes, cerca del Río Manzanares) tiene una mayor antigüedad. El Jardín de Aclimatación de La Orotava será referente obligado para la gran mayoría de naturalistas que visitan Tenerife desde el siglo XVIII hasta la actualidad (Hernández González, 2006).

Personajes importantes para la ciencia y humanidades de Canarias surgen durante esta época, entre ellos se distinguen el ingeniero Agustín de Bethencourt (1758-1824), que desarrolló gran parte de su labor bajo los auspicios del Zar Alejandro I (1777-1825), el periodista y naturalista José Clavijo y Fajardo (1726-1806), el poeta Tomás de Iriarte (1750-1791), el abogado y director de los Estudios Reales de Madrid, Estanislao de Lugo y Viña (1753-1833), el político, abogado e historiador Antonio Porlier y Sopranis (1722-1813), así como el abogado y político José Álvarez de Abreu (1683-1756).

Sin embargo, durante este siglo de las luces ninguno de los hijos de Canarias se destaca como taxónomo vegetal. Solamente Viera y Clavijo en su *Diccionario de Historia Natural de la Islas Canarias* hace referencia a una pocas especies vegetales que él considera como nuevas para el archipiélago (Santos Guerra, com. pers.). Entre estas especies se encuentran *Athanasia fruticosa palmensis* [= *Gonospermum canariense* Less. (Asteraceae)], *Athanasia pectinata nivariensis* [= *G. fruticosum* (Buch) Less.], *Cineraria canariensis* [= *Pericallis* sp. (Asteraceae)], *Loranthus canariensis* [= *Plocama pendula* Aiton (Rubiaceae)], *Sedum monoginia* [= *Salsola divaricata* Link (Chenopodiaceae)], y *Spartium canariense ramosissimum* [= *Adenocarpus viscosus* (Willd.) Webb & Berthel. (Fabaceae)]. Estos nombres se publican durante los siglos XIX y XX debido a que el manuscrito original del *Diccionario* de Viera y Clavijo permanece inédito hasta 1866 (Alvar, 1982). Ese año salió a la luz por primera vez una parte de esta obra, pero antes otros botánicos habían publicado nombres científicos válidos para esas especies.

A lo largo de los siglos XVIII y XIX la totalidad de las nuevas descripciones de nuestros endemismos las llevan a cabo botánicos extranjeros o peninsulares. La gran mayoría de ellas la realizan especialistas no españoles. De hecho, con anterioridad a la fundación del Jardín de Aclimatación de La Orotava, taxónomos europeos de gran importancia como Carolus Linnaeus, Carolus Linnaeus fil. (1750-1791), William Aiton (1731-1793) y Nicolaus J. Jacquin (1727-1817), dan a conocer un gran número de nuevas especies de plantas para Canarias. Las descripciones de Carolus Linnaeus se hacen basadas en material cultivado en los incipientes jardines botánico de Europa (Francisco-Ortega *et al.*, 2012). En contraste las de los otros tres taxónomos, se realizan principalmente a partir de material colectado por uno de los pioneros mundiales modernos de la exploración vegetal, Francis Masson (1741-1805). Este naturalista escocés ligado de forma oficial a los Jardines Reales de Kew (Reino Unido) visita Azores, Canarias y Madeira durante un largo viaje entre 1776 y 1779 (Francisco-Ortega *et al.*, 2008).

No será hasta finales del siglo XIX cuando por primera vez un naturalista de Canarias hace descripciones y publicaciones taxonómicas válidas de especies vegetales. El abogado lagunero Domingo Bello y Espinosa (1817-1884) es quien en sus dos tratados sobre

la flora de Puerto Rico publica de forma correcta ocho nuevas especies y un nuevo género para esta isla de las Antillas Mayores (Santiago-Valentín *et al.*, en prensa). En estos trabajos Bello describe varias especies adicionales, pero las mismas no se aceptan en la actualidad, ya que son homónimos o sinónimos de otros taxones. Ambas obras fueron escritas en La Laguna, son pioneras en los estudios florísticos de Puerto Rico y salen a la luz en 1881 y 1883, respectivamente. Se hace necesario resaltar la gran importancia que tiene Sabino Berthelot (1794-1880) para el conocimiento de nuestra historia natural durante este siglo. Este naturalista francés reside durante 43 años (en dos periodos diferentes) en Tenerife, donde entabla amistad con Domingo Bello. Berthelot junto con el botánico inglés Philip Barker Webb (1793-1854) producen la obra magna de la naturaleza canaria *Histoire Naturelle des Iles Canaries*. Un gran número de especies canarias se publican en los volúmenes dedicados a la fitografía de Canarias.

Habrá que esperar hasta 1966, cuando se crea la Sección de Biología de Facultad de Ciencias en la Universidad de La Laguna, para que surjan las primeras generaciones de botánicos profesionales canarios que trabajen de forma directa con nuestra flora. Los biólogos que forman este núcleo asientan las bases del que será uno de los momentos de más auge para los estudios de la naturaleza de Canarias. También en esta época se desarrollan de forma plena el Museo de Ciencias Naturales de Tenerife, el Jardín Botánico Canario Viera y Clavijo, y los departamentos de fitoquímica y agroecología del Consejo Superior de Investigaciones Científicas de Tenerife. En 1970 aparece *Vieraea* como revista pionera de investigación de Canarias dedicada a las ciencias naturales. En Gran Canaria, las revistas *Botánica Macaronésica* (fundada en 1976) y *Cuadernos de Botánica Canaria* (publicada entre 1967 y 1976) también proporcionan foros para los estudios de la biología vegetal del archipiélago y el resto de la Macaronesia. Todas estas actividades generan una sinergia que hace que, por primera vez, Canarias y otras islas de la Macaronesia sean el centro donde se realicen congresos y reuniones de índole internacional con el fin de fomentar los estudios de su historia natural (Fig. 1).

Este gran apogeo de los estudios de botánica de Canarias vino ampliamente ligado a la descomunal labor de Eric Sventenius, quien entre 1943 y hasta el momento de su trágico fallecimiento, reside en Tenerife y Gran Canaria y recorre con tesón todas las islas en búsqueda de nuevas especies de plantas (Santos-Guerra, 2009/2010). Curiosamente será el endemismo grancanario *Isoplexis chalcantha* Svent. & O'Shan. (Scrophulariaceae) la primera especie de nuestra flora que sea aceptada por especialistas y que tenga como uno de sus autores a una persona nacida en el archipiélago. La mencionada especie se publica en el año 1969 y es una muestra de la extraordinaria amistad que une a Sventenius con Jaime O'Shanahan (1921-2010). Es de justicia resaltar que con anterioridad a la publicación de esta especie, Agustín Cabrera y Díaz (1878-1961) catedrático de Ciencias Naturales del Instituto de Segunda Enseñanza de Canarias (La Laguna), y nativo de Tenerife, describe y publica de forma válida un endemismo para La Gomera: *Jasminum augeroni* A. Cabrera (Oleaceae) (Cabrera, 1909). Sin embargo, esta especie parece que sea un mero variante morfológico de *J. odoratissimum* L. y en la actualidad no se acepta como una taxón diferente (Santos Guerra, com. pers.).

Pocos años después de la creación de la Sección de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de La Laguna, su primer catedrático de botánica, Dr. Wolfredo Wild-



**Figura 1.-** Participantes del Primer Simposio Pro-Flora Macaronésica (Las Palmas de Gran Canaria, 13-18 Abril, 1973) de izquierda a derecha y a partir de esquina superior de la mesa: David Moore (Universidad de Reading, Reino Unido), Julia Pérez de Paz (Jardín Botánico Viera y Clavijo), Luisa Gallo Llobet (Universidad de La Laguna), Vernon Heywood (Universidad de Reading), Per Sunding (Jardín Botánico de Oslo), persona sin identificar, Arnoldo Santos Guerra (Universidad de La Laguna), Angela Aldridge (Universidad de Reading), David Bramwell (Universidad de Reading), Javier Veza (sin afiliación institucional), y Carlo Steinberg (Universidad de Florencia, Italia). Entre paréntesis se indica la afiliación institucional de cada participante en el momento de asistencia a este simposio. Foto del archivo de Arnoldo Santos-Guerra.

pret, es la primera persona de Canarias que de forma exclusiva describe y publique un endemismo del archipiélago: *Micromeria rivas-martinezii* Wildpret (Beltrán Tejera, 2009). Será en la revista *Vieraea* donde esta labiada se da a conocer a la comunidad científica. Dicha especie se restringe a una sola localidad del macizo de Anaga y la encuentran de forma conjunta el Profesor Wildpret y el Dr. Arnoldo Santos Guerra en 1971 (Wildpret de la Torre, 1973). Durante su primera etapa, desde 1970 hasta 1989, el Profesor Wildpret fue el fundador y director de la revista que nos ocupa. En 1984 *Vieraea* pasa a manos del Museo de Ciencias Naturales de Tenerife y en 1990 queda bajo la dirección del Profesor Dr. Juan José Bacallado, quien completó un periplo de 23 años al frente de la misma, potenciándola y dotándola de un comité científico internacional que ha perdurado hasta la actualidad. Se trata de la revista científica más longeva de Canarias.

Entre las personalidades de esta gran época de la botánica de Canarias, el Dr. Arnoldo Santos Guerra (Fig. 2) destaca como uno de los mayores símbolos de una generación de na-

turalistas canarios sin duda irreplicable. El Dr. Santos ha estado ligado oficialmente al Instituto Canario de Investigaciones Agrarias (ICIA) desde 1973, donde llega a alcanzar el máximo rango profesional de Profesor Investigador además de ser el Jefe de la Unidad de Botánica Aplicada de dicho centro.

Conocí a Arnoldo en 1983 por medio de nuestro gran amigo el Profesor César Gómez Campo (1933-2009), quien en ese momento era catedrático de Fisiología Vegetal de la Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos de Madrid. Aún recuerdo nuestro primer encuentro en Valle Guerra (Tenerife). Fue en el herbario localizado en el Instituto Canario de Investigaciones Agrarias, entonces le entregué la carta de presentación que me facilitó el Profesor Gómez Campo. La misma surge por el apoyo de dicho profesor para que desarrollara un Proyecto de Fin de Carrera sobre un banco de semillas de endemismos de Canarias. Nunca pude imaginar como este encuentro iba a determinar de forma permanente mi trayectoria profesional y lo influyente que sería para el resto de mi vida. En el verano de 1985 hicimos nuestros primeros trabajos de campo. El mismo se desarrolló en la zona de origen de mi familia, en Barlovento (La Palma). En compañía de mi mentor de pre-grado el Profesor José María Durán Altisent, de su esposa la Profesora Norma Retamal, del estudiante de doctorado José Manuel Pita y de nuestro amigo Israel Machín; estuvimos reco-



**Figura 2.-** Arnoldo Santos Guerra en la entrada de su casa en Los Callejones, Villa de Mazo, La Palma. Esta fue la casa donde él nació el 5 de Noviembre de 1948. Al fondo y adyacente a Arnoldo: plantas del endemismo del norte de La Palma *Echium bethencourtii* A. Santos (Boraginaceae). Fecha: ca. 2010. Foto del archivo de Arnoldo Santos Guerra.

lectando germoplasma durante aproximadamente una semana en zonas costeras y de laurisilva de este municipio. De la mano de Israel nos adentramos entre otros sitios en La Caldera de las Brujas, lugar donde descubrí por primera vez los motivos por los que nuestros bosques han sido una fuente de inspiración y misterio. El material recolectado se incorporó al Banco de Germoplasma Vegetal para endemismos españoles que Cesar Gómez Campo estableció en la Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos de Madrid en 1966. Desde ese momento hasta la actualidad mi labor profesional continuó ligada a Arnoldo. Siguiéron expediciones en Azores, Hawaii, Madeira (Fig. 3), Méjico, Estados Unidos, y en todas las islas de nuestro archipiélago. Estos trabajos nos llevaron a navegar por archivos y herbarios pre-Linneanos de Francia, Holanda y el Reino Unido, los cuales han sido relevantes para entender el conocimiento temprano de la flora macaronésica (Fig. 4). También desarrollamos una línea de investigación centrada en el uso de técnicas moleculares para estudios de biodiversidad. Sin embargo, dejaré que sean palabras recientes e inéditas del Profesor Juan José Bacallado que definan lo que Arnoldo ha representado desde que lo conocí: “Arnoldo es y será para mí un amigo entrañable, un botánico de lujo, un investigador de primera y un canario universal. Botánico y naturalista vocacional, serio y riguroso”.

En una entrevista para la revista *Makaronesia*, Bacallado (2004) hace una gran semblanza biográfica y científica de Arnoldo. Es poco lo que yo puedo añadir a esas líneas; sin embargo, si quisiera resaltar algunos aspectos relacionados con la importancia de sus contribuciones científicas ya que las mismas marcan un antes y un después en lo referente a nuestro conocimiento de la flora macaronésica.

Cuando lo conocí se encontraba finalizando uno de los proyectos con más relevancia histórica y taxonómica para la Macaronesia. Junto con su colega del Instituto Canario de Investigaciones Agrarias, Manuel Fernández Galván, catalogó y ordenó de forma sistemática la totalidad del herbario de Sventenius. Dicha labor produjo nueve publicaciones entre 1977 y 1985 que son de uso obligado para entender la evolución de la distribución de la flora canaria a lo largo del siglo XX. Los resultados de este proyecto van más allá de las publicaciones y son sobre todo un homenaje a la amistad con letras mayúsculas que hubo entre Arnoldo y Sventenius. De las conversaciones que he tenido con Arnoldo, ninguna de ellas me ha producido más emoción que aquellas que hacen referencia a Sventenius como su gran mentor, colega y amigo (Santos Guerra, 1997, 2000).

Con anterioridad a 1985, Santos Guerra (1983) publica su tesis doctoral sobre la flora y vegetación de La Palma. Libro no solamente de interés para investigadores sino que ha sido de gran importancia para la ordenación del territorio. Durante este periodo trabajó en una obra similar para El Hierro. La misma fue parte de un proyecto para la Fundación Juan March; una versión reducida se publicó en 1980. Sin embargo, varias han sido las veces que he animado a Arnoldo para que el manuscrito original salga a la luz en su totalidad. Estos estudios de la flora y vegetación de Canarias lo llevan a emprender trabajos de interpretación de las comunidades vegetales. Gran parte de estos trabajos también los realiza con Manuel Fernández Galván y se concretan en mapas de vegetación y en clasificaciones de índole fitosociológico de gran relevancia en el campo de la ecología vegetal.

La palabra vértigo no existe en el diccionario de Arnoldo. Pocas veces he conocido a alguien con esa gran capacidad para alcanzar rincones imposibles del paisaje. Aún recuerdo una excursión en uno de los barrancos que dan al Roque de Antequera (Anaga). Arnoldo li-



**Figura 3.-** De izquierda a derecha Javier Francisco-Ortega, José Augusto Carvalho (Jardim Botanico de Madeira), Arnaldo Santos Guerra e Isamberto Silva (Parque Natural da Madeira). En Deserta Grande, Archipiélago de Madeira. Fecha: 1993. Durante campaña de recolección de material de *Argyranthemum* (Asteraceae) para estudios filogenéticos y de diversidad genética que se realizaron en los laboratorios del Dr. Daniel Crawford y el Dr. Robert K. Jansen. Foto del archivo de Arnaldo Santos Guerra.



**Figura 4.-** Arnaldo Santos examinando pliegos de Leonard Plukenet del Herbarium Sloane, Museo de Historia Natural de Londres. Fecha: 1992. Foto del archivo de Javier Francisco-Ortega.

teralmente me agarró por el pescuezo después de que yo de forma imprudente me descolgara de un acantilado. Son tantas las anécdotas al respecto, pero quizás ninguna me ha impresionado tanto como verlo colgado en el vacío mientras trepaba a un árbol de escobón blanco (*Chamaecytisus proliferus* (L.f.) Link (Fabaceae)) en los riscos de Los Catalanes (Anaga). El lector debe de saber que el material que se estaba recolectando era en su totalidad para mi tesis doctoral; esta experiencia ha estado conmigo desde entonces. Ese día descubrí a un Arnoldo mentor e incondicional de sus amigos. Comprendí lo que ya todos sabemos: la importancia de los hechos y no de las palabras. Entendí como nunca los motivos por los que en su *Ética a Nicómano*, Aristóteles considera que la amistad “constituye una virtud o, en todo caso, no puede darse sin virtud” y que es “lo más necesario para la vida”. En realidad, tal y como indica el pensador español T. Calvo Martínez, para Aristóteles la amistad es “lo más necesario para una vida feliz”.

Las líneas de Alejo Carpentier (1904-1980) que encabezan este artículo son un homenaje a Arnoldo y a la inspiración que ha supuesto para mí. Son un reflejo de lo mucho que aprendí un día de trabajo de campo, ya muy distante, en uno de los pitones fonolíticos del macizo de Anaga. Todo un símbolo sobre las dificultades, pero también las alegrías, que hemos encontrado en nuestros viajes por las ramas del Árbol de la Ciencia.

La incansable labor de campo de Arnoldo lo ha llevado a describir un total de 16 especies nuevas para nuestra flora, varias de ellas publicadas en colaboración con colegas. Por mis conversaciones con él sé que aproximadamente una veintena de especies adicionales están aún a la espera de que las presente a la comunidad científica. Seis de ellas aparecen como inéditas y sin diagnosis taxonómica formal en la obra de Gómez Campo (1996) sobre el estado de conservación de los endemismos vegetales de Canarias. Las especies descritas son auténticas joyas de la flora canaria. A destacar el garbanzo endémico *Cicer canariensis* A. Santos & G. P. Lewis (Fabaceae), especie que pertenece a un grupo filogenético con solamente dos especies y que es hermano del resto del género. Este endemismo es además uno de los mejores casos de conexiones fitogeográficas entre Canarias y África del Este (Javadi *et al.*, 2007). *Kunkeliella retamoides* A. Santos (Santalaceae) es otra especie que pertenece a un género que es parte de un grupo con distribución africana (Der & Nickrent, 2008). Tres de las especies publicadas (e.g., *Cheirolophus santos-abreui* A. Santos (Asteraceae), *Lotus eremiticus* A. Santos (Fabaceae), y *Morella rivas-martinezii* (A. Santos) A. Santos & J. Herb. (Myricaceae)) se encuentran en estado de conservación crítico y representan ejemplos de la urgente necesidad de conservar nuestro patrimonio natural. La trayectoria de Arnoldo en defensa de nuestra naturaleza y paisaje se ha traducido en su oposición firme y pública a varios de los desastres que han sufrido los ecosistemas canarios en los últimos años. Pocas personas han sido tan activas en resaltar los aspectos negativos de la introducción de arruís y muflones en dos de nuestros parques nacionales y en dar muchas voces de alarma sobre la falta de prevención para el control de especies invasoras foráneas. A estas acciones se unen sus escritos en contra de la reintroducción masiva de endemismos en zonas protegidas y del desecho indiscriminado de escombros durante la construcción de carreteras y otras obras (Santos Guerra, 2000). Su determinación como defensor de nuestra historia natural le ha llevado a tener situaciones incómodas con la administración pública y dice mucho de su honestidad profesional y total falta de entreguismo.

Gran parte de sus trabajos más recientes se han centrado en técnicas de ADN. La gran mayoría de todos los estudios que han usado herramientas de biología molecular para determinar el origen y evolución de la flora macaronésica se han basado en la sólida labor de campo y el gran conocimiento que tiene Arnoldo sobre esta flora. Sin su interés, ímpetu y dedicación estos proyectos en absoluto hubieran sido posibles. Siguiendo la tradición de otros canarios ilustres, Arnoldo siempre ha sido un gran anfitrión de los muchos botánicos de la península y el extranjero que han encontrado en Canarias uno de los mejores laboratorios naturales del mundo para estudiar evolución insular. Las líneas de investigación del Jardín de Aclimatación de La Orotava no se pueden interpretar sin las contribuciones de Arnoldo. Su despacho, herbario y laboratorio estuvieron físicamente situados en el mismo desde el año 1991. Como centro adscrito al Instituto Canario de Investigaciones Agrarias, el Jardín tuvo en él a un embajador científico extraordinario; siempre dispuesto a recibir al gran número de naturalistas que cada año han hecho de este lugar parada obligatoria durante sus viajes a Tenerife.

En 1992 Arnoldo obtiene su licenciatura en Historia por la Universidad de La Laguna, lo cual refleja su gran interés por las humanidades. De hecho, la totalidad de los trabajos que en los últimos ocho años hemos desarrollado de forma conjunta se enmarcan en la historia de las exploraciones botánicas de la Macaronesia. Resultado de estas investigaciones fue la localización en el Herbarium Sloane del Museo de Historia Natural de Londres de los pliegos de herbario documentados más antiguos para Canarias y Madeira, así como documentación inédita referente a las colecciones de Francis Masson en la Macaronesia (Francisco-Ortega *et al.*, 2008; Sequeira *et al.* 2010, Santos-Guerra *et al.*, 2011).

No puedo finalizar esta semblanza sin hacer mención al legado educacional que la trayectoria de Arnoldo tiene en Canarias. El mismo no solamente pasa por la formación académica y científica de grandes amigos como Ana Calero, Pilar Méndez, José Naranjo y Miguel Padrón (Fig. 5), sino por su labor como divulgador y promotor de nuestro patrimonio natural ante la sociedad. De hecho, mi primera aproximación a Arnoldo no fue por medio de Cesar Gómez Campo, sino por la lectura de sus textos en dos libros de divulgación: *Natura y Cultura de Canarias* y *Árboles de Canarias*. Sus muchos artículos y conferencias para el gran público son evidencia de su nivel de compromiso con la educación ambiental y científica.

Arnoldo tiene auténtica pasión sobre las fiestas populares y me es inevitable el no hacer mención de lo mismo en este artículo. Recuerdo su calendario, en el que todas las romerías de nuestra tierra aparecen marcadas desde principios de año. Muchos de los autores no canarios que presentan contribuciones en este volumen de *Vieraea* fueron invitados por él a estos festivales durante sus viajes al archipiélago. Por mis conversaciones con estos colegas sé que ésta fue una experiencia muy enriquecedora para ellos. En Canarias no solamente encontraron una flora de gran interés sino una sociedad con una gran tradición donde la música popular y el folclore son de gran importancia.

La preparación de este pequeño artículo me ha conducido a recordar mi primera visita al Jardín Botánico Viera y Clavijo, que realicé en 1984 a los pocos meses de conocer a Arnoldo. En ningún otro jardín botánico he encontrado un lugar tan lleno de inspiración como en la “Fuente de los Sabios”. Este rincón habla de la sensibilidad y el amor de Sven-tenius por nuestras islas. Pocos otros sitios me han hecho comprender tanto el valor de la





**Figura 5.-** Arnoldo Santos y Pilar Méndez (Instituto Canario de Investigaciones Agrarias) en el despacho de Arnoldo, Jardín de Aclimatación de La Orotava. Fecha: 18 Junio, 2013. Foto del archivo de Pilar Méndez.

historia como motor de lo que hacemos y entender que la ciencia no es más que una larga conversación a lo largo del tiempo. Este artículo me ha llevado a ese lugar tan especial donde medallones en bronce de diez botánicos que estudiaron nuestra flora se asocian a diferentes fuentes de agua. Sventenius elige a tres botánicos del siglo XX (Joseph Bornmüller (1862-1948), Óscar Burchard (1863-1949) y Joseph Pitard (1873-1927)) para ilustrar la importancia de los mismos en la historia del conocimiento de nuestra flora. Estos medallones demuestra el gran interés que las plantas del archipiélago tienen para visitantes foráneos. La historia escrita por estos naturalistas europeos proporciona las bases para la escuela de botánica canaria que se inicia en 1966 en Tenerife.

Este artículo es por tanto un reconocimiento a la generación de botánicos y naturalistas de Canarias que en el último cuarto del siglo XX se forman bajo la incipiente Sección de Biología de Facultad de Ciencias de la Universidad de La Laguna (Fig. 6). No es tan lejano el día en que muchas localidades de las islas no eran accesibles por carretera. Gran parte de las contribuciones científicas de Arnoldo y sus coetáneos tienen detrás largas caminatas sobre veredas angostas, erguidas y peligrosas en las que se cargan sobre los hombros centenares de especímenes de herbario. Para llegar a esos rincones hubo que pernoctar en cumbres entonces un tanto lejanas. Por mis conversaciones con Arnoldo sé que estas experiencias le dieron una oportunidad irrepetible de conocer a una Canarias que no re-

gresa, casi irrecuperable. Sé que en muchos casos la única forma de alcanzar determinados lugares de las islas era con la ayuda de cabreros que hasta hace poco representaban la única conexión con una Canarias pre-hispánica de carácter mítico.

Este volumen de *Vieraea* está lleno de un gran simbolismo. Desde su fundación en 1970 el título de esta revista celebra la figura de Viera y Clavijo a través de un género de las asteráceas que es endémico del macizo de Teno. El mismo fue descrito por el gran taxónomo alemán Karl Bipontinus Schultz (1805-1867) en la obra magna de Webb & Berthelot *Histoire Naturelle des Iles Canaries*. En el año 2013 recordamos el gran legado de Viera y Clavijo y también reconocemos la gran trayectoria científica del Dr. Arnoldo Santos Guerra. Ambos son máximos exponentes de dos épocas doradas para el florecimiento de la cultura en el archipiélago. Hacemos por tanto un reconocimiento y un homenaje a dos forjadores destacados de los dos periodos de mayor importancia para la historia de la ciencia en Canarias.



**Figura 6.-** De izquierda a derecha: Juan Sánchez, Antonio Machado, Juan J. Bacallado, Francisco Pérez Padrón y Arnoldo Santos Guerra. Fecha: 1972. En Fuerteventura al año siguiente de Arnoldo Santos Guerra obtener su licenciatura. En este momento Juan J. Bacallado era profesor de Zoología. Arnoldo Santos Guerra pertenece a la primera promoción (1971) de licenciados en biología por la Universidad de La Laguna. Al acabar sus estudios universitarios Arnoldo fue galardonado con el Premio Extraordinario de Licenciatura. Todos los que aparecen en esta foto están ligados a la Sección de Biología de la Facultad de Ciencias en la Universidad de La Laguna con la excepción de Pérez Padrón, que pertenecía a la Escuela de Ingeniería Técnica Agrícola de esta universidad. Foto del archivo de Juan J. Bacallado.

## AGRADECIMIENTOS

Juan José Bacallado, Ana Calero y Lázaro Sánchez-Pinto leyeron de forma crítica el primer borrador de este artículo. Mi agradecimiento por su ayuda en la localización de las referencias bibliográficas y varias de las fotografías que se presentan en este trabajo. Mi gratitud para el Dr. Ezequiel Ballesteros Ramírez por introducirme a la obra de Alejo Carpentier durante nuestras conversaciones vespertinas de estudiantes universitarios de los años 80 en la península. El informático Andrés Delgado realizó los arreglos fotográficos con maestría. El Dr. Alfredo Reyes y la Dra. Julia Pérez de Paz proporcionaron ayuda con la búsqueda de algunos de los datos cronológicos que se presentan en esta contribución. Esta es la publicación número 255 del programa de Biología Tropical de la Universidad Internacional de la Florida. Este artículo es un reconocimiento a la obra del Dr. Arnoldo Santos Guerra en el año de su jubilación oficial como investigador del Instituto Canario de Investigaciones Agrarias.

## REFERENCIAS

- ALVAR, M. (1982). Prólogo. Pp. xi-xxxvi. En: *Diccionario de Historia Natural de las Islas Canarias*. Las Palmas de Gran Canaria: Mancomunidad de Cabildos de Las Palmas. [Edición con prólogo, observaciones, e introducción por M. Alvar].
- BELTRÁN TEJERA, E. (2009). Semblanza de un botánico comprometido con su tiempo. Profesor Wolfredo Wildpret de la Torre. Pp. 27-69. En: E. Beltrán Tejera, J. Afonso-Carrillo, A. García Gallo & O. Rodríguez Delgado (eds.). *Homenaje al Prof. Dr. Wolfredo Wildpret de la Torre*. La Laguna: Instituto de Estudios Canarios.
- BACALLADO, J. J. (2002). *Sobre Nominalismo y Clasificación*. La Laguna: Academia Canaria de la Lengua. 83 pp.
- BACALLADO, J. J. (2004). Conversación con Arnoldo Santos. *Makaronesia* 6: 6-18.
- CABRERA Y DÍAZ, A. (2004). Jasmináceas de Canarias. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 9: 162-163.
- CIORANESCU, A. (2010). *Historia del Jardín de Aclimatación de La Orotava*. Instituto Canario de Investigaciones Agrarias. 274 pp.
- DER, J. P. & D. L. NICKRENT (2008). A molecular phylogeny of Santalaceae (Santalales). *Systematic Botany* 33: 107-116.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., A. SANTOS-GUERRA, M. CARINE & C. JARVIS (2008). Plant hunting in Macaronesia by Francis Masson: the plants sent to Linnaeus and Linnaeus filius. *Botanical Journal of the Linnean Society* 157: 393-428.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., A. SANTOS-GUERRA, L. SÁNCHEZ-PINTO & M. MAUNDER (2012). Early cultivation of Macaronesian plants in three European botanic gardens. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias* 23: 113-143.
- GÓMEZ CAMPO, C. (1988). *Libro Rojo de Especies Vegetales Amenazadas de las Islas Canarias*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias. 663 pp.

- HERNÁNDEZ GONZÁLEZ, M. (1988). *La Ilustración en Canarias*. Tenerife: Centro de la Cultura Popular Canaria. 112 pp.
- HERNÁNDEZ GONZÁLEZ, M. (2002). Estudio preliminar. *Materiales de Historia de la Ciencia* 4: 7-49. [*Opúsculos Científicos - Viera y Clavijo*. Edición por M. Hernández González. La Orotava: Fundación Canaria Orotava de Historia de la Ciencia].
- HERNÁNDEZ GONZÁLEZ, M. (2006). *La Ilustración Canaria y los Viajeros Científicos Europeos (1700-1830)*. Santa Cruz de Tenerife: Idea. 155 pp.
- HERRERA PIQUÉ, A. (2006). *Pasión y Aventura en la Ciencia de las Luces. Tomo 1. Introducción a la Exploración Científica de las Hespérides 1700-1850*. Las Palmas de Gran Canaria: Cabildo de Gran Canaria. 614 pp.
- JAVADI, F., M. F. WOJCIECHOWSKI & H. YAMAGUCHI (2007). Geographical diversification of the genus *Cicer* (Leguminosae: Papilionoideae) inferred from molecular phylogenetic analyses of chloroplast and nuclear DNA sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 154: 175-186.
- MORALES LEZCANO, V. (1965). “La Ilustración” en Canarias. *Anuario de Estudios Atlánticos* 11: 103-127.
- O’SHANAHAN, J. (1977). Don Enrique Sventenius y los primeros años del Jardín Botánico Viera y Clavijo. *Botánica Macaronésica* 3: 9-16.
- OUTRAM, D. (2005). *The Enlightenment*. Second Edition. Cambridge: Cambridge University Press. 184 pp.
- RODRÍGUEZ GARCIA, V. (1979). *El Jardín Botánico de Tenerife en el Siglo XVIII*. Las Palmas de Gran Canaria: Cabildo Insular de Gran Canaria. 76 pp.
- ROMEU PALAZUELOS, E. (1979). *La Real Sociedad de Amigos del País de Tenerife*. Las Palmas de Gran Canaria: Mancomunidad de Cabildos, Plan Cultural, y Museo Canario. 38 pp.
- SANTIAGO-VALENTÍN, E., L. SÁNCHEZ-PINTO & J. FRANCISCO-ORTEGA (en prensa). Domingo Bello y Espinosa: desde Canarias a las Antillas - sus estudios de la flora Puerto Rico del siglo XIX. *Makaronesia*.
- SANTOS GUERRA, A. (1983). *Vegetación y Flora de La Palma*. Santa Cruz de Tenerife: Interinsular Canaria.
- SANTOS-GUERRA, A. (1997). Duendes, hogueras y botánicos. *Diario de Avisos* 23 de Junio 1997: 2.
- SANTOS GUERRA, A. (2000). Mirando hacia atrás sin ira: prohibido ser sensible ante el Medio Ambiente. *Medio Ambiente Canarias. Revista de la Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente Gobierno de Canarias* 19: 31-34.
- SANTOS GUERRA, A. 2009/2010. Eric Ragnar Sventenius (1910-2010), primer centenario. *Rincones del Atlántico* 6/7: 112-122.
- SANTOS GUERRA, A. (2013). Memoria escrita de la sociedad canaria ilustrada. Viera y Clavijo, el arcediano que quiso ser botánico, primer naturalista de Canarias. *La Prensa. Revista Semanal de El Día* 21 Febrero 2013: 25-27.
- SANTOS-GUERRA, A., C. E. JARVIS, M. A. CARINE, M. MAUNDER & J. FRANCISCO-ORTEGA (2011). Late 17<sup>th</sup> century herbarium collections from the Canary Islands: the plants collected by James Cuninghame in La Palma. *Taxon* 60: 1734-1753.

- SEQUEIRA, M., A. SANTOS-GUERRA, C. E. JARVIS, A. OBERLI, M. A. CARINE, M. MAUNDER & J. FRANCISCO-ORTEGA (2010). The Madeiran plants collected by Sir Hans Sloane in 1687, and his descriptions. *Taxon* 59: 598-612.
- VIERA Y CLAVIJO, J. (1982). *Diccionario de Historia Natural de las Islas Canarias*. Las Palmas de Gran Canaria: Mancomunidad de Cabildos de Las Palmas. [Edición con prólogo, observaciones, e introducción por M. Alvar]. 472 pp.
- WILDPRET DE LA TORRE, W. (1973). *Micromeria rivas-martinezii* nuevo endemismo del gén. *Micromeria* Benth. en las Islas Canarias. *Vieraea* 3: 71-76.

VIERAEA	Vol. 41	21-34	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	-------	--	----------------

**Descripción de nuevas especies de marginelas  
(Mollusca: Neogastropoda: Marginellidae) de las  
islas Canarias, con aclaraciones sobre otros taxones  
citados previamente**

JOSÉ ESPINOSA<sup>1</sup>, JESÚS ORTEA<sup>2</sup> & LEOPOLDO MORO<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Oceanología, Av. 1ª n° 18406, E. 184 y 186, Playa, La Habana, Cuba  
espinosa@oceano.inf.cu

<sup>2</sup> Departamento BOS, Zoología, Universidad de Oviedo. Oviedo, España

<sup>3</sup> Servicio de Biodiversidad, Gobierno de Canarias, Edif. Usos Múltiples I  
Avda. Anaga n° 35, Pl. 11, 38071, Santa Cruz de Tenerife, islas Canarias  
lmoraba@gobiernodecanarias.org

ESPINOSA, J., J. ORTEA & L. MORO (2013). Description of new species of Marginellids (Mollusca: Neogastropoda: Marginellidae) from Canary Islands, with comments about others taxa previously cited. *VIERAEA* 41: 21-34.

**ABSTRACT:** Five new species of Marginellidae are described, four of them of *Volvarina* and one of *Prunum* genera, from specimens collected in Lanzarote, Fuerteventura, Tenerife and Gran Canaria Islands. Data of living animals are provided in four of them; radula and Leiblen structure are described in two of them. Additionally, some species of this family previously recorded in the Islands are discussed, and *V. monilis*, *V. olivaeformis*, *V. ampelusica* and *V. deliciosa* are rejected.

**Key words:** Molluscs, taxonomy, new species, Marginellidae, Canary Islands.

**RESUMEN:** Se describen cinco especies nuevas de moluscos marinos de la familia Marginellidae, cuatro del género *Volvarina* y una del género *Prunum*, a partir de ejemplares colectados en las islas de Lanzarote, Fuerteventura, Tenerife y Gran Canaria: de cuatro de ellas se aportan datos de los animales vivos; en dos ellas se describen la rádula y el órgano de Leiblen. Adicionalmente, se discuten algunas especies de la familia citadas previamente en las islas, y se repudian *V. monilis*, *V. olivaeformis*, *V. ampelusica* y *V. deliciosa*. Palabras clave: Moluscos, taxonomía, especies nuevas, Marginellidae, islas Canarias.

## INTRODUCCIÓN

El inventario de la familia Marginellidae Fleming, 1828 en las islas Canarias, ya sea al nivel de especies o al de las categorías supraespecíficas representadas en ellas, es insuficiente y está cargado de errores que llegan hasta la literatura más reciente; este es el caso de la obra Hernández, *et al.* (2011), publicado después del fallecimiento del primer autor y coordinado por uno de uno de los autores (Rolán), que lejos de aportar conocimientos fiables sobre esta familia, introduce notables errores de identificación al relacionar algunas especies del archipiélago canario con los nombres de otras africanas previamente descritas (taxones tóxicos), sin que existan argumentos taxonómicos precisos que justifiquen esa decisión (Pérez-Dionis *et al.*, 2012) e ignorando el minucioso trabajo de Gofás (1989) en el que se revisan las especies de *Volvarina* Hinds, 1844, de las costas atlánticas de África y donde se da estabilidad a dichas especies al asociarlas a material tipo. Los referidos autores (Hernández *et al.*, *op. cit.*) sólo reconocen la presencia en el archipiélago canario de especies no descritas del género *Prunum* Herrmannsen, 1852, (Figura 62 B-C y D, aunque no hacen alusión a estas figuras en el texto) sinonimizando las descritas por Pérez-Dionis, *et al.* (2009), *P. estefaniae* y *P. nataliae*, con *Volvarina monilis* (Linnaeus, 1758) y *Volvarina olivaeformis* (Kiener, 1834); dos taxones tóxicos, excluidos de la revisión de Gofás (*op. cit.*), cuyas localidades tipo se encuentran en China para la primera y en las costas de Senegal para la segunda. Al respecto, Hernández *et al.* (*op. cit.*) dicen de *V. monilis* (pág. 198) que su localidad tipo es China, pero que es errónea, pese a que la descripción original, en el *Systema Naturae* (Linnaeus, 1758) se mencione: [...*monilis*. 353. *V. tefta obovata alba, fpira oblitterata concolore. Habitat in China...*]. A su vez, en la misma página, Hernández *et al.* (*op. cit.*) establecen como localidad tipo de *V. olivaeformis* “*Prunum nataliae*, Sardina, Gran Canaria”. Además, sin explicación alguna, incluyen dentro de Marginellidae al género *Granulina* Jousseaume, 1888, cuyo estatus taxonómico en la familia Cystiscidae Stimpson, 1865, quedo bien establecido por Coover & Coover (1995). Previamente, Engl *et al.* (2009) citan para Canarias, como *V. monilis*, ejemplares de *P. estefaniae* colectados en La Laja (Telde, Gran Canaria), a 40 m de profundidad, cita que recogen a su vez Hernández *et al.* (*op. cit.*).

Como ya señalaron Pérez-Dionis *et al.* (2009), el inventario de las especies de la familia Marginellidae Fleming, 1828 en las islas Canarias es aun incompleto; por tratarse de moluscos con desarrollo directo y baja capacidad de dispersión, características que favorecen una distribución espacial limitada. Por tal motivo, la actualización del inventario, mediante el muestreo regular en hábitats fragmentados y el estudio de los animales vivos abre la posibilidad de describir nuevos taxones, enmascarados hasta ahora bajo los nombres de especies antiguas, cuya distribución se limita a otras zonas geográficas. La publicación de Espinosa y Ortea (2012), en la que describen 25 especies de la pequeña isla volcánica de Guadalupe, en el mar Caribe, fruto de un muestreo intensivo con distintos métodos de colecta, durante una campaña de 4 semanas del MNHN París, induce a pensar en la posible precariedad en el inventario de estos animales en las islas Canarias, cuyo estudio nunca ha sido abordado de forma intensiva, ni con una metodología de colecta adecuada, como la aplicada en Guadalupe.

En este trabajo se describen cinco nuevas especies de marginélidos canarios, una del género *Prunum* y cuatro de *Volvarina*, de las cuales cuatro fueron recolectadas vivas mediante buceo con escafandra autónoma, y una revisando los descartes de las nasas de pesca.

Para unificar el criterio de tamaño en las descripciones de los marginélidos adoptamos el de Coover & Coover (1995), seguido también por McCleery (2011): concha **diminuta**, hasta 2'4 mm; **pequeña** mayor, de 2'4 mm y hasta 6'0 mm; **mediana**, mayor de 6'0 mm y hasta 13 mm; **moderadamente grande (larga)**, mayor de 13 mm y hasta 25 mm; y **grande**, superior a 25 mm.

(Abreviaturas en el texto L= longitud, A= anchura, MNHN= Museo Nacional de Historia Natural)

## SISTEMÁTICA

Clase GASTROPODA

Subclase PROSOBRANCHIA

Orden NEOGASTROPODA

Familia MARGINELLIDAE Fleming, 1828

Género *Prunum* Herrmannsen, 1852

*Prunum javii* especie nueva

(Lámina 1)

**Material examinado:** Más de 10 ejemplares recolectados vivos en Arinaga, Gran Canaria (localidad tipo), entre 1 y 6 m de profundidad, durante los años 2009 y 2011. Holotipo (11'3 mm de largo y 6'35 mm de ancho) depositado en el Museo de la Naturaleza y el Hombre, Tenerife, islas Canarias. Paratipo de 10,7 x 6,6mm, depositado en la colección malacológica de Javier Martin Barrios.

**Descripción:** Concha lisa y brillante, de tamaño mediano (ver escala de tamaños) comparada con otras especies canarias del género, bicónica y ligeramente ancha, (L/A= 1'77) con la espira relativamente corta y saliente; el lado labial de la concha es casi recto, sólo con una depresión muy débil, casi imperceptible, hacia su porción media, mientras que el lado opuesto es convexo. La protoconcha es grande, formada por una vuelta redondeada, con un núcleo notable. La teleoconcha consta de unas tres vueltas, de las cuales la última ocupa aproximadamente el 87% del largo total de la concha. La abertura es alargada y estrecha, más ensanchada hacia su porción anterior. El labrum es varicoso, moderadamente engrosado y estrecho, sin denticulos en su interior, insertado en la espira ligeramente por debajo de la sutura de la vuelta precedente, la cual es cubierta por el callo postlabral. Columela con cuatro pliegues marcados, los dos anteriores y los dos posteriores casi paralelos entre sí y con desarrollos similares, siendo el primero anterior el más desarrollado. Color de fondo gris claro a blanquecino, con tres bandas espirales pardas, más o menos oscuras, una sub-sutural, una media y la otra anterior; en el holotipo la banda espiral central es más clara que las otras dos, mientras que en el paratipo las tres bandas son casi iguales en color. Las bandas espirales no producen machitas sobre el labio externo. La protoconcha y la espira tienen casi el mismo color de fondo que la última vuelta, algo más ensombrecido en sus zonas suprasuturales.

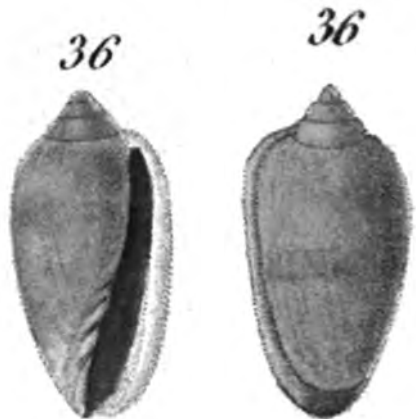


El animal vivo presenta una coloración en la cara dorsal del pie poblada de manchas blancas o crema amarillento, más o menos asociadas unas con otras sobre un fondo blanco hielo, llegando a parecer una gran mancha blanquecina fragmentada; sobre las referidas manchas y en los espacios entre ellas se disponen abundantes puntos y manchitas rojas, sobre todo en el borde anterior del pie y en la zona media de la cola, donde forman una línea roja longitudinal. El manto que recubre a la concha tiene manchas rojas y blanco nieve en el borde, y por detrás de ellas puede aparecer una banda de pigmento verde siendo el resto del manto de color parecido al del dorso del pie, con pequeños tubérculos blancos. Los tentáculos son translúcidos, con algún gránulo blanco y el sifón blanco o crema amarillento con finos puntitos rojos.

**Etimología:** Nombrada en honor de nuestro colega y amigo tinerfeño, Javier Martín Barrios, coloquialmente Javi, a quien se debe la colecta de los ejemplares.

**Discusión:** Dos especies del género *Prunum* han sido anteriormente descritas de Gran Canaria por Pérez-Dionis *et al.* (2009), *P. estefaniae* (8,8 x 4,4 mm, L/A=2) y *P. natalie* (9 x 5 mm, L/A= 1'8). De ambas, *P. javii*, especie nueva, difiere por su mayor tamaño (11'3 x 6'35 mm, L/A=1'77), la forma relativamente más ancha de la concha, tener diferente desarrollo y disposición de los pliegues columelares y por su característico patrón de color, entre otros caracteres.

La determinación de *Prunum nataliae* (9 x 5 mm) como *Volvarina olivaeformis* (Kiener, 1834) (15'75 x 6'75 mm L/A= 2'33) que hacen Hernández *et al.* (*op. cit.*), al igual que la de *P. estefaniae* como *Volvarina monilis* (Linnaeus, 1758), son dos errores de identificación que deben ser rechazados, de acuerdo con el iconotipo de *V. olivaeformis* de Senegal que se reproduce en la figura 1 y la ausencia de cualquier material tipo comparativo de *V. monilis*; (localidad tipo China) otra equivocación cometida por dichos autores, además de la sinonimia de *Marginella gustavoi* Pérez-Dionis, Espinosa & Ortea, 2009 con *Marginella marocana* Locard, 1897, error ya discutido previamente (Pérez-Dionis *et al.*, 2012).



**Figura 1.-** Iconotipo *Marginella olivaeformis* Kiener, 1834.

Género *Volvarina* Hinds, 1844

***Volvarina arrecifensis*** especie nueva  
(Lámina 2 A-B, figuras 2-3)

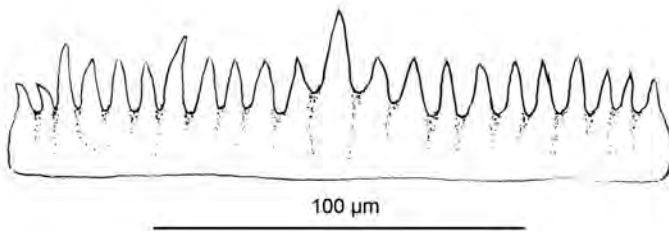
**Material examinado:** Varios ejemplares recolectados vivos, en el periodo 2008-2012, en Arrecife, Lanzarote (localidad tipo), islas Canarias, entre 2 y 8 m de profundidad. Holotipo (9'28 mm de largo y 4'65 mm de ancho) depositado en el Museo de la Naturaleza y el Hombre, Tenerife, islas Canarias.

**Descripción:** Concha de tamaño mediano (ver escala de tamaños), comparada con otras especies canarias del género, lisa y brillante, subfusiforme ligeramente ancha, ( $L/A= 1'99$ ) con el lado izquierdo convexo y el derecho casi recto en su porción central (en vista oral). La espira es corta, saliente y moderadamente ancha, formada por algo más de dos vueltas, de las cuales la primera, grande y redondeada, es de protoconcha; la tercera y última vuelta ocupa aproximadamente el 87'8% del largo total de la concha (en vista dorsal). La abertura es alargada, estrecha en la mitad posterior y más ensanchada en la anterior; el labio externo es relativamente ancho y engrosado, insertado en la espira por debajo de la sutura de la vuelta precedente, con el callo postlabral algo señalado. Columela con cuatro pliegues desiguales bien marcados, los dos anteriores algo divergentes y más desarrollados que los dos posteriores, paralelos entre ellos; el segundo pliegue es el mayor de todos. Color de fondo crema claro, algo grisáceo, con dos anchas bandas espirales de color pardo amarillento más oscuras, una subsutural y la otra hacia la base de la concha, entre ellas se aprecia el esbozo de una tercera banda más estrecha y clara; la protoconcha es de color crema claro, y en la espira se aprecia una línea parda amarillenta sobre la sutura de las vueltas; la porción interna del labio externo y los pliegues columelares son blancos.

Animal bien coloreado, con el cuerpo blanco hielo con manchas blanco leche y puntos rojos cuya densidad es mayor en los ejemplares más grandes; coloración que está también presente en el sifón y en los tentáculos. El manto cubre a la concha y presenta verrugas de color blanco leche y puntos rojos, con manchas castaño oscuro orlando el borde, junto con verrugas blancas más internas; la porción dorsal del pie es blanco hielo de fondo, cubierto por manchas blanco leche de tamaños diversos formados por agregados de manchitas y puntitos castaños y rojizos. En el manto, fuera de la concha, aparecen manchas de color rojo vivo que no se aprecian por transparencia de la concha, que deja ver un agregado de manchas oscuras empastadas sobre un fondo pardo claro.

En su borde anterior, el pie esta engrosado y partido en el medio, pero no se aprecian pestañas laterales, solo unas suaves expansiones triangulares; dicho borde es mucho más estrecho que la zona media de la suela del pie, la cual se prolonga ampliamente por detrás de la espira, cuando el animal reptar, hasta un tercio de la concha o más.

Las placas de la rádula midieron 180  $\mu\text{m}$  de ancho (figura 2) con una cúspide central algo más desarrollada que las laterales cuyo número es de 10 a un lado de la placa y de 11 en el otro; no se pudo contar el número de placas radulares por fragmentarse la cinta. El órgano de Leiblen tiene la forma de un saco triangular aplastado y el conducto de Leiblen es muy corto, con una sola asa o pliegue.



**Figura 2.-** Placa radular de *Volvarina arrecifensis*, especie nueva.

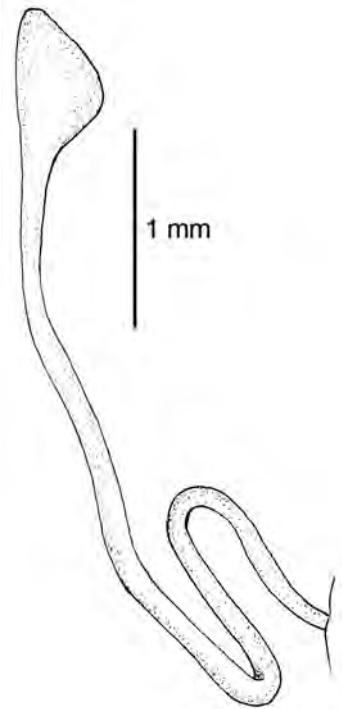
**Etimología:** *arrecifensis*, gentilicio derivado de Arrecife, Lanzarote, localidad tipo de esta nueva especie.

**Discusión:** Aparentemente esta nueva especie aparece en Hernández *et al.* (*op. cit.*), confundida con *Volvarina ampelusica* Monterosato, 1906 (localidad tipo, Mogador, Marruecos) nombre que también es aplicado para más de una especie canaria del género en dicho libro, como se aprecia en las figuras aportadas por estos autores (fig. 61S-V) y en el amplio intervalo de tamaño (7–15 mm) que señalan para dicha especie africana. Las figuras S y T de Hernández *et al.* (*op. cit.*), de un ejemplar de 10 mm de Lanzarote, parecen corresponder con *Volvarina arrecifensis*, especie nueva, pero no las figuras U (ejemplar de Lanzarote de 9'5 mm) y V (ejemplar de Fuerteventura de 9'2 mm) cuyas conchas en general son proporcionalmente más estrechas, con el lado derecho marcadamente sinuoso, con la extensión y ancho de la espira y la inserción del labio externo bien diferentes en ambos casos, a la nueva especie aquí propuesta.

Gofas (*op. cit.*), ignorado por Hernández *et al.* (*op. cit.*), establece un lectotipo de *V. ampelusica* (coll. Norman, BMNH) de 13'5mm, procedente de Mogador, Marruecos, localidad tipo de la especie (Monterosato, 1889), cuyo epíteto “ampelusica”, deriva del Cabo Ampelus (Monterosato, 1906), nombre con el que se conocía antiguamente al Cabo Espartel en Marruecos, hecho que puede haber ocasionado algún error en la ubicación de su localidad tipo.

La ilustración del lectotipo de 13'5 mm de Gofas (*op. cit.*, fig. 15a y b) y las figuras de una concha de 12 mm publicadas por Ardovini & Cossignani (2004) de *V. ampelusica* de Marruecos, muestran una concha de tamaño mayor, más ancha y gruesa, con la espira más corta, el labio externo más ancho y grueso, insertado sobre la sutura de la vuelta precedente, con notables diferencias en el desarrollo y disposición de sus pliegues columelares, que la hacen muy desigual a la de *V. arrecifensis*, especie nueva.

La existencia en la familia Marginellidae de complejos o grupos de especies en torno a determinados morfos ha sido documentado por McCleery (2011) para el género *Eratoidea* Weinkauff, 1879 y también fue señalado para la especie cubana *Volvarina albolineata* (d'Orbigny, 1842) por Espinosa & Ortea (2012), por lo que no debe extrañar que algunas especies canarias tengan cierta relación morfológica con especies africanas, sin que esto signifique que son las mismas especies.



**Figura 3.-** Esquema del órgano de Leiblen de *Volvarina arrecifensis*, especie nueva.

***Volvarina saramagoi***, especie nueva  
(Lámina 2 C-D)

**Material examinado:** Un ejemplar recolectado vivo en Arrecife, Lanzarote (localidad tipo), islas Canarias, octubre/2012, en una cueva a 16 m de profundidad. Holotipo (8'8 mm de largo y 3'9 mm de ancho) depositado en el Museo de la Naturaleza y el Hombre, Tenerife, islas Canarias.

**Descripción:** Concha de tamaño mediano, comparada con otras especies canarias del género, lisa y brillante, subfusiforme comparativamente estrecha y alargada ( $L/A=2'25$ ), con el lado izquierdo moderadamente convexo y el derecho suavemente sinuoso en su porción central (en vista oral). La espira es extendida y saliente formada por tres vueltas, de las cuales la primera, grande, redondeada y con un núcleo notable es de protoconcha; la cuarta y última vuelta ocupa aproximadamente el 79'5 % del largo total de la concha (en vista dorsal). La abertura es alargada y estrecha en la mitad posterior y algo más ensanchada en la anterior; el labio externo ancho y relativamente engrosado, está insertado en la espira por debajo de la sutura de la vuelta precedente. Columela con cuatro pliegues desiguales bien marcados, los dos anteriores y los dos posteriores paralelos entre sí, siendo los anteriores los más desarrollados. Color de fondo pardo amarillento, con dos bandas espirales de color pardo rojizo más oscuras, una subsutural y la otra muy ancha hacia la base de la concha; la protoconcha es de color pardo claro, mientras que la porción interna del labio externo y los pliegues columelares son blancos.

Animal bien coloreado, con el manto, el sifón, los tentáculos y la porción dorsal del pie de color blanco hielo de fondo, cubierto por numerosas manchitas blanco leche, de distintos tamaños, situándose las más grandes en la zona media del dorso del pie; también hay puntitos castaño rojizo dispersos. El manto que recubre parcialmente a la concha tiene tubérculos blancos y el borde es blanco leche con puntos rojos. El sifón tiene la misma coloración que el pie y los tentáculos son hialinos con puntos rojos y manchas blancas. El borde anterior del pie esta engrosado y es bilabiado, sin ángulos laterales y con una anchura igual o algo más estrecha que la del resto de la suela cuando el animal reptá; la cola supera por detrás a la espira tanto como la longitud de ésta. En el manto y a través de la concha se observan manchas oscuras, poco empastadas, sobre un fondo crema.

**Etimología:** en honor de José de Sousa Saramago, ilustre escritor y poeta portugués, Premio Nobel 1998 de Literatura, que eligió Lanzarote como refugio y residencia en la recta final de su vida; falleció el 18.6.2010 en Tías.

**Discusión:** Por su concha subfusiforme, robusta, comparativamente estrecha y alargada, ( $L/A=2'25$ ), con la espira extendida y saliente, y su patrón de color marcadamente más oscuro, *V. saramagoi*, especie nueva, se diferencia fácilmente de *V. arrecifensis* ( $L/A=1'99$ ). A primera vista estas dos especies exhiben unos patrones de color de los animales vivos algo semejantes y solo con una observación comparativa y detallada, se aprecian sus diferencias como la región posterior del pie, que sobresale mucho menos por detrás de la concha en *V. saramagoi*, cuyo borde anterior es proporcionalmente más ancho, las manchas rojas del pie son más densas y más pequeñas y las manchas oscuras del manto en el inte-

rior de la concha son también más pequeñas y apenas se empastan unas con otras para forma grande manchas, como sucede en *V. arrecifensis*, especie nueva, descrita anteriormente. Los tentáculos son también diferentes.

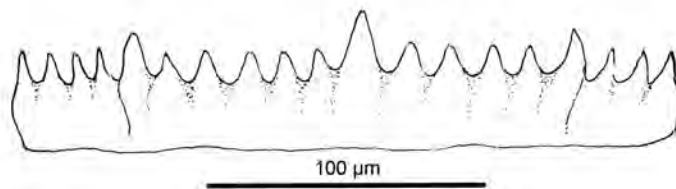
Ninguna otra especie citada anteriormente para las islas Canarias, el África occidental o el Mediterráneo merece ser incluida en esta discusión; su posición frente a *V. ampelusic* entra dentro de lo comentado en *V. arrecifensis*.

***Volvarina juanita***, especie nueva  
(Lámina 3 A-C, figuras 4 y 5)

**Material examinado:** Un ejemplar recolectado vivo en Candelaria (localidad tipo), Tenerife, islas Canarias, en una nasa de profundidad. Holotipo (8'8 mm de largo y 3'9 mm de ancho) depositado en la colección malacológica de su recolector, Javier Martín Barrios, en Tenerife, islas Canarias.

**Descripción:** Concha de tamaño mediano, comparada con otras especies canarias del género, lisa y brillante, subfusiforme comparativamente estrecha y alargada, (L/A= 2'25), con el lado izquierdo moderadamente convexo y el derecho casi recto (en vista oral). La espira es extendida y saliente formada por unas tres vueltas, de las cuales la primera, grande, redondeada y con un núcleo notable es de protoconcha; la cuarta y última vuelta ocupa aproximadamente el 80'5% del largo total de la concha (en vista dorsal). La abertura es alargada y estrecha en la mitad posterior y algo más ensanchada en la anterior; el labio externo es relativamente estrecho y está poco engrosado, insertándose en la espira por debajo de la sutura de la vuelta precedente. Columela con cuatro pliegues desiguales bien marcados, los tres anteriores casi paralelos entre sí y el cuarto posterior casi transversal al eje columelar de la concha; los dos pliegues anteriores están más desarrollados, sobre todo el segundo que es el de mayor tamaño. Color de fondo pardo crema claro, con dos anchas bandas espirales de color pardo rojizo más oscuras en la última vuelta, una subsutural muy señalada y la otra que nace por encima de los pliegues columelares(en vista oral) y se extiende hacia la base de la concha (en vista dorsal); en la última vuelta también se aprecian algunas líneas o bandas más finas de color pardo más claras; la protoconcha y la espira son de color pardo rojizo oscuro, mientras que la porción interna del labio externo es blanco; los pliegues columelares son casi del mismo color de fondo de la concha.

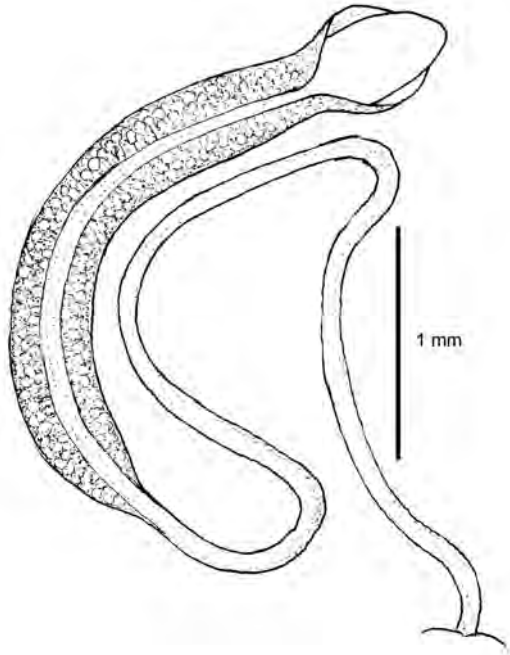
Animal con el cuerpo de color blanco hielo de fondo, con puntos y manchitas blanco leche y abundantes manchitas rojas sobre el sifón, la base de los tentáculos y la región anterior del animal; en los laterales del pie y en la cola, los puntos rojos se sitúan en el borde



**Figura 4.-** Placa radular de *Volvarina juanita*, especie nueva.

de la suela y los blancos hacia el interior, donde tienden a ser algo mayores que los rojizos. El borde anterior del pie es redondeado y bilabiado, con el labio superior retraído sobre el inferior. La suela es relativamente estrecha y cuando está extendida no supera a la espira por detrás.

La rádula del holotipo presentó 40 placas de unas 240  $\mu\text{m}$  de ancho con una cúspide central más grande que el resto y 8 ó 10 cúspides a cada lado de ella, de las cuales, las (3-4) marginales son más delgadas que el resto. El órgano de Leiblen es muy distintivo, su forma es ovalada y tiene un pliegue recubriéndolo parcialmente que se continúa rodeando al conducto de Leiblen donde da lugar a una región secretora de unos 3mm bien diferenciada del resto.



**Figura 5.-** Esquema del órgano de Leiblen de *Volvarina juanitae*, especie nueva.

**Etimología:** nombrada en honor de Juana Abad Cellini, madre del tercero de los autores, entusiasta de nuestro trabajo, al que rinde su particular culto con fotografías de nuestras especies en los lugares estratégicos de su casa.

**Discusión:** La forma, la coloración y las proporciones de la concha, junto con los caracteres del animal vivo, la rádula y la singular estructura del órgano de Leiblen, separan a *V. juanitae*, especie nueva, de todos sus congéneres oeste-africanos; en aquellos taxones en los que se conocen la rádula y el órgano de Leiblen no hay ninguno que pueda ser comparado con los de esta nueva especie.

*Volvarina kyprisae* especie nueva  
(Lámina 3 D-F)

¿*Hyalina* (*Volvarina*) *deliciosa*, Nordsieck & García Talavera, 1979: pág. 154, lám. 38, fig.13?, *non* Bavay in Dautzenberg, 1912.

**Material examinado:** Una concha etiquetada como *Hyalina deliciosa*, recolectada en dragados alrededor de 15 m en Puerto Rosario, Fuerteventura (localidad tipo), islas Canarias. Holotipo (15'2 mm de largo y 6'8 mm de ancho) depositado en el Museo de la Naturaleza y el Hombre, Tenerife, islas Canarias.

**Descripción:** Concha de tamaño moderadamente grande, comparada con otras especies canarias del género, lisa y brillante, subcilíndrica algo ancha ( $L/A = 2'23$ ), con el lado izquierdo moderadamente convexo y el derecho casi recto (en vista oral). La espira es muy corta y casi cubierta por la última vuelta, lo que le da a la concha un aspecto buliforme o cypraeiforme; vueltas aparentemente en número de dos y media a tres, de las cuales la primera, grande, redondeada y con un núcleo notable y prominente es de protoconcha; la tercera y última vuelta ocupa aproximadamente el 93'5 % del largo total de la concha (en vista dorsal). La abertura es casi tan larga como el largo total de la concha, más estrecha en la mitad posterior que en la anterior, donde se ensancha; el labio externo es relativamente estrecho y poco engrosado, insertado en la espira justo sobre la sutura de la vuelta precedente. Columela con cuatro pliegues desiguales bien marcados y casi paralelos entre sí, los dos pliegues anteriores están más desarrollados, sobre todo el segundo que es el mayor de todos. Color de la concha blanco rosado, casi uniforme, con la protoconcha más oscura; el borde libre del labrum, los pliegues columelares y el extremo anterior de la concha tienden a ser más pálidos, casi blancos.

**Etimología:** Dedicada a la diosa Kypris, sobrenombre de Venus o Afrodita, del cual deriva el nombre del género *Cypraea*, cuyos estadios juveniles o inmaduros recuerdan la forma de esta nueva especie.

**Discusión:** Por su tamaño, por estar etiquetada como "*Hyalina deliciosa*" y por tener la espira muy baja con un ápice mamelonado, pensamos, inicialmente, que este ejemplar de Fuerteventura podía haber sido el estudiado por Nord-sieck & Talavera (1979, 154-155, Lam. XXXVIII, 13), asignado erróneamente a la especie africana *Volvarina deliciosa* (Bavay in Dautzenberg, 1913) y cuya localidad tipo se encuentra a 3'5 millas al norte de Punta Cansado en Mauritania. Sin embargo, comparando *Volvarina kyprisae*, especie

nueva, con el lectotipo designado por Gofas (*op. cit.*), depositado en el MNHN Paris (Figura 6), se puede apreciar que son dos especies bien diferentes, sobre todo en la estructura de la espira, única en nuestra especie y en la disposición de sus pliegues columelares.

Hernández *et al.* (*op. cit.*) ilustran (fig. 65N) un ejemplar de 16'6 mm, colectado a 40 m en La Laja, Telde, Gran Canaria, que determinan también como *V. deliciosa*, aunque inexplicablemente en la página 197 dan una dimensión máxima de 10 mm para esa especie.



**Figura 6.-** Lectotipo de *Volvarina deliciosa* (Cortesía MNHN, París).

A pesar de su gran tamaño, en el ejemplar ilustrado por dichos autores, el labro está poco engrosado, la espira no parece mamelonada y el pliegue columelar más interno está poco desarrollado, caracteres que unidos a la coloración rosa teja de dicho ejemplar, obligan a considerarlo un error de determinación, por lo que debe de ser repudiada la presencia de *V. deliciosa* en Canarias, como ya hicimos en las discusiones de las especies anteriores con *V. ampelusica*, *V. monilis* y *V. olivaeformis*.

## BIBLIOGRAFÍA

- ARDOVINI, R. & T. COSSIGNANI. (1999). *West African Seashells*. L'Informatore Picenso, Ancona, 112 pp.
- COSSIGNANI, T. (2006). *Marginellidae and Cystiscidae of the World*. L'Informatore Picenso, Ancona, 408 pp.
- COOVER, G. A. & H. K. COOVER. (1995). Revision of the Supraespecific Classification of Marginelliform Gastropods. *The Nautilus*, 109 (2-3): 43-110.
- ENGL, W., R. GÓMEZ, A. PEÑAS, F. SWINNEN & E. ROLÁN. (2009). New records of molluscs for the Canary Islands 2. *Gloria Maris*, 48(4-5): 113-124.
- ESPINOSA, J. & J. ORTEA. (2012). Nuevas especies de la familia Marginellidae (Mollusca: Neogastropoda) de la isla Guadalupe (Karukera), Antillas Menores, mar Caribe. *Revista Academia Canaria de Ciencias*, XXIV: 119-151.
- GOFÁS, S. (1989). Le genre *Volvarina* (Marginellidae) dans le Méditerranée et l'Atlantique du Nord Est. *Bolletino Malacologico*, XXV (5-8): 159-182.
- HERNÁNDEZ, J. M., E. ROLÁN, F. SWINNEN, R. GÓMEZ & J. M. PÉREZ. (2011). *Moluscos y Conchas Marinas de Canarias*. ConchBooks, Vigo, 716 pp.
- LINNAEUS, C. (1758). *Sytema Naturae. Tomus I*. 823 pp.
- MCCLEERY, T. (2011). A revisión of the genus *Eratoidea* Weinkauff, 1879 (Gastropoda: Marginellidae). *Novapex*, suplemento 8, 110 pp.
- MONTEROSATO T. A. (1889). Coquilles marines marocaines. *Journal de Conchyliologie*, 37(2): 112-121.
- MONTEROSATO, T. A. (1906). Nota sopra una specie di *Volvarina*. *Natural. Sicil., Palermo*, 18(6): 130.
- PALACIOS, N. & J. J. VEGA. (1997). *Guía de conchas de las playas y rías de Cantabria*. Gráficas Calima, Cantabria. 239 pp.
- PÉREZ-DIONIS, G., J. ORTEA & J. ESPINOSA. (2009). Descripción de tres nuevas especies de la familia Marginellidae Fleming, 1828 (Mollusca: Prosobranchia: Neogastropoda) de las islas Canarias. *Vieraea*, 37: 99-104.
- PÉREZ-DIONIS, G., J. ORTEA, J. ESPINOSA, L. MORO, M. CABALLER & J. MARTÍN. (2012). Nota sobre la supuesta presencia en las islas Canarias de *Marginella marocana* Locard, 1897 bajo el nombre *Marginella gustavoi* Pérez-Dionis, Ortea y Espinosa, 2009 (Mollusca: Prosobranchia: Neogastropoda). *Revista Academia Canaria de Ciencias*, XXIII (3): 45-48.



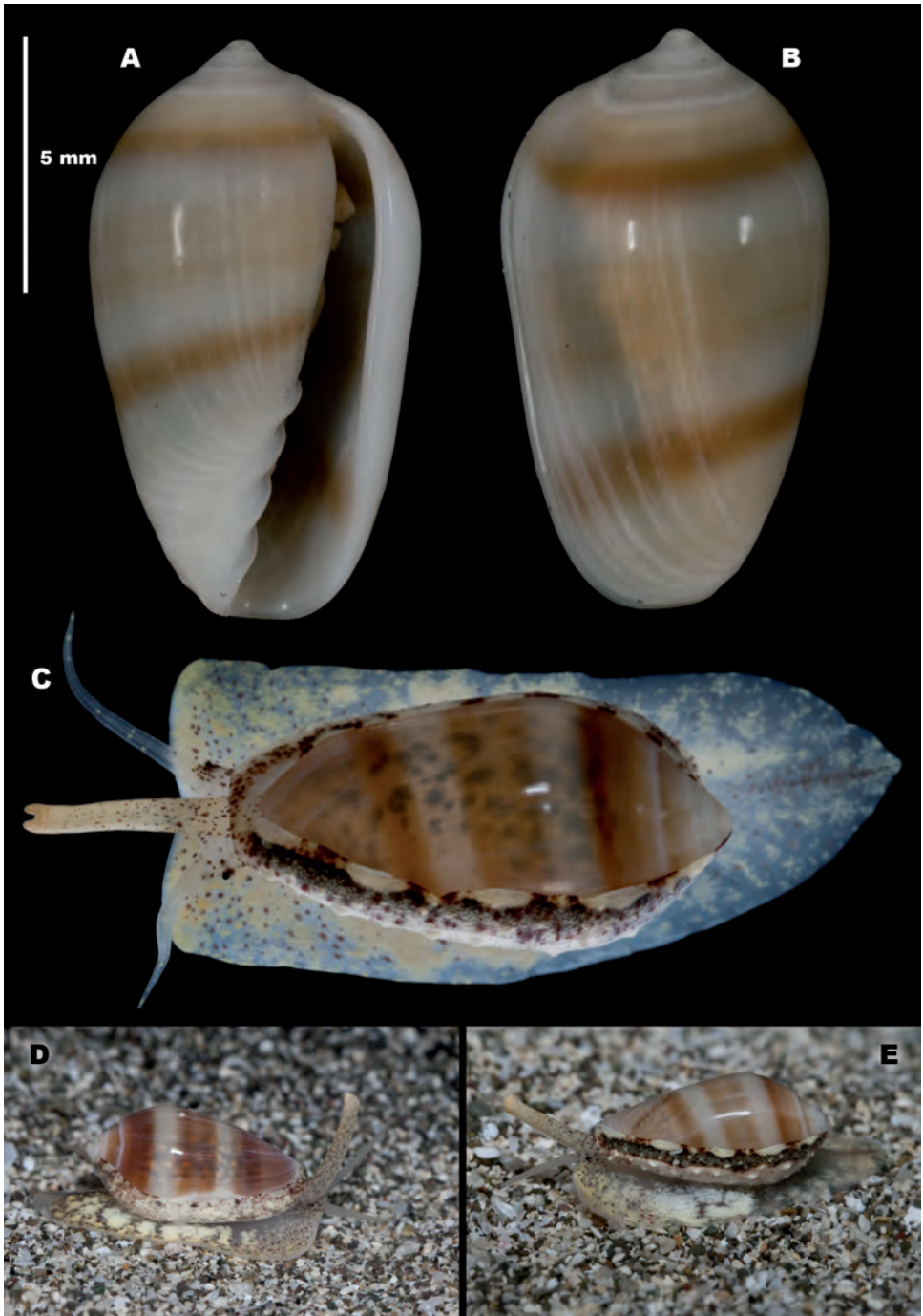


Lámina 1.- Holotipo (A-B) y animales vivos (C-E) de *Prunum javii*, especie nueva.



**Lámina 2.-** Holotipo (A) y ejemplar vivo (B) de *Volvarina arrecifensis*, especie nueva; Holotipo (C) y ejemplar vivo (D) de *Volvarina saramagoi*, especie nueva.

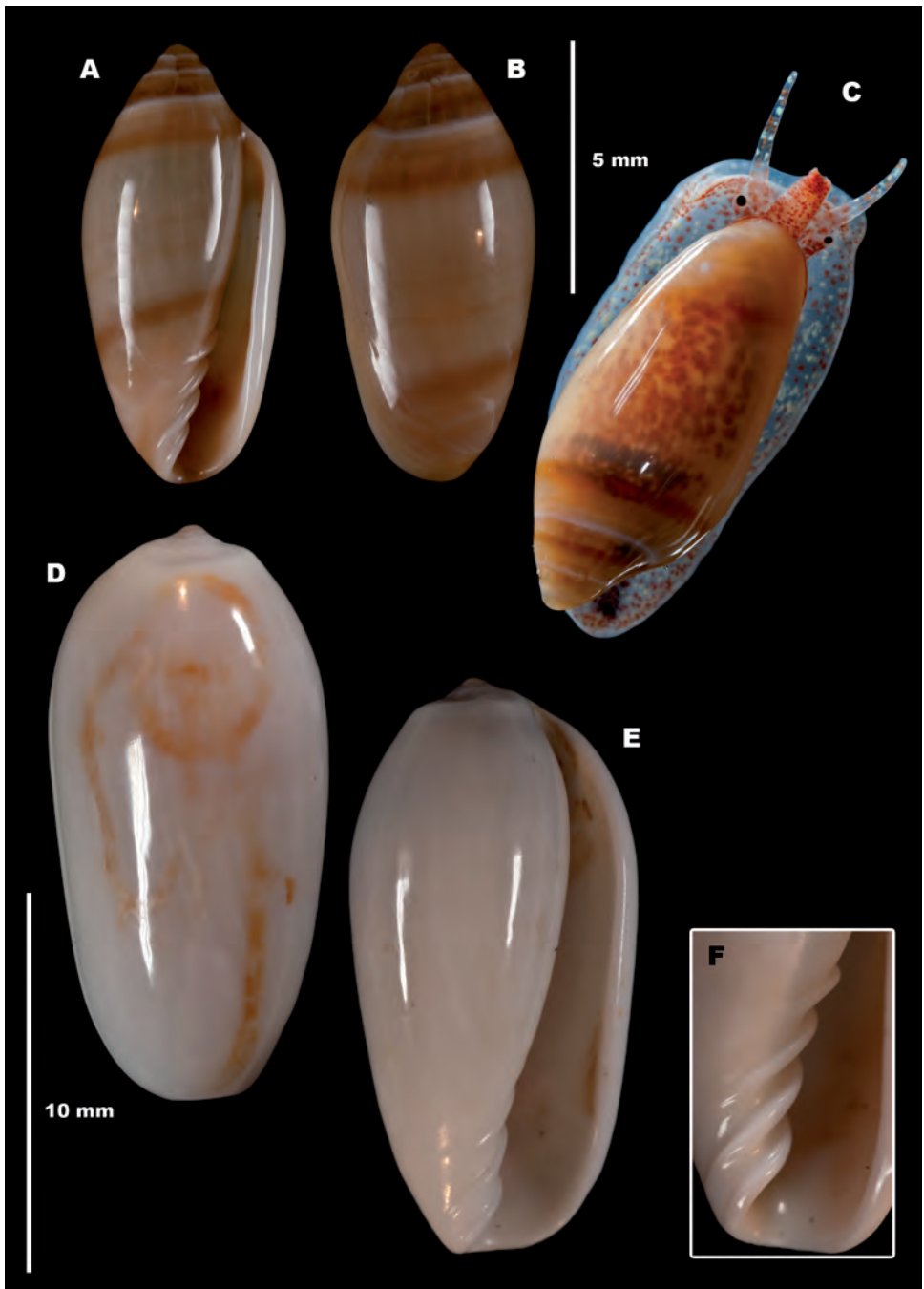


Lámina 3.- Holotipo (A-B) y ejemplar vivo (B) de *Volvarina juanita*, especie nueva; Holotipo (D-E) y detalle de los pliegues columelares (F) de *Volvarina kyprisae*, especie nueva.

VIERAEA	Vol. 41	35-52	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	-------	--	----------------

## **Descripción de nuevas especies del género *Runcina* Forbes & Hanley, 1853 (Gastropoda: Opisthobranchia: Runcinacea) de las islas Canarias**

JESÚS ORTEA<sup>1</sup>, LEOPOLDO MORO<sup>2</sup> & JUAN JOSÉ BACALLADO<sup>3</sup>

<sup>1</sup> *Departamento BOS, Zoología, Universidad de Oviedo. Oviedo, España*

<sup>2</sup> *Servicio de Biodiversidad, Gobierno de Canarias, Edif. Usos Múltiples I  
Av. de Anaga nº 35, Pl. 11, 38071, Santa Cruz de Tenerife, islas Canarias  
lmoraba@gobiernodecanarias.org*

<sup>3</sup> *Museo de Ciencias Naturales de Tenerife Ap. Correos 853  
Santa Cruz de Tenerife, islas Canarias*

ORTEA, J., L. MORO & J. J. BACALLADO (2013). Description of new species of *Runcina* Forbes & Hanley, 1853 (Gastropoda: Opisthobranchia: Runcinacea) from Canary Islands. *VIERAEA* 41: 35-52.

ABSTRACT: Five species of *Runcina* Forbes & Hanley, 1853 from Canary Islands are described, four of them related with Mediterranean formae of *Runcina adriatica* Thompson, 1980 and *Runcina banyulensis* Schmekel & Cappellato, 2001 and the fifth related to *Runcina ferruginea* Kress, 1977 group, with reddish hues in the body; of these, data of coloration, body plan, gastric plate, jaws and radula are provided.

Key words: Gastropoda, Opisthobranchia, Runcinacea, *Runcina*, new species, Canary Islands.

RESUMEN: Se describen cinco especies nuevas del género *Runcina* Forbes & Hanley, 1853 de las islas Canarias, cuatro de ellas relacionadas con los morfos de las especies mediterráneas *Runcina adriatica* Thompson, 1980 y *Runcina banyulensis* Schmekel & Cappellato, 2001 y una quinta especie afín al grupo de *Runcina ferruginea* Kress, 1977, con tonalidades rojizas en el cuerpo; de todas ellas se aportan datos de su coloración, diseño corporal, placas gástricas, mandíbulas y rádula.

Palabras clave: Gastropoda, Opisthobranchia, Runcinacea, *Runcina*, nuevas especies, islas Canarias.

## INTRODUCCIÓN

El inventario de las especies del género *Runcina* Forbes & Hanley, 1853, en las islas Canarias consiste, hasta el presente, en la descripción de cuatro especies: una de color azul genciana *Runcina genziana* Ortea & Nicieza, 1999, de la isla de la Gomera y las otras tres del grupo cromático *ferruginea*, o runcinas de color rojizo, por la coloración de la primera especie descrita con ese carácter: *Runcina ferruginea* Kress, 1977 de las costas de Europa (Localidad tipo Plymouth, Inglaterra); y que son *Runcina palominoi* Ortea & Moro, 1999, de Lanzarote, *Runcina medianensis* Ortea & Moro, 1999 de Tenerife y *Runcina hidalgoensis* Ortea & Moro, 1999 de Tenerife y Azores. Un resumen de los caracteres diagnósticos de estas cuatro especies se puede ver en la relación de especies del mundo de Schmekel & Cappellato (2002, p 101).

Dos especies descritas originalmente en Cabo Verde por Ortea, Rodríguez & Valdés (1990) *Runcina falciforme* y *Runcina paupera* han sido citadas también en las islas Canarias junto con *Runcina africana* Pruvot-Fol, 1953 y *Runcina adriatica* Thompson, 1980 (Ortea, Moro, Bacallado & Herrera, 2001).

En este trabajo se describen cinco nuevas especies del género, cuatro de ellas relacionadas con los tipos morfológicos de las especies mediterráneas *Runcina adriatica* Thompson, 1980 y *Runcina banyulensis* Schmekel & Cappellato, 2001, esquematizados por Schmekel & Cappellato, (2002. Plate II.J). Las especies nuevas de Tenerife y El Hierro formaban parte del material sobre el que se basó la cita de *R. adriatica* en las islas Canarias de Ortea *et al.* (2001) que debe de ser repudiada.

Cuatro de las nuevas especies comparten una característica cromática, la presencia de cuatro grandes manchas blancas en el cuerpo, una en cada lateral del collar y otra en cada lateral posterior del manto, sobre la branquia, que es bien distinta en cada una de ellas. La quinta especie es la primera del grupo cromático “*ferruginea*” que se describe en la isla del Hierro.

## SISTEMÁTICA

Orden RUNCINACEA Burn, 1963

Familia RUNCINIDAE H. & A. Adams, 1854

Género *Runcina* Forbes & Hanley, 1853

***Runcina arnoldoi* Ortea & Bacallado, especie nueva**

(Lámina 1, figuras 1 y 6-B)

**Material examinado:** Se ha estudiado en detalle la anatomía externa e interna de animales de dos localidades de Tenerife (islas Canarias):

- Barranco Hondo (localidad tipo), numerosos ejemplares de hasta 4’5 mm de longitud en vivo, recolectados a menos de 1 m de profundidad en la película superficial de algas rojas del fondo fangoso de una piscina seminatural, con intercambio de agua marina. Holotipo (4 mm de largo x 1’2 mm de ancho) depositado en el Museo de la Naturaleza y el Hombre de Tenerife, islas Canarias.

- Litoral de Amarilla Golf, San Isidro, 12-2-2013, cuatro ejemplares de 2'5-3'5 mm emergentes de un raspado del alga *Lobophora* obtenido a 10 m de profundidad. Se han estudiado la rádula, las mandíbulas y las piezas esqueléticas gástricas de dos ejemplares de cada localidad, con longitudes de 1'5 y 3 mm fijados.

Además, en la colección de estudio existen varios ejemplares colectados en la Punta del Hidalgo y en Los Abrigos, Tenerife, en marzo y abril de 1997, en la zona de mareas y en raspados de superficies con algas hasta 5 m.

**Descripción:** En los animales de Barranco Hondo, gregarios y muy abundantes, la región anterior del cuerpo es igual o más ancha que la posterior cuando el animal reptaba, ocupando la cola menos de la quinta parte de la longitud del animal, que es cuatro veces más largo que ancho. La coloración dorsal presenta un complejo diseño de manchas negruzcas sobre un fondo dorado o amarillo verdoso, cuya densidad varía mucho de unos ejemplares a otros, al igual que el punteado blanco o dorado superficial; hay una fina línea roja de puntos que recorre todo el borde del cuerpo del animal, excepto los bordes del pie y de la cola, que es visible con una iluminación adecuada. La cabeza es bilobulada cuando el animal se desplaza, con lóbulos triangulares prominentes en cuyo interior hay gránulos blancos, cuya densidad varía en los distintos ejemplares. El collar blanco anterior puede estar o no bien definido, mostrando en su lugar una banda decolorada, con una gran mancha de gránulos blancos en cada lateral; otras dos manchas similares aparecen en cada lado del borde posterior del cuerpo, anterior a la branquia, que es algo oblicuo y puede ser blanco, amarillento o verdoso, con o sin grandes manchas oscuras.

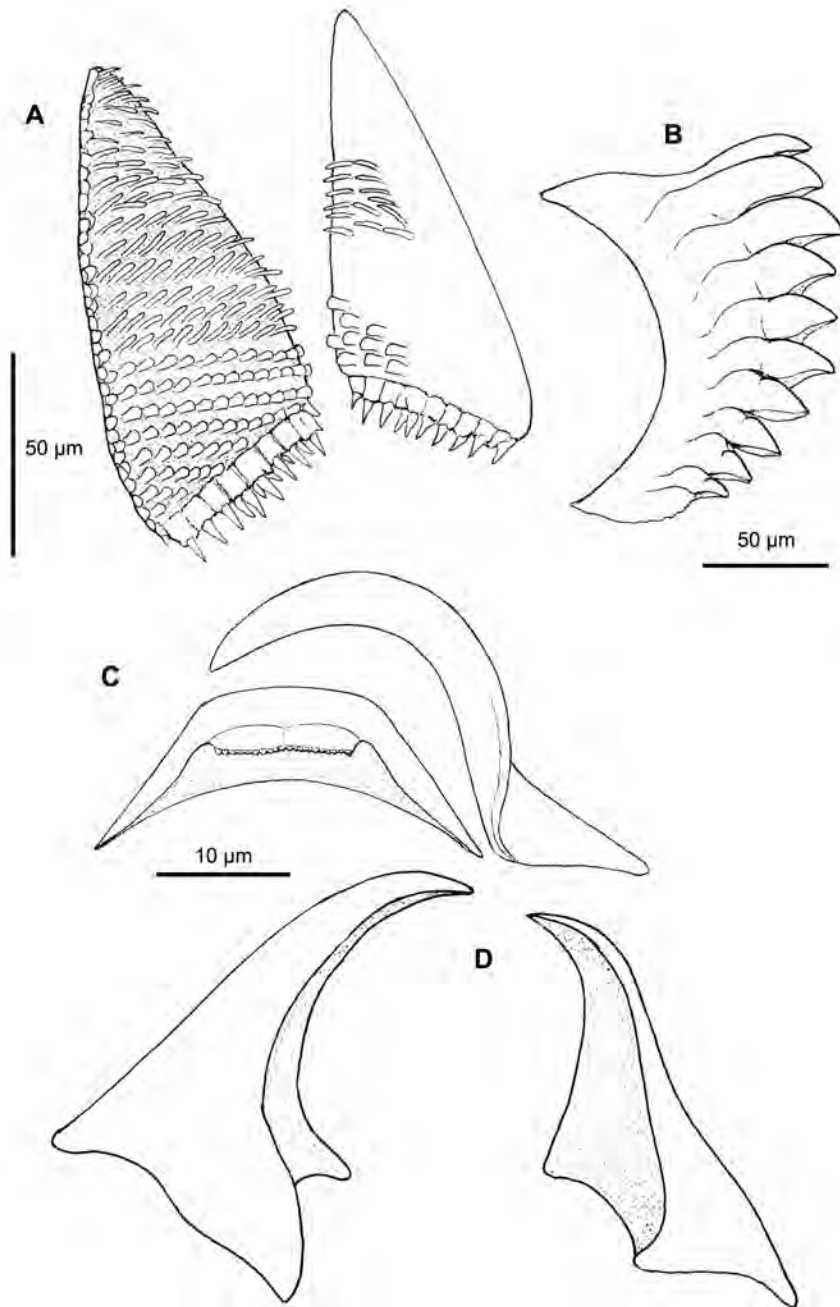
Por delante del collar de los ejemplares menos coloreados se pueden ver los ojos, mientras que en los más coloreados quedan enmascarados. Los bordes del pie tienen manchas oscuras y puntos blancos en los laterales, y la cola es triangular-redondeada, de fondo hialino a verde amarillento, con manchas oscuras dispersas o concentradas en su zona media.

La branquia está bien desarrollada y sobresale por el borde posterior del cuerpo; consiste en una hoja derecha, grande y ramificada (pinnada), y una rama cilíndrica izquierda, con un leve cordón ventral o sin él. Ambas presentan sus ejes internos de color negro azulado. Las dos hojas se insertan por encima de la abertura anal, muy amplia y con el borde blanco.

En la localidad de Barranco Hondo la especie es gregaria y durante los meses de julio y agosto presenta un gran hacinamiento, a modo de orgía reproductora, en la que participan miles de individuos (Lámina 1C). La puesta consiste en agregados de huevos de color rojo o naranja, de unos 300  $\mu\text{m}$  de diámetro, unidos entre ellos por mucus; su desarrollo es directo.

Los animales de Amarilla Golf, colectados como individuos aislados, son de cuerpo más robusto, unas tres veces más largo que ancho, con la cabeza chata o algo bilobulada por delante, sin ojos destacados y el pie redondeado por detrás. El borde posterior del manto, sobre la branquia, puede ser redondeado y tapar el órgano respiratorio o formar una escotadura semilunar que permite ver una branquia de estructura idéntica a la de los animales de Barranco Hondo. Las dos hojas son de color amarillo tostado, de aspecto sucio, y tienen gránulos negros en el interior.

En general, son de cuerpo translúcido, crema-amarillento, con las vísceras visibles por transparencia. El collar es aún más transparente que el resto del cuerpo y la densidad de



**Figura 1.-** *Runcina arnoldoi* Ortea & Bacallado, especie nueva: **A.** Mandíbulas; **B.** Placa del molino gástrico; **C.** Dientes central y lateral de la rádula; **D.** Dientes laterales representados en diferentes ángulos.

gránulos blancos en él varía en los tres ejemplares recolectados. El borde posterior del manto, sobre la branquia, también presenta gránulos blancos asociados a una banda decorada o a una mancha blanca en cada costado. Los laterales del pie son tan anchos como el cuerpo cuando se desplaza, sobresaliendo ampliamente en reposo; presentan motas dispersas de color negro o castaño oscuro sobre un fondo amarillento, moteado que se funde con el que existe en los laterales del cuerpo, que puede estar enmascarado por la coloración parda oscura de las vísceras. La cola se extiende ampliamente por detrás, hasta un tercio de la longitud del cuerpo y tiene su zona central moteada de negro o negro violáceo, más o menos empastado, siendo el resto de la cola amarillenta con o sin gránulos blanco. En el dorso puede haber numerosos puntitos blancos, dispersos o en número reducido, al igual que otros de color pardo-naranja que se agrupan principalmente en el borde del cuerpo.

Las mandíbulas (figura 1A), que tienen forma triangular, miden en su lado más largo 115  $\mu\text{m}$  en los ejemplares de 3 mm; presentan unas 25 hileras de uncinos, de las cuales las 17 más internas son bastones y las 8 anteriores espátulas, además cuentan con una hilera frontal de 8 robustas placas con punzones. En el conjunto de la mandíbula, las hileras contiguas de bastones o espátulas están espaciadas, con una separación entre ellas igual o mayor que la anchura de los uncinos. El mayor número de escamas en una serie transversal fue de 14.

La rádula (figura 1 C-D) presentó una fórmula de 26x1.R.1 en animales de 1'5 mm fijado y 35-38x1.R.1 en los de 3 mm. El diente central midió 22-25  $\mu\text{m}$  de ancho con los bordes, de los dos lóbulos cortantes, ligeramente dentados y sin formar un arco pronunciado. Los dientes laterales tienen forma de hoz cuando están abatidos sobre el central, con una longitud máxima del gancho de 40  $\mu\text{m}$ . Aislados y separados de la cinta radular, tienen una base ancha anterior y el gancho es hueco por debajo.

Las placas del molino gástrico (figura 1B) midieron unas 150  $\mu\text{m}$  de largo, con diez laminas trituradoras decrecientes de un extremo a otro de la placa en todos los ejemplares.

**Etimología:** En honor al Dr. Arnoldo Santos Guerra, destacado botánico canario, verdadero mentor científico del Jardín de Aclimatación de La Orotava (Tenerife), desde que en 1974 comenzara a trabajar y poner al día su herbario, de la mano del recordado botánico Eric Ragnor Sventenius, con el que cultivó una entrañable amistad.

**Discusión:** Hasta el momento no hay en el entorno africano ninguna especie del género que pueda ser comparada con *Runcina arnoldoi*, especie nueva; la especie mediterránea *Runcina adriatica* Thompson, 1980 con la que parece estar relacionada, es de cuerpo amarillento translúcido o avellana y tiene también un diseño moteado, pero con un collar blanco nítido y es muy ágil en relación a *Runcina arnoldoi*, especie nueva; además, *R. adriatica* es más pequeña (1'5-2 mm) y presenta tres hojas branquiales, las dos más dorsales subdivididas y la más ventral simple, mientras que *R. arnoldoi*, especie nueva tiene solo dos hojas, una pinnada y la otra sin ramificar.

La rádula de *R. adriatica* es más corta, 25x1.R.1 como máximo, y el diente medio es más pequeño (13  $\mu\text{m}$ ) y tiene 10-11 denticulos puntiagudos en cada lóbulo, cuyos ápices forman un arco. Además, las placas del buche son más pequeñas (60  $\mu\text{m}$ ) y aunque tienen 10 lamelas, carecen del robusto espolón cónico anterior de las placas de *Runcina arnoldoi*, es-



pecie nueva. Un carácter único de *R. adriatica* es que las escamas de las mandíbulas son lisas en una y tienen surcos paralelos en la otra, mientras que en *R. arnoldoi*, especie nueva, parecen ser lisas las dos.

Las citas anteriores de *R. adriatica* Thompson, 1980 en Tenerife, son en realidad de esta especie y deben ser repudiadas, al igual que las de *Runcina africana* Pruvot-Fol, 1953, con la que se confundieron los ejemplares más oscuros con el collar blanco nítido.

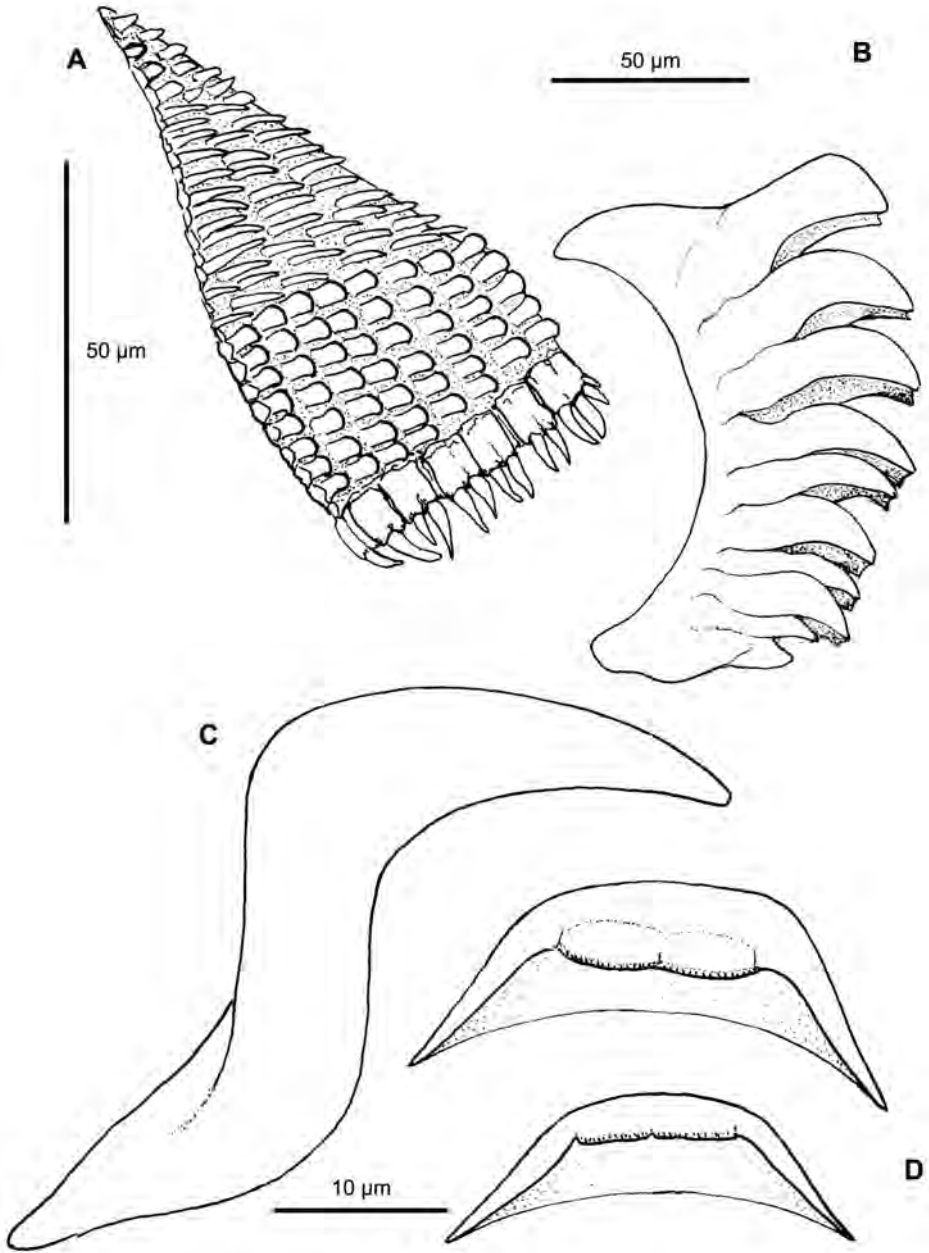
***Runcina akaymui*** Ortea & Moro, especie nueva  
(Lámina 2 A-B, figuras 2 y 6-D)

**Material examinado:** Puerto de La Restinga, El Hierro, (localidad tipo), islas Canarias, 9.3.1997, seis ejemplares de 1-3 mm en extensión, en un cepillado de piedras con algas a 1 m de profundidad; Punta Orchilla, El Hierro, 12.3.97, en raspado a -6 m de profundidad, 6 ejemplares de 1-3'5 mm en extensión. Holotipo (3 mm de largo por 0'75 mm de ancho, en vivo) depositado en el Museo de la Naturaleza y el Hombre, Tenerife.

**Descripción:** Cuerpo oblongo, hasta cuatro veces más largo que ancho, estrechándose progresivamente hacia la cabeza, bien lobulada por delante cuando se desplaza y redondeada en reposo; con ojos bien destacados. El pie es redondeado por detrás y sobresale algo más de la cuarta parte del cuerpo. El borde posterior del manto, sobre la branquia, es recto y oblicuo en relación a los laterales el pie, dejando ver una branquia formada por dos hojas ramificadas, de color amarillo oro con el eje negro, de las cuales la derecha es la de mayor tamaño; la izquierda se inserta sobre el ano, que se abre en el centro de la región posterior; esta última, puede tener laminillas simples o ramificadas a los dos lados del eje. Un ejemplar, de 3'5 mm, colectado en el litoral del Faro de Orchilla es muy oscuro, con una gran densidad de motas negras y tiene una branquia con tres hojas pinnadas de color negro, de las cuales la central es la mayor. Todos los animales tienen motas negras a lo largo de la cara dorsal de los bordes laterales del pie.

El color del dorso del cuerpo varía desde pardo-castaño a negro sobre fondo amarillo, más o menos dorado. Hay un collar anterior blanco nieve, más o menos nítido o fragmentado que siempre presenta una mancha blanco nieve en cada lateral; en dos de los ejemplares hay un corto brazo blanco dirigido hacia atrás desde la zona media del collar. La región posterior del cuerpo, inmediata a la branquia, no tiene manchas oscuras, solo una pequeña nube pardo rojiza cerca del borde y su tonalidad es amarilla, con reflejos dorados y con una mancha blanco nieve a cada lado. Todos los ejemplares presentaron cuatro máculas blanco nieve dorsales, una a cada lado del collar y otra a cada lado del borde posterior del cuerpo, variando ligeramente su tamaño de unos ejemplares a otros. En reposo adopta una posición piriforme, hinchando su cuerpo y levantando el borde posterior por encima de la branquia.

Las mandíbulas (figura 2A) son piezas triangulares de 80  $\mu$ m de largo por 50 de ancho, con unas 22 hileras apretadas de uncinos de las cuales las 5 más internas son espátulas, las 8-10 medias son bastones y las 5-8 anteriores espátulas. Además está dotada de una hilera frontal de 6 robustas placas con 2 punzones. El mayor número de escamas en una serie transversal fue 10.



**Figura 2.-** *Runcina akaymui* Ortea & Moro, especie nueva: **A.** Mandíbula; **B.** Placa del molino gástrico; **C.** Diente lateral de la rádula; **D.** Dientes centrales de la rádula.

La rádula (figura 2 C-D) presenta una fórmula de 28-29x1.R.1 en animales de 1'7-2 mm fijados. El diente central mide unas 25  $\mu\text{m}$  de ancho, con el borde cortante ligeramente dentado sin formar lóbulos pronunciado. Los dientes laterales tienen forma de hoz con una longitud de unas 50  $\mu\text{m}$ .

Las placas del molino gástrico (figura 2B) miden aproximadamente 150  $\mu\text{m}$  de largo, con 8-9 láminas trituradoras decrecientes de un extremo a otro de la placa.

**Etimología:** *Runcina akaymui*, por Akaymu, nombre con el que bautizaron los miembros de la asociación *Volcanes de Canarias*<sup>1</sup>, al volcán submarino que entró en erupción en 2011, en las cercanías de su localidad tipo, La Restinga; en reconocimiento a la encomiable labor informativa ejercida durante la crisis volcanológica de la isla de El Hierro.

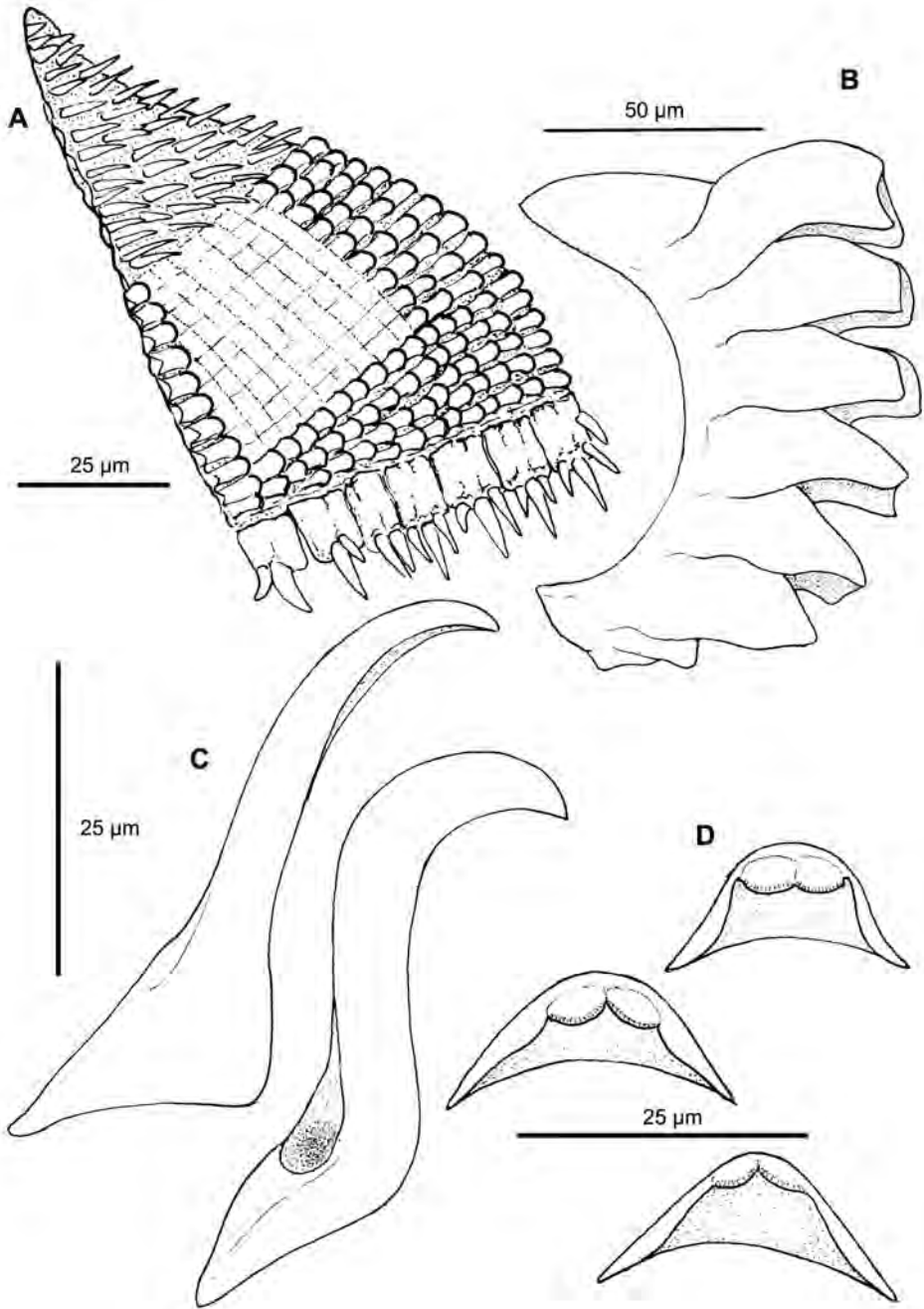
**Discusión:** Una coloración como la de *Runcina akaymui*, especie nueva, podría estar presente en alguno de los ejemplares de *R. arnoldoi*, descrita anteriormente, salvo las motas oscuras de los laterales del pie y la región crema amarillenta del manto, anterior a la branquia; esta, como sucede en *R. arnoldoi*, está formada por dos hojas, pero en *R. akaymui* las mismas son ramificadas y en *R. arnoldoi* solo está ramificada la derecha, siendo la más interna digitiforme, sin laminillas. La principal diferencia en la anatomía interna de las dos especies se manifiesta en las mandíbulas, mucho más cortas en *R. akaymui*, especie nueva, con los uncinos más apretados y con las piezas frontales provistas de dos robustos punzones, frente a uno sólo en *R. arnoldoi*.

***Runcina carrilloi***, Ortea & Moro, especie nueva  
(Lámina 2 C-D, figuras 3 y 6-A)

**Material examinado:** El Reducto, Arrecife, Lanzarote (localidad tipo), 17.10.2012, 6 ejemplares de hasta 3mm de largo en masas de *Codium bursa* a -1m en bajamar. Holotipo (2 mm de largo x 1 mm de ancho) depositado en el Museo de la Naturaleza y el Hombre de Tenerife, islas Canarias. Se ha estudiado la anatomía interna de tres ejemplares fijados de 1'4x0'7 mm, 1'7x0'9 mm y 2x1 mm.

**Descripción:** Uno de los caracteres más distintivos de este animal es el ancho del pie que sobresale por los laterales del cuerpo y se pliega en ocasiones hacia arriba, sobre el dorso, a la altura de la branquia, algo por delante y por detrás de ella; la cola es también un buen carácter ya que cuando reptar puede estirarse hasta ocupar el 25 % del total del cuerpo y está poco pigmentada, de color blanco hielo con alguna mancha blanca y pigmento negro. El cuerpo, incluida la cola, es al menos tres veces más largo que ancho, con sus laterales paralelos hasta cerca de la zona frontal, donde se estrecha ligeramente formando dos ángulos redondeados, orlados de amarillo por fuera de una mancha blanca, que ocupa la abertura del ángulo; otra mancha blanca, algo mayor, formada por la agrupación de gránulos blancos aparece en cada extremo de una banda decolorada que hay en el tercio anterior del cuerpo, que puede estar dividida en dos. Hay una tercera, de color negro, anterior a las blancas y otra

<sup>1</sup> <http://www.volcanesdecanarias.com>



**Figura 3.-** *Runcina carrilloi* Ortea & Moro, especie nueva: **A.** Mandíbula; **B.** Placa del molino gástrico; **C.** Dientes laterales de la rádula; **D.** Dientes centrales de la rádula.

posterior a ellas. La tonalidad general del dorso es castaño o castaño verdoso, con la zona media más oscura que el resto y con abundantes puntos blancos, naranjas y amarillos distribuidos de forma regular, además de alguna mancha verde o castaño oscura irregular. En el dorso de los laterales del pie hay puntos y motas castaño verdoso sobre fondo blanco hielo y en los bordes laterales del cuerpo puntos castaño y gránulos blancos sobre una coloración de fondo similar. El borde posterior del manto es redondeado, algo translúcido y con puntos oscuros; con o sin una mancha blanco nieve en forma de ancla. Los ojos son grandes y se sitúan por detrás y hacia dentro de las manchas blancas anteriores. Cuando el animal reposa toma una forma lenticular. La branquia (figura 6A) está formada por dos hojas simples superpuestas, con el eje interno negro y a veces una pequeña hoja interna. El ano es excéntrico y se abre por debajo y a la derecha de ella.

En los animales fijados en alcohol el cuerpo se vuelve cristalino con puntos negros, y el collar se mantiene como una banda decolorada; el digestivo adquiere una tonalidad rosa metálico, muy llamativa y la branquia conserva el eje negro interno.

Las mandíbulas (figura 3A) son piezas triangulares de 90  $\mu\text{m}$  de largo por 50  $\mu\text{m}$  de ancho, con unas 20-22 hileras muy apretadas de uncinos, de las cuales las 3-4 más internas son de uncinos vestigiales, las 6 siguientes son bastones y las 11-15 anteriores espátulas, además de una hilera frontal con 7 robustas placas, con 2-3 punzones en cada una. El mayor número de escamas en una serie transversal es 18.

La rádula (figura 3 B-C ) es corta, mide 60-70  $\mu\text{m}$  de ancho y tiene una fórmula de 18-20x1.R.1 en animales de 1'4-2 mm fijados. El diente central, de unas 25  $\mu\text{m}$  de ancho, tiene el borde cortante mellado, formando sus dos lóbulos un ángulo obtuso. Los dientes laterales tienen forma de hoz con una longitud de 35-40  $\mu\text{m}$ , presentando una depresión por detrás de la base del gancho.

Las cuatro placas del molino gástrico (figura 3B. ) miden aproximadamente 120  $\mu\text{m}$  de largo con 6 láminas trituradoras en todas las placas de los 3 ejemplares examinados.

**Etimología:** Nombrada en honor a Manuel Carrillo, compañero y colega de variados proyectos de investigación marina, como el Plan de Bentos Circuncanario, con el que compartimos los primeros muestreos en Tenerife y en otras islas del archipiélago canario.

**Discusión:** Por el conjunto de sus caracteres anatómicos, incluida la coloración, no hay ninguna especie del entorno oeste africano y mediterráneo con la que pueda ser comparada *Runcina carrilloi*, especie nueva. La característica de plegar los laterales del pie sobre el dorso, a modo de parapodios, no ha sido descrita en ninguna otra especie.

Por su branquia laminar y por el aspecto de la cabeza, con dos lóbulos triangulares, *Runcina carrilloi*, especie nueva, guarda cierta relación con *Runcina banyulensis* Schmelkel & Capellato, 2001, aunque esta es mucho más pequeña (1'5 mm de largo), tiene una banda blanco nieve longitudinal, anexa y posterior al collar blanco, y una branquia, formada por una lámina redondeada subdividida horizontalmente, más amplia que la de *R. carrilloi*, especie nueva y situada a la izquierda del ano.

***Runcina cruzi*** Ortea & Moro, especie nueva  
(Lámina 2 E-F, figuras 4 y 6-C)

**Material examinado:** Los Cancajos, La Palma, (localidad tipo), islas Canarias, 23/9/1996, tres ejemplares de 1'5-2'8 mm en extensión en un cepillado de piedras con algas, entre 1 y 3 m de profundidad. Holotipo (2 mm de largo fijado) depositado en el Museo de la Naturaleza y el Hombre, Tenerife.

**Descripción:** Cuerpo alargado, cuatro veces más largo que ancho, con los laterales paralelos o algo hundidos y estrechándose ligeramente en la cabeza, que es algo bilobulada en el frente, con una mancha blanca interior en cada lóbulo. El borde posterior del pie es triangular redondeado y sobresale del cuerpo el equivalente a la cuarta parte de su longitud. El borde posterior del cuerpo, sobre la branquia, es redondeado y cubre una estructura branquial formada por dos pequeñas láminas triangulares, bajo las cuales se abre el ano, en una pequeña papila situada en el centro de la región posterior del cuerpo.

El color de fondo del manto es crema-anaranjado, con las vísceras pardo-verdosas visibles por transparencia y un moteado de manchas negras y blanco nieve, localizándose estas últimas en la región del collar y delimitando el borde posterior del dorso. Las motas negras se disponen aisladas o formando agregados por detrás del collar blanco, los laterales del pie y sobre la cola, donde forman una gran mancha triangular e irregular que no llega al extremo. Todo el borde del dorso y los laterales del pie están orlados de pigmento castaño.

El collar blanco anterior y la banda posterior están formados por agregados de manchitas blancas, que son más compactos en sus laterales.

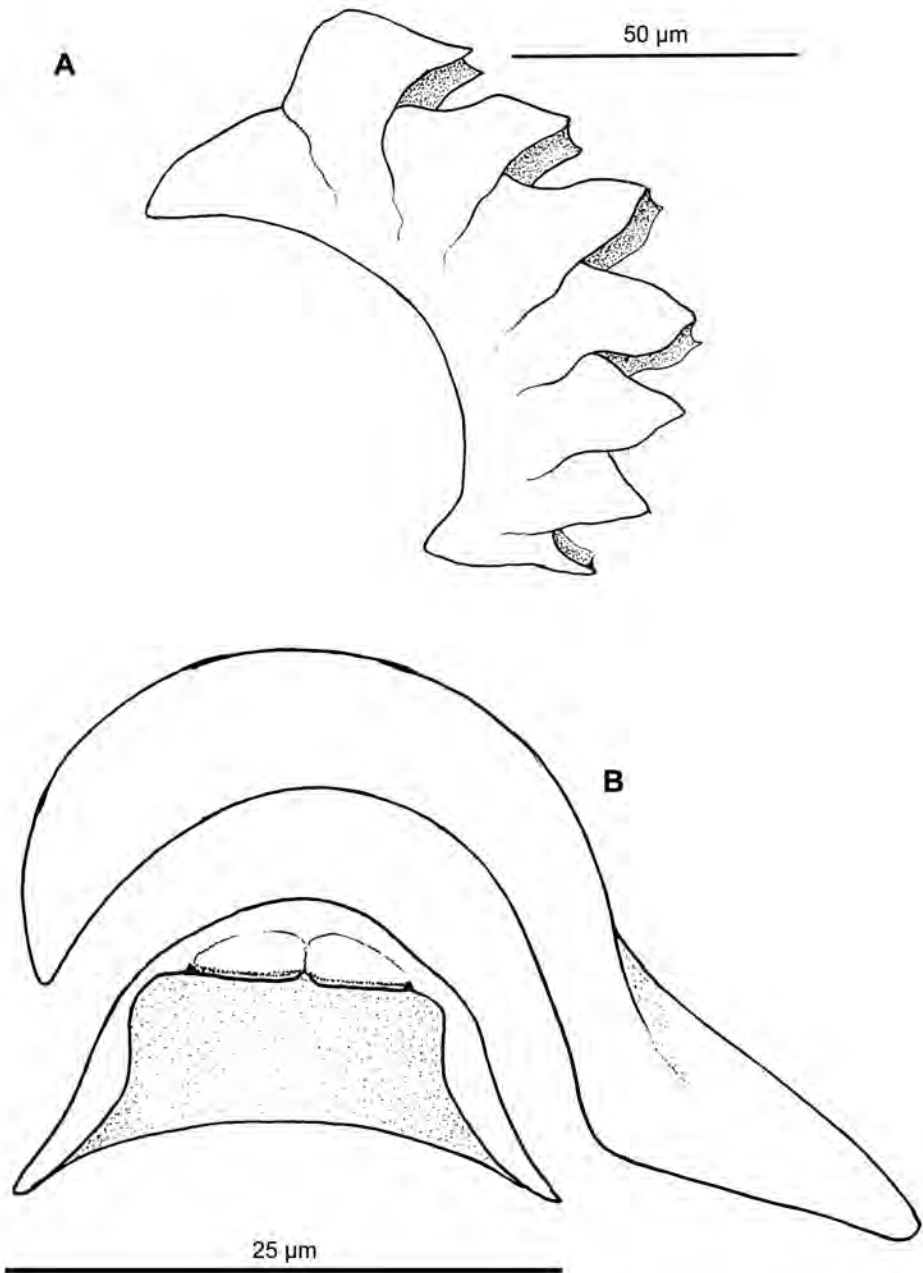
Las mandíbulas, las cuales no fue posible ilustrar, son piezas triangulares de 75 µm de largo por 40 µm de ancho, con unas 20 hileras apretadas de espátulas y bastones, y una hilera frontal cuya estructura no se pudo apreciar.

La rádula (figura 4B), muy corta y de 50 µm de ancho, presentó una fórmula de 17.x1.R.1 en un ejemplar de 1x0,6 mm fijado. El diente central mide unas 25 µm de ancho en la base, con el borde cortante ligeramente dentado sin formar lóbulos pronunciado. Los dientes laterales tienen forma de hoz con una longitud de unas 50 µm.

Las placas del molino gástrico (figura 4A) miden unas 150 µm de largo, con 8-9 láminas trituradoras decrecientes de un extremo a otro de la placa.

**Etimología:** Nombrada en honor a Tomás Cruz Simó, especialista en poríferos y compañero del primer Plan de Bentos Circuncanario con el que compartimos nuestros primeros muestreos en El Médano (Tenerife) de los años 80 del pasado siglo.

**Discusión:** El patrón cromático de *Runcina cruzi*, especie nueva, sigue el modelo de las tres especies descritas anteriormente pero con menor complejidad; las manchas negras, por ejemplo, son más escasas, y en los laterales del pie se disponen por grupos que dejan espacios entre ellas, mientras que sobre la cola se agrupan en una mancha triangular central. La branquia, reducida a dos simples láminas triangulares, es un buen carácter diferencial entre *Runcina cruzi*, especie nueva y las otras tres nuevas especies.



**Figura 4.-** *Runcina cruzi* Ortea & Moro, especie nueva: **A.** Placa del molino gástrico; **B.** Dientes de la rádula.

***Runcina laliae*** Ortea & Moro, especie nueva  
(Lámina 2 G-H, figuras 5 y 6E)

**Material examinado:** Charco Manso, isla de El Hierro (localidad tipo), 11.3.1997, 4 ejemplares de 1-2'5 mm de longitud en vivo, emergentes de un raspado de algas cespitosas realizado en el medio-litoral durante la bajamar. Holotipo de 2 mm de largo, depositado en el Museo de la Naturaleza y el Hombre de Tenerife, islas Canarias.

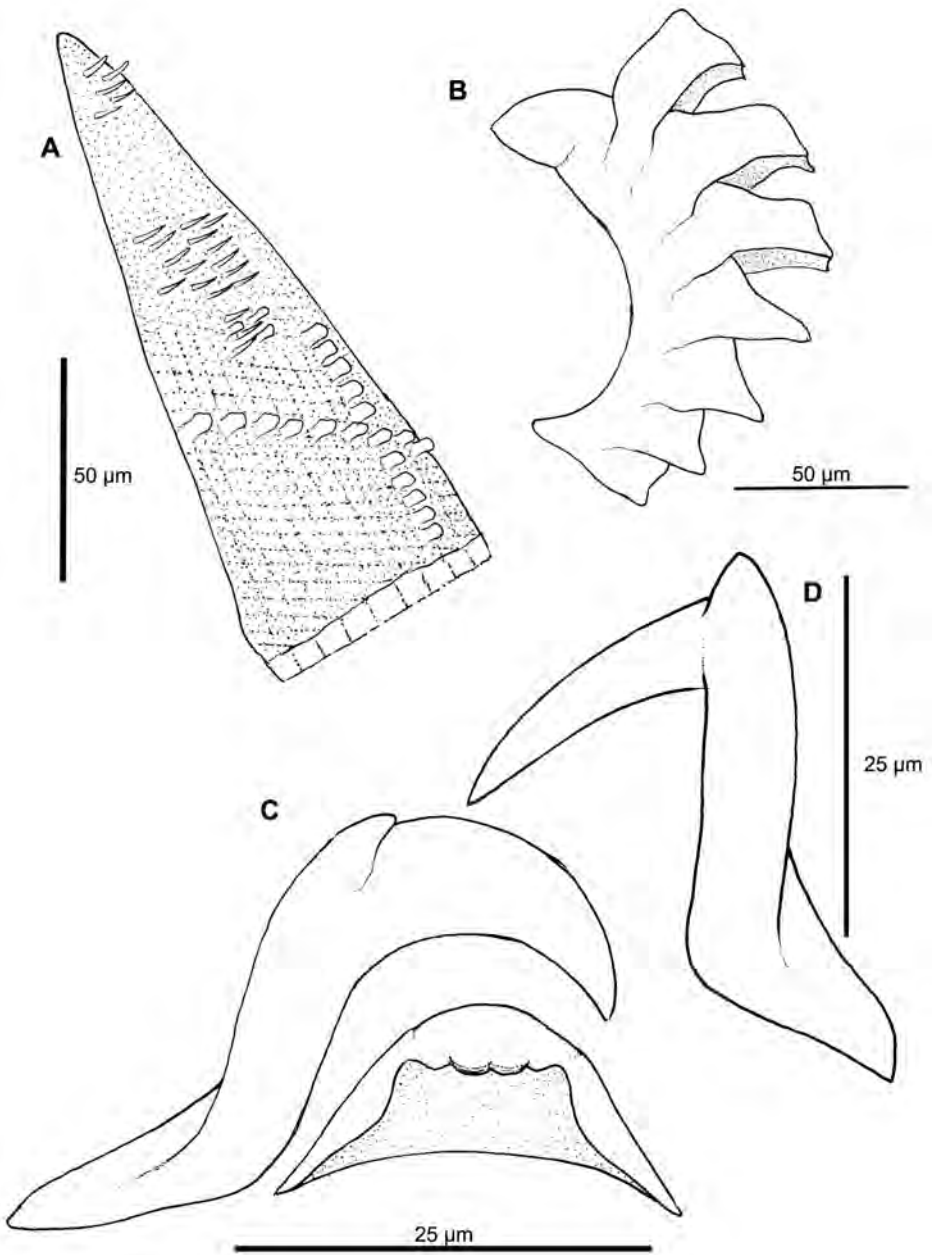
**Descripción:** La coloración general del cuerpo, incluida la cola y el pie es rosa pálido, con el digestivo de color verde visible por transparencia del cuerpo y unas motas blanco nieve dispersas por el dorso, localizadas preferentemente en los márgenes. Los laterales del pie tienen puntos oscuros en la región anterior, pero nunca el moteado de las especies descritas anteriormente. La forma general del cuerpo del animal varía desde sub-rectangular, con los lados paralelos, a ensanchada en la región posterior, en relación al ancho de la cabeza. La cola es corta, apenas un sexto del animal cuando se desplaza. La branquia es muy característica (figura 6E), formada por dos láminas partidas al medio en su zona distal, situadas bajo una visera muscular que hay entre ellas y el borde posterior del cuerpo, que podría protegerlas contra la desecación en bajamar, a modo de cavidad paleal. En los animales fijados se observa bien la visera branquial y una gruesa pared muscular en la cavidad visceral.

Se estudió la anatomía interna de un ejemplar fijado de 2 mm de largo por 0'6 mm de ancho. Las mandíbulas, triangulares, son alargadas y estrechas en relación a las especies anteriores (figura 5<sup>a</sup>), midieron 150 µm en el lado más largo y 50 µm en el más corto, con la mitad anterior cubierta de escamas y la posterior de bastones robustos, además de una zona media de tránsito entre las dos en la que se mezclan. No se observaron punzones en las piezas frontales, aunque éstas estaban parcialmente ocultas por la musculatura bucal y algo alejadas de la abertura. La fórmula radular fue 22x1.R.1, con unos dientes laterales de 40 µm caracterizados por presentar un saliente al inicio del gancho; el diente medio tiene el borde cortante casi recto y con muescas (figura 5 C-D). Las placas gástricas (figura 5B) miden de 120 a 140 µm y presentan 7 láminas trituradoras.

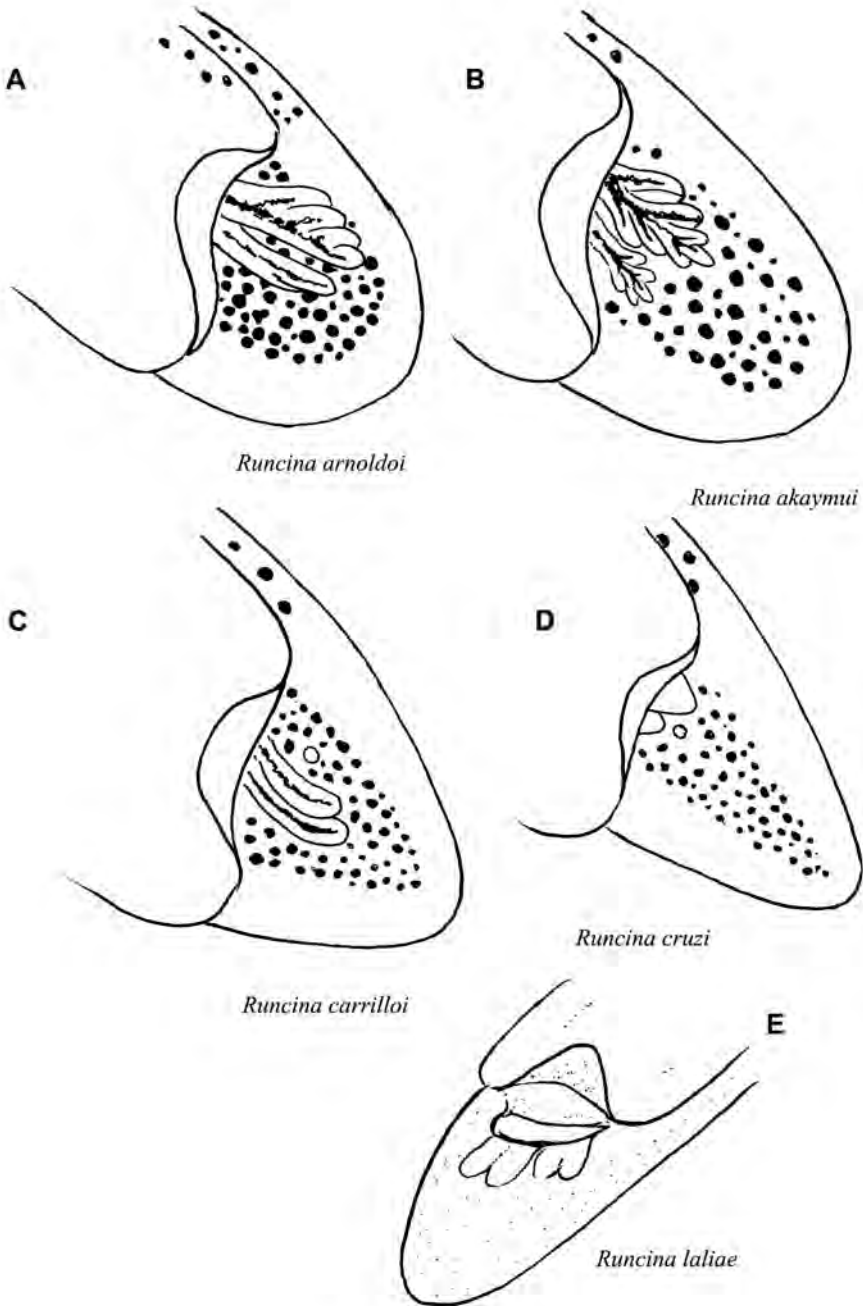
**Etimología:** En honor a la Dra. María Candelaria Gil Rodríguez, Lali, destacada especialista en algas marinas y compañera de las primeras campañas de colecta en el Plan de Bentos Circuncanario.

**Discusión:** La coloración de *R. laliae*, especie nueva, de cuerpo rosado con motas blancas es única entre las especies del entorno oeste africano y mediterráneo descritas hasta el momento. La forma de la branquia y su visera protectora es otro buen carácter diferencial. Los dientes laterales, con un saliente al inicio de la región cortante del gancho, guardan cierto parecido con los de *R. lenticula* de Angola (Gofas, Ortea & Rodríguez, 1990).





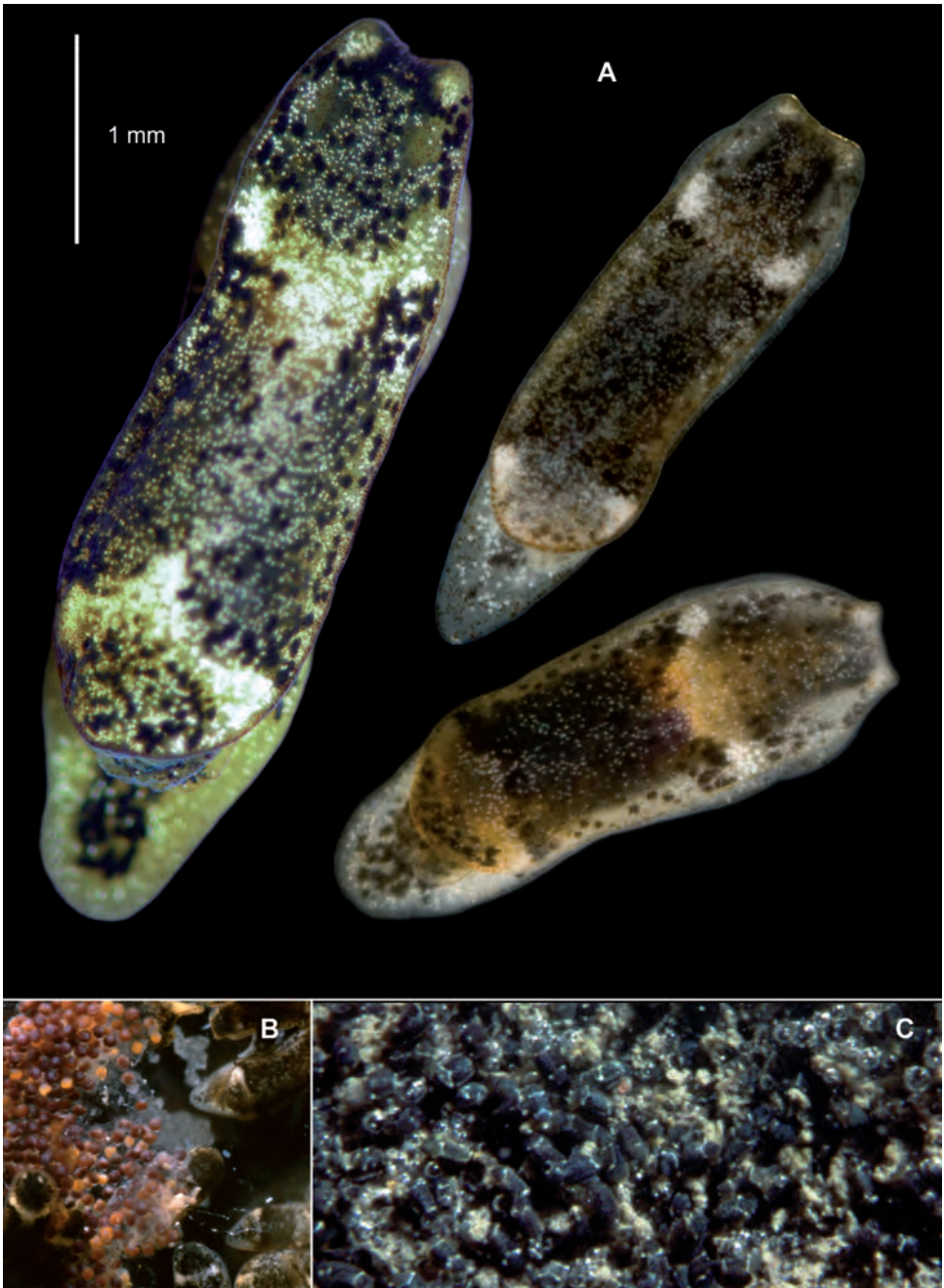
**Figura 5.-** *Runcina laliae* Ortea & Moro, especie nueva: **A.** Mandíbula; **B.** Placa del molino gástrico; **C.** Dientes lateral y central de la rádula; **D.** Diente lateral representado en diferente ángulo.



**Figura 6.-** Esquema de las branquias de *R. arnoldoi* (A), *R. akaymui* (B), *R. carrilloi* (C), *R. cruzi* (D) y *R. laliae* (E).

## BIBLIOGRAFÍA

- GOFAS, S., J. ORTEA & G. RODRÍGUEZ. (1990). Una nueva especie de *Runcina* (Gastropoda, Opisthobranchia, Cephalaspidea) del litoral de Angola. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle. Section A, Zoologie, biologie et écologie animales*, 12 (3-4) : 541-545.
- ORTEA, J. & C. NICIEZA. (2000). Descripción de una nueva especie del género *Runcina* Forbes & Hanley, 1853 (Opisthobranchia: Cephalaspidea) de color azul-violáceo, recolectada en la isla de La Gomera. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*, XI (3-4):83-86.
- ORTEA, J. & L. MORO. (2000). Estudio de las especies del género *Runcina* Forbes y Hanley, 1853 (Opisthobranchia: Cephalaspidea) de coloración rojiza (grupo “*ferruginea*”) en la Macaronesia, con la descripción de tres especies nuevas. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*, XI (3-4): 63-74.
- ORTEA, J., L. MORO, J. J. BACALLADO & R. HERRERA. (2001). Catálogo actualizado de los Moluscos Opisthobranquios de las islas Canarias. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*, 12(3-4): 105-136.
- ORTEA, J., G. RODRÍGUEZ & A. VALDÉS. (1990). Moluscos Opisthobranquios del archipiélago de Cabo Verde: Runcinidae. *Publicações Ocasionais da Sociedade Portuguesa de Malacologia*,. 15: 43-52.
- SCHMEKEL, L. & D. CAPPELLATO. (2001). Contributions to the Runcinidae.I. Six new species of the genus *Runcina* (Opisthobranchia, Cephalaspidea) in the Mediterranean. *Vie et Milieu*, 51(3): 141-160.
- SCHMEKEL, L. & D. CAPPELLATO. (2002). Contributions to the Runcinidae II. Three new species and comparative studies on five established species of *Runcina* (Opisthobranchia, Cephalaspidea) in the Mediterranean. *Vie et Milieu*, 52(2-3): 85-102



**Lámina 1.**- *Runcina arnoldoi* Ortea & Bacallado, especie nueva: Ejemplares de diferentes tallas (A), acumulación de huevos de varios individuos (B) y agregaciones de individuos durante la reproducción (C).

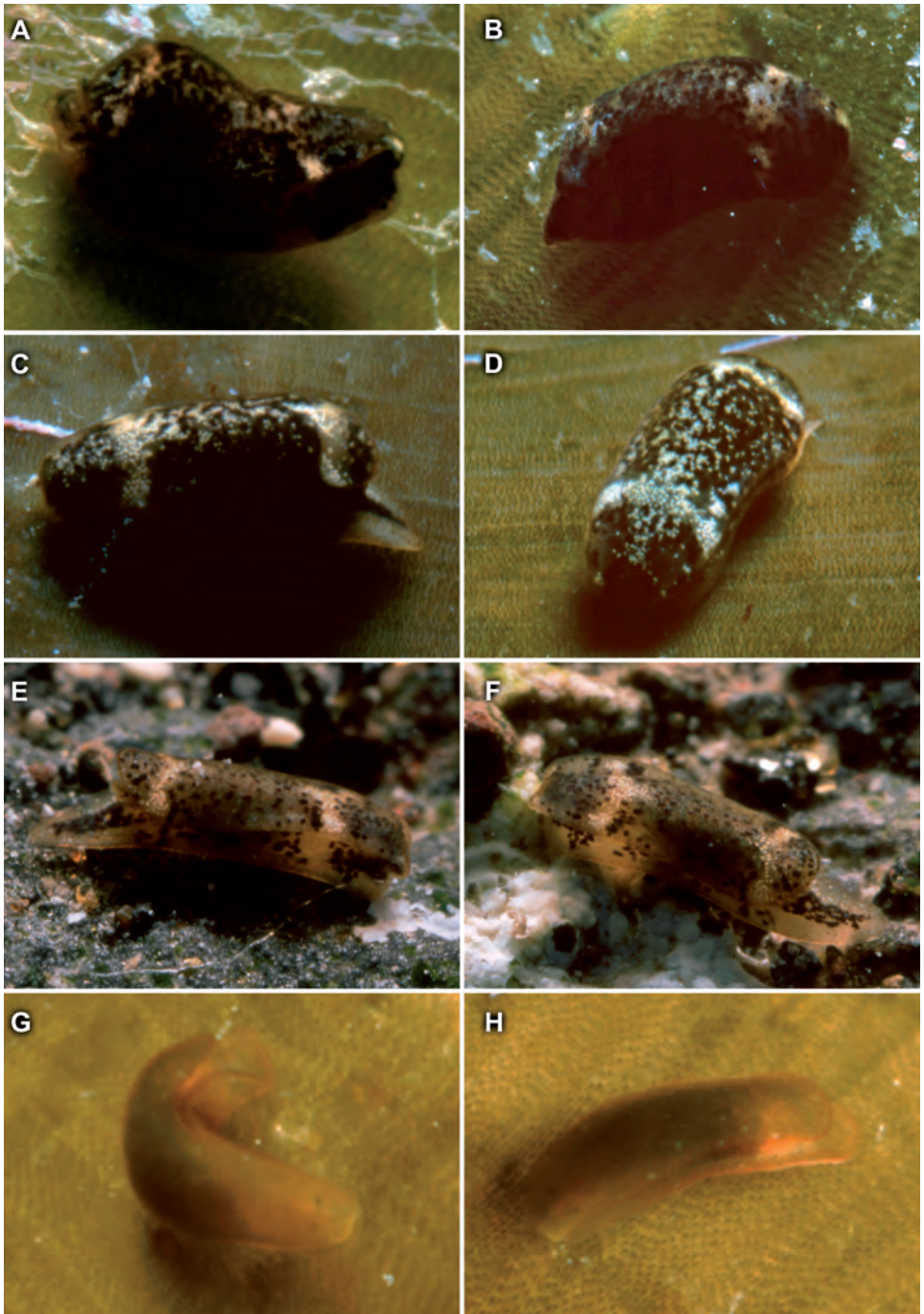


Lámina 2.- Ejemplares de *R. akaymuy* (A-B), *R. carrilloi* (C-D), *R. cruzi* (E-F) y *R. laliae* (G-H).

VIERAEA	Vol. 41	53-59	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	-------	--	----------------

## **Estatus taxonómico de dos especies de equinoideos presentes en Canarias: *Arbacia lixula* y *Arbaciella elegans* (*Arbaciidae*, Echinoidea)**

CATAISA LÓPEZ<sup>1\*</sup>, NOHEMY REGALES<sup>2</sup>, NATALIA MARTÍN<sup>2</sup>,  
MIGUEL SOLÉ SABATER<sup>2</sup>, MARIANO HERNÁNDEZ<sup>3</sup> & JOSÉ CARLOS HERNÁNDEZ<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Departamento Biología Animal (Ciencias Marinas), Universidad de La Laguna  
38206 La Laguna, Tenerife, islas Canarias*

*\*kattaissa@gmail.com*

<sup>2</sup> *Facultad de Biología, Universidad de La Laguna  
38206 La Laguna, Tenerife, islas Canarias*

<sup>3</sup> *Departamento Parasitología, Ecología y Genética  
Instituto Universitario de Enfermedades Tropicales*

LÓPEZ, C., N. REGALES, N. MARTÍN, M. SOLÉ SABATER, M. HERNÁNDEZ & J. C. HERNÁNDEZ (2013). Taxonomic status of two echinoid species in Canary Island: *Arbacia lixula* and *Arbaciella elegans* (*Arbaciidae*, Echinoidea). *VIERAEA* 41: 53-59.

**ABSTRACT:** *Arbaciella elegans* (Mortensen, 1910) is a small equinoid whose taxonomic status has been much argued since his description as species. Despite of their morphological differences, many authors have suggested that it is the juvenile phase of *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758), a very common species whose distribution overlap with *Arbaciella*. Current genetic analysis have shown that *A. elegans* is not in the Azores and the species is the juvenile phase of *A. lixula*. However, their morphological description differs with the original material described for Mortensen so we cannot affirm that *A. lixula* and *A. elegans* are the same species. By genetic analysis of mitochondrial gene cytochrome oxidase in both species we have shown that *A. elegans* is not in Canary Island neither. We propose a revision of the Canarian Marine Invertebrates's catalog.

**Key words:** Sea urchin, COI, molecular taxonomy, identification

**RESUMEN:** *Arbaciella elegans* (Mortensen, 1910) es un equinoideo de pequeño tamaño cuyo estatus taxonómico ha sido muy discutido desde su descripción como especie. A pesar de sus diferencias a nivel morfológico, diversos autores sugieren que en realidad se trata del juvenil de *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758), una especie conspicua cuya distribución se solapa con la de *A. elegans*. Análisis genéticos actuales realizados en Azores han demostrado

que *A. elegans* no está presente en las Islas, tratándose en realidad de los juveniles de *A. lixula*. Sin embargo, la descripción morfológica de estos individuos no coincide con la del material original descrito por Mortensen, por lo que no podemos afirmar que *Arbacia lixula* y *Arbaciella elegans* son la misma especie. En este estudio corroboramos mediante el análisis de un fragmento del gen mitocondrial citocromo c oxidasa I (*COI*), que *A. elegans* tampoco está presente en las islas Canarias y proponemos una revisión de esta especie en el Catálogo de Invertebrados de Canarias.

Palabras clave: Erizo de mar, COI, taxonomía molecular, identificación.

## INTRODUCCIÓN

*Arbaciella elegans* (Mortensen, 1910) es un equinoideo de pequeño tamaño, generalmente menor a 10 mm, que se encuentra en el Este del Atlántico (Mortensen, 1935; Marques, 1983; Hernández *et al.*, 2005) y el Mar Mediterráneo (Rinelli, 1998; Stefano & Meloni, 1999). A pesar de que es muy común, la validez de su género ha sido muy cuestionada por diversos autores (Mortensen, 1935; Tommasi, 1964; Hernández *et al.*, 2012) que sugieren que *A. elegans* es en realidad el juvenil de *Arbacia lixula* (Linnaeus, 1758), una especie conspicua conocida en Canarias como “erizo cachero”.

En 1982 Regis postuló que el género *Arbaciella* aparecía en el Mediterráneo, basándose en la comparación de la morfología de las púas de ejemplares del Mediterráneo y del holotipo colectado en Gabón, África (Mortensen, 1910). Sin embargo, recientes estudios genéticos realizados con individuos de Azores, muestran que *A. elegans* es en realidad, un estado ontogenético de *A. lixula* (Kroh *et al.*, 2012), aunque morfológicamente difiere de la especie tipo descrita por Mortensen (1910). Debido a que parte del material utilizado fue recolectado en museos, dichas diferencias morfológicas podrían deberse al estado de conservación de las muestras, pero en el caso de que fueran reales, *A. elegans* sería realmente una especie diferente a *A. lixula* cuya distribución no incluye Azores como se pensaba hasta el reciente trabajo de Kroh *et al.* (2012).

Actualmente el estatus de los equinodermos en las islas Canarias necesita una importante revisión, debido a que muchas citas se basan en estudios obsoletos y referencias indirectas, algunas especies podrían estar mal identificadas. Muchas se han clasificado atendiendo únicamente a características morfológicas y al estar éstas influenciadas por el hábitat, los errores en identificación en invertebrados marinos son muy comunes. Aún más, los ciclos de vida complejos con diferentes estados morfológicos (larvas, postlarvas, juveniles y adultos) dificultan en mayor manera su correcta identificación. En una revisión de la fauna de equinodermos en Canarias realizada por Hernández *et al.*, 2012 ya se advertía la necesidad de realizar análisis genéticos de algunos grupos taxonómicos de dudosa identificación, el objetivo de este estudio es corroborar la presencia de *A. elegans* en las islas Canarias mediante técnicas moleculares, comparando secuencias del gen mitocondrial *COI* de especímenes frescos catalogados como *A. elegans* y como *A. lixula*.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Un total de siete ejemplares de erizo procedentes de la costa sur de Tenerife fueron analizados. Cinco pertenecientes a la especie *A. lixula*, recolectados mediante buceo autónomo, y dos clasificados como *A. elegans*, capturados mediante colectores experimentales diseñados para el asentamiento y metamorfosis de las larvas (Hernández *et al.*, 2005).

El ADN total fue obtenido mediante extracción con fenol-cloroformo a partir de 100 mg de gónadas de pertenecientes a *A. lixula*, y de los ejemplares completos, en el caso de *A. elegans*. Un fragmento de 603 pares de bases (pb) del extremo 5' del gen mitocondrial (*COI*) fue amplificado con una pareja de cebadores ligeramente modificados de los diseñados por Lessios *et al.*, (2012). Para ello utilizamos el kit de amplificación Phire Hot Start DNA polymerase (Finnzymes, Espoo, Finland) con el siguiente perfil térmico 98 °C 30" y 40 ciclos de 98 °C 10"; 54 °C 20" y 72 °C 20" con un paso de extensión final de 10' a 72 °C. Las eficiencias de la reacciones fueron valoradas mediante electroforesis en geles de agarosa. Los productos amplificados fueron purificados mediante el Kit GeneAll® Expin™ PCR SV (GeneAll Biotechnology, Seoul, Korea) y posteriormente secuenciados con los mismos cebadores utilizados en la amplificación en el servicio de secuenciación (SEGAI) de la ULL.

Las secuencias fueron interpretadas y editadas con el software MEGA 5 (Tamura *et al.*, 2011) y posteriormente alineadas con el software CLUSTALW (Thompson *et al.*, 1994) incluido en el mismo paquete. Nueve secuencias depositadas en el GenBank, cuatro de la especie *A. lixula* de distintos puntos del Mediterráneo, dos de la especie *A. punctulata* (Florida), dos de la especie *A. stellata* (Panamá y El Salvador) y una de la especie *Tetrapygos niger* (Chile), como grupo externo, fueron utilizadas con el fin de estudiar la variación intra e interespecífica (tabla I). Las secuencias obtenidas en este estudio han sido depositadas en el Genbank con los números de acceso que figuran en la tabla I. A partir de la matriz de distancias "p" (proporción de diferencias nucleotídicas) entre las secuencias y con la ayuda del software MEGA 5 construimos un árbol neighbor-joining (con 1000 réplicas de bootstrap) para la representación de las variaciones intra e interespecíficas.

## RESULTADOS

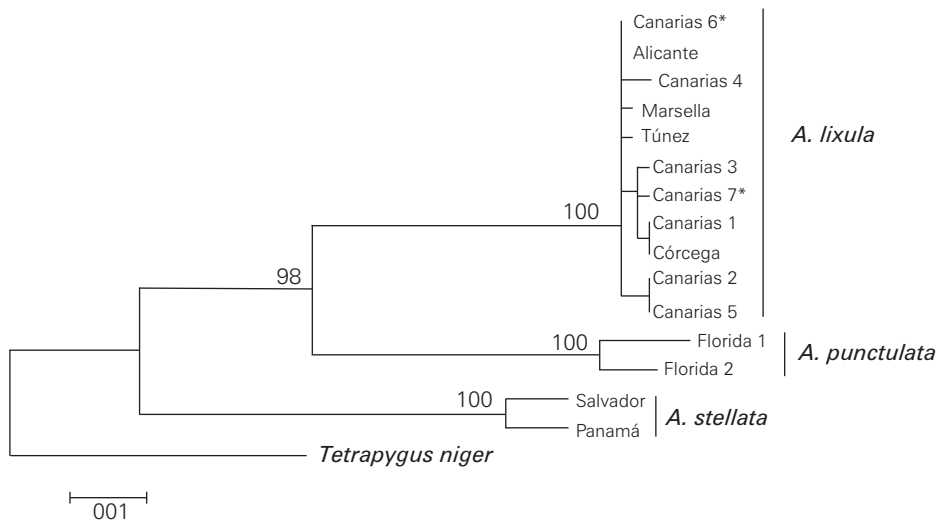
Todas las secuencias de los ejemplares canarios analizados, incluidos los dos individuos catalogados como *A. elegans*, forman parte del clado *A. lixula* con un soporte estadísticamente significativo (100%) y claramente diferenciado del constituido por la especie más próxima, *A. punctulata* (Fig.1). Las distancias "p" entre los ejemplares canarios y mediterráneos de *A. lixula* oscilan entre 0 y 0,7% con una media de 0,4%, valores semejantes a los obtenidos entre los ejemplares de *A. lixula* de distintos puntos del mediterráneo (0,2-0,5% y una media de 0,3%). Las variaciones interespecíficas por el contrario, oscilan entre una media de un 9,1% (*A. lixula*-*A. punctulata*), 12,9% (*A. punctulata*-*A. stellata*) y 12,2% (*A. lixula*-*A. stellata*) esto es, un orden de magnitud mayor que las encontradas entre individuos del clado de *A. lixula* (Fig.1) (Tabla II).



Especie	Localidad	Haplotipo	N	Acceso GenBank
<i>Arbacia lixula</i>	Canarias	CAN 1	1	HE800533
<i>Arbacia lixula</i>	Canarias	CAN 2	2	HE800534
<i>Arbacia lixula</i>	Canarias	CAN 3	1	HE800535
<i>Arbacia lixula</i>	Canarias	CAN 4	1	HE800536
<i>Arbacia lixula</i>	Canarias	CAN 6	1	HE800537
<i>Arbacia lixula</i>	Canarias	CAN 7	1	HE800538
<i>Arbacia lixula</i>	Alicante	ALI	1	JF773045*
<i>Arbacia lixula</i>	Túnez	TUN	1	JF773032*
<i>Arbacia lixula</i>	Córcega	COR	1	JF773067*
<i>Arbacia lixula</i>	Marsella	MAR	1	JF772975*
<i>Arbacia punctulata</i>	Florida	FLO 1	1	JF773119*
<i>Arbacia punctulata</i>	Florida	FLO 2	1	JF773120*
<i>Arbacia stellata</i>	Salvador	SAL	1	JF773088*
<i>Arbacia stellata</i>	Panamá	PAN	1	JF773083*
<i>Tetrapygus niger</i>	Chile	T. niger	1	JF773133*

(\*) Haplotipos obtenidos de Lessios *et al.* (2012).

**Tabla I.-** Lista de ejemplares analizados, localidad, haplotipos, número de individuos y números de acceso del Genbank.



**Figura 1.-** Neighbor-Joining para un fragmento del *COI* mostrando las relaciones entre las especies del género *Arbacia* analizadas en este estudio. (\*) Individuos previamente catalogados como *Arbaciella elegans*.

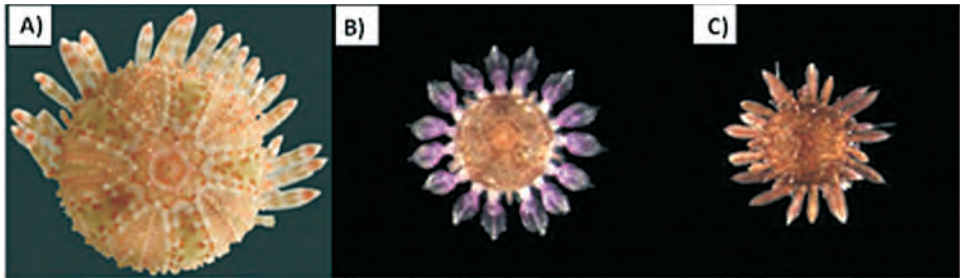
	CAN1	CAN2	CAN3	CAN4	CAN5	CAN6	CAN7	ALI	TUN	COR	MAR	FI01	FI02	SAL	PAN
CAN 2	0,7														
CAN 3	0,5	0,8													
CAN 4	0,7	0,7	0,8												
CAN 5	0,7	0,0	0,8	0,7											
CAN 6	0,3	0,3	0,5	0,3	0,3										
CAN 7	0,3	0,7	0,5	0,7	0,7	0,3									
ALI	0,3	0,3	0,5	0,3	0,3	0,0	0,3								
TUN	0,5	0,5	0,7	0,5	0,5	0,2	0,5	0,2							
COR	0,0	0,7	0,5	0,7	0,7	0,3	0,3	0,3	0,5						
MAR	0,5	0,5	0,7	0,5	0,5	0,2	0,5	0,2	0,3	0,5					
FI01	9,6	9,3	9,5	9,6	9,3	9,3	9,5	9,3	9,1	9,6	9,5				
FI02	9,1	8,8	9,0	9,1	8,8	8,8	9,0	8,8	8,6	9,1	9,0	2,0			
SAL	12,4	12,4	12,6	11,8	12,4	12,1	12,3	12,1	12,3	12,4	11,9	12,9	12,9		
PAN	12,4	12,1	12,6	12,1	12,1	12,1	12,3	12,1	12,3	12,4	11,9	12,8	12,8	1,7	
<i>T. niger</i>	12,4	12,4	12,3	12,4	12,4	12,1	12,3	12,1	12,3	12,4	11,9	12,4	12,6	11,3	11,3

**Tabla II.-** Distancias genéticas medida como la proporción de diferencias nucleótídicas entre los haplotipos analizados, expresadas en porcentajes.

## DISCUSIÓN

Los análisis moleculares basados en un fragmento de 603pb del *COI* presentados en este estudio muestran claramente que los especímenes canarios, catalogados inicialmente como dos especies diferentes, *A. elegans* y *A. lixula*, se agrupan de manera significativa (100% de Bootstrap) en un solo clado junto con los individuos de la especie *A. lixula* de la región del mediterráneo (Fig. 1). Estos datos ponen de manifiesto que los individuos descritos en Canarias como *A. elegans* pertenecen realmente a *A. lixula*. Aún más, las distancias genéticas obtenidas entre los individuos dentro de ambas regiones (0,3 y 0,5% en Canarias y Mediterráneo), así como entre regiones (0,4%) están dentro de lo que podría considerarse variación intraespecífica si las comparamos con aquellas encontradas entre especies próximas (9,1 -12,9%).

En la descripción llevada a cabo por Kroh *et al.*, (2012) las características estructurales coincidían con las del material original pero diferían en la coloración, cosa que no ocurre en un estudio de Hernández *et al.*, (2005) para las islas Canarias donde se describe detalladamente las post-larvas y primeras fases juveniles de *A. lixula*, entonces descrito como *A. elegans*. Según este trabajo, en una fase inicial las púas se encuentran situadas en la periferia del caparazón, con forma lanceolada y en general de color violeta, aunque en ocasiones pueden aparecer rojizas. La coloración del individuo es marrón, con tonos ocres y verdes en la cara aboral y amarillo claro en la cara oral (fig. 2b), coincidiendo con la descripción dada por Mortensen (1910) (fig.2a). En una fase más avanzada las púas siguen man-



**Figura. 2.-** Comparación de especímenes de *Arbaciella elegans* de: a) Gabón (holotipo de Mortensen 1910), b) Canarias y c) Canarias en un estadio más avanzado. Fuente de la imagen a: Kroh *et al.* (2012). Fuente de las imágenes b y c: Hernández *et al.* (2005).

teniendo la forma de hoja característica, aunque más estilizadas y numerosas que en la fase anterior. La coloración es completamente negra con tonos ocre (fig. 2c) acercándose a la morfología y coloración que adquieren los individuos adultos de *A. lixula*.

Esta morfología que presentan los juveniles, achatada dorsoventralmente y con ausencia de púas en la cara anal, puede ser debida a una adaptación a vivir debajo de piedras y ambientes muy batidos. Al tener las púas lanceoladas, las post-larvas y juveniles tienen menor capacidad defensiva frente a depredadores que otras especies presentes en Canarias, como *Diadema africanum* Rodríguez, Hernández & Clemente, 2013 o *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816), encontrándose bajo rocas, grietas y formaciones algales (Salas & Hergueta, 1994). Dicho carácter desaparecen los adultos, permitiéndoles vivir fuera de las grietas. Por lo tanto, podemos afirmar que *A. elegans* es en realidad la fase juvenil de *A. lixula* y las grandes diferencias morfológicas entre ambas fases se explican por la adaptación al hábitat fraccionado entre juveniles y adultos. Proponemos un análisis molecular del material tipo que permita apoyar la validez de los resultados dados por las características morfológicas, así como una revisión de los datos recogidos en el Catálogo de Invertebrados de Canarias sobre estas especies.

#### AGRADECIMIENTOS

Nuestro más sincero agradecimiento a Sabrina Clemente, José Carlos Mendoza y Adriana Rodríguez por dedicar su tiempo a la recolección de muestras, haciendo el trabajo más ameno y agradable.

#### BIBLIOGRAFÍA

HERNÁNDEZ, J.C., K. TOLEDO, D. GIRARD, S. CLEMENTE, E. CUBERO & A. BRITO (2005). Descripción de la post-larva y primeras fases juveniles de tres equinoideos presentes en las islas Canarias: *Diadema antillarum* Philippi, 1845, *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) y *Arbaciella elegans* Mortensen, 1910. *Vieraea* 33:385-397.

- HERNÁNDEZ, J.C., S. CLEMENTE, F. TUYA, A. PÉREZ-RUZAFÁ, C. SANGIL, L. MORO-ABAD & J.J. BACALLADO-ARÁNEGA (2012). Echinoderms of the Canary Islands, Spain. En: Alvarado, J.J. & F.A. Alonso-Solís (Eds.) *Echinoderm Research and Diversity in Latin America*. Springer, New York, pp. 471-510. ISBN:978-3-642-20050-2.
- KROH, A., P. MADEIRA & E. HARING (2012). Species distributions: virtual or real – the case of *Arbaciella elegans* (Echinoidea: *Arbaciidae*) *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 50(2), 99-105.
- LESSIOS, H., S. LOCKHART, R. COLLIN, G. SOTIL, P. SÁNCHEZ-JEREZ, K. ZIGLER, M. PÉREZ, A. GARRIDO, L. GEYER, G. BERNARDI, V. VACQUIER, R. HAROUN & B. KESSING (2012). Phylogeography and bindin evolution in *Arbacia*, a sea urchin genus with an unusual distribution. *Molecular Ecology* 21: 130-144.
- MARQUES, V.M. (1983). Peuplements benthiques des Açores. I – Echinodermes. *Archivos do Museu Bocage* (A) 2:1-12.
- MORTENSEN, T. (1935). A Monograph of the Echinoidea. II Bothriocidaroida, Melonechinoida, Lepidocentroida, and Stirodonta. *C. A. Reitzel & Oxford University Press, Copenhagen & London*, 647 pp.
- RINELLI, P. (1998). A synthesis of the echinoderm fauna of the Tyrrhenian Sea.
- RÉGIS, M-B. (1982). Donne'es microstructurales et validité du genre *Arbaciella* Mrtsn (Echinodermata – Echinoidea). *Memorie di Biologia Marina e di Oceanografia* 12:5-26.
- SALAS, C. & E. HERGUETA (1994). Early Growth Stages and Ecology of *Arbaciella elegans* Mortensen (Echinodermata, Echinoidea) in Southern Spain. *Marine Ecology* 15:255-265.
- STEFANO, A. & R. MELONI (1999). Dispersal strategies of benthic species and water current variability in the Corsica Channel (Western Mediterranean). *Scientia Marina* 63 (2): 137-145.
- TAMURA, K., D. PETERSON, N. PETERSON, G. STECHER, M. NEI & S. KUMAR (2011). MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* 28: 2731-2739.
- THOMPSON, J.D., D.G. HIGGINS & T.J. GIBSON (1994). CLUSTAL W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*. 22: 4673-4680.
- TOMMASSI, L.R. (1964). Observações sobre Equinóides do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 24:93-93.



VIERAEA	Vol. 41	61-71	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	-------	--	----------------

## Caracterización del sebadal de La Caleta, municipio de Valverde, El Hierro, islas Canarias

ALEJANDRO MOREIRA-REYES<sup>1</sup>, DAVID ACUÑA<sup>2</sup>  
& M.<sup>a</sup> CANDELARIA GIL-RODRÍGUEZ<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Dpto. Biología Vegetal. Universidad de La Laguna  
38071 La Laguna, Tenerife, islas Canarias

<sup>2</sup> Charles Darwin Research Station. The Charles Darwin Foundation  
Puerto Ayora, Santa Cruz Island, Galápagos

MOREIRA-REYES, A., D. ACUÑA & M. C. GIL-RODRÍGUEZ (2013). Characterization of a seagrass ("sebadal") in La Caleta, Valverde, El Hierro, Canary Islands. *VIERAEA* 41: 61-71.

**ABSTRACT:** In this paper, we explain the ecological characterization of a seagrass ("sebadales") in El Hierro (Canary Islands) located in La Caleta, municipality of Valverde, between 12 and 20 m deep. Along with *Cymodocea nodosa*, that is the characteristic species of this ecosystem, we also find another seagrass species in the waters of Canary Islands, named *Halophila decipiens*. To characterize this habitat we took some samples of density and coverage of *C. nodosa*, and the data were supplemented by the abundance of algae and fish presence in the community.

With the results, we conducted a habitat mapping study indicating seagrass ("sebadal") total surface, the density values and average coverage of *C. nodosa*, and an inventory of plant and fish species found in the samples.

**Keywords:** *Cymodocea nodosa*, *Halophila decipiens*, seagrass, El Hierro, Canary Islands.

**RESUMEN:** El presente trabajo caracteriza ecológicamente uno de los sebadales de la isla de El Hierro (Canarias). Localizado en La Caleta, municipio de Valverde, entre 12 y 20 m de profundidad, además de *Cymodocea nodosa*, especie característica de estos ecosistemas, también está presente otra de las fanerógamas citadas para las aguas del Archipiélago, *Halophila decipiens*. Para la caracterización del hábitat se realizaron muestreos de la densidad y la cobertura de *C. nodosa*, datos complementados con los de abundancia de las algas y los peces presente en la comunidad.

Con las cifras obtenidas se representa cartográficamente el hábitat estudiado, indicando la superficie total del sebadal y los valores de densidad y cobertura

media de *C. nodosa*. Se incluye un catálogo de las especies vegetales y de la fauna ictiológica identificadas en los muestreos realizados.

Palabras Claves: *Cymodocea nodosa*, *Halophila decipiens*, sebadal, isla de El Hierro, islas Canarias.

## INTRODUCCIÓN

Las praderas marinas de *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson se distribuyen por el Mediterráneo y Atlántico nororiental; siendo la fanerógama marina más abundante de las islas Canarias (Afonso-Carrillo & Gil-Rodríguez, 1980; Reyes 1993; Reyes *et al.*, 1995a,b; Barberá *et al.*, 2005), crece generalmente entre 2-30 m de profundidad en fondos sedimentarios del sur y sureste del Archipiélago. Frecuentemente forma praderas mixtas con especies del género *Caulerpa* J. Lamouroux, especialmente con *C. prolifera* (Forsskal) J. V. Lamouroux (Pavón-Salas *et al.*, 2000) y *C. racemosa* (Forsskal) J. Agardh (Moreira-Reyes & Gil-Rodríguez, 2007 y 2008), pudiendo coexistir con la fanerógama marina *Halophila decipiens* Ostenfeld (Moreira-Reyes *et al.*, 2003, Gil-Rodríguez *et al.*, 2007), especie esta última, que como la seba (*C. nodosa*) se encuentra protegida por la Ley 4/2010 de 4 de junio, del Catálogo Canario de Especies Protegidas como especie de “interés para los ecosistemas marinos canarios”.

Los sebadales, de una extraordinaria importancia ecológica, son primordiales en la regeneración de hábitats para el asentamiento de comunidades faunísticas y, en consecuencia, para la disponibilidad de recursos tróficos en las áreas litorales (Sánchez-Jerez *et al.*, 1999; Guidetti & Bussotti, 2000; Bostrom & Bonsdorff, 2000; Barberá *et al.*, 2002; Haroun *et al.*, 2003).

Por otra parte, la variabilidad espacial de estos ecosistemas dominados por *C. nodosa* es importante, pues son diversos los factores que controlan la complejidad y la estructura de estos pastos marinos, que en las Islas van desde cientos de metros a decenas de kilómetros (Barberá *et al.*, 2005). Los mencionados autores después de analizar la variación espacial de los parámetros estructurales, en praderas marinas de *C. nodosa* de Canarias, señalan como los mismos responden de manera diferente a los diversos procesos físicos. Por ello recomiendan que las evaluaciones de impacto incluyan la medición de parámetros estructurales como medio eficaz para detectar posibles variaciones negativas en diferentes escalas espaciales, pues la importancia de los sebadales es tal, que su degradación, podría afectar significativamente a los ecosistemas marinos litorales de Canarias (Barberá *et al.*, 2005).

El sebadal de La Caleta (isla de El Hierro), situado a unos 150 m de la costa entre las batimétricas de 12 y 20 metros, ocupa una superficie reducida; pudiendo verse afectada por la presencia de la Chlorophyta *C. racemosa* var. *cylindracea* (Sonder) Verlaque, Huisman *et* Boudouresque, alga considerada con potencial invasor (Verlaque *et al.*, 2003; Streftaris & Zenetos, 2006; Ould-Ahmed & Meinesz, 2007; Ruíz *et al.*, 2007; Klein & Verlaque, 2008) y abundante en los fondos canarios (Verlaque *et al.*, 2004; Moreira-Reyes & Gil-Rodríguez, 2007 y 2008; Gil-Rodríguez *et al.*, 2007), cuya presencia es cada vez más significativa en la Isla y abundante en la localidad referida.

## MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se ha basado en las observaciones realizadas en los muestreos efectuados en 2006. La cartografía se llevó a cabo delimitando la superficie total del sebadal. Los datos obtenidos fueron tratados con un programa informático de sistemas de información geográfica que nos permitió la representación cartográfica.

Para la caracterización del ecosistema se efectuaron muestreos de la fauna ictiológica y de la flora en los límites inferior (20 m), medio (15 m) y superior (12 m) de la pradera. Los datos obtenidos fueron procesados para conocer la riqueza y abundancia de los peces y la cobertura y densidad del sebadal.

### Peces

En general, las poblaciones de peces que se encuentran en los distintos hábitats, permanecen en ellos durante diferentes periodos de tiempo en condiciones naturales, se clasifican en residentes permanentes, estacionales, migratorias y ocasionales.

Los censos se realizaron *in situ*, con escafandra autónoma, usando un método de recuento visual estacionario y eligiendo la técnica descrita por Bortone *et al.* (1989) y modificada por Falcón *et al.* (1993). El tiempo empleado en cada censo es de 5 minutos, a continuación el buceador nada por el área de muestreo buscando las especies crípticas o de pequeño tamaño que pudieran haber pasado desapercibidas. Para cada especie se anota *in situ* el número de ejemplares (abundancia) y su talla aproximada. Se realizaron tres réplicas en los límites inferior, medio y superior del sebadal (n=3). El catálogo de peces se confeccionó en base a Brito *et al.* (2002).

### Flora

La metodología usada ha sido una modificación de la descrita por Moreira-Reyes *et al.* (2006). Se realizaron tres transectos aleatorios de 10 m de longitud cada uno en los puntos de muestreo (n=3); en cada uno de ellos se realizaron los muestreos de cobertura y densidad de *C. nodosa* utilizando una cuadrícula de 1 m<sup>2</sup> subdividida en 4 subcuadrículas de 0,25 m<sup>2</sup>.

La toma de datos se efectuó por estimación del porcentaje y por conteo de haces, cobertura y densidad; en ningún caso se efectuaron recolecciones de ejemplares, salvo para referencia en herbario.

Para estimar la cobertura y tomando como referente cada uno de los transectos elegidos al azar, se instaló en ellos, metro a metro, la cuadrícula de 1 m<sup>2</sup>. En ella y mediante el porcentaje de recubrimiento que ocupaba el taxón dentro de la subcuadrícula correspondiente, se estimó la cobertura (Dawes, 1998).

Los datos de densidad se estimaron utilizando una de las subcuadrículas de 0,25 m<sup>2</sup> en las que se divide la usada para los muestreos de cobertura. Se determinó la densidad del taxón mediante tres cuadrículas elegidas al azar, así como en cada uno de los transectos utilizados para hallar el recubrimiento y estimar los datos de cobertura. La densidad se determinó contando el número de haces presentes en la cuadrícula de 0,25 m<sup>2</sup>.

Las identificaciones de las plantas marinas fueron realizadas siguiendo a Afonso-Carrillo & Sansón (1999); Litter & Litter (2000) y Haroun *et al.* (2003). El catálogo florístico se confeccionó en base a Haroun *et al.* (2002, 2003), Cabioch *et al.* (2007) y Guiry & Guiry (2012).



## RESULTADOS

El estudio realizado nos refrenda que el sebadal de La Caleta ocupa un rectángulo de 100 m de largo y 35 m de ancho, dominando una superficie aproximada de 4.000 m<sup>2</sup> situada a 150 m de la costa entre las batimétricas de 12 y 20 m (fig. 1).

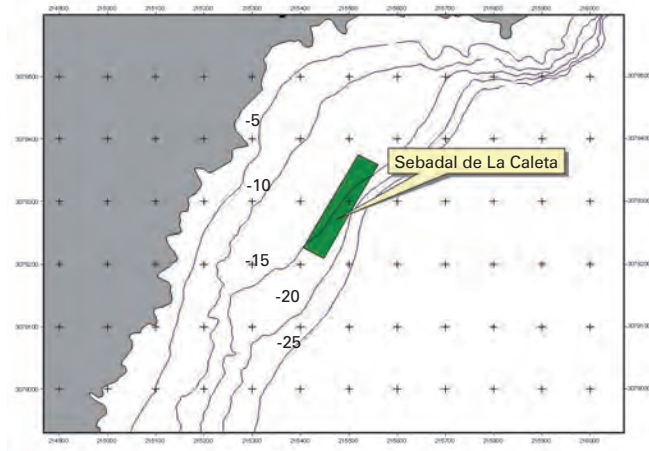


Fig. 1.- Representación cartográfica de la zona que abarca el presente estudio.

En los muestreos realizados para la identificación de la fauna ictiológica se reconocieron 15 taxones, siendo la clase Actinopterygii la mejor representada (14 especies) y uno perteneciente a la clase Chondrichthyes.

La abundancia de peces varió según la zona de estudio; así en el límite inferior del sebadal fue *Heteroconger longissimus* (anguilas jardineras) la especie más abundante (fig. 2), siendo *Xyrichthys novacula*, *Sphoeroides marmoratus* y *Stephanolepis hispidus* (fig. 3) los taxones que presentaron valores de abundancia más elevados en la zona media; por último en el límite superior la especie más abundante correspondió a *Boops boops* (bogas) (fig. 4).

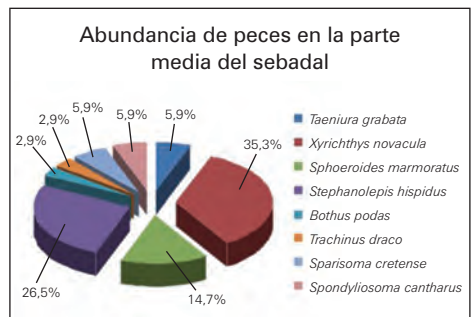
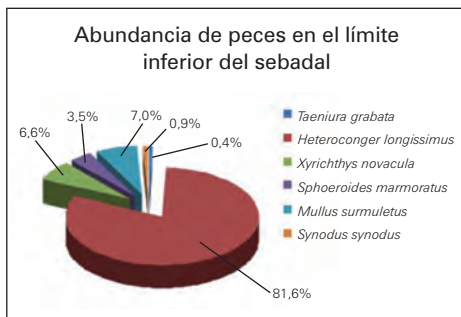
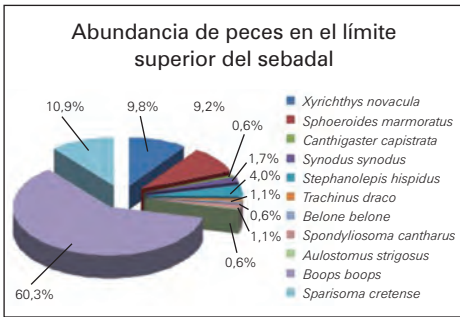
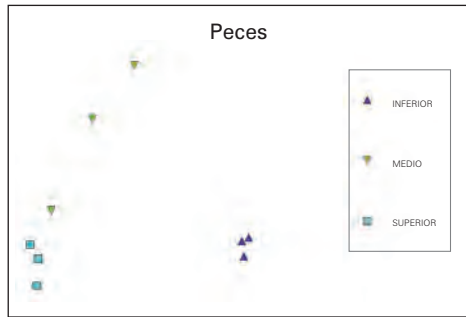


Fig. 2-3.- Porcentaje de abundancia total (n=3) de la ictiofauna presente en el sebadal de La Caleta. 2: límite inferior. 3: zona media.



**Fig. 4.-** Porcentaje de abundancia total (n=3) de la ictiofauna presente en el límite superior del sebadal de La Caleta.



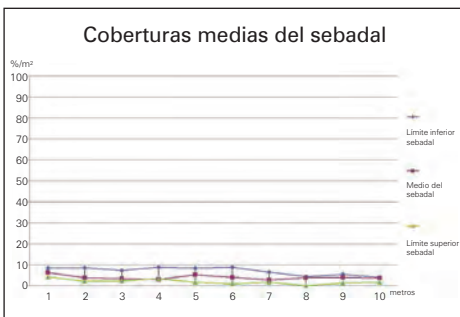
**Fig. 5.-** MDS de la abundancia de peces (n=3) en los límites inferior, medio y superior del sebadal.

El estudio comparativo (MDS) de la comunidad de peces en los muestreos realizados nos indica que dicha comunidad no sigue un patrón común. Se observa como las réplicas realizadas en el límite inferior se agrupan entre sí y lo mismo ocurre en el límite superior del sebadal. Sin embargo, las realizadas en la zona media no sólo no se agrupan entre sí, sino que además se diferencian claramente del resto de las muestras (fig. 5). Podría deducirse que existen dos comunidades diferenciadas con un proceso de transición entre ellas, pero el número de réplicas no parece suficiente para definir claramente la estructura comunitaria.

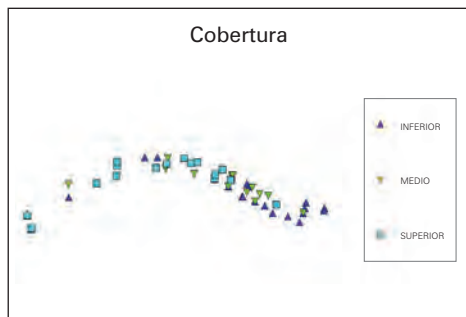
En relación con la flora existente en el sebadal, se identificaron 15 algas y 2 fanerógamas.

La cobertura media de *C. nodosa* en los límites inferior, medio y superior de la pradera fue inferior al 10%/m<sup>2</sup>, llegando incluso en la zona inferior a valores que no superan el 5%/m<sup>2</sup> (fig.6). Los porcentajes de recubrimiento más elevados (20%/m<sup>2</sup>) se dieron en los transectos del límite inferior de la pradera.

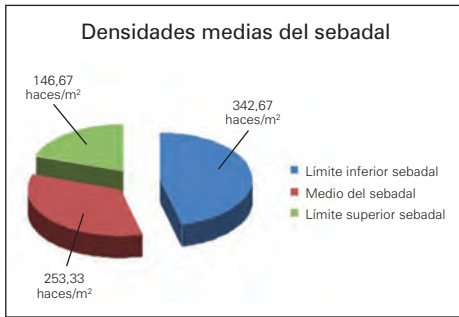
El análisis estadístico (MDS) de la cobertura/m<sup>2</sup> en las tres zonas estudiadas nos muestra, aun cuando algunos datos se alejan del patrón, una cierta similaridad entre los datos analizados (fig. 7).



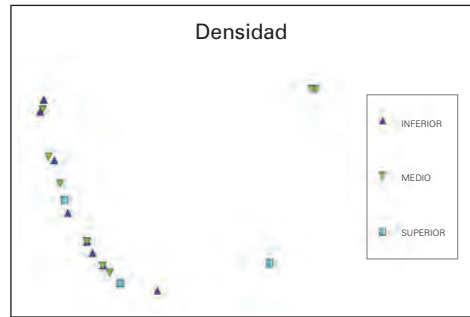
**Fig. 6.-** Coberturas medias en las zonas inferior, media y superior del sebadal.



**Fig. 7.-** MDS coberturas/m<sup>2</sup> totales (n=3).



**Fig. 8.-** Densidades medias de *C. nodosa* en haces/m<sup>2</sup>.



**Fig. 9.-** MDS de las densidades totales de *C. nodosa* (n=3).

Las densidades medias obtenidas a partir de las réplicas realizadas en las tres zonas de muestreo van decreciendo desde el límite inferior hasta el superior, con valores de 342,67 haces/m<sup>2</sup> en el límite inferior, 253,33 haces/m<sup>2</sup> en la zona intermedia y 146,66 haces/m<sup>2</sup> en el límite superior (fig. 8); siendo la densidad media de todo el seabadal de 247,55 haces/m<sup>2</sup>.

Al ejecutar un MDS de las densidades totales obtenidas de las tres replicas realizadas en cada una de las zonas, nos muestra como algunas de las efectuadas en la zona media y en el límite superior se diferencian claramente del resto de los datos de densidad analizados, siendo ésta la causa del descenso progresivo de los valores de la densidad media desde el límite inferior hasta el superior (fig. 9).

## CATÁLOGOS

### CATÁLOGO ICTIOLÓGICO

#### Phylum **Chordata**

##### Clase **Chondrichthyes**

##### Orden **Myliobatiformes**

##### **Dasyatidae**

*Taeniura grabata* (E. Geoffroy St. Hilaire, 1817)

##### Clase **Actinopterygii**

##### Orden **Beloniformes**

##### **Belonidae**

*Belone belone* (Linnaeus, 1761)

##### Orden **Pleuronectiformes**

##### **Bothidae**

*Bothus podas* (Delaroche, 1809)

##### Orden **Anguilliformes**

##### **Congridae**

*Heteroconger longissimus* (Günther, 1870)

Orden **Tetraodontiformes****Tetraodontidae***Sphoeroides marmoratus* (Loewe, 1838)*Canthigaster capistrata* (Loewe, 1838)**Monacanthidae***Stephanolepis hispidus* (Linnaeus, 1766)Orden **Aulopiformes****Synodontidae***Synodus synodus* (Linnaeus, 1758)Orden **Syngnathiformes****Aulostomidae***Aulostomus strigosus* (Valenciennes, 1841)Orden **Perciformes****Trachinidae***Trachinus draco* (Linnaeus, 1758)**Sparidae***Spondyliosoma cantharus* (Linnaeus, 1758)*Boops boops* (Linnaeus, 1758)**Scaridae***Sparisoma cretense* (Linnaeus, 1758)**Mullidae***Mullus surmuletus* (Linnaeus, 1758)**Labridae***Xyrichtys novacula* (Linnaeus, 1758)

## CATÁLOGO FLORÍSTICO

División **Magnoliophyta**Clase **Liliopsida**Orden **Alismatales****Hidrocharitaceae***Halophila decipiens* OstenfeldOrden **Zosteriales****Cymodoceaceae***Cymodocea nodosa* (Ucria) AschersonDivisión **Chlorophycota**Orden **Cladophorales****Cladophoraceae***Cladophora pellucida* (Hudson) Kützing**Bryopsidaceae***Bryopsis* sp.**Caulerpaceae***Caulerpa prolifera* (Forsskål) J. V. Lamaouroux*Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Sonder) Verlaque, Huisman et Boudouresque

**Udoteaceae**

*Avrainvilla canariensis* A. Gepp *et E. S. Gepp*

División **Rhodophycota**

Clase **Bangiophycidae**

Orden **Porphyridiales**

**Porphyridiaceae**

*Stylonema alsidii* (Zanardini) K. M. Drew

Clase **Florideophycidae**

Orden **Bonnemaisoniales**

**Bonnemaisoniaceae**

*Asparagopsis taxiformis* (Delile) Trevisan de Saint-León

Orden **Gigartinales**

**Hypneaceae**

*Hypnea spinella* (C. Agardh) Kützing

Orden **Ceramiales**

**Ceramiaceae**

*Anotrichium* sp.

**Delesseriaceae**

*Cottoniella filamentosa* (Howe) Børgesen

*Lophocladia trichocladus* (Mertens *ex* C. Agardh) F. Schmitz

*Polysiphonia* sp.

División **Chromophycota**

Clase **Phaeophyceae**

Orden **Dictyotales**

**Dictyotaceae**

*Dictyopteris* sp.

*Dictyota dichotoma* (Hudson) J. V. Lamouroux

*Lobophora variegata* (J.V.Lamouroux) Womersley *ex* E. C. Oliveira

CONCLUSIONES

El sebadal de La Caleta en la isla de El Hierro es una pradera pequeña, con una superficie aproximada de 4.000 m<sup>2</sup>, una longitud de 150 m y un ancho máximo de 35 m. Su cobertura media es inferior al 10%/m<sup>2</sup> y la densidad media de *C. nodosa* es de 247,55 haces/m<sup>2</sup>. La riqueza vegetal es de 17 especies y su riqueza ictiológica de 15 especies.

AGRADECIMIENTOS

Los autores quieren agradecer a los Drs J.J. Bacallado y A. Brito la lectura crítica y sugerencias realizada en el manuscrito. A Dña. Beatriz Díaz Bello por su ayuda en la corrección del abstract.

## BIBLIOGRAFÍA

- AFONSO CARRILLO, J. & M. C. GIL RODRIGUEZ (1980). *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson (Zannichelliaceae) y las praderas submarinas o “sebadales” en el archipiélago canario. *Vieraea* 8: 365-376.
- AFONSO-CARRILLO, J. & M. SANSON (1999). *Algas, hongos y fanerógamas marinas de las Islas Canarias. Clave analítica*. Materiales Didácticos Universitarios. Biología/2. Servicio de Publicaciones. Universidad de La Laguna. La Laguna. 254 pp.
- BARBERÁ, C., P. SÁNCHEZ-JEREZ & A.A. RAMOS ESPLÁ (2002). Fragmented seagrass habitats on the Mediterranean coast and distribution and abundance of mysid assemblages. *Mar. Biol.* 141: 405-413.
- BARBERÁ, C., F. TUYA, A. BOYRA, SÁNCHEZ-JEREZ, P., BLANCH I. & R. HAROUN (2005). Spatial variation in the structural parameters of *Cymodocea nodosa* seagrass meadows in the Canary Islands: a multiscaled approach. *Botanica Marina* 48: 122-126.
- BOLETÍN OFICIAL DE CANARIAS. (2001). BOCA núm. 112, miércoles 9 de junio de 2010. Ley 4/2010 de, 4 de junio, del Catálogo Canario de Especies Protegidas.
- BORTONE, S.A., J.J. KIMMEL & C.M. BUNDRICK (1989). A comparison of three methods for visually assessing reef fish communities: time and area compensated. *NE Gulf Sci.* 10: 85-96.
- BOSTROM, C. & E. BONSDORFF (2000). Zoobenthic community establishment and habitat complexity – the importance of seagrass shoot-density, morphology and physical disturbance for faunal recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 205: 123-138.
- BRITO, A., P.J. PASCUAL, J. M. FALCÓN, A. SANCHO & G. GONZÁLEZ (2002). *Peces de las Islas Canarias catálogo comentado e ilustrado*. Francisco Lemus Ed., S.L., Santa Cruz de Tenerife.
- CABIOCH, J., J.Y. FLOCH, A. LE TOQUIN, C.F. BOUDOURESQUE, A. MEINESZ & M. VERLAQUE (2007). *Guía de las algas del Atlántico y del Mediterráneo*. Ediciones Omega S.A. España. 272 pp.
- DAWES, C.J. (1998). *Marine Botany* (2<sup>a</sup> Edition). John Willey & Sons, Inc. Canadá. 480 pp.
- FALCÓN, J.M., F.J. MENA, M. MATA, F.M. RODRÍGUEZ & A. BRITO (1993). Resultados preliminares de la Expedición Alegranza-91. Evaluación visual de las poblaciones de peces de fondos rocosos infralitorales de la Isla de Alegranza (Islas Canarias). *Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr.* 11: 215-231.
- GUIDETTI, P. & S. BUSSOTTI (2000). Fish fauna of a mixed meadow composed by the seagrasses *Cymodocea nodosa* and *Zostera noltii* in the Western Mediterranean. *Oceanol. Acta* 23: 759-770.
- GUIRY, M.D. & G.M. GUIRY (2012). *Algaebase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searches on October 2012.
- GIL-RODRÍGUEZ, M.D., M. DEL ARCO, W. WILDPRET DE LA TORRE, C.L. HERNÁNDEZ-GONZÁLEZ & R.J. HAROUN (2007). Biological information and comments on *Halophila decipiens* meadows of the Canary Islands (Hydrocharitaceae, Magnoliophyta). *Vieraea* 35: 77-85.

- HAROUN, R., M.C. GIL-RODRÍGUEZ & W. WILDPRET DE LA TORRE (2003). *Plantas marinas de las Islas Canarias*. Canseco Editores S.L. España. 319 pp.
- HAROUN, R., M.C. GIL-RODRÍGUEZ, J. DÍAZ DE CASTRO & W.F. PRUD' HOMME VAN REINE (2002). A Checklist of the marine plants from the Canary Islands (Central Eastern Atlantic Ocean). *Botanica Marina* (45):139-169.
- KLEIN, J. & M. VERLAQUE (2008). The *Caulerpa racemosa* invasion: A critical review. *Marine Pollution Bulletin* 56 (2): 205-225.
- LITTER, D.S. & M.M. LITTER (2000). *Caribbean Reef Plants*. OffShore Graphics, Inc. Washington. 542 pp.
- MOREIRA-REYES, A., O. MONTERROSO, H. AGUIRRE, A. CRUZ REYES, M.C. GIL-RODRÍGUEZ & J. NÚÑEZ (2003). Diversidad y estructura de *Halophiletum decipientis* en el LIC Sebadales de San Andrés (ES 7020120) Tenerife, Islas Canarias. *Rev. Acad. Canar. Cienc.* 15 (3-4): 143-158.
- MOREIRA-REYES, A., A. CRUZ-REYES, S. LÓPEZ-HIGUERA & M.C. GIL-RODRÍGUEZ (2006). Método no destructivo utilizado en muestreos de comunidades vegetales bentónicas submareales. *Rev. Acad. Canar. Cienc.* 18 (3-4): 21-26.
- MOREIRA-REYES, A. & M.C. GIL-RODRÍGUEZ (2007). Variaciones espaciales y temporales de *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Sonder) Verlaque, Huisman et Boudouresque en Los Cristianos, LIC "Franja marina Teno-Rasca (ES7020017), Tenerife, Canarias. *Rev. Acad. Canar. Cienc.* 19 (3-4): 29-35.
- MOREIRA-REYES, A. & M.C. GIL-RODRÍGUEZ (2008). Variaciones espaciales y temporales de *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* en Los Cristianos e Igueste de San Andrés, Tenerife, islas Canarias. *Vieraea* 36: 91-102.
- OULD-AHMED, N. & A. MEINESZ (2007). First record of the invasive algae *Caulerpa racemosa* (Caulerpales, Chlorofita) on the coast of Algeria. *Cryptogamie, Algology* 28 (3): 303-305
- PAVÓN-SALAS, N., R. BERRERA, A. HERNÁNDEZ-GUERRA & R. HAROUN (2000). Distributional pattern of seagrasses in the Canary Islands (Central-East Atlantic Ocean). *Journal of Coastal Research* 16: 329-335.
- REYES, J. (1993). Estudio de las praderas marinas de *Cymodocea nodosa* (Cymodoceaceae, Magnoliophyta) y su comunidad de epífitos, en el Médano (Tenerife, Islas Canarias). Tesis doctoral. Universidad de La Laguna 424 pp.
- REYES, J., M. SANSÓN & J.A. CARRILLO (1995a). Leaf phenology, growth and production of the seagrass *Cymodocea nodosa* at El Médano (South of Tenerife, Canary Islands). *Botanica Marina* 38: 457-465.
- REYES, J., M. SANSÓN & J.A. CARRILLO (1995b). Distribution and reproductive phenology of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson in the Canary Islands. *Aquat. Bot.* 50: 171-180.
- RUIZ FERNÁNDEZ, J.M., A. RAMOS SEGURA & R. GARCÍA MUÑOZ (2007). *Introducción reciente y expansión del alga tropical invasora Caulerpa racemosa en el litoral de la Región de Murcia*. ANEXO III del Informe anual (2007) de la Red de Seguimiento de *Posidonia oceanica* de la Región de Murcia para el Servicio de Pesca y Acuicultura de la Comunidad Autónoma de la Región de Murcia. 16 pp.

- SÁNCHEZ-JEREZ, P., C. BARBERÁ & A.A. RAMOS ESPLÁ (1999). Comparison of the epifauna spatial distribution in *Posidonia oceanica*, *Cymodocea nodosa* and unvegetated bottoms: importance of meadow edges. *Acta Oecol.* 20: 391-405.
- STREFTARIS, N. & A. ZENETOS (2006). Alien Marine Species in the Mediterranean the 100 “Worst Invasives” and their Impact. *Mediterranean Marine Science* 7(1): 87-118
- VERLAQUE, M., C. DURAND, J.M. HUISMAN, C.F. BOUDOURESQUE & Y. LE PARCO (2003). On the identity and origin of the Mediterranean invasive *Caulerpa racemosa* (Caulerpales, Chlorophyta). *Eur. J. Phycol.* 38: 325-339.
- VERLAQUE, M., J. AFONSO-CARRILLO, M.C. GIL-RODRÍGUEZ, C. DURAND, CH.F BOUDOURESQUE & Y. LE PARCO (2004). Blitzkrieg in a marine invasion: *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Bryopsidales, Chlorophyta) reaches the Canary Islands (north-east Atlantic). *Biological Invasions* 6: 269-281.





VIERAEA	Vol. 41	73-89	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	-------	--	----------------

## **The Macaronesian bird-flowered element as a model system to study the evolution of ornithophilous floral traits**

DARÍO I. OJEDA ALAYÓN

*Department of Forestry & Conservation Sciences, Faculty of Forestry  
University of British Columbia, Room 3035, 2424 Main Mall  
Vancouver, BC Canada V6T 1Z4  
Dario.alayon@gmail.com. Tel: +1 (604) 827 0324*

OJEDA ALAYÓN, D. I. (2013). The Macaronesian bird-flowered element as a model system to study the evolution of ornithophilous floral traits. *VIERAEA* 41: 73-89.

**RESUMEN:** El elemento de flores ornitofilas en la región Macaronésica comprende al menos 16 especies en ocho géneros que han convergido, en cierta medida, a un síndrome de polinización por ornitofilia. Este artículo proporciona una revisión y una actualización sobre la evolución de estas flores ornitofilas. También identifica las áreas donde se requiere más investigación y se describen posibles vías para futuros trabajos dentro de este grupo. Por último, se analizan las características de este elemento con el fin de considerarlas como un sistema modelo para estudiar la evolución de las características florales asociadas con la polinización por aves, así como la aplicación de este conocimiento para su conservación.

**Palabras clave:** *Canarina*, síndrome de polinización ornitófila o por aves, hipótesis *de novo*, *Echium*, *Isoplexis*, *Lotus*, *Navea*, paseriformes generalistas.

**ABSTRACT:** The Macaronesian bird-flowered element comprises at least 16 species from eight genera and they have converged, to a certain degree, to a bird pollination syndrome. This paper provides a review and an update regarding the evolution of the bird-flowered element. It also identifies areas where our knowledge of this group is lacking and describes potential avenues for further research within this group. Finally, the characteristics of this bird-flowered element are discussed in order to consider them as a model system to study the evolution of the floral traits involved in bird pollination, and the application of this knowledge for conservation purposes.

**Keywords:** *Canarina*, bird pollination, *de novo* hypothesis, *Echium*, *Isoplexis*, *Lotus*, *Navea*, opportunistic passerine birds.

## INTRODUCTION

The Macaronesian archipelagoes, like other oceanic islands, offer excellent environments for the study of evolutionary and biogeographic processes (Soja, 1982; Whittaker & Fernández-Palacios, 2007). They are particularly valuable for the study of long distance dispersal, speciation and adaptation, as their ecosystems are in general biologically simpler than their continental counterparts. The Macaronesian region comprises outstanding examples of adaptive radiations and the convergent evolution of several plant traits. One such example of parallel evolution is the repetitive convergence of a set of floral traits (i.e. pollination syndromes or systems), apparently as adaptations to attract opportunistic passerine birds as pollinators in a group of plant species, usually referred to as the “bird-flowered element” (Vogel *et al.*, 1984; Olesen, 1985; Dupont *et al.*, 2004; Valido *et al.*, 2004; Valido & Olesen, 2010). The last decades of research in this geographic region has improved our understanding of the phylogenetic relationships and patterns of colonization of several plant lineages. Further development of analytical tools has allowed estimating the time scale of the divergence of these species, and thus, it has provided a time frame for the splitting of lineages and the evolution of these floral traits. My goal in this paper is to provide a current review of the Macaronesian bird-flowered element and to discuss future avenues of research. In particular, I discuss the use of this plant group as a model system to further our understanding of the evolution of floral traits during pollinator shifts and the application of this knowledge in conservation strategies.

## MATERIALS AND METHODS

In order to review the group and to address my goal, I surveyed the literature concerning phylogenetic relationships, calibration data, morphological studies, and field ecological studies. I also consulted with leading researchers in these fields and this geographic region, and I included their comments and unpublished data. I classified the bird-flowered element according to three criteria: 1) species where there is unequivocal evidence from field studies that support the role of the generalist passerines as effective pollinators, 2) species where there is no such conclusive evidence that support the role of generalist passerines birds as effective pollinators, but some of these bird species have been observed visiting and foraging on these species in their natural range of distribution or in cultivated plants in gardens in the Macaronesian region. These species also have some, but not all, of the traits that indicate a bird pollination syndrome. And finally, 3) species where there is neither supportive evidence of the role of these birds as effective pollinators, neither records of generalist passerines visiting these species. These species, however, display some floral traits that might indicate that passerine birds might act as effective pollinators.

## DISCUSSION

**The bird-flowered element and its evolution**

To date, at least 16 endemic species from eight plant families have been proposed to attract opportunistic passerine birds as pollinators (Table 1 and Fig. 1) (Trujillo, 1992; Valido *et al.* 2004; Valido & Olesen, 2010). This plant group evolved similar floral traits as an adaptation to attract these opportunistic nectar-feeding birds (opportunistic generalist ornithophily). These floral adaptations include copious dilute nectar (mainly composed by hexose), lack of scent, robust long-lived flowers (>10 days in some species), a lack of flower UV reflectance (flower reflectance above 600 nm) (Ollerton *et al.*, 2009; Ojeda *et al.*, 2013) and red/orange colours (Vogel *et al.*, 1984; Olesen, 1985; Dupont *et al.*, 2004; Valido *et al.*, 2004; Valido & Olesen, 2010).

Currently, at least seven passerine species has been reported as effective pollinators or visitors of these plants species: the Canary Island Chiffchaff (*Phylloscopus canariensis*, Phylloscopidae), the Sardinian warbler (*Sylvia melanocephala*), the Spectacled Warbler (*S. conspicillata*), the Blackcap (*S. atricapilla*, Sylviidae), the Canary (*Serinus canarius*, Fringillidae), the Blue tit (*Cyanistes teneriffae*, Paridae), and the Common Chaffinch (*Fringilla coelebs*, Fringillidae) (Olesen & Valido, 2003a; Valido *et al.*, 2004; Rodríguez-Rodríguez & Valido, 2008; Ollerton *et al.*, 2009; Valido & Olesen, 2010). Despite the relatively large number of plant species and bird visitors implicated in this plant-animal interaction, the role of these birds as effective pollinators has been only demonstrated in three species, *Isoplexis canariensis* (Rodríguez-Rodríguez & Valido, 2008), *Canarina canariensis* (Ollerton *et al.*, 2009; Rodríguez-Rodríguez & Valido, 2011), and *Navea phoenicea* (Gonzales & Fuertes, 2011). Other studies have documented bird visits to *Scrophularia calliantha* (Ortega-Olivencia *et al.*, 2012a), *Lotus berthelotii* (Stelzer, 2005; Ollerton *et al.*, 2009), *Isoplexis spectrum* and *Muschia wollastonii* (Olesen & Valido, 2003a), *Isoplexis chalcantha*, *I. isabelliana*, *Echium wildpretii* and *Teucrium heterophyllum* (Valido & Olesen, 2010), but the role of these birds as effective pollinators still remains to be confirmed. In other instances, a potential role of bird as pollinators have been suggested for other species that display some ornithophilous traits, but that currently there is no supportive evidence of visitation yet (Table 1) (Olesen & Valido, 2003a; Valido & Olesen, 2010).

Previous authors have suggested several hypotheses in order to explain the origin and maintenance of these ornithophilous floral traits: (1) “de novo specialist” hypothesis, in which presumably extinct specialist nectarivorous birds on the islands exerted a selective pressure on floral traits, followed by their subsequent maintenance by opportunistic birds after disappearance of the specialists (Vogel *et al.*, 1984; Olesen, 1985), (2) the “relict” hypothesis, which indicates that selection by specialist birds took place on the mainland before the plant taxa reached the islands, after which the specialists were replaced by non-specialized nectarivorous passerines (Valido *et al.*, 2004), and (3) “de novo opportunist” hypothesis, opportunistic birds exerted phenotypic selection on floral traits on the islands (Dupont *et al.*, 2004; Valido *et al.*, 2004). The lack of extant or fossil evidence of specialist birds in the Macaronesian region (Martín & Lorenzo, 2001) does not support the first hypothesis (“de novo specialist”), and the most recent analyses in some of these plant species

support the “de novo opportunist”, in which these floral traits evolved recently in this region from entomophilous ancestors (Escobar García *et al.*, 2009; García-Maroto *et al.*, 2009; Ortega-Olivencia & Catalán, 2009; Olesen *et al.*, 2012; Ojeda, *et al.*, 2012b; Navarro-Pérez *et al.*, 2013).

Several ecological processes on oceanic islands have been suggested to explain the incidence of opportunistic birds visiting flowers for nectar or pollen. These include a low interspecific competition and a high intraspecific competition due to density compensation, a low number of vertebrate species, low predation risk, and a reduced arthropod-food supply. As a consequence, these bird species extend their dietary niche and therefore can become new potential mutualistic agents, a phenomenon rarely observed in the continental counterparts (Olesen, 1988; Olesen & Valido, 2003a, 2004; Valido & Olesen, 2010). A similar phenomenon has also been documented for lizards on oceanic islands (Olesen & Valido, 2003b, 2004; Ortega-Olivencia *et al.*, 2012a; Siverio & Rodríguez-Rodríguez, 2012). Indeed, in the Canary Islands, the most abundant birds are those observed as pollinators as well (Olesen & Valido, 2004). Birds are also considered more reliable pollinators under certain ecological circumstances, such as high altitudes (Van der Pijl & Dodson, 1966), dry environments (Stiles *et al.*, 1978), or during winter months (Kunitake *et al.*, 2004; Ortega-Olivencia *et al.*, 2005) where insects usually have a reduced foraging activity. If the opportunistic passerine bird species exert the necessary selection pressure in these plants species, any advantageous mutation that arises in an entomophilous ancestral population will be selected and fixed. Such shifts in the selection pressure could lead to assortative mating and reproductive isolation, and the adaptive peak can be shifted towards a more efficient pollinator, especially when new niches become available, for instance during volcanic eruptions. Therefore, for some of the Macaronesian bird-flowered species, birds are the most effective pollinators, and are acting as the driving force shaping most of the floral traits.

However, despite the fact that this plant group is referred to as the bird-flowered element, it is becoming evident that insects and even other vertebrates have an additional role in the evolution of the floral traits. There are also differences in pollinator effectiveness even within the species of opportunistic birds, and therefore, their role as drivers of selection of these floral traits (Gonzales & Fuertes, 2011). Thus, the “bird-flowered element” is part of a mosaic of plant-pollinator interactions, where in some species the opportunistic nectar bird feeding species are the main driving force, such as *I. canariensis* (Rodríguez-Rodríguez & Valido, 2008), *N. phoenicea* (Gonzales & Fuertes, 2011), *C. canariensis* (Ollerton *et al.*, 2009; Rodríguez-Rodríguez & Valido, 2011; Olesen *et al.*, 2012) and perhaps *L. berthelotii* (Ollerton *et al.*, 2009), where the selection pressure in the floral traits is exerted mainly by the bird species. In these species a **bird pollination system** can be considered. In others, birds have a minor role as effective pollinators, and are therefore minor players shaping the evolution of these floral traits. In these cases birds might exert, either a complementary or antagonist force in comparison to other functional groups, (e.g. lizards, small bees, etc.) in the evolution of these floral traits. Thus, there are cases of a **mixed vertebrate-insect pollination system**, which involves birds, lizards and insects, such as the case of *S. calliantha* (Ortega-Olivencia *et al.*, 2012a; b; Navarro-Pérez *et al.*, 2013) and *E. wildpretii* (Olesen & Valido, 2004; Valido *et al.*,

2004). There are also cases of a **vertebrate pollination system** (birds and lizards), such as perhaps in *L. maculatus* (Siverio & Rodríguez-Rodríguez, 2012); and finally, in some species there could be a **mixed bird-insect pollination system**, as in the case of *M. wolastoni* (Olesen *et al.*, 2012). All these interactions are based on our current knowledge of the effective pollinators (or visitors in some cases) for each species, and this likely will change, as our knowledge of the efficiency of each pollinator is further determined. Thus, at one end of the mosaic, birds have become the more efficient pollinators and have shaped the evolution of the floral traits in these species. These plant species rely almost exclusively on this pollinator agent and are specialized to this pollinator by excluding inefficient pollinators.

### **Is the Macaronesian bird-flowered element an evolutionary dead end?**

At least seven species from five genera (*Teucrium*, *Lotus*, *Navea*, *Isoplexis*, *Anagyris*) are considered as threatened and have conservation concerns (Martín *et al.*, 2008; Bañares *et al.*, 2011). Their endemic condition, sometimes distributed in specific habitats in these islands, makes them even more susceptible to habitat disturbance and extinction. Additionally, if these species are specialized to attract a particular pollinator (e.g. they are adapted to depend only in one pollinator type), this makes them even more susceptible of disturbance and further extinction. Therefore, if the bird-flowered element has evolved to a specialized pollinator system, they might represent an evolutionary dead end, more susceptible to extinction than species with generalized pollination systems.

Specialized pollinator systems are generally considered more susceptible to disturbance, and in particular, species adapted to attract birds or bats are considered as evolutionary dead-ends, where shifts to other pollination systems are unlikely. A previous study based on the transition from bird-pollinated (usually with red/orange colors) to bee-pollinated species (associated with blue colors) suggests an asymmetric transition of pollinator systems, where reversal are rare and unlikely (Rausher, 2008). Our current knowledge from some plant groups where this has been investigated in detail suggests that transitions from bird pollination to other pollinator systems are rare (Wolfe *et al.*, 2006; Wilson *et al.*, 2007; Tripp & Manos, 2008 and references there in; Ley & Claßen-Bockhoff, 2011; Valente *et al.*, 2012; Van der Niet & Johnson, 2012), with the exception of three documented examples in *Hakea*, *Ruellia* and *Sinningieae*, where reversals to other pollinators agents are more frequent (Perret *et al.*, 2003; Tripp & Manos, 2008; Mast *et al.*, 2012). This directionality in pollinator shifts could be explained by the adjacent genetic constrains, for example the accumulation of deleterious mutations in metabolic pathways (Rausher, 2008), and the more efficient pollen transfer by birds (Thomson & Wilson, 2008), making a pollination system an stable adaptive peak. The lability of floral characters also indicate that specialized pollinator systems are less prone to shift into another pollination systems, thus both the directionality and lability of the floral traits in the bird pollinated system indicates that this syndrome might be an evolutionary dead end (Tripp & Manos 2008 and references there in).

Our current knowledge of the Macaronesian bird-flowered element indicates that most of the species within this group represent derived pollinator systems that evolved relatively recent in these archipelagos (Table 1), and there is no documented case of reversal to other pollination systems in this plant group.

### Future research avenues

There are at least three main areas of research in this group that in my consideration deserves further work:

1) Effective role of each pollinator type. The effective role of each pollinator type has been demonstrated in a very limited number of species in this group and there is a need to further our understanding of the contribution of each pollinator group on the remaining species. Visitation rates or pollinator prediction based on floral morphology it is not enough to determine which pollinator agent is mainly shaping the evolution of the floral traits. This information will improve our understanding of the evolution of the floral traits associated with each pollinator and also aid in the development of better conservation strategies better conservation strategies for the endangered species. Field experiments to determine the role of each pollinator in some of these species, however, has been hampered by the reduced population size, and also the protected status of some of these species, such is the case of *Lotus* (Ojeda & Santos-Guerra, 2011) and *Navea* (Gonzales & Fuertes, 2011).

2) Further characterization of floral traits. The floral traits usually associated in pollination syndromes can be divided into two main groups, those involved in attraction: color, flower size, symmetry and longevity, and scent; and those involved in reward: nectar and pollen. The set of floral traits that has evolved in parallel into an adaptation of bird pollination has been addressed in the bird-flowered element only as a group, and there is not a single plant species in this group where all these floral traits have been fully characterized (Table 2). Therefore, our knowledge of the convergence of these floral traits into a pollination syndrome is based in an incomplete analysis, and it is perhaps biased. Also, there is a lack of knowledge of the transition of these floral traits, as the closely related species have not been fully characterized either. Therefore, an avenue of research in this group is to further characterize these floral traits in both, the bird-flowered element and their closely related species with a different pollination system.

One of the best characterized floral traits in this group is **nectar amount and composition** (Dupont *et al.*, 2004). Based on the species currently analyzed, there is a association between the amount of nectar and its composition with the pollinator type. Bird pollinated species in the Macaronesian region usually produce copious nectar (usually > 10  $\mu$ l) of hexose composition. The transition from its closely, entomophilous ancestors indicate a shift from small amounts of nectar (<1  $\mu$ l) and composed mainly of sucrose (Dupont *et al.*, 2004). It is speculated that generalist passerine birds did not digest sucrose and for insects, nectar that it is mainly composed by hexose is less energetically efficient.

**Flower color** is another floral trait usually applied to determine pollinator types. Red-orange flowers have been usually associated with bird pollination (Rausher, 2008; Cronk & Ojeda, 2008). However, flower color depends on several factors, including the type of pigments (flavonols and anthocyanins) and the epidermal surface. Red-orange flowers depend also of the proportional concentration of the three branches of the anthocyanidin pathway: pelargonidin, cyanidin and delphinidin. To date, only the pigment composition of *Lotus* species has been analyzed in a systematic way. In this group, red-orange bird flowers are composed of mainly derivatives of the cyanidin branch and the transition from their entomophilous ancestors only involved a redirection of pigment production from flavonols to cyanidin derivative pigments (Ojeda *et al.*, 2013). It is not known if a similar composition

of pigments has also evolved in the other red-orange flowers of the bird-flowered element. Evidence from hummingbird pollinated species analyzed so far indicates that in this region, hummingbird pollinated species have converged towards a composition of pelargonidin-based pigments (Scogin, 1988; Rausher, 2008). It will be of particular interest to determine if the Macaronesian bird-flowered element has also converged to a similar set of pigment composition to produce red-orange flowers, specifically adapted to attract opportunistic passerine birds.

A **lack of UV** reflectance has been associated to bird pollinated species and evidence from some Macaronesian species analyzed so far indicate that the reflectance spectrum of flowers in this group is usually above 600 nm (Olesen, 1985; Ollerton *et al.*, 2009; Ojeda *et al.*, 2013). Flowers with this reflectance type are usually associated with bird pollination in other geographic regions (Chittka *et al.*, 1994; Lunau *et al.*, 2011) and are uncolored to insects, as there is a minimal excitation in all three of the hymenopteran receptors (Chittka *et al.*, 1994). Thus, flowers with a reflectance of this type (>600 nm and a lack of UV) will be difficult to discern from the foliage background and bees are less efficient when foraging on this type of flowers (Chittka & Waser, 1997). Evidence from *Lotus* species indicate that the bird pollinated species within this group has shifted the spectrum above 600 nm in comparison with their closely bee-pollinated ancestors (Ollerton *et al.*, 2009; Ojeda *et al.*, 2013). In terms of efficiency, bees will spend more time finding flowers with this type of reflectance (that also lack UV) from the green foliage.

Another floral trait associated with bird pollination is the **lack of scent** (Knudsen *et al.*, 2004; Cronk & Ojeda, 2008). To date, no single species of the bird-flowered element has been analyzed using gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS) or proton-transfer-reaction mass spectrometry (PTR-MS), and all our knowledge supporting the lack of scent in this group is based on descriptions based on the odor human perception. There is also a lack of systematically determine if the transition from entomophilous ancestors required a reduction of volatile production or just a change in the volatiles composition. Examples from other plants species, including orchids (Mant *et al.*, 2005; Peakall *et al.*, 2010), *Clarkia* (Raguso & Pichersky, 1995; Dudareva *et al.*, 1996, 1998) and *Petunia* (Klahre *et al.*, 2011) indicate that differences in the volatile composition affect the type of pollinator attracted. In the particular case of the Macaronesian *Lotus*, the bird pollinated species lack any perceptible scent and some of the entomophilous species in this group (e.g. *L. hillebrandii*) have a strong sweet fragrance easily perceived. Further characterization of this floral trait in the bird-flowered element as a group will enhance our understanding of pollinator specificity.

A less explored floral trait that might be associated with bird pollination is the type of **petal epidermal micromorphology**. Papillose conical cells (or PCS) are broadly distributed in angiosperms and are usually associated with a pollination by insects (Kay *et al.*, 1981; Glover & Martin, 1998). PCS have several functions in plant-pollinators interactions, e.g. providing tactile aid during foraging and also affecting how the flower is visually perceived by pollinators (Dyer *et al.*, 2007; Whitney *et al.*, 2009; Rands *et al.*, 2011; Alcorn *et al.*, 2012). To date, it is not known whether flowers pollinated by birds have a particular epidermal type associated or whether shifts from insect to bird pollination syndromes required modifications of epidermal types. In the tribe Antirrhineae, a correlation in shifts from bee to hummingbird pollination has been reported with transitions from conical to non-conical



cells in dorsal and ventral petals (Landis, 2011). A similar trend has also been reported in the Macaronesian *Lotus*. In this last case, the shift of pollination systems from insects to birds (the four species of the “*Rhyncholotus* group”) is associated with a loss of PCS in the dorsal petal (standard) (Ojeda *et al.*, 2012a). Besides these two studies, there is currently no other systematic analysis regarding this transitions of petal epidermal surface and pollinator type, and the Macaronesian bird-flowered element represents a unique opportunity to further explore this evolutionary trend in comparison with other geographic regions (such as the North American hummingbird pollinated flora) in order to further our understanding of the evolution of this floral trait.

3) The application of new approaches to assess genetic diversity and its application to conservation. Several genetic markers have been used in the Macaronesian flora to assess genetic diversity, and some have been applied in some of the genera of the bird-flowered element, including isoenzymes (Oliva-Tejera *et al.*, 2005; Mora-Vicente *et al.*, 2009), alloenzymes (e.g. Francisco-Ortega *et al.*, 2000), RAPDs (e.g. Bouza *et al.*, 2002; Romeiras *et al.*, 2007; Gonzalez-Perez *et al.*, 2009) and microsatellites (Yang, *et al.*, unpubl.). However, these markers are limited in number and costly to generate. The constant drop of sequencing costs of the next generation sequencing platforms (NGS) has made possible the application of this technology to non-model species (Ekblom & Galindo, 2011). The application of this technology will not only increase the number of molecular marker to assess diversity, but it also has the potential to identify adaptive genes during pollination shifts, for example with transcriptome analysis comparisons (e.g. Ness *et al.*, 2011; Sedeek *et al.*, 2013), that can be further analyzed at the population level to assess not only genetic diversity but genetic variation at genomic regions critical for further adaptation under fluctuations of pollinator availability or climate change.

### **The bird-flowered element as a model system and its future conservation**

To date, our understanding of the evolutionary transitions of the floral traits from bee to bird pollination, as well as their genetic basis, has been developed in a few plants species (*Ipomoea*, *Mimulus*, *Aquilegia*, *Petunia*, *Penstemon*, and *Iochroma* (Bradshaw *et al.*, 1995; Zufall & Rausher, 2004; Galliot *et al.*, 2006; Cronk & Ojeda, 2008; Smith *et al.*, 2008, 2012; Kramer *et al.*, 2010; Des Marais & Rausher, 2010). All these species have evolved the characteristic bird-pollinated traits under the selection pressure of hummingbirds. There is no such body of knowledge in other plants species where these floral traits have evolved under the selective pressure of other birds, such as the case of the sunbirds (Nectariniidae) or honey-eaters (Meliphagidae). The Macaronesian bird-flowered element as a group represents an excellent opportunity to further our understanding of the evolution of the floral traits associated with the bird pollination syndrome due to the following reasons: 1) The group as a whole has converged into a set of floral traits under the selection pressure of a pollinator agent other than hummingbirds, thus allowing the identification of similar trends on both systems, as well as the identification of unique trends within plants species adapted to opportunistic passerines. 2) These traits have evolved in several plant lineages (at least eight families) and these floral traits have evolved repeated times in more than one species in some of these genera, therefore, providing both, wide coverage with several plant families, and at the same time with multiple replicates within each genus. 3) The group have both

species that recently evolved these floral traits (*de novo* opportunist hypothesis) on the island environments, as well as species where the traits are more ancient (relict hypothesis), and they might have evolved previous the colonization of the islands, thus providing opportunities to explore the time of the appearance of these floral traits. This is the particular case of *Canarina* and *Anagyris*, where these floral traits are present both in species on the islands and in mainland Europe and Africa. 4) The group display a mosaic of interactions where birds have a major role as effective pollinators in some species, while in others; birds play a minor role shaping the evolution of the floral traits. Thus, the group has different “stages” of the evolution of floral traits associated with bird pollination. 5) Finally, some of the plant species with these floral traits have amenable features, such fast growing rate, easy to propagate, etc., that can facilitate their implementation as model species to further characterize the genetic basis of these floral traits.

An integrative approach to understand the evolution of the floral traits adapted to attract opportunistic passerines birds, as well as, the application of NGS technologies to link the morphological evolution of these floral traits and their molecular basis will not only enhance our current understanding of pollinators shifts, but also can provide additional tools for assessing diversity and the application of conservation strategies of this unique flora in the Macaronesian region.

## REFERENCES

- ALCORN, K., H. WHITNEY & B. GLOVER (2012). Flower movement increases pollinator preference for flowers with better grip. *Functional Ecology*, 26: 941-947.
- BAÑARES, A., G. BLANCA, J. GÜEMES, J. C. MORENO & S. ORTIZ (2011). *Atlas y Libro Rojo De La Flora Vasculare Amenazada de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- BOUZA, N., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, M. A. GONZÁLEZ-PÉREZ, F. BATISTA & P.A.SOSA (2002). Population structure and genetic diversity of two endangered endemic species of the Canarian laurel forest: *Dorycnium spectabile* (Fabaceae) and *Isoplexis chalcantha* (Scrophulariaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 163: 619-630.
- BRADSHAW, H.D.J., S. M. WILBERT, K. G. OTTO & D.W.SCHEMSKE (1995). Genetic mapping of floral traits associated with reproductive isolation in monkeyflowers (*Mimulus*). *Nature*, 376: 762-765.
- CHITTKA, L., A. SHMIDA, N. TROJE N. & R. MENZEL (1994). Ultraviolet as a component of flower reflections and the color perception of Hymenoptera. *Vision Research*, 34: 1489-1508.
- CHITTKA, L. & N.M.WASER (1997). Why red flowers are not invisible to bees. *Israel Journal of Botany*, 45: 169-183.
- CRONK, C. & I. OJEDA (2008). Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *Journal of Experimental Botany*, 59: 715-727.
- DUDAREVA, N., L. CSEKE, V. M. BLANC & E. PICHERSKY (1996). Evolution of floral scent in *Clarkia*: novel patterns of *S-linool synthase* gene expression in the *C. breweri* flower. *The Plant Cell*, 8: 1137-1148.

- DUDAREVA, N., RAGUSO R.A., WANG J., ROSS J.R. & E.PICHERSKY (1998). Floral scent production in *Clarkia breweri* 1 III . Enzymatic synthesis and emission of benzenoid esters. *Plant Physiology*, 116: 599-604.
- DUPONT, Y.L., D. M. HANSEN, J. T. RASMUSSEN & J.M. OLESEN (2004). Evolutionary changes in nectar sugar composition associated with switches between bird and insect pollination: the Canarian bird-flower element revisited. *Functional Ecology*, 18: 670-676.
- DYER A. G., H. M. WHITNEY, S. E. J. ARNOLD, B. J. GLOVER, B.J. & L. CHITTKA (2007). Mutations perturbing petal cell shape and anthocyanin synthesis influence bumblebee perception of *Antirrhinum majus* flower colour. *Arthropod-Plant Interactions*, 1: 45-55.
- EKBLÖM, R. & J. GALINDO (2011). Applications of next generation sequencing in molecular ecology of non-model organisms. *Heredity*, 107: 1-15.
- ESCOBAR GARCÍA, P., P. SCHÖNSWETTER, J. FUERTES AGUILAR, G. NIETO FELINER & G.M. SCHNEEWEISS (2009). Five molecular markers reveal extensive morphological homoplasy and reticulate evolution in the *Malva* alliance (Malvaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 50: 226-239.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., A. SANTOS-GUERRA, S. H. KIM & D.J. CRAWFORD (2000). Plant genetic diversity in the Canary Islands: a conservation perspective. *American Journal of Botany*, 87: 909-919.
- GALLIOT, C., J. STUURMAN & C. KUHLEMEIER (2006). The genetic dissection of floral pollination syndromes. *Current Opinion in Plant Biology*, 9: 78-82.
- GARCÍA-MAROTO, F., A. MAÑAS-FERNÁNDEZ, J. A. GARRIDO-CÁRDENAS J. D. L. ALONSO, J. L. GUIL-GUERRERO, B. GUZMÁN & P. VARGAS (2009). *Delta6-desaturase* sequence evidence for explosive Pliocene radiations within the adaptive radiation of Macaronesian *Echium* (Boraginaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52: 563-574.
- GLOVER, B.J. & C. MARTÍN (1998). The role of petal shape cell and pigmentation in pollination success in *Antirrhinum majus*. *Heredity*, 80: 778-784.
- GONZALES, A. & J. FUERTES (2011). Ecología y evolución de las plantas ornitofilas de la Macaronesia. *El Indiferente*, 21: 64-75.
- GONZÁLEZ-PÉREZ M.A., P. A. SOSA & F.J. BATISTA (2009). Genetic variation and conservation of the endangered endemic *Anagyris latifolia* Brouss. ex Willd. (Leguminosae) from the Canary Islands. *Plant Systematics and Evolution*, 279: 59-68.
- KAY, Q.O.N., H. S. DAOUD & C.H. STIRTON (1981). Pigment distribution, light reflection and cell structure in petals. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 83: 57-84.
- KLAHRE, U., A. GURBA, K. HERMANN, M. SAXENHOFER, E. BOSSOLINI, P. M. GUERIN & C. KUHLEMEIER (2011). Pollinator choice in *Petunia* depends on two major genetic loci for floral scent production. *Current Biology*, 21: 730-739.
- KNUDSEN, J.T., L. TOLLSTEN, I. GROTH, G. BERGSTRÖM & R.A. RAGUSO (2004). Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in hummingbird-pollinated taxa. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 146: 191-199.
- KRAMER, E.M. & S.A. HODGES (2010). *Aquilegia* as a model system for the evolution and ecology of petals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365: 477-490.

- KUNITAKE, Y.K., M. HASEGAWA, T. MYAYASHITA & H. HIGUCHI (2004). Role of seasonally specialist bird *Zosterops japonica* on pollen transfer and reproductive success of *Camellia japonica* in a temperate area. *Plant Species Biology*, 19: 197-201.
- LANDIS, J.B. (2011). Pollinator attractors: petaloidy and petal epidermal cell shape in close relatives of snapdragon. University of Kansas.
- LEY A.C. & R. CLABEN-BOCKHOFF (2011). Evolution in African Marantaceae-evidence from phylogenetic, ecological and morphological studies. *Systematic Botany*, 36: 277-290.
- LUNAU, K., S. PAPIOREK, T. ELTZ & M. SAZIMA (2011). Avoidance of achromatic colours by bees provides a private niche for hummingbirds. *The Journal of Experimental Biology*, 214: 1607-1612.
- MANT, J., R. PEAKALL & F.P. SCHIESTL (2005). Does selection on floral odor promote differentiation among populations and species of the sexually deceptive orchid genus *Ophrys*? *Evolution*, 59: 1449-1463.
- DES MARAIS, D.L. & M.D. RAUSHER (2010). Parallel evolution at multiple levels in the origin of hummingbird pollinated flowers in *Ipomoea*. *Evolution*, 64: 2044-54.
- MARTÍN, J.L., M. ARECHAVALETA, P. A. BORGES & B. FARIA (2008). *Top 100. Las 100 especies amenazadas prioritarias de gestión en la región europea biogeográfica de la Macaronesia*. . Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias., Gran Canaria.
- MARTÍN, A. & J.A. LORENZO (2001). *Aves del archipiélago Canario*. Francisco Lemus, La Laguna, Spain.
- MAST, A.R., E. F. MILTON, E. H. JONES, R. M. BARKER, W. R. BARKER & P.H. WESTON (2012). Time-calibrated phylogeny of the woody Australian genus *Hakea* (Proteaceae) supports multiple origins of insect-pollination among bird-pollinated ancestors. *American Journal of Botany*, 99: 472-487.
- MORA-VICENTE, S., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, J. M. PÉREZ DE PAZ, R. FEBLES-HERNÁNDEZ & J.E. MALO (2009). Isozyme diversity in some Canarian woody endemisms of the genus *Echium* L. (Boraginaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 279: 139-149.
- NAVARRO-PÉREZ, M.L., J. LÓPEZ, M. FERNÁNDEZ-MAZUECOS, T. RODRÍGUEZ-RIAÑO, P. VARGAS & A. ORTEGA-OLIVENCIAA (2013). The role of birds and insects in pollination shifts of *Scrophularia* (Scrophulariaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* (ahead of print).
- NESS, R.W., M. SIOL & S.C. BARRETT (2011). De novo sequence assembly and characterization of the floral transcriptome in cross- and self-fertilizing plants. *BMC Genomics*, 12: 298.
- VAN DER NIET, T. & S.D. JOHNSON (2012). Phylogenetic evidence for pollinator-driven diversification of angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution*, 27: 353-361.
- OJEDA, I. & A. SANTOS-GUERRA (2011). The intersection of conservation and horticulture: bird-pollinated *Lotus* species from the Canary Islands (Leguminosae). *Biodiversity and Conservation*, 20: 3501-3516.
- OJEDA, I., A. SANTOS-GUERRA, J. CAUJAPÉ-CASTELLS, R. JAÉN-MOLINA, A. MARRERO & Q.C.B. CRONK (2012a). Comparative micromorphology of petals in

- Macaronesian *Lotus* (Leguminosae) reveals a loss of papillose conical cells during the evolution of bird pollination. *International Journal of Plant Sciences*, 173: 365-374.
- OJEDA, I., A. SANTOS-GUERRA, R. JAÉN-MOLINA, J. CAUJAPÉ-CASTELLS & Q.C.B. CRONK (2012b). The origin of bird pollination in Macaronesian *Lotus* (Loteae, Leguminosae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62: 306-18.
- OJEDA, D.I., A. SANTOS-GUERRA, F. OLIVA-TEJERA, A. VALIDO, X. XUE, A. MARRERO, J. CAUJAPÉ-CASTELLS & Q.C.B. CRONK (2013). Bird-pollinated Macaronesian *Lotus* (Leguminosae) evolved within a group of entomophilous ancestors with post-anthesis flower colour change. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 15: 193-204.
- OLESEN, J.M. (1985). The Macaronesian bird flower element and its relation to bird and bee opportunistic. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 91: 395-414.
- OLESEN, J.M. (1988). Floral biology of the Canarian *Echium wildpretii*: bird-flower or a water resource to desert bees? *Acta Botanica Neerlandica*, 37: 509-513.
- OLESEN, J.M., M. ALARCON, B. K. EHLERS, J. J. ALDASORO & C. ROQUET (2012). Pollination, biogeography and phylogeny of oceanic island bellflowers (Campanulaceae). *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 14: 169-182.
- OLESEN, J. M. & A.VALIDO (2003a). Bird pollination in Madeira Island. *Ardeola*, 50: 67-69.
- OLESEN, J.M. & A. VALIDO (2003b). Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trend in Ecology and Evolution*, 18: 177-181.
- OLESEN, J.M. & A. VALIDO (2004). Lizards and birds as generalized pollnators and seed dispersers of island plants. In: *Ecologia insular* (eds Fernandez-Palacios J.M., Morici C.), pp. 229-249. Asociacion Espanola de ecologia terrestre (AEET)-Cabildo Insular de La Palma.
- OLIVA-TEJERA, F., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, J. NARANJO-SUÁREZ J. J. NAVARRO-DÉNIZ, J. R. ACEBES-GINOVÉS & D. BRAMWELL (2005). Population genetic differentiation in taxa of *Lotus* (Fabaceae: Loteae) endemic to the Gran Canaria pine forest. *Heredity*, 94: 199-206.
- OLLERTON, J., L. CRANMER, R. J. STELZER, S. SULLIVAN & L. CHITTKA (2009). Bird pollination of Canary Island endemic plants. *Naturwissenschaften*, 96: 221-232.
- ORTEGA-OLIVENCIA, A. & P. CATALÁN (2009). Systematics and evolutionary history of the circum-Mediterranean genus *Anagyris* L. (Fabaceae) based on morphological and molecular data. *Taxon*, 58: 1290-1306.
- ORTEGA-OLIVENCIA, A., T. RODRÍGUEZ-RIAÑO, J. L. PÉREZ-BOTE, J. LÓPEZ, C. MAYO, F. J. VALTUEÑA & M. NAVARRO-PÉREZ (2012a). Insects, birds and lizards as pollinators of the largest-flowered *Scrophularia* of Europe and Macaronesia. *Annals of Botany*, 109: 153-167.
- ORTEGA-OLIVENCIA, A., T. RODRÍGUEZ-RIAÑO, J. L. PÉREZ-BOTE, J. LÓPEZ C. MAYO, F. J. VALTUEÑA & M.L. NAVARRO-PÉREZ (2012b). Aves y lagartos como polinizadores de las flores de *Scrophularia*. *Quercus*, 316: 38-44.
- ORTEGA-OLIVENCIA, A., T. RODRIGUEZ-RIANO T, F. J. VALTUENA, J. LOPEZ & J.A. DEVESA (2005). First confirmation of a native bird-pollinated plant in Europe. *Oikos*, 110: 578-590.

- PEAKALL, R., D. EBERT, J. POLDY, R. BARROW, W. FRANKE, C. C. BOWER & F.P. SCHIESTL (2010). Pollinator specificity, floral odour chemistry and the phylogeny of Australian sexually deceptive *Chiloglottis* orchids: implications for pollinator-driven speciation. *The New phytologist*, 188: 437-50.
- PERRET, M., A. CHAUTEEMS, R. SPICHIGER, G. KITE & V. SAVOLAINEN (2003). Systematics and evolution of tribe Sinningieae (Gesneriaceae): evidence from phylogenetic analyses of six plastid DNA regions and nuclear ncpGS. *American Journal of Botany*, 90: 445-460.
- VAN DER PIJL, L. & C.H. DODSON (1966). *Orchid flowers, their pollinators and evolution*. University of Miami Press, Coral Gables.
- RAGUSO, R.A. & E.PICHERSKY (1995). Floral volatiles from *Clarkia breweri* and *C. concinna* (Onagraceae): recent evolution of floral scent and moth pollination. *Plant Systematics and Evolution*, 194: 55-67.
- RANDS, S., B. J. GLOVER & H. WHITNEY (2011). Floral epidermal structure and flower orientation: getting to grips with awkward flowers. *Arthropod Plant Interactions*, 5: 279-285.
- RAUSHER, M.D. (2008). Evolutionary transitions in flower color. *International Journal of Plant Sciences*, 169: 7-21.
- RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ, M. C. & A.VALIDO (2008). Opportunistic nectar-feeding birds are effective pollinators of bird-flowers from Canary Islands: experimental evidence from *Isoplexis canariensis* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*, 95: 1408-1415.
- RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ, M.C. & A.VALIDO (2011). Consequences of plant-pollinator and floral-herbivore interactions on the reproductive success of the Canary Islands endemic *Canarina canariensis* (Campanulaceae). *American Journal of Botany*, 98: 1465-1474.
- ROMEIRAS, M.M., H. C. COTRIM, M. C. DUARTE & M.S. PAIS (2007). Genetic diversity of three endangered species of *Echium* L. (Boraginaceae) endemic to Cape Verde Islands. *Biodiversity & Conservation*, 16: 547-566.
- SCOGIN R. (1988). Floral anthocyanidins of bird-visited flowers. *Botanical Gazette*, 149: 437-442.
- SEDEEK, K.E.M., W. QI, M. A. SCHAUER, A. K. GUPTA, L. POVEDA, X. SHUQING, Z. J. LIU, U. GROSSNIKLUS, F. P. SCHIEST & P.M. SCHLUTER (2013). Transcriptome and proteome data reveal candidate genes for pollinator attraction in sexually deceptive orchids. *PLoS ONE*, 8: e64621.
- SIVERIO, F. & M.C. RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ (2012). *Gallotia galloti* (Canary Lizard). Nectarivory. *Herpetological Review*, 43: 333-334.
- SMITH, S.D., C. ANÉ & D. BAUM (2008). The role of pollinator shifts in the floral diversification of *Iochroma* (Solanaceae). *Evolution; international journal of organic evolution*, 62: 793-806.
- SMITH, S.D., S. WANG & M.D.RAUSHER (2012). Functional evolution of an anthocyanin pathway enzyme during a flower color transition. *Molecular Biology and Evolution*, 30: 602-612.

- SOJA, C.M. (1982). Potential contributions of ancient oceanic islands to evolutionary theory. *The Journal of Geology*, 100: 125-134.
- STELZER, R. (2005). Sammelstrategien bei Hummeln ein Vergleich zwischen Insel- und Festlandpopulationen Ralph Stelzer Inhaltsverzeichnis. Universität Würzburg, Würzburg.
- STILES, F.G., U. D. C.RICA & C. RICA (1978). Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *American Zoologist*, 18: 715-727.
- THOMSON, J.D. & P.WILSON (2008). Explaining evolutionary shifts between bee and hummingbird pollination: convergence, divergence, and directionality. *International Journal of Plant Sciences*, 169: 23-38.
- TRIPP, E.A. & P.S. MANOS (2008). Is floral specialization an evolutionary dead-end? Pollination system transitions in *Ruellia* (Acanthaceae). *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 62: 1712-1737.
- TRUJILLO, O. (1992). *Los Silvidos en Gran Canaria. Contribución al estudio de la avifauna canaria*. Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria., Las Palmas de Gran Canaria.
- VALENTE, LM., J. C. MANNING, P. GOLDBLATT & P. VARGAS (2012). Did pollination shifts drive diversification in southern african gladiolus? Evaluating the model of pollinator-driven speciation. *The American naturalist*, 180: 83-98.
- VALIDO, A., Y. L. DUPONT & J.M. OLESEN (2004). Bird-flower interactions in the Macaronesian islands. *Journal of Biogeography*, 31: 1945-1953.
- VALIDO, A. & J.M. OLESEN (2010). Pollination on islands: examples from the Macaronesian archipelagos. In: *Terrestrial arthropods of Macaronesia. Biodiversity, ecology and evolution* (eds Serrano A.R.M., Borges P.A.V., Boieiro M., Oromí P.), pp. 249-283. Sociedade Portuguesa de Entomologia, Lisboa.
- VOGEL, S., C. WESTERKAMP, B. THIEL & K. GESSNER (1984). Ornithophilie auf den Canarischen Inseln. *Plant Systematics and Evolution*, 146: 225-248.
- WHITNEY, H.M., L. CHITKA, T. J. A. M. BRUCE & B.J.GLOVER (2009). Conical epidermal cells allow bees to grip flowers and increase foraging efficiency. *Current Biology*, 19: 948-953.
- WHITTAKER, R.J. & J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS (2007). *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. Oxford University Press, Oxford.
- WILSON, P., A. D. WOLFE, W. S. ARMBRUSTER & J.D. THOMSON (2007). Constrained lability in floral evolution: counting convergent origins of hummingbird pollination in *Penstemon* and *Keckiella*. *New Phytologist*, 176: 883-890.
- WOLFE, A.D., C. P. RANDLE, S. L. DATWYLER, J. J. MORAWETZ, N. ARGUEDAS & J. DÍAZ (2006). Phylogeny, taxonomic affinities, and biogeography of *Penstemon* (Plantaginaceae) based on ITS and cpDNA sequence data. *American journal of Botany*, 93: 1699-713.
- YANG, J.Y., D. I. OJEDA D, A. SANTOS-GUERRA, R. JAÉN-MOLINA, J. CAUJAPÉ-CASTELLS & Q.C.B. CRONK (Unpublished data). Population genetic structure and conservation priorities between two species groups of Macaronesian *Lotus* with contrasting pollination syndromes and patterns of distribution.
- ZUFALL, R.A. & M.D. RAUSHER (2004). Genetic changes associated with floral adaptation restrict future evolutionary potential. *Nature*, 428: 847-850.

**Table 1.-** Species considered as members of the Macaronesian bird-flowered element.

Species	Distribution	Origin	Date (Mya)	Reference
<b>CAMPANULEAE</b>				
<sup>a</sup> <i>Canarina canariensis</i> (L.) Vatke	Canary Islands	Relict	8.3	Olesen <i>et al.</i> , 2012
<sup>b</sup> <i>Musschia wollastonii</i> Lowe	Madeira	Island <i>de novo</i>	2.0	
<b>CRASSULACEAE</b>				
<sup>b</sup> <i>Aeonium arboreum</i> (L.) Webb & Berthel.	Canary Islands	?	?	Valido <i>et al.</i> , 2004
<b>PLANTAGINACEAE</b>				
<sup>a</sup> <i>Isoplexis canariensis</i> (L.) J. W. Loudon	Canary Islands	Island <i>de novo</i>	?	Rodríguez-Rodríguez & Valido, 2008
<sup>b</sup> <i>Isoplexis chalcantha</i> Svent. & O'Shan.	Canary Islands	Island <i>de novo</i>	?	
<sup>b</sup> <i>Isoplexis isabelliana</i> (Webb & Berthel.) Masf.	Canary Islands	Island <i>de novo</i>	?	Olesen & Valido, 2003
<sup>b</sup> <i>Isoplexis spectrum</i> (L. f.) Steud.	Madeira	Island <i>de novo</i>	?	
<b>SCROPHULARIACEAE</b>				
<sup>b</sup> <i>Scrophularia calliantha</i> Webb & Berthel.	Gran Canaria	Island <i>de novo</i>	1.5	Navarro-Pérez <i>et al.</i> , 2013
<b>BORAGINACEAE</b>				
<sup>b</sup> <i>E. wildpretii</i> ssp. <i>wildpretii</i> Pearson ex Hook fil. Red	Tenerife	Island <i>de novo</i>	1.2	García-Maroto <i>et al.</i> , 2009
<sup>b</sup> <i>Echium decaisnei</i> Webb & Berthel.	Gran Canaria	Island <i>de novo</i>	1.2	
<sup>b</sup> <i>Echium virescens</i> DC.	Tenerife	Island <i>de novo</i>	1.2	
<sup>b</sup> <i>Echium simplex</i> DC.	Tenerife	Island <i>de novo</i>	1.2	
<b>MALVACEAE</b>				
<sup>a</sup> <i>Navea phoenicea</i> Webb & Berthel.	Tenerife	Relict	?	González & Fuertes, 2011 Escobar-García <i>et al.</i> , 2009
<b>LEGUMINOSAE</b>				
<sup>b</sup> <i>Lotus berthelotii</i> Masf.	Tenerife	Island <i>de novo</i>	1.2	Ojeda <i>et al.</i> , 2012b
<sup>c</sup> <i>Lotus maculatus</i> Breitf.	Tenerife	Island <i>de novo</i>	1.2	
<sup>c</sup> <i>Lotus eremiticus</i> A. Santos	La Palma	Island <i>de novo</i>	1.2	
<sup>c</sup> <i>Lotus pyranthus</i> P. Pérez	La Palma	Island <i>de novo</i>	1.2	
<sup>c</sup> <i>Lotus argyroides</i> R.P. Murray	Madeira	Island <i>de novo</i>	0.5	
<sup>c</sup> <i>Lotus loweanus</i> Webb & Berthel.	Madeira	Island <i>de novo</i>	0.5	
<sup>c</sup> <i>Lotus macranthus</i> (Greene) Greene	Madeira	Island <i>de novo</i>	0.5	
<sup>c</sup> <i>Lotus jacobaeus</i> L.	Cape Verde	Island <i>de novo</i>	0.5	
<sup>c</sup> <i>Lotus purpureus</i> Webb	Cape Verde	Island <i>de novo</i>	1.3	
<sup>c</sup> <i>Anagyris latifolia</i> Brouss. ex Willd.	Gran Canaria, La Gomera, Tenerife and La Palma	Island <i>de novo</i>	1.9	
<sup>c</sup> <i>Vicia costae</i> A. Hansen	Madeira	?	?	Olesen and Valido, 2010
<b>LAMIACEAE</b>				
<sup>c</sup> <i>Teucrium heterophyllum</i> L'Her	Macaronesia	?	?	Valido <i>et al.</i> , 2004
<sup>c</sup> <i>Teucrium betonicum</i>	Madeira	?	?	Valido & Olesen, 2010
<sup>c</sup> <i>Teucrium abutiloides</i> L'Her	Madeira	?	?	
<sup>a</sup> Birds confirmed as effective pollinators, <sup>b</sup> bird visitation records only, <sup>c</sup> birds as potential visitors based on floral traits, but no direct evidence of visitation.				



**Table 2.-** Current knowledge status of the floral traits commonly associated with ornithophily in the bird-flowered element.

Species	Nectar		Flower			
	Amount ( $\mu$ l)	Composition	Reflectance (nm)	Longevity (days)	UV	Scent <sup>+</sup>
<i>Canarina canariensis</i>	53-110	H	> 600	18	N	N
<i>Muschia wollastonii</i>	95-143	H	?	?	?	N
<i>Aeonium arboreum</i>	?	?	?	?	?	?
<i>Isoplexis canariensis</i>	24.8	H	< 600	13	N	Faint
<i>Isoplexis chalcantha</i>	14	H	?	?	?	?
<i>Isoplexis isabelliana</i>	10-20	H	?	?	N	?
<i>Isoplexis spectrum</i>	10-84	?	?	?	?	Faint
<i>Scrophularia calliantha</i>	17.35	H/S	?	?	?	?
<i>E. wildpretii</i> ssp. <i>wildpretii</i>	21	H	< 600	?	Y	N
<i>Echium decaisnei</i>	?	H	?	?	?	?
<i>Echium virescens</i>	?	?	?	?	?	?
<i>Echium simplex</i>	?	?	?	?	?	?
<i>Navea phoenicea</i>	112	H	?	?	?	?
<i>Lotus berthelotii</i>	4-49	H	> 600	>10	N	N
<i>Lotus maculatus</i>	5.4	H	< 600	?	N	N
<i>Lotus eremiticus</i>	14.5	H	> 600	?	N	N
<i>Lotus pyranthus</i>	?	?	< 600	?	Y	N
<i>Lotus argyrodos</i>	?	?	> 600	?	N	N
<i>Lotus loweanus</i>	?	?	> 600	?	N	N
<i>Lotus macranthus</i>	?	?	> 600	?	N	N
<i>Lotus jacobaeus</i>	?	?	> 600	?	N	N
<i>Lotus purpureus</i>	?	?	< 600	?	Y	N
<i>Anagyris latifolia</i>	?	?	?	?	?	?
<i>Vicia costae</i>	?	?	?	?	?	?
<i>Teucrium heterophyllum</i>	?	S	?	?	?	?
<i>Teucrium betonicum</i>	?	?	?	?	?	?
<i>Teucrium abutiloides</i>	?	?	?	?	?	?

H= Hexose, S= sucrose, N= absent, Y= present, ?= unknown, +Perceived by the human olfactory system.



**Figure 1.-** Species of the Macaronesian bird-flowered element, **a**, *Canarina canariensis*, **b**, *Lotus eremiticus*, **c**, *Isoplexis canariensis*, **d**, *Lotus berthelotii*, **e**, *Scrophularia calliantha*, **f**, *Echium wildpretii*, **g**, *Teucrium heterophyllum*, **h**, *Musschia wollastonii*, **i**, *Anagyris latifolia*, Photo credits: a, Josefa Navarro Déniz; c, e, f, and g, Manuel Gil; d, Dario I. Ojeda; b, h and I Felicia Oliva-Tejera.



VIERAEA	Vol. 41	91-113	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	--------	--	----------------

## Sweet Sap from Palms, a Source of Beverages, Alcohol, Vinegar, Syrup, and Sugar

JAVIER FRANCISCO-ORTEGA<sup>1,2</sup> & SCOTT ZONA<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>*Department of Biological Sciences, Florida International University  
Miami, Florida 33199, USA*

<sup>2</sup>*Kushlan Tropical Science Institute, Fairchild Tropical Botanical Garden  
Coral Gables, Miami, Florida 33156, USA*

<sup>3</sup>*Author for correspondence (zonas@fiu.edu)*

FRANCISCO-ORTEGA, J. & S. ZONA (2013). La savia dulce de las palmeras, una fuente de bebidas, alcohol, vinagre, miel y azúcar. *VIERAEA* 41: 91-113.

“For no civilization that is confined to city curbs can  
long appeal to the imagination of each coming generation.  
Some association with plants is necessary.”

David FAIRCHILD (ca. 1933)  
*Through the West Indies for Plants\**

RESUMEN: El uso de las palmeras como fuente de savia dulce es antiguo y amplio en regiones de Africa, Asia y el Nuevo Mundo donde las mismas se cultivan. La savia dulce se consume fresca, procesada como miel o azúcar o fermentada para producir bebidas alcohólicas o vinagre. Se revisa este uso en 40 especies de palmeras y los métodos para extraer su savia. Estos pueden ser destructivos o no destructivos. La explotación no destructiva, como sucede con *Phoenix canariensis*, puede proporcionar un aprovechamiento sostenible para la supervivencia de las palmeras.

Palabras Claves: Botánica económica; etnobotánica, Arnoldo Santos-Guerra; Arecaceae; agricultura tradicional; Macaronesia; islas tropicales; agricultura sostenible.

ABSTRACT: The use of palms as a source of sweet sap is ancient and widespread throughout the palm-growing regions of Africa, Asia and the Americas. Sweet sap is consumed fresh, processed into syrup or sugar, or fermented into alcohol or vinegar. We review 40 species of palms and their tapping

---

\* Unpublished manuscript, courtesy of the Archives of Fairchild Tropical Botanic Garden.

methods, which may be either destructive or nondestructive. Nondestructive exploitation, as with *Phoenix canariensis*, can provide a sustainable harvest for the life of the palm.

Key Words: Economic botany; ethnobotany; Arnaldo Santos-Guerra; Arecaceae; traditional agriculture; Macaronesia; tropical islands; sustainable agriculture.

## INTRODUCTION

The Canary Islands have a rich flora with over 600 species restricted to the archipelago (Reyes Betancort *et al.*, 2008; Francisco-Ortega *et al.*, 2009). Many of these endemic species have been used locally by both the pre-Hispanic and the European-descent populations (Morales Mateos, 2003), mostly as sources of forage (Pérez de Paz *et al.*, 1986; Fernández Galván & Méndez, 1989; Méndez Pérez *et al.*, 1991) and medicines (Pérez de Paz & Hernández Padrón, 1999). Among the Canarian endemic plants, few have reached the economic and ethnobotanical importance of the Canary Island Date Palm, *Phoenix canariensis*. The official plant symbol of the islands, this palm has been the subject of several popular articles that highlight its relevance as part of the Canary Islands identity (Montesinos Barrera, 1979; Oliva Tacoronte, 1985; Santos-Guerra, 1994; Morici, 1998).

Worldwide, this palm is one of the most popular ornamental species for tropical, subtropical, and Mediterranean gardens and landscapes (Zona, 2008), but within the Canary Islands, the palm is also an important food crop. Its sap (locally known as “guarapo”) is extracted and processed into a syrup called “miel de palma” (= literally, “honey from palm”) (Quintero Lima, 1985). The harvesting of sap of this species on La Gomera is one of the most important cases of sustainable use of the native flora. It provides one of to be the best known examples of ethnobotany in the Canaries and is not only an important local farming activity but also a major tourist attraction for visitors. We believe that these sustainable tapping procedures have been relevant for La Gomera to preserve the healthiest and largest palm stands of the archipelago (Morici, 1998). Interestingly, many of these palms can be considered to be in a semi-cultivated status in which sap harvesting has become part of the life-cycle of the species on this island.

The exact origin of the practice of tapping *Phoenix canariensis* for its sugary sap is lost to the fog of history, but the practice is surely ancient. There is archeological evidence showing *P. canariensis* to be one of the most important plants used by the pre-Hispanic population as food [dates, also known with the name of “támaras”, see Wölfel (1965) for a linguistic discussion pertinent to this name], fibre, building material, and ceremonial offerings (Galván Santos, 1980; Rodríguez Rodríguez, 1999; Rodríguez Santana, 2002; Del Arco Aguilar, 1993; Morales Mateos & Rodríguez Rodríguez, 2007; Morales *et al.*, 2011). So far, no archeological remains have been found showing the use of palm sap by the pre-Hispanic inhabitants, but historical accounts paint a picture of a long history of use. Pliny the Elder (AD 23–79), in his *Naturalis Historia*, related an account by King Juba II of Mauretania (*ca.* 25 BC–AD *ca.* 23), who noted that the islands contained ‘palm-groves full of dates ... in addition to this there is a large supply of honey’ (Rackham, 1947, Santana Santana *et al.*,

2002; García García, 2008). Juba's mention of 'honey' may be the earliest mention of the syrup produced from *P. canariensis* (Zona, 2008); however, we cannot rule out that may refer to bee honey, as suggested by Santana Santana *et al.* (2002). Later writings suggested that *P. canariensis* was tapped to produce wine even before the islands were invaded by Europeans in the 15th century (Del Castillo, 1848; Frutuoso, 1964; Morales Padrón, 1978; Hernández, 2000). The earliest of these accounts is from the first quarter of the 16th century (ca. 1500–1525), just a few years after the last island of the archipelago (Tenerife) was annexed to the kingdom of Castilla in 1496 (Morales Padrón, 1978). Between the 18th and 19th centuries, the Canary Island naturalist Viera y Clavijo (1731–1813) also referred to palms from the archipelago as a source of honey and fermentable sap; however, he did not explain any procedures to obtain these products (Viera y Clavijo, 1982). It is worth mentioning that *Phoenix* flowers produce little if any nectar (Uhl & Moore, 1977) and are not regarded as nectar resources for honey production. Therefore we believe that the "honey" mentioned by Viera y Clavijo is the syrup, "miel de palma."

The objective of this study is not to provide a full account of the ethnobotany of "miel de palma" in La Gomera, an extensive and excellent review of which can be found in Quintero Lima (1985), but to draw attention to the diversity of palms used throughout the world as a source of sweet sap. *Phoenix canariensis* is but one of at least forty palms used for sap (see Table 1), and as we shall demonstrate, there are both similarities and differences in the way it is used in comparison to other palms.

## USES OF SAP

The sap tapped from palms comprises an aqueous solution of photosynthates and hydrolyzed starch reserves from the trunk (Dalibard, 1999); the tapping process intercepts the flow of these sugars en route to the inflorescence and/or crown. Sap from palms may contain to 10–20% sugar, depending mostly on the species, time of year, and extraction method (Dalibard, 1999). Once collected, the sap can have any of five uses, depending on local needs (and the availability of alternatives), traditions and markets. Fresh, unfermented sap is boiled down to produce a syrup or molasses (sometimes called honey) or further refined into sugar. Alternatively, sap can be consumed fresh (e.g., "the guarapo" of *P. canariensis*) or lightly fermented (sweet toddy), or it can be fermented into palm wine (also called arak, toddy, or tuba). Palm wine, in turn, can be distilled to produce spirits. Finally, fermented sap can also be used to produce vinegar through fermentation by acetic acid bacteria. In tropical environmental conditions, with the use of non-sterile implements and without refrigeration, fermentation can scarcely be avoided. In order to minimize fermentation, sap is usually collected two or more times per day, and anti-microbial agents are added to the collecting vessel. These agents may be lime or the bark or wood of certain trees and/or crushed dried leaves (Dransfield, 1976b; Theivendirarajah & Jeyaseelan, 1977; de Zoysa, 1992; Siebert, 1999). In addition, vessels are cleaned regularly and sometimes treated with lime or smoke (Theivendirarajah & Jeyaseelan, 1977).

Fresh sap quickly spoils without filtration and refrigeration. Because refrigeration is costly and because maintaining fresh sap at the optimum temperature during transport and

marketing is impractical, fresh sap is essentially a product confined to local markets. Sugar, syrup and vinegar are relatively stable at ambient temperatures and enter local, regional, and sometimes even international markets. A sixth product, a natural source of yeast for leavening bread, is also attributed to fermented palm sap (Brady & McGrath, 2010), but this is a highly local use. The use of fermented palm sap as a source of baker's yeast is seldom documented in ethnobotanical literature, and our review will not discuss this use any further.

The use of palm sap has responded to market forces throughout the world. Sugar cane has supplanted palms as a source of sugar in some parts of the tropics. As cultures change, some palm products fall into disuse. For example, there are historical records of *Phoenix canariensis* sap being processed into wine (see above), but nowadays, its only use is for syrup or as a non-alcoholic fresh drink ("guarapo"). Likewise, *Sabal bermudana*, once tapped for its sugary sap in Bermuda, is no longer exploited (Hodge, 1960), and *Mauritia flexuosa* (synonym: *M. vinifera*) is no longer or only rarely used for beverage and alcohol production (Schomburgk, 1923; Lévi-Strauss, 1952), although it produces a valuable and much used fruit crop in the Amazon Basin (Padoch, 1988). In the latter two cases, alternative sugar and alcohol sources have supplanted palm sap in the local economies.

#### GEOGRAPHIC RANGE OF PALM SAP USE

The use of *Phoenix canariensis* in the Canary Islands is the only instance of palms being tapped for sap in a European country, but Europe has very few native palms. Throughout much of the world, palms are or have been tapped for their sweet sap almost everywhere in which palms grow (Tab. 1). The factors that determine whether palm resources are used for sap include abundance of palms, their productivity as a sap resource, local knowledge and skills, and alternative sugar sources.

In the Americas, several genera have been used for sweet sap since pre-Columbian times. The earliest depiction of an American palm used for wine comes from the Drake Manuscript (Pierpont Morgan Library, 1996). The drawing, which shows a pinnate-leaf palm with leaf-bases retained on the trunk (Fig. 1), may represent either *Acrocomia aculeata* or a species of *Attalea*. The artist has fancifully shown the tapping at the base of the trunk, although the text makes it clear that terminal bud ("heart") was tapped. The full text reads: "Tree from which the Indians draw wine having the taste of perry [fermented pear juice]; they cut the trees nearby giving shade so that the sun can give its warmth more intensively, for the stronger the sun the more wine has the tree. They also pierce said tree to its heart in order to make the wine gush out and even make a big fire to keep away the poisonous beasts." There is no indication of where the practice was observed; it could have been anywhere in the Caribbean Basin from Colombia or Panama to Veracruz (Mexico) and the Antilles, all places visited by Sir Francis Drake during the 16th century (Dudley, 2003). Nevertheless, the illustration makes clear that during this period tapping of palms was practiced in the New World by the Amerindians.

In Chile, the endemic Chilean Palm (*Jubaea chilensis*) was most famously mentioned by none other than Charles Darwin. After visiting Chile on 16 August 1834, Darwin (1845)

wrote of the palms, "They are excessively numerous in some parts of Chile, and valuable on account of a sort of treacle made from the sap." The English common name, Chilean Wine Palm, is a misnomer, as the palm sap is not fermented into wine. Elsewhere in Central and South America, *Acrocomia aculeata* and at least three species of *Attalea* are tapped for sap (for references, see Tab. 1). In the Dominican Republic, both *Pseudophoenix vinifera* and *P. ekmanii* are used for sap. Schomburgk (1923) published observations on the use of *Mauritia flexuosa*, a very widespread palm in South America. A published report (Haynes & McLaughlin, 2000) that three species of *Bactris* (*B. guineensis*, *B. major*, *B. maraja*), two species of *Parajubaea* (*P. cocoides*, *P. torallyi*), and two of *Oenocarpus* (*O. bataua*, *O. distichus*) are exploited for sap appears to be in error or to represent very minor usage (or perhaps, potential use), as we have been unable to locate any primary literature on their use for sugary sap.

Africa and Madagascar are home to several sap-producing palms (see Tab. 1), the best-known of which are the African Oil Palm (*Elaeis guineensis*), better known as a source of edible oil, several species of *Raphia*, including *R. vinifera*, *R. farinifera*, *R. sudanica*, *R. africana* and *R. hookeri*, and the Date Palm (*Phoenix dactylifera*). The Senegal Date (*Phoenix reclinata*) is also used for sap. Another important sap source is the genus *Borassus*, two species of which occur in Africa and are tapped: *Borassus aethiopum* and *B. akeassii*. A fifth genus, *Hyphaene*, is sometimes tapped. Three of its species are known to be used for sap: *H. coriacea*, *H. petersiana*, and *H. thebaica*. In Madagascar, the following species are known to have been used for sap: *Beccariophoenix madagascariensis*, *Borassus madagascariensis*, *Hyphaene coriacea*, *Raphia farinifera*, and *Dypsis nodifera*, although some of these palms are now so rare that they are no longer tapped for sap (Dransfield & Beentje, 1995).

In Asia, Malesia, and the Pacific Islands, the most important sap-producing palms are *Phoenix sylvestris*, the coconut (*Cocos nucifera*), the sugar palm (*Arenga pinnata*), *Caryota urens* and *C. cumingii*, *Corypha utan* and *C. umbraculifera*, *Nypa fruticans*, and *Borassus flabellifer* (see Tab. 1). These species are widely used across a large area from India to Polynesia. These species may owe their broad geographic distribution in part to their utility as sources of sweet sap. Other species of *Arenga* and *Hydriastele microcarpa* are also sometimes used. The Betel-nut Palm (*Areca catechu*) as a source of sweet sap was mentioned by Dalibard (1999), who erroneously attributed the information to Johnson (1988), but no such information was given by Johnson (1988). Likewise, a report (Haynes & McLaughlin, 2000) that *Rhopalostylis sapida* of New Zealand is tapped for sap appears to be erroneous as a review of the economic botany of this island makes no mention of it (Brooker *et al.*, 1989). In Vanuatu, the use of *Calamus vitiensis* (as *C. vanuatuensis*) for sap was mentioned in error (Johnson, 1998); the stems of this lianoid palm are cut for their xylem liquid, which is a reliable and readily obtainable source of drinking water.

Australia, despite having a rich palm flora, has no indigenous palm-tapping culture. Sweet sap from other tree sources was collected by Aboriginal people, along with flower nectar and honey (Isaacs, 1987; Latz, 1995).



## METHODS OF TAPPING

Palms, unlike most trees, typically have unbranched stems. Moreover, as monocotyledons, they have scattered vascular bundles in their stems, rather than the concentric rings of vascular tissue found in other trees. These two aspects of palm morphology impose strict limits on how palms can be tapped for sap. Some palms are clustering and produce multiple stems via basal branching. Species of *Hyphaene* are unusual in that they are clustering and their aerial stems naturally branch dichotomously. In clustering palms, the presence of multiple stems allows for tapping different stems over time. Palm stems are tapped in ways that are either destructive to the stem (and to the individual palm, in the case of single-stemmed palms) or non-destructive.

Most palms produce axillary inflorescences, and a mature palm produces an inflorescence at every leaf axil. Methods of tapping that exploit the inflorescence do no harm to the palm and can be practiced over the life of the palm. A few sugar-producing palms have unusual life histories: they are hapaxanthic, meaning that the stem producing the inflorescence(s) dies after flowering and subsequent fruiting. In the case of clustering, hapaxanthic species, individual stems die, but other stems live and continue to grow. Individuals of solitary-stemmed, hapaxanthic palms die after flowering and fruiting. *Caryota*, *Arenga*, and *Raphia* are hapaxanthic palms with both solitary-stemmed and clustering species. The flowering process in these genera is prolonged, in which many new inflorescences are produced over a period of several months or even years, thus prolonging the tapping life of an individual. In the hapaxanthic genus *Corypha*, which has a solitary stem that produces a single, massive, terminal inflorescence, the palm is truly monocarpic. Tapping the inflorescence will neither hasten nor delay the eventual death of the palm.

**Destructive Tapping of the Stem**

In the Americas, the palms in the genera *Acrocomia*, *Attalea*, and *Pseudophoenix* are tapped in a destructive way. The process is relatively simple: The selected palm is felled by cutting the trunk at or near ground level. The stem is placed horizontally, and the leaves are removed. Using a knife or axe, a person cuts a box-shaped cavity or trough into the bud of the palm just above the apical meristem (Fig. 2). The cavity is cleaned of debris and covered with leaves, plastic, or cloth. Over a period of ca. 24 hrs., the cavity fills with sap, which is scooped out with a ladle or cup. Sap production and collection proceed over many weeks, until the palm stem is exhausted. A similar method was described by Schomburgk (1923) for *Mauritia flexuosa*, with the addition of burning a fire under the length of the trunk in order to hasten sap flow. Workers extract sap from *Pseudophoenix ekmanii*, a relatively small palm, without felling the stem (Fig. 3). A rectangular hollow or trough is cut away, and the flow of sap is collected in a bottle or vessel attached to the stem below the trough. Standing palms occasionally survive such rough treatment, and one can find living trees bearing the scars of sap extraction.

In parts of tropical Africa and Madagascar, *Elaeis guineensis* is destructively harvested for sap. The procedure is much the same as used in the Americas: the palm is felled or left standing, the apical bud is partially scooped out, and the sap is allowed to accumulate (Onuche *et al.*, 2012). A similar method is used to tap *Borassus aethiopicum*, but the

palm is left standing during the procedure. The method involves cutting through the leaf bases, into the terminal bud. A spout (often made of bamboo) is inserted into the cut area, and sap is directed into a vessel affixed to the palm (Sambou *et al.*, 2002). If the incisions are not too deep, the palm may survive, but usually the palm dies after 35–45 days of tapping (Sambou *et al.* 2002). Tuley (1964) described a similar process for *Raphia hookeri* in Nigeria, but with the addition of inserting a small bundle of smoldering kindling into the incision to “stimulate” the flow of sap.

In Chile, the Chilean Palm (*Jubaea chilensis*) has been used for centuries, and vast numbers of the palms have been destroyed in pursuit of its sweet sap (Gonzalez *et al.*, 2009). The palm is uprooted and the stem is placed horizontally. The apex of the crown is removed, cutting down into the terminal bud (Fig 4). Sap flowing off the cut surface is funnelled into collecting vessels for later processing into syrup. An identical method is employed for tapping *Raphia hookeri* in tropical West Africa (Russell, 1963).

Clustering palms, such as *Phoenix reclinata*, *Hyphaene coriacea*, and *H. thebaica*, are exploited for sap in Africa in ways that are destructive to individual stems, but non-destructive to the entire plant. In all cases, single stems are selected, leaves are trimmed or burned, and the stem is tapped while standing or the stem is felled. The apical bud is tapped by boring or cutting into the bud and collecting the sap as it exudes (Blanc-Parmard, 1980) or by decapitating the palm just above the apical meristem and cutting a channel to one side of the stump to direct sap flow into a collection vessel. Sometimes a spout is added, and the cut surface and vessel are protected from the sun and dust with a plaited leaf of *H. coriacea* (Cunningham, 1990). Occasionally, the stem survives this procedure if the daily cuts never progress as deep as the apical meristem.

### Non-Destructive Tapping of the Stem

A skilled tapper can cut into the apex of the stem without destroying the apical meristem. A palm tapped in this way survives the process and can be tapped again. There are two methods of tapping the stem in a non-destructive way: cutting from the top of the palm or cutting from the side of the leaf crown. The former method is has been used for centuries to tap *Phoenix canariensis* in the Canary Islands and *P. dactylifera* in parts of North Africa. The tapper climbs into the crown of the palm and removes the youngest leaves, leaving the older leaves to support the palm. In the Canary Islands, with *P. canariensis*, the apex of the leaf bud is scooped out – taking care not to go too deep and injure the meristem – to form a bowl-shaped hollow at the apex of the stem in which palm sap accumulates (Fig. 5). With *P. dactylifera*, the apical bud is trimmed to a cone-shaped structure, from which the sap exudes and trickles to the base of the cone, collects in a trough cut into the stem, and is directed via a spout into collecting vessels (Barreveld, 1993). In both methods, the sap-exuding surface must be periodically re-cut to encourage adequate flow of sap.

In *Borassus akeassii*, the new leaves in the terminal bud are tapped by boring a hole into the crown. The sap flowing from the bore-hole is collected in a vessel, and the hole is re-drilled daily to ensure sap flow (Yaméogo *et al.*, 2008).

A well-illustrated account of the non-destructive method of tapping *Phoenix sylvestris* was given by Davis (1972). The palm is tapped by exposing the stem on one side of the palm, at or just below the stem’s apical meristem. The face of the wound exudes sap, which

is channelled to a spout at the base of the wound and directed into a collecting vessel. Repeated tapping, on opposite sides of the stem, results in a zigzag pattern of scars on the trunk (Fig. 6).

### Non-Destructive Tapping of the Inflorescence

The male inflorescence of *Borassus flabellifer* is specifically chosen for tapping. An excellent, step-by-step account of the tapping procedure used in Java was given by Dransfield (1976b). The inflorescence is squeezed or bruised for several days prior to the actual tapping. This process is said to encourage sap flow. When the inflorescence is ready, the tapper excises distal portions of the branches, and attaches a collecting vessel. The vessel is emptied twice daily, and the ends of the branches recut to ensure unobstructed sap flow. A very similar process is described for *Arenga pinnata* (Miller, 1964; Siebert, 1999) and *Nypa fruticans* (Davis, 1988; Hamilton & Murphy, 1988).

The process of tapping *Caryota urens* in Sri Lanka was described in detail by de Zoysa (1992). While similar to that of *Borassus* and *Arenga*, the tapping process has some additional steps. The process begins when the palm, a solitary, hapaxanthic species, begins to initiate inflorescences. The inflorescence selected for tapping is subjected to “stimulation” by removing the enclosing bracts and bruising the inflorescence with a stone or the handle of the tapper’s knife. Next, the bruised area is treated with a paste made from ground leaves, slaked lime, lamp black, and others additives, such as salt, mustard, and garlic. The inflorescence is bound along its length with a rope and allowed to rest for 48 hrs, after which time, the tip is sliced off and a vessel attached to collect the flow of sap. Often, a forked branch is attached to the palm to support the inflorescence and collecting vessel.

The tapping of coconut (*Cocos nucifera*) inflorescences is similar to those described above. The process, as practiced in coastal Kenya, was described by Kadere *et al.* (2004). The process begins when the tappers force the emerging inflorescence into a pendant position. This is accomplished by notching the woody bract that surrounds the inflorescence and tying the inflorescence into position with rope. When the inflorescence has reached its full size, the tip is cut off, then the branches, bound together in a bundle, are allowed to exude sap into a collection vessel. The vessel is emptied two or three times a day, and the cut end of the inflorescence is shaved daily to insure unobstructed sap flow. There is no beating or bruising of the inflorescence prior to tapping.

The terminal inflorescences of monocarpic *Corypha* species have been reported as a source of sap in the SE Asia (see Tab. 1). The massive inflorescence must be a tremendous physiological sink for the sugar reserves of the palm, but surprisingly, this genus is not often mentioned as a sap source in the region (Davis, 1988). The use of this genus for sap has received scant attention in the literature.

In parts of Africa, the inflorescences of *Elaeis guineensis* and various species of *Raphia* are tapped for sap (Onuche *et al.*, 2012). The process, at its most basic level, simply involves cutting the inflorescence, sometimes back to the peduncle, and attaching a vessel to collect the exudate (Fig 7).

## SUSTAINABILITY

The tapping of inflorescences of *Cocos nucifera*, *Nypa fruticans*, *Arenga pinnata*, *Borassus flabellifer* and *Caryota urens* is highly sustainable, causing no permanent damage to the palms. Provided that some inflorescences are allowed to mature and produce seeds for population regeneration, there is no reason to believe that palms could not be tapped indefinitely. Likewise, the careful tapping of *Phoenix canariensis* and *P. sylvestris* is remarkable for its sustainability. Indeed, the many tapping scars evident of some very old palms (e.g., Fig. 6) show that tapping can occur throughout the life of the palm, with obvious economic benefits to the tapper.

Destructive harvesting of palms, which are large, long-lived perennials, is known to be unsustainable at current levels of exploitation in some areas (Cunningham, 1990; Mollet *et al.*, 2000), although with stringent limits to the number of individuals cut, along with reforestation programs, some species (e.g., *Jubaea chilensis*) can be sustainably harvested (González *et al.*, 2009). There are, however, areas in sub-Saharan Africa where palm populations are being depleted (Sambou *et al.*, 1992, 2002). The rate of harvesting will likely rise as human populations grow. In Madagascar, *Beccariophoenix madagascariensis* is now so rare near human population centres (Dransfield & Beentje, 1995) that the practice of tapping the palms for sap has all but died out.

There are no apparent physiological or anatomical differences among palms whose stems are tapped versus those whose inflorescence are tapped, so there is no reason why inflorescence-tapping could not be substituted for destructive stem-tapping. In fact, *Elaeis guineensis* is exploited both ways by different communities of tappers in different regions of Africa (Onuche *et al.*, 2012). *Borassus aethiopum* is morphologically very similar to *B. flabellifer*, and yet the former is destructively tapped in western Africa while the latter is sustainably exploited in Asia. These palms illustrate that sustainable practices could, in theory, supplant unsustainable practices through a process of training and outreach to palm tappers.

As demonstrated by the centuries-long use of *Phoenix canariensis* in the Canary Islands, the sustainable and rational use of palms can insure that traditional sources of sustenance and economic benefit last for generations to come.

## ACKNOWLEDGMENTS

This is contribution 254 from the Tropical Biology Program of Florida International University. Our gratitude to I. Francisco-Ortega, J. Morales and A. Rodríguez Rodríguez for providing information pertinent to the pre-Hispanic use of *Phoenix canariensis* in the Canary Islands. Antonio Concepción Pérez helped with the bibliographic searches. Alicia García García gave insights concerning Pliny texts pertinent to the Canary Islands. Nicolás García and Patricio Novoa were instrumental in securing photographs of *Jubaea*. We are grateful to The Pierpont Morgan Library for allowing us to reproduce Figure 1 and to Michael J. Balick, Mohammad Shaheed Hossain Chowdhury, Patricio González and Jan Michael Ihl for permission to reproduce their photographs. An anonymous reviewer provided critical and useful comments to the manuscript. This study is part of a volume of *Vieraea* produced in

homage to Dr. Arnoldo Santos-Guerra, scientific mentor of JFO. This paper is based on a lecture presented at a symposium on palm conservation in Hispaniola, at the Jardín Botánico Nacional de la República Dominicana, May 9, 2013. This symposium was sponsored by the Mohamed Bin Zayed Species Conservation Fund (project number 11252872).

## REFERENCES

- ABRENILLA, C. G., N. R. PABLO, & M. A. POLINAG (1988). Buri plantation: toward a sustainable industry. *Canopy International* 14: 9-11.
- BALICK, M. J. (1990). Production of coyl wine from *Acrocomia mexicana* (Arecaceae) in Honduras. *Economic Botany* 44: 84-93.
- BARREVELD, W. H. (1993). Date palm products. *FAO Agricultural Services Bulletin* 101: 1-262
- BASU, S. K. (1991). India: Palm utilization and conservation. Pp. 13-35. In: D. Johnson (ed.). *Palms for human needs in Asia*. Rotterdam: A. A. Balkema.
- BAYTON, R. P., A. OUÉDRAOGO, & S. GUINKO (2006). The genus *Borassus* (Arecaceae) in West Africa, with a description of a new species from Burkina Faso. *Botanical Journal of the Linnean Society* 150: 419-427
- BERNAL, R., G. GALEANO, N. GARCÍA, I. L. OLIVARES, & C. COCOMÁ (2010). Uses and commercial prospects for the wine palm, *Attalea butyracea*, in Colombia. *Ethnobotany Research and Applications* 8: 255-268.
- BLANC-PAMARD, C. (1980). De l'utilisation de trois espèces de palmiers dans le sud du "V Baoulé" (Côte d'Ivoire). *Cahiers ORSTOM, série Sciences Humaines* 17: 247-255.
- BRADY, M. & V. MCGRATH (2010). Making *tuba* in the Torres Straits Islands. *Journal of Pacific History* 45: 315-330.
- BROOKER, S. G., R. C. CAMBIE & R. C. COOPER (1989). Economic native plants of New Zealand. *Economic Botany* 43: 7-106.
- CHOWDHURY, M. S. H., M. A. HALIM, N. MUHAMMED, F. HAQUE, & M. KOIKE (2008). Traditional utilization of wild date palm (*Phoenix sylvestris*) in rural Bangladesh: an approach to sustainable biodiversity management. *Journal of Forestry Research* 19: 245-251.
- CUNNINGHAM, A. B. (1990). Income, sap yield and effects of sap tapping on palms in south-eastern Africa. *South African Journal of Botany* 56: 137-144.
- DALIBARD, C. (1999). Overall view on the tradition of tapping palm trees and prospects for animal production. *Livestock Research for Rural Development* 11 (1). Retrieved January 9, 2013, from <http://lrrd.cipav.org.co/lrrd11/1/dali111.htm>.
- DARWIN, C. R. (1845). *Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited during the voyage of H.M.S. Beagle round the world, under the command of Capt. Fitz Roy, R.N.* 2nd edition. Corrected with additions. London: John Murray. 519 pp.
- DAVIS, T. A. (1972). Tapping the wild date. *Principes* 16: 12-15.
- DAVIS, T. A. (1988). Uses of semi-wild palms in Indonesia and elsewhere in South and Southeast Asia. *Advances in Economic Botany* 6: 98-118.

- DAVIS, T. A. & D. V. JOHNSON (1987). Current utilization and further development of the palmyra palm (*Borassus flabellifer* L., Arecaceae) in Tamil Nadu state, India. *Economic Botany* 41: 247-266.
- DE ZOYSA, N. (1992). Tapping patterns of the Kitul Palm (*Caryota urens*) in the Sinharaja Area, Sri Lanka. *Principes* 36: 28-33.
- DECARY, R. (1964). Les utilisations des palmiers à Madagascar. *Journal d'Agriculture Tropicale et de Botanique Appliquée* 11: 259-266.
- DEL ARCO AGUILAR, M. DEL C. (1993). *Recursos vegetales en la prehistoria de Canarias*. Santa Cruz de Tenerife: Museo Arqueológico, Cabildo de Tenerife. 134 pp.
- DEL CASTILLO, A. (1848). *Descripción histórica y geográfica de las Islas Canarias*. Santa Cruz de Tenerife: Imprenta Isleña. 376 pp.
- DRANSFIELD, J. (1976a). Palms in the everyday life of West Indonesia. *Principes* 20: 39-47.
- DRANSFIELD, J. (1976b). Palm sugar in East Madura. *Principes* 20: 83-90.
- DRANSFIELD, J. & H. BEENTJE (1995). *The palms of Madagascar*. Kew: Royal Botanic Gardens. 475 pp.
- DUDLEY, W. G. (2003). *Drake. for God, Queen, and plunder*. Washington, DC: Brassey's Inc. 97 pp.
- FERNÁNDEZ GALVÁN, M. & P. MÉNDEZ (1989). La vinagrera (*Rumex lunaria* L.). Forraje para zonas cálidas áridas y semiáridas. *Investigación Agraria. Producción y Protección Vegetales* 4: 87-96.
- FOX, J. J. (1977). *Harvest of the palm: Ecological change in Eastern Indonesia*. Cambridge (Massachusetts): Harvard University Press. 220 pp.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., A. SANTOS-GUERRA, & J. J. BACALLADO (2009). Canary Islands, Biology. Pp. 127-133. In: R. G. Gillespie & D. A. Clague (eds.). *Encyclopedia of islands*. Berkeley: University of California Press.
- FRUTUOSO, G. (1964). Las Islas Canarias (de *Saudades da Terra*). *Fontes Rerum Canariarum. Colección de Textos y Documentos para la Historia de Canarias* 12: 1-194. [Original manuscript from 1590, edited and translated by E. Serra, J Régulo & S. Pestana. La Laguna: Instituto de Estudios Canarios].
- GALVÁN SANTOS, B (1980). El trabajo del junco y la palma entre los canarios prehistóricos. *Revista de Historia* 37: 43-81.
- GARCÍA GARCÍA, A. M. (2008). El informe de Juba II sobre las *Fortunatae Insulae* (Plinio el Viejo, HN, VI, 202-205). *Tabona* 17: 141-164.
- GIFRI, A. & S. A. GABALI (1991). Notes on the distribution of shrubs and trees in Aden (Republic of Yemen). *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 35: 89-95.
- GONZÁLEZ, L. A., R. O. BUSTAMANTE, R. M. NAVARRO C., M. A. HERRERA M., & M. TORAL IBAÑEZ (2009). Ecology and management of the Chilean palm (*Jubaea chilensis*): history, current situation and perspectives. *Palms* 53: 68-74.
- HAMILTON, L. S. & D. H. MURPHY (1988). Use and management of Nipa palm (*Nypa fruticans*, Arecaceae): a review. *Economic Botany* 42: 206-213.
- HAYNES, J. & J. MCLAUGHLIN (2000). *Edible palms and their uses*. UF/Miami-Dade County Extension Fact Sheet MDCE-00-50. Retrieved January 9, 2013, from

- <http://miami-dade.ifas.ufl.edu/old/programs/urbanhort/publications/PDF/EdiblePalms.pdf>
- HERNÁNDEZ, J. (2000). Canarias en el *Liber de Arte Medendi* (1564) de Cristóbal de Vega (1510-1573). *Anuarios de Estudios Atlánticos* 46: 407-415.
- HODGE, W. H. (1960). Bermuda's palmetto. *Principes* 4: 90-100.
- HODGE, W. H. (1963). Toddy collection in Ceylon. *Principes* 7: 70-79.
- ISAACS, J. (1987). *Bush Food*. Willoughby (Australia): Weldon Publishers. 256 pp.
- JAYATISSA, P. M. (1983). Palm sap vinegar. *Vidyodaya Journal of Arts, Science and Letters* 11: 63-68.
- JOHNSON, D. (1972). The carnauba wax palm (*Copernicia prunifera*). IV. Economic uses. *Principes* 16: 128-131.
- JOHNSON, D. (1988). Palms as multipurpose cash and subsistence tree crops. Pp. 222-236. In: D. Withington, K. G. MacDicken, C. B. Sastry & N. R. Adams (eds.). *Multipurpose tree species for small-farm use*. Winrock International Institute for Agricultural Development & International Development Research Centre of Canada.
- JOHNSON, D. (1992). Palm utilization and management in Asia: Examples for the Neotropics. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines* 21: 727-740.
- JOHNSON, D. (1998). *Non-wood forest products 10. Tropical palms*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- KADERE, T. T., R. K. ONIANG'O, P. M. KUTIMA, & S. N. MUHOHO (2004). Traditional tapping and distillation methods of coconut wine (mnazi) as practised in the coastal region of Kenya. *African Journal of Food Agriculture Nutrition and Development* 14(1). Retrieved January 9, 2013, from <http://www.bioline.org.br/abstract?id=nd04007&lang=en>
- KAMALUDDIN, M., T. K. NATH, & M. JASHIMUDDIN (1998). Indigenous practice of Khejur palm (*Phoenix sylvestris*) husbandry in rural Bangladesh. *Journal of Tropical Forest Science* 10: 357-366.
- LATZ, P. K. (1995). *Bushfires and bushtucker: Aboriginal plant use in Central Australia*. Alice Springs: IAD Press. 400 pp.
- LÉVI-STRAUSS, C. (1952). The use of wild plants in tropical South America. *Economic Botany* 6: 252-270.
- MADULID, D. A. (1991). Utilization of Philippine palms. Pp. 245-253. In: D. Johnson (ed.), *Palms for human needs in Asia*. Rotterdam: A. A. Balkema.
- MARTIUS, C. F. P. VON (1824). *Historia naturalis palmarum*, vol 2. Lipsiae: T.O. Weigel. 152 pp.
- MAY, P. H., A. B. ANDERSON, M. J. BALICK, & J. M. F. FRAZÃO (1985). Subsistence benefits from the babassu palm (*Orbignya martiana*). *Economic Botany* 39: 113-129.
- MÉNDEZ, P., M. FERNÁNDEZ GALVÁN, & A. SANTOS-GUERRA (1991). Variedades de *Bituminaria bituminosa* (L.) Stirton (Leguminosae) en el archipiélago canario. *Pastos* 20: 157-166.
- MILLER, R. H. (1964). The versatile sugar palm. *Principes* 8: 115-147.
- MOGEA, J. P. (1991). Indonesia: Palm utilization and conservation. Pp. 37-73. In: D. Johnson (ed.). *Palms for human needs in Asia*. Rotterdam: A. A. Balkema.

- MOLLET, M., F. HERZOG, Y. E. N. BEHI, & Z. FARAH (2000). Sustainable exploitation of *Borassus aethiopum*, *Elaeis guineensis* and *Raphia hookeri* for the extraction of palm wine in Cote d'Ivoire. *Environment, Development and Sustainability* 2: 43-57.
- MONTESINOS BARRERA, J. (1979). La palmera canaria. Aspectos botánicos y culturales. *Aguayro* 111: 17-21.
- MORALES, J., J. F. NAVARRO-MEDEROS, & A. RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ (2011). Plant offerings to the gods: seed remains from a pre-Hispanic sacrificial altar in La Gomera island (Canary Islands, Spain). *Reports in African Archeology* 3: 67-78.
- MORALES MATEOS, J. (2003). *De textos y semillas. Una aproximación etnobotánica a la prehistoria de Canarias*. Las Palmas de Gran Canaria: El Museo Canario. 249 pp.
- MORALES MATEOS, J. & A. C. RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ (2007). El aprovechamiento de la palma (*Phoenix canariensis*) por los primeros habitantes del archipiélago canario: bueno para comer, bueno para trabajar. *El Pajar (II época)* 24: 4-9.
- MORALES PADRÓN, F. (1978). *Canarias. Crónicas de su conquista*. Las Palmas de Gran Canaria: Ayuntamiento de Las Palmas de Gran Canaria & El Museo Canario. 558 pp.
- MORICI, C. (1998). *Phoenix canariensis* in the wild. *Principes* 42: 85-89, 92, 93.
- NAMOFF, S., A. VELOZ, F. JIMÉNEZ, R. A. RODRÍGUEZ-PEÑA, B. PEGUERO, C. LEWIS, J. MOYNIHAN, M. ABDO, M. MAUNDER, E. VON WETTBERG, A. W. MEEROW, M. P. GRIFFITH, & J. FRANCISCO-ORTEGA (2011). Sweet drinks are made of this: Conservation genetics of an endemic palm species from the Dominican Republic. *Journal of Heredity* 102: 1-10.
- OGBAZGHI, W. & E. BEIN (2007). The contribution of non-wood forest products to food security in Gash-Barka. Pp. 29-40. In: B. Ghebru & T. Mehari (eds.). *Innovative agricultural approaches of promoting food security in Eritrea: Trends, challenges and opportunities for growth*. Bern: Geographica Bernensia.
- OLIVA TACORONTE, D. (1985). *La palmera*. Las Palmas de Gran Canarias: Centro de la Cultura Popular Canaria. 37 pp.
- ONUCHE, P., S. A. SHOMKEGH, & T. N. TEE (2012). Palm wine tapping methods among Idoma and Tiv ethnic groups of Benue state, Nigeria: Implications on conservation of palm trees (*Elaeis guineensis*). *Journal of Environmental Issues and Agriculture in Developing Countries* 4: 86-91.
- OTEDOH, M. O. (1982). A revision of the genus *Raphia* Beauv. (Palmae). *Journal of the Nigerian Institute for Oil Palm Research* 6: 145-189.
- PADOCH, C. (1988). Aguaje (*Mauritia flexuosa* L. f.) in the economy of Iquitos, Peru. *Advances in Economic Botany* 6: 214-224.
- PÉREZ DE PAZ, P. L., M. J. DEL ARCO AGUILAR, J. R. ACEBES GINOVÉS & W. WILDPRET DE LA TORRE (1986). *Leguminosas forrajeras de Canarias*. Santa Cruz de Tenerife: Museo Insular de Ciencias Naturales. 157 pp.
- PÉREZ DE PAZ, P. L. & C. E. HERNANDÉZ PADRÓN (1999). *Plantas medicinales o útiles de la flora canaria. Aplicaciones populares*. La Laguna: Francisco Lemus Editor. 386 pp.
- PIERPONT MORGAN LIBRARY. (1996). *Histoire naturelle des Indes: the Drake manuscript in the Pierpont Morgan Library*. Foreword by P. O'Brian; Introduction by V. Klinkenborg; translations by R. Kramer. New York: W.W. Norton & Co. 272 pp.



- QUINTERO LIMA, A. (1985). *Miel y palma*. Santa Cruz de Tenerife: Consejería de Agricultura y Pesca Gobierno Autónomo de Canarias. 67 pp.
- RACKHAM, H. (1947). *Pliny's natural history, vol. II: Books III-VII*. Cambridge: Harvard University Press. 672 pp.
- RANA, P., S. SOHEL, S. ISLAM, S. AKHTER, M. S. CHOWDHURY, M. ALAMGIR, & M. KOIKE (2009). Traditional practice of palm husbandry in the southeastern region of rural Bangladesh: status and potentials. *International Journal of Biodiversity Science and Management* 5: 155-161.
- RASCO, E. T., JR. (2010). Biology of nipa palm (*Nypa fruticans* Wurmmb, Arecaceae) and its potential for alcohol production. *Asia Life Sciences* 19: 373-388.
- REYES BETANCORT, J. A., A. SANTOS-GUERRA, I. R. GUMA, C. J. HUMPHRIES & M. A. CARINE (2008). Diversity, rarity and the evolution and conservation of the Canary Islands endemic flora. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 65: 25-45.
- RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ, A. C. (1999). Un ensayo de reconstrucción de la vestimenta de los aborígenes de las Islas Canarias. *El Pajar (II Época)* 5: 93-100.
- RODRÍGUEZ SANTANA, C. G. (2002). El trabajo de las fibras vegetales entre los antiguos canarios. *El Pajar (II Época)* 12: 4-10.
- RUSSELL, T. A. (1963). The *Raphia* palms of West Africa. *Kew Bulletin* 19: 173-196.
- SANTANA SANTANA, A., T. ARCOS PEREIRA, P. ATOCHE PEÑA & J. MARTÍN CULEBRAS (2002). El conocimiento geográfico de la costa noroccidental de África en Plinio: la posición de las Canarias. *Spudasmata* 88: 1-410.
- SANTOS-GUERRA, A. (1994). Distribution of *Phoenix canariensis* in the Canary Islands. *Acta Horticulturae* 360: 71, 72.
- SAMBOU, B., A. GOUDIABY, F. ERVIK, D. DIALLO, & M. C. CAMARA (2002). Palm wine harvesting by the Bassari threatens *Borassus aethiopum* populations in north-western Guinea. *Biodiversity and Conservation* 11: 1149-1161.
- SAMBOU B., J. E. LAWESSON, & A. S. BARFOD (1992). *Borassus aethiopum*, a threatened multiple purpose palm in Senegal. *Principes* 36: 148-155.
- SCHOMBURGK, R. (1923). *Travels in British Guiana during the years 1840-1844*, vol. 2., translated by W. E. Roth. Georgetown (British Guiana): Daily Chronicle Office. 443 pp.
- SIEBERT, S. F. (1999). Where there is no beer: *Arenga pinnata* and Sagueir in Sulawesi, Indonesia. *Palms* 43: 177-181.
- SULLIVAN, S., T. L. KONSTANT, & A. B. CUNNINGHAM (1995). The impact of utilization of palm products on the population structure of the vegetable ivory palm (*Hyphaene petersiana*) in north-central Namibia. *Economic Botany* 49: 357-370.
- SYLVESTER, O., G. AVALOS, & N. CHÁVEZ FERNÁNDEZ (2012). Notes on the ethnobotany of Costa Rica's palms. *Palms* 56: 190-201.
- THEIVENDIRARAJAH, K. & K. JEYASEELAN (1977). An evaluation of the methods employed in the preservation of kitul sap. *Ceylon Journal of Science (Biological Sciences)* 12(2): 150-155.
- TULEY, P. (1964). How to tap a *Raphia* palm. *Nigerian Field* 3: 120-132.
- UHL, N. W. & H. E. MOORE, JR. (1977). Correlations of inflorescence, flower structure, and floral anatomy with pollination in some palms. *Biotropica* 9: 170-190.

- VIERA Y CLAVIJO, J. (1982). *Diccionario de historia natural de las Islas Canarias*. Las Palmas de Gran Canaria: Mancomunidad de Cabildos de Las Palmas. [Original manuscript from late 18<sup>th</sup> – early 19<sup>th</sup> centuries (unknown date), edited by M. Alvar]. 472 pp.
- WÖLFEL, D. J. (1965). *Monumenta linguae Canariae: die kanarischen Sprachdenkmäler. Eine Studie zur Vor- und Frühgeschichte Weissafrikas*. Graz: Akademische Druck- u. Verlagsanstalt. 929 pp.
- YAMÉOGO, J., M. BELEM/OUÉDRAOGO, J. BAYALA, M. BERTIN OUÉDRAOGO, & S. GUINKO (2008). Uses and commercialization of *Borassus akeassii* Bayton, Ouédraogo, Guinko non-wood timber products in South-Western Burkina Faso, West Africa. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement* 12: 47-55.
- ZONA, S. (2002). A revision of *Pseudophoenix*. *Palms* 46: 19-38.
- ZONA, S. (2008). The horticultural history of the Canary Island Date Palm (*Phoenix canariensis*). *Garden History* 36: 301-308.

**Table 1.-** Palms tapped for sweet sap. Product: beverage (unfermented) = Be; alcohol = Al, sugar = Su; syrup = Sy; vinegar = Vi.\*Indicates that the palm is no longer tapped for sap. Palm species names follow the nomenclature of Palmweb [Palmweb (2013). Palmweb: Palms of the World Online. Published on the internet <http://www.palmweb.org>. Accessed on 28 Jan 2013].

SPECIES	LOCALE	PART TAPPED	Tapping non-/destructive	PRODUCT	REFERENCE(S)
<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart.	southern Mexico, Central America	terminal bud	destr.	Al	Balick, 1990; Sylvester <i>et al.</i> , 2012
<i>Arenga pinnata</i> (Wurmb) Merr.	Indonesia, Malaysia, SE Asia, Philippines	inflorescence	nondestr.	Al, Su, Vi	Miller, 1964; Dransfield, 1976a; Siebert, 1999
<i>Arenga tremula</i> (Blanco) Becc.	Philippines	inflorescence	nondestr.	Al	Madulid, 1991
<i>Arenga wightii</i> Griff.	India	inflorescence	nondestr.	Al	Basu, 1991
<i>Attalea butyracea</i> (Mutis ex L.f.) Wess. Boer	Colombia	terminal bud	destr	Al, Vi	Bernal <i>et al.</i> , 2010
<i>Attalea cohune</i> Mart.	Honduras, Mexico	terminal bud	destr.	Al	Balick, 1990
<i>Attalea speciosa</i> Mart.	Brazil	terminal bud	destr.		May <i>et al.</i> , 1985
<i>Beccariophoenix madagascariensis</i> Jum. & H.Perrier*	Madagascar	stem below terminal bud	?	Al	Decary, 1964
<i>Borassus aethiopum</i> Mart.	Tropical Africa	stem below terminal bud	destr.	Al	Sambou <i>et al.</i> , 2002
<i>Borassus akeassii</i> Bayton, Ouédér. & Guinko	West Africa	stem below terminal bud	nondestr.	Al	Bayton <i>et al.</i> , 2006; Yaméogo <i>et al.</i> , 2008
<i>Borassus flabellifer</i> L.	India, SE Asia; Indonesia	inflorescence	nondestr.	Be, Su, Vi	Dransfield, 1976b; Fox, 1977; Jayatissa, 1983; Davis & Johnson, 1987
<i>Borassus madagascariensis</i> (Jum. & H.Perrier) Bojer ex Jum. & H.Perrier	Madagascar	inflorescence	nondestr.	Al	Decary, 1964
<i>Caryota cumingii</i> Lodd. ex Mart.*	Philippines	inflorescence	nondestr.	?	Johnson, 1992
<i>Caryota mitis</i> Lour.*	Philippines	inflorescence	nondestr.	?	Johnson, 1992
<i>Caryota urens</i> L.	Sri Lanka, India	inflorescence	nondestr.	Al, Su, Sy, Vi	de Zoysa, 1992; Basu, 1991
<i>Cocos nucifera</i> L.	SE Asia, Africa	inflorescence	nondestr.	Al, Be, Su, Vi	Hodge, 1963; Jayatissa, 1983; Kadere <i>et al.</i> , 2004
<i>Copernicia prunifera</i> (Mill.) H.E.Moore*	Brazil	?	?	Be, Al	Johnson, 1972
<i>Corypha umbraculifera</i> L.	SE Asia	inflorescence	nondestr.	Be	Fox, 1977
<i>Corypha utan</i> Lam.	Indonesia	inflorescence	nondestr.	Al, Su, Vi	Abrenilla <i>et al.</i> , 1988; Mogeia, 1991
<i>Dypsis nodifera</i> Mart.*	Madagascar	?	?	Al	Decary, 1964

SPECIES	LOCALE	PART TAPPED	Tapping non-/destructive	PRODUCT	REFERENCE(S)
<i>Elaeis guineensis</i> Jacq.	Ghana, Ivory Coast, Nigeria, Madagascar	terminal bud	destr.	Al	Onuche <i>et al.</i> , 2012
	Nigeria, Senegal, Benin, Ivory Coast	inflorescence	nondestr.	Al	Onuche <i>et al.</i> , 2012
<i>Hydriastele microcarpa</i> (Scheff.) W.J. Baker & Loo	Indonesia	inflorescence	nondestr.	Be	Mogea, 1991
<i>Hyphaene coriacea</i> Gaertn.	Madagascar; SE Africa	terminal bud	destr.	Al	Decary, 1964; Cunningham, 1990
<i>Hyphaene petersiana</i> Klotzsch ex Mart.	Namibia	terminal bud	destr.	Al	Sullivan <i>et al.</i> 1995
<i>Hyphaene thebaica</i> (L.) Mart.	Eritrea, Yemen	?	?	Al, Sy, Vi	Gifri & Gabali, 1991; Ogbazghi & Bein 2007
<i>Jubaea chilensis</i> (Molina) Baill.	Chile	terminal bud	destr.	Sy	González <i>et al.</i> , 2009
<i>Mauritia flexuosa</i> L.f.*	Brazil	terminal bud	destr.	Be, Al	Martius, 1824; Schomburgk, 1923; Lévi-Strauss, 1952
<i>Nypa fruticans</i> Wurm	Bangladesh, Philippines; Indonesia, Papua New Guinea	inflorescence	nondestr.	Al, Su, Vi	Davis, 1988; Hamilton & Murphy, 1988; Rasco, 2010
<i>Phoenix canariensis</i> Chabaud	Canary Islands	terminal bud	nondestr.	Be, Sy	Quintero Lima, 1985
<i>Phoenix dactylifera</i> L.	North Africa	terminal bud	nondestr.	Al, Su	Barrevel, 1993
<i>Phoenix reclinata</i> Jacq.	SE Africa	terminal bud	destr.	Al	Cunningham, 1990
<i>Phoenix sylvestris</i> (L.) Roxb.	India, Bangladesh	stem below terminal bud	nondestr.	Al, Be, Su, Sy	Davis, 1972; Kamaluddin <i>et al.</i> , 1998; Chowdhury <i>et al.</i> , 2008; Rana <i>et al.</i> , 2009
<i>Pseudophoenix ekmanii</i> Burret	Dominican Republic	terminal bud	destr.	Be	Zona, 2002; Namoff <i>et al.</i> , 2011
<i>Pseudophoenix vinifera</i> (Mart.) Becc.	Haiti, Dominican Republic	terminal bud	destr.	Be	Zona, 2002; Namoff <i>et al.</i> , 2011
<i>Raphia africana</i> Otedoh	Nigeria	inflorescence	nondestr.	Al	Otedoh, 1982
<i>Raphia farinifera</i> (Gaertn.) Hyl.	Madagascar		destr.	Al	Decary, 1964
<i>Raphia hookeri</i> G.Mann & H.Wendl.	West Africa	terminal bud	destr.	Al, Vi	Russell, 1963; Tuley, 1964; Jayatissa, 1983
<i>Raphia sudanica</i> A. Chev.	West Africa	stem below terminal bud	destr.	Al	Russell, 1963
<i>Raphia vinifera</i> P. Beauv.	Nigeria	stem below terminal bud	destr.	Al	Russell, 1963
<i>Sabal bermudana</i> L.H. Bailey*	Bermuda	stem below terminal bud	nondestr.	Al?	Hodge, 1960



**Figure 1.-** An illustration of the tapping process from the 16<sup>th</sup> Century Drake Manuscript (Pierpont Morgan Library, 1996). Image courtesy of The Morgan Library, New York.



**Figure 2.-** The tapping process of *Acrocomia aculeata* involves cutting a trough into the terminal bud of a felled palm. The plastic sheet will keep rain and debris out of the trough as it fills with sap. Photograph by Michael J. Balick.



**Figure 3.-** An individual of *Pseudophoenix ekmanii* in the Dominican Republic recently tapped for sap. It is doubtful that this palm will survive. Photograph by Scott Zona.



**Figure 4.-** The stem of *Jubaea chilensis* is laid down, and the crown is removed. The black fabric protects the apical cut and the accumulating sap. Photography by Patricio González.





**Figure 5.-** The apical meristem of *Phoenix canariensis* regrows after tapping on La Gomera, Canary Islands. Powdered sulfur has been applied to the cut surface to protect against fungal growth, and the apex is shaded with fabric (removed for photography). Photograph by Scott Zona.



**Figure 6.-** Repeated tapping of *Phoenix sylvestris* in Bangladesh leaves zigzag scars on the trunks. Photograph by Mohammad Shaheed Hossain Chowdhury.



**Figure 7.-** *Elaeis guineensis* being tapped in Senegal. Photograph by Jan Michael Ihl.

Fecha de recepción: 25 marzo 2013

Fecha de aceptación: 2 julio 2013

VIERAEA	Vol. 41	115-127	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

## The reproductive biology of island plants: the Juan Fernández and Canary Islands

GREGORY J. ANDERSON<sup>1</sup>, DANIEL J. CRAWFORD<sup>2</sup>  
& GABRIEL BERNARDELLO<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Ecology and Evolutionary Biology, Univ. of Connecticut, Storrs, CT USA*

<sup>2</sup>*Ecology and Evolutionary Biology; Biodiversity Institute  
Univ. of Kansas, Lawrence, KS USA*

<sup>3</sup>*Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal  
(CONICET-Universidad Nacional de Córdoba) Córdoba, Argentina*

ANDERSON, G. J., D. J. CRAWFORD & G. BERNARDELLO (2013). La biología reproductiva de las plantas isleñas: Las islas de Juan Fernández y Canarias. *VIERAEA* 41: 115-127.

RESUMEN: El conocimiento de la biología reproductiva es fundamental para entender la colonización exitosa y la posterior evolución de las plantas en archipiélagos oceánicos, para establecer programas de conservación eficaces para la biota de islas y para comprender la evolución de las plantas en general. Esta revisión se centra en la biología reproductiva de plantas de las islas Canarias a través de una comparación con la de las islas chilenas Juan Fernández (islas Robinson Crusoe). Nos centramos en los sistemas reproductivos (i.e., compatibilidad, capacidad de autopolinización) y la polinización. El sistema de reproducción de los progenitores de los linajes de islas se infieren para evaluar la interpretación usual: que los colonizadores exitosos son autocompatibles, por ejemplo, siguen la ‘Ley de Baker’ *versus* la alternativa de un sistema de cruzamiento mixto (autoincompatibilidad “permeada”). Se revisan brevemente los mecanismos que promueven polinización cruzada en especies hermafroditas autocompatibles. Se evalúa si las formas florales actuales reflejan características de polinización de los antepasados colonizadores o si representan selección *in situ* en las islas. El limitado rango de polinizadores disponibles para los nuevos colonizadores de islas, especialmente de archipiélagos más jóvenes, obliga a adaptaciones a nuevos síndromes que no siempre son reflejados en la morfología floral o en néctar. A pesar del amplio interés en las plantas de islas, hay pocos estudios completos sobre sistemas de cruzamiento o biología de la polinización. Así, generalizaciones sobre sistemas de islas pueden dar lugar a malentendidos: como Baker exhortó hace casi medio siglo, más estudios de biología reproductiva de plantas de islas son necesarios. Por otra parte, programas de conservación

no serán eficaces sin conocimiento de la biología reproductiva de las plantas nativas de islas.

Palabras clave: biología reproductiva, islas Canarias, islas Juan Fernández, Santos-Guerra

**ABSTRACT:** Knowledge of reproductive biology is fundamental to understanding successful colonization and subsequent evolution of island plants, to founding effective conservation programs for island biota, and for the insights provided from island studies to understanding the evolution of plants in general. We focus on the reproductive biology of plants of the Canary Islands via a comparison with that of plants from the Chilean Juan Fernández (Robinson Crusoe Islands). We focus on breeding systems (i.e., compatibility, ability to self pollinate) and pollination. The breeding system of the progenitors of island lineages are inferred to assess the usual interpretation: i.e., that successful colonists are self compatible, i.e., following ‘Baker’s Law’ vs. the alternative of a mixed breeding system (‘leaky’ self incompatibility). We briefly review the mechanisms promoting outcrossing in self compatible hermaphroditic species. We assess whether current floral forms reflect pollination features of the colonizing ancestors or whether they represent selection on islands *in situ*. The limited range of pollinators available to new island colonists especially of younger archipelagoes, forces adaptation to new syndromes that are not always reflected in their floral morphology or nectar. Despite the broad interest in island plants, there are few comprehensive studies of either breeding systems or pollination biology. Thus, generalizations about island systems can lead to misunderstandings: as Baker exhorted nearly a half century ago, more studies of island plant reproductive biology are needed. Furthermore, conservation programs will not be effective without a knowledge of reproductive biology of island natives.

Key words: reproductive biology, Canary Islands, Juan Fernández Islands, Santos-Guerra

## INTRODUCTION

Endemic insular floras constitute about 25% of the species of vascular plants occurring on about 5% of the Earth’s land surface (Kreft *et al.*, 2008); and between 5-10% of those endemic species are highly threatened (Caujapé-Castells *et al.*, 2010). We recognize that many factors impact the origin and evolution of island plants; in the present review we focus on reproductive biology. Island natives are excellent subjects for studying the evolution of reproductive systems. Especially interesting and informative is how colonizing ancestors adapt to the insular setting, and meet such challenges as the loss of biotic pollinators and compatible mates. Reproductive biology is critical in the establishment and diversification of sexually reproducing insular lineages, making knowledge of reproductive biology critical in developing effective conservation strategies.

This paper provides a general overview of the reproductive biology of island plants, and focuses on studies needed to address questions about their evolution. We will emphasize the Canary Islands flora, but will make some comparisons with the reproductive biology of native plants of the Juan Fernández Islands. We hope these comparisons will produce hypotheses to consider for islands in general. Our use of reproductive biology will include pollination biology, breeding systems (features promoting selfing or outcrossing), and mating system (level of selfing and outcrossing) (Neal & Anderson, 2005).

## COMPARISONS OF JUAN FERNÁNDEZ AND CANARY ISLANDS

The Canary Islands are an auspicious archipelago for comparisons. Most important are the excellent studies by a wide range of researchers that have yielded a strong foundation. Also, the flora and fauna are relatively diverse and, together with the geology of the islands, are fairly well documented. The Juan Fernández were selected for primary comparisons because we have engaged in extensive evolutionary and ecological studies of the plants for more than two decades.

### Location, age and size

The Juan Fernández is a simple insular system of two major islands at 33° S latitude 670 km W of Santiago, Chile: Masatierra (4 million yrs old [myr] and Masafuera 1-2 myr, and 150 km further W), each about 50 km<sup>2</sup> in area. The present land area of Masatierra is about 10% its original size (Sanders *et al.*, 1987). The highest point is now 950 m but originally was about 3,000 m. The more distant island, Masafuera, bears coastal cliffs of close to 1000 m (and about 400m more to the highest point), it is much more rugged, and also infested with feral goats. Masafuera is not inhabited by permanent human populations. There has been no volcanic activity or massive land slides since the origin of the archipelago. In addition, there are no known submerged stepping stones between these two islands or connecting this archipelago with the continent, a fact important to setting the date for colonization and interpreting the evolution of the constituent flora. The situation is different for the Canary Islands: the seven islands are 75 times larger in area, are 10 times closer to a continent, are 4-5 times older, and have been subjected to volcanic activity (the most recent terrestrial volcanic eruption occurred in 1971 in La Palma) and massive landslides (Carracedo & Day, 2002). Although the Juan Fernández are younger, they may be declining, without any active volcanic eruptions and are actually shrinking.

### Floras

The two islands of the Juan Fernández have a flora of about 155 native species, about 65% endemic. The major source areas are South America (followed by Pantropics, Australia, New Zealand; Bernardello *et al.*, 2006). The largest lineage (i.e., the endemic genus *Dendroseris*: Asteraceae) has only 11 species. About 55 colonizations probably account for the endemic flora. The Canary Islands have a much larger native flora with ca. 600 endemics, which is 45% of the native flora. Major source areas are the Mediterranean Basin

and Africa. The endemics may have originated from 156 colonizations (A. Santos 1998, unpubl.). It is interesting that only 17 introductions have generated 270 endemic species. In contrast to Juan Fernández, 14 lineages in the Canary Islands have 10 or more species.

## Pollination

The pollination of the Juan Fernández is dramatically simple, with wind (nearly 50% of the flora) and hummingbirds playing major roles; there are no native bees (one newly introduced-Anderson *et al.*, 2001b), wasps, flies, butterflies or moths that are regular flower visitors (Bernardello *et al.*, 2001; Anderson, *et al.*, 2001a). The only native biotic pollinators are two hummingbirds, one endemic (i.e., *Sephanoides fernandensis*). The hummingbirds are obviously flower specialists, and visit 14 species (~8% of the flora; 14% of the endemics). There are very few reports of wind pollination in the Canary Islands, but studies of endemics from several wind-pollinated families are lacking. The pattern in the Canary Islands is more typical of other island systems (Hawaii, Galápagos, Bonin) where insect-pollinated colonists remained as insect-pollinated in the archipelago as well (Garcia, 2000; Olesen *et al.*, 2002; Dupont & Skov 2004; reviewed by Crawford *et al.*, 2011), given that appropriate classes of insect pollinators exist on the archipelagos. There have been some shifts to wind, a phenomenon meriting more detailed study.

Hummingbirds on the Juan Fernández have not had to compete with other biotic pollinators for plants. This contrasts with the Canary Islands (and most other archipelagos), where, although a similar number of plants (11) are visited by bird species (six of them), this number constitutes a proportionately small part of the entire flora (> 2% of endemics, > 1% of flora). Importantly, the birds on the Canaries are all passerines (Ollerton *et al.*, 2009), i.e., not nectar-feeding specialists (notably, not from the African Sun Bird flower-specialists - Nectariniidae), and, reciprocally, most of the bird-pollinated plants are not exclusively ornithophilous. Valido *et al.* (2004) conclude that most bird-flower syndromes on the Canary Islands came to the islands already developed – the ‘relict condition’ – and that Macaronesian ornithophilous species sometimes represent survival in their island ‘refugia’ when ancestral forms went extinct in continental areas. González and Furtés (2011) arrive at similar conclusions. The majority (60-70%) of Juan Fernández ornithophilous plants also seem to have been derived from bird-pollinated colonists (Bernardello *et al.*, 2001). The higher proportion of ornithophily on the Juan Fernández probably represents exploitation of an open niche for hummingbirds; they did not have to compete with the full panoply of insect pollinators (see below).

Pollination by the other biotic groups typical of continental floras is much more common on the Canary than on the Juan Fernández Islands. For instance, it is estimated that the 125 Canary Islands bee species visit many plants, exemplified by the at least 88 Canary Islands endemics pollinated by the ubiquitous endemic *Bombus* (Olesen *et al.*, 2002). These authors also show that plants in three different floristic zones range from moderate specialists to generalists. Even so, the Canary Islands pollinator fauna is much less rich than the continent.

Immigrants to islands are few, highly selected/ filtered by distance, dispersal capabilities, and adaptations for establishment. Furthermore, their survival depends on dealing with what is available on the islands. This is manifest in two very different ways. First, the

immigrants that arrive early in the history of an archipelago, where habitats may be wide open with little or no biotic competition for niches, likely encounter little or no competition (Silvertown, 2004; Silvertown *et al.*, 2005). As a result, there are impressive morphological / functional radiations in some groups that evolve relatively free of the constraints that intra-continental diaspores encounter (Carlquist, 1965, 1974). There is the caveat, however, that one of the ways in which near-source archipelagos like the Canary Islands may be somewhat different is the much more likely constant source of immigrants from the nearby continent. The perhaps-regular later arriving immigrants encounter “full” niches (similar ideas proposed in Silvertown, 2004; Silvertown *et al.*, 2005), more like intra-continental diaspores. These immigrants have to deal with what is there, there is no analog of the ‘universe of possibilities’ that the early immigrants encountered. Thus, care must be taken in island generalizations given that the ecological/evolutionary pressures may be very different for species arriving on a relatively newly formed island vs. those arriving much later.

## BAKER’S LAW, COLONIZING ANCESTORS AND ISLAND RADIATIONS

### Colonizing ancestors

Baker’s “Law” (he preferred “generalization”) posits that self compatible colonizers, especially autogamous ones, would be most effective in establishing sexually reproducing populations following long distance dispersal because, unlike self incompatible plants, no pollen vector may be needed and only a single disseminule is required. Baker’s Law has been widely accepted despite concerns about whether the low diversity carried by a single propagule from a selfing source population would preclude the development of a diverse island lineage, concerns expressed even at the time Baker was promoting his ideas in the 1950s and 60s (Carlquist, 1974, chaps. 1, 13). There appear to be conflicting optimal characters for establishment on the one hand, and on diversification and radiation on the other. This is one of the basic questions in the reproductive biology of island plants, and has several important implications for understanding the origin and evolution of insular lineages. One of the continuing problems with applying Baker’s Law and testing the ideas is the lack of comprehensive data on the compatibility of island plants. There are some generalizations from a few carefully studied species: there are few comprehensive studies, because it takes a great deal of time in the field to determine self compatibility. We have good data for the Juan Fernández where, like the Galápagos (McMullen, 2009; Chamorro *et al.*, 2012), a number of species have been surveyed, and 70 to 80% (>90% for Galápagos natives) of the species are self compatible (Anderson & Bernardello, in press). There are few comprehensive data for most other archipelagoes; such data are needed for comparisons that generate testable hypotheses on plant evolution. It has been our intention to summarize work on the Canary Islands to facilitate these comparisons.

There are several mechanisms by which plants may escape from this seeming conundrum. In the Juan Fernández, the 80% of self compatible species are not highly autogamous and many require a vector to move pollen from anther to stigma. Thus, the ancestral source populations likely were not highly homozygous, as would be true for highly selfing popu-



lations. The same is true for the remote Hawaiian Islands, where there is little evidence for autogamous ancestors (Price & Wagner, 2004). Thus, knowing the mating systems of the colonizing ancestors of self compatible island lineages is important.

Examples are slowly accumulating of the feasibility of establishing sexually reproducing populations from a single self incompatible diaspore. The source population would be outcrossing and highly heterozygous. Preliminary data indicate that over 40% of the 27 lineages examined from the Canary Islands originated from self incompatible ancestors. Detailed studies from the genus *Tolpis* indicate that “obligately” self incompatible species in fact exhibit various levels of selfed seed (Crawford *et al.*, 2008). There is some evidence (Francisco-Ortega *et al.* 1997) that the large Canary Islands radiation, *Argyranthemum*, is pseudo-self-compatible (PSC, i.e. has ‘leaky’ self incompatibility). PSC occurs in the largest lineage (*Scalesia*, Nielsen *et al.*, 2000, 2003) in the Galápagos and in a large radiation (silversword alliance, Carr *et al.*, 1986; Barrier *et al.*, 1999; Baldwin, 2003) in Hawaii; both likely evolved from PSC ancestors. Five of the six largest radiations in the Canary Islands have self incompatible members, and likely originated from self incompatible or PSC ancestors (Anderson *et al.* unpubl.). The breeding systems of these and other lineages, and their continental ancestors should be examined in detail to ascertain the potential role of PSC in the establishment and radiation of island plants. How general is PSC as a way of establishing genetically diverse populations from a single disseminule?

The cryptic dioecy we found on the Juan Fernández (*Pernettya*; Anderson *et al.*, 2000), and Canary Islands (*Withania*; Anderson *et al.*, 2006b), and leaky dioecy in *Solanum conocarpum* and *S. polygamum* from the Virgin Islands (see Anderson *et al.*, 2010 and more below) of course might have arisen similarly. That is, the dioecy might be autochthonous. Or, perhaps the first diaspores to arrive are from an already established dioecious condition, but those first colonists exhibit some ‘leakiness’ in the dioecious system. New observations on greenhouse populations of *S. polygamum* show that an hermaphroditic flower, that is self compatible, can be produced, very rarely, on otherwise only staminate-flowered plants (i.e., males; Anderson, ms. in prep.). Both the rare hermaphrodite and the self compatibility are notable. The former because it is so unexpected (at one in several hundred flowers at the minimum), and self compatibility simply because it is normally not possible to determine compatibility in a dioecious species. Thus, this exceptional response offers direct evidence (vs. inferences from cladograms) in the debate over dioecy as an evolutionary (e.g., to promote outcrossing) or ecological response (Anderson & Symon, 1989).

### **Mating systems in island populations: how little we know**

Regardless of the diversity brought to an island by colonizers, establishment in new niches and outcrossing are probably important in the initial diversification and radiation of a lineage. The two most effective mechanisms for promoting outcrossing are complete separation of the sexes on different plants (dioecy) and obligate self incompatibility in hermaphroditic plants. Dioecy is rare in flowering plants (6%; Renner & Ricklefs 1995) and is likewise infrequent on Canary Islands (perhaps as high as 6% when cryptic and temporally functional dioecy are considered; Pérez de Paz *et al.*, 2011), though more frequent in other archipelagos such as Hawaii (15%; Sakai *et al.*, 1995) and Bonin Islands (13%; Abe, 2006). On the Juan Fernández it is about 9% (Bernardello *et al.*, 2001). Other mechanisms

promoting outcrossing in self compatible species of Juan Fernández include monoecy (9%) and herkogamy, with about 30% of species protandrous and 7% protogynous; meager published data suggest similar mechanisms in the Canary Islands (Francisco-Ortega *et al.*, 2000). Thus, although self incompatibility *per se* has not been important in promoting outcrossing in the Juan Fernández and its frequency in the Canary Islands is largely unknown, there are other ways of promoting outcrossing in self compatible species. Data for continental ancestors are needed to infer whether factors promoting outcrossing were brought to an island or evolved *in situ*; data from Juan Fernández and Hawaii indicate that both have occurred (Anderson *et al.*, 2001a; Bernardello *et al.*, 2001; Sakai *et al.*, 1995).

Despite observations on factors promoting selfing and outcrossing, there is very little information on how these factors actually shape mating systems in natural populations of insular endemics. Recent studies of highly self incompatible *Tolpis* in the Canary Islands revealed a mixed mating system in several populations (Crawford *et al.*, 2010). These unexpected results illustrate the possible pitfalls of inferring the mating system from the breeding system data. Similarly, studies of the mating system in Hawaiian *Bidens*, a large radiation of self compatible plants, revealed that protandry and gynodioecy function to produce mixed mating (Sun & Ganders, 1988). On islands one cannot necessarily judge the pollination of a flower from its morphology (Bernardello *et al.*, 2001), nor the mating system from the breeding system.

While outcrossing may be an important factor in the diversification of island lineages, the conditions under which higher selfing, including autogamy, would be favored must be considered. Two commonly cited advantages of autogamy are lack of pollinators and/or lack of compatible mates. There are few extensive studies of mating system variation in island lineages; a notable exception is *Schiedea* in Hawaii (Sakai *et al.*, 2006). From self compatible hermaphroditic ancestors, autogamy evolved three times in small populations in wet areas; dioecy originated twice in dry, open areas with no biotic pollinators (but wind pollination occurs). In *Tolpis* in the Canary Islands, increased selfing could occur by higher levels of PSC; preliminary results indicate higher selfed seed and lower allozyme diversity in populations from the El Golfo region of El Hierro (Crawford *et al.*, unpubl.); more studies are needed to confirm whether, there may be correlations between the occurrence of selfed seed and areas of disturbance. True self compatibility has evolved within *Tolpis* in the Canary Islands: *T. coronopifolia* exhibits floral features typical of selfers (selfing syndrome, Ornduff 1969) and is highly autogamous (Crawford *et al.*, 2008). The genetics or adaptive significance of this mating system have not yet been elucidated. Analyses of synthetic F<sub>2</sub> hybrids between a self compatible *T. coronopifolia* and a self incompatible plant from another species of Canarian *Tolpis* show that self incompatibility is controlled by a single major dominant locus with modifiers, and that morphological characters co-segregate with the S locus (Soto-Trjo *et al.*, 2013). Thus, evolution of true self compatibility and the associated morphological characters could be rapid. The breakdown of self incompatibility occurs in *Dendroseris* in Juan Fernández, but the selfing syndrome has not evolved, with retention of outcrossing features (Anderson *et al.*, 2001).

Studies of comparative breeding-mating systems within lineages in the Canary Islands are needed. Examination of one to several species within lineages may not detect evolutionarily important variation. The Canary Islands are an ideal system because of diversity of habi-

tats, opportunities for colonization of new islands and new open areas on individual islands. Some larger survey studies are underway (Pérez de Paz, 2011; Anderson *et al.* unpubl.).

## REPRODUCTIVE BIOLOGY AND CONSERVATION OF ISLAND PLANTS

Successful sexual reproduction is critical to the survival and evolution of island lineages, and thus any conservation effort without knowledge of reproductive biology is in danger of failure. Any study of reproductive biology has conservation implications, and this is especially true for species present as a few small island populations. Some important issues linking reproductive biology and conservation include the following.

For a self incompatibility system to be functional and successful, there should be conservation of S alleles in self incompatible species from very small island populations. This is important for both *in situ* and *ex situ* conservation efforts to assure compatible matings.

For dioecious species, the conservation plan has to take account of the mix of sexes and behavior of pollinators toward them. Dioecy leads to skewed sex ratios in smaller populations (Ellstrand & Elam, 1993; Percy & Cronk 1997), reducing effective population size, possibly to only one gender in a species. Leaky dioecy could be a mechanism for generating seeds. There is a good example of this in the in the newly discovered cryptic dioecy (and ‘leaky dioecy’) of the critically endangered (> 200 pls. in wild) *Solanum conocarpum* and the known dioecious *S. polygamum* from the Virgin Islands (Anderson *et al.* 2010; and Anderson *et al.*, in prep.)

Highly selfing species may have high inter-population differentiation, knowledge of which is critical for effective sampling in conservation planning (Hamrick & Godt, 1989; Nybom & Bartish, 2000; Coates & Byrne, 2005).

Loss of pollinators outright, or the competitive loss of pollinators to invasives, and/or the reduction of island plant populations to levels insufficient to sustain pollinators have significant implications for effective conservation (e.g., Bond, 1994; Biesmeijer *et al.*, 2006; Memmott *et al.*, 2007).

Pollination ‘networks’ may be disrupted or destroyed by invasive pollinators or invasive plants (Kevan, 1970; Olesen *et al.*, 2009; Trøjelsgaard & Olesen, 2011).

Understanding the mating system and pollen flow, i.e., genetic assimilation via hybridization, is critical: e.g., hybridization between natives, and between natives and invasives by virtue of habitat alteration can dramatically alter the genetic structure of island natives, with the potential assimilation or exclusion of the native species (Levin *et al.*, 1996; González-Pérez *et al.*, 2004; Daehler & Carino, 2005).

## FUTURE STUDIES

Some topics regarding the reproductive biology of island plants were described above and elsewhere (Crawford *et al.*, 2011). Here we outline some areas for future research.

1. Reproductive biology research *sensu lato* must include both in-depth and multifaceted studies within lineages to elucidate subtle variation in effective pollination — *not* just records of floral visitation — and breeding and mating systems.

2. Generation of accurate general principles requires comparative studies of similarities and differences among lineages within the same and among different archipelagos.

3. Comprehensive comparative studies require research teams within an archipelago and coordination of efforts among archipelagos. To quote H. G. Baker (1967) “Clearly, the greatest need in this area of biology is for further field and experimental studies (by as many workers as can spare the time) on the reproductive biology of plants which make up floras of all kinds—”.

4. Molecular data are needed to place evolution of reproductive biology within a phylogenetic-biogeographical context. Molecular markers allow estimation of mating systems in populations. The potential rewards are great in yielding an understanding of the complicated biological world we are privileged to study.

5. Once the mating system has been estimated for populations-species, a next step is to elucidate the factors shaping the mating system. With very few exceptions, the roles of reproductive assurance versus inbreeding depression in selecting toward selfing versus outcrossing has not been examined in island lineages. These too are time-consuming, labor-intensive studies, but they provide insights into mating system evolution and the adaptation of plants to the diverse and dynamic habitats occurring over short spatial scales on oceanic islands.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

Although it is obvious that we acknowledge the work of our esteemed colleague, and the honoree for this volume, Arnaldo Santos-Guerra, we add a further note. In this era when there are increasingly few studies based on organisms that the authors have actually seen, and those who know floras and plant geography are themselves nearly endangered, the incredible first-hand knowledge of the Canarian, really the World Flora, that Dr. Santos-Guerra possess is all the more remarkable and laudable. Those professional features, coupled with his great energy, his enthusiasm, his commitments to the culture as well as to the flora, and his great companionship in the field make it an even greater pleasure to honor him.

We thank the National Science Foundation, the University of Connecticut Research Foundation, the Departments of Ecology and Evolutionary Biology at Connecticut and Kansas, the Biodiversity Institute, University of Kansas (USA), and the CONICET and Universidad Nacional de Córdoba (Argentina) for financial support. Conley McMullen, Warren Wagner and Steve Weller provided some comparative data, and many useful discussions on island reproductive biology. The CONAF (Chile) is sincerely acknowledged for help in the work in the Juan Fernández, and the US National Park service for assistance in work in the Virgin Islands.

Many have aided in the field work in the Canary Islands, including Mona Anderson, Juli Caujapé-Castells, Javier Francisco-Ortega, Paul Neal, Julia Pérez de Paz and others. In addition, we have appreciated the help of the el Jardín de Aclimatación de de La Orotava, Instituto de Investigación y Tecnología Agrarias de Canarias.

This paper was developed from a presentation made by DJC and GJA at a 2011 international conference on island biodiversity on Gran Canaria supported by the Fundación Amurga.

## REFERENCES

- ABE, T. (2006) Threatened pollination systems in native flora of the Ogasawara (Bonin) Islands. *Annals of Botany* 98: 317-334.
- ANDERSON, G. J. & D. E. SYMON (1989). Functional dioecy and andromonoecy in *Solanum*. *Evolution* 43: 204-219.
- ANDERSON, G. J., G. BERNARDELLO, P. LOPEZ, T. STUESSY & D. J. CRAWFORD (2000). Dioecy and wind pollination in *Pernettya rigida* (Ericaceae) of the Juan Fernández Islands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 132: 121-141.
- ANDERSON, G. J., G. BERNARDELLO, T. F. STUESSY & D. J. CRAWFORD (2001a). Breeding system and pollination of selected plants endemic to Juan Fernández Islands. *American Journal of Botany* 88: 220-233.
- ANDERSON, G. J., G. BERNARDELLO & M. S. ENGEL (2001b). Conservation implications of a newly discovered bee species on Isla Robinson Crusoe, Chile. *Conservation Biology* 15: 803-805.
- ANDERSON, G. J., G. BERNARDELLO, L. BOHS, T. WEESE & A. SANTOS-GUERRA (2006a). Phylogeny and biogeography of the Canarian *Solanum vespertillo* and *S. lidii* (Solanaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 63: 159-167.
- ANDERSON, G. J., G. BERNARDELLO, M. R. OPEL, A. SANTOS-GUERRA & M. ANDERSON (2006b). Reproductive biology of the dioecious Canary Islands endemic *Withania aristata* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 93: 1295-1305.
- ANDERSON, G. J. & G. BERNARDELLO. In Press. Reproductive Biology, chapter 13. In: T. Stuessy & D. Crawford (eds.), *Evolution of the Vascular Flora of the Robinson Crusoe Islands*. 28 ms pp.
- ANDERSON, G. J., M. ANDERSON, G. RAY, D. SAPIO & A. STANFORD (2010). Rare and unusual: Two dioecious solanums (*S. polygamum*, *S. conocarpum*) from the Caribbean in need of conservation. Botanical Society of America, Annual Meeting, Providence, RI.  
<http://2010.botanyconference.org/engine/search/index.php?func=detail&aid=31>
- BAKER, H. G. (1967). Support for Baker's Law-as a rule. *Evolution* 21: 853-856.
- BALDWIN, B. G. (2003). A phylogenetic perspective on the origin and evolution of the Madiinae, pp. 199-228. In: S. Carlquist, B. Baldwin & G.D. Carr (eds.): *Tarweeds and Silverswords: Evolution of the Madiinae (Asteraceae)*. Missouri Botanical Garden: St. Louis.
- BERNARDELLO, G., G. J. ANDERSON, T. F. STUESSY & D. J. CRAWFORD (2001). A survey of floral traits, breeding systems, floral visitors, and pollination systems of the angiosperms of the Juan Fernández Islands (Chile). *Botanical Review* 67: 255-308.
- BERNARDELLO, G., R. AGUILAR & G. J. ANDERSON (2004). The reproductive biology of *Sophora Fernándeziana* (Leguminosae), a vulnerable endemic species from Isla Robinson Crusoe. *American Journal of Botany* 91: 198-206.
- BERNARDELLO, G., G. J. ANDERSON, T. F. STUESSY & D. J. CRAWFORD (2006). The angiosperm flora of the archipelago Juan Fernández (Chile): origin and dispersal. *Canadian Journal of Botany* 84: 1266-1281.

- CARLQUIST, S. (1965). *Island Life*. New York: American Museum of Natural History.
- CARLQUIST, S. (1974). *Island Biology*. Columbia University Press: New York.
- CARRACEDO, J. C. & S. DAY (2002). *Canary Islands: Classic Geology in Europe 4*. Terra Publishing: Hertfordshire, U.K.
- CARR, G. D., E. A. POWELL & D.W. KYHOS (1986). Self-incompatibility in the Hawaiian Madiinae (Compositae): an exception to Baker's rule. *Evolution* 40: 430-434.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J. AL. TYE, D. J. CRAWFORD, A. SANTOS-GUERRA, A. SAKAI, K. BEAVER, W. LOBIN, F. B. VINCENT FLORENS, M. MOURA, R. JARDIM, I. GÓMES & C. KUEFFER (2010). Conservation of oceanic island floras: present and future global challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution & Systematics* 21:107-129.
- CHAMORRO, S., H. RUBEN, J. OLESEN, C. MCMULLEN & A. TRAVESET. (2012). Pollination patterns and plant breeding systems in the Galápagos: a review. *Annals of Botany* 110: 1489-1501.
- COATES D. J. & M. BYRNE (2005). Genetic variation in plant populations: assessing cause and pattern, pp. 139-164. In: R. J. Henry (ed.), *Plant Diversity and Evolution: Genotypic and Phenotypic Variation in Higher Plants*, CAB International: Wallingford, U.K.
- CRAWFORD D. J., J. K. ARCHIBALD, M. E. MORT, J. K. KELLY & A. SANTOS-GUERRA (2008). A test of Baker's law: the radiation of *Tolpis* (Asteraceae) in the Canary Islands. *International Journal of Plant Sciences* 169: 782-791.
- CRAWFORD, D. J., J. K. ARCHIBALD, J. K. KELLY, M. E. MORT & A. SANTOS-GUERRA (2010). Mixed mating in the "obligately outcrossing" *Tolpis* (Asteraceae) of the Canary Islands. *Plant Species Biology* 25:114-119.
- CRAWFORD, D. J., G. J. ANDERSON & G. BERNARDELLO (2011). The reproductive biology of island plants, pp. 11-36. In: D. Bramwell & J. Caujape-Castells (eds.), *The Biology of Island Floras*. Cambridge University Press: Cambridge.
- DAEHLER, C. C. & D. A. CARINO (2001). Hybridization between native and alien plants and its consequences, pp. 81-102. In: J. L. Lockwood & M. McKinney (eds.), *Biotic Homogenization*. Kluwer: New York.
- DUPONT, Y. L. & C. SKOV. (2004). Influence of geographical distribution and floral traits on species richness of bees (Hymenoptera: Apoidea) visiting *Echium* species (Boraginaceae) of the Canary Islands. *International Journal of Plant Sciences* 165: 377-386.
- ELLSTRAND, N. C. & D. R. ELAM (1993). Population genetic consequences of small population size: Implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217-242.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., D. J. CRAWFORD, A. SANTOS-GUERRA & R. K. JANSEN (1997). Origin and evolution of *Argyranthemum* (Asteraceae: Anthemideae) in Macaronesia, pp. 407-431. In: T. Givnish & K. Sytsma (eds.), *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*. Cambridge University Press: Cambridge.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., A. SANTOS-GUERRA, S.-C. KIM & D. J. CRAWFORD (2000). Plant genetic diversity in the Canary Islands: a conservation perspective. *American Journal of Botany* 87: 909-919.

- GARCIA, J. D. D. (2000). Patterns of insect flower visitation in *Lavandula buchii* Webb (Lamiaceae), an endemic shrub of Tenerife (Canary Islands). *Journal of Natural History* (London) 34: 2145-2155.
- GONZÁLEZ, A. & FUERTES, J. (2011). Ecología y evolución de las plantas ornitófilas de la Macaronesia. *El Indiferente* 21: 64-75.
- GONZÁLEZ-PÉREZ, M. A., J. CAUJAPÉ-CASTELLS & P. A. SOSA (2004). Molecular evidence of hybridization between the endemic *Phoenix canariensis* and the widespread *P. dactylifera* with Random Amplified Polymorphic DNA (RAPD) markers. *Plant Systematics and Evolution*. 247: 165-175.
- HAMRICK, J. L. & M. J. W. GODT. (1989). Allozyme diversity in plant species, pp. 43-63. In: A. H. D. Brown, M. T. Clegg, A. L. Kahler & B. S. Wier (eds.), *Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources*. Sinauer: Sunderland, MA.
- KEVAN, P.G. (1970). High Arctic insect-flower relations: the interrelationship of arthropods and flowers at Lake Hazen, Ellesmere Island, NWT, Canada. Ph.D. Thesis, Univ. of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada.
- KREFT H, W. JETZ, J. MUTKE, G. KIER & W. BARTHLOTT (2008). Global diversity of island floras from a macroecological perspective. *Ecology Letters* 11: 116-127.
- LEVIN, D. A., J. FRANCISCO-ORTEGA & R. K. JANSEN (1996). Hybridization and the extinction of rare plant species. *Conservation Biology* 10: 10-16.
- MCMULLEN, C. K. (2009). Island flora: more than 'wretched-looking little weeds', pp. 62-68. In: T. De Roy (ed.), *Galápagos: Preserving Darwin's Legacy*. Firefly Press: Ontario.
- NEAL, P. R. & G. J. ANDERSON (2005). Are 'mating systems' 'breeding systems' of inconsistent and confusing terminology in plant reproductive biology?: or is it the other way around? *Plant Systematics and Evolution* 250: 173-185.
- NIELSEN, L. R., M. PHILIPP, H. ADSESEN & H. R. SIEGISMUND (2000). Breeding system of *Scalesia divisa* Andersson, an endemic Asteraceae from the Galápagos Islands. *Det Norske Videnskaps-Akademi I. Matematisk-Naturvidenskapelige Klasse, Shrifteft, Ny Serie* 39: 127-138.
- NIELSEN, L. R., H. S. SIEGISMUND & M. PHILIPP (2003). Partial self-incompatibility in the polyploid endemic species *Scalesia affinis* (Asteraceae) from the Galápagos: remnants of a self-incompatibility system? *Botanical Journal of the Linnean Society* 142: 93-101.
- NYBOM, H. & I. V. BARTISH (2000). Effects of life history traits and sampling strategies on genetic diversity estimates obtained with RAPD markers in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution & Systematics* 3:93-114.
- OLESEN, J. M., A. VALIDO & Y. L. DUPONT (2002). Polinización de las plantas Canarias. *El Indiferente* 13: 18-29.
- OLLERTON, J., L. CRANMER, R. STELZER, S. SULLIVAN & L. CHITTKA. (2009). Bird pollination of Canary Island endemic plants. *Naturwissenschaften* 96: 221-232.
- ORNDUFF, R. (1969). Reproductive biology in relation to systematics. *Taxon* 18: 121-133.
- PERCY, D. M. & Q. C. B. CRONK. (1997). Conservation in relation to mating system in *Nesohedyotis arborea* (Rubiaceae), a rare endemic tree from St. Helena. *Biological Conservation* 80: 135-145.

- PÉREZ DE PAZ, J., R. FEBLES, O. FERNÁNDEZ-PALACIOS & M. OLANGUA (2011). Sexual systems in Canarian flora: evolutionary pathways to gender dimorphism and dioecy. Fundación Amurga International Conferences on Island Diversity 2011. Abstract, p. 8. <http://www.unescograncanaria.com/wp-content/uploads/2011/05/PROGRAMME-AMURGA-JBCVCSIC-CONFERENCES-2011.pdf>
- PRICE, J. P. & W. L. WAGNER (2004). Speciation in Hawaiian angiosperm lineages: Cause, consequence, and mode. *Evolution* 58: 2185-2200.
- RENNER, S. S. & R. E. RICKLEFS. (1995). Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany* 82: 596-606.
- SAKAI, A., W. WAGNER, D. FERGUSON & D. HERBST (1995). Origins of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology* 76: 2517-2529.
- SAKAI, A. K., S. G. WELLER, W. L. WAGNER, M. NEPODROFF & T. M. CULLEY (2006). Adaptive radiation and evolution of breeding systems in *Schieda*, an endemic Hawaiian genus. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 49-63.
- SANDERS, R. W., T. STUESSY, C. MARTICORENA & O. M. SILVA (1987). Phyto-geography and evolution of *Dendroseris* and *Robinsonia*, tree-Compositae of the Juan Fernández Islands, Chile. *Opera Botanica* 92: 195-2115.
- SANTOS, A. (1998). Origen y evolución de la flora Canaria. pp. 107-129. In: J. M. Fernández-Palacios, J. J. Bacallado & J. A. Belmonte (eds.), *Ecología y Cultura en Canarias*. Organismo Autónomo: Complejo Insular de Museos y Centros.
- SILVERTOWN, J. (2004). The ghost of competition past in the phylogeny of island endemic plants. *Journal of Ecology* 92: 168-173.
- SILVERTOWN, J., J. FRANCISCO-ORTEGA & M. CARINE (2005). The monophyly of island radiations: an evaluation of niche pre-emption and some alternatives. *Journal of Ecology* 93: 653-657.
- SOTO-TREJO, F., J. K. KELLY, J. K. ARCHIBALD, M. E. MORT, A. SANTOS-GUERRA & D. J. CRAWFORD (2013). The genetics of self-incompatibility and associated floral characters in *Tolpis* (Asteraceae) in the Canary Islands. *International Journal of Plant Sciences* 174 (2): 171-178.
- SUN, M. & F. R. GANDERS (1988). Mixed mating systems in Hawaiian *Bidens* (Asteraceae). *Evolution* 42: 516-52.
- TRØJELSGAARD, K. & J. M. OLESEN (2011). Macroecology of pollination networks. *Global Ecology and Biogeography* 22: 149-162.
- VALIDO, A., Y. L. DUPONT & J. M. OLESEN (2004). Bird-flower interaction in the Macaronesian islands. *Journal of Biogeography* 31: 1945-1953.





VIERAEA	Vol. 41	129-140	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

## Climate change and predictions of future distributions of Macaronesian *Sideritis* L. (Lamiaceae): a preliminary assessment

JANET C. BARBER<sup>1</sup>, MATTHEW T. DEANGELO<sup>1</sup> & MAURICIO DIAZGRANADOS<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Department of Biology, Saint Louis University  
3507 Laclede Avenue, St. Louis, MO, USA 63116  
barberjc@slu.edu, mdeangel@slu.edu*

<sup>2</sup> *Department of Botany, National Museum of Natural History  
Smithsonian Institution, P.O. Box 37012, Washington, D.C., USA 20013  
DiazgranadosM@si.edu*

BARBER, J. C., M. T., DEANGELO, M. T. & M. DIAZGRANADOS (2013). Cambio climático y predicciones sobre las futuras distribuciones de las *Sideritis* L. (Lamiaceae) macaronésicas: una evaluación preliminar. *VIERAEA* 41: 129-140.

RESUMEN: El género *Sideritis* L. (Lamiaceae) comprende 23 especies en los archipiélagos macaronésicos de Madeira y Canarias, y representa una de las radiaciones de especies más espectaculares en estas islas. Como sus contrapartes isleños más familiares del Pacífico, las *Sideritis* macaronésicas son muy diversas, tanto morfológicamente como ecológicamente, y tienen poca semejanza con sus parientes continentales. Como otros endemismos macaronésicos, estas especies son objeto de amenaza por el cambio de clima y el uso de la tierra. El objetivo de este proyecto era utilizar la distribución de las especies y el modelo climático para estimar los efectos del cambio climático previsto en la distribución de las poblaciones de *Sideritis*. En general, los escenarios predicen una disminución en el área ocupada por la mayoría de las especies, con la predicción de que hasta 11 especies se hayan extinguido en 2080. Nuestro estudio sugiere que las *Sideritis* macaronésicas experimentarán un alto nivel de inestabilidad en un futuro próximo, un resultado que probablemente también afectará a muchos otros endemismos macaronésicos. Palabras clave: *Sideritis*, islas Canarias, Macaronesia, cambio climático.

ABSTRACT: *Sideritis* L. (Lamiaceae) have 23 species in the Macaronesian archipelagoes of Madeira and the Canary Islands and represent one of the most spectacular species radiations in these islands. Like their more familiar Pacific island counterparts, Macaronesian *Sideritis* are highly diverse, both morphologically and ecologically, and they bear little resemblance to their

continental relatives. Like other Macaronesian endemics, these species are subject to threats posed by land use and climate change. The goal of this project was to use species distribution and climate modeling to estimate effects of predicted climate change on distribution of *Sideritis* populations. In general, scenarios predict a decrease in the area occupied by most of the species, with up to 11 species predicted to undergo extinction by 2080. Our study suggests that Macaronesian *Sideritis* will experience a high level of instability in the near future, a result which will likely impact many other Macaronesian endemics.

Keywords: *Sideritis*, Canary Islands, Macaronesia, climate change.

## INTRODUCTION

The Canary Islands comprise seven islands of volcanic origin which have never been connected to the European or African mainland. They range in age from 1–25 million years old (Geldmacher et al. 2005), and along with the archipelagos of Madeira, the Azores, Cape Verde, and the Salvage Islands comprise the Macaronesian Islands which are collectively recognized as a hotspot of biodiversity within the Mediterranean region (Lloret & González-Mancebo 2011). The Canarian climate is strongly influenced by northerly trade winds, creating a much less arid climate in parts of the islands than in neighboring continental landmasses. The islands vary greatly in elevation and topography, ranging from sea level to over 3700 m at the highest point. As a result of the extreme elevation gradient, the islands contain a variety of distinct ecozones. These include (1) low elevation semi-desert, with mean annual temperatures of 18–22°C, (2) humid mountain forests with mean annual temperatures of 14–18°C, (3) xeric pine forests with mean annual temperatures of 11–14°C, and (4) the subalpine and alpine belts, with mean annual temperatures of < 11°C. Mean annual rainfall ranges from 150 mm in the driest areas to over 900 mm in the humid mountain forests (Lloret & González-Mancebo 2011).

The mountains of the islands act as a barrier to humid trade winds, resulting in the formation of a persistent cloud belt between 750–1500 a.s.m. on the north and northeastern sides of the islands. Annual mist precipitation deposited by this cloud belt ranges from 0–50 mm to more than 700 mm in some areas (Lloret & González-Mancebo 2011). The moisture contributed by the cloud belt supports the presence and persistence of a unique subtropical montane forest within an otherwise semi-arid region. This subtropical montane forest, known locally as laurel forest, represents one of the most species-rich areas within European political boundaries (Lloret and González-Mancebo 2011).

Oceanic islands are particularly vulnerable to climate change as a result of rising oceans and the absence of large, buffering land masses. Nevertheless, they remain poorly studied despite the vulnerability of their ecosystems and the often-limited distributions of their endemic species (Martín et al. 2012). Many models predict exaggerated climate change on high mountains, like those present in the Canaries. In one previous study regarding the physical effects of climate change on Tenerife (the largest of the Canary Islands), Martín et al. (2012) reported that Tenerife is likely to experience a wide range of effects from climate

change due to its extreme variation in topography and altitude. Warming on Tenerife over the past 40 years has been ca. 35-40% lower than in other areas of the northern hemisphere; however, temperatures have increased by  $0.74 \pm 0.18^\circ\text{C}$ , with recent warming occurring the most rapidly (Martín et al 2012). Warming in higher elevations of Tenerife has been significantly greater than in the lowlands, most likely due to the fact that the climate in higher elevations tends to be governed by the global circulation system, whereas climate in lower elevations is tempered by the ocean and trade winds. The most notable effect has been an increase in mean daily minimum temperature, although there has also been an increase in mean daily maximum temperature as well (Martín et al. 2012).

Climate change in the Canary Islands may have a significant effect on biodiversity. Lloret and González-Mancebo (2011) noted that temperatures increase ca.  $1^\circ\text{C}$  with every 200-400 m increase in elevation in the archipelago. Based on this observation, they predicted that species distributions would move upwards approximately 200-400 m for each  $1^\circ\text{C}$  rise in temperature. With another  $2.1^\circ\text{C}$  in warming predicted for Tenerife over the next 100 years, this warming could significantly affect species distributions. It is likely that this model oversimplifies the matter, since the complex climate, topography and ecozones of the Canary Islands are likely to lead to a wide array of effects. For example, in their study of Canarian bryophytes, Lloret and González-Mancebo (2011) predicted a lowering of the upper limit of the cloud belt from the current 1500 m to 1000 m, which would move the suitable zone for laurel forest vegetation to a lower elevation. They estimated that ca. 80% of bryophyte species would be vulnerable to such change because of limited dispersal ability and restricted habitat availability.

Species Distribution Models (SDMs) are a widely used method for quantifying the effects of climate change on biodiversity. SDMs estimate the distributions of species by characterizing the ecological niche as derived from a subset of species samples. The ecological niche of a species may be defined as the set of environmental resources and conditions it needs to maintain viable populations (Graham et al. 2004). Typical SDMs include both geographic factors (coordinates and elevation) as well as environmental variables (e.g. precipitation and temperature; Elith and Leathwick 2009). Key steps in modeling include gathering data (coordinates at which a species is known to occur), assessing its comprehensiveness (i.e., how well it covers the range of variables within a species' niche), selecting an appropriate SDM, fitting the model to training data, testing the model's predictive accuracy, and mapping distribution predictions to geographic space. Therefore, SDMs predict a species' distribution by characterizing the range of variables within the sample, and then identifying areas that most closely resemble those variables. Numerous published examples have shown that SDMs are capable of predicting species distributions close to the natural distributions of species, particularly when samples are robust and comprehensive and the correct predictors are used (Elith and Leathwick 2009).

In addition to understanding ecological determinants of evolutionary history, knowledge of species distributions is fundamental for conservation planning (Elith et al. 2006). Recently, such knowledge has taken on increased importance in forecasting species extinction and biodiversity loss in response to climate change (Pearman et al. 2007). SDMs provide the potential to project future species distributions by characterizing their environmental niche under current conditions and then identifying areas that fit that niche based on

future projections. A large number of future climate models (ranging from the years 2020–2080) are freely available online (for a partial list see Randall et al. 2007) and provide the basis for projections of future species distributions.

The purpose of this study was to use SDMs to provide a preliminary study to determine predicted changes in the distributions of species of Macaronesian endemic species of *Sideritis* L. (Lamiaceae) in response to climate change. Whereas this genus contains approximately 150 species with a largely circum-Mediterranean distribution, *Sideritis* subgenus *Marrubiastrum* (Moench) Mend.-Heuer contains ca. 23 species endemic to the Canary Islands and Madeira. As such, it is among the most species-rich clades of the Macaronesian region (Barber et al. 2002). This taxonomic group displays a notably higher level of morphological and niche diversity than their continental congeners (Barber et al. 2007). Species of *Sideritis* are present in all defined ecological zones of the islands, where they exhibit a wide range of growth forms including suffrutescent perennials, cliff-dwelling rosette plants, and large arborescent shrubs (Pérez de Paz & Negrín-Sosa 1992). Despite recent studies suggesting that the genus as a whole is not monophyletic (Lindqvist and Albert, 2002; Scheen et al. 2010; Bendiksby et al. 2011), all evidence to date strongly supports the Macaronesian group as monophyletic (Barber et al. 2000, 2002, 2007; Bendiksby et al. 2011).

Most of the Macaronesian species have small, geographically restricted populations, with only four species occurring on more than one island (Barber et al. 2000). Historically, hybridization between species was relatively rare, although it appears to have increased, particularly in the presence of human-mediated movement (Barber et al. 2007). Four species are currently listed as Vulnerable or Critically Endangered on the IUCN Red List (IUCN 2012) and all are subject to pressures of land use, introduced species and intense herbivory by goats, mouflons, barbary sheep, and rabbits. There is thus an urgent need to document current populations and to understand how existing pressures may be exacerbated by the effects of climate change.

## METHODS

**Data Collection:** Data for this study were primarily compiled from natural history collections (NHCs) and online databases, including the Global Biodiversity Information Facility (GBIF.org), Journal Storage (jstor.org), and the Missouri Botanical Garden online herbarium (tropicos.org). With over 2.5 billion specimens housed in NHC collections, they represent an invaluable source of information whose use is well-established in a variety of fields including conservation planning, phylogenetic studies, and species distribution modeling (Graham et al. 2004). We databased herbarium collections of Macaronesian *Sideritis* from nine herbaria (BM, G, JE, MA, ORT, P, TFC, TFMC, Z) and from online sources (Global Biodiversity Information Facility, [www.gbif.org](http://www.gbif.org); JSTOR Global Plants, <http://plants.jstor.org>) for a total of 222 occurrences, of which 208 were georeferenced. Because NHC data is provided by a variety of sources, ensuring consistency and accuracy is a challenge (Graham et al. 2004). In this study, much of the data collected from the Internet either had low-resolution coordinates (margin of error  $\pm 0.1^\circ$ ) or no recorded coordinates at all. However, many of these collections had locality descriptions which included infor-

mation such as nearest roads, municipalities, and the elevation where the specimen was collected. We manually georeferenced those collections using Google Earth (Google Inc. 2009), ArcMap (ESRI 2011), and a variety of other sources available on the Internet. Steps in georeferencing included identifying a potential area in which the sample could potentially belong, recording coordinates of the approximate center of that area, and recording the radius of uncertainty around that point. We discarded any samples with an uncertainty > 1.5 km. Coordinates gathered from Internet sources that fell outside the accepted range of a species as described in Pérez de Paz & Negrín-Sosa (1992) were also treated as suspect. For these points, the locality description was checked and the points were georeferenced to ensure accuracy. If no locality description existed to support the coordinate location, the points were discarded.

**Distribution Modeling:** Maxent Maximum Entropy Modeling (Maxent v. 3.1; Phillips et al. 2006) was used to generate species distributions for Macaronesian *Sideritis*. Maxent requires presence-only data as opposed to presence-absence data. This study did not include a planned sampling scheme, which is required for presence-absence based models (Phillips et al. 2006). Maxent is also widely viewed as reliable and accurate. In multiple reviews of SDM programs (e.g. Elith et al. 2006; Phillips et al. 2006), Maxent ranked among the best performing presence-only programs. Maxent provides an output in an easy to read format, and the mathematical definition used is amenable to analysis. Maxent can utilize both continuous and categorical data. The output is continuous (i.e. it shows a range of suitability for species), but is also capable of thresholding a minimum suitability to create binary distributions (Phillips et al. 2006).

We employed predictors downloaded from Worldclim (v.1.4, Release 3; Hijmans et al. 2005) including 19 environmental (climate) layers plus altitude. Selection of appropriate distribution predictors (i.e., the variables characterizing the environmental niche) is a debated topic, with some researchers suggesting only predictors relevant to the particular species should be used and others suggesting that all available predictors should be used (Elith and Leathwick 2009). We determined which predictors to use for each species by performing three test runs for all species using only the current climate layers. The first run used all 20 predictors, and we recorded Maxent's outputs for each variable's (1) percent contribution to the model, (2) permutation importance, and (3) negative model effect. Run 2 used only variables that had a contribution or permutation importance of > 0% and that did not negatively effect the model. Run 3 used the same criteria based on the output of Run 2. The test AUC (Area Under the Curve, an indicator of model success) was recorded for each run, and the parameters used for the run with the highest AUC were used for each species.

Preliminary runs identified three species (*S. discolor*, *S. nervosa* and *S. sventenii*) for which we lacked sufficient sample sizes to produce meaningful species distribution outputs; these were discarded from further modeling. The final run included 20 species with representatives from all seven Canary Islands and Madeira. A binary distribution (indicating only presence or absence) of each species was created by indicating that any location with a value greater than Maxent's value for "maximum training specificity plus sensitivity" was deemed as suitable habitat, whereas any value below this threshold was deemed unsuitable habitat.

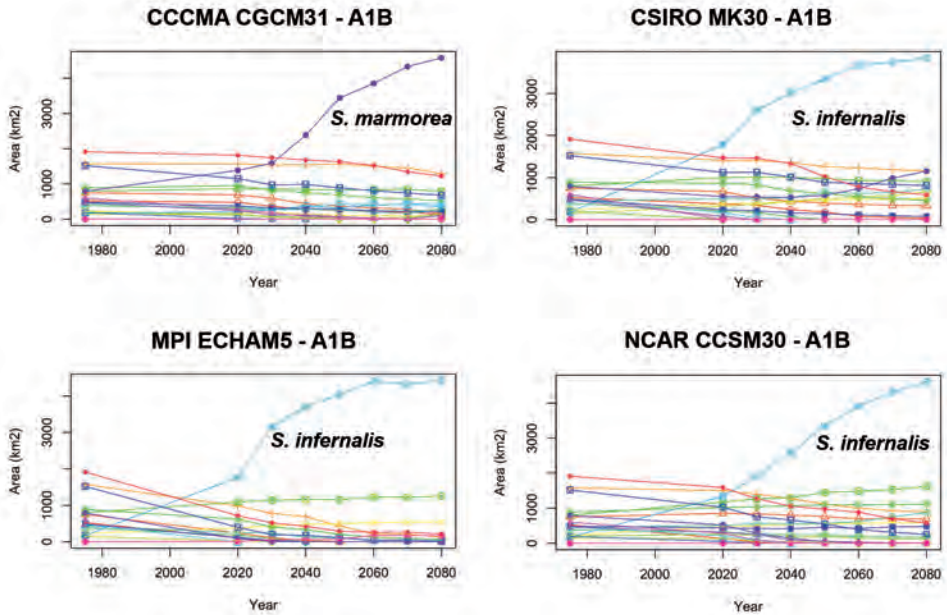
The Maxent binary distribution output was uploaded into ArcGIS, and Fragstats Spatial Pattern Analysis software (version 4.1; McGarigal et al. 2012) was used to analyze these data. Though a variety of analyses were performed using Fragstats, the scope of this study includes only changes in total suitable habitat for each species. Predictions of change in distributions were computed using multiple models of climate change, typically referred to as global climate models (GCMs; see Table I) and the A1b emission scenario. In general, GCMs are developed by governmental agencies in different countries and employ a wide variety of parameters and weighting. This variation has led to differences of as much as 3°C in projections of average global temperature change by the end of the current century. Emissions scenarios are the result of working groups developed by the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), an organization comprising members of 194 countries that was established by the United Nations Environmental Program (UNEP) and the World Meteorological Organization. The A1b emission scenario follows a “storyline” of a future world focused on economic growth with a balance in energy technology across all sources (fossil and non-fossil). Current climate data is based on data from 1950-2000 (Hijmans et al. 2005), whereas future climate data included layers for the years 2020, 2030, 2040, 2050, 2060, 2070, and 2080. These layers had a resolution of 1 km<sup>2</sup>/pixel. Layers were clipped using ArcGIS to include only the geographic area of the Canary Islands.

## RESULTS

Table II summarizes the predicted changes in total distribution area for the 20 species of *Sideritis* included in our analyses. All scenarios employed predicted decreases in total area of suitable habitat for 16 of the 20 species. The possibility of extinction is predicted for 11 species, occurring as early as 2020 and as late as 2080. Figure 1 shows a graphical representation of the predicted reduction in distribution area under four of the models used. Three of the models predicted significant increases for *S. infernalis*, whereas one model predicted significant increases for *S. marmorea*. However, the same models predicted a significant increase in edge density (m/km<sup>2</sup>) for these two species (data not shown), as well as general increases for all species. Edge density is a measure of the relative amount of patch edge to total distribution area; an increase in this value implies greater fragmentation of patches. Mean shape index is another measure of fragmentation and is calculated as the sum of all patch perimeters divided by the square root of total patch area. Changes over time in mean shape indices for Macaronesian

*Sideritis* are highly dynamic (data not shown), suggesting that populations are likely to experience a high level of instability in the near future.

Surprisingly, the models predicted increases in suitable areas of habitat for four species (Table II). We analyzed the data to identify those climate variables that provided the greatest contribution to the models for these species (Table III). For two species, mean diurnal temperature range was the largest contributing variable, accounting for more than two-thirds of the predicted change for *S. candicans* (the sole Madeiran species) and > 90% in *S. dasygnaphala*. For *S. infernalis*, maximum temperatures of the warmest month account for nearly half of the contribution to a predicted increase. Amount and timing of precipitation also



**Figure 1.-** Predicted change in area of distribution (km<sup>2</sup>) under four global change models (identified in Table I). Overall, decreases in area of distribution are predicted for 16 of 20 species, with exceptional increases predicted for *S. marmorea* and *S. infernalis*.

provide significant contributions to the models. *Sideritis candicans* and *S. dasygnaphala* are affected by the precipitation of the driest quarter and the driest month, respectively, whereas for *S. infernalis*, precipitation in the wettest quarter accounts for nearly half of the predicted change. For *S. pumila*, the sole species present on the arid eastern islands of Fuerteventura and Lanzarote, precipitation received in both the wettest and the driest months is responsible for >80% of the contribution to the models.

## DISCUSSION

All global climate change models we employed yielded predictions of decreased areas of distribution for the majority of Macaronesian *Sideritis* species. The predicted increases in distribution for four species are difficult to credit for a number of reasons, some due to limitations in the analytical methods and others to both intrinsic and extrinsic factors related to Macaronesian *Sideritis*. With respect to analytical limitations, our study used presence-only data, which some have criticized as not accurately reflecting the breadth of variables that species can inhabit because there are inherently gaps in sampling (Elith et al. 2006). Furthermore, these data are only able to create an environmental envelope of the realized niche, and not the fundamental niche, and thus do not represent the entire range of environmental



variables in which each species is capable of surviving (Phillips et al. 2006). The realized niche is determined largely by biotic factors, which may be altered in response to climate change. Pearman et al. (2007) suggested that SDMs should first quantify the realized niche, and then restrict the distribution by biotic interactions. However, current SDMs are limited in that they cannot take into account these changes in biotic factors (Elith and Leathwick 2009). An additional limitation of SDMs is their inability to take into account differences in species adaptability; it is assumed that species' responses to climate change will be static. However, Lloret & González's (2011) examination of Canarian bryophytes determined that differences in dispersal ability, life history strategies, and physiology all play an important role in determining the vulnerability of species to climate change. Future studies of *Sideritis* should consider such dynamic variables when interpreting results.

Analytical methods will undoubtedly improve with time, but other factors of more immediate impact are less likely to do so. The small size and number of populations is one intrinsic factor limiting the ability of Macaronesian *Sideritis* to respond to or recover from rapid changes in climate. In fact, five species (including two for which increased distribution area was predicted) are currently listed as threatened, vulnerable or critically endangered (Table IV). Extrinsic factors include land use, exotic species and herbivory. Despite a lack of surface water, agriculture is a major contributor to the the Canarian economy. Much of the land area identified by niche modeling as suitable for *Sideritis* has been urbanized or converted to agriculture or urban development for the tourism industry and is thus unavailable for colonization. Exotic species (e.g. *Opuntia*) have invaded large portions of coastal desert and lowland scrub habitat. Finally, introduced ungulates such as goats and mouflons are a major factor in the decline of *Sideritis* and other endemic species in the Canaries. When climate change is considered in conjunction with existing pressures from land use, exotic species and herbivory, the scenario for Macaronesian *Sideritis*, particularly in the Canary Islands, appears dire.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank our reviewer for insightful comments and suggestions for improvement on the original manuscript. This paper is dedicated to Dr. Arnoldo Santos Guerra, whose intrepid guidance and encyclopedic knowledge of the Canarian flora made the work possible from the very beginning. The study reported here is the result of exploratory modeling based on a limited sampling of data points that were compiled prior to a three-week visit to the Canary Islands in June of 2012. During that visit, we were able to increase our data points significantly, documenting an additional 288 coordinate points for species on the islands of Tenerife, La Palma, and La Gomera. Our intent is to repeat these analyses, in partnership with Dr. Santos Guerra, employing a wider range of GCMs and the increased data set. This will enable us to produce more robust predictions of potential changes in store for *Sideritis* and, by extension, the Macaronesian flora.

## LITERATURE CITED

- BARBER, J.C., J. FRANCISCO-ORTEGA, A. SANTOS-GUERRA, A. MARRERO & R.K. JANSEN. 2000. Evolution of endemic *Sideritis* (Lamiaceae) in Macaronesia: insights from a chloroplast DNA restriction site analysis. *Systematic Botany* 25(4): 633-647.
- BARBER, J.C., J. FRANCISCO-ORTEGA, A. SANTOS-GUERRA, K.G. TURNER KG & R.K. JANSEN. 2002. Origin of Macaronesian *Sideritis* L. (Lamioideae: Lamiaceae) inferred from nuclear and chloroplast sequence datasets. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 23: 293-306.
- BARBER, J.C., C.C. FINCH, J. FRANCISCO-ORTEGA, A. SANTOS-GUERRA, & R.K. JANSEN. 2007. Hybridization in Macaronesian *Sideritis* (Lamiaceae): evidence from incongruence of multiple independent nuclear and chloroplast sequence datasets. *Taxon* 56(1): 74-88.
- BENDIKSBY, M., T. LISBETH, A.C. SCHEEN, C. LINDQVIST & O. RYDING. 2011. An updated phylogeny and classification of Lamiaceae subfamily Lamioideae. *Taxon* 60: 471-484.
- BRAMWELL, D. 1976. The endemic flora of the Canary Islands; distribution, relationships and phytogeography. pp. 207-240 in G. Kunkel, ed. *Biogeography and ecology in the Canary Islands*. The Hague: Junk Publishers.
- CRONK, Q.C.B. 1992. Relict floras of the Atlantic islands: patterns assessed. *Biological Journal of the Linnean Society* 46: 91-103.
- ELITH, J., C.H. GRAHAM, R.P. ANDERSON, M. DUDÍK, S. FERRIER, A. GUISAN, R.J. HIJMANS, F. HUETTMANN, J.R. LEATHWICK, A. LEHMANN, J. LI, L.G. LOHMANN, B.A. LOISELLE, G. MANION, C. MORITZ, M.NAKAMURA, Y. NAKAZAWA, J.M.M. OVERTON, A.T. PETERSON, S.J. PHILLIPS, K. RICHARDSON, R. SCACHETTI-PEREIRA, R.E. SCHAPIRE, J. SOBERÓN, S. WILLIAMS, M.S. WISZ & N.E. ZIMMERMANN. 2006. Novel methods improve the predictions of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- ELITH, J. & J.R. LEATHWICK. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics* 40: 677-697.
- ESRI. 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- GELDMACHER, J., K. HOERNLE, P. BOGAARD, S. DUGGEN & R. WERNER. 2005. New  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  age and geochemical data from seamounts in the Canary and Madeira volcanic provinces: a contribution to the "Great Plume Debate." *Earth and Planetary Science Letters* 237: 85-101.
- GOOGLE INC. 2009. Google Earth (Version 5.1.3533.1731) [Software]. Available from <http://www.google.com/earth/download/ge/agree.html>
- GRAHAM, C.H., S. FERRIER, F. HUETTMANN, C. MORITZ & A. TOWNSEND-PETERSON. 2004. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 19(9): 497-503.

- HIJMANS, R.J., S.E. CAMERON, J.L. PARRA, P.G. JONES & A. JARVIS. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- IUCN 2012. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. <http://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 24 June 2013.
- LINDQVIST, C. & V.A. ALBERT. 2002. Origin of the Hawaiian endemic mints within North American *Stachys* (Lamiaceae). *American Journal of Botany* 89(10): 1709-1724.
- LLORET, F. & J.M. GONZÁLEZ-MANCEBO. 2011. Altitudinal distribution patterns of bryophytes in the Canary Islands and vulnerabilities to climate change. *Flora* 206: 769-781.
- MARTÍN, J.L., J. BETHENCOURT & E. CUEVAS-AGULLÓ. 2012. Assessment of global warming on the island of Tenerife, Canary Islands (Spain): trends in minimum, maximum and mean temperatures since 1944. *Climatic Change* 114: 343-355.
- MCGARIGAL, K., S.A. CUSHMAN & E. ENE. 2012. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available from: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- PEARMAN P.B., A. GUISAN, O. BROENNIMANN & C.F. RANDIN. 2007. Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 23(3): 149-157.
- PÉREZ DE PAZ, P.L. & L. NEGRÍN-SOSA. 1992. Revisión taxonómica de *Sideritis* L. subgénero *Marrubiastrum* (Moench) Mend.-Heuer: endemismo Macaronésico. Cramer Publishers, University of Chicago. Chicago, Il.
- PHILLIPS, S.J., R.P. ANDERSON & R.E. SCHAPIRE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling* 190: 231-259.
- RANDALL, D.A., R.A. WOOD, S. BONY, R. COLMAN, T. FICHEFET, J. FYFE, V. KATTSOV, A. PITMAN, J. SHUKLA, J. SRINIVASAN, R.J. STOUFFER, A. SUMI & K.E. TAYLOR. 2007. Climate models and their evaluation. pp 589-662 in *Climate Change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- SCHEEN, A.-C., M. BENDIKSBY, O. RYDING, C. MATHIESEN, V.A. ALBERT & C. LINDQVIST. 2010. Molecular phylogenetics, character evolution and suprageneric classification of Lamiioideae (Lamiaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97: 191-219.
- SPERLING, F.N., R. WASHINGTON & R.J. WHITTAKER. 2004. Future climate change of the subtropical north Atlantic: implications for the cloud forests of Tenerife. *Climatic Change* 65: 103-123.

**Table I.-** Selected global climate models (GCMs) used for predictions of impact of global climate change on species of Macaronesian *Sideritis*. A total of 30 GCMs were used in the analyses. However, predictions were generally consistent across all models; thus, only four are shown for space reasons.

GCM	Source	Web address
cccma_cgcm31	Canadian Centre for Climate Modeling & Analysis (Canada)	<a href="http://www.ec.gc.ca">http://www.ec.gc.ca</a>
csiro_mk30	Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (Australia)	<a href="http://www.csiro.au">http://www.csiro.au</a>
mpi_echam5	Max Planck Institut für Meteorologie (Germany)	<a href="http://www.mpimet.mpg.de">http://www.mpimet.mpg.de</a>
ncar_ccsm30	National Center for Atmospheric Research (USA)	<a href="http://ncar.ucar.edu">http://ncar.ucar.edu</a>

**Table II.-** Predicted direction of change in total area of distribution for 20 species analyzed. All models predict a decrease in total area for 16 species. Potential extinction is predicted for 11 species, occurring as early as 2020 and as late as 2080.

Taxon	Predicted change in total distribution area
<i>S. barbellata</i> Mend.-Heuer	Decrease (Extinction by 2040-2050?)
<i>S. brevicaulis</i> Mend.-Heuer	Likely decrease (Extinction by 2040-2070?)
<i>S. canariensis</i> L.	Decrease
<i>S. candicans</i> Aiton	Increase
<i>S. cretica</i> L.	Likely decrease (Extinction by 2020-2080?)
<i>S. cystosiphon</i> Svent.	Likely decrease (Extinction by 2020-2030?)
<i>S. dasygnaphala</i> Clos	Increase
<i>S. dendrochahorra</i> Bolle	Likely decrease
<i>S. eriocephala</i> A. Marrero ex L. Negrín et P. Pérez	Decrease (Extinction by 2050-2060?)
<i>S. ferrensis</i> P. Pérez et L. Negrín	Likely decrease
<i>S. gomerae</i> Bolle	Decrease (Extinction by 2030-2050?)
<i>S. infernalis</i> Bolle	Increase
<i>S. kuegleriana</i> Bornm.	Decrease (Extinction by 2020-2050?)
<i>S. lotsyi</i> (Pitard) Bornm.	Decrease (Extinction by 2070?)
<i>S. macrostachys</i> Poir.	Decrease (Extinction by 2050?)
<i>S. marmorea</i> Bolle	Decrease
<i>S. nutans</i> Svent.	Decrease (Extinction by 2020-2040?)
<i>S. oroteneriffae</i> L. Negrín et P. Pérez	Decrease (Extinction by 2020-2060?)
<i>S. pumila</i> (Christ) Mend.-Heuer	Increase
<i>S. soluta</i> Clos	Decrease

**Table III.-** Contribution of bioclimatic variables to models for the four species predicted to increase in total distribution area.

Taxon	Bioclimatic variable	Variable Code	Contribution to model (%)
<i>S. candicans</i>	Mean diurnal temp range	BIO2	67.9
	Precipitation - driest quarter	BIO17	20.7
	Precipitation seasonality (CV)	BIO15	7.9
<i>S. dasygnaphala</i>	Mean diurnal temp range	BIO2	91.4
	Precipitation - driest month	BIO14	8.4
	Precipitation - coldest quarter	BIO19	0.2
<i>S. infernalis</i>	Precipitation - wettest quarter	BIO16	48.7
	Max temp of warmest month	BIO5	46.8
	Mean diurnal temp range	BIO2	1.7
	Precipitation seasonality (CV)	BIO15	1.2
<i>S. pumila</i>	Precipitation - wettest month	BIO13	46.5
	Precipitation - driest month	BIO14	37.1
	Precipitation seasonality (CV)	BIO15	11.2
	Isothermality	BIO3	2.2
	Mean temp - driest quarter	BIO9	1.6
	Mean diurnal temp range	BIO2	1.1

**Table IV.-** Status of five species of *Sideritis* of conservation concern. Several models predicted future increases in total distribution area for two of these (*S. infernalis*, *S. pumila*). Island abbreviations: T = Tenerife; C = Gran Canaria; G = La Gomera; F = Fuerteventure; L = Lanzarote.

Taxon	Island	Status	Source	No. of indiv.
<i>S. cystosiphon</i>	T	Critically endangered	IUCN Red List (2012)	< 900
<i>S. discolor</i>	C	Critically endangered	IUCN Red List (2012)	104
<i>S. infernalis</i>	T	Vulnerable	IUCN Red List (2012)	< 2100
<i>S. marmorea</i>	G	Critically endangered	IUCN Red List (2012)	1065
<i>S. pumila</i>	F, L	Threatened	Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias	?

VIERAEA	Vol. 41	141-160	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

## Los pastos naturales de Canarias

PILAR MÉNDEZ<sup>1</sup>, LEA DE NASCIMENTO<sup>2</sup>  
& JORGE ALFREDO REYES-BETANCORT<sup>3</sup>

<sup>1</sup> *Unidad de Producción Animal, Pastos y Forrajes  
Instituto Canario de Investigaciones Agrarias (ICIA)  
Apartado 60, 38200 La Laguna, islas Canarias, España  
e-mail: pmendez@icia.es.*

<sup>2</sup> *Grupo de Ecología y Biogeografía Insular  
Instituto de Enfermedades Tropicales y Salud Pública de Canarias (IUEPSC)  
Universidad de La Laguna (ULL), 38206 La Laguna, islas Canarias, España*

<sup>3</sup> *Unidad de Botánica Aplicada  
Instituto Canario de Investigaciones Agrarias (ICIA)  
Jardín de Aclimatación de la Orotava  
C/ Retama nº 2, 38400 Puerto de la Cruz, islas Canarias, España*

MÉNDEZ, P., L. DE NASCIMENTO & J. A. REYES-BETANCORT (2013). Natural Pasture of the Canary Islands. *VIERAEA* 41: 141-160.

**ABSTRACT:** It shown a different overview from the usual and a reflection about the natural vegetation of the Canary Islands, highlighting the value as pasture and fodder of the elements that are part of different plant communities. Also we make a classification of livestock in the region in relation to a number of parameters related to vegetation and territory. Results are analyzed trying to reconcile both aspects: conservation of ecosystems and farming systems livestock in particular. We used the results of many of the works carried out by several authors in different subject.

**Key words:** grazing, forages, livestock, natural vegetation, sustainability, Canary Islands.

**RESUMEN:** Se ofrece una visión muy general y diferente de la usual acerca de la vegetación natural de las islas Canarias, destacando el valor pasícola y forrajero de los elementos que forman parte de las diferentes comunidades. Se tipifica también la ganadería en relación a una serie de parámetros del territorio relacionados con la vegetación y se analizan los resultados, tratando de compatibilizar los aspectos tanto de conservación de los ecosistemas como de la actividad agraria y concretamente la ganadera. Se han utilizado los resultados de muchos de los trabajos llevados a cabo por varios autores en las diferentes áreas.

Palabras clave: Pastoreo, Forrajes, Ganadería, Vegetación Natural, Sostenibilidad, islas Canarias.

## INTRODUCCIÓN

El archipiélago canario tiene grandes extensiones de suelo poco evolucionados, pedregosos y en general no propicios para el desarrollo de pastos naturales. Sólo los territorios más antiguos de las islas occidentales y centrales y las áreas sometidas a la influencia de los vientos alisios con suelos profundos, bien diferenciados y ricos en materia orgánica, han permitido un mayor desarrollo. A pesar de ello la ganadería es una práctica tradicional que se mantiene y se practica desde la época de la arribada a las islas de los primeros pobladores unos 2.500-3.000 años atrás. Las comunidades aborígenes desarrollaron una intensa actividad ganadera hasta el punto de ser uno de los principales factores de su economía (Capote *et al.*, 1999). En las islas más montañosas se practicó la transterminancia (transhumancia vertical), de forma que los ganados se movían de costa a cumbre aprovechando los distintos ecosistemas según la estación del año. Así, durante el invierno permanecían en las zonas bajas donde el pasto crece antes y las temperaturas son benignas y en el verano, cuando las herbáceas de la costa se agostaban, los rebaños eran movidos hacia las partes medias y altas de las islas. Aunque según los indicadores económicos Canarias no puede ser considerada una región ganadera, la realidad es que la ganadería es un subsector estratégico de la economía regional del que viven muchas familias, bien como única actividad o como complemento de otras. La cabaña más importante es la caprina cuya producción principal son los quesos, de los que las islas cuentan con tres denominaciones de origen protegidas (DOP) (queso Majorero, queso Palmero y queso de Flor de Guía, queso de Media Flor de Guía y queso de Guía) que vinculan los quesos con una raza y una alimentación con base territorial, lo cual se cumple más en unos casos que en otros (Fresno & Álvarez, 2007).

Por otro lado de las 744.700 ha de superficie que tiene el archipiélago 429.497 ha están ocupadas por vegetación natural o espontánea de las que 305.150 ha (cerca del 41% del territorio) son espacios naturales protegidos (ENP), recogidos en la Ley de Espacios Naturales de Canarias bajo diferentes figuras de protección (Ley 12/1994 de 19 de Diciembre), de las que 96.068 ha son ENP con determinados usos permitidos, entre ellos agricultura y ganadería tradicionales, que se recogen en sus respectivos documentos normativos. El objetivo básico de estos espacios con usos permitidos, en especial los Parques Rurales, es la coexistencia de las actividades agrarias locales con la conservación del territorio.

A esta situación hay que añadir las 40.000 ha de superficie de cultivos abandonados en todo el archipiélago que, de una manera aproximada, suponen en la isla de El Hierro el 0,4% de la superficie insular (110 ha), el 2% de Gran Canaria (2.805 ha), el 3% de Lanzarote (2.780 ha), el 4% de La Gomera (1.493 ha), el 5% de Fuerteventura (7.600 ha), el 8% de La Palma (5.881 ha) y el máximo porcentaje de abandono en Tenerife con un 10% (20.531 ha).

El objetivo de este trabajo es mostrar en un solo documento (i) una visión conjunta de un territorio tan peculiar y frágil como el canario, que sustenta una actividad ganadera de ruminantes que necesita consumir fibra de calidad, (ii) intentar aportar datos para una mejor

comprensión de la situación y un mejor entendimiento a la hora de planificar el uso del territorio de una manera sostenible en el tiempo.

## MATERIAL Y MÉTODOS

La Sociedad Española para el Estudio de los Pastos (SEEP) junto con centros de investigación y universidades de todas las comunidades autónomas (en Canarias ICIA y ULL), desarrolló un proyecto entre los años 2000-2004 (OT00-037-C17-06: Tipificación, cartografía y evaluación de los pastos españoles) con el objetivo de recopilar, homogeneizar y sintetizar la mayor cantidad posible de información en relación a la producción pascícola y forrajera a nivel nacional, del que se muestran aquí parte de los resultados obtenidos para Canarias, anteriormente ya expuestos en avances de los mismos para la isla de Tenerife (Méndez *et al.*, 2005).

Se adopta la definición del Nomenclátor Básico de Pastos (Ferrer *et al.*, 2001) donde queda establecido y aceptado que “pasto es cualquier recurso vegetal que sirve de alimento al ganado, bien en pastoreo bien como forraje”, clasificándose en naturales o agrícolas y, en ambos casos, pudiéndose tratar de pastos arbóreos, arbustivos o herbáceos. Este trabajo se refiere sólo a los pastos naturales que no han sido sembrados, aunque la actividad humana haya sido necesaria para su existencia al menos de manera indirecta y se tipifican según criterios fisionómicos y fitosociológicos, sobre la base de la información disponible.

Para definir las grandes unidades de pasto según el criterio fisionómico (Ferrer *et al.*, 2001) se utilizó el SIG ArcView 3.2 (ESRI 1996) de forma que a partir del campo “Uso” del II IFN (Dirección General de Conservación de la Naturaleza, 1996) se hace una primera clasificación del territorio. La unidad forestal arbolado se subdivide a su vez en los distintos tipos de bosque definidos por el campo “Espe” (especie principal de las masas arboladas). Las unidades forestales con arbolado ralo y desarbolado se caracterizaron utilizando la Cartografía Básica de Canarias (E 1:5000) (Cartográfica de Canarias S.A., 1996) y el mapa derivado de Ocupación del Suelo (Cartográfica de Canarias S.A., 1998). Una vez definidos las grandes unidades de pasto según el criterio fisionómico se tipifican según el criterio fitosociológico, adscribiendo los sintáxones a cada uno de los tipos fisionómicos según la información fitosociológica disponible (Rivas-Martínez *et al.*, 2002; Del Arco-Aguilar *et al.*, 2006). Dentro de cada tipo de formación vegetal se han situado las comunidades herbáceas correspondientes (pastizales).

Finalmente se esboza una tipificación de la ganadería de rumiantes, con el objetivo de ver la relación entre la ganadería y el territorio que la sustenta, para lo que se siguió la metodología propuesta para la provincia de Huesca (Broca *et al.*, 2003) con algunas variaciones. Para los 87 municipios se analizaron 33 variables que su vez se agrupan en 6 conceptos relacionados con el uso de la superficie municipal: % de vegetación natural, % de superficie de cultivo, % de improductivo (urbano e infraestructuras en general), % ENP de uso no permitido y % ENP de usos permitidos y carga ganadera de rumiantes (UGM km<sup>2</sup>: Unidades de Ganado Mayor por km<sup>2</sup>). Se utilizó un análisis de conglomerados jerárquicos (método de Ward) del programa estadístico SPSS 11.0 para agrupar los municipios según las variables analizadas.



## RESULTADOS

### 1. Criterio Fisionómico

#### 1.1. Pastos Arbolados

Pastos con arbolado denso (cobertura de copa  $\geq 20\%$ ) y ralo (cobertura de copas 5-20%) que ocupan unas 119.042 ha (15,9% del territorio) distribuidas entre los bosques de pino canario, repoblaciones forestales de pino insignne, pino carrasco, pinares mixtos y eucaliptos, bosques termófilos, bosques de laurisilva pura y bosques de fayal-brezal-laurisilva. El pasto con arbolado se presenta en las islas con tres formaciones vegetales, la del pino canario, el monteverde (que incluye tres formaciones interrelacionadas: brezales, fayal-brezal y laurisilva) y los bosques termófilos. Estas formaciones están representadas en las cinco islas occidentales y centrales mientras que en Lanzarote y Fuerteventura sólo aparecen testimonios aislados del termófilo, si bien en ésta última isla, en los escarpes más elevados del macizo de Jandía, pervive una manifestación puntual del monteverde. Algunas de las especies arbóreas pueden ser objeto del ramoneo por el ganado (fayas, brezos, viñátigos, etc.), pero como consecuencia de su accesibilidad, son las especies arbustivas y herbáceas que las acompañan, las más susceptibles al pastoreo. Al referirnos a pasto arbolado hemos querido hacerlo en relación a los pastos del sistema en conjunto, no exclusivamente a los árboles.

#### 1.2. Pastos Arbustivos

Se considera pastos arbustivos las superficies ocupadas por especies leñosas de menos de 5 m de altura que cubren más de un 20% del suelo. Suponen unas 295.603 ha (39,6% del territorio) y se subdividen en tres formaciones vegetales generales: arbustivas de alta montaña, seriales de alto nivel evolutivo (escobonales y codesares) y matorrales de zonas bajas que incluyen, además del tabaibal-cardonal, otras formaciones seriales y azonales (sobre diferentes tipos de sustratos: arenosos, salobres, etc.).

#### 1.3. Pastos Herbáceos

Ocupan una superficie aproximada de 14.852 ha de pastizales (1,9% del territorio) dominadas por comunidades herbáceas, anuales o vivaces, además de algunas leñosas de pequeña talla. En general hay una deficiente información cartográfica y bibliográfica de estas comunidades para Canarias. La mayoría ocupan zonas puntuales o zonas aclaradas de borde de bosque o matorral, normalmente de escasas dimensiones y dispersas, por lo que son de difícil representación cartográfica. Las más amplias quizá sean las comunidades de sustitución de la vegetación potencial dedicadas al pastoreo, por tanto casi todas tienen un origen antrópico. La vegetación herbácea del archipiélago canario está estrechamente ligada al mundo mediterráneo caracterizado por sequía estival y por el predominio de especies anuales, pero también existe un grupo importante de comunidades herbáceas más relacionadas con las zonas áridas del Sáhara y territorios próximos, con mayor representación en Lanzarote y Fuerteventura. Un grupo importante de especies anuales pueden considerarse de reciente introducción, pero otras tienen un origen más antiguo. Existen datos arqueológicos que relacionan la introducción de algunas especies ruderal-nitrófilas muy comunes

en el archipiélago, como *Malva parviflora*, *Amaranthus* sp., *Solanum nigrum* y *Chenopodium murale*, con la llegada de los primeros pobladores unos 2,5-3 mil años atrás (Morales *et al.*, 2009).

## 2. Criterio Fitosociológico

### 2.1. Pastos arbolados constituidos por los bosques de pino canario (pisos termo-supramediterráneos seco-húmedos)

Representados por la clase *Chamaecytiso-Pinetea canariensis*, ocupan una superficie aproximada de 75.500 ha en las islas occidentales, siendo los más extensos los de La Palma y Gran Canaria seguidos de Tenerife, El Hierro y, de forma muy puntual, en La Gomera. El aprovechamiento tradicional de estos ecosistemas ha sido el forestal, ganadero y agrícola, por este orden. En general los pinares tienen una palatabilidad muy baja y sólo son aprovechados por ramoneos esporádicos (San Miguel, 2001), sin embargo en Canarias tienen interés algunas especies leguminosas arbustivas características del sotobosque, como son los escobones del pinar, representados por diferentes subespecies y variedades según las islas: *Chamaecytisus proliferus* ssp. *proliferus* var. *calderae* (tagasaste blanco de La Palma), ssp. *angustifolius* (escobón de hoja estrecha de Tenerife y La Gomera) y ssp. *meridionalis* (escobón del sur de Gran Canaria), los codesos de cumbre (*Adenocarpus viscosus* var. *viscosus* y var. *spartioides*) y en menor medida algunas especies del género *Teline* (*T. stenopetala* ssp. *spachiana*, *T. osyrioides* y *T. microphylla*). Algunas de estas especies, como el tagasaste blanco de La Palma y el escobón del sur de Gran Canaria, tienen distribuciones más amplias hacia el dominio de la *Pruno-Lauretea novocanariensis* en el primer caso y de la *Kleinio-Euphorbietea canariensis* en el segundo, lo que les confiere gran interés para el manejo agronómico por su mayor rango de apetencias edafo-climáticas. Los escobones y los codesos, que han sido importantes pastos de diente e incluso de corte, contienen cantidades variables de alcaloides tales como esparteína o adenocarpina respectivamente (Valera & Santos, 2002). En el caso de los escobones es la ssp. *meridionalis* la de mayor contenido en esparteína, lo que la hace ser la menos apetecible del grupo para el ganado caprino (Méndez & Almeida, 1997; Ventura *et al.*, 2000), sin embargo es la más productiva del grupo (18-20 kg biomasa/pl) con un 62% de dicha producción aprovechable. Los codesos de estas comunidades fueron muy consumidos en el pasado cuando se practicaba la transterminancia hacia la cumbre (Rodríguez-Navarro *et al.*, 2011); tienen unos contenidos elevados en proteína pero menos del 50% de su biomasa es aprovechable, siendo las flores las partes más apetecibles; son plantas en general de lento crecimiento cuando se las cultiva (Méndez, 1993) y probablemente su contenido en alcaloides sea el motivo por el que los pastores han evitado el consumo excesivo, ya que según ellos puede causar abortos en cabras, además de amargar el sabor de la leche.

En general el espacio dedicado al pastoreo en zonas de cumbre ha decrecido de una manera drástica desde los años 60, siendo muy probablemente Gran Canaria la isla en donde prevalecen en la actualidad los usos tradicionales de pasto en esta zona, que allí se denominan las “vueltas de temporada”, donde quedan algunos rebaños permanentes de cabras y rebaños mixtos de ovino y caprino, repartidas por la zona que constituye el Parque Rural del Nublo, donde no existe una ganadería extensiva propiamente dicha sino pequeños rebaños

de pocas cabezas, que suelen pastar en terrenos propiedad del ganadero y cercanos a la explotación (Torres-Estupiñán & Martel-González, 1993).

Las comunidades herbáceas de estas áreas, que se localizan de manera muy puntual en las zonas aclaradas y bordes del bosque, están constituidas por pastos de la clase *Tube-rarietea guttatae* y, en las situaciones más húmedas y frescas, por pastos de la clase *Trifolio-Geranietea*, ambas en general de escaso interés pastoral.

## 2.2. Pastos arbolados constituidos por los bosques de monteverde (pisos infra-termomediterráneos subhúmedo-húmedos)

Representados por la clase *Pruno-Lauretea novocanariensis* ocupan una superficie aproximada de 27.850 ha distribuidas en todas las islas a excepción de la más oriental, Lanzarote. Están incluidas en esta superficie las cerca de 5.000 ha de laurisilva pura del parque nacional de Garajonay en La Gomera, que supone el 90% de esta formación en las islas, repartiéndose el 10% restante entre La Palma y Tenerife. La mayor parte del monteverde canario son formaciones de fayal-brezal, más o menos enriquecidas con elementos florísticos de la laurisilva, cuyas comunidades arbóreas se reparten en diferentes alianzas y asociaciones, de las que destacamos por su amplia distribución actual *Myrico-Ericetum arboreae*, con especies características como *Erica arborea* (brezo), *Morella faya* (faya), *Morella rivas-martinezii* e *Ilex canariensis* entre otras. Destacamos aquí aquellas leguminosas heliófilas, que participan en las zonas más abiertas del monteverde, de elevado interés forrajero como son *Chamaecytisus proliferus* ssp. *proliferus* var. *proliferus* (escobón típico), var. *canariae* (escobón blanco de Gran Canaria), *Teline canariensis* (retamón), *Teline microphylla*, *T. stenopetala* ssp. *stenopetala* (gacia de La Palma), *Adenocarpus foliolosus* var. *foliolosus* y var. *villosus* (codesos), etc., que en general tienen un elevado poder colonizador de cultivos abandonados de la zona y un interesante potencial forrajero (Méndez, 1993).

Pero el arbusto forrajero por excelencia, de importancia local e internacional que se puede situar en esta área, es el tagasaste (*Chamaecytisus proliferus* ssp. *proliferus* var. *pal-mensis*), endemismo palmero ampliamente introducido como cultivo más o menos intensivo en el resto de las islas, excepto en Lanzarote y Fuerteventura, por lo que su distribución actual es mucho más amplia que la potencial. Aunque se han publicado numerosos trabajos dentro y fuera del archipiélago, abordando diferentes aspectos de la planta, destacamos aquí los que reflejan el interés de su inclusión, junto con la tederá (*Bituminaria bituminosa*), en la dieta del ganado caprino lechero de raza palmera para la obtención de quesos de calidad (Álvarez et al., 2007a y 2008), para la conservación del suelo (China, 2001) y por la posibilidad de ser introducido en zonas semiáridas con mínimo aporte hídrico (González-Rodríguez et al., 2004). También aquí destaca la gacia palmera por el elevado contenido en proteína, similar al del tagasaste, y por su gran palatabilidad, pero en cultivo es menos productiva y se adapta peor a condiciones más secas (Méndez, 1993).

Las formaciones herbáceas de estos pastos arbolados pertenecen a las mismas clases que la de los pinares.

El aprovechamiento tradicional del monteverde ha sido el forestal, el agrícola y el ganadero, pero en la actualidad se ha reducido muchísimo este último uso debido en parte a las leyes de protección medioambientales, a la terciarización de las actividades y, en general, a un cambio de modelo de desarrollo económico y social. Muy probablemente sea en

la isla de La Palma donde aún hoy en día siguen siendo utilizados el brezo, la faya y en menor medida otras especies de uso permitido, para las explotaciones ganaderas caprinas semiextensivas, tanto como alimento fibroso dentro de la ración, como de cama para la elaboración de estiércol destinado a las plataneras (García-Rodríguez & Febles-Ramírez, 2002). El bajo contenido energético del brezo la hace ser una especie poco apetecida por el ganado pero cobra cierto interés por ser, probablemente, la de mayor representación en estos arbolados (Bermudo *et al.*, 2004).

En la actualidad la raza de cabra Palmera es la que más utiliza los recursos del monte verde por pastoreo directo, produciendo uno de los tres quesos con DOP de las islas.

### 2.3. Pastos arbolados del bosque termoesclerófilo (pisos infra-termomediterráneo-semiárido superior)

Vienen caracterizados por la clase *Oleo-Rhamnetea crenulatae*, donde el arbolado adquiere aspectos diferentes dependiendo de la especie arbórea dominante. En general son formaciones muy degradadas en buena parte debido a la ocupación humana y agrícola, coincidiendo en muchos casos con las zonas de cultivo típicas de las medianías insulares. Esta vegetación está representada en todas las islas, también en los macizos de Betancuria y Jandía en Fuerteventura y el de Famara en Lanzarote, en donde el ganado no controlado pone en peligro estos reductos de gran interés.

Desde el punto de vista forrajero existen especies arbustivas acompañantes de reconocido o potencial interés forrajero tales como *B. bituminosa* var. *bituminosa* (tedera común), *B. bituminosa* var. *albomarginata* (tedera de Lanzarote), *Rumex lunaria* (vinagrera), *Periploca laevigata* (cornical), entre las primeras, y *Convolvulus floridus*, *Hypericum canariensis*, *Echium* spp., *Dorycnium eriophthalmum*, o *Crambe sventenii* entre las segundas. Como forraje tradicional destacada entre ellas la tedera, de la que se han descrito dos variedades para las islas (Méndez *et al.*, 1990-91): la var. *albomarginata*, endemismo de Lanzarote en zonas restringidas del macizo de Famara, y la var. *crassiuscula*, en escarpes del dominio del matorral de la cumbre de Tenerife, de la que se hablará más adelante. Además, y de momento englobadas en la var. *bituminosa*, existen una serie de poblaciones que se diferencian por su morfología, así como por características agronómicas, tales como la producción de biomasa y el contenido en psoraleno y angelicina (furanocumarinas) (Méndez *et al.*, 2006). En Canarias estas poblaciones se distribuyen a lo largo de todos los pisos de vegetación y en la actualidad la especie en sentido amplio está siendo objeto de estudio con fines forrajeros y terapéuticos, entre otros (Real *et al.* 2009, Pazos *et al.* 2013). La tedera común es una especie de gran interés tanto como forraje de corte (Méndez, 2000; Méndez *et al.*, 2008) como de pastoreo directo para ganado caprino (Méndez *et al.*, 2011a), comprobándose su buen rebrote cuando el consumo no supera el 90% de la materia verde disponible (Méndez *et al.*, 2011 b). Su palatabilidad, valor nutritivo y efecto positivo en el ganado caprino de leche está bien contrastado (Álvarez *et al.*, 2004 a, 2007; Ventura *et al.*, 2009; Méndez *et al.*, 2011 a).

La tedera de Lanzarote es una planta de porte almohadillado que no supera los 60 cm de altura y que guarda ciertos parecidos morfológicos con otras poblaciones de las islas de zonas geológicamente más antiguas (Teno, Andén Verde, Anaga, Jandía, etc.), pero se diferencia de ellas por su menor contenido en psoraleno, por no contener angelicina (salvo tra-

zas en algunas ocasiones) (Méndez *et al.*, 2001; Méndez *et al.*, 2006), por una menor productividad aunque con mayor contenido en fracciones comestibles, y por sus claras diferencias moleculares (Pazos *et al.*, 2013).

Otra de las especies, la vinagrera, además de ser productiva, rústica y resistente tanto a las podas drásticas como al sobrepastoreo tiene un contenido proteico cercano al de las leguminosas y aunque no es un forraje excelente cubre las necesidades de mantenimiento y contribuye de una manera efectiva a mejorar y equilibrar la ración del caprino de leche, a la vez que a disminuir la dependencia de forraje importado, en muchos casos de baja calidad (Méndez *et al.*, 2003; Álvarez *et al.*, 2007b).

Se sabe que el cornical es consumido por todo tipo de ganado en el Sáhara Occidental y las referencias de los pastores canarios señalan lo mismo. Trabajos llevados a cabo en el Parque Rural de Anaga (Mata *et al.*, 1999) indican que ocupa el tercer lugar de las especies más consumidas, detrás de la tederá y la angoja (*Sonchus acaulis*). También en el SE peninsular, y a pesar de su elevado contenido en taninos, la especie próxima *Periploca angustifolia* es muy apetecible para el ganado (Barroso *et al.*, 2003). En la actualidad los ensayos que se están llevando a cabo en el ICIA corroboran este hecho, además de que parece ser una planta que cultivada en intensivo puede ser aprovechada varias veces al año por corte y muy probablemente también por pastoreo directo (datos sin publicar).

Dentro del género *Teline* destaca *T. pallida* ssp. *gomeræ* (gacia gomera) propia de comunidades tanto de *Telino-Adenocarpion* como de *Mayteno-Juniperion*, adaptándose bien su cultivo a pluviometrías de 350-400 mm y no viéndose afectada por plagas. Es de palatabilidad intermedia entre el tagasaste y el escobón del sur de Gran Canaria y, aunque no es demasiado productiva y su crecimiento es lento, resiste bien sin perder las hojas en condiciones semiáridas por lo que se considera una especie interesante (Méndez, 1993).

Dentro de las zonas ganaderas más importantes englobadas en esta formación mencionaremos a La Dehesa Comunal del Hierro y determinadas áreas de los parques rurales de Teno, Anaga y Vallehermoso. Los terrenos de La Dehesa están más dedicados al pastoreo de ganado vacuno y ovino mientras que en las otras áreas predomina el caprino.

#### 2.4. Pastos arbustivos de alta montaña (pisos meso-oromediterráneos seco-húmedos)

Los arbustivos de alta montaña se encuentran representados sólo en las dos islas de mayor altitud de Tenerife y La Palma, con diversas asociaciones características de la alianza *Spartocytision supranubii* compuestas de un cortejo florístico rico en endemismos locales, entre los que se encuentran leguminosas de interés forrajero como son los codesos de cumbre (*Adenocarpus viscosus* var. *viscosus* y var. *spartioides*) con elevados contenidos en proteína aunque de escasa producción de biomasa aprovechable, como el resto de las especies de codesos, que junto con el lento crecimiento los relega como arbusto productor de forraje en intensivo a favor de otras especies (Méndez, 1993). El aprovechamiento tradicional de esta zona ha sido el ganadero, en el caso de Tenerife desde época prehispánica durante los meses de verano hasta 1954. Hasta aquí llegan también alguna variedades de escobón como el *Chamaecytisus proliferus* ssp. *angustifolius* que en cultivo produce menos forraje aprovechable que otros escobones como la ssp. *meridionalis* y la var. *canariæ*, siendo más interesante para pastoreo directo o ramoneo que para corte.

Hay que mencionar aquí a la tederá de cumbre (*Bituminaria bituminosa* var. *crassiuscula*) que difiere de la variedad común entre otros aspectos morfológicos por presentar en el primer año un tallo muy corto a modo de corona basal, del que parten tallos poco lignificados y “mollares” (fácil de partir) (Méndez *et al.*, 1990-91), a partir de los que se desarrollan sus largos tallos florales; estas diferencias se corroboran también a nivel molecular (Pazos-Navarro *et al.*, 2011; Pazos-Navarro *et al.*, 2013). Su distribución en el tramo superior de la clase *Chamaecytiso-Pinetea canariensis* y más en concreto en zonas de gleras y escarpes protegidos de *Spartocytisium supranubii*, hace que se acompañe de todo un cortejo florístico endémico, y no debe de ser confundida con una introducción accidental o provocada de la tederá común en el Parque Nacional del Teide. Desde el punto de vista agronómico se considera un importante recurso fitogenético del que hay que preservar su población original y, que al igual que las otras variedades canarias, son básicas para el mejoramiento de la especie para diferentes usos. Sin embargo como productora de forraje no es interesante porque a pesar de que tiene un valor nutritivo adecuado, tiene un comportamiento agronómico errático, es poco persistente y no se desarrolla bien en las condiciones en donde se establece la ganadería tradicional de las islas (Méndez *et al.*, 2006; Pazos-Navarro *et al.*, 2013).

#### 2.5. Pastos arbustivos seriales de alto nivel evolutivo (pisos infra-mesomediterráneos seco-húmedos)

Son las comunidades arbustivas de sustitución, muy evolucionadas, en áreas situadas entre los pinares y el borde superior del bosque termófilo. Se incluyen en este grupo las comunidades de leguminosas de interés forrajero como son los escobonales (*Adenocarpus-Chamaecytisetum angustifolii*), los retamonares (*Telinetum canariensis*, *Micromerium-Telinetum microphyllae*, comunidades de *T. pallida* ssp. *gomeræ*), los codesares (comunidades de *Adenocarpus foliolosus*), los escobonales-codesares (*Chamaecytiso canariae-Adenocarpetum villosi* y los matorrales de *Chamaecytisus proliferus* ssp. *meridionalis*), matorrales de gacia (*Teline splendens* y *T. stenopetala* ssp. *stenopetala*) y tagasaste (*Chamaecytisus proliferus* var. *palmensis*). En general son comunidades vegetales de alto contenido proteico por lo que son de gran interés para la producción forrajera.

#### 2.6. Pastos arbustivos de zonas bajas (pisos inframediterráneos hiperárido-semiáridos)

Las comunidades arbustivas con elementos de interés forrajero de las zonas basales de todas las islas, se pueden encuadrar en dos grandes formaciones con múltiples unidades, las de la clase *Kleinio-Euphorbietea canariensis* que engloba los tabaibales, cardonales y otros matorrales de carácter xérico, y las de *Pegano-Salsolatea* que son comunidades arbustivas de carácter más nitrófilo; en ambas dominan los caméfitos y nanofanerófitos y, en menor medida, las herbáceas. Incluimos aquí a las especies arbustivas que intervienen en los eriales a pasto (baldíos), antiguos terrenos agrícolas donde crece una vegetación espontánea, que puede ser objeto de pastoreo, y que por sucesión natural puede evolucionar a pastizal, según la humedad, y posteriormente a comunidades vegetales leñosas de las que tanto en este nivel bioclimático como en el termomediterráneo semiárido superior son muy abundantes. En general, la calidad del pasto es baja salvo excepciones como es el caso de

los arbustos anteriormente mencionados como la vinagrera, la tederera y el cornical; la aulaga (*Launaea arborescens*), en especial en Fuerteventura y Lanzarote, es uno de los pocos recursos pastables sobre todo cuando la planta está en flor y de la que algunos ganaderos dicen que favorece la producción de leche. Hay poblaciones de tederera de hoja estrecha en las zonas sur de algunas de las islas, adaptada a condiciones más áridas que, aunque menos productivas, pueden ser elementos importantes para la selección de caracteres de resistencia a la aridez en trabajos de mejora genética.

Son las comunidades vegetales que mayor extensión ocupan en las islas y donde se sitúa la mayor parte de la ganadería caprina, casi toda estabulada, aunque en islas menores (La Palma, La Gomera) y en zonas de Tenerife menos habitadas como Arico o Anaga hay concentración de zonas de pastoreo. Hay que mencionar aquí a las cabras de costa de Fuerteventura, una tradición centenaria que pone en peligro la preservación de los endemismos si no se controla.

En especial en la isla de Lanzarote, Fuerteventura y Gran Canaria, y de manera más puntual en Tenerife, tienen interés algunas especies de Chenopodiáceas relacionadas con los matorrales de sustitución de los tabaibales dulces (*Euphorbia balsamifera*) tales como *Suaeda ifniensis*, *Salsola divaricata*, *Suaeda fruticosa*, *Atriplex halimus* y *Salsola vermiculata*. Son especies más o menos suculentas, con bajo contenido en fibra en la parte comestible (las hojas) y por tanto con elevada digestibilidad, unido a unos porcentajes de proteína bruta equiparables al de las leguminosas, en especial en *Suaeda fruticosa*, *Salsola divaricata* y *Atriplex halimus*. Este grupo destaca también por la presencia de poliploides, aspecto importante en mejora genética. El género *Atriplex*, y en especial algunas especies entre las que se encuentran *A. halimus*, son bien conocidas por su interés en la recuperación y rehabilitación de terrenos en zonas áridas para uso forrajero (Le Houérou, 1992); en Canarias se ha experimentado con esta especie incluyéndola en la dieta del ganado caprino de raza mayorera junto con vinagrera y cebada (*Hordeum vulgare*) (Álvarez *et al.*, 2003; Álvarez *et al.*, 2008) formando parte de una dieta equilibrada, alternativa a la utilización de piensos como único alimento.

En comunidades azonales destacan especies como *Suaeda vera* en asociaciones de la clase *Nerio-Tamaricetea* de Fuerteventura y sur de Gran Canaria y de *Sarcocornietea fruticosae* (*Frankenio-Suaedetum verae*) o *Launaea arborescens*, *Atriplex halimus* y *A. glauca* ssp. *ifniensis* u *Ononis hesperia* en asociaciones de la clase *Polycarpeo-Traganetea moquinii*.

### 2.7. Pastos herbáceos de *Tuberarietea-guttatae*

Son pastos pioneros y efímeros de carácter xerofítico. Generalmente no llegan a cubrir completamente el suelo, aunque el grado de encespedamiento podría aumentar considerablemente si existiera un pastoreo intenso y continuado (San Miguel *et al.*, 2001).

En Canarias tienen cierto interés forrajero las comunidades de *Tuberarion guttatae* (*Tuberarietalia guttatae*) dentro de las cuales abundan las especies del género *Trifolium*, además de otras tales como *Aira caryophyllea*, *Hypochoeris glabra*, *Lathyrus angulatus*, *Rumex bucephalophorus* ssp. *canariensis*, *Tolpis umbellata* y *Vulpia myuros*. Normalmente aparece en las canarias occidentales desde el infra- al mesomediterráneo. En Fuerteventura y Lanzarote, donde los pastizales están sometidos a fuertes cargas durante cor-

tos periodos de tiempo (carga instantánea), esta comunidad está también presente pero únicamente de manera fragmentaria en las cimas de montañas de altitudes superiores a los 400 m s.n.m.

Muchas especies de *Lathyrus* jugaron un importante papel en la alimentación del ganado, como grano y forraje, solos o mezclados con otras leguminosas, un uso que se debería de recuperar ya que son especies perfectamente adaptadas a nuestras condiciones edafoclimáticas.

También están dentro de esta clase los pastos de *Brachypodietalia-distachyi*, que tienen como especies características en Canarias *Medicago laciniata*, *Ononis reclinata*, *Ajuga iva*, *Neatostema apulum*, *Brachypodium distachyon*, *Atractylis cancellata* y *Bupleurum semicompositum* entre otras. Los de *Brachypodium distachyi* tienen un valor pastoral bastante reducido aunque no despreciable, con *Ononis pendula* y *Campanula erinus* como algunas de las especies características. El principal interés de estas comunidades quizá radique en la gran amplitud ecológica y en la de ser pastos pioneros sobre suelos muy degradados y rocosos. Las comunidades de *Stipion capensis*, efímeras, xerofíticas y de desarrollo irregular, se encuentran en Canarias preferentemente sobre suelos de picón o materiales volcánicos más o menos desmenuzados y acusadamente oligótrofos, o rara vez en arenas litorales de interior de origen eólico más o menos consolidadas; se distribuyen por el piso inframediterráneo árido y semiárido de todas las islas, principalmente en el territorio de *Kleinio-Euphorbietea canariensis*. Dominadas por el chirate (*Stipa capensis*) incluyen otras especies como *Plantago amplexicaulis* y *P. ovata*, así como varias leguminosas de cierto interés forrajero como *Astragalus solandri*, *A. stella*, *A. mareoticus*, *Ononis serrata* u *O. sicula*.

### 2.8. Pastos herbáceos de Poetea-bulbosae

Son pastizales de especies anuales y vivaces muy densos (majadales), con coberturas próximas al 100%, agostantes, adaptados y sustentados por la acción del ganado y de buen valor nutritivo. *Poetalia-bulbosae* es el único orden de esta clase representada en las islas por comunidades óptimas como pasto de diente de ganado ovino (*Periballio-Trifolium subterranei*). Al ser pastos agostantes la permanencia de la ganadería en el verano determina un aclareo en el empraizado de *Poa bulbosa* que es fácilmente arrancada por los bocados de los animales, además de consumir los glomérulos del *Trifolium subterraneum* repletos de semillas, dificultándose mucho la conservación y multiplicación de estas especies. También un exceso de elementos nitrogenados en forma de amoniaco y nitratos puede favorecer la aparición de otras comunidades más nitrificadas de escaso o nulo valor pastoral. Su distribución en Canarias se limita a las islas occidentales en los pisos termo-mesomediterráneos subhúmedo-húmedos (P: 600-900 mm) en el dominio potencial de *Pruno-Lauretea novocanariensis*. Los mejores pastizales de *P. bulbosa* y *T. subterraneum* de Canarias susceptibles de conservación y mejora se encuentran en las zonas de la Meseta de Nisdafe en El Hierro y en la comarca ganadera de Guía-Juncalillo en Gran Canaria, existiendo en este último caso un sistema semi-adehesado muy interesante con leguminosas endémicas como sustrato arbustivo. También en ciertas zonas de Teno Alto en Tenerife y de Garafía en La Palma podemos encontrar praderas con *Trifolium subterraneum* pero formando parte de una vegetación de composición más diversa. Son pastos de calidad que deben ser conservados y para ello es imprescindible un pastoreo equilibrado.



### 2.9. Pastos herbáceos de Lygeo-Stipetea

Agrupar a los pastizales vivaces con gramíneas dominantes y enraizadas en suelos profundos y xerofíticos con *Phagnalon saxatile*, *Bituminaria bituminosa* y *Dipcadi serotinum* como especies características. Algunas de sus comunidades tienen interés forrajero por su productividad y por el valor nutritivo en determinadas épocas del año. Forman parte de esta clase los cerrillares y panascales (*Hyparrhenietalia hirtae*) que son comunidades desviantes térmicas de la clase, ligeramente nitrófilas y termófilas, asentadas sobre suelos más esqueléticos. En Canarias las comunidades de *Hyparrhenia sinaica* (*Hyparrhenion hirtae*), donde pueden participar también otras especies subnitrófilas y termófilas como la tедера, son típicas de terrenos de cultivo abandonados y borde de caminos de los pisos infra-termediterráneos, y constituye casi el único recurso pastable de muchos lugares. La palatabilidad y valor nutritivo más interesante se concentra en cortos períodos de tiempo, hasta la época de floración aproximadamente, siendo un recurso valioso a escala local. El pastoreo libre y esporádico que finaliza con el espigado de las gramíneas es bastante productivo en biomasa y ocasionalmente se ha henificado en El Hierro y Tenerife. La implantación de especies leñosa de interés forrajero puede ser un complemento interesante para este tipo de pastizales (San Miguel, 2001); algunas de estas especies en Canarias podrían ser la tедера, la vinagrera y *Atriplex halimus*.

### 2.10. Pastos herbáceos de Molinio-Arrhenateretea

Son comunidades de prados mesofíticos muy modificados por la acción antrópica (siega o pastoreo). Los datos consultados la sitúan en Tenerife (aunque en nuestra opinión es extensible a otras islas) con dos tipos de comunidades: las claramente nitrófilas de *Plantaginietalia majoris* y los juncales de *Holoschoenetalia vulgaris*, bastante productivas pero de interés pastoral pequeño por calidad y palatabilidad. La primera posee gramíneas de alto valor pastoral tales como *Agrostis* spp., *Arrhenaterum elatius* spp. *bulbosus*, *Cynodon dactylon* y *Holcus* spp., junto con otras de baja calidad como *Rumex crispus* o *Mentha spicata*. El aprovechamiento de estas comunidades en la España peninsular se realiza a diente con altas cargas ganaderas instantáneas superiores a 1.5 UGM ha<sup>-1</sup> anual.

### 2.11. Pastos herbáceos de Stellarietea mediae

Comunidades vegetales claramente nitrófilas constituidas en su mayor parte por especies anuales donde se incluyen todos los herbazales ruderales antropozógenos. Agrupa el tipo de vegetación herbácea más abundante en las islas y aunque se le considera de muy escaso o nulo valor pastoral, a excepción de las comunidades subnitrófilas de *Thero-Brometalia* y *Sisymbrietalia*, el caprino puede aprovechar bien alguna de las especies.

*Thero-Brometalia* viene caracterizada en Canarias por especies como *Avena barbata*, *Bromus diandrus*, *Hedypnois rhagadioloides*, *Melilotus sulcatus*, etc. y agrupa a comunidades dominadas por gramíneas que caracterizan a diversos biotopos modificados por el hombre. Se distribuyen desde el nivel del mar hasta aproximadamente los 2.000 m s.n.m., donde tienen representación los herbazales ralos caracterizados por la alta presencia de *Bromus tectorum*. El denominador común de estas comunidades es su carácter subnitrófilo debido a la persistencia de abonos en cultivo abandonados, o por la ligera acumulación de nitratos en depresiones, márgenes viarios o cercanías de cultivos intensivos actuales. Otra ca-

racterística casi generalizada es la gran variedad florística unida siempre a una productividad baja. También son características de este orden las comunidades de *Echium plantagineum* y *Galactites tomentosa* que son pastos muy productivos, propios de eriales y campos de cultivos abandonados. Es interesante comentar el hecho de la importancia de las especies del género *Echium* como fuente de ácidos grasos omega-3, entre ellos el *E. plantagineum* (Guil-Guerrero *et al.*, 2000), lo que puede ser un valor añadido a la hora de utilizar estos herbazales subnitrófilos en la alimentación del ganado.

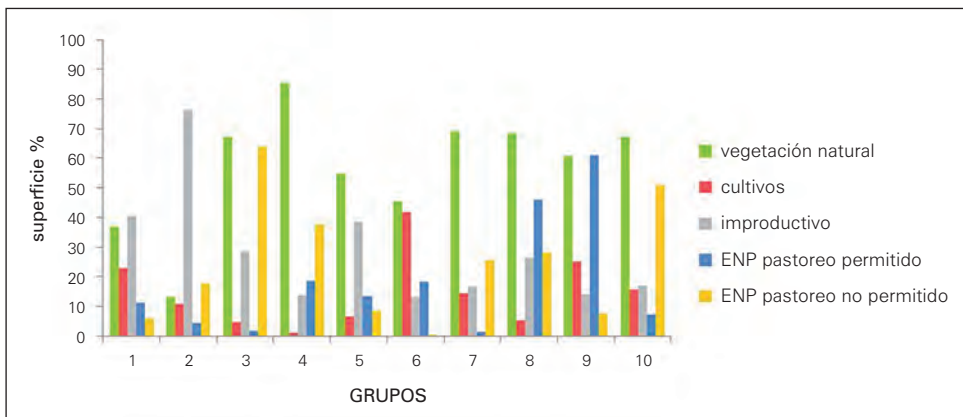
*Sisymbrietalia officinalis*, caracterizada entre otras por *Medicago polymorpha*, *Sisymbrium officinale*, *Rumex pulcher*, etc., tiene características muy parecidas a las anteriores pero con contenidos ligeramente superiores en nitrógeno y de carácter más ruderal o viario que arvense. En su composición predominan gramíneas como *Hordeum murinum* ssp. *leporinum*, ssp. *glaucum* y *Rostraria cristata* entre otras; también abundan las crucíferas y algunas geraniáceas, y de entre las leguminosas, es importante *Medicago polymorpha*.

A pesar de que los herbazales de *Chenopodietalia muralis* poseen un valor prácticamente nulo como pasto por ser poco apetecibles especies tan características como *Amaranthus viridis*, *Chenopodium murale*, *Conyza bonariensis*, etc., sin embargo en ensayos de pastoreo directo sobre praderas de tedería establecidas de forma artificial, *Malva parviflora*, una de las especies propias de la alianza *Chenopodion muralis* y que se desarrolló en abundancia como adventicia, se mostró como muy apetecible para el ganado caprino hasta el momento de la fructificación (datos sin publicar).

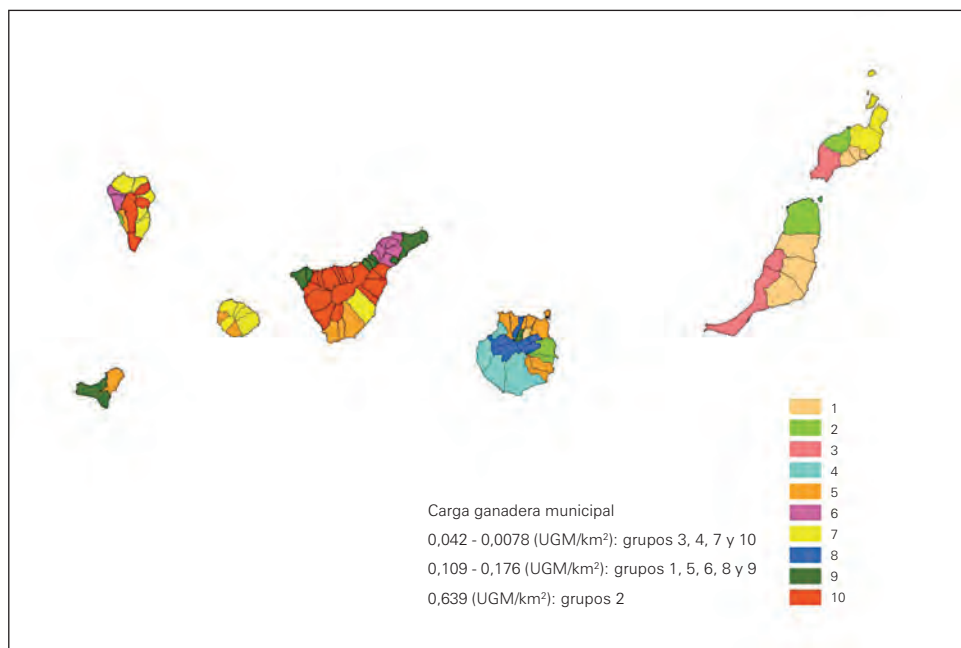
### 3. La tipificación ganadera

El programa utilizado para el análisis reunió los 87 municipios en 10 grupos según las variables analizadas (Fig. 1).

Los resultados muestran que no existe una clara relación entre la carga ganadera y la producción de biomasa vegetal teórica (vegetación natural y cultivos). En la Fig. 2 se mues-



**Figura 1.-** Porcentaje de superficie ocupada por los diferentes usos del suelo (variables) para cada grupo de municipios: vegetación natural, cultivos, terreno improductivo, espacios naturales protegidos con uso ganadero permitido y no permitido.



**Figura 2.-** Mapa de la agrupación de municipios en base a la carga ganadera junto con las diferentes variables de ocupación del suelo.

tra la carga ganadera por municipios de forma que los grupos 3, 4, 7 y 10 son los que soportan menor carga (0,042-0,078 UGM km<sup>-2</sup>). Éstos se distribuyen básicamente por toda la corona forestal de Tenerife, la mayoría de los municipios de La Palma, la zona SW de Gran Canaria, los municipios de Pájara y Betancuria en Fuerteventura y en Lanzarote, Yaiza; Tinajo, también en Lanzarote, junto con La Oliva en Fuerteventura, Ingenio y Telde en Gran Canaria y Tazacorte en La Palma aparecen como los de mayor carga ganadera (0,639 UGM km<sup>-2</sup>).

Los municipios con menor carga ganadera se caracterizan por tener grandes superficies de vegetación natural, en su mayor parte protegidas por ENP donde el uso ganadero no está permitido, en contraste con el grupo de mayor carga ganadera que se caracteriza por tener los mayores porcentajes de terreno improductivo (urbanizado, infraestructuras, terrenos con muy baja productividad, etc.) (Fig. 1). El resto de municipios tienen cargas intermedias (0,109-0,176 UGM km<sup>-2</sup>) y presentan el mayor porcentaje de superficie cultivada, además de porcentajes altos de vegetación natural, y de superficie protegida por ENP donde se permite el uso ganadero.

## DISCUSIÓN

La situación de la ganadería en Canarias y el territorio que la sustenta es un hecho muy complejo que, bajo nuestro punto de vista, no se ha abordado con la suficiente seriedad, profundidad y compromiso por parte de todas las instituciones implicadas, con una falta de coordinación entre las diferentes escalas de la administración, lo que ha dificultado cualquier tipo de gestión o de actuación. También existe una falta de conciencia de la sociedad en general que por una parte valora los productos ganaderos pero no se cuestiona de dónde vienen ni cómo se producen. En la tipificación ganadera se refleja una ganadería con escasa base territorial, lo que concuerda con la clara y creciente tendencia a la intensificación recogida tanto en documentos técnicos, como en los que provienen de representantes del sector que muestran su preocupación por el desplazamiento injustificado del ganado de lugares donde siempre existió.

En primer lugar tenemos un territorio único con una riqueza florística que es absolutamente necesaria proteger, por motivos ambientalistas y de conservación del territorio propiamente dicho, por razones económicas, dada la gran importancia de los recursos fitogenéticos para su uso con diferentes fines y, también, por el gran atractivo paisajístico que supone para el turismo como principal industria de la región. A los herbívoros ungulados se les considera una de las principales causas de perturbación del territorio en general y aún más en los que, como Canarias, son frágiles y no especialmente adaptados (Garzón-Machado *et al.*, 2010). Sin embargo los resultados son contradictorios porque ya son numerosos los estudios que concluyen que el pastoreo controlado es una actividad sostenible y con escasos efectos negativos sobre la vegetación, dependiendo del ecosistema y de la carga ganadera fundamentalmente, (Fernández-Lugo *et al.*, 2011, 2012, 2013; Arévalo *et al.*, 2011a, b; Bermejo *et al.*, 2012). Otros objetivos del pastoreo aparte del alimenticio pueden ser el control de vegetación no deseada o el mantenimiento de áreas de cortafuegos, de la que existen experiencias preliminares en La Palma (FORESMAC MAC/2/C75: Proyecto Cooperación y Sinergia en materia de aprovechamiento forestal sostenible en la Región Macaronésica) mientras que en otras regiones europeas y españolas como la andaluza esta práctica es cada vez más usual (Etienne & Rigolot, 2001; Robles *et al.*, 2009).

En segundo lugar tenemos una actividad ganadera ancestral, con unos herbívoros que necesitan comer forraje, que si bien es verdad son especies introducidas en un territorio oceánico donde originalmente no existían (Garzón-Machado *et al.*, 2010) y que han provocado daños irreparables en la vegetación llegando quizá incluso a extinguir especies, también es cierto que en el caso de los herbívoros con tradición ganadera (cabras, ovejas, vacas y cerdos) se han dado procesos de diferenciación genética que han resultado en distintas razas exclusivas de Canarias (Capote *et al.*, 1999). La solución que permita la coexistencia de una ganadería sostenible con la conservación del territorio no debería ser la eliminación del pastoreo sin más, puesto que estaríamos perdiendo otros valores únicos en las islas (culturales y socioeconómicos), sino más bien la planificación y adecuada gestión de la ganadería en el territorio, un territorio que es de todos, también de los que viven de él y de sus recursos. Las cargas ganaderas son las que nos indican la intensidad del pastoreo pero las cifras absolutas dicen poco, una carga por ejemplo de 0.5 UGM ha<sup>-1</sup> puede ser sobre-

pastoreo en unos ecosistemas e infrapastoreo en otros pudiendo haber variaciones entre años dependiendo de las condiciones climáticas. Finalmente considerar que la ganadería de las islas depende casi totalmente de los insumos que se importan desde el continente, esta dependencia se agrava en los sistemas intensivos, mientras que en los extensivos consiguen cierta independencia al aprovechar los pastos y forrajes locales. Paradójicamente hay en Canarias 40.000 ha de cultivos abandonados, siendo El Hierro donde el porcentaje de abandono es menor (0,4% de la isla) y Tenerife donde mayor (10% de la isla). Para hacernos una idea de lo que esto puede suponer en producción de forraje, y teniendo en cuenta que el consumo medio de materia seca (MS) por cabra debería de estar en torno a los 1,5-2 kg de MS diaria, si de lo que se tratara fuera de un pasto de baja producción que se puede estimar en unos 600 kg MS ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, como puede ser un tipo de pasto natural de los muchos que crecen en nuestros campos abandonados, tendríamos MS para alimentar a una cabaña de 300.000 cabezas de pequeños rumiantes durante 40 días; pero si lo que creciera fuera un pasto medianamente productivo como puede ser un cultivo intensivo de tедера, con medias estimadas de 7.000 kg MS ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> (Méndez *et al.*, 2008; Méndez, 2009) y si en teoría se pudieran cultivar esas 40.000 ha y además fuéramos capaces de conservar ese forraje en forma de heno, por ejemplo, se podría alimentar en condiciones óptimas a la cabaña durante 280 días (9 meses). Muchas de estas zonas de cultivos abandonados tienen pocas opciones de evolucionar por sí solas hacia una etapa madura de la sucesión vegetal, y la inversión necesaria para su restauración sería muy costosa, por lo que se les ha denominado ecosistemas emergentes (novel ecosystems) (Hobbs *et al.*, 2006) convirtiéndose en zonas ideales para el desarrollo de actividades ganaderas y la explotación sostenible de pastos y forrajes.

En definitiva, es imprescindible la coordinación de todos los agentes implicados en el territorio, los que lo estudian, planifican, gestionan y por último, pero quizá el más importante, los que lo utilizan para su sustento que muy probablemente sean los más interesados en conservarlo.

## BIBLIOGRAFÍA

- ÁLVAREZ, S., M. FRESNO, N. DARMANIN, H. BRIGGS, P. MÉNDEZ & N. CASTRO (2007). Native forages assessment for the improvement of milk production in goats. *Journal of Animal and Veterinary Advances* 6 (1): 94-98.
- ÁLVAREZ, S., M. FRESNO & P. MÉNDEZ (2008). Influence of the diet based on autochthonous submid forages from Canary Island over the milk and cheese production of the Palmera goat breed, pp. 72. In: A. Hopkins, T. Gustafsson, J. Bertilsson, G. Dalin, N. Nilsson-Linde & E. Spörndly (eds.). *Biodiversity and Animal Feed. Future challenges for grassland production*. Book of abstracts of the 22nd General Meeting of the European Grassland Federation Uppsala, Sweden 9-12 June 2008. Uppsala-Sweden.
- ÁLVAREZ, S., M. FRESNO, P. MÉNDEZ, N. CASTRO, J.R. FERNÁNDEZ & M.R. SANZ (2007b). Alternatives for improving physical, chemical, and sensory characteristics of goat cheeses: the uses of arid-land forage in the diet. *Journal of Dairy Science* 90: 2181-2188.

- ÁLVAREZ, S., P. MÉNDEZ, C. DÍAZ, H. BRIGGS & M. FRESNO (2008). Forage from the Canary Islands (Spain) adapted to arid lands. *Journal of Animal and Veterinary Advances* 7 (3): 359-363.
- ÁLVAREZ, S., P. MÉNDEZ, A. DÍAZ, C. DÍAZ & J. CAPOTE (2003). A note of the chemical composition, intake, and digestion of *Atriplex halimus* by goat. In: A. Kirilov, N. Todorov & I. Katerov (eds.). *Optimal Forage Systems for Animal Production and the Environment*. Grassland Science in Europe 8: 226-228.
- ÁLVAREZ, S., P. MÉNDEZ, C. DÍAZ & M. FRESNO (2004a). Ingestión, composición química y digestibilidad *in vivo* de tедера (*Bituminaria bituminosa* (L.) Stirton). In: B. García Criado, A. García Ciudad, B.R. Vázquez de Aldana & I. Zabalgoceazcoa (eds.). *Pastos y Ganadería Extensiva* (XLIV Reunión S.E.E.P): 335-340. Salamanca.
- ARÉVALO, J.R., L. DE NASCIMENTO, S. FERNÁNDEZ-LUGO, A. CAMACHO, J. MATA & L. BERMEJO (2011a). Effects of abandoning long-term goat grazing on species composition and species richness of pastures at La Gomera, Canary Islands. *Spanish Journal of Agricultural Research* 9: 113-123.
- ARÉVALO, J.R., L. DE NASCIMENTO, S. FERNÁNDEZ-LUGO, J. MATA & L. BERMEJO (2011b). Grazing effects on species composition in different vegetation types (La Palma, Canary Islands). *Acta Oecologica* 37: 230-238.
- BARROSO, F.G., T.F. MARTÍNEZ, T. PAZ, C.L. ALADOS & J. ESCÓS (2003). Relationship of *Periploca laevigata* (Asclepiadaceae) tannins to livestock herbivory. *Journal of Arid Environments* 53 (1): 125-135.
- BERMEJO, L., L. DE NASCIMENTO, J. MATA, S. FERNÁNDEZ-LUGO, A. CAMACHO & J.R. ARÉVALO (2012). Responses of plant functional groups in grazed and abandoned areas of a Natural Protected Area. *Basic and Applied Ecology* 13: 312-318.
- BERMUDO, A.D., L.A. PATÓN, L. BERMEJO & J. MATA (2004). Determinación de la biomasa forrajera del brezo (*Erica arborea*) en el Parque Rural de Anaga. *Archivos de Zootecnia* 53: 165-173.
- BROCA, A., O. BARRANTES, C. FERRER & E. MANRIQUE (2003). Tipificación de la ganadería de rumiantes de la provincia de Huesca en función de los recursos pastables y forrajeros. In: A.B. Robles-Cruz, M.E. Ramos-Font, M.C. Morales-Torres, E. de Simón-Navarrete, J.L. González-Rebollar & J. Boza-López (eds.). *Pastos, Desarrollo y Conservación* (XLIII Reunión S.E.E.P. Granada): 757-762.
- CAPOTE, J., M. FRESNO & S. ÁLVAREZ (1999). Agrupación Caprina Canaria: caracterización y situación actual. *Ovis* 62: 11-22.
- CHINEA, E. (2001). *Leguminosas arbustivas endémicas de Canarias, interés como recurso forrajero y para la conservación del suelo*. Tesis Doctoral ULL.
- DEL ARCO, M.J., W. WILDPRET, P.L. PÉREZ-DE-PAZ, O. RODRÍGUEZ-DELGADO, J.R. ACEBES, A. GARCÍA-GALLO, V.E. MARTÍN, J.A. REYES-BETANCORT, M. SALAS, J.A. BERMEJO, R. GONZÁLEZ, M.V. CABRERA & S. GARCÍA (2006). *Mapa de Vegetación de Canarias*. GRAFCAN, Santa Cruz de Tenerife.
- E.S.R.I. (1996). *Environmental System Research Institute*. Inc., ArcView 3.2.
- ETIENNE, M. & E. RIGOLOT (2001). *Méthodes de suivi des coupures de combustible. Réseau coupures de combustible*. Ed. de la Cardere. 64 pp. Morières. (Francia).

- FERNÁNDEZ-LUGO, S., L. DE NASCIMENTO, M. MELLADO & J.R. ARÉVALO (2011). Grazing effects on species richness depends on scale: a 5-year study in Tenerife pastures (Canary Islands). *Plant Ecology* 212: 423-432
- FERNÁNDEZ-LUGO, S., J.R. ARÉVALO, L. DE NASCIMENTO, J. MATA & L. BERMEJO (2012). Long-term vegetation responses to different goat grazing regimes in semi-natural ecosystems: a case study in Tenerife (Canary Islands). *Applied Vegetation Science* 16: 74-83.
- FERNÁNDEZ-LUGO, S., L. BERMEJO, L. DE NASCIMENTO, J. MÉNDEZ, A. NARANJO-CIGALA & J.R. ARÉVALO (2013). Productivity: key factor affecting grazing exclusion effects on vegetation and soil. *Plant Ecology* 214: 641-656.
- FERRER, C., A. SAN MIGUEL & M. OCAÑA (2001). Nomenclátor básico de pastos en España. *Pastos* 31(1): 7-44.
- FRESNO, M. & S. ÁLVAREZ (2007). *Análisis sensorial de los quesos de cabra de pasta prensada: Queso Majorero (DOP) y Queso Palmero (DOP)*. Ed. Instituto Canario de Investigaciones Agrarias. 225 pp.
- GARCÍA-RODRÍGUEZ, J.L. & M.F. FEBLES-RAMÍREZ (2002). El aprovechamiento agroganadero del Monteverde en la isla de La Palma (Canarias). *Boletín de la A.E.G.* 33: 7-22.
- GARZÓN-MACHADO, V., J.M. GONZÁLEZ-MANCEBO, A. PALOMARES-MARTÍNEZ, A. ACEVEDO-RODRÍGUEZ, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, M.J. DEL-ARCO-AGUILAR & P.L. PÉREZ-DE-PAZ (2010). Strong negative effect of alien herbivores on endemic legumes of the Canary pine forest. *Biological Conservation* 143: 2685-2694.
- GUIL-GUERRERO, J.L., F. GARCIA-MAROTO, P. CAMPRA-MADRID & F. GÓMEZ-MERCADO (2000). Occurrence and characterization of oils rich in  $\gamma$ -linolenic acid. Part II: fatty acid and sequences from Macaronesian *Echium* leaves. *Phytochemistry* 54 (5): 525-529.
- GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, A.M., I. SIBISSE, P. MÉNDEZ, D. MORALES & M.S. JIMÉNEZ (2004). Estudios preliminares sobre la influencia de diferentes factores ambientales en la productividad del tagasaste (*Chamaecytisus proliferus* ssp. *proliferus* var. *palmensis*). In: B. García Criado, A. García Ciudad, B.R. Vázquez de Aldana & I. Zabalgoazcoa (eds.). *Pastos y Ganadería Extensiva* (XLIV Reunión S.E.E.P): 421-426. Salamanca.
- HOBBS, R.J., S. ARICO, J. ARONSON, J.S. BARON, P. BRIDGESWATER, V.A. CRAMER, P.R. EPSTEIN, J.J. EWEL, C.A. KLINK, A.E. LUGO, D. NORTON, D. OJIMA, D.M. RICHARDSON, E.W. SANDERSON, F. VALLADARES, M. VILÁ, R. ZAMORA & M. ZOBEL (2006). Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15: 1-7.
- LE HOUÉROU, H.N. (1992). The role of saltbushes (*Atriplex* spp. in arid land rehabilitation in the Mediterranean Basin: a review. *Agroforestry Systems* 18: 107-148.
- MATA, J., L. BERMEJO & A. CAMACHO (1999). *Uso racional del parque rural de Anaga. Tenerife*. Memoria Final del Proyecto presentado al Cabildo de Tenerife. Área de Zootecnia. Departamento de Ciencias Agrarias. ULL.

- MÉNDEZ, P. (1993). Forage potential of Canary Island legumes. In: Management of Mediterranean shrublands and related forage resources. REUR Technical Series 28. FAO-CIHEAM: 141-144.
- MÉNDEZ, P. (2000). El heno de tедера (*Bituminaria bituminosa*): un forraje apetecible para el caprino. In: III Reunión Ibérica de Pastos y Forrajes, pp. 411-414. Encuentro de la SEEP y la Sociedad Portuguesa de Pastos y Forrajes (SPPF). Bragança-La Coruña-Lugo.
- MÉNDEZ, P. (2009). La tедера, un forraje conocido pero poco valorado. *Agropalca* 4: 20.
- MÉNDEZ, P. & J.T. ALMEIDA (1997). Palatabilidad para caprino de cuatro taxa infraespecíficos de *Chamaecytisus proliferus* (L. fil) Link (tagasaste y escobones). In: *Los Pastos Extensivos: Producir conservando*. Ed. Dirección General de Investigación y Formación Agraria, Servicio de Publicaciones y Divulgación. Colección: Congresos y Jornadas 39/97: 301-307. Sevilla.
- MÉNDEZ, P., S. ÁLVAREZ, A. DÍAZ, C. DÍAZ & M. FRESNO (2003). Nutritive value of vinagrera (*Rumex lunaria*), an endemic forage shrub of Canary Islands. In: A. Kirilov, N. Todorov & I. Katerov (eds.). *Optimal Forage Systems for Animal Production and the Environment*. Grassland Science in Europe 8: 229-231.
- MÉNDEZ, P., S. ÁLVAREZ, E. MORALES & L. BERMEJO (2011a). Quantity and quality of goat milk from a herd grazing on a cultivated pasture with tедера (*Bituminaria bituminosa*) and barley as main constituent. *Advances in Animal Biosciences* 2 (2): 495.
- MÉNDEZ, P., S. ÁLVAREZ & M. FRESNO (2008). Nutritive value and yield under irrigation of tедера hay (*Bituminaria bituminosa*), an alternative forage for warm semi-arid to sub-humid climate, pp. 52. In: A. Hopkins, T. Gustafsson, J. Bertilsson, G. Dalin, N. Nilsson-Linde & E. Spörndly (eds.). *Biodiversity and Animal Feed. Future challenges for grassland production*. Book of abstracts of the 22nd General Meeting of the European Grassland Federation Uppsala, Sweden 9-12 June 2008. Uppsala-Sweden.
- MÉNDEZ, P., L. BERMEJO, E. MORALES & S. ÁLVAREZ (2011b). Effect of goat grazing on tедера pasture (*Bituminaria bituminosa*). *Advances in Animal Biosciences* 2 (2): 375.
- MÉNDEZ, P., L. DE NASCIMENTO & A. SANTOS (2005). Caracterización fitocenológica y cartografía de los pastos de Tenerife (I. Canarias). In: B. de la Roza-Delgado, A. Martínez-Fernández & A. Carballal-Salmalés (eds.). *Producciones agroganaderas: Gestión eficiente y conservación del medionatural*. 2: 785-792. Servicio Regional de Investigación y Desarrollo Agroalimentario (SERIDA).
- MÉNDEZ, P., E. DÍAZ & R. RIVERO (2001). Contenido en cumarinas el forraje verde de tедера (*Bituminaria bituminosa*). In: VV. AA. *Biodiversidad en Pastos*. Ed. Centro Iberoamericano de la Biodiversidad: 335-339. Alicante.
- MÉNDEZ, P., M. FERNÁNDEZ & A. SANTOS (1990-91). Variedades de *Bituminaria bituminosa* (L.) Stirton (Leguminosae) en el archipiélago canario. *Pastos* 20-21: 157-166.
- MÉNDEZ, P., A. SANTOS, E. CORREAL & S. RÍOS (2006). Agronomic traits as forage crops of nineteen population of *Bituminaria bituminosa*. In: J. Llovera, A. González-Rodríguez, O. Vázquez-Yáñez, J. Piñeiro, O. Santamaría, L. Olea & M.J. Poblaciones (eds.). *Sustainable Grassland Productivity*. Proceedings of the 21st General Meeting of the European Grassland Federation. Badajoz, Spain 3-6 April 2006: 300-302.



- MORALES, J., A. RODRÍGUEZ, V. ALBERTO, C. MACHADO, C. CRIADO & J.C. RANDO (2009). The impact of human activities on the natural environment of the Canary Islands (Spain) during the pre-Hispanic stage (3rd-2nd Century BC to 15th Century AD): an overview. *Environmental Archaeology* 14 (1): 27-36.
- PAZOS-NAVARRO, M., M. DABAUZA, E. CORREAL, K. HANSON, N. TEAKLE, D. REAL & M. NELSON (2011). Next generation DNA sequencing technology delivers valuable genetic markers for the genomic orphan legume species, *Bituminaria bituminosa*. *BMC Genetics* 12: 104.
- PAZOS-NAVARRO, M., M. DABAUZA, E. CORREAL, D. WALKER, J.A. DEL RÍO, A. ORTUÑO, P. MÉNDEZ, A. SANTOS, S. RÍOS, V. MARTÍNEZ-FRANCÉS & D. REAL (2013). Legumes for grazing and health: the case of *Bituminaria bituminosa*. In: H. Satou & R. Nakamura (eds.). *Legumes: Types, Nutritional Composition and Health Benefits*. Nova Publishers.
- REAL, D., E. CORREAL, P. MÉNDEZ, A. SANTOS, S. RÍOS, M. STERNBERG, O. DINI-PAPANASTASI, L. PECETTI & A. TAVA. (2009). *Bituminaria bituminosa* C.H. Stirton. Grassland Species Profiles, CIAT/FAO.  
www.fao.org/ag/AGP/AGPC/doc/GBASE/new\_species/tedera/bitbit.htm
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., F. FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, J. LOIDI, M. LOUSA & A. PENAS (2002). Syntaxonomical checklist of vascular plant communities of Spain and Portugal to Alliance level. *Itinera Geobotanica* 14: 5-341.
- ROBLES, A.B., J. RUIZ & J.L. GONZÁLEZ-REBOLLAR (2009). Pastoreo con ganado ovino en un cortafuegos. Efecto sobre el combustible herbáceo. In: R. Reiné, O. Barrantes, A. Broca & C. Ferrer (Coord.). *La multifuncionalidad de los pastos: producción ganadera sostenible y gestión de los ecosistemas*. 657-672. Ed. S.E.E.P. Huesca.
- RODRÍGUEZ-NAVARRO, M.L., O. RODRÍGUEZ-DELGADO & W. WILDPRET DE LA TORRE (2011). Usos tradicionales de la flora del Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias). *Anuario Estudios Canarios* LIV: 165-199.
- SAN MIGUEL, A. (2001). *Pastos Naturales Españoles*. Ed. Fundación Conde del Valle de Salazar & Ed. Mundi-Prensa. 320 pp. Madrid.
- TORRES-ESTUPIÑÁN, C.G. & E. MARTEL-GONZÁLEZ (1993). El mapa de carga ganadera: un instrumento para el conocimiento del pastoreo extensivo en Gran Canaria. *Vegeta* 1: 337-352.
- VALERA, A. & A. SANTOS (2002). *Investigaciones fitoquímicas en plantas canarias*. Ed. Centro de estudios Ramón Areces, S.A. 387 pp.
- VENTURA, M.R., J.I.R. CASTAÑÓN, M. MÚZQUIZ, P. MÉNDEZ & M.P. FLORES (2000). Influence of alkaloid content on intake of subspecies of *Chamaecytisus proliferus*. *Animal Feed Science and Technology* 85: 279-282.
- VENTURA, M.R., J.I.R. CASTAÑÓN & P. MÉNDEZ (2009). Effect of season on tederá (*Bituminaria bituminosa*) intake by goats. *Animal Feed Science and Technology* 153: 314-319.

VIERAEA	Vol. 41	161-168	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

## **La clase fitosociológica *Greenovio-Aeonietea* en Jandía, Fuerteventura, con descripción de dos nuevas asociaciones**

VICTORIA EUGENIA MARTÍN OSORIO<sup>1</sup>, STEPHAN SCHOLZ<sup>2</sup>  
& WOLFREDO WILDPRET DE LA TORRE<sup>1</sup>

*Departamento de Biología Vegetal (Botánica)*  
*Universidad de La Laguna. 38071 La Laguna, Tenerife, islas Canarias*  
<sup>1</sup> *vemartin@ull.es* - <sup>2</sup> *marmulano@gmail.com*

MARTÍN OSORIO, V. E., S. SHOLZ, S. & W. WILDPRET DE LA TORRE. *Greenovia-Aeonietea* phytosociological class in Jandía, Fuerteventura, with description of two new associations. *VIERAEA* 41: 161-168.

**ABSTRACT:** Two new phytosociological associations of the class *Greenovio aureae-Aeonietea* from the Jandía-mountains in southern Fuerteventura are described and relevés presented in phytosociological plots and a distribution map by Geobotanic Information System.

**Key words:** *Greenovio aureae-Aeonietea*, Fuerteventura, Jandía mountains, new associations, rupicolous vegetation, Geobotanic Information System.

**RESUMEN:** Se describen dos nuevas asociaciones fitosociológicas de la clase *Greenovio aureae-Aeonietea*, de las montañas de Jandía en el sur de Fuerteventura, presentándose una tabla fitosociológica y un mapa de distribución mediante un Sistema de Información Geobotánica.

**Palabras clave:** *Greenovio aureae-Aeonietea*, Fuerteventura, montañas de Jandía, nuevas asociaciones, vegetación rupícola, Sistema de Información Geobotánica.

### INTRODUCCION

La clase *Greenovio aureae-Aeonietea* Santos 1976 está integrada por comunidades comófitas y casmo-comófitas de plantas perennes, fundamentalmente suculentas, pero también con un elevado número de otros caméfitos endémicos, que se desarrollan sobre superficies rocosas, en grietas y sobre muros de la subregión biogeográfica canaria (Rivas-Martínez *et al.*, 2002). Son un elemento muy característico del paisaje vegetal canario, dominando en ellas crasuláceas endémicas de los géneros *Aeonium*, *Aichryson* y *Monanthes*.

En Fuerteventura, las comunidades de *Greenovio-Aeonietea* están presentes fundamentalmente en la zona montañosa de la cumbre de la península de Jandía, en el extremo sur de la isla. Se encuentran también en la zona septentrional insular sólo en algunos enclaves de muy reducida extensión. Hasta ahora, estas comunidades no habían sido estudiadas desde el punto de vista fitosociológico.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Las observaciones de campo fueron hechas durante los estudios realizados en Jandía entre los años 2001 y 2010, cuyo objeto fue la realización de la Tesis Doctoral de uno de los autores (Scholz 2012). Se tomaron inventarios fitosociológicos de las comunidades siguiendo el modelo de la Escuela Sigmatasta de Zürich-Montpellier, expuesto por Braun-Blanquet (1979), Géhu & Rivas-Martínez (1981) y Tüxen (1956).

Se elaboraron mapas corológicos de distribución mediante un Sistema de Información Geobotánica (Martín Osorio *et al.* 2005) en una red de cuadrículas georreferenciadas de 1000 metros de lado, con indicación de índices de abundancias de las especies con la siguiente escala, I: 0-10 ejemplares; II: 10-50 ejemplares; III: 50-100 ejemplares; IV: 100-250 ejemplares; V: 250-500 y VI: >500 ejemplares. (Fig. 1).

Los datos obtenidos muestran que las comunidades de la clase *Greenovio-Aeonietea* presentes en Jandía constituyen dos asociaciones nuevas, que describimos a continuación.

## RESULTADOS

### DESCRIPCIÓN Y ESQUEMA SINTAXONÓMICO

***Lolio saxatile-Aichrysetum bethencourtiani*** Martín Osorio, Scholz & Wildpret  
Typus associatio: Tabla I, inventario tipo 9.

**Diagnosis:** Asociación comofítica infra-termomediterránea semiárido, perteneciente al Distrito Jandiense del Sector Fuerteventureño. Se trata de una asociación rupícola formada principalmente por pequeñas plantas crasas y gramíneas perennes, que coloniza estrechos andenes, grietas y oquedades de paredes verticales, preferentemente orientadas al norte. Puede considerarse vicariante de la asociación *Aichrysetum tortuosi* descrita para Lanzarote (Reyes-Betancort 1998; Reyes-Betancort *et al.*, 2001).

La asociación tiene su óptimo entre 650 y 800 m de altitud en las partes centrales del área montañosa, aproximadamente entre los picos de La Palma y del Mocán. En esta zona es frecuente la incidencia de la niebla formada por los alisios. También existe una representación en la parte superior del pico del Fraile, situado unos 3,5 km, de esta zona hacia el W-SW.

Aparte de las dos especies características de la asociación, es frecuente la presencia en la misma de otras especies de escaso porte y tendencia rupícola, como *Minuartia platyphylla* (Gay *ex* Christ) McNeill, *Polypodium macaronesisum* Bobrov y *Monanthes la-*

*xiflora* (DC.) Bolle *ex* Bornmüller var. *microbotrys* (Bolle *ex* Webb) Burch. Todas se consideran especies características de unidades superiores. En algunos lugares interviene la escasa gramínea endémica de reciente descripción *Trisetum tamonanteae* Marrero & Scholz. También forman parte de ella especies de carácter rupícola menos acusado, pero capaces de colonizar también estos ambientes, como *Sideritis pumila* (Christ) Mendoza-Heuer, *Ononis christii* Bolle y *Crepis canariensis* (Sch. Bip.) Babcock *ex* Jenkins. Además, se encuentran en la asociación numerosos briófitos y líquenes.

En base a su situación ecológica, que repercute sobre la composición florística, hemos distinguido una variante.

**Distribución:** endémica de la isla de Fuerteventura en su Distrito Jandiense entre los 650-800 msm en ambientes influenciados directamente por la niebla de los alisios.

#### *Variante xérica*

Tabla I, inventarios 14-19.

**Diagnosis:** En las medianías de Jandía en un hábitat no directamente influenciado por la niebla, pero sí con una alta humedad atmosférica, *Lolio saxatile-Aichrysetum bethencourtiani* se instala en repisas rocosas y andenes inaccesibles con una ínfima presencia de suelo, a veces bajo extraplomos y en pequeñas cuevas. En estas situaciones secas, *A. tortuosum* var. *bethencourtianum* recibe escasa competencia por parte de otras fanerógamas, estando muy pocas especies presentes y con baja densidad, por lo que la asociación se encuentra muy empobrecida. La especie acompañante más frecuente es *Monanthes laxiflora* var. *microbotrys*. Ocasionalmente participan terófitos como *Sonchus bourgeaui* Sch. Bip. *in* Webb & Berth., *Umbilicus gaditanus* Boiss. e incluso *Reseda crystallina* Webb & Berth., más frecuente en comunidades costeras de terófitos pero con una amplia valencia ecológica, y geófitos como *Allium subvillosum* Salzm. *ex* Schultes & Schultes fil. Sin embargo, la variante xérica de la comunidad presenta generalmente una cobertura muy alta de líquenes, en particular especies fruticulosas del género *Roccella*, partes integrantes del *Roccelletum canariense* Follmann 1967 que se desarrolla en estos riscos, dándoles en muchos lugares un característico color marrón grisáceo.

**Distribución:** endémica de la isla de Fuerteventura en su Distrito Jandiense no influenciado directamente por la niebla entre los 300-600 msm.

*Aichrysetum pachycauli* Martín Osorio, Scholz & Wildpret

Typus associatio: Tabla I, inventarios 1-4, inventario tipo n° 3.

**Diagnosis:** Asociación comofítica termomediterránea semiárido-seco, del Distrito Jandiense perteneciente al Sector Fuerteventureño. Coloniza las partes más elevadas y húmedas de la vertiente de barlovento de Jandía, en riscos verticales rezumantes de agua de manera casi permanente. Está dominada por el endemismo jandiense de carácter higrófilo *A. pachycaulon* Bolle subsp. *pachycaulon*. Se constata una alta participación de los helechos *Polypodium macaronesicum*, que llega a dominar en algunos lugares, y más localmente de *Da-*

Tabla nº I.-

***Lolio saxatile-Aichrysetum bethencourtiani* ass. nova**

***Aichrysetum pachycauli* ass. nova**

***Aichryso laxi-Monanthion laxiflorae, Aichryso laxi-Monanthetalia laxiflorae, Greenovio-Aeonietea***

Nº DE ORDEN	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
ALTITUD (m.s.m.)	780	780	770	780	650	660	660	680	680	680	680	680	660	380	400	380	380	450	450
SUPERFICIE m <sup>2</sup>	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
INCLINACIÓN °	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	100	90	45	90	90	120	90
ORIENTACION	NW	NW	NW	NW	N	NW	NW	NW	W	NW	NW	W	W	W	N	NW	NW	SW	W
COBERTURA %	80	60	80	60	70	70	50	80	60	50	70	50	40	40	40	40	50	40	80
Nº DE ESPECIES	6	6	5	5	8	8	7	6	5	5	4	4	4	4	4	4	3	2	2
COORDENADAS UTM	6308	6308	6308	6308	5907	5907	6208	6208	6208	6208	6208	6208	5907	5907	6007	5907	5907	5907	5907
Características de <i>Lolio saxatile-Aichrysetum bethencourtiani</i>	.	.	.	.	1	1	1	1	3	3	3	3	2	3	1	2	1	2	1
<i>Aichryson bethencourtianum</i>	.	.	.	.	3	3	2	4	2	2	3	3	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lolium saxatile</i>	+	1	1	+	3	3	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Variante xérica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Roccella</i> spp.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	2	3	2
Características de <i>Aichrysetum pachycauli</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Aichryson pachycaulon</i>	3	2	4	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Polypodium macaronesicum</i>	2	+	1	1	+	.	.	1	3	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Característica de <i>Soncho-Aeonion</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Minuartia platyphylla</i>	.	.	.	.	.	2	2	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Características de <i>Greenovio Aeonietea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Monanthes microbotrys</i>	2	2	+	1	2	.	2	1	1	2	.	2	2	+	3	1	3	.	.
<i>Reichardia famaræe</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Compáheras	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rhamnus crenulata</i>	.	.	.	.	2	1	.	.	.	2	.	4	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sideritis pumila</i>	1	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Senecio bollei</i>	+	+	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Panicratium canariense</i>	.	.	.	.	1	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ramalina</i> spp.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ononis christii</i>	.	.	.	.	.	+	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Umbiliculus gaditanus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Umbiliculus umbellatus</i>	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.
<i>Bupleurum handiense</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Bupleurum</i> spp.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

LOCALIDADES Y FECHAS: 1, 2, 3, 4: Pico de la Zarza 05-12-2007; 5: Pico del Fraile 24-10-2003; 6, 7, 13: Pico del Fraile 23-09-2006; 8, 9, 10, 11, 12: Morro del Cavadero 11-11-2007; 18, 19: Barranco de Jorós 23-09-2006; 14, 16, 17: Escarpe norte entre las fuentes del Culantillo y de Los Mosquitos 26-05-2007; 15: Barranco de Las Damas, 01-05-2003. OTRAS ESPECIES: 5: *Ranunculus cortusifolius* +; 11: *Limonium* aff. *bourgeauii* 1; 13: *Crepis canariensis* +.

*vallia canariensis* (L.) J.E. Sm. También participa una gran variedad de especies de briófitos y líquenes.

**Distribución:** endémica de la isla de Fuerteventura en su Distrito Jandiense en donde se instala entre los 750 y 800 msn en los riscos de ambientes más húmedos y permanentes durante la mayor parte del año.

#### ESQUEMA SINTAXONÓMICO

#### GREENOVIO-AEONIETEA A. Santos 1976

\* *Aichryso laxi-Monanthetalia laxiflorae* Santos & Reyes-Betancort 2009

+ *Aichryso laxi-Monanthion laxiflorae* Santos & Reyes-Betancort 2009

- *Lolio saxatile-Aichrysetum bethencourtiani* Martín Osorio, Scholz & Wildpret
  - Variante xérica
- *Aichrysetum pachycauli* Martín Osorio, Scholz & Wildpret

#### DISCUSIÓN

Las comunidades de la clase *Greenovio-Aeonietea* están mejor representadas en las Canarias occidentales y centrales, más húmedas y de orografía más accidentada, que en las islas orientales del archipiélago. Mientras que en las primeras se han descrito hasta ahora un total de cinco asociaciones, en estas últimas hasta ahora sólo se conocía la asociación *Aichrysetum tortuosi* Reyes-Betancort *et al.* (*op. cit.*) relegada a los acantilados de Famara, en el norte de Lanzarote.

En la cordillera de Jandía, la existencia de un microclima más húmedo que en la mayor parte del resto de Fuerteventura, debido a la mayor incidencia del mar de nubes originado por los alisios, favorece la presencia de comunidades de esta Clase fitosociológica, que tienen en estas montañas una mayor complejidad y riqueza florística que en el norte de la isla. En esta última región (montañas de La Muda, Aceitunal, La Fortaleza y algunas otras), las comunidades de *Greenovio-Aeonietea* están representadas casi exclusivamente por la presencia de *Aichryson tortuosum* (Ait.) Webb & Berth. var. *bethencourtianum* A. Bañares & S. Scholz. (Fig. 1).

La asociación más extendida en Jandía es *Lolio saxatile-Aichrysetum bethencourtiani*. Esta nueva asociación, para la que proponemos el nombre vernáculo de comunidad de gongarillo majorero y ballico de risco, está presente a lo largo de unos 10 km de la cordillera, desde las inmediaciones del pico de La Camella hasta el área de Morro de la Burra y Pico del Viento. Si bien es capaz de colonizar rocas casi desnudas, es frecuente encontrar la asociación sobre acúmulos terrosos compactados de grosor variable, de color oscuro debido a su alto contenido en materia orgánica, que se apoyan sobre la roca. Ello es característico para las asociaciones del orden *Aichryso laxi-Monanthetalia laxiflorae* (Santos Guerra & Reyes-Betancort 2009). Estos depósitos de material fino que recubren los riscos pueden interpretarse como el resultado de un prolongado proceso interactivo en el que los vegetales retienen arcilla y restos orgánicos, lo que a la vez propicia el establecimiento de

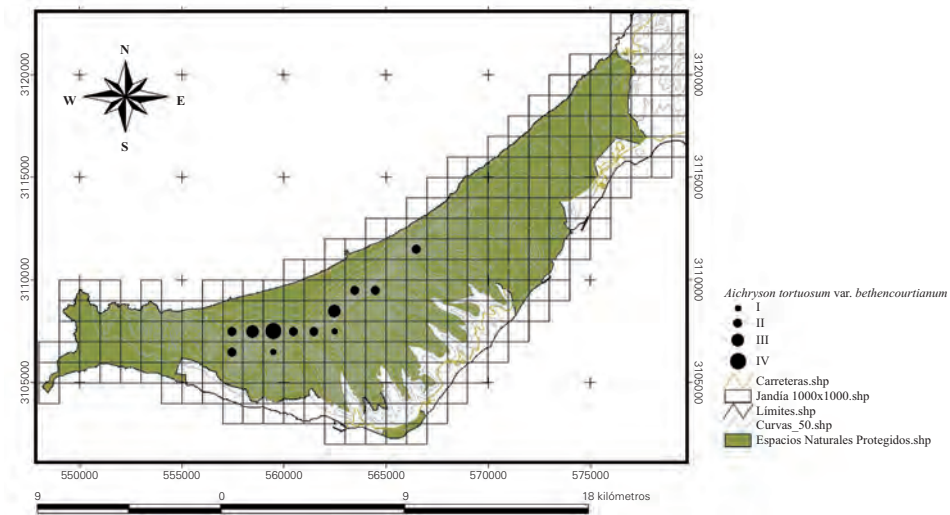


Fig. 1.- Distribución de *Aichryson tortuosum* var. *bethencourtianum* en el Distrito Jandiense.



Fig. 2.- *Lolio saxatile*-*Aichrysetum bethencourtiani* sobre acúmulo de materia orgánica y arcilla. La roca de los alrededores está colonizada sólo por comunidades líquénicas.

nuevas plantas. No obstante, el carácter fragmentario que presenta a menudo este sustrato en Jandía, con algunas partes de una pared rocosa cubiertas y otras no (Fig. 2), puede ser también consecuencia de procesos erosivos, es decir, la destrucción de una hipotética cubierta de suelo más homogénea debido principalmente a la escorrentía, fuertemente aumentada a causa de la destrucción de la vegetación arbustiva en áreas situadas por encima de los riscos. No es raro observar como debido a la fuerte inclinación se han desprendido fragmentos de los acúmulos terrosos, tardando probablemente muchos decenios en volver a formarse.

De carácter más local es *Aichrysetum pachycauli*. Para esta nueva asociación se propone el nombre vernáculo de comunidad de gongarillo mayor de Jandía. Está presente solamente en un área reducida de unos 1,5 km de extensión lineal entre los picos de La Palma y de La Zarza, en los últimos 50 m altitudinales de la cordillera. Este área, que recibe la máxima aportación de humedad debido a la niebla (hasta el momento no existen estudios cuantitativos al respecto) alberga los únicos restos de Monteverde de las Canarias orientales, estudiados recientemente desde el punto de vista fitosociológico (Martín Osorio *et al.* 2011).

A diferencia de *Lolio saxatile-Aichrysetum bethencourtiani*, esta nueva asociación no tiene equivalente en Lanzarote, donde las montañas no alcanzan la altitud necesaria para que se den las condiciones de alta humedad requeridas.

*Aichrysetum pachycauli* puede considerarse vicariante de *Aichrysetum immaculati* Santos & Reyes Betancort 2009, citada para Tenerife de taludes y paredes con elevada humedad edáfica y de termotipo termomediterráneo. Por otro lado, la alta participación de los helechos *Polypodium macaronesicum*, que llega a dominar en algunos lugares, y más localmente de *Davallia canariensis*, relaciona también a la nueva asociación con las comunidades de la clase *Anomodonto-Polypodietaea* Rivas-Martínez 1975 que se encuentran en las Canarias centrales y occidentales.

## DEDICATORIA

Este artículo se lo dedican los autores al botánico Dr. Arnoldo Santos en su jubilación.

## BIBLIOGRAFÍA

- BRAUN-BLANQUET, J. (1979). *Fitosociología vegetal. Base para el estudio de las comunidades vegetales*. Editorial Blume, Madrid. 820 pp.
- GEHU J.M. & S. RIVAS-MARTÍNEZ (1981). *Notions fondamentales de phytosociologie*. In: Dierschke H. (ed.), *Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde*, 5-33 pp. J. Cramer, Vaduz.
- MARTÍN OSORIO, V.E., W. WILDPRET DE LA TORRE & B. HERNÁNDEZ BOLAÑOS (2005). Avances significativos en la elaboración de la base de datos georreferenciada de Flora y Vegetación del Parque Nacional del Teide, Tenerife, Islas Canarias, mediante un Sistema de Información Geobotánica. *Vieraea* 33: 1-7.



- MARTÍN OSORIO, V.E., W. WILDPRET DE LA TORRE & S. SCHOLZ (2011). Relict ecosystems of thermophilous and laurel forest as biodiversity hotspots in Fuerteventura, Canary Islands. *Plant Biosystems*, Vol. 145, Supplement: 180-185.
- REYES-BETANCORT, J.A. (1998). Flora y vegetación de Lanzarote (Reserva de la Biosfera). Memoria de Tesis Doctoral, inédita. 599 pp.
- REYES-BETANCORT, J.A., W. WILDPRET DE LA TORRE & M.C. LEÓN ARENCIBIA (2001). The vegetation of Lanzarote (Canary Islands). *Phytocoenologia* 31(2): 185-247.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., T.E. DÍAZ, F. FERNÁNDEZ-GOLZÁLEZ, J. IZCO, J. LOIDI, M. LOUSA & A. PENAS (2002). Vascular plant communities of Spain and Portugal. Addenda to the syntaxonomical checklist 2001. *Itinera Geobotanica* 15(2): 433-922.
- SANTOS GUERRA, A. & J.A. REYES-BETANCORT (2009). Contribución al conocimiento de las comunidades comofíticas de la clase *Greenovio-Aeonietea* Santos 1976. *Aichryso laxi-Monanthetalia laxiflorae* ord. nov. In: BELTRÁN TEJERA, E., AFONSO-CARRILLO, J., GARCÍA GALLO, A. & O. RODRÍGUEZ DELGADO (eds.), *Homenaje al Prof. Dr. Wolfredo Wildpret de la Torre*. Monografía LXXVIII: 173-180. La Laguna: Instituto de Estudios Canarios.
- SCHOLZ, S. (2012). Flora y Vegetación de Jandía. Fuerteventura. Islas Canarias. 860 pp. Inédita.
- TÜXEN, R. (1956). Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. *Angewandte Pflanzensoziologie* 13: 5-42.

VIERAEA	Vol. 41	169-175	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

## ***Tolpis santosii* (Asteraceae: Cichorieae), a New Species from La Palma, Canary Islands**

DANIEL J. CRAWFORD<sup>1</sup>, MARK E. MORT<sup>2</sup> & JENNY K. ARCHIBALD<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Department of Ecology and Evolutionary Biology and Biodiversity Institute  
University of Kansas, Lawrence, KS 66045 (U.S.A.); dcrawfor@ku.edu*

<sup>2</sup>*Department of Ecology and Evolutionary Biology and Biodiversity Institute  
University of Kansas, Lawrence, KS 66045 (U.S.A.); memort@ku.edu*

<sup>3</sup>*Department of Ecology and Evolutionary Biology and Biodiversity Institute  
University of Kansas, Lawrence, KS 66045 (U.S.A.); jkarch@ku.edu*

CRAWFORD, D. J., M. E. MORT & J. K. ARCHIBALD (2013). *Tolpis santosii* (Asteraceae: Cichorieae), una nueva especie de La Palma, islas Canarias. *VIERAEA* 41: 169-175.

RESUMEN: Una nueva especie, *Tolpis santosii*, es descrita para las islas Canarias. La nueva especie es reconocible en varias colectas provenientes de una zona húmeda cercana a la costa Norte - Noreste de La Palma. Esta especie se distingue de *T. laciniata* por la combinación de sus caracteres morfológicos, como tallos robustos y hojas glabras, además de varios marcadores moleculares.

Palabras clave: *Tolpis santosii*, nueva especie, islas Canarias.

ABSTRACT: A distinctive new species, *Tolpis santosii*, is described from the Canary Islands. The new species is known from several collections in a humid zone near the coast of north-northeastern La Palma. In addition to morphological characters such as stout stems and glabrous leaves, it is distinguishable from *T. laciniata* by several molecular markers.

Key words: *Tolpis santosii*, new species, Canary Islands.

### INTRODUCTION

*Tolpis* is a small genus of some 12 species (Jarvis 1980), although there appear to be several undescribed species (Crawford et al. 2006, 2009, 2010; Mort et al. 2010). The center of distribution is in the Mediterranean region, with the majority of described species in the Macaronesian archipelagos of the Azores, Madeira, Cape Verde and Canaries (Jarvis 1980). Among the Macaronesian islands, the Canaries harbor the highest number of *Tolpis* species, and likely the greatest number of undescribed species (Crawford et al. 2006, 2009,

2010; Mort et al. 2010), although there is evidence of entities worthy of recognition in the Azores (M. Moura, pers. comm.), Madeira (A. Santos-Gurerra pers. comm.), and Cape Verde (M. Romeiras, pers. comm.)

Field, laboratory, and greenhouse studies in collaboration with Arnaldo Santos-Guerra over the past 15 years have revealed the occurrence of several distinctive morphological forms of *Tolpis*, each of which is of restricted geographic occurrence in the Canaries. These undescribed entities are referable to *T. laciniata* or *T. lagopoda*, two variable species that are difficult to define precisely because of morphological intergradations among populations. In addition, several other described species are variously recognized in some publications and not in others (Jarvis 1980; Bramwell and Bramwell 2001). Here, we describe a distinctive element from this complex as a new species.

## MATERIALS AND METHODS

Field studies have facilitated observations of the new species in natural populations. Seed collected from nature was germinated and the resulting plants studied in the greenhouses at the University of Kansas. A total of over 100 plants of the proposed new species was observed to assess the morphological variation within and among populations, and to identify consistent morphological characters or combinations of characters distinguishing the proposed species from other Canarian *Tolpis*.

Allozymes (Crawford et al. 2006), hypervariable inter-simple sequence repeat (ISSR) DNA markers (Archibald et al. 2006), and DNA barcoding sequences from the plastid genome (Mort et al. 2010) have been employed to assess genetic divergence among populations of Canarian *Tolpis*, to identify diagnostic markers for recognized species, and to ascertain whether unnamed morphological forms are distinguishable by molecular markers.

## RESULTS

*Tolpis santosii* D. J. Crawford, M. E. Mort, and J. K. Archibald, sp. nov. Type: Canary Islands: La Palma: Progeny grown in greenhouses at University of Kansas, from seed collected from plants occurring in rocks and ledges just above the coast at Playa de Nogales, N 28° 45.607'; W 17° 44.439' D. J. Crawford, J. K. Archibald, and A. Santos-Guerra 2009. 19 June, 2007. Holotype: KANU; Isotypes: to be distributed.

### **Additional specimens examined:**

La Palma: Progeny from Santos #4, Playa de Nogales, July 5, 2003 (N 28° 45.546', W 17° 44.243') (Paratype: KANU); Progeny from Crawford et al. 1890, common in ledges and rocks above the ocean, El Peñón, 31 May, 2003 (KANU).

**Diagnosis:** *Tolpis santosii* is most similar to *T. laciniata*, differing in stems invariably stout and erect versus weak, and erect to variously spreading; leaves thin, glabrous and sparsely serrate to entire as opposed to varying from subglabrous to densely white tomentose, den-

tate to pinnatifid, pinnatisect, bitripinnatisect or rarely tripinnatisect; capitulescences with primary branches generally longer than 6.0 cm versus rarely up to 6.0 cm; capitula usually 2.5 cm or less in diameter versus often 2.5 to 3.0 cm.

**Herbs** perennial, to 30 cm. **Stems** stout, erect, highly branched, woody with age, approaching 3.0 cm diam.; branches glabrous, secondary and higher order branches overtopping primary branches (cincinnate), first order branches to 6.0 cm long, higher order branches progressively shorter. **Leaves** thin, glabrous, oblanceolate, basal to 9.0 x 2.5 cm, progressively smaller distally on stem, bases long-tapering to a winged petiole, mostly less than 2.0 cm long; margins entire or sparsely serrate, apices narrowly to broadly acute. **Peduncles** glabrous; peduncular bracts oblanceolate to linear, glabrous, those of first order branches to 3.0 cm long, those of higher order branches progressively reduced. **Calyculi** immediately subtending involucre or on distal 1.0-2.0 mm of peduncles and intergrading with peduncular bracts, green, ovate, ca. 1.5 mm long, glabrous. **Capitula** to 30, in compound cymose capitulescences at end of leafy stems, to 3.0 cm in diameter when fully open. **Involucral** bracts mostly 3-16, in 2 or 3 obscure series, all +/- equal, glabrous or sparsely farinose, lanceolate, to 6.0 mm long, margins scarious with small white hairs, apices narrowly acuminate. **Florets** to 60, yellow. **Achenes** black at maturity, subcylindrical, (1.0) 1.1-1.2 (1.4) mm, glabrous, pappi mostly persistent as (0-) 4-6 (-7) whitish setae, interspersed with whitish scales.

**Distribution:** The new species is known only from several localities in a humid zone near sea level, scattered among rocks on the north-northeastern coast of La Palma (Fig. 1A, B).

**Etymology:** The new species is named in honor of Dr. Arnoldo Santos-Guerra, unrivaled authority on the flora of the Canary Islands, on the occasion of his formal retirement. He first called our attention to this novelty during field studies in the Canaries. For several decades, his encyclopedic knowledge of the Canarian flora and his generosity in sharing that knowledge, both orally and in his published work, has facilitated and served as a framework for many important studies by scores of workers from many countries on the origin, biogeography, phylogeny, conservation, and reproductive biology of the plants of the Canaries. The naming of this species is a small token of our gratitude to Dr. Santos for his professional collaborations, is a reflection of our admiration for him as a scientist, and is an expression of our delight in having him as a dear friend. It is especially fitting that the novelty occurs on his beloved home island of La Palma. We look forward to many more years of productive collaborations.

## DISCUSSION

*Tolpis santosii* is a member of a morphologically variable, non-monophyletic (Gruenstaeudl et al. 2013) complex of perennial herbs-subshrubs in the so-called *Tolpis laciniata*-*T. lagopoda* complex (Crawford et al. 2008, 2009, 2010; Mort et al. 2010). Phylogenetic relationships and taxonomic delimitations have not been fully elucidated among Canarian *Tolpis* (Jarvis 1980; Gruenstaeudl et al. 2012), but *T. santosii* is arguably the most distinct

tive species within the complex, and is easily distinguished by a combination of characters, including the strong, erect, stems (Fig. 2A), thin, glabrous, entire or sparsely serrate leaves (Fig. 1B), and the relatively few large capitula (Fig. 2C) disposed in capitulescences with short branches (Fig. 2D). The species is distinguishable with plastid DNA (barcoding) sequences (Mort et al. 2010), and all individuals sampled from the type locality are resolved as a group by ISSR molecular markers (Archibald et al. 2006).

*Tolpis santosii* is also of interest in considerations of the distribution and evolution of breeding systems in Canarian *Tolpis*. While it is basically self-incompatible, there is also variation in the levels of self seed set (pseudo-self-compatibility, PSC, Levin 1996) among progeny of plants from natural populations of the new species (Crawford et al. 2008), and molecular markers document that mixed mating occurs in the population from which the type has been designated (Crawford et al. 2010).

#### ACKNOWLEDGEMENTS

Studies of *Tolpis* have been supported by the Department of Ecology and Evolutionary Biology, the Biodiversity Institute, and Graduate Research Funds from the University of Kansas. Support was also provided by Kansas National Science Foundation Experimental Program to Stimulate Competitive Research (EPSCoR) Ecological Genomics in the form of a postdoctoral award to J. K. Archibald and D. J. Crawford. Craig Freeman provided many constructive comments that improved early drafts of the manuscript, and Oscar Toro rendered the Spanish translation of the abstract. Katie Sadler assisted in cultivation of plants in the greenhouses at the University of Kansas. We express our gratitude to Dr. Javier Francisco-Ortega, who facilitated our initial research collaborations with Dr. Santos-Guerra, and who has himself been a valued colleague in studies of Canary Island plants.

#### BIBLIOGRAPHY

- ARCHIBALD, J. K., D. J. CRAWFORD, A. SANTOS-GUERRA and M. E. MORT (2006). The utility of automated analysis of inter-simple sequence repeat (ISSR) loci for resolving relationships in the Canary Island species of *Tolpis* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 93: 1154-1162.
- BRAMWELL, D. and Z. BRAMWELL (2001). *Wild Flowers of the Canary Islands*. 2<sup>nd</sup> Ed. Madrid: Editorial Rueda
- CRAWFORD, D. J., J. K. ARCHIBALD, A. SANTOS-GUERRA, and M. E. MORT (2006). Allozyme diversity within and divergence among species of *Tolpis* (Asteraceae-Lactuceae) in the Canary Islands: systematic, evolutionary, and biogeographical implications. *American Journal of Botany* 93: 656-664.
- CRAWFORD, D. J., J. K. ARCHIBALD, D. STOERMER, M. E. MORT, J. K. KELLY, and A. SANTOS-GUERRA (2008). A test of Baker's law: the radiation of *Tolpis* (Asteraceae) in the Canary Islands. *International Journal of Plant Sciences* 169: 782-791.

- CRAWFORD, D. J., J. K. ARCHIBALD, M. E. MORT, and A. SANTOS-GUERRA (2009). Pollen fertility of synthetic intra- and interspecific F<sub>1</sub> hybrids in Canary Island *Tolpis* (Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution* 279: 103-113.
- CRAWFORD, D. J., J. K. ARCHIBALD, J. K. KELLY, M. E. MORT and A. SANTOS-GUERRA (2010). Mixed mating in the “obligately outcrossing” *Tolpis* (Asteraceae) of the Canary Islands. *Plant Species Biology* 25: 114-119.
- GRUENSTAEUDL, M., A. SANTOS-GUERRA, and R. K. JANSEN (2012). Phylogenetic analyses of *Tolpis* Adans. (Asteraceae) reveal patterns of adaptive radiation, multiple colonization and interspecific hybridization. *Cladistics*. DOI: 10.1111/cla.12005
- JARVIS, C. E. (1980). Systematic studies in the genus *Tolpis* Adanson. Ph. D. dissertation, University of Reading, UK.
- LEVIN, D. A. (1996). The evolutionary significance of pseudo-self-fertility. *American Naturalist* 148: 321-332.
- MORT M, E., D. J. CRAWFORD, J. K. ARCHIBALD, T. R. O’LEARY, and A. SANTOS-GUERRA (2010). Plant DNA barcoding: a test using Macaronesian taxa of *Tolpis* (Asteraceae). *Taxon* 59: 581-587.



**Fig. 1.-** **A.** Type locality for *Tolpis santosii* at Playa de Nogales, looking down from mountains above beach; **B.** *Tolpis santosii* growing at type locality just above beach at Playa de Nogales.



**Fig. 2.-** **A.** Plant of *Tolpis santosii* at type locality. Note the diagnostic features of simple, sparsely serrate leaves and few, large, capitula on short branches; **B.** Glabrous, entire to sparsely-toothed leaves of *T. santosii*. Line = ca 3.0 cm; **C.** Fully open (3 cm diameter) capitulum with floral visitor; **D.** Portion of capitulescence showing the few, large capitula on short branches, and the secondary and higher order branches overtopping the primary branches.





VIERAEA	Vol. 41	177-187	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

## Una nueva especie del género *Ferula* (Apiaceae) de Fuerteventura, islas Canarias

STEPHAN SCHOLZ<sup>1</sup> & JORGE ALFREDO REYES-BETANCORT<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Biología Vegetal (Botánica)  
Universidad de La Laguna. 38071 La Laguna, Tenerife, islas Canarias  
marmulano@gmail.com

<sup>2</sup>Jardín de Aclimatación de la Orotava (ICIA). C/ Retama, 2  
38400 Puerto de la Cruz, Santa Cruz de Tenerife, España  
areyes@icia.es

SCHOLZ, S. & J. A. REYES-BETANCORT (2013). A new species of *Ferula* (Apiaceae) from Fuerteventura (Canary Islands). *VIERAEA* 41: 177-187.

**ABSTRACT:** A new species of *Ferula* from Fuerteventura (Canary Islands) is described. It differs from its nearest relative, *F. lancerottensis*, in several characters, mainly general habit, shape and size of female inflorescences, number of vitae on the mericarps, and size of the cotyledons. It is a rare, threatened species known only from a few localities between 300 and 650 m a.s.l. on nearly inaccessible cliffs of the northern part of the Jandía mountains.

**Key words:** *Ferula*, new species, Jandía mountains, Fuerteventura, Canary Islands.

**RESUMEN:** Se describe una nueva especie del género *Ferula*, propia de Fuerteventura (islas Canarias). Se diferencia en varios caracteres de la especie relacionada más próxima, *F. lancerottensis*, sobre todo en el hábito general de crecimiento, forma y tamaño de las umbelas femeninas, número de canales resiníferos (vitae) en los mericarpios y tamaño de los cotiledones. Se trata de una especie rara y amenazada, conocida sólo de unas pocas localidades entre 300 y 650 m s.n.m. en riscos apenas accesibles de la vertiente septentrional de las montañas de Jandía.

**Palabras clave:** *Ferula*, especie nueva, montañas de Jandía, Fuerteventura, islas Canarias.

## INTRODUCCIÓN

El género *Ferula* L. cuenta con más de 120 especies repartidas en Asia (región irano-turania) y alrededor de una veintena en la región mediterránea y Canarias (Sánchez Cuxart, 2003; El Alaoui Faris & Cauwet-Marc, 2004; Kurzyna-Mlynik *et al.*, 2008). Para este archipiélago se han descrito tres especies, todas endémicas del mismo: *F. linkii* Webb & Berthel., *F. lancerottensis* Parl. y *F. latipinna* A. Santos (Acebes Ginovés *et al.*, 2010).

Para Fuerteventura, la primera especie citada fue *F. linkii* (Lindinger, 1926 con localidad imprecisa). Más tarde, Santos Guerra & Fernández Galván (1984) publican la presencia de *F. lancerottensis* en la península de Jandía, situada en el extremo Sur de la isla. En consonancia con estos datos, Acebes Ginovés *et al.* (2010) mencionan dos especies del género *Ferula* para Fuerteventura.

Nuestras investigaciones han dado como resultado que las poblaciones de *Ferula* de Jandía, que según nuestros conocimientos son las únicas existentes en Fuerteventura, no se corresponden con ninguna de estas dos especies, representando una especie nueva que describimos a continuación.

## MATERIAL Y MÉTODO

La mayor parte de las observaciones de campo, anotando localidades para la especie y su cortejo florístico acompañante, fueron hechas durante numerosas excursiones efectuadas en Jandía entre los años 1988 y 2010. Desde 1996, la nueva especie fue cultivada por el primero de los autores a partir de semillas obtenidas en el barranco de Mal Nombre. Aproximadamente 30 ejemplares fueron establecidos en 1998 y 1999 en una finca particular vallada en Montaña Hendida (UTM 28R ES 8427), donde florecieron y fructificaron en algunos años húmedos a partir de 2006. Los datos biométricos expuestos en este trabajo fueron tomados sobre ejemplares de esta finca, ante la imposibilidad de acceder a los de las localidades originales en Jandía debido a la dificultad del terreno. No obstante, los ejemplares de Montaña Hendida, que crecen en condiciones totalmente naturales (sin riego artificial) en una zona más árida y con mayor insolación que sus lugares de procedencia en Jandía, conservaron a lo largo de los años el mismo hábito y tamaño que los observados en los riscos de Jandía.

## DESCRIPCIÓN

*Ferula arnoldiana* S. Scholz & Reyes-Bet. *sp. nov.* (Fig. 1)

**Diagnosis:** Perennial herbaceous plant with a long, thick, fleshy root.

Basal leaves broadly triangular, blade up to 45 x 35 cm, fresh green, glabrous, to 4-pinnate, with shortly mucronate lobules 0,8-1 mm wide; petioles sheathing at the base, triangular-lanceolate, with parallel nerves.

Flowering stem leaves similar, but with progressively smaller blade, sometimes nearly reduced to the sheathing petiole only.

Flowering stem up to 1,7 m high, erect or somewhat inclined, striate, with 4-7 lateral branches.

Main branches situated at the lower part of the flowering stem usually very long, up to 60 cm, forming nearly right angles with the main stem, often arching down in their proximal half and up in their distal half, with 3-5 secondary branches up to 30 cm long ending in hermaphrodite flower umbels.

Main branches at the upper part of the flowering stem progressively becoming shorter, their secondary branches generally showing one central umbel with a 1,5-4 cm long peduncle, bearing hermaphrodite flowers, and two lateral umbels with a 7-9 cm long peduncle, bearing male flowers.

Hermaphrodite umbels broadly conical, 6-7,5 cm in diameter, with 17-22 rays of 2-4 cm length, the outer ones forming an upper angle of 40-45° with the vertical axis. Secondary umbels bearing 12-18 (20) flowers on pedicels 0,8-1,2 cm long. Flowers yellow, somewhat compressed laterally (slightly elliptic shape in view from above), with longer diameter of 2,5-2,8 mm and shorter diameter of 2-2,5 mm. Petals yellow, acuminate and rolled inwards. Flower disc slightly lobulate. Style 1,8-2,2 mm long, curved laterally in the sense of the longer diameter of the ellipse.

Male inflorescences globose, 2,5-4 cm in diameter, with 20-24 rays 0,8-2 cm long, the outer ones forming angles of 90° or more with the vertical axis. Bracteoles 1-4, narrowly lanceolate. Secondary umbels with 12-18 flowers on pedicels 2-4 mm long, forming angles up to 90° with the vertical axis. Flowers yellow with 5 elliptic petals of 1-1,5 x 0,8-1,1 mm, with conspicuous central nerve, curved and attenuated at the end. 5 stamens of 2-2,5 (3) mm, thecae 0,8 mm. Central disc around 1,5 mm in diameter, divided in two halves.

Mericarps ovate to broadly ovate, glabrous, 10-12 x 7-9 mm (length to width relation 1,3-1,4), dark greyish brown on the dorsal (outer) side and brownish grey on the ventral (inner) side. Dorsal side with 4-7 dark vitae (oil tubes). Ventral side usually with 2 vitae (more rarely only one and exceptionally 3 or 4).

**Phenology:** depend on the climatic conditions of the year; flowering normally in January-February and fruiting in March-April. The aerial part of the plant dries completely in summer.

**Holotypus** (hic designatus): Tuineje, Montaña Hendida (from seeds collected at Barranco Mal Nombre), II-2009, Scholz (ORT 41301; Isotypi at MA, TFC).

**Paratypi:** Barranco Mal Nombre (28R ES 6507), 400m, 19-IV-1982, Santos & Fernández (ORT 27984); Tuineje, Montaña Hendida (from seeds collected at Barranco Mal Nombre, UTM: 28R ES 6509), 15-II-2008, S. Scholz (ORT 39765); Tuineje, Montaña Hendida (from seeds collected at Barranco Mal Nombre), II-2009, S. Scholz (ORT 41302).

**Descripción:** Planta herbácea perenne con raíz principal carnosa, larga y gruesa.

Hojas basales anchamente triangulares, limbo de hasta 45 x 35 cm, de color verde tierno, glabras, con pecíolo envainador triangular-lanceolado y nerviación paralela. Son hasta 4-pinnatisectas y presentan lóbulos de 0,8-1 mm de ancho, cortamente mucronados.

Hojas caulinares similares, pero con limbo progresivamente menor de tamaño, hasta reducirse en algunas al peciolo con un pequeño penacho pinnado en el ápice.

Tallos de las inflorescencias de hasta 1,7 m de altura, erectos o algo inclinados, es-triadados, con 4-7 ramificaciones laterales.

Las ramificaciones de primer orden situadas en posición relativamente más baja en la inflorescencia son generalmente muy largas, de hasta 60 cm, formando ángulos casi rectos con el tallo principal y mostrando un crecimiento sinuoso (arqueado hacia abajo en su mitad proximal y hacia arriba en su mitad distal). Portan 3-5 ramificaciones secundarias de hasta 30 cm de longitud que terminan en umbelas con flores hermafroditas.

Las ramificaciones de primer orden situadas más arriba disminuyen en longitud conforme se avanza hacia el ápice de la inflorescencia y terminan generalmente en tres umbelas: una central, con peciolo de 1,5-4 cm, con flores hermafroditas, y otras dos laterales con peciolo más largo, de 7-9 cm, y que tienen flores masculinas.

Umbelas hermafroditas con 17-22 radios de 2-4 cm de longitud, formando los más abiertos un ángulo superior de 40-45° con respecto al eje. Umbelas de 6-7,5 cm de diámetro en la parte más ancha. Umbélulas formadas por 12-18 (20) flores sobre pedicelos de 0,8-1,2 cm de longitud. Flores amarillas, algo comprimidas lateralmente (ligeramente elípticas vistas desde arriba), con diámetro mayor de 2,5-2,8 mm y 2-2,5 mm de diámetro inferior. Pétalos amarillos, acuminados e incurvados. Disco algo lobulado. Estilos de 1,8-2,2 mm, curvados hacia los lados en sentido del eje mayor de la elipse.

Umbelas masculinas con 20-24 radios de 0,8-2 cm de longitud, formando los más abiertos ángulos superiores de 90° respecto al eje vertical, de modo que la umbela tiene una forma general hemisférica, con un diámetro en la parte más ancha de 2,5-4 cm. Bractéolas 1-4, estrechamente lanceoladas. Cada umbélula tiene en 12-18 flores con pedicelos de 2-4 mm, dispuestas en ángulos de hasta 90° con respecto al eje vertical. Flores amarillas con 5 pétalos elípticos de 1-1,5 x 0,8-1,1 mm, con un nervio medio bien visible y punta atenuada, incurvados. Estambres 5, de 2-2,5 (3) mm con tecas de unos 0,8 mm. Disco central de aproximadamente 1,5 mm de diámetro, dividido en dos mitades.

Mericarpas ovalados a anchamente ovalados, glabros, de 10-12 x 7-9 mm (relación longitud-anchura 1,3-1,4), de color pardo grisáceo oscuro en la cara dorsal (externa) y gris parduzco en la cara ventral o comisural. Cara dorsal con 5 estrechas costillas primarias longitudinales, una central, dos laterales y dos marginales, de las que estas dos últimas son muy poco pronunciadas y apenas notables a simple vista, y 4-7 vitas valeculares oscuras generalmente poco visibles. Cara ventral con 2 vitas comisurales (a veces sólo una y excepcionalmente 3 o 4) que destacan como líneas oscuras de longitud variable.

La fenología de la planta depende estrechamente de las características climáticas del año. Brota de la raíz después de las primeras lluvias de cierta importancia, generalmente en otoño, y florece en invierno (enero-febrero). Después de la maduración de las semillas en marzo y abril, la parte aérea se seca completamente.

**Etimología:** esta especie está dedicada al Dr. Arnoldo Santos Guerra, jefe de la Unidad de Botánica Aplicada del ICIA, en reconocimiento a una vida dedicada a la flora canaria en sus más diversos aspectos.

## RELACIONES TAXONÓMICAS

*Ferula arnoldiana* sp. nova muestra grandes afinidades con *Ferula lancerottensis*, de la que se diferencia por varias características. Su porte es más grácil, con tallo en general más delgado y ramas inferiores de la inflorescencia largas y arqueadas hacia los lados (Fig. 1), en contraposición a *F. lancerottensis*, que es una planta más robusta, con ramificaciones generalmente más cortas y rectas que forman ángulos menores con el eje principal (Fig. 2). Las umbelas centrales o femeninas de la nueva especie tienen forma obcónica debido al ángulo de 40-45° que forman los radios más externos con respecto al eje. En *F. lancerottensis*, estas umbelas son semiesféricas debido al mayor ángulo que forman los radios externos, que ronda los 80-90°. Por otro lado, las umbelas son más pequeñas (6-7,5 cm de diámetro) que las de *F. lancerottensis*, en la que por lo general sobrepasan los 10 cm de diámetro. El número de canales resiníferos (vitas oleíferas) de los mericarpos también es un carácter a tener en cuenta (Fig. 3). La nueva especie posee un número generalmente menor de éstas tanto en la región dorsal (4-8 vitas dorsales) como en la región ventral (2 vitas comisurales, raras veces 3 o 4). Los mericarpios de *F. lancerottensis* muestran (4) 8-10 (12) vitas dorsales y (2) 4 (6) vitas comisurales.

Además, en siembras experimentales de ambas especies hemos detectado que los cotiledones de *F. lancerottensis* son hasta un 50% más largos y algo más anchos que en la nueva especie.

## DISTRIBUCIÓN, ECOLOGÍA Y FITOSOCIOLOGÍA

*Ferula arnoldiana* sp. nova se encuentra distribuida a lo largo de la cordillera de Jandía, ocupando zonas comprendidas entre los 300 y los 650 m de altitud. Todas a excepción de una de las localidades conocidas se encuentran en la vertiente de barlovento, expuesta al NW y mucho más abrupta y de difícil acceso que la vertiente opuesta.

Siguiendo la curvatura de la cordillera de Jandía de SW a NE, hemos detectado su presencia en varios enclaves a lo largo de unos 5,5 km del escarpe de barlovento de la porción oriental del macizo, desde la zona comprendida entre Degollada del Vizcaíno y Morro del Cavadero hasta Morro de la Burra, próximo a la cabecera del barranco de Pecenescal (cuadrículas UTM 28R ES 6207, 6208, 6309, 6409, 6510, 6611). La única localidad conocida en la vertiente de sotavento se encuentra en el margen derecho del tramo medio-superior del barranco de Mal Nombre, a 400-450 m de altitud (UTM 28R ES 6509), en una zona de riscos orientada al Norte. Para esta localidad, la nueva especie fue citada por Santos Guerra & Fernández Galván (1984; como *Ferula lancerottensis*). En la parte occidental de Jandía (al Oeste de Gran Valle), en el área de Pico del Fraile y aledaños existe hábitat en principio favorable para su presencia, aunque allí la especie no ha sido detectada.

La franja altitudinal señalada no se encuentra expuesta de forma directa a la niebla que originan los vientos alisios y que envuelve sobre todo en primavera y verano la cresta montañosa entre 650 y 807 m s.n.m., la máxima altitud alcanzada por esta cordillera. Sin embargo, la principal asociación fitosociológica que se desarrolla en estas zonas de altitud media, *Carlino salicifoliae-Echietum famarae* Martín Osorio, Wildpret de la Torre & Scholz

2011, integrada en la clase *Rhamno crenulatae-Oleetea cerasiformis* Santos ex Rivas-Martínez 1987, sí se beneficia de la mayor humedad ambiental y de la menor insolación de estas laderas de barlovento con respecto a la vertiente opuesta, donde está presente únicamente en muy contados enclaves. La nueva especie forma parte de esta asociación, que se distribuye de forma fragmentaria por riscos y laderas de fuerte pendiente del interior del arco de Jandía, presentando generalmente una cobertura baja a media y estando frecuentemente en contacto con comunidades rupícolas de la clase *Greenovio-Aeonietea* Santos 1976.

## ESTADO DE CONSERVACIÓN

La nueva especie crece en riscos y paredes rocosas apenas accesibles, debido a la fuerte presión ganadera ejercida por cabras y ovejas sueltas, y en menor medida por conejos. En algunos lugares hemos observado ejemplares mordisqueados, lo que indica que es una especie apreciada por los herbívoros. También se han encontrado ocasionalmente plántulas nacidas a pie de risco, que por las mismas razones no pueden prosperar. Sin poder efectuar un conteo exhaustivo, estimamos el número de ejemplares maduros de la especie en menos de 150. Durante los 25 años que llevamos observándola parece que estas exiguas poblaciones se han mantenido más o menos estables o en ligera regresión, ya que en al menos una de las localidades anotadas (entre Degollada del Vizcaíno y Morro del Cavadero), desde hace más de 10 años ya no se detecta ejemplar alguno.

Aplicando los nuevos criterios de evaluación de amenaza de la UICN (2001), la nueva especie se encuentra críticamente amenazada de extinción: CR B1 C2a.

La cordillera de Jandía constituye el punto caliente de biodiversidad más importante de Fuerteventura, con un total de 53 especies endémicas de fauna y flora, entre ellas 9 plantas vasculares (Martín Esquivel, 2010). En su parte alta alberga los únicos restos de comunidades vegetales de la clase *Pruno-Lauretea novocanariensis* Oberdorfer 1965, corr. Rivas-Martínez, Díaz, Fernández-González, Izco, Loidi, Lousa & Penas 2002 (Martín Osorio *et al.*, 2011). Aunque se trata de un territorio protegido con la categoría de Parque Natural, con Plan Rector de Uso y Gestión aprobado en 2006, y forma parte de la zona núcleo de la Reserva de la Biosfera de Fuerteventura, establecida en 2009, no se le ha dado solución al problema del ganado suelto que se encuentra en alto número durante la mayor parte del año en prácticamente toda la península de Jandía, siendo la principal causa que impide la recuperación de la vegetación.

Además de en la finca de Montaña Hendida antes mencionada, la nueva especie se encuentra en cultivo en la Estación Biológica de Zonas Áridas del Cabildo de Fuerteventura (La Oliva), en el Jardín Botánico de Fuerteventura (La Lajita) y en el Jardín Botánico Viera y Clavijo (“Jardín Canario”) en Tafira, Gran Canaria. Su reproducción a partir de semillas no ofrece problemas, germinando éstas en un plazo de 3-6 semanas en un porcentaje comprendido generalmente entre 50% y 80% (datos propios provisionales).

## DISCUSIÓN

*Ferula arnoldiana* sp. nova se viene a sumar a un conjunto de taxones que muestran las estrechas relaciones florísticas entre los macizos de Famara, en el Norte de Lanzarote, y de Jandía, en el Sur de Fuerteventura. Ambos macizos montañosos, separados por unos 150 km de distancia, contienen las mayores elevaciones de sus respectivas islas y representan en la actualidad refugios de flora debido a sus condiciones ambientales más favorables con respecto al resto de sus respectivos territorios insulares. Sólo pocos de los taxones comunes a ambos macizos, como por ejemplo *Echium famarae* Lems & Holzapfel (*E. decaisnei* Webb & Berth. subsp. *purpuricense* Bramwell) y *Carlina salicifolia* (L. fil.) Cav. var. *lancerottensis* (Kunkel) Meusel & Kästner, sobreviven también en enclaves favorecidos orográficamente y climáticamente situados entre Famara y Jandía, como Montaña Cardones en el Sur de Fuerteventura.

El conjunto de taxones que define esta estrecha relación florística entre Famara y Jandía se puede dividir en tres categorías: (i) taxones sin diferenciación morfológica entre ambas regiones, (ii) taxones con ligeras diferencias que pueden considerarse a nivel subespecífico o varietal, y (iii) taxones con suficiente diferenciación morfológica como para ser considerados especies independientes, que podrían considerarse vicariantes geográficas.

Los caracteres morfológicos observados en algunos de estos taxones inducen a pensar en fenómenos de especiación no sólo por aislamiento geográfico y deriva genética, sino también por adaptación a unas determinadas condiciones ecológicas lo suficientemente divergentes a pesar de ser Fuerteventura y Lanzarote islas de un gran parecido ambiental. Como ocurre con *Asteriscus sericeus* (L. fil.) DC., de la primera de estas islas, versus *A. intermedius* (DC.) Pit. & Proust, de la segunda, y poblaciones mayoreras de *Bupleurum handiense* Bolle y *Minuartia platyphylla* (Gay ex Christ) McNeill versus poblaciones de Lanzarote, *Ferula arnoldiana* sp. nova muestra un biotipo que podría estar condicionado por la constancia de unas condiciones ambientales un poco más húmedas en el sur de la isla mayorera. Especialmente en verano, el macizo de Jandía retiene el mar de nubes, algo que en Lanzarote las montañas de Famara (670 m de altitud máxima) logran con mucha menor frecuencia dada la diferencia en altitud. Esto crea unas condiciones de mayor humedad en Jandía, tanto por incidencia directa de la masa nubosa como indirectamente, al actuar las nubes de parasol en los meses más duros de verano.

Las ahora cuatro especies canarias de *Ferula* quedan a la espera de ser estudiadas en detalle, en aras de conocer mejor sus relaciones filogenéticas y patrones de diversidad, con objeto de integrarlas en un contexto taxonómico y geográfico más amplio junto a *Ferula communis* L., la cual parece ser su pariente más próximo (Kurzyrna-Mlynik *et al.*, 2009).

## BIBLIOGRAFÍA

ACEBES GINOVÉS, J.R., M.C. LEÓN ARENCIBIA, M.L. RODRÍGUEZ NAVARRO, M. DEL ARCO AGUILAR, A. GARCÍA GALLO, P.L. PÉREZ DE PAZ, O. RODRÍGUEZ DELGADO, V.E. MARTÍN OSORIO & W. WILDPRET DE LA TORRE (2010). Pteridophyta, Spermatophyta. En: *Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos, plan-*



- tas y animales terrestres*. 2009. ARECHAVALETA, M., S. RODRÍGUEZ, N. ZURITA & A. GARCÍA (coord.). Gobierno de Canarias. p. 119-172.
- EL ALAOUI-FARIS, F.E. & A.-M. CAUWET-MARC (2004). Etude du pollen de quatre espèces de férules (*Ferula*, *Apiaceae*) marocaines. *Flora Mediterranea* 14: 295-304.
- KUNKEL, G. (1977). *Las plantas vasculares de Fuerteventura, con especial interés de las forrajeras*. Naturalia Hispanica N° 8. Ministerio de Agricultura, Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza. 131 p.
- LINDINGER, L. (1926). *Beiträge zur Kenntnis von Vegetation und Flora der Kanarischen Inseln*. Abh. Geb. Auslandskunde, Hamburg.
- KURZYNA-MLYNIK, R., A.A. OSKOLSKI, S.R. DOWNIE, R. KOPACZ, A. WOJEWÓDZKA & K. SPALIK (2008). Phylogenetic position of the genus *Ferula* (*Apiaceae*) and its placement in tribe Scandiceae as inferred from nrDNA ITS sequence variation. *Plant Systematics and Evolution* 247: 47-66.
- MARTÍN ESQUIVEL, J.L. (2010). *Atlas de Biodiversidad de Canarias*. Publicaciones Turquesa / Gobierno de Canarias. Santa Cruz de Tenerife. 287 p.
- MARTÍN OSORIO, V.E., W. WILDPRET DE LA TORRE & S. SCHOLZ (2011). Relict ecosystems of thermophilous and laurel forest as biodiversity hotspots in Fuerteventura, Canary Islands. *Plant Biosystems* Vol. 145, supplement: 180-185.
- SÁNCHEZ CUXART, A. (2003). *Ferula* L. In: G. Nieto, S.L. Jury. & A. Herrero (eds.). *Flora iberica* 10: 330-335. Real Jardín Botánico de Madrid-CSIC. Madrid.
- SANTOS GUERRA, A. & M. FERNÁNDEZ GALVÁN (1984). Notas florísticas de las islas de Lanzarote y Fuerteventura (I. Canarias). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 41(1): 167-174.



**Figura 1.-** *Ferula arnoldiana* sp. nov.



**Figura 2.-** *Ferula lancerottensis*.



**Figura 3.-** Fila superior: Semillas de *Ferula arnoldiana* sp. nov, (izquierda-cara dorsal; derecha-cara ventral). Fila inferior: Semillas de *Ferula lancerottensis* (izquierda-cara dorsal; derecha-cara ventral) **A.-** semillas de *Ferula arnoldiana* sp. nov., cara dorsal; **B.-** semillas de *Ferula arnoldiana* sp. nov., cara ventral; **C.-** semillas de *Ferula lancerottensis*, cara dorsal; **D.-** semillas de *Ferula lancerottensis*, cara ventral



VIERAEA	Vol. 41	189-201	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

## ***Vicia voggenreiteriana* (Fabaceae) a new species from the island of La Gomera (Canary Islands)**

JAIME GIL GONZÁLEZ<sup>1\*</sup>, JACOB B. MORALES MATEOS<sup>1</sup>,  
MANUEL L. GIL GONZÁLEZ<sup>2</sup> & RICARDO MESA COELLO<sup>3</sup>

<sup>1</sup> *Tarha Research Group. Departamento de Ciencias Históricas  
Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. C/ Pérez del Toro, 1  
35003 Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas. España*

\* *JGil@gmx.fr*

<sup>2</sup> *Departamento de Biología y Geología. I.E.S. Tinajo  
C/Montaña Tenésar, 1. 35560. Tinajo. Las Palmas. España*

<sup>3</sup> *Calle Francisco Bermúdez 6  
38500. Güímar. Santa Cruz de Tenerife. España*

GIL GONZÁLEZ, J., MORALES MATEOS, J. B., GIL GONZÁLEZ, M. L. & R. MESA COELLO (2013). *Vicia voggenreiteriana* (Fabaceae), nuevo endemismo de la isla de La Gomera (islas Canarias). *VIERAEA* 41: 189-201.

RESUMEN: Se describe e ilustra *Vicia voggenreiteriana* J. Gil, R. Mesa & M.L. Gil (Fabaceae), una nueva especie y endemismo de la isla de La Gomera, islas Canarias, perteneciente al subg. *Cracca* Peterm., sect. *Cracca* Dumort. Se encuentra relacionada y es comparada con *Vicia nataliae* U. Reifenger & A. Reifenger y *Vicia cirrhosa* C. Sm. ex Webb & Berthel., ambas especies endémicas del archipiélago Canario.

Palabras clave: *Cracca*, Taxonomía, Canarias Occidentales, Macaronesia, África.

ABSTRACT: *Vicia voggenreiteriana* J. Gil, R. Mesa & M.L. Gil (Fabaceae), a new species of subg. *Cracca* Peterm., sect. *Cracca* Dumort. is described and illustrated from the island of La Gomera, Canary Islands, north-west of Africa. It is related to and compared with *Vicia nataliae* U. Reifenger & A. Reifenger and *Vicia cirrhosa* C. Sm. ex Webb & Berthel., two endemic species from the Canary Islands.

Key words: *Cracca*, Taxonomy, Western Canaries, Macaronesia, Africa.

## INTRODUCTION

The genus *Vicia* L. (Fabaceae) is primarily distributed in the temperate zone of the Northern Hemisphere and non-tropical South America (Gunn, 1979). The number of species recognized in the genus ranges from about 140 accepted by Kupicha (1976), up to 180-210 estimated by Hanelt & Mettin (1989).

Until now, 10 species were considered to be endemic on Macaronesian Archipelagos: *Vicia dennesiana* H.C. Watson – already estimated extinct – from the Azores (Silva *et al.*, 2010); *Vicia capreolata* Lowe, *Vicia costae* Hansen and *Vicia ferreirensis* Goyder from Madeira (Hansen & Sunding, 1993; Goyder, 1994; Jardim & Menezes de Sequeira, 2008); *Vicia chaetocalyx* Webb & Berthel., *Vicia cirrhosa* C. Sm. *ex* Webb & Berthel., *Vicia filicaulis* Webb & Berthel., *Vicia nataliae* U. Reifemberger & A. Reifemberger, *Vicia scandens* R.P. Murray and *Vicia vulcanorum* J.Gil & M.L. Gil from the Canaries (Acebes Ginovés *et al.*, 2010; Gil *et al.*, 2012).

During the field work in the island of La Gomera for the ‘Seguimiento de Poblaciones de Especies Amenazadas (SEGA)’ project, a sample of seeds of *Vicia* were collected in the spring of 2010 by R. Mesa in the cliffs of La Galga, Alajeró (Fig. 1), where is confined a relict population of the Canarian endemic species *Dorycnium eriophthalmum* Webb & Berthel. (Mesa, 2010). In order to preserve them for further studies, these seeds were stored in the Seed Reference Collection of the University of Las Palmas de Gran Canaria (ULP/SRC).



**Fig. 1.-** General view of type locality of *Vicia voggenreiteriana*. In the background, the cliffs of La Galga and Palochirme on whose foothills the new species has been discovered. Foreground, *Phoenix canariensis*.



**Fig. 2.-** Ventral view of seeds from: **a.** *Vicia voggenreiteriana* [ULP/SRC-618]; **b.** *Vicia scandens* [ULP/SRC-611]; **c.** *Vicia vulcanorum* [ULP/SRC-614]; **d.** *Vicia nataliae* [ULP/SRC-617]; **e.** *Vicia cirrhosa* [ULP/SRC-609] & **f.** *Vicia filicaulis* [TFMC/PV-6471]. Scale bar: 1 mm.

In the last decades seed characters have been evaluated in *Vicia* for identification purposes and several keys for determination of the species have been proposed, mainly on a regional basis (Gunn, 1971; Perrino *et al.*, 1984; Chernoff *et al.*, 1992). Because of this, during the preparatory work for the description of *V. vulcanorum* external seed characteristics of all available accessions of the genus *Vicia* in the ULP/SRF were studied following Lersten & Gunn (1982).

Features of the seeds from the cliffs of La Galga, in La Gomera, were very different from those exhibited by the seeds of the endemic *V. cirrhosa*, *V. filicaulis*, *V. nataliae*, *V. scandens* and *V. vulcanorum* itself (Fig. 2). Those related to seed shape and length, hylum shape and lens distance to hylum were exceptional.

In order to evaluate the stability of such intriguing characters, seeds removed from the original collection were sowed in the island of Lanzarote under very different edaphoclimatic conditions. Plants resulting not only retained the special characteristics of the seeds but also showed floral and vegetative characters different from the other Canarian endemic species of the genus *Vicia*.

Both, plants from *ex horto* as those from the *locus classicus* were checked in the herbaria FI, ORT, TFC and TFMC, and against 'A Manual Flora of Madeira' (Lowe, 1868), 'Flora of Madeira' (Goyder, 1994), 'Flora Iberica' (Romero Zarco, 1999), 'Nouvelle Flore de l'Algérie' (Quezel & Santa 1962), 'Flora of Lybia' (Jafri, 1980), 'Flora of Egypt' (Boulos, 1999) and 'Flora Palaestina' (Zohary, 1987). Endemic *Vicia* from Morocco, belonging to subgenus *Cracca* were carefully studied on the basis of their original descriptions, digitalized specimens provided by the herbaria of Universitat de Barcelona (BCN), Muséum National d'Histoire Naturelle (P) and Université Montpellier 2 (MPU) and 'Monographie et Iconographie du Genre *Vicia* L. au Maroc (Raynaud, 1976).

As result of this work we concluded that the specimens collected in La Gomera represent a new species.

It is rather probable that due to its short-life cycle, aptitude to blend with the environment and confinement to inaccessible and unstable cliffs, this new species of *Vicia* has not been noted until now despite the intense botanical research carried out across the island in the past decades (Kunkel, 1977; Santos & Fernández, 1979; Voggenreiter, 1997). However, the new taxon may have been overlooked by previous collectors, who confused it with *V. cirrhosa*.



Only a small population of this new species has been found so far, totaling less than 10 individuals. It is not far away from inhabited nucleus and shepherding areas, but the main threat to this plant is the collapse of unstable cliff faces after heavy downpours.

## MATERIAL AND METHODS

All morphological data presented and used in the description of the new species were directly observed by the authors. Morphological characters traditionally used in the description of *Vicia* species were evaluated following 'Flora Iberica' (Romero Zarco, 1999) and Lersten & Gunn (1982); in order to determine their stability seeds gathered at the classical locus of the new species were sowed under very different edaphoclimatic conditions. Features of gross morphology were examined under a binocular stereoscopic microscope and stylar features with a transmitted light microscope. The measurements were made with a Mitutoyo slide caliper. The new species was compared with *V. nataliae* and *V. cirrhosa*.

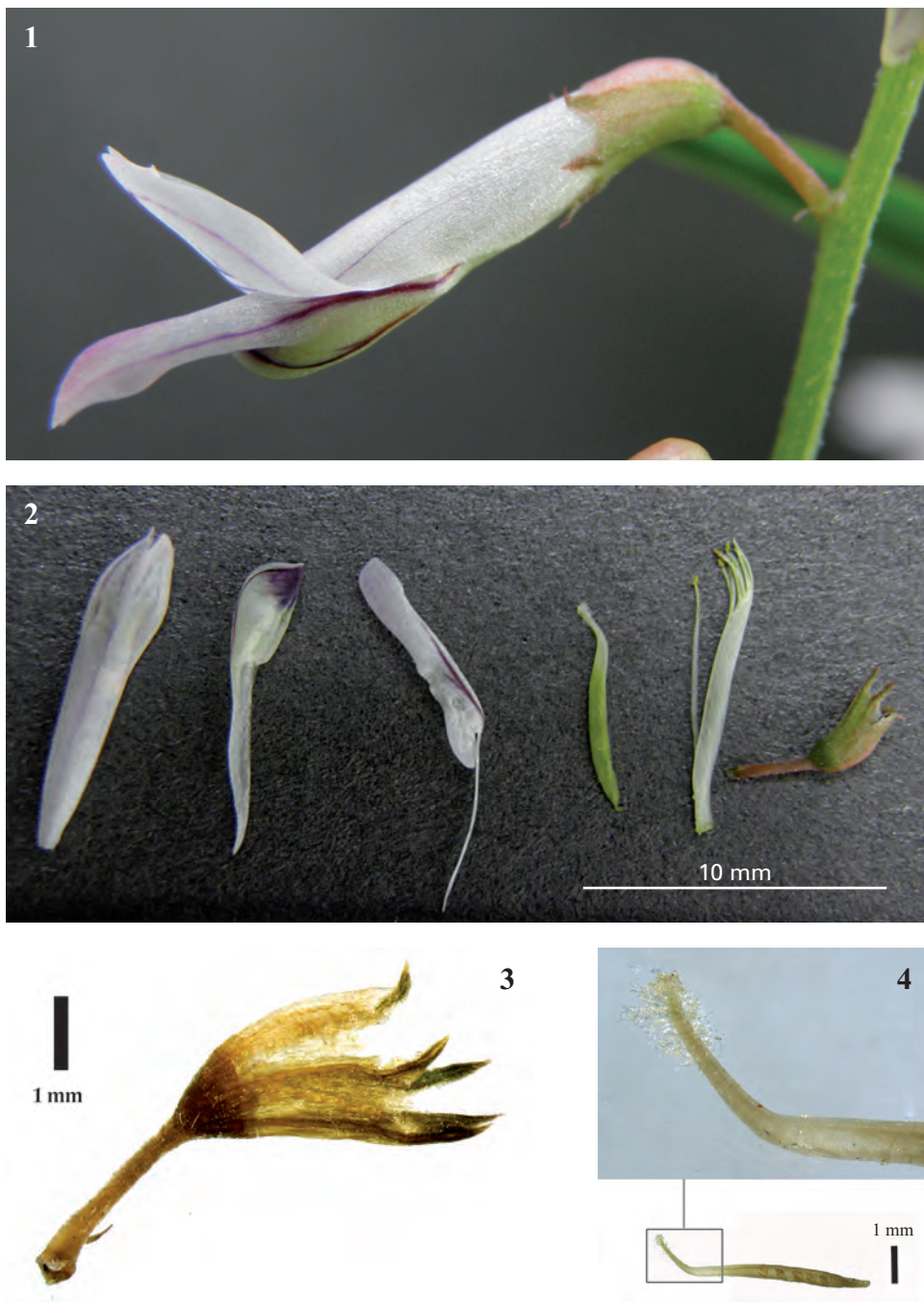
## RESULTS

*Vicia voggenreiteriana* J. Gil, R. Mesa & M.L. Gil, **sp. nova** (Fig. 3-5).

Annual herb, intricately branched, slightly pilous. Stems angled, slender, numerous, to 2.25 m or more high, climbing. Leaves subglabrous, parapinnate, 36-55 mm long (excluding the tendril), with (3-) 4 pairs of alternate, remote leaflets, with branched (usually bi- or trifold) or simple (rare) twining tendrils; Leaflets 18-42 mm long, 1.9-3.1 mm wide, linear to linear-lanceolate, mostly apiculate, petiolulated (to *ca.* 1 mm), petiolule pilous. Stipules quite visible from the early stages of growth, semi-sagittate, cuspidate. Racemes (2-) 5-8 (-10)-flowered, usually aristate, shorter than the leaves, rare  $\pm$  equalling the leaves, peduncles to 50 mm long, sparsely pilous. Flowers slightly pendent, 14.3-14.5 mm long; pedicels pilous, *ca.* 2.5 mm long at anthesis, provided with minute (*ca.* 0.5 mm), subulate, deciduous bractlets. Calyx sparsely pilous at base, *ca.* 3.7 mm. long, turbinate to campanulate, slightly compressed, scarcely gibbous at base, weakly zygomorphic, with fine unequal teeth; the two upper minute, acuminate, their points singularly curving upwards; intermediate and lowest elongate-triangular, essentially equal, about half as long as the tube or less, the later narrower, nearly subulate, acute. Corolla glabrous, *ca.* 4 times as long as calyx, mostly white, rose-purple tinged; standard 12-13.4 mm long, pandurate with the limb curving upwards, deeply emarginated with indigo veins; wings a little longer than standard, 12.7-13.5 mm long, lamina oblong, deeply auriculate at base, claw very slender, nearly filiform, a little shorter than lamina; keel shorter than wings, 9.1-10.5 mm long, lamina *ca.* 2 times shorter than claw, dark purple at the apex, the latest minutely apiculate. Androecial sheath oblique at apex. Style abaxially bent at anthesis, laterally compressed, with encircling spreading hairs beneath the stigma, shorter and scattered on the adaxial surface. Legume stipitate (*ca.* 2 mm), glabrous, not flattened, turning red with dark red pigmented suture while maturing in full sunlight, straw colored when ripe, 45-52.7 (-54.1) mm long, 4.5-5.4 (-5.6) mm wide, 3.1-3.6 mm thick, oblong, cuneate at base, oblique at apex, twisting loosely during



Fig. 3.- Habit of *Vicia voggenreiteriana* [ex horto El Huerto, Villa de Teguis, Lanzarote, Canary Islands, 12.II.2013, J. Gil 6873 and Dupl. (TFMC/PV)]. Scale bar: 10 cm.



**Fig. 4.-** Floral features in *Vicia voggenreiteriana*. **1.** Fresh flower in the field. **2.** Detailed floral dissection on fresh flower **3.** Dry Calyx. **4.** Dry Style.



**Fig. 5.-** Legume characteristics in *Vicia voggenreiteriana* **1.** Fresh legume in the field showing the red outer surface of the valves and the deeply pigmented suture. **2.** Inner surface of the valves and immature seeds.

dehiscence, with (3-) 4-6 seeds, not compressed with each other. Seeds (sub)rhombohedral, smooth, grey and ivory marble and densely mottled with black dots and spots, 3.9-5.5 (-6) mm long, 2.7-3.4 mm wide, 2-2.7 mm thick; hilum linear (5 to 8 times longer than wide), slightly wedge shaped, 1.8-2.5 long, extending 1/5-1/7 of the seed circumference, with nearly parallel margins and a discolored area surrounding it; lens inconspicuous, with raised center about (1-) 1.1-1.8 mm from hilum.

**Type:** Canary Islands, La Gomera, Alajeró, Barranco de Guarimiar, spreading over *Dorycnium eriophthalmum* Webb & Berthel., 630 m, 27.IV.2013 R. Mesa Coello, C. Hernández Montañez & M.L. Gil González 6872 (holotype:TFMC/PV).

**Paratypes:** Canary Islands, Lanzarote, Teguiise, *ex horto* El Huerto, 12.II.2013, J. Gil 6873 and Dupl. (TFMC/PV).

## DISCUSSION

*V. voggenreiteriana* is endemic to La Gomera island, in the central part of the Canary Islands (Fig. 6). The Canarian archipelago is located off the north-western coast of Africa and it is included in the biogeographical region of Macaronesia. *V. voggenreiteriana* occurs at the base of cliffs of the western margin of Barranco de Guarimiar in the south of the island, ca. 630 m a.s.l.

*V. voggenreiteriana* shares habitat with rupicolous and transition scrubs vinculated to Canarian thermophile forest and hygrophilous species characteristics of canals, ditches, waterways and seeps. Associated species include *Ageratina adenophora* (Spreng.) R. M. King & H. Rob., *Asparagus plocamoides* Webb ex Svent., *Atalanthus canariensis* (Boulos) A. Hansen & Sunding, *Aeonium subplanum* Praeger, *Bituminaria bituminosa* (L.) C. H. Stirt., *Convolvulus floridus* L. f., *Crambe gomerae* Webb ex Christ, *Cuscuta planiflora* Ten., *Dorycnium eriophthalmum* Webb & Berthel., *Kleinia neriifolia* Haw., *Micromeria lepida* Webb & Berthel., *Scirpus holoschoenus* L. and *Sonchus* cf. *hierrensis* (Pit.) Boulos.

It has been observed growing inside the structure of *Dorycnium eriophthalmum*, spreading over the branches of *Kleinia neriifolia* together with *Cuscuta planiflora*.

Flowers and fruits were observed in February-May.

The new species was named *Vicia voggenreiteriana* on account of the late Dr. Volker Voggenreiter [1941-2002], a German botanist who devoted much of his professional life to study the vegetation of the Canary Islands, specially Tenerife and La Gomera.

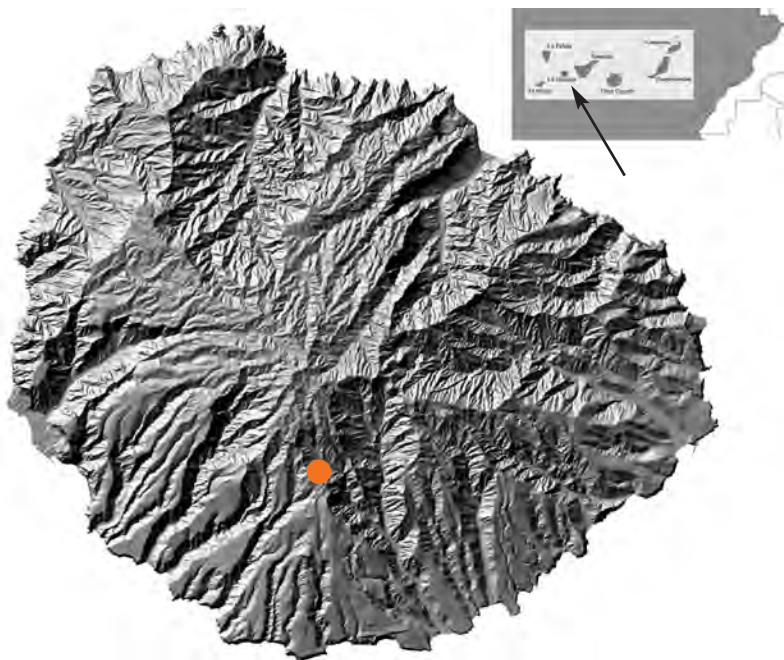


Fig. 6.- Map showing the small area in the south of La Gomera where *Vicia voggenreiteriana* occurs.

### Similar species

*V. voggenreiteriana* belongs to subg. *Cracca* Peterm., sect. *Cracca* Dumort., and it is characterized by having a platynychioid vexillum and the style laterally compressed and evenly hairy all round. The most similar species are: *V. nataliae*, an endemic from the island of La Gomera (Canary Islands), which has flowers with more gibbous and campanulate calyces, obtuse and shorter leaflets and shorter seeds provided with wider hylums and more prominent lens; *V. cirrhosa* from the western Canary Islands of La Gomera, El Hierro, La Palma, Tenerife & Gran Canaria, which has smaller stipules, peduncles usually longer than the subtending leaf (sometimes twice as long or more) and longer and thinner pods containing more and smaller seeds provided with shorter hylums. Table 1 summarizes the characters differentiating these three species and Figure 6 illustrates their seed features.

### Additional specimens examined

—*Vicia capreolata* Lowe: Archipelago of Madeira, Madeira, Pico Grande, 06.VI.1837, *Lemann 049858* (FI/Herbarium Webbianum). —*Vicia cirrhosa* C. Sm., ex Webb & Berthel.: Canary Islands, Tenerife, Granadilla, Las Vegas, 11.IV.1978, *R. Mesa Coello 562* (GIL); Canary Islands, Tenerife, Güímar, El Escobonal, Barranco Chimaje, 600 m a.s.l., 19.III.1986, *R. Mesa Coello 560* (GIL); Canary Islands, Tenerife, Arico, Las Eras, 17.III.1988, *R. Mesa Coello 609* (ULP/SRC); Canary Islands, Tenerife, Arico, Barranco de

Characters	<i>V. voggenreiteriana</i>	<i>V. nataliae</i>	<i>V. cirrhosa</i>
Number of leaflet pairs per leaf	(3-)4	4	(2-)4
Leaflet apex shape (mostly...)	apiculate	obtuse	apiculate
Leaflet length (mm) measured in the fertile part of stem (max.)	-42	-18	-32
Number of flowers in a raceme	(4-) 6-8 (-10)	8-18	(1-) 7-14 (-18)
Legume length (mm)	45-52.7 (-54.1)	40-50	(33-) 39-53
Legume width (mm)	4.5-5.4 (-5.6)	5	2.9-4.3
Number of seeds per pod	(3-) 4-6	7-9	8-12
Seed shape	(sub)rhombohedral	compressed ellipsoid	(sub)cuboidal / subovoidal
Seed length (mm)	3.95-5.5 (-6)	3-3.5	1.8-3.3
Hylum shape	linear	oblong	oblong / cuneiform
Hylum length (mm)	1.8-2.5	1.7-2.1	0.6-1.3
Hilum length relative to the length of the seed circumference	1/6-1/7	1/5	1/7-1/10
Lens distance to hylum (mm)	(1-) 1.1-1.8	0.5-0.7	0.5-0.9

**Table 1.-** Comparison between *Vicia voggenreiteriana* and its most closely related endemic *Vicia* from Canary Islands Archipelago.



**Fig. 7.-** Ventral, lateral and zenithal views of seeds from: **a.** *Vicia voggenreiteriana* [TFMC/PV-6872]; **b.** *Vicia nataliae* [ULP/SRC-621]; **c.** *Vicia cirrhosa* [ULP/SRC-620]. Scale bar: 1 mm.

Tamadaya, 1400 m a.s.l., 13.IV.1990, *R. Mesa Coello 2870* (TFMC/PV); Canary Islands, Tenerife, Güímar, La Medida, Barranco del Calvario, 24.II.1991, *R. Mesa Coello 2911* (TFMC/PV); Canary Islands, Tenerife, Arico, Barranco de Icor, 3.III.1991, *R. Mesa Coello 3064* (TFMC/PV); Canary Islands, Isle of Tenerife, Güímar, Barranco Arriba, 4.II.1993, *R. Mesa Coello 6622* (TFMC/PV); Canary Islands, Tenerife, Granadilla, Malpaís de Chimiche, 150 m a.s.l., 4.IV.1993, *R. Mesa Coello 561* (GIL); Canary Islands, Tenerife, Fasnía, Barranco del Volcán, 22.I.1994, *R. Mesa Coello 6597* (TFMC/PV); Canary Islands, Tenerife, Los Silos, Montaña de Taco, 23.V.1995, *V. Lucía Sauquillo 39422* (TFC/PV); Canary Islands, Tenerife, Güímar, sobre el Barranco del Agua, 28.XI.1998, *A. Díaz & J.A. Reyes-Betancort 42604* (TFC); Canary Islands, Tenerife, Adeje, al sur de Las Moraditas, 350 m a.s.l., 13.II.2002, *J.A. Reyes-Betancort, S. García Ávila & M.V. Cabrera Lacalzada 49912* (TFC); Canary Islands, Tenerife, Güímar, Barranco al Sur de los túneles de Güímar, 27.III.2010, *R. Mesa Coello 548* (GIL); Canary Islands, Tenerife, Adeje, Roque Bento, 19.II.2011, *R. Mesa Coello 877479* (BC); Canary Islands, Tenerife, Arico, Barranco de Vijigua, 400 m a.s.l., 8.III.2011, *R. Mesa Coello 913549* (BC); Canary Islands, Tenerife, Adeje, Tijoco Alto, 23.III.2011, *J. Gil et al. 877437* (BC); Canary Islands, Tenerife, Arico, Barranco de la Magdalena, 8-10.IV.2011, *R. Mesa Coello 918152* (BC); Canary Islands, Tenerife, Arico, Barranco del Río, 630 m a.s.l., 19.IV.2012, *R. Mesa Coello 550 + Dupl.* (GIL); Canary Islands, Tenerife, Barranco de Erques, c. 450 m a.s.l., 08.II.2013, *S.J. Lamdin-Whymark 987* (GIL); Canary Islands, Tenerife, Adeje, Taucho, La Quinta, c. 1000-1100 m a.s.l., 23.II.2013, *S.J. Lamdin-Whymark 989* (GIL); Canary Islands, Tenerife, Guía de Isora, Barranco de Guairía, ca. 1000 m a.s.l., 25.II.2013, *S.J. Lamdin-Whymark 988* (GIL); Canary Islands, Tenerife, Güímar, Punta Prieta, 10.III.2013, *M.L. Gil 555 + Dupl.* (GIL); Canary Islands, Tenerife, Arico, Barranco de Alonso, 27.IV.2013, *R. Barone & F. Hernández 6814* (TFMC/PV); Canary Islands, Tenerife, Arico, Barranco de Bijagua o de los Abejones, 28.III.2013, *R. Barone & F. Hernández 6816* (TFMC/PV); Canary Islands, Tenerife, Adeje, Barranco del Infierno, 20.V.2013, *R. Mesa Coello 620* (ULP/SRC). ***Vicia dennesiana* H.C. Watson:** Archipelago of Azores, St. Michael, ??.184?, *T.C. Hunt 049940* (FI/Herbarium Webbianum).—***Vicia ferreirensis* Goyder:** Archipelago of Madeira, Porto Santo, Pico de Ana Ferreira, ?IV.1940, *Costa 2523* (MADM); Archipelago of Madeira, Porto Santo, Pico de Ana Ferreira, 100 m a.s.l., 19.III.2007, *L. Medina et al. 757844* (MA). — ***Vicia filicaulis* Webb & Berthel:** Canary Islands, Gran Canaria, La Aldea de San Nicolás, Barranco de La Aldea, 250 m a.s.l., 21.IV.1990, *R. Mesa Coello 2717* (TFMC/PV); Canary Islands, Gran Canaria, Ayagaures, 19.V.2010, *R. Mesa Coello 6471* (TFMC/PV); Canary Islands, Gran Canaria, Barranco Arguineguín, 450 m a.s.l., 19.V.2010, *R. Mesa Coello 913551* (BC). — ***Vicia nataliae* U. Reifenberger & A. Reifenberger:** Canary Islands, La Gomera, Lomo de La Culata, 350 m a.s.l., 11.II.1996, *U. Reifenberger & A. Reifenberger 41356* (holo: TFC); Canary Islands, La Gomera, Agulo, Camino Real Agulo-Las Rosas, 29/III/1996, *R. Mesa Coello & J.P. Oval 553* (GIL); Canary Islands, La Gomera, Vallehermoso, Lomo de La Culata, 11.II.1996, *U. Reifenberger & A. Reifenberger 621* (ULP/SRC); Canary Islands, La Gomera, Agulo, Túnel de Agulo, 27.III.2002, *R. Mesa Coello & J.P. Oval 620* (ULP/SRC). — ***Vicia scandens* R.P. Murray:** Canary Islands, Tenerife, Güímar, Fuga Cuatro Reales, Cabeceras del Barranco de Badajoz, 1050-1100 m a.s.l., 16.V.1981, *W. Wildpret, P. L. Pérez & M. Del Arco 1440* (TFMC/PV); Canary Islands, Tenerife, La Orotava, Aguamansa, 10.VI.1990, *M.L. Gil &*



*M.M. Rivas 559* (GIL); Canary Islands, Tenerife, Santa Úrsula, 24.VIII.1993, *R. Mesa Coello 611* (ULP/SRC). — *Vicia vulcanorum* **J. Gil & M.L. Gil**: Canary Islands, Lanzarote, Haría, Malpaís de La Corona, 27.IV.2011, *J. Gil 6430, 6431, 6432* (TFMC/PV); Canary Islands, Lanzarote, Haría, Malpaís de La Corona, primavera de 2011, *J. Gil & M. Peña 614* (ULP/SRC); *ex horto* Centro de Agrodiversidad de La Palma, Buenavista, Breña Alta, La Palma, Canary Islands, 24.II.2012, *M.L. Gil 913552* (BC); *ex horto* Centro de Agrodiversidad de La Palma, Buenavista, Breña Alta, La Palma, Canary Islands, 13.III.2012, *J. Gil 6469* (TFMC/PV); Canary Islands, Lanzarote, Haría, Malpaís de La Corona, 03.II.2013, *J. Gil & M.L. Gil 50876* (TFC).

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We are very grateful to Y. Endo, D. Goyder, M. Leht, V. Malecot & E. Vela for numerous useful consultations and recommendations. We are especially indebted to Peter and Ingrid Schönfelder for critical revision of this manuscript. The work in the herbaria of University of La Laguna [TFC], Tenerife Museum of Natural Sciences [TFMC], Jardín de Aclimatación de La Orotava [ORT] & Firenze Natural History Museum [FI] was made under the auspices of R. Acebes Ginovés, L. Sánchez-Pinto, J.A. Reyes Betancort & Ch. Nepi. We are also indebted with R. Barone, R. Cano, O. Fragoso (TFMC herbarium), D. Iamónico (University of Rome Sapienza), S.J. Lamdin-Whymark, L. Medina, J. Ojeda, J. Perera, U. and A. Reifemberger, C. Samarín & D. Scriba.

#### REFERENCES

- ACEBES GINOVÉS, J. R.; LEÓN ARENCIBIA, M. C.; RODRÍGUEZ NAVARRO, M. L.; ARCO AGUILAR, M. del; GARCÍA GALLO, A.; PÉREZ DE PAZ, P. L.; RODRÍGUEZ DELGADO, O.; MARTÍN OSORIO, V. E. & WILDPRET DE LA TORRE, W. 2010. Spermatophyta. In: Arechavaleta, M.; RODRÍGUEZ, S; ZURITA, N. & GARCÍA, A. (Eds.), *Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos, plantas y animales terrestres*. 2009. Gobierno de Canarias: 122-172.
- BOULOS, L. 1999. *Flora of Egypt* 1. Azollaceae-Oxalidaceae. Al-Hadara Publishing. Cairo.
- CHERNOFF, M.; PLITMANN, U. & KISLEV, M.E. 1992. Seed characters and testa texture in species of the Viciae: their taxonomic significance. *Israel Journal of Botany* 41: 167-186.
- GIL, J.; GIL, M.L.; MORALES, J. B. & MESA, R. 2012. *Vicia vulcanorum* (Fabaceae) a new species from the island of Lanzarote (Canary Islands). *Collectanea Botanica* 31:19-27.
- GOYDER, D. A. 1994. *Vicia* L. In: Press, J. R. & Short, M. J. (Eds.), *Flora of Madeira*. The Natural History Museum, London: 162-167.
- GUNN, Ch. R. 1971. Seeds of native and naturalized vetches of North America. *USDA Agriculture Handbook* 392. 42 pp.
- GUNN, Ch. R. 1979. Genus *Vicia* with notes about tribe Viciae (Fabaceae) in Mexico and Central America. *USDA Technical Bulletin* 1601. 41 pp.

- HANELT, P. & METTIN, D. 1989. Biosystematics of the genus *Vicia* L. (Leguminosae). *Ann. Rev. Ecol. System.* 20:199-223.
- JAFRI, S. M. H. 1980. Fabaceae. In: Jafri, B. M. H. & El-Gadi, A. (Eds.), *Flora of Lybia* 86. Al-Faateh University, Tripoli: 1-304.
- HANSEN, A. & SUNDING, P. 1993. Flora of Macaronesia. Checklist of vascular plants. 4<sup>th</sup>. revised edition. *Sommerfeltia* 17: 1-295.
- JARDIM, R. & MENEZES DE SEQUEIRA, M. 2008. List of vascular plants (Pteridophyta & Spermatophyta). In: Borges, P. A. V.; Abreu, C.; Aguiar, A. M. F.; Carvalho, P.; Jardim, R.; Melo, I.; Oliveira, P.; Sérgio, C.; Serrano, A. R. M. & Vieira, P. (Eds.), *A list of the terrestrial fungi, flora and fauna of Madeira and Selvagens archipelagos*. Direcção Regional do Ambiente da Madeira and Universidade dos Açores, Funchal and Angra do Heroísmo: 179-208.
- KUNKEL, G. 1977. Inventario florístico de la laurisilva de La Gomera, Islas Canarias. *Naturalia Hispanica* 7, ICONA, Madrid, 137 pp.
- KUPICHA, F. K. 1976. The infrageneric structure of *Vicia*. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinb.* 34(3): 287-326.
- LERSTEN, N. R. & Gunn, Ch. R. 1982. Testa characters in tribe Vicieae, with notes about tribes Abreae, Cicereae, and Trifolieae (Fabaceae). *USDA Technical Bulletin* 1667. 40 pp.
- LOWE, RH. T. (1868). A Manual Flora of Madeira. Vol. 1. London. 618 pp.
- MESA, R. (2010). *Dorycnium eriophthalmum* Webb & Berthel. Seguimiento de poblaciones de especies amenazadas. Viceconsejería de Medio Ambiente. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial. Gobierno de Canarias. 50 pp. Documento inédito.
- PERRINO, P.; YARWOD, M.; HANELT, P. & POLIGNANO, G.B. (1984). Variation of seed characters in selected *Vicia* species. *Kulturpflanze* 32: 103-122.
- QUEZEL, P. & SANTA, S. (1962). *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*. Tome 1. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique.
- RAYNAUD, Chr. 1976. Monographie et iconographie du genre *Vicia* L. au Maroc. *Bul. Inst. Sci.* 1: 147-172.
- ROMERO ZARCO, C. 1999. *Vicia* L. In: Talavera, S.; Aedo, C.; Castroviejo, S.; Romero Zarco, C.; Sáez, L.; Salgueiro, F. J. & Velayos, M. (Eds.), *Flora ibérica* VII (I). Real Jardín Botánico, Madrid: 360-416.
- SANTOS, A. & FERNÁNDEZ, M. (1979). Plantae in loco natali ab Eric R. Sventenius inter annos MCMXLIII-MCMLXXI, lectae, in Herbario ORT Instituto Nationalis Investigationum Agrarium (Hortus Acclimationis Plantarum Arautapae) sunt III. Plantae Canariae: Spermatophyta (Ranunculaceae-Leguminosae) *Index Sem. Hort. Acclim. Plant. Arautapae*. Cat. INIA n° 11: 67-140. Puerto de la Cruz. Tenerife (1978).
- SILVA, L.; MOURA, M.; SCHAEFER, H.; RUMSEY, F. & DIAS, E. F. 2010. List of Vascular Plants. In: Borges, P. A. V.; Costa, A.; Cunha, R.; Gabriel, R.; Gonçalves, V.; Martins, A. F.; Melo I.; Parente, M.; Raposeiro, P.; Rodrigues, P.; Santos, R.S.; Silva, L.; Vieira, P. & Vieira, V. (Eds.), *A list of the terrestrial and marine biota from the Azores*. Príncipe, Parede: 117-146.
- VOGGENREITER, V. 1997. Contribuciones al atlas fitocorológico UTM 1 km x 1 km de La Gomera (Islas Canarias). Bonn. Xeroxed manuscript.
- ZOHARY, M. (1987). *Flora Palaestina* 2. Platanaceae-Umbelliferae. The Israel Academy of Sciences and Humanities. Jerusalem.

Fecha de recepción: 10 julio 2013

Fecha de aceptación: 29 julio 2013

VIERAEA	Vol. 41	203-215	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

**Aspectos taxonómicos y nomenclaturales  
del género *Matthiola* sect. *Acinotum* (Brassicaceae)  
en las islas Canarias**

JORGE ALFREDO REYES-BETANCORT<sup>1</sup> & JULI CAUJAPÉ-CASTELLS<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Jardín de Aclimatación de la Orotava (ICIA)*  
C/ Retama 2, 38400 Puerto de la Cruz, Santa Cruz de Tenerife, España  
*areyes@icia.es*

<sup>2</sup> *Departamento de Biodiversidad Molecular y Banco de ADN*  
*Jardín Botánico Canario "Viera y Clavijo"*  
*Unidad Asociada CSIC, Cabildo de Gran Canaria*  
*Apartado de correos 14 de Tafira Alta, 35017*  
*Las Palmas de Gran Canaria, España*  
*julicaujape@gmail.com*

REYES-BETANCORT, J. A. & J. CAUJAPÉ-CASTELLS (2013). Taxonomical and nomenclatural aspects on the genus *Matthiola* sect. *Acinotum* (Brassicaceae) in the Canary Islands. *VIERAEA* 41: 203-215.

ABSTRACT: Based on a detailed morphological study, also supported by the previously published results on the phylogeny of the genus *Matthiola*, we concluded that the sect. *Acinotum* of this genus is represented in the Canary Islands only by two species. One of them, widespread in the Mediterranean region (*M. parviflora*), and another one (*M. bolleana*) mainly distributed on the Canary Islands, though also encompassing the Atlantic coast of Morocco across the Macaronesian enclave, probably subjected to phenomena of incipient radiation. On the latter, we distinguish three subspecific taxa.

Key words: *Matthiola*, Canary Islands, taxonomy, nomenclature, typification.

RESUMEN: Sobre la base de un estudio morfológico detallado, apoyado además por los resultados previamente publicados relativos a la filogenia del género *Matthiola*, llegamos a la conclusión de que en las islas Canarias la sect. *Acinotum* de este género sólo se encuentra representada por dos especies. Una de ellas posee una amplia distribución mediterránea (*M. parviflora*) y la otra (*M. bolleana*), de distribución principalmente canaria aunque abarcando también la costa atlántica de Marruecos a través del enclave macaronésico, se encuentra probablemente sometida a fenómenos de radiación incipiente. Dentro de ésta última distinguimos tres taxones de rango subspecífico.

Palabras clave: *Matthiola*, islas Canarias, taxonomía, nomenclatura, tipificación.

## INTRODUCCIÓN

La sect. *Acinotum* DC. del género *Matthiola* R.Br. viene a englobar a hierbas anuales o perennes, ramificadas, a menudo densamente pubescentes con los pelos ramificados o cervicornes, en ocasiones glandulares o subglabras. Los pétalos generalmente presentan limbo oblongo, de obovado a oblanceolado o linear, con márgen plano u ondulado. Los nectarios son filiformes o triangulares, libres o en ocasiones soldados entre sí y entonces formando una especie de recipiente de donde emergen los estambres menores. El fruto en silíca es de sección cilíndrica o más o menos comprimida, a menudo subtoruloso, bilocular, dehiscente del ápice hacia la base, normalmente con dos cuernos laterales formados a partir del estigma (Valdés *in* Castroviejo *et al.*, 1993).

En Canarias esta sección (la única que posee elementos autóctonos) es controvertida en cuanto a la presencia de uno u otro taxa, así como a las afinidades entre sí y con sus parientes continentales (tabla I).

Respecto a su estudio en las islas destacamos cuatro obras:

- (i) Christ (1888), en la que se describen dos nuevos taxones endémicos *Matthiola bolleana* Webb *ex* Christ y *M. livida* DC. var. *morocera* Christ.
- (ii) Conti (1900), obra a título póstumo, en el que este autor describe una nueva variedad endémica para Canarias *M. pseudoxyceras* Conti var. *canariensis* Conti con dos formas (*latipetala* Conti y *angustipetala* Conti). Como veremos más adelante parece que este autor no llegó a conocer la obra de Christ (1888).
- (iii) Sunding (1970) considera que el endemismo *M. bolleana* debiera tratarse como una variedad del taxon continental *M. fruticulosa* (L.) Maire algo que Sánchez *et al.* (2006) consideran erróneo.
- (iv) Por último, Lems & Holzapfel (1974) elaboran una clave de determinación, recogiendo además como novedades para las islas tres taxones no endémicos *M. longipetala* (Vent.) DC., *M. tricuspida* (L.) R.Br. y *M. lunata* DC. De este último trabajo nos quedamos con la reflexión que estos autores hacen: “*All of the annual Matthiola species of the Canaries need further study and confirmation*”.

Más recientemente y dentro de un trabajo más global de encuadre filogenético del género *Matthiola* (Jaén-Molina *et al.*, 2009), los elementos de la sect. *Acinotum* presentes en Canarias se vieron abordados desde una visión molecular (a través de la inferencia del marcador nuclear del ADN ribosómico ITS) sugiriendo en términos generales la conveniencia de una reestructuración de la taxonomía así como de sus relaciones. Paralelamente a este estudio hemos llevado a cabo un trabajo morfológico que resumimos a continuación y con el que pretendemos dar una visión conjunta y detallada de esta sección en las islas Canarias, intentando dar respuesta a la reflexión propuesta entre otros por Lems & Holzapfel (1974).

## MATERIAL Y MÉTODOS

Para este estudio se han estudiado más de 490 exsiccatas de los herbarios ORT, TFC, LPA, BM, K, RAB y HUI, tanto de las especies presentes en Canarias como de aquellas más afines. Además se han estudiado microfichas o imágenes procedentes de LE, P, C, G y MPU. Para la caracterización morfológica se han realizado numerosas mediciones en material vivo en el campo y en pliegos de herbario. Para cada taxón se incluyen los sinónimos más frecuentes en la literatura que afecta a la zona de estudio y se señalan únicamente los tipos de los nombres aceptados. Los datos de hábitat, altitud, fechas de floración, distribución y nombres vernáculos se refieren a las islas Canarias. La caracterización bioclimática está basada en la propuesta de Rivas-Martínez (1995). En la distribución de los taxones se han utilizado las siguientes abreviaturas: El Hierro [H], La Palma [P], La Gomera [G], Tenerife [T], Gran Canaria [C], Fuerteventura [F] y Lanzarote [L].

El mapa de distribución (Fig. 1) se ha preparado teniendo en cuenta principalmente el material estudiado, si bien también se han visto reflejadas distintas citas bibliográficas, así como observaciones de campo aunque no estén refrendadas por pliegos de herbario.

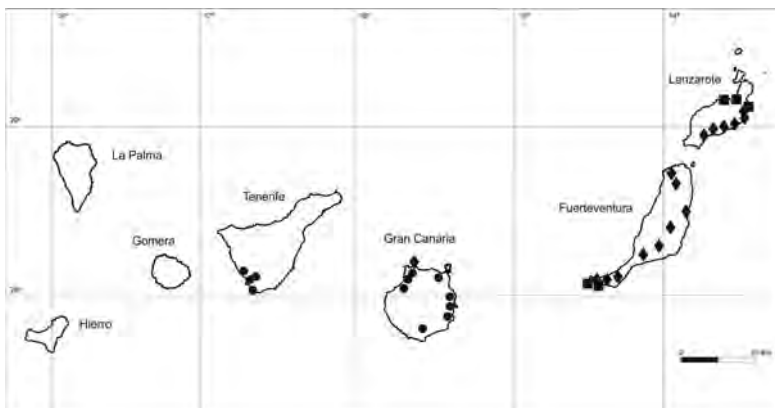
## RESULTADO Y DISCUSIÓN

## TRATAMIENTO TAXONÓMICO

*Matthiola* R. Br. in Aiton, *Hort. Kew.* (ed. 2) 4: 119 (1812) *nom. cons.*  
= *Leucojum* Adans., *Fam.* 2: 418 (1763).

**Sect. *Acinotum*** DC., *Mém. Mús. Hist. Nat.* 7: 229 (1821).

Sobre la base de los estudios morfológicos llevados a cabo llegamos a la conclusión que en Canarias sólo se encuentran representadas dos especies.



**Figura 1.-** Mapa de distribución de *Matthiola bolleana* subsp. *bolleana* (■); *M. bolleana* subsp. *viridis* (◆); *M. bolleana* subsp. *morocera* (●).

1. *Matthiola bolleana* Webb ex Christ, *Bot. Jahrb. Syst.* 9: 88 (1888); Bolle, *Bot. Jahrb. Syst.* 14: 231 (1892), *nom. illeg.*

Planta anual, de glabrescente a densamente tomentosa, con indumento de pelos ramificados cervicorneos cortos y en ocasiones algunos pelos glandulares. Tallo 5-30 (40) cm, generalmente ramificados por encima de la base, en ocasiones profusamente. Hojas enteras a sinuado dentadas, en ocasiones pinnatifidas, con ápice obtuso u agudo; las de la roseta basal, generalmente efimeras, de hasta 80 (120) x 20 mm, linear-lanceoladas a oblanceoladas o elíptico-oblanceoladas; las caulinares lineares, de hasta 50(65) x 2-5 mm. Flores ebracteoladas con pedicelos 0,5-2 mm en la fructificación. Sépalos de (5) 6-8 (9) mm de longitud. Pétalos con uña incluida en el cáliz —rara vez exerta— y limbo de (6) 7-10 (11) x (1,75) 2-6 (8) mm, linear a oblanceolado (muy raro obovado), con márgenes suavemente ondulados, entero o emarginado en el ápice, obtuso, patente, de color blanco, rosa o purpúreo y en estos últimos con frecuencia blanco o amarilloso en la base. Nectarios de 0,2-0,6 mm, de ovado-triangulares a lanceolados. Frutos 35-60 x 1,1-1,6 mm, erecto-patentes, patentes, rectos, curvados o fuertemente curvados a modo de rosca, de sección elíptica, algo torulosos, con indumento denso de pelos ramificados cortos; estigma muy variable en la fructificación, con cuernos laterales que pueden tener de 0,5-4 mm de longitud, erecto-patentes, patentes o en ocasiones reflejos, en general algo curvados, igual o más largos que el apéndice terminal. Semillas marrones de 0,9-1,2 x 0,8-1 mm, elíptico-rectangulares, ápteras o con frecuencia cortamente aladas.  $2n = 12$  (Ardévol *et al.*, 1993; Baltisberger & Widmer, 2006).

Como ocurre con muchas especies de la sección y del género, ésta muestra una gran complejidad desde el punto de vista morfológico, especialmente cuando se rastrean un gran número de poblaciones e individuos. Probablemente esto sea debido a fenómenos incipientes de diversificación (Conti, 1900). *Matthiola bolleana* es una especie que hemos circunscrito al archipiélago canario y a la vecina costa de África en lo que algunos autores han definido como enclave macaronésico continental. Aunque anteriormente sugerido por Jaén-Molina *et al.* (2009), nuevos estudios son necesarios para profundizar en sus relaciones filogenéticas o posibles fenómenos de introgresión, especialmente con elementos de distribución sahariana (por ejemplo *M. kralikii* Pomel) y que en este enclave juegan un papel a priori muy importante.

A pesar de la enorme variabilidad observada hemos considerado que ésta sigue tres patrones que hemos nominado con rango de subespecie:

### 1.a subsp. *bolleana*

≡ *M. fruticulosa* (L.) Maire var. *bolleana* (Webb ex Christ) Sunding, *Cuad. Bot. Canar.* 13: 16 (1971).

Engloba a plantas de hábito más o menos compacto, almohadillado, especialmente en su hábitat natural (en zonas expuestas), con hojas anchamente lineares a oblanceoladas, de ápice redondeado. Pétalos con limbo de (6) 7-10 (11) x (3,75) 4-6 (8) mm, oblanceolado (muy raro obovado), con márgenes suavemente ondulados, entero o emarginado en el ápice, obtuso, patente, de color rosa o purpúreo, blanco o amarilloso en la base. Frutos frecuentemente enroscados, con cuernos cortos que le dan un aspecto triangular al estigma en la fructificación.

Común localmente en zonas costeras arenosas con intensa maresía, entre los 0-200 *m.s.m.* Piso Bioclimático Inframediterráneo desértico árido. Endemismo canario-oriental: [F] Extremo E de la Península de Jandía; [L] Costa entre Playa de Famara y Caleta de Caballo, costa de Mala. Florece de Febrero a Mayo (Junio).

TIPIFICACIÓN de *Matthiola bolleana* Webb *ex* Christ

De los dos syntypus localizados proponemos como LECTOTYPUS el depositado en Z, pues probablemente es el que usó H. Christ para su publicación efectiva.

LECTOTYPUS hic desigantus: *Matthiola bolleana* Webb, Punta de Handía in petrosis maritimis, s.d., C. Bolle —*ex* herb. Schinz— (Z s.n.) (fig. 2A). ISOLECTOTYPUS: Handía, April 1852 Herb. Webbium 6269 (FI - foto!).

**1.b** subsp. *viridis* (Conti) Reyes-Betancort *comb. nov.*

≡ *M. pseudoxyceras* Conti, *Mem. Herb. Boiss.* 18: 71 (1900) var. *viridis* Conti, *Mem. Herb. Boiss.* 18: 72 (1900) [Basión.]. ≡ *M. longipetala* (Vent.) DC. subsp. *viridis* (Conti) Maire, *Fl. Afr. Nord* 14: 23 (1977). = *M. pseudoxyceras* Conti var. *canariensis* Conti f. *latipetala* Conti, *Mem. Herb. Boiss.* 18: 73.

Esta subespecie difiere de la tipo por su indumento menos denso lo que acentúa el color verde de los individuos, por presentar un hábito más erecto y por sus hojas estrechamente lineares a linear-lanceoladas, generalmente enteras y subagudas. Las plántulas presentan cotiledones largamente peciolados con limbo oblanceolado a elíptico-oblanceolado (en la subsp. tipo el peciolo es más corto o igual al limbo siendo éste elíptico-redondeado).

Común en zonas bajas de las islas orientales, generalmente en llanuras pedregosas arcillosas, bordes de carreteras y caminos, cultivos abandonados, etc. Piso bioclimático inframediterráneo desértico-árido. Elemento Canario-Marroquí: [F] Frecuente en la Península de Jandía, más rara en el resto de la isla como en triquívijate, La Oliva, etc.; [L] zona oriental de Lanzarote; [C] muy rara en el NW de Gran Canaria (Montaña de Gáldar). Marruecos —Assaka— (Conti, 1900), Souss, Antiatlas y oeste del Marruecos Sahariano (Fennane & Ibn Tattou, 2005). Florece de Enero a Abril.

TIPIFICACIÓN de *Matthiola pseudoxyceras* Conti var. *viridis* Conti

Conti (1900) recoge una sólo localidad por lo que consideramos como posible material original el depositado en LE. En el pliego aparecen dos etiquetas: en una reza *Matthiola oxyceras* DC. más los datos de recolección. En la segunda se ilustran y se dimensionan los sépalos, pétalos y estambres, así como la morfología de los nectarios. Según A. Sennikov (*comm. pers.*) ésta última podría deberse a P. Conti.

LECTOTYPUS hic desigantus: *M. oxyceras* DC., Assaka (Maroc), s.d., Mardochée 187? [LE (45) 8 - foto!].

**Discusión:** A nivel de variación morfológica hemos podido observar que las poblaciones de la isla de Lanzarote son más homogéneas que las estudiadas en la isla de Fuerteventura, es-



pecialmente en cuanto se refiere a la forma de las hojas y densidad del indumento. Ésta mayor variabilidad se observa en el S de Fuerteventura especialmente tras cruzar el istmo de la pared donde crecen sin ningún tipo de barreras físicas *M. bolleana* subsp. *bolleana* y *M. bolleana* subsp. *viridis*. Si bien estudios más profundos en esta línea son necesarios, pensamos a priori que la variabilidad observada en esta área pueda ser debido a flujo genético entre estos dos taxones.

La gran variabilidad interpoblacional e intrapoblacional observada en el desarrollo de los cuernos estigmáticos es a nuestro parecer la principal causa de confusión en la determinación previa llevada a cabo por algunos autores de los ejemplares de esta subespecie. Creemos que a esta variabilidad obedecen las citas erróneas para Canarias de especies como *M. lunata* o *M. tricuspida* (Lems & Holzappel 1975).

**Comentario:** Conti (1900) sobre la base morfológica y más especialmente geográfica, intenta establecer dentro de la polimórfica *Matthiola oxyceras* DC. (incluye a *M. longipetala* (Vent.) DC. y a *M. livida* (Del.) DC. en su sinonimia) dos especies. Una de ellas, *M. pseudoxyceras* Conti, vendría a agrupar las distintas formas que ocurren al occidente (al oeste del Río Nilo) mientras que la otra, *M. oxyceras* DC., vendría a incluir las formas de distribución oriental (al este del Río Nilo). Si bien para nominar a éste último grupo Conti (1900) utiliza la especie previamente descrita por De Candolle, para el grupo occidental y probablemente para ampliar el concepto e incluir la gran variabilidad en esta zona, prefirió describir una nueva especie que venía a incluir algunos taxones de rango específico descritos con anterioridad y por tanto con prioridad. Este es el caso de *Matthiola kralikii* Pomel (previamente publicada por Pomel (1875)) y que Conti incluye bajo su nueva *M. pseudoxyceras*. Sobre la base de los artículos 52.1 y 52.2 del ICBN *M. pseudoxyceras* Conti es ilegítima por ser un nombre superfluo para *M. kraliki*, al incluirla en el protólogo de *M. pseudoxyceras* como sinónima.

Por otro lado Conti (1900) describe a su vez cuatro variedades (*viridis*, *incisa*, *canariensis* y *basiceras*) bajo su *M. pseudoxyceras* sin aludir a cual de ellas es la tipo, y asumiendo lo antes argumentado, parece lógico asignar como var. tipo a *M. pseudoxyceras* var. *basiceras* (Kralik & Cosson) Conti ( $\equiv$  *M. oxyceras* var. *basiceras* Kralik & Cosson; = *M. kralikii* Pomel). Siendo así, la interpretación que hace Jafri (1977) de *M. pseudoxyceras* Conti parece desafortunada al someterla bajo la jerarquía de *M. tricuspida* (L.) R.Br. [publicada como *M. tricuspida* (L.) R.Br. subsp. *pseudoxyceras* (Conti) Jafri], máxime cuando reconoce como válida la especie *M. kralikii* Pomel aunque en su trabajo la incluya en el género *Lonchophora* (*Lonchophora kralikii* (Pomel) Jafri).

**1c.** subsp. *morocera* (Christ) Reyes-Betancort *comb. et stat. nov.*

$\equiv$  *M. livida* DC. var. *morocera* Christ, *Bot. Jahrb. Syst.* 9: 88 (1888) [basió.n.]; = *M. pseudoxyceras* Conti var. *canariensis* Conti f. *angustipetala* Conti, *Mem. Herb. Boiss.* 18: 73 (1900).

Esta subespecie se caracteriza por su indumento relativamente denso de pelos cervicornes cortamente pedicelados y en ocasiones con algún pelo glandular. Las hojas son linear lanceoladas, como tendencia general pinnatifida o pinnatisectas con lóbulos subobtu-

sos, y ápice obtuso, más raro enteras. Pétalos con limbo linear de (6) 7-10 (11) x (1,75) 2-3 (3,75) mm, con márgen ondulado, entero o emarginado en el ápice, patente, blanco, amarilloso o pardo-amarilloso, rosa pálido (raro violeta-pálido) con los nervios por lo general conspicuamente resaltados. Nectarios de 0,4-0,6 mm, lanceolados (en hábitats halófilos estos se muestran muy suculentos y perdiendo el carácter de lanceolado volviéndose algo redondeados). Frutos con estigma muy variable en la fructificación, sin o con cuernos laterales que pueden tener de 1-2 (3,5) mm de longitud, patentes, erecto-patentes o en ocasiones recurvados, más largos que el apéndice terminal.

Común en zonas costeras más o menos áridas por lo general en el piso inframediterráneo desértico árido aunque puede alcanzar el xérico semiárido, entre los 0-600 *m.s.m.* Ésta es una subespecie endémica canaria, aunque queda aún por dilucidar sus relaciones continentales con elementos de carácter oceánico como *M. bolleana* subsp. *viridis* var. *incisa* (Conti) Reyes-Bet. *comb. nov.* [≡ *M. pseudoxyceras* var. *incisa* Conti, *Mem. Herb. Boiss.* 18: 72 (1900) *basión.*] como con elementos saharianos como *M. kralikii* Pomel var. *desertorum* (Conti) Maire (≡ *M. pseudoxyceras* var. *basiceras* f. *desertorum* Conti) de la que se diferencia a priori por la fuerte reducción del tamaño de los cuernos del estigma. Endemismo canario: [T] Costa S y SO (Caleta de San Juan) de la isla en los municipios de Arona y Adeje; [C] Prácticamente circuninsular; [P] Un pliego depositado en el Museo de Historia Natural de Londres atestigua su presencia en esta isla (Bajamar, 14.05.1936, W.M.H. Brooke n° 206 - BM s.n.). A falta de nuevas recolecciones consideramos su desaparición de La Palma, pudiéndose tratar de una introducción casual. Florece de Febrero a Mayo.

#### TIPIFICACIÓN de *M. livida* DC. var. *morocera* Christ

De las dos exsiccata que Christ (1888) menciona en la descripción original hemos localizado una de ellas en el herbario de Zürich (Z), etiquetada bajo el nombre *Matthiola livida* var. *morocarpa* Christ y recolectada por Askenasy en Gran Canaria, sin localidad concreta, en 1882. A ésta hacemos referencia como *typus* (LECTO).

LECTOTYPUS hic designatus: Herbar. H. Christ Basil. sub *M. livida* DeC. v. *morocarpa* Christ, Gr. Canaria, 1882 Askenasy —ex herbarium Schinz 239— (Z s.n.) (fig. 2B).

**Discusión:** Es en la isla de Gran Canaria donde este subespecie adquiere un mayor grado de representación y es aquí donde se ha observado una mayor variabilidad que en la mayoría de los casos está asociada en nuestra opinión a cambios ecológicos y adaptación de las plantas a los mismos. Por ejemplo, en zonas protegidas los individuos tienen un crecimiento más laxo, menos ramificado y desarrollan unas inflorescencias más largas. Por el contrario las plantas que crecen en zonas más expuestas adquieren un porte más compacto, con inflorescencias más cortas y con frutos con tendencia a enrollarse.

Además de lo comentado hemos observado una población, Tufia, en la que los individuos adquieren un carácter exclusivo de la misma, una baja densidad del indumento de las hojas que le infiere un aspecto más verdoso comparable con aquel de *M. bolleana* subsp. *bolleana*. Esto se podría explicar por cierto flujo génico entre esta población y la vecina Fuerteventura, sin embargo ésto necesita estudios adicionales. El carácter de los pétalos lineares, más estrechos y de color muy pálido de esta población (en nuestra opi-

nión con mayor valor taxonómico) lo relaciona más, a pesar de lo comentado, con las poblaciones de Gran Canaria y por tanto hemos preferido incluirla en la variabilidad de la subsp. *morocera*.

Hemos optado por considerar a este taxón bajo *M. bolleana* y no bajo *M. livida* DC. como fue originalmente propuesto, con rango varietal, por Christ (1888). En consonancia con las afirmaciones de Conti (1900) consideramos que tanto *M. livida* como *M. longipetala* son especies con una historia evolutiva diferente evidenciada entre otros caracteres por la presencia de rosetas de hojas basales persistentes y bractéolas conspicuas. El trabajo de Jaén-Molina *et al.* (2009) apoya esta tesis en su comparación de los ITS de individuos canarios con los de plantas de *M. longipetala* provenientes de Irán y Turquía.

**2. *Matthiola parviflora*** (Schousb.) R.Br. in W.T. Aiton, *Hort. Kew.* ed.2, 4: 121 (1812).  
 ≡ *Cheiranthus parviflorus* Schousb., *Kongel. Danske Vidensk.-Selsk. Skr.* 1: 195 (1800) [Basion]. = *Ch. parviflorus* Willd., *Sp. Pl.* 3: 519 (1800), *nom. illeg.*

Planta anual, con indumento relativamente laxo de pelos ramificados cortos, a veces mezclados con algunas glándulas estipitadas. Tallo (1) 2-30 (40) cm. Hojas marcadamente sinuado dentadas o pinnatifidas con lóbulos subagudos, ápice obtuso; las de la roseta basal, de hasta 80 (120) x 20 mm, oblanceoladas; las caulinares de hasta 50(65) x 10-15 mm. Pedicelos 0,5-2 mm en la fructificación. Sépalos de 3-6 mm. Pétalos con uña incluida en el cáliz —rara vez exerta— y limbo de 3-5 x 1,3-3 mm; éste obovado, entero o emarginado, patente rosado o blanco-rosáceo. Nectarios c. 0,4 mm, triangular-acuminados a filiformes. Frutos 35-60 x 1,1-1,6 mm, erecto-patentes, patentes o reflejos, de sección circular, torulosos, con indumento laxo de pelos ramificados cortos, a veces acompañados de algunas glándulas estipitadas; con cuernos laterales del estigma de 3,5-5,5 (7) mm, patentes, erecto-patentes o en ocasiones erectos, más o menos rectos, más largos que el apéndice terminal; en oposición frontal o contrapuesta a los cuernos laterales presentan además dos pequeños cuernos o gibosidades que le dan al estigma un aspecto de corona de cuatro puntas. Semillas 0,9-1,2 x 0,8-1 mm, prácticamente ápteras.  $2n = 12$  (Valdés *in* Castroviejo *et al.*, 1993).

Crece en eriales, cultivos abandonados, y bordes de caminos en los pisos bioclimáticos infra-termomediterráneo árido-seco. Elemento de la Región Mediterránea: [H] [P] [G] [T] [C] [F] [L]. Florece tras las lluvias invernales, entre los meses de Enero a Abril.

**Clave de identificación para las especies macaronésicas del género *Matthiola* R.Br. in W.T.Aiton Section *Acinotum* DC.**

1. Sépalos de hasta 6 mm de largo. Pétalos por lo general con limbo obovado, plano, de menos de 7 mm de largo. Estigma en la fructificación poco variable, con 2 cuernos laterales largos de más de 3 mm. .... *M. parviflora*

1. Sépalos de 7-9 mm de largo. Pétalos por lo general con limbo oblongo a linear-oblongo, de márgenes ondulados, de más de 7 mm de largo. Estigma muy variable, en ocasiones con cuernos muy reducidos o ausentes. .... 2

2. Plantas de aspecto grisáceo a verde grisáceo. Pétalos con limbo estrechamente linear de (1,75) 2-3 (3,75) mm de ancho, con márgenes ondulados y por lo general de color blanquecino, amarilloso o malva. Nectarios por lo general lanceolados de más de 0,4 mm

..... *M. bolleana* subsp. *morocera*

2. Plantas de aspecto verdoso, más raro verde grisáceo. Pétalos en general con limbo oblongo-elíptico, ligeramente ondulado de (3,5) 4-6 (8) mm de ancho, por lo general de color rosa o rosa-violáceo más o menos intenso. Nectarios ovados a triangular-ovados generalmente de menos de 0,4 mm..... 3

3. Plantas verde grisáceas, de hojas anchamente lineares a linear-lanceoladas con ápice redondeado. Silicuas por lo general fuertemente enroscadas. Cuernos del estigma por lo general poco o nada desarrollados. Cotiledones elípticos redondeados

..... *M. bolleana* subsp. *bolleana*

3. Plantas verdes, de hojas estrechamente lineares a linear-lanceoladas con ápice agudo. Silicuas rectas o curvadas, generalmente no enroscadas. Cuernos del estigma en general bien desarrollados. Cotiledones oblanceolados a elíptico-oblanceolados

..... *M. bolleana* subsp. *viridis*

#### **Breve nota sobre las citas de *Matthiola fruticulosa* (L.) Maire en las islas Canarias.**

Tras el rastreo minucioso de la sección *Acinotum* en las islas Canarias, estamos de acuerdo con las reflexiones hechas sobre la presencia de *M. fruticulosa* en el archipiélago por Lems & Holzapfel (1974) y Sánchez *et al.* (2006) quienes consideran que sus citas se refieren realmente a errores de identificación de ejemplares robustos de *M. bolleana*, tanto de la subsp. *viridis* como de la subsp. *morocera*. Si las condiciones ecológicas lo permiten (suelo profundo, humedad edáfica adicional, etc.), esta especie anual puede adquirir grandes dimensiones y hacerse bastante robusta adquiriendo cierta leñosidad en la base del tallo. Además hemos observado que este tipo de ejemplares pueden rebrotar en un mismo año tras lluvias tardías. Estos nuevos brotes se disponen por lo general en las ramas (no en la cepa) y si las condiciones climáticas son benignas permiten que la planta pueda fructificar dos veces en un mismo año, carácter éste excepcional. Sin embargo con la llegada del verano la planta termina por marchitarse y morir. *Matthiola fruticulosa* difiere de *M. bolleana* por su hábito perenne, corteza pardo rojiza o pardo-grisácea y escamosa (no amarillosa o verde amarillosa —raro rojiza— y por lo general lisa) y entrenudos cortos. Las hojas se disponen en fascículos apretados, generalmente densamente tomentoso-grisáceas; pecíolos persistentes tras la marcescencia de las hojas. Sépalos 10-13 mm de largo y semillas de más de 1,5 mm de largo, alargadas.

#### AGRADECIMIENTOS

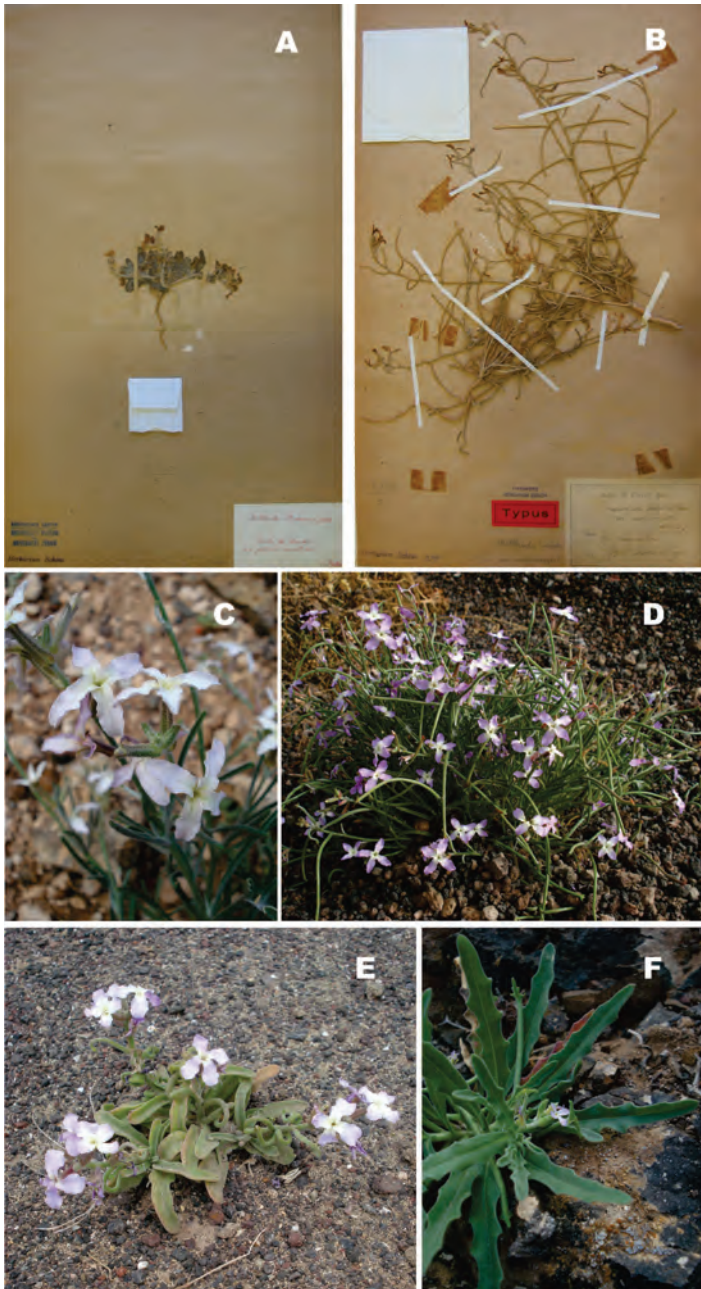
Buena parte de este trabajo ha sido posible gracias a la financiación concedida por la Dirección General de Universidades e Investigación del Gobierno de Canarias (Proyecto

2003/032-A). Agradecer además a los diferentes conservadores de los herbarios consultados las facilidades mostradas para el estudio del material depositado en sus colecciones.

## BIBLIOGRAFÍA

- ACEBES GINOVÉS, J.R., M.C. LEÓN ARENCIBIA, M.L. RODRÍGUEZ NAVARRO, M. DEL ARCO AGUILAR, A. GARCÍA GALLO, P.L. PÉREZ DE PAZ, O. RODRÍGUEZ DELGADO, V.E. MARTÍN OSORIO & W. WILDPRET DE LA TORRE (2010). Pterydophyta & Spermatophyta. Pp: 119-172. In: Arechavaleta, M., S. Rodríguez, N. Zurita & A. García (coord.). *Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos, plantas y animales terrestres*. 2009. Gobierno de Canarias. Gobierno de Canarias. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente.
- ARDÉVOL-GONZÁLEZ, J. S., L. BORGÉN & P. L. PÉREZ DE PAZ (1993). Checklist of chromosome numbers counted in Canarian vascular plants. *Sommerfeltia* 18: 1-59.
- BALTISBERGER, M. & A. WIDMER (2006). Chromosome numbers of plant species from the Canary Islands. *Bot. Helv.* 116: 9-30.
- CASTROVIEJO, S., C. AEDO, C. GÓMEZ CAMPO, M. LAÍNZ, P. MONTSERRAT, R. MORALES, F. MUÑOZ GARMENDIA, G. NIETO FELINER, E. RICO, S. TALAVERA & L. VILLAR (eds.) (1993). *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. 4: Cruciferae-Monotropaceae*, 730 pp. Real Jardín Botánico. Madrid.
- CHRIST, H. (1888). Spicilegium Canariense. *Bot. Jahrb.* 9: 86-172.
- CONTI, P. (1900). Las especies du genre *Matthiola*. *Mém. Herb. Boissier* 18: 1-86.
- FENNANE, M. & M. IBN TATTOU (2005). *Flore Vasculaire du Maroc: Inventaire et Chorologie. Vol. 1. Pteridophyta, Gymnospermae, Angiospermae p.p.* Travaux de l'Institut Scientifique, Série Botanique n° 37, 2005, 483 pp. Rabat.
- HANSEN, A. & P. SUNDING (1993). Flora of Macaronesia. Checklist of vascular plants. 4<sup>a</sup> rev. ed. *Sommerfeltia* 17: 1-295.
- HARTUNG, G. (1857). Die geologischen Verhältnisse der Inseln Lanzarote und Fuerteventura. *Neue Denkschr. Allgem. Schw. Ges.* 15 (21): 1-168.
- JAÉN-MOLINA, R., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, J. A. REYES-BETANCORT, H. AKHANI, O. FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. PÉREZ DE PAZ, R. FEBLES-HERNÁNDEZ & A. MARRERO-RODRÍGUEZ (2009). The molecular phylogeny of *Matthiola* R. Br. (Brassicaceae) inferred from ITS sequences, with special emphasis on the Macaronesian endemics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 972-981.
- JAFRI, S. M. H. (1977). *Matthiola*. In: Ali, S.I. & S.M.H. Jafri (eds.). *Flora of Libya* 23: 146-162. Al Faateh University – Faculty of Science – Trípoli.
- LEMS, K. & C. HOLZAPFEL (1974). Flora of the Canary Islands: The Cruciferae, the Crassulaceae and the Ferns and their allies. *Anales Inst. Nac. Invest. Agric., sér. Prod. Veg.* 4: 165-273.
- POMEL, A. (1875). *Matthiola kralikii*. *Nouv. Mat. Fl. Atl.*: 374-375.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1995). Clasificación Bioclimática de la Tierra. *Folia Bot. Matriensis* 16: 1-29.

- SÁNCHEZ-DORESTE, J. L., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, J. A. REYES-BETANCORT, & S. SCHOLZ (2006). Population genetics of *Matthiola bolleana* (Brassicaceae) in the Canary Islands. *Pl. Syst. Evol.* 262: 139-151.
- SUNDING, P. (1970). First Records and New Combinations in the Vascular Flora of Lanzarote and Fuerteventura. *Nytt Mag. Bot.* 17: 77-80.
- WEBB, P. B. & S. BERTHELOT (1836). *Phytographia canariensis*. Sectio I. 63-64 pp. Paris: Béhune, éditeur, rue de Vauirard, 36.



**Figura 2.-** A. Syntipus (LECTO-) de *Matthiola bolleana* Webb ex Christ (Z). B. Syntipus (LECTO-) de *M. bolleana* subsp. *morocera* (Christ) Reyes-Bet. (Z). C. Flores de *M. bolleana* subsp. *morocera*. D. Hábito de *M. bolleana* subsp. *viridis*. E. Hábito de *M. bolleana* subsp. *bolleana*. F. Flores y frutos de *M. parviflora*.

**Tabla I.-** *Matthiola* sect. *Acinotum* en las islas Canarias según diversos autores. Se ha intentado relacionar, según nuestra óptica, la concepción de los taxones de cada uno de los autores.

Webb & Berthelot 1845	Heer in Hartung 1857	Christ 1888	Conti 1900	Lems & Holzapfel 1974	Hansen & Sunding 1993	Acebes et al. 2010	En este trabajo
		<i>M. bolleana</i>		<i>M. bolleana</i>	<i>M. fruticulosa</i> var. <i>bolleana</i>	<i>M. bolleana</i>	<i>M. bolleana</i> subsp. <i>bolleana</i>
	<i>M. tristic</i>		<i>M. pseudoxyceras</i> var. <i>canariensis</i> f. <i>latipetala</i>	<i>M. fruticulosa</i> <i>M. longipetala</i>	<i>M. fruticulosa</i> var. <i>fruticulosa</i>	<i>M. fruticulosa</i>	<i>M. bolleana</i> subsp. <i>viridis</i>
		<i>M. livida</i> var. <i>morocera</i>	<i>M. pseudoxyceras</i> var. <i>canariensis</i> f. <i>angustipetala</i>	<i>M. livida</i>	<i>M. livida</i> var. <i>morocera</i>	<i>M. livida</i>	<i>M. bolleana</i> subsp. <i>morocera</i>
<i>M. parviflora</i>	<i>M. parviflora</i>	<i>M. parviflora</i>	<i>M. parviflora</i>	<i>M. parviflora</i>	<i>M. parviflora</i>	<i>M. parviflora</i>	<i>M. parviflora</i>
				<i>M. lunata</i>			
				<i>M. tricuspidata</i>			



Fecha de recepción: 26 junio 2013

Fecha de aceptación: 28 junio 2013

VIERAEA	Vol. 41	217-232	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

**Origin and evolution of woody sow-thistles  
in the Macaronesian Islands revisited: four decades  
after the revision of *Sonchus* (Asteraceae)**

MYONG-SUK CHO<sup>1</sup>, SEON A YUN<sup>1</sup>, DANIEL J. CRAWFORD<sup>2</sup>,  
A. SANTOS-GUERRA<sup>3</sup> & SEUNG-CHUL KIM<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> *Department of Biological Sciences, Sungkyunkwan University, Suwon  
440-746, Korea*

<sup>2</sup> *Department of Ecology and Evolutionary Biology, The University of Kansas  
Lawrence, KS, 66045, USA*

<sup>3</sup> *Unidad de Botánica-ICIA, Puerto de la Cruz, Canary Islands, Tenerife, Spain*  
\* *Author for Correspondence:*

*Seung-Chul Kim, e-mail: sonchus96@skku.edu or sonchus2009@gmail.com  
tel, +82-31-299-4499; fax, +82-31-290-7015*

CHO, M.-S., S. A YUN, D. J. CRAWFORD, A. SANTOS-GUERRA & S.-C. KIM (2013). Reexamen del origen y la evolución de las cerrajas leñosas de la Macaronesia: cuatro décadas después de la revisión de *Sonchus* (Asteraceae). *VIERAEA* 41: 217-232.

RESUMEN: La alianza leñosa *Sonchus* (Asteraceae), que incluye seis géneros y cerca de 31 especies, representa uno de los principales ejemplos de radiación adaptativa en la Macaronesia. Este trabajo aporta una revisión sobre la filogenia y biología de este grupo. Asimismo plantea varias cuestiones que aún quedan por investigar. Tanto las filogenias basadas en genes nucleares como en los cloroplásticos, demuestran claramente la monofilia de toda la alianza. Sin embargo, el ancestro continental más próximo debe ser determinado basándose en investigaciones moleculares adicionales. En la evolución de la alianza los procesos de diferenciación intransular y de colonización interinsular han jugado un importante papel pero aún se deben de determinar posibles rutas evolutivas relacionadas con procesos de especiación homoploide híbrida. Se estimó el papel de la rápida adaptación fotosintética que ha tenido lugar en la colonización de varios hábitats, con diferentes regímenes de radiación lumínica, pero en este campo aún son necesarios estudios adicionales para sintetizar modelos emergentes. Tanto las filogenias de los genes nucleares como de los cloroplásticos rechazan el carácter relictual de la alianza y demuestran, más bien, un origen reciente y una radiación adaptativa que ha tenido lugar durante el Mioceno tardío y el Plioceno temprano. Las bases genéticas de las diferencias morfológicas y fisiológicas parecen estar

controladas por muchos genes con efectos pequeños. La base genética de la leñosidad insular no se ha aclarado todavía. Por lo tanto, el entendimiento de los mecanismos genéticos básicos que regulan las formas leñosas y su relevancia ecológica queda aún por determinar.

Palabras clave: Asteraceae, hibridación, leñosidad insular, datación molecular, adaptación fotosintética, marcadores QLT, alianza leñosa *Sonchus*.

**ABSTRACT:** The woody *Sonchus* alliance (Asteraceae), which includes six genera and ca. 31 species, represents a premier example of adaptive radiation in Macaronesia. This contribution reviews previous research relevant to the phylogeny and biology of this group and present several research questions that remain to be answered. Both nuclear and chloroplast gene phylogenies clearly demonstrate the monophyly of the entire alliance. Yet, the closest continental ancestor(s) remain to be determined based on additional molecular phylogenies. In the evolution of the alliance, intransland differentiation and interisland colonization events played important roles, but evolutionary contributions of homoploid hybrid speciation need to be determined. The role of photosynthetic adaptation in exploring habitats with contrasting light regimes during rapid evolutionary radiation was assessed but additional studies are necessary to synthesize emerging patterns. Both nuclear and chloroplast gene phylogenies refute the relictual nature of the alliance and demonstrate a rather recent origin and adaptive radiation during late Miocene and early Pliocene. The genetic basis of morphological and physiological differences appears to be controlled by many genes with small effects. The genetic basis of insular woodiness has not been revealed yet. Therefore, understanding the genetic basis of woody forms and their ecological relevance remains to be determined.

**Keywords:** Asteraceae, hybridization, insular woodiness, molecular dating, photosynthetic adaptation, QTL mapping, woody *Sonchus* alliance

It has been 40 years since the publication of the revision of the genus *Sonchus* (Asteraceae) by Boulos (1972, 1973, 1974), which represents one of the core members of the subtribe Sonchinae (Bremer 1993, 1994; Kilian et al. 2009). This genus is comprised of ca. 54 species and is divided into three subgenera, i.e., *Dendrosonchus* (19 spp.), *Origisonchus* (14 spp.), and *Sonchus* (21 spp.). *Origisonchus* is composed of perennial species and it is restricted to Africa. Subgenus *Sonchus* includes several globally distributed weedy species.

The subg. *Dendrosonchus* consists of woody plants endemic to the Macaronesian region. This subgenus and five related genera (i.e., *Babcockia*, *Chrysoprenanthes*, *Lactucosonchus*, *Sventenia*, and *Taeckholmia*) are known as the woody *Sonchus* alliance (Figure 1). This alliance has been the subject of intensive evolutionary research, especially during the last two decades (e.g., Kim et al. 1996b, 1999a, b, 2008; Lee et al. 2005; Kim 2007, 2012). The entire alliance has approximately 31 species representing a premier example of adaptive radiation among angiosperms in Macaronesia (Aldridge 1975, 1979). This mono-

phyletic group is mostly restricted to three archipelagos (i.e., the Canaries, Madeira, and Cape Verde) but one species (*S. pinnatifidus*) occurs both in Morocco and the islands of Fuerteventura and Lanzarote (Boulos 1974). All taxa of the alliance have a uniform chromosome number ( $n=9$ ,  $2n=18$ ; Ardévol González et al. 1993) and reports for natural and artificial interspecific/intergeneric hybrids suggest no strong reproductive barriers within this group (Aldridge 1976; Pérez de Paz 1976; Hansen and Sunding 1993). The extensive morphological and ecological diversity and monophyly of the alliance provide an excellent framework for conducting molecular phylogenetic studies.

The origin and evolution of the woody *Sonchus* alliance in the Macaronesian Islands have been disputed and controversial for a few decades. Several outstanding studies based on morphology, anatomy, cytology, and palynology resulted in an initial hypotheses regarding the origin and evolution of this group. In particular, Boulos (1967) argued that subg. *Dendrosonchus* in Macaronesia evolved from subg. *Origosonchus* in Africa. In addition, he hypothesized that subg. *Sonchus* was derived from *Dendrosonchus* in Macaronesia. After initial extensive works on *Sonchus* by Boulos during late 1960's and early 1970's, Aldridge (1975, 1976, 1979), throughout her dissertation study in early 1970's, provided additional working hypotheses. Nearly three decades later, under the supervision of Prof. Daniel J. Crawford, Prof. Seung-Chul Kim and in collaboration with Dr. Arnoldo Santos-Guerra and other botanists from Spain, conducted his dissertation research on the woody *Sonchus* alliance (Kim, 1997). Ever since, Kim has been undertaking various molecular phylogenetic, evolutionary genetic, and population genetic studies on the woody *Sonchus* alliance (e.g., Kim et al. 2005; Lee et al. 2005; Kim 2007; Kim et al. 2008; Santiago & Kim 2009, 2012). These studies shed new light into the origin and evolution of this Macaronesian group. The aim of this paper is to review and discuss research advances pertinent to the evolutionary biology of woody sow-thistles endemic in Macaronesia. In addition, we will highlight some potential research questions that still remained unanswered.

### **Monophyly and continental progenitor (s) of the woody *Sonchus* alliance**

The monophyly of the woody *Sonchus* alliance is challenged by: (1) the geographical proximity of the islands to Morocco and the Iberian Peninsula, (2) the insular replication of the island ecosystems, and (3) the broad range of geological ages of the islands (Abdel-Monem et al. 1971, 1972; McDougall and Schmincke 1976-1977; Sunding 1979; Banda et al. 1981; Carracedo 1994). Several phylogenetic studies primarily based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacers (ITS) and chloroplast DNA (cpDNA) coding and noncoding regions, however, unquestionably demonstrated the monophyly of the alliance (Kim et al. 1996a,b, 1999a; Lee et al. 2005; Kim et al. 2007). The bootstrap support (BS) for the monophyly of the alliance in both ITS and cpDNA phylogenetic studies are strong (at least 88% and 100% in ITS and cpDNA, respectively; Kim et al. 1996a, b, 1999a). This implies that the extraordinary morphological, ecological, and anatomical diversity of the entire alliance evolved *in situ*, most likely after the common ancestor arrived in the Canary Islands. Although the monophyly of the alliance has been clearly demonstrated, its phylogenetic position within the subtribe Sonchinae and closest continental relatives is still elusive. For example, the ITS phylogeny clearly suggested that the alliance belongs to a highly derived lineage within the Sonchinae and that *S. palustris*, which occurs widely in

western Europe, is sister taxon to this Macaronesian group; however, this phylogenetic relationship is weakly supported (i.e., BS <50%; Kim et al. 1996a, b, 1999a). Subsequent studies that included *Sonchus* section *Pustulati* showed this taxon as sister to the clade composed of the woody *Sonchus* alliance and *S. palustris* (97% BS) (Kim et al. 2007). Interestingly, Boulos (1973) suggested *Sonchus* section *Pustulati* as a possible continental ancestor of this alliance. Thus, the ITS phylogeny suggested that the entire alliance in the Macaronesian Islands evolved from a common ancestor shared with the western European herbaceous perennial *S. palustris* or with the Iberian/Moroccan endemic small suffrutescent perennial *Sonchus* section *Pustulati*.

In contrast, the cpDNA phylogeny indicated that the alliance belongs to one of the early diverged lineages within Sonchinae. It originated after the initial split of two lineages that included *Launaea* and *Reichardia* (Kim et al. 2007). However, the cpDNA phylogeny did not have enough resolution to identify any apparent continental sister group. It is worth mentioning that there are several major incongruences between the plastid and nuclear phylogenies. This could be the result of differences for rate heterogeneity between the two genomes (i.e., too slow and two fast in cpDNA coding region and ITS, respectively) as well as among major lineages. Nevertheless, it is highly likely that geographically proximal continental herbaceous or suffrutescent perennial *Sonchus* species, not from the African *Origosonchus* and *Launaea* as hypothesized by Boulos (1967) and Aldridge (1975), respectively, is responsible for the origin of the entire alliance. These previous phylogenetic studies are based on extensive sampling for the major lineages -with the exception of *Launaea*- within the subtribe Sonchinae; therefore, it seems highly unlikely that we did not include the potential sister lineage/taxon of the alliance. We believe that exploring alternative fast evolving regions of nuclear and plastid DNA could provide more robust phylogenetic relationships among major lineages within Sonchinae. In particular, independent gene genealogies, especially from single- or low-copy nuclear genes, will be beneficial to resolve conflicting relationships between the two different genomes. This kind of new effort will shed light on determining the closest continental relative of the woody *Sonchus* alliance in the Macaronesian Islands.

### **Adaptive radiation within the alliance**

The first molecular phylogenetic study of the woody *Sonchus* alliance was based on limited taxon sampling but it determined the main evolutionary relationships among species within this group (Kim et al. 1996b). Based on the ITS phylogeny (Kim et al. 1996b), four segregate genera (i.e., *Babcockia*, *Chrysoprenanthes*, *Lactucosonchus*, and *Sventenia*), diverged first within the alliance. This early split was followed by two major episodes of radiation leading to *Sonchus* subg. *Dendrosonchus* and the genus *Taeckholmia*. In addition, Kim et al. (1996b) provided new working hypotheses pertinent to the role played in the evolutionary history of this group by: (1) intrainland differentiation and (2) interisland colonization events between ecologically similar habitats. The isozyme study by Kim et al. (1999b) suggested that early colonization, radiation, and divergence of the alliance took place on two of the oldest islands, most likely either Gran Canaria or Tenerife, followed by subsequent colonization to western younger islands (e.g., La Palma, El Hierro). Two east-ern islands, Lanzarote and Fuerteventura, are geologically older than either Tenerife or Gran

Canaria, and thus the species endemic to these two islands (i.e., *S. pinnatifidus*) represents rather a recent colonization after initial divergence of the alliance in Gran Canaria or Tenerife. This finding is consistent with the results based on earlier ITS phylogeny (Kim et al. 1996b). Furthermore, the study found relatively high genetic identities for all populations (mean Nei's genetic identity of 0.804), supporting the genetic cohesiveness of the alliance, and about 50% higher total genetic diversity ( $H_T$ ) than the mean for other oceanic island endemics (e.g., Hamrick et al. 1979; De Jooide and Wendel 1992). However, the extensive survey of isozyme data for 69 endemic species belonging to 18 genera and eight families in the Canary Islands found plant genetic diversity for these islands to be at least twice of what has been reported to other endemics of Pacific archipelagos (Francisco-Ortega et al. 2000; Caujapé-Castells 2011; Pérez de Paz & Caujapé-Castells, 2013). Although the reasons remain obscure and undetermined, the high total genetic diversity within species among the Canary Islands endemics compared to the ones in Pacific is the rule rather than exception.

Insular plant endemics tend not to have postzygotic reproductive isolation barriers among congeneric species or even among genera. Therefore, they are prone to hybridization when prezygotic reproductive barriers are removed or weakened. In case of the woody *Sonchus* alliance, several cases of interspecific and intergeneric natural and artificial hybrids have been documented (Aldridge 1975; Pérez de Paz 1976). Although the distribution range of some species such as *S. congestus*, *S. acaulis*, and *S. leptcephalus* (= *T. pinnata*), overlaps extensively among many areas of the Canaries, hybrid swarms among these species rarely occur. This suggests that certain degree of reproductive isolation exists among these sympatric species. Despite the apparent lack of rampant hybridization, it appears that hybrid speciation has been important in this group based on the phylogenetic studies. The ITS phylogeny (Kim et al. 1996b) indicated some cases of potential contemporary and/or more ancient hybridization and introgression. In contrast, the cpDNA phylogeny (Lee et al. 2005; Figure 2) did not provide enough resolution to further test the specific cases of potential hybridization detected in the ITS trees. Nevertheless, the cpDNA phylogeny suggested that the presence of highly dissected leaves found in *S. wildpretii* and *S. arboreus* (= *T. arborea*) is the result of convergent evolution rather than potential hybridization events. As Lee et al. (2005) suggested, we cannot completely rule out the possibility of initial hybridization and subsequent backcrossing toward one lineage, preferential fixation of particular ITS ribotype, and selection against particular individuals carrying certain ribotype (Figure 2). Another possible explanation to account for the incongruences found in the phylogenetic studies is lineage sorting of ancestral ITS and cpDNA polymorphisms within the fast evolving lineages that comprise the alliance. Lineage sorting might also explain the incongruence between morphology and isozyme patterns of genetic variation (Kim et al. 1999b). It is noteworthy that it can be rather challenging to distinguish between incomplete lineage sorting and hybridization since these two processes are not mutually exclusive and usually result in similar patterns of incongruence. Future attempt to build several nuclear gene genealogies with much better resolutions could provide new insight into the roles played by hybridization and incomplete lineage sorting within the alliance and other groups endemic to the Macaronesian Islands.

Santiago and Kim (2009) investigated the evolution of photosynthetic adaptations during radiation into diverse habitats in the woody *Sonchus* alliance. These authors found correlated evolution between photosynthesis per mass with leaf size and specific leaf area

and between photosynthesis per area with dark respiration per area and stomatal conductance. In addition, it was reported that species from exposed habitats exhibited smaller, more dissected leaves with greater photosynthetic rates compared with those of species found on the relatively shaded habitats of pine and laurel cloud forest. Strikingly, sister taxa in contrasting habitats can develop substantially divergent leaf forms in relatively short evolutionary time. These findings provided an outstanding example of the role of photosynthetic adaptation in exploiting habitats with contrasting light regimes during rapid evolutionary radiation on isolated oceanic islands.

### **Tertiary relics or recent derivatives?**

The woody life-forms in Macaronesian species of *Argyranthemum*, *Crambe*, *Echium*, *Pericallis*, and *Sonchus* have been considered by several authors to represent evidence for Tertiary relics or paleoendemics (Bramwell 1972, 1975; Sunding 1979; Cronk 1992). In particular, Bramwell (1972) argued that several of the endemic species with woody habit belong to ancient lineages. They were considered as to be ancestral forms with pleisomorphic anatomical traits that preceded modern Mediterranean herbaceous relatives. In contrast, Carlquist (1970, 1974, 1995) suggested that the endemic frutescent species found on many oceanic islands are the result of an increase in woodiness in response to the uniformity of insular climates, suggesting a derived nature to the insular woody life-forms. With regard to the woody sow-thistles in the Macaronesian Islands, this great plant anatomist indicated that they evolved from plants similar to the European weedy sow-thistle; in his view, these woody plants are not relics but rather secondary derivatives of an herbaceous ancestor (Carlquist 1974). The origin of the woody *Sonchus* alliance in the Macaronesian appears to support Carlquist's hypothesis. The ITS phylogeny of subtribe Sonchinae suggested that the woody *Sonchus* alliance is not part of a relict woody flora but derived from a single herbaceous colonizer from continent (Kim et al. 1996a, b, 2007). These results clearly refute the relictual origin for woodiness of this group. The cpDNA phylogeny showed the woody *Sonchus* alliance diverging first followed by radiation of herbaceous *Sonchus* and related endemics from the Pacific Basin such as *Dendroseris* (Juan Fernández Islands), *Kirkianella* and *Embergeria* (New Zealand), and *Actites* (Australia) (Kim et al. 2007). The mapping of growth-form traits on one of the most parsimonious trees based on the combined ITS + cpDNA data set showed the herbaceous origin of insular woody life-forms (Kim et al. 2007). The high frequency of woodiness in Macaronesian endemics (approximately 70% among Macaronesian endemics; Francisco-Ortega et al. 1997) can be explained by *in situ* evolution of woody habit on island from an ancestral herbaceous condition (Carlquist 1965, 1974, 1995). Several selective mechanisms for the evolution of woody habit on island environments have been proposed. They include pressure for light competition, reproductive assurance, and adaptation to the rather uniform insular climate as suggested by Carlquist (1974), Böhle et al. (1996), and Givnish (1998).

### **Timing of adaptive radiation and rate of speciation**

The first attempt to determine the age of the woody *Sonchus* alliance in the Macaronesian Islands was done by Kim et al. (1996b). Based on the slower rate of ITS sequence

in the genus *Dendroseris* (this is a genus with a woody life form), the woody *Sonchus* alliance was estimated to have a minimum age of 4.2 million years (My). The radiation of major lineages within the alliance took place between 4.2 and 3.6 My on Gran Canaria or Tenerife. This suggests that the origin and evolution of the woody *Sonchus* alliance occurred between the Late Miocene or early Pliocene (Kim et al. 1996b). Additional studies have provided age estimates based on Bayesian methods implemented in the Multidivtime software (Thorne et al. 1998; Kishino et al. 2001). Given the lack of reliable fossil record for *Sonchus* or of paleoclimatic data, Kim et al. (2008) used well-documented geological estimates of island ages as calibration points. The oldest Macaronesian island, Fuerteventura, is approximately 21 My old. Therefore, this age served as a conservative maximum age for the most recent common ancestor of the alliance. The results suggested that the woody *Sonchus* alliance originated ca.  $8.5 \text{ My} \pm 5.5$  in the Canary Islands and that inter-archipelago colonization events to Madeira and Cape Verde took place about  $2.7 \text{ My} \pm 2.15$  and  $0.74 \text{ My} \pm 0.84$ , respectively. This implies that the origin of the entire alliance dated back to the late Miocene, while subsequent inter-archipelago dispersal took place relatively recently during the late Pliocene or early Pleistocene. Therefore, the most recent common ancestor (MRCA) age estimated by Multidivtime is not significantly different from the one estimated earlier based on the ITS evolutionary rate of *Dendroseris*.

The most recent attempt to determine the age of the woody *Sonchus* alliance was conducted using the Bayesian relaxed-clock approach with the uncorrelated-rates model implemented in the program Beast v1.7.3 (Jose Silva, unpublished data). The tree was based on ITS sequences of the subtribe Sonchinae and two calibration points were used: the MRCA age of *Dendroseris* at 3.3 My ( $\pm 0.4$ ) and the MRCA age of *Reichardia* at 8.1 My ( $\pm 2.8$ ). The estimated MRCA age of the woody *Sonchus* alliance was ca. 4.23 My (2.29–6.67 My, 95% HPD), while the age of *Sonchus* section *Pustulati* was estimated to be 5.48 My (3.17–8.76 My, 95% HPD). This suggests that the ancestor of section *Pustulati* in northern Africa and Iberian Peninsula already existed before the origin and evolution of the woody *Sonchus* species in Macaronesia. Therefore, this study also corroborates the origin of the alliance during the late Miocene and early Pliocene.

The rate of lineage diversification in the woody *Sonchus* alliance was also estimated by Kim et al. (2008). This study obtained diversification rate per million years of 0.32 (maximum of 0.66) for this group. These rates suggested that the Macaronesian island endemics have moderate to relatively rapid speciation rates. Possible explanations for these results include the diverse array of ecological habitats that were created by major episodes of volcanisms, dramatic landslides, and changes in altitudinal gradients that define the environmental history of Macaronesia. These environmental factors could possibly have promoted rapid speciation, intra-island and inter-island colonization of these plant groups. The initial work by Kim et al. (2008) found three discrete windows of colonization during the Miocene and early Pliocene, demonstrating potential temporal constraints in island colonization and successful radiation.

### Genetic basis of adaptive radiation and insular woodiness

Although numerous molecular phylogenetic studies of plant adaptive radiation in several archipelagoes have been carried out to infer the history of organismal evolution



and to understand the underlying evolutionary processes, very little is known about the genetic basis of the striking morphological differences among congeneric endemics restricted to oceanic islands. It has been well documented that several groups of predominantly herbaceous plants, notably members of Apiaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Brassicaceae, and Campanulaceae, have evolved woodiness, and develop tree- or shrub-like habit on different islands (Darwin 1859; Carlquist 1965, 1970, 1974). Indeed, 76% of the native Hawaiian flora is woody (Wagner et al. 1990), while similar values (70%) for the Canary Islands. Although the factors which trigger the origin of arborescence from herbaceous ancestors in oceanic island remain open to debate, numerous phylogenetic studies have confirmed its secondary nature (e.g., Baldwin et al. 1991; Sang et al. 1995; Böhle et al. 1996; Kim et al. 1996a, b). However, very little is known for the genetic basis of insular woodiness.

As an attempt to dissect the genetic basis of adaptive radiation and insular woodiness, Kim (2007, 2012) carried out genetic linkage analysis and subsequent Quantitative Trait Loci (QTL) mapping study using two species in the Canary Islands (Figure 3). *Sonchus radicans* is a caudex perennial forming a distinctively thick woody stem with terminal rosette leaves and occurs in coastal ancient basalt cliffs in Tenerife. *Sonchus webbii* (= *Lactucosonchus webbii*), on the other hand, is an herbaceous perennial with long tuberous roots and occurs in few sites along the under story of the Canary pine forest (*Pinus canariensis*) in La Palma. This QTL mapping study was the first attempt among the Macaronesian island endemic plants to investigate the genetic architecture of species morphological differences. The results suggested that, with an exception of flowering time, most quantitative morphological traits differentiating the two species are controlled by several QTL with intermediate or small effects (Kim 2012; Figure 3). The study also found a polygenic nature for some ecophysiological traits such as stomatal conductance and intrinsic water use efficiency (WUE), which is consistent with other QTL studies in annual sunflowers (Rieseberg et al. 2003; Lexer et al. 2005). In addition, some physiological trait QTLs are co-localized with a few leaf traits (e.g., leaf number, upper leaf width, and upper leaf lobe number). These results suggested that leaf morphological and physiological differences could be controlled by the same genes in various genomic locations (Figure 3). Therefore, this QTL mapping study of morphological and physiological traits indicated that perhaps many genes with small effects are responsible for species differences associated with adaptive radiation and species difference in oceanic islands.

One important aspect of the QTL mapping study was to investigate the genetic basis of insular woodiness (Kim 2007, 2012). The results from several crossing experiments suggested that woody habit appeared to be controlled by a single dominant gene. However, for this morphological trait no QTL above the significant threshold was detected (Figure 3). Because this morphological feature was scored as a binary trait (herbaceous vs woody), classical QTL mapping procedures cannot be applied. Attempts to use the maximum likelihood method (Xu et al. 2003) and the Bayesian shrinkage mapping (Wang et al. 2005) that are designed to analyze binary traits also failed to detect any significant QTL for woodiness. Several genes regulating vascular cambium and woody growth in eudicots could be good candidate genes for regulating secondary growth (Groover 2005; Groover and Robischon 2006). In addition, it has been suggested that the molecular difference between annual and peren-

nial plants are rather small for this anatomical trait and major genetic changes are not required to differentiate them for woodiness (Thomas et al. 2000; Battey and Tooke 2002). In fact, Melzer et al. (2008) demonstrated that two MADS box transcriptional factors, SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1 (*SOC1*) (flowering time control) and FRUITFULL (*FUL*) (fruit dehiscence control), have redundant functions in meristem determinacy. Double mutations in both genes not only increased strongly the life span but also reverted repeatedly floral meristems to vegetative ones. In addition, mutations in both genes strongly increased the secondary growth in annual *Arabidopsis*. These findings suggested that independent evolution of the secondary insular woody habit from continental herbaceous lineages might have been established several times through mutations in a small number of developmental genes.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

Myong-Suk Cho, S.A. Yun, D.J. Crawford, and S.-C. Kim dedicate this paper to Dr. Arnaldo Santos-Guerra. Arnaldo was truly inspirational and instrumental in conducting a series of plant research projects in the Canaries. He has been a role model for island biologists and has played a major role in understanding the origin and evolution of the woody *Sonchus* alliance in the Macaronesia. This work was not possible without Arnaldo's involvement and dedication. We also thank financial supports from the National Science Foundation and the National Research Foundation of Korea (NRF-2010-0002611).

#### REFERENCES

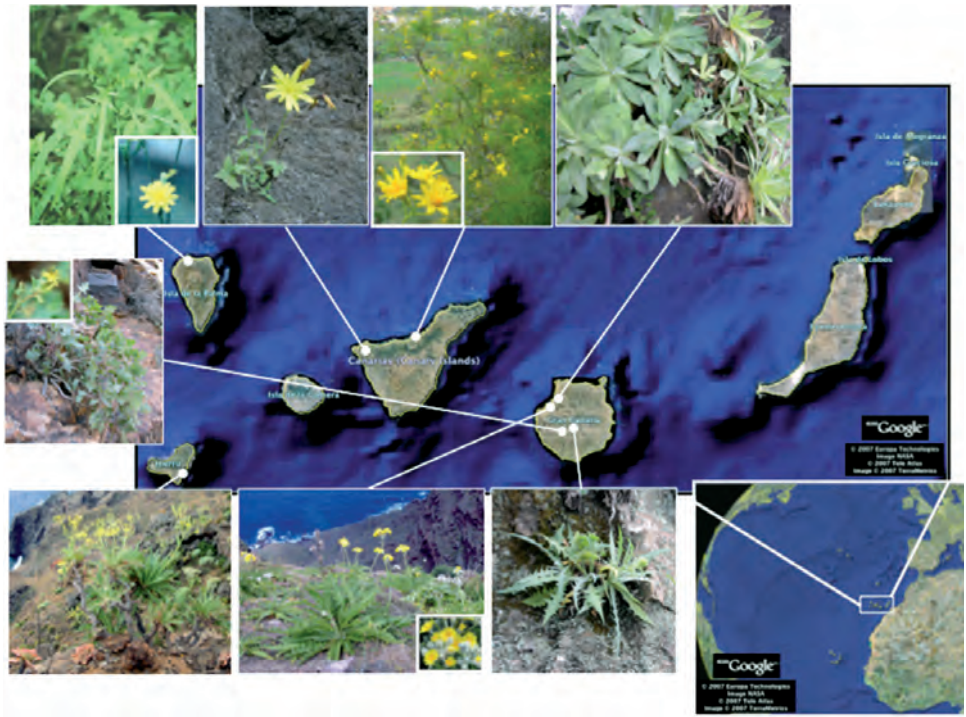
- ABDEL-MONEM, A., WATKINS, N. D. & GAST, P. W. (1971). Potassium-argon ages, volcanic stratigraphy, and geomagnetic polarity history of the Canary Islands: Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria, and La Gomera. *American Journal of Science*, 271: 490-512.
- ABDEL-MONEM, A., WATKINS, N. D. & GAST, P. W. (1972). Potassium-argon ages, volcanic stratigraphy, and geomagnetic polarity history of the Canary Islands: Tenerife, La Palma, and El Hierro. *American Journal of Science*, 272: 805-825.
- ALDRIDGE, A. (1975). Taxonomic and anatomical studies in *Sonchus* L. Subgenus *Dendrosonchus* Webb ex Schultz Bip. and related genera. Ph.D. Dissertation. University of Reading, Reading.
- ALDRIDGE, A. (1976). Macaronesian *Sonchus* subgenus *Dendrosonchus* s.l. (Compositae-Lactuceae), including a reappraisal of the species concept and new combinations. *Botánica Macaronésica*, 2: 81-93.
- ALDRIDGE, A. (1979). Evolution within a single genus: *Sonchus* in Macaronesia. In: *Plants and Islands* (ed. Bramwell, D.). Academic Press, New York: 270-290.
- ARDÉVOL GONZÁLEZ, J. F., BORGÉN, L. & PÉREZ DE PAZ, P. L. (1993). Checklist of chromosome numbers counted in Canarian vascular plants. *Sommerfeltia*, 18: 1-59.
- BANDA, E., DANOBETTIA, J. J., SURINACH, E. & ANSORGE, J. (1981). Features of crustal structure under the Canary Islands. *Earth Planet Science Letters*, 55: 11-24.

- BALDWIN, B. G., KYHOS, D. W., DVORAK, J. & CARR, G. D. (1991). Chloroplast DNA evidence for a North American origin of the Hawaiian silversword alliance (Asteraceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 88: 1840-1843.
- BATTEY, N. & TOOKE, F. (2002). Molecular control and variation in the floral transition. *Current Opinion in Plant Biology*, 5: 62-68.
- BÖHLE, U-R., HILGER H. H. & MARTIN, W. F. (1996). Island colonization and evolution of the insular woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 93: 11740-11745.
- BOULOS, L. (1967). *Taeckholmia*, a new genus of Compositae from Canary Islands. *Botaniska Notiser*, 120: 95-108.
- BOULOS, L. (1972). Révision systématique du genre *Sonchus* L. s.l. I. Introduction et classification. *Botaniska Notiser*, 125: 287-305.
- BOULOS, L. (1973). Révision systématique du genre *Sonchus* L. s.l. IV. Sous-genre 1. *Sonchus*. *Botaniska Notiser*, 126: 155-195.
- BOULOS, L. (1974). Révision systématique du genre *Sonchus* L. s.l. VI. Sous-genre 3. *Origosonchus*. Genres *Embergeria*, *Babcockia* et *Taeckholmia*. *Botaniska Notiser*, 127: 402-451.
- BRAMWELL, D. (1975). Some morphological aspects of the adaptive radiation of Canary Island *Echium* species. *Anales del Instituto Botánico A. J. Cavanilles*, 1975: 241-254.
- BRAMWELL, D. (1972). Endemism in the flora of the Canary Islands. In: *Taxonomy, Phytogeography and Evolution* (ed. Valentine, D. H.). Academic Press, London: 141-159.
- BREMER, K. (1993). New subtribes of the Lactuceae. *Novon*, 3: 328-330.
- BREMER, K. (1994). *Asteraceae-Cladistics and Classification*. Portland, Oregon, Timber Press.
- CARLQUIST, S. (1965). *Island Life*. Natural History Press, New York.
- CARLQUIST, S. (1970). *Hawaii: a natural history*. Natural History Press, New York.
- CARLQUIST, S. (1974). *Island Biogeography*. Columbia University Press, New York.
- CARLQUIST, S. (1995). Introduction. In: *Hawaiian Biogeography: Evolution on a Hotspot Archipelago* (eds. Wagner, W. L. & Funk, V. A.). Smithsonian Institution Press, Washington DC: 1-13.
- CARRACEDO, J. C. (1994). The Canary Islands: an example of structural control on the growth of large oceanic-island volcanoes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 60: 225-241.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J. (2011). Jesters, red queens, boomerangs and surfers: a molecular outlook on the diversity of the Canarian endemic flora. In: *The Biology of Island Floras* (eds. Bramwell, D. & Caujapé-Castells, J.). Cambridge University Press, Cambridge: 284-324.
- CRONK, Q. C. B. (1992). Relict floras of Atlantic islands: patterns assessed. *Biological Journal of the Linnean Society*, 46: 91-103.
- DARWIN, C. (1859). *The origin of species by means of natural selection*. John Murray, London.
- DE JOODE, D. R. & WENDEL, J. F. (1992). Genetic diversity and origin of the Hawaiian Islands cotton, *Gossypium tomentosum*. *American Journal of Botany*, 79: 1311-1319.

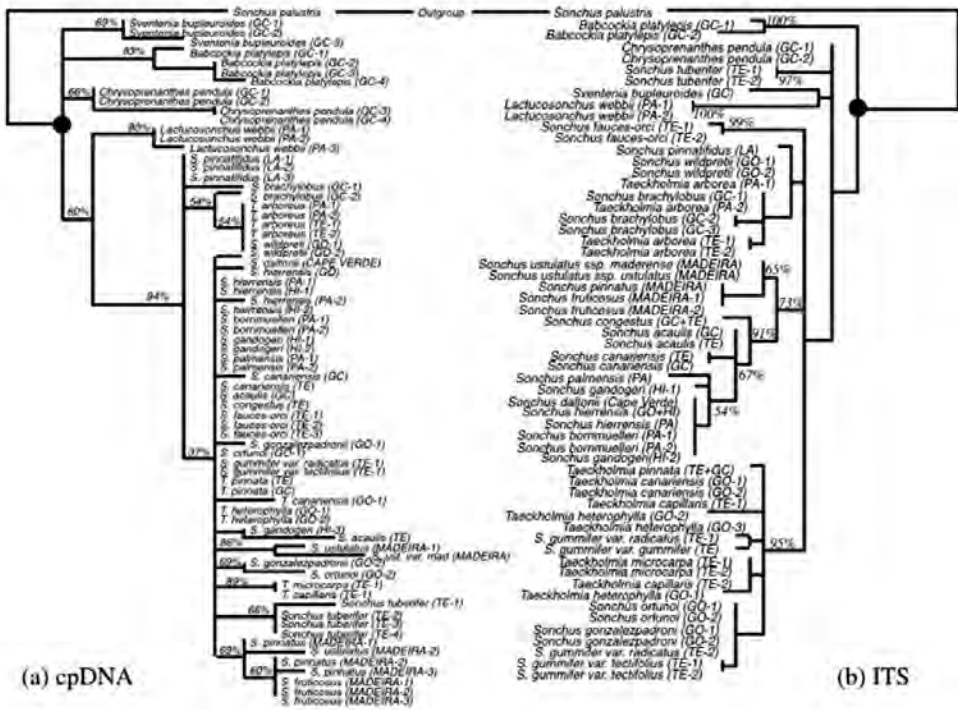
- FRANCISCO-ORTEGA, J., SANTOS-GUERRA, A., HINES, A. & JANSEN, R. K. (1997). Molecular evidence for a Mediterranean origin of the Macaronesian endemic genus *Argyranthemum* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 84: 1595-1613.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., SANTOS-GUERRA, A., KIM, S.-C. & CRAWFORD, D. J. (2000). Plant genetic diversity in the Canary Islands: a conservation perspective. *American Journal of Botany*, 87: 909-919.
- GIVNISH, T. J. (1998). Adaptive plant evolution on islands: classical patterns, molecular data, new insights. In: *Molecular Evolution and Adaptive Radiation* (eds. Givnish, T. J. & Sytsma, K. J.). Oxford University Press, London: 281-304.
- GROOVER, A. T. (2005). What genes make a tree a tree? *Trends in Plant Sciences*, 10: 210-214.
- GROOVER, A. T. & ROBISCHON, M. (2006). Developmental mechanisms regulating secondary growth in woody plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 9: 55-58.
- HAMRICK, J. L., LINHART, Y. B. & MITTON, J. B. (1979). Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 173-200.
- HANSEN, A. & SUNDING, P. (1985). Flora of Macaronesia. Checklist of vascular plants. 3. Revised edition. *Sommerfeltia*, 1: 26-29.
- KILIAN, N., GEMEINHOLZER, B. & LACK, W. L. (2009). Cichorieae. In: *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae* (eds. Funk, V. A., Susanna, A., Stuessy, T. F. & Bayer, R. J.). International Association for Plant Taxonomy, Vienna: 343-383.
- KIM, S.-C. (1997). Origin and evolution of woody *Sonchus* and five closely related genera (Asteraceae: Lactuceae) in Macaronesia. Ph.D. Dissertation. The Ohio State University, Columbus, OH.
- KIM, S.-C. (2007). Mapping unexplored genomes: a genetic linkage map of the woody *Sonchus* alliance (Asteraceae: Sonchinae) in the Macaronesian Islands. *Journal of Heredity*, 98: 293-299.
- KIM, S.-C. (2012). Mapping unexplored genomes II: genetic architecture of species differences in the woody *Sonchus* alliance (Asteraceae) in the Macaronesian Islands. *Journal of Plant Research*, 125: 125-136.
- KIM, S.-C., CRAWFORD, D. J. & JANSEN, R. K. (1996a). Phylogenetic relationships among the genera of the subtribe Sonchinae (Asteraceae): evidence from ITS sequences. *Systematic Botany*, 21: 417-432.
- KIM, S.-C., LEE, C. & SANTOS-GUERRA, A. (2005). Genetic analysis and conservation of the endangered Canary Island woody sow-thistle, *Sonchus gandogeri* (Asteraceae). *Journal of Plant Research*, 118: 147-153.
- KIM, S.-C., CRAWFORD, D. J., FRANCISCO-ORTEGA, J. & SANTOS-GUERRA, A. (1996b). A common origin for woody *Sonchus* and give related genera in the Macaronesian islands: molecular evidence for extensive radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 93: 7743-7748.
- KIM, S.-C., CRAWFORD, D. J. JANSEN, R. K. & SANTOS-GUERRA, A. (1999a). The use of a non-coding region of chloroplast DNA in phylogenetic studies of the subtribe Sonchinae (Asteraceae: Lactuceae). *Plant Systematics and Evolution*, 215: 85-99.

- KIM, S.-C., CRAWFORD, D. J., FRANCISCO-ORTEGA, J. & SANTOS-GUERRA, A. (1999b). Adaptive radiation and genetic differentiation in the woody *Sonchus* alliance (Asteraceae: Lactuceae) in the Macaronesian islands. *Plant Systematics and Evolution*, 215: 101-118.
- KIM, S.-C., LEE, C. & MEJÍAS, J. A. (2007). Phylogenetic analysis of chloroplast DNA *matK* gene and ITS of nrDNA sequences reveals polyphyly of the genus *Sonchus* and new relationships among the subtribe Sonchinae (Asteraceae: Cichorieae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44: 578-597.
- KIM, S.-C., MCGOWEN, M. R., LUBINSKY, P., BARBER, J. C., MORT, M. E. & SANTOS-GUERRA, A. (2008). Timing and tempo of early and successive adaptive radiations in Macaronesia. *PLoS ONE*, 3:e2139.
- KISHINO, H., THORNE, J. L. & BRUNO, W. J. (2001). Performance of a divergence time estimation method under a probabilistic model of rate evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 18: 352-361.
- LEE, C., KIM, S.-C., LUNDY, K. & SANTOS-GUERRA, A. (2005). Chloroplast DNA phylogeny of the woody *Sonchus* alliance (Asteraceae: Sonchinae) in the Macaronesian Islands. *American Journal of Botany*, 92: 2072-2085.
- LEXER, C., ROSENTHAL, D. M., RAYMOND, O., DONOVAN, L. A. & RIESEBERG, L. H. (2005). Genetics of species differences in the wild annual sunflowers, *Helianthus annuus* and *H. petiolaris*. *Genetics*, 169: 2225-2239.
- MCDUGALL, I. & SCHMINCKE, H. U. (1976-1977). Geochronology of Gran Canaria, Canary Islands: age of shield building volcanism and other magmatic phases. *Bulletin of Volcanology*, 40: 57-77.
- MELZER, S., LENS, F., GENNEAN, J., VANNESTE, S., ROHDE, A. & BEECKMAN, T. (2008). Flowering-time genes modulate meristem determinacy and growth form in *Arabidopsis thaliana*. *Nature Genetics*, 40: 1489-1492.
- PÉREZ DE PAZ, J. (1976). Observaciones sobre la biología y relaciones de *Sventenia bupleuroides* F. Q. *Botánica Macaronésica*, 1: 51-65.
- PÉREZ DE PAZ, J. & CAUJAPÉ-CASTELLS, J. (2013). A review of the allozyme data set for the Canarian endemic flora: causes of the high genetic diversity levels and implications for conservation. *Annals of Botany*, 111: 1059-1073.
- RIESEBERG, L. H., RAYMOND, O., ROSENTHAL, D. M., LAI, Z., LIVINGSTONE, K., NAKAZATO, T., DURPHY, J. L., SCHWARZBACH, A. E., DONOVAN, L. A. & LEXER, C. (2003). Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization. *Science*, 301: 1211-1216.
- SANG, T., CRAWFORD, D. J., STUESSY, T. F. & SILVA, O. M. (1995). ITS sequences and the phylogeny of the genus *Robinsonia* (Asteraceae). *Systematic Botany*, 20: 55-64.
- SANTIAGO, L. S. & KIM, S.-C. (2009). Correlated evolution of leaf shape and physiology in the woody *Sonchus* alliance (Asteraceae: Sonchinae) in Macaronesia. *International Journal of Plant Sciences*, 170: 83-92.
- SUNDING P. (1979). Origin of the Macaronesian flora. In: *Plants and Islands* (ed. Bramwell, D.), Academic Press, London: 13-40.
- THOMAS, H., THOMAS, H. M. & OUGHAM, H. (2000). Annuality, perenniality and cell death. *Journal of Experimental Botany*, 51: 1781-1788.

- THORNE, J. L., KISHINO, H. & PAINTER, I. S. (1998). Estimating the rate of evolution of the rate of molecular evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 15: 1647-1657.
- WAGNER, W. L., HERBST, D. R. & SOHMER, S. H. (1990). Manual of the flowering plants of Hawaii. Bishop Museum Publications, Honolulu, HI.
- WANG, H., ZHANG, Y.-M., LI, X., MASINDE, G. L., MOHAN, S., BAYLINK, D. J. & XU, S. (2005). Bayesian shrinkage estimation of quantitative trait loci parameters. *Genetics*, 170: 465-480.
- XU, S., YI, N., BURKE, D., GALECKI, A. & MILLER, R. A. (2003). An EM algorithm for mapping binary disease loci: application to fibrosarcoma in a four-way cross mouse family. *Genetics Research*, 82: 127-138.

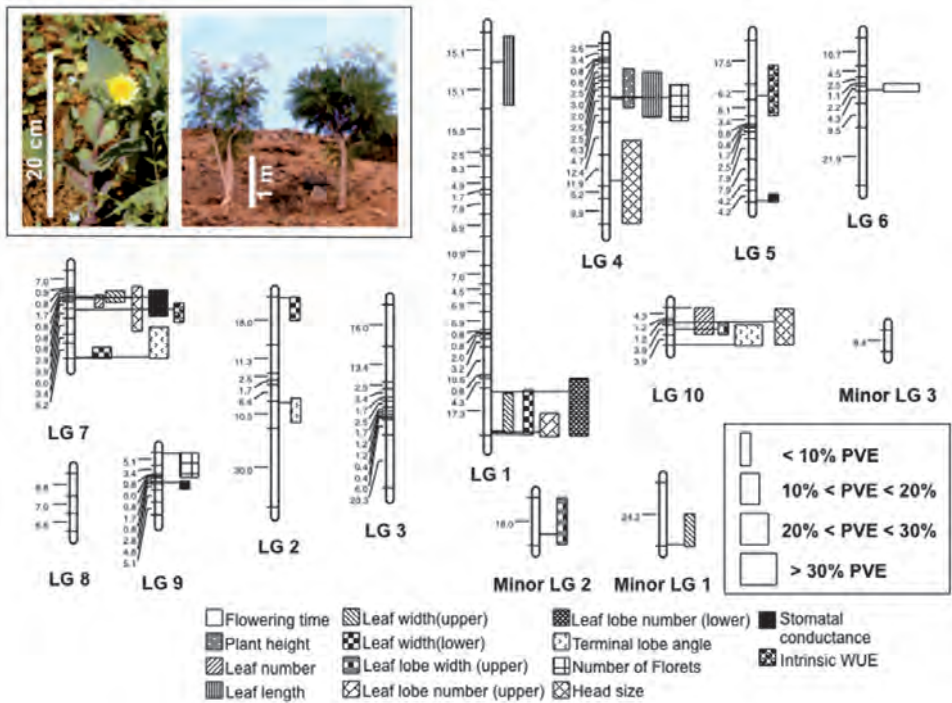


**Figure 1.-** Representatives of the woody *Sonchus* alliance in the Canary Islands. Counter-clockwise from the upper center: *Sventenia bupleuroides*, Gran Canaria; *Tackholmia pinata*, Tenerife; *Sonchus tuberifer*, Tenerife; *Lactucosonchus webbii*, La Palma; *Chrysoprenanthes pendula*, Gran Canaria; *Sonchus gandogeri*, El Hierro; *Sonchus acaulis*, Gran Canaria; *Babcockia platylepis*, Gran Canaria.



**Figure 2.-** The phylogeny of the woody *Sonchus* alliance. (a) The cpDNA phylogeny based on coding and noncoding regions. (b) the nrDNA ITS phylogeny. Both trees were modified from Lee et al. (2005).





**Figure 3.-** Insular woodiness and QTL mapping results. The upper left corner shows the continental herbaceous species, *Sonchus asper*, and the Canary Island woody species, *Sonchus canariensis*. The QTL mapping results showing the locations and magnitude of effects on both morphological and physiological traits were modified from Kim (2012).

VIERAEA	Vol. 41	233-252	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

## **Molecular survey of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Tolpis* on three Canarian islands (Asteraceae)**

MICHAEL GRUENSTAEUDL<sup>1</sup>, ARNOLDO SANTOS-GUERRA<sup>2</sup>,  
CHRISTINE V. HAWKES<sup>1</sup> & ROBERT K. JANSEN<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> *Section of Integrative Biology, University of Texas at Austin, 1  
University Station C0930, Austin, Texas 78713, USA  
michael.gruenstaeudl@utexas.edu*

<sup>2</sup> *Unidad de Botánica - ICIA, Retama 2, 38400 Puerto de la Cruz, Tenerife, Spain*

<sup>3</sup> *Genomics and Biotechnology Section, Department of Biological Sciences  
Faculty of Science, King Abdulaziz University, Jeddah, 21589 Saudi Arabia*

GRUENSTAEUDL, M., A. SANTOS-GUERRA, C. V. HAWKES & R.K. JANSEN (2013). Estudio molecular de los hongos de micorrizas arbusculares asociados a *Tolpis* (Asteraceae) en tres islas canarias. *VIERAEA* 41: 233-252.

**RESUMEN:** La diversidad de los hongos de micorrizas arbusculares (MA) en las islas oceánicas es poco conocida. Estudios moleculares de hongos de MA asociados a las plantas endémicas insulares son particularmente poco comunes. En esta investigación los hongos de MA asociados con las plantas del género *Tolpis* (Asteraceae) fueron sometidos a un estudio molecular. Hemos caracterizado la diversidad molecular de hongos de MA asociados a *Tolpis* en tres islas del archipiélago canario con dos marcadores de ADN nuclear. Se hace especial hincapié en la selección de secuencias de ADN de hongos, la generación de las unidades taxonómicas operacionales, y su asignación taxonómica a través de similitud de secuencias de ADN en bases de datos. Encontramos numerosos genotipos de hongos potencialmente novedosos en las islas Canarias, particularmente entre las plantas no endémicas. La cuidadosa selección de bases de datos para la asignación taxonómica es crítica para una caracterización confiable de genotipos de hongos de MA.

**Palabras clave:** hongos de micorrizas arbusculares, plantas endémicas insulares, diversidad molecular, islas oceánicas, pirosecuenciación, bases públicas de datos de secuencias de ADN

**ABSTRACT:** The diversity of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in island systems is poorly understood. Molecular surveys of AM fungi associated with endemic island plants are particularly rare. In the present investigation a mo-

lecular survey of AM fungi associated with the island plant genus *Tolpis* (Asteraceae) was performed. We characterized the molecular diversity of AM fungal symbionts associated with *Tolpis* on three islands of the Canarian archipelago using two nuclear DNA markers. Particular focus is placed on stringent quality filtering of fungal DNA sequences, the generation of operational taxonomic units, and their taxonomic assignment via similarity searches against DNA sequence databases. We found numerous putatively novel fungal genotypes in the Canary Islands, particularly among the non-endemic plant hosts. Careful database selection for taxonomic assignment is found critical for a reliable characterization of AM fungal genotypes.

Keywords: arbuscular mycorrhizal fungi, endemic island plants, molecular diversity, oceanic islands, 454 pyrosequencing, DNA sequence databases

## INTRODUCTION

Arbuscular mycorrhizas are symbiotic associations between land plants and fungi of the phylum Glomeromycota (Schüßler *et al.*, 2001). Up to 90% of vascular plants are associated with arbuscular mycorrhizal (AM) fungi (Smith & Read, 2008), as are pteridophytes (Zhang *et al.*, 2004), lycopods (Schmid & Oberwinkler, 1993), mosses (Zhang & Guo, 2007) and other cryptogams (Read *et al.*, 2000). AM fungi are present in all ecosystems except Antarctica (Treseder & Cross, 2006), but only certain species are cosmopolitan (Rosendahl *et al.*, 2009). These cosmopolitan species contrast with endemic AM fungal species, whose genotypes are known only from geographically isolated locations, such as deserts or oceanic islands (Al-Yahya'ei *et al.*, 2010; Turrini *et al.*, 2010).

Our understanding of AM fungal diversity is rapidly increasing with the advent of next-generation sequencing (hereafter NGS; Schüßler & Walker, 2010; Stockinger *et al.*, 2010). Particularly in diverse biota NGS genotyping has enabled a more accurate assessment of AM fungal diversity (Krüger *et al.*, 2009; Öpik *et al.*, 2009). High beta-diversity has been discovered in global analyses of AM fungal DNA sequences (Kivlin *et al.*, 2011; Öpik *et al.*, 2011). However, present investigations on the molecular diversity of AM fungi tend to be biased towards temperate continental habitats of North America and Europe. Öpik *et al.* (2013), therefore, performed a molecular survey of previously understudied continents and climatic regions, generating an 11% increase in the number of recognized molecular taxa. Despite these improvements, local surveys that assess the molecular diversity of AM fungi in different habitats and native plant host species remain rare (Öpik *et al.*, 2006). Various investigations have, therefore, called for efforts to improve our understanding of local AM fungal diversity (Sanders, 2004; Pringle *et al.*, 2009).

Oceanic islands constitute ideal systems for surveying AM fungal diversity as they harbor approximately one quarter of all vascular plant species (Gillespie, 2007; Kreft *et al.*, 2008). More than half of all global biodiversity hotspots are island systems (Myers *et al.*, 2000). Oceanic islands may, therefore, be home to a considerable number of symbiotic fungi. In a recent study on the Canarian islands of Tenerife, for example, Zachow *et al.* (2009) found that endemic island plants harbor a particularly diverse set of mycorrhizal

fungi. Numerous novel AM fungal genotypes have also been reported from tropical and Mediterranean islands (Mangan *et al.*, 2004; Turrini *et al.*, 2010).

The Macaronesian archipelagos are well suited for surveys of AM fungal diversity. Their volcanic origin and uninterrupted isolation from nearby continents present a unique opportunity to explore AM fungal richness shielded from continental influence (Carracedo *et al.*, 2002). Particularly the archipelago of the Canary Islands is ideal for surveying native AM fungal diversity because it is home to a high number of endemic as well as related continental plant species (Fernández-Palacios & Whittaker, 2008). Furthermore, the Canary Islands display several ecological zones with distinct climatic and soil conditions, as well as a unique native flora and fauna (Bramwell & Bramwell, 2001; Reyes-Betancort *et al.*, 2008).

We focused on the plant genus *Tolpis* Adans. (Asteraceae) because it includes species both endemic and non-endemic to the archipelago and is found across several ecological zones and islands (Jarvis, 1980). Interspecific relationships of *Tolpis* have recently been clarified (Gruenstaeudl *et al.*, 2013a) and the genus was found colonized by a diverse set of AM fungal genotypes (Gruenstaeudl *et al.*, 2013b). Here, we aim to more fully characterize the molecular diversity and taxonomic identity of AM fungi associated with *Tolpis* on three Canarian islands. To this end, we surveyed AM fungal genotypes in roots of one broadly distributed *Tolpis* species as well as four local endemics. We expected to identify a different set of AM fungal symbionts in the more broadly distributed *Tolpis* species compared to the endemic plant hosts, which have more restricted distributions.

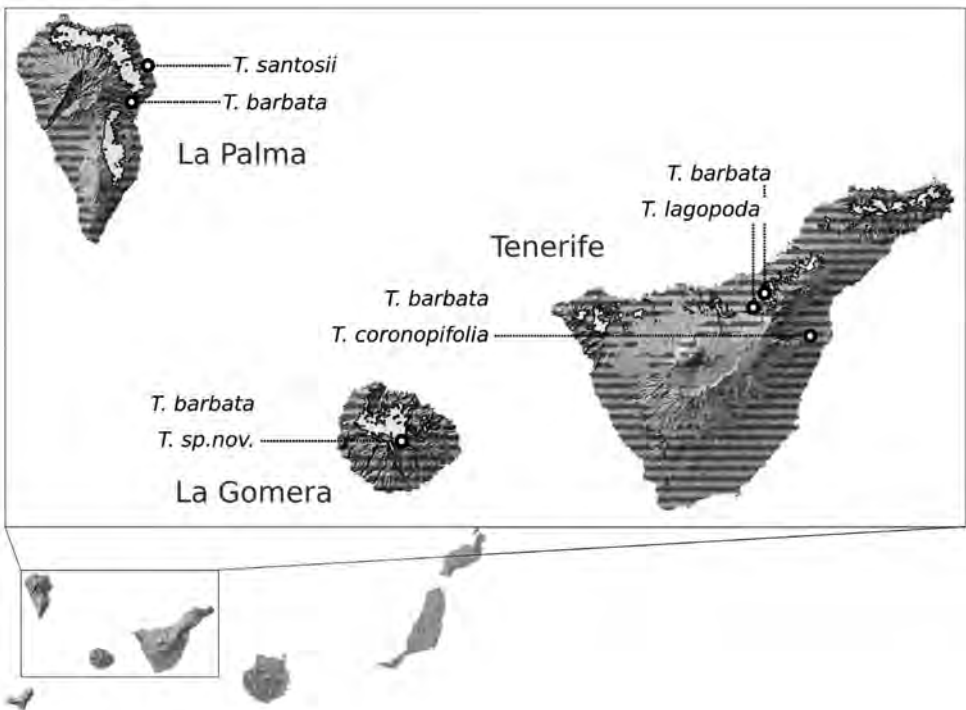
## MATERIAL AND METHODS

### Sample collection and DNA extraction

Root samples were collected from four *Tolpis* species, located on three Canarian islands: *T. barbata* (L.) Gaertn. from the islands of La Gomera, La Palma and Tenerife, *T. coronopifolia* (Desf.) Biv. and *T. lagopoda* C.Sm. ex Buch from Tenerife, *T. santosii* Crawford *et al.* (newly described in this volume of *Vieraea*) from La Palma, and a currently undescribed species from La Gomera (Figure 1). The sample locations were situated in two principal ecological zones of the archipelago (Bramwell & Bramwell, 2001): the low-land scrub zone («zona de matorrales xerofíticos») and the laurel forest («zona de bosque humedo»). Detailed information on the sampling location and taxonomic authority of these species is provided in Table I. The sampling design allows direct comparisons of AM fungi colonizing endemic and non-endemic *Tolpis* species of the same ecological zone on the same island. In comparisons of estimated AM fungal taxon richness, this pairing was used to account for the variability across islands and ecological zones. Upon collection, fine roots were excised from samples, surface-sterilized and stored in silica desiccant until DNA extraction. Surface-sterilization comprised (1) a wash in water to remove residual soil, (2) a bath in 75% isopropanol for 30s, (3) a bath in 10% NaOCl solution for 2 min., (4) a bath in 75% isopropanol for 1 min., and (5) a wash in water for 30s to remove residual ethanol. Total genomic DNA was extracted via the DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Maryland, USA) after tissue homogenization via bead beating.

Plant host	Island	Endem.	Eco.	Location; GPS coordinates; Altitude
<i>T. barbata</i>	Tenerife	non	LLS	Gúímar; 28°17'44"N, 016°25'04"W; 352m
<i>T. coronopifolia</i>	Tenerife	end	LLS	Gúímar; 28°17'44"N, 016°25'04"W; 352m
<i>T. barbata</i>	Tenerife	non	LAF	Aguamansa; 28°21'38"N, 016°30'04"W; 1138m
<i>T. lagopoda</i>	Tenerife	end	LAF	Aguamansa; 28°20'59"N, 016°30'50"W; 1419m
<i>T. barbata</i>	La Palma	non	LLS	Mirca; 28°42'38"N, 017°46'00"W; 372m
<i>T. santosii</i>	La Palma	end	LLS	Playa de los Nogales; 28°45'37"N, 017°44'20"W; 10m
<i>T. barbata</i>	La Gomera	non	LAF	Roque Agando; 28°05'56"N, 017°11'51"W; 1034m
<i>T. sp. nov.</i>	La Gomera	end	LAF	Roque Agando; 28°05'56"N, 017°11'51"W; 1034m

**Table I.-** Overview of the plant hosts analyzed in the present investigation, their collection locations, their ecological association and their island endemism. Abbreviations used: LLS = Low-land scrub zone, LAF = Laurel forest zone, end = endemic to the Canary Islands, non = non-endemic to the Canary Islands.



**Figure 1.-** Map of the sample locations on the Canarian islands La Gomera, La Palma and Tenerife. Different shadings indicate the principal ecological zones on these islands: the low-land scrub zone is striped and the laurel forest is highlighted in white. Open circles indicate sample locations for each plant species pair. The base map was obtained under an academic license from <http://www.grafcan.es/>.

## Selection of DNA markers

The selection of DNA barcoding markers followed two criteria. First, appropriate markers had to be taxonomically broad enough to amplify all members of the phylum Glomeromycota but also sufficiently variable to differentiate operational taxonomic units at the species level (Krüger *et al.*, 2009). This variability is particularly important for AM fungi in island habitats, which have likely diversified rapidly, similar to their plant hosts. Second, appropriate markers had to be small enough in length for complete sequencing via 454 Pyrosequencing (hereafter pyrosequencing; Stockinger *et al.*, 2010). For amplicon sequencing, pyrosequencing is taxonomically more sensitive than traditional capillary sequencing (hereafter Sanger-sequencing) and has been shown to produce consistent and repeatable results in microbial studies (Hamady & Knight, 2009). It was also important that markers under study were well represented in public DNA sequence databases for reliable taxonomic assignment (Ryberg *et al.*, 2009).

We selected two DNA barcoding markers for the present investigation: (1) the internal transcribed spacer of nuclear ribosomal DNA (ITS; Seifert, 2009; Nilsson *et al.*, 2009) and (2) a section of the large nuclear ribosomal subunit (LSU-D2; Krüger *et al.*, 2009). The ITS has been used routinely for fungal identification due to its ability to discriminate AM fungi at the species level (Lee *et al.*, 2008) and is consequently well represented in public DNA sequence databases. The LSU-D2 is also capable of AM fungal identification at the species level (Krüger *et al.*, 2009), but its representation in sequence databases is still small and geographically unbalanced (Öpik *et al.*, 2010). The LSU-D2 is short enough (~ 350 bp) for its amplicons to be sequenced completely via pyrosequencing. Therefore, we focused on the LSU-D2 for 454 pyrosequencing and supplemented it with ITS sequence data generated by traditional cloning and Sanger-sequencing.

## PCR amplification and DNA sequencing

We amplified AM fungal DNA using nested PCR reactions, where Glomeromycota-specific amplifications followed general fungal amplifications. For the ITS, general fungal amplifications were performed via the primer sets LSUAf and LSUA<sub>r</sub> (annealing temperature 49°C; Krüger *et al.*, 2009), Glomeromycota-specific amplifications via primer sets LSUCf and LSUA<sub>r</sub> (50°C). For the LSU-D2 region, general fungal amplifications were performed via primer sets FLR3 and LSUmBr (51°C; Gollotte *et al.*, 2004; Krüger *et al.*, 2009), and Glomeromycota-specific amplifications used the same primer sets but a higher annealing temperature (53°C).

ITS amplicons were 1500 basepairs (bp) in length on average. ITS amplicons were cloned into competent cells via the TOPO TA Cloning Kit pCR 2.1 (Invitrogen, Carlsbad, California) and plated onto standard agar-media plates using blue/white screening. DNA sequencing was performed via fluorescence dideoxy chain termination at the ICMB core facility at UT Austin. Sanger-sequences were assembled from chromatograms using Geneious v.5.4 (Drummond *et al.*, 2010). Insertions, deletions and terminal gaps were coded as missing data. Cloning and sequencing was performed until we recovered 32 unique DNA sequences per sample with significant hits against phylum Glomeromycota in similarity searches against GenBank.

Amplicons of the LSU-D2 region were 350 bp in length on average and pyrosequenced (Öpik *et al.*, 2009). Library preparation for pyrosequencing included blunt-end adapter ligation and sample barcoding and was performed via NEBNext Quick DNA Sample Prep Master Mix Set 2 (NEB, Ipswich, MA) on 50 ng of PCR products following the Roche protocol (Roche-454 Life Sciences Application Brief No. 001-2010). Pyrosequencing was performed at the Genome Sequencing and Analysis (GSAF) facility at UT Austin. As above, insertions, deletions, and gaps were treated as missing data.

### Sequence quality filtering

Sanger- and pyrosequencing reads were subjected to quality filtering prior to data analysis. Pyrosequencing reads were denoised and filtered for quality and chimeras (Huse *et al.*, 2007; Quince *et al.*, 2011), Sanger sequences were also screened for quality and chimeras (Nilsson *et al.*, 2010). All quality filters were applied as part of the microbial analysis pipeline QIIME v.1.6.0 (Caporaso *et al.*, 2010). Denoising was applied to eliminate the characteristic sequencing errors introduced by the pyrosequencing platform (Quince *et al.*, 2009) and performed using the recommended settings of Gaspar & Thomas (2013). Low-quality reads were eliminated based on erroneous nucleotides, with filters set to a maximum of one mismatch for forward primers, three mismatches for reverse primers (both equivalent to the actual nucleotide differences within each primer set), and six ambiguous nucleotides per read in accordance with the recommendations of Schloss *et al.* (2011). Chimeric DNA sequences were removed with ChimeraSlayer (Haas *et al.*, 2011) for the LSU-D2 and UCHIME (Edgar *et al.*, 2011) for the ITS. For the LSU-D2, pre-filtering sequence alignments were generated via alignments against the large subunit ARB SILVA database (release 111; Quast *et al.*, 2013) using SINA v.1.2.11 (Pruesse *et al.*, 2012); for the ITS, pre-filtering alignments were generated via MUSCLE v.3.6 (Edgar, 2004) under default settings. To assess the effectiveness of the quality filtering, the number and length of all sequences was measured before and after quality filtering for each DNA marker. All quality filtered DNA sequences are available from the first author upon request.

### OTU selection

After quality filtering, AM fungal DNA sequences were assigned to operational taxonomic units (OTUs) on the basis of sequence similarity. Different similarity levels were tested. The objective of these tests was to identify levels that absorb singletons into larger OTUs and approximate the AM fungal species estimates of previous investigations (Öpik *et al.*, 2010). The levels under study were based on a recent study of interspecific rDNA variability in fungi (Nilsson *et al.*, 2008), and only a single sequence similarity level was chosen for subsequent analyses. For the LSU-D2, four similarity levels were tested: 0.90, 0.95, 0.97, and 0.99. For the ITS, two levels were evaluated: 0.97 and 0.99. Molecular distances between the DNA sequences were computed via pairwise sequence alignment with UCLUST (Edgar, 2010), and representative sequences of the OTU clusters were selected on the basis of sequence abundance.

### Estimating OTU richness via Coleman rarefaction

To determine if the sequencing effort captured a representative portion of AM fungal diversity and to compare OTU numbers between samples, the estimated OTU richness of each sample was evaluated via Coleman rarefaction analysis (Hughes & Hellmann, 2005). Individual-based rarefaction was performed on sample accumulation curves of both ITS and LSU-D2 OTUs using 100 randomizations without replacement (Colwell *et al.*, 2004). To offset the sequence number variability in the LSU-D2 datasets, randomizations were performed on 1000 randomly selected sample sequences. DNA sequences were aligned using MUSCLE under default settings. Genetic distances of the aligned sequences were calculated with MOTHUR v.1.30.1 (Schloss *et al.*, 2009). The rarefaction resampling was conducted with the R-package VEGAN v.2.0.7 (Oksanen *et al.*, 2013).

### Taxonomic assignment

We assigned taxonomic information to OTUs based on their similarity to DNA sequence database entries. Similarity searches were performed via BLAST and the Ribosomal Database Project's (RDP) naïve Bayesian classification tool v.2.5 (Cole *et al.*, 2007). For accurate assignments, stringent search criteria were implemented, including minimum e-values of  $10^{-6}$  and constraints to entries classified as Glomeromycota (Abarenkov *et al.*, 2010).

Prior to making final taxonomic assignments, we compared assignments of several DNA sequence databases. For the ITS, three databases were compared: GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>), the Fungal Internal Transcribed Spacers database (F-ITS; <http://www.borealfungi.uaf.edu/>), and the UNITE database (<http://unite.ut.ee/>). The F-ITS database comprises approximately 44,000 hand-curated ITS DNA sequences extracted from fungi inhabiting boreal forests (Taylor *et al.* unpublished). The UNITE database comprises approximately 342,000 ITS DNA sequences generated from expert-identified fungal samples (Abarenkov *et al.*, 2010) and includes all entries stored in the International Nucleotide Sequence Database Collaboration (Karsch-Mizrachi *et al.*, 2012). For the LSU-D2, two curated databases were compared: MaarjAM (<http://maarjam.botany.ut.ee/>) and the RDP fungal LSU dataset (<http://rdp.cme.msu.edu/>). MaarjAM is a database of approximately 6,700 Glomeromycota DNA sequences of global environmental samples and voucher specimens (Öpik *et al.*, 2010). The RDP fungal LSU dataset comprises approximately 8,500 fungal large subunit rRNA sequences, against which the RDP classification tool has been optimized (Liu *et al.*, 2012).

The fit of DNA sequence databases to the data and the applicability of these databases for taxonomic assignment were determined by (a) assessing the mean and the dispersion of the average pairwise sequence similarity, and (b) examining the correlation between sequence similarity and relative OTU abundance. A good fit between input and database DNA sequences is indicated by a high mean and a low dispersion of sequence similarity. Appropriate databases also display a positive correlation between sequence similarity and OTU abundance because highly abundant OTUs are more likely to receive a correct taxonomic assignment than less abundant OTUs.



## RESULTS

**Quality filtering**

For the ITS, quality filtering removed an average of 4.1% sequences per sample, with a range of 0 to 19.1% removed (Table II). Post-filtering ITS samples comprised 25 unique clones on average. For the LSU-D2, quality filtering removed an average of 56.9% sequences per sample, with a range of 51.5% to 76.1% sequences removed (Table III). LSU-D2 filtering preferentially eliminated shorter sequences, increasing the average read length from 215 bp to 302 bp. Post-filtering LSU-D2 samples comprised 4345 reads on average.

**OTU selection**

Two sequence similarity levels were selected for OTU clustering: 0.97 for the ITS and 0.90 for the LSU-D2 marker. Both levels resulted in OTU numbers similar to global species estimates (Öpik *et al.*, 2010), yet minimized the number of singleton OTUs (Tables 2 and 3). All other similarity levels were rejected because they either resulted in only singleton OTUs (ITS) or exceeded current estimates of AM fungal species numbers (LSU-D2). The commonly used 97% OTU similarity level (Geml *et al.*, 2009), for example, would have exceeded the species numbers of Öpik *et al.* (2010) for subtropical regions by a factor of 2.6 if applied to the LSU-D2 marker. The negative correlation encountered between degree of sequence similarity and OTU sequence abundance also supported these choices.

**Rarefaction analysis**

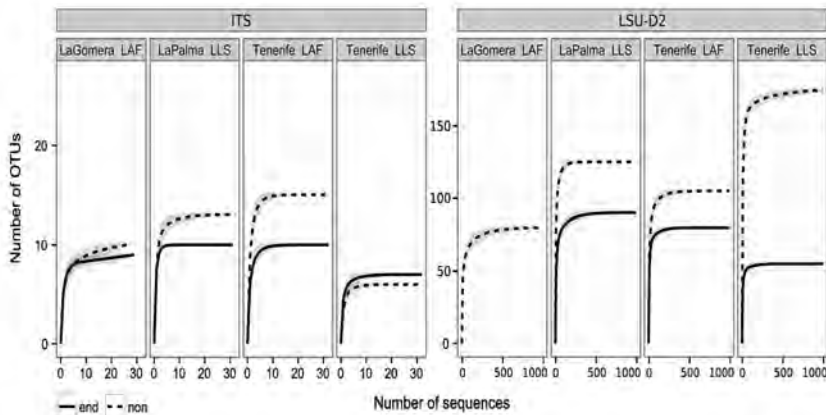
For the majority of samples, our sequencing efforts captured a representative portion of AM fungal OTUs. The maximum number of OTUs was captured in all LSU-D2 samples

Sample		N of clones		0.97		0.99	
		Before QF	After QF	N of OTUs	Avg. seqs	N of OTUs	Avg. seqs
<i>T. barbata</i>	Tenerife	20	20	5	4	18	1
<i>T. coronopifolia</i>	Tenerife	23	23	5	5	18	1
<i>T. barbata</i>	Tenerife	26	26	13	2	25	1
<i>T. lagopoda</i>	Tenerife	31	31	10	3	26	1
<i>T. barbata</i>	La Palma	30	30	13	2	26	1
<i>T. santosii</i>	La Palma	23	22	11	2	18	1
<i>T. barbata</i>	La Gomera	26	21	9	2	18	1
<i>T. sp. nov.</i>	La Gomera	32	29	10	3	28	1
Average:		26	25	10	3	22	1

**Table II.-** Read statistics before and after quality filtering, and OTU statistics under different sequence similarity levels for the ITS. In columns on sequence similarity levels, the first sub-column indicates the number of OTUs generated under that similarity level, the second the average number of DNA sequences per OTU. The selected similarity level is highlighted in grey. Abbreviations used: Avg. = Average, N = number, QF = Quality filtering, seqs = sequences.

Sample	N of reads				0.90		0.95		0.97		0.99	
	Before QF	Avg. length	After QF	Avg. length	N of OTUs	Avg. seqs	N of OTUs	Avg. seqs	N of OTUs	Avg. seqs	N of OTUs	Avg. seqs
<i>T. barbata</i>	6449	188	2428	252	81	30	118	21	174	14	295	8
<i>T. corono.</i>	6550	191	1563	326	34	46	81	19	162	10	313	5
<i>T. barbata</i>	18651	230	5657	335	102	34	206	22	330	14	539	9
<i>T. lagopod.</i>	8542	196	3378	322	46	55	118	28	260	13	460	7
<i>T. barbata</i>	28232	234	13707	310	153	52	382	25	672	15	1330	8
<i>T. santosii</i>	3842	239	1539	295	50	30	79	19	144	11	241	6
<i>T. barbata</i>	8245	228	2140	274	64	33	105	20	162	13	284	8
Average:	11502	215	4345	302	76	40	156	22	272	13	495	7

**Table III.-** Read statistics before and after quality filtering and OTU statistics under different sequence similarity levels for the LSU-D2. In columns on sequence similarity levels, the first sub-column indicates the number of OTUs generated under that similarity level, the second the average number of DNA sequences per OTU. The selected similarity level is highlighted in grey. Abbreviations used: Avg. = Average, N = number, QF = Quality filtering, seqs = sequences.



**Figure 2.-** Rarefaction curves displaying fungal OTU richness (number of OTUs) in relation to sampling intensity (number of sequences). The results are subdivided by sample location and plant host identity. Grey areas surrounding the curves represent one standard error of the rarefaction resampling process. Abbreviations follow Table I.

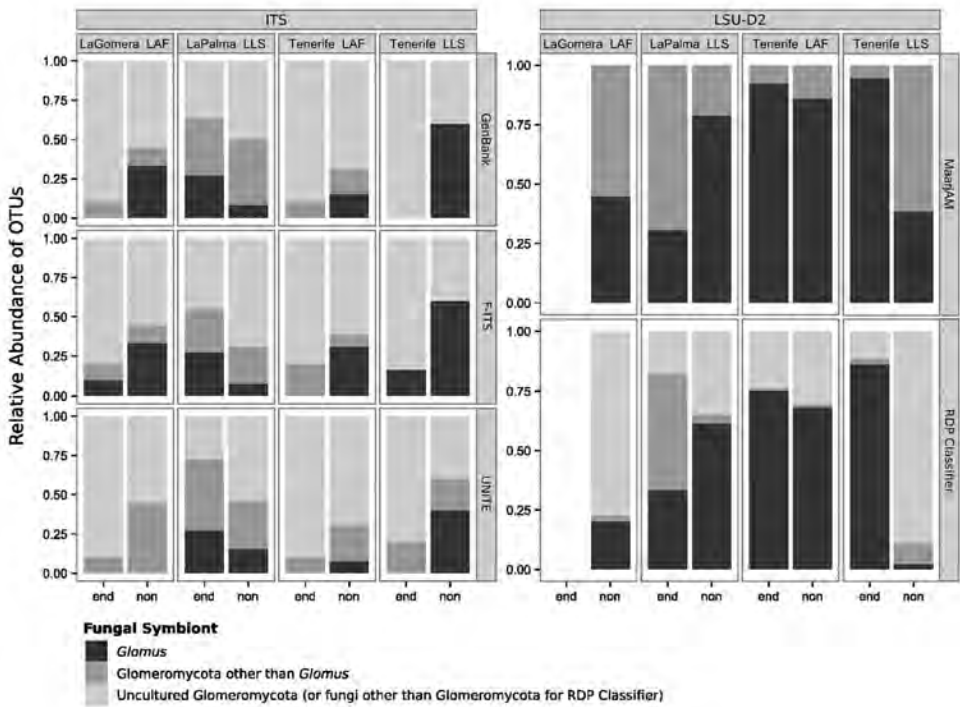
after 250 to 500 reads and in six of the eight ITS samples after 10-20 clone sequences (Figure 2). The AM fungal communities were not fully described only in the two ITS samples from La Gomera. On the basis of these results, both the pyrosequencing and the Sanger-sequencing efforts are suitable for a nearly complete characterization of AM fungal diversity of the samples under study. In addition, comparisons of OTU numbers in relation to sampling intensity indicated that at saturation level AM fungal communities of the non-endemic plant host *T. barbata* were more diverse than those of island endemic plant hosts (Figure 2).

Only rarefaction curves of the low-land scrub samples from Tenerife under ITS pointed to a higher OTU richness in the endemic than the non-endemic plant hosts. These differences in OTU richness were significant for all samples ( $p < 0.01$ ) and not an artifact of the re-sampling process, as evidenced by the associated error bars.

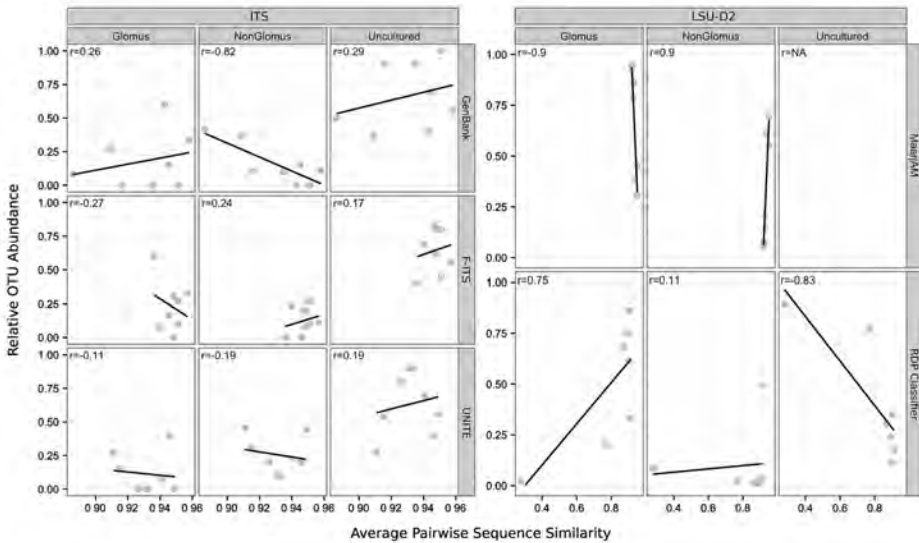
### Comparison of DNA sequence databases

Preliminary results of database comparisons indicated that the proportion of DNA sequences matching the AM fungal genus *Glomus* Tul. & C.Tul. was several magnitudes higher than matches to other Glomeromycota genera. All taxonomic assignments were, therefore, grouped into three subgroups based on their taxonomic matches to the genus *Glomus*, other Glomeromycota genera, and uncultured Glomeromycota taxa.

Taxonomic assignments varied greatly among the different databases (Figure 3). Representative OTU sequences of the ITS from La Gomera, for example, were assigned to *Glomus* via GenBank and F-ITS, while no such assignments were produced with UNITE. For low-land scrub samples from Tenerife, taxonomic assignments also differed strongly, with the F-ITS database assigning a considerable proportion of matches to *Glomus*, whereas UNITE assigned the same sequences to Glomeromycota genera other than *Glomus*, and



**Figure 3.-** Results of the taxonomic assignment of representative OTU sequences via sequence similarity searches against fungal DNA sequence databases. The results are subdivided by sample location and plant host identity. Abbreviations follow the text and Table I.

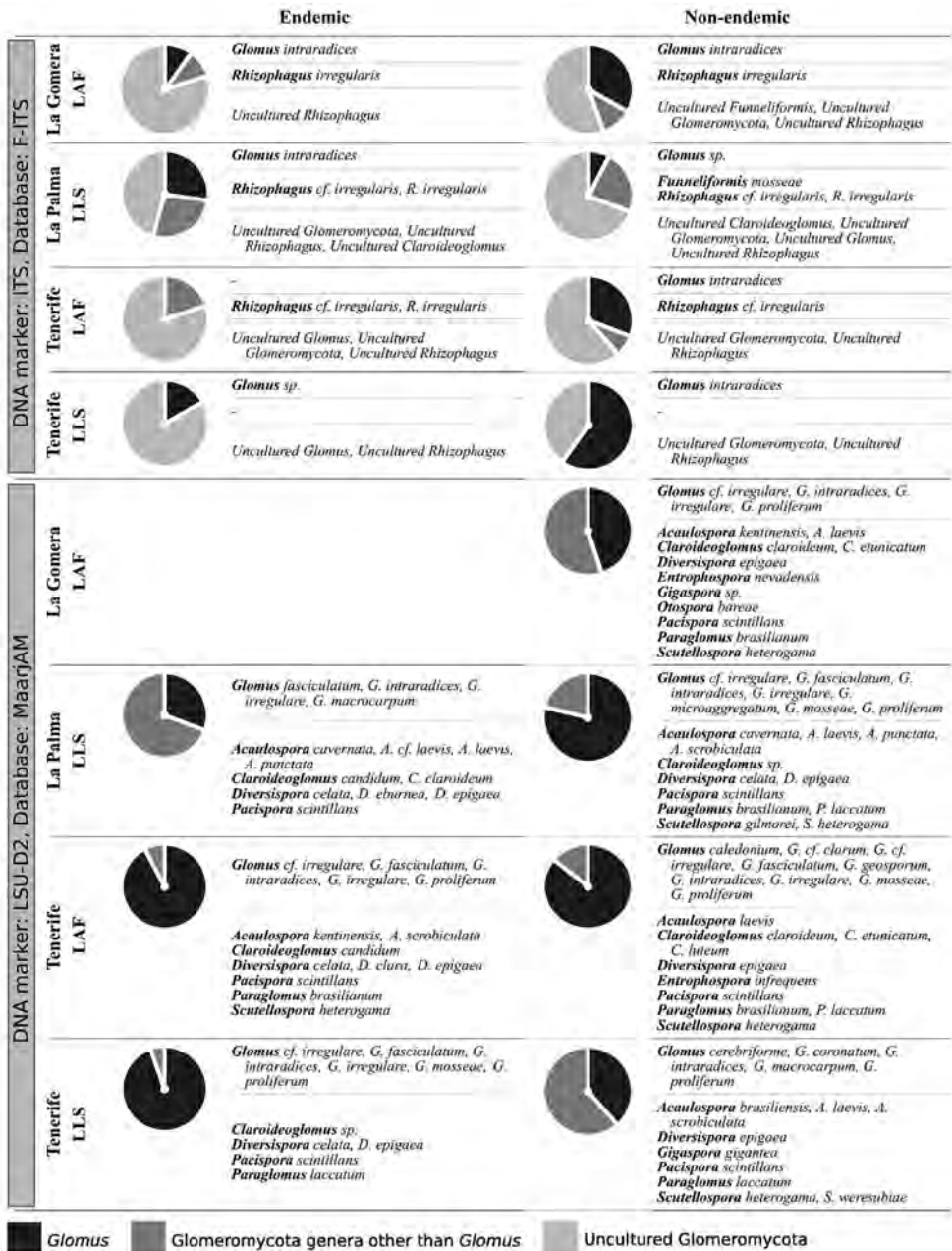


**Figure 4.-** Evaluation of the applicability of DNA sequence databases for taxonomic assignment via the assessment of the mean and the dispersion of the average pairwise sequence similarity, and the correlation between the sequence similarity and the relative OTU abundance.

GenBank exclusively to uncultured Glomeromycota. For LSU-D2 sequences, the differences in taxonomic assignment were even larger. While representative OTU sequences were assigned to either *Glomus* or other Glomeromycota genera via MaarjAM, a considerable proportion of these sequences were identified as Ascomycota or Basidiomycota with the RDP classification tool (Figure 3). Taxonomic assignments of AM fungal OTUs also differed between sample locations and the island endemism of the plant hosts, particularly for the ITS. Overall, the F-ITS database was best-fitting for ITS sequences, because it displayed a high mean ( $m = 0.952$ ) and a low dispersion of average pairwise sequence similarities, and the correlations between sequence similarity and OTU abundance were mostly positive ( $r = 0.17, 0.24,$  and  $-0.27$ ; Figure 4). For the LSU-D2, the MaarjAM sequence database was identified as best-fitting, because it displayed a very high mean ( $m = 0.972$ ) and virtually no dispersion of average pairwise sequence similarities, rendering the strong correlations between sequence similarity and OTU abundance irrelevant (Figure 4).

### AM fungal diversity in *Tolpis*

We detected numerous AM fungal genotypes in our samples, which may be unique genotypes, as they poorly matched current database entries. The majority of these genotypes were most similar to entries of the largest Glomeromycota genus, *Glomus*, but only at or below a 90% similarity threshold. The best matches of these potentially novel genotypes are listed in Figure 5. Many OTUs were also assigned to other Glomeromycota genera, but these assignments depended strongly on the DNA marker (Figure 5): while ITS



**Figure 5.-** Overview of taxonomic assignments to AM fungal OTUs associated with *Tolpis*. The proportion of the three subgroups per sample is indicated by pie charts, and the identified taxa in each group are listed adjacent. The results are subdivided by DNA region, sample location, and plant identity (endemic or non-endemic).

OTUs were predominantly classified as the genus *Rhizophagus*, LSU-D2 OTUs were assigned to a multitude of Glomeromycota genera. Assignments to uncultured Glomeromycota taxa also occurred, but only under the F-ITS database, as MaarjAM does not contain sequences classified as uncultured. In summary, there may be substantial undocumented diversity of AM fungi on the Canary Islands, particularly in the genus *Glomus*.

The non-endemic plant host *T. barbata* displayed a higher molecular diversity of AM fungi ( $10 \pm 4$  and  $100 \pm 39$  OTUs for the ITS and the LSU-D2, respectively) than its endemic congeners ( $9 \pm 3$  and  $43 \pm 8$  OTUs) across all DNA markers and sample locations (Figures 4 and 5). Strong differences in taxonomic assignments were also observed (Figure 5). More than two thirds of the 50 LSU-D2 AM fungal OTUs of *T. santosii*, an island endemic of La Palma, for example, were classified as Glomeromycota genera other than *Glomus* via MaarjAM. An equally large proportion of OTUs of *T. barbata* of the same island and ecological zone was assigned to *Glomus*. However, despite its lower proportion, the absolute diversity of non-Glomeromycota genera in *T. barbata* was higher than in *T. santosii* under LSU-D2 sequence data: matches to 19 different AM fungal species were identified for *T. barbata*, while only 13 such matches were found for *T. santosii*. The composition and richness of AM fungi also appeared to differ across the different islands and habitats, but without replication we were unable to make robust comparisons.

## DISCUSSION

The results of the present investigation corroborate the high levels of local AM fungal diversity reported by previous investigations. We identified a diverse set of AM fungi associated with endemic and non-endemic species of *Tolpis* and recovered numerous molecular OTUs similar to existing Glomeromycota but with distinctly different genotypes. Highly diverse AM fungal populations and novel genotypes were also reported from old cultivated fields (Vanderkoornhuise *et al.*, 2001), African montane forests (Wubet *et al.*, 2004), boreal forests (Opik *et al.*, 2010), and deciduous forests (Buée *et al.*, 2009). High beta-diversity and narrow distributions of AM fungi have furthermore been observed in large-scale cross-site analyses (e.g., Martiny *et al.*, 2006). Öpik *et al.* (2006), for example, found that no less than 50% of AM fungal taxa were recorded from only a single site in a meta-analysis of recent molecular surveys. In line with these findings, AM fungal richness has recently been estimated to be three to six times higher than previously considered, making AM fungi nearly as diverse as vascular plants (Kivlin *et al.*, 2011).

The present investigation is one of the first to assess the molecular diversity of AM fungi associated with endemic island plants. Our results indicate that *Tolpis* species endemic to the Canary Islands harbor a diverse set of AM fungi. Others have also reported numerous novel genotypes of AM fungi associated with endemic plant species in the Mediterranean (Turrini *et al.*, 2010) and of other rhizosphere fungi on Tenerife (Zachow *et al.*, 2009). Colonization of endemic plants by AM fungi has also been reported in Hawaii and the Galapagos, although the molecular diversity was not characterized (Schmidt & Scow, 1986; Koske & Gemma, 1996; Gemma *et al.*, 2002). Although we have not studied the function of these mycorrhizal fungi in the Canary Islands, native mycorrhizas in Hawaii

more than doubled the biomass and phosphorus uptake of a native shrub found in endangered dry forest habitat in Hawaii (Koske & Gemma, 2006). Thus, island mycorrhizas warrant further study in the context of plant conservation and management.

We found that non-endemic plant hosts were associated with a higher number of AM fungal symbionts than endemic plant hosts, with the predominantly continental species *T. barbata* displaying two times more OTU richness than its endemic congeners in the majority of samples. While more extensive root sampling is needed to corroborate this difference at the community level, our results highlight the potential role of AM fungi in plant distributions, range shifts, and invasions. Plant range shifts or invasions by non-native species may be more successful if facilitated by local AM fungi (Richardson *et al.*, 2000). Also, plants classified as successful invaders were reported to preferentially associate with geographically widespread, non-host-specific AM fungal species (Moora *et al.*, 2011).

From a methodological perspective, the results of the present investigation demonstrate that the molecular characterization of AM fungi is strongly dependent on the selection of OTU similarity levels (Nilsson *et al.*, 2008) and curated sequence databases for taxonomic assignment (Abarenkov *et al.*, 2010). Different OTU thresholds (Liu *et al.*, 2008; Huse *et al.*, 2010) or inapt methods of taxonomic assignment (Morton, 2009) can lead to significant changes in AM fungal community characterization. However, no scientific consensus exists as to appropriate selection criteria (Öpik *et al.*, 2010), and the appropriate selection of DNA sequence databases for taxonomic assignment has received little attention. Different taxonomic assignments across databases may be the result of different search algorithms used for sequence comparisons (Liu *et al.*, 2012) or, more likely, different database policies on sequence length, annotation standards, third-party corrections and database curating (Bridge *et al.*, 2003; Bidartondo, 2008). Most curated sequence databases, for example, update sequence annotations upon taxonomic changes to the associated herbarium vouchers (Abarenkov *et al.*, 2010). The taxonomic reliability of such sequences is higher than for those stored in GenBank, where no such third-party corroboration is usually performed (Bidartondo, 2008; Brock *et al.*, 2009). In fact, DNA sequence data in public databases can be poorly annotated and systematically misidentified, particularly for organisms without macro-morphological identification characters (Bridge *et al.*, 2003; Ryberg *et al.*, 2008). Hence, a careful evaluation of the database quality and its fit to the input data is necessary prior to any taxonomic assignment (Caujapé-Castells *et al.*, 2013).

While our comparison of DNA sequence databases prior to final data analysis did not guarantee correct taxonomic assignments, it likely increased the average assignment accuracy. An alternative method of taxonomic assignment of AM fungal DNA sequences would be to couple taxonomic assignment to phylogenetic tree reconstruction of OTU and database sequences (Krüger *et al.*, 2009). Calculation of the resulting «phylobins» has recently been automated for AM fungi (<http://www.borealfungi.uaf.edu/>; Taylor *et al.*, unpublished). Together with our growing knowledge of molecular diversity and phylogenetic relationships in the Glomeromycota (Öpik *et al.*, 2009; Öpik *et al.*, 2013), phylobinning offers a viable alternative to taxonomic assignment via similarity searches against sequence databases.

Based on the results of this study, unique AM fungal DNA sequences are likely to be discovered in island ecosystems. These should be cross-referenced with multiple DNA sequence databases before accepting them as novel genotypes. The database comparisons

made herein can be used as a starting point in evaluating and selecting sequence databases in future investigations of AM fungi in Macaronesia. This is particularly important because AM fungi of this region are poorly sampled via molecular methods.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank several botanists throughout Macaronesia for providing plant material or field assistance, including Juli Caujapé-Castells, Miguel Menezes de Sequeira; Maria Romeiras; and Luís Silva. We also thank the American Society of Plant Taxonomists; the Botanical Society of America, and the Mycological Society of America for financial travel support to MG, as well as the S.F. Blake Centennial Professorship to RJ and the William H. & Gladys G. Reeder Fellowship in Ecology to CH for supporting our fieldwork in the Canary Islands.

#### REFERENCES

- ABARENKOV, K., R. NILSSON, K. LARSSON, I. ALEXANDER, U. EBERHARDT, S. ERLAND, K. HOILAND, R. KJØLLER, E. LARSSON, T. PENNANEN, R. SEN, A. TAYLOR, L. TEDERSOO, B. URSING, T. VRÅLSTAD, K. LIIMATAINEN, U. PEINTNER & U. KÖLJALG (2010). The UNITE database for molecular identification of fungi – recent updates and future perspectives. *New Phytologist* 186: 281-285.
- AL-YAHYA'EI, M.N., F. OEHL, M. VALLINO, E. LUMINI, D. REDECKER, A. WIEMKEN & P. BONFANTE (2010). Unique arbuscular mycorrhizal fungal communities uncovered in date palm plantations and surrounding desert habitats of Southern Arabia. *Mycorrhiza* 21: 195-209.
- ALTSCHUL, S.F., W. GISH, W. MILLER, E.W. MYERS & D.J. LIPMAN (1990). Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology* 215: 403-410.
- BIDARTONDO, M. (2008). Preserving accuracy in GenBank. *Science* 319: 1616.
- BROCK, P., H. DÖRING & M. BIDARTONDO (2009). How to know unknown fungi: the role of a herbarium. *New Phytologist* 181: 719-724.
- BRAMWELL, D. & Z. BRAMWELL (2001). *Flores Silvestres de las Islas Canarias*. Editorial Rueda, Spain. 376 pp.
- BRIDGE, P., P. ROBERTS, B. SPOONER & G. PANCHAL (2003). On the unreliability of published DNA sequences. *New Phytologist* 160: 43-48.
- BUÉE, M., M. REICH, C. MURAT, E. MORIN, R. NILSSON, S. UROZ & F. MARTIN (2009). 454 pyrosequencing analyses of forest soils reveal an unexpectedly high fungal diversity. *New Phytologist* 184: 449-456.
- CAPORASO, J.G., J. KUCZYNSKI, J. STOMBAUGH, K. BITTINGER, F.D. BUSHMAN, E.K. COSTELLO, N. FIERER, A.G. PENA, J.K. GOODRICH, J.I. GORDON, G.A. HUTTLEY, S.T. KELLEY, D. KNIGHTS, J.E. KOENIG, R.E. LEY, C.A. LOZUPONE, D. MCDONALD, B.D. MUEGGE, M. PIRRUNG, J. REEDER, J.R. SEVINSKY, P.J. TURNBAUGH, W.A. WALTERS, J. WIDMANN, T. YATSUNENKO,



- J. ZANEVELD & R. KNIGHT (2010). QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nature Methods* 7: 335-336.
- CARRACEDO, J., F. PÉREZ TORRADO, E. ANCOCHEA, J. MECO, F. HERNÁN, C. CUBAS, R. CASILLAS, E. RODRÍGUEZ-BADIOLA & A. AHIJADO (2002). Cenozoic volcanism II: The Canary Islands, pp. 439-472. In: W. Gibbons & T. Moreno (eds.), *The Geology of Spain*. London, UK: The Geological Society London.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J., I. SABBAGH, J.J. CASTELLANO, R. RAMOS, V. HENRÍQUEZ, F.M. QUINTANA, D.A. MEDINA, J. TOLEDO, F. RAMÍREZ & J.F. RODRÍGUEZ (2013). Transformer-4 version 2.0.1, a free multi-platform software to quickly reformat genotype matrices of any marker type, and archive them in the Demiurge information system. *Molecular Ecology Resources*: in press.
- COLE, J., B. CHAI, R. FARRIS, Q. WANG, A. KULAM-SYED-MOHIDEEN, D. MCGARRELL, A. BANDELA, E. CARDENAS, G. GARRITY & J. TIEDJE (2007). The ribosomal database project (RDP-II): introducing myRDP space and quality controlled public data. *Nucleic Acids Research* 35: D169-D172.
- COLWELL, R., C. MAO & J. CHANG (2004). Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727.
- DRUMMOND, A.J., B. ASHTON, S. BUXTON, M. CHEUNG, A. COOPER, J. HELED, M. KEARSE, R. MOIR, S. STONES-HAVAS, S. STURROCK, T. THIERER & A. WILSON (2010). *Geneious* v.5.1. <http://www.geneious.com>; accessed 08 Nov. 2010.
- EDGAR, R. (2004). MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32: 1792-1797.
- EDGAR, R. (2010). Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. *Bioinformatics* 26: 2460-2461.
- EDGAR, R., B. HAAS, J. CLEMENTE, C. QUINCE & R. KNIGHT (2011). UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection. *Bioinformatics* 27: 2194-2200.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. & R.J. WHITTAKER (2008). The Canaries: an important biogeographical meeting place. *Journal of Biogeography* 35: 379-387.
- GASPAR, J. & W. THOMAS (2013). Assessing the Consequences of Denoising Marker-Based Metagenomic Data. *PLoS ONE* 8: e60458.
- GEML, J., G. LAURSEN, I. TIMLING, J. MCFARLAND, M. BOOTH, N. LENNON, C. NUSBAUM & D. TAYLOR (2009). Molecular phylogenetic biodiversity assessment of arctic and boreal ectomycorrhizal *Lactarius* Pers. (Russulales, Basidiomycota) in Alaska, based on soil and sporocarp DNA. *Molecular Ecology* 18: 2213-2227.
- GILLESPIE, R.G. (2007). Oceanic Islands: Models of Diversity, pp. 1-13. In: S.A. Levin (ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*. Oxford, UK: Elsevier.
- GOLLOTTE, A., D. VAN TUINEN & D. ATKINSON (2004). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising roots of the grass species *Agrostis capillaris* and *Lolium perenne* in a field experiment. *Mycorrhiza* 14: 111-117.
- GRUENSTAEUDL, M., A. SANTOS-GUERRA & R.K. JANSEN (2013a). Phylogenetic analyses of *Tolpis* ADANS. (Asteraceae) reveal patterns of adaptive radiation, multiple colonization and interspecific hybridization. *Cladistics* 29: in press.
- GRUENSTAEUDL, M., C. HAWKES, A. SANTOS-GUERRA & R.K. JANSEN (2013b). Preliminary investigations of correlated diversification between plants and their associ-

- ated arbuscular mycorrhizal fungi in Macaronesia, in press. In: G. Nieto-Feliner, J. M. Fernández-Palacios & J. Caujape-Castells (eds.), *Proceedings of the International Conferences on Insular Biodiversity 2011*. Las Palmas, Spain: Fundación Canaria Amurga Maspalomas.
- HAAS, B., D. GEVERS, A. EARL, M. FELDGARDEN, D. WARD, G. GIANNOKOUS, D. CIULLA, D. TABBAA, S. HIGHLANDER, E. SODERGREN, B. METHE, T. DE-SANTIS, J. PETROSINO, R. KNIGHT & B. BIRREN (2011). Chimeric 16S rRNA sequence formation and detection in Sanger and 454-pyrosequenced PCR amplicons. *Genome Research* 21: 494-504.
- HAMADY, M. & R. KNIGHT (2009). Microbial community profiling for human microbiome projects: Tools, techniques, and challenges. *Genome Research* 19: 1141-1152.
- HUGHES, J. & J. HELLMANN (2005). The application of rarefaction techniques to molecular inventories of microbial diversity. *Methods in Enzymology* 297: 292-308.
- HUSBAND, R., E.A. HERRE, S.L. TURNER, R. GALLERY & J.P.W. YOUNG (2002). Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and patterns of host association over time and space in a tropical forest. *Molecular Ecology* 12: 2669-2678.
- HUSE, S.M., J. HUBER, H. MORRISON, M. SOGIN & D. WELCH (2007). Accuracy and quality of massively parallel DNA pyrosequencing. *Genome Biology* 8: R143.
- HUSE, S.M., D.M. WELCH, H.G. MORRISON & M.L. SOGIN (2010). Ironing out the wrinkles in the rare biosphere through improved OTU clustering. *Environmental Microbiology* 12: 1889-1898.
- JARVIS, C.E. (1980). *Systematic studies in the genus Tolpis Adanson*. PhD dissertation, University of Reading, UK. 193 pp.
- KARSCH-MIZRACHI, I., Y. NAKAMURA & G. COCHRANE (2012). The International Nucleotide Sequence Database Collaboration. *Nucleic Acids Research* 40: D33-D37.
- KIVLIN, S.N., C. V. HAWKES & K.K. TRESEDER (2011). Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 2294-2303.
- KOSKE, R.E. & J.N. GEMMA (1996). Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Hawaiian Sand Dunes: Island of Kaua'i. *Pacific Science* 50: 36-45.
- KOSKE, R.E. & J.N. GEMMA (2006). Arbuscular Mycorrhizae Effects on Growth of Two Hawaiian Species: Indigenous *Osteomeles anthyllidifolia* (Rosaceae) and Invasive *Psidium cattleianum* (Myrtaceae). *Pacific Science* 60: 471-482.
- KOSKE, R.E., J.N. GEMMA & M. HABTE (2002). Mycorrhizal Dependency of Some Endemic and Endangered Hawaiian Plant Species. *American Journal of Botany* 89: 337-345.
- KREFT, H., W. JETZ, J. MUTKE, G. KIER & W. BARTHLOTT (2008). Global diversity of island floras from a macroecological perspective. *Ecology Letters* 11: 116-127.
- KRÜGER, M., H. STOCKINGER, C. KRÜGER & A. SCHÜSSLER (2009). DNA-based species level detection of Glomeromycota: one PCR primer set for all arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 183: 212-223.
- LEE, J., S. LEE & J. YOUNG (2008). Improved PCR primers for the detection and identification of arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology* 65: 339-349.
- LIU, K.L., A. PORRAS-ALFARO, C.R. KUSKE, S.A. EICHORST & G. XIE (2012). Accurate, rapid taxonomic classification of fungal large-subunit rRNA genes. *Applied and Environmental Microbiology* 78: 1523-1533.

- LIU, Z., T. DESANTIS, G. ANDERSEN & R. KNIGHT (2008). Accurate taxonomy assignments from 16S rRNA sequences produced by highly parallel pyrosequencers. *Nucleic Acids Research* 36: e120.
- MANGAN, S.A., A.H. EOM, G.H. ADLER, J.B. YAVITT & E.A. HERRE (2004). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi across a fragmented forest in Panama: insular spore communities differ from mainland communities. *Oecologia* 141: 687-700.
- MARTINY, J.B.H., B.J.M. BOHANNAN, J.H. BROWN, R.K. COLWELL, J.A. FUHRMAN, J.L. GREEN, M.C. HORNER-DEVINE, M. KANE, J.A. KRUMINS, C.R. KUSKE, P.J. MORIN, S. NAEEM, L. OVREAS, A.L. REYSENBACH, V.H. SMITH & J.T. STALEY (2006). Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology* 4: 102-112.
- MOORA, M., S. BERGER, J. DAVISON, M. ÖPIK, R. BOMMARCO, H. BRUELHEIDE, I. KÜHN, W.E. KUNIN, M. METSIS, A. RORTAIS, A. VANATOA, E. VANATOA, J.C. STOUT, M. TRUUSA, C. WESTPHAL, M. ZOBEL & G.-R. WALTHER (2011). Alien plants associate with widespread generalist arbuscular mycorrhizal fungal taxa: evidence from a continental-scale study using massively parallel 454 sequencing. *Journal of Biogeography* 38: 1305-1317.
- MORTON, J.B. (2009). Reconciliation of Conflicting Phenotypic and rRNA Gene Phylogenies of Fungi in Glomeromycota Based on Underlying Patterns and Processes, pp 137-154. In: C. Azcón-Aguilar, J.M. Barea, S. Gianinazzi & V. Gianinazzi-Pearson (eds.), *Mycorrhizas - functional processes and ecological impact*. Berlin, Germany: Springer.
- MUMMEY, D. & M. RILLIG (2006). The invasive plant species *Centaurea maculosa* alters arbuscular mycorrhizal fungal communities in the field. *Plant Soil* 288: 81-90.
- MYERS, N., R.A. MITTERMEIER, C.G. MITTERMEIER, G.A.B. DAFONSECA & J. KENT (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- NILSSON, R.H., E. KRISTIANSSON, M. RYBERG, N. HALLENBERG & K. LARSSON (2008). Intraspecific ITS variability in the kingdom fungi as expressed in the international sequence databases and its implications for molecular species identification. *Evolutionary Bioinformatics* 4: 193-201.
- NILSSON, R.H., M. RYBERG, K. ABARENKOV, E. SJÖKVIST & E. KRISTIANSSON (2009). The ITS region as a target for characterization of fungal communities using emerging sequencing technologies. *FEMS Microbiology Letters* 296: 97-101.
- NILSSON, R.H., K. ABARENKOV, V. VELDRE, S. NYLINDER, P. DE WIT, S. BROSCHÉ, J.F. ALFREDSSON, M. RYBERG & E. KRISTIANSSON (2010). An open source chimera checker for the fungal ITS region. *Molecular Ecology Resources* 10: 1076-1081.
- OKSANEN, J., F. BLANCHET, R. KINDT, P. LEGENDRE, P. MINCHIN, R. O'HARA, G. SIMPSON, P. SOLYMOS, M. HENRY, H. STEVENS & H. WAGNER (2013). *vegan: Community Ecology Package. R package v.2.0-7*. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>; accessed 27 Jan. 2013.
- ÖPIK, M., A. VANATOA, E. VANATOA, M. MOORA, J. DAVISON, J.M. KALWIJ, Ü. REIER & M. ZOBEL (2010). The online database MaarJAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytologist* 188: 223-241.

- ÖPIK, M., M. METSIS, T.J. DANIELL, M. ZOBEL & M. MOORA (2009). Large-scale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest. *New Phytologist* 184: 424-437.
- ÖPIK, M., M. MOORA, J. LIIRA & M. ZOBEL (2006). Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology* 94: 778-790.
- PRINGLE, A., J. BEVER, M. GARDES, J. PARRENT, M. RILLIG & J. KLIRONOMOS (2009). Mycorrhizal Symbioses and Plant Invasions. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40: 699-715.
- PRUESSE, E., J. PEPLIES & F. GLÖCKNER (2012). SINA: accurate high-throughput multiple sequence alignment of ribosomal RNA genes. *Bioinformatics* 28: 1823-1829.
- QUAST, C., E. PRUESSE, P. YILMAZ, J. GERKEN, T. SCHWEER, P. YARZA, J. PEPLIES & F. GLÖCKNER (2013). The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Research* 41: D590-D596.
- QUINCE, C., A. LANZEN, R. DAVENPORT & P. TURNBAUGH (2011). Removing Noise From Pyrosequenced Amplicons. *BMC Bioinformatics* 12: 38.
- QUINCE, C., A. LANZEN, T. CURTIS, R. DAVENPORT, N. HALL, I. HEAD, L. READ & W. SLOAN (2009). Accurate determination of microbial diversity from 454 pyrosequencing data. *Nature Methods* 6: 639-641.
- READ, D.J., J.G. DUCKETT, R. FRANCIS, R. LIGRONE & A. RUSSELL (2000). Symbiotic Fungal Associations in «Lower» Land Plants. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 355: 815-831.
- REYES-BETANCORT, J.A., A. SANTOS-GUERRA, I.R. GUMA, C.J. HUMPHRIES & M.A. CARINE (2008). Diversity, rarity and the evolution and conservation of the Canary Islands endemic flora. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 65: 25-45.
- RICHARDSON, D.M., N. ALLSOPP, C.M. D'ANTONIO, S.J. MILTON & M. REJMANEK (2000). Plant invasions - the role of mutualisms. *Biological Reviews* 75: 65-93.
- ROSENDAHL, S., P. MCGEE & J.B. MORTON (2009). Lack of global population genetic differentiation in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* suggests a recent range expansion which may have coincided with the spread of agriculture. *Molecular Ecology* 18: 4316-4329.
- RYBERG, M., E. KRISTIANSSON, E. SJÖKVIST, R. NILSSON & E. LARSSON (2009). An outlook on the fungal internal transcribed spacer sequences in GenBank and the introduction of a web-based tool for the exploration of fungal diversity. *New Phytologist* 181: 471-477.
- RYBERG, M., R. NILSSON, E. KRISTIANSSON, M. TÖPEL, S. JACOBSSON & E. LARSSON (2008). Mining metadata from unidentified ITS sequences in GenBank: A case study in *Inocybe* (Basidiomycota). *BMC Evolutionary Biology* 8: 50.
- SANDERS, I.R. (2004). Plant and arbuscular mycorrhizal fungal diversity - are we looking at the relevant levels of diversity and are we using the right techniques? *New Phytologist* 164: 415-418.
- SCHLOSS, P., D. GEVERS & S. WESTCOTT (2011). Reducing the Effects of PCR Amplification and Sequencing Artifacts on 16S rRNA-Based Studies. *PLoS ONE* 6: e27310.

- SCHLOSS, P., S. WESTCOTT, T. RYABIN, J. HALL, M. HARTMANN, E. HOLLISTER, R. LESNIEWSKI, B. OAKLEY, D. PARKS, C. ROBINSON, J. SAHL, B. STRES, G. THALLINGER, D. VAN HORN & C.F. WEBER (2009). Introducing mothur: Open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities. *Applied and Environmental Microbiology* 75: 7537-7541.
- SCHMID, E. & F. OBERWINKLER (1993). Mycorrhiza-like interactions between the achlorophyllous gametophyte of *Lycopodium clavatum* L. and its fungal endophyte studied by light and electron microscopy. *New Phytologist* 124: 69-81.
- SCHMIDT, S.K. & K.M. SCOW (1986). Mycorrhizal Fungi on the Galapagos Islands. *Biotropica* 18: 236-240.
- SCHÜSSLER, A. & C. WALKER (2010). *The Glomeromycota. A species list with new families and new genera*. <http://schuessler.userweb.mwn.de/amphylo/amphylogeny.html>; accessed 27 Jan. 2013.
- SCHÜSSLER, A., D. SCHWARZOTT & C. WALKER (2001). A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105: 1413-1421.
- SEIFERT, K.A. (2009). Progress towards DNA barcoding of fungi. *Molecular Ecology Resources* 9: 83-89.
- SMITH, S.E. & D.J. READ (2008). *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, MA. 800 pp.
- STOCKINGER, H., M. KRÜGER & A. SCHÜSSLER (2010). DNA barcoding of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 187: 461-474.
- TRESEDER, K.K. & A. CROSS (2006). Global distributions of arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecosystems* 9: 305-316.
- TURRINI, A., C. SBRANA, P. STRANI, B. PEZZAROSSA, R. RISALITI & M. GIOVANNETTI (2010). Arbuscular mycorrhizal fungi of a Mediterranean island (Pianosa), within a UNESCO Biosphere Reserve. *Biology and Fertility of Soils* 46: 511-520.
- VANDENKOORNHUYSE, P. LEYVAL, C. & I. BONNIN (2001). High genetic diversity in arbuscular mycorrhizal fungi: evidence for recombination events. *Heredity* 87: 243-253.
- WUBET, T., M. WEISS, I. KOTTKE, D. TEKETAY & F. OBERWINKLER (2004). Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in *Prunus africana*, an endangered medicinal tree species in dry Afromontane forests of Ethiopia. *New Phytologist* 161: 517-528.
- ZACHOW, C., C. BERG, H. MUELLER, R. MEINCKE, M. KOMON-ZELAZOWSKA, I.S. DRUZHININA, C.P. KUBICEK & G. BERG (2009). Fungal diversity in the rhizosphere of endemic plant species of Tenerife (Canary Islands): relationship to vegetation zones and environmental factors. *The ISME Journal* 3: 79-92.
- ZHANG, Y. & L. GUO (2007). Arbuscular mycorrhizal structure and fungi associated with mosses. *Mycorrhiza* 17: 319-325.
- ZHANG, Y., L. GUO & R. LIU (2004). Arbuscular mycorrhizal fungi associated with common pteridophytes in Dujiangyan, southwest China. *Mycorrhiza* 14: 25-30.

VIERAEA	Vol. 41	253-267	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

## Diversity and Diversification of the Macaronesian Lauroid Spurges

MARK A. CARINE<sup>1</sup> & J. ALFREDO REYES-BETANCORT<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Dept. of Life Sciences, The Natural History Museum, Cromwell Rd, London  
SW7 5BD, United Kingdom  
m.carine@nhm.ac.uk*

<sup>2</sup>*Jardín de Aclimatación de La Oratava (ICIA), C/ Retama 2  
38400 Puerto de la Cruz, Santa Cruz de Tenerife, España  
areyes@icia.es*

CARINE, M.A. & J. A. REYES-BETANCORT (2013). Diversidad y diversificación de las euforbias lauroides macaronésicas. *VIERAEA* 41: 253-267.

RESUMEN: La región ITS (Internal Transcribed Spacer) del ribosoma nuclear fue secuenciada en individuos de la especie Canario-Madeirense *Euphorbia mellifera* a lo largo de su rango de distribución para documentar la variación, investigar la congruencia entre los datos moleculares y la taxonomía infraespecífica, contrastar sus patrones con aquellos observados en la especie hermana *E. stygiana*, y considerar las implicaciones de los resultados para comprender la evolución de las tabaibas lauroides en Macaronesia. Tres ribotipos fueron detectados en *E. mellifera*. Uno es exclusivo de Madeira, otro es compartido entre Madeira y La Gomera y un tercero se encuentra en plantas muestreadas de La Gomera, La Palma y Tenerife. La distribución de los haplotipos es consistente con la pubescencia de la sinflorescencia que ha sido usada para delimitar dos variedades. Comparando los patrones de ITS en *E. mellifera* con los observados en *E. stygiana*, es evidente en esta última una mayor diversidad y una mayor incidencia de ribotipos endémicos insulares, hecho en desacuerdo con los modelos más generales de patrones de diversidad donde las floras de Canarias y Madeira albergan muchas más especies endémicas y una mayor proporción de endemismos insulares exclusivos que en la de Azores. Además, análisis filogenéticos apoyan la monofilia de *E. mellifera* en relación a *E. stygiana*. Haplotipos de ésta última forman una politomía no resuelta en el árbol de consenso estricto pero son resueltos como parafiléticos con respecto a *E. mellifera* en el árbol de consenso semi-estricto. A la luz de estos resultados, nosotros hipotetizamos que, en contraste con otras plantas con semillas examinadas hasta ahora, los archipiélagos más meridionales de Madeira y de Canarias podrían haber sido colonizados desde

Azores. Nuevos datos de otras regiones génicas son necesarios para testar esta hipótesis.

Palabras clave: Especiación alopátrica, Azores, Canarias, Biogeografía insular, Macaronesia, Madeira, ribotipos, delimitación taxonómica, *Euphorbia mellifera*, *Euphorbia stygiana*.

**ABSTRACT:** Samples of the Canarian-Madeiran *E. mellifera* from across its range were sequenced for the nuclear ribosomal Internal Transcribed Spacer region (ITS) to document the variation, investigate congruence between molecular data and infraspecific taxonomy, contrast the patterns with those documented in its sister species *E. stygiana* and consider the implications of the results for our understanding of the evolution of the lauroid spurges in Macaronesia. Three ribotypes were recovered in *E. mellifera*. One was unique to Madeira, a second was shared by Madeira and La Gomera and the third was found in plants sampled from La Gomera, La Palma and Tenerife. The distribution of haplotypes is consistent with the pubescence of the synflorescence that is used to delimit two varieties. Comparing ITS patterns in *E. mellifera* with those documented in *E. stygiana*, a higher diversity and higher incidence of single island endemic ribotypes are evident in the latter, at odds with the more general diversity patterns wherein the Canarian and Madeiran floras both appear to harbour many more endemic species and a much higher proportion of single island endemics than the Azores. Furthermore, phylogenetic analysis supports the monophyly of *E. mellifera* relative to *E. stygiana*. Haplotypes of the latter form an unresolved polytomy in the strict consensus tree but are resolved as paraphyletic with respect to *E. mellifera* in the semi-strict consensus tree. In light of these results, we hypothesise that, in contrast to other seed plants examined to date, the more southerly archipelagos of Madeira and the Canaries may have been colonised from the Azores. Further testing of this hypothesis with data from additional gene regions is necessary. **Keywords:** Allopatric speciation, Azores, Canaries, island biogeography, Macaronesia, Madeira, ribotype, taxon delimitation, *Euphorbia mellifera*, *Euphorbia stygiana*.

## INTRODUCTION

Fourteen species of *Euphorbia* L. are considered endemic to Macaronesia (Arechavaleta *et al.*, 2010; Borges *et al.*, 2005, 2008). A further species (*E. regis-jubae* Webb & Berthel.) may be considered near-endemic since it is otherwise restricted to the north African Macaronesian enclave. Species of *Euphorbia* have a complex evolutionary history in Macaronesia. Whilst, in general, multiple congeneric colonisations of the region appear to be relatively rare in the endemic flora (Carine *et al.*, 2004, 2010), in *Euphorbia* at least five colonisation events are necessary to explain the diversity observed (Riina *et al.*, 2013; Barres *et al.*, 2011). Furthermore, the fates of those lineages following colonisation have differed

markedly. Three lineages show anagenetic speciation with each comprising a single endemic species: *E. handiensis* Burchard is a single island endemic, restricted to the Jandia Peninsula of southern Fuerteventura whilst *E. canariensis* L. and *E. azorica* Hochst. are both multi-island endemics, widespread on their respective archipelagos of occupancy. The largest group of Macaronesian *Euphorbia* comprises the pachycaul species. It remains unclear whether this group represents a single or multiple colonisation event but diversification within the group is likely to have been recent and rapid, involving both adaptation to different ecological zones, inter-island and intra-archipelago allopatry and also, potentially, hybridization (Barres *et al.*, 2011). Molecular phylogenetic data also suggest that back-colonisation events to Iberian and North African enclave areas have likely occurred in this group (Barres *et al.*, 2011).

The final group, hereafter referred to as the lauroid spurges, comprises *E. stygiana* H. C. Watson (fig. 1a), endemic to the Azores, and *E. mellifera* Aiton (fig. 1b) that is restricted to Madeira and the Canaries. Both species are large, woody plants, for the most part restricted to laurisilva. The clade is placed in section *Helioscopia* Dumort. by molecular data, but the sister clade still remains unclear as there is no support for its placement within this section (Barres *et al.*, 2011; Riina *et al.*, 2013). Nevertheless, the data do suggest that the robust shrubby habit of these taxa is an example of derived insular woodiness (Barres *et al.*, 2011), a trait evident in many Macaronesian lineages (Carine *et al.*, 2010) but otherwise not observed among endemic *Euphorbia*.

*Euphorbia stygiana* has a distribution spanning eight of the nine islands of the Azores. It is absent only from Graciosa where there is a lack of suitable habitat. Based on morphological grounds, Schaefer (2003) recognised two allopatric subspecies: subsp. *santamariae* H. Schaefer, known from one population on Santa Maria and considered one of the top priorities for plant conservation in the Azores (Silva *et al.*, 2010) and subsp. *stygiana*, distributed on the remaining seven islands on which the species occurs and locally common on at least some of those. The two subspecies also differ in their ecology with subsp. *stygiana* occurring under Temperate Macrobioclimate conditions whereas subsp. *santamariae* occurs under Mediterranean Macrobioclimate conditions (Schaefer, 2003; Rivas-Martínez *et al.*, 2002). *Euphorbia mellifera* (fig. 1b) occurs in both Madeira and the Canaries. In Madeira, it occurs in small populations in laurel forests and was listed as Rare against the IUCN criteria by Walters & Gillett (1998). In the Canaries it is extremely rare, restricted to thirteen small and isolated populations in laurisilva forests on La Palma, Tenerife and La Gomera and it is considered Critically Endangered based on IUCN conservation criteria (Bañares *et al.*, 2003). Canarian plants have been referred to var. *canariensis* Boiss. largely on the basis of the pubescence of their synflorescence which is glabrous in Madeiran plants. However, this morphological distinction is not consistent as some plants from La Gomera possess a glabrous synflorescence (Molero & Rovira, 2005).

Schaefer *et al.* (2011) examined patterns of nuclear ribosomal Internal Transcribed Spacer region (ITS) variation in a range of Azorean endemic lineages including *E. stygiana*. The results of their analysis supported the distinction of two subspecies with the ribotype exhibited by plants of subsp. *santamariae* differing from all subsp. *stygiana* ribotypes by four or more mutations. Within subsp. *stygiana*, one ribotype was resolved as endemic to and characteristic of populations from Pico, Faial and São Jorge in the central sub-archi-



pelago. A second ribotype was endemic to and characteristic of plants from Terceira. A final ribotype was found in plants from the western sub-archipelago (Flores and Corvo) and from São Miguel in the eastern sub-archipelago. In contrast to the distribution of other ribotypes, this distribution is not readily explained by geography and Schaefer *et al.* (2011) suggested that it may reflect retention of an ancestral ribotype in these populations. Overall, the number of ribotypes documented in *E. stygiana* (four) exceeded the number of taxa recognised (two) and there is geographical structuring of the variation suggesting a role for geographic isolation in generating the diversity observed.

To date, infraspecific molecular variation in *E. mellifera* has not been investigated. In this study, we build on the study of Schaefer *et al.* (2011), and utilise the phylogenetic framework provided by Barres *et al.* (2011), to: (i) document ITS variation in the *E. mellifera*, sampling from across the distribution of the species, (ii) investigate congruence between ITS patterns and the infraspecific taxa recognised in *E. mellifera*, (iii) establish the extent to which ITS patterns in *E. mellifera* parallel those in *E. stygiana* in showing morphologically cryptic allopatric patterns of diversification and (iv) consider the implications of the results for our understanding of the evolution of the lauroid spurges in Macaronesia.

## MATERIALS AND METHODS

A total of thirty four samples of lauroid spurges were included in the analysis. For *E. mellifera*, eleven plants representing seven populations were sampled and sequenced for ITS in this study. Three populations were sampled from Madeira and two from La Gomera. One plant from La Palma was included. On Tenerife, two plants likely to have been planted and one plant from an apparently natural population were studied. For *E. stygiana*, ITS data from Schaefer *et al.* (2011) were used. This comprised 23 samples representing 15 populations from across all islands on which the species occurs. Outgroups for the analysis were selected on the basis of the analysis of Barres *et al.* (2011). Specifically, we included accessions of *E. palustris* L., *E. cashmeriana* Royle and *E. illirica* Lam. retrieved from Genbank. These three taxa were resolved as sister to the lauroid spurges in the analysis of Barres *et al.* (2011), albeit without statistical support. Details of all samples are included in Table I.

Protocols for DNA extraction, PCR, sequencing and editing of *E. mellifera* sequences followed Schaefer *et al.* (2011). Sequences were easily aligned by eye in Bioedit (Hall, 1999). Data were analysed using both statistical parsimony and maximum parsimony. TCS (Clement, 2000) was used to delimit ribotypes and to establish a statistical parsimony network. Gaps were treated as missing data and a 95% connection limit set. This analysis was restricted to ingroup accessions only (*E. mellifera* and *E. stygiana*). A parsimony analysis was performed using one exemplar of each ribotype together with the three outgroups in PAUP (Swofford, 2002). A branch-and-bound search was performed and support was assessed by 1000 bootstrap (= bs) replicate branch and bound searches.

## RESULTS

Three ribotypes were recovered in *E. mellifera* (fig. 2). One was unique to Madeira, sampled in both plants collected from the population at Chão do Ribeira. A second ribotype was shared by Madeiran plants from Levada dos Cedros and Levada Furado and by individuals from the population at Los Noruegos on La Gomera. The third ribotype was shared by both samples from the road down to Juego de Bolas on La Gomera and by all sequences from La Palma and Tenerife.

In the statistical parsimony network (fig. 2), two mutations separated *E. mellifera* ribotypes from those of *E. stygiana*. A single mutation separated *E. mellifera* ribotypes. This contrasts with the situation in *E. stygiana* wherein subsp. *santamariae* is separated from other ribotypes by a minimum of four mutations and the central group ribotype by a minimum of two ribotypes. The widespread *E. stygiana* ribotype (present on Flores, Corvo and São Miguel) and the widespread *E. mellifera* ribotype were resolved either side of the 2-step branch separating the two species.

The dataset with outgroups included 42 variable characters of which 23 were parsimony informative. Parsimony analysis recovered six trees of length 46 steps and there was no homoplasy. *Euphorbia mellifera* and *E. stygiana* are resolved as a monophyletic group (fig. 3, bs = 100%) in keeping with the results of Barres *et al.* (2011). Within the lauroid clade, *E. stygiana* ribotypes were in an unresolved polytomy in the strict consensus tree whereas *E. mellifera* was resolved as monophyletic (bs = 80%). The shared Madeiran-Gomera ribotype was resolved as sister to the other two *E. mellifera* ribotypes although with weak support (bs = 63%). In the semi-strict consensus tree, *E. stygiana* is resolved as paraphyletic with respect to *E. mellifera* (fig. 3).

## DISCUSSION

In keeping with patterns of ITS variation documented in its sister species *E. stygiana* (Schaefer *et al.*, 2011), the results of this study revealed the existence of ITS variation within *E. mellifera*. Three ribotypes were identified of which one was found in the Canaries, with a distribution spanning all three islands on which the species occurs in the archipelago, a second was found only in Madeiran plants, and the third was found to have a distribution spanning Madeira and La Gomera in the Canaries.

From a taxonomic perspective, it is notable that the haplotype patterns are consistent with the morphological traits used to define the two varieties recognised in *E. mellifera* wherein var. *canariensis* is characterised by pubescent synflorescences. All populations sampled from the Canary Islands, with the exception of those from Los Noruegos in La Gomera, exhibit this trait and they all exhibit a ribotype that is endemic to the Canary Islands. The population from Los Noruegos and populations from Madeira exhibit glabrous or sub-glabrous synflorescences that are characteristic of var. *mellifera*. Two ribotypes are found in Madeira of which one is endemic and the other is shared with Canarian plants exhibiting glabrescent synflorescences. The support for infraspecific taxa in *E. mellifera* that are not allopatric is in contrast to the situation in *E. stygiana* wherein the two subspecies currently recognised and supported by molecular data are allopatric (Schaefer *et al.*, 2011).

Analogies in ITS patterns between the two species of lauroid spurges are apparent with both species exhibiting ribotypes with multi-island distributions. Thus, as already noted, Schaefer *et al.* (2011) found that in *E. stygiana* one ribotype is distributed across three islands of the Central Group (Faial, Pico and São Jorge) and a further *E. stygiana* ribotype is found in the Western Group islands of Flores and Corvo (18 km apart) and also in São Miguel, located 490 km further Eastwards. An Eastern-Western sub-archipelago pattern is also evident in Azorean endemic *Picconia* (Martins *et al.*, 2013) and *Leontodon* (E. F. Dias, in press). In *E. mellifera*, the Canarian endemic ribotype spans all three of the islands of the archipelago on which the species occurs (La Palma, La Gomera and Tenerife) and another ribotype is shared by Madeira and La Gomera, that are also, coincidentally, located c. 490 km apart.

Differences are also evident between the patterns observed in the two species. First, there is greater ITS variation in *E. stygiana* than in *E. mellifera* with six mutations collectively defining four haplotypes in *E. stygiana* in contrast to the two mutations defining three ribotypes in *E. mellifera*. Related to this is the greater differentiation of ribotypes in the Azores: subsp. *santamariae* ribotype differs from all others by at least four mutations and the central group ribotype by at least two. In the Canaries, a single mutation separates adjacent ribotypes. Second, even though both species contain widespread ribotypes, a single haplotype was recovered from each island on which *E. stygiana* is distributed and two islands are characterised by an endemic haplotype (Schaefer *et al.*, 2011; fig. 2a); in *E. mellifera*, no island was characterised by an endemic haplotype and both Madeira and La Gomera were found to harbour two haplotypes each.

The greater diversity and higher incidence of single island endemic ribotypes observed in the Azores is at odds with patterns of species endemism since the Canarian and Madeiran floras both appear to harbour many more endemic species and a much higher proportion of single island endemics than the Azores (Carine & Schaefer, 2011). However, the results presented here are in keeping with the findings of Schaefer *et al.* (2011) and suggest that the apparent South-North decreasing diversity gradients observed when analysing endemic species occurrence data may conceal a more complex pattern of diversity across the region.

Whilst the results of the phylogenetic analysis lack resolution of the strict consensus tree and support for some of the nodes recovered, the analysis nevertheless suggests that the lauroid spurges exhibit a distinctive pattern of relationships.

In total, there are 22 genera of seed plants that contain endemics in both the Azores and the Canaries and/or Madeira. There is no molecular data or insufficient sampling in eight of these that would allow colonisation patterns between the Azores and Madeira and/or Canaries to be inferred (*Deschampsia* P. Beauv., *Frangula* Mill. [distributed in the Azores and Madeira but known from the latter only as fossils], *Holcus* L., *Luzula* DC., *Rumex* L., *Smilax* L., *Vaccinium* L. and *Viburnum* L.). The relationships of endemic *Hypericum* L. and *Tolpis* Adans. species are inadequately resolved to infer relationships between Azorean and Canarian-Madeiran taxa (Nürk *et al.*, 2013, Gruenstaeudl *et al.*, 2012). In the case of *Festuca* L., *Hedera* L., *Juniperus* L. and *Vicia* L., molecular data indicate that the Azorean taxa are the result of colonisation events independent of those to the Canaries and Madeira (Díaz-Pérez *et al.*, 2008, Valcárcel *et al.*, 2003, Rumeau *et al.*, 2011, Schaefer *et al.*, 2012).

In *Picconia*, the Azorean *P. azorica* (Tutin) Knobl. and the Canarian-Madeiran *P. excelsa* (Sol.) DC. were resolved as reciprocally monophyletic in the analysis of Ferreira *et al.* (2010). The Azorean endemic *Ilex perado* Aiton subsp. *azorica* (Loes.) Tutin was similarly resolved as reciprocally monophyletic with respect to Canarian accessions of the species in a recent microsatellite analysis although no Madeira accessions were included (González-González, 2011). García-Verdugo *et al.* (2013) investigated microsatellite variation in *Prunus lusitanica* L., including both the Azorean and Canarian-Madeiran endemic subspecies. They noted that the Azores populations show a high level of private alleles and that there is strong genetic differentiation between taxa, suggesting that the Azores and the Canary Islands-Madeira represent independent geographical areas in which groups of populations evolved independently.

In several other groups, a pattern consistent with colonisation from the southern archipelagos northwards to the Azores is evident. Thus, in *Laurus* L., the Azores haplotype is derived from a haplotype currently present in Madeira, the Canary Islands and southern Morocco (Rodríguez-Sánchez *et al.*, 2009). In *Lotus* L. (Ojeda *et al.*, 2012) and in *Pericallis* D. Don (Swenson & Manns, 2003), the Azorean taxa are nested within clades otherwise distributed in the Canaries and Madeira. Thus, in general, molecular phylogenies of groups with a distribution spanning the Azores and Madeira-Canaries suggest either reciprocal monophyly of the two areas of the derivation of Azorean species or populations from the more southerly archipelagos. To date, the only possible exception to these patterns is provided by *Erica scoparia* L. *sensu lato* (including subsp. *azorica* (Hochst. *ex* Seub.) D.A. Webb and subsp. *madericola* D.C. McClint.) for which the molecular analysis of Desamoré *et al.* (2011) suggested that Madeira was colonised recently although it is unclear if it was colonised from the Azores or the continent.

In the case of the lauroid spurges, the monophyly of the Madeiran-Canarian *E. mellifera* is supported relative to the Azorean *E. stygiana* (fig. 3). Whilst the *E. stygiana* ribotypes form an unresolved polytomy in the strict consensus tree, they are resolved as paraphyletic with respect to *E. mellifera* in the semi-strict consensus tree which shows nodes that are not contradicted in any of the most parsimonious trees. This hints at a situation at least consistent with the colonisation of the more southerly archipelagos of Madeira and the Canaries from the Azores, followed by allopatric diversification. Geographical isolation has clearly been a key factor in the diversification of the group as the species hybridize readily in cultivation (Walker, 2003). The North to South colonisation hypothesis is also consistent with the greater ITS, ribotype and ecological diversity observed in the Azorean *E. stygiana* than in *E. mellifera*. Such a colonisation pattern is also evident in a number of cryptogamic groups, although typically those groups are of neotropical affinities (Vanderpoorten *et al.*, 2011) rather than Old World affinities as appears to be the case with the lauroid spurges (Barres *et al.*, 2011). Whilst the lack of support for this relationship means that it must be considered no more than a hypothesis at this stage, further testing with data from additional regions such as those used by Barres *et al.* (2011) would allow this potentially intriguing pattern to be more rigorously investigated.

Macaronesia has attracted the interests of biologists for centuries and for good reason, given the rich and distinctive endemic floras of the archipelagos that make up the region. Arnaldo Santos-Guerra, in whose honour this volume is dedicated, has been instrumental

in the application of molecular data to the study of the flora since botanists from the region led the very first molecular phylogenies of Macaronesian groups (Francisco-Ortega *et al.*, 1995). Such studies have provided many new insights into the evolution of Macaronesian plant diversity. However, as the lauroid spurge serves to highlight, the full complexity of relationships in the region's endemic flora still remains to be fully understood.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We are extremely grateful to Arnaldo Santos-Guerra whose collaboration, hospitality and expertise in the Macaronesian flora over many years has been greatly valued. We are also grateful to Arnaldo for collecting material from La Palma used in this study. We also acknowledge the Gobierno de Canarias and Governo Regional da Madeira for permission to collect plant material.

#### BIBLIOGRAPHY

- ARECHA VALETA, M., S. RODRÍGUEZ, N. ZURITA & A. GARCÍA (eds) (2010). *Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos, plantas y animales terrestres. 2009*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias, La Laguna, Tenerife. 579 pp.
- BARRES, L., R. VILATERSANA, J. MOLERO, A. SUSANNA & M. GALBANY-CASALS. (2011). Molecular phylogeny of *Euphorbia* subg. *Esula* sect. *Aphyllis* (Euphorbiaceae) inferred from nrDNA and cpDNA markers with biogeographic insights. *Taxon* 60: 705-720.
- BORGES, P. A. V., R. CUNHA, R. GABRIEL, A. F. MARTINS, L. SILVA & V. VIEIRA (eds) (2005) *A list of the terrestrial fauna (Mollusca and Arthropoda) and flora (Bryophyta, Pteridophyta and Spermatophyta) from the Azores*. Direcção Regional do Ambiente and Universidade dos Açores, Horta, Angra do Heroísmo and Ponta Delgada. 317 pp.
- BORGES, P. A. V., C. ABREU, A. M. F. AGUIAR, P. CARVALHO, R. JARDIM, I. MELO, P. OLIVEIRA, C. SÉRGIO, A. R. M. SERRANO & P. VIEIRA (eds) (2008). *A list of the terrestrial fungi, flora and fauna of Madeira and Selvagens archipelagos*. Direcção Regional do Ambiente da Madeira and Universidade dos Açores, Horta, Angra do Heroísmo and Ponta Delgada. 438 pp.
- CARINE, M. A. & H. SCHAEFER (2010). The Azorean diversity enigma: why are there so few Azorean endemic flowering plants and why are they so widespread? *Journal of Biogeography* 37: 77-89.
- CARINE, M. A., J. FRANCISCO-ORTEGA, A. SANTOS-GUERRA & S. J. RUSSELL (2004). Relationships of island and continental floras: molecular evidence for multiple colonisations into Macaronesia and subsequent back-colonisation of the continent in *Convolvulus* L. *American Journal of Botany* 91: 1070-1085.
- CARINE, M. A., A. SANTOS GUERRA, I. R. GUMA, & J. A. REYES-BETANCORT, J.A. (2010). Endemism and evolution of the Macaronesian Flora, pp. 101-124. In: D.M.

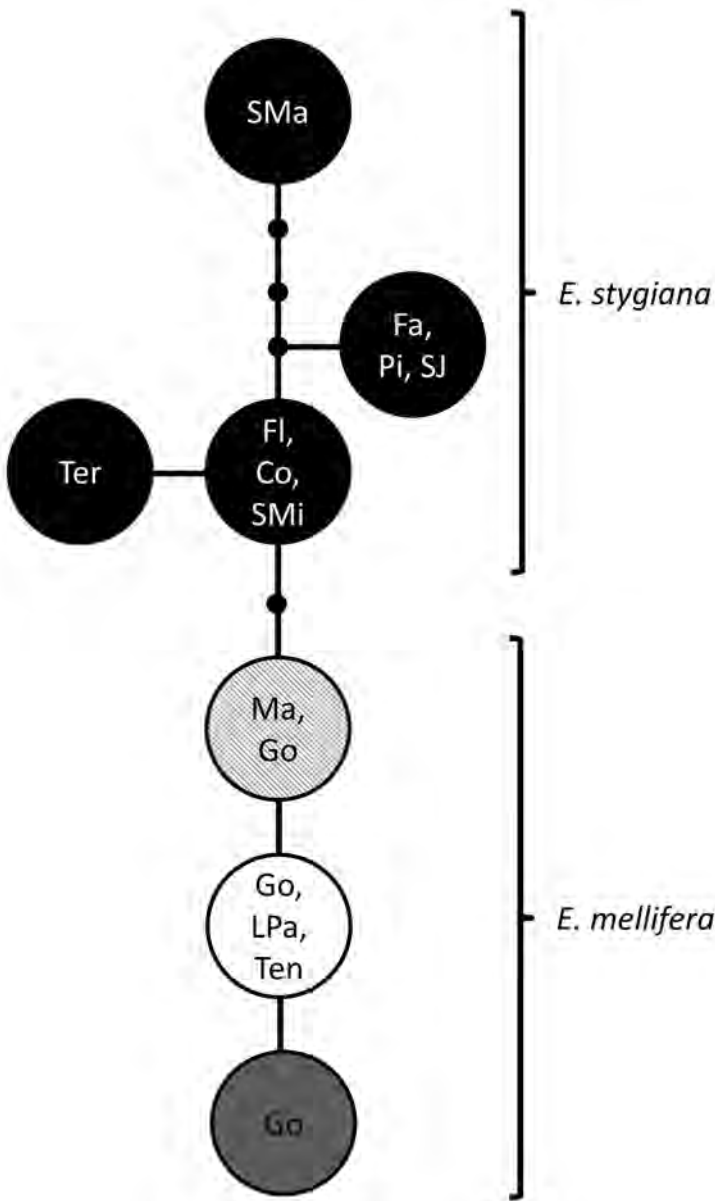
- Williams & S. K. Knapp (eds) *Beyond Cladistics: The Branching of a Paradigm*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press.
- CLEMENT, M., D. POSADA & K. A. CRANDALL (2000). TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9: 1657-1659.
- DÉSAMORÉ, A., B. LAENEN, J. M. GONZÁLEZ-MANCEBO, R. JAÉN MOLINA, N. BYSTRIAKOVA, E. MARTINEZ-KLIMOVA, M. A. CARINE & A. VANDER-POORTEN (2012). Inverted patterns of genetic diversity in continental and island populations of the heather *Erica scoparia* s.l. *Journal of Biogeography* 39: 574-584.
- DÍAZ-PÉREZ, A., M. SEQUEIRA, A. SANTOS-GUERRA & P. CATALÁN (2008). Multiple colonizations, in situ speciation, and volcanism-associated stepping-stone dispersals shaped the phylogeography of the Macaronesian Red Fescues (*Festuca* L., Gramineae). *Systematic Biology* 57: 732-749.
- FERREIRA, R. C., R. PIREDDA, F. BAGNOLI, F. BELLAROSA, M. ATTIMONELLI, S. FINESCHI, B. SCHIRONE & M. C. SIMEONE (2010). Phylogeography and conservation perspectives of an endangered macaronesian endemic: *Picconia azorica* (Tutin) Knobl. (Oleaceae). *European Journal of Forest Research* 130: 181-195.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., R. K. JANSEN, D. J. CRAWFORD & A. SANTOS-GUERRA (1995). Chloroplast DNA evidence for intergeneric relationships of the Macaronesian endemic genus *Argyranthemum* (Asteraceae). *Systematic Botany* 20: 413-422.
- GARCÍA-VERDUGO, C., J. A. CALLEJA, P. VARGAS, L. SILVA, O. MOREIRA & F. PULIDO (2013). Polyploidy and microsatellite variation in the relict tree *Prunus lusitanica* L.: how effective are refugia in preserving genotypic diversity of clonal taxa?. *Molecular Ecology* 22: 1546-1557.
- GONZÁLEZ-GONZÁLEZ, E. A. (2011). Análisis de la diversidad genética en poblaciones naturales de especies vegetales amenazadas: *Ilex perado* ssp. *Lopezilloi* (Aquifoliaceae), *Silene nocteolens* (Caryophyllaceae) y *Sorbus aria* (Rosaceae). Unpublished PhD thesis, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.
- GRUENSTAEUDL, M., A. SANTOS-GUERRA & R. K. JANSEN (2012). Phylogenetic analyses of *Tolpis* Adans. (Asteraceae) reveal patterns of adaptive radiation, multiple colonization and interspecific hybridization. *Cladistics* doi: 10.1111/cla.12005.
- HALL, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Wind Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95-98.
- MARTINS, J. M., O. C. B. MOREIRA, J. SARDOS, M. G. B. MACIEL, L. SILVA & M. T. M. MOURA (2013). Population genetics and conservation of the Azorean tree *Picconia azorica*. *Biochemical Systematics and Ecology* 49: 135-143.
- MOLERO, J. & A. M. ROVIRA. (2005). Typification of Some Macaronesian and Mediterranean Dendroid Spurges. *Taxon* 54: 472-474.
- NÜRK, N. M., S. MADRIÑÁN, M. A. CARINE, M. W. CHASE & F. R. BLATTNER (2013). Molecular phylogeny and character 1 evolution in St. John's wort (*Hypericum*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66: 1-16.
- OJEDA, I., A. SANTOS-GUERRA, R. JAÉN-MOLINA, F. OLIVA-TEJERA, J. CAUJAPÉ-CASTELLS & Q. CRONK (2012). The origin of bird pollination in Macaronesian *Lotus* (Loteae, Leguminosae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 306-318.

- RIINA, R.; J. A. PEIRSON, D. V. GELTMAN, J. MOLERO, B. FRAJMAN, A. PAHLEVANI, L. BARRES, J. J. MORAWETZ, Y. SALMAKI, S. ZARRE, A. KRYUKOV, P. V. BRUYNS & P. E. BERRY (2013). A worldwide molecular phylogeny and classification of the leafy spurges, *Euphorbia* subg. *Esula* (Euphorbiaceae). *Taxon* 62: 316-342.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S.; T. E. DÍAZ, F. FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, J. IZCO, J. LOIDI, M. LOUSA & A. PENAS. 2002. Vascular Planta Communities of Spain and Portugal. Part I. *Itinera Geobotanica* 15: 1-432.
- RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ, F., B. GUZMÁN, A. VALIDO, P. VARGAS & J. ARROYO. (2009). Late Neogene history of the laurel tree (*Laurus* L., Lauraceae) based on phylogeographical analyses of Mediterranean and Macaronesian populations. *Journal of Biogeography* 36: 1270-1281.
- SCHAEFER, H. (2003) Chorology and diversity of the Azorean flora. *Dissertationes Botanicae* 374: 1-130.
- SCHAEFER, H., M. MOURA, M. G. BELO MACIEL, L. F. SILVA, F. J. RUMSEY & M. A. CARINE (2011) Taxonomic checklists and the Linnean shortfall in oceanic island biogeography: a case study in the Azores. *Journal of Biogeography* 38: 1345-1355.
- SCHAEFER, H., P. HECHENLEITNER, A. SANTOS-GUERRA, M. SEQUEIRA, G. KENICER, R. T. PENNINGTON & M. A. CARINE (2012). Systematics, biogeography, and character evolution of the legume tribe Fabeae with special focus on the middle-Atlantic island lineages. *BMC Evolutionary Biology* 12:250.
- SILVA, L., M. C. MARTINS, G. B. MACIEL & M. MOURA (2010). Azorean Vascular Flora: Priorities in Conservation. Amigos dos Açores & CCPA, Ponta Delgada. 116 pp.
- SWENSON, U. & U. MANNIS (2003). Phylogeny of *Pericallis* (Asteraceae): A total evidence approach reappraising the double origin of woodiness. *Taxon* 52: 533-546.
- SWOFFORD, D.L. (2002). PAUP\*. Phylogenetic analysis using parsimony and other methods v.4.0b8. Sinauer, Sunderland, MA.
- VALCÁRCEL, V., O. FIZ & P. VARGAS (2003). Chloroplast and nuclear evidence for multiple origins of polyploids and diploids of *Hedera* (Araliaceae) in the Mediterranean basin. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27: 1-20.
- VANDERPOORTEN, A., B. LAENEN, R. GABRIEL, J. M. GONZALEZ-MANCEBO, F. J. RUMSEY & M. A. CARINE, M. A. (2011). Dispersal, diversity and evolution of the Macaronesian cryptogamic floras, pp. 338-364. In: D. Bramwell and J. Caujapé-Castells (eds) *Plant and Islands*. Cambridge: Cambridge University Press.
- WALKER, T. (2003). A new gardenworthy *Euphorbia* hybrid. *The Plantsman (New Series)* 2: 94-97.

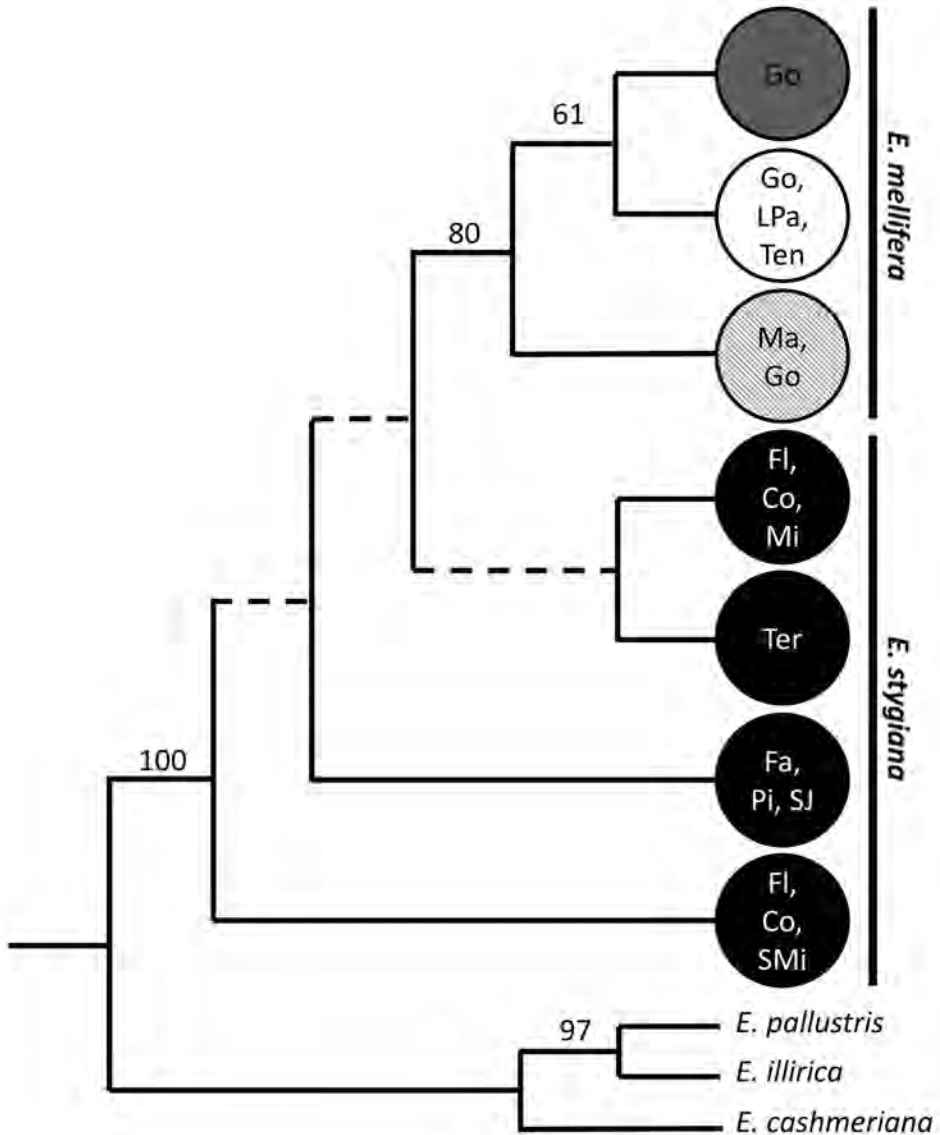


**Figure 1.-** (a) Flowering symflorecence of *Euphorbia mellifera*. (b) *Euphorbia stygiana* subsp. *stygiana* in fruit. Photos: (a) J. A. Reyes-Betancort; (b) M. Carine.





**Figure 2.-** Statistical parsimony network showing relationships of *E. mellifera* and *E. stygiana* ITS ribotypes. Black circles = Azores, Grey = Madeira, White = Canaries, Hashed = Madeira and Canaries. Small closed circles indicate unsampled/extinct haplotypes. Letters refer to islands of occupancy: Co = Corvo (Azores), Fa = Faial (Azores), Fl = Flores (Azores), Go = La Gomera (Canaries), LPa = La Palma (Canaries), Ma = Madeira, Pi = Pico (Azores), SJ = São Jorge (Azores) SMa = Santa Maria (Azores), SMi = São Miguel (Azores), Ter = Terceira (Azores), Ten = Tenerife (Canaries).



**Figure 3.-** Semi strict consensus tree of six most parsimonious trees. The tree is rooted between the outgroups (*E. palustris*, *E. illirica* and *E. cashmeriana*) and the ingroup (*E. mellifera* and *E. stygiana*). Dashed lines are those not present in the strict consensus tree. Numbers above nodes indicate bootstrap proportions (%). Maximum Parsimony. For letters used to refer to island of occupancy, see fig. 2.

**Table I.-**

Accessions used in the analysis including details of the Island and locality of the population, voucher details or source publication in the case of published sequences, the number of samples sequenced from the population and GenBank accession numbers.

Taxon	Island	Locality	Source	Nr. of Samples	GenBank accession numbers
<i>E. mellifera</i>	Tenerife	Anaga, Casa Forestal, 830 m	J.A. Reyes-Betancort, s.n., 16.2.2013	1	KF548553
	Tenerife	Anaga, La Ensiñada, 800 m	J.A. Reyes-Betancort, s.n., 16.2.2013	1	KF548552
	Tenerife	Cabeza del Tejo, 800 m	J.A. Reyes-Betancort, s.n., 16.2.2013	1	KF548555
	La Palma	Los Tilos, 500 m	A. Santos-Guerra, s.n., 10.2.2013 (ORT)	1	KF548554
	La Gomera	Road down to Juego de Bolas	J.A. Reyes-Betancort & K. Jones, 220, 28.3.2011 (ORT)	2	KF548551
	La Gomera	Los Nortuegos, 1314 m	J.A. Reyes-Betancort & K. Jones, 268, 28.3.2011 (ORT)	2	KF548558 KF548559
	Madeira	Chão do Ribeira	M. Carine & F. Rumsey 49, 11.9.2012 (BM)	2	KF548556 KF548557
	Madeira	Levada dos Cedros	M. Carine & F. Rumsey 32, 10.9.2012 (BM)	1	KF548561
	Madeira	Levada Furado	M. Carine & F. Rumsey 6, 9.9.2012 (BM)	1	KF548560
<i>Euphorbia stygiana</i> subsp. <i>stygiana</i>	São Miguel	Sete Cidades	Schaefer <i>et al.</i> (2011)	1	HQ202074
	Terceira	Rocha do Chumbre	Schaefer <i>et al.</i> (2011)	2	HQ202075, HQ202076
	Pico	Transversal road, c. 100m west of Casa do Abrigo	Schaefer <i>et al.</i> (2011)	2	HQ202077, HQ202078

Pico	Transversal road, Lagoa do Caiado	Schaefer <i>et al.</i> (2011)	3	HQ202079, HQ202080, HQ202081
Faial	Caldeirão da Ribeirinha	Schaefer <i>et al.</i> (2011)	1	HQ202082
	NNE facing slopes of Caldeira Grande	Schaefer <i>et al.</i> (2011)	2	HQ202083, HQ202084
São Jorge	Caldeira Grande	Schaefer <i>et al.</i> (2011)	1	HQ202085
	Silveira - Ribeira Seca - Canada do Pico dos Touros	Schaefer <i>et al.</i> (2011)	1	HQ202086
	Top of track that begins ca. 3.5 km SW from the main road junction for Manadas.	Schaefer <i>et al.</i> (2011)	1	HQ202087
	Biscoitos	Schaefer <i>et al.</i> (2011)	1	HQ202088
	Topo - Canto Norte do Topo	Schaefer <i>et al.</i> (2011)	1	HQ202089
	North coast, west of Topo	Schaefer <i>et al.</i> (2011)	1	HQ202090
Flores	Peninha	Schaefer <i>et al.</i> (2011)	1	HQ202091
	Miradouro Pico da Casinda	Schaefer <i>et al.</i> (2011)	1	HQ202092
Corvo	NE flank of the island, west of the farol.	Schaefer <i>et al.</i> (2011)	4	HQ202093, HQ202094, HQ202095, HQ202096
Santa Maria	Sao Lorenço	Schaefer <i>et al.</i> (2011)	3	HQ202071, HQ202072, HQ202073
–	–	Barres <i>et al.</i> (2011)		HQ900637
–	–	Barres <i>et al.</i> (2011)		HQ900592
–	–	Barres <i>et al.</i> (2011)		HQ900616
<i>Euphorbia stygiana</i> subsp. <i>santamariae</i>				
<i>E. palustris</i>				
<i>E. cashmeriana</i>				
<i>E. illirica</i>				

Fecha de recepción: 28 junio 2013

Fecha de aceptación: 29 junio 2013

VIERAEA	Vol. 41	269-292	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

**Evolución y vías de acceso a la dioecia en la Flora Canaria:  
*Neochamaelea pulverulenta* (Cneoraceae)  
un ejemplo desde heterodichogamia y androdioecia**

JULIA PÉREZ DE PAZ, ROSA FEBLES-HERNÁNDEZ,  
OLGA FERNÁNDEZ-PALACIOS & MAGÜI OLANGA-CORRAL

*Jardín Botánico Canario "Viera y Clavijo"*  
*Laboratorios de Micromorfología y Biología Reproductiva*  
*Camino El Palmeral, 14. Tafira Alta*  
*35017 Las Palmas de Gran Canaria*  
*jperezdepaz28@gmail.com*

PÉREZ DE PAZ, J., R. FEBLES-HERNÁNDEZ, O. FERNÁNDEZ-PALACIOS & M. OLANGA-CORRAL (2013). Evolution and dioecy pathway in Canarian Flora: *Neochamaelea pulverulenta* (Cneoraceae) an example from heterodichogamy and androdioecy. *VIERAEA* 41: 269-292.

**SUMMARY:** *Neochamaelea* (Cneoraceae), a monotypic, woody and endemic genus in the Canaries archipelago, grows in the dry sunny slopes with tabaibal-cardonal ecosystems in the islands of La Gomera, Tenerife and Gran Canaria where his best populations are in areas of Biosphere Reserve. In this study, male and female floral features were characterized, considering the resources of the androecium and gynoecium together with the phenology and floral development. The knowledge of the reproductive system is an important empirical evidence for evolution towards dioecy from the duodichogamy (individuals with three sexual phases M-F-M), heterodichogamy, (with protandrous and protogynous phenotypes) and androdioecy (with monoecious and male individuals), scanty frequency and traditionally controversial pathway, already tested in the same lineage of *Neochamaelea* (order Sapindales) in genus *Acer*. As consequence of the great complexity and peculiarity of reproductive system of *Neochamaelea*, it was important to protect the highest number of populations as possible to guarantee the development, maintenance and evolution of the sexual phenotypes, example of interaction between the environmental variables and genotypes.

**Key words:** *Neochamaelea*, Canary islands, duodichogamy, heterodichogamy, androdioecy, functional dioecy polymorphisms of pollen, breeding systems, Cneoraceae, Sapindales.

RESUMEN: *Neochamaelea pulverulenta* (Cneoraceae), género monotípico exclusivo y leñoso del archipiélago canario, se encuentra en las laderas secas y soleadas del tabaibal-cardonal canario en las islas de La Gomera, Tenerife y Gran Canaria donde posee sus mejores poblaciones en la zona declarada Reserva de la Biosfera. El conocimiento del sistema reproductivo se revela como una importante evidencia empírica de acceso a situaciones de dioecia, desde la duodicogamia (individuos con tres fases sexuales M-F-M), heterodicogamia (con fenotipos protándricos y protogínicos) y androdioecia (con individuos monoicos y masculinos) vía poco frecuente y tradicionalmente controvertida, ya testada en el mismo linaje de *Neochamaelea* (orden Sapindales) en géneros como *Acer*. La gran complejidad y peculiaridad del sistema reproductivo de *Neochamaelea*, merece la protección del mayor número de poblaciones posible que garanticen el desarrollo, mantenimiento y evolución de los fenotipos sexuales, ejemplo de interacción entre las variables ambientales y genotipos. Palabras clave: *Neochamaelea*, Canarias, duodicogamia, heterodicogamia, androdioecia, dioecia temporal funcional, polimorfismos polínicos, sistemas de cruzamiento, Cneoraceae, Sapindales.

## INTRODUCCIÓN

*Neochamaelea pulverulenta* (Vent) Erdtman, género monotípico exclusivo del archipiélago canario, se caracteriza por ser un arbusto fuertemente leñoso que se encuentra preferentemente en las laderas secas y soleadas del tabaibal-cardonal canario en las islas de La Gomera, Tenerife y Gran Canaria (en esta última con sus mejores poblaciones en la zona declarada Reserva de la Biosfera). A pesar de su elevado número de cromosomas ( $2n=36$ ), se considera actualmente como un paleoendemismo diploide, de flores entomógamas polinizadas al parecer por hormigas, pequeñas abejas solitarias y abejas melíferas (Borgen, 1974; Valido & Nogales 1994; Bramwell & Bramwell, 2001; Rigueiro et al., 2009; Valido & Olesen, 2010). Sus frutos drupáceos son consumidos por lagartos endémicos que dispersan sus semillas a corta distancia aunque también coexiste con diásporas a larga distancia (diplocoria) por aves rapaces que consumen lagartos (Valido, 1999; Nogales et al., 2012; Vargas et al., 2012).

Aunque su *status* como género ha sido cuestionado (Appelhans et al., 2010) se considera uno de los dos componentes de la familia Cneoraceae, junto a *Cneorum* recientemente reducido a género monotípico (*C.triccocum* L= *C. trimerum* Chodat) exclusivo del Mediterráneo occidental (Appelhans et al., 2010). *Neochamaelea pulverulenta* fue descrita como *Cneorum pulverulentum* por Ventenat (1803) hasta que Van Tieghem (1898) lo diferencia como género *Chamaelea* por las flores tetrámeras del taxon canario, permaneciendo así hasta que Engler (1931) le devuelve su primera asignación (*Cneorum*) aunque lo circunscribe en un subgénero que denomina *Neochamaelea*. Mas tarde, las notorias diferencias y originalidad del tipo polínico (número de aperturas y ornamentación de la exina) le devuelven su categoría de género, renombrado como *Neochamaelea* (Erdtman, 1952), estado que se refuerza por caracteres del leño secundario, indumento, tetramería de la flor, estructuras nectaríferas y número de óvulos por carpelo (Lobreau-Callen et al., 1978; Carl-

quist, 1988; Van Der Ham et al., 1995; Caris et al., 2006). Estos caracteres morfológicos, incluido el tipo polínico de *Cneorum* (extraordinariamente similar al género *Ruta*) muestran una marcada afinidad de Cneoraceae con la familia Rutaceae.

La relación entre Cneoraceae y Rutaceae se refuerza por filogenias moleculares (Grosso et al., 2008; APG III, 2009). Cneoraceae junto a otras pequeñas familias circunscritas en el orden Sapindales (Acerales) y géneros de posición incierta, comportarían una nueva subfamilia (Spathelioideae) de Rutaceae *s.l.* En estas filogenias, Cneoraceae representada por *Neochamaelea*, manifiesta una gran afinidad con *Ptaeroxylon* género monotípico sudafricano circunscrito en la familia Ptaeroxylaceae del sur y este de África, justificada también por datos quimiotaxonómicos, morfológicos, reproductivos y palinológicos (Leroy et al., 1990; Van Der Ham et al., 1995). Filogenias de Rutaceae *s.l.* más completas (Razafimandimbison et al., 2010; Appelhans et al., 2011) reafirman la identidad de Ptaeroxylaceae conformada por tres géneros arborescentes que albergan sistemas sexuales de distinta complejidad y tendencia a la dioecia: *Bottegoa* en África del este (dioecia), *Ptaeroxylon* en Sudáfrica (dioecia) y *Cedrelopsis* en Madagascar (poligamia y dioecia). Se refuerza la diferenciación de *Neochamaelea* y *Cneorum* semejante a la de *Ptaeroxylon* y *Cedrelopsis*, ya que palinológicamente similares, también muestran el cambio evolutivo desde un óvulo por carpelo (*Neochamaelea*, *Ptaeroxylon*) a dos (*Cneorum*, *Cedrelopsis*). Merece destacar la estrecha relación de Cneoraceae con Ptaeroxylaceae que reconsidera la tradicional biogeografía de Cneoraceae y no descarta un origen africano.

El análisis de la variabilidad genética poblacional de *N. pulverulenta*, según marcadores aloenzimáticos (Lorenzo et al., 2003) muestra una diversidad genética media, con poblaciones naturales poco cohesionadas y bajo nivel de flujo génico que se reafirma por microsátelites (Jaén et al., 2012) y que justifica un proceso de dispersión a corta distancia (saurocoria) mas generalizado que la diplocoria que incluye diásporas a larga distancia. La baja identidad genética entre *N. pulverulenta* y *C. tricoccon*, así como el escaso número de alelos compartidos, reforzaría la hipótesis evolutiva de una lejana y antigua divergencia entre los dos géneros, ya sugerida por estudios palinológicos previos (Lobreau-Callen et al., 1978) y por la última filogenia molecular (Appelhans et al., 2011).

Desde un punto de vista reproductivo, a diferencia de *C. tricoccon* que se manifiesta como andromonoico con individuos monoicos provistos de flores (trímeras) masculinas y hermafroditas (Traveset, 1995; Tébar & Llorens, 1997), *Neochamaelea* con flores hermafroditas aunque funcionalmente masculinas y femeninas, se muestra como morfológicamente androdioico, con individuos masculinos y monoicos provistos de una fuerte dicogamia interfloral y situaciones de dioecia funcional temporal, que hasta el presente no se ha caracterizado (Pérez de Paz, 2002; Lorenzo et al., 2003; Pérez de Paz et al., 2011). Estos últimos autores han puesto de manifiesto la coexistencia de individuos masculinos con individuos inicialmente masculinos (protándricos) y otros inicialmente femeninos (protogínicos) que revelan situaciones complejas del sistema sexual que necesitan ser clarificadas y caracterizadas después del seguimiento de varios periodos de floración en poblaciones naturales y cultivadas.

Después del gran impulso protagonizado por Darwin (1877) en el conocimiento del dimorfismo sexual y origen de la dioecia, se propició un gran avance protagonizado por la generación de hipótesis y modelos teóricos del polimorfismo sexual (frecuencia, fecundidad y vigor de morfos) en relación a las fuerzas selectivas (especialización sexual y recur-



son o búsqueda de alogamia) y factores ecológicos que propician las distintas vías evolutivas y acceso a la dioecia (Lloyd, 1980; Bawa, 1980; Bawa & Beach, 1981; Renner & Ricklefs, 1995; Charlesworth, 1999; Webb, 1999; Sakai & Weller, 1999; etc). El incremento exponencial de las técnicas moleculares y filogenias (bien resueltas) ha permitido el segundo gran avance en el conocimiento del polimorfismo sexual y origen de la dioecia (Freeman et al., 1997; Webb, 1999; Renner, 2001; Vamosi et al., 2003; Mitchell & Diggle, 2005; Gleiser & Verdú, 2005; Pannell & Verdú, 2006; Delph, 2009; Barrett, 2010). En las angiospermas, se han aceptado unas cinco vías de acceso a la dioecia desde el hermafroditismo o co-sexualidad, mediante la: (i) ginodioecia, vía más común; (ii) monoecia, bastante generalizada; (iii) heterostilia; (iv) androdioecia, poco común y controvertida; y (v) heterodicogamia, con escasos datos que no permiten reconocer situaciones de transición, ni las posibles fuerzas selectivas responsables. La expresión de dioecia en las angiospermas se considera con un fuerte componente filogenético asociado a determinados linajes taxonómicos, que condicionan la respuesta de los taxones colonizadores en los diferentes lugares del planeta, más que las fuerzas selectivas locales (que actuarían en segundo lugar) siendo más frecuentes en ecosistemas tropicales e isleños declarados idóneos para los estudios evolutivos de los sistemas sexuales como la diclinia o polimorfismo sexual y dioecia (Bawa, 1982; Renner & Ricklefs, 1995; Sakai et al., 1995a, 1995b; 1997; Richards, 1997; Barrett, 1998; Grant, 1998; Bernardello et al., 1999 y 2001; Helfgott et al., 2000; Anderson et al., 2001 y 2002; Humeau et al., 2003; Tseng et al., 2008; et al., 2011). En Canarias, el polimorfismo sexual en taxones endémicos y vías de acceso a la dioecia se ha evaluado de forma preliminar (Pérez de Paz et al., 2011, en prensa) y *Neochamaelea* se ha revelado como una posible manifestación de heterodicogamia y androdioecia (vía poco frecuente tradicionalmente controvertida) ya testada en el mismo linaje de *Neochamaelea* (orden Sapindales) en géneros como *Acer* (De Jong, 1976; Gadek et al., 1996; Sato, 2002; Gleiser & Verdú, 2005; Pannell & Verdú, 2006; Renner et al., 2007; Gleiser et al., 2008; Tal, 2009; Shang et al., 2012) y que puede dar acceso a una dioecia temporal y funcional.

La falta de datos y seguimientos exhaustivos de los periodos de floración en las poblaciones naturales de *Neochamaelea*, justifica el presente trabajo que contribuye al conocimiento y evolución del polimorfismo sexual en Canarias, analizando la presencia de dúo y heterodicogamia con posibles situaciones de androdioecia. Los principales objetivos se centran en:

1. Caracterización de las flores femeninas y masculinas, considerando los recursos del androceo y gineceo junto con la fenología y desarrollo de la flor.
2. Expresión sexual y dicogamia interfloral de los individuos (separación temporal masculina y femenina) en varias poblaciones naturales «phenotypic gender» con detección de las fases sexuales o fenología de los fenotipos monoicos, recursos florales y formación de frutos.
3. Caracterización de los morfos o fenotipos sexuales: individuos monoicos (duodicógamos, protándricos, protogínicos) y/o masculinos. Fenología y probabilidad de cruces «functional gender» entre los fenotipos. Estabilidad o labilidad sexual.
4. Caracterización del sistema sexual de *Neochamaelea*, identificando la androdioecia, duodicogamia y/o heterodicogamia, como posibles vías de acceso a la dioecia en plantas superiores y ecosistemas isleños.

## MATERIAL Y MÉTODOS

El material observado y muestreado (botones y flores) en Gran Canaria (Tabla I) corresponde a periodos de floración no consecutivos de individuos cultivados en el JBCVC (con procedencia del Bco de Vicentillos) desde los años 2000-2013 y seguimientos consecutivos (2010-2013) en varias poblaciones naturales y JBCVC (Tabla I).

Para la caracterización de las flores masculinas y femeninas, se desarrollan observaciones y biometrías en más de 350 flores, diseccionadas bajo un estereomicroscopio (Olympus SZ-CTV). La evaluación de los recursos del androceo y gineceo se ha expresado por el *ratio* Polen/Óvulo (P/O) por flor de Cruden (1977) que valora los niveles potenciales de *xenogamia*.

Para la estimación del *ratio* P/O poblacional, se tienen en cuenta los pólenes de las flores masculinas de *Neochamaelea*, en relación a los óvulos de las flores femeninas. Se parte de las anteras de varios botones y flores fijados en alcohol 70% (9-33) procedentes de varios individuos (Tabla I). Se contabiliza el número de pólenes por antera en un Microscopio Óptico (Olympus BHB y Nikon Eclipse NI) con cámaras de video (JVC TK-C1381), digital (Nikon DS-Fi2) y sistema de análisis de Imagen (IPP 5.0, Nis Elements 4.11) que permite el recuento automático de los granos en pantalla junto con las biometrías del eje mayor, eje menor y área. Se suman los pólenes de las distintas anteras de la flor masculina y se divide por el número de óvulos de la flor femenina. Para los estudios de polen al MO se tiñen los granos con una solución hidro-alcohólica-glicerizada de fucsina básica al 0.05% (Pérez de Paz et al., 2007). Para la observación de los granos al MEB (Jeol JSM-6380LV) se metalizan en un Sputtering Polaron E5000 con una fina película de oro no superior a 252 Å en una atmósfera de Argón. El tratamiento estadístico de todos los parámetros florales y palinológicos considerados en este estudio, se somete a un análisis de varianza no paramétrico o test de Kruskal-Wallis.

El estudio del desarrollo de la flor o fenología floral y del fruto se lleva a cabo por observaciones *in vivo*, tanto en el campo como en cultivo en un total de 40 botones florales (20 femeninos y 20 masculinos) en dos periodos de floración. Se parte de botones de unos 5-6 mm de longitud hasta que alcanzan los 7-9 mm, inmediatamente antes de la antesis, o apertura flo-

POB	COD	Fenol Est	BIOMETRÍAS FLOR			P/O FLOR	
		NºInd	NºInd	NºFls M	NºFls F	NºInd	NºFls-NºAnt
Bco. Arguineguín	NPBA	58 (62)	26	119	89	20	33-69
Bco. Tirajana (La Sorrueda)	NPS	23 (25)	24	55	35	13	21-41
Dda La Aldea (Tasartico)	NPT	51 (65)	21	24	12	5	9-18
Jardín Canario Cult	JBCVC	34 (48)	11	14	15	11	12-22

**Tabla I.-** Material evaluado y analizado. Fenol Est: fenología estacional, Nº Ind: número de individuos analizados, en paréntesis, el número total de individuos marcados que incluyen los que no florecieron o fallecieron durante el estudio. NºFlsM: número de flores masculinas y NºFls F: número de flores femeninas; P/O FLOR: relación Polen Óvulo por flor. NºAnt: número de anteras analizadas.

ral que se considera como estadio cero. Las observaciones se someten a un seguimiento diario de unos 15 días en el desarrollo floral, y quincenal o mensual para el seguimiento de los ovarios a fruto maduro. Se ha estimado la presencia de un sistema de auto-incompatibilidad, por polinizaciones experimentales en una de las poblaciones naturales (NPBA).

Para caracterizar los fenotipos sexuales se valoran los individuos marcados previamente, su fenología estacional y dicogamia interfloral o separación temporal de las flores masculinas y femeninas en cuatro poblaciones (Tabla I). Se lleva a cabo el seguimiento de unos 200 individuos durante varios periodos de floración (2000-2013) donde por lo menos cuatro (2010-2013) han sido consecutivos. El seguimiento de cada individuo se verifica desde el inicio, pico de floración y declive hasta la formación de frutos, teniendo en cuenta la expresión sexual de las flores y botones. En cada individuo se constata la fenología y transición de las fases sexuales que se representa por población en Diagramas fenológicos, valorando la formación de frutos (%) en cada rama florífera. Una vez caracterizados los tipos de individuos o morfos sexuales en cada población, se calcula la probabilidad de cruces entre los individuos, en uno de los periodos de floración (2012) evaluando en el conjunto de las visitas, el solapamiento de las fases masculina y femenina de los distintos morfos, siguiendo a Kikuchi et al (2009), Shang et al. (2012) y según fórmula de Sato (2002):

$$P(i,j) = \frac{\sum_{t=1}^n \left( \left[ \frac{x(i,t)}{\sum_i x(i,t)} \right] \times [y(j,t)] \right)}{\sum_{i,j} y(j,t)}$$

Donde, t= tiempo t (cada visita), i= estado floración masculino en t, j= estado de floración femenino en t, x (i, t)= n° de individuos en estado M + cosexual (F+M), y (j, t)= n° de individuos en estado F + cosexual (F+M). El gran paréntesis del numerador expresa el grado de coincidencia de la fase masculina (i) con la fase femenina (j) de los morfos o fenotipos sexuales en cada visita (t).

## RESULTADOS

### 1. Caracterización de las flores (Fig. 1, Tablas II y III)

Las flores de *Neochamaelea* de pedúnculos cortos se presentan insertas de forma axilar en la base de las hojas donde pueden permanecer solitarias o agruparse en las ramas a modo de inflorescencias, más abundantemente cuando son masculinas. Son de aproximadamente 1 cm de largo, fundamentalmente tetrámeras (99,5 %), ocasionalmente pentámeras (0,4%) y solo muy ocasionalmente trímeras (0,1%). En el periantio, el cáliz, muy pequeño, presenta sépalos con dientes tomentosos ( $\approx 1$  mm) y la corola con pétalos de color amarillo ( $\approx 10$  mm) insertos en la base del cáliz y que alternan con sépalos y estambres. Tanto la flor masculina como la femenina van provistas de androginóforo o anillo nectarífero (porción ensanchada del eje floral) donde se insertan los estambres y que está coronado por un ovario generalmente tetralocular, globoso y fuertemente tomentoso.

- **Flor masculina:** el androceo presenta generalmente cuatro estambres con filamentos largos que sobrepasan ampliamente al gineceo y anteras dehiscentes que dejan ver el polen. El gineceo de mucha menor envergadura que en la flor femenina, presenta un ovario rudimentario cubierto por abundante vellosidad, que ocasionalmente puede poseer óvulos. El estilo se observa poco desarrollado, pero no culmina en ramas estigmáticas diferenciadas sino ocasionalmente. El androginóforo aparece más desarrollado que el ovario (Fig. 1 y Tabla II).

FLOR MASCULINA				
Carac/ Pob	NPBA	NPS	NPT	JBCVC
PET_L	9,3 ± 0,1 (6,4-14,7)	8,9 ± 0,1 (6,6-11,1)	9,4 ± 0,2 (7,9-12,5)	10,1 ± 0,2 (8,1-13,1)
PET_A	2,9 ± 0,0 (2,2-4,4)	3,1 ± 0,0 (2,0-4,0)	3,2 ± 0,1 (2,4-3,8)	3,0 ± 0,1 (2,1-3,9)
ratio PET	3,2 ± 0,0 (2,3-4,5)	2,9 ± 0,0 (2,0-4,1)	3,0 ± 0,1 (2,6-3,7)	3,4 ± 0,1 (2,5-4,5)
Fil EST_L	4,4 ± 0,0 (2,9-6,3)	4,3 ± 0,0 (2,8-5,5)	5,2 ± 0,1 (4,2-6,9)	4,6 ± 0,1 (3,8-5,6)
OVA_L	0,6 ± 0,0 (0,2,-1,0)	0,6 ± 0,0 (0,3-1,0)	1,0 ± 0,0 (0,7-1,3)	0,7 ± 0,1 (0,4-1,3)
ANT_L	1,5 ± 0,0 (1,1-1,9)	1,6 ± 0,0 (1,3-1,8)	1,7 ± 0,0 (1,3-2,1)	1,8 ± 0,0 (1,4-2,1)
POLEN_Eje > (P)	51,0 ± 0,0 (21,7-85,7)	53,0 ± 0,0 (14,9-86,0)	52,9 ± 0,1 (30,6-74,9)	48,2 ± 0,1 (24,4-80,9)
POLEN_Eje < (E)	37,9 ± 0,0 (14,2-67,1)	37,4 ± 0,0 (10,0,4-60,8)	47,5 ± 0,1 (28,0-69,5)	33,4,2 ± 0,0 (14,0-74,9)
Polen_P/E	1,40 ± 0,0 (1,0-4,2)	1,45 ± 0,0 (1,0-3,4)	1,12 ± 0,00 (1,0-2,2)	1,48 ± 0,0 (1,0-3,5)
Polen_E/P	0,74 ± 0,0 (0,2-1,0)	0,72 ± 0,0 (0,3-1,0)	0,90 ± 0,0 (0,5-1,0)	0,70 ± 0,0 (0,3-1,0)
POLEN_Área	1745,5 ± 2,1 (334-4362)	1863,1 ± 3,0 (170-4103)	1995,4 ± 4,3 (660,8-4044,4)	1530,8 ± 2,1 (509-4461)
Nº POLEN/ Ant	1134,8 ± 29,4 (811-1576)	1290,3 ± 55,8 (883-1860)	1269,4 ± 56,5 (1056-1740)	1638,2 ± 60,9 (951-2028)
Nº POLEN/ Flor	4543,6 ± 169 (3464-6184)	5336,2 ± 331 (3632-7200)	5077,7 ± 310 (4344-6424)	6633,8 ± 310 (4278-7884)

**Tabla II.-** Flor Masculina. Caracteres y recursos florales de las poblaciones. PET\_L: longitud del pétalo; PET\_A: ancho del pétalo; ratio PET: relación longitud: ancho del pétalo; Fil EST\_L: longitud del filamento estaminal; Ova\_L: longitud del ovario; ANT\_L: longitud de la antera; POLEN\_Eje P: longitud del eje polar; POLEN\_Eje E: longitud del eje ecuatorial; Polen\_P/E: ratio eje polar: ecuatorial; Polen\_E/P: ratio eje ecuatorial: polar; Área del polen; Nº POLEN/ Ant: número del granos de polen por antera; Nº POLEN/ Flor: granos de polen por flor. Los caracteres de la flor representan mm y los del polen, µm.

- **Flor femenina:** el androceo presenta los estambres con filamentos más cortos que los masculinos ( $\approx 2\text{mm}$ ) situados entre los lóculos del ovario y las anteras no dehiscentes, no suelen sobrepasar la base del estilo, aunque contienen polen de características similares a las masculinas. El gineceo presenta un ovario ostensiblemente globoso de mayor enver-

FLOR FEMENINA				
Carac/ Pob	NPBA	NPS	NPT	NP-JC
PET_L	10,0 $\pm$ 0,1 (6,1-14,2)	9,2 $\pm$ 0,1 (7,1-12,1)	8,9 $\pm$ 0,3 (7,8-10,7)	11,0 $\pm$ 0,2 (7,7-13,9)
PET_A	3,3 $\pm$ 0,0 (2,2-4,4)	3,5 $\pm$ 0,0 (2,6-4,2)	3,5 $\pm$ 0,1 (2,9-4,1)	3,7 $\pm$ 0,1 (3,0-5,1)
ratio PET	3,0 $\pm$ 0,0 (1,9-4,2)	2,6 $\pm$ 0,0 (2,0-3,2)	2,5 $\pm$ 0,1 (2,2-3,0)	3,0 $\pm$ 0,0 (2,3-3,8)
OVA_L	1,7 $\pm$ 0,0 (1,0-2,5)	1,7 $\pm$ 0,0 (1,3-2,3)	1,8 $\pm$ 0,1 (1,5-2,2)	1,8 $\pm$ 0,1 (1,5-2,1)
ETL_L	1,5 $\pm$ 0,0 (0,8-2,5)	1,3 $\pm$ 0,0 (0,9-1,7)	1,2 $\pm$ 0,1 (0,8-1,9)	1,8 $\pm$ 0,1 (1,1-2,2)
ETG ramas_L	0,9 $\pm$ 0,0 (0,5,-1,9)	0,9 $\pm$ 0,0 (0,4-1,5)	0,9 $\pm$ 0,0 (0,6-1,2)	1,15 $\pm$ 0,0 (0,7-1,6)
Nº óvulos flor	4,0	3,9	4,2	4,0
Fil EST_L	1,8 $\pm$ 0,0 (1,0-2,7)	1,6 $\pm$ 0,0 (0,9-2,5)	2,1 $\pm$ 0,1 (1,4-2,8)	1,8 $\pm$ 0,0 (1,3-2,4)
ANT_L	1,0 $\pm$ 0,0 (0,6-1,6)	1,0 $\pm$ 0,0 (0,4-1,5)	1,2 $\pm$ 0,1 (0,8-1,7)	1,2 $\pm$ 0,0 (0,8-1,6)
POLEN_Eje > (P)	46,8 $\pm$ 0,0 (20,1-115,2)	48,8 $\pm$ 0,0 (23,8-99,3)	53,4 $\pm$ 0,1 (31,7-75,6)	40,7 $\pm$ 0,1 (26,7-75,3)
POLEN_Eje < (E)	38,3 $\pm$ 0,0 (9,1-116,4)	34,9 $\pm$ 0,1 (11,4-57,3)	46,4 $\pm$ 0,1 (28,1-66,2)	35,9 $\pm$ 0,1 (20,8-56,7)
Polen_P/E	1,3 $\pm$ 0,0 (0,6-6,5)	1,44 $\pm$ 0,0 (1,0-3,4)	1,16 $\pm$ 0,00 (1,0-2,2)	1,13 $\pm$ 0,00 (1,0-2,3)
Polen_E/P	0,8 $\pm$ 0,0 (0,1-1,6)	0,72 $\pm$ 0,0 (0,3-1,0)	0,87 $\pm$ 0,0 (0,4-1,0)	0,89 $\pm$ 0,0 (0,4-1,0)
POLEN_Área	1514,2 $\pm$ 1,9 (272,6-4173,8)	1555,3 $\pm$ 2,6 (399-3809)	1961,4 $\pm$ 6,0 (674,1-3586,6)	1187,5 $\pm$ 6,8 (503,4-2695,7)
Nº POLEN/ Ant	1116,1 $\pm$ 51,8 (591-1590)	1235,1 $\pm$ 93,4 (557-1776)	1326,5 $\pm$ 43,7 (1180-1441)	1502,3 $\pm$ 69,4 (1365-1589)
Nº POLEN/ Flor	4401,3 $\pm$ 305,3 (3055- 6360)	4940,4 $\pm$ 527,7 (2374- 7100)	5306 $\pm$ 163 (5062-5614)	6060 $\pm$ 152 (5908-6212)
<b>ratio P/O</b>	<b>1135,9</b>	<b>1381,5</b>	<b>1167,8</b>	<b>1658,5</b>

**Tabla III.-** Flor Femenina. Caracteres y recursos florales. Ratio Polen/Óvulo (Cruden, 1977) de las poblaciones. ETL\_L: longitud del estilo; ETG ramas\_L: longitud de las ramas estigmáticas; Nº Óvulos/Flor: número de óvulos por flor.

FLOR	PET_L	PET_A	ratio PET	OVA_L	Fil EST_L	ANT_L
M vs F	9,3; 9,8***	3,01; 3,4***	3,1; 2,9***	0,63; 1,7***	4,5; 1,8***	1,6; 1,0***
n	844, 602	844, 602	844, 602	844, 602	844, 602	844, 600

**Tabla IV.-** Resultados del test no paramétrico Kruskal-Wallis para los caracteres de la flor masculina y femenina. \*\*\*  $p < 0,0001$ .

POLEN	Nº POLEN/Ant	Polen_Eje P	Polen_Eje E	Polen_Área
M vs F	1281,3, 1148,8*	48,7; 45,7 ***	44,1; 40,1 ***	1727; 1464 ***
	108, 61	294, 248	294, 248	294, 248

**Tabla IV cont.-** Resultados del test Kruskal-Wallis para los caracteres de la antera y del polen de la flor masculina y femenina. \*  $p < 0,03$ ; \*\*\* $p < 0,0001$ .

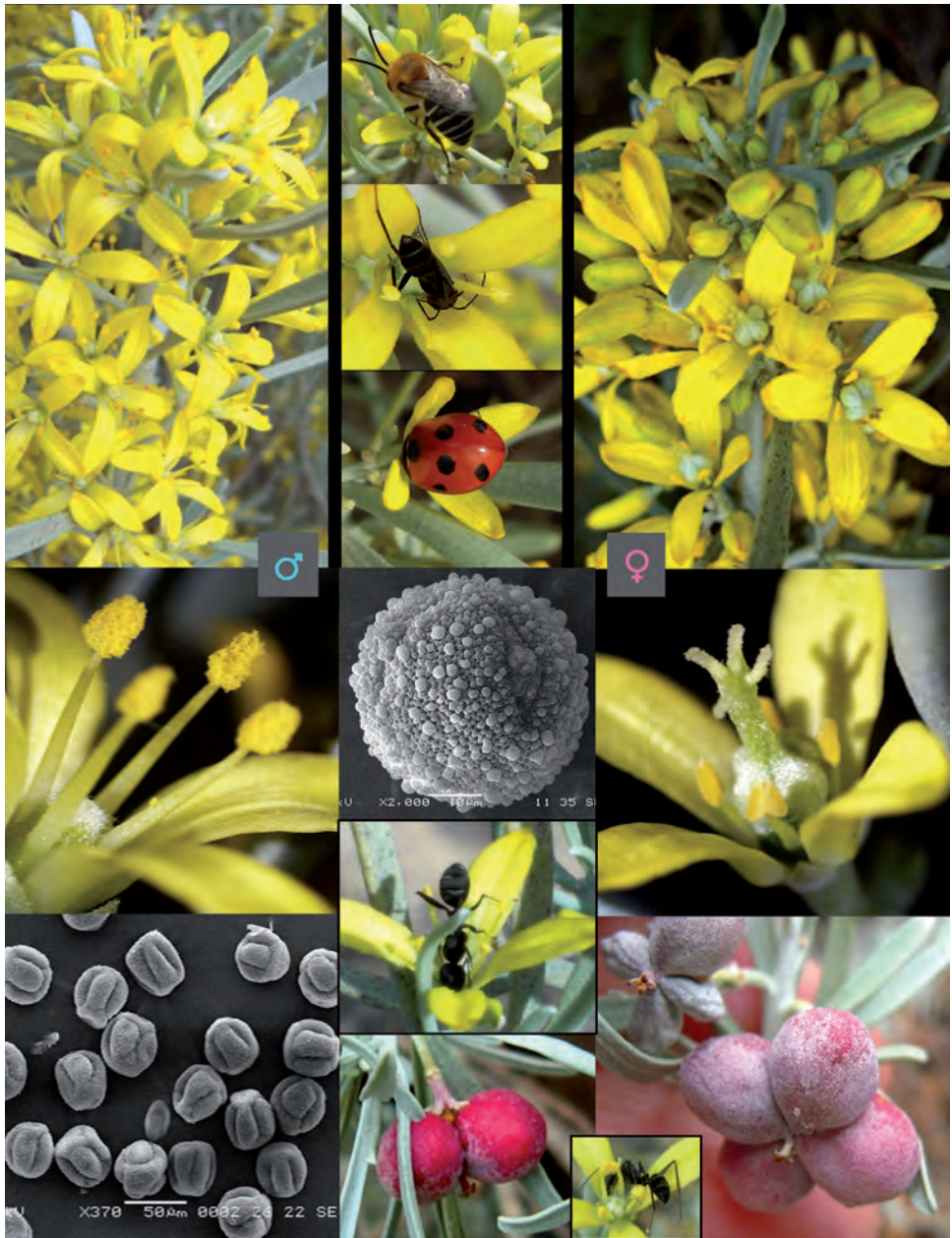
gadura que el de la flor masculina, generalmente con cuatro lóculos abombados que posee un solo óvulo bien desarrollado por lóculo. El estilo es variable en longitud según poblaciones o individuos y se puede observar desde casi imperceptible ( $\approx 0,8\text{mm}$ ) a bien desarrollado ( $\approx 2\text{mm}$ ). Culmina en un estigma de cuatro ramas estigmáticas de longitud ( $\approx 1\text{mm}$ ) y coloración variable (blanquecina y rojiza) dependiendo del desarrollo floral y del individuo (Fig. 1 y Tabla III).

Los análisis Kruskal-Wallis señalan diferencias significativas en todos los caracteres analizados de las flores masculinas y femeninas (Tabla IV), principalmente en los pétalos (femeninas más largas y anchas), filamentos estaminales y anteras (más largos en las flores masculinas), talla del polen y granos por antera (generalmente mayor y más granos en las flores masculinas) y ovario (notablemente mayor en las flores femeninas).

Los granos de polen presentan una talla grande según Erdtman (1952) comprendida entre unos 43 y 53  $\mu\text{m}$ . Los granos de las flores masculinas parecen mejor conformados apertural y estructuralmente que los pólenes de las flores femeninas a veces con falsas aperturas o aperturas anómalas. Las vistas meridianas (MEB y MO) se manifiestan elípticas o subcirculares con granos breviaxos y longiaxos que en vista polar varían desde subcirculares a poligonales mayoritariamente anguloaperturadas. Como indican Erdtman (1952) y Lobreau-Callen et al. (1978) el polen se observa generalmente isopolar, desde 4-6-(7) colporado con ornamentación fuertemente verrucosa resultado de una evaginación de los muros de un retículo subyacente (Fig.1) cuya densidad y talla de las verrugas puede ser variable. A diferencia del tipo polínico anterior, se observan una serie de polimorfismos polínicos (intraflorales) en distinta proporción (según individuos) que pueden ser apolares (pantocolporados), heteropolares con colpos a modo de pelota de tenis o en espiral, o de colpos oblicuos con mesocolpías en W, en principio más abundantes en NPBA e individuos cultivados (JBCVC).

## 2. Fenología floral. Desarrollo y ciclo de la flor

En *Neochamaelea*, una vez pasado el periodo estival y llegadas las primeras lluvias, las minúsculas yemas florales de la base de las hojas con naturaleza de yemas latentes (larga persistencia en la planta), se convierten en botones florales que dejan ver en el ápice los pé-



**Figura 1.-** *Neochamelea pulverulenta*. Ramas floríferas y flores masculinas (izq.) con estambres bien desarrollados y anteras dehiscentes y flores femeninas (dcha) con anteras indehiscentes y gineceo bien desarrollado. En imágenes centrales visitantes y/o posibles polinizadores. Grano de polen normal con verrugas supratractales visibles y algunos de los polimorfismos polínicos. En las imágenes inferiores (dcha), frutos maduros de dos y cuatro cocas.

talos amarillos, comenzando el desarrollo de la flor. Las observaciones se inician en botones florales de unos 5mm de longitud tanto de flor masculina como femenina y se han diferenciado cuatro fases o estadios:

0. Botón floral: los botones de la flor masculina son ligeramente más estrechos y largos ( $\leq 10$ mm) que los femeninos ( $\leq 7-8$ mm) que aparecen con mayor grosor en la base. En los masculinos tiene lugar la dehiscencia de anteras inmediatamente antes de la antesis o apertura floral.

1. Flor joven: en la antesis, los pétalos se van desplegando horizontalmente, hasta alcanzar la perpendicularidad con el eje floral. En la flor masculina, el androceo presenta los estambres que superan ampliamente al gineceo, y las anteras ya dehiscentes dejan ver los granos de polen. El gineceo masculino de desarrollo variable e incompleto, se observa siempre tomentoso en relación al androginóforo lampiño. En la flor femenina, el androceo presenta los estambres mucho más cortos con las anteras no dehiscentes y las tecas dispuestas a modo de flecha. El gineceo, presenta las ramas estigmáticas poco desarrolladas y más o menos adosadas verticalmente, que poco a poco van desplegando horizontalmente. En la base del gineceo que no deja ver el androginóforo, se observa néctar y a veces hormigas. La duración desde el estado de botón floral se ha estimado en 24 horas (1 día).

2. Flor madura: En los pétalos ya desplegados horizontalmente, los ápices se pueden volver algo revolutos. La flor masculina presenta las anteras con poco polen. El gineceo se suele mostrar poco desarrollado sin estilo ni estigma. En la flor femenina, las anteras indehiscentes presentan una coloración más intensa. En el gineceo maduro, se observa el despliegue horizontal de las ramas estigmáticas con papilas turgentes que al final del estadio, se van oscureciendo. La duración de la flor madura se estima en unas 48 horas (2 días).

3. Flor marchita y pérdida de verticilos. Fructificación: los pétalos menos turgentes, se vuelven a levantar hasta situarse otra vez en paralelo al eje floral, cerrándose la flor ya marchita. En la flor masculina, las anteras pueden exponer algo de polen (según polinizadores) hasta que la flor se cae íntegramente alrededor del 5º día. En la flor femenina, comienza la caída de los pétalos y los estambres se deshidratan y se pueden caer también. En el gineceo, las ramas estigmáticas pierden turgencia y se pueden manifestar secas. El ovario fecundado comienza su desarrollo creciendo y madurando hasta alcanzar  $\pm$  pronto (15 días) su talla casi definitiva ( $\approx 10$  mm por coca), perdiendo pilosidad hasta que después del mes y medio, puede cambiar de color (a rojizo), hasta que se deshidrata presentando un epicarpio verrucoso que se desprende a lo largo de la primavera y/o periodo estival, acumulándose en la base del individuo. Algunos frutos son afectados por hongos (negro) y permanecen en la planta. Durante la parada estival los frutos maduros pueden coexistir con yemas florales minúsculas y latentes, que llegadas las primeras lluvias del otoño, se activarán otra vez, pasando de nuevo a botones florales y nuevas flores.

### **3. Caracterización de los fenotipos sexuales. Fenología estacional dicogamia interflo- ral y fases sexuales. Recursos florales del androceo y gineceo «phenotypic gender»**

Llegadas las primeras lluvias intensas del otoño tiene lugar el primer periodo de floración de *Neochamaelea*, aunque algunos años sucede una segunda floración, menos intensa, con la llegada de las lluvias primaverales. Durante estos años de observación se han podido clasificar cinco tipos de fenotipos sexuales o morfos:



(i) Individuos monoicos sin dicogamia que comienzan su ciclo con flores masculinas y femeninas casi sincrónicas, pudiendo coexistir en la misma rama florífera. Salvo algunas situaciones que comienzan con tímidas flores masculinas o femeninas, se muestran claramente como **monoicos sincrónicos (MO)** y su incidencia es manifiesta (50%) en la población del Bco de La Sorrueda, NPS (Tabla V). En el conjunto de la especie, sus flores femeninas ostentan significativamente los estilos más cortos ( $p < 0,005$ ), y las anteras masculinas, pocos granos de polen, sin embargo no es el morfo con menos producción de frutos a nivel poblacional (NPS), después del fenotipo PA (Tablas VI y VII).

(ii) Individuos monoicos con acusada dicogamia que muestran tres fases de flores frecuentemente sincrónicas sin apenas solapamiento aunque también lo pueden presentar de forma variable, según variables climáticas y años. Comienzan su ciclo con una primera fase masculina, seguida de una fase femenina, que culminan con una segunda fase masculina.

	MO	DD	PG	PA	M	Gdo Mo	FRUTOS %
NPBA	–	31%	29%	24%	16%	48%	16,0 (0-68)
NPS	50%	4%	17%	21%	8%	71%	65,5 (25-88)
NPT	–	6%	47%	23%	23%	53%	39,8 (0-88)
NPJC	–	29%	44%	12%	15%	54%	16,4 (3-33)

**Tabla V.-** Fenotipos sexuales. Proporción de fenotipos (%) y producción de frutos (%) según poblaciones. MO: individuos monoicos sincrónicos sin dicogamia; DD: duodicógamos; PG: protogínicos; PA: protándricos; M: masculinos. Gdo Mo: Grado de monoecia en todos los morfos o fenotipos.

	MO	DD	PG	PA	M
PET_L***	9,1	9,6	9,4	10,3	9,0
PET_A***	3,32	3,14	3,22	3,3	3
ratio PET***	2,8	3,1	2,9	3,2	3,0
Fil EST_L***	3,03	3,15	3,12	3,3	4,4
ANT_L***	1,33	1,26	1,33	1,35	1,62
Nº POLEN/Ant*	1160,3	1214,5	1331,3 1842,5	1124,3 1274,1	1219,9
ETL_L***	1,26	1,54	1,42	1,59	-
ETG_L**	0,86	0,92	0,97	0,89	-
OVA_L***	1,13	1,11	1,25	1,19	0,53

**Tabla VI.-** Resultados del test Kruskal-Wallis para los caracteres y recursos de la flor según fenotipos sexuales. MO: individuos monoicos sincrónicos sin dicogamia; DD: duodicógamos; PG: protogínicos; PA: protándricos; M: masculinos. \* $p < 0,04$ ; \*\* $p < 0,005$ ; \*\*\* $p < 0,0001$ .

		MO	DD	PG	PA	M
NPBA	Polen	–	PM, N, Est	PM, N, Est	PM, N, Est	N, PM
	Polen A <sup>a</sup>	–	1848,7	1387,2	1629,2	1887,3
	ETG_L	–	0,95	0,93	0,86	–
	Frutos %	–	18,8 (0-68)	19,9 (1-58)	12,3 (3-30)	–
NPS	Polen	N, Pm	N, Pm	N, Pm, Est	PM,N	PM, N
	Polen A <sup>a</sup>	1849,0	1771,8	1882,6	1703,2 2071,6	2008,4
	ETG_L	0,86	1,1	1,0	0,83	
	Frutos %	70,4 (50-75)	70	75 (50-88)	45 (25-75)	–
NPT	Polen		?	N, est	N	N
	Polen A <sup>a</sup>	–	1577,2	2217,1	1860,0	1970,2
	ETG_L	–	1,1	0,9	0,8	
	Frutos %	–	58,3 (38-88)	38,3 (3-75)	37,7 (0-75)	
NPJC	Polen	–	N, PM	N, Pm	N, PM	PM, N
	Polen A <sup>a</sup>	–	1730,7	1302,8 1407,7	1434,8	1541,1
	ETG_L	–	0,9	1,3	0,87	–
	Frutos %	–	15,4 (3-33)	17,3 (5-25)	15,8 (13-18)	–

**Tabla VII.-** Recursos del androceo y gineceo según fenotipos sexuales y producción de frutos por población. Polen: PM: polimorfismo polínicos, Pm: polimorfismo polínicos con pocos tipos, N: normales y Est: granos de polen estériles; Polen A<sup>a</sup>: Área del polen ( $\mu\text{m}^2$ ); ETG\_L: longitud del estigma (mm). Frutos %: proporción de frutos formados. MO: individuos monoicos sincrónicos; DD: duodicógamos; PG: protogínicos; PA: protándricos; M: masculinos.

Estos individuos se identifican como **duodicógamos (DD)** y su presencia varía según poblaciones (Tabla V). En los distintos periodos de floración se han podido observar variaciones ocasionales en la primera o segunda fase masculina: (a) si desaparece la primera etapa masculina, o es fugaz, estos individuos pueden pasar de DD a PG (protogínico), y (b) si desaparece la segunda fase masculina, los individuos cambian de DD a PA (protándricos). En el conjunto de la especie, sus flores femeninas poseen los estigmas más largos (0,92 mm) después del morfo PG que lo supera significativamente, como en la formación de frutos, y aunque posee las anteras más cortas, el número de granos por antera se acerca al de los individuos M (masculinos) y PA (Tabla VI), de lo cual se deduce que

posee las funciones masculina y femenina bien desarrolladas y que por sí mismos, pueden asegurar la generación de progenie. Este fenotipo sexual se encuentra presente en todas las poblaciones estudiadas, siendo más abundante en NPBA (31%), seguido por los individuos PG y PA, y en el Jardín Canario después del morfo PG (Tabla V). La clara presencia de este fenotipo puede calificar al sistema sexual de *Neochamaelea* como duodicógamo (parcialmente).

(iii) Otros individuos monoicos comienzan el ciclo con una fase de flores femeninas de duración también variable, seguida de una fase masculina que puede o no solapar con la femenina y que coexistirá con los ovarios o frutos femeninos. Estos individuos se reconocen como **protogínicos (PG)**, su incidencia también varía según poblaciones, y suelen ser perdurables de una floración a otra. Las flores femeninas de estos individuos presentan el ovario significativamente más desarrollado (1,25mm) y las ramas estigmáticas significativamente más largas (0,97). A nivel de población natural contribuyen al mayor porcentaje de frutos (75%) en NPS (Tablas V, VI y VII). Aunque puede poseer el mayor número de granos por antera (1842,5) no predice una mayor especialización masculina por la abundancia de granos polimórficos estériles (Tabla VI y VII). Es el fenotipo más abundante en NPT (47%) y JBCVC con un 44% (Tabla V), aunque también se le ha observado una mayor exigencia ecológica (tendencia a no florecer o perecer en situaciones más áridas). Los atributos florales del androceo y gineceo así como la fructificación, inducen a pensar en una especialización sexual de este fenotipo hacia la función femenina.

(iv) Otra clase de individuos monoicos con dicogamia interfloral comienza su ciclo de floración con flores masculinas de duración variable, seguida posteriormente de una fase de flores femeninas, que pueden o no solapar con las masculinas y que formarán fruto tardío. Estos individuos se identifican como **protándricos (PA)** y su incidencia varía según poblaciones (Tabla V). Suelen perdurar de un año a otro, aunque ocasionalmente pueden permanecer masculinos sin fase femenina (tres individuos en NPBA, uno en NPS y NPT). Sus flores femeninas presentan los estigmas más cortos (0,89) junto con los monoicos sincrónicos, pero el número de granos por antera, ronda los valores de los individuos masculinos (M) y DD (Tabla VI). Además de ser un fenotipo poco frecuente, no produce abundantes frutos (Tablas VI y VII). Las transiciones a individuos M, junto con los atributos florales y fructificación, inducen a pensar en una especialización sexual de este morfo hacia la función masculina. La coexistencia de este fenotipo con el morfo PG, califica al sistema sexual de *Neochamaelea* como heterodicógamo.

(v) En todas las poblaciones se han observado individuos exclusivamente **masculinos (M)** a lo largo de todo el periodo de floración. Se caracterizan porque, además de no producir fruto, la floración suele ser mucho más intensa, ostentando los estambres y anteras más largos y granos de polen más grandes posiblemente debido a la abundancia de polimorfismos polínicos de gran talla (Tablas V y VII). Estos individuos se mantienen a lo largo de los años (2000-2013) y solo muy ocasionalmente se han observado transiciones hacia o desde individuos PA. Su incidencia no es muy frecuente y varía según poblaciones siendo menos abundante en NPS (8%) y más frecuente en NPT (23%), NPBA (16%) y JBCVC con un 15% (Tabla V). La baja frecuencia de estos individuos masculinos junto con la coexistencia de monoicos sincrónicos, califican a *Neochamaelea* con situaciones claras de androdioecia, que se manifiesta de forma más patente en la población del Bco de la Sorrueda

(NPS). Asimismo en NPT la frecuencia de M (masculinos) con PA (protándricos) iguala la frecuencia de individuos PG (protogínicos), recordando el ratio 1:1 de la dioecia.

#### 4. Sincronía floral y reciprocidad de fenotipos. Probabilidad de cruces potenciales «functional gender», Sistema de auto-incompatibilidad (SI) y tasas de alogamia (ratio Polen/Ovulo)

En las poblaciones analizadas, todos los fenotipos o morfos sexuales (DD, PG y PA) y evidentemente los individuos monoicos sincrónicos (MO), manifiestan distintos grados de monoecia o coexistencia de flores masculinas y femeninas (Tabla V), que pueden variar ligeramente según los distintos periodos de floración.

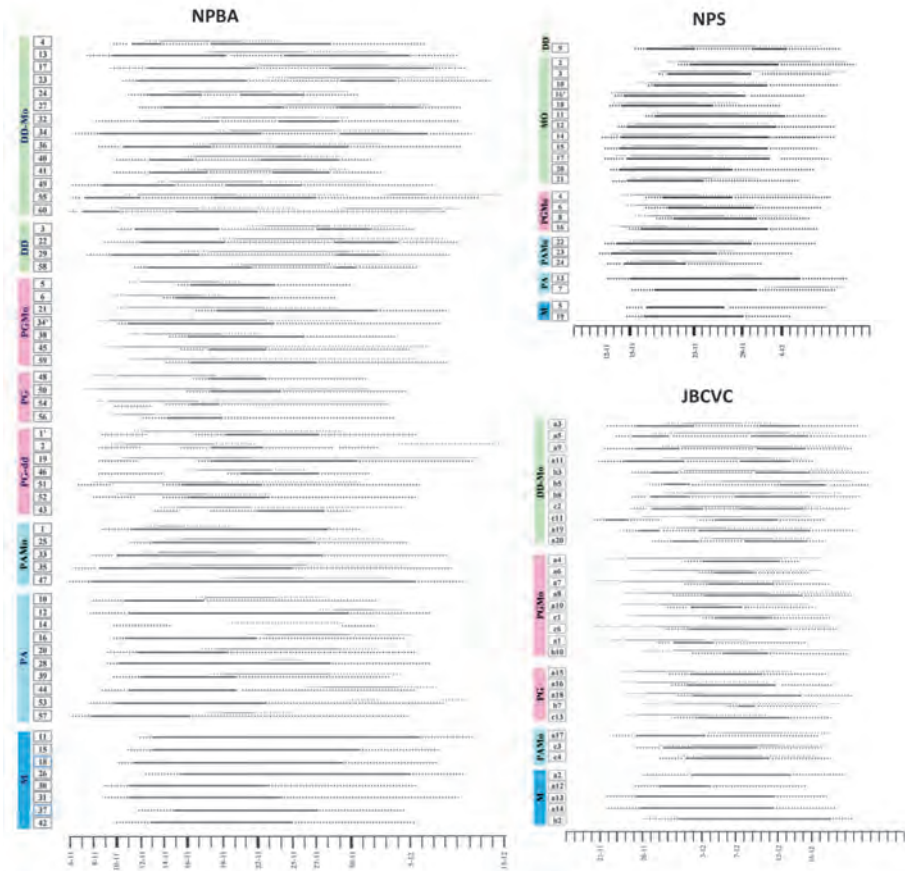
La reciprocidad de fases sexuales entre los individuos PA y PG no siempre es sincrónica y se puede observar solapamiento masculino y femenino en todos los morfos (Fig. 2, Diagrama fenológico de los fenotipos sexuales). Los individuos DD suelen mostrar más sincronía en sus fases masculina y femenina y menos solapamiento o monoecia que los PA y PG.

El conocimiento de la fenología y desarrollo floral de *Neochamaelea* facilita la caracterización de los fenotipos parcialmente monoicos (DD, PA, PG y MO), toda vez que la expresión sexual de las flores y talla de los botones, puede predecir la fenología y sucesión de las fases sexuales en un individuo. Los botones florales grandes ( $\approx 8\text{-}9\text{mm}$ ) de la misma expresión sexual que las flores abiertas, coexisten o no con otros gradualmente más pequeños, de igual o diferente expresión sexual (PG o PA). Si los botones de distinta expresión sexual son relativamente pequeños, las fases florales se encuentran separadas por pausas y no hay situación de monoecia.

La probabilidad de cruces entre los distintos fenotipos sexuales (Fig. 2 y Tabla VIII) solo se testó en las poblaciones de NPBA y NPS por la dificultad que genera la floración sincrónica en las poblaciones de la especie. En NPBA la probabilidad de cruce más alta se refleja entre los individuos PA y PG con un 39%, lo cual indicaría que funcionalmente NPBA se muestra más heterodícogama «functional gender» y los individuos DD están actuando más como PA alcanzando también su mayor probabilidad de cruce con los PG (23%). En NPS los cruces más probables (35%) se manifiestan entre los individuos monoicos sin-

POB	MORFO	MO	DD	PG	PA	PA (1DD)
NPBA	DD	–	7%	13%	6%	–
	PG	–	10%	10%	9%	–
	PA	–	10%	30%	10%	–
NPS	MO	35%	–	14%	–	15%
	PG	7%	–	2%	–	3%
	PA (1DD)	18%	–	6%	–	8%

**Tabla VIII.-** Probabilidad de cruces entre los fenotipos sexuales de las poblaciones del Bco de Arguineguín (NPBA) y de la Sorrueda (NPS). POB: población; MORFO: morfos o fenotipos sexuales; MO: individuos monoicos sincrónicos; DD: duodicógamos; PG: protogínicos; PA: protándricos; PA (1DD): protándricos con un individuo duodicógamo.



**Figura 2.-** Diagramas fenológico de los individuos por fenotipos sexuales en las poblaciones del Baranco de Arguenguín (NPBA), de la Sorrueda (NPS) and Jardín Canario (JBCVC) durante 2012. Tipos de líneas: gris: floración femenina; negra: floración masculina; línea continua: pico de floración; línea discontinua: inicio y final de la floración. Tipos de individuos: DD-Mo: duodicógamos con monoecia; DD: duodicógamos; MO: monoicos sincrónicos; PGMo: protogínicos con monoecia; PG: protogínicos; PG-dd: protogínicos con una fugaz e incipiente primera fase masculina; PAMo: protándricos con monoecia; PA: protándricos; M: masculinos.

crónicos (MO), seguidos por MO-PA (33%) y MO-PG (21%). La posibilidad de autocruces en los individuos MO y la gran producción de frutos que genera esta población (Tabla VII) induce a pensar en la posible ausencia de un sistema de auto-incompatibilidad (SI), al contrario que NPBA, población donde las auto-polinizaciones experimentales, han denunciado la presencia de un SI que actúa generando al menos una auto-incompatibilidad parcial (PSI), posible causa de la bajísima producción de frutos, a pesar de la intensa floración que suele ostentar. Al mismo tiempo, queda pendiente la información acerca de los polinizadores efectivos y su radio de acción en las distintas poblaciones de la especie.

Los resultados obtenidos para el ratio Polen/Óvulo por flor (1135,9-1658,5) en las distintas poblaciones de Gran Canaria (Tabla III), califican a *Neochamaelea* como una especie con xenogamia facultativa (245-2558) según Cruden (1977) rondando los valores de xenogamia obligada (2108), con lo que *Neochamaelea* se puede considerar como especie fundamentalmente xenógama. Los valores poblacionales del ratio P/O, dependen fundamentalmente del número de pólenes por flor masculina, ya que los óvulos por flor femenina se mantienen bastante estables (4), presentando mínimos en NPBA y máximos en los individuos cultivados del JBCVC procedentes del Bco de Vicentillos.

La coexistencia de flores masculinas y femeninas con distintos grados de monoecia en las poblaciones y los fenotipos DD, PA y PG (Fig. 2 y Tabla V) favorecería distintos niveles de auto-fecundación que dependiendo del grado de auto-incompatibilidad parcial (PSI), de las poblaciones naturales justificaría la distinta capacidad de fructificación de los individuos con algún grado de monoecia. Esto explicaría que en NPBA (con PSI), los años más lluviosos con mayor intensidad de floración, se corresponden con una baja producción de frutos, en contra de lo esperado. Teniendo en cuenta que al mismo tiempo, el principal polinizador observado, las hormigas (con un radio de acción presuntamente limitado) favorecería la auto-polinización y la actuación de un PSI, es fácil de entender que tales circunstancias redundarían en una baja producción de frutos.

## DISCUSIÓN

### Caracterización de las flores y recursos del androceo y gineceo

Se confirma que en *Neochamaelea* las flores son fundamentalmente tetrámeras (99,5%) y pentámeras (0,4%), frente a las solo muy ocasionalmente trímeras (0,1%) que coexisten en el mismo individuo y por tanto, no plantean situaciones conflictivas acerca de la tetramería y *status* como género, como se ha puesto de manifiesto recientemente (Appelhans et al., 2010). Esta expresión de isomería floral se manifiesta también en otras familias del orden Sapindales como Kirkiaceae y Rutaceae (Bachelier & Endress, 2008). Asimismo, *Neochamaelea* comparte con otros generos duodicógamos con heterodicogamia (*Bridelia*) un número escaso de óvulos (4), y no presenta ninguna duda en la configuración de su tipo polínico como también se ha cuestionado (Luo et al., 2007; Appelhans et al., 2010).

El tipo polínico típico de *Neochamaelea* y los polimorfismos polínicos intraflorales desconocidos hasta el momento, merecen un estudio independiente que permita confirmar su viabilidad y significado biológico. Coinciden con los polimorfismos del género *Acer* del mismo linaje que *Neochamaelea* (Pozhidaev, 1993, 2000) y con los observados en géneros canarios taxonómicamente lejanos como *Parolinia* (Pérez de Paz et al., 2009). En Canarias por su presencia asociada a individuos masculinos en géneros con polimorfismo sexual como *Piconia*, *Gymnosporia* (*Maytenus*), *Plocama*, etc, se les relaciona en principio con el vigor masculino cuando son granos fértiles (Pérez de Paz et al., 2011 y en prensa). Además pueden estar relacionados a la diploidía y poliploidía, y por tanto con las duplicaciones genéticas pero su significado biológico se considera todavía incierto (Pozhidaev, 1993, 2000; Dreyer & Van Wyk, 1998; Pérez de Paz et al., 2009).

### Caracterización de fenotipos «phenotypic gender»

Nuestros resultados concuerdan con algunas de las estrategias sexuales compartidas con el género *Acer* del mismo linaje que *Neochamaelea* (orden Sapindales), representadas por la duodicogamia (DD), heterodicogamia (HD) y androdioecia (AD), con indicios de dioecia funcional más generalizada en algunas poblaciones. Esto refuerza la hipótesis que las expresiones sexuales implicadas en el dimorfismo sexual, poseen un fuerte componente filogenético asociado a determinados linajes taxonómicos, y que se manifiestan más fácilmente en determinadas condiciones ambientales como los ecosistemas isleños, donde abundan las situaciones de dimorfismo sexual y dioecia temporal.

Durante los años consecutivos de seguimiento (2010-2013) además de individuos monoicos sincrónicos (MO) de la población NPS, se han caracterizado cuatro fenotipos sexuales (DD, PG, PA y M) reconocidos también para el género *Acer* (Sato, 2002; Kikuchi et al., 2009; Shang et al., 2012). Los individuos MO producen abundantes frutos y no manifiestan especialización sexual alguna. Los individuos DD (M-F-M) poseen bien desarrolladas las funciones masculina y femenina y tampoco ostentan indicios de especialización sexual, siendo capaces de generar abundante progenie. En el fenotipo PG, los atributos florales y producción de frutos, parecen encaminados a una especialización sexual femenina, mientras que el PA, parece dirigido a una especialización masculina sustentada en las transiciones observadas a individuos M. La estabilidad de los individuos masculinos a lo largo del tiempo (2000-2013) sugiere que estén fijados genéticamente, y la coexistencia con individuos monoicos sincrónicos (MO), califica a *Neochamaelea* con situaciones claras de androdioecia.

### Labilidad y/o especialización sexual. «Functional gender»

Como en el género *Acer* (Shang et al., 2012), la labilidad sexual se manifiesta de forma más destacada en los individuos DD y fenotipo PA donde ocasionalmente se observan transiciones a masculinos. Los individuos DD (M-F-M) pueden transformarse en PG si desaparece la primera fase masculina, o en PA si desaparece la segunda masculina, poniéndose de manifiesto, el tránsito de duodicogamia a heterodicogamia (DD→HD).

Esta labilidad sexual denunciaría el tránsito desde un sistema monomórfico como la duodicogamia (M-F-M) hacia el dimorfismo sexual de la heterodicogamia (individuos PG y PA), e indicaría que *Neochamaelea*, se encuentra en situaciones de transición derivadas de una duodicogamia ancestral con implicaciones de monoecia también ancestral, sustentada por la presencia de andromonoecia en *Cneorum triccocon* (Traveset, 1995; Tébar & Llorens, 1997) y en la historia filogenética de Cneoraceae enmarcada en el orden Sapindales. Se puede asumir que las transiciones o expresiones sexuales lábiles de los fenotipos de *Neochamaelea* dependen a su vez de las interacciones entre los genotipos con las condiciones ambientales anuales que actuarían de detonante.

La duodicogamia de las poblaciones de *Neochamaelea* que alcanza la heterodicogamia con situaciones intermedias, se manifiesta más intensamente en la población NPBA (DD→HD) que además se refleja por la alta probabilidad de cruces recíprocos entre los fenotipos PA y PG (39%) permitiendo dioecia temporal. La presencia de individuos monoicos sincrónicos y la baja frecuencia de masculinos estables en la población NPS (HD→AD),

pone de manifiesto situaciones claras de androdioecia y heterodicoгамia, afianzadas asimismo por la alta probabilidad de cruce entre individuos monoicos (35%) y de estos con los fenotipos PA (33%) y PG (21%). Asimismo la frecuencia de individuos M y PA (23+23%) en otra de las poblaciones (NPT), iguala la frecuencia de los individuos PG (47%) recordando el ratio 1:1 de la dioecia.

En consonancia con otros autores, *Neochamaelea* asume la presencia de monoecia y duodicoгамia como ancestral (De Jong, 1976; Gleiser & Verdú, 2005; Pannell & Verdú, 2006) y la incidencia de HD y AD como situaciones más avanzadas, resultado de la aparición de individuos masculinos estables en poblaciones heterodicoгамas (con individuos PG y PA) que todavía mantienen distintos grados de monoecia, y que potencialmente pueden representar una vía de acceso a la dioecia.

Esta complejidad en el sistema sexual no es frecuente, aunque en el orden Sapindales linaje compartido con *Neochamaelea*, no es difícil encontrar testigos en géneros como *Acer*, *Cupania*, *Kirkia*, etc (De Jong, 1976; Bawa, 1977; Sato, 2002; Gleiser & Verdú, 2005; Pannell & Verdú, 2006; Renner et al., 2007; Bachelier & Endress, 2008; Gleiser et al., 2008; Kikuchi et al., 2009; Tal, 2009; Shang et al., 2012).

En resumen, se puede decir que las poblaciones grancanarias de *Neochamaelea* se manifiestan con duodicoгамia (M-F-M) que alcanzan heterodicoгамia (PA y PG) con situaciones intermedias entre individuos duodicoгамos y heterodicoгамos (DD→PG y DD→PA).

*Neochamaelea*, a diferencia de *Cneorum*, género andromonoico, se revela como una importante evidencia empírica del posible acceso a la dioecia temporal, desde situaciones ancestrales de duodicoгамia que alcanzan la heterodicoгамia (con situaciones intermedias), y en otras con heterodicoгамia y androdioecia funcional, vía poco frecuente, tradicionalmente controvertida, ya testada en el mismo linaje de *Neochamaelea* (orden Sapindales).

Permanecen abiertas cuestiones de polinizadores efectivos a resolver y sus radios de acción, además de análisis de paternidad por marcadores moleculares que detecten el grado de especialización sexual de los fenotipos DD, PA y PG, y si representan situaciones estables o de transición hacia la androdioecia o dioecia. Por último poner de manifiesto que la gran complejidad y peculiaridad del sistema reproductivo de *Neochamaelea*, merece la protección del mayor número de poblaciones posible para garantizar el desarrollo, mantenimiento y evolución de los fenotipos sexuales, ejemplo de interacción entre las variables ambientales y genotipos. Aunque muchas de sus poblaciones se encuentran en regresión, no puede ser incluido en ninguna de las Listas Rojas porque su corología y censo poblacional no se lo permiten.

## AGRADECIMIENTOS

Nuestro más sincero agradecimiento a todos los biólogos y personal en general del JBCV que han contribuido de alguna manera a que este trabajo fuera posible. Al Cabildo de Gran Canaria por su apoyo incondicional. La investigación de biología reproductiva y micro-morfología ha sido posible también gracias a los proyectos PI94/2669 y PI1998/043 (Go-



bierno de Canarias, 1998-2001), LABORATORIOS 2000 (Cabildo de Gran Canaria, 1998), BIOMABANC (Interreg IIIB: 03/MAC/4.1/C7, 2005-2008) y ENCLAVES (PCTMAC: MAC/3/C141).

## BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSON, G.J., G. BERNARDELLO, T.F. STUESSY & D.J. CRAWFORD (2001). Breeding Systems and pollination of selected plant endemic to Juan Fernandez Islands. *Am. J. Bot.* 88: 220-233.
- ANDERSON, G.J., S.D. JOHNSON, P.R. NEAL & G. BERNARDELLO. (2002). Reproductive biology and plant systematics: the growth of a symbiotic association. *Taxon* 51: 637-653.
- APPELHANS, M.S., E. SMETS, P. BAAS & P.A. KEßLER (2010). *Cneorum* (Rutaceae) in Cuba? The solution to a 150 year old mystery. *Taxon* 59: 1126-1134.
- APPELHANS, M.S., E. SMETS, S.G. RAZAFIMANDIMBISON, T. HAEVERMANS, E. J. VAN MARLE, A. COULOUX, H. RABARISON, M. RANDRIANARIVELOJOSIA & P.J.A. KEßLER (2011). Phylogeny, evolutionary trends and classification of the *Spathelia-Ptaeroxylon* clade: morphological and molecular insights. *Ann. Bot.* 107: 1259-1277.
- APG III (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot.J.Linn.Soc.* 161: 105-121.
- BACHELIER, J.B. & P.K. ENDRESS (2008). Floral structure of *Kirkia* (Kirkiaceae) and its position in Sapindales. *Ann.Bot.* 102: 539-550.
- BARRETT, S.C.H. (1998). The Reproductive Biology and Genetics of Islands Plants, pp. 18-34. In: P.R. Grant (ed), *Evolution on Islands*. Oxford: Oxford University Press
- BARRETT, S.C.H. (2010). Understanding plant reproductive diversity. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 365: 99-109.
- BAWA, K.S. (1977). The reproductive biology of *Cupania guatemalensis* Radlk. (Sapindaceae). *Evolution* 31: 52-63.
- BAWA, K.S. (1980). Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann.Rev.Ecol. Syst.* 11: 15-39.
- BAWA, K.S. (1982). Outcrossing and the incidence of dioecism in island floras. *Amer. Nat.* 119: 866-871.
- BAWA, K.S. & J.H. BEACH (1981). Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard:* 254-274.
- BERNARDELLO, G., G.J. ANDERSON, S.P. LÓPEZ, M.A. CLELAND, T. F. STUESSY & D. J. CRAWFORD (1999). Reproductive biology of *Lactoris fernandeziana* (Lactoridaceae). *Am. J. Bot.* 86: 829-840.
- BERNARDELLO, G., G.J. ANDERSON, T.F. STUESSY & D.J. CRAWFORD (2001). A survey of floral traits, breeding system, floral visitors and pollination systems of the Angiosperms of the Juan Fernández Islands (Chile). *Bot.Rev.* 67: 255-308.
- BORGEN, L. (1974). Chromosome numbers of Macaronesian flowering plants II. *Norw. J. Bot.* 21: 195-210.

- BRAMWELL, D & Z. BRAMWELL (2001). *Flores silvestres de las Islas Canarias*. 4<sup>a</sup>ed. Ed. Rueda. Madrid. 437 pp.
- CARIS, P.L., E. SMETS, K. DE COSTER & L.P. RONSE DECRAENE (2006). Floral ontogeny of *Cneorum tricoccon* L. (Rutaceae). *Plant Syst. Evol.* 257: 223-232.
- CARLQUIST, S. (1988). Wood anatomy of Cneoraceae: Ecology, relationships, and generic definition. *Aliso* 12: 7-16.
- CHARLESWORTH, D. (1999). Theories of the Evolution of Dioecy, pp. 33-60. In: M.A. Geber, T.E. Dawson & L.F. Delph (eds.), *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Berlin Heidelberg, Germany: Springer-Verlag.
- CRAWFORD, D.J., G.J. ANDERSON & G. BERNARDELLO (2011). The reproductive biology of island plants, pp. 11-36. In: D. Bramwell, & J. Caujapé-Castells (eds), *Biology Island Plant*. UK: Cambridge University Press.
- CRUDEN, R.W. (1977). Pollen-Ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- De JONG, P. C. (1976). Flowering and sex expression in *Acer* L. A biosystematic study. *Mededelingen Landbouwhogeschool. Wageningen* 76: 1-201.
- DARWIN, C. (1877). *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. John Murray, London.
- DELPH, L.F. (2009). Sex allocation: evolution to and from dioecy. *Curr. Biol.* 19: R249-R251.
- DREYER, L.L. & A.E. VAN WYK (1998). Aberrant pollen in southern African *Oxalis* (Oxalidaceae). *Grana* 37: 337-342.
- ENGLER, A. (1931). Cneoraceae, pp. 184-187. In: A. Engler & H. Harms (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 19a. Leipzig: Engelmann.
- ERDTMAN, G. (1952). *Pollen morphology and plant taxonomy Angiosperms*. Stockholm: Almquist and Wiksell.
- FREEMAN, D.C., J. LOVETT-DOUST, A. EL-KEBLAWY, K. J. MIGLIA, & E.D. MCARTHUR (1997). Sexual specialization and Inbreeding avoidance in the evolution of dioecia. *Bot. Rev.* 63: 65-92
- GADEK, P.A., E.S. FERNANDO, C. J. QUINN, S. B. HOOT, T. TERRAZAS, M.C. SHEAHAN & M.W. CHASE (1996). Sapindales: molecular delimitation and infraordinal groups. *Am. J. Bot.* 83: 802-811.
- GLEISER, G. & M. VERDÚ (2005). Repeated evolution of dioecy from androdioecy in *Acer*. *New Phytol.* 165: 633-640.
- GLEISER, G., M. VERDÚ, J.G. SEGARRA-MORAGUES, S.C. GONZÁLEZ-MARTÍNEZ & J.R. PANNELL (2008). Disassortative mating, sexual specialization, and the evolution of gender dimorphism in heterodichogamous *Acer opalus*. *Evolution* 62: 1676-1688.
- GRANT, P.R. (1998). *Evolution on Islands*. Oxford: Oxford University Press. 334 pp.
- GROPPA, M., J.R. PIRANI, M.L.F. SALATINO, S.R. BLANCO & J.A. KALLUNKI (2008). Phylogeny of Rutaceae based on two noncoding regions from cpDNA. *Am. J. Bot.* 95: 985-1005.
- HELFGOTT, D. M., J. FRANCISCO-ORTEGA, A. SANTOS GUERRA, R.K. JANSEN & B.B. SIMPSON (2000). Biogeography and breeding system evolution of the woody

- Bencomia* alliance (Rosaceae) in Macaronesia based on ITS sequence data. *Syst. Botany* 25: 82-97.
- HUMEAU, L., T. PAILLER & J.D. THOMPSON (2003). Flower size dimorphism in di-  
clinous plants native to La Réunion Island. *Plant Syst. Evol.* 240: 163-173.
- JAÉN MOLINA, R., A. MARRERO RODRÍGUEZ, A. del HOYO, J.A. ROSSELLÓ & J.  
CAUJAPÉ-CASTELLS (2012). To what extent do microsatellite markers reflect diver-  
sification differences between oceanic and continental islands? The case of *Neocha-  
maelea* and *Cneorum* (Rutaceae). *FloraMac 2012. Abstract Book*: 38.
- KIKUCHI, S., M. SHIBATA, H. TANAKA, H. YOSHIMARU & K. NIYAMA (2009).  
Analysis of the disassortative mating pattern in a heterodichogamous plant, *Acer mono-  
Maxim.* using microsatellite markers. II. *Plant Ecology* 204: 43-54.
- LEROY, J.-F., D. LOBREAU-CALLEN & M. LESCOT (1990). Les Ptaeroxylaceae: es-  
pèces nouvelles du genre malgache *Cedrelopsis* et palynologie de la famille. *Bulle-  
tin du Muséum National D'Histoire Naturelle. Paris* 4<sup>e</sup>, sér., 12, sec. B. *Adansonia* 1:  
43-57.
- LLOYD, D. G. 1980. The distributions of gender in four angiosperm species illustrating two  
evolutionary pathways to dioecy. *Evolution* 34: 123-34.
- LOBREAU-CALLEN, D., S. NILSSON, F. ALBERS & H. STRAKA (1978). Les Cneora-  
ceae (Rutales): étude taxonomique, palynologique et systématique. *Grana* 17: 125-139.
- LORENZO, H., J. CAUJAPÉ- CASTELLS, R. FEBLES & J. PÉREZ DE PAZ (2003).  
Isozyme variation in the Canarian endemic *Neochamaelea pulverulenta* (Cneoraceae):  
implications for population differentiation in the Canaries and first molecular insights  
on the floristic link with the Mediterranean. *Bocconea* 16: 953-59.
- LUO, S.-X., D.-X. ZHANG & S.S. RENNER (2007). Duodichogamy and androdioecy in  
the chinese Phyllathaceae *Bridelia tomentosa*. *Am. J. Bot.* 94: 260-265.
- MITCHELL, C.H. & P.K. DIGGLE (2005). The evolution of unisexual flowers: morpho-  
logical and functional convergence results from diverse developmental transitions. *Am.  
J. Bot.* 92: 1068-1076.
- NOGALES, M., R. HELENO, A. TRAVESET & P. VARGAS (2012). Evidence for over-  
looked mechanisms of long-distance seed dispersal to and between oceanic islands. *New  
Phytol.* 194: 313-317.
- PANNELL, J. R. & M. VERDÚ (2006). The evolution of gender specialization from di-  
morphic hermaphroditism: paths from heterodichogamy to gynodioecy and androdioecy.  
*Evolution* 60: 660-673.
- PÉREZ DE PAZ, J. (2002). La biología reproductiva. Importancia y tipos de estudios, pp.  
71-132. In: A. Bañares-Baudet (ed.), *Biología de la conservación de plantas amenaza-  
das*. Madrid: Organismo Autónomo Parques Nacionales.
- PÉREZ DE PAZ, J., R. FEBLES, O. FERNÁNDEZ-PALACIOS, M. OLANGUA-CO-  
RRAL & E. RIVERO (2007). Manual para la detección de micro-marcadores morfoló-  
gico-reproductivos en la Flora Macaronésica. Metodología y Protocolos. *On Line*.
- PÉREZ DE PAZ, J., O. FERNÁNDEZ-PALACIOS & R. FEBLES (2009). Polimorfismos  
y series polínicas en el género canario *Parolinia* y parientes continentales *Diceratella* y  
*Morettia* (Matthioleae-Brassicaceae). Significado biológico y filogenético, pp. 309-327.  
In: E. Beltrán Tejera, J. Afonso-Carrillo, A. García Gallo & O. Rodríguez Delgado (eds),

- Homenaje al Prof. Dr. Wolfredo Wildpret de La Torre*. Vol. Monografía LXXVIII. La Laguna (Tenerife. Islas Canarias): Instituto de Estudios Canarios.
- PÉREZ DE PAZ, J., R. FEBLES-HERNÁNDEZ, O. FERNÁNDEZ-PALACIOS & M. OLANGUA-CORRAL (2011 y en prensa). Sexual systems in the Canarian flora: evolutionary pathways to gender dimorphism and dioecy. *Proceedings of the International Conferences of Island Biodiversity 2011*.
- POZHIDAEV, A.E. (1993). Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). *Grana* 32: 79-85.
- POZHIDAEV, A. E. (2000). Hypothetical way of pollen aperture patterning. 2. Formation of polycolpate patterns and pseudoaperture geometry. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 109: 235-254.
- RAZAFIMANDIMBISON, S.G., M.S. APPELHANS, H. RABARISON, T. HAEVERMANS, A. ARAKOTONDRAFARA, S.R. RAKOTONANDRASANA, M. RATSINBASON, J.-N. LABAT, P.J.A. KEßLER, E. SMETS, C. CRUAUD, A. COULOUX & M. RANDRIANARIVELOJOSIA (2010). Implications of a molecular phylogenetic study of the Malagasy genus *Cedrelopsis* and its relatives (Ptaeroxylaceae). *Mol. Phylog. Evol.* 57: 258-265.
- RENNER, S. S. (2001). How common is heterodichogamy? *Trends Ecol. Evol.* 16: 595-597.
- RENNER, S.S. & R.E. RICKLEFS (1995). Dioecy and its correlates in the Flowering Plants. *Am. J. Bot.* 82:596-606.
- RENNER, S.S., L. BEENKEN, G.W. GRIMM, A. KOCYAN & R.E. RICKLEFS (2007). The evolution of dioecy, heterodichogamy, and labile sex expression in *Acer*. *Evolution* 61: 2701-2719.
- RICHARDS, A. J. (1997). *Plant Breeding Systems*. London: Chapman & Hall.
- RIGUEIRO, C., J. M. ARROYO, A. VALIDO & P. JORDANO (2009). Isolation and characterization of 13 microsatellite loci for *Neochamaelea pulverulenta* (Cneoraceae). *Mol. Ecol. Resour.* 9: 1497-1500.
- SAKAI, A.K. & S.G. WELLER (1999). Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants: Review of Terminology, Biogeographic Patterns, Ecological Correlates, and Phylogenetic Approaches, pp. 1-31. In: M.A. Geber, T.E. Dawson & L.F. Delph (eds.), *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Berlin Heidelberg, Germany: Springer-Verlag
- SAKAI, A. K, W. L. WAGNER, D. M. FERGUSON & D. R. HERBST (1995a). Origins of dioecy in the Hawaiian Flora. *Ecology* 76: 2519-2529.
- SAKAI, A.K., W.L. WAGNER, D.M. FERGUSON & D.R. HERBST (1995b). Biogeographical and ecological correlates of dioecy in the Hawaiian Flora. *Ecology* 76: 2530-2543.
- SAKAI, A.K., S.G. WELLER, W.L. WAGNER, P.S. SOLTIS & D.E. SOLTIS (1997). Phylogenetic perspectives on the evolution of dioecy: adaptive radiation in the endemic Hawaiian genera *Schiedea* and *Alsiniidendron* (Caryophyllaceae: Alsinoideae), pp. 455-473. In: T.J. Givnish, & K.J. Sytsma (eds.), *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*. USA: Cambridge University Press.
- SATO, T. (2002). Phenology of sex expression and gender variation in a heterodichogamous maple, *Acer japonicum*. *Ecology* 83: 1226-1238.

- SHANG, H., Y.-B. LUO & W.-N. BAI (2012). Influence of asymmetrical mating patterns and male reproductive success on the maintenance of sexual polymorphism in *Acer pictum* subsp. *mono* (Aceraceae). *Molec. Ecol.* 21: 3869-3878.
- TAL, O. (2009). *Acer pseudoplatanus* (Sapindaceae): Heterodichogamy and thrips pollination. *Plant Syst. Evol.* 278: 211-221.
- TÉBAR, F.J. & L. LLORENS (1997). Floral biology of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae): an unknown case of andromonoecy. *Collect. Bot.* 23: 105-113.
- TRAVERSE, A. (1995). Reproductive ecology of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) in the Balearic Islands. *Bot. J. Linn. Soc.* 117: 221-232.
- TSENG, Y.-H., C.-F. HSIEH & J.-M. HU (2008). Incidences and ecological correlates of dioecious angiosperms in Taiwan and its outlying Orchid Island. *Bot. Stud.* 49: 261-276.
- VALIDO, A. (1999). Ecología de la dispersión de semillas por los lagartos endémicos canarios (g. *Gallotia*, Lacertidae). *Tesis Doctoral* Universidad de La Laguna: 320 pp.
- VALIDO, A. & M. NOGALES (1994). Frugivory and seed dispersal by the lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary Islands. *Oikos* 70: 403-411.
- VALIDO, A. & J.M. OLESEN (2010). Pollination on islands: examples from the Macaronesian archipelagos, pp. 249-283. In: A.R.M. Serrano, P.A.V. Borges, M. Boeiro & P. Oromí (eds.), *Terrestrial Arthropods of Macaronesia. Biodiversity, Ecology and Evolution*. Sociedade Portuguesa de Entomologia.
- VAMOSI, J.C., S. P. OTTO & S. C. H. BARRETT (2003). Phylogenetic analysis of the ecological correlates of dioecy in angiosperms. *J. Evol. Biol.* 16: 1006-1018.
- VAN DER HAM, R.W.J.M., P. BAAS, M.E. BAKKER, F.D. BOESEWINKEL, F. BOUMAN, B.J. VAN HEUVEN & R.K.W.M. KLAASEN (1995). *Bottegoa* Chiov. transferred to the Ptaeroxylaceae. *Kew Bulletin* 50: 243-265.
- VAN TIEGHEM, M.P. (1898). Sur les Cnéoracées. *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)* 4: 241-244.
- VARGAS, P., R. HELENO, A. TRAVERSE & M. NOGALES (2012). Colonization of the Galápagos Islands by plants with no specific syndromes for long-distance dispersal: a new perspective. *Ecography* 35: 33-43.
- VENTENAT, E.P. (1803). *Description des plantes nouvelles et peu connues cultivées dans le jardin de J.M. Cels* (t.77). Paris: Imprimerie de Crapelet.
- WEBB, C.J. (1999). Empirical studies: evolution and maintenance of dimorphic breeding systems, pp. 61-95. In: M.A. Geber, T.E. Dawson & L.F. Delph (eds.), *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Berlin Heidelberg, Germany: Springer-Verlag.

VIERAEA	Vol. 41	293-317	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

## Revisión cariológico-taxonómica del complejo de *Sideritis brevicaulis* (Lamiaceae) del Macizo de Teno en Tenerife, islas Canarias

ÁGUEDO MARRERO

*Jardín Botánico Canario Viera y Clavijo, Unidad Asociada del CSIC  
C/ Camino del Palmeral, 15, Tafira Baja  
35017, Las Palmas de Gran Canaria, islas Canarias  
aguedomarrero@gmail.com*

MARRERO, Á. (2013). Cariologic and taxonomic review of the *Sideritis brevicaulis* complex on the Teno Massif in Tenerife (Canary Islands). *VIERAEA* 41: 293-317.

**ABSTRACT:** In the present contribution the karyotypes of different samples of *Sideritis* (Lamiaceae) from the Teno massif, mostly within the *S. brevicaulis* complex are discussed. A comprehensive taxonomic study of taxa of this complex is presented. Four different taxa, confined to the Miocene territories of the Teno massif compose this group: *S. mascaensis* (2n= 36), *S. brevicaulis* (2n = 38), *S. soluta* subspecies *hildae* (2n= unknown) and *S. santosii* (2n= 36). The karyotype of *S. canariensis* x *brevicaulis* (2n= 41 and 42) is also analyzed. Several metaphasic preparations showed disploidy within a single individual. This finding demonstrates the presence of unbalanced karyotypes and could explain the non-viability of interspecific hybrids and therefore the stability of the species belonging to this complex.

**Key words:** *Sideritis*, Lamiaceae, Taxonomy, Ecology, Tenerife, Canary Islands.

**RESUMEN:** Se analizan los cariotipos de diferentes muestreos de *Sideritis* (Lamiaceae) del Macizo de Teno, dentro del complejo morfológico de *S. brevicaulis* sensu lato. Igualmente se realiza un estudio taxonómico exhaustivo de todos los taxones implicados y próximos, lo cual nos ha permitido identificar cuatro taxones diferentes, todos confinados en los abruptos territorios del Macizo de Teno, del Mioceno: *S. mascaensis* (2n=36), *S. brevicaulis* (2n=38), *S. soluta* subespecie *hildae* (2n= no conocido) y *S. santosii* (2n=36). Igualmente se ha analizado el cariotipo de *S. canariensis* x *brevicaulis* (2n= 41 y 42). La disploidía encontrada en distintas placas metafásicas de un mismo individuo que evidencian cariotipos no equilibrados, podrían implicar la inviabilidad de los híbridos interespecíficos y por tanto la estabilidad de las especies de este complejo.

Palabras Clave: *Sideritis*, Lamiaceae, Cariología, Taxonomía, Tenerife, islas Canarias.

## INTRODUCCIÓN

El género *Sideritis* L. subgénero *Marrubiastrum* (Moench) Mend.-Heuer, (Lamiaceae) endémico de Canarias y Madeira, aporta uno de los más notables ejemplos de radiación en Macaronasia, representado hasta ahora por 27 especies dos subespecies y tres variedades (Pérez de Paz & Negrín, 1992, Marrero, 1992, 2008). En la mayoría de los casos constituyen endemismos locales, exclusivos de una única isla, a excepción de *S. canariensis* L. (en Tenerife, La Palma y El Hierro), *S. pumila* (Christ) Mend.-Heuer (en Fuerteventura y Lanzarote) y *S. candicans* Aiton (en Madeira, Porto Santo y Desertas). A excepción de *S. candicans* de las islas de Madeira las restantes especies del subgénero *Marrubiastrum* son endémicas de Canarias: una especie compartida entre Lanzarote y Fuerteventura, cinco en Gran Canaria, 13 en Tenerife, seis en La Gomera, dos en La Palma y finalmente dos en El Hierro. En Tenerife es especialmente relevante su presencia en la zona noroccidental de la isla, en el Macizo de Teno, donde viven hasta cinco especies: *S. canariensis*, *S. kuegleriana* Bornm. y *S. cretica*, de distribución más amplia, y *S. nervosa* (Christ) Lindinger y *S. brevicaulis* Mend.-Heuer., exclusivas de esta zona.

Pérez de Paz & Negrín (1992) en su exhaustiva monografía del subgénero proponen un concepto amplio para *S. brevicaulis*, incluyendo a *S. lotsyi* (Pit.) Bornm. var. *mascaensis* Svent., así como otras poblaciones de morfología diversa del entorno. Estos autores reconocen que la diversidad dentro de las especies es alta, a veces diferenciadas a nivel de poblaciones, y que esto justifica que en las distintas revisiones del género, las posturas hayan oscilado entre las excesivamente sintéticas y las excesivamente analíticas.

Pero cuando exponíamos nuestros resultados sobre los estudios cromosómicos de este grupo de plantas en Canarias (Marrero, 1986) ya advertíamos que con respecto a *S. brevicaulis* los resultados presentados (disploidía en  $2n=36, 38$  y  $40$ ) no eran concluyentes y que requerían estudios más detallados. Entre otras razones porque la población muestreada (incluyendo la localidad clásica de la especie) en los entornos de Cumbre Bolico era morfológicamente muy diversa, creciendo además entre las poblaciones de *S. canariensis* que desbordaban la crestería desde la fachada de barlovento de monte verde y las de *S. lotsyi* var. *mascaensis*, que ascendían hasta estas cotas y que nosotros habíamos estudiado como taxón independiente.

En nuestro estudio habíamos encontrado para este último taxón y de forma constante  $2n = 36$ . Por eso cuando apareció la publicación de Pérez de Paz & Negrín (1992) el criterio taxonómico sobre *S. brevicaulis* que siguen estos dos autores no nos pareció muy convincente. Para entonces ya habíamos avanzado en nuevos estudios cromosómicos, que por diversas razones nunca fueron publicados, y además quedaba pendiente una revisión morfológica detallada de las distintas poblaciones implicadas para plantear una solución alternativa a la propuesta por Pérez de Paz & Negrín (1992).

El primer autor que menciona las poblaciones de *Sideritis* que aquí analizamos fue Burchard (1929) y lo hace desde una concepción sintética bajo *Leucophae*, como *L. candicans*

Webb & Berthel. (*non S. candincans* Aiton, de Madeira), incluyendo a *L. dasygnaphala* (de Gran Canaria), *L. argosphascelus* Webb & Berthel. (de Tenerife y La Gomera), *L. eriocephala* Webb y *L. stricta* (ambas de Tenerife) y *L. marmorea* Bolle (de La Gomera), además de la actualmente conocida como *S. barbellata* Mend.-Heuer de La Palma e incluso a *S. candincans* Aiton de Madeira. Para nuestra zona de estudio comenta la presencia de *L. candincans* en “Cumbres entre altos del Palmar y del Carrizal en montes de Teno, 800 m, Valle de Santiago y valles próximos, 900-1100 m”, poblaciones que incluye en la “forma *argosphascelus*”.

Sventenius (1968) en su estudio sobre el género *Sideritis* diferencia para estos enclaves tres taxones, uno que relaciona con *S. lotsyi* de La Gomera y que describe como *S. lotsyi* var. *mascaensis*, para las zonas bajas de Masca y los otros dos que relaciona con *S. argosphascelus* (Webb y Berthel.) Clos, la forma típica que señala para Masca, 600-1300 m (tén-gase en cuenta que la cota de 1300 m es la máxima altura del Macizo de Teno, en Cumbre Bolico), e incluye las citas de Ceballos & Ortuño (1951), cumbres de Juan López, Carrizal y Palmar y la de Burchard (1929) para el Valle de Santiago, y la forma *tomentosa* (Pit.) Bornm., que señala para Tamaimo y Risco Blanco, 1100 m, añadiendo igualmente la cita de Burchard para Valle de Santiago.

Mendoza Heuer (1974, 1975) acepta la variedad *mascaensis* de Sventenius y su vinculación a la especie de La Gomera y describe como nueva a *S. brevicaulis* en base a material de Sventenius (ORT 16708), que lleva la etiqueta “*Leucophae argosphascelus* var. Cumbre Bolico, 900 m. muy abundante”. De esta etiqueta merece señalar que la localización, Cumbre Bolico 900 m, corresponde a las laderas bajas en las inmediaciones y al norte de Santiago del Teide, es decir al Valle de Santiago. En estas laderas y hasta las proximidades del Puerto de Erjos hemos observado poblaciones más o menos densas pero donde coinciden diversas formas morfológicas. Actualmente estas poblaciones se encuentran devastadas por incendios recientes.

El trabajo que se presenta en esta contribución tiene como objetivos: 1) retomar datos cromosómicos que ya disponíamos para los taxones del Macizo de Teno, 2) aclarar la confusa taxonomía de este grupo de plantas en esta zona de Tenerife, sobre todo dentro del complejo de *S. brevicaulis* s.l., y 3) dar a conocer una especie no descrita para Teno Alto de la cual tenemos datos de su certeza taxonómica desde hace más de veinte años.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Los estudios cariológicos se realizaron sobre raíces de núculas germinadas en placas de Petri, con material recolectado en poblaciones naturales en diferentes campañas (1985-1987, 1989), siguiendo las técnicas citogenéticas básicas, como la descrita por Pretel (1976) que combina el tratamiento a bajas temperaturas con el empleo de la 8-oxiquinoleina, pero con las modificaciones indicadas por Marrero (1986, 1988, 1992). Las observaciones y recuentos cromosómicos se realizan en microscopio Olympus BH-350682, con cámara fotográfica incorporada.

Los estudios morfológicos se realizan sobre material depositado en el herbario LPA del Jardín Botánico Canario Viera y Clavijo, Unidad Asociada al CSIC, que se conforma principalmente en las diferentes campañas antes mencionadas y se complementa con otras



realizadas en 2006 y 2013. Se estudiaron diferentes caracteres morfológicos de distintas especies relacionadas o en el entorno de *S. brevicaulis* s.l. Estos caracteres afectan al hábito de las plantas, tamaño, morfología e indumento de las hojas, brácteas y bracteolas, forma y desarrollo de las inflorescencias, paracladios, epicastros, etc., y diversos caracteres referentes al cáliz y la corola. Se han estudiado los siguientes taxones: *S. brevicaulis* s.st., *S. lotsyi* var. *lotsyi*, *S. lotsyi* var. *mascaensis*, *Sideritis* sp. de Teno Alto, *S. cystosiphon* Svent. y *S. soluta* Clos. Además se ha completado el estudio con otros taxones más distantes desde el punto de vista morfológico y taxonómico pero que también habitan en el Macizo de Teno: *S. canariensis* L., *S. cretica* L., *S. kuegleriana* Bornm. y *S. nervosa* (Christ) Lindinger, así como las diferentes formas híbridas que se pudieran dar en las zonas de contacto entre los distintos taxones. (Anexo 1).

El material tipo de los taxones descritos aquí (holótipos, isótipos y parátipos) queda depositado en el herbario LPA con duplicados que se depositan en otros herbarios. Las medidas micromorfológicas fueron tomadas con regla milimetrada, con un calibre digital electrónico Centigravf CF-7114 o lupa binocular Zeiss Stemi 2000c, con cámara compacta Zeiss Axio-Cam ICc3. Para las precisiones nomenclaturales se ha seguido el CINB (Código de Melbourne) en versión española (Greuther & Rankin Rodríguez, 2012).

## RESULTADOS

### ANÁLISIS CROMOSÓMICO

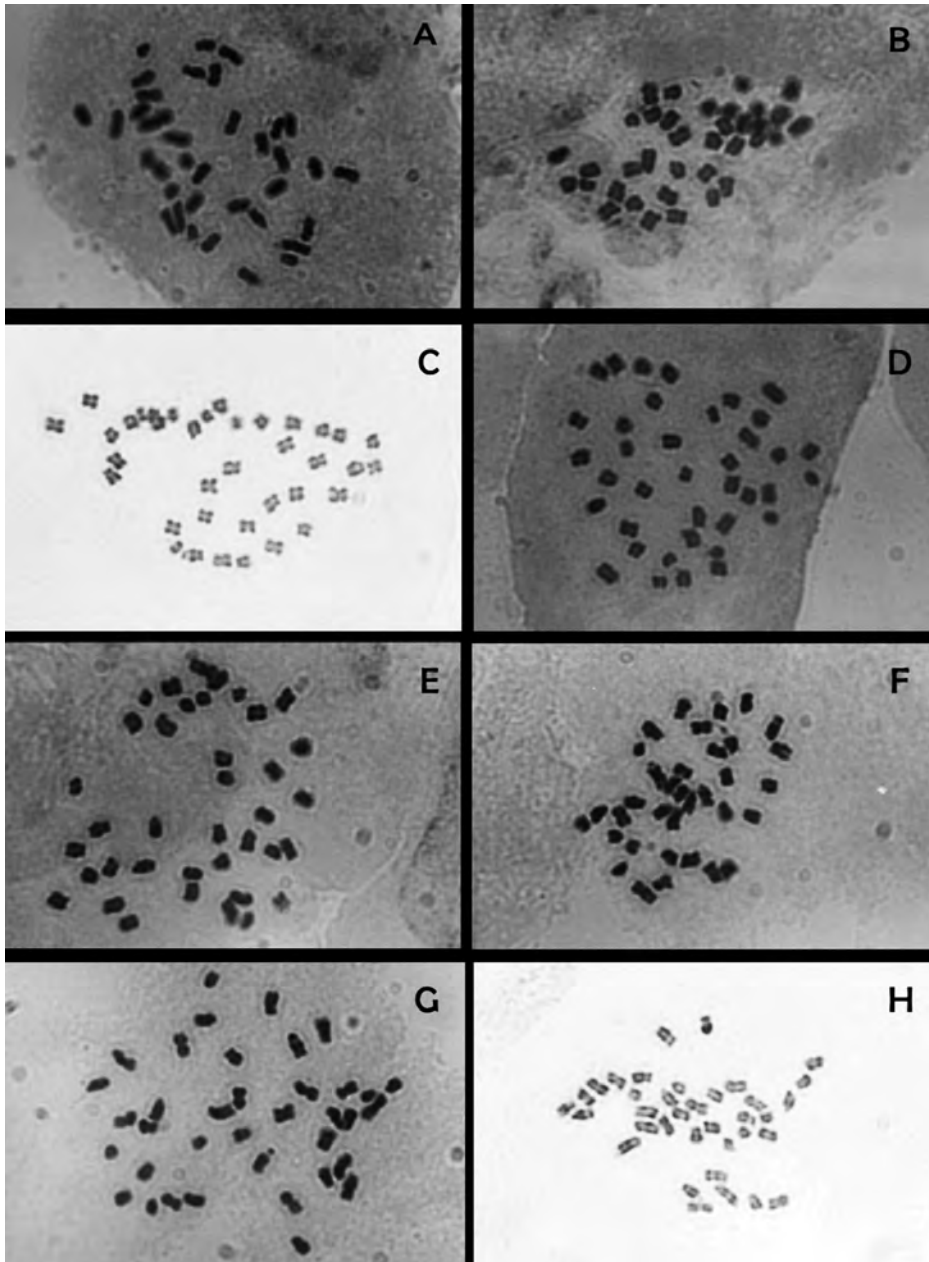
Se analizan 58 placas metafásicas de 25 individuos: 45 placas de 15 individuos de una amplia población de “*S. brevicaulis*” de las laderas de sotavento de la divisoria entre el Puerto de Erjos y Cumbre Bolico, entorno a los 1.000-1.200 m de cota, 3 placas de 3 individuos de *S. canariensis* x *brevicaulis* Negrín & P. Pérez, y 10 placas de 7 individuos de *Sideritis* sp. de Teno Alto.

De las 45 placas metafásicas analizadas de 15 individuos del núcleo poblacional muestreado entre el Puerto de Erjos y Cumbre Bolico se obtiene disploidía en  $2n=35$ , 36, 37, 38 y 39. Cinco individuos presentan de forma constante  $2n=36$ ; cuatro individuos  $2n=38$ ; un individuo (6 placas) mostró de forma invariable un citotipo estable en  $2n=39$ ; y finalmente cinco individuos con citotipos inestables en  $2n=35$ , 36 y 37 (tres en  $2n=36$  y 37, uno en  $2n=35$  y 36 y uno en  $2n=35$ , 36 y 37).

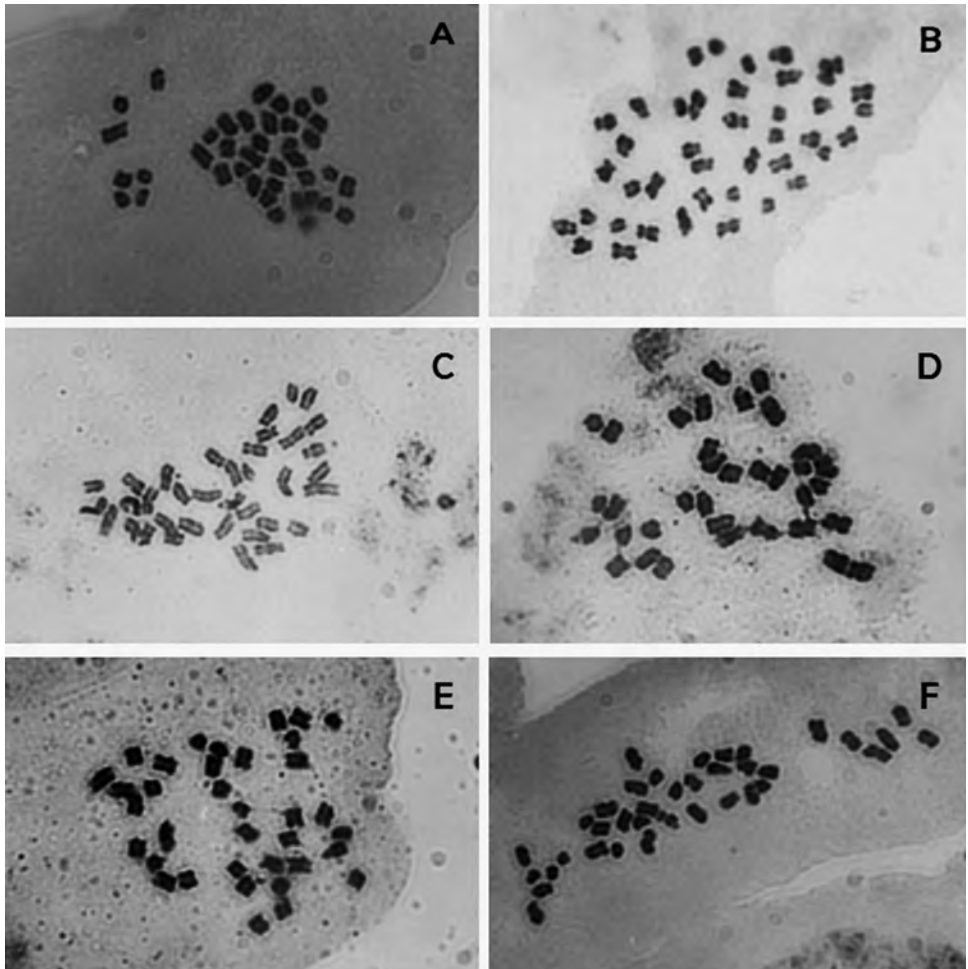
En la segunda muestra que incluía semillas recolectadas de un individuo híbrido: *S. canariensis* x *brevicaulis* se obtiene  $2n=41$  (un individuo) y  $2n=42$  (dos individuos).

Finalmente, en la muestra de *Sideritis* sp. se estudiaron tres núcleos poblacionales: divisoria de Degollada Hoya la Cumbre, laderas de barlovento de Morro Tabaiabas y laderas de sotavento cerca de Los Carrizales en las estribaciones del Pico de Martín Báez. En todos los casos se obtuvo de forma constante  $2n=36$ , a excepción de una placa que presentó inestabilidad cromosómica en  $2n=36$  y 37 en el núcleo poblacional de Degollada Hoya la Cumbre. (Fig. 1 y 2).

La disploidía es bien conocida en el género *Sideritis*, tanto a nivel interespecífico como intraespecífico (Küpfer, 1974; Contandriopoulos, 1978; Fernández-Peralta *et al.*, 1978; Marrero 1986, 1988, 1992). Aunque la disploidía intraespecífica dentro del género



**Figura 1.-** **A**, *S. mascaensis*, Cumbre Bolico-3,  $2n=36$ ; **B**, *S. mascaensis*, Cumbre Bolico-11,  $2n=36$ ; **C**, *S. mascaensis*, Cumbre Bolico-16,  $2n=36$ ; **D**, *S. brevicaulis*, Cumbre Bolico-12,  $2n=38$ ; **E**, *S. brevicaulis*, Cumbre Bolico-1,  $2n=38$ ; **F**, *S. brevicaulis* x, Cumbre Bolico-15,  $2n=35-36-37$ ; **G**, *S. brevicaulis* x, Cumbre Bolico-15,  $2n=35-36-37$ ; **H**, *S. brevicaulis* x, Cumbre Bolico-17,  $2n=36-37$ . (El subrayado indica la placa mostrada).



**Figura 2.-** A, *S. brevicaulis* x, Cumbre Bolico-5,  $2n=39$ ; B, *S. canariensis* x *brevicaulis*-3,  $2n=41$ ; C, *S. santosii*, Baracán-La Tabaiba-1,  $2n=36$ ; D, *S. santosii*, Hoya la Cumbre-1,  $2n=36$ ; E, *S. santosii*, Hoya la Cumbre-4,  $2n=36$ ; F, *Sideritis* x  $\zeta?$ , Hoya la Cumbre-5,  $2n=36$ , 37.

puede afectar hasta el 20% de los taxones estudiados (Marrero, 1988) en muchos casos y para las especies mediterráneas esta disploidía delimita a taxones infraespecíficos o incluso a poblaciones concretas, lo que confiere al número cromosómico un valor taxonómico añadido. En algunos casos la disploidía observada en las especies canarias ha motivado la revisión de los grupos con nuevas propuestas taxonómicas (Marrero, 1988), confirmada a su vez por los datos fitoquímicos (Fraga, 1982; Fraga *et al.*, 2009). En las especies macaronésicas, subgénero *Marrubiastrum*, la disploidía intraespecífica se limita a *S. dendro-chahorra* Bolle y *S. nutans* Svent., donde la serie continua  $2n=38, 39, 40, 41$  y  $42$  encontrada en *S. dendro-chahorra* evidenciaba a la existencia de citotipos híbridos (Marrero, 1986), y

ponía en aviso sobre esta posibilidad para el caso de *S. brevicaulis*. Los estudios moleculares de secuencias de espaciadores intragénicos (ITS) del ADN nuclear y de regiones del ADN del cloroplasto, sugieren a su vez que la hibridación ha podido jugar algún papel en la evolución de este grupo de plantas (Barber *et al.*, 2000, 2007). Previamente (Marrero, 1992) había postulado otro posible mecanismo de evolución cromosómica por medio de fisiones céntricas o robertsonianas.

Los datos obtenidos con individuos presumiblemente híbridos muestran, por un lado individuos (un caso) con citotipos estables (Cumbre Bolico-5,  $2n=39$ , Fig. 2: A), que concuerdan con la hipótesis de las fisiones céntricas sin pérdida de la funcionalidad centromérica, y por otro individuos (cinco casos) que han manifestado disploidía entre las distintas placas, en la población muestreada como "*S. brevicaulis*", y que evidencian la inestabilidad cariotípica con placas metafásicas descompensadas (Fig. 1: F, G y H).

Este segundo caso no supone un rechazo al mecanismo de fisiones céntricas pero plantean la posibilidad de que en tales fisiones céntricas queden afectadas las funciones centroméricas y la capacidad de los bivalentes de segregarse con normalidad. Esto supondría una fuerte barrera a la viabilidad reproductiva entre los individuos implicados y ponen en evidencia la existencia de al menos dos taxones en la población muestreada como *S. brevicaulis*. Según los resultados obtenidos que muestran individuos con placas metafásicas descompensadas en la serie  $2n=35$ , 36 y 37, sugieren que los parentales implicados pudieran ser los que muestran  $2n=36$  (cinco individuos), que consideramos asignables a *S. mascaensis* (Svent.) Marrero Rodr. *st. nov.*, y  $2n=38$  (cuatro individuos), que asignamos a *S. brevicaulis* Mend.-Heuer.

#### ANÁLISIS MORFOLÓGICOS

De los diferentes caracteres morfológicos analizados han resultado relevantes para el grupo estudiado: el porte y densidad de ramificación en las plantas, la forma, tamaño e indumento de las hojas, especialmente las basales, desarrollo de la inflorescencia, diámetro del epicastro, tamaño de los pedicelos, forma y tamaño del cáliz, indumento de éste especialmente en su cara interna y forma de los dientes. Tabla I.

Desde el punto de vista taxonómico el estudio detallado de diferentes poblaciones del complejo de *S. brevicaulis* s. l. (en el sentido de Pérez de Paz & Negrín, 1992), ha permitido diferenciar cuatro taxones diferentes, todos confinados en los abruptos y antiguos territorios del Mioceno del Macizo de Teno: 1) *S. mascaensis* (Svent.) Marrero Rodr. *st. nov.*, 2) *S. brevicaulis* Mend.-Heuer, 3) *S. soluta* Clos subsp. *hildae* Marrero Rodr., *subsp. nov.*, y 4) *S. santosii* Marrero Rodr. *sp. nov.* A esto se añaden las distintas formas híbridas herborizadas, en muchos casos raras u ocasionales: *S. canariensis* x *brevicaulis* Negrín & P. Pérez, *S. brevicaulis* x *mascaensis*, *S. brevicaulis* x *soluta* subsp. *hildae*, *S. canariensis* x *mascaensis*, *S. canariensis* x *santosii*, *S. cretica* x *nervosa*, *S. cretica* x *santosii*, *S. kuegleriana* x *santosii*, *S. mascaensis* x *soluta* subsp. *hildae*, *S. santosii* x *soluta* subsp. *hildae* (Anexo 1). El único nototaxon descrito hasta el momento es el primero citado (Pérez de Paz & Negrín, 1992) y se refiere a la notoforma próxima a uno de los parentales, a *S. canariensis*, probablemente una  $F_2$ . En algunos casos la descripción de estas notoformas puede resultar simple porque se limita a un único individuo observado, como por ejemplo para *S. canariensis* x *santosii*, pero en otros casos la variación depende del parental masculino o fe-

**Tabla I.-** Caracteres morfológicos relevantes de las especies de *Sideritis* implicadas y relacionadas en este trabajo.

Taxón	<i>S. mascaensis</i>	<i>S. brevicaulis</i>	<i>S. santosii</i>	<i>S. soluta</i> subsp. <i>hildae</i>	<i>S. soluta</i> subsp. <i>solita</i>	<i>S. cystosiphon</i>	<i>S. lotsyi</i>	
Porte o hábito	nanoflanerofito, ± frondoso hasta 50-80 (100) cm	caméfito o nanoflanerofito, congesto hasta 40-60 (80) cm	caméfito o nanoflanerofito, congesto hasta 20-50 (70) cm	nanoflanerofito o caméfito, grácil hasta 50-80 cm	Nanoflanerofito, grácil hasta 100-150 (170) cm	nanoflanerofito, grácil hasta 50-80 cm	nanoflanerofito, ± frondoso hasta 50-80 (110) cm	
Hojas	± grandes, ovoides, ovado-lanceoladas, cordadas (raro truncadas), ± crenadas 2-5,5 (7) x 1,4-2,5 cm	pequeñas, ovadas, triangular-ovadas, cordadas (raro truncadas) ± finamente crenadas 1,2-3 (3,5) x 0,8-1,8 cm	pequeñas, oblongas, base redondeada o cuneada ± crenado-dentadas 1,6-4 (5) x 0,5-1,5 (2,5) cm	± pequeñas, lanceoladas, angustilanceoladas, base redondeada, truncada o cordada, crenada 1,7-5,4 x 0,6-2,4 cm	± pequeñas, lanceoladas, angustilanceoladas, base redondeada o truncada, crenadas 2,5-9,5 x 0,7-4,4 cm	± pequeñas, angustiovoides, lanceoladas, base redondeada o truncada ± crenadas 1,7-7 x 0,5-1,8 (2,3) cm	± pequeñas, angustiovoides, lanceoladas, base redondeada o truncada ± crenadas 1,6-9 x 1,1-6,5 cm	± grandes, látioides, ovado-lanceoladas, cordadas (o truncadas) crenadas 1,6-9 x 1,1-6,5 cm
Sinfiorencias	± largas (11) 15-35 (45) cm	cortas 8,5-17,5 cm	cortas 8-20 cm	alargadas (10) 20-40 (50) cm	alargadas (15) 20-70 cm	alargadas 25-55 cm	alargadas 20-35 (40) cm	
Niveles de paracelios	0-1 (2)	0-1 (2)	(0) 1-4 (6)	0-3(4)	0-2 (3)	0-2 (3)	0-2 (4)	
Epicasros	poco compactos 0-1 nivel separados	poco compactos (0)-1 nivel separados	± compactos 0-(1) nivel separados	± laxos 1-4 nivel separados	poco compactos 1-2(4) nivel separados	poco compactos 1-3(4) nivel separados	poco compactos 1-2 (3) nivel separados	
Largo	(5) 9,5-20,5 cm	(1,5) 2-6 (7,5) cm	1,5-8 (10) cm	(1,5) 4-15 (20) cm	(7) 10-25 (35) cm	(3,5) 6-16 (22) cm	(6) 8-14 (16) cm	
Ancho	1,7-2,3 cm	1,6-2 cm	1,5-1,7 (1,8) cm	1,3-1,7 cm	(1,2) 1,4-1,6 cm	(1,2) 1,4-1,8 (2) cm	(1,5) 1,7-2,3 cm	
Entrenudo/verticilastro-inferior	2-6,5 (10) cm	(1) 1,2-2,3 cm	0,8-2,5 (3) cm	1-4 (6,2) cm	(0,8) 2,5-12 cm	(1,5) 3-6,5 (9) cm	2,5-4,5 (6) cm	
Nº verticilastos/epicasros	(2) 3-10 (12)	2-5 (7)	2-8 (10)	(2) 4-7 (10)	(7) 9-15 (17)	(5) 7-12	4-10	
Nº flores/verticilastro	(8) 10-16 (18) flores	10-16 flores	8-16 (18) flores	(10) 12-18 (20) flores	(8) 10-20 flores	8-16 (18) flores	8-26 (28) flores	
Pediceolos	(1,5) 1,8-2,5 mm	(0,2) 0,8-1,3 mm	0,5-1,8 (2) mm	0,7-1,5 mm	(0,2) 0,5-1,6 (2,5) mm	(1,2) 1,6 (2) mm	(1) 1,2-1,8 mm	
Cáliz	tubular (5,7) 6,0-8,0 (8,5) mm	tubular-campanulado 4,7-5,5 mm	tubular-campanulado (6) 6,2-7,5 mm	tubular-campanulado (5,3) 6-7 mm	tubular-campanulado 4,8-6,5 (7,7) mm	tubular-campanulado (5) 5,5-8 mm	tubular-campanulado (5,4) 6-8 (8,5) mm	
Dientes	triangular-alargados, mucronados (1,5) 1,7-2,4 mm	triangular-anchos, mucronados 1,2-1,8 (2) mm	triangular-anchos, mucronados 1,3-1,8 (2) mm	triangular-anchos, mucronados 1,3-1,8 (2) mm	triangular-anchos, mucronado-aleznados 0,8-1,8 (2) mm	triangular-base estrecha, mucronados, a veces algo aleznados 0,8-2,5 (2,7) mm	triangulares u oblongos, mucronados 1,8-2,5 (2,8) mm	
Cara interna del cáliz	vellosa en dientes y 1/3 del tubo	pubescente en dientes	vellosa en dientes y 1/3 del tubo	glabra o algo pubescente en dientes	glabra o ligeramente pubescente en dientes	pubescente en dientes	vellosa en dientes y borde o 1/3 del tubo	

menino y del grado generacional ( $F_1$ ,  $F_2$ , etc.), por ejemplo *S. canariensis* x *brevicaulis*, y complica una descripción detallada. Por ahora la descripción de estos híbridos queda fuera de nuestro propósito en el presente trabajo.

La solución presentada se apoya en parte en los datos cariológicos, tanto de estudios previos (Marrero 1986, 1988) como en los aquí publicados, pero sobre todo en los datos morfológicos. Aún teniendo presente, a) el espacio limitado donde crecen las especies del área afectada, b) el contacto de los distintos taxones próximos y que pueden generar hibridaciones en distinto grado, y c) las recomendaciones de no caer en soluciones analíticas excesivas, creemos que el análisis aquí presentado ofrece una solución taxonómica más acorde a la realidad existente, explica mejor la complejidad de este grupo de plantas en Canarias y en el macizo de Teno en concreto y ofrece una nueva aproximación a la comprensión de los procesos evolutivos del grupo, todo ello como complemento a la revisión de Pérez de Paz & Negrín (1992).

### 1- *Sideritis mascaensis* (Svent.) Marrero Rodr. *status novo*.

**Basiónimo:** *Sideritis lotsyi* Pit. var. *mascaensis* Svent. Collect. Bot. VII (II) n° 62: 1154 (1968).

Plantas con porte desarrollado, hasta 1 m o más, frondosas, hojas basales anchas, más o menos grandes, hasta 6-8 x 3-5 cm, cordiformes, agudas, más raramente triangulares u ovadas, base cordada o más raramente truncada, sinflorescencias más o menos largas, generalmente simples o con 1-3 paraclados, epicastros anchos, generalmente de más de 2 cm de ancho o hasta 2,5 cm en fructificación, pedicelos largos hasta 2-3 mm, indumento sedoso-plateado, cáliz tubular con dientes triangulares u oblongos en general alargados, con extremo agudo, mútico o apenas mucronado, a veces incurvado, cara interior con dientes y 1/3 superior del tubo peloso. (Fig. 4: A).

**Distribución:** islas Canarias, Tenerife, extremo SE del macizo de Teno, en las estribaciones de Masca, por debajo de la cota de los 1.200 m, raramente por encima.

Santiago del Teide: Valle de Santiago, desde las proximidades del Puerto de Erjos, La Chajora, degollada del Cherfe, Hoya Barrios y El Piquito, por encima de los 900 m y hasta los 1.200 m, raramente más arriba; Buenavista del Norte: Barranco de Masca, desde los 200 m, en el Roque de los Dragos hasta los 1200 m, El Tarucho, cerca de Las Barreras y La Majada, hasta Cruz de Hilda, Montaña del Cerco y lomos divisorias del Barranco de Masca, El Guelgue y La Fortaleza (esta última localidad no la pudimos confirmar). (Fig. 5).

**Cariología:**  $2n=36$  (Marrero, 1986; y en este trabajo), (Fig. 1: A, B y C). La existencia de dos citotipos estables y frecuentes en  $2n=36$  y  $2n=38$ , unido a la comprobación en el material de herbario de la existencia de dos morfotipos asignables respectivamente a *S. mascaensis* y *S. brevicaulis*, nos llevan a considerar al primero de tales citotipos como correspondiente al taxón de Masca, para el cual habíamos obtenido de forma constante y en dos muestras diferentes, Masca y Degollada de Cherfe,  $2n=36$  (Marrero, 1986), el otro citotipo puede corresponder a *S. brevicaulis* s. str.

**Comentarios:** Cuando Sventenius (1968) describe el taxón de Masca conocía bien las poblaciones del entorno de Cumbre Bolico las cuales relaciona con *S. cretica* (entonces como *S. argosphacela* (Webb & Berthel.) Clos). A esto conviene añadir que Sventenius (1968) tendía a mantener un concepto amplio de especie como queda evidente en esta última y sobre todo en *S. dendro-chahorra* (actual endemismo de Tenerife, Anaga), la cual consideraba presente en Gran Canaria, Tenerife, La Palma, La Gomera y El Hierro (ver Pérez de Paz & Negrín, 1992; Marrero, 2008). Además, Sventenius (1968) al describir dicho taxón lo hace como *S. lotsyi* var. *mascaensis*, estableciendo una fuerte relación con la especie de La Gomera, más que con cualquiera de los otros taxones de Teno o de Tenerife en su conjunto. Mendoza-Heuer (1974) mantiene esta relación pero entiende que el taxón de Cumbre Bolico es diferente de *S. cretica* (entonces dada como *S. argosphacelus*) y lo segrega como especie independiente: *S. brevicaulis*. Finalmente Pérez de Paz & Negrín (1992) reconocen las diferencias notables entre el taxón de Masca y *S. lotsyi* de La Gomera, diferencias que son evidentes en el tipo de tomento, nunca sedoso plateado en la especie gomera, y por el desarrollo de la inflorescencia en esta especie en varios niveles de paracladios, incluso a nivel del verticilastro inferior, además de otros caracteres, pero estos autores sumergen a la variedad de Masca en *S. brevicaulis* haciendo de este taxón una especie “altamente polimórfica”.

Entendemos, por el contrario, que las diferencias con *S. brevicaulis* son aún más acentuadas: en el porte (desarrollo y densidad), hojas (tamaño), inflorescencia (desarrollo y diámetro de los epicastros) o cáliz (tamaño, forma e indumento interior) y que estos caracteres no son de ningún modo formas fenotípicas ni variaciones ecológicas. De hecho podemos observar y distinguir a *S. brevicaulis* (véase también Santos & Fernández, 1980) cuando baja hasta cotas de 900 m en el Valle de Santiago o de Masca, o a *S. mascaensis* cuando remonta hasta los 1.200 m en Cumbre Bolico (Fig. 4: A). Hemos de recordar que el tipo de *S. brevicaulis* fue recolectado en Cumbre Bolico a 900 m, y éste es en el Valle de Santiago en las inmediaciones de la Villa de Santiago del Teide, donde la especie puede llegar a ser abundante junto con *S. mascaensis*. Por todo ello consideramos a *S. mascaensis* como un notable taxón, bien diferenciado de sus congéneres inmediatos.

## 2- *Sideritis brevicaulis* Mend.-Heuer

Planta de porte congesto, hasta 60-80 cm, frondosas, hojas basales muy pequeñas y anchas, hasta 3-5 x 2-3 cm, en general más pequeñas, cordiformes o triangulares, agudas, más raramente ovadas, base cordada o truncada, sinflorescencias más o menos cortas, generalmente simples o con 1-2 paracladios, epicastros estrechos en fructificación, generalmente de menos de 1,7 cm de diámetro, normalmente de 1,5 cm, pedicelos cortos, hasta 1-1,7 mm, indumento tomentosos panoso, no sedoso, cáliz tubular-campanulado, con dientes triangulares anchos, con extremo agudo o apenas mucronado, cara interior pelosa sólo en dientes, a veces glabrescentes. (Fig. 4: B).

**Distribución:** islas Canarias, Tenerife, extremo SE del macizo de Teno, por encima de los 700-900 m. Santiago del Teide: desde el Puerto de Erjos hasta Cumbre Bolico, en la crestería y laderas de sotavento, Altos de La Cumbre, La Chajora, Hoya del Barquito, Pico Miñón,

degollada del Cherfe, desde los 900 m de cota en el Valle de Santiago, cerca de la Villa (localidad clásica), hasta los 1.300 m; Buenavista del Norte: Cumbres de Masca desde Cumbre Bolico hasta Cumbres del Palmar, bajando hasta los 900 m en el Valle de Masca y hasta los 700 m en Cruz de Hilda y proximidades de Los Carrizales. En las cotas bajas convive ampliamente con *S. mascaensis* y hacia el noroeste con *S. soluta* subsp. *hildae*. (Fig. 5).

**Cariología:**  $2n = 38$ . (Fig. 1: D y E). Como se indica en el apartado de *S. mascaensis* se asigna a esta especie los individuos que mostraron de forma constante  $2n=38$ . Esto viene apoyado por los resultados obtenidos de las muestras de *S. canariensis* x *brevicaulis* ( $2n=41$  y  $42$ ) (Fig. 2: B), como híbrido entre *S. canariensis* ( $2n=44$ ) y presumiblemente *S. brevicaulis* ( $2n=38$ ). Además los individuos que se muestran como formas híbridas inestables con placas metafásicas descompensadas, presentan disploidía en los niveles bajos ( $2n=35$ ,  $36$  y  $37$ ), lo que sugieren formas híbridas entre *S. mascaensis* ( $2n=36$ ) y otro taxón de  $2n=38$ , que aquí se asumen que corresponde a *S. brevicaulis*. El individuo que se muestra constante en  $2n=39$  (Fig. 2: A), podría corresponder a un híbrido ocasional  $F_2$  de *S. canariensis* x *brevicaulis*, pero no se pueden descartar posibles formas híbridas entre *S. canariensis* x *S. mascaensis*.

**Comentarios:** Se considera a *S. brevicaulis* como un buena especie, no relacionada directamente con ninguna de las otras especies aquí tratadas y que morfológicamente podría recordar, en todo caso, a una forma particular de *S. oroteneriffae* o de *S. soluta* (ambas con  $2n=44$ ) a través del taxon *S. cretica* L. var. *stricta* (Webb) Mend.-Heuer [variedad reconocida actualmente como sinónimo de *S. soluta* var. *soluta* (Pérez de Paz & Negrín, 1992)], evocando de nuevo (pero no asumiendo) la concepción de Burchard (1929) sobre este grupo de plantas.

### 3- *Sideritis soluta* Clos subsp. *hildae* Marrero Rodr. subsp. nov.

Holotipo: Ci, islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, camino de Cruz de Hilda a Cumbres del Palmar 750-800 m s.m., UTM: 28R CS 190 334, Á.Marrero, 22/06/2013, LPA: 29969 (Fig. 4: C); Isotipos, *Ibid.*, *Idem*, LPA: 29969 (duplicados) y 29970; Paratipos, *Ibid.*, camino de Cruz de Hilda a Cumbres del Palmar 800-850 m s.m., UTM: 28R CS 189 336, *Idem*, LPA: 29973 + duplicados. Los duplicados del holotipo y paratipo serán enviados como depósito a diferentes herbarios.

#### Diagnosis:

*Nanophanerophyta*, gracile, usque ad 80-100 cm alta, tomentosa. **Folia** lanceolata, angustilanceolata vel angustiovata, 1,7-5,4 cm longa, 0,6-2 (2,4) cm lata, crenata, acuta, cum rotundata, cuneata or rare leviter cordata basi, indumento denso, superne griseo-vidi, subtus tomentosus alboflavescenti. **Inflorescentia** longa usque ad (10) 20-40 (50) cm, simplex vel ramificata in 0-3 (4) altitudines paracladiales. **Spicastris** plus minus laxis, gracilis, 1,3-1,7 cm latis in fructificatione, cum (2) 4-7 (10) verticillastris, bracteis non vel subprominentibus. **Verticillastris** (10) 12-18 (20) floribus, pedicellis brevibus, usque ad 1-1,7 mm longis. **Calix** tubular-campanulatus, tomentosus in parte externa, glaber vel glabres-



centibus in parte interna, dentibus brevibus 1,3-1,8 (2) mm, lati-triangularis, muticis vel parvo mucronatis. **Corolla** 7,3-8 (9,5) mm longa, tubular, alboflavescenti, in extremis inflata, limbo fusco. **Nuculae** obovoideae, nigro-fuscae, variegatae, 1,9-2,3 mm longae et 1,5-1,7 mm latae.

**Etimología:** El epíteto subespecífico hace alusión al topónimo local “Cruz de Hilda”, donde se concentran las poblaciones conocidas de esta subespecie.

### Descripción:

**Planta** nanofanerófita o caméfita, leñosa, grácil, con ramificación abundante desde la base, pero a veces formando arbutillos con troncos desarrollados, hasta 50-80 (100) cm de alta, con indumento tomentoso, denso, blanco-verdoso o pajizo. **Hojas** pecioladas, con peciolo de  $\frac{1}{2}$  a  $\frac{2}{3}$  la longitud de la lámina, lámina lanceolada o angusti-lanceolada, con base redondeada, truncada o algo cordada, de 1,7-5,4 x 0,6-2 (2,4) cm, bordes finamente crenados, a veces ocultos por el tomento, la haz tomentosa más o menos densa, blanco-verdosa o amarillenta con la madurez, envés tomentoso, muy denso, blanco-grisáceo, con nervios poco marcados. **Sinflorescencias** alargadas de (10) 20-40 (50) cm, generalmente con 0-3 (4) pares de paracladios y 0-1 (3) niveles de hojas superiores estériles. **Epicastro** más o menos laxos, de (1,5) 4-15 (20) cm de largo y 1,3-1,7 cm de ancho en la fructificación, con (2) 4-7 (10) verticilastros, presentando 1-4 niveles inferiores separados y el resto en general dejando ver el raquis, el inferior separado 1-4 (6,2) cm. **Brácteas** del verticilastro inferior angusti-lanceoladas, sobresaliendo del verticilastro, las restantes linear-lanceoladas o lineares, apenas sobresaliendo. **Verticilastros** con (10) 12-18 (20) flores, con pedicelos de 0,7-1,5 mm, 0-1 bracteolas lineares. **Cáliz** tubular campanulado, de (5,3) 6-7 mm, tomentoso, con cara interna glabra o algo pubescente en dientes; dientes triangulares, anchos, de 1,3-1,8 (2) mm, agudos, a veces con un corto mucrón. **Corola** de 7,3-8 (9,5) mm, tubular blanco-amarillenta, y pelosa e inflada hacia el extremo, poco exerta, limbo con márgenes marrón. **Estambres** con filamentos pelosos, insertos hacia el tercio inferior del tubo. Estilo de 2-4,5 mm. **Núculas** obovoideas, negras o negruscas variegadas, de 1,9-2,3 x 1,5-1,7 mm.

**Distribución:** islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, zona central del macizo de Teno, 600-900 m s.m., en las laderas de sotavento de las Cumbres del Palmar: desde los altos de La Bica, Cruz de Hilda y Roque de Juan López, hasta las laderas rocosas del Lomo del Zarzal, de la Cruz y del Picacho y la Hoya Larga, en los altos de los valles de Juan López y hacia Los Carrizales, en las formaciones del matorral termoesclerófilo. (Fig. 5).

**Cariología:**  $2n = ?$ . No conocido.

**Comentarios:** Taxón de área de distribución muy limitada y además donde pueden confluir otros taxones de la zona como *S. mascaensis* desde cotas inferiores y del Valle de Masca, *S. brevicaulis*, desde la crestería de Cumbres del Palmar o *S. santosii*, en los altos de Los Carrizales. Por los caracteres morfológicos (hábito y forma de las inflorescencias, forma de las hojas, indumento en general y en particular el cáliz) constituye sin lugar a dudas una población de *S. soluta*, pero por presentar un porte más grácil y delicado, que se manifiesta

también en las inflorescencias, la tendencia en las hojas a presentar la base truncado-cordada (pero también cuneadas) y la cara interior de los dientes del cáliz algo pubescentes, es por lo que se opta por describirla como subespecie.

#### 4- *Sideritis santosii* Marrero Rodr., *sp. nov.*

Holotipo: *Sideritis santosii* Marrero Rodr., Ci, islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, Degollada Hoya la Cumbre, Cumbre de Los Carrizales 810 m s.m., sureste, UTM: 28R CS 179 350, Á. Marrero, 30/04/2006, LPA: 29918 (Fig. 4: D); Isotipos, *Ibid.*, *Idem*, LPA: 29918 (duplicados) y 29919; Paratipos, *Ibid.*, camino de Cumbre de Los Carrizales a Baracán 880 m s.m., UTM: 28R CS 175 355, Á. Marrero, 30/04/2006, LPA: 29920 con duplicados. Duplicados del holotipo y paratipo serán distribuidos en diversos herbarios. (Ícón: Fig. 3).

#### Diagnosis:

*Chamaephyta* vel *nanophanerophyta*, 20-50 (70) cm alta, congesta, tomentosa. **Folia** oblonga, linear-oblonga vel angustiovata, 1,6-4 (6) cm longa, 0,5-1,5 (2,5) cm lata, crenata, cum basi rotundata vel cuneata, rare truncata, indumento denso, superne griseo-viridi vel flavo-viridi, subtus tomentoso, alboflavescenti, nervoso. **Inflorescentia** 8-20 cm longae, ramificata in (0) 1-4 (6) altitudines paracladiales, brevioribus quam epicaastro terminali. **Spiccastris** 1,5-8 cm longis, gracilis, 1,5-1,7 cm latis in fructificatione, cum 2-8 (10) verticillastris. **Verticillastris** 10-16 (18) floribus, confertis in epicastris brevibus et plus vel minus densis, bracteis non vel subprominentibus, pedicellis brevibus, usque ad 0,5-1,7 mm longis. **Calix** tubular-campanulatus, tomentosus in parte externa, villosus in parte interna in dentibus et in 1/3 (1/2) parte supera tubi, dentibus brevibus 1,3-1,8 (2) mm, lati-triangularis, muticis vel mucronatis, cum parvo mucrone. **Corolla** 7,4-9 (10) mm longa, tubular, flava, in extremis inflata, limbo fusco. **Nuculae** obovoideae, nigro-fuscae, variegatae claro fusco, 1,8-2 mm longae et 1,4-1,6 mm latae.

*Floret ab Martium ad Maium, fructificat a Maium ad Iulium.*

**Etimología:** se dedica la especie al Dr. Arnoldo Santos Guerra, notable investigador de la botánica en Canarias, desde los campos de la vegetación, taxonomía, evolución e historia de la botánica canaria, e incansable biólogo de campo.

#### Descripción:

**Planta** caméfita o nanofanerófito, leñosa congesta, muy ramificada con ramificación densa desde la base, en general de porte algo almohadillado, de 20-50 (70) cm de alta, con indumento tomentoso, glandular no glutinoso, en general blanco-pajizo. **Hojas** pecioladas con peciolo de (0,6) 0,8-2,2 (4) cm, de  $\frac{1}{2}$  a  $\frac{2}{3}$  la longitud de la lámina, lámina oblonga, lineal-oblonga o angustiovada, de 1,6-4 (6) cm de largo por 0,5-1,5 (2,5) cm de ancho, borde crenado-dentado, a veces poco aparente, base redondeada o cuneada, más raramente truncada, ápice obtuso, redondeado, la haz tomentosa más o menos densa, verde grisácea cuando juveniles tornándose verde oliva o amarillenta con la madurez, envés tomentoso, denso, blanco-grisáceo o amarillento, con nervios marcados. **Sinflorescencias** cortas de 8-20 cm, con raquis tomentoso, generalmente con (0) 1-4 (6) pares de paracladios. Paracla-



**Figura 3.-** Icón: *Sideritis santosii* Marrero Rodr. *sp. nov.*, A. ramas de inflorescencias; B. flor; C. vista interior del cáliz; D. vista interior del tubo corolino con estambres; E. corola; F. gineceo; G. núculas. Dibujo a partir del material tipo, depositado en LPA.



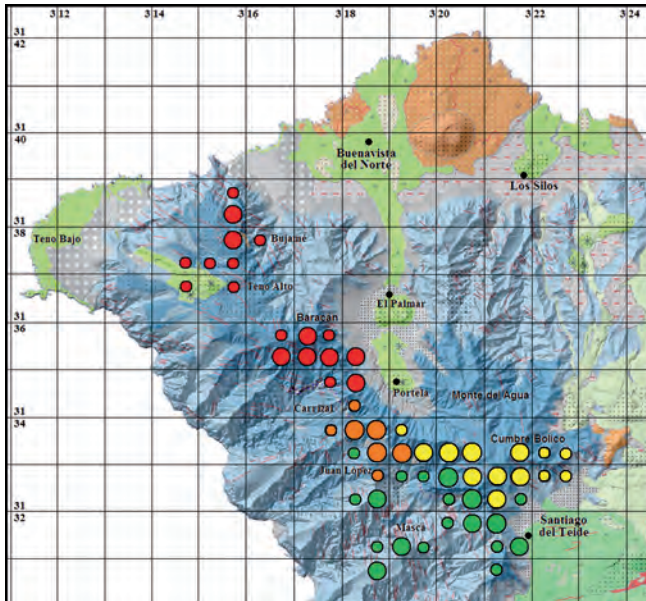
**Figura 4.-** A. *Sideritis mascaensis* (Svent.) Marrero Rodr., LPA: 29955; B. *Sideritis brevicaulis* Mend.-Heuer (pliego inferior), ORT: 16708, *holotypus*; C. *Sideritis soluta* Clos subsp. *hildae* Marrero Rodr. subsp. nov., LPA: 29969, *holotypus*. D. *Sideritis santosii* Marrero Rodr., *sp. nov.*, LPA: 29918, *holotypus*.

dios (florescencias) de 2,5-12 (14) cm, con 0-1 nivel de hojas superiores estériles. **Epicas-tros** (coflorescencias) densos, de 1,5-8 cm de largo (el principal hasta 10 cm) y 1,5-1,7 (1,8) cm de ancho, con 2-8 (10) verticilastros, el inferior separado 1-2 cm, el resto más o menos compactos. **Hojas paracladiales** como las hojas basales pero más estrechas, con base en general cuneada o a veces redondeada, con peciolo de 0,8-2 cm y lámina de 1,4-3,5 (4) x 0,5-1,2 (1,5) cm. Hojas superiores estériles angusti-lanceoladas, cuneadas y con peciolos más cortos, de (0,8) 1-2,5 x 0,3-0,8 cm. **Brácteas** del verticilastro inferior angusti-lanceoladas, sobresaliendo del verticilastro, con peciolo de 0,3-0,8 cm y láminas angusti-lanceoladas de 0,8-2 (2,5) x 0,2-0,6 (0,8) cm, las restantes linear-lanceoladas o rómbico-lineares, sésiles, apenas sobresaliendo u ocultas entre los verticilastros. **Verticilastros** con 10-16 (18) flores, con pedicelos de 0,5-1,8 (2) mm, con 0-1 bracteolas diminutas lineares de 0,5-1 mm. **Cáliz** tubular campanulado, ligeramente curvado, de (6) 6,2-7,5 mm, tomentoso, con cara interna sedosa en dientes y 1/3 (1/2) superior del tubo; dientes triangulares, anchos, agudos, de 1,3-1,8 (2) mm, en general con extremo endurecido en un corto mucrón. **Corola** de 7,4-9 (10) mm, tubular blanquicina y glabra en la base e inflado-vesiculada, amarilla y pelosa hacia el extremo, poco exerta, limbo con márgenes marrón-oscuros, labio superior anchamente triangular, de 0,6-1 mm, labio inferior de 1-1,8 mm, con lóbulo medio sub-orbicular transverso, involuto, laterales latiovados. **Estambres** con filamentos pelosos, insertos hacia el tercio inferior del tubo, los dorsales más cortos, de 1,1-1,9 mm y anteras mayores, de 0,9-1,3 mm, los ventrales con filamentos de 2,1-2,7 mm y anteras de 0,5-0,7 mm. Estilo de 3,8-4,2 mm. **Núculas** latiovoideas, negruscas, variegadas, de 1,8-2 x 1,4-1,6 mm, aquilladas.

**Distribución:** islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, zona norte del Macizo de Teno, 600-1.000 m s.m., en los bordes más térmicos y abiertos de las formaciones boscosas del monte verde. La especie se distribuye en dos poblaciones principales conocidas. En la divisoria de Cumbre del Carrizal, en ambas vertientes, y vertiente sur de Baracán: desde Pico de Martín Báez, Degollada Hoya la Cumbre, Morro Tabaibas y Risco Verde, hasta las Cabezadas (vertiente NE), Hoya de Baracán y Pared Atravesada hacia Monte Merino (vertiente sur), desde los 700 a los 1.000 m s.m.; y en Teno Alto, en los altos de Bujamé: desde la cabecera del barranco de Ajoque, Lomo Malpei, Roque Gaveta y Alto del Risco, hasta Piedra Teñidera y andenes del NE de La Coronita (altos de barranco del Aderno y del Atajo, en la cuenca de Bujamé), 600-700 m s.m. (Fig. 5).

Probablemente las dos poblaciones estarían conectadas por el borde noroeste-oeste de Teno Alto. En esta zona se han detectado individuos aislados en el entorno de Lomo Gordo y Casa Quemada y en la cabecera del barranco de Las Cuevas, entre los 650 y 750 m s.m. En estos casos vive junto a individuos, también ocasionales, de *S. cretica*, y sus formas híbridas, a veces más frecuentes que los parentales. Todo este valle alto de Teno presenta desde tiempos pasados una intensa actividad agrícola y sobre todo de pastoreo tradicional que en cierta medida se ha mantenido hasta el presente y que se extiende desde el borde del Monte verde actual hasta el borde superior de los acantilados de Teno (Barquín *et al*, 1992 a y b).

**Cariología:**  $2n = 36$ , Número cromosómico que se muestra constante en los tres núcleos poblacionales estudiados: divisoria de Degollada Hoya la Cumbre, laderas de barlovento de Morro Tabaibas y laderas de sotavento cerca de Los Carrizales en las estribaciones del Pico



**Figura 5.-** Distribución de los taxones estudiados, Macizo de Teno, Tenerife. Círculos verdes: *S. mascaensis*; círculos amarillos: *S. brevicaulis*; círculos naranja: *S. soluta* subsp. *hildae*; círculos rojos: *S. santosii*. En las zonas de contacto comparten espacio distintos taxones pero se ha señalado sólo el taxón dominante. Base cartográfica: Grafcan, mapa geológico, IDE-Canarias 3.0.

de Martín Báez. (Fig. 2: C, D y E). No obstante estos tres enclaves están muy próximos, más o menos conectados y podrían formar parte de una amplia población. En la primera localidad citada, como ya comentamos, se encontró un individuo de citotipo descompensado  $2n=36$  y  $37$  (Fig. 2: F), que interpretamos como forma híbrida entre *S. santosii* y otro taxón de  $2n=38$  o nivel más elevado de ploidía.

**Comentarios:** *S. santosii* sp. nov. constituye una especie netamente diferenciada de sus congéneres, tanto del entorno del Macizo de Teno como dentro del subgénero *Marrubias-trum*, en conjunto. Desde las primeras campañas de recolección de material para los estudios citogenéticos (1986, 1987 y 1989), nos dimos cuenta que se trataba de un taxón diferente. El número cromosómico encontrado en este taxón era del mismo orden que el de otras especies como *S. lotsyi*, *S. marmorea* y *S. spicata* (Pit.) Marrero Rodr. de La Gomera, *S. mascaensis* y *S. macrostachys*, de Tenerife, y *S. discolor*, *S. dasygnaphala* y *S. sventenii*, de Gran Canaria (Marrero, 1986, 1988). Las consultas y comentarios compartidos sobre este taxón llevaban, por un lado, a considerarla como “formas de *S. nervosa* de Teno Alto”, o por otro como “poblaciones de *S. brevicaulis*”, por lo que el tema quedó pendiente de estudios taxonómicos más detallados. Como ya hemos comentado Pérez de Paz & Negrín (1992) optan por incluir todas estas poblaciones en *S. brevicaulis* s.l. En un estudio reciente sobre este grupo de plantas basado en análisis fitoquímicos, Fraga *et al.* (2009) incluyen un

taxón de Teno Alto al que llaman informalmente “*S. tenoi*” (*nom. nud.*) y que según los metabolitos secundarios que presenta se relaciona directamente con *S. cretica* y con la sección *Creticae* P. Pérez & Negrín. Esta última incluye *S. cretica*, *S. macrostachys*, *S. marmorea* y *S. spicata*. El material estudiado es escaso y está recogido en Teno Alto a 750 m, zona que como ya hemos comentado ha sufrido a lo largo de los siglos la deforestación completa del monte verde, una alta presión antrópica y de pastoreo, donde suelen aparecer de forma esporádica individuos de *S. santosii*, *S. cretica* y sobre todo formas híbridas entre ambos. No conocemos la relación taxonómica que pudiera haber entre “*S. tenoi*” y alguna de las especies o híbridos que existen en Teno Alto y que se discuten en la presente contribución, pero al menos morfológicamente las diferencias entre *S. santosii* y las especies de la sección *Creticae* son más que notables y salvo en el porte achaparrado (y en el número cromosómico), en los demás caracteres se muestra más alejada. Por el contrario siempre nos pareció ver en *S. santosii* ( $2n=36$ ) como una forma particular, aunque lejana, de *S. soluta* o *S. cystosiphon* (ambas con  $2n=44$ ), y no descartamos que pudiera tratarse de una forma ancestral de estas últimas.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la colaboración del Dr. Santos Guerra al facilitarnos la consulta y fotografía del tipo de *S. brevicaulis* y de otras especies próximas depositadas en el herbario ORT. La base del material de herbario estudiado fue recolectada mientras disfrutamos de las becas del Cabildo de Gran Canaria, para los estudios citogenéticos de este grupo de plantas. En los muestreos de material de herbario y de semillas para los estudios citogenéticos contamos con la colaboración de Ricardo Mesa, Alicia Roca e Inmaculada Santiago. Igualmente queremos agradecer la ayuda de Daniel Fernández en nuestras incursiones en Teno. Parte del material de herbario fue recogido igualmente durante nuestras campañas dentro del Proyecto INSULARIDADES. Finalmente queremos agradecer a un revisor anónimo sus aportaciones críticas y oportunas al manuscrito original.

#### BIBLIOGRAFÍA

- BARBER, J.C., J. FRANCISCO-ORTEGA, A. SANTOS-GUERRA, A. MARRERO & R.K. JANSEN (2000). Evolution of endemic *Sideritis* (Lamiaceae) in Macaronesia: Insights from a Chloroplast DNA Restriction Site Analysis. *Systematic Botany* (25) 4: 633-647.
- BARBER, J.C., C.C. FINCH, J. FRANCISCO-ORTEGA, A. SANTOS-GUERRA & R.K. JANSEN (2007). Hybridization in Macaronesian *Sideritis* (Lamiaceae): evidence from incongruence of multiple independent nuclear and chloroplast sequence datasets. *Taxon* 56 (1): 74-88.
- BARQUÍN, E., E. CHINEA & R. MESA (1992a). Flora y Vegetación de la meseta de Teno (Tenerife, Canarias). Las Praderas. *Actas de la XXXII Reunión Científica de la SEEP*. Pamplona: 83-87.

- BARQUÍN, E., E. CHINEA & R. MESA (1992b). El pastoreo en la Meseta de Teno (Tenerife, Islas, Canarias, España). *Actas de la IX Seminario Científico Nacional (I Hispano Americano) de Pastos y Forrajes de la Estación Experimental "Indio Hatuey"*. Matanzas. Cuba: 185.
- BURCHARD, O. (1929). Beitrage zur okologie und biologie der Kanarenpflanzen. *Bibliotheca Botanica* 98: 179-181.
- CEBALLOS, L. & F. ORTUÑO (1951). *Estudio sobre la Vegetación y la Flora Forestal de las Canarias Occidentales*. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias. Dirección General de Montes, Caza y Pesca Fluvial. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- CONTANDRIOPOULOS, J. (1978). Contribution a L'Etude Cytotaxinomique des *Sideritis* Section Empedoclea (Labiatae). *Plant Systematics and Evolution* 129: 277-289.
- FERNÁNDEZ-PERALTA, A. M., J. FERNÁNDEZ-PIQUERAS & S. SAÑUDO (1978). Lamiaceae. In IOPB Chromosome number reports. LXV. *Taxon* 29(2/3): 355.
- FRAGA, B.M. (1982). Consideraciones Quimiotaxonómicas sobre el Género *Sideritis* en las Islas Canarias. *Instituto Estudios Canarios (C.E.C.E.L.)*: 115-135.
- FRAGA, B.M., M.G. HERNÁNDEZ, C. FERNÁNDEZ & J.M.H. SANTANA (2009). A chemotaxonomic study of nine Canarian *Sideritis* species. *Phytochemistry* 70(8): 1038-1048.
- GREUTER W. & R. RANKIN RODRÍGUEZ (2012). *Código Internacional de Nomenclatura para algas, hongos y plantas (Código de Melbourne)* ed. Española de J. McNeill et al. 2012, adoptado por el decimotavo Congreso Internacional de Botánica, Melbourne, Australia, junio de 2011. Ed. Real Jardín Botánico de Madrid, CSIC. Madrid. 213 pp.
- KÜPFER, P. (1974). Recherches sur les liens de párente entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* 23: 29.
- MARRERO, A. (1986). Aportaciones cariológicas del género *Sideritis* L. (Lamiaceae) en las Islas Canarias. *Botánica Macaronésica* 14: 35-58.
- MARRERO, A. (1988). Nuevos datos cariológicos para el género *Sideritis* L. (Lamiaceae) en las Islas Canarias. *Botánica Macaronésica* 16: 37-52.
- MARRERO, A. (1992). Chromosomal evolutionary trends in the genus *Sideritis* Subgenus *Marrubiastrum*. In R.M. Harley & T. Reynolds, eds. *Advances in Labiate Science*: 247-256. Royal Botanic Gardens, Kew.
- MARRERO, A. (2008). *Sideritis guayedrae* sp. nov. (Lamiaceae) una nueva especie para Gran Canaria (Islas Canarias) *Botánica Macaronésica* 27: 3-16.
- MENDOZA-HEUER, I. (1974). Taxones nuevos macaronésicos en el género *Sideritis* L. *Vieraea* 3 (1-2): 133-137.
- MENDOZA-HEUER, I. (1975). Clave para la identificación de las especies macaronésicas en el género *Sideritis* L. *Vieraea* 5(1-2): 61-80.
- PÉREZ DE PAZ, P.L. & L. NEGRÍN (1992). Revisión taxonómica de *Sideritis* L. subgénero *Marrubiastrum* (Moench) Mend.-Heuer (Endemismo Macaronésico). *Phanerogamarum Monographiae*, Tomus XX: 1-327. Ed. J. Cramer. Berlín.
- PRETEL, A. (1976). Procedimiento para facilitar el estudio de cromosomas en materiales vegetales difíciles. *Cuadernos de Ciencias Biológicas* 5: 53-60.



- SANTOS, A. & M. FERNÁNDEZ GALVÁN (1980). Plantae in loco natali ab Eric. S. Sven-  
tenius inter annos MCMXLIII-MCMLXXI lectae, in herbario ORT. Instituto Nationa-  
lis Investigationum Agrarium (Hortus Acclimatationis Plantarum Arautapae) sunt. V.  
Plantae Canariae: Spermatophyta (Ericaceae - Acanthaceae). *Index Seminum quae Hor-  
tus Acclimatationis Plantarum Arautapae pro mutua commutatione offert*, MCMLXXX.  
Pars tertia.
- SVENTENIUS, E.R. (1968). El género *Sideritis* L. en la flora macaronésica. *Collectanea  
Botanica* 7: 1121-1158.

## APÉNDICE 1

## MATERIAL DE HERBARIO ADICIONAL ESTUDIADO

***Sideritis brevicaulis* Mend.-Heuer**, Ci, islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, Masca, proximidades de la Degollada de Cherfe, 950 m s.m., noroeste, UTM: 28R CS 20 31, P.Maya, B.Navarro & F.Febles, 01/07/1984 (como *S. lotsyi* (Pit.) Bornm. var. *mascaensis* Svent.), LPA: 29837; *Ibid.*, Santiago del Teide, Degollada de Cherfe, hacia Santiago del Teide, 1.000 m s.m., E-NE, UTM: 28R CS 212 317, Á.Marrero & R.Mesa, 23/06/1985, LPA: 29846; *Ibid.*, Cumbre Bolico, 1300 m s.m., SO (140°N), UTM: 28R CS 215 329, Á.Marrero, A.Roca & R.Mesa, 02/07/1986, LPA: 17396; *Ibid.*, divisoria Puerto de Erjos-Cumbre Bolico (lomo), 1200 m s.m., UTM: 28R CS 218 331, *Idem*, LPA: 17394-95, 17399-401; *Ibid.*, Á.Marrero, 28/05/1989, LPA: 29847, 29878; *Ibid.*, Cumbre Bolico 1.190 m s.m., UTM: 28R CS 219 331, *Idem*, 10/08/1985, LPA: 29848; *Ibid.*, Cumbre Bolico, cumbres de Masca, 1150 m s.m., UTM: 28R CS 205 333, *Idem*, LPA: 12594; *Ibid.*, Valle Santiago, cerca del Puerto de Erjos, 1.100 m s.m., SE, UTM: 28R CS 229 332, Á.Marrero, A.Roca & R.Mesa, 02/07/1986, LPA: 29855-29857; *Ibid.*, Buenavista del Norte, Cumbre Bolico, sobre Masca-La Bica al sur de la era y Las Barreras, 1180 m s.m., vertiente suroeste, UTM: 28R CS 207 333, Á.Marrero, 22/06/2013, LPA: 29944-29945; *Ibid.*, divisoria Cumbre Bolico - cumbres del Palmar, sobre La Bica-Cruz de Hilda 1080 m s.m., vertiente suroeste, UTM: 28R CS 207 333, *Idem*, LPA: 29947; *Ibid.*, Cumbre Bolico, las Barreras, divisoria sobre Masca 1170 m s.m., UTM: 28R CS 206 333, *Idem*, LPA: 29952; *Ibid.*, Cumbre Bolico, laderas sobre Cherfe 1210 m s.m., vertiente oeste, UTM: 28R CS 210 329, *Idem*, LPA: 29957; *Ibid.*, camino de Cruz de Hilda a Cumbres del Palmar, 750- 800 m s.m., UTM: 28R CS 190 334, *Idem*, LPA: 29968.

***Sideritis brevicaulis* x *mascaensis***, Ci, islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, Cumbre Bolico, sobre Masca - La Bica, al sur de la era y Las Barreras, 1180 m s.m., vertiente suroeste, UTM: 28R CS 207 333, Á.Marrero, 22/06/2013, LPA: 29942; *Ibid.*, divisoria Cumbre Bolico - cumbres del Palmar, sobre La Bica - Cruz de Hilda 1080 m s.m., vertiente suroeste, UTM: 28R CS 207 333, *Idem*, LPA: 29948. *Ibid.*, Cumbre Bolico, laderas sobre Cherfe 1210 m s.m., vertiente oeste, UTM: 28R CS 210 329, *Idem*, LPA: 29956, 29958-29959.

***Sideritis brevicaulis* x *soluta* subsp. *hildae***, Ci, islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, Cumbre Bolico, las Barreras, divisoria sobre Masca 1170 m s.m., UTM: 28R CS 206

333, Á.Marrero, 22/06/2013, LPA: 29953; *Ibid.*, camino de Cruz de Hilda a Cumbres del Palmar 750- 800 m s.m., UTM: 28R CS 190 334, *Idem*, LPA: 29967; *Ibid.*, camino de Cruz de Hilda a Cumbres del Palmar 800-850 m s.m., UTM: 28R CS 189 336, *Idem*, LPA: 29976-29977.

***Sideritis canariensis* L.** Ci, islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, camino al Pico Baracán, divisoria de Cumbres de Los Carrizales 860 m s.m., NE, UTM: 28R CS 177 353, Á.Marrero, 28/05/1989, LPA: 29883, 29884; *Ibid.*, Santiago del Teide, Cumbre Bolico 1300 m s.m., SO, UTM: 28R CS 215 329, *Idem*, 10/08/1985, LPA: 29885-29886, 29999 (como *S. canariensis* L. var. *pannosa* (Christ) Bornm.); *Ibid.*, Buenavista del Norte, Cumbre Bolico, vertiente del Palmar, Camino a Las Barreras 1250 m s.m., este (95°N), UTM: 28R CS 213 332, con formas hibridógenas, Á.Marrero, A.Roca & R.Mesa, 02/07/1986, LPA: 29887-29889 (como *S. canariensis* L. var. *pannosa* (Christ) Bornm.).

***Sideritis canariensis x brevicaulis* Negrín & P.Pérez,** Ci, islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, Cumbre Bolico, vertiente del Palmar, Camino de Las Barreras 1250 m s.m., este (95°N), UTM: 28R CS 213 332, Á.Marrero, A.Roca & R.Mesa, 02/07/1986, LPA: 29870-29876 (como *S. canariensis* L. var. *pannosa* (Christ) Bornm.?). *Ibid.*, Santiago del Teide, Cumbre Bolico, 1300 m s.m., SO (140°N), UTM: 28R CS 215 329, *Idem*, LPA: 17398 (como *Sideritis brevicaulis* Mend.-Heuer); *Ibid.*, Santiago del Teide, divisoria Puerto de Erjos - Cumbre Bolico (lomo), 1200 m s.m., UTM: 28R CS 218 331, Á.Marrero, 10/08/1985, LPA: 29849 (como *Sideritis canariensis* var. *pannosa x lotsyi* var. *mascaensis*); *Ibid.*, Cumbre Bolico, vertiente de Santiago del Teide 1250 m s.m., sur, UTM: 28R CS 213 332, *Idem*, 16/05/1992, LPA: 29877; *Ibid.*, Buenavista del Norte, divisoria de Cumbre Bolico - Pico Baracán, Cumbres del Palmar 1080 m s.m., UTM: 28R CS 198 335, junto a *S. brevicaulis*, *Idem*, 15/08/1989, LPA: 29894-29895; *Ibid.*, Santiago del Teide, Cumbre Bolico 1300 m s.m., UTM: 28R CS 215 329, *Idem*, 28/05/1989, LPA: 29879; *Ibid.*, Buenavista del Norte, Cumbre Bolico, pista a las Barreras 1230 m s.m., vertiente norte, UTM: 28R CS 210 333, *Idem*, 22/06/2013, LPA: 29940; *Ibid.*, Cumbre Bolico, las Barreras, divisoria sobre Masca 1170 m s.m., UTM: 28R CS 206 333, *Idem*, LPA: 29949-29950.

***Sideritis canariensis x brevicaulis* ?** Ci, islas Canarias, Tenerife, Santiago del Teide, divisoria Puerto de Erjos-Cumbre Bolico (lomo) 1200 m s.m., UTM: 28R CS 218 331, Á.Marrero, A.Roca & R.Mesa, 02/07/1986, LPA: 29869 (como *Sideritis cf. lotsyi* var. *mascaensis* Svent.); *Ibid.*, divisoria Puerto de Erjos - Cumbre Bolico (lomo), 1200 m s.m., UTM: 28R CS 218 331, Á.Marrero, 10/08/1985, LPA: 29869 (como *Sideritis canariensis* var. *pannosa x lotsyi* var. *mascaensis*); *Ibid.*, Buenavista del Norte, Cumbre Bolico, pista a las Barreras 1230 m s.m., vertiente norte, UTM: 28R CS 210 333, *Idem*, 22/06/2013, LPA: 29941; *Ibid.*, Cumbre Bolico, las Barreras, divisoria sobre Masca 1170 m s.m., UTM: 28R CS 206 333, *Idem*, LPA: 29951.

***Sideritis canariensis x mascaensis*,** Ci, islas Canarias, Tenerife, Santiago del Teide, Cumbre Bolico, camino de Las Barreras, vertiente del Palmar, 1250 m s.m., UTM: 28R CS 213 332, Á.Marrero, 16/05/1992, LPA: 29882; *Ibid.*, Buenavista del Norte, Cumbre Bolico, cumbres sobre Masca - La Bica, al sur de la era y Las Barreras 1180 m s.m., vertiente su-

roeste, UTM: 28R CS 207 333, *Idem*, 22/06/2013, LPA: 29943; *Ibid.*, divisoria Cumbre Bolico - cumbres del Palmar, sobre La Bica - Cruz de Hilda 1080 m s.m., vertiente suroeste, UTM: 28R CS 207 333, *Idem*, LPA: 29946.

***Sideritis canariensis x mascaensis* ?**, Ci, islas Canarias, Tenerife, Santiago del Teide, divisoria Puerto de Erjos - Cumbre Bolico (lomo) 1200 m s.m., UTM: 28R CS 218 331, Á.Marrero, A.Roca & R.Mesa, 02/07/1986, LPA: 29868 (como *Sideritis cf. lotsyi* var. *mascaensis* Svent.).

***Sideritis canariensis x santosii***, Ci, islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, camino al Pico Baracán, divisoria de Cumbres de Los Carrizales, 860 m s.m., NE, UTM: 28R CS 177 353, Á.Marrero, 28/05/1989, LPA: 29880.

***Sideritis cretica* L.**, Ci, islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, Teno Alto, camino de Bujamé en la cabecera del barranco del Aderno 650 m s.m., noreste, UTM: 28R CS 158 379, con *S. santosii* e híbridos, Á.Marrero, 29/04/2006, LPA: 29912; *Ibid.*, Teno Bajo 90 m s.m., oeste, UTM: 28R CS 126 376, con *S. nervosa* y distintas formas híbridas, Á.Marrero, 30/04/2006, LPA: 29924; *Ibid.*, Los Silos, P.Maya, B.Navarro & R.Febles, 30/06/1984, LPA: 17406; *Ibid.*, Los Silos, Barranco del Agua, Á.Marrero 10/08/1985 (como *S. argosphacelus* (Webb & Berth.) Clos), LPA: 17402-17404, 29995; *Ibid.*, ex. horto Jardín Canario, Á.Marrero 24/05/1985, LPA: 17405; *Ibid.*, Buenavista del Norte, Teno Alto, Cumbre de Molina, 725 - 750 m s.m., E-NE, UTM: 28R CS 176 376, monteverde de cretería, en afloramientos rocosos entre brezales, Á.Marrero 02/05/2009, LPA: 29992-29993.

***Sideritis cretica x santosii***, Ci, islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, Teno Alto, El Vallado - Casa Quemada 760 m s.m., UTM: 28R CS 155 368, junto a *S. cretica* y *S. santosii*, Á.Marrero, 09/05/1992, LPA: 29905-29906; *Ibid.*, cabecera del barranco del Aderno, Alto del Risco 670 m s.m., UTM: 28R CS 158 380, con *S. santosii*, *Idem*, 29/04/2006, LPA: 29927-29928.

***Sideritis cretica x nervosa***, Ci, islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, camino Teno Bajo - Teno Alto 275 m s.m., oeste, UTM: 28R CS 130 375, Á.Marrero, 30/04/2006, LPA: 29913-29914, 29915; *Ibid.*, Teno Bajo 90 m s.m., oeste, UTM: 28R CS 126 376, *Idem*, LPA: 29923; *Ibid.*, Ex horto Jardín Botánico Viera y Clavijo, de planta pequeña procedente de Teno Bajo, Á.Marrero, 26/04/1989, LPA: 29881.

***Sideritis cystosiphon* Svent.** Ci, islas Canarias, Tenerife, Valle de Santiago del Teide, 600 m, on cliffs above Tamaimo, v. rare, D. Bramwell, 781, 23/02/1969, LPA: 10932-10933, 10956-10959; *Ibid.*, Tenerife, Tamaimo, Á.Marrero 30/09/1984, LPA: 10962; *Ibid.*, Á.Marrero & A. Roca, 23/06/1985, LPA: 10963-10967; *Ibid.*, Risco de Lara, hacia Tamaimo, Á.Marrero, A. Roca & R. Mesa, 02/07/1986, LPA: 10968; *Ibid.*, Riscos de Lara, Tamaimo, 500 m, Á.Marrero & R. Mesa, 09/05/1987, LPA: 10313.

***Sideritis kuegleriana* Bornm.** Ci, islas Canarias, Tenerife, Los Silos, Barranco de Cuevas Negras, norte, en afloramientos rocosos en Monteverde, Á.Marrero 30/09/1984, LPA:

17323, 17326; *Ibid.*, *Idem*, 23/06/1985, LPA: 17322, 17324-17325, 29994; *Ibid.*, Buenavista del Norte, Teno Alto, Cumbre de Molina, 700 m s.m., N-NE, UTM: 28R CS 176 378, monteverde de cretería, en afloramientos rocosos del puntón, Á.Marrero 02/05/2009, LPA: 29986-29988; *Ibid.*, Cumbre de Molina, 725 - 750 m s.m., E-NE, UTM: 28R CS 176 376, monteverde de cretería, en afloramientos rocosos entre brezales, Á.Marrero 02/05/2009, LPA: 29989-29991.

***Sideritis kuegleriana x santosii***, Ci, islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, Pico de Baracán - La Tabaiba 810 m s.m., SE (120°N), UTM: 28R CS 179 350, Á.Marrero, A.Roca & R.Mesa, 02/07/1986, LPA: 29899; *Ibid.*, Teno Alto, cabecera del barranco del Aderno hacia Los Cabocos 630 m s.m., noreste, UTM: 28R CS 159 377, con *S. santosii*, *S. cretica* y *S. kuegleriana*, Á.Marrero, 29/04/2006, LPA: 29926.

***Sideritis lotsyi* (Pit.) Bornm.**, Ci, islas Canarias, La Gomera, San Sebastián de La Gomera, Inchereda, 650-700 m, J.Rodrigo, V.Montelongo, Á.Marrero, & R.Febles, 17/04/1984, LPA: 8715; *Ibid.*, V.Montelongo, Á.Marrero, J.Rodrigo & R.Febles, 17/04/1984, LPA: 17368; *Ibid.*, Inchereda, Los Helechales, Á.Marrero 03/08/1987, LPA: 11171-11172; *Ibid.*, Hermigua, Carretera del Cedro, Á.Marrero & M.Jorge, 05/05/1987; *Ibid.*, San Sebastián de La Gomera, Roque Agando 1050 m s.m., P.Maya, B.Navarro & R.Febles, 05/07/1984, LPA: 17373; *Ibid.*, Vallehermoso, Epina, P.Maya, B.Navarro & R.Febles, 04/07/1984, LPA: 17384; *Ibid.*, Vallehermoso, Epina, ex. horto J.B. "Viera y Clavijo", Á.Marrero 14/05/1986, LPA: 17385. *Ibid.*, San Sebastián de La Gomera, Roque Agando, Á.Marrero & R.Mesa 04/07/1986, LPA: 17369-17372; *Ibid.*, Alajeró, Raso Grande, 1300-1350 m s.m., 295°N, UTM: 28R BS 7909, Codesal, Á.Marrero & R.Mesa 04/07/1986, LPA: 17374, 17377-17381; *Ibid.*, Raso Grande, Montaña de Los Ramones 1200 m s.m., 265°N, UTM: 28R BS 7809, en rocalla, Á.Marrero & R.Mesa 04/07/1986, LPA: 17375-17376, 17382-17383; *Ibid.*, San Sebastián de La Gomera, Roque Agando 1050 m s.m., P.Maya, B.Navarro & R.Febles 05/07/1984, LPA: 17373.

***Sideritis mascaensis* (Svent.) Marrero Rodr.**: Ci, islas Canarias, Tenerife, Montañas de Teno, Cumbres de Masca, 1200 m, Near Summit of El Chierfe, on cliffs, D. Bramwell, nº 1382, 25/04/1969, LPA: 12557 (como *S. lotsyi* Pitard var. *mascaensis* Svent.); *Ibid.*, Masca, J.Rodrigo & N.González, 09/08/1982, LPA: 16156 (como *S. lotsyi* Pitard var. *mascaensis* Svent.); *Ibid.*, Masca, proximidades de la Degollada de Cherfe, 950 m s.m., UTM: 28R CS 20 31, P.Maya, B.Navarro & F.Febles 01/07/1984 (como *S. lotsyi* (Pit.) Bornm. var. *mascaensis* Svent.), LPA: 29836; *Ibid.*, Degollada de Cherfe, carretera de Santiago del Teide a Masca, 950 m s.m., UTM: 28R CS 20 31, Á.Marrero & R.Mesa, 23/06/1985, LPA: 29838-29843; *Ibid.*, Santiago del Teide, Degollada de Cherfe hacia Santiago del Teide, 1.000 m s.m., UTM: 28R CS 212 317, *Idem*, 23/06/1985, LPA: 29844-29845; *Ibid.*, Buenavista del Norte, ex horto, Jardín Botánico Viera y Clavijo, de material procedente de Masca, Á.Marrero, 14/05/1986, LPA: 29850; *Ibid.*, Santiago del Teide, Valle Santiago, cerca del Puerto de Erjos 1.100 m s.m., UTM: 28R CS 229 332, Á.Marrero, A.Roca & R.Mesa (como *S. lotsyi* (Pit.) Bornm. var. *mascaensis* Svent.), 02/07/1986, LPA: 29852-29854; *Ibid.*, Valle Santiago, laderas al oeste de la villa 950 m s.m., este, UTM: 28R CS 217 312, *Idem*, (como *S. lotsyi* (Pit.) Bornm. var. *mascaensis* Svent.), 02/07/1986, LPA: 29858-29859; *Ibid.*, Valle

Santiago, laderas al norte de la villa 950 m s.m., sureste, UTM: 28R CS 218 320, *Idem*, (como *S. lotsyi* (Pit.) Bornm. var. *mascaensis* Svent.), 02/07/1986, LPA: 29860-29862; *Ibid.*, Buenavista del Norte, Degollada de Cherfe, carretera de Santiago del Teide a Masca 1050 m s.m., O-NO (230°N), UTM: 28R CS 211 317, *Idem*, como *S. lotsyi* (Pit.) Bornm. var. *mascaensis* Svent.), 02/07/1986, LPA: 29865-29867; *Ibid.*, Santiago del Teide, Degollada de Cherfe, carretera de Santiago del Teide a Masca 1000 m s.m., E-NE UTM: 28R CS 212 317, Á.Marrero & R.Mesa, 23/06/1985, LPA: 29892-29893; *Ibid.*, Buenavista del Norte, Cumbre Bolico, laderas sobre Masca 1195 m s.m., vertiente suroeste UTM: 28R CS 208 332, Á.Marrero 22/06/2013, LPA: 29954-29955; *Ibid.*, Barranco de Masca, Roque de los Dragos 310-320 m s.m., UTM: 28R CS 188 315, *Idem*, 22/06/2013, LPA: 29960-29966; *Ibid.*, camino de Cruz de Hilda a Cumbres del Palmar 750-800 m s.m., UTM: 28R CS 190 334, *Idem*, 22/06/2013, LPA: 29971-29972.

***Sideritis cf. mascaensis* (Svent.) Marrero Rodr.** (¿forma híbrida con *S. brevicaulis*?), Ci, islas Canarias, Tenerife, Santiago del Teide, Cumbre Bolico 1.300 m s.m., SO (140°N), UTM: 28R CS 215 329, Á.Marrero, A.Roca & R.Mesa, 02/07/1986, LPA: 17397 (como *Sideritis brevicaulis* Mend.-Heuer), y LPA: 29851.

***Sideritis mascaensis x soluta* subsp. *hildae***, Ci, islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, carretera de Los Carrizales a Masca, Cruz de Hilda 775 m s.m., O-SO (255°N), UTM: 28R CS 190 332, Á.Marrero, A.Roca & R.Mesa, 02/07/1986, LPA: 29863, 29864 (como *S. lotsyi* (Pit.) Bornm. var. *mascaensis* Svent.); *Ibid.*, camino de Cruz de Hilda a Cumbres del Palmar 800-850 m s.m., UTM: 28R CS 189 336, Á.Marrero, 22/06/2013, LPA: 29978-29980.

***Sideritis nervosa* (Christ) Lindinger**, Ci, islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, Teno Bajo, ~ 100 m, Á Marrero & R. Mesa, 13/09/1986, LPA: 10969, 10971; *Ibid.*, Teno Bajo, debajo de la pista, ~ 75 m, *Idem*, LPA: 10970, 10972; *Ibid.*, camino Teno Bajo - Teno Alto 275 m s.m., oeste, UTM: 28R CS 130 375, con *S. cretica* y distintas formas híbridas, Á.Marrero, 30/04/2006, LPA: 29916-29917; *Ibid.*, Teno Bajo 90 m s.m., oeste, UTM: 28R CS 126 376, *S. cretica* y distintas formas híbridas, Á.Marrero, 30/04/2006, LPA: 29922; *Ibid.*, Teno Bajo, 20/02/1987, ex. horto "Jardín Canario", procedente de planta pequeña, Á.Marrero, 04/02/1988, LPA: 17320-17321.

***Sideritis santosii* Marrero Rodr.**, (no material tipo), Ci, islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, Degollada de Masca hacia El Palmar, P.Maya, B.Navarro & F.Febles, 01/07/1984, LPA: 29896; *Ibid.*, Los Carrizales, entre Carrizales y Portelas 800 m s.m., O-NO (285°N), UTM: 28R CS 179 348, Á.Marrero, A.Roca & R.Mesa, 02/07/1986, LPA: 29897; *Ibid.*, Pico de Baracán - La Tabaiba 810 m s.m., SE (120°N), UTM: 28R CS 179 350, *Idem*, LPA: 29899-29901; *Ibid.*, Teno Alto, proximidades a cumbre de Baracán, 820- 850 m s.m., nor-este, UTM: 28R CS 179 350, Á.Marrero & A.Roca, 09/05/1987, LPA: 10311-12; *Ibid.*, Teno Alto, Pico de Baracán cerca de la cumbre 850-900 m s.m., sur, UTM: 28R CS 175 355, Á.Marrero 28/05/1989, LPA: 29902-29904; *Ibid.*, Teno Alto, cabecera del barranco de Las Cuevas 660 m s.m., noroeste, UTM: 28R CS 148 368, *Idem*, 29/04/2006, LPA: 29907; *Ibid.*, Teno Alto, camino de Bujamé en la cabecera del barranco del Aderno 660 m s.m., noreste,

UTM: 28R CS 158 379, con *S. cretica* e híbridos, *Idem*, LPA: 29908, 29909; *Ibid.*, camino de Degollada Hoya la Cumbre a Baracán 880 m s.m., suroeste, UTM: 28R CS 176 354, *Idem*, 30/04/2006, LPA: 29910; *Ibid.*, Baracán, Lomo de La Piedra 950 m s.m., sur, UTM: 28R CS 170 356, *Idem*, LPA: 29911; *Ibid.*, Baracán, hacia Monte Merino 950 m s.m., sur, UTM: 28R CS 170 356, *Idem*, LPA: 29921; *Ibid.*, Teno Alto, cabecera del barranco del Aderno hacia Los Cabocos 630 m s.m., noreste, UTM: 28R CS 159 377, con *S. cretica*, *S. kuegleriana* y algunas formas híbridas, Á.Marrero, 29/04/2006, LPA: 29925; *Ibid.*, Teno Alto, cabecera del barranco del Aderno, Alto del Risco 670 m s.m., UTM: 28R CS 158 380, con *S. cretica*, *Idem*, LPA: 29929-29936; *Ibid.*, Alto de Los Carrizales 740 m s.m., UTM: 28R CS 179 344, Á.Marrero, 22/06/2013, LPA: 29937- 29939.

***Sideritis santosii* x *soluta* subsp. *hildae***, Ci, islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, Los Carrizales, entre Carrizales y Portelas 800 m s.m., O-NO (285°N), UTM: 28R CS 179 348, Á.Marrero, A.Roca & R.Mesa, 02/07/1986, LPA: 29898; *Ibid.*, camino de Cruz de Hilda a Cumbres del Palmar 800-850 m s.m., UTM: 28R CS 189 336, Á.Marrero, 22/06/2013, LPA: 29981-29982.

***Sideritis soluta* Clos subsp. *gueimaris* Negrín & P.Pérez** Ci, islas Canarias, Tenerife, Güímar, Ladera de Güímar, antes de llegar a los túneles, 1100 m s.m., P.Maya, B.Navarro & R.Febles 02/07/1984, LPA: 17505; *Ibid.*, Á.Marrero & R.Mesa 14/09/1986, LPA: 17499-17502, 17555; *Ibid.*, Ladera de Güímar 1100 m s.m., ex. horto J.B. “Viera y Clavijo”, Á.Marrero 14/05/1986, LPA: 17503-17504.

***Sideritis soluta* Clos subsp. *hildae* Marrero Rodr.**, (no material tipo) Ci, islas Canarias, Tenerife, Buenavista del Norte, carretera de Los Carrizales a Masca, Cruz de Hilda (Gilda), 775 m s.m., O-SO (255°N), UTM: 28R CS 190 332, Á.Marrero, A.Roca & R.Mesa, 02/07/1986, LPA: 17731 (como *S. lotsyi* (Pit.) Bornm. var. *mascaensis* Svent.); *Ibid.*, camino de Cruz de Hilda a Cumbres del Palmar 800-850 m s.m., UTM: 28R CS 189 336, Á.Marrero, 22/06/2013, LPA: 29974-29975; *Ibid.*, camino de Cruz de Hilda a La Bica 750 m s.m., UTM: 28R CS 190 332, *Idem*, LPA: 29983-29985.

***Sideritis soluta* Clos subsp. *soluta***, Ci, islas Canarias, Tenerife, Arico, Tamadaya, R.Mesa 14/02/1976, LPA: 17552; *Ibid.*, Arico, Barranco de Tamadaya 650 m s.m., Á.Marrero 10/08/1985, LPA: 17528-17534; *Ibid.*, Arico, Lomo Tamadaya 600 m s.m., Á.Marrero, A.Roca & R.Mesa 02/07/1986, LPA: 17535-17538; 17539-17541; *Ibid.*, Granadilla de Abona, Barranco La Orchilla 400 m s.m., Á.Marrero 11/08/1985, LPA: 17506-17508, 17511-17516; *Ibid.*, 400 m s.m., Á.Marrero & A.Roca 01/07/1986, LPA: 17509-17510, 17517-17522; *Ibid.*, 950 m s.m. (porte elevado de hasta 1.75m) Á.Marrero & R.Mesa 22/06/1985, LPA: 17523-17525; *Ibid.*, Granadilla de Abona, Las Vegas, R.Mesa 11/04/1978, LPA: 17553-17554; *Ibid.*, Las Vegas 650-700 m s.m., UTM: 28R CS 4714, Á.Marrero, A.Roca & R.Mesa 01/07/1986, LPA: 17542-17551.



VIERAEA	Vol. 41	319-332	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

**Population genetics and conservation  
of *Sideroxylon canariense* (Sapotaceae)  
on the Canary Islands**

PHILIP TESTROET<sup>1</sup>, DIETMAR QUANDT<sup>1</sup>, ARNOLDO SANTOS-GUERRA<sup>2</sup>,  
KAI MÜLLER<sup>3</sup> & WOLFRAM LOBIN<sup>4</sup>

<sup>1</sup>*Nees Institute for Biodiversity of Plants  
Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Meckenheimer Allee 170  
D-53115 Bonn, Germany  
quandt@uni-bonn.de*

<sup>2</sup>*Unidad de Botánica Aplicada, Instituto Canario de Investigaciones Agrarias  
Jardín de Aclimatación de La Orotava, Spain*

<sup>3</sup>*Institut für Evolution und Biodiversität, Universität Münster, Hüfferstr. 1  
48149 Münster*

<sup>4</sup>*Botanische Gärten der Universität Bonn, Meckenheimer Allee 170  
D-53 Bonn, Germany  
wlobin@uni-bonn.de*

TESTROET, P., D. Quandt, A. Santos-Guerra, K. Müller & W. Lobin (2013). Genética poblacional y conservación de *Sideroxylon canariense* en las islas Canarias. *VIERAEA* 41: 319-332.

RESUMEN: Se han estudiado los patrones de diversidad genética en diferentes poblaciones de *Sideroxylon canariense*, un endemismo canario de interés conservacionista. El rango de distribución de la especie consiste en una serie de poblaciones muy pequeñas y aisladas. La variación genética de esas poblaciones fue analizada utilizando: (1) y (2). Mientras que en las secuencias ITS no se detectaron variaciones intraspecificas, los datos ISSR mostraron un grado muy pequeño de diversidad intraespecifica en las poblaciones canarias de *Sideroxylon canariense*, con muy pocos fenotipos. Creemos que muchas de las poblaciones consisten en un solo individuo que se propaga asexualmente. Se necesita una intervención urgente para proteger y propagar esas poblaciones altamente amenazadas.

Palabras clave: *Sideroxylon*, Macaronesia, islas Canarias, ISSR, nrITS, toma de huellas, conservación de la naturaleza.

ABSTRACT: Genetic diversity patterns of different populations were studied in *Sideroxylon canariense*, a Canary Island endemic of conservation concern. The species range is composed of a number of very small and isolated



populations. Genetic variation of these populations was analyzed using: (1) inter simple sequence repeats (ISSR), a common fingerprinting method in plant population genetics, and (2) nucleotide sequence analyses of the nuclear ITS region. While no intraspecific variation was detected among the ITS sequences, the ISSR data showed a very low degree of intraspecific genetic diversity among *S. canariense* populations on the Canaries, with very few genotypes. We believe that many of the populations consist of a single individual that propagates asexually. Action is urgently required to protect and propagate the highly endangered populations.

Keywords: *Sideroxylon*, Macaronesia, Canary Islands, ISSR, nrITS, fingerprinting, nature conservation.

## INTRODUCTION

Oceanic archipelagoes have some of the most threatened and fragile ecosystems worldwide and at the same time harbor a major component of plant biodiversity. In fact, no fewer than 20 out of the 34 biodiversity hotspots defined by Conservation International (Myers et al., 2000) are islands, or have an important insular component (Caujapé-Castells et al., 2010). Importantly, from the 87 documented plant extinctions recorded over the past 500 years by the International Union for Conservation of Nature (IUCN, [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)), 50 are for island endemics (Sax & Gains, 2008).

The Canaries and Madeira are part of the Mediterranean biodiversity hotspot, which harbours 25,000 plant species, including 13,000 endemic species (Myers et al. 2000), representing 4.3 % of the global endemic plants. The flora and fauna that colonized these archipelagoes evolved and diversified on these islands for over 20 million years. Currently many of the animal and plant species that are restricted to these insular areas are threatened with extinction.

According to the *Millennium Ecosystem Assessment* (MEA, 2005), the five most important threats responsible for biodiversity decline are: (1) habitat change, (2) climate change, (3) invasive species, (4) overexploitation and (5) pollution. MEA's forecasts predict that the impact of these five threats will continue to grow in the near future. If this prediction holds true, there will be particularly negative consequences for Canary Islands endemics as it has been argued that they are highly vulnerable to environmental changes and human impacts (Bramwell, 1990). Recently Caujapé-Castells et al. (2010) conducted a detailed plant conservation study for nine archipelagoes, including the Canaries. The authors subdivided the five MEA threats into 13 and identified socio-economic (i.e., demographic and economic growth, and lack of natural resources management capacity) and biological factors (i.e., invasive alien plants, invasive alien vertebrates, small population size and fragmentation, and habitat alteration and destruction) as main drivers for plant biodiversity loss on these archipelagoes.

From our own experience it is evident that the habitat alteration and destruction are obvious threats to the conservation of the three species of *Sideroxylon* (Sapotaceae, Eri-

cales) endemic to Macaronesia, promoting the genus as an ideal candidate to exemplify genetic bottlenecks as well as future conservation challenges. *Sideroxylon* comprises about 70 tree and shrub species distributed worldwide (Pennington, 1991), including the well-known argan tree [*S. spinosum* L. (= *Argania spinosa* (L.) Skeels)] from Morocco.

Currently the IUCN red list database includes only a single Macaronesian endemic species, *Sideroxylon marmulano*, which is regarded as “vulnerable” following conservation assessments by Bañares et al. (1997). However, morphological studies revealed three separate species, and these taxa do not overlap in their geographical distributions (Lobin et al. 2005). *Sideroxylon marginata* Decne is confined to steep inaccessible cliffs on the Cape Verde Islands of São Vicente, São Nicolau, Santiago and Brava (Leyens & Lobin 1996; Lobin et al., 2005). *Sideroxylon canariense* Leyens, Lobin & Santos (Figure 1) is restricted to the Canary Islands (Lobin et al. 2005) and is considered as “critically endangered” on Fuerteventura and El Hierro (Leyens & Lobin 1996), where it occurs in only one and two localities, respectively. Additional populations are found on Tenerife, La Gomera, Gran Canaria and La Palma. However, they are rather small, consisting of a few plants or even a single individual. The species has been classified as “endangered” for the whole archipelago (Lobin et al., 2005). The third endemic species, *Sideroxylon mirmulans* R. Brown, occurs only on Madeira and is less threatened. This taxon grows in several remote sites, and its populations are not as small as those of *S. canariense* and *S. marginata* (Lobin et al. 2005).

Macaronesian species of *Sideroxylon* occur in very small and isolated populations, which is why they represent a conservation priority. In the present paper we use molecular markers to examine patterns of genetic diversity in *Sideroxylon canariense* on the Canaries using both sequencing (nrITS) and DNA genotyping approaches (ISSR). The ultimate aim of our research is to provide additional data that can be used for conservation management.

## MATERIALS & METHODS

**Plant material, taxon sampling and DNA isolation.** A representative sampling of the known wild populations of *S. canariense* was obtained during various collection trips by the authors, including the only known population from Fuerteventura (Fig. 2). Unfortunately we were unable to include material from the few remaining populations from Gran Canaria and El Hierro. Usually each stand consisted of only a single tree with several protruding shoots. In most cases these shoots were considered to represent clones of this single individual. For those populations with several trees, samples were taken under the assumption that each individual originated through sexual reproduction.

We also collected seeds from one site on Tenerife. These seeds successfully germinated under greenhouse conditions in the Botanical Garden of the University of Bonn (Figs. 3 & 4). DNA from three seedlings of this population was isolated and included in the ISSR analyses in order to determine genetic differences between the mother plant and its offspring.

A total of 25 samples of *S. canariense*, representing approx. 20% of the known populations were included in our study. Five *S. mirmulans* samples from Porto Santo, Madeira and the Deserta Grande Island were included as “outgroup” (Table 1). All samples were

dried in silica gel for at least two weeks. Total genomic DNA was isolated with the CTAB method (Borsch et al., 2003).

**ITS amplification and sequencing.** Nine samples of *S. canariense* and three of *S. mirmulans* were selected for the ITS (nrDNA) analyses.

The PCR reactions (25  $\mu$ l) contained 1  $\mu$ l of genomic DNA, 1  $\mu$ l each of both amplification primers (20 pM/ $\mu$ l) ITS5 (F: 5'-GGA AGT AAA AGT CGT AAC AAG G-3') and ITS4 (R: 5'-TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC-3') (White, Bruns, & Taylor, 1990), 4  $\mu$ l dNTP (each 1.25 mM), 1  $\mu$ l of MgCl<sub>2</sub> (25mM), 1  $\mu$ l Betaine monohydrate (5 M), 5  $\mu$ l 10 x buffer (Promega), 0.2  $\mu$ l *Taq* polymerase (5 U/ $\mu$ l Go*Taq* DNA Polymerase Promega Corporation, Madison, USA) and 11.8  $\mu$ l ultraclean water. Amplifications were carried out using a Mastercycler ep (Eppendorf AG, Hamburg, Germany), with the following program consisting of 35 cycles: step 1: 1 min at 94°C, step 2: 1 min at 48°C, step 3: 45 sec at 68°C. The 35 cycles were preceded by an initial denaturation of 5 min at 94°C and finalized with a 7 min extension at 72°C. PCR products were purified using the gel extraction kit (Peqlab, peqGOLD Gel Extraction Kit). Purified products were sequenced with both amplification primers by Macrogen (www.macrogen.com/).

**ISSR amplification and gel electrophoresis.** Seventy-one primers from the University of British Columbia Biotechnology Laboratory (UBC primer set No. 9, <http://www.ubc.ca/>) were tested for inter- and intraspecific variability. PCR reactions (25  $\mu$ l) contained 0.5  $\mu$ l of genomic DNA (500-599 ng/ $\mu$ l), 1  $\mu$ l of primer (15 pM/ $\mu$ l), 5  $\mu$ l of 5x buffer (15 mM MgCl<sub>2</sub>), 3  $\mu$ l of MgCl<sub>2</sub> (25mM), 4  $\mu$ l dNTP (each 1.25 mM), 0.1  $\mu$ l *Taq* polymerase (5 U/ $\mu$ l Go*Taq* DNA Polymerase, Promega Corporation, Madison, USA) and 11.4  $\mu$ l ultraclean water. Amplifications were carried out using a T3 thermocycler (Biometra GmbH, Göttingen, Germany), with the following program consisting of 39 cycles: step 1: 30 sec at 94°C, step 2: 45 sec at the optimized annealing temperature for each primer (compare Table 2), and step 3: 1.5 min at 72°C. The 39 cycles were preceded by an initial denaturation of 4 min at 94°C and finalized with a 4 min extension at 72°C. Primer annealing temperatures were taken from the literature (Table 2) or adapted using gradient PCR protocols. Amplification products were loaded on prestained SYBR Safe (Invitrogen Corporation, Carlsbad, California, USA) agarose gels (2 % w/v), run for 120 min. at 90 W and visualized and documented using the Biometra gel-documentation system (BioDocAnalyze, Biometra, Goettingen, Germany).

Available primers were screened for inter- and intraspecific variability using a limited set of samples from each *Sideroxylon* species occurring on the archipelagos. Primers showing variation were selected for the population analysis.

**ISSR scoring and analysis.** The presence or absence of ISSR bands for each primer was coded as binary data (absent = 0, present = 1). Bands with identical migration were scored as equal fragments, regardless of intensity. Only unambiguous bands were scored. The resulting matrix was analyzed with FAMD 1.30 (Schlüter & Haris, 2006) using both Dice and Nei & Li similarity coefficients. MEGA 5.2.2 (Tamura et al., 2011) was used to calculate overall p-distances (p) within and among species. Distance trees based on Dice and Nei

& Li similarity coefficients were obtained using PAUP\*4.0b10 (Swofford, 2002) with the neighbor joining (NJ) clustering algorithm. NeighborNets based on the Dice or Nei and Li distances were calculated using SPLITSTREE 4 (Huson & Bryant, 2006).

## RESULTS

**ITS.** For the nine *S. canariense* samples, we recovered identical ITS sequences with a length of 650 nt each. Likewise, ITS sequences for the three sampled individuals of *S. mirmulans* were identical, with the exception of one individual that exhibited a single nucleotide substitution in the ITS2 region. However, the two species differed from each other by eight substitutions and three indels (ITS1: 4 substitutions and two 1 nt indels; ITS2: 4 substitutions and one 1 nt indel) resulting in a p-distance of 0.013.

**ISSR.** Only five out of 71 tested primers produced detectable polymorphisms among the *S. canariense* samples and clearly separated them from *S. mirmulans*. Fifty loci, including 20 polymorphic bands, were recorded for *S. canariense*. With nine polymorphic bands the primer UBC 899 was the most effective (Table 2). In contrast, with the exception of one singleton, primer UBC 855 was monomorphic within *S. canariense* and showed allelic differences only between both species. For the majority of the coded loci (14 out of 20) within *S. canariense*, only singletons could be scored, 50 % of which represent losses. Especially for population 5, the primer UBC 899 produced three autapomorphic losses, i.e. the bands were present in all other *S. canariense* samples, which should be viewed critically.

While each *S. mirmulans* sample represented a distinct genotype, only 13 genotypes were observed within *S. canariense*. Consequently, the within-group mean distance was less than half within *S. canariense* ( $p=0.063$ ) compared to that of *S. mirmulans* ( $p=0.159$ ). The mean distance between both groups was 0.296. Two of the *S. canariense* genotypes included seven samples each, while the remaining 11 genotypes mainly differed from these by 1 or 2 autapomorphic scorings. Samples collected from the same population always shared the same genotype. Similarly, seedlings (13-15) shared the genotype present in the parental population (11 & 12). Only few samples showed slightly higher degrees of variation, such as the few samples from La Palma and Fuerteventura and population 8 from Tenerife. The main conclusion from these ISSR analyses is that genetic differentiation is virtually absent among the *S. canariense* populations, hampering any phylogeographic analysis.

The nearly identical NJ networks identified two distinct clades representing both species: *S. mirmulans* and *S. canariense*, respectively.

## DISCUSSION

Compared with other ISSR studies (e.g., Hess et al. 2000, Ash et al., 2003; Pharamawati et al., 2005; Baloch et al., 2010; Yu et al., 2011), only a surprisingly low number of variable loci per primer was retrieved in combination with an extremely low num-

ber of polymorphic primers (five out of 71). In addition, the polymorphic primers mainly revealed autapomorphic differences with no informative value to discriminate among populations.

The fact that individuals from the same population always share the same genotype indicates a clonal structure, implying that the populations propagate mainly vegetatively, i.e., by protruding shoots. It is likely that in the past this species formed larger populations in closed forests. Thus, the remaining populations presumably are fragments of a species that in the past should have had a much wider distribution range. Since the arrival of the first humans during the first millennium BC, the forests on the Canaries have been affected from grazing by domestic animals and human activities (Fernández-Palacios *et al.*, 2010). These environmental changes have limited the distribution of *Sideroxylon* mostly to almost inaccessible steep cliffs (Fig. 1). The end result is a series of fragmented populations with very limited gene flow and little chances for sexual reproduction among them. During the last decades one of us (ASG) has been monitoring the phenology of this species in the wild. Individuals regularly produce flowers and fruits, but the pollination biology of *S. canariense* is largely unknown. Surprisingly, there are no reports of seedlings in the examined populations, although we were able to grow seedlings from the collected fruits. Sapotaceae species are vulnerable to seed predation by animals. For instance, Baider & Flores (2006) found the unripened fruits of *Sideroxylon grandiflorum* commonly eaten by alien invasive monkeys. This has had very detrimental effect on the populations of this very rare tree endemic in Mauritius. It appears that fruits of *S. canariense* might be consumed in larger quantities by an unknown animal, which might explain why no seedlings are observed. The fact that the seedlings grown from collected fruits displayed the parental (population) genotype indicates that self-incompatibility is not an issue. However, more detailed analyses concerning the germination success in the wild need to be performed to explain the lack of regeneration. In addition, a population genetic approach based on a more variable marker system would be recommended.

Our results provide strong evidence that there is little genetic structure for *S. canariense*. In contrast, the few examined populations of *S. mirmulans* exhibited considerably genetic diversity.

The low number of highly isolated populations of *Sideroxylon* on the Canary Islands is of major conservation concern, especially because of their extremely low levels of genetic diversity. Certainly, *S. canariense* is highly endangered, not only because of the limited number of plants found in the remnant populations but because of its homogenous genetic structure. With 50 known populations, the island of Tenerife has the highest number of sites with this species. In contrast, Fuerteventura has only one population with a single tree. To promote conservational aspects of *Sideroxylon* on the Canaries, the current IUCN listing ([www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)) should be updated to reflect the current taxonomic and conservation status of the three endemic species of this genus in Macaronesia. Clearly, they are highly threatened and need to be protected. Currently populations from Madeira and the Canaries are fenced to avoid grazing by cattle and other herbivores. This has had positive results with regeneration of their natural vegetation.

## CONCLUSIONS

Our results indicate an extremely low genetic diversity within and among *Sideroxylon canariense* populations, which points towards a largely clonal structure and suggests that the species may propagate almost exclusively vegetatively. It seems that sexual reproduction between the different populations can largely be excluded because the long distance among them. This also suggests that the produced fruits may be the result of self-fertilization.

## ACKNOWLEDGMENTS

We thank Alfredo Reyes and Ricardo Mesa for supporting PT during his field studies in Tenerife. Their detailed knowledge concerning the distribution of *Sideroxylon* greatly helped to find important populations. We express sincere thanks to Martin and Gabi Te-stroet for their assistance during fieldwork. In addition we are thankful to J. Ortega for his input on the manuscript.

## REFERENCES

- ASH, G., RAMAN, R., & CRUMP, N. (2003). An investigation of genetic variation in *Carthamus lanatus* in New South Wales, Australia, using intersimple sequence repeats (ISSR) analysis. *European Weed Research Society Weed Research*: pp. 43, 208-213.
- BAIDER, C., FLORENS, F. B. V. (2006). Current decline of the “Dodo Tree”: a case of broken down interactions with extinct species or the result of new interactions with alien invaders? In: Laurance, W. F., Peres, C. A. (Eds.). *Emerging threats to tropical forests. University of Chicago Press, Chicago*: pp. 199-214.
- BALOCH, F. S., KURT, C., ARIOGLU, H., & ÖZKAN, H. (2010). Assaying of diversity genotypes at DNA level. *Turk. J. Agric. For.* 34: pp. 285-301.
- BAÑARES, A. (1997). Completed data collection forms for the trees of the Canary Islands.
- BRAMWELL, D. (1990). Conserving biodiversity in the Canary Islands. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 77: pp. 28-37.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J., TYE, A., CRAWFORD, D. J., SANTOS-GUERRA, A., SAKAI, A., BEAVER, K., LOBIN, W., VINCENT FLORES, F.B., MOURA, M., JARDIM, R., GÓMES, I., KUEFFER, C. (2010). Conservation of oceanic island floras: Present and future global challenges. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 12: pp. 107-129.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M., & WHITTAKER, R. J. (2008). The Canaries: an important biogeographical meeting. *J. Biogeogr.* 35: pp. 379-387.
- HESS, J., KADEREIT, J.W., & VARGAS, P. (2000). The colonization history of *Olea europaea* L. in Macaronesia based on internal transcribed spacer 1 (ITS1) sequences, randomly amplified polymorphic DNAs (RAPD), and intersimple sequence repeats (ISSR). *Molecular Ecology* 2000, 9:857-868.
- HUANG, J., & SUN, M. (2000). Genetic diversity and relationships of sweetpotato and its wild relatives in *Ipomoea* series *Batatas* (Convolvulaceae) as revealed by inter-simple

- sequence repeat (ISSR) and restriction analysis of chloroplast DNA. *Theor. Appl. Genet.* 100: pp. 1050-1060.
- HUSON, D. H., BRYANT, D. (2006). Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. *Mol. Biol. Evol.* 23(2): pp. 254-267.
- LEYENS, T. & LOBIN, W. (1996). Primerira Lista Vermelha de Cabo Verde. *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg*, 193:1-140.
- LOBIN, W., LEYENS, T., SANTOS, A., NEVES, H. C., & GOMES, I. (2005). The genus *Sideroxylon* (Sapotaceae) on the Madeira, Canary Islands and Cape Verde archipelagoes. *Vieraea* 33: pp. 119-144.
- MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT (2005). Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis. World Resources Institute, Washington, DC.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R. A., MITTERMEIER, C. G., DA FONSECA, G. A., & KENT, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: pp. 853-858.
- PENNINGTON, T. D. (1991). The genera of Sapotaceae. – Royal Botanic Gardens Kew New York Botanical Garden. pp. 295.
- PHARMAWATI, M., YAN, G., & FINNEGAN, P. M. (2005). Molecular variation and fingerprinting of *Leucadendron* cultivars (Proteaceae) by ISSR markers. *Ann. Bot.* 95: pp. 1163-1170.
- SAX, D.F., GAINES, S.D. (2008). Species invasions and extinction: the future of native biodiversity on islands. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105, 11490-11497.
- SCHLÜTER, P. M. & HARRIS, S. A. (2006). Analysis of multilocus fingerprinting data sets containing missing data. *Mol. Ecol. Notes.* 6: 569-572
- SWOFFORD, D. L. (2002). PAUP\*: Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods), version 4.0b10. – Sunderland, MA.
- TAMURA, K., PETERSON, D., PETERSON, N., STECHER, G., NEI, M., & KUMAR, S. (2011). MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* 28: 2731-2739.
- TESTROET, P., LOBIN, W., ANDERBERG, A., SANTOS-GUERRA, A., MÜLLER, K. & QUANDT, D.: in prep
- WHITE, T., BRUNS, T., & TAYLOR, J. (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In M. Innis, D. Gelfand, J. Sninsky, & T. White, *PCR Protocols. A Guide to Methods and Applications*: pp. 315-322.
- YU, H.-H., YANG, Z.-L., SUN, B., & LIU, R.-N. (2011). Genetic diversity and relationship of endangered plant *Magnolia officinalis* (Magnoliaceae) assessed with ISSR polymorphisms. *Biochem. Syst. Ecol.* 39: pp. 71-78.

**Table 1.-** Locality and voucher information of the sampled *Sideroxylon* populations.

NO.	SPECIES	LOCALITY	COORDINATES
1 & 2	<i>S. canariense</i>	Tenerife, El Amparo, at Icod de los Vinos, leg. Testroet	N 28°21'31", W 16°43'29"
3 & 4	<i>S. canariense</i>	Tenerife, Batán de Abajo, Anaga, leg. Testroet	N 28°32'51", W 16°17'53"
5	<i>S. canariense</i>	Tenerife, below Peña Fiolera, Anaga, leg. Testroet	N 28°33'22", W 16°12'20"
6	<i>S. canariense</i>	Tenerife, near the road below Peña Fiolera, leg. Testroet	N 28°33'18", W 16°12'21"
7	<i>S. canariense</i>	Tenerife, Icor/Lomo Oliva, leg. Testroet	N 28°12'36", W 16°27'38"
8	<i>S. canariense</i>	Tenerife, Blanquitos, leg. Testroet	N 28°07'37", W 16°32'53"
9	<i>S. canariense</i>	Tenerife, Barranco Magdalena, leg. Testroet	N 28°09'54", W 16°32'02"
10	<i>S. canariense</i>	Tenerife, Ladera de Güimar, leg. Testroet	N 28°17'43", W 16°24'36"
11 & 12	<i>S. canariense</i>	Tenerife, San Antonio, Barriada Marmolán, leg. Testroet	N 28°22'58", W 16°32'09"
13	<i>S. canariense</i>	Seedling from 11 & 12 cultivated at the Bot. Gardens Bonn: ES-0-Bonn-33985	N 28°22'58", W 16°32'09"
14	<i>S. canariense</i>	Seedling from 11 & 12 cultivated at the Bot. Gardens Bonn: ES-0-Bonn-33985	N 28°22'58", W 16°32'09"
15	<i>S. canariense</i>	Seedling from 11 & 12 cultivated at the Bot. Gardens Bonn: ES-0-Bonn-33985	N 28°22'58", W 16°32'09"
16 & 17	<i>S. canariense</i>	Tenerife, Barranco de Ruiz, leg. Testroet	N 28°22'54", W 16°37'44"
18	<i>S. canariense</i>	La Gomera: Hermigua, Riscos de Juel sobre Taguluche Norte, 800m amsl, leg. Santos, 26.3.2011	N 28°09'25", W 17°09'38"
19	<i>S. canariense</i>	La Palma, Puntallana, sobre barranco del Agua (Santa Lucía) 350 msm, leg. A. Santos, 3. April 2011	N 28°43'29", W 17°44'57"
20	<i>S. canariense</i>	La Palma, Barlovento, junto carretera general, 800m amsl, leg. A. Santos, 3. April 2011	N 28°49'47", W 17°48'03"
21	<i>S. canariense</i>	Fuerteventura, Jandía, barranco Mal Nombre, leg. A Santos 10 Mai 2011	N 28°06'39", W 14°20'27"
22 & 23	<i>S. canariense</i>	Tenerife, Batán, Anaga, leg. Testroet	N 28°32'40", W 16°17'29"
24	<i>S. canariense</i>	Tenerife, Barranco del Rey, leg. Testroet	N 28°06'24", W 16°41'29"
25	<i>S. canariense</i>	Tenerife, Barranco Tomadero - Batán, leg. A. Santos, 24.9.11; 250m amsl	N 28°33'20", W 16°17'53"
26	<i>S. mirmulans</i>	Madeira: Porto Santo, Pico Juliana, 400m amsl, leg. Santos, Olivera, April 2011	N 33°05'31", W 16°19'18"
27	<i>S. mirmulans</i>	Madeira: Porto Santo, Ilheu do Cal, 2m amsl, leg. A. Santos, A. Carvalho, F. Fernandez 11.4.2011	N 33°00'24", W 16°23'00"
28	<i>S. mirmulans</i>	Madeira, Porto Santo, Pico Branco, leg. A. Santos, A. Carvalho, F. Fernandez	N 33°05'35", W 16°18'09"
29	<i>S. mirmulans</i>	Madeira, Santa Cruz, leg. A. Santos, F. Fernandez	N 32°41'38", W 16°47'17"
30	<i>S. mirmulans</i>	Madeira, Escorpa de Deserta Grande, peito de Eina, Leg. Isamberto Silva	N 32°32'50", W 16°31'50"

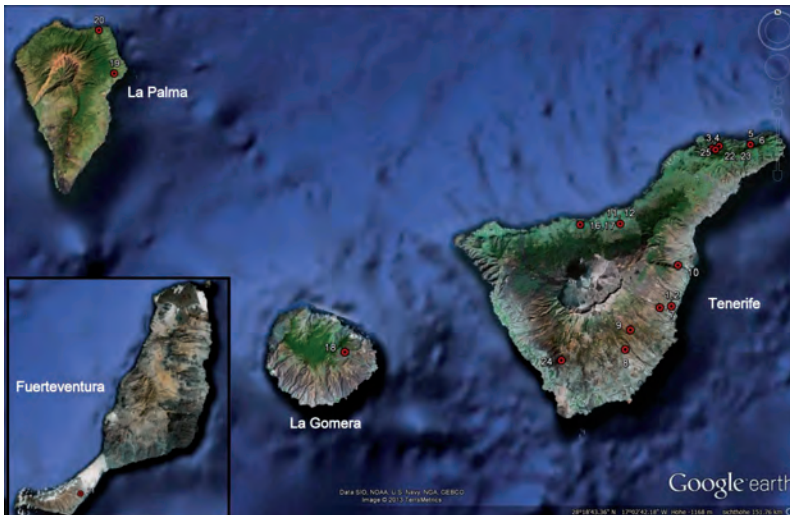


**Table 2.-** ISSR primers used in this study, including the number of monomorphic and polymorphic bands. Values in brackets refer to the ingroup only (*Sideroxylon canariense*). Ta = annealing temperature. References for annealing temperatures: [1] (Yu et al., 2011), [2] (Pharmawati et al., 2005), [3] (Huang & Sun, 2000).

primer	sequence	Ta (°C)	No. of bands recorded	No. of monomorphic bands	% polymorphic
UBC 846	(CACA) <sub>4</sub> RT	55 <sup>[1]</sup>	9 (8)	2 (5)	80 % (38 %)
UBC 852	(CT) <sub>8</sub> CRA	52 <sup>[2]</sup>	12 (10)	2 (5)	90 % (50 %)
UBC 855	(AC) <sub>8</sub> YT	55 <sup>[2]</sup>	9 (8)	5 (7)	44 % (13 %)
UBC 864	(ATG) <sub>6</sub>	52 <sup>[3]</sup>	8 (5)	2 (3)	75 % (40 %)
UBC 899	CAT(GGT) <sub>3</sub> CAT TGT TCC A	55	12 (12)	3 (3)	75 % (75 %)



**Figure 1.-** Typical habitat of the remaining *Sideroxylon canariense* populations near Peña Friolera/Tenerife (photo credit: P. Testroet).



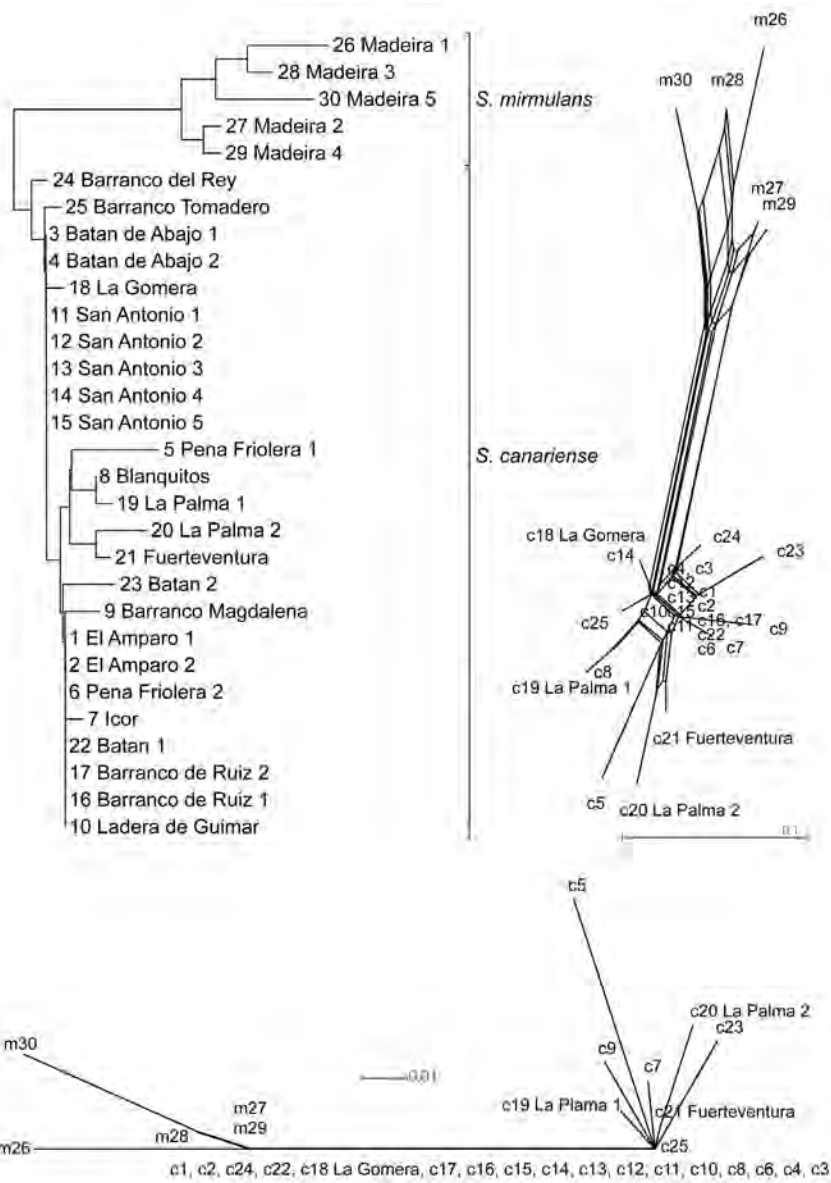
**Figure 2.-** Overview of the distribution of *S. canariense* populations included in this study (map source: earth.google.com).



**Figure 3.-** *Sideroxylon canariense* seeds collected from a population in San Antonio (Tenerife) (photo credit: Arnoldo Santos).



**Figure 4.-** Seedling of *Sideroxylon canariense* cultivated in the Botanic Garden Bonn from seeds collected in San Antonio/Tenerife (photo credit: P. Testroet).



**Figure 5.-** Neighbor joining tree (top left) based on Nei & Li coefficient, NeighborNet (top right) and SplitsDecomposition (bottom) analyses results using Dice coefficients in SplitsTree4. Prefix numbers are voucher identifiers preceding the prefix numbers in the NeighborNet and SplitsDecomposition refer to the two species: c=*S. canariense*, m=*S. mirmulans*. With the exception of Tenerife, the islands from which populations have been sampled are indicated.

VIERAEA	Vol. 41	333-348	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

## **Molecular phylogeny supports the recognition of the two morphospecies *Parmotrema pseudotinctorum* and *P. tinctorum* (Parmeliaceae, Ascomycota)**

BEATRIZ ROCA-VALIENTE<sup>1</sup>, PRADEEP K. DIVAKAR<sup>1</sup>, YOSHIHITO OHMURA<sup>2</sup>,  
DAVID L. HAWKSWORTH<sup>1</sup> & ANA CRESPO\*<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Departamento de Biología Vegetal II. Facultad de Farmacia  
Universidad Complutense de Madrid. Madrid, Spain*

<sup>2</sup> *Department of Botany, National Museum of Nature and Science, Tsukuba, Japan*

\* *Corresponding author: acrespo@farm.ucm.es*

ROCA-VALIENTE, B, P. K. DIVAKAR, Y. OHMURA, D. L. HAWKSWORTH & A. CRESPO (2013). La filogenia molecular apoya el reconocimiento de las dos morfoespecies *Parmotrema pseudotinctorum* and *P. tinctorum* (Parmeliaceae, Ascomycota). *VIERAEA* 41: 333-348.

RESUMEN: En este trabajo se aúnan los caracteres morfológicos y químicos usados tradicionalmente en la sistemática de líquenes con la utilización de secuencias de dos regiones independientes del ADN (ITS nuclear y SSU mitocondrial del ADN ribosómico) para re-evaluar la delimitación de la morfoespecie *Parmotrema tinctorum*, en el sentido adoptado por Hale. El análisis de 50 ejemplares, de los que se obtuvieron 92 secuencias nuevas de ADN nuclear ribosómico y mitocondrial, recolectados en África, Asia, Australia y Europa, mostró que se agrupaban filogenéticamente en dos clados monofiléticos distintos. El primero de ellos incluye especímenes con isidios cilíndricos y hábitat cortícola y saxícola que se han identificado aquí como *P. tinctorum*. El segundo clado reúne especímenes que presentaban isidios globulosos y gruesos y hábitat lo más frecuentemente saxícola, identificados aquí como *P. pseudotinctorum*. Recuperamos en este trabajo el ‘binomen’ *P. pseudotinctorum*, que además se corresponde con los individuos presentes en las islas Canarias y que hasta el momento se identificaban como *P. tinctorum*. Se argumenta la posibilidad de que dicha especie pueda haber desaparecido del archipiélago durante los dos últimos siglos por la presión antrópica. Palabras clave: Análisis Bayesiano, Macaronesia, ADN mitocondrial y nuclear ribosómico, nomenclatura, delimitación específica, revisión taxonómica.

ABSTRACT: Here we provide an example of a combined genetic and morphologic approach in a taxonomic re-evaluation in lichen forming fungi to re-

solve a log-standing controversy. We used nuclear ITS and mitochondrial SSU rDNA sequences to determine species delimitation in *Parmotrema tinctorum*, sensu M. Hale. We sampled 50 specimens representing the morpho-species from Africa, Asia, Australia, and Europe, and generated 92 new sequences of mitochondrial and nuclear ribosomal DNA. The results revealed two divergent and strongly supported monophyletic clades, in which isidium morphology of the samples was concordant with both groups. Samples clustered in Clade I are recognized as *P. tinctorum*, characterized with thin cylindrical isidia growing either on bark, or rocks, while specimens grouped in Clade II are characterized by thick, coarse and somewhat globular isidia and mainly grow on rock. The name *P. pseudotinctorum* is resurrected here for this last clade, corresponding with the commonly growing foliose lichen species present in the Canary archipelago, but not *P. tinctorum*. Consequently, we discussed the possibility that *P. tinctorum* had been present in the past in Canary Is. and been lost through over-collecting for the dye industry in the 19<sup>th</sup> century.

**Key words:** Bayesian analyses, Macaronesia, mitochondrial and ribosomal DNA, nomenclature, species delimitation, taxonomic revision.

## INTRODUCTION

Lichenized fungi form obligate mutualistic relationships with photosynthetic partners, either a green alga and/or a cyanobacterium (Hawksworth & Honegger, 1994). They reproduce either sexually by ascospores (formed in *e.g.* apothecia, perithecia, or mazaediate ascomata), or asexually – by dual propagules with both partner (such as isidia, soredia, or thallus fragments). Morphological, anatomical, and chemical features have traditionally been used to circumscribe and recognize new lichenized fungal species. However, in recent years molecular investigations have revolutionized and clarified our understanding of species circumscriptions in lichen-forming fungi, including the resolution of species complexes and uncertainties in the family *Parmeliaceae* (reviewed by Crespo & Perez-Ortega, 2009; Crespo & Lumbsch, 2010; Printzen, 2010; Crespo *et al.*, 2011; Lumbsch & Leavitt, 2011).

Sound species circumscriptions are essential not only for biotic and systematic investigations, but further for assessments of conservation status, the interpretation of ecological surveys and ecophysiological results, safe utilization in foods and medicines, and as bioindicators of air quality and ecosystem health (Nimis *et al.*, 2002; Nash, 2008). Despite this wide importance of lichens, the precise circumscription of many lichen species remains challenging.

In this contribution, we investigate the circumscription of *Parmotrema tinctorum*, a conspicuous rosette-forming foliose (leafy) grey to white-grey lichen, characterized by an isidiate, upper surface, eciliate margins, simple rhizines (in the centre of the lower surface), and containing the compounds atranorin and lecanoric acid. The earliest known collection of this species was made by a disciple of Linnaeus, Pehr Osbeck, in southern China in 1750–52,

and given the informal name *Lichen chinensis*, which was not, however, validly published (Hawksworth, 2004). It was formally named by Nylander (1873), who introduced *Parmelia tinctorum* for a species with a medulla giving a strong red reaction with bleach which was collected for the production of a dye in the Canary Islands – hence the choice of the species epithet. That lichen from the Canary Islands used in dying had previously been identified as the species known as *Parmotrema perlatum* (Lindsay, 1856). *Parmotrema perlatum* lacks isidia and produces atranorin and stictic acid, and so a medulla that does not give a red reaction with bleach. *Parmotrema tinctorum* is widely distributed in tropical and subtropical regions of Africa, Australasia, Central and South America, the southern USA, and east and south-east Asia (Hale, 1965; Elix, 1994; Divakar & Upreti, 2005; Esslinger, 2012). In the Macaronesian islands, it has frequently been reported from the Azores, Canary Islands, and Madeira (Tavares, 1952; Hale, 1965; Arvidsson & Wall, 1985; Hafellner, 1995; Schumm, 2008). Des Abbayes (1951) separated a morph with the same chemical products but large inflated isidia he collected in the Ivory Coast as *P. pseudotinctorum*, and that taxonomy was accepted by Hale (1965), and it was subsequently recognized as present in the Canary Islands (Klement, 1965) and India (Divakar & Upreti, 2005). However, Krog & Swinscow (1981) and Swinscow & Krog (1988) did not accept the distinction and treated *P. pseudotinctorum* as a synonym of *P. tinctorum*, and that view was accepted by some authors (e.g. Elix, 1994; Louwhoff & Elix, 1999; Schumm, 2008), but not others (e.g. Hafellner, 1995; Divakar & Upreti, 2005; Awasthi, 2007). Moreover, isidia are indicated as thin and cylindrical or coarse, thick, and irregularly inflated in descriptions of *P. tinctorum* in the literature (e.g. Swinscow & Krog, 1988; Elix, 1994; Louwhoff & Elix, 1999; Schumm 2008).

Here, we aim to resolve the currently confused and uncertain situation with regard to the taxonomic status of the two differently isidiate morphs of *Parmotrema tinctorum*, i.e. to (1) clarify whether or not *P. pseudotinctorum* and *P. tinctorum* belong to two distinct lineages; (2) test the utility of isidial morphology in the species circumscription in this group of lichen-forming fungi; and (3) determine the ecology and distributional ranges of the isidial morphs in the complex.

## MATERIAL AND METHODS

### Taxon sampling

Data matrices of 56 samples (seven species) of *Parmotrema* collections and three outgroups were assembled using sequences of nuclear ITS and mitochondrial SSU rDNA. A total of 50 specimens of *Parmotrema tinctorum* were included in the study. The specimens were collected in many different regions of the world. Details of the material, including area of collection, location of voucher specimens and GenBank accession numbers are presented in Table I. The data sets include 56 sequences newly generated for every *locus* for *Parmotrema* species; excepting four nuITS sequences (Ohmura *et al.* 2006) and one ITS and SSU sequences from a previous study in our research group (Blanco *et al.*, 2005). We used three species of the genus *Flavoparmelia* as outgroup since this genus has been shown to be closely related to *Parmotrema* in previous studies (Blanco *et al.*, 2005; Crespo *et al.*, 2010).



### DNA extraction and amplification

Small samples (2 mm<sup>2</sup>) prepared from freshly collected and frozen specimens were ground with sterile plastic pestles. Total DNA was extracted using the DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Barcelona) according to the manufacturer's instructions, slightly modified as previously described (Crespo *et al.*, 2001). Genomic DNA (5 – 25 ng) was used for PCR amplifications of the two regions, that was performed using the primers: (i) nuITS1-LM (Myllys *et al.*, 1999) and nuITS2-KL (Lohtander *et al.*, 1998) or nuITS1-F (Gardes & Bruns, 1993) and LR1 (Vilgalys & Hester, 1990) for the fungal nuITS rDNA region, and (ii) mtSSU1 and mtSSU3R (Zoller *et al.*, 1999) for the fungal mtSSU rDNA region. PCR, cleaned PCR products and cycle sequencing conditions for 41 samples (studied with nuITS1-LM and nuITS2-KL and mtSSU primers) were the same as described previously in Divakar *et al.* (2005) and Crespo *et al.* (2007). For the remaining samples (studied with nuITS1-F and LR1 and mtSSU primers), PCR conditions, cleaned PCR products, and cycle sequencing conditions, were the same as described previously in Ohmura *et al.* (2006). Sequence fragments obtained were assembled with the program SeqMan 4.03 (DNASStar) and manually adjusted.

**Table I.-** Specimens used in the study, with location, reference collection detail, and GenBank accession numbers. Sequence generated in previous studies and sequences used as outgroup are in grey. Herbarium acronym according to *Index Herbariorum* and accession number of herbarium if applicable.

Species	Locality	Locality	Collector(s)	Voucher species	GenBank no.	
					nuITS	mtSSU
<i>Flavoparmelia baltimorensis</i>		USA	M.C. Molina	MAF-Lich 7660	AY586559	AY586583
<i>F. caperata</i>		China	A. Crespo <i>et al.</i>	MAF-Lich 10175	AY586561	AY586585
<i>F. soredians</i>		Spain	A. Crespo <i>et al.</i>	MAF-Lich 10176	AY586562	AY586586
<i>Parmotrema andinum</i>		Brazil	D.L. Hawksworth	URM-78874	KF129454	KF129507
<i>P. endosulphureum</i> 1		Costa Rica	R. Lücking	MAF-Lich 18183	KF129490	KF129490
<i>P. endosulphureum</i> 2		USA	S. Pérez-Ortega	MAF-Lich 18197	KF129417	KF129472
<i>P. internexum</i>		Brazil	D.L. Hawksworth	URM-78861	KF129453	KF129506
<i>P. nilgherrense</i>		India	PK. Divakar	TNS-L 121475	KF129445	KF129499
<i>P. praesorediosum</i>		India	D.K. Upreti & PK. Divakar	MAF-Lich 18161	KF129451	KF129504
<i>P. tinctorum</i>		Melville Point, AUSTRALIA	S.H.J.:J. Louwhof, M.C. Molina & J.A. Elix	MAF-Lich 10173	AY586570	AY586593
		Tsukuba Mt., JAPAN	A. Crespo & PK. Divakar	MAF-Lich 18163	KF129414	KF129469
		Central Region, NEPAL	L.R. Sharma, L. Olley & A. Cross	MAF-Lich 18166	KF129418	KF129473
		Kirese Forest, KENYA	PK. Divakar, T.H. Lumbsch & A. Mangold	MAF-Lich 18168	KF129420	KF129475
		Chamoli, INDIA	PK. Divakar	MAF-Lich 18170	KF129422	KF129477
		Chamoli, INDIA	PK. Divakar	MAF-Lich 18171	KF129423	KF129478
		Yellagiri hills, INDIA	PK. Divakar, T.H. Lumbsch, D.K. Upreti & J. Tandon	MAF-Lich 18192	KF129444	—
		Inhaca Is., MOZAMBIQUE	B. Roca-Valiente & A. Lumbrellas	MAF-Lich 18193	KF129447	KF129500
		Inhaca Is., MOZAMBIQUE	B. Roca-Valiente & A. Lumbrellas	MAF-Lich 18194	KF129448	KF129501
		Inhaca Is., MOZAMBIQUE	B. Roca-Valiente & A. Lumbrellas	MAF-Lich 18195	KF129449	KF129502

Species Locality	Locality	Collector(s)	Voucher species	GenBank no.	
				nulITS	mtSSU
	Inhaca Is., MOZAMBIQUE	B. Roca-Valiente & A. Lumbreras	MAF-Lich 18196	KF129450	KF129503
	Pha Klua Mai, THAILAND	T.H. Lumbsch	MAF-Lich 18198	KF129446	—
	Shizuoka, JAPAN	Y. Ohmura	TNS-L-Y.O. 5357C	AB177402	KF129512
	Shizuoka, JAPAN	Y. Ohmura	TNS-L-Y.O. 5371	AB177403	KF129513
	Shizuoka, JAPAN	Y. Ohmura	TNS-L-Y.O. 5375A	AB177401	KF129514
	Shizuoka, JAPAN	Y. Ohmura	TNS-L-Y.O. 5399	AB177404	KF129515
	Osaka, JAPAN	N. Hamada	TNS-L-Y.O. 5480	KF129460	KF129516
	Kanagawa, JAPAN	Y. Ohmura	TNS-L-Y.O. 5486	KF129463	KF129517
	Nara, JAPAN	Y. Ohmura	TNS-L-Y.O. 5793	KF129461	KF129518
	Nara, JAPAN	Y. Ohmura	TNS-L-Y.O. 5813	KF129462	KF129519
	Kanagawa, JAPAN	Y. Ohmura	TNS-L-Y.O. 5900	KF129459	KF129520
	Kanagawa, JAPAN	M. Takeda	TNS-L-Y.O. 5947	KF129464	KF129521
	Birthing Fall, INDIA	P.K. Divakar	TNS-L 121476	KF129468	KF129511
	Birthing Fall, INDIA	P.K. Divakar	TNS-L 121478	KF129466	KF129509
<i>P. pseudotinctorum</i>	Chamoli, INDIA	P.K. Divakar	MAF-Lich 18162	KF129452	KF129505
	La Palma Is., SPAIN	G. Amo de Paz	MAF-Lich 18164	KF129415	KF129470
	La Palma Is., SPAIN	G. Amo de Paz	MAF-Lich 18165	KF129416	KF129471
	Tenerife Is., SPAIN	A. Crespo & P.K. Divakar	MAF-Lich 18167	KF129419	KF129474
	Chamoli, INDIA	P.K. Divakar	MAF-Lich 18169	KF129421	KF129476
	Patnitop, INDIA	P.K. Divakar	MAF-Lich 18172	KF129424	KF129479
	La Palma Is., SPAIN	A. Crespo, P. Cubas, A. Santos & P.K. Divakar	MAF-Lich 18173	KF129425	KF129480
	La Palma Is., SPAIN	A. Crespo, P. Cubas, A. Santos & P.K. Divakar	MAF-Lich 18174	KF129426	KF129481
	Tenerife Is., SPAIN	A. Crespo, P. Cubas, A. Santos & P.K. Divakar	MAF-Lich 18175	KF129427	KF129482
	La Palma Is., SPAIN	A. Crespo, P. Cubas, A. Santos & P.K. Divakar	MAF-Lich 18176	KF129428	KF129483
	Tenerife Is., SPAIN	A. Crespo, P. Cubas, A. Santos & P.K. Divakar	MAF-Lich 18177	KF129429	KF129484
	La Palma Is., SPAIN	A. Crespo, P. Cubas, A. Santos & P.K. Divakar	MAF-Lich 18178	KF129430	KF129485
	Tenerife Is., SPAIN	A. Crespo, P. Cubas, A. Santos & P.K. Divakar	MAF-Lich 18179	KF129431	KF129486
	Gran Canaria Is., SPAIN	A. Crespo, P. Cubas, A. Santos & P.K. Divakar	MAF-Lich 18180	KF129432	KF129487
	Tenerife Is., SPAIN	A. Crespo, P. Cubas, A. Santos & P.K. Divakar	MAF-Lich 18181	KF129433	KF129488
	Gran Canaria Is., SPAIN	A. Crespo, P. Cubas, A. Santos & P.K. Divakar	MAF-Lich 18182	KF129434	KF129489
	El Hierro Is., SPAIN	A. Crespo & S. Pérez-Ortega	MAF-Lich 18184	KF129436	KF129491
	El Hierro Is., SPAIN	A. Crespo & S. Pérez-Ortega	MAF-Lich 18185	KF129437	KF129492
	El Hierro Is., SPAIN	A. Crespo & S. Pérez-Ortega	MAF-Lich 18186	KF129438	KF129493
	El Hierro Is., SPAIN	A. Crespo & S. Pérez-Ortega	MAF-Lich 18187	KF129439	KF129494
	La Gomera Is., SPAIN	A. Crespo & A. Santos	MAF-Lich 18188	KF129440	KF129495
	La Gomera Is., SPAIN	A. Crespo & A. Santos	MAF-Lich 18189	KF129441	KF129496
	La Gomera Is., SPAIN	A. Crespo & A. Santos	MAF-Lich 18190	KF129442	KF129497
	La Gomera Is., SPAIN	A. Crespo & A. Santos	MAF-Lich 18191	KF129443	KF129498
	Lohagaht, INDIA	P.K. Divakar	TNS-L 121477	KF129467	KF129510
	Mayawati, INDIA	P.K. Divakar	TNS-L 121479	KF129465	KF129508

### Sequence alignments

We used the program MUSCLE (Edgar, 2004), multiple sequence alignment, to align DNA sequences. Sequences of 59 specimens (Table I) were separately aligned for the two genes studied. Regions that could not be aligned with statistical confidence were excluded from the phylogenetic analysis. A small region that remained ambiguously aligned in the nuITS and mtSSU rDNA matrices was excluded before the analyses. Ambiguously aligned region were removed from the alignment using Gblocks 0.91b (Castresana, 2000).

### Phylogenetic analyses

The alignments were analyzed using maximum parsimony (MP) and Bayesian inference. The trees were rooted using *Flavoparmelia soredians*, *F. baltimorensis*, and *F. caperata* as outgroup. The heterogeneity in phylogenetic signal between the two data partitions was examined by MP and Bayesian approach (Wiens, 1998; Buckley *et al.*, 2002; Divakar *et al.*, 2010). The level of bootstrap support and posterior probabilities (pp) were used to detect significance levels of localized incongruence between the two gene partitions and the concatenated analysis. The set of topologies reaching  $\geq 70\%$  bootstrap under parsimony and the 0.95 posterior probabilities (pp) for the Bayesian approach were estimated (Hillis & Bull, 1993). If no conflict was evident, it was assumed that the two data sets were congruent and could be combined.

Maximum parsimony analyses were performed using the program PAUP\* (Swofford, 2003). Heuristic searches with 1,000 random taxon addition replicates were conducted with tree-bisection reconnection (TBR) branch swapping and MulTrees option in effect, equally weighted characters, and gaps treated as missing data. Bootstrapping (Felsenstein, 1985) was performed based on 2,000 pseudoreplicates with random sequence additions.

Bayesian inferences was carried out with the program MrBayes 3.1.2 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001) that employed to simple trees using Metropolis coupled Bayesian Markov Chain Monte Carlo algorithm (MC<sup>3</sup>). Optimal substitution models were inferred for each marker using jModeltest v. 2.3 (Posada, 2008). Bayesian analyses were performed assuming the general time reversible model of nucleotide substitution (Rodríguez *et al.*, 1990) including estimation of invariant sites, assuming a discrete gamma distribution with six rate categories and allowing site specific rates (GTR+I+G) for the single-gene and the combined analyses. The combined data set was portioned into the two parts (nuITS and mtSSU) and each partition was allowed to have its own parameters as suggested by Nylander *et al.* (2004). No molecular clock was assumed. 4 parallel runs were made with 4,000,000 generations starting with a random tree and employing 8 simultaneous chains each. Every 1,000 tree was saved into a file. The first 300,000 generations (*i.e.* 3,000 trees) were deleted as the “burn in” of the chains.

We plotted the log-likelihood scores of sample points against generation time using TRACER 1.0 (available at <http://evolve.zoo.ox.ac.uk/software.html?id=tracer>) to ensure that stationary was achieved after the first 300,000 generations by checking whether the log-likelihood values of the sample points reached a stable equilibrium value (Huelsenbeck & Ronquist, 2001). Of the remaining 29,000 trees a majority rule consensus tree with av-

erage branch lengths was calculated using the sumt option of MrBayes. Posterior probabilities were obtained for each clade. Posterior probabilities equal to and above 95% were considered strong supports. Phylogenetic trees were drawn using the program FIGTREE v1.3.1 (available at <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>).

### Morphological and chemical studies

The morphology of the specimens was studied using a Leica Wild M 8 dissecting microscope for the assessment of isidium size and width, lobe morphology, and upper surface maculation. Thallus was photographed under Nikon DS-Fi1 camera.

Chemical constituents were identified by thin layer chromatography using standard methods (Culberson, 1972; Culberson, 1986).

## RESULTS

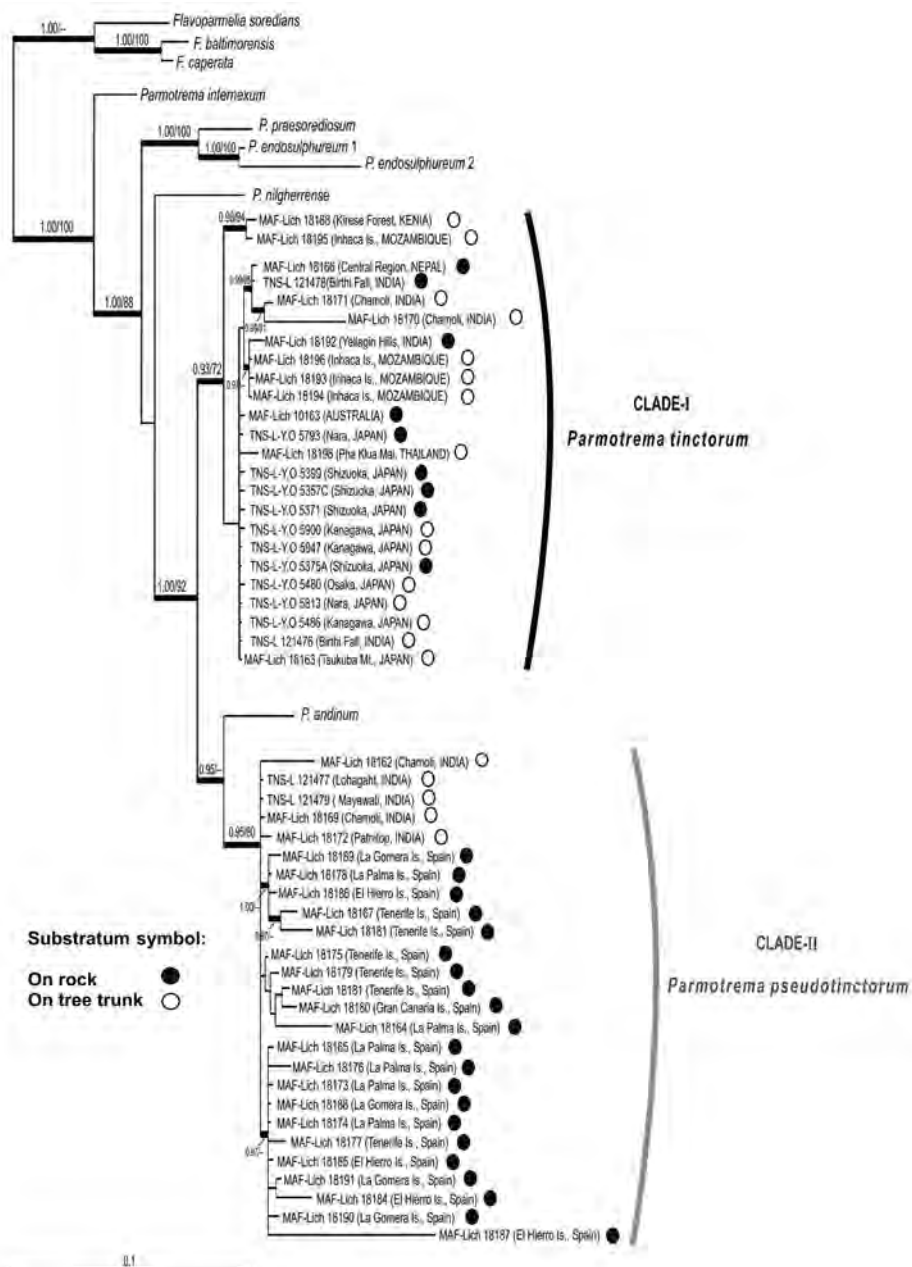
### Phylogenetic studies

A total of 51 new nuITS and 53 new mtSSU rDNA sequences were generated (Table I). These were aligned with 12 known sequences that were retrieved from Genbank published by co-authors (Blanco *et al.*, 2005; Ohmura *et al.*, 2006); and three sequences of *Flavoparmelia* were used for those of outgroup (Table I). The aligned matrix contained 420 unambiguous nucleotide position characters in nuITS and 689 in mtSSU. The final alignment of combined data set was 1,109 positions in length, with 530 variable characters.

A parsimony analysis of combined data matrix resulted that 798 characters were constant, 149 variable characters were parsimony-uninformative, and 162 characters were parsimony-informative.

For the Bayesian analysis the likelihood parameters had the following average values [ $\pm$  standard deviation (SD)]; LnL= -5168,1224 (99.50) and TL= 12,058 (0.414). Since the topologies of combined dataset analyses using MP and B/MCMC approaches showed no supported conflicts, only the 50% majority rule consensus tree of Bayesian tree sampling is shown (Fig. 1) where the nodes in bold are those that received strong support (*i.e.*  $pp \geq 0.95$  in B/MCMC analysis and MP bootstrap  $\geq 70\%$ ) in one or both analysis (MP and Bayesian analysis). B/MCMC posterior probabilities equal or above 0.95 and MP bootstrap values above 70% are indicated above the branches.

The specimens of *Parmotrema* included formed a strongly supported ( $pp=1.00$  and MP bootstrap=100) monophyletic group. Two distinct and well-supported clades were distinguished (Fig. 1); Clade-I ( $pp=0.93$  and MP bootstrap=72%) with specimens from Kenya, Mozambique, India, Nepal, Thailand, and Japan identified as *Parmotrema tinctorum*. Clade-II ( $pp=0.95$  and MP bootstrap=80%) contains samples collected from every Canary archipelago, Spain and some samples from India. All collections from Canary archipelago were identified as *P. pseudotinctorum*; however, the samples from India were initially (before the phylogenetic analyses) identified as *P. tinctorum*. This clade appears as a sister group to *P. andinum* ( $pp=0.95$  and MP bootstrap <70%).



**Fig. 1.-** 50%-majority-rule consensus tree based on 29,000 trees from a B/MCMC tree sampling procedure from a combined data set of ITS and mt SSU rDNA. Posterior probabilities equal or above 0.95 and are MP bootstrap above 70% are mentioned above the branches, nodes that received strong support in one or both analyses (Bayes/MP) are in boldface.

### Morphological and chemical studies

All the samples clustered in Clade I had thin cylindrical isidia (Fig. 2. A-B) and were mainly corticolous (Fig. 1). However, the specimens grouped in Clade II presented thick coarse isidia (Fig. 2. C-D) and were mostly saxicolous (Fig. 1). Every specimen studied (Clade I and II) contained atranorin and lecanoric acid.

### DISCUSSION

Our result shows that *Parmotrema tinctorum* (including *P. pseudotinctorum*), does not form a monophyletic group. However, samples studied are clustered in two well-supported and divergent monophyletic lineages (Clade I and II, Fig. 1). Clade I contains samples from wide geographic regions, including Australia, east and southeast Africa, Japan, Thailand, Nepal Himalayas, western Himalayas of India, and Western Ghat, south India; whereas Clade II includes only the samples from Canary archipelago and five specimens from the western Himalayas, India. In our morphological re-examinations we found two types of isidia: (i) thin cylindrical type that is mainly found on corticolous specimens; and (ii) thick coarse inflated isidia in specimens growing on rocks. There was a clear correlation between the morphological, ecological, and molecular phylogenetic data sets. All samples clustered in Clade I have thin cylindrical isidia (type i) while specimens grouped in Clade II have thick, coarse isidia (type ii). Moreover, with some exceptions, samples included in Clade II grow on rock in coastal semi-arid areas within the crassicaule euphorbia vegetation belt (*Kleinio-Euphorbietea*). Interestingly, while there is a growing body of literature showing that morphological features may not corroborate molecular data (reviewed by Crespo & Pérez-Ortega, 2009; Crespo & Lumbsch, 2010; Lumbsch & Leavitt, 2011), that is evidently not the case in this complex.

The samples with coarse isidia type are similar to those recognised by des Abbayes as *Parmelia pseudotinctorum* that was sometimes considered a synonym of *P. tinctorum*; here we resurrect his name for this lineage (Clade II, Fig. 1). While most of the samples included in this clade grow over rock, the samples from India are epiphytic. Thus the saxicolous habitat as described in previous studies for *P. pseudotinctorum* is not obligate. The sister relation of *P. pseudotinctorum* we recovered was interesting as that species formed a supported sister-group relation with an apotheciate species, *P. andinum* (see Fig. 1). Our molecular and morphological data suggest that *P. pseudotinctorum* is restricted to the Canary Islands, Africa, the Cape Verde Islands, and India. The other lineage (Clade I), identified as *P. tinctorum*, is distinctive in having thin cylindrical isidia; samples clustered in that clade were collected from both rock and as epiphytes. Our studies show that *P. tinctorum* is widely distributed in tropical, subtropical, and temperate regions.

*Parmotrema tinctorum*, as it has been frequently reported from the Canary archipelago (Tavares, 1952; Hale, 1965; Arvidsson & Wall, 1985; Hafellner, 1995), does not belong to *P. tinctorum* s.str. (Clade I), but grouped with *P. pseudotinctorum* (Clade II). Consequently, corroborating molecular and morphological data, we provide evidence that samples from the Canary archipelago belong to *P. pseudotinctorum* and we exclude *P. tinctorum* from the “extant” Canary Islands lichen checklist.

**Taxonomy and nomenclature**

***Parmotrema tinctorum*** (Despr. ex Nyl.) Hale, *Phytologia* **28**: 339 (1974).

Basionym: *Parmelia tinctorum* Despr. ex Nyl., *Flora* **55**: 547 (1873) [“1872”]. Type: **Spain**: Canary Islands, *sine loc.*, *H. C. Dels* [comm. *J. M. Despreaux*] (H—NYL 35365 – holotype).

**Synonyms:**

*Lichen chinensis* Osbeck, *Dagb. Ostindi. resa 1750-52*: 221 (1757); nom. inval. (Arts. 32, 34).

*Parmotrema chinense* Hale & Ahti, *Taxon* **35**: 133 (1986); as “(Osbeck) Hale & Ahti”, nom. inval. (Arts 32, 36).

*Parmelia praetervisa* Müll. Arg., *Flora* **63**: 276 (1880). Type: **Indonesia**: Java, *Zollinger 449b* [comm. Franqueville] (G 00276006 – lectotype, designated by Hale 1965: 264).

*Parmelia latissima* f. *isidiosa* Müll. Arg., *Linnaea* **43**: 32 (1880). Type: **Gabon**: Near Mayumba, mouth of Banya River, *Pechuel-Loesche* (G 00066313 – lectotype designated by Hale 1965: 264).

*Parmelia meiosperma* var. *ecklonii* C.W. Dodge, *Ann.Mo. Bot. Gard.* **46**: 141 (1959). Type: **South Africa**: Cape of Good Hope, *Ecklon* (FH 00302142 – holotype)

*Parmelia perlata* var. *platyloba* Müll. Arg., *Flora* **65**: 316 (1882). Type: **Japan**: *sine loc.*, 1881, *Brauns 5* (G 00066422 – lectotype designated by Hale 1965: 264).

*Selected exsiccatae*: Almborn, *Lich., Afric.* no. 137 (BM); Elix, *Lich. Austral. Exs.* nos. 71 and 90 (BM); Gyelnik, *Lichenotheca* no. 137 (as *Parmelia coralloidea*, BM).

This species has thin cylindrical isidia like type (i). Corticolous or saxicolous.

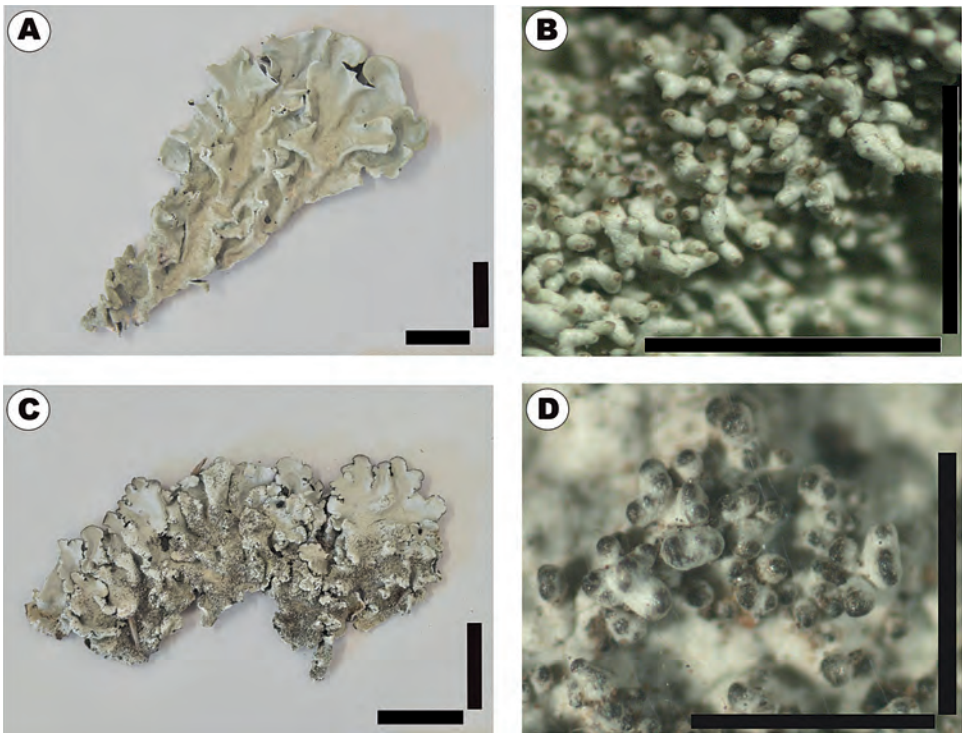
We have seen material from Australia, Angola, Cape Verde Islands, China, Gabon, Hong Kong, India, Indonesia, Japan, Kenya, Mozambique, Nepal, Norfolk Island, Papua New Guinea, Seychelle Islands, Sierra Leone, Socotra (Yemen), South Africa, Taiwan, and Thailand. The species is also reported from New Zealand, the southern USA and several countries in South America (Hale, 1965) but we have no molecular data on material from those regions at this time. The species is widely collected for use as a food additive in northern India and is exported to different countries from there (Upreti *et al.*, 2005), and material from markets in Saudi Arabia is imported (Abu-Zinada *et al.*, 1986)

In the original account of this species, Nylander (1873: 16) noted that Despreaux commented “Dans toutes les Canaries, où ce Lichen est recueilli et employé par les Anglais pour tiende en poupre”. Lindsay (1856: 190) observed that “*Parmelia perlata*” “yields a fine orchil; and for the manufacture of orchil it is imported to a considerable extent into London, from the Canary islands, under the name of “Canary Rock moss”. Lecanoric acid, the medullary extrolite of this lichen, is well-known as a source of red and purple dyes by the “ammonia method”, and a gold one is also reported as obtained from *Parmotrema tinctorum* (Casselmann, 2001), but *P. perlatum* s. str. is not a lichen traditionally used in dying as it has a different chemistry with stictic and constictic acids – the name *P. tinctorum* was not coined until 17 years after Lindsay’s note so he could not have used that name. The type of *Parmelia tinctorum* differs considerably from all modern Canarian samples, and also ap-

pears to have been epiphytic, not on rock as Lindsay's reported common name implies. However, it is probably that both morphs would have been collected for dying from trees and also rocks. In view of the remarks in Nylander's account, and the earlier report of Lindsay, and despite the reference to rocks, we consider it more probable that *P. tinctorum* s. str. was eliminated from the Canary Islands by over-collecting for dying, than the specimen having been collected elsewhere and miss-labelled. The specimen from the Canary Islands illustrated by Schumm (2008) under the name *P. tinctorum* is clearly *P. pseudotinctorum* on the basis of the isidia shown in his picture.

We note that *Parmelia tinctoria* (Web.) Schaer. 1840 is not an earlier homonym for *Parmelia tinctorum* Despr. ex Nyl. 1873 as the species epithets are based on different words. According to Stearn (1992: 514), "tinctorum" means "of the dyers" while "tinctorius" means "used in dyeing", they are both derived from the same Latin noun "Tinctor" meaning "a dyer".

Müller (1880) mentions a syntype of f. *isidiosa* from Angola ("Qullu, *Pechuel-Loesche* 309 p.p.") which we have studied (G -00066023) and belongs here. In addition, Müller (1882) cites syntype specimens of var. *platyloba* from Australia (New South Wales: Illawara, *Kirton L56*, G—00066419), Socotra (G - 006641, 0066420) which we confirm as this species, and also material from Brazil and Mexico which we have not examined.



**Fig. 2.-** A-B *Parmotrema tinctorum* (MAF-18195), C-D *Parmotrema pseudotinctorum* (C: MAF-18164, D: MAF-18167). Scale A-C= 1cm; B-D= 1mm.



*Parmotrema pseudotinctorum* (des Abb.) Hale, *Phytologia* **28**: 338 (1974).

Basionym: *Parmelia pseudotinctorum* des Abb., *Bull. Inst. Fr. Afr. Noire* **13**: 973 (1951).

Type: **Ivory Coast**: Mt Tonkouï, cercle de Man, 14 Aug. 1948, *H. des Abbayes* (REN – lectotype designated by Hale 1965: 260, not seen; US – isolectotype, not located).

**Synonyms:**

*Parmelia pseudotinctorum* f. *perrugosa* des Abbayes, *Bull. Inst. Fr. Afr. Noire* **13**: 974 (1951). Type: **Guinea**: Dalaba, Fouta-Djalou, cercle de Mamou, *H. des Abbayes* (REN – holotype).

*Parmelia soledica* var. *neghelliensis* Sambo, *R. Accad. Ital. Miss Biol. Paese Borana* : 380 (1939). Type: **Ethiopia**: Borana, *Cufodontis 193a* (FI – holotype).

*Parmelia neghelliensis* (Sambo) C.W. Dodge, *Ann. Mo. Bot. Gard.* **46**: 120 (1959).

*Parmelia nitens* f. *isidiosa* Müll. Arg., *Engl. Bot. Jahrb.* **20**: 255 (1894). Type: **Tanzania**: Ririre, Karapo, Seen region, *Stuhlmann 3301* (G 00066313 – holotype).

*Parmelia stuhlmanii* Dodge, *Ann. Mo. Bot. Gard.* **46**: 137 (1959); nom. nov. for *Parmelia nitens* f. *isidiosa* Müll. Arg.

*Parmotrema stuhlmanii* (Dodge) Krog & Swinscow, *Lichenologist* **15**: 130 (1983).

*Selected exsiccatae*: Almborn, *Lich. Afric.* no. 30 (BM); and Vězda, *Lich. Rar. Exs.* no. 77 (BM).

This species has thick coarse isidia type (ii) and all modern collections from the Canary Islands are of this species. Mostly saxicolous.

We have seen material from Madeira, Canary Islands, Cape Verde Islands, Ethiopia, Guinea, India, Ivory Coast, Kenya, Tanzania, Uganda, and Zimbabwe.

It is interesting that while Swinscow & Krog (1988) treated the two species as synonyms, they also recognized *P. stuhlmanii* as a separate species. This may be explained by the US isolectotype they examined and which we could not locate and so have not seen, but Des Abbayes (1951) mentions two other syntypes of *Parmelia pseudotinctorum*, in addition to the lectotype. One of those we have studied and it belongs here (Mankoner (circle de Séguéla), alt. 400 m. 21 Sept. 1948, *H. des Abbayes*, REN). The other which could not be located was from “Séguéla, rochers granitiques, á 15 km Est de la ville en direction de Béoumi, abondant et un peu fertile”). Material distributed in Almborn’s exsiccata is, however, from the lectotype locality, where it was collected by Rolf Santesson in 1954, so we are confident of the application of the name. There is also a later collection of this species in REN from Cape Verde (São Nicolau, Estrada M. Deserta-Faja de Lima, ca 900 m, 1958, *K. Byström*).

Dodge (1959) mentions two specimens in K as belonging here, which we could not relocate in BM (to which most lichens in K were transferred in 1969) or in K: Tanzania: Usambara, *C. Holt 710*; and Zimbabwe: Matapos District: alt. 1610 m, probably on sandstone (quartz grains entangled with the rhizines), *Frederick Eyles 1178*; we presume that these were reidentified as other species by later workers and are now filed under different names in BM or K.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We are in debt to Arnaldo Santos Guerra for facilitating our campaigns in the Canary Islands to collect specimens for this work and other collaborative research; this article is honouring Dr Santos Guerra on his retirement. We also acknowledge Paloma Cubas for her collaboration in all the campaigns in the Canary. The collections from Mozambique were possible thanks to José A. Molina. This work was supported by the Spanish Ministerio de Ciencia e Innovación (CGL 2010-21646/BOS, and CGL2011-25003), the Universidad Complutense-Banco Santander (GR 35/10A), and Comunidad Autónoma de Madrid (REMEDINAL S-2009/AMB-1783). Sequencing was performed in the Centro de Genómica y Proteómica del Parque Científico de Madrid, where Maria Isabel García Saez is especially thanked.

## REFERENCES

- ABBAYES, H. DES (1951). Lichens recoltés en Guinée Française et en Côte d'Ivoire (Mission H. des Abbayes, 1948). IV. Parmeliacees. *Bull. Inst. Franc. d'Afrique Noire* 13: 965-977.
- ABU-ZINADA, A. H., D. L. HAWKSWORTH & H. A. BOKHARY (1986). The lichens of Saudi Arabia, with a key to the species reported. *Arab Gulf Journal of Scientific Research, Special Publication* 2: 1-54.
- ARVIDSSON, L. & S. WALL (1985). Contribution to the lichen flora of Madeira. *Lichenologist* 17: 39-49.
- AWASTHI, D. D. (2007). *A compendium of the macrolichens from India, Nepal and Sri Lanka*. Dehradun: Bishen Singh Mahendra Pal Singh.
- BLANCO, O., A. CRESPO, P. K. DIVAKAR, J. A. ELIX & H. T. LUMBSCH (2005). Molecular phylogeny of parmotrema-like lichens (*Ascomycota, Parmeliaceae*). *Mycologia* 97 (1): 150-159.
- BUCKLEY, T. R., P. ARENSBURGER, C. SIMON & G. K. CHAMBERS (2002). Combined data, Bayesian phylogenetics, and the origin of the New Zealand cicada genera. *Systematic Biology* 51: 4-18.
- CASSELMAN, K. D. (2001). *Lichen Dyes: the new source book*. Mineola, NY: Dover Publications.
- CASTRESANA, J. (2000). Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Molecular Biology and Evolution* 17: 540-552.
- CRESPO, A., O. BLANCO & D. L. HAWKSWORTH (2001). The potential of mitochondrial DNA for establishing phylogeny and stabilising generic concepts in the parmelioid lichens. *Taxon* 50: 807-819.
- CRESPO, A., P. K. DIVAKAR & D. L. HAWKSWORTH (2011). Generic concepts in parmelioid lichens, and the phylogenetic value of characters used in their circumscription. *Lichenologist* 43: 511-535.
- CRESPO, A., F. KAUFF, P. K. DIVAKAR, R. DEL PRADO, S. PEREZ-ORTEGA, G. AMO DE PAZ, F. FERENCOVA, O. BLANCO, B. ROCA-VALIENTE, J. NUNEZ-

- ZAPATA, P. CUBAS, A. ARGUELLO, J. A. ELIX, T. L. ESSLINGER, D. L. HAWKSWORTH, A. MILLANES, M. C. MOLINA, M. WEDIN, T. AHTI, A. APTROOT, E. BARRENO, F. BUNGARTZ, S. CALVELO, M. CANDAN, M. COLE, D. ERTZ, B. GOFFINET, L. LINDBLOM, R. LÜCKING, F. LUTZONI, J.-E. MATTSSON, M. I. MESSUTI, J. MIADLIKOWSKA, M. PIERCEY-NORMORE, V. J. RICO, H. J.M. SIPMAN, I.SCHMITT, T. SPRIBILLE, A. THELL, G. THOR, D.K. UPRETI & H. T. LUMBSCH (2010). Phylogenetic generic classification of parmelioid lichens (Parmeliaceae, Ascomycota) based on molecular, morphological and chemical evidence. *Taxon* 59: 1735-1753.
- CRESPO, A. & H. T. LUMBSCH (2010). Cryptic species in lichen-forming fungi. *IMA Fungus* 1: 167-170.
- CRESPO, A., H.T. LUMBSCH, J-E. MATTSON, P. K. DIVAKAR, K. ARTICUS, E. WIKLUND, P. A. BAWINGA & M. WEDIN, M. (2007). Testing morphology-based hypotheses of phylogenetic relationships in *Parmeliaceae* (Ascomycota) using three ribosomal markers and the nuclear RPB1 gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 4 (2): 812-824.
- CRESPO, A. & S. PÉREZ-ORTEGA (2009). Cryptic species and species pairs in lichens: a discussion on the relationship between molecular phylogenies and morphological characters. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 66 (S1): 71-81.
- CULBERSON, C. F. (1972). Improved conditions and new data for the identification of lichen products by standardized thin-layer chromatographic method. *Journal of chromatography* 72: 113-125.
- CULBERSON, C. F. (1986). Biogenetic relationships of the lichen substrates in the framework of systematic. *The Bryologist* 89: 91-98.
- DIVAKAR, P. K., O. BLANCO, D. L. HAWKSWORTH & A. CRESPO (2005). Molecular phylogenetic studies on the *Parmotrema reticulatum* (syn. *Rimelia reticulata*) complex, including the confirmation of *P. pseudoreticulatum* as a distinct species. *Lichenologist* 37: 55-65.
- DIVAKAR, P. K., H. T. LUMBSCH, Z. FERENCOVA, R. DEL PRADO & A CRESPO (2010). *Remototrachyna*, a newly recognized tropical lineage of lichens in the *Hypotrachyna* clade (Parmeliaceae, Ascomycota), originated in the Indian subcontinent. *American Journal of Botany* 97 (4): 579-590.
- DIVAKAR, P. K. & D. K. UPRETI (2005) *Parmelioid Lichens in India (A Revisionary Study)*. Dehradun: Bishen Singh Mahendra Pal Singh.
- DODGE, C. W. (1959). Some lichens of tropical Africa. III. *Parmeliaceae*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 46 (1/2): 39-193.
- EDGAR, R. C. (2004). MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32: 1792-1797.
- ELIX, J. A. (1994). Lichens-Lecanorales 2, *Parmeliaceae*. *Flora of Australia* 55: 1-360.
- ESSLINGER, T. L. (2012). A cumulative checklist for the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada. North Dakota State University: <http://www.ndsu.edu/pubweb/~esslinge/chcklst/chcklst7.htm>.
- FELSENSTEIN, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.

- GARDES, M. & T. D. BRUNS (1993). ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes-application to the identification of mycorrhizae and rust. *Molecular Ecology* 2: 113-118.
- HAFELLNER, J. (1995). A new checklist of lichens and lichenicolous fungi of insular Laurimacaronesia including a lichenological bibliography for the area. *Fritschiana* 5: 1-132.
- HALE, M. E. (1965). A monograph of *Parmelia* subgenus *Amphigymnia*. *Contributions from the United States National Herbarium* 36: 193-358.
- HAWKSWORTH, D. L. (2004). Rediscovery of the original material of Osbeck's *Lichen chinensis* and the reinstatement of the name *Parmotrema perlatum*. *Herzogia* 17: 37-44.
- HAWKSWORTH, D. L. & R. HONEGGER (1994). The lichen thallus: a symbiotic phenotype of nutritionally specialized fungi and its response to gall producers, pp 77-98. In: Williams MAJ (ed.), *Plant Galls: organisms, interactions, populations*. Clarendon Press, Oxford.
- HILLIS, D. M. & J. J. BULL (1993). An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 42: 182-192.
- HUELSENBECK, J. P. & F. RONQUIST (2001). MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754-755.
- KLEMENT, O. (1965). Zur Kenntnis der Flechtenvegetation der Kanarischen Inseln. *Nova Hedwigia* 9: 503-582.
- KROG, H. & T. D. V. SWINSCOW (1981). *Parmelia* subgenus *Amphigymnia* (lichens) in East Africa. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Botany* 9: 143-231.
- LINDSAY, W. L. (1856). *A Popular History of British Lichens*. London: Lovell Reeve.
- LOHTANDER, K., L. MYLLYS, R. SUNDIN, M. HÄLLERSJÖ & A. TEHLER (1998). The species pair concept in the lichen *Dendrographa leucophaea* (Arthoniales): analyses based on ITS sequences. *The Bryologist* 101: 404-411.
- LOUWHOFF, S. H. J. J. & J. A. ELIX (1999). *Parmotrema* and allied genera in Papua New Guinea. *Bibliotheca Lichenologica* 73: 1-152.
- LUMBSCH, H. T. & S. D. LEAVITT (2011). Goodbye morphology? A paradigm shift in the delimitation of species in lichenized fungi. *Fungal Diversity* 50: 59-72.
- MYLLYS L., K. LOHTANDER, M. HÄLLERSJÖ & A. TEHLER (1999). Sequences insertions and ITS data provide congruent information on *Rocella canariensis* and *R. tuberculata* (Arthoniales, *Euascomycetes*) phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12: 295-309.
- NASH III, T. H. (Ed.) (2008). *Lichen Biology* 2<sup>nd</sup> Edn. Cambridge: Cambridge University Press.
- NIMIS, P. L., C. SCHEIDEGGER & P. WOLSELEY (Eds.) (2002). *Monitoring with Lichens. Monitoring Lichens*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishing.
- NYLANDER J.A.A., F. RONQUIST, J. P. HUELSENBECK & J. L. NIEVES-ALDREY (2004). Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Systematic Biology* 53: 47-67.
- NYLANDER, W. (1873 [“1872”]) *Observata lichenologica in Pyrenaeis orientilibus*. 55: 545-554.
- OHMURA Y., M. KAWACHI, F. KASAI, M. M. WATANABE & S. TAKESHITA (2006). Genetic combinations of symbionts in a vegetatively reproducing lichen, *Parmotrema tinctorum*, based on ITS rDNA sequences. *The Bryologist* 109: 43-59.

- POSADA, D. (2008). jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25: 1253-1256.
- RODRÍGUEZ, F., J. L. OLIVER, A. MARIN & J. R. MEDINA (1990). The general stochastic model of nucleotide substitution. *Journal of Theoretical Biology* 142: 485-501.
- PRINTZEN, C. (2010). Lichen systematics: the role of morphological and molecular data to reconstruct phylogenetic relationships. *Progress in Botany* 71: 233-275.
- SCHUMM, F. (2008). *Flechten Madeiras, der Kanaren und Azoren*. Wangen: Selbstverlag.
- STEARN, W. T. (1992). *Botanical Latin*. 4th Edn. Newton Abbot: David & Charles.
- SWINSCOW, V. & H. KROG (1988). *Macrolichens of East Africa*. British Museum (Natural History), London.
- SWOFFORD, D. L. (2003). *PAUP\*: phylogenetic analysis using parsimony (and other Methods)*, Version 4.0 b10. Sunderland, MA Sinauer Associates.
- TAVARES, C. N. (1952). Contribution to the lichen flora of Macaronesia I. Lichens of Madeira. *Portugaliae Acta Biologia* (B) 3: 308-391.
- UPRETI, D. K., P. K. DIVAKAR & S. NAYAKA (2005). Commercial and ethnic use of lichens in India. *Economic Botany* 59: 269-273.
- VILGALYS, R. & M. HESTER (1990). Rapid genetic identification and mapping of enzymatically amplified ribosomal DNA from several *Cryptococcus* species. *Journal of bacteriology* 172: 4238-4246.
- WIENS, J. J. (1998). Combining data sets with different phylogenetic histories. *Systematic Biology* 47: 568-581.
- ZOLLER, S., C. SCHEIDEGGER & C. SPERISEN (1999). PCR primers for the amplification of mitochondrial small subunit ribosomal DNA of lichen-forming ascomycetes. *Lichenologist* 31: 511-516.

VIERAEA	Vol. 41	349-370	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

**Coexistence of different intrathalline symbiotic algae  
and bacterial biofilms in the foliose Canarian lichen  
*Parmotrema pseudotinctorum***

ARANTXA MOLINS<sup>1</sup>, FRANCISCO J. GARCÍA-BREIJO<sup>1,2</sup>, JOSÉ REIG-ARMIÑANA<sup>1</sup>,  
EVA M. DEL CAMPO<sup>3</sup>, LEONARDO CASANO<sup>3</sup> & EVA BARRENO<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Universitat de València, Botànica, ICBIBE - Jardí Botànic, Fac. C. Biològiques  
C/ Dr. Moliner 50, 46100 Burjassot, Valencia; Spain*

<sup>2</sup> *Dpto. Ecosistemas Agroforestales, Universidad Politècnica de Valencia  
Camino de Vera, s/n., 46022 Valencia, Spain*

<sup>3</sup> *Department of Life Sciences, University of Alcalá  
28871 Alcalá de Henares, Madrid, Spain*

\*Corresponding author [eva.barreno@uv.es](mailto:eva.barreno@uv.es)

MOLINS, A., F. J. GARCÍA-BREIJO, J. REIG-ARMIÑANA, E. M. DEL CAMPO, L. CASANO & E. BARRENO (2013). Coexistencia intratalina de diferentes algas simbióticas y biofilms bacterianos en el líquen foliáceo *Parmotrema pseudotinctorum* de Canarias. *VIERAEA* 41: 349-370.

RESUMEN: *Parmotrema pseudotinctorum* (des Abb.) Hale es un líquen foliáceo que coloniza roquedos volcánicos y es frecuente en localidades semiáridas y cálidas de las islas Canarias. En este trabajo, se investigan los ficobiontes de este líquen utilizando métodos ultraestructurales y genéticos. Se analizaron dos poblaciones de La Gomera y La Palma. Mediante análisis TEM, se han distinguido claramente tres tipos de algas en simbiosis intratalinas, llamados provisionalmente Ph1, Ph2 y Ph3. Dos de ellas (Ph1 y Ph2), pertenecientes al género *Trebouxia*, muestran un pirenoide bien visible del tipo *corticola*, pero los tilacoides del cloroplasto son muy diferentes en ambos. El tipo Ph3 podría ser un taxón incluido en el género *Asterochloris*. El enfoque molecular consistió en la secuenciación de dos loci diferentes de ADN: una porción del gen *psbA* del cloroplasto e ITS nuclear. Las secuencias del gen *psbA* proporcionaron electroforetogramas que mostraban dobles picos cuando se usó como patrón el ADN extraído de los talos completos. Estos dobles picos se interpretaron como polimorfismos de nucleótido simple (SNP). Esta interpretación se confirmó mediante técnicas de clonación. Sin embargo, no se detectaron polimorfismos intratalinos con las secuencias nrITS. Los análisis filogenéticos basados en las secuencias del gen *psbA* constataron la presencia de tres clados diferenciados. Es probable que éstos correspondan a los tres diferentes morfotipos puestos en evidencia por TEM. Uno de ellos está estrechamente relacionado con *T. corticola*, otro con *Asterochloris glomerata*, y el tercero no se agrupaba a ningún taxón específico. Estos resultados son la primera evidencia de que en los líquenes la coexistencia de algas intratalinas se puede establecer incluso entre especies de diferen-

tes géneros de Trebouxiophyceae (*Asterochloris* y *Trebouxia* al menos). Por otra parte, la coexistencia de varios taxones de microalgas, constatada en este estudio, puede considerarse como una sólida característica entre las poblaciones de este líquen foliáceo. Posteriores aislamientos y el cultivo de los tres tipos de algas, además de estudios fisiológicos, podrán explicar la plasticidad ecológica que muestra el holobionte. Otro resultado inesperado fue la observación de una capa casi continua de comunidades bacterianas que recubren el córtex inferior en todas las muestras estudiadas de *P. pseudotinctorum*. Está por determinar la función que estos biofilms puedan tener en las simbiosis líquénicas. La existencia de estos tipos de simbiosis tan particulares, que involucran tanto a diferentes especies de algas como a bacterias, podría explicarse por un incremento en la capacidad de colonizar hábitats peculiares o con condiciones ambientales específicas.

Palabras clave: Microalga, ficobionte, Trebouxiophyceae, ITS nuclear, *psbA* cloroplasto, anatomía, ultraestructura, análisis ML, MP, NJ, islas Canarias.

**ABSTRACT:** *Parmotrema pseudotinctorum* (des Abb.) Hale is a foliose lichen able to colonize large areas on rock surfaces in semiarid and warm localities in the Canary Islands. In this contribution, we investigate the phycobionts of this successful lichen under these extreme environmental conditions using ultrastructural and genetic methodologies. Two populations from La Gomera and La Palma islands were analyzed. After TEM analyses, three algal types were clearly distinguished in intrathalline symbiosis, provisionally named Ph1, Ph2, and Ph3. Two of them (Ph1 and Ph2) were *Trebouxia* showing a well visible pyrenoid *corticola*-type the chloroplast thylakoids being very different in both. The type Ph3 could be a taxon included in the genus *Asterochloris*. Our molecular approach consisted in sequencing two different DNA loci: a portion of the chloroplast *psbA* gene and nuclear ITS. Sequences of the *psbA* gene resulted in electrophoretograms showing double peaks when DNA extracted from the whole lichen thallus was used as template. Such double peaks were interpreted as single nucleotide polymorphisms (SNPs). This interpretation was confirmed by cloning. However, no intrathalline polymorphisms were detected among the nrITS sequences. Phylogenetic analyses on the basis of the *psbA* gene revealed three distinct clades. It is likely that these clades corresponded to the the three different morphotypes revealed by TEM. One of these clades, was closely related to *T. corticola*, other was related to *Asterochloris glomerata* and the third did not grouped with any specific taxa. These results are the first piece of evidence that algal coexistence may even be established between species of different genera of the Trebouxiophyceae (*Asterochloris* and *Trebouxia* at least). Moreover, the coexistence of several microalgal taxa evidenced in this study appears as a consistent character among the populations of this foliose lichen. Further isolation and cultivation of the three different algal types and physiological studies should shed light on the ecological plasticity of the entire holobiont. Along with such variety of intrathalline coexisting algae, another unexpected result was the observation of an almost continuous layer of bacterial-communities coating the lower cortex in all the studied samples of *P. pseudotinctorum*. The function of these biofilms in the lichen symbiosis remains to be elucidated. The existence of such particular symbiosis involving different algal species and bacteria could be explained by an increased fitness in particular habitats or under specific environmental conditions.

Key words: Microalgae, phycobiont, Trebouxiophyceae, nuclear ITS, chloroplast *psbA*, anatomy, ultrastructure, ML, MP, NJ analyses, Canary Islands

## INTRODUCTION

Lichens exemplify the details of complex individuality since they are the outcome of cyclical obligate associations involving at least two very different organisms, a heterotrophic fungus (mycobiont) and a photoautotrophic (photobiont) cyanobacterium (cyanobiont) or/and a unicellular green alga (phycobiont, chlorobiont) (Barreno, 2013). The unique symbiogenetic phenotype of specific biological organization is the lichen thallus (holobiont). The relationships between syntrophic metabolism and morphogenesis in the emergence of novelty through physical association are made obvious in their thalli, and in addition the contribution of symbiogenesis to speciation and taxonomy in them is manifest, and their capacity for revival from severe desiccation is remarkable (Margulis & Barreno, 2003). Lichenization allows the partners to thrive in habitats that would otherwise be unavailable to either one on its own. The important functional interactions between photobionts and mycobionts, and possibly other symbionts such as specific bacterial communities, suggest that these partners evolved simultaneously (Printzen *et al.* 2012; del Campo *et al.* 2013). Recently, our team has demonstrated the coexistence of several intrathalline phycobionts in some lichen thalli (del Campo *et al.* 2010a; Casano *et al.* 2011).

*Parmotrema pseudotinctorum* is a rosette-forming foliose lichen able to colonize large areas on volcanic rock surfaces, which may be slightly nitrophytic, in semiarid to very dry and warm localities in the Canary Islands, mainly in the infra- and thermo-canarian bioclimatic belts, surrounded predominantly by *Kleinio-Euphorbietea canariensis* (crassicaule) and *Rhamno-Oleetea cerasiformis* (xeric Mediterranean) vegetation, but it may occasionally be found in the driest areas of the laurisilva (*Visneo-Apollonion barbujanae*) (Barreno, pers. obs.; look the syntaxonomy at the bottom). In some sites, *P. pseudotinctorum* can reach a high biomass giving a significant trait to the general landscape.

*Parmotrema pseudotinctorum* (des Abb.) Hale has recently been recognized as an independent taxon of the beforehand confused isidiate species of *P. tinctorum* (Despr. ex Nyl.) Hale (Roca-Valiente *et al.* 2013). The results revealed two divergent and strongly supported monophyletic clades, in which isidium morphology was concordant with the molecular phylogenetic tree topology excluding *P. tinctorum* from the extant biota of the Canarian archipelago. In addition, very little is known about the genetic and ultrastructural diversity of the chlorobionts in the Canarian lichen flora.

The initial objective of this study was to investigate the physiological aspects of the phycobiont of this successful lichen in colonizing habitats under these extreme environmental conditions and provide insights into basic ecophysiological adaptations. Previous experimental studies indicate that the lichen association between photobionts and mycobionts increases tolerance to stress conditions (Kranner *et al.* 2005; Kosugi *et al.*, 2009; Catalá *et al.* 2010). There is some evidence that lichens thriving in stressful habitats can adjust their algal partner according to their presence in different habitats, following the concept of 'habitat-adapted symbiosis' (Rodríguez *et al.*, 2008). Algae are the primary producers in lichen thalli micro-ecosystems and physiological studies are also necessary to confirm our hypothesis that the coexistence of physiologically complementary photobionts within the same lichen thallus increases tolerance to changing and often stressful environments (Álvarez *et al.* 2011; del Hoyo *et al.* 2011). Nevertheless, when conducting preliminary assays to iden-



tify and isolate the phycobionts we obtained unexpected results. Sequences of the chloroplast *psbA* resulted in electrophoretograms showing double peaks when DNA extracted from the whole lichen thallus was used as template. Such double peaks were interpreted as single nucleotide polymorphisms (SNPs). In addition, we clearly distinguished three algal types in intrathalline symbiosis by morphology-based characteristics using TEM, and moreover the lower cortex was coated with an almost continuous layer of bacterial-colonies. Accordingly, we decided to deal exclusively with architectural characteristics of lichen thalli and phycobionts using ultrastructural and genetic methodologies.

Conclusively, the aims of this interdisciplinary study of *Parmotrema pseudotinctorum* were: 1) identify the chlorobionts in populations from different islands; 2) test the co-existence of multiple intrathalline microalgae in individual thalli; 3) determine the types of mutualistic associations including bacterial biofilms.

## MATERIALS AND METHODS

### Sampling

Two representative populations of *Parmotrema pseudotinctorum* (des Abb.) Hale collected in the Canary Islands were included in the analysis and the photobiont genotypic and anatomical diversity within and between thalli were investigated. The samples from San Sebastián 28°05'04"N 17°07'13"W (La Gomera island) were collected on volcanic rocks by Ana Crespo and her research team (Universidad Complutense de Madrid, Spain), and preserved at -20°C. The samples from the population at Los Cancajos 28°38'49"N 17°45'41"W (La Palma island) were used as fresh material to compare possible changes in algal anatomy. Some of these samples are preserved at -20°C and other ones at 4°C at the Eva Barreno laboratory.

### Microscopy examinations

The confirmation of algal morphology and its presence inside each lichen thalli was assessed in several samples from each locality, taking both peripheral lobes and the median region of the thallus. Examinations were performed both by transmission electron microscopy (TEM) and light microscopy (LM). For TEM, pieces of rehydrated *P. pseudotinctorum* thalli were fixed in 2% Karnovsky fixative for 6 h at 4°C, and washed three times for 15 min with 0.01 M PBS, pH 7.4, and fixed with 2% OsO<sub>4</sub> in 0.01 M PBS, pH 7.4, for 2 h at 4°C. Thereafter, specimens were washed in 0.01 M PBS, pH 7.4, for 15 min and dehydrated at room temperature in a graded series of ethanol, starting at 50% and increasing to 70%, 95% and 100% for no less than 20–30 min in each step. The fixed and dehydrated samples were embedded in Spurr's resin according to the manufacturer's instructions. To mount the samples, 90 nm sections were cut with a diamond knife (DIATOME Ultra 45°) using an ultramicrotome (Ultratome Nova LKB Bromma), mounted on copper grids of 100 mesh and post-stained with "SynapTek Grid Staining Kit" (<http://www.ems-diasum.com/microscopy/technical/datasheet/71175.aspx>). The sections were observed with a JEOL JEM-1010 (80 kV) electron microscope, equipped with a MegaView III digital camera and

'AnalySIS' image acquisition software, at the SCSIE Service of the University of Valencia. For LM analyses, 1–2 mm sections were cut from samples embedded in Spurr's resin using a diamond knife (DIATOME Histo 45°) and an ultramicrotome (Ultratome Nova LKB Bromma). The sections were stained with 1% toluidine blue pH 7.2 and observed with an Olympus Provis AX 70 microscope equipped with an Olympus Camedia C-2000 Z camera.

### DNA isolation, amplification, cloning and sequencing

Four individuals per population were analyzed after a washing performed following Muggia *et al.* (2013). Samples from the population of La Gomera island were given a numerical code (3722-3723-3724-3725) and the samples from La Palma island an alphanumeric code (PAL1-PAL2-PAL3-PAL4). Total genomic DNA was isolated and purified using DNeasy™ Plant Minikit (Qiagen, Hilden, Germany) following the manufacturer's instructions.

Two algal loci were amplified from genomic DNA from the lichen thallus using specific primers. Because nuclear and chloroplast genomes are inherited independently and show different evolutive patterns, we included loci from both genomes. As chloroplast genome marker we studied a region of the *psbA* gene encoding the D1 protein, by using the primers *psbAchl1* and *psbAchl2* (del Campo *et al.* 2010c). We also amplified the nuclear locus encoding the nrITS RNA using the primer pair nr-SSU-1780 (Piercey-Normore & DePriest, 2001) and ITS4 (White *et al.*, 1990).

PCR reactions were performed in 50 µl using EmeraldAmp GT PCR Master Mix (Takara, Shiga, Japan). The only user-supplied reagents that need to be added are template DNA, specific primers and water, allowing for improved reproducibility while minimizing the potential for contaminations. Negative controls, without DNA template, were included in every round of PCR amplifications to ensure against false-positive results caused by contaminants in the reagents. The PCR program for amplifications comprised an initial denaturation at 94°C, 2 min, and 30 cycles of 94°C for 30 sec, 56°C for 45 sec and 72°C for 1 min, followed by a final elongation at 72°C for 5 min. Amplifications were carried out on a 96-well SensoQuest labcycler (Progen Scientific Ltd., South Yorkshire, UK). The PCR products were separated on 2% agarose gels and purified using Illustra GFX PCR DNA and Gel Band Purification Kit (GE Healthcare Life Science, Buckinghamshire, England). The amplified PCR products were cloned using the TOPO TA Cloning Kit (Invitrogen, USA) per the manufacturer's instructions and sequenced with an ABI 3100 Genetic analyzer using the ABI BigDye™ Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit (Applied Biosystems, Foster City, California).

### Phylogenetic analyses

The DNA sequences were aligned and manually adjusted using ClustalX (Thompson *et al.*, 1997). Phylogenetic analyses were performed in MEGA 5.0 (Tamura *et al.*, 2011). Maximum likelihood (ML) was used, and results were corroborated with maximum parsimony (MP) and neighbor joining (NJ) analyses to ensure that results are not specific to parsimony analysis. The branches in the resulting phylogenies were tested for robustness with 1,000 bootstrap replicates (Hillis & Bull, 1993).

## RESULTS AND DISCUSSION

**Morphological and ultrastructural characterization of *Parmotrema pseudotinctorum* thallus show the intrathalline coexistence of different algae and bacterial biofilms**

The observations were made by LM in all the samples, and 3722, PAL1 and PAL4 samples were selected for TEM analysis. *Parmotrema pseudotinctorum* is a grey green foliose lichen of medium size (6-12 (16) cm) with rounded lobes, covered by abundant coarse isidia (figs. 1, 2, 5) located at central and middle areas. The lower cortex is dark and wavy showing scarce rhizines (figs. 1, 2) mostly located at the center. The thallus structure is typically heteromerous (figs. 1, 2). Epicortex more developed in the central areas (figs. 1, 2), the upper cortex is made up of a palisade plectenchyma 1-3 (-4) cell height, with small round cells of medium-size thickness walls shaped by the concurrence of parallel hyphae that extend beyond the medulla (figs. 1, 2, 5). The medulla shows a bi-stratified structure, with abundant crystals (¿lecanoric acid?) near the lower cortex and without them in the stratum near the upper cortex, where hyphae are loosely arranged in a mainly horizontal direction (figs. 1, 2). Lower cortex prosoplectenchymatic with small round cells (3-4 height) of dark hyphal walls coated by an external layer showing high affinity for osmium (figs. 1, 2), which may indicate that it is composed of lipids. This lower cortex is outwardly covered by a thick, and more or less, continuous layer of bacterial-colonies which is an unusual characteristic (figs. 1, 2). Isidia are coarse and constricted at the base, during the ontogeny a plectenchymatic layer of dark hyphae layer develops, similar to those of the lower cortex, and colonies of bacteria adhere to it (fig. 5). The phycobiont layer is thin and irregular; the groups of algae are located immediately below the upper cortex and it is possible to find two or three types of phycobionts cells (figs. 1-5). These anatomical characteristics are similar to those published for *Parmotrema tinctorum* (Barbosa *et al.* 2009), except for the isidia (Roca-Valiente *et al.* 2013) and the lower cortex bacterial biofilms. In the marginal lobes two types of algae are found while in the median zones three types may be coexisting. When isidia begin to grow the three types of algae migrate inside (fig. 5) and an intense hyphal ramification takes place.

We were able to clearly distinguish three algal types in intrathalline symbiosis by morphology-based characteristics using TEM. The type 1-phycobiont (Ph1) shows a well visible central pyrenoid *corticola*-type (Friedl 1989) (figs. 2, 3, 5) with very thin, unbranched tubules and a sinuous profile without pyrenoglobuli associated with the pyrenoid matrix; pyrenoglobuli are rather developed in the chloroplast stroma, close to the pyrenoid, the starch grains are dark and closely connected with the pyrenoid matrix, forming a starch sheath made up of a few large, curved plates adjacent to the pyrenoid, also more than one pyrenoid per cell was observed. The lamellae of the thylakoids are loosely arranged and deeply curved giving an undulating appearance to the chloroplast; mitochondria are abundant as well as the small peripheral vesicles. The association with the hyphae is made by simple contact. These ultrastructural characteristics seem to include this taxon in the group of *Trebouxia corticola* (Archibald) Gärtner *s. lat.*, but on the basis of Ohmura *et al.* (2006), this taxon seem to be an unknown species of this interesting group, already poorly known from ultrastructural and genetic aspects. As Ohmura *et al.* (2006) point out the taxa *T. galapagensis*, *T. higginsiae* and *T. usneae* are closely related

to the *T. corticola* type and could be synonymies of it. The results offered here strongly indicate that this group of *Trebouxia* algae requires a deep taxonomic revision. In any case this morphotype could provisionally be named as “*Trebouxia pseudocorticola*“ (fig. 3) and it seems to be the preponderant type in the samples 3722 (cryopreserved), PAL1, PAL4 (both fresh) we studied by TEM.

The type 2-phycobiont (Ph2) (figs. 2, 4, 5) should also be considered as included in the *Trebouxia corticola* group by the pyrenoid features with very thin, unbranched tubules of curved profile, without pyrenoglobuli associated with the pyrenoid matrix being rather developed in the chloroplast stroma, close to the pyrenoid; starch grains are closely connected with the pyrenoid matrix, forming a starch sheath made up of a few large, arched plates adjacent to the pyrenoid, but contrary to type-Ph1 these are bigger and of a white colour (fig. 4e). Nevertheless, the chloroplasts show very dense and tidy thylakoid membranes with some pyrenoglobules, and the secretion zone is evenly distributed; mitochondria are scarce, and at the periphery several large and electro-dense vesicle containing a deposit of electro-dense material (fig. 4a, d) are obvious even in LM observations (fig. 2). The interaction phycobiont-mycobiont is through a type 2 intraparietal haustorium (fig. 4f) according to Honegger (1991). This morphotype could not be directly related to any other known *Trebouxia* species, it can probably be included in one of the clades obtained by cloning techniques with the ITS and *psbA* markers (figs. 6, 7).

The type 3-phycobiont (Ph3) (fig. 5) is markedly different to the former types, no pyrenoids were observed, the pyrenoglobules are scant and spread, the chloroplast consists of loosely networked thylakoids with wavy lamellae; ribosomes concentrate around the scanty mitochondria; small vesicles of sparse grey content are abundant at the periphery, the secretion zone is irregular in thickness with a lateral enlargement (fig. 5b); the mycobiont-phycobiont interaction is through a type 2 intraparietal haustorium according to Honegger (1991). These features suggest that this morphotype could be a taxon included in the genus *Asterochloris* (Pavel & Skaloud 2011).

Another unexpected result observed was that in all the studied samples of *P. pseudotinctorum* the lower cortex was coated with an almost continuous layer, similar to a biofilm, of bacterial-colonies showing different morphologies (figs. 1, 5) and establishing associations with modified hyphae growing from the cortex plectenchyma, even on the bottom and top of the isidia (fig. 1f, 5e). These cortical bacterial-colonies associated with upper cortex hyphae were detected earlier by our team in *Parmelia barrenoae*, *Ramalina farinacea*, *R. fraxinea*, *R. asahinae*, *Seiropora villosa* and some foliose Mexican lichens (Barreno *et al.* 2008; Barreno & Herrera-Campos 2009; Royo *et al.* 2009; Catalá SG *et al.* 2012). The constricted isidium base may facilitate its detachment from the thallus acting as efficient propagules for symbiosis perpetuation (Barbosa *et al.* 2009), and in the case of *P. pseudotinctorum* the isidia may also help to propagate some of the cortical bacterial associations. In recent years, several authors have studied the bacterial communities in lichens by sequencing complete thalli (summarized in Fernández-Mendoza *et al.* 2012) and indicate the original and high diversity of bacteria living in lichens, albeit that at present it is not possible to know which of them are preponderant in the cortical zones. The function of these biofilms in the lichen symbiosis should be elucidated on.

### Genetic characterization of the *Trebouxiophyceae* algae coexisting within the same thallus of *Parmotrema pseudotinctorum*

The results obtained here from an anatomical perspective suggest that different species of *Trebouxia* or/and other *Trebouxiophyceae* genera coexist within a single *P. pseudotinctorum* thallus. To further characterize this possible intrathalline coexistence of different phycobionts, a second approach consisted of sequencing two different DNA loci, the chloroplast region *psbA* (encoding the D1 protein) and the nuclear internal transcribed spacer (nrITS) of the rRNA operon. Sequences of the *psbA* region from DNA extracted from the whole lichen thallus resulted in electrophoretograms showing double peaks in one of the eight thalli analyzed (PAL4). These double peaks were interpreted as single nucleotide polymorphisms (SNPs). Interestingly, the presence of polymorphic sequences has already been indicated in *Parmotrema tinctorum* (Despr. ex Nyl.) Hale (Ohmura *et al.*, 2006) although the author only hypothesized about the presence of different algae (i.e., the sample showing the polymorphism was removed from the analysis). If the analyzed gene was nuclear, such polymorphisms could be interpreted as presence of multiple and lightly different copies of the locus. However, in our case the analyzed gene is located within the chloroplast. This means that even in the case of duplication of the *psbA* gene, the copies would be identical by homologous recombination within the cpDNA. Thereby, our findings in this plastid-encoded gene suggest that such polymorphisms could represent the coexistence of different algae within each lichen thallus, presumably of different species (del Campo *et al.* 2010a, 2010b).

The presence of multiple algal strains or genotypes associated with a fungal species within a single thallus has already been reported, including *Evernia mesomorpha* (Piercey-Normore 2006), *Lecanora* (Blaha *et al.*, 2006) *Tephromela* (Muggia *et al.*, 2008, 2010), *Protoparmeliopsis muralis* (Guzow-Krzeminska 2006; Muggia *et al.*, 2013) or the sister species *Parmotrema tinctorum* (Ohmura *et al.*, 2006). In the lichens *Ramalina farinacea*, *R. fastigiata* and *Tephromela atra* the same two different *Trebouxia* phycobionts (TR1 and TR9) coexist within each lichen thallus (Casano *et al.* 2011; del Campo *et al.* 2013). Such polymorphisms in the *psbA* gene were not clearly appreciated in the remaining populations sampled. Moreover, polymorphic sequences were not detected in the ITS region for any of the sampled populations. This result could likely be a consequence of differences in the abundance of the two algae within each thallus. So it seems that ITS sequence analyses could only reveal that of the predominant phycobiont, while the other alga or algae would remain undetected (del Campo *et al.*, 2010b; Muggia *et al.* 2011), because of intrinsic PCR constraints.

Electrophoretogram polymorphisms in PAL4 (La Palma island) allowed us to detect the presence of more than one sequence, but not to discern among the different sequences existing. Thus, a cloning strategy was performed to adequately separate the different sequences obtained. Moreover, in addition to the lack of polymorphism in the DNA sequences, the presence of different algal morphologies in the sample 3722 (La Gomera island) as described above (Figs. 1, 2) pointed to the existence of different taxa -not only strains- which were not well detected with the direct sequencing. Consequently, we performed a detailed analysis of the two lichen thalli by re-amplifying primary amplification products from both lichens, which were then cloned in order to separate the different sequences existing in both loci.

The number of clones that could be obtained per individual loci varied depending on the efficiency of the cloning. In the case of *psbA* two clones were analyzed from 3722 and 16 from PAL4, whereas in nrITS 18 clones were analyzed from 3722 and eight from PAL4. In the cloned sequences, the length of the *psbA* was 255 bp in all the direct sequences and clones obtained. However, up to 62 mutations were detected among the different sequences, at the inter- and intra-population level and within the same individual thallus. In the case of the La Gomera samples the direct sequences of the four thalli (3722-3723-3724-3725) were identical, however two mutations resulted from clones 3722.3 and 3722.4, owing sequences undetected in any other thalli. This result should be taken with caution since mutations tale cooperation could be artifacts of the cloning process.

Of note was the fact that a higher sequence variation was detected in the La Palma population, showing many mutations which differ among individuals, there even being a high variability among the clones within a single individual (PAL4, fig. 6). Interestingly, the clone PAL4.11 appeared more closely related to *Asterochloris* than to *Trebouxia*. This fact along with the report of the Ph3-morphotype having characteristics of *Asterochloris*, suggest that this morphotype could be *Asterochloris* more than *Trebouxia* (Pavel & Skaloud 2011). Considering that in *Ramalina fraxinea* at least six different *Trebouxia* phycobionts have been detected using TEM and the *psbA* markers (Catalá SG *et al.* 2011, 2012 and unpublished results), it seems that the chloroplast region of the *psbA* gene encoding the D1 protein may be an accurate marker for identifying Trebouxiophyceae algae.

Regarding variation in the ITS, direct sequence variation resulted at inter- and intra-population level but, as indicated, no intrathallus polymorphism were detected. Besides this, polymorphic sequences in a single thallus were detected by cloning and confirming the observations of different algal morphologies (Figs. 2, 5, 7). In the case of ITS, the length varied from 653 to 666 bp in all direct sequences and clones obtained. This size difference is due to the presence of indels. Similar to *psbA*, up to 84 mutations were found in the different sequences obtained with the ITS. The highest sequence variation was detected when comparing PAL1 and clones 3722.3 and 3722.13 with the remaining sequences.

Coexistence of several chlorobiont taxa evidenced in this study appears as a consistent character among the populations of this Canarian lichen. The presence of several species of algae within fruticose and crustose individual lichen thalli was recently discovered (Casano *et al.* 2011; Muggia *et al.* 2011; del Campo *et al.* 2013) but in this work we also demonstrate this multisymbiosis occurrence in foliose lichens. If one of the morphotypes detected is definitely a member of *Asterochloris* it would be the first occasion showing that algal coexistence may even be established between the species of different genera of the Trebouxiophyceae. However, the confirmation of the high complexity in intrathalline algae observed in *P. pseudotinctorum* requires the isolation and propagation of the three morphotypes and genotypes in axenic cultures. This is a very time-expensive task and exceeds the limits of the present study, but we just begun the corresponding experiments in our laboratory as well as more cloning techniques.

### **Preliminary phylogenetic analysis of the symbiotic algae from *P. pseudotinctorum***

To investigate the phylogenetic relationships among the different phycobionts detected within a single lichen thallus, the DNA sequences generated were used to construct

phylogenetic trees by inference methods (Neighbor-joining, NJ; maximum-likelihood, ML; and maximum-parsimony, MP) and the trees obtained were compared. The ML and NJ analyses resulted in the same well-supported clades as the MP. The ML tree is shown in both markers (figs. 6, 7). For comparison purposes, algal sequences from *Trebouxia* (*T. aggregata*, SAG219-1d; *T. asymmetrica*, SAG48.88; *T. corticola*, UTEX909; *T. jamesii*, UTEX2233; *T. potteri*, UTEX900; *T. showmanii*, SAG2009), *Asterochloris* (*A. glomerata*, SAG 100.80; *A. phycobiontica*, SAG 26.81) algae along with *Dictyochloropsis reticulata* (SAG53.87), *Chlorella ellipsoidea* (SAG 211-1a) and two Streptophyta algae as outgroup (*Chara vulgaris*, accession NC\_008097 and *Zygnema circumcarinatum*, accession NC\_008117).

The phylogram of fig. 6 shows several samples within the *Trebouxia* clade, most of them closely related to *T. corticola* with a support value of 98 and one of them (PAL2) more closely related to other *Trebouxia* species (*T. showmanii* and *T. asymmetrica*) with a support value of 89. The phylogram also shows a sample (PAL4.11) more closely related to *Asterochloris* with a support of 87. These results are congruent with the presence of three different morphotypes revealed by the diagnostic characteristics observed with TEM. A third clade outside of *Trebouxia* and *Asterochloris* with a support of 96 can be distinguished. The algae represented in this clade, seem to belong to another genus than *Trebouxia* or *Asterochloris*. We must further determine if these samples are symbiotic chlorobionts within *P. pseudotinctorum* or may be present on the surface of the thallus despite the washing performance. As a whole this preliminary phylogenetic tree denoted that one of the phycobionts detected in *Parmotrema pseudotinctorum* seems to be closely related to, but clearly distinct from, *Trebouxia corticola*, whereas another (i.e. detected in PAL4) could match species to be included in algal genera different from *Trebouxia* or with unknown *Trebouxia* species. The large polymorphism detected in PAL2, even wider than that of PAL4, severely hinders the acquisition of all the clones representing the detected polymorphism.

In the case of the ITS (fig. 7), besides the outgroup and close relative species included in the *psbA* tree, several accessions of *Trebouxia corticola* sequences were incorporated, available in Genbank from Ohmura *et al.* (2006) and Mansournia *et al.* (2012) which were obtained from the sister species *Parmotrema tinctorum*. All the PAL direct sequences and clones except PAL1, and all the La Gomera island sequences and clones, clustered together and separated from any other closest relative or outgroup sequences (99% bootstrap), but related to *T. corticola*. On the other hand, most Genbank sequences of *T. corticola* group together and joined to PAL1 (74% bootstrap); whereas clones 4 and 13 of 3722 sample fall into a separated clade (98% bootstrap) closer to the species of *Trebouxia* used as outgroups. In conclusion, our preliminary study suggests that the three algae analyzed in the individual thalli could be taxa which were unknown beforehand.

Altogether, our different approaches suggest that *P. pseudotinctorum* thalli show a new model of complex multiple symbioses in foliose lichens with at least three endosymbiont algal species coexisting in each individual. There is evidence that the acquisition of such multiple taxa of photobionts can increase the fitness of the whole symbiotic association, the holobiont (Casano *et al.* 2011; Peksa & Škaloud 2011; del Hoyo *et al.* 2011; Álvarez *et al.* 2012; del Campo *et al.* 2013). Therefore, the existence of such particular symbiosis involving different algal species could be explained by an increased fit-

ness in particular habitats or under specific environmental conditions. Future investigation related to the quantification of the benefits of such symbiosis compared to single-algal symbiosis, might shed light on this issue. A possible cause of the presence of multiple algal genotypes or species is because this may confer advantages in the lichen's ability to respond to environmental changes or to occupy diverse microenvironments (Piercey-Normore 2006; Casano *et al.* 2011; del Hoyo *et al.* 2011). It is also important to note that ecological factors, especially climate, may have an impact on phycobiont selection (Beck *et al.* 2002; Yahr *et al.* 2006; Fernández-Mendoza *et al.* 2011; Peksa & Škaloud 2011, Ruprecht *et al.* 2012).

As pointed out in the introduction *P. pseudotinctorum* is a foliose lichen able to colonize large areas on rock surfaces in arid or very dry and warm localities, principally in the infra- and thermo-canarian bioclimatic belts (Rivas-Martínez *et cols.* 2011). Probably, the multiple symbioses with several taxa of algae may help to overcome the ecophysiological constraints derived from the extreme environmental conditions of the habitat. Of equal importance for the adaptation to desiccation/ rehydration cycles and effective photosynthetic rates in these habitats may be the anatomy of the thalli, where the wavy lower cortex with hyphal walls surrounded by lipids (affinity for osmium) and the impressive layer of different bacterial cells must play an important role. Moreover, the palisade plectenchyma in the upper cortex, the numerous isidia and medullary characteristics also must contribute (Honegger 1991; Valladares & Sancho 1995; Divakar *et al.* 2007) to the successful growth of this lichen in the Canary Islands.

The high complexity in intrathalline algae observed in *P. pseudotinctorum* requires the analysis of a larger number of thalli and a wider and more exhaustive sampling, including a higher number of populations to corroborate the preliminary results of the present study in which molecular data seems to support the so different phycobiont morphotypes detected by TEM. Moreover, in spite of the accuracy of the plastid *psbA* gene, the scoring of several new molecular markers should help in explaining the remarkable characteristics shown by *P. pseudotinctorum*. The isolation and propagation of its microalgae in axenic cultures would clarify the taxonomic identification and the physiological performance of the phycobionts studied here, shedding light on the ecological plasticity of the entire holobiont.

#### Syntaxonomic schema of plant vegetation (Rivas-Martínez *et cols.* 2011).

Cl. *Kleinio nerifoliae-Euphorbieteae canariensis* (Rivas Goday & Esteve 1965) Santos in Anales Inst. Bot. Cavanilles 33: 252.1976

Cl. *Rhamno crenulatae-Oleeteae cerasiformis* Santos ex Rivas-Martínez in Mem. Veg. España: 196. 1987 *nom. inv.*

Cl. *Pruno hixae-Lauretea novocanariensis* Oberdorfer 1965 corr. Rivas-Martínez, T.E. Díaz. Fernández-González, Izco, Loidi, Lousa & Penas in Itinera Geobot. 15(1): 241. 2002

Ord. *Pruno hixae-Lauretalia novocanariensis* Oberdorfer ex. Rivas-Martínez, Arnáiz, Barreno & A. Crespo 1977 corr. Rivas-Martínez, T.E. Díaz. Fernández-González, Izco, Loidi, Lousa & Penas in Itinera Geobot. 15(1): 241. 2002

Al. *Visneo mocanerae-Apollonion barbujuanae* Rivas Martínez in Capelo, J.C. Costa, Lousa, Fontinha, Jardim, Sequeira & Rivas Martínez in Silva Lusitana 7(2): 266.2000



## ACKNOWLEDGEMENTS

This work is honouring Dr. Arnaldo Santos Guerra for his retirement. Eva Barreno is indebted to Arnaldo who for years teaches her about the highly diversified flora and vegetation of the Macaronesia, sharing lots of field trips collecting and learning about the ecology of lichens, and getting to a close friendship. Dr. Santos also contributed for five years to the design and data gathering of an air pollution biomonitoring network to test the health of Canarian pine forests in Tenerife, La Palma and El Hierro islands. He also was very interested and participated actively in two interesting studies we made, altogether with other colleagues, about the lichen flora of Timanfaya and La Caldera de Taburiente National Parks.

We greatly thank Ana M. Crespo and Pradeep K. Divakar (Universidad Complutense de Madrid, Spain) for providing cryopreserved samples and DNA extracts from La Gomera Island and tentative manuscript. This study was funded by the Spanish Ministry of Economy and Innovation (MINECO CGL2012-40058-C02-01/02), FEDER and the Generalitat Valenciana (PROMETEO 021/2013 GVA). The Servicio SCSIE of the Universitat de Valencia is thanked by technical support with TEM. Sequencing was performed in the Servicio de Secuenciación de ADN, IBMCP- Universidad Politécnica de Valencia. Daniel Sheering revised the manuscript in English.

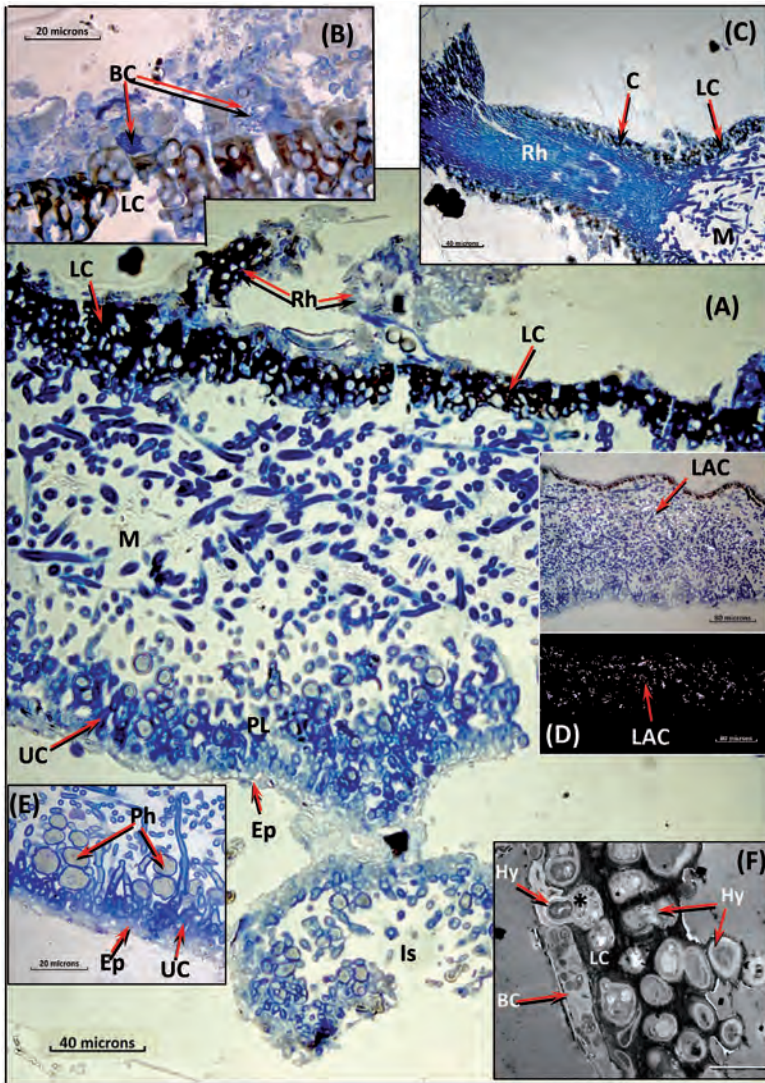
## REFERENCES

- ÁLVAREZ, R., A. del HOYO, F. GARCÍA-BREIJO, J., REIG-ARMIÑANA, E.M. DEL CAMPO, GUÉRA, A., BARRENO, E. & L. CASANO (2012). Different strategies to achieve Pb-tolerance by the two *Trebouxia* algae coexisting in the lichen *Ramalina farinacea*. *J. Plant Physiol.* 169: 1797-1806.
- BARBOSA, S.B., MACHADO, S.R. & MARCELLI M.P. (2009). Thallus structure and isidium development in two *Parmeliaceae* species (lichenized Ascomycota). *Micron* 40 536-542.
- BARRENO, E. (2013). Life is symbiosis, pp. 47-52. In: C. Chica (ed.), *Once upon a time Lynn Margulis: a portrait of Lynn Margulis by colleagues and friends*. Creative Commons, Ed. Septimus, Barcelona.
- BARRENO E, HERRERA-CAMPOS M, GARCÍA-BREIJO F, GASULLA & REIG- J. ARMIÑANA (2008). Non photosynthetic bacteria associated to cortical structures on *Ramalina* and *Usnea* thalli from Mexico. Asilomar, Pacific Grove, CA, USA. <http://www.abls.org/archive/IAL6abstracts.pdf>, p. 5.
- BARRENO, E. & M.A. HERRERA-CAMPOS (2009). *Parmelia barrenoae* Divakar, MC. Molina & A. Crespo un liquen nuevo para la flora asturiana. *RIDEA, Boletín de Ciencias de la Naturaleza* 50: 333-341.
- BECK, A., KASALICKY, T. & G. RAMBOLD (2002). Mycophotobiontal selection in a Mediterranean cryptogam community with *Fulgensia fulgida*. *New Phytologist* 153: 317-326.
- BLAHA, J., BALOCH, E. & M. GRUBE (2006). High photobiont diversity in symbioses of the euryoecious lichen *Lecanora rupicola* (Lecanoraceae, Ascomycota). *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 283-293.

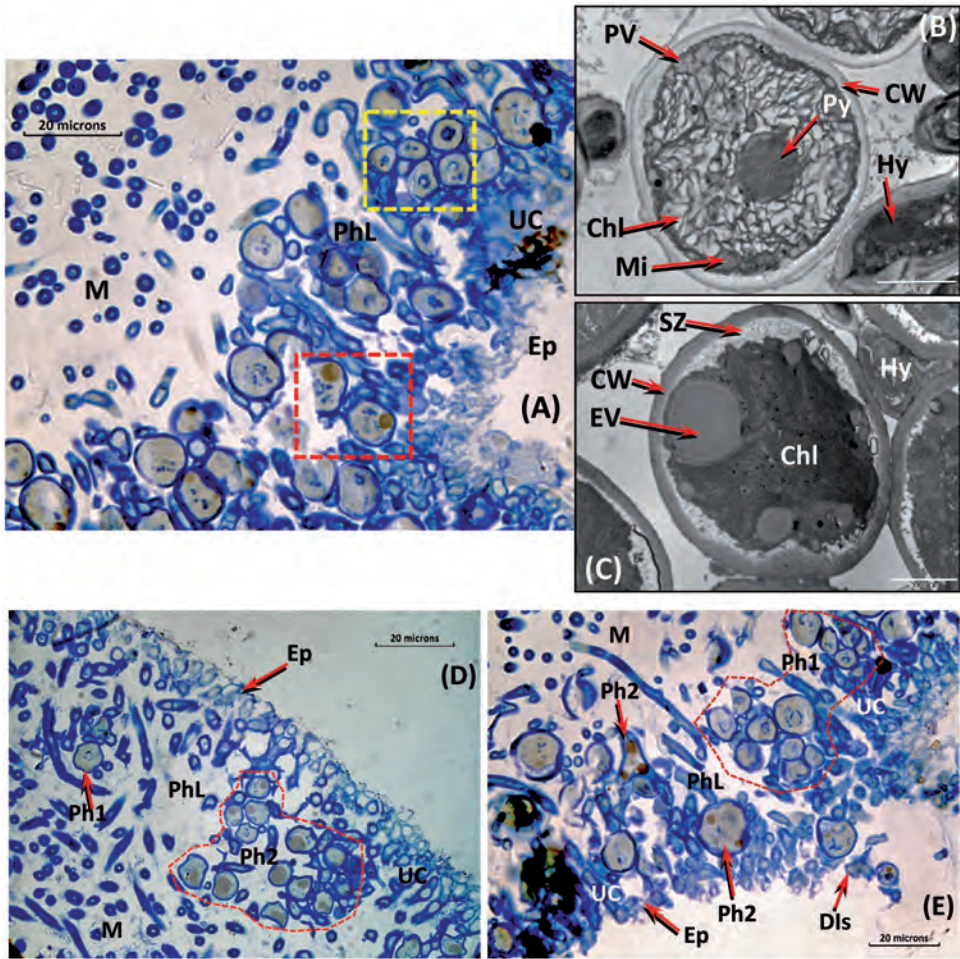
- DEL CAMPO, E.M., CASANO, L.M., GASULLA, F. & E. BARRENO (2010a). Suitability of chloroplast LSU rDNA and its diverse group I introns for species recognition and phylogenetic analyses of lichen-forming *Trebouxia* algae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 437-444.
- DEL CAMPO, E.M., J. GIMENO, L.M. CASANO, F. GARCÍA-BREIJO, J. REIG-ARMIÑANA, F. GASULLA, & E. BARRENO (2010b). South European populations of *Ramalina farinacea* (L.) Ach. share different *Trebouxia* algae. *Bibliotheca Lichenologica* 105: 247-256.
- DEL CAMPO, E.M., del HOYO A., CASANO, L.M., MARTÍNEZ-ALBEROLA, F. & E. BARRENO (2010c). A rapid and cost-efficient DMSO-based method for isolating DNA from cultured lichen photobionts. *Taxon* 59: 588-591.
- DEL CAMPO, E.M., CATALÁ, S., GIMENO, J., del HOYO A., MARTÍNEZ-ALBEROLA, F., CASANO, L.M., GRUBE, M. & E. BARRENO (2013). The genetic structure of the cosmopolitan three-partner lichen *Ramalina farinacea* evidences the concerted diversification of symbionts. *FEMS Microbiology ecology* 83: 310-323.
- CATALÁ, M., GASULLA, F., PRADAS del REAL, A.E., GARCÍA-BREIJO, F., REIG-ARMIÑANA, J. & E. BARRENO (2010). Fungal-associated NO is involved in the regulation of oxidative stress during rehydration in lichen symbiosis. *BMC Microbiol.* 10: 297.
- CATALÁ, S.G., GARCÍA-BREIJO, F., REIG ARMIÑANA, J. & E. BARRENO (2011). *Ramalina fraxinea* (L.) Ach., un líquen vulnerable en Asturias. Caracterización de mico y ficobiontes. *RIDEA, Boletín de Ciencias de la Naturaleza* 51: 337-350.
- CATALÁ, S.G., del CAMPO, E.M. & E. BARRENO (2012). *Trebouxia decolorans* cryptic species complex based on three-gene phylogenies from *Ramalina fraxinea* (L.) Ach. lichen populations. More than two primary producers in the same thallus? [http://www.ial7.ru.ac.th/index.php?page=scientific\\_session.ph](http://www.ial7.ru.ac.th/index.php?page=scientific_session.ph), CO pp. 80. Bangkok, Thailand.
- CASANO, L.M., E.M. del CAMPO, F.J. GARCÍA-BREIJO, J. REIG-ARMIÑANA, F. GASULLA, A. DEL HOYO, A. GUÉRA, & E. BARRENO (2011). Two *Trebouxia* algae with different physiological performances are ever-present in lichen thalli of *Ramalina farinacea*. Coexistence versus competition? *Environmental Microbiology* 13: 806-818.
- DIVAKAR, P.K., AMO, G., del PRADO, R., ESSLINGER, T.L. & A. CRESPO (2007). Upper cortex anatomy corroborates phylogenetic hypothesis in species of *Physconia* (Ascomycota, Lecanoromycetes). *Mycological Research* 111:1311-1320
- FERNÁNDEZ-MENDOZA, F., DOMASCHKE, S., GARCÍA, M.A., JORDAN, P., MARTIN, M.P. & C. PRINTZEN (2011). Population structure of mycobionts and photobionts of the widespread lichen *Cetraria aculeata*. *Molecular Ecology* 20: 1208-1232.
- FRIEDL, T. (1989). Comparative ultrastructure of pyrenoids in *Trebouxia* (Microthamniales, Chlorophyta). *Pl. Syst. Evol.* 164, 145 - 159
- GUZOW-KRZEMINSKA, B (2006). Photobiont flexibility in the lichen *Protoparmeliopsis muralis* as revealed by ITS rDNA analyses. *Lichenologist* 38: 469-476.
- HILLIS, D.M. & J.J. BULL (1993). An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 42: 182-192.
- HONEGGER, R (1991). Functional aspects of the lichen symbiosis. *Plant Biology* 42: 553-578.

- DEL HOYO, A., ÁLVAREZ, R., DEL CAMPO, E.M., GASULLA, F., BARRENO, E. & L. CASANO (2011). Oxidative stress induces distinct physiological responses in the two *Trebouxia* phycobionts of the lichen *Ramalina farinacea*. *Annals of Botany* 107: 109-118.
- KOSUGI, M., ARITA, M., SHIZUMA, R., MORIYAMA, Y., KASHINO, Y., KOIKE, H. & K. H. SATO (2009). Responses to desiccation stress in lichens are different from those in their photobionts. *Plant Cell Physiol.* 50: 879-888.
- KRANNER, I., CRAM, W.J., ZORN, M., WORNIK, S., YOSHIMURA, I., STABENTHEINER, E. & H.W. PFEIFHOFER (2005). Antioxidants and photoprotection in a lichen as compared with its isolated symbiotic partners. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 3141-3146.
- MANSOURNIA, M., WU, B., MATSUSHITA, N. & T. HOGETSU (2012). Genotypic analysis of the foliose lichen *Parmotrema tinctorum* using microsatellite markers: association of mycobiont and photobiont, and their reproductive modes. *The Lichenologist* 44 (3): 419-440.
- MARGULIS, L. & E. BARRENO (2003). Looking at Lichens. *BioScience* 53 (8): 776-778.
- MUGGIA, L., GRUBE, M. & M. TRETJACH (2008). Genetic diversity and photobiont associations in selected taxa of the *Tephromela atra* group (Lecanorales, lichenised Ascomycota). *Mycological progress* 7: 147-160.
- MUGGIA, L., ZELNIG, G., RABENSTEINER, J. & M. GRUBE (2010). Morphological and phylogenetic study of algal partners associated with the lichen-forming fungus *Tephromela atra* from the Mediterranean region. *Symbiosis* 51: 149-160.
- MUGGIA, L., BALOCH, E., STABENTHEINER, E., GRUBE, M. & WEDIN, M. (2011). Photobiont association and genetic diversity of the optionally lichenized fungus *Schizoxylon albescens*. *FEMS Microbiology ecology* 75: 255-272.
- MUGGIA, L., VANCUROVA, L., ŠKALOUD, P., PEKSA, O., WEDIN, M. & M. GRUBE (2013). The symbiotic playground of lichen thalli—a highly flexible photobiont association in rock-inhabiting lichens. *FEMS Microbiology ecology* 85: 313-323.
- OHMURA, Y., KAWACHI, M., KASAI, F. & M. WATANABE (2006). Genetic combinations of symbionts in a vegetatively reproducing lichen, *Parmotrema tinctorum*, based on ITS rDNA sequences. *The Bryologist* 109: 43-59.
- PIERCEY-NORMORE, M. D. (2006). The lichen-forming ascomycete *Evernia mesomorpha* associates with multiple genotypes of *Trebouxia jamesii*. *New Phytologist* 169: 331-344.
- PEKSA, O. & P. ŠKALOUD (2011). Do photobionts influence the ecology of lichens? A case of study of environmental preferences in symbiotic green alga *Asterochloris* (Trebouxiophyceae). *Molecular Ecology* 20: 3936-3948.
- PRINTZEN, C., FERNÁNDEZ-MENDOZA, F., MUGGIA, L., BERG, G. & M. GRUBE (2012). Alphaproteobacterial communities in geographically distant populations of the lichen *Cetraria aculeata*. *FEMS Microbiology ecology* 82(2): 316-25.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. & col. (2011). Mapa de series, geoseries y geopermaseries de vegetación de España [Memoria del mapa de vegetación potencial de España Parte II]. *Itineraria Geobotanica* 18(1): 5-424.
- ROCA-VALIENTE, B., DIVAKAR, P.K., OHMURA, Y., HAWKSWORTH, D.L. & A. CRESPO (2013). Molecular phylogeny supports the recognition of the two morphos-

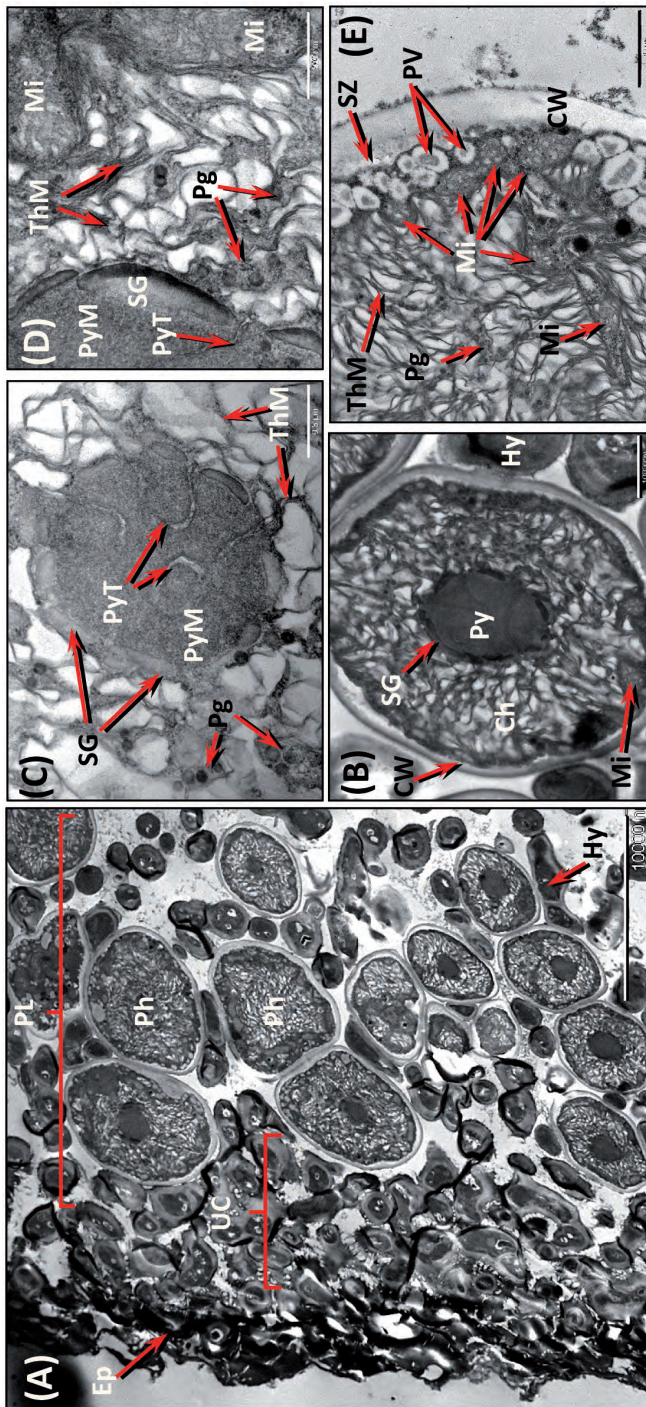
- pecies *Parmotrema pseudotinctorum* and *P. tinctorum* (Parmeliaceae, Ascomycota). *Vieraea* 41: 333-348.
- RODRIGUEZ, R.J., HENSON, J., VAN VOLKENBURGH, E., HOY, M., WRIGHT, L., BECKWITH, F., KIM, Y.O. & R.S. REDMAN (2008). Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis. *ISME J.* 2: 404-416.
- ROYO, C., MARTÍNEZ-ALBEROLA, F., GARCÍA-BREIJO, F., GASULLA, F., REIG-ARMIÑANA, J., SALVÁ, G., del CAMPO, E. & E. BARRENO (2009). *Seiropora villosa* and *Ramalina lacera*, on *Juniperus turbinata*, share closely related *Trebouxia* photobionts and bacterial symbionts. *Not. Soc. Lich. Ital.* 22: 59
- RUPRECHT, U., BRUNAUER, G. & C. PRINTZEN (2012). Genetic diversity of photobionts in Antarctic lecideoid lichens from an ecological view point. *The Lichenologist* 44: 661-678.
- TAMURA, K., PETERSON, D., PETERSON, N., STECHER, G., NEI, M. & S. KUMAR (2011). MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* 28: 2731-2739.
- THOMPSON, J.D., GIBSON, T.J., PLEWNIAK, F., JEANMOUGIN, F. & D.G. HIGGINS (1997). The clustal\_X Windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* 25: 4876-4882.
- VALLADARES, F. & L.G. SANCHO (1995). Lichen colonization and recolonization of two recently deglaciated zones in the Maritime Antarctic. *The Lichenologist* 27: 485-493.
- WHITE, T.J., T. BURNS, S. LEE, & J. TAYLOR (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal DNA genes for phylogenetics. Academic Press, Orlando, Florida. pp. 315-322
- YAHR, R., R. VILGALYS, & P.T. DEPRIEST (2006). Geographic variation in algal partners of *Cladonia subtenuis* (Cladoniaceae) highlights the dynamic nature of a lichen symbiosis. *New Phytologist* 171: 847-860.



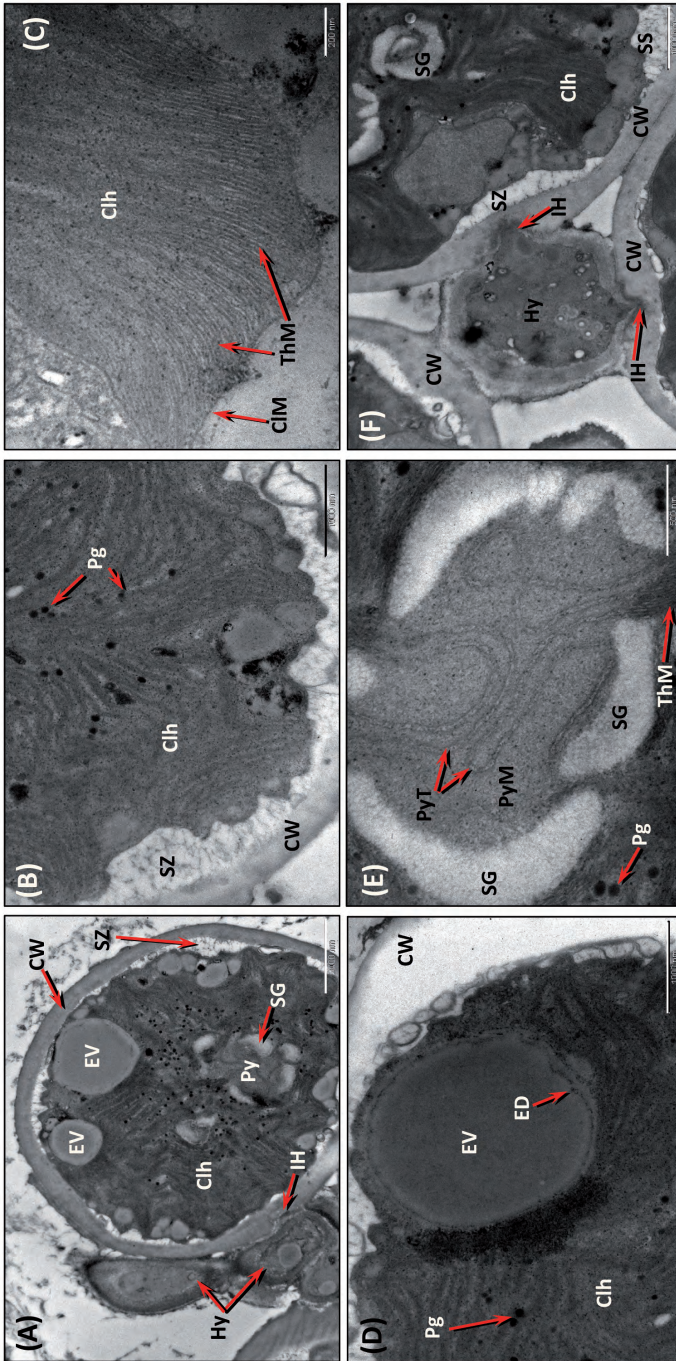
**Fig. 1.- *Parmotrema pseudotinctorum* thallus architecture.** (A). Transversal section across the heteromorous structure with rhizines (Rh) and an isidium (Is) (B). Detail showing the prosoplectenchiatic and wavy lower cortex (LC) with dark hyphal walls -affinity for osmium- and coated with an almost continuous layer of bacterial communities (BC). (C). Detail showing the presence of a cortical layer (C) covering a rhizine (Rh). (D). Top image: Detail showing bistratified structure, with crystals (LAC) in the medulla (M) near the lower cortex and without them in strata near the upper cortex. Bottom image: Thallus transversal section visualized under polarized light showing the presence of crystals in the medullary lower part. (E). Detail showing the epicortex (Ep), upper cortex (UC) of palisade plectenchyma and phycobiont layer (PhL). (F) Bacterial-colonies coat overlying lower cortex (LC) by TEM, Bar: 5  $\mu$ m. Abbreviations: Hy, hyphae. (C) Obtained from fresh sample PAL4, the other photomicrographies from fresh sample PAL1.



**Fig. 2.- *Parmotrema pseudotinctorum*.** Thallus structure from two samples by LM and phycobionts by TEM. (A) Cross section of the thallus median region by LM (sample PAL4, fresh). Detail of the palisade plectenchyma upper cortex (UC) and phycobiont layer (PhL). Two types of phycobionts (yellow and red squares) coexist (Ph1 and Ph2). (B) Phycobiont-type 1 (Ph1) (yellow square) showing a lax chloroplast (Chl) with a central pyrenoid (Py) *corticola*-type, abundant mitochondria (Mi) and small peripheral vesicles (PV). TEM, Bar: 2  $\mu$ m. (C) Phycobiont-type 2 (Ph2) (red square) showing a dense chloroplast (Chl) with large electrodense vesicles (EV) and an irregular and considerable secretion zone (SZ). TEM, Bar: 2  $\mu$ m. (D) Cross section of the thallus peripheral lobe by LM (sample 3722, cryopreserved), showing medulla (M), upper cortex (UC) and phycobiont layer (PhL). This layer has two types of phycobiont cells (Ph1 and Ph2) located immediately below the upper cortex. The type 2-phycobionts- seem to be more abundant than those of type 1. (E) Cross sections of the thallus median region by LM (sample PAL4), medulla (M), upper cortex (UC) and phycobiont layer (PhL). This layer has two types of phycobiont cells (Ph1 and Ph2) but the type 1-phycobionts- seem to be more abundant than those of type 2. Abbreviations: Ep, epicortex; Dis, developing isidium; M, medulla; Hy, hypha, CW, cell wall.

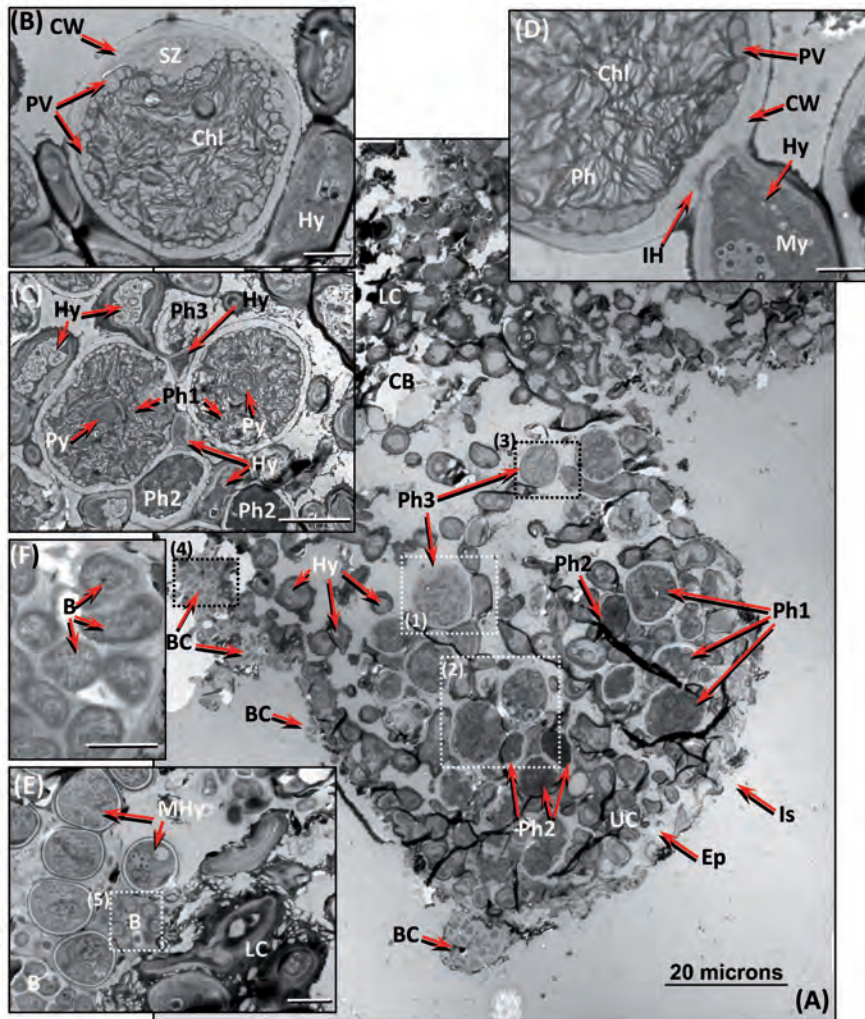


**Fig. 3.- *Parmotrema pseudoinfactorum*. Cross section of a peripheral lobe and phycobionts of *Trebotaxia sp. corticola* gp.(Ph1) by TEM. (A) Thallus detail showing the epicortex (Ep), the upper cortex (UC), and the phycobiont layer (PhL). Bar: 10  $\mu$ m. (B) Phycobiont-type 1 (Ph1) showing a pyrenoid (Py) and a chloroplast (Chl). The chloroplast (Chl) thylakoid membranes are very lax. Bar: 1  $\mu$ m. (C) Detail of a pyrenoid with very thin, unbranched tubules (PyT) and a sinusous profile. There are no pyrenoglobuli (PG) associated with the pyrenoid matrix (PyM). Pyrenoglobuli are rather developed in the chloroplast stroma, near the pyrenoid. Starch grains (SG) are dark and closely connected with the pyrenoid matrix, shaping a starch sheath made up by a few large, curved plates adjacent to the pyrenoid. Bar: 0.5  $\mu$ m. (D) Chloroplast detail showing the thylakoid membranes (ThM) and the pyrenoglobuli (PG). Bar: 0.5  $\mu$ m. (E) Detail showing numerous mitochondria and small peripheral vesicles (PV) with grey content. Bar: 1  $\mu$ m. Abbreviations: cell wall, CW; hypha, Hy. From fresh sample PAL4.**

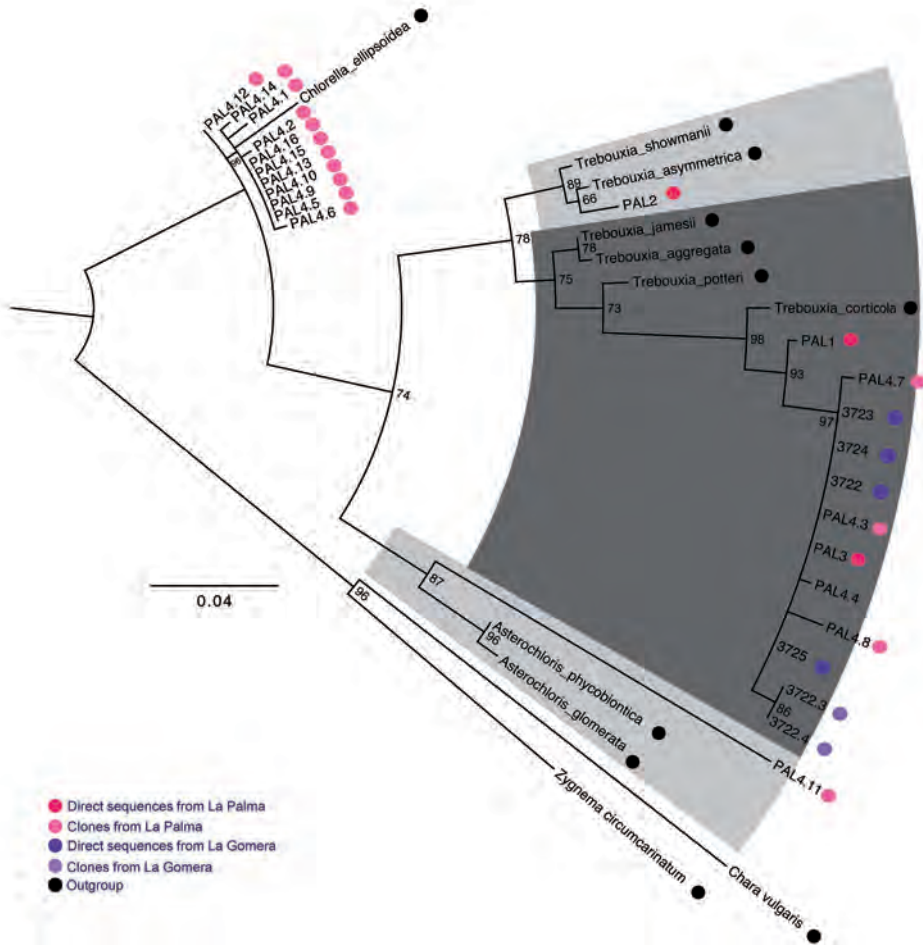


**Fig. 4.- *Parmotrema pseudotinctorum*. Cross section of a thallus median region and type 2-phycohabitants (Ph2) by TEM. (A) Phycobionttype 2 (Ph2). Bar: 2  $\mu$ m. (B) Detail of chloroplast (Chl) showing dense thylakoid membranes (ThM) with some pyrenoglobules (Pg) and the secretion zone (SZ). Bar: 1  $\mu$ m. (C) Chloroplast (Chl) showing very dense and tidy thylakoid membranes (ThM). Bar: 0.2  $\mu$ m. (D) Detail of an electro-dense vesicle (EV) showing a deposit of electro-dense material (ED) at the periphery. Bar: 1  $\mu$ m. (E) Detail of a pyrenoid (Py) *corticola*-type with very thin, unbranched tubules (PyT) of sinusous profile. There are nopyrenoglobuli (Pg) associated with the pyrenoid matrix (PyM). Pyrenoglobuli are rather developed in the chloroplast stroma, adjacent to the pyrenoid. Starch grains (SG) are closely connected with the pyrenoid matrix, shaping a starch sheath made up of a few large, curved plates adjacent to the pyrenoid. Bar: 0.5  $\mu$ m. (F) Detail of an interaction phycobiont-mycobiont done by a type 2 intraparietal haustorium (IH) (according to Honegger). Bar: 1  $\mu$ m. Abbreviations: cell wall, CW; starch grains, SG; hyphae, Hy; thylakoid membrane, ThM; chloroplast membrane, CIM. From fresh sample PAL4.**

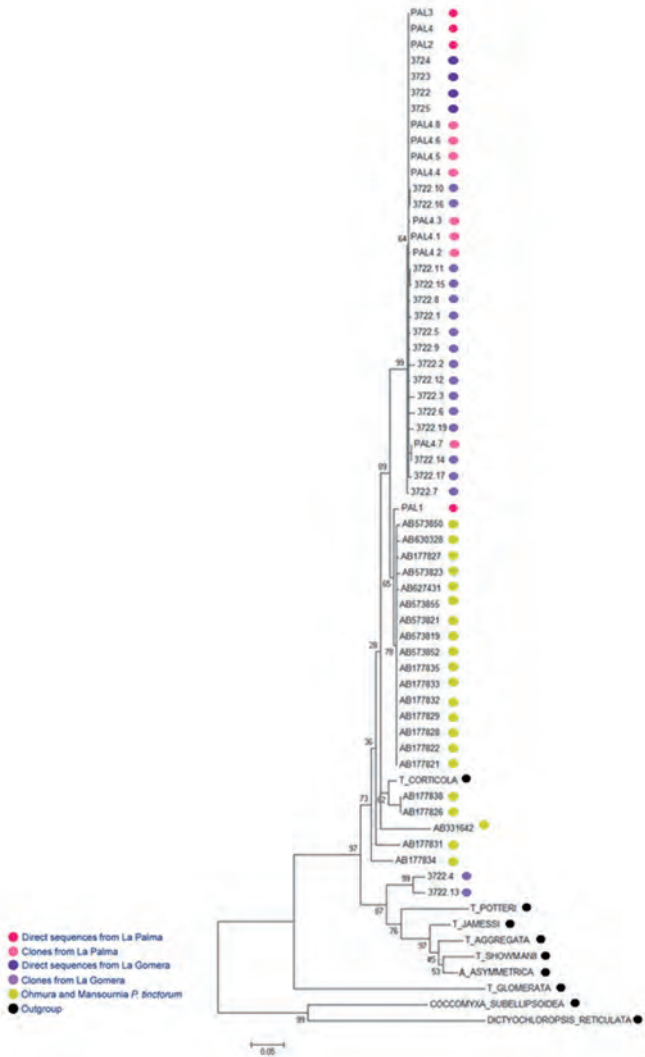




**Fig. 5.- Isidium structure in *Parmotrema pseudotinctorum*** (A). TEM photomicrography of a mature isidium (Is) showing three types of phycobiont cells (Ph1, Ph2 and Ph3) spreading immediately below the upper cortex (UC), medullary hyphae (Hy) intrusions into the isidium center, and the constricted base (CB) with a lower cortex (LC) in development. Details highlighted in dashed square 1, 2, 3, and 4 are shown in Figures B, C, D and E respectively. (BC: bacterial communities, Ep: epicortex). Bar: 20  $\mu$ m. (B) Phycobiont-type 3 (Ph3) showing a lax chloroplast (Chl) and abundant small peripheral vesicles (PV) with sparse content. Bar: 2  $\mu$ m. (CW: cellular wall; SZ: irregular secretion zone). (C) Detail of hyphae (Hy) interacting simultaneously with phycobionts type 1 (Ph1) (apparent pyrenoid (Py) corticola-type), type 2 (Ph2) and type 3 (Ph3). Bar: 5  $\mu$ m. (D) Detail of a mycobiont (My)-phycobiont type 3 (Ph3) interaction of an intraparietal haustorium (type 2 according to Honegger). Bar: 1  $\mu$ m. (E) Detail of a biofilm with abundant bacteria (B) interacting with modified hyphae (MHy) of the mycobiont near lower cortex (LC) of the isidium. Dashed square 5 is magnified in figure F. Bar: 2  $\mu$ m. (F) Detail of bacteria (B). Bar: 1  $\mu$ m. From fresh sample PAL1).



**Fig. 6.-** ML Phylogram based on the analysis of *psbA* gene sequences in specimens of *Parmotrema pseudotinctorum* phycobionts. The branches in the resulting phylogenies were tested for robustness with 1,000 bootstrap replicates. Samples from La Gomera island, direct sequences: 3722-3723-3724-3725 and clones: 3722.3-3722.4. Samples from La Palma island, direct sequences: PAL1-PAL3 and clones: PAL4.1, PAL4.2,..., PAL4.16. Several strains retrieved from GenBank were used as outgroup: *Asterochloris glomerata*, *A. phycobiontica*, *Chara vulgaris*, *Chlorella ellipsoidea*, *Trebouxia aggregata*, *Trebouxia asymmetrica*, *Trebouxia corticola*, *Trebouxia jamesii*, *Trebouxia potteri*, *Trebouxia showmanii* and *Zygnema circumcarinatum* are reported with their NCBI accession numbers. Numbers at bold branches indicate bootstrap values.



**Fig. 7.-** ML Phylogram based on the analysis of ITS gene sequences in specimens of *Parmotrema pseudotinctorum* phycobionts. The branches in the resulting phylogenies were tested for robustness with 1,000 bootstrap replicates. Samples from La Gomera, direct sequences: 3722-3723-3724-3725 and clones: 3722.1, 3722.2,..., 3722.18. Samples from La Palma, direct sequences: PAL1-PAL2-PAL3-PAL4 and clones: PAL4.1, PAL4.2,..., PAL4.8. Several strains retrieved from GenBank were used as out-group: *Asterochloris glomerata*, *Coccomyxa subellipsoidea*, *Dictyochloropsis reticulata*, *Trebouxia aggregata*, *Trebouxia asymmetrica*, *Trebouxia corticola*, *Trebouxia jamesii*, *Trebouxia potteri* and *Trebouxia showmanii* and *Trebouxia corticola* and are reported with their NCBI accession number. Numbers at bold branches indicate bootstrap values.

VIERAEA	Vol. 41	371-384	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

## **Aportaciones a la flora pliocena de la isla de Gran Canaria: avances a los estudios florísticos y paleoambientales**

ÁGUEDO MARRERO

*Jardín Botánico Canario Viera y Clavijo, Unidad Asociada del CSIC  
C/ Camino del Palmeral, 15, Tafira Baja  
35017, Las Palmas de Gran Canaria, islas Canarias  
e-mail: aguedomarrero@gmail.com*

ÁGUEDO MARRERO (2013). Contributions to the Pliocene flora of the island of Gran Canaria: advances to floristic and paleoenvironmental studies. *VIERAEA* 41: 371-384.

**ABSTRACT:** A study of imprints and molds from branches, leaves, fruits and seeds of a deposit of fossils associated with the “Brecha Roque Nublo” at Barranco de Guinguada Gran Canaria is presented. Fossils for five taxa were identified. Two of them appear to belong to *Dracaena* (Dracaenaceae). The three remaining ones seem to belong to *Limonium* (Plumbaginaceae). Based on the fossils from ca. 15 taxa, floristic groups are proposed, and it is suggested that they are related with paleotropical and xeric floras from the Tertiary. Two additional samples seem to belong to *Phoenix* (Arecaceae) and *Rumex* (Polygonaceae). A floristic and landscape characterization of the northern-northeastern coast of Gran Canaria during the Pliocene is also presented. Key words: Pliocene Flora, *Dracaena*, *Limonium*, Roque Nublo Brecha, Gran Canaria, Canary Islands

**RESUMEN:** Se analizan las improntas y moldes de ramas, hojas, frutos y semillas de un yacimiento de fósiles asociado a la Brecha Roque Nublo, localizado en el Barranco de Guinguada, Las Palmas de Gran Canaria. Se presenta aquí un avance del mismo y se describen e identifican cinco taxones, dos vinculados al género *Dracaena* (Dracaenaceae) y tres al género *Limonium* (Plumbaginaceae). Se trabajan unos 15 taxones para establecer grupos florísticos y se sugiere la relación de estos con las floras paleotropicales xéricas terciarias. De otras dos muestras se sugiere su relación con *Phoenix* (Arecaceae) y *Rumex* (Polygonaceae). Finalmente se realiza una caracterización florística y paisajística del litoral del norte y noreste del Plioceno de Gran Canaria. Palabras Clave: Flora Pliocena, *Dracaena*, *Limonium*, Brecha Roque Nublo, Gran Canaria, islas Canarias.

## INTRODUCCIÓN

Los estudios de la flora fósil de Canarias son muy escasos y en general se han limitado a denunciar tales fósiles pero sin trabajos detallados de identificación. Esto viene motivado porque en general el material fósil aparece mal definido, porque la matriz incrustante es de grano grueso (por ejemplo cineritas) o porque la técnica de análisis del material sólo puede resolver a nivel de grandes grupos taxonómicos. En la isla de Gran Canaria se han realizado estudios y aportaciones para la flora fósil de la Época Miocena, Pliocena y Holocena. En el Mioceno se han localizado muestras vegetales asociadas a tobas cineríticas del complejo traqui-sienítico del Primer Ciclo volcánico de la isla (García Talavera *et al.* 1995; Anderson *et al.*, 2009). Para la flora Pliocena las muestras han aparecido asociadas especialmente a las emisiones de la Brecha Volcánica Roque Nublo (Schmincke, 1967, 1968, 1976; Pérez Torrado, 2000, Marrero, 2004), y Hausen (1962) hacía énfasis en la importancia de los depósitos sedimentarios Pliocenos asociados a posibles formaciones lacustres que aparecen debajo de las distintas capas de la Brecha Roque Nublo, en los cuales también aparecen huellas de improntas vegetales. Finalmente la flora Holocena estudiada aparece en general en travertinos asociados a surgencias de aguas carbonatadas (Bravo, 1954, 1964; Marrero *et al.* 2002; Mangas *et al.* 2004). Pero otros sustratos de fosilización son igualmente posibles (García Talavera *et al.* 1995) aunque menos estudiados, así algunos autores han referenciado la presencia de improntas en depósitos de puzolanas cuaternarias, depósitos de fanglomerados o en calcarenitas de distintas épocas.

Recientemente se viene dando un nuevo impulso a los estudios paleontológicos de la flora Canaria desde dos ámbitos metodológicos bien distintos. Desde los estudios de MEB, tanto de cutículas foliares del Mioceno y Plioceno de Gran Canaria, como de muestras de carbón de plantas leñosas del Plioceno (Anderson *et al.* 2009), así como desde el análisis de horizontes polínicos lacustres cuaternarios, como los realizados en La Palma (Álvarez Ramis *et al.* 2000; Vegas *et al.*, 1998), en este último caso conjuntamente con el de megarestos, en Tenerife (de Nacimiento *et al.*, 2009), en La Gomera (Nogué *et al.*, 2013).

Las emisiones volcánicas asociadas al Grupo Roque Nublo, y especialmente las emisiones de la Brecha Roque Nublo constituyen una excepcional fuente para el estudio de la flora del Plioceno en las islas Canarias y en Gran Canaria en particular. Pérez Torrado (2000) describe como en la base de las diferentes coladas de estas emisiones se repiten las huellas e improntas principalmente de troncos y ramas pero también de hojas de diferentes especies. El primero en publicar estudios de identificación de estos materiales fue Schmincke (1967, 1968, 1976) pero se limita a señalar la presencia de troncos dolomitizados, huellas de troncos de árboles, palmas, una monocotiledónea tipo-bambú y hojas de tipo laurel, que no identifica, y su trabajo en este campo nunca fue revisado. Otros geólogos que han estudiado este volcanismo también han hecho referencia a la presencia de improntas vegetales en estos materiales (Mitchell-Thomé, 1976; Fuster *et al.* 1968; Barcells *et al.*, 1990a-d), pero desde el punto de vista paleontológico no aportan nuevos datos.

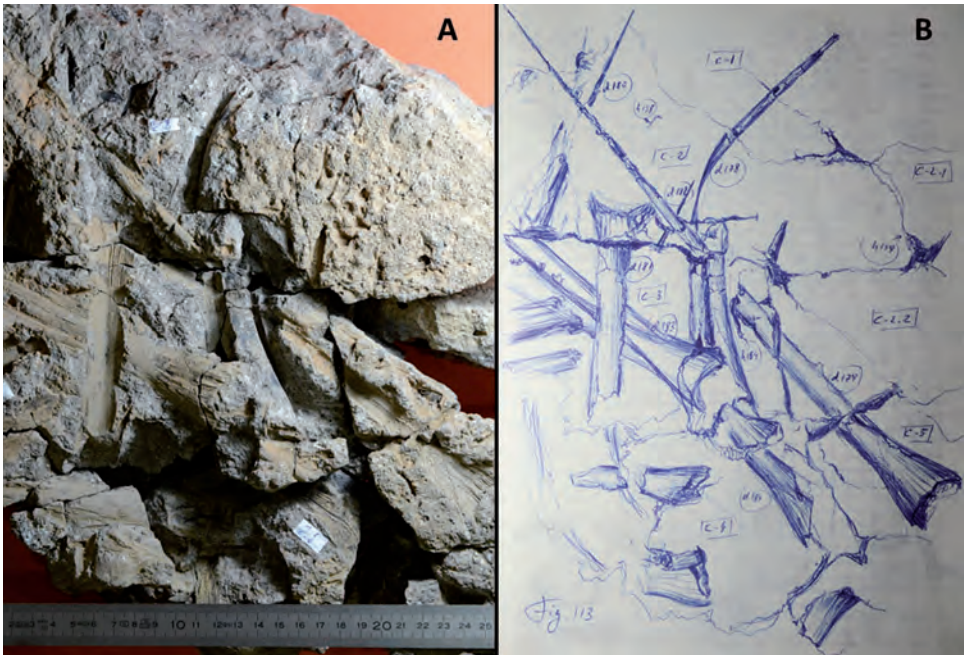
Mientras realizábamos inventarios florísticos en el corredor litoral norte de la isla de Gran Canaria, reparamos en unas improntas de hojas poco comunes en la base de una capa de la Formación Roque Nublo. Estas, que venían acompañadas por otras de tipo esclerófilo o lauroides, así como de moldes de troncos y ramas de árboles, las pudimos identificar pron-

tamente como afines a *Dracaena draco*, lo que nos animó a dedicarles algún tiempo a dichas muestras. Avances sobre estos estudios han sido presentados en el Symposium de Ecología Insular celebrado en Santa Cruz de La Palma del 18-24 noviembre de 2002; en la “VI Maratón Científico, Real Jardín Botánico CSIC”, en Madrid el 19 octubre de 2012 y en la “II Reunión Cátedra Unesco para la Conservación de la Biodiversidad Vegetal en Macaronesia y el Oeste de África”, en el Jardín Botánico Viera y Clavijo, Unidad Asociada al CSIC, del 28-30 noviembre 2012.

En la publicación del Symposium de Ecología Insular (Marrero, 2004), se recogen los datos estadísticos que relacionan el material fósil de la Brecha Roque Nublo del Plioceno con la flora actual. En este trabajo presentamos los avances que en parte fueron expuestos en las conferencias antes indicadas.

### MATERIAL Y MÉTODOS

Se hicieron observaciones y anotaciones previas sobre el propio yacimiento y luego las extracciones adecuadas para su estudio detallado en laboratorio. Se recolectó material de siete sitios de muestreo: de M-1 a M-7, los dos primeros de la pared de la Brecha y los cinco restantes en bloques de desprendimiento, estando vinculadas las muestras M-4 y M-7 a la M-2, por un lado, con improntas de *Dracaena* tipo 1, y la muestra M-6 a la M-1, por otro, con improntas de *Dracaena* tipo 2. Los resultados presentados corresponden a estas



**Figura 1.-** Las piezas extraídas, una vez limpias y cinceladas se montaban de nuevo para tener una imagen de conjunto y realizar el croquis o dibujo correspondiente.

cinco muestras. Después de la limpieza del material extraído y del cincelado fino para exponer los caracteres adecuados de las improntas, los trozos de roca fueron de nuevo ensamblados para el estudio conjunto de las improntas (Fig. 1). Luego fueron analizadas a lupa simple o binocular Zeiss Stemi 2000c, con cámara compacta Zeiss Axio-Cam ICc3. Las medidas micromorfológicas fueron tomadas con regla milimetrada o calibre digital electrónico Centigrav CF-7114. Para facilitar el estudio de identificación se prepararon colecciones de referencia de material herborizado, fotografías y escáner de transparencias de hojas de las especies de la flora canaria endémica y nativa. De las improntas analizadas se tomaron datos descriptivos y se realizaron dibujos y fotos, que han servido de base para las figuras presentadas. Todas las muestras estudiadas quedan depositadas en la Colección Paleontológica del Departamento de Sistemática Vegetal y Herbario del Jardín Botánico Canario Viera y Clavijo, Unidad Asociada al CSIC.

## OBSERVACIONES

### El yacimiento

Las muestras se han extraído de un nivel fosilífero localizado en el Barranco de Guinguada, vinculado a coladas del Ciclo II de la actividad volcánica de Gran Canaria o Grupo Roque Nublo, que tuvo lugar coincidiendo con la Época del Plioceno. Siguiendo la terminología de Pérez Torrado (2000) y dentro del Grupo, dicho nivel viene asociado a la Formación Tirajana (3,9-3,0 ma), Miembro Piroclástico en su facies distal, con características de la litofacies brecha volcánica polimíctica o Brecha Roque Nublo, con bases planas (Fig. 2A), donde a veces se manifiesta como depósitos tipo debris-flow o lahares, en relación imbricada con el Miembro Epiclástico o Miembro Superior de la Formación Detrítica de Las Palmas (ITGE, 1990). Las improntas y moldes fósiles aparecen hacia la base de la Brecha Roque Nublo, y en los niveles inferiores de tobas cinerítico-lapillicas o cinerítico-arcillosas, niveles que a veces se apoyan directamente sobre capas sedimentarias también fosilíferas. En todo el yacimiento se han podido identificar huellas de troncos (poco frecuentes), ramas de árboles o arbustos, hojas, frutos y semillas. Estos moldes o improntas nunca aparecen aplastados, se muestran generalmente vacíos pero parcialmente permineralizados.

### Grupo de *Dracaena* (Dracaenaceae) y formas foliares afines

Como hemos comentado, el motivo principal que nos llevó a realizar estudios más detallados sobre las improntas observadas, fue la localización en estos yacimientos de improntas foliares de tipo *Dracaena*, de las cuales y desde el primer momento diferenciábamos dos formas.

**1) Improntas de *Dracaena* afín a *D. draco* (L.) L.** (Fig. 2B). Frecuentes en las muestras M-2, M-4 y M-7 y ocasional en M-1, agrupadas o muy próximas, muestran con bastante detalle tanto las formas de las pseudovainas como de la lámina, extremos apicales y nerviación paralela marcada. De 1,6-2,5 (3,2) cm de ancha y una impronta de hoja completa de 76 cm de largo. En algunos casos aparecen algo giradas en tirabuzón con extremos aguzados revolutos, pero también otras en disposición plana. Estas improntas o moldes se co-



**Figura 2.-** A, visita al yacimiento de la Dra. Cajsa L. Anderson y el Dr. Alan Channing, marzo de 2011, junto a un gran bloque desprendido, con la base de la colada ahora en pared; B, impresoras de *Dracaena* tipo *draco*; C, fruto de *Dracaena* tipo *draco*; D y E, dibujo de moldes esféricos de difícil asignación (ver texto); F, dibujo de molde de semilla de *Dracaena* tipo *draco*; G, impresoras de *Dracaena* tipo *Yucca*; H, dibujo de varias impresoras de hojas correspondientes a figura G. (C-F a la misma escala, diámetro del molde del fruto 11 mm).



rresponden indudablemente con una especie de *Dracaena*, bastante afín al drago canario actual, *D. draco* (L.) L., pero con ciertas diferencias que estamos estudiando.

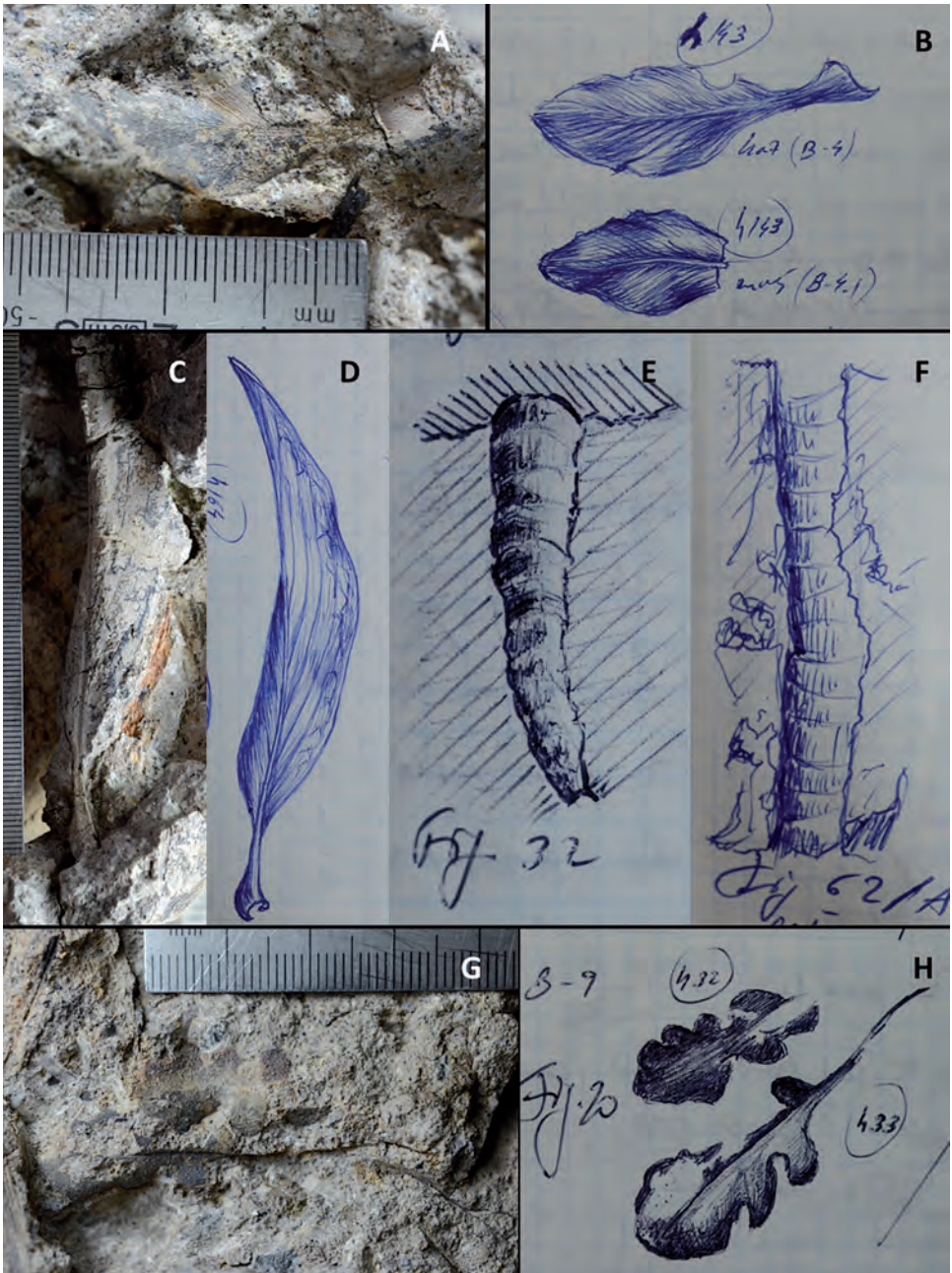
**2) Improntas de cf. *Dracaena* versus *Yucca*.** (M-1 y M-6) (Fig. 2G y H). Frecuentes improntas en general próximas o solapadas pero también individuales, en general torcidas con algunas planas, con extremo subulado, muy aguzado, de 17-40 cm de largo y 1,3-3,0 cm de ancho. La forma de la lámina recuerda a las del género *Yucca* (Agavaceae) nativo de Norte y Centroamérica, pero otros caracteres y aspectos en estudio aconsejan no descartar su inclusión en el género *Dracaena*. Dentro de este tendría sus afinidades con especies del este de África o Madagascar, del grupo “subtropical xerófilo” según Marrero (2000), pero no con la otra especie canaria *D. tamaranae* Marrero Rodr., R.S.Almeida & M.Gonzales-Martín, ya que las improntas son dos (tres) veces más cortas y la lámina no es subulada, ni linear, presentando un estrechamiento en el cuello y porque presenta una pseudovaina apenas desarrollada.

En las proximidades de estas improntas se han observado tanto huecos de troncos como de semillas o frutos, afines a los de los dragos. Algunos de estos huecos de troncos recuerdan a moldes de ramas de *Dracaena* tipo drago, aunque muy escasos y nunca aparecen bien definidos, en otros casos se asemejan a la parte basal o del tronco de *Dracaena* tipo *D. ellenbeckiana* (o tipo *Yucca*). Igualmente se han observado huecos esféricos que concuerdan con moldes de semillas y frutos (M-4, M-7) (Fig. 2C y E) de los dragos actuales (*Dracaena draco*), pero la interpretación y relación de otros moldes de diámetro menor (M-2, M-6) (Fig. 2D-E) resulta más complicada al existir en la flora canaria otras especies relacionables de géneros de monocotiledóneas como *Asparagus*, *Smilax*, *Semele*, etc., o incluso dicotiledóneas como *Phillyrea*, *Heberdenia*, *Pleiomeris*, etc., cuyos tamaños, formas y consistencias de semillas o frutos, a efectos de improntas fósiles, son muy parecidos. La existencia de improntas de hojas asociables a alguno de estos géneros como *Asparagus*, o a la familia Oleaceae, hace que estos no sean descartables y su relación con especies de *Dracaena* del tipo de *D. ellenbeckiana* ha de tomarse con precaución. Por ahora no se tiene evidencia de moldes o improntas de posibles cápsulas o semillas de tipo *Yucca*.

### **Moldes de hojas, ramas o de plantas de tipo *Limonium* (Plumbaginaceae)**

**1) Moldes de hojas afines a *Limonium dendroides* Svent.,** (M-1, M-2) (Fig. 3A-D). Improntas con formas enteras, rómbicas u oblongo-oblanceoladas, atenuadas en un peciolo ancho o subsésiles y base amplexicaule. Estos moldes recuerdan a formas particulares de hojas de *Limonium dendroides* Svent., de la isla de La Gomera, y único representante en la secc. *Limoniodendron* Svent.

**2) Moldes de hojas afines a *L. sinuatum* (L.) Mill.,** (M-2) (Fig. 3G-H). Improntas con formas sinuado-lobadas, de hasta 48 mm de largo con 27 mm de lámina, pecioladas, muy similares a las que presentan las especies de *Limonium* de la sección *Pteroclados* Boiss., actualmente en Canarias con 17 especies (Marrero & Almeida, 2003). Las improntas observadas recuerdan a las especies de la subsección *Odontolepideae* Boiss., que cuenta en Canarias con dos especies nativas pero no endémicas, *L. sinuatum* (L.) Mill. de Lanzarote y *L. lobatum* (L.) Chaz. (*L. thouinii* (Viv.) Kuntze), de Tenerife y Fuerteventura. Es interesante observar que aparte de estos dos taxones compartidos con la costa del NO de África y del Mediterráneo (Greuter *et al.* 1989; Erben, 1995), las 15 especies restantes de



**Figura 3.-** A-D, improntas y dibujos correspondiente de dos hojas del tipo de *Limonium dendroides* de la muestra M-1; E y F, dibujos de dos moldes (huecos) de M-2 y M-4, respectivamente, correspondientes a *Limonium* sp.; G y H, improntas y dibujos de dos hojas de *Limonium* tipo *L. sinuatum*, de M-2. Las escalas vienen en todos los casos en milímetros.

la sección *Pterocladus* conforman la subsección *Nobiles* que es monofilética y endémica de las islas Canarias.

**3) Moldes-improntas del tipo *Limonium* sec. *Ctenostachys* Boiss.**, (M-4). Improntas de hojas y plantas completas, de pequeño tamaño, con láminas oblanceolado-espatuladas, largamente atenuadas en un peciolo largo, dispuestas en rosetas basales, desde donde parten escapos florales que sobrepasan hasta dos o tres veces a las hojas. Estas improntas recuerdan a las especies de *Limonium* de la sección *Ctenostachys*, especialmente a *L. pectinatum* (Aiton) Kuntze, de las islas Canarias centro occidentales, para la cual se han descrito hasta cuatro variedades.

Los trabajos de determinación de estas improntas aún no están concluidos, pero no nos planteamos dudas con respecto a las afinidades con los grupos señalados. En la misma zona y estrato aparecen huecos-moldes de ramas o tallos (M-2, M-4) de 6-10 mm de diámetro (Fig. 3E-F), cuya impronta de la corteza recuerda a las de las especies actuales canarias de *Limonium*, con la huella de la inserción de las hojas muy marcada y característica. Aunque no es posible asignar estos moldes a especies o secciones concretas constituyen un apoyo a la presencia de *Limonium* en el Pleistoceno de Gran Canaria.

### **Improntas de retazos de hojas, frutos y semillas de tipo Fabaceae**

1) Improntas de retazos de hojas-pinnas de diferentes tipos (M-2, M-6) (Fig. 4A-C), aisladas o formando grupos ordenados de pinnas, no bien definidas, de formas lanceoladas sub-simétricas (de 14 x 3,8 mm) u oblongo asimétricas muy pequeñas (de 4,2 x 1,7; 10 x 2,2 o 11,9 x 3,5 mm), que debieron corresponder a hojas pinnadas de pinnas poco coriáceas que recuerdan a las hojas pinnadas de algunos géneros actuales de Mimosoideae o Caesalpinioideae, sin descartar otras familias como Bignoniaceae, etc.

2) Moldes de frutos en legumbre de tipo Fabaceae (M-1, M-2, M-6), de pequeño tamaño (47,2 x 6,6; 30,6 x 10,2; 14 x 3,8; 9,3 x 0,6 mm), ligeramente torulosas, pero mal definidas en superficie, a veces con algo del pedicelo.

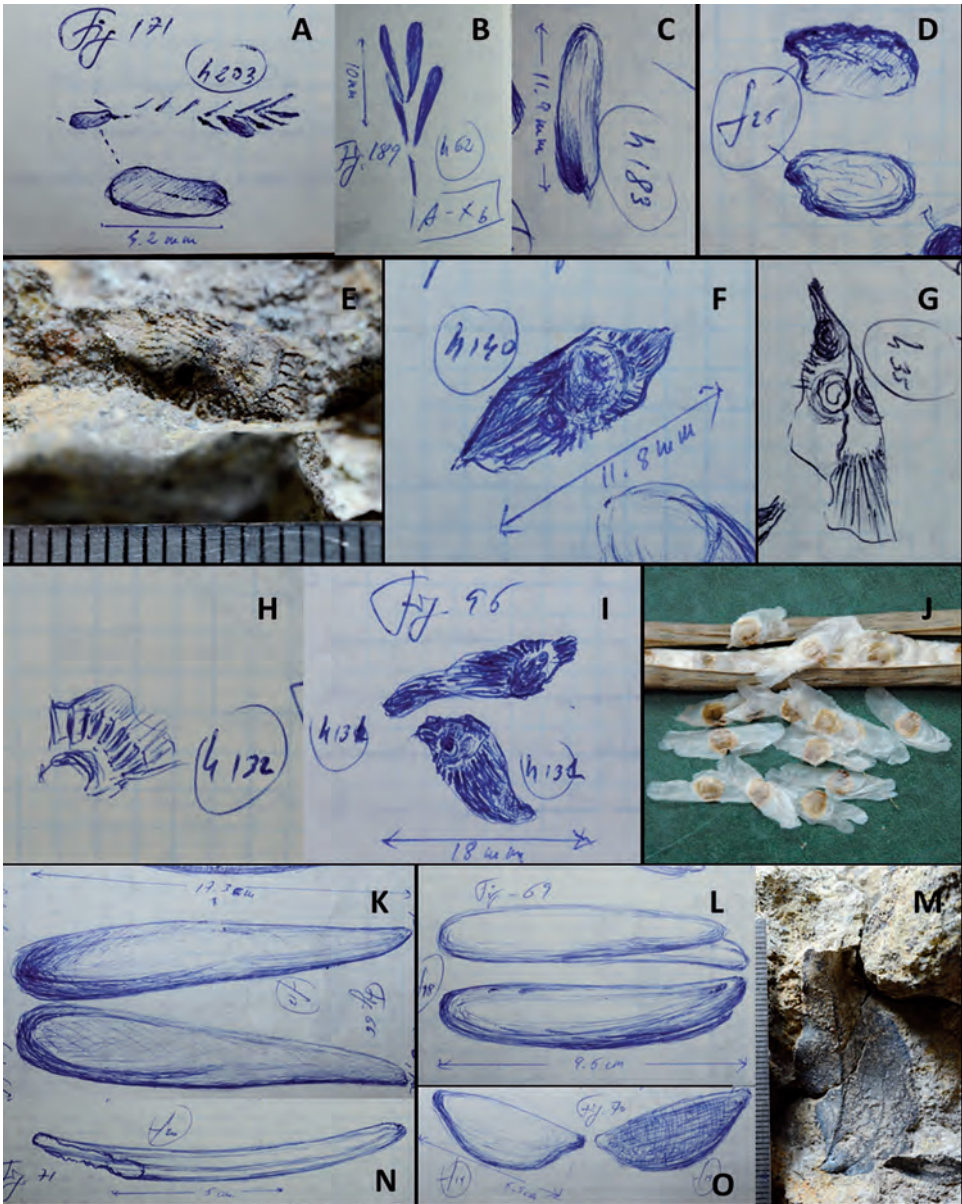
3) Huecos-moldes de posibles semillas (M-1) (Fig. 4D) de diferentes tamaños y formas (12 x 8,3 x 1,6 mm; 18,3 x 16 x 6,2), que recuerdan a semillas de distintas Fabaceae s.st., especialmente tropicales.

4) Impronta de una hoja de forma marcadamente asimétrica (M-1), con nervio principal y al menos 2 nervios secundarios acrodromos, de 41,6 x 25 mm (Fig. 4M). Este tipo de lámina recuerda algo a los lóbulos de las hojas de *Bahuinia* pero resulta tentativo compararlas con las formas fósiles de *Aphanocalix* (Caesalpinioideae) descritas del Eoceno de Tanzania (Herendeen & Jacobs, 2000).

No podemos establecer una relación directa entre las distintas improntas o moldes de hojas, frutos y semillas, pero estas muestras nos ofrecen una idea de la presencia y tipo de Fabaceae que habitaban la zona costera de la isla hacia finales del Plioceno. Hasta el momento no hemos observado ninguna impronta foliar de tipo trifoliado.

### **Improntas de semillas y frutos de tipo Bignoniaceae**

1) Improntas de semillas (M-1, M-2) (Fig. 4E-I) de pequeño tamaño (18 x 6,2; 11,8 x 5,5; 13,9 x 5,8 mm), con zona central discoidea y borde como alado-surcado en dispo-



**Figura 4.-** A-C, dibujos de improntas de distintos tipos de pinnas y foliolos que recuerdan a algunos tipos de Mimosaceae/Caesalpinioideae (ver texto); D, huecos de formas aplanadas y contorno oblongo con extremo asimétrico que recuerdan a semillas de Leguminosae; E-I, impronta y distintos dibujos de huellas que recuerdan a semillas de Bignoniaceae (ver texto); J, fruto y semillas de *Podranea*; K-L y N-O, distintos moldes de formas naviculares que evocan frutos de familias tropicales, ¿Bignoniaceae? ¿Caesalpinioideae?; M, impronta de hoja marcadamente asimétrica (hemifoliolo?) que recuerda a las hojas de *Bahuvia* y especialmente a *Aphanocalix* (Caesalpinioideae).

sición radial, que se prolongada en apariencia de disámara. Estructuras algo parecidas son las descritas por ejemplo para la Época Terciaria de Aix, Provenza, como disámara de distintas especies de *Ailanthus* (Simaroubaceae) Saporta (1873). También recuerdan algo a disámara del género *Acer* (Sapindaceae), profusamente documentado para distintas épocas del Neogeno francés, Saporta (1865, 1873, 1889), y de las floras arctoterciarias europeas (Barrón, 2003; Barrón & Diéguez, 2001). Sin embargo este material de las cineritas de la Brecha Roque Nublo nos recuerda más a las semillas aladas de las Bignoniaceae, por ejemplo del género *Podranea* (Fig. 4J), aunque en éste las alas de las semillas son lisas.

2) Moldes-huecos de formas naviculares o en vainas (M-4) (Fig. 4K-L y N-O), que parecen corresponder a distintos tipos de frutos (cápsulas o vainas) y que recuerdan a frutos de familias tropicales actuales como Fabaceae *s.l.*, Bignoniaceae, etc. y que podrían estar vinculados a los materiales descritos más arriba.

### Otras improntas de hojas, frutos y semillas

Tras el estudio detallado de las distintas muestras del yacimiento del Barranco Guinguada, se han detectado improntas foliares de cerca de medio centenar de formas diferentes, así como un buen número de moldes-improntas de frutos y semillas. En los párrafos anteriores se han hecho aproximaciones, más o menos detalladas, de sólo cinco taxones y encuadres a nivel de grandes grupos de otras 15 formas. Otras improntas pueden relacionarse como afines a grupos como palmas (quizás *Phoenix*) (M-6) (Fig. 5C), o a *Rumex* (M-2) (Fig. 5A). Pero tanto estas improntas como el resto de material fósil (por ejemplo Fig. 5B y D-G), queda pendiente de estudios más precisos.

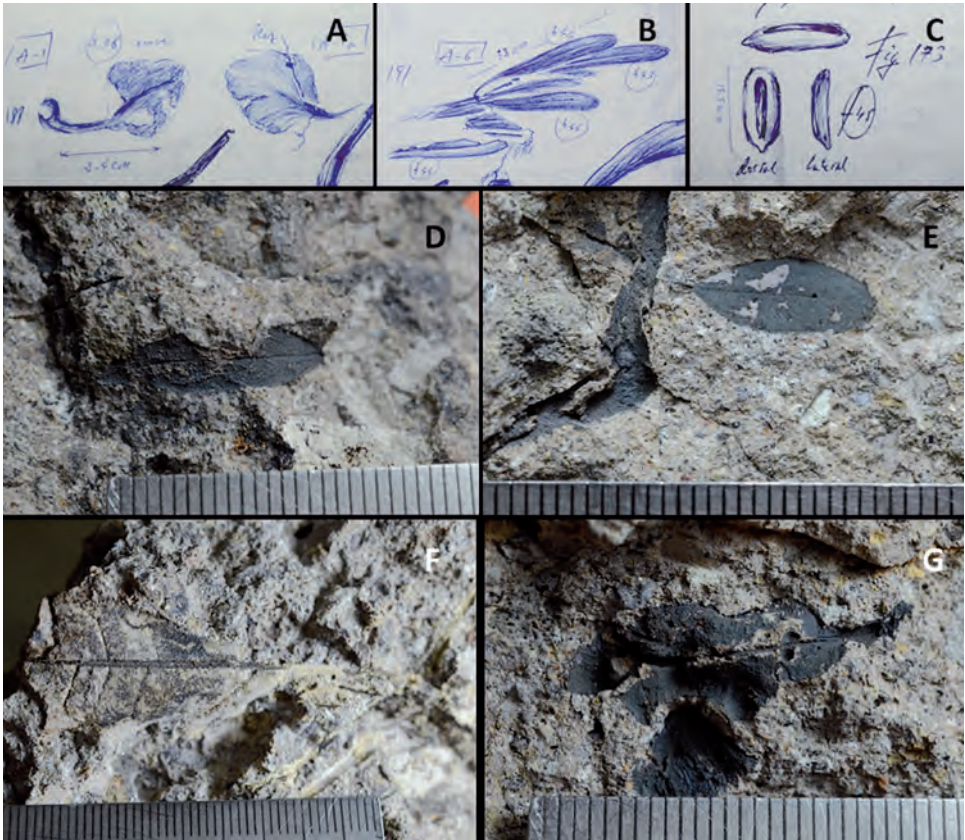
## COMENTARIOS FINALES

Aunque las muestras de improntas, huellas o huecos son muchas veces imprecisos, con fosilizaciones parciales o de “grano grueso”, los datos disponibles y los resultados aquí presentados nos permiten cierto optimismo en cuanto al interés de las improntas fosilizadas en los procesos volcánicos del Ciclo Roque Nublo de la isla de Gran Canaria. Los yacimientos asociados a este evento y en concreto a las facies de la Brecha Roque Nublo, son numerosos, se extienden por buena parte de la isla especialmente por la fachada de barlovento (NE) y abarcan todos los pisos bioclimáticos del Plioceno de la isla.

En la publicación del Symposium de Ecología Insular (Marrero, 2004), se recogía un avance de datos estadísticos de los inventarios realizados en depósitos fosilíferos asociados a la Brecha Roque Nublo del Plioceno, donde se estimaba que apenas un 3,5 ó 7,5% de material observado era identificable con la flora canaria actual. Así se señalaba que la flora que se desarrollaba en las Canarias por ejemplo en el Mioceno, “nos resultaría tan extraña que apenas alcanzamos a imaginar”. La flora estudiada aquí es del Plioceno ya avanzado, de finales de la edad Zancleense y comienzos del Piacenziense (que empieza hace 3,6 ma), y servía de base para las estimaciones antes referidas, estimaciones que al momento apenas han variado. La identificación de los morfotipos fósiles en el presente estudio y su relación con las especies actuales nos permiten asegurar que la mayor parte de la flora existente en

el Plioceno en Gran Canaria es actualmente extinta. Estas extinciones afectaban especialmente a las especies, pero también a géneros y familias.

A la luz de los resultados expuestos en este avance podemos intuir que la vegetación en el litoral norte-noreste de la isla de Gran Canaria estaba caracterizado por la presencia de Plumbaginaceae, género *Limonium*, tanto de especies de zonas terroso-arenosas llanas como de acantilados, matorrales de Fabaceae principalmente de tipo tropical de hojas finamente pinnadas, elementos de otras familias tropicales (quizás Bignoniaceae ¿?), algunas especies de tipo lauroide-tropical en general escasas (M-2, M-4), distintas especies (probablemente arbustivas) de hoja pequeña (no identificadas) (M-1, M-2, M-4, M-6), la presencia de al menos una palma de tipo *Phoenix* (M-6) y la presencia notoria de *Dracaena* y otras especies de Dracaenaceae (¿?) tipo yuciformes. En general esta zona litoral de Gran Canaria presentaba una alta riqueza florística con un paisaje frondoso de tipo arbustivo dominante en acantilados y lomos y quizás arborescente en valles, cerca de las playas, litoral donde los dragos Pliocenos caracterizarían notablemente este paisaje.



**Figura 5.-** A-C, Dibujos de diferentes improntas que evocan géneros como *Rumex*, *Olea* ¿? o *Phoenix*, respectivamente, materiales que han sido poco trabajados; D-G, diferentes improntas no trabajadas aún, como muestra de la diversidad existente en este yacimiento del Plioceno.

En el Mioceno Superior la flora de la Península Ibérica y aún más la de Europa estaba muy influenciada por la flora arctoterciaria, encontrándose las laurisilvas desplazadas hacia las zonas riparias. Junto a estas floras lauroides perennifolias se habían desarrollado otras desde el Oligoceno, derivadas también de las floras paleotropicales europeas, pero que presentaban un carácter más xérico con presencia notable de familias como Cupressaceae, Mimosaceae, Caesalpiaceae, Fabaceae, Anacardiaceae, Rhamnaceae, etc. (Barrón, 2003). Tanto una flora como otra se extinguen como tales en Europa en el Plioceno, quedando sólo algunos elementos como reliquias en lugares muy favorecidos. Las laurisilvas permanecen en las islas de la Macaronesia, que sirven de refugio de muchos componentes terciarios europeos (Lauraceae, Myrsinaceae, Aquifoliaceae, Theaceae, etc.), pero no ocurre así, o apenas han llegado a nuestros días, con los componentes de las floras paleotropicales xerófilas. Podría suceder, como sucede en parte en la actualidad, que también en aquellas fechas el archipiélago canario se comportaba como zona de refugio de elementos relictuales pero de otras floras más arcaicas ya extintas en el Plioceno europeo.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Lázaro Sánchez-Pinto la especial atención que ha puesto en canalizar adecuadamente este trabajo. Igualmente agradecemos a dos correctores anónimos que se han esmerado en limar mis despistes, mejorando la versión final del texto.

#### BIBLIOGRAFÍA

- ÁLVAREZ RAMIS, C., LAAMARTI, N. & VEGAS, J. (2000). A preliminary palynological study of epiclastic deposits from “Caldera de Taburiente”. La Palma Island, Canary Archipelago, Spain. *Plant Cell Biology and Development*, 11: 50-57.
- ANDERSON, C.L., A. CHANNING & A.B. ZAMUNER, (2009). Life, death and fossilization on Gran Canaria: implications for Macaronesian biogeography and molecular dating. *Journal of Biogeography*, 36: 2189-2201.
- BARCELLS R., J.L. BARRERA & J.A. GÓMEZ (1990a). *Mapa Geológico de España. Escala 1:25.000. Hoja, Teror (Memoria)*. Instituto Tecnológico Geominero de España (ITGE). Madrid: 128 pp.
- BARCELLS R., J.L. BARRERA & J.A. GÓMEZ (1990b). *Mapa Geológico de España. Escala 1:25.000. Hoja, Santa Lucía (Memoria)*. Instituto Tecnológico Geo-Minero de España (ITGE). Madrid: 114 pp.
- BARCELLS R., J.L. BARRERA & J.A. GÓMEZ (1990c). *Mapa Geológico de España. Escala 1:25.000. Hoja, San Bartolomé de Tirajana (Memoria)*. Instituto Tecnológico Geominero de España (ITGE). Madrid: 153 pp.
- BARCELLS R., J.L. BARRERA & M.T. RUIZ GARCÍA (1990d). *Mapa Geológico de España. Escala 1:25.000. Hoja, Las Palmas de Gran Canaria (Memoria)*. Instituto Tecnológico Geominero de España (ITGE). Madrid: 130 pp.
- BARRÓN, E. (2003). Evolución de las floras terciarias en la Península Ibérica. *Monograf. Jard. Bot. Córdoba*, 11: 63-74.

- BARRÓN, E. & C. DIÉGUEZ (2001). Estudio macroflorístico del Mioceno Inferior lacustre de la Cuenca de Rubielos de Mora (Teruel, España). *Bol. Geol. Minero*, 112(2): 13-56.
- BRAVO, T. (1954). *Geografía General de las Islas Canarias*. Tomo I. Goya Ediciones. Santa Cruz de Tenerife. 411 pp.
- BRAVO, T. (1964). *Geografía General de las Islas Canarias*. Tomo II. Goya Ediciones. Santa Cruz de Tenerife. 594 pp.
- DE NASCIMENTO, L., K.J. WILLIS, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, C. CRIADO & R.J. WHITTAKER (2009). The long-term ecology of the lost forests of La Laguna, Tenerife (Canary Islands). *Journal of Biogeography*, 36: 499-514.
- ERBEN, M. (1995). *Limonium* Mill. (nom. cons.). In S. Castroviejo, C. Aedo, S. Cirujano, M. Lains, P. Montserrat, R. Morales, F. Muñoz Garmendia, C. Navarro, J. Paiva & C. Soriano (eds.), *Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. III, Plumbaginaceae (partim)-Capparaceae*: pp. 2-143. Real Jardín Botánico, CSIC. Fareso. Madrid.
- FUSTER J.M., A. HERNÁNDEZ-PACHECO, M. MUÑOZ, E. RODRÍGUEZ BADIOLA & L. GARCÍA CACHO (1968). *Geología y volcanología de las Islas Canarias. Gran Canaria*. Instituto Lucas Mallada, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid.
- GARCÍA TALAVERA F., L. SÁNCHEZ PINTO & S. SOCORRO (1990). Vegetales fósiles en el complejo traquítico-sienítico de Gran Canaria. *Rev. Acad. Can. Cienc.* 7: 77-91.
- GREUTER W., H.M. BURDET & G. LONG (1989). *Med-Checklist. A critical inventory of vascular plants of the circum-mediterranean countries. 4. Dicotyledones (Lauraceae-Rhamnaceae)*. Ed. Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève. 448 pp + i-cxxix pp.
- HAUSEN H. (1962). *New contributions to the Geology of Grand Canary (Gran Canaria, Canary Islands)*. Helsinki, Helsingfors. 118 pp + I-X lam. + mapa. El Museo Canario. Las Palmas de Gran Canaria.
- HERENDEEN P.S. & B.F. JACOBS (2000). Fossil legumes from the Middle Eocene (46.0 Ma) Mahenge Flora of Singida, Tanzania. *American Journal of Botany* 87(9): 1358-1366.
- ITGE (Instituto Tecnológico Geominero de España) (1990). *Proyecto MAGMA. Memorias y mapas geológicos de España a escala 1:25.000. Isla de Gran Canaria*: hojas nº 1.100-I-II a 1.114-III (15 hojas).
- MANGAS VIÑUELA, J., Á. MARRERO RODRÍGUEZ & C. SUÁREZ RODRÍGUEZ (2004). Características geológicas del travertino de Los Cristos, Barranco de Azuaje (Gran Canaria, Islas Canarias). *Geo-Temas*, 6(2): 83-86.
- MARRERO, Á. (2000). *Dracaena tamaranae*, el género *Dracaena* y otros afines: análisis morfológico para una aproximación filogenética. *El Museo Canario*, 55: 301-332.
- MARRERO, Á. (2004). Procesos evolutivos en plantas insulares, el caso de Canarias. En J.M<sup>a</sup>. Fernández-Palacios & C. Morici (eds.), *Ecología Insular / Island Ecology*: 305-356. Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET), Cabildo Insular de La Palma. Santa Cruz de Tenerife.



- MARRERO Á. & R.S. ALMEIDA (2003). Novedades taxonómicas del género *Limonium* Mill. subsecc. *Nobiles* en Gran Canaria (Islas Canarias) (Plumbaginaceae-Staticoideae). *Vieraea*, 31: 391-406.
- MARRERO, A., C. SUÁREZ & J. MANGAS, 2002. Primeros hallazgos fósiles de impresas de *Dracaena draco* (L.) L. en Canarias. In: J. Civis & J. A. González Delgado (eds.): *XVIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología y II Congreso Ibérico de Paleontología* (Libro de resúmenes): 174-175. Universidad de Salamanca.
- MITCHELL-THOMÉ R.C., (1976). *Geology of the Middle Atlantic Islands*. Gebrüder Borntraeger. Berlín, Stuttgart. 382 pp.
- NOGUÉ S., L. DE NASCIMENTO, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, R.J. WHITTAKER & K.J. WILLIS (2013). The ancient forests of La Gomera, Canary Islands, and their sensitivity to environmental change. *Journal of Ecology*, 101: 368-377.
- PÉREZ-TORRADO FJ. (2000). *Volcanoestratigrafía del Grupo Roque Nublo, Gran Canaria*. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Cabildo de Gran Canaria. Las Palmas de Gran Canaria. 459 pp.
- SAPORTA, G. (de), (1865). Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire. 2<sup>a</sup> partie, III, Flore d'Armissan et de Peyriac, dans le bassin de Narbonne (Aude). *Ann. des Sci. Nat.*, sér. 5, Bot., t. IV: 5-264 + 13 lám.
- SAPORTA, G. (de), (1873). Études sur la végétation du Sud-est de la France a l'époque tertiaire. Révision de la flore des gypses D'Aix. Supplément I. Dicotyledoneae. *Ann. des Sci. Nat.*, sér 5, Bot., t. XVIII: 23-146 + 12 lám.
- SAPORTA, G. (de), (1889). Dernières adjonctions a la flore fossile d'Aix-en-Provence. Description des espèces - 2e partie. Dycotileae. *Ann. des Sci. Nat.*, sér. 7, Bot., t. X: 1-192 + 20 lám.
- SCHMINCKE H.-U. (1967). Mid-Pliocene Fossil Wood from Gran Canaria. Preliminary Note. *Cuad. Bot. Canar.* 11: 19-20.
- SCHMINCKE, H.-U. (1968). Pliozäne, subtropische vegetation auf Gran Canaria. *Naturwissenschaften*, 55(4): 185-186.
- SCHMINCKE H.-U. (1976). The geology of the Canary Islands. In G. Kunkel (ed.). *Biogeography and ecology in the Canary Islands*. 67-184. Dr. W. Junk b.v. Publishers the Hague.
- VEGAS, J., M.C. ÁLVAREZ RAMIS & N. LAAMARTI (1998). Reconstrucción de los megarrestos vegetales fósiles encontrados en los sedimentos epiclásticos de la Caldera de Taburiente. La Palma (Islas Canarias). En C. Castillo y M. Martín (eds.): *Actas de las XIV Jornadas de Paleontología*: 187-189. Tenerife.

VIERAEA	Vol. 41	385-388	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

## Registro fósil de *Dracaenites Saporta* en el Plioceno de Gran Canaria, islas Canarias

SUÁREZ-RODRÍGUEZ, C. (2013). A *Dracaenites Saporta* fossil in the Pliocene of Gran Canaria, Canary Islands. *VIERAEA* 41: 385-388.

Los recientes trabajos sobre registros vegetales fósiles en Canarias certifican la presencia de materiales de antigüedad plio-miocena en algunos puntos de las Islas. En Gran Canaria, se remontan al periodo Mioceno (GARCÍA-TALAVERA *et al.*, 1995 [*Rev. Acad. Canar. Cienc.*, VII (2,3 y 4), 77-91.]; ANDERSON *et al.*, 2008 [*Journal of Biogeography*, 36: 2189-2201]) teniendo como referencia para el Plioceno algunos de los yacimientos localizados en materiales geológicos pertenecientes al ciclo magmático Roque Nublo, ubicado entre los 2,7-5,5 ma (SCHMINCKE, 1967 [*Cuad. Bot. Canar. II*: 19-21]; 1968 [*Naturwissenschaften*, 55(4): 185-186]).

La localización en Gran Canaria (975 m s.n.m., Bco. de La Virgen) de un yacimiento con abundantes improntas y fragmentos de hojas fosilizadas conservadas —tanto en forma de compresión como de impresión— y trozos de madera mineralizada así como huellas de troncos, embebidos algunos de ellos dentro de material brechoide de la Formación Roque Nublo, de edad pliocena, aporta una nueva referencia a la paleobotánica insular.

La aparición entre las primeras muestras del material observado de fragmentos de pseudovainas amplexicaules de inserción foliar de hojas dirigió nuestra atención hacia los diferentes trabajos sobre el género fósil *Dracaenites* realizados en el siglo XIX por Gastón de Saporta en el sur y sudeste de Francia.

Los macrorrestos e improntas fósiles aparecen insertos entre grandes fragmentos desprendidos de Brecha Roque Nublo que con su rotura favorecieron la salida a la luz de materiales ocultos en la masa general del depósito. Inicialmente, descartamos la posibilidad de que fuesen inclusiones externas posteriores producidas por arrastres al observar que parte de los materiales fosilizados se insertan totalmente en la matriz del depósito. La zona del yacimiento se integra dentro de las planchas de materiales de esta formación ubicados en el ámbito de la considerada como Litofacies Proximal de la actividad volcánica Roque Nublo (PÉREZ TORRADO, 2000 [*Volcanoestratigrafía del Grupo Roque Nublo, Gran Canaria. Cabildo de Gran Canaria*. 459 pp.]).

La distribución de los materiales encontrados permite diferenciar: a) un conjunto de impresiones y fragmentos de hojas mineralizadas —donde podemos distinguir al menos dos tipos de improntas foliares de monocotiledónea, de lo que parecen ser hojas de distintas edades y tamaños e impresiones foliares de especies siempreverdes de laurisilva— insertas en el material lítico de la brecha Roque Nublo y superpuestas unas sobre otras recordando un ramillete o agrupación de hojas terminales; b) huellas y huecos de tallos —asemejando a troncos arborescentes ramificados— algunos de ellos con bifurcaciones o rami-

ficados; c) troncos mineralizados de 2 cm de grosor —algunos con tramos observables de 10 cm o más de largos.

Para una primera caracterización del material fósil se trabajó *in situ*, colectándose posteriormente algunas muestras significativas para su estudio y determinación taxonómica en laboratorio acudiéndose a la bibliografía clásica paleobotánica comparándose el material con las descripciones e iconografía, especialmente las referidas a monocotiledóneas, y con los registros paleobotánicos referentes a este grupo disponibles en la colección del Museo Geológico del Seminario de Barcelona. Aunque se hace necesario una posterior caracterización sobre la verdadera posición geocronológica de estos materiales, del examen de visu parece confirmarse que todo el conjunto pertenece al mismo momento cronoestratigráfico: Ciclo Magmático Roque Nublo GRN, ubicado entre los 2,7-5,5 ma.

### **Fragmentos de inserción foliar de *Dracaenites Saporta***

En relación con este género, la presencia de seis fragmentos fósiles —todos ellos pseudovainas amplexicaules con su base de inserción de la hoja al tronco con anchos de 45-50 mm, apegaminados y con incisiones o pliegues abundantes tanto por el haz como por el envés, correspondientes a hojas jóvenes (Fig. 1, A) y maduras (fig. 1, B)— acercan el hallazgo (*Dracaenites roquenubli*, en prensa, holotipo espécimen Fig. 1, A) al género fósil *Dracaenites* Saporta 1861 (in Heer, 1861. [*Rech. Clim. Vég. Tert. 144. T.: D. sepultus Saporta.*])

### **Improntas foliares**

En cuanto a las improntas foliares, el material observado permite distinguir por un lado, formas de hojas jóvenes con limbos firmes, rígidas, de mayor grosor con medidas en ancho de 9-15 mm y formas de hojas maduras con lámina flexible, a veces revolutas, delgadas en grosor, amoldadas a la superficie-base con anchos de 15-27 mm. Se destacan a continuación sus características morfológicas:

Fragmentos observables (largos visibles entre 20-170 mm) de hojas con lámina foliar entera, de forma lineal, planas, de limbo entero, alargado, de bordes paralelos, de 9-27 mm de ancho, con lámina bien definida, muchas de ellas revolutas, que no parecen tener un haz mediano bien definido aunque destacan algunos nervios a modo de costillas incrustadas en la lámina. Nerviación paralelodroma con nervios primarios paralelos que discurren rectos a lo largo del limbo y que sobresalen de la cutícula, con algunos más destacables que integran a otros menos relevantes. En las formas maduras de lámina flexible el limbo se presenta profusamente manchado con máculas de tono negro.

El estudio macroscópico de las improntas observadas no permite vincularlo aún a ninguno de los actuales *Dracaena* tipo drago (MARRERO & ALMEIDA, 2012 [*International Journal of Geobotanical Research*, Vol. 2 (1): 33-40]).

### **Improntas de troncos y corteza**

En torno a la masa de hojas e impresiones se ubican huellas de corteza y huecos de tallos algunos de ellos con bifurcaciones o ramificados, desde menores de 5 cm de diámetro a más de 15 cm y troncos mineralizados de 2 cm de grosor, algunos con tramos obser-



**A**



**B**



**Figura 1.-** Base de inserción al tronco de hoja (A: envés; B: haz) de *Dracaenites roquenublus*. (escala en cm).

vables de 10 cm o más de largos, asemejándose a troncos de tipo arborescente como los actuales *Dracaena* de Asia o la cercana África (MWACHALA, 2005 [*Systematics and ecology of Dracaena L. (Ruscaceae) in Central, East and Southern Africa*. Dissertation Universität Koblenz]).

En cuanto a la sectorización bioclimática, siguiendo a DEL ARCO *et al.* (2003 [*En* Rodríguez Delgado, O. (edit.): *Apuntes sobre Flora y Vegetación de Gran Canaria*. Las Palmas de Gran Canaria, pp. 33-39]) esta localidad se ubica en el mesomediterráneo-inferior pluviestacional subhúmedo (con nieblas del alisio) correspondiendo a la serie de vegetación climatófila del *Lauro-Perseo indicae sigmetum* de la cual también se incrustan improntas mineralizadas de especies aún por determinar en la misma masa de materiales fósiles. En relación con el paleohábitat de este hallazgo, hay que tener en cuenta que, hacia los 3 ma, la paleotopografía de Gran Canaria la caracterizaba el estratovolcán Roque Nublo que pudo alcanzar los 2500 m s.n.m. antes de su proceso de destrucción (PÉREZ TORRADO, op.cit.) y el paleoclima aún no había iniciado el grave deterioro que culminó con las glaciaciones de finales del Pleistoceno.

El descubrimiento de este registro fósil aportará nueva luz en relación con las diferentes hipótesis filogenéticas, paleoclimáticas y biogeográficas que se barajan sobre uno de los géneros emblemáticos de la flora canaria, *Dracaena L.* (MARRERO *et al.*, 1998 [*Botanical Journal of the Linnean Society*, 128 (3): 291-314.]) y permite exponer algunas nuevas consideraciones sobre la presencia de *Dracaena* en Canarias. En primer lugar, traslada cronológicamente la presencia del género desde el Holoceno, donde lo ubican los hallazgos realizados por nosotros en el Barranco de Azuaje (MARRERO *et al.*, 2000 [In: Cívís, J. & González Delgado, J. A. (eds.): *XVIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología y II Congreso Ibérico de Paleontología*. Universidad de Salamanca (Libro de resúmenes, págs. 174-175)]) al Plioceno retrotrayendo la presencia de antecesores de *Dracaena L.* a aquel periodo geológico. Especialmente, se reubica a este género en el cinturón montano paleoinsular, permitiendo nuevas interpretaciones paleoclimáticas que contrastan con la vinculación actual al cinturón termófilo de las poblaciones de *Dracaena L.*

CARLOS SUÁREZ RODRÍGUEZ

*Dirección General de Ordenación del Territorio. Gobierno de Canarias*  
 csuarod@gobiernodecanarias.org

VIERAEA	Vol. 41	389-394	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

## Una nueva población de *Christella dentata* (Forssk.) Brownsey & Jermy (Pteridophyta: Thelypteridaceae) en Tenerife, islas Canarias

BARONE, R., F. HERNÁNDEZ ROMERO & M. L. RODRÍGUEZ NAVARRO (2013). A new population of *Christella dentata* (Forssk.) Brownsey & Jermy (Pteridophyta: Thelypteridaceae) in Tenerife, Canary Islands. *VIERAEA* 41: 389-394.

*Christella dentata* (Forssk.) Brownsey & Jermy es un pteridófito cuya distribución mundial comprende distintas regiones tropicales y subtropicales del Viejo Mundo (península ibérica, Creta, Azores, Madeira, Canarias, Cabo Verde y varios países del África continental), estando presente también en América, donde ha sido introducido en tiempos recientes (Castroviejo *in* Castroviejo *et al.*, 1986 [*Flora iberica*, Vol. I]; Salvo, 1990 [*Guía de helechos de la Península Ibérica y Baleares*]; Lobin *et al.*, 1998 [*Nova Hedwigia* 115: I-III + 1-115]). Desde el punto de vista biogeográfico, esta especie es considerada un elemento “tropical-subtropical” por Dansereau (1961 [*Agron. Lusit.* 23: 151-181]), aunque ha sido definida posteriormente como “pantropical” (Díez Garretas & Salvo, 1981 [*Actas III Congr. OPTIMA. Anales Jard. Bot. Madrid* 37 (2): 455-462]) o “paleotropical-subtropical” (Lobin *et al.*, 1998).

En el archipiélago canario *C. dentata* se ha citado hasta ahora para las islas de Gran Canaria, Tenerife, La Gomera y La Palma (Beltrán Tejera, 1995 [*Guía para la identificación de los helechos de Canarias*]; Acebes Ginovés *et al. in* Arechavaleta *et al.*, 2010 [*Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos, plantas y animales terrestres 2009*]). Las primeras menciones se deben a von Buch (1825 [*Physicalische Beschreibung der Canarischen Inseln*]) y Webb & Berthelot (1836 [*Phytographia Canariensis III in Histoire Naturelle des Îles Canaries*]), quienes lo denominan como *Aspidium molle* Swartz. Aunque Acebes Ginovés *et al. in* Arechavaleta *et al.* (2010) tratan a este helecho como “nativo seguro” en Canarias, lo cierto es que hay dudas al respecto, ya que Kunkel (1967 [*Helechos cultivados*]) lo incluye entre los que son objeto de cultivo en las islas, señalando con posterioridad (Kunkel *in* Kunkel, 1992 [*Flora y vegetación del archipiélago canario. Tratado florístico, 1ª parte*]) lo siguiente: “... también cultivada; en los invernaderos fácilmente se convierte en «mala hierba»”. Beltrán Tejera (1995) indica que si bien la especie ha sido citada como silvestre, originalmente fue, con toda probabilidad, una planta cultivada, opinión compartida por Santos & Reyes-Betancort (2009/2010 [*Rincones del Atlántico* 6/7: 70-81]). Al margen de este particular, actualmente se trata de un pteridófito muy raro en todo el estado español, considerándose amenazado (cf. Mesa *et al. in* Bañares *et al.*, 2004 [*Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada en España. Taxones prioritarios*]).

En la isla de Tenerife este helecho ha sido citado por distintos autores, los cuales son mencionados en la síntesis de Benl (1967 [*Nova Hedwigia* 14: 69-105]), así como en la re-

copilación corológica de Barquín & Voggenreiter (1988 [*Prodromus del atlas fitocorológico de las Canarias occidentales. Parte I: Flora autóctona y especies de interés especial. II*]). Las localidades señaladas hasta ahora en la bibliografía se circunscriben a la vertiente norte de Tenerife, desde el macizo de Anaga hasta Los Silos (Barquín & Voggenreiter, 1988; Danton & Guittonneau, 1997 [*J. Bot. Soc. bot. Fr.* 4: 5-14]), donde aparece de forma muy esporádica en zonas bajas y de medianías, dentro de un rango altitudinal comprendido principalmente entre los 250 y 300 m, a tenor de las citas concretas ofrecidas por Burchard (1929 [*Beiträge zur Ökologie und Biologie der Kanarenpflanzen*]) y Lid (1967 [*Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo. I. Matem.-naturv. Kl. n.s.* 23: 1-212]), y teniendo en cuenta los comentarios adicionales de Benl (1967) y Benl & Sventenius (1970 [*Nova Hedwigia* 20: 413-462]).

En las últimas décadas escasean los hallazgos de *C. dentata* en Tenerife, tal y como queda demostrado al inventariar el material de herbario depositado en TFC, TFMC, ORT y LPA (Anexo I) y revisar las contadas citas bibliográficas disponibles (p. ej. Danton & Guittonneau, 1997). Entre los cuatro pliegos procedentes de esta isla destacan tres referidos a sendas localidades de la vertiente sur, barranco Seco (Adeje) (Gil Rodríguez, 1973 [*Estudio taxonómico y corológico de las pteridophytas en la Isla de Tenerife*]; R. Mesa leg.) y barranco del Río (Arico-Granadilla de Abona) (M. C. Gil Rodríguez leg.), ya que son las únicas menciones para dicho sector. La altitud aproximada de la primera localidad es de 408 m (R. Mesa, *in litt.*), cota superior a las citas de Burchard (1929), Lid (1967) y Benl & Sventenius (1970). La rareza de este helecho en Tenerife es tal que no es cartografiado en el “libro rojo” de la flora vascular española, y sí en cambio para La Gomera y La Palma (Mesa *et al. in* Bañares *et al.*, 2004). Teniendo en cuenta estos antecedentes, resulta de especial interés dar a conocer el hallazgo reciente de una nueva población de *C. dentata* en el noroeste de Tenerife.

El día 4 de agosto de 2012 se halló un pequeño grupo de ejemplares de este helecho en la pared exterior de un invernadero agrícola anexo al barranco del Espinal, sito entre las localidades de Tejina y Valle de Guerra, a una altitud de 75 m (Figura 1). La posición precisa de esta población, en coordenadas UTM (WGS84), es la siguiente: 28R 365198 / 3157740. En la fecha indicada se colectó una pequeña muestra (fronde sin soros). Con posterioridad, el 1 de septiembre del mismo año, se contaron cinco individuos, ninguno de los cuales tenía soros, aunque se encontraban en buen estado y con las frondes bien desarrolladas. En cambio, el 1 de noviembre dos ejemplares estaban en plena esporulación, tomándose algunas fotos de detalle de las pinnas con soros formados en las pínulas para su ulterior determinación (Figura 2). Esta fue confirmada por J. L. Pérez Calo (*in litt.*), aunque ya se había identificado por nuestra parte como *C. dentata*, tras la consulta de diversas obras y artículos de referencia (Valdés *et al.*, 1987 [*Flora Vasculare de Andalucía Occidental*, Vol. 1]; Salvo, 1990; Lobin *et al.*, 1998; Sánchez Velázquez, 2004 [*Bot. Complut.* 28: 39-50]). Finalmente, el 22 de mayo de 2013 se evaluó de nuevo esta población, que había aumentado a ocho ejemplares, seis de ellos vivos y otros dos muertos en el momento de la visita.

El entorno de esta población está muy modificado y humanizado, ya que la zona mantiene una gran actividad agrícola. Así, las escasas plantas acompañantes son en parte pteridófitos introducidos en las islas, tales como *Cyrtomium falcatum* (L.) C. Presl y *Nephrolepis exaltata* (L.) Schott, aunque en las cercanías resulta común *Adiantum capillus-veneris* L.,

especie considerada “nativa posible” por Acebes Ginovés *et al.* in Arechavaleta *et al.* (2010). La presencia de todos estos helechos guarda una relación directa con la humedad existente en las paredes de los invernaderos del área, sujetos a frecuentes riegos. En este sentido, es muy probable que la existencia local de *C. dentata* haya tenido su origen en escapes procedentes de plantas cultivadas, algo que ya se apuntó con anterioridad para la generalidad del archipiélago canario y que también han señalado Schäfer (2002 [*Flora of the Azores. A Field Guide*]) y Silva *et al.* in Borges *et al.* (2010 [*Listagem dos organismos terrestres e marinhos dos Açores*]) para las islas Azores. Tal posibilidad es igualmente considerada por Ballesteros *et al.* (2007 [*Flora Montiberica* 35: 22-23]) ante el hallazgo reciente de un único individuo en Alicante (España), en un ambiente antropizado.

*C. dentata* ocupa en Canarias, sobre todo, ambientes no forestales, como paredes húmedas anexas a cultivos de plataneras y proximidades de conducciones de agua (Santos, 1983 [*Vegetación y flora de La Palma*]; Bonalberti Peroni *et al.*, 2000 [*Pag. Bot.* 25: 46-67]), así como muros y cauces de barranco, en sitios húmedos (Mesa *et al.* in Bañares *et al.*, 2004). Page (1977 [*Fern Gaz.* 11 (5): 297-312]) lo encuadra ecológicamente en zonas de baja altitud, asociado a márgenes húmedos y rocosos de arroyos, y Lems (1960 [*Sarracenia* 5: 1-94]) lo menciona alrededor de manantiales. Asciede como máximo hasta los 500 o 600 m (Benl & Sventenius, 1970; Kunkel, 1977 [*Naturalia Hispanica* 7: 1-137]; Santos & Fernández-Galván, 1977 [*Index Seminum quae hortus acclimatationis plantarum Arautapae pro mutua commutatione offert*]; Mesa *et al.* in Bañares *et al.*, 2004), y de forma ocasional puede presentarse en el límite inferior del monteverde, aunque, como ya se ha señalado antes, su óptimo se encuentra en cotas menores, descendiendo hasta los 30 m en La Gomera y los 10 m en La Palma (Benl & Sventenius, 1970), mientras que en Tenerife, de momento, la población más baja (75 m s.n.m.) es la citada como nueva en esta nota. Llama mucho la atención la localidad palmera mencionada por Pitard & Proust (1908 [*Les Îles Canaries. Flore de l'Archipel*]): Cumbre Nueva, entre 800 y 1.000 m, por cuanto se sale de los requerimientos ecológicos típicos de esta especie en Canarias (cf. Page, 1977).

Con respecto a su abundancia, Beltrán Tejera (1995) solo lo considera común en La Gomera y La Palma, y Mesa *et al.* in Bañares *et al.* (2004) localizaron entre ambas islas un total de 1.632 individuos distribuidos en ocho poblaciones, con presencia en 15 cuadrículas UTM de 1x1 km. En Gran Canaria no ha vuelto a hallarse desde la cita aportada por O. Simony en 1901 (Suárez, 1994 [*Estudio de los relictos actuales del monte verde en Gran Canaria*]), lo cual se confirma al revisar los pliegos de herbario depositados en instituciones científicas de Canarias y las referencias bibliográficas más recientes (p. ej. Mesa *et al.* in Bañares *et al.*, 2004).

A la luz de la información expuesta en esta nota, debería revisarse el carácter de especie nativa de *C. dentata* en el archipiélago canario y en la península ibérica, o al menos considerar como muy probable el origen alóctono de algunas poblaciones, siendo más apropiado catalogar a este helecho como “nativo posible” y no como “nativo seguro” en nuestras islas. En consecuencia, habría que reexaminar también su estatus de “En Peligro (EN)” (Mesa *et al.* in Bañares *et al.*, 2004) y “En peligro de extinción” (*Catálogo Español de Especies Amenazadas*) en el conjunto del estado.

Cabe agradecer a los responsables de los distintos herbarios las facilidades prestadas (Dr. Águedo Marrero, LPA; Dr. Arnoldo Santos, ORT; Lázaro Sánchez-Pinto y María Ob-



dulia Fragoso, TFMC; y Dr. Juan Ramón Acebes Ginovés, TFC), así como a Alejandro de Vera la mejora de las fotos digitales. Joaquín Vizcaíno, Miguel Fernández del Castillo y V. Rubén Cerdeña acompañaron al primer autor en algunas de las visitas realizadas a la nueva población de *C. dentata*, y Ricardo Mesa y la Dra. María Candelaria Gil Rodríguez facilitaron información sobre sus hallazgos en Tenerife. Además, M. Fernández del Castillo y L. Sánchez-Pinto tradujeron unos textos en inglés y en alemán, respectivamente. Por último, la revisión crítica de esta nota fue realizada por el Dr. Arnoldo Santos, a quien se la dedicamos, con motivo de su próxima jubilación y en reconocimiento a su ingente labor de estudio de la flora canaria y macaronésica en general.

**Exsiccatum:** *Christella dentata* (Forssk.) Brownsey & Jermy. Barranco del Espinal (Tejina-Valle de Guerra), Tenerife, 04-VIII-2012 (Leg. R. Barone) (TFMC/PV 6817).

**Anexo I.-** Relación de otros pliegos de herbario de *C. dentata* procedentes de Tenerife y depositados en instituciones científicas de Canarias

*Aspidium molle* Swartz. Ins. Teneriffae: in valle orotavensis barranco de S. Antonio, in rupestribus, III.1905 (Leg. et det. Oscar Burchard) (ORT 81). *Christella dentata* (Forssk.) Brownsey & Jermy. Bco. Seco (Adeje), Tenerife, 7-VI-1997 (Leg. R. Mesa Coello) (TFMC/PV 4873 + 3 *duplic.*). Tenerife: Barranco del Río, 1-10-1972 (Leg. María Candelaria Gil Rodríguez) (TFC 33665 + *duplic.*). Tenerife: Barranco Seco, en los rodales del barranco junto a *Adiantum nigrum* L., 10-03-1973 (Leg. María Candelaria Gil Rodríguez) (TFC 33668).



**Figura 1.-** Aspecto general de la población de *Christella dentata* localizada junto al barranco del Espinal (Tejina-Valle de Guerra), Tenerife. (Foto: R. Barone).



**Figura 2.-** Detalle de las pinnas de *Christella dentata* con soros formados en las pínulas que contienen soros formados. Bco. del Espinal (Tejina-Valle de Guerra), Tenerife, 1.XI.2012. (Foto: R. Barone).

RUBÉN BARONE<sup>1</sup>, FABIÁN HERNÁNDEZ ROMERO<sup>2</sup> & MARÍA LETICIA RODRÍGUEZ NAVARRO<sup>3</sup>

<sup>1</sup> C/. Eduardo Zamacois, 13-3<sup>ª</sup>A, E-38005 Santa Cruz de Tenerife, islas Canarias  
makaronesia68@yahoo.es

<sup>2</sup> C/. Rectora María Luisa Tejedor, 35, portal 2, Vvda. 24  
E-38320 San Cristóbal de La Laguna, Tenerife, islas Canarias  
fabianhr.mfyclalaguna@gmail.com

<sup>3</sup> C/. Aguacada, 10, portal 3, 2<sup>ª</sup>B, E-38240 Punta del Hidalgo  
San Cristóbal de La Laguna, Tenerife, islas Canarias  
lrodnava@gobiernodecanarias.org

VIERAEA	Vol. 41	395-398	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

***Psilotum nudum* (L.) P. Beauv.  
new species to the Canary Islands  
(Pteridophyta: Psilotaceae)**

WILDPRET DE LA TORRE, W. & V. E. MARTÍN OSORIO (2013). *Psilotum nudum* (L.) P. Beauv.  
Nueva especie para las islas Canarias (Pteridophyta: Psilotaceae). *VIERAEA* 41: 395-398.

*Psilotum nudum*, Psilotaceae, Whisk Fern or Skeleton Fork Fern is reported for the first time in the Canary Island growing epiphyte and on garden soils of Tenerife and Lanzarote Islands.

Few specimens of *Psilotum nudum* were found growing as a terrestrial plants in shady sandy soils of volcanic origin, close to the damp conditions on the basis of trunks of three exotic ornamental plants, *Crassula ovata*, *Euphorbia ingens* and *Ficus benjamina* planted in two gardens from Tahiche, Lanzarote (November 2006) and Radazul, Tenerife (June 2007). We have observed an exemplar growing epiphytic on a *Ficus macrophylla* trunk, five meters above the level of soil, on the Botanical Garden, Jardín de Aclimatación de Plantas de La Orotava, Tenerife (2010).

The pteridophyte *Psilotum nudum* (L.) P. Beauv. is distributed in Paleotropical areas. The first citation of this taxon in Europe was reported to Cádiz province (Molesworth, 1966 [*Taxon* 15: 82]). The presence of this taxon in naturalized state is new to the Canary Islands. This species, in the Macaronesian Region, until now only recorded in the Cabo Verde Archipelago for the islands Santo Antão, São Nicolau, and Brava.

In the many *Index Seminum* [*Hortus Aclimatationis Plantarum Arautapae, pro mutua commutatione offert*] the plant is listed as a cultivated species since the year 1947 until 1956 without number in the catalogues and from 1957 with different numeration in the respective Indexes (n° 322 *Psilotum triquetrum* Schwartz), 1960 (n° 241 *Psilotum triquetrum* Schwartz) and 1961 (n° 237 *Psilotum triquetrum* Schwartz). No more citations have appeared in the different Indexes issued up to date. It seems probably that the recent introduction must be done by commercial garden center.

*Psilotum nudum* occurs as a minor weed in greenhouses [Flora of North America <http://www.efloras.org>]. Many horticultural forms including one without appendages and with terminal synangia (Rouffa, 1971 [*American Fern Journal* 61: 75-86.]) are grown, especially in Japan.

We believe that the species can be defined as naturalized plants (Richardson *et al.*, 2000 [*Diversity and Distributions*, 6: 93-107]) that reproduce consistently and sustain populations over many life cycles without direct intervention from humans.

The sporophyte grows as a dichotomous green erect herb with many sporangia or pseudosinangia from a subterranean rhizome, which anchors the plant in place and absorbs nutrients by means through filaments like rhizoids, but it isn't a parasite. The culture of

*Psilotum nudum* was easy, requiring only a humus rich potting mixture. The plants should be kept moist, but can withstand a fair amount of drought.

Three ground branches of different exemplars from both populations were collected to serve as witness and have been deposited in the herbarium TFC of the University of La Laguna with the numbers TFC 48167 and TFC 48169.



**Figure 1.-** Sporophyte of *Psilotum nudum* (Photo: Victoria Eugenia Martín Osorio).



**Figure 2.-** Sporangia 4/12/2012 (Photo: Wolf Hermann Wildpret Martín).

WOLFREDO WILDPRET DE LA TORRE & VICTORIA EUGENIA MARTÍN OSORIO

*Departamento de Biología Vegetal (Botánica)*  
*Universidad de La Laguna. 38071 La Laguna, Tenerife, islas Canarias*  
*vemartin@ull.es*

VIERAEA	Vol. 41	399-402	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

## **Rediscovery of *Sideroxylon marginata* (Decne.) Cout. (Sapotaceae) in São Nicolau, Cape Verde Islands**

BARONE, R. (2013). Redescubrimiento de *Sideroxylon marginata* (Decne.) Cout. (Sapotaceae) en São Nicolau, archipiélago de Cabo Verde. *VIERAEA* 41: 399-402.

*Sideroxylon marginata* (Decne.) Cout. is a very rare, endemic tree from the Cape Verde archipelago, which is currently known from the islands of Santo Antão, São Vicente, São Nicolau, Santiago, Fogo and Brava, with an old record from Boavista (Brochmann *et al.*, 1997 [*Sommerfeltia* 24: 1-356]; Lobin *et al.*, 2005 [*Vieraea* 33: 119-144]; Sánchez-Pinto *et al. in* Arechavaleta *et al.*, 2005 [*Lista preliminar de especies silvestres de Cabo Verde. Hongos, Plantas y Animales Terrestres 2005*]). It is found on cliffs and in gorges, from sea level up to 1,350 m a.s.l., but mostly between 200 and 1,000 m (Lobin *et al.*, 2005).

On São Nicolau the only record of this species is from 23<sup>rd</sup> November 1976: a herbarium specimen collected by Per Sunding east of Cachaço village, at an altitude of 650 m, which is deposited in O (Sunding, 1982 [*Garcia de Orta, Sér. Bot.*, 5 (2): 125-138]), and there is also a duplicate of it in LPA (Lobin *et al.*, 2005). In this sense, Lobin *et al.* (2005) pointed out that "...since then the presence has never been reconfirmed". It was previously considered "Critically Endangered (CR)" on this island (Gomes *et al. in* Leyens & Lobin, 1996 [*Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 193: 1-140]; Brochmann *et al.*, 1997).

On 12<sup>th</sup> April 1999, during a short ornithological and naturalistic trip to this island, I found two individuals of *S. marginata* growing together on a volcanic dyke, very close to a traditional path which connects the localities of Cachaço and Ribeira Brava. I collected a sample of one of these trees, which is deposited in TFMC herbarium (see the information on it below). At that moment, there were many floral buds in their early stage of development, but no open flowers or fruits. In a second visit to the same site after more than a decade, on 10<sup>th</sup> November 2010, at least one individual was still alive and in a healthy state, being possible to obtain several digital photos of it (Figures 1 & 2). It had no flowers or fruits. The approximate UTM coordinates (WGS84) of this site are: 26Q 784649 / 1839579.

It is almost sure that this locality is exactly the same quoted by Sunding (1982), as it is very close to Cachaço and the altitude is about 650 m, confirmed by using Google Earth programme. The site is in the periphery of the Monte Gordo Natural Park, a recently established protected area. The cliffs around the individuals of *S. marginata* hold several other endemic plants, like *Aeonium gorgoneum* J. A. Schmidt, *Campanula jacobaea* Webb, *Dracaena draco* (L.) L. ssp. *caboverdeana* Marrero Rodr. & R. Almeida, *Echium stenosiphon* Webb, *Euphorbia tuckeyana* Webb, *Globularia amygdalifolia* Webb, *Launaea picridioides* (Webb) Engl., *Lavandula rotundifolia* Benth., *Paronychia illecebroides* Webb, *Periploca laevigata* Aiton ssp. *chevalieri* (Browicz) G. Kunkel, *Sarcostemma daltonii* Decne., and *Verbascum capitis-viridis* Hub.-Mor. This place is without doubt one of the



most important for the indigenous flora of the island, as it is a mountainous area with cliffs orientated to the north and northeast, within the humid and subhumid zones established by Brochmann *et al.* (1997).

The current rarity of *S. marginata* in the whole archipelago, where it is locally known as “marmulano” (Barbosa, 1961 [*García de Orta*, 9 (1): 35-91]), is supported by the field studies and comments of different botanists, like Chevalier (1935 [*Rev. Bot. Appl. Agric. Trop.* 15: 733-1.090]), Barbosa (1961), Brochmann *et al.* (1997), Duarte & Moreira (2002 [*García de Orta, Sér. Bot.*, 16 (1-2): 51-80]), and Lobin *et al.* (2005). Globally, this species is considered “Endangered (EN)” (Gomes *et al. in* Leyens & Lobin, 1996), and consequently in need of specific conservation measures, e.g. legal protection of new sites, creation of seed banks and wide-ranged educational programmes in local schools about the importance of the endemic plants of the Cape Verde Islands.

I would like to thank my companions in the first trip to S. Nicolau, Miguel Fernández del Castillo, Guillermo García Díaz and Fernando García-Ramos, and also to AviFauna (Sweden) and all the participants in the ornithological trip of November 2010. On the other hand, M. Fernández del Castillo and Ana Monedero revised the English of this manuscript, and Rafael S. Almeida and Águedo Marrero gave me some information about their recent botanical expeditions to S. Nicolau. Prof. Dr. Peter Schönfelder read and corrected the first version of this note. Alejandro de Vera improved the digital photos. Finally, María Obdulia Fragoso and Lázaro Sánchez-Pinto, from the Museo de Ciencias Naturales de Tenerife, facilitated access to TFMC herbarium.

**Exsiccatum:** *Sideroxylon marginata* (Decne.) Cout. Camino Cachaço - Ribeira Brava (cabecera - parte alta junto al dique), S. Nicolau, Cabo Verde, 12-IV-1999. (Leg. R. Barone) (TFMC/PV 4765).



**Figure 1.-** General view of an individual of *Sideroxylon marginata* growing on a volcanic dyke close to the path from Cachaço to Ribeira Brava (São Nicolau, Cape Verde Islands), November 2010. (Photo: R. Barone).



**Figure 2.-** Detail of terminal branches and leaves from the same individual of *S. marginata*. Path from Cachaço to Ribeira Brava (S. Nicolau), November 2010. (Photo: R. Barone).

RUBÉN BARONE

*C/. Eduardo Zamacois, 13-3ª  
E-38005 Santa Cruz de Tenerife, Canary Islands, Spain  
makaronesia68@yahoo.es*

VIERAEA	Vol. 41	403-405	Santa Cruz de Tenerife, noviembre 2013	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

## **Datos sobre la invernada del águila calzada *Aquila pennata* (Gmelin, 1788) (Aves, Accipitridae) en las islas Canarias**

RAMOS, J. J. (2013). Data on the wintering of Booted Eagle *Aquila pennata* (Gmelin, 1788) (Aves, Accipitridae) in the Canary Islands. *VIERAEA* 41: 403-405.

El águila calzada *Aquila pennata* (Gmelin, 1788) es una rapaz paleártica de hábitos migratorios transaharianos (James *et al.*, 2004 [*Rapaces del Mundo*]), aunque algunos ejemplares pueden llegar a pasar el invierno en el sur de España y el norte de África (Thévenot *et al.*, 2003 [*The Birds of Morocco*]). Las poblaciones del oeste de Europa (Francia, Portugal y España) migran por el estrecho de Gibraltar (Mellone *et al.*, 2013 [*Bird Study* 60 (3): 409-413]), donde se contabilizó en 2008 un total de 31.809 aves volando hacia el sur (Fundación Migres, 2009 [*Boletín de ecología Migres* 1: 83-101]).

En las islas Canarias la especie ha sido considerada hasta el momento como migrante de paso regular e invernante irregular, especialmente frecuente durante el paso prenupcial y algo más escasa durante el postnupcial, habiéndose citado para el conjunto del archipiélago, aunque existe un mayor número de observaciones en las islas centro-orientales (Tenerife, Gran Canaria, Fuerteventura y Lanzarote) (Martín & Lorenzo, 2001 [*Aves del Archipiélago Canario*]; Ramos [coord.], 2008 [*Anuario Ornitológico de las islas Canarias 2000-2006*]). Durante los últimos años se ha registrado una serie de observaciones fuera de los periodos de paso migratorio, lo que sugiere una nueva tendencia similar a la ocurrida en el sur de España (Madroño *et al.* [eds.], 2004 [*Libro rojo de las aves de España*]). Estas observaciones se concentran principalmente en el período octubre-febrero, abarcando así todo el invierno, lo que indica la invernada regular y reiterada de la especie en las islas Canarias. A continuación se recopilan las citas publicadas en distintas revistas y anuarios, así como las observaciones propias inéditas, correspondientes al período 2007-2012.

**Fuerteventura.** En enero de 2007 se observó un ave fase oscura en la rosa de Catalina García (Tuineje), mientras que el 18 de enero de 2008 había un ejemplar de fase oscura en idéntico lugar. Posteriormente se observan dos individuos de fase clara el 18 de diciembre 2008 en el municipio de Antigua (Lorenzo *in* Molina *et al.*, 2009 [*Ardeola* 56 (1): 151-172]). El 28 de noviembre de 2007 se detectó un ejemplar de morfo intermedio en las proximidades de la rosa de Catalina García (Trujillo *in* Molina *et al.*, 2010 [*Ardeola* 57 (2): 517-549]). En 2010 se observa el 5 de enero un individuo de fase clara en el municipio de Tuineje (Brouillard *in* Molina *et al.*, 2010 [*Ardeola* 57 (1): 215-241]); ese mismo día se detecta otro ejemplar en Pozo Negro, Antigua (Pérez *in* Molina *et al.*, 2011 [*Ardeola* 58 (1): 193-220]) y otro el 17 de enero en Los Molinos, Puerto del Rosario (Cabrera *in* Molina *et al.*, 2010 [*Ardeola* 57 (1): 215-241]). **Gran Canaria.** Entre el 26 de octubre de 2006 y el 26 de marzo de 2007 se observaron dos individuos en diferentes localidades del municipi-

pio de Telde (Ramos, 2008). En 2007 había uno y dos ejemplares, respectivamente, entre el 1 de enero y el 26 marzo en Las Remudas, Telde (Suárez *in* Molina & Lorenzo, 2007 [*Ardeola* 54 (2): 389-403]), y otro en Aldea Blanca (San Bartolomé de Tirajana) entre el 20 de octubre y el 11 de diciembre de 2007 (Suárez *in* Molina *et al.*, 2008 [*Ardeola* 55 (1): 131-151]). Ese mismo año se detectó un ejemplar de fase clara el 11 de enero en la misma zona y otro en las charcas de San Lorenzo, Las Palmas de Gran Canaria (Ramos & Lorenzo *in* Molina *et al.*, 2012 [*Ardeola* 59 (2): 413-453]). Con posterioridad se avistan dos ejemplares el 22 de diciembre de 2009 en Telde, así como un ave de fase clara el 21 de enero de 2010 en las medianías de Telde (M. A. Suárez, com. pers.). Durante el año 2011 y los comienzos de 2012 se observa de nuevo una pareja en las medianías del municipio de Telde. Según miembros del Colectivo Ornitológico de Gran Canaria (*in litt.*) estas aves pueden ser detectadas a lo largo de todo el año en la isla. **Tenerife.** Se observaron tres ejemplares, uno de fase oscura y dos de fase clara, en diferentes localidades del noroeste de Tenerife entre el 16 de octubre de 2006 y principios de marzo de 2007 (Ramos, 2008). Más adelante se detectó un ejemplar de fase clara en los llanos de Los Rodeos y sus proximidades, entre el 15 de noviembre de 2006 y el 9 de marzo de 2007 (Lorenzo *in* Molina & Lorenzo, 2007 [*Ardeola* 54 (2): 389-403]), así como otro, también de fase clara, el 14 de febrero de 2007 en el malpaís de Güímar (Fariña *in* Molina & Lorenzo, 2007 [*Ardeola* 54 (2): 389-403]). También en 2007 se observan uno y dos ejemplares entre el 8 de enero y el 3 de febrero en Mesa del Mar, Tacoronte (Larsson *in* Molina *et al.*, 2008 [*Ardeola* 55 (1): 131-151]). En el año 2010 el 19 de enero se observa un ejemplar fase clara en la costa de Los Silos, que posteriormente es observado el día 30 del mismo mes en Teno Alto (Buenavista del Norte); el 7 de febrero se observa un ejemplar de fase clara y otros sin determinar en el barranco Hondo (La Victoria) (Trujillo *in* Molina *et al.*, 2011 [*Ardeola* 58 (1): 193-220]) y otro ejemplar el 16 de noviembre en la montaña de Taco (Buenavista del Norte) (Peréz *in* Molina *et al.*, 2011 [*Ardeola* 58 (1): 193-220]). **La Palma.** Entre noviembre de 2006 y febrero de 2008 se observan con frecuencia entre una y tres aves en los municipios de Mazo, Breña Baja, Breña Alta y Santa Cruz de La Palma (Ojeda & Monterrey *in* Molina *et al.*, 2008 [*Ardeola* 55 (1): 131-151]). Otro ejemplar es avistado en Los Llanos de Aridane el 19 de noviembre de 2007 (Burton *in* Molina *et al.*, 2008 [*Ardeola* 55 (1): 131-151]). Además, durante los meses de enero-marzo de 2009 se detectan en varias ocasiones dos aves en los municipios de Santa Cruz de La Palma y Puntallana (Burton *in* Molina *et al.*, 2009 [*Ardeola* 56 (1): 151-172]). Por último, un ejemplar es observado el 16 de enero de 2011 en el municipio de Los Llanos de Aridane (Burton *in* Molina *et al.*, 2010 [*Ardeola* 57 (1): 215-241]). **El Hierro.** El 2 de noviembre de 2007 se observa un ejemplar de fase clara en las proximidades de Tigaday (Trujillo *in* Molina *et al.*, 2010 [*Ardeola* 57 (2): 517-549]).

La invernada de rapaces diurnas de mediano y gran tamaño en las islas Canarias es muy poco conocida hasta el momento (cf. Martín & Lorenzo, 2001). La escasez de aves invernantes de dicho grupo faunístico se debe principalmente a la ubicación geográfica del archipiélago, situado al borde de las principales rutas migratorias (cf. Mellone *et al.*, 2013). Así, *Aquila pennata* puede ser considerada como invernante regular escasa en las islas centro-occidentales, e incluso residente parcial en muy bajo número en algunas de ellas, como ocurre en Gran Canaria, Tenerife y La Palma. Estos datos de invernada y sedentarismo par-

cial pueden corresponder al comienzo de un proceso de colonización del archipiélago, quizás relacionado con el cambio climático a escala global (Petit & Prudent, 2010 [*Cambio climático y biodiversidad en los territorios de ultramar de la Unión Europea*]).

JUAN JOSÉ RAMOS

*Birding Canarias. C/. Doctor Jordán, 11*  
*C.P. 38470. Los Silos, Tenerife, islas Canarias (España)*  
*jramos@birdingcanarias.com*



# VIERAEA

Volumen 41 [2013]

## ÍNDICE

Información para los autores .....	IV
Notice to contributors .....	VI
Presentación.....	1
JAVIER FRANCISCO-ORTEGA	
Viera y Clavijo, Arnoldo Santos y los Siglos de las Luces.....	5
JOSÉ ESPINOSA, JESÚS ORTEA & LEOPOLDO MORO	
Descripción de nuevas especies de marginelas (Mollusca: Neogastropoda: Marginellidae) de las islas Canarias, con aclaraciones sobre otros taxones citados previamente.....	21
JESÚS ORTEA, LEOPOLDO MORO & JUAN JOSÉ BACALLADO	
Descripción de nuevas especies del género <i>Runcina</i> Forbes & Hanley, 1853 (Gastropoda: Opisthobranchia: Runcinacea) de las islas Canarias .....	35
CATAISA LÓPEZ, NOHEMY REGALES, NATALIA MARTÍN, MIGUEL SOLÉ SABATER, MARIANO HERNÁNDEZ & JOSÉ CARLOS HERNÁNDEZ	
Estatus taxonómico de dos especies de equinoideos presentes en Canarias: <i>Arbacia lixula</i> y <i>Arbaciella elegans</i> (Arbaciidae, Echinoidea).....	53
ALEJANDRO MOREIRA-REYES, DAVID ACUÑA & M. <sup>a</sup> CANDELARIA GIL-RODRÍGUEZ	
Caracterización del sebadal de La Caleta, municipio de Valverde, El Hierro, islas Canarias....	61
DARÍO I. OJEDA ALAYÓN	
The Macaronesian bird-flowered element as a model system to study the evolution of ornithophilous floral traits.....	73
JAVIER FRANCISCO-ORTEGA & SCOTT ZONA	
Sweet Sap from Palms, a Source of Beverages, Alcohol, Vinegar, Syrup, and Sugar .....	91
GREGORY J. ANDERSON, DANIEL J. CRAWFORD & GABRIEL BERNARDELLO	
The reproductive biology of island plants: the Juan Fernández and Canary Islands.....	115
JANET C. BARBER, MATTHEW T. DEANGELO & MAURICIO DIAZGRANADOS	
Climate change and predictions of future distributions of Macaronesian <i>Sideritis</i> L. (Lamiaceae): a preliminary assessment.....	129



PILAR MÉNDEZ, LEA DE NASCIMENTO & JORGE ALFREDO REYES-BETANCORT Los pastos naturales de Canarias .....	141
VICTORIA EUGENIA MARTÍN OSORIO, STEPHAN SCHOLZ & WOLFREDO WILDPRET DE LA TORRE La clase fitosociológica <i>Greenovio-Aeonietea</i> en Jandía, Fuerteventura, con descripción de dos nuevas asociaciones .....	161
DANIEL J. CRAWFORD, MARK E. MORT & JENNY K. ARCHIBALD <i>Tolpis santosii</i> (Asteraceae: Cichorieae), a New Species from La Palma, Canary Islands.....	169
STEPHAN SCHOLZ & JORGE ALFREDO REYES-BETANCORT Una nueva especie del género <i>Ferula</i> (Apiaceae) de Fuerteventura, islas Canarias .....	177
JAIME GIL GONZÁLEZ, JACOB B. MORALES MATEOS, MANUEL L. GIL GONZÁLEZ & RICARDO MESA COELLO <i>Vicia voggenreiteriana</i> (Fabaceae) a new species from the island of La Gomera (Canary Islands).....	189
JORGE ALFREDO REYES BETANCORT & JULI CAUJAPÉ CASTELLS Aspectos taxonómicos y nomenclaturales del género <i>Matthiola</i> sect. <i>Acinotum</i> (Brassicaceae) en las islas Canarias .....	203
MYONG-SUK CHO, SEON A YUN, DANIEL J. CRAWFORD, A. SANTOS-GUERRA & SEUNG-CHUL KIM Origin and evolution of woody sow-thistles in the Macaronesian Islands revisited: four decades after the revision of <i>Sonchus</i> (Asteraceae).....	217
MICHAEL GRUENSTAEUDL, ARNOLDO SANTOS-GUERRA, CHRISTINE V. HAWKES & ROBERT K. JANSEN Molecular survey of arbuscular mycorrhizal fungi associated with <i>Tolpis</i> on three Canarian islands (Asteraceae) .....	233
MARK A. CARINE & J. ALFREDO REYES-BETANCORT Diversity and Diversification of the Macaronesian Lauroid Spurges .....	253
JULIA PÉREZ DE PAZ, ROSA FEBLES-HERNÁNDEZ, OLGA FERNÁNDEZ-PALACIOS & MAGÜI OLANGA-CORRAL Evolución y vías de acceso a la dioecia en la Flora Canaria: ¿ <i>Neochamaelea pulverulenta</i> (Cneoraceae) un ejemplo desde heterodicogamia y androdioecia?.....	269
ÁGUEDO MARRERO Revisión cariológico-taxonómica del complejo de <i>Sideritis brevicaulis</i> (Lamiaceae) del Macizo de Teno en Tenerife, islas Canarias.....	293
PHILIP TESTROET, DIETMAR QUANDT, ARNOLDO SANTOS-GUERRA, KAI MÜLLER & WOLFRAM LOBIN Population genetics and conservation of <i>Sideroxylon canariense</i> (Sapotaceae) on the Canary Islands .....	319
BEATRIZ ROCA-VALIENTE, PRADEEP K. DIVAKAR, YOSHIHITO OHMURA, DAVID L. HAWKSWORTH & ANA CRESPO Molecular phylogeny supports the recognition of the two morphospecies <i>Parmotrema pseudotinctorum</i> and <i>P. tinctorum</i> (Parmeliaceae, Ascomycota).....	333

ARANTXA MOLINS, FRANCISCO J. GARCÍA-BREJO, JOSÉ REIG-ARMIÑANA, EVA M. DEL CAMPO, LEONARDO CASANO & EVA BARRENO Coexistence of different intrathalline symbiotic algae and bacterial biofilms in the foliose Canarian lichen <i>Parmotrema pseudotinctorum</i> .....	349
ÁGUEDO MARRERO Aportaciones a la flora pliocena de la isla de Gran Canaria: avances a los estudios florísticos y paleoambientales .....	371
NOTAS / NOTES	
CARLOS SUÁREZ RODRÍGUEZ Registro fósil de <i>Dracaenites</i> Saporta en el Plioceno de Gran Canaria, islas Canarias .....	385
RUBÉN BARONE, FABIÁN HERNÁNDEZ ROMERO & MARÍA LETICIA RODRÍGUEZ NAVARRO Una nueva población de <i>Christella dentata</i> (Forssk.) Brownsey & Jermy (Pteridophyta: Thelypteridaceae) en Tenerife, islas Canarias .....	389
WOLFREDO WILDPRET DE LA TORRE & VICTORIA EUGENIA MARTÍN OSORIO <i>Psilotum nudum</i> (L.) P. Beauv. new species to the Canary Islands (Pteridophyta: Psilotaceae) .....	395
RUBÉN BARONE Rediscovery of <i>Sideroxylon marginata</i> (Decne.) Cout. (Sapotaceae) in São Nicolau, Cape Verde Islands .....	399
JUAN JOSÉ RAMOS Datos sobre la invernada del águila calzada <i>Aquila pennata</i> (Gmelin, 1788) (Aves, Accipitridae) en las islas Canarias .....	403



*This publication is included in the list of serials  
scanned for items of relevance for the followings:*

ZOOLOGICAL RECORD

BIOLOGICAL ABSTRACTS

ÍNDICE ESPAÑOL DE CIENCIAS Y TECNOLOGÍA (ICYT)

ACADEMY OF NATURAL SCIENCES OF PHILADELPHIA,  
PENNSYLVANIA (USA)

NATURAL HISTORY MUSEUM,  
LONDON (UK)

DIALNET, UNIVERSIDAD DE LA RIOJA (ESPAÑA)







# VIERAEA

*Folia scientiarum biologicarum  
canariensium*

Este volumen  
cuarenta y uno se  
terminó de imprimir  
en el mes de noviembre  
de dos mil trece









