

Homenaje al Prof. Dr.

WOLFREDO WILDPRET DE LA TORRE

**Polimorfismos y series polínicas en el género canario *Parolinia*
y parientes continentales *Diceratella* y *Morettia* (Matthioleae-
Brassicaceae). Significado biológico y filogenético**

JULIA PÉREZ DE PAZ, OLGA FERNÁNDEZ-PALACIOS & ROSA FEBLES



INSTITUTO DE ESTUDIOS CANARIOS

LA LAGUNA - TENERIFE

2009

Homenaje al Prof. Dr.
**WOLFREDO WILDPRET
DE LA TORRE**

**Esperanza Beltrán Tejera, Julio Afonso-Carrillo,
Antonio García Gallo & Octavio Rodríguez Delgado
(Editores)**



INSTITUTO DE ESTUDIOS CANARIOS

LA LAGUNA - TENERIFE

2009

Serie
MONOGRAFÍA LXXVIII

Esta edición ha contado con el patrocinio de
la Consejería de Educación, Universidades, Cultura y Deportes del Gobierno de Canarias,
el Área de Sanidad y Relaciones con la ULL del Cabildo de Tenerife,
la Fundación Canaria Salud y Sanidad,
el Excmo. Ayuntamiento de San Cristóbal de La Laguna,
la Facultad de Biología de la Universidad de La Laguna,
la Obra Social y Cultural de CajaCanarias,
el Colegio Oficial de Farmacéuticos de la Provincia de Tenerife,
la Cooperativa Farmacéutica de Tenerife (COFARTE)
y el Colegio Oficial de Biólogos de Canarias.

© 2009, los autores de los capítulos contenidos en el libro
© De esta edición: 2009, Instituto de Estudios Canarios
c/ Bencomo, 32, Apartado de correos 498
38201 La Laguna (Santa Cruz de Tenerife)

Imprime: Gráficas Sabater
Maquetación: Cande da Silva
Diseño de la cubierta del libro: Víctor M. Gómez Reneses
Elaboración, diseño y desarrollo multimedia: Ahora, S.L., Omar Quino Zoncu, Ruymán Gil García & Guillermo
Pozo Cabeza
ISBN: 978-84-88366-82-5
Depósito Legal:

Ilustración de la cubierta y DVD: W. Wildpret de la Torre (archivo de O. Rodríguez Delgado)
Ilustración de la contracubierta: El Drago de Icod de los Vinos a comienzos del siglo XX (foto tomada por Burchard,
1911)

Modo de citación:

Libro completo:
Beltrán Tejera, E., J. Afonso-Carrillo, A. García Gallo & O. Rodríguez Delgado (Eds.), 2009. *Homenaje al Profesor Dr. Wolfredo Wildpret de la Torre*. Instituto de Estudios Canarios. La Laguna (Tenerife. Islas Canarias). Monografía LXXVIII. 872 pp.
ISBN: 978-84-88366-82-5

Un capítulo:
Nezadal, W. & W. Welss, 2009. Aportaciones al conocimiento del bosque termófilo en el noroeste de Tenerife (Islas Canarias). In Beltrán Tejera, E., J. Afonso-Carrillo, A. García Gallo & O. Rodríguez Delgado (Eds.): *Homenaje al Profesor Dr. Wolfredo Wildpret de la Torre*. Instituto de Estudios Canarios. La Laguna (Tenerife. Islas Canarias). Monografía LXXVIII. pp.229-244.
ISBN: 978-84-88366-82-5

El DVD:

Beltrán Tejera, E., 2009. Semblanza de un botánico comprometido con su tiempo. Profesor Wolfredo Wildpret de la Torre. Documentación anexa. DVD. In Beltrán Tejera, E., J. Afonso-Carrillo, A. García Gallo & O. Rodríguez Delgado (Eds.): *Homenaje al Profesor Wolfredo Wildpret de la Torre*. Instituto de Estudios Canarios. La Laguna (Tenerife. Islas Canarias). Monografía LXXVIII.
ISBN: 978-84-88366-82-5

Todos los derechos reservados. Esta publicación (escrita y digitalizada en el DVD) no puede ser reproducida, ni todo ni en parte, ni registrada en –o transmitida por– un sistema de recuperación de información, en ninguna forma ni por medio, sea mecánico, fotoquímico, electrónico, magnético, electroóptico, por fotocopia o cualquier otro, sin el permiso previo por escrito de los titulares del “copyright”.

Polimorfismos y series polínicas en el género canario *Parolinia* y parientes continentales *Diceratella* y *Morettia* (Matthioleae-Brassicaceae). Significado biológico y filogenético

JULIA PÉREZ DE PAZ, OLGA FERNÁNDEZ-PALACIOS & ROSA FEBLES

Jardín Botánico Canario “Viera y Clavijo”. Las Palmas de Gran Canaria.
Apartado 14 de Tafira Alta. 35017 Las Palmas de Gran Canaria. Islas Canarias. España.
jperezdepaz@grancanaria.com; ofernandez@grancanaria.com; rfebles@grancanaria.com

Abstract: The palynological analysis of all seven species of *Parolinia* reveals the presence of intrafloral pollen polymorphism which is also present in the continental relatives of this genus, *Diceratella* and *Morettia*. In other groups of Angiosperms these types of polymorphism have been interpreted as continuous and branched series accompanied by some possibly aggregated pollen diploids. Although their significance is still uncertain, in this case polymorphism may be related to detected genetic duplications in all the species of the genus despite their basic diploid condition. This, along with mixoploidy would support an allopolyploid origin with a possible secondary process of diploidization. The preliminary study of micromorphogenesis confirms the abundance of tetrahedral tetrads and demonstrates the presence of tetragonal and decussate tetrads as well as anomalous tetrads amongst the pollen types detected.

Keywords: Pollen polymorphisms, evolution, angiosperms, tetrads, *Parolinia*, *Diceratella*, *Morettia*, Canarias.

Resumen: El análisis palinológico de las siete especies de *Parolinia* ha puesto de manifiesto la presencia de polimorfismos polínicos intraflorales también presentes en sus parientes continentales *Diceratella* y *Morettia*, que como en otros grupos de angiospermas han sido interpretados como series polínicas continuas y ramificadas acompañadas de algunos agregados polínicos posiblemente diploides. Aunque su significado es todavía incierto, en este caso los polimorfismos podrían estar relacionados con las duplicaciones genéticas detectadas en todas las especies del género, a pesar de su condición de diploides, que junto con la mixoploidía apoyarían un origen alopoliploide, evidenciando asimismo un posible proceso de diploidización. El estudio preliminar de microsporogénesis confirma la abundancia de tetradas tetraédricas y revela la presencia de tetradas tetragonales, decusadas y anómalas acordes con los tipos polínicos detectados.

Palabras claves: Polimorfismos polínicos, evolución, angiospermas, tetradas, *Parolinia*, *Diceratella*, *Morettia*, Canarias.

INTRODUCCIÓN

Parolinia Webb (Brassicaceae) género exclusivo de Canarias integrado por 7 especies, se concentra en Gran Canaria con cuatro (*P.ornata* Webb, *P.platypetala* Kunkel, *P. filifolia*

Kunkel ex Svent. y *P.glabriuscula* Montelongo & Bramwell) y las tres restantes en cada una de las islas occidentales: Tenerife (*P.intermedia* Svent. & Bramwell), La Palma (*P.aridanae* Santos *nomen nudum*) y La Gomera (*P.schizogynoides* Svent.). Ocupan situaciones ecológicas similares, restringidas a laderas secas y soleadas del piso basal de las islas, constituyendo un ejemplo de diversificación por presiones selectivas ambientales similares de estasis ecológico con la posible interacción de la *deriva genética*.

Auto-incompatible y presumiblemente diploide con $2n=22$, se caracteriza por su hábito leñoso y aparente uniformidad en sus caracteres vegetativos y reproductivos que contrasta con su sorprendente diversidad micro-morfológica y genética detectada recientemente con duplicaciones genéticas en todas sus especies, interpretadas como una manifestación de su posible origen alo-poliploide (BRAMWELL *et al.*, 1972; FEBLES, 1989; FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2005; FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2007). Los análisis genéticos moleculares de electroforesis de isoenzimas en 17 poblaciones de *Parolinia* han puesto en evidencia la presencia de *duplicaciones genéticas*, que se han fundamentado en el mayor número de *loci* y de alelos (electromorfos) detectados para un diploide normal, interpretados como bandas fantasmas en enzimas monómeras. Asimismo, la detección de mixoploidía (12%- 60%) en 6 de los 8 taxones analizados en mitosis con coexistencia de células con dotación cromosómica diploide ($2n=22$) y tetraploide ($2n\approx 44$) en un mismo individuo (FEBLES & FERNÁNDEZ-PALACIOS, inéd.), revelarían un proceso de diploidización o poliploidización en el género.

A nivel biogeográfico se ha relacionado con *Diceratella* Boiss., *Morettia* DC. y *Notoceras* (Ait.) Amo, géneros de la disyunción Macaronésica-Sáhara-Síndica-África del Este con los que comparte características morfológicas, citogenéticas ($2n=22$) y palinológicas (JONSELL 1978, 1979; BRAMWELL 1986; LAHHAM & AL-EISAWI, 1987; KHALIK *et al.*, 2002). Análisis filogenéticos moleculares (secuencias ITS) confirman dichas relaciones (WARWICK *et al.*, 2007; JAÉN *et al.*, 2007) separando (traspasándolos a la tribu Euclidaeae II) a estos géneros de *Matthiola* con el que comparten la tribu Matthioleae (SCHULZ, 1936).

Los antecedentes palinológicos de *Parolinia* (PÉREZ DE PAZ, 1981) presentan el tipo polínico 3-colpado isopolar longiaxo, finamente reticulado, de lúminas más finas en los colpos y polos, muy similar al de sus parientes continentales más cercanos *Diceratella* y *Morettia*, y muy diferente de *Matthiola* con retículos muchos más amplios, colpos más cortos y a veces inaperturados (ERDTMAN, 1971; KHALIK *et al.* 2002; PÉREZ DE PAZ, inéd.). En la familia Brassicaceae hay antecedentes de granos poliaperturados y tetradas tetraédricas, tragonales y decusadas con microsporogénesis simultánea (LAHHAM & AL-EISAWI, 1987; WATSON & DALLWITZ, 1992; KHALIK *et al.*, 2002).

El hallazgo reciente de una *serie polínica polimórfica* a niveles intraflorales, junto con el tipo polínico normal *tricolpado* en las poblaciones y especies del género (PÉREZ DE PAZ & FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2008), plantea la necesidad de conocer la relación de los tipos polínicos con el proceso de microsporogénesis y tetradas asociadas, fijando como objetivo principal de este trabajo, reconocer las posibles homologías o transformación de los caracteres polínicos implicados, así como el significado biológico y filogenético de estos polimorfismos en un contexto sistemático.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudian 17 poblaciones naturales que representan a todos los taxones actuales de *Parolinia* cuyos pliegos testigos se encuentran en el herbario LPA del JBCVC (Jardín Botánico Canario “Viera y Clavijo”): *P. glabriuscula* (PG): caldera de Bandama (PGB); *P. filifolia* (PF): barranco de Siberio (PFS), barranco de La Aldea (PFA), degollada de Tasartico (PFT); *P. ornata* (PO): barranco de Tirajana (POS), barranco Los Vicentillos (POV), barranco de Mogán (POM); *P. P.platypetala* (PP): barranco de Guayadeque (PPG); *P. intermedia* (PI): punta de Teno (PIT), montaña de Guaza (PIG), Adeje (PIA); *P. schizogynoides* (PS): barranco de Argaga (PSA); *P. aridanae* (PA): Charco Verde (PAC) y tres poblaciones de Gran Canaria no adscritas morfológicamente a ninguna de las especies: barranco de Agaete (POA), barranco de Veneguera (POVE) y riscos de Chapín (PFCH). El polen de los géneros *Diceratella* Boiss. y *Morettia* DC procede del herbario Botanical Museum de Suecia (LD): *Diceratella* sp. (LD: 02-001-0003//7209, Etiopía), *Diceratella canescens* Boiss (LD: 02-001-0002//3242, Irán) y *Morettia canescens* Boiss (LD: 02-001-0006, Argelia-Circ.Ain-Sefra). El material polínico se observa en estado natural y acetolizado (ERDTMAN, 1969; HIDEUX, 1972 y PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007), tanto para las observaciones al MO (Microscopio Óptico BHB con cámara de video Sony acoplada y captación de imágenes con el sistema IPP 5.0), como para el MEB (Microscopio Electrónico de Barrido Jeol JSM 6380LV). Para la observación de las tetradas y microsporas se utilizan yemas florales fijadas 72 horas en FAA, almacenadas en alcohol 70%, teñidas con fucsina básica y observadas al MO (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007). En la terminología palinológica utilizada se ha tenido en cuenta el glosario de pólenes y esporas actuales y fósiles (PUNT *et al.*, 1994).

RESULTADOS

Como en los antecedentes palinológicos de *Parolinia* (*P. ornata*) se ha observado el tipo polínico 3-colpado isopolar reticulado típico de la familia con variaciones de la talla de los granos y del retículo según poblaciones (Lám.1). Con menos frecuencia (≈ 2 -20%) y con apariencia de granos fértiles, junto con los granos de polen normales (3-colpados) se detectan otras formas polínicas que varían fundamentalmente en el número y disposición de las aperturas y consecuentemente en la polaridad y talla de los granos (Lám.2-5).

Tipo polínico normal 3-colpado longiaxo

Simetría y Forma. Granos isopolares con simetría de orden 3 (3-colpados), generalmente longiaxos y sublongiaxos y a veces subesferoidales (P/E = 1.26-1.13). En c.o.m. por lo general son ovales de talla variable con P= 38.3-29.70 y E= 30.4-25.04 μm . En vista polar se presentan casi siempre subcirculares. *Aperturas* con tres colpos largos que dejan una zona polar pequeña ($t = 8$ -7.2 μm). *Exina* de espesor más o menos regular ligeramente más gruesa en el ecuador (2.8-2.3) que en los polos (2.6-2.0). *Tectum* parcial de contorno festoneado, reticulado con muris simplicolumelados y lúminas que van disminuyendo notablemente a medida que se acercan al colpo y polos (Lám.1). *Columelas* pequeñas con cabezas diferentes. Al MEB, el tectum varía de generalmente microreticulado a ocasionalmente reticulado, heterobrochado con lúminas variables de forma (alargadas, redondeadas o poligonales) y talla. Suelen presentar regularmente *granos* de talla más pequeña y equiaxos con zonas interaperturales bastante más convexas y retículo más compacto (Lám.1).

Polimorfismos polínicos descripción y presencia en otros grupos

Junto con las características polínicas de los granos (3-colpados isopolares) normales se han detectado otras *formas polínicas* que se diferencian en el número y disposición de las aperturas y consecuentemente en la polaridad y talla de los granos, pudiéndose observar a niveles intraflorales. Se han reconocido unas 8 formas polínicas (a veces apolares, heteropolares y/o sincolpadas), incluyendo intermedias que en algunos casos se muestran como agregados polínicos diferentes. Su presencia es regular aunque no todas se manifiestan en las distintas especies y poblaciones del género *Parolinia* y parientes continentales de los géneros *Diceratella* y *Morettia* (Tabla 1):

i) Granos mono-aperturados zonados 2-sincolpados (Lám.2.) con dos colpos meridianos a modo de anillo más o menos cerrado que puede dar lugar a un tercer colpo similares a los ya descritos (CLARKE, 1975; KUPRIANOVA, 1979; POZHIDAEV, 1993; DREYER & VAN WYK, 1998; KREUNEN & OSBORN, 1999; HARLEY, 2004; HESSE & ZETTER, 2005; BANKS *et al.*, 2007).

ii) Granos 2-aperturados 2-zonacolpados (Lám.2) con dos pares de colpos unidos según dos anillos similares a formas ya descritas (CLARKE, 1975; POZHIDAEV, 1993 y 2000; DREYER & VAN WYK, 1998).

iii) Granos 2-zono-sincolpados, con dos colpos sinuosos unidos (Lám.3) a modo de *pelota de tenis* similares a formas ya descritas (CLARKE, 1975; POZHIDAEV, 1993 y 2000; DREYER & VAN WYK, 1998; KREUNEN & OSBORN, 1999; BANKS, STAFFORD & CRANE, 2007).

iv) Granos 4- zono-colpados diagonalmente, longiaxos con 4 colpos inclinados dos a dos en W (Lám.3) más o menos unidos similares a las formas ya descritas (CLARKE, 1975; POZHIDAEV, 1993 y 2000). A veces se observan dos colpos más transversales (*6-colpados*), de menor longitud dispuestos a modo de triángulos isósceles (Lám.3).

v) Granos 6(9)-pantocolpados (Lám.4) con los colpos dispuestos según dos triángulos equiláteros opuestos (*6-pantocolpados*) y/o con 3 colpos adicionales (*9-pantocolpados*) que conectan los vértices de los dos triángulos opuestos. Muy generalizados en angiospermas donde suelen ir asociados a formas *tricolpadas* o *tricolporadas* (WODEHOUSE, 1935; ERDTMAN, 1969 y 1972; VAN CAMPO, 1967 y 1976; CLARKE, 1975; BLACKMORE & CRANE, 1998, etc.).

vi) Granos 12-pantocolpados con los colpos dispuestos según dos cuadriláteros opuestos (Lám.4) cuyos vértices se conectan por otros cuatro colpos simulando un cubo. Muy generalizados en angiospermas como los anteriores.

vii) Granos espiraperturados (Lám.5) con colpo (s) en espiral. Suelen coexistir con granos 2 y 4-*zonocolpados* diagonalmente (*tennis ball* y W) y *pantocolpados* como en otros grupos de angiospermas (FURNESS, 1985 y 2008; BLACKMORE & CRANE, 1998; DREYER & VAN WYK, 1998; etc).

viii) Agregados polínicos variables aparentemente por fusión de dos microsporas (Lám.5: 6-9) y posiblemente pólenes diploides (diplandroides) algunas similares a las observadas en el género *Lotus* (Fabaceae) concretamente en *L.tenuis* (RIM & BEUSELINCK, 1996) y *L.berthelotii* endemismo canario (PÉREZ DE PAZ, inéd.).

En todas las formas polínicas descritas se pueden encontrar granos intermedios y de esta manera se pueden agrupar e identificar como cuatro *tipos polínicos* que pueden coexistir variando de una población a otra (Tabla 1):

Tabla 1. Polimorfismos polínicos de *Parolinia* y parientes continentales: Géneros *Diceratella* y *Morettia*.

TAXON- ESPECIE	ISLA/ CON	POB	TIPOS Y FORMAS POLÍNICAS							
			Tipo I zonacolpado		Tipo II zonocolpado		Tipo III pantocolpado		Tipo IV espiriap	AP
			i-1	ii-2	iii-2	iv-4	v-6-9	vi-12	vii	AP
PG	C	PGB	+		+	+	++		+	+
PF	C	PFS	+	+	+	+	+			+
		PFA	+	+	+	+	+		+	+
		PFT	+	+	+	+	+		+	+
POA	C	POA	+		+	+	+		?	
POVE	C	POVE	+			?	+			
PO	C	POS	++		++	++	+		+	+
		POV	+		+	+	+			+
		POM	+		+	+	+			
PFCH	C	PFCH	+		+	+	+			
PP	C	PPG	+		+	+	+	+	+	+
PI	T	PIT	+	+	+	+	++	+	+	
		PIG	+	+	+	+	+	+	+	
		PIA	+	+	+	+	+	+	+	
PS	G	PSA	+		+	+	?		+	
PA	P	PAC	+		+	+	++	++		
Dsp	Af	Etiopía	+		+	+			+	
DC	As	Irán	+		+	+			+	
MC	Af	Argelia	+		+	+			+	

Tipo I) Granos zonacolpados: i) *monoaperturados* 2-SINCOLPADOS con un anillo y ii) *diaperturados* 2-ZONACOLPADOS con 2 pares de colpos simulando dos anillos (Lám.2).

Tipo II) Granos zonocolpados: iii) 2-SINCOLPADOS \pm sinuosos a modo de *pelota de tenis* y iv) 4-COLPADOS DIAGONALMENTE (W). Frecuentemente se asocian a formas *6- colpadas* con 4 colpos meridianos y 2 transversales (Lám.3).

Tipo III) Granos pantocolpados: v) 6(9)-*pantocolpados* y vi) 12-*pantocolpadas* (Lám.4).

Tipo IV) Granos espiriaperturados con colpo en espiral (Lám.5).

AP) Agregados polínicos (Lám.5) variables con aparente fusión de microsporas y posibles pólenes diploides (diploandoides).

Como en otros grupos taxonómicos, estos *polimorfismos intraflorales*, también detectados para sus parientes continentales (Lám.5 y 6), pueden constituir *series polínicas continuas* y *ramificadas* (Lám.7) que presentan un aumento gradual (con formas intermedias) en la

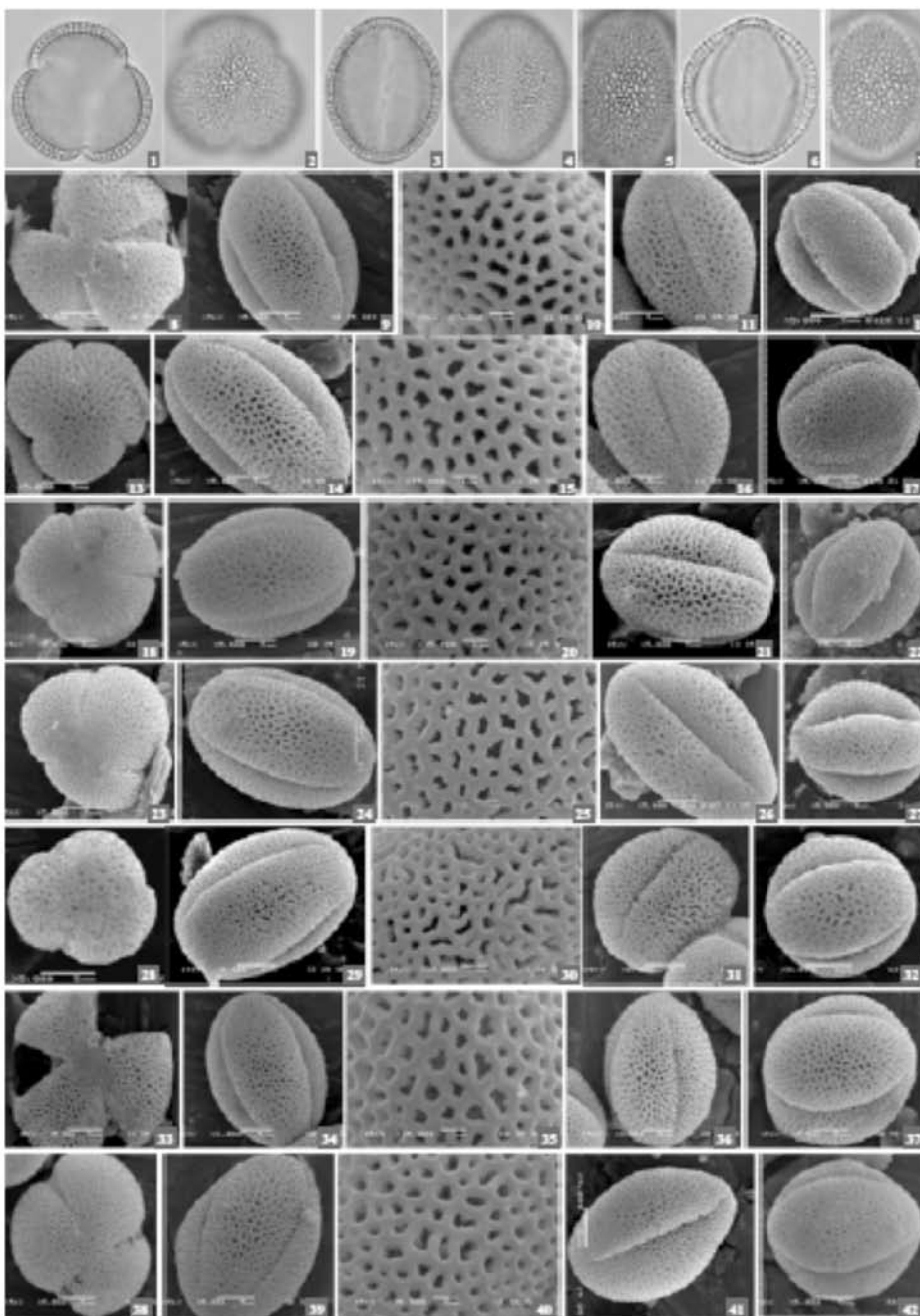


Lámina 1. *Parolinia*. PG: 8-12, PF: 1-7 y 13-17, PO: 18-22, PP: 23-27, PI: 28-32, PS: 33-37, PA: 38-42. Tipo polínico normal en *Parolinia*: 3-ZONOCOLPADO microreticulado heterobrochado.MO: 1 y 2 c.o.e y vista polar superficial; 3 y 6: c.o.m; 4-7: vistas meridianas superficiales con colpo y mesocolpia de frente. MEB: polos (1ª columna), mesocolpia (2ª columna), colpo (3ª) y formas subesferoidales anormales (4ª columna).

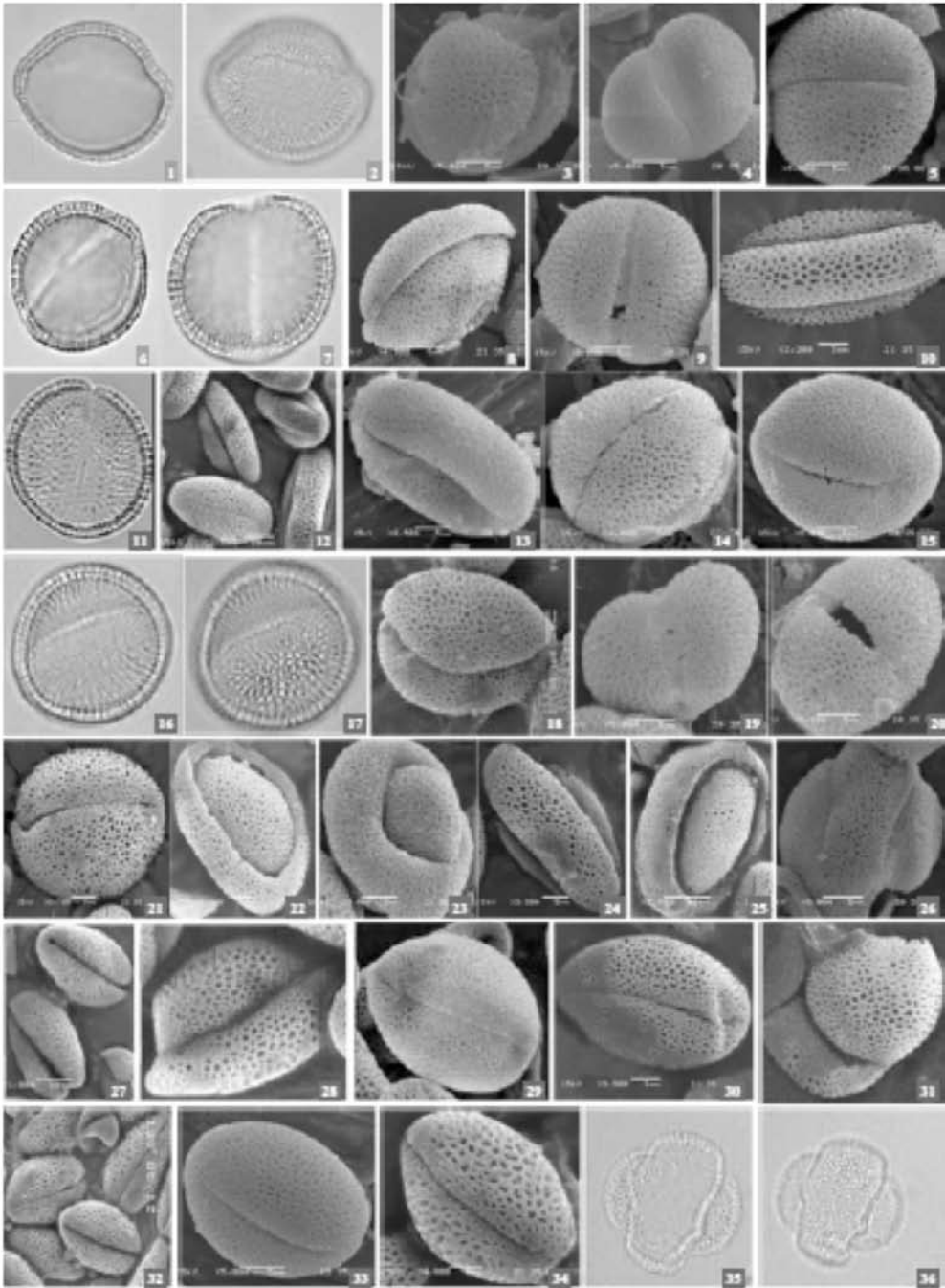


Lámina 2. *Parolinia*. PG: 1-5, PF: 6-10, PO: 11-15, PP: 16-20, PI: 21-26, PS: 27-31, PA: 32-36. Polimorfismos polínicos. Tipo I-ZONAPERTURADO a modo de anillo más o menos cerrado: 2-*sincolpado* (un anillo): todos los granos a excepción de 2-*zonacolpados* (2 anillos): 10, 23, 26, 35 y 36.

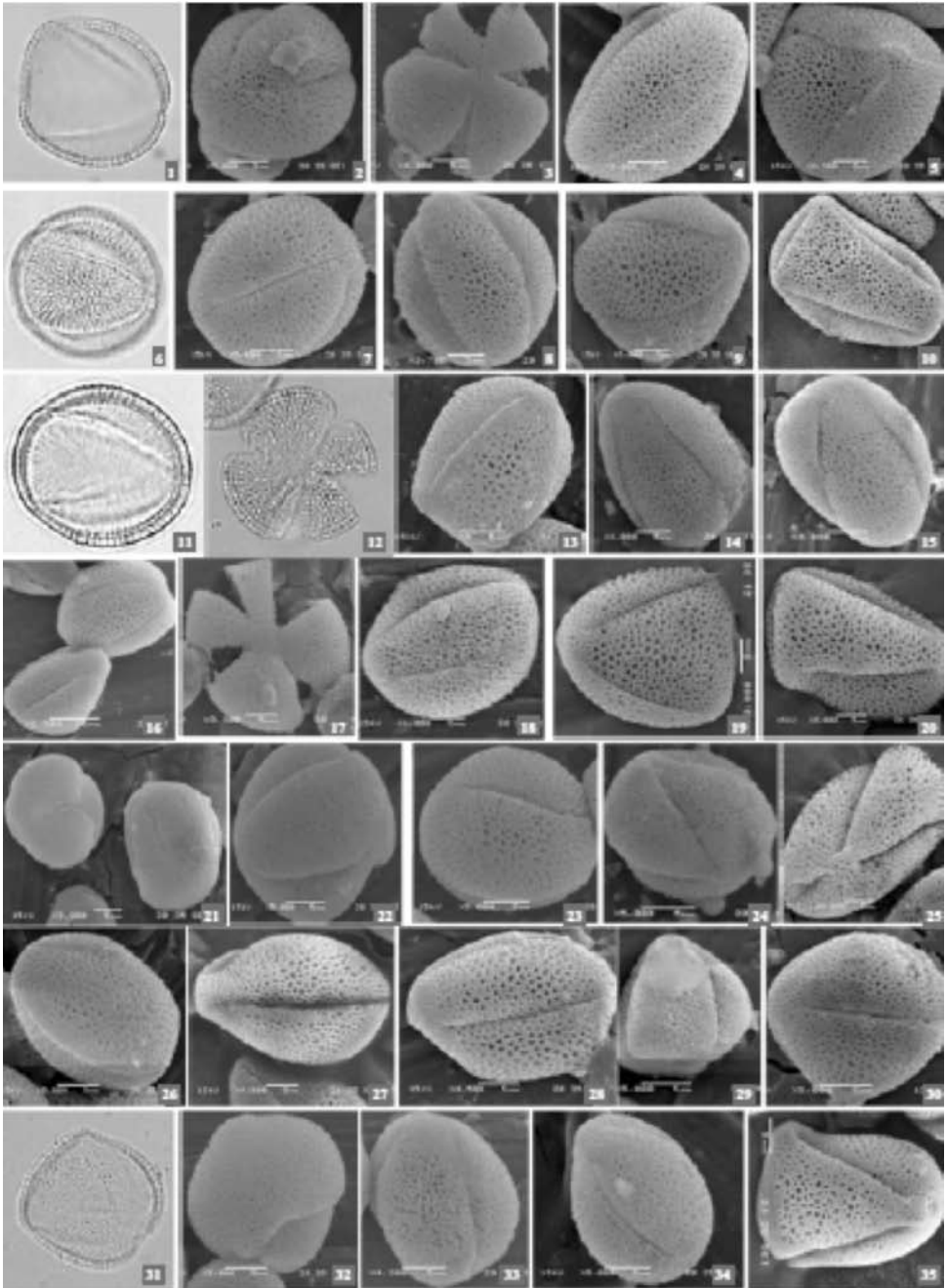


Lámina 3. *Parolinia*. PG: 1-5, PF: 6-10, PO: 11-15, PP: 16-20, PI: 21-25, PS: 26-30, PA: 31-35. Polimorfismos polínicos. Tipo II-ZONOCOLPADO: (i) 2-sincolpado a modo de *pelota de tenis*: 1,2,6-8,11,13, 21-23,26,30,32 y (ii) 4-colpado diagonalmente (W): 3 (vista polar), 4,9,12 (vista polar), 14,15,16,17 (vista polar),18,19,24 a veces con dos colpos transversales (6-colpado): 5,10,20,25,31.

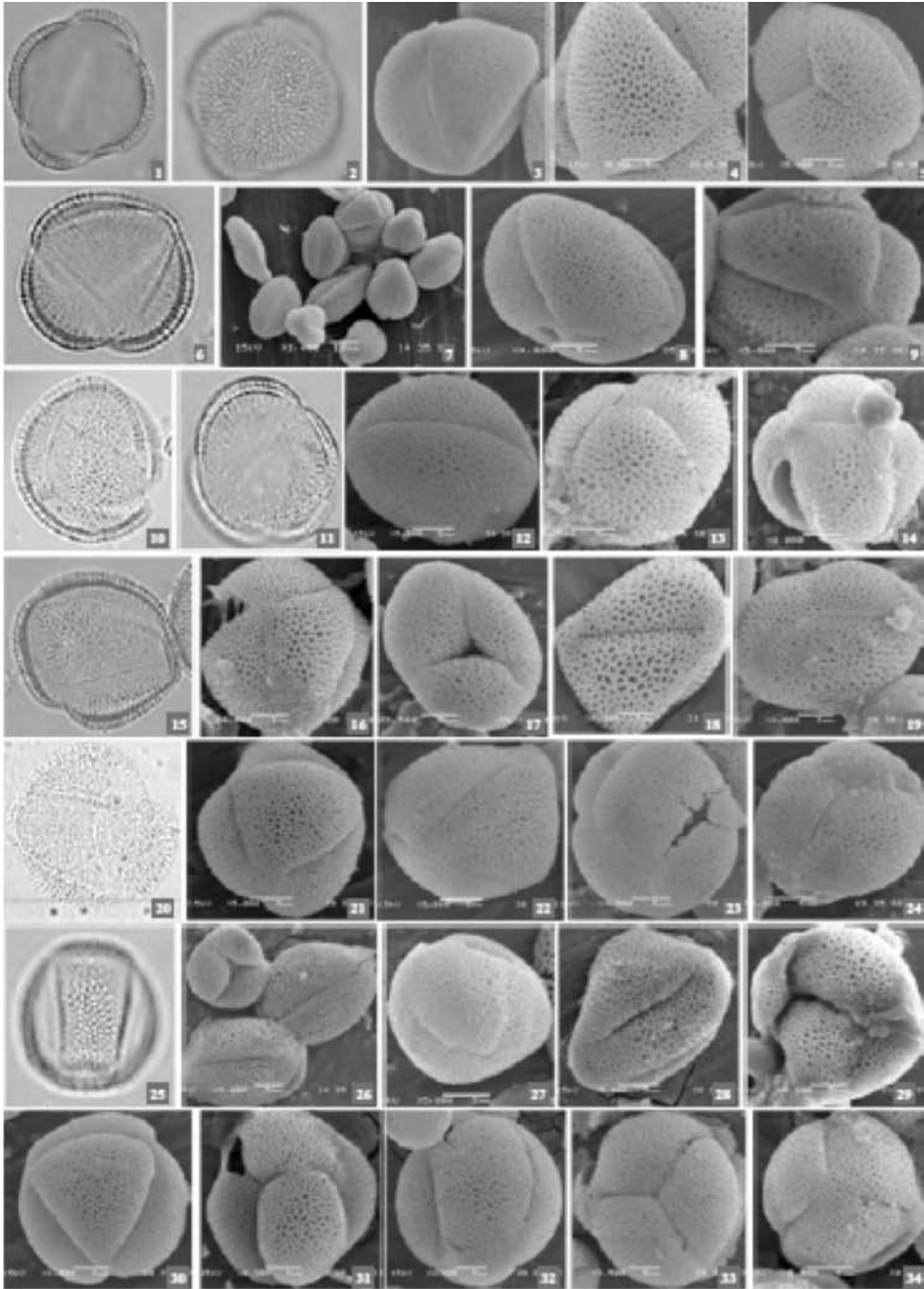


Lámina 4. *Parolinia*. PG: 1-5, PF: 6-9, PO: 10-14, PP: 15-19, PI: 20-24, PS: 25-29, PA: 30-34. Polimorfismos polínicos. Tipo III- PANTOCOLPADO: (iii) 6-9 pantocolpado: 1-4, 6-12, 15-18, 20-22, 25-29 (intermedios), 31-31 y (iv) 12-pantocolpado: 5, 13-14, 19, 23-24, 32-34.

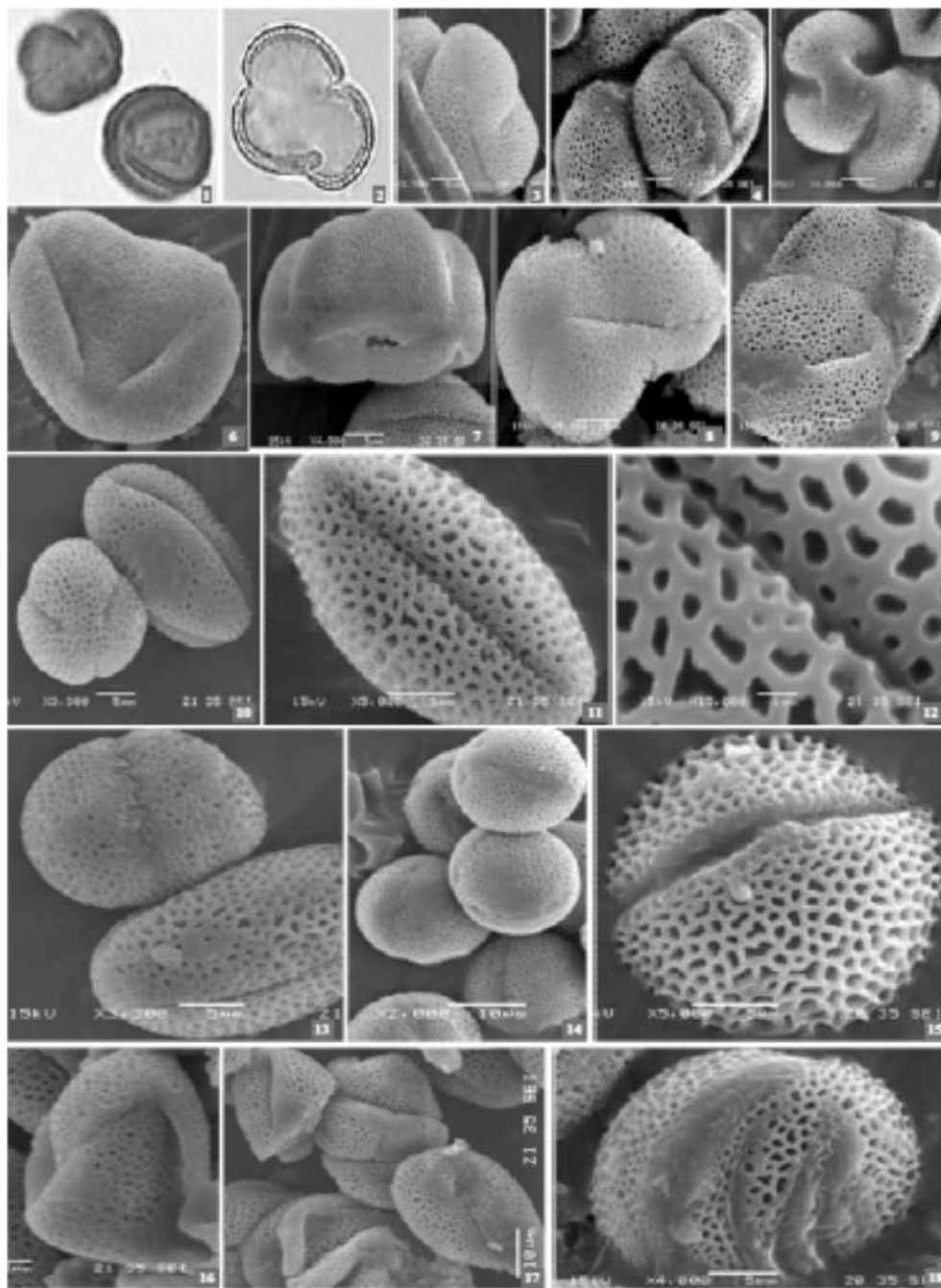


Lámina 5. *Parolinia*, polimorfismos polínicos. Tipo IV-ESPIRAPERTURADO: PG:1,PF:2,PP:3,PI:5,PS:4 y agregados polínicos (AP): PG (6-7), PF (9) y PI (8). *Diceratella* (10, 13-18) y *Morettia* (11-12): polen *tricolpado* normal y polimorfismos I y II (13-16) y IV espiroperturados (17 y 18).

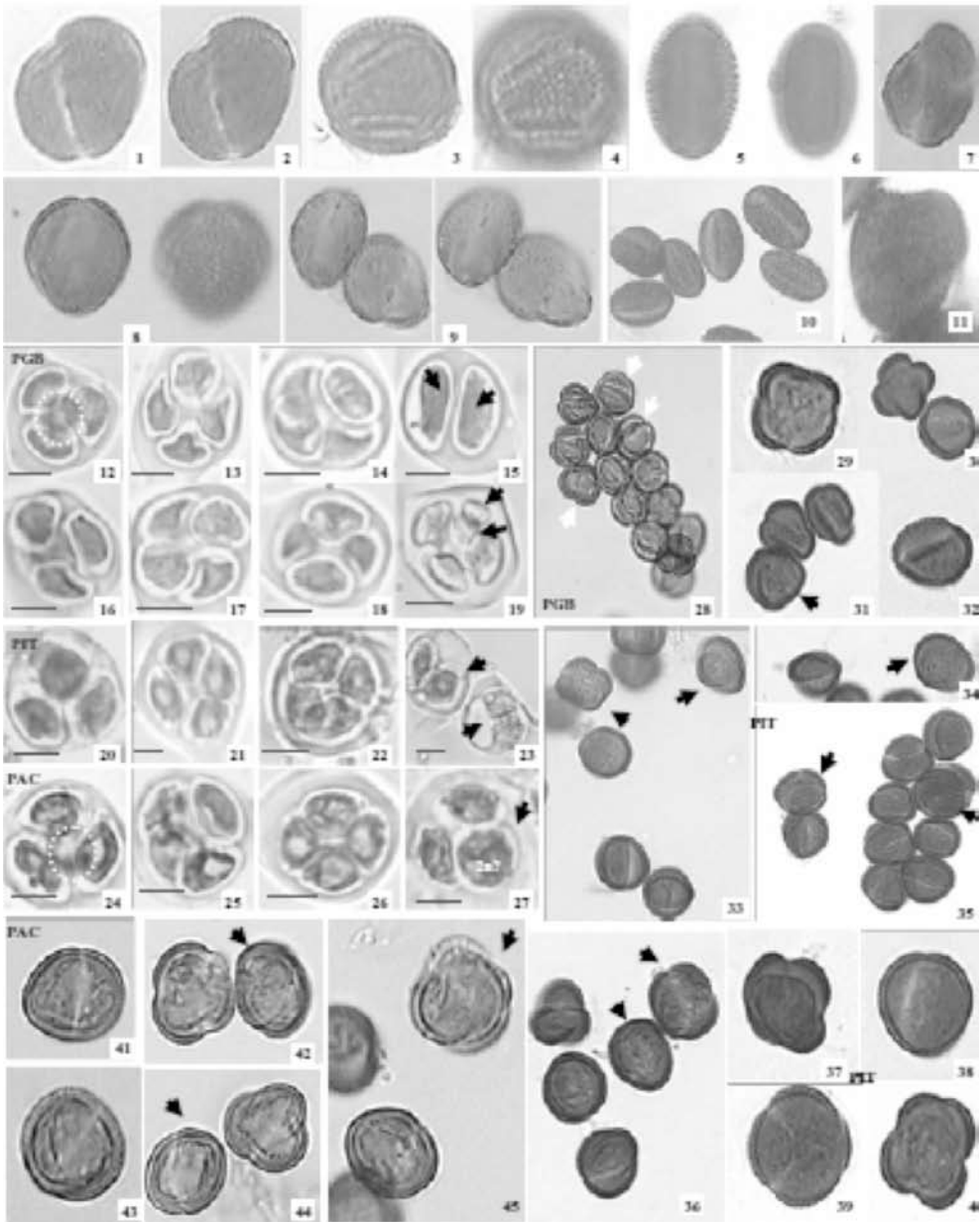


Lámina 6. *Diceratella* (1-9) y *Morettia* (10-11): polen *tricolpado* normal (5,7-10) y polimorfismos I-*zonaperturados* (1-2) y II-*bisincolpados* (3-4), *tetrazonocolpados* (8) y IV-*espiriaperturados* (9 y 11). *Parolinia* PG: 12-19 y 28-34, PI: 20-23 y 35-40, PA: 24-27 y 41-45. Tetradas: *tetraédrica* (12,16,20,24), *tetragonal* (13,17-18,21,26), *decusada* (14,22,25), *diada* (15) y aparentemente *anómalas* (19,23 y 27). Microsporas (28-40).

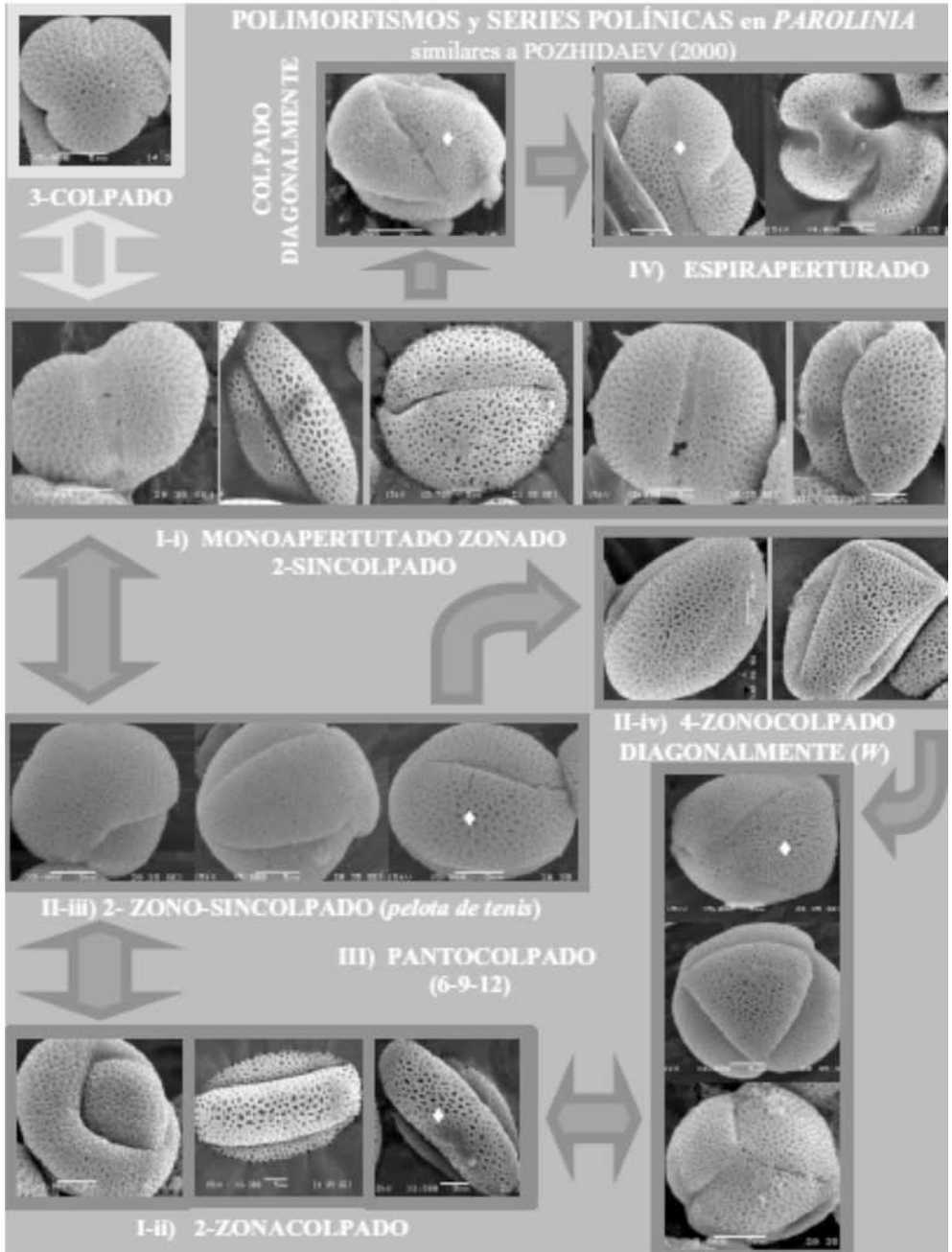


Lámina 7. POLIMORFISMOS Y SERIES POLÍNICAS EN *PAROLINIA* SIMILARES A POZHIDAEV (2000): los modelos *monoaperturados zonados* (con anillo) y *derivados* (con colpos sinuosos simulando *pelotas de tenis* y *diagonalmente colpados* a modo de W), darían paso a granos 3-aperturados, *espiriaperturados* y/o *pantocolpados*.

complejidad del sistema apertural (Lám. 7). Los tipos polínicos implicados pueden incluir el modelo *succesiforme* de VAN CAMPO (1967 y 1976) además de algunas formas polínicas similares a las descritas por POZHIDAEV (1993 y 2000) entre las que no se encuentra el tipo *espiraperturado* de *Parolinia* y parientes continentales.

Tetradas y microsporogénesis. Tipo 3-colpado normal y polimorfismos

Observaciones preliminares al MO del proceso de microsporogénesis, revelan la presencia de tetradas tetraédricas mayoritariamente, con tetradas tetragonales (isobilaterales), decusadas e intermedias, junto con algunas diadas y tetradas aparentemente anómalas ((Lám.6), que confirman la microsporogénesis simultánea y aparentemente la posibilidad de procesos en principio mixtos o sucesivos. En el conjunto de microsporas libres se reconocen algunos de los polimorfismos (Lám.6) junto con agregados polínicos como posibles microsporas o pólenes diploides.

DISCUSIÓN

Los *polimorfismos polínicos intra-florales* observados en *Parolinia*: granos *zonaperturados* (*monoaperturados 2-sincolpados* y *2-zonacolpados*), *zonocolpados* (*2-sincolpados* y *4-colpados diagonalmente* en *W*), *pantocolpados* (6-12), *espiraperturados* y *agregados polínicos*) acompañados del tipo *3-colpado* normal mayoritario, no se consideran asociados ni a los heteromorfismos florales de auto-incompatibilidad, ni a los heteromorfismos sexuales, toda vez que este género no posee ninguno de estos síndromes reproductivos.

Estos *polimorfismos* ya detectados en otros grupos de angiospermas filogenéticamente lejanos donde puede coexistir la diploidía y poliploidía, suelen presentarse como granos fértiles siempre asociados al tipo polínico *3-colpado* (o *colporado*) generalmente en proporciones más bajas pero muy variables ($\approx 1-50\%$) que el tipo normal mayoritario. En los grupos taxonómicos implicados (donde no figura la familia Brassicaceae) dichos polimorfismos han sido identificados como constituyentes de *series polínicas continuas y ramificadas* de complejidad creciente en el sistema apertural, cuyo significado biológico se considera todavía incierto y poco explorado (WODEHOUSE, 1935; VAN CAMPO, 1967 y 1976; CLARKE, 1975; FERGUSON, 1980; POZHIDAEV, 1993 y 2000; DREYER & VAN WYK, 1998; BORSCH & WILDE, 2000; PIRE & DEMATTEIS, 2007). En la flora Canaria solamente se han descrito para el género *Sideritis* (Lamiaceae) en *S.gomerae* (POZHIDAEV, 2000) pero se han denunciado como granos anormales en *S.canariensis* y *S.dendro-chahorra* (LA-SERNA *et al.*, 1994) así como en prácticamente todos los endemismos del género *Crambe* de la familia Brassicaceae (PEREZ DE PAZ, 1983).

La presencia de *polimorfismos polínicos* constituyentes de la *serie polínica*, suscita en *Parolinia*, dos tipos de cuestiones. La primera está relacionada con el significado filogenético de los tipos polínicos implicados y su implicación en el tránsito del modelo mono-aperturado al 3-aperturado y derivados en las angiospermas. La segunda cuestión está relacionada con el significado biológico de los tipos polínicos implicados y su posible relación con el origen del género y procesos de diversificación subyacente en los niveles específicos.

Polimorfismos polínicos y duplicaciones genéticas

La familia Brassicaceae enmarcada en el orden Brassicales, Eurosidae II y eu-dicotiledoneas centrales (STEVENS, 2001), se caracteriza por su gran variabilidad en el número

de cromosomas y frecuentes procesos de poliploidización y diploidización como fuerzas evolutivas importantes y modelos de especiación alopoliploide y homoploide (ANDERSON & WARWICK, 1999; MARHOLD & LIHOVÁ, 2006). Estudios recientes en el genoma de algunas angiospermas consolidan el carácter generalizado de la poliploidía como uno de los principales mecanismos de evolución, ratificando episodios de duplicación genómica y poliploidización en procesos de diversificación ancestral y especiación en las familias Poaceae, Solanaceae, Fabaceae y Brassicaceae. Estos mecanismos se pueden favorecer especialmente en ecosistemas oceánicos con acontecimientos posiblemente similares a los de la gran diversificación de las angiospermas durante el Cretáceo (PIRES & HERTWECK, 2008; SOLTIS *et al.*, 2009).

Algunos de los *polimorfismos polínicos* de *Parolinia*, también detectados para sus dos parientes continentales, podrían estar relacionados con desviaciones de la microsporogénesis (pólenes diploides) y a su vez con las *duplicaciones genéticas* en fase de silenciamiento según datos isoenzimáticos (FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2007). Estas *formas polínicas* de *Parolinia*, como una manifestación más de *duplicaciones genéticas* en fase de silenciamiento, denunciarían a su vez el carácter ancestral de las mismas y apoyarían el origen alopoliploide del género y posible proceso de diploidización (sin descartar poliploidización) frecuente en Brassicaceae e islas oceánicas, donde se espera que la silenciamiento y reducción genética vaya disminuyendo con el tiempo evolutivo hasta alcanzar un nivel similar al de sus ancestros diploides (ANDERSON & WARWICK, 1999; MARHOLD & LIHOVÁ, 2006; PIREs & HERTWECK, 2008; SOLTIS *et al.*, 2009). La presencia de mixoploidía en algunas de las mitosis observadas con células $2n=22$ y $2n\approx 44$ (FEBLES & FERNÁNDEZ-PALACIOS, inéd.) apoyaría también los posibles procesos de diploidización y silenciamiento genético en *Parolinia*.

Polimorfismos polínicos y diversificación en angiospermas

El origen y evolución del tipo polínico *3-colpado* (con los modelos implicados y derivados) sigue siendo una cuestión del máximo interés toda vez que constituye una clara sinapomorfía en el clado de las eudicotiledoneas de la filogenia molecular de las angiospermas (JUDD & OLMSTEAD, 2004; DOYLE, 2005; SOLTIS *et al.*, 2005; BANKS *et al.*, 2007).

Los *tipos polínicos* de estas *series polimórficas*, donde siempre se encuentra implicado el modelo *3-colpado* (o *3-colporado*), aunque detectados en familias de angiospermas filogenéticamente alejadas, son frecuentes en algunas angiospermas basales (Nymphaeaceae, monocotiledóneas) y eudicotiledoneas primitivas fósiles y actuales como *Nelumbo* donde tiene lugar el tránsito de los pólenes monoaperturados a los *triaperturados*: el modelo *tricolpado* mayoritario suele ir asociado a pólenes *monoaperturados-zonacolpados* (con anillo) donde a su vez suelen estar implicados pólenes *zono-sincolpados* (*pelota de tenis*), *tetracolpados* e intermedios (KUPRIANOVA, 1979; FURNESS, 2008; DOYLE & HOTTON, 1991; POZHIDAEV, 1993 y 2000; BLACKMORE & CRANE, 1998; KREUNEN & OSBORN, 1999; HARLEY, 2004; HESSE & ZETTER, 2005). Los pólenes *colpados diagonalmente* y *pantocolpados* suelen estar implicados con el modelo *espiraperturado* aunque en grupos primitivos como evolucionados (FURNESS, 1985 y 2008; BLACKMORE & CRANE, 1998; DREYER & VAN WYK, 1998; BORSCH & WILDE, 2000).

Este hecho obligará a tener en cuenta, algunas consideraciones de carácter ontogénico que relacionan a los *tipos polínicos* de la *serie polimórfica* detectada con las tetradas involucradas

en el proceso de microsporogénesis. Las formas de tetradas observadas en *Parolinia* están en concordancia con los tipos polínicos de la serie polimórfica encontrada con presencia de tetradas anómalas que podrían estar indicando las posibles microsporas o pólenes diploides de los agregados polínicos (AP).

A la espera de la culminación de los análisis meióticos que confirmen la naturaleza de la microsporogénesis, se valoran las diferentes tetradas observadas, predominantemente tetraédricas, pero también decusadas y tetragonales con formas intermedias y presencia de *diadas* como evidencia indirecta de microsporogénesis mixta (simultánea y sucesiva rara en eudicotiledoneas). Según algunos autores (FURNESS & RUDALL, 1999; FURNESS, RUDALL & SAMPSON, 2002; FURNESS, 2008) el tipo polínico *3-colpado y derivados* de las eudicotiledoneas se asocia tradicionalmente a tetradas tetraédricas producto de microsporogénesis simultáneas. Por otro lado, el tipo polínico *monosulcado y derivados* de las angiospermas basales y monocotiledoneas (mono y diaperturados, *espiraperturados y pantoporados*) suele asociarse a tetradas tetragonales producto de microsporogénesis *sucesivas* (con tabique de calosa separando las dos células hermanas o *diadas* de la primera meiosis) y microsporogénesis intermedias (con tabique fugaz). Según estos autores, aunque la micro-esporogénesis sucesiva se considera rara en eudicotiledoneas, se puede predecir al parecer casi con seguridad en las familias y órdenes con tipos polínicos asociados a las tetradas tetragonales, frecuentes en angiospermas primitivas, como podría ser el caso de *Parolinia*.

Aunque su significado biológico se sigue considerando un tanto incierto y no suficientemente valorado, los *polimorfismos polínicos* pueden constituir un tipo de información relevante en la diversificación de las floras de islas oceánicas como Canarias, donde las filogenias moleculares a niveles infra-genéricos no suelen quedar bien resueltas (con los marcadores utilizados hasta el momento). La falta de variabilidad molecular en las floras isleñas a estos niveles específicos y subespecíficos, posiblemente podría encontrar mejor respuesta complementando los estudios filogenéticos infragenéricos con marcadores moleculares poblacionales y técnicas de filogeografía (prácticamente inexistentes en la flora canaria) incrementadas con datos citogenéticos, palinológicos y reproductivos, cuyo significado biológico y evolutivo no es accesible desde la perspectiva exclusivamente molecular.

Esto estaría en consonancia con la idea integradora que implica el estudio de varios niveles estructurales de la biodiversidad poblacional (nivel macro y micro-morfológico para el fenoma, nivel molecular proteico y/o de metabolitos secundarios para el proteoma y molecular de ADN o ARN para el genoma) con el fin de acceder a un auténtico conocimiento de los procesos de diversificación vegetal (STUESSY, 2003; PIRES & HERTWECK, 2008).

En este sentido, la presencia de *polimorfismos polínicos* en algunos grupos taxonómicos, ha sido interpretada como consecuencia de *mecanismos de variabilidad infraespecífica* que podrían estar poniendo de manifiesto *sinapomorfias* (novedades evolutivas) o *pleiomorfias* ancestrales ampliamente distribuidas (VAN CAMPO, 1976; BORSCH & WILDE, 2000). Este podría ser el caso de *Parolinia* y sus parientes continentales (*Diceratella* y *Morettia*) donde habría que profundizar en los patrones evolutivos de la *serie polínica apertural* encontrada (con estudios de microsporogénesis) y en su manifestación según los distintos taxones y poblaciones.

Los *polimorfismos polínicos* de *Parolinia* implicados en la *serie polínica* establecida, ponen de manifiesto tendencias evolutivas ancestrales del sistema apertural, involucrando desde las eudicotiledoneas primitivas a las más avanzadas, al mismo tiempo que su concordancia

con las tetradas observadas, reforzaría el paralelismo habitual (en los caracteres polínicos) de la ontogenia y filogenia (BLACKMORE & CRANE, 1998; FURNESS & RUDALL, 1999; FURNESS, RUDALL & SAMPSON, 2002; HARLEY, 2004; FURNESS, 2008). En este sentido las *serie polimórfica* de *Parolinia*, permitiría aportar datos potencialmente informativos a las relaciones filogenéticas de los taxones y poblaciones del género.

Desde un punto de vista palinológico, *Parolinia* y casi con seguridad algunos otros géneros en Canarias, apoyarían la hipótesis de POZHIDAEV (2000) que señala al modelo *zona-aperturado* (en anillo) como otra posibilidad del tipo polínico basal (apertural) además del tipo tradicional *monosulcado* (WALKER & DOYLE, 1975). Desde esta perspectiva los modelos *zonaperturados* y derivados (con colpos sinuosos simulando *pelotas de tenis* y *diagonalmente colpados a modo de W*), que darían paso a *espiraperturados* y/o *pantocolpados* se consideran estrechamente vinculados al modelo *tricolpado* tradicional de las eudicotiledoneas que además está apoyado molecularmente. Al mismo tiempo, estos modelos de polen representarían situaciones polínicas con fuerte potencial evolutivo ya preconizado por su presencia en las angiospermas primitivas (FURNES, 1985 y 2008; DOYLE & HOTTON, 1991; BLACKMORE & CRANE, 1998; KREUNEN & OSBORN, 1999; HARLEY, 2004; HESSE & ZETTER, 2005). La confirmación de las tendencias evolutivas de estas series podría revolucionar los patrones de variabilidad de los caracteres polínicos en las eudicotiledoneas, al reproducir las secuencias evolutivas polínicas encontradas en la gran diversificación de las angiospermas durante el Cretácico. Desde este punto de vista, la manifestación de estas *series polínicas intraflorales* puede constituir un evento evolutivamente informativo de procesos de diversificación a niveles poblacionales y específicos, apoyando la idea de BORSCH & WILDE (2000) que las asocia a posibles *sinapomorfias* y/o *pleiomorfias* ancestrales.

La investigación futura de estas series polínicas profundizaría en la presencia y significado de este tipo de *polimorfismos polínicos* en los grupos taxonómicos con granos *tricolpados* (y derivados colporados y porados) que por su baja frecuencia se encuentran minimizados de forma generalizada.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación es producto de los proyectos I+D PI1998/043 del Gobierno de Canarias: REN 2003/07592 del Gobierno de España. Las autoras desean agradecer además al Cabildo de Gran Canaria la financiación y apoyo a la investigación del Jardín Botánico Canario “Viera y Clavijo”, así como la beca predoctoral concedida a OFPA.

BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSON, J.K. & S.I. WARWICK, 1999. Chromosome number evolution in the tribe *Brassicaceae* (Brassicaceae): evidence from isozyme number. *Plant Systematics and Evolution* 215: 255-285.
- BANKS, H., P. STAFFORD & P.R. CRANE, 2007. Aperture variation in the pollen of *Nelumbo* (Nelumbonaceae). *Grana* 46 (3): 157-163.
- BLACKMORE, S. & P.R. CRANE, 1998. The evolution of apertures in the spores and pollen grains of embryophytes. In OWENS & RUDALL (Eds): *Reproductive Biology in Systematics, Conservation and Economic Botany*. Whitstable Lito Printers Ltd. Kew. Kent. UK, pp. 159-182.
- BORSCH, T. & V. WILDE, 2000. Pollen variability within species, populations, and individuals, with particular reference to *Nelumbo*. In HARLEY, M. & BLACKMORE (Eds): *Pollen and Spores: Morphology and Biology*. Royal Botanic Gardens, Kew. London, pp. 285-299.

- BRAMWELL, D., 1986. Contribución a la biogeografía de las Islas Canarias. *Bot. Macaron.* 14:3-34.
- BRAMWELL, D., C.J. HUMPHRIES, B.G. MURRAY & S.J. OWENS, 1972. Chromosome studies in the Flora of Macaronesia. *Bot. Notiser* 125: 139-52.
- CLARKE, G.C.S., 1975. Irregular pollen grains in some *Hypericum* species. *Grana* 15: 117-25.
- DOYLE, J.A., 2005. Early evolution of angiosperm pollen as inferred from molecular and morphological phylogenetic analyses. *Grana* 44: 227-251.
- DOYLE, J.A. & C.L.HOTTON, 1991. Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context. In BLACKMORE, S. & S.H. BARNES (Eds.): *Pollen and Spores. Patterns of Diversification*. Systematics Association. Clarendon Press. Oxford, pp. 167-195.
- DREYER, L.L. & A.E.VAN WYK, 1998. Aberrant pollen in southern African *Oxalis* (Oxalidaceae). *Grana* 37: 337-342.
- ERDTMAN, G., 1969. *Handbook of Palynology*. Copenhagen. Munksgaard. 486 pp.
- ERDTMAN, G., 1971. *Pollen morphology and plant taxonomy Angiosperms. An introduction to Palynology I* (2ª edición). Hafner Publishing Company. New York. 539 pp.
- FEBLES, R., 1989. Estudios en la flora macaronésica: algunos números de cromosomas. VI. *Bot. Macaron.* 17: 57-76.
- FERGUSON, I.K., 1980. The pollen morphology of *Ceratonia* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Kew Bulletin* 35: 273-277.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O., J.PÉREZ DE PAZ & R.FEBLES, 2005. Morphological-reproductive biodiversity micromarkers in the Canarian endemic genus *Parolinia* Webb (Brassicaceae). *XVII International Botanical Congress* (Libro de Resúmenes). Viena: 458.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O., J.PÉREZ DE PAZ, R.FEBLES & J.CAUJAPÉ-CASTELLS, 2007. Duplicaciones y diversidad genética de *Parolinia ornata* (Brassicaceae: Matthioleae) endemismo de Gran Canaria en relación a dos congéneres más restringidos y otros taxones isleños y continentales. *Bot. Macaron.* 26(2006): 19-54.
- FURNESS, C.A., 1985. A review of spiraperturate pollen. *Pollen et Spores* 27 (3-4): 307-320.
- FURNESS, C.A., 2008. Successive microsporogenesis in eudicots, with particular reference to Berberidaceae (Ranunculales). *Plant Systematics Evolution, Suppl.* 273 (3-4): 211-223.
- FURNESS, C.A., P.J. RUDALL, 1999. Inaperturate pollen in monocotyledons. *Int. J. Plant Sci.* 160 (2): 395-414.
- FURNESS, C.A., P.J. RUDALL & F.B. SAMPSON, 2002. Evolution of microsporogenesis in angiosperms. *Int. J. Plant Sci.* 163 (2): 235-260.
- HARLEY, M.M., 2004. Triaperturate pollen in the monocotyledons: configuration and conjectures. *Plant Systematics and Evolution* 75 (1-2): 75-122.
- HESSE, M. & R. ZETTER, 2005. Ultrastructure and diversity of recent and fossil zona-aperturate pollen grains. *Plant Systematics and Evolution* 255 (3-4): 145-176.
- HIDEUX, M., 1972. Techniques d'étude du pollen au MEB: effets comparés des différents traitements physico-chimiques. *Micron* 3: 1-31.
- JAÉN MOLINA, R., J.CAUJAPÉ-CASTELLS, O.FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.PÉREZ DE PAZ, R.FEBLES & D.BRAMWELL, 2007. Filogenia molecular del género *Parolinia* (Brassicaceae) basada en secuencias ITS. *III Congreso de Biología de la Conservación de Plantas (Libro de Resúmenes)*. Gijón
- JONSELL, B., 1978. New taxa of *Diceratella* and *Farsetia* (Cruciferae) from E Tropical Africa. *Bot. Notiser*, 131:251-257.
- JONSELL, B., 1979. New taxa of Cruciferae from East Tropical Africa and Madagascar. *Bot. Notiser*. 132:521-535.
- JUDD, W.S. & R.G.OLMSTEAD, 2004. A survey of tricolpate (eudicot) phylogenetic relationships. *American Journal of Botany* 91 (10): 1627-1644.

- KHALIK, K.A., R.G.VAN DEN BERG, L.J.G.VAN DER MAESEN & M.N.EL HADIDI, 2002. Pollen morphology of some tribes of Brassicaceae from Egypt and its systematic implications. *Feddes Repertorium* 113 (3-4): 211-232.
- KREUNEN, S.A. & J.M. OSBORN, 1999. Pollen and anther development in *Nelumbo* (Nelumbonaceae). *American Journal of Botany* 86 (12): 1662-1676.
- KUPRIANOVA, L.A., 1979. On the possibility of the development of tricolpate pollen from monosulcate. *Grana* 18: 1-4.
- LAHHAM, J.N. & D.AL-EISAWI, 1987. Pollen morphology of Jordanian Cruciferae. *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 23: 355-375.
- LA-SERNA RAMOS, I.E., L.NEGRIN SOSA & P.L.PÉREZ DE PAZ, 1994. A palynological study of the genus *Sideritis* subgenus *Marrubiastrum* (Lamiaceae): Macaronesian endemism. *Grana* 33: 21-37.
- MARHOLD, K. & J.LIHOVÁ, 2006. Polyploidy, hybridization and reticulate evolution: lessons from the Brassicaceae. *Pl. Syst. Evol.* 259 (2-4): 143-74.
- PÉREZ DE PAZ, J., 1981. Contribución al atlas palinológico de endemismos Canario-Macaronesicos 3. *Bot. Macaron.* 7 (1980): 77-112.
- PÉREZ DE PAZ, J. 1983. Estudio palinológico del género *Crambe* L. (Brassicaceae) en Macaronesia. In SOLÉ DE PORTA & SÚAREZ CERVERA (Eds): *Actas del IV Simposio de Palinología*. Publicacions i edicions de la Universitat de Barcelona. Barcelona, pp. 51-69.
- PÉREZ DE PAZ, J. & O.FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2008. Polimorfismos y series polínicas en el género canario *Parolinia* (Matthioleae-Brassicaceae). Significado biológico y filogenético. *XVI International A.P.L.E Symposium of Palynology (Libro de Resúmenes)*. Palma de Mayorca: 59.
- PÉREZ DE PAZ, J., R.FEBLES, O.FERNÁNDEZ-PALACIOS, M.OLANGUA & E. RIVERO, 2007. *Manual para la detección de micro-marcadores morfológico-reproductivos en la Flora Macaronésica. Metodología y Protocolos*. Próximamente en página web.
- PIRE, S.M. & M.DEMATTEIS. 2007. Pollen aperture heteromorphism in *Centaurium pulchellum* (Gentianaceae). *Grana* 46: 1-12.
- PIRES, J.C & K.L.HERTWECK, 2008. A renaissance of cytogenetics: studies in polyploidy and chromosomal evolution. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 95: 275-281.
- POZHIDAIEV, A.E., 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). *Grana* 32: 79-85.
- POZHIDAIEV, A.E., 2000. Pollen variety and aperture patterning in HARLEY, M. & BLACKMORE (Eds): *Pollen and Spores: Morphology and Biology*. Royal Botanic Gardens, Kew. London, pp. 205-25.
- PUNT, W., S.BLACKMORE, S.NILSSON & A.LE THOMAS, 1994. *Glossary of Pollen and Spore Terminology*. LPP Foundation. Utrech.
- RIM, Y.W. & P.R.BEUSELINCK, 1996. Cytology of 2n pollen formation and pollen morphology in diploid *Lotus tenuis* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 83(8): 1057-1062.
- SCHULZ, O.E., 1936. Cruciferae in Engler & Harms (eds.) *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Vol. 17B. Verlag von Wilhelm Engelemann, Leipzig: 227-658.
- SOLTIS, D.E., P.S.SOLTIS, P.K.ENDRESS & M.W.CHASE, 2005. *Phylogeny and Evolution of Angiosperms*. Sinauer Associates Inc. Publishers. Massachusetts. 370 pp.
- SOLTIS, D.E., V.A.ALBERT, J.LEEBENS-MACK, C.D.BELL, A.H.PATERSON, C.ZHENG, D.SANKOFF, C.W. DE PAMPHILIS, P.K.WALL & P.S.SOLTIS, 2009. Polyploidy and angiosperm diversification. *American Journal of Botany* 96 (1): 336-348.
- STEVENS, P.F., 2001. Angiosperm Phylogeny Website. Version 7. <http://www.Mobot.org/MOBOT/Research/APweb/>
- STUESSY, T.F., 2003. Morphological data in plant systematics. In STUESSY, M. & HÖRANDL (Eds): *Deep Morphology. Towards a renaissance of morphology in plant systematics*. A.R.G. Gantner Verlag K.G. Ruggell, Liechtenstein, pp. 299-315.
- VAN CAMPO, M., 1967. Pollen et Classification. *Rev. Palaeobotan. Palynol.* 3: 65-71.

- VAN CAMPO, M., 1976. Patterns of pollen morphological variation within taxa. In FERGUSON & MULLER (Eds.): *The evolutionary significance of the exine*. Linnean Society of London. Academic Press. London, pp. 125-137.
- WALKER, J.W. & J.A.DOYLE, 1975. The bases of angiosperm phylogeny: palynology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62: 664-723.
- WATSON, L. & M.J. DALLWITZ, 1992. The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. version 9 th September 2008. <http://delta-intkey.com>.
- WARWICK, S.I., C.A.SAUNDERS, I.A.AL-SHEHBAZ & F.JACQUEMOUD, 2007. Phylogenetic relationships in the Tribes Anchonieae, Chorisporeae, Euclidieae, and Hesperideae (Brassicaceae) based on nuclear ribosomal Its DNA sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 94(1): 56-78.
- WODEHOUSE, R. P., 1935. *Pollen grains. Their structure, identification and significance in sicence and medicine*. McGraw-Hill Book Company, Inc. New York & London. 574 pp.

ÍNDICE

<i>TABVLA GRATVLATORIA</i>	13
Presentación	
Milagros Luis Brito	21
Antonio Alarcó Hernández.....	23
Eduardo Doménech Martínez.....	25
Esperanza Beltrán Tejera: Semblanza de un botánico comprometido con su tiempo. Profesor Wolfredo Wildpret de la Torre	27
Esperanza Beltrán Tejera: Producción bibliográfica de la Unidad de Botánica de la Universidad de La Laguna. Etapa wildpretiana (1969-2008). I	71
Jorge Alfredo Reyes-Betancort & María Catalina León Arencibia: <i>Helichrysum x wildpretii nothosp. nov.</i>, un nuevo híbrido natural de las Islas Canarias	159
Marcelino José del Arco Aguilar, Octavio Rodríguez Delgado, Juan Ramón Acebes Ginovés, Marcos Salas Pascual & Víctor Garzón Machado: Los retamares de <i>Retama rhodorrhizoides</i> Webb & Berth. en las Islas Canarias: <i>Retamation rhodorhizoidis all. nov.</i>	163
Arnoldo Santos Guerra & Jorge Alfredo Reyes-Betancort: Contribución al conocimiento de las comunidades comofíticas de la Clase <i>Greenovio-Aeonietea</i> Santos 1976. <i>Aichryso laxi-Monanthetalia laxiflorae</i> ord. nov.	173
Octavio Rodríguez Delgado: El Barranco del Agua de Güímar, un espacio natural de gran interés botánico, turístico y etnográfico	181
Pedro L. Pérez de Paz, Vicente L. Lucía Sauquillo & Ricardo González González: Las Charcas de Erjos: enclave antrópico de singular naturaleza	213
Werner Nezadal & Walter Welss: Aportaciones al conocimiento del bosque termófilo en el noroeste de Tenerife (Islas Canarias)	229

Marcos Salas Pascual, Emilio Fernández Negrín & Gregorio Quintana Vega: <i>Salvia canariensis-Pterocphaletum dumetori</i> ass. nov. (<i>Artemisio thusculae-Rumicion lunariae</i> ; <i>Forsskaoleo angustifoliae-Rumicetalia lunariae</i> ; <i>Pegano-Salsoletea</i>) nueva asociación para la Isla de Gran Canaria (Islas Canarias-España)	245
Salvador Rivas-Martínez: Ensayo geobotánico global sobre la Macaronesia	255
Hanno Schaefer & Peter Schoenfelder: <i>Smilax canariensis</i> , <i>S. azorica</i> (Smilacaceae) and the genus <i>Smilax</i> in Europe.....	297
Julia Pérez de Paz, Olga Fernández-Palacios & Rosa Febles: Polimorfismos y series polínicas en el género canario <i>Parolinia</i> y parientes continentales <i>Diceratella</i> y <i>Morettia</i> (Matthioleae-Brassicaceae). Significado biológico y filogenético	309
Irene E. La Serna Ramos: <i>Parkinsonia aculeata</i> L.: un ejemplo del interés de la flora ornamental en la caracterización geográfica de las mieles canarias.....	329
Victoria Eugenia Martín Osorio: Jardines Sostenibles	345
Beatriz Hernández Bolaños & Victoria Eugenia Martín Osorio: El Jardín Botánico del Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias), a través de un Sistema de Información Geobotánica	371
Antonio García Gallo, Israel Pérez Vargas & Francesco Salomone Suárez: Los olmos de La Laguna	383
Richard Pott & Joachim Hüppe: Canary Islands: A Botanical Paradise in the Atlantic Ocean	395
María Candelaria Gil-Rodríguez, Myrian Rodríguez García del Castillo, Óscar Monterroso Hoyos & Rodrigo Riera Elena: Perturbaciones en ecosistemas marinos canarios. Un modelo: Guayonje-Tacoronte, Islas Canarias	421
Julio Afonso-Carrillo & Marta Sansón: Aún lejos de un completo conocimiento de la biota canaria: el ejemplo de la flora de algas rojas gelatinosas efímeras del sublitoral	433
Esperanza Beltrán Tejera, J. Laura Rodríguez-Armas, Luis Quijada, Janira Gutiérrez Peraza, Jonathan Díaz & Ángel Bañares: Contribución al estudio de la microbiota de los castaños del Norte de Tenerife (Islas Canarias. España). II..	453
María Carmen Jaizme-Vega: Las micorrizas, una simbiosis de interés en agricultura	479

Índice

Consuelo Hernández, Israel Pérez-Vargas, Dessire Sicilia & Pedro L. Pérez de Paz: Los líquenes de la alta montaña canaria	489
Ana Losada-Lima, Sofia Rodríguez-Núñez & Arnoldo Santos Guerra: Referencias a briófitos de las Islas Canarias anteriores al siglo XIX: Dillenius y <i>Leucodon canariensis</i>	501
Mari Carmen Alfayate, Eugenia Ron, Agustín Fernández, Belén Estébanez, David Gómez, Miguel Ángel Pérez-Batista & Benjamín Fernández: Biontes entrometidos en cápsulas de musgos Canarias	509
Juana María González-Mancebo, Jairo Patiño, Julio Leal Pérez, Stephan Scholz & Ángel Fernández-López: Amenazas sobre la flora briofítica de la Isla de Fuerteventura. SOS para los últimos supervivientes del extinto bosque de Jandía	517
Marie-Luise Schnetter, Andreas Opitz & Reinhard Schnetter: Estructura y función de las glándulas submarginales del mangle <i>Laguncularia racemosa</i> (Combretaceae)	539
Domingo Morales & M ^a Soledad Jiménez: Ecofisiología de algunos tipos de vegetación de las Islas Canarias	555
Juan Felipe Pérez Francés, Isabel Santana López, Emma Suárez Toste, Raquel Martín Pérez, Miguel Cabrera Pérez, Juan Cristo Luis Jorge & Francisco Valdés: Aplicaciones del cultivo <i>in vitro</i> a la conservación de plantas canarias en peligro	567
Germán Santana Henríquez: Una farmacopea un tanto singular. Sobre los remedios para el dolor de cabeza en Galeno	581
José N. Boada, Eduardo Navarro & C. Marina Álvarez: Nuestras aportaciones al conocimiento de las propiedades farmacológicas de productos obtenidos de plantas de Canarias	591
José Juan Jiménez González: Etnohistoria y arqueología de las plantas entre los antiguos canarios	603
Fernando Lozano Soldevilla, Ignacio J. Lozano, José M ^a . Landeira & Fátima Hernández: Antecedentes históricos de la taxonomía zooplanctónica en aguas de la región Canaria	613
Lázaro Sánchez-Pinto, Francisco García-Talavera, José López Rondón & Mercedes Martín Oval: Sobre la presencia del icnofósil <i>Dactyloidites ottoi</i> (Geinitz, 1849) en sedimentos neógenos de la costa occidental de Fuerteventura (Islas Canarias)	625

Juan José Bacallado, José Espinosa, Jesús Ortea, Lázaro Márquez, Leopoldo Moro, Osmani Borrego & Manuel Caballero: La península de Guanahacabibes y su Parque Nacional (Cuba): biodiversidad marina y terrestre	633
Marisa Tejedor, Jonay Neris, María Ascención Dorta & Concepción Jiménez: Evaluación del recurso suelo con alta potencialidad agrológica en la isla de Tenerife. 1981-2008	651
Juan Luis Mora Hernández, Carmen Dolores Arbelo Rodríguez & Antonio Rodríguez Rodríguez: Características de los suelos de las Islas Canarias en relación a la vegetación natural	665
Constantino Criado, Carmen Machado & José Afonso: Geomorfología eólica en el Parque Nacional del Teide (Tenerife)	685
Sara del Río, Luis Herrero & Ángel Penas: Tendencias recientes en la precipitación de las Islas Canarias occidentales y su relación con la oscilación del Atlántico Norte (NAO)	705
Sebastián Delgado Díaz: Las nuevas aguas en Canarias	723
Gonzalo Lozano Soldevilla: Miscelánea académica del quinquenio 1983-1988 en la Facultad de Biología de la Universidad de La Laguna	731
Nácere Hayek: Un ensayo histórico sobre la aportación matemática a la Biología durante períodos anteriores a su creación	739
Andrés Sánchez Robayna: Viene del mar la integridad de más allá del mar	753
Juan Hernández Bravo de Laguna: La Teoría del Estado fallido: Estados débiles, Estados aparentales y otras formas fallidas de Estado	755
Matilde Arnay de la Rosa & Emilio González Reimers: La ocupación humana de Las Cañadas del Teide a partir del siglo XV	767
Conrado Rodríguez Martín, Rafael González Antón & María del Carmen del Arco Aguilar: La colonización humana de islas en la prehistoria. Un modelo teórico para el estudio de poblamientos insulares	785
Cristóbal Corrales Zumbado & Dolores Corbella Díaz: Creación y adaptación del término <i>malpaís</i>	797
Josefa Dorta Luis & María del Carmen Muñiz Cachón: La entonación de las interrogativas en el español de Canarias y en asturiano	809

Índice

Juan Antonio Frago Gracia: El español de Canarias en la historia de la lengua española	823
Javier Medina López: La gramática olvidada de D. Ireneo González y Hernández: el <i>Compendio de gramática castellana</i> (1895)	837
Francisco Salas Salgado: Influencia clásica en los poemas a Filis de Juan Bautista Poggio Monteverde	849
Teodoro Ravelo Mesa, María Carmen Moreno Perdigón & Moulaye Ahmed Ould Ahmed Deoula: Un análisis multicriterio de la capacidad de atracción de los destinos turísticos en la Isla de Tenerife	861