

**Biodiversidad morfológico-reproductiva y  
genética del género endémico canario  
*Parolinia* Webb (Brassicaceae)**



**Olga Fernández-Palacios Acosta**

**Tesis Doctoral**

Las Palmas de Gran Canaria, Julio 2009

## INDICE

### INTRODUCCIÓN AL ESTUDIO DE PAROLINIA. ANTECEDENTES. CARACTERIZACIÓN DE ESPECIES Y POBLACIONES NATURALES

Introducción al estudio de <i>Parolinia</i> .....	3
1. <i>Parolinia</i> . Antecedentes y justificación.....	6
1.1. Brassicaceae. taxonomía y relaciones filogenéticas.....	6
1.1.1. Taxonomía y sistemática de las Brassicaceae.....	7
1.2. Sistemática y relaciones del género <i>Parolinia</i> Webb.....	7
2. Flora canaria. Origen y biogeografía .....	11
2.1. Canarias. Edad geológica y flora .....	12
2.1.1. Archipiélago canario. Historia geológica y vegetación .....	13
2.2. Flora canaria, biogeografía y origen.....	20
2.3. Especiación y evolución en Macaronesia .....	21
3. Descripción de las especies. Corología y poblaciones estudiadas .....	24
3.1. Descripción, corología y poblaciones.....	28
3.1.1. <i>Parolinia ornata</i> Webb .....	28
3.1.2. <i>Parolinia schizogynoides</i> Svent.,.....	38
3.1.3. <i>Parolinia intermedia</i> Svent. & Bramwell .....	42
3.1.4. <i>Parolinia platypetala</i> Kunkel .....	49
3.1.5. <i>Parolinia filifolia</i> Kunkel.....	54
3.1.6. <i>Parolinia glabriuscula</i> Montelongo & Bramwell .....	63
3.1.7. <i>Parolinia aridanae</i> Santos <i>nomen nudum</i> .....	67
3.1.8. Poblaciones no adscritas morfológicamente a ninguna de las especies descritas .....	71
3.2. Distancias entre poblaciones. Barreras altitudinales y perfiles orográficos .....	77
4. Biodiversidad y sistemática.....	93
4.1. Nuevo enfoque de los estudios de biodiversidad. Sistemática vegetal y deep morphology .....	95
4.2. Biología de poblaciones. Biodiversidad y micro-evolución. Fundamentos biológicos .....	96
4.3. Biología reproductiva, biodiversidad y población natural. Aplicaciones a la conservación .....	97
4.3.1. Biodiversidad, sistemas de reproducción y componente filogenético .....	98
4.3.2. Biología reproductiva, biodiversidad y micro-evolución. Población natural .....	99
4.3.3. Biodiversidad macro y micro-morfológica. Palinología y Citogenética.....	103
4.3.4. Biodiversidad genética y electroforesis de isoenzimas .....	105
4.3.5. Biología reproductiva y diversidad genética en Canarias. Antecedentes y perspectivas actuales. Aplicaciones a la conservación.....	107
4.4. Análisis de datos y configuración de matrices .....	110
4.4.1. Tratamiento previo de los datos. Análisis univariante .....	111
4.4.2. Relaciones entre grupos y variables. Coeficientes de similitud y correlación....	112
4.4.3. Estadística multivariante y taxonomía numérica .....	113
CAPÍTULO I. CICLO VITAL Y FENOLOGÍA ESTACIONAL. FENOLOGÍA FLORAL, DE LA INFLORESCENCIA Y DEL FRUTO	
1. Introducción a los estudios fenológicos .....	117
1.1. Ciclo vital y fenología estacional .....	117
1.2. Fenología floral y dicogamia .....	118
1.2.1. Dicogamia intrafloral. Tipos .....	119
1.3. Inflorescencia. fenología y dicogamia .....	121
1.3.1. Dicogamia interfloral. Tipos .....	122
1.4. Origen de la dicogamia. Causas y fuerzas selectivas.....	124
1.4.1. Interferencias y auto-fecundación .....	124
1.4.2. Exposición prolongada de polen .....	124
1.4.3. Liberación y recepción simultánea de polen .....	124
1.4.4. Interferencias entre polen-estigma .....	124
1.5. Fenología floral y hercogamia .....	126
1.6. Dicogamia y hercogamia. Brassicaceae. Antecedentes .....	126

1.6.1. Antecedentes en dicogamia.....	126
1.6.2. Antecedentes en hercogamia .....	127
2. Objetivos.....	127
3. Material y métodos .....	129
3.1. Fenología estacional y ciclo vital .....	129
3.2. Fenología floral y dicogamia.....	130
3.2.1. Fases del ciclo floral y selección de los marcadores morfológicos externos .....	131
3.2.2. Detección de la dicogamia o separación temporal de la fase masculina y femenina.....	131
3.2.3. Detección de hercogamia o separación espacial del androceo y gineceo .....	132
3.3. Fenología del fruto.....	133
3.4. Inflorescencia. Fenología y dicogamia .....	133
4. Resultados.....	136
4.1. Fenología estacional y ciclo vital .....	136
4.2. Fenología floral y dicogamia.....	143
4.2.1. Estadio 0. Yema.....	143
4.2.2. Estadio 1. Botón cerrado .....	146
4.2.3. Estadio 2. Botón abierto.....	150
4.2.4. Estadio 3. Flor joven no expandida .....	153
4.2.5. Estadio 4. Flor expandida con androceo expuesto. Fase masculina .....	158
4.2.6. Estadio 5. Flor con gineceo expuesto. Fase masculina y femenina.....	165
4.2.7. Estadio 6. Flor madura. Fase femenina.....	177
4.2.8. Estadio 7. Flor marchita con pérdida de verticilos.....	184
4.2.9. Evaluación global y resumen. Dicogamia y longevidad de la flor.....	187
4.3. Fenología del fruto.....	196
4.3.1. Estadio 8. Gineceo sin verticilos.....	197
4.3.2. Estadio 9. Gineceo con las astas al mismo nivel del estigma .....	200
4.3.3. Estadio 10. Gineceos con las astas superando al estigma .....	201
4.3.4. Estadio 11. Fruto verde.....	202
4.3.5. Estadio 12. Fruto maduro y lignificación.....	204
4.4. Inflorescencia. Fenología y dicogamia .....	207
4.4.1. Desarrollo y estructura de la inflorescencia. Dicogamia inter-floral.....	207
4.4.2. Inflorescencia. Oferta floral por día.....	211
4.4.3. Nivel individuo. Disposición floral e inflorescencias.....	214
5. Discusión y conclusiones .....	225
1. Fenología estacional y ciclo vital .....	225
Fenología estacional. Filogenia y factores ambientales .....	225
Fenología estacional y ciclo vital. Cambio climático .....	226
2. Fenología floral. fases de la flor.....	227
Reconsideración de las fases masculina y femenina de la flor .....	228
Duración del ciclo de la flor y longevidad.....	228
Flor y síndromes de polinización asociados a la dicogamia .....	229
<i>Parolinia</i> . Dicogamia incompleta y fuerzas evolutivas.....	231
3. Inflorescencia. dicogamia interfloral.....	233
Inflorescencia .....	233
Individuo .....	233
4. Fenología del fruto y dispersión de semillas.....	234

## CAPÍTULO II. SISTEMAS DE CRUZAMIENTO Y EFICACIA REPRODUCTIVA DE LAS POBLACIONES NATURALES

1. Sistemas de cruzamiento. Introducción .....	239
1.1 Sistemas de cruzamiento. Autogamia y xenogamia.....	239
1.1.1. Autogamia. Endogamia y pérdida de vigor ( <i>inbreeding depression</i> ).....	240
1.1.2. Xenogamia. Heterosis y pérdida de vigor por <i>outbreeding depression</i> .....	242
1.1.3. Sistemas de cruzamiento. Evolución e <i>inbreeding depression</i> .....	243
1.1.4. Auto-alo-xenogamia e <i>inbreeding depression</i> . Incidencia y evaluación.....	245
1.2. Sistemas de cruzamiento y de auto-Incompatibilidad .....	247
1.2.1. Clasificación de los sistemas de auto-incompatibilidad y características.....	247
1.2.2. Principales tipos de auto-incompatibilidad.....	247
1.2.3. Evolución, mantenimiento y pérdida de los sistemas de auto-incompatibilidad	

.....	253
1.2.4. Sistemas de cruzamiento y de auto-incompatibilidad. Antecedentes en la familia .....	255
1.2.5. Sistemas de cruzamiento y auto-incompatibilidad en islas .....	257
1.3. Eficacia reproductiva de las poblaciones naturales. Sistemas de cruzamiento.....	258
1.3.1. Éxito y Esfuerzo reproductivo .....	259
1.3.2. Éxito reproductivo global (ORS) o Eficacia Reproductiva .....	261
1.3.3. Antecedentes de eficacia reproductiva e <i>inbreeding depression</i> en Brassicaceae .....	262
2. Objetivos .....	262
3. Material y métodos .....	265
3.1. Evaluación indirecta de los sistemas de cruzamiento. autogamia y xenogamia .....	266
3.1.1. Niveles de alogamia según <i>ratio</i> Polen/Óvulo .....	266
3.1.2. Índice OCI de alogamia .....	269
3.1.3. Cicatrices por infrutescencia.....	270
3.2. Evaluación directa de los sistemas de cruzamiento: experimentos de polinización .....	271
3.2.1. Cruzamientos experimentales. Polinizaciones dentro y entre individuos .....	272
3.2.2. Interpretación de los resultados según los niveles de fecundación observados .....	274
3.2.3. Resultados de los cruces y recogida de material .....	275
3.2.4. Cruces experimentales: índice de auto-incompatibilidad y tasa de autogamia S .....	276
3.2.5. Medida de la pérdida de vigor por endogamia (nivel de <i>inbreeding depression</i> ) .....	278
3.3. Eficacia reproductiva de las poblaciones naturales .....	279
3.3.1. Infrutescencia, frutos y semillas. Pre-selección, muestreos y almacenamiento .....	280
3.3.2. Estimación del Éxito Reproductivo Pre-emergente (PERS).....	281
3.3.3. Éxito Reproductivo Post-emergente (PoERS).....	284
3.3.4. Eficacia reproductiva global (ORS) y pérdida de vigor ( <i>inbreeding depression</i> ) .....	286
3.4. Análisis de datos .....	287
4. Resultados .....	289
4.1. Evaluación indirecta de los sistemas de cruzamiento. Niveles de autogamia y xenogamia .....	289
4.1.1. Niveles de alogamia según recursos del androceo y gineceo .....	289
4.1.2. Índice OCI de alogamia .....	295
4.1.3. Cicatrices por infrutescencia y auto-incompatibilidad .....	295
4.2. Evaluación directa de los sistemas de cruzamiento. Cruces experimentales. Auto-incompatibilidad, autogamia y agamospermia .....	297
4.2.1. Polinizaciones experimentales y niveles de fecundación.....	297
4.2.2. Cruces experimentales. Producción de frutos y semillas .....	301
4.2.3. Índice ISI de auto-incompatibilidad.....	303
4.2.4. Tasa S de autogamia.....	306
4.2.5. Sistemas de Cruzamiento y niveles de <i>inbreeding depression</i> ( $\delta$ ).....	308
4.3 Eficacia reproductiva en las poblaciones naturales .....	309
4.3.1. Éxito Reproductivo Pre-emergente (PERS). Inflorescencia .....	309
4.3.2. Producción de semillas según la longitud de las valvas: <i>ratio</i> S/O .....	312
4.3.3. Éxito reproductivo pre-emergente (PERS) de <i>P. glabriuscula</i> . Nivel individuo .....	314
4.3.4. Medidas cualitativas de fecundidad. Peso de las semillas.....	314
4.3.5. Éxito Reproductivo Post-emergente (PoERS).....	315
4.3.6. Eficacia reproductiva global (ORS) y pérdida de vigor ( <i>inbreeding depression</i> ) .....	320
4.4. Sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva análisis de correlación .....	321
4.4.1. Correlación entre los recursos del androceo y gineceo y caracteres florales ....	321
4.4.2. Correlación de las variables implicadas en los sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva .....	323
4.4.3. Correlaciones de la eficacia reproductiva.....	326
5. Discusión y conclusiones .....	331
1. Sistemas de cruzamiento. Autogamia y xenogamia .....	331
<i>Parolinia</i> . Niveles de xenogamia y <i>ratio</i> Polen/Óvulo. Tendencias evolutivas .....	331
<i>Parolinia</i> . Auto-incompatibilidad y tasas de xenogamia .....	333

<i>Parolinia</i> . Apomixia y agamospermia.....	337
2. Eficacia reproductiva de las poblaciones naturales.....	337
<i>Parolinia</i> . Éxito Reproductivo Pre-emergente y sistemas de cruzamiento.....	337
<i>Parolinia</i> . Éxito Reproductivo Post-emergente y sistemas de cruzamiento.....	338
Sistemas de Cruzamiento y eficacia reproductiva. <i>Inbreeding depression</i> .....	339
Auto-incompatibilidad, cuello de botella y reducción del éxito reproductivo.....	340

### CAPÍTULO III. DIVERSIDAD GENÉTICA Y ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES NATURALES

1. Biología y genética de poblaciones.....	345
1.1. Genética y talla efectiva de las poblaciones.....	346
1.1.1. Talla efectiva de las poblaciones naturales ( $N_e$ ).....	346
1.1.2. Fluctuaciones de las poblaciones naturales. Causas intrínsecas.....	347
1.1.3. Fluctuaciones de las poblaciones naturales. Causas extrínsecas.....	349
1.2. La diversidad genética y electroforesis de isoenzimas.....	353
1.2.1. Antecedentes en Brassicaceae.....	356
2. Objetivos.....	357
3. Material y métodos.....	359
3.1. Muestreo y almacenamiento de material.....	359
3.2. Descripción de la técnica de electroforesis de isoenzimas.....	360
3.2.1. Fundamento y desarrollo de la técnica.....	360
3.3. Interpretación de las isoenzimas.....	362
3.4. Parámetros de variabilidad genética.....	362
3.5. Mantenimiento y desviación de parámetros genéticos en las poblaciones naturales.....	364
3.5.1. Test de cuello de botella o exceso de heterocigotos.....	364
3.5.2. Test de Neutralidad de Ewens-Watterson.....	364
3.5.3. Probabilidad de pérdida de alelos.....	364
3.5.4. Análisis de autocorrelación espacial.....	365
3.6. Estructura de las poblaciones.....	366
3.6.1. Índice de Fijación ( $F_{IS}$ ) o coeficiente de <i>inbreeding</i> y tasa de alogamia ( $t$ ).....	366
3.6.2. <i>Inbreeding depression</i> ( $\delta$ ) o pérdida de vigor por endogamia.....	366
3.6.3. Tamaño efectivo de la población ( $N_e$ ).....	367
3.6.4. Desviación del equilibrio Hardy-Weinberg. Test de la Chi-cuadrado.....	367
3.6.5. Estructura genética. Flujo génico ( $Nm$ ).....	367
3.7. Distancia genética entre poblaciones.....	369
3.7.1. Relaciones de identidad y distancia genética. Taxonomía numérica.....	369
3.7.2. Test de Mantel.....	370
3.7.3. Tasas de mutación y tiempo de divergencia entre poblaciones y especies.....	370
3.8. Análisis de correlación entre la diversidad genética y sistemas de cruzamiento.....	371
3.8.1. Correlaciones entre la diversidad genética y parámetros asociados a los sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva de las poblaciones naturales.....	371
3.8.2. Correlación de los indicadores de diversidad genética y parámetros asociados a los sistemas de cruzamiento, cromosomas y talla poblacional en la familia Brassicaceae.....	371
4. Resultados.....	373
4.1. Interpretación de isoenzimas. Bandas múltiples.....	373
4.1.1. Duplicaciones. Evidencias indirectas: bandas múltiples, número de <i>loci</i> , número de alelos e intensidad de bandas.....	373
4.1.2. Interpretación asumida. Enzimas monómeras y dímeras.....	376
4.1.3. Enzimas monómeras y dímeras estudiadas e interpretación.....	377
4.2. Parámetros de variabilidad genética.....	386
4.2.1. <i>Locí</i> interpretados y parámetros cualitativos.....	386
4.2.2. Indicadores básicos de variabilidad genética en las poblaciones y especies.....	393
4.3. Mantenimiento de la diversidad genética.....	396
4.3.1. Test de cuello de botella o exceso de heterocigotos.....	396
4.3.2. Test de Neutralidad y selección natural.....	398
4.3.4. Autocorrelación espacial.....	398
4.4. Estructura de las poblaciones.....	400
4.4.1. Coeficiente de autogamia o índice de fijación $F_{IS}$ y tasa de alogamia ( $t$ ).....	400

4.4.2. Desviación del equilibrio Hardy-Weinberg. Test de Chi-cuadrado $\chi^2$ .....	401
4.4.3. Estructura genética ( $G_{ST}$ y $F_{ST}$ ) y flujo génico ( $N_m$ ) de poblaciones y taxones ..	403
4.5. Diversidad y estructura genética. Aplicaciones a la conservación .....	406
4.5.1. Pérdida de alelos por muestreo.....	406
4.5.2. Estructura genética ( $G_{ST}$ ) y aplicaciones a la conservación.....	408
4.6. Identidad y distancia genética entre poblaciones (Nei, 1972).....	408
4.6.1. Distancia genética ( $D_{NEI}$ ) y geográfica.....	408
4.6.2. Distancia genética y tiempo de divergencia .....	417
4.7. Diversidad genética. estructura y distancia geográfica.....	418
4.7.1. Distancia genética y distancias geográficas. Flujo génico y alelos compartidos .....	418
4.8. Diversidad genética y sistemas de cruzamiento. Correlaciones.....	420
4.8.1. <i>Parolinia</i> . Parámetros genéticos, sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva .....	420
4.8.2. Brassicaceae. Correlaciones y análisis de varianza de la diversidad genética y parámetros asociados a los sistemas de cruzamiento (SSI). .....	422
5. Discusión y conclusiones .....	425
1. Duplicaciones genéticas.....	425
2. Diversidad genética y sistemas de cruzamiento. Adscripción filogenética .....	426
<i>Parolinia</i> . Relaciones de la diversidad genética, sistemas de cruzamiento (SSI) y talla poblacional.....	427
Brassicaceae. Relaciones de la diversidad genética, sistemas de cruzamiento (SSI), cromosomas, talla poblacional y rango geográfico .....	428
Taxones de otras familias presentes en Canarias y otras islas oceánicas.....	431
3. estructura genética ( $G_{ST}$ ), mantenimiento y evolución de las poblaciones naturales de <i>Parolinia</i> .....	432
Desviaciones del equilibrio Hardy-Weinberg. Causas intrínsecas .....	432
Desviaciones del equilibrio Hardy-Weinberg. Causas extrínsecas .....	434
4. <i>Parolinia</i> . diversidad genética y filogenia molecular .....	437
Relaciones de similitud, distancia genética, taxonomía numérica y árboles.....	438
Neighbour Joining .....	438
Diversidad genética y filogenia molecular de <i>Parolinia</i> .....	439
5. Diversidad y estructura genética. aplicaciones a la conservación .....	441
Probabilidad de pérdida de alelos raros y muestreo .....	441
Estructura genética y muestreo .....	441

#### CAPÍTULO IV. DIVERSIDAD MORFOLÓGICA-REPRODUCTIVA. MICRO-MARCADORES

1. Biodiversidad, sistemática y morfometrías .....	445
1.1. Biodiversidad. nuevo enfoque de la sistemática .....	445
1.2. Morfometrías y Sistemática vegetal .....	446
1.2.1. Morfometrías tradicionales y morfometrías geométricas .....	447
1.3. Morfometrías. antecedentes en Brassicaceae.....	449
1.3.1. Caracteres diagnósticos en otros taxones de Brassicaceae.....	449
1.3.2. Tendencias evolutivas de la flor y fruto .....	451
1.3.3. Taxonomía Numérica .....	452
1.3.4. Palinología en la familia Brassicaceae.....	452
1.3.5. Cromosomas y nivel de ploidía en Brassicaceae.....	453
2. Objetivos .....	454
3. Material y métodos .....	456
3.1. Material recolectado .....	456
3.1.1. Diseño y configuración de los muestreos.....	456
3.2. Almacenamiento de material, tratamientos y técnicas de pre-observación y pre-selección de caracteres.....	457
3.2.1. Caracteres vegetativos.....	458
3.2.2. Caracteres reproductivos. Inflorescencia y flor .....	459
3.2.3. Caracteres microscópicos del androceo y gineceo. Papilas estigmáticas y Polen .....	461
3.2.4. Caracteres reproductivos. Infrutescencia, frutos y semillas .....	466
3.2.5. Citogenética. Mitosis: número de cromosomas y cariotipos .....	468
3.3. Definición y codificación de los caracteres.....	469

3.3.1. Caracteres vegetativos.....	469
3.3.2. Caracteres reproductivos de la flor.....	470
3.3.3. Caracteres reproductivos de las infrutescencias, frutos y semillas.....	474
3.3.4. Caracteres microscópicos. Papilas estigmáticas y recursos del androceo y gineceo.....	477
3.3.5. Palinología. Caracteres Polínicos.....	479
3.3.6. Citogenética. Mitosis: número de cromosomas y cariotipos.....	479
3.4. Obtención de datos, biometrías y morfometrías.....	480
3.4.1. Macro y Micro-morfología y análisis de imagen.....	480
3.4.2. Palinología. Caracteres Polínicos.....	480
3.4.3. Citogenética. Número de cromosomas y elaboración de cariotipos.....	481
3.5. Ordenación y tratamiento de los datos obtenidos. conformación y configuración de matrices.....	482
3.5.1. Valoración de los datos y configuración de matrices. Primeros análisis.....	482
3.5.2. Relaciones entre grupos de caracteres o variables. Análisis de correlación.....	485
3.6. Análisis multivariante. sistemática y taxonomía numérica.....	486
3.6.1. Estadística multivariante, taxonomía numérica.....	486
3.6.2. Relaciones de similitud y técnicas de agrupación: Fenogramas y MST.....	487
3.6.3. Relaciones de similitud y técnicas de ordenación.....	487
3.6.4. Relaciones filogenéticas preliminares de los taxones y poblaciones. Método Neighbor-Joining.....	490
3.6.5. Comparación de matrices o niveles estructurales de las poblaciones naturales.....	490
3.6.6. Taxonomía numérica, congruencia taxonómica y niveles estructurales.....	491
3.6.7. Tiempos de divergencia. Relaciones teóricas entre la distancia genética, distancia taxonómica y el tiempo evolutivo de ambas.....	492
4. Resultados.....	494
4.1. Análisis de caracteres morfológicos y correlaciones.....	494
4.1.1. Pruebas de ajuste y análisis de varianza.....	494
4.1.2. Correlaciones de la biodiversidad macro y micro-morfológica.....	495
4.2. Taxonomía numérica y macro-caracteres.....	502
4.2.1. Macro-caracteres. Análisis discriminante (137 y 136).....	502
4.2.2. Nivel poblacional (16 y 14 UTOs). Análisis multivariante (137 y 136).....	508
4.2.3. Depuración de macro-caracteres. Análisis Discriminante (126 y 125).....	515
4.2.4. Nivel poblacional (16 y 14 UTOs). Análisis multivariante (126 y 125).....	517
4.2.5. Depuración de macro-caracteres. Análisis Discriminante (120 y 119).....	517
4.2.6. Nivel poblacional (16 y 14 UTOs). Análisis multivariante (120 y 119).....	521
4.3. Taxonomía numérica con macro & microcaracteres.....	530
4.3.1. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (155).....	530
4.3.2. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (144).....	535
4.3.3. Macro y micro-caracteres. Análisis Discriminante (152 y 151).....	537
4.3.4. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (152 y 151).....	542
4.3.5. Macro y micro-caracteres. Análisis Discriminante (141 y 140).....	549
4.3.6. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (141 y 140).....	549
4.3.7. Depuración de macro y micro-caracteres. Análisis Discriminante (138 y 137).....	550
4.3.8. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (138 y 137).....	551
4.3.9. Depuración de macro y micro-caracteres. Análisis Discriminante (135 y 134).....	551
4.3.10. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (135 y 134).....	557
4.3.11. Depuración de macro y micro-caracteres. Análisis Discriminante (132 y 131).....	563
4.3.11. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (132 y 131).....	563
4.3.12. Correlaciones y Depuración de caracteres. Análisis Discriminantes (125 y 124).....	564
4.3.13. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (125 y 124).....	569
4.3.14. Correlaciones y Depuración de caracteres. Análisis Discriminante (111 y 110).....	575
4.3.10. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (111 y 110).....	576
5. Congruencia taxonómica. Similitud y diversidad morfológica.....	576
5.1. Congruencia taxonómica y taxonomía numérica.....	576
5.1.1. Taxones y macro-caracteres. Análisis discriminante y multivariante.....	577
5.1.2. Taxones y macro & micro-caracteres. Análisis discriminante y multivariante.....	578
5.1.3. Análisis de caracteres. Factores y modelos (AD).....	581
5.1.4. Análisis de caracteres y factores. Valor diagnóstico.....	585

5.1.5. Discriminación y relaciones de los taxones. Caracteres implicados .....	593
5.2. Congruencia taxonómica y distorsiones (MST) .....	595
5.2.1. Taxonomía Numérica, macro-caracteres y MST .....	597
5.2.2. Taxonomía Numérica, macro y micro-caracteres y MST .....	598
5.3. Inferencias filogenéticas. Neighbor-joining.....	601
5.3.1. Árboles <i>Neighbor-Joining</i> con macro y micro caracteres (155 y 152) .....	602
5.3.2. Árboles <i>Neighbor-Joining</i> con macro y micro caracteres (144 y 135) .....	602
5.3.3. <i>Neighbor-Joining</i> con macro y micro caracteres (125).....	603
5.4. Diversidad morfológica. correlaciones .....	604
5.4.1. Correlaciones de la biodiversidad morfológica y sistemas de cruzamiento .....	604
5.4.2. Correlaciones entre la diversidad morfológica y diversidad genética .....	607
6. Citogenética. diversidad cromosómica .....	609
6.1. Diversidad cromosómica y taxones.....	609
6.1.1. Cariotipos, idiogramas y mixoploidía .....	609
6.1.2. Relaciones de similitud (UPGMA) .....	613
7. Palinología. Poblaciones y taxones .....	614
7.1. Tipos polínicos. Poblaciones y taxones .....	614
7.1.1. Tipo polínico normal 3-colpado longiaxo .....	614
7.1.2. Polimorfismos polínicos. Descripción y presencia en otros grupos .....	614
7.1.3. Tetradas y Microsporogénesis. Tipo 3-colpado normal y polimorfismos .....	619
7.1.4. Polimorfismos y series polínicas.....	619
8. Discusión y conclusiones .....	628
1. Análisis de caracteres morfológicos. Relaciones y tendencias.....	628
Asociaciones entre las flores frutos y semillas de <i>Parolinia</i> y sistemas de cruzamiento .....	628
Relaciones de la diversidad morfológica de frutos y semillas, eficacia reproductiva, sistemas de cruzamiento y pérdida de vigor .....	631
Relaciones entre los caracteres morfológicos, genéticos y sistemas de cruzamiento .....	633
2. Taxones y relaciones de similitud .....	634
Caracterización de taxones y relaciones de similitud morfológica .....	635
Taxones. Diversidad genética y morfológica en <i>Parolinia</i> .....	637
3. Diversidad cromosómica y taxones.....	638
4. Palinología. poblaciones y taxones .....	639
Polimorfismos polínicos, significado biológico y duplicaciones genéticas .....	640
Polimorfismos polínicos, filogenia y diversificación en angiospermas .....	641
V. CONCLUSIONES .....	679
1. Fenología estacional y floral.....	679
Fenología estacional o ciclo vital .....	679
Fenología floral o desarrollo de la flor y fructificación .....	679
2. Sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva .....	681
Atributos y recursos florales, tasas de alogamia y niveles de auto-incompatibilidad... ..	682
Sistemas de cruzamiento, eficacia reproductiva y pérdida de vigor en las poblaciones naturales .....	682
3. Diversidad genética, sistemas de cruzamiento y estructura de las poblaciones naturales .....	683
Diversidad genética y sistemas de cruzamiento .....	683
Diversidad y estructura genética ( $G_{ST}$ ), flujo génico ( $Nm$ ) y relaciones taxonómicas. Factores abióticos implicados en el mantenimiento y evolución de las poblaciones... ..	684
4. Diversidad morfológico-reproductiva. micro-marcadores de biodiversidad .....	686
Caracterización de taxones y relaciones de similitud morfológica .....	688
Taxones. Diversidad morfológica y genética en <i>Parolinia</i> .....	691
Diversidad cromosómica y taxones .....	693
Palinología. Poblaciones y taxones.....	693
Investigación futura y conservación.....	696
VI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	699



## Introducción al estudio de *Parolinia*



## Antecedentes Especies y Poblaciones Naturales Biodiversidad y Biología de Poblaciones





## INTRODUCCIÓN AL ESTUDIO DE PAROLINIA

---

*Parolinia*, género exclusivo de Canarias (Brassicaceae) situado durante mucho tiempo en la tribu Matthioleae (SCHULZ, 1936), ha sido recientemente ubicado en la tribu Euclidieae II junto con otros géneros relacionados, según estudios moleculares de ADN-ITS (WARWICK *et al.*, 2007).

Está formado actualmente por 7 especies, cuatro de ellas en la isla de Gran Canaria (*P. ornata* Webb, *P. platypetala* Kunkel, *P. filifolia* Kunkel y *P. glabriuscula* Montelongo & Bramwell) y las tres restantes en las islas occidentales de Tenerife (*P. intermedia* Svent & Bramwell), La Gomera (*P. schizogynoides* Svent) y La Palma (*P. aridanae* Santos *nomen nudum*). De acuerdo con las listas rojas de especies amenazadas, todas excepto *P. ornata*, están catalogadas de alguna manera en peligro (BRAMWELL & RODRIGO, 1984; GÓMEZ CAMPO *et al.*, 1996; WALTER & GILLET, 1998; BELTRAN *et al.*, 1999; VVAA, 2000; BAÑARES *et al.*, 2003).

Presumiblemente diploide con  $2n=22$  se caracteriza por su hábito leñoso y aparente uniformidad tanto en sus caracteres vegetativos como reproductivos, con síndromes de polinización aparentemente uniformes (BORGAN, 1969; BRAMWELL *et al.*, 1972a; FEBLES, 1989). En principio, constituye un ejemplo donde ha primado la diversificación de los caracteres reproductivos (flor, frutos, semillas, etc.) sobre los vegetativos (hábito, hojas, tricomas, etc).

Su distribución en las islas es fundamentalmente restringida, ocupando siempre el mismo tipo de hábitat en laderas secas y soleadas del piso basal con ligeras variantes (BRAMWELL, 1970) y supuestamente con las mismas o similares presiones de selección, al tratarse de taxones con situaciones ecológicas similares aislados por barreras geográficas.

El género *Parolinia* se ha considerado tradicionalmente como un ejemplo de diversificación por vicarianza (BRAMWELL, 1972a) entendida actualmente como producto de la interacción entre procesos de deriva genética y presiones ambientales similares de “estasis ecológico”, proporcionando un modelo para evaluar este tipo de diversificación. Según algunos autores la *similitud fenotípica* y *funcional* de la biodiversidad entre especies estrechamente relacionadas, se puede producir porque un ancestro común, ante *nichos ecológicos* similares, da lugar a fenotipos también similares (BARRETT *et al.*, 1997). El *estasis ambiental* provoca una selección estabilizadora equivalente, donde los fenotipos permanecen sin cambios o con evolución paralela, y las especies resultantes mantienen su parecido (BARRETT *et al.*, 1997).

Hasta el momento en que se iniciaron los estudios en el género *Parolinia*, no se tenía información alguna de los niveles de variabilidad micro-morfológico-reproductiva, diversidad genética y sistemas de cruzamiento en ninguna de las especies (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2002; FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2002a, b, 2004, 2005a, b, 2007 y 2008). Como en la mayoría de los endemismos canarios y macaronésicos, apenas existe información a nivel poblacional, de las peculiaridades del ciclo vital y fenología floral, longevidad de la flor, sistemas de auto-incompatibilidad, sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva, cuestiones básicas para la detección de posibles problemas de erosión micro-morfológica-reproductiva en sus poblaciones naturales e imprescindibles para el diseño de estrategias eficaces de conservación y gestión, de los endemismos en peligro.

La sorprendente y apabullante diversidad genética de *Parolinia* detectada por isoenzimas (FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2004 y 2007) puede estar relacionada al sistema de auto-incompatibilidad homomórfica de la familia que, al mismo tiempo que provoca limitaciones entre los apareamientos de los individuos de una población, está favoreciendo su biodiversidad.

Este estudio que comprende 17 poblaciones naturales de las 7 especies que constituyen actualmente el género, se enmarca bajo una perspectiva multidisciplinar con análisis de su biodiversidad y estructuración tanto *genética* como *micro-morfológico-reproductiva*, asumiendo como hipótesis y premisa fundamental, que la *adscripción filogenética* y la historia evolutiva de los grupos vegetales está determinando los niveles de biodiversidad y sistemas de cruzamiento (WEBB, 1984; KARRON, 1987; GITZENDANNER & SOLTIS, 2000).

Se asume por tanto, que los caracteres florales y reproductivos controlan el flujo génico (polínico o de semillas) y apareamientos entre los individuos de la poblaciones naturales, siendo los responsables decisivos del éxito reproductivo y niveles de diversidad en su descendencia.

Esta es la razón que justifica que para el conocimiento real de la biodiversidad a niveles infra-genéricos se consideren indispensables estudios comparativos de especies congéneres de distinto rango de distribución, que al mismo tiempo constituye el fundamento básico para la conservación y estrategias de recuperación en aquellas especies con problemas de erosión.

Siguiendo estos criterios se asume que para la correcta interpretación y valoración de la biodiversidad de una determinada especie existen varios factores cuyo conocimiento e incidencia es esencial, sobre todo si se consideran sus aplicaciones a la conservación (RICHARDS, 1986 y 1997; AVISE & HAMRICK, 1996; HAMRICK & GODT, 1996; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BARRETT *et al.*, 1997; BRIGGS & WALTERS, 1997; GIVNISH, 1997 y 1998; BARRETT, 1998a; GRANT, 1998; GODT & HAMRICK, 1999; GITZEDANNER & SOLTIS, 2000; CRAWFORD *et al.*, 2001; ANDERSON *et al.*, 2002; PÉREZ DE PAZ, 2002; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007a):

1. La *adscripción filogenética*, principalmente referida a categorías taxonómicas de familias y géneros porque condiciona y está íntimamente relacionada con la historia evolutiva de los taxones y de sus sistemas de cruzamiento (sistemas sexuales: hermafroditismo, dioecia, monoecia y/o sistemas de auto-incompatibilidad) de manera que el conocimiento de la biodiversidad de una determinada especie, requiere la confrontación con taxones del mismo grupo mediante la valoración de:

- Los *sistemas de reproducción y de cruzamiento* que determinan la configuración genética de la descendencia según presencia de reproducción vegetativa (*apomixia*) y/o reproducción sexual con apareamiento de individuos (*mating systems*) controlados por los sistemas sexuales y mecanismos de auto-incompatibilidad de los taxones en cuestión (RICHARDS, 1986 y 1997; AVISE & HAMRICK, 1996; HAMRICK & GODT, 1996; ANDERSON *et al.*, 2001y 2002).

En Brassicaceae, el *sistema de auto-incompatibilidad esporofítico homomórfico* (SSI) cuyo control genético desde el esporofito diploide se debe generalmente a un *locus* de múltiples alelos, se considera el más eficaz y exigente de los sistemas toda vez que el rechazo del auto-polen (que comparte los mismos alelos S del gineceo) tiene lugar ya en el estigma impidiendo la formación de tubos polínicos. Al mismo tiempo, se considera el más flexible de los sistemas de auto-incompatibilidad, donde la posibilidad de un mayor número de alelos S en poblaciones grandes, puede permitir un mayor número de cruzamientos fértiles (GIBBS, 1986 y 1988; RICHARDS, 1986 y 1997; BARRETT, 1988; BYERS & MEAGHER, 1992; LEACH & MAYO, 2005).

- El *número cromosómico y nivel de ploidía*: directamente relacionado con la historia evolutiva de los taxones puede repercutir tanto en la reproducción asexual como sexual. Siguiendo a RICHARDS (1997) que asume un sólo *locus* heterocigoto por cromosoma homólogo ignorando la variabilidad por recombinación: el número mínimo potencial de

*gametos* y *cigotos* diferentes generados por un parental diploide sería igual a  $2^n$  y  $(2^n)^2$ , respectivamente, siendo  $n$  el número haploide de cromosomas. *Parolinia* con  $2n=22$  puede generar como mínimo 2.048 gametos y consecuentemente 4.194.304 cigotos diferentes (PÉREZ DE PAZ, 2002; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007a).

2. Otros factores extrínsecos a los grupos vegetales, como la *talla poblacional* y rango de distribución geográfica, suelen estar supeditados a la filogenia (KARRON, 1987; GITZEDANNER & SOLTIS, 2000) influyendo principalmente a niveles infragenéricos donde la diversidad de las especies suele depender de los sistemas de reproducción y después de la talla poblacional y rango geográfico. Es desde esta perspectiva donde únicamente se deba considerar válida su confrontación y desde donde tenga sentido que un mayor número de individuos, según talla poblacional o rango geográfico, genere mayor variabilidad y biodiversidad.

La INVESTIGACIÓN de esta Memoria Doctoral viene JUSTIFICADA en base a un doble objetivo:

i) Obtener la mayor información o conocimiento de la BIODIVERSIDAD del género endémico *Parolinia* y del estado actual de las POBLACIONES NATURALES de sus especies, tanto desde la perspectiva genética (isoenzimas) como morfológico-reproductiva (macro y micro-morfológica) aportando información acerca de la estructura y dinámica de las poblaciones, permitiendo además establecer directrices para que las estrategias de conservación de las especies amenazadas sean verdaderamente efectivas y adecuadas.

ii) Contribuir al conocimiento de la BIODIVERSIDAD de los *endemismos canarios* tanto en lo que se refiere a estudios *taxonómicos* y *sistemáticos* dirigidos al conocimiento y relaciones con otras Floras (de su origen) y de su evolución una vez que colonizaron las islas.

Con este estudio *multidisciplinar* de *biodiversidad poblacional* (macro y micro-morfológico-reproductiva y genética) bajo la perspectiva de la Biología de la Conservación, se contribuye además a las colecciones de herbarios, planta viva y bases de datos, destinados a la investigación botánica y conservación de la Flora Canaria.



## 1. PAROLINIA. ANTECEDENTES Y JUSTIFICACIÓN

---

El presente estudio, se centra en las 7 especies del género *Parolinia* Webb, una de ellas no descrita (*P. aridanae* Santos *nomen nudum*) adoptando el sistema de clasificación tribal de SCHULZ (1936) el más utilizado hasta la actualidad pero que puede ser sustituido en un futuro próximo por el de AL-SHEBBAZ *et al.* (2006) y WARWICK *et al.* (2007) cuyo fundamento se basa tanto en filogenias moleculares como en filogenias morfológicas.

Antes de introducirnos en el género *Parolinia* vamos a situarlo en la familia Brassicaceae, integrada por unos 350 géneros y 3500 especies que se distribuyen en todos los continentes excepto en el Antártico, principalmente en las regiones templadas del hemisferio Norte y más especialmente en los países de la cuenca Mediterránea, centro y SO de Asia.

En los trópicos la distribución no es homogénea y está limitada a las regiones montañosas y alpinas (HEYWODD *et al.*, 2007). Los centros más importantes de diversificación se encuentran en la región Irano-Turaniana (150 géneros y 900 especies con 530 endemismos) y región Mediterránea (113 géneros, 650 especies con 290 endemismos). América del Norte (99 géneros y 778 especies con 600 endemismos) y la región Saharo-Síndica (65 géneros y 180 especies con 62 endemismos) muestran una reducción significativa en la diversidad de especies (HEDGE, 1976; APPEL & AL-SHEHBAZ, 2003; HEYWODD *et al.* 2007) seguida por América del Sur con 40 géneros y 340 especies.

La familia está más escasamente representada en el hemisferio Sur, con géneros como *Draba*, *Lepidium* y *Cardamine* algunos de ellos incluso endémicos de estas regiones. En África del Sur se han contabilizado unos 15 géneros y por los menos 100 especies y en Australia y Nueva Zelanda unos 19 géneros con unas 114 especies (APPEL & AL-SHEHBAZ, 2003; HEYWODD *et al.*, 2007).

Este patrón global proporciona una cierta evidencia del origen de la familia en la región Irano-Turaniana. Siguiendo las ideas básicas de HEDGE (1976) el origen de las Brassicaceae se encuentra en la zona que abarca desde el Mediterráneo hasta la región Irano-Turaniana. Esta región extraordinariamente diversa ecológicamente, tanto altitudinal como geológicamente incluye la mayoría de la diversidad taxonómica con un 62% ó 72% de los géneros, generalmente con solo tres, cinco o menos especies (KOCH & KIEFER, 2006).

### 1.1. BRASSICACEAE. TAXONOMIA Y RELACIONES FILOGENÉTICAS

Según CRONQUIST (1988) la familia está enmarcada dentro de la clase Dillenidae, en el orden Capparales junto con las familias Tovariaceae, Capparaceae, Moringaceae y Resedaceae, pero la filogenia molecular (STEVENS, 2001) coloca a la familia dentro de las Eudicotiledóneas centrales, concretamente en las Eu-rosidae II y en el orden Brassicales junto con las familias Capparaceae, Resedaceae, Akaniaceae, Tovariaceae y otras más.

Las Crucíferas constituyen una gran grupo extraordinariamente homogéneo que posee grandes dificultades para la clasificación hasta el punto que hay pocas familias en las que haya un mayor y más variado rango de caracteres taxonómicos. A pesar de su uniformidad hay un buen número de caracteres a partir de los cuales se pueden construir modelos de clasificación (tradicionalmente se han utilizado unos 20 caracteres con 6 ó más estados ampliamente distribuidos en la familia). No debiera sorprender por lo tanto, que diferentes autores hayan utilizado características diferentes. El resultado es que en esta familia hay muchos sistemas de clasificación que dependen de los caracteres utilizados (HEDGE, 1976).

### 1.1.1. Taxonomía y sistemática de las Brassicaceae

Aunque la familia Brassicaceae, fácilmente reconocible por su corola cruciforme, estambres tetradínamos y su característico fruto en silicua, es una de las pocas familias de plantas superiores que ha sido reconocida a través de la historia, sin embargo las relaciones intergenéricas son difíciles y se mantienen sin resolver.

#### 1.1.1.1. Historia taxonómica y tribus de la familia. Sistemática y filogenia molecular

La gran familia de las Brassicaceae se ha dividido en diferentes tribus que han ido variando a lo largo del tiempo, existiendo hasta 7 clasificaciones diferentes (HEDGE, 1976). Según Hedge aunque la realidad de las tribus pueda ser discutible, se deben considerar como referencias útiles menos naturales de lo que generalmente se ha asumido.

El primer tratamiento completo de la familia fue hecho por De Candolle en 1821, quien basó su clasificación en algunos caracteres altamente variables como el fruto y el embrión. Posteriormente SCHULZ en 1936, considerado como el fundador de la clasificación moderna, por lo menos a nivel genérico, empleó un gran número de caracteres (caliz, pétalos, ovario, nectarios, estigma, septo, cotiledones, raíz, longitud del fruto, indumento, anteras y filamentos) para delimitar las tribus y las subtribus (HEDGE, 1976). Aunque la clasificación de Schulz ha sido modificada, continúa siendo la más utilizada en la actualidad sin embargo sus contenidos han sido invalidados y se ha demostrado recientemente que determinados caracteres morfológicos están sujetos a convergencia. Muchas de las relaciones tribales no son naturales y aunque la mayoría de las características florales conforman la misma fórmula floral básica, varios autores señalan posibles desviaciones (HALL, SYTSMA & ILTIS, 2002).

Además de las características florales y del fruto (HALL, SYTSMA & ILTIS, 2002) que situaba el origen de la familia en el Nuevo Mundo con ancestros comunes a la familia Capparaceae, hay una fuerte evidencia molecular que sostiene a la familia Brassicaceae como monofilética, hermana de Cleomaceae (Capparaceae) que se ha desarrollado en el Viejo Mundo (KOCH *et al.*, 2003; MITCHELL-OLDS *et al.*, 2005; BEILSTEIN *et al.*, 2006).

Asimismo se ha demostrado con estudios moleculares (BEILSTEIN *et al.*, 2006), que casi todas las subdivisiones de la familia son polifiléticas y artificiales, reagrupando y redistribuyendo una serie de géneros previamente clasificados por SCHULZ (1936).

## 1.2. SISTEMÁTICA Y RELACIONES DEL GÉNERO *PAROLINIA* WEBB

El género *Parolinia*, descrito por WEBB (1840) para la isla de Gran Canaria y considerado monotípico durante largo tiempo, fué situado en la Tribu Matthioleae (SCHULZ, 1936), Hesperideae (Prantl en DE DALLA TORRE & HARMS, 1963) aunque recientes estudios de filogenia molecular (AL-SHEHBAZ *et al.*, 2006; WARWICK *et al.*, 2007) han encuadrado al género en la Tribu Euclidieae II (Tabla 1).

La primera clasificación de la tribu Matthioleae que hizo Schulz (1936) fue en relación al estigma, separando a los géneros en dos grandes grupos: a) *estigma capitado* y b) *estigma capitado decurrente*.

a) Los géneros incluidos en el grupo con *estigma capitado* son: *Solms-Laubachia* con 9 especies se distribuye en China (número básico  $x=7$  y número de cromosomas  $2n=14, 28$ ), *Aubrieta* con 12 especies de la región mediterránea ( $x=8$  y  $2n=16, 32$ ), *Iodanthus* con una especie y *Pseudocamelina* con seis especies ( $x=7$  y  $2n=14$ ) se distribuyen ambas en la Norteamérica atlántica, *Notoceras* con una única especie en la región mediterránea ( $x=11$  y

2n= 22) y *Tetracme* con 10 especies de Asia central (x= 7 y 2n= 14, 28).

b) El grupo de géneros con *stigma capitado lobulado decurrente* además de *Parolinia* exclusivo de Canarias con 7 especies (x= 11 y 2n= 22), incluye a Euclidaeae II con géneros como *Diceratella* con 11 especies distribuidas desde África del Este hasta Irán y *Morettia* con cuatro especies que se distribuyen desde África del Norte hasta África del Este y Arabia ambas también con número básico x= 11 y 2n= 22.

**TABLA 1. CLASIFICACIÓN TRIBAL Y POSICIÓN DE PAROLINIA**

<b>Matthioleae</b> Schulz, 1936	<b>Hesperideae</b> Prantl en De Dalla Torre & Harms, 1963	<b>Euclidaeae</b> Al-Shehbaz, Beilstein & Kellog, 2006	<b>Euclidaeae II</b> Warwick et al., 2007
<i>Cithareloma</i> Bunge	<i>Cithareloma</i>	<i>Cithareloma</i>	<i>Cithareloma</i>
<i>Diceratella</i> Boiss.	<i>Diceratella</i>	<i>Diceratella</i>	<i>Diceratella</i>
<i>Morettia</i> DC.	<i>Morettia</i>	<i>Morettia</i>	<i>Morettia</i>
<i>Notoceras</i> R.Br.	<i>Notoceras</i>	<i>Notoceras</i>	<i>Notoceras</i>
<i>Parolinia</i> Webb	<i>Parolinia</i>	<i>Parolinia</i>	<i>Parolinia</i>
<i>Aubrieta</i> Adans.	<i>Eremobium</i> Boiss	<i>Eremobium</i>	<i>Eremobium</i>
<i>Tetracme</i> Bunge	<i>Malcomia</i> R.Br	<i>Malcomia</i>	<i>Malcomia</i> (EA)
<i>Solms-Laubachia</i> Muschl.	<i>Tetracme</i>	<i>Tetracme</i>	<i>Maresia</i>
<i>Lonchophora</i> Durieu	<i>Anastatica</i> (L.) L	<i>Solms-Laubachia</i>	—
<i>Matthiola</i> R.Br.	<i>Pugionium</i> Gaert	<i>Notothlaspi</i> Hook.f	—
<i>Iodanthus</i> Torrey et Gray	<i>Cryptospora</i> Kar et Kir	<i>Desideria</i> Pamp.	—
<i>Chorispora</i> R.Br. ex DC	<i>Farsesia</i> Turra	<i>Leiospora</i> (Mey) Dvorák	—
<i>Hesperidanthus</i> (Rob) Rydb	<i>Octoceras</i> Bunge	<i>Shangrilaia</i> Al-Shehbaz, Yue & Sun	—
<i>Parrya</i> R.Br.	<i>Lepidostemom</i> Hook.f & Thoms	<i>Maresia</i> Pomel	—
<i>Diptychocarpus</i> Trautv	<i>Braya</i> Stemb et Hope	<i>Neoturularia</i> Hedge & Léonard	—
<i>Pseudocamelina</i> (Boiss) Busc	<i>Euclidium</i> R.Br.	<i>Braya</i>	—
<i>Veselskya</i> Opiz.	<i>Fedtschenkoa</i> Regel	<i>Rhammatophyllum</i> Schluz	—
	<i>Leptaleum</i> DC.	<i>Cryptospora</i> Kar. & Kir.	—
—	<i>Atelanthera</i> Hook.f & Thomson	<i>Leptaleum</i>	—
—	<i>Streptoloma</i> Bunge	<i>Atelanthera</i>	—
—	—	<i>Euclidium</i> R.Br.	—
—	—	<i>Anastatica</i> L.	—
—	—	<i>Dilophia</i> Thomson	—
—	—	<i>Veselskya</i>	—

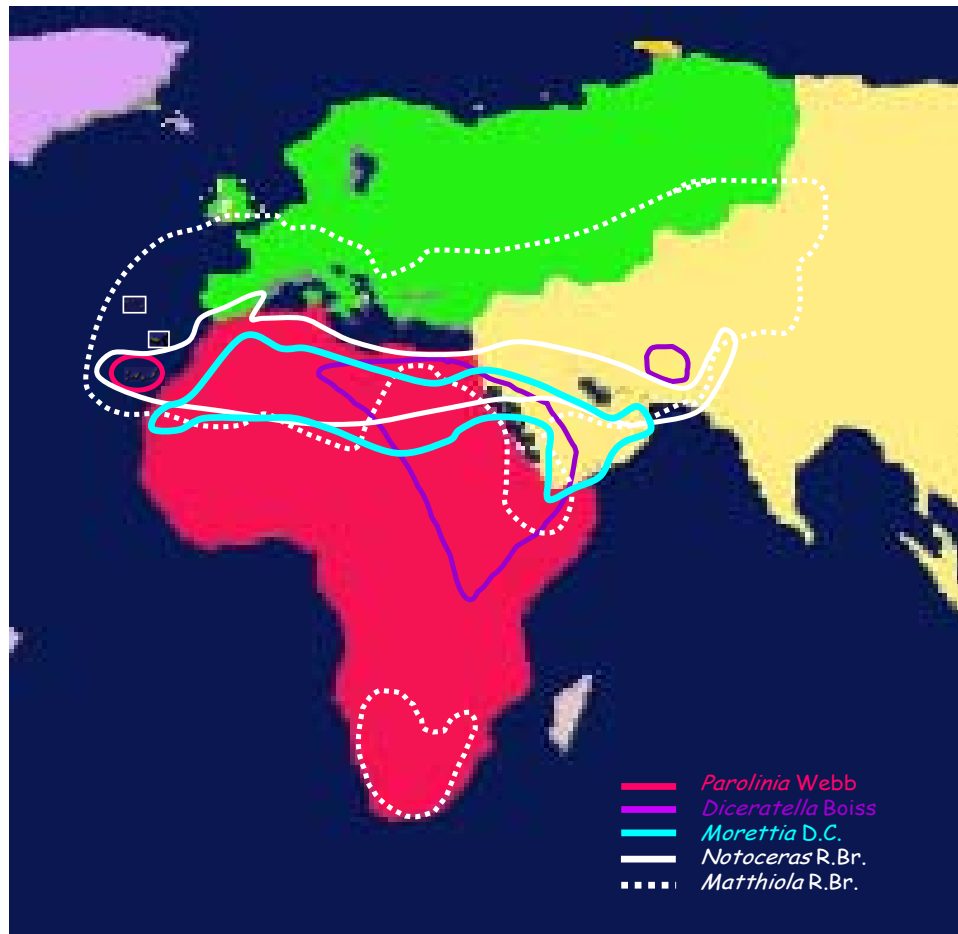
Incluye también a *Matthiola* con 48 especies y distribuida desde la región mediterránea oriental hasta Asia Central y Sudáfrica (x= 5, 6, 7, 8 y 2n= 10, 11, 12, 14, 16, 24, 26), *Veselskya* con una única especie en Afganistán, *Lonchophora* (= *Matthiola*) de África del Norte con 3 especies (n= 10), *Hesperidanthus* de la Norteamérica pacífica con 5 especies (x= 11 y n=11, 20±), *Chorispora* con 11 especies desde el Mediterráneo oriental hasta Asia Central (x= 7, 9 y 2n= 14, 18, 28), *Diptychocarpus* con una única especie en Asia Central (x= 7 y 2n= 14), *Cithareloma* con 2 especies en Turquestán, Pakistán e Irán (x=13 y 2n=26) y *Parrya* con 34 especies (x= 7 y 2n= 14, 21, 28) y amplia distribución desde Asia Central, Ártico y Norteamérica.

En Macaronesia la Tribu Matthioleae Schulz (SCHULZ, 1936) comprende los géneros *Matthiola*, *Notoceras* y *Parolinia* (Fig. 1). Los frutos de estos géneros mantienen características similares a otros miembros de la Tribu, tratándose de silicuas con o sin cuernos.

*Matthiola* R.Br. es un género principalmente norteafricano con alrededor de 48 taxones tanto leñosos como herbáceos, que se distribuyen a lo largo de todo el Mediterráneo (región



Irano-Turaniana, región Sáhara-Síndica, región del Norte de África) y Este de África. Es en África dónde exhibe la mayor diversidad taxonómica (especialmente en Turquía y región Irano-Turaniana) con uno de sus taxones (*M. stelligera*) en Sudáfrica (NORDENSTAM, 1980). Debido a esta discontinuidad *Matthiola* es considerado como un ejemplo de disyunción entre el Norte y Sur de África. Se muestra principalmente diploide aunque a veces puede ser tetraploide con diferentes y variados números básicos ( $x= 5, 6, 7, 8$ ) y tipos polínicos diferentes (aperturados e inaperturados). En Macaronesia se encuentran 6 taxones del género *Matthiola* de los que sólo dos son endémicos: *M. maderensis* Lowe (exclusivo de Madeira) y *M. bolleana* Webb ex Christ. (presente únicamente en Fuerteventura y Lanzarote, las dos islas Canarias más orientales).



**Figura 1. Biogeografía de *Parolinia*.** Géneros relacionados, *Diceratella*, *Morettia*, *Notoceras* y *Matthiola* (HEDGE, 1976 modificado).

*Notoceras* género monotípico y herbáceo con distribución Saharo-Síndica alcanza el Mediterráneo y Macaronesia (HEDGE 1976; HANSEN & SUNDING, 1993).

Según recientes estudios morfológicos y de filogenia molecular, *Matthiola* se separa del resto de los géneros macaronésicos *Notoceras* y *Parolinia* que se sitúan en un clado independiente reconocido como tribu (Euclidieae II) junto con los géneros *Cithareloma*, *Diceratella*, *Morettia*, *Eremobium*, *Malcomia* euroasiáticas y *Maresia* (AL-SHEBAZ *et al.*, 2006; WARWICK *et al.*, 2007).

Este clado consta a su vez de dos subclados, uno africano que incluye a *Diceratella*, *Morettia* y *Parolinia*, con número básico de cromosomas común ( $x= 11$ ) y otro euroasiático con

con número básico variable ( $x= 7, 8, 10, 11, 13$  y  $14$ ) y que incluye el resto de los géneros y *Notoceras* (con distribución saharosíndica y  $x= 11$ ). En este subclado se distinguen los géneros: *Cithareloma* con especies en Irán y Paquistán ( $x= 13, 2n= 26$ ), *Eremobium* ( $x= 8, 10, 13$ ) con especies en Argelia ( $2n= 20$ ), Arabia ( $2n= 26$ ) e Irán ( $2n= 16$ ), *Maresia* ( $2n= 28$ ) y por último especies euroasiáticas del género *Malcomia* ( $x= 7, 8$  y  $10$ ).

*Parolinia* ya ha sido relacionada con estos dos géneros sáharo-síndicos, *Diceratella* y *Morettia*, con los que comparte no sólo caracteres citogenéticos ( $2n= 22$ ) sino también palinológicos (REESE 1957; HUMPHRIES *et al.*, 1978; JONSELL, 1978 y 1979; PÉREZ DE PAZ, 1981; ARYAMAVID, 1983; BRAMWELL, 1986; FEBLES, 1989; PÉREZ DE PAZ & FERNANDEZ-PALACIOS, 2008; FERNANDEZ-PALACIOS, FEBLES & PÉREZ DE PAZ, 2008).

*Diceratella* es un género leñoso con distribución disyunta (Fig. 1) en el Sur de Irán (2 especies) y en las regiones áridas del NE tropical de África (6 especies), en contraste con *Morettia* (4 especies) herbáceo y de más amplia distribución (JONSELL, 1978 y 1979).

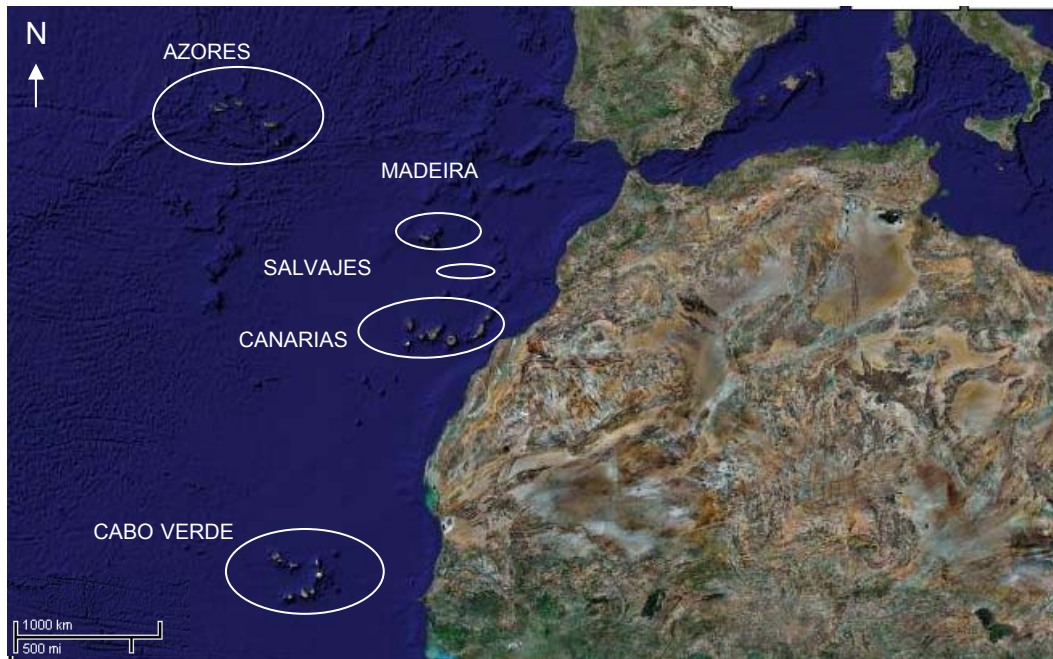
Además de la filogenia molecular de Brassicaceae de WARWICK *et al.* (2007), uno de los últimos trabajos de filogenia molecular de secuencias (*ITS1+2*) que incluye todos los taxones de *Parolinia* (JAÉN *et al.*, 2007) muestra que el árbol consenso mayoritario resultante resuelve las relaciones de *Parolinia*, señalando como géneros más cercanos a *Diceratella* (NE-África) y *Morettia* (Sáhara y Arabia). Asimismo, señala a *Parolinia* como género monofilético lo que explica su presencia en Canarias por un único evento colonizador, pero no resuelve la evolución post-colonizadora una vez que llegó a las islas.



## 2. FLORA CANARIA. ORIGEN Y BIOGEOGRAFÍA

Para entender mejor la Flora Canaria, es conveniente hacer algunas consideraciones acerca de su biogeografía y disyunciones florísticas a su vez directamente dependientes de su origen geológico.

Las Islas Canarias, junto con los Archipiélagos de Azores, Madeira, Salvajes y Cabo Verde (Fig. 2 y Tabla 2), constituyen un área natural donde se asientan gran número de seres vivos que presentan curiosas afinidades y que ha recibido el nombre de *Macaronesia* (SUNDING, 1979; SANTOS, 1983a), actualmente en discusión (RIVAS *et al.*, 1993; FERNÁNDEZ-PALACIOS & DIAS, 2001). Este término (que procede de los vocablos griegos makaro=feliz, nesia=islas) fue introducido por el botánico Philip-Barker Webb en el siglo pasado, coautor con Sabin Berthelot, de la *Historia Natural de las Islas Canarias*, estudio monumental en su género y que ha sido base y guía para todos los naturalistas y especialistas posteriores.



**Figura 2.- Región Macaronésica.** Formada por los archipiélagos de Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde.

Los Archipiélagos Macaronésicos, situados en el océano Atlántico entre los 14.8° y 39.7° de latitud Norte y los 13.4° y 30.9° de longitud Oeste, están separados de los continentes más cercanos por distancias que varían entre 96 km (en el caso de la isla de Fuerteventura respecto de la costa africana) y 1370 km (que separan Azores de Europa).

Todos tienen un origen volcánico, variando sus edades entre los 27 Ma de las Salvajes, los 20 Ma que se le atribuyen a las islas Canarias más viejas y los 8 Ma de las Azores. El archipiélago de Cabo Verde, tradicionalmente considerado como el más antiguo (rocas con 100 Ma de antigüedad y fósiles marinos en la isla de Maio) es probablemente más joven que el canario, considerándose hoy en día con una edad entre 8-10 Ma (FERNÁNDEZ-PALACIOS & DIAS, 2001). Actualmente se considera que ha habido vulcanismo subaéreo histórico en los últimos 500 años en los archipiélagos de Azores (San Miguel, Terceira, San Jorge, Pico y Faial), Canarias (Lanzarote, Tenerife y La Palma) y Cabo Verde en Fogo

(FERNÁNDEZ-PALACIOS & DIAS, 2001).

La superficie y altitud varía desde 4 km<sup>2</sup> y 154 metros de altitud en las islas Salvajes hasta los 7447 km<sup>2</sup> de superficie y 3718 m de altitud en las Islas Canarias (Tabla 2).

TABLA 2. CARACTERÍSTICAS GEOGRÁFICAS DE LOS ARCHIPIÉLAGOS MACARONÉSICOS (Fernández-Palacios & Dias, 2001)					
Archipiélago	Canarias	Madeira	Salvajes	Azores	Cabo Verde
Número de islas (> 1km <sup>2</sup> )	11	4	2	9	13
Latitud (°N)	28-29	32-33	30	37-40	15-17
Altitud máxima (msm)	3718	1846	154	2351	2835
Área (km <sup>2</sup> )	7447	815	4	2388	3580
Distancia al continente (km)	96	630	388	1370	570
Edad (Ma)	20.5	15	24-27	8.1	10.3

El archipiélago de Azores florísticamente posee unos 67 endemismos donde las Brassicaceae solo suponen una especie endémica para el género *Cardamine* (SILVA, *et al*, 2005). Los archipiélagos de Madeira y Salvajes, con unos 165 endemismos, poseen 12 taxones endémicos de Brassicaceae, 10 en Madeira pertenecientes a los géneros *Crambe* (1), *Erysimum* (2), *Matthiola* (1) y el género endémico *Sinapidendron* (6) y 2 taxones endémicos del género *Lobularia* en Salvajes (JARDIM & FRANCISCO, 2000). En el archipiélago de Cabo Verde, con unos 82 taxones endémicos, la familia Brassicaceae contribuye con tres géneros: *Diploaxis* (10), *Erysimum* (1) y *Lobularia* (5) según BROCHMANN *et al.* (1997).

El conjunto de archipiélagos macaronésicos y en particular Canarias, a pesar de su proximidad al continente africano, se consideran en la actualidad como un conjunto de islas oceánicas que dado su origen volcánico y peculiares características de clima, orografía y vegetación, se mantienen aisladas y desconectadas geológica y a veces biogeográficamente de las masas continentales más cercanas. Al mismo tiempo, dichas características las asemeja y acerca a otros archipiélagos oceánicos con múltiples y variados hábitats y numerosas especies endémicas, lejanos en cuanto al espacio, tales como Hawaii, Juan Fernández, Galápagos, estas últimas cruciales y definitivas para Darwin, ante el descubrimiento y posterior identificación de formas vivas como consecuencias evolutivas relacionadas al aislamiento, presiones selectivas y diferentes hábitats (WILLIAMSON, 1981).

## 2.1. CANARIAS. EDAD GEOLÓGICA Y FLORA

El archipiélago canario, situado entre los 27° 38'-29° 25' de latitud N y 13° 20'-18° 9' de longitud O, está formado por 7 islas mayores: El Hierro, La Palma y La Gomera situadas al Oeste, Tenerife y Gran Canaria en una situación central y Fuerteventura y Lanzarote en el Este (Fig. 3 y Tabla 3); incluye además seis islotes: La Graciosa, Lobos, Montaña Clara, Alegranza, Roque del Este y Roque del Oeste (Fig. 3), conformando un archipiélago alargado cuyo extremo más oriental dista unos 100 km de la costa africana. En conjunto suponen una superficie de  $\approx 7500$  km<sup>2</sup> con actividad magmática importante.

Las características climáticas especiales de la corriente fría del Golfo, los vientos alisios, junto con la altitud y accidentada orografía, son responsables de las diferencias climáticas entre las vertientes N-NE y S-SO, responsables a su vez de la gran diversidad

microclimática que con las diferencias geológicas da lugar a una heterogeneidad de hábitats, desde acantilados costeros y zona basal hasta zonas de alta montaña y cinturón subalpino en las Islas de Tenerife y La Palma (VEGA, 1992). Esto explica la riqueza *florística* de dichas islas con una flora vascular potencial estimada en unas 1300 especies de las cuales 570 especies (735 taxones) son endémicas del archipiélago canario (incluyendo diversos taxones pendientes de publicación y revisiones recientes o propuestas taxonómicas de distintos autores). La flora endémica, caracterizada fundamentalmente por su hábito leñoso frente a sus parientes continentales supone, por tanto, aproximadamente un 40% de la flora vascular canaria, al que hay que añadir los endemismos macaronésicos y canario-africanos que elevan este porcentaje a un 50% (SANTOS-GUERRA, 2001).

En estas islas la familia Brassicaceae se encuentra representada por 8 géneros con especies endémicas, de los cuales sólo *Parolinia* es género endémico. En general, no constituyen ejemplos de gran diversificación *Brassica* (1), *Erucastrum* (2), *Erysimum* (4), *Lobularia* (2 especies y 5 subespecies), *Matthiola* (1), a excepción de *Crambe* con 13 endemismos, *Descurainia* con 7 y *Parolinia* también con 7 especies.

**TABLA 3. CARACTERÍSTICAS GEOGRÁFICAS DEL ARCHIPIÉLAGO CANARIO**  
(Fernández-Palacios & Martín Esquivel, 2001, modificado)

Isla	Altitud máxima (msm)	Área (km <sup>2</sup> )	Distancia continente (km)	Edad (Ma)
Lanzarote	670	807	125	15.5
Fuerteventura	807	1655	95	20.5
Gran Canaria	1948	1560	196	10-15
Tenerife	3718	2034	284	5-7.5
La Gomera	1487	370	333	8-12
La Palma	2426	708	416	1.5-2
El Hierro	1501	269	383	0.8

El género endémico *Parolinia* Webb se distribuye en cuatro de las 7 islas del archipiélago canario, cuya formación, características geológicas y climatológicas podrían ayudar a entender su diversificación en las islas razón por la que se describen a continuación:

### 2.1.1. Archipiélago canario. Historia geológica y vegetación

La *historia magmática* del archipiélago canario es bastante dilatada en el tiempo, comenzando las primeras manifestaciones volcánicas submarinas hace unos 35 Ma

A lo largo de este tiempo se pueden distinguir dos fases o periodos principales de construcción de cada uno de los edificios insulares: una etapa submarina o pre-insular, que conforma más del 80% del cuerpo de cada isla siendo aún insuficientemente conocida, y una etapa subaérea, mejor conocida, que constituye la supraestructura visible de cada isla.

Las unidades estructurales más antiguas son los denominados complejos *basales* que representan un conjunto de materiales formados en ambiente oceánico y sólo aflorantes actualmente en las islas de La Palma, La Gomera y Fuerteventura, mientras que en las restantes islas, se supone que constituyen su base no emergida.

La emersión de los edificios isleños se produce por un proceso de levantamiento diferencial en este sector del Atlántico de edad poco conocida. Posteriormente comienza un prolongado periodo erosivo, tras el cual se inicial los episodios subaéreos.

La naturaleza geoquímica y petrológica de los materiales volcánicos del archipiélago canario se caracteriza por presentar asociaciones magmáticas alcalinas, que se corresponden plenamente con las características de otras islas oceánicas, así como un mayor espectro composicional de rocas volcánicas.



**Figura 3.- Archipiélago canario**, formado por 7 islas y 6 islotes, situado a unos 96 Km del continente africano con unos 20 Ma de antigüedad.

#### 2.1.1.1. Gran Canaria. Historia geológica

Con una superficie de unos 1560 km<sup>2</sup> es la tercera isla en extensión del archipiélago y también una de las de mayor altura, con su punto más elevado a 1948 msn en el Pico de las Nieves, situado en su zona central (Tabla 3). La isla en lo que concierne al menos a su parte subáerea, es enteramente de constitución volcánica.

##### 2.1.1.1.1. Historia geológica

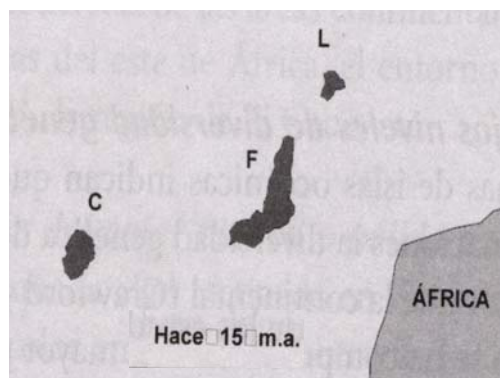
Tras su emersión que comienza hace unos 14-15 Ma, es decir en el Mioceno medio, han tenido lugar diversas etapas o fases constructivas, caracterizadas por ciclos o episodios volcánicos bien definidos que fueron edificando la isla.

Entre dichos episodios se suceden de manera repetitiva fases de erosión o destrucción de las estructuras volcánicas originadas previamente, que han ido definiendo la superficie de Gran Canaria hasta como se la conoce actualmente (Tabla 4).

Estos episodios se han englobado en tres grandes ciclos: Ciclo I o de escudo, Ciclo II o Roque Nublo, Ciclo III o Post Roque Nublo y episodios recientes (I.T.G.E., 1992; SALAS PASCUAL, 2003):

- *Ciclo I o de escudo*: constituye la fase volcánica inicial en el mioceno hace unos 14.5 Ma como muchas islas oceánicas. Durante su desarrollo extruyó un inmenso volumen de lavas que formaron la mayoría volumétrica de lo que hoy es Gran Canaria (Fig. 4) y su colapso dio lugar al inicio de la gran caldera de Tejada.

Las primeras emisiones corresponden a una serie basáltica alcalina que se va diferenciando a productos cada vez más sálicos con extrusión de lavas e ignimbritas



traquíticas y riolíticas peralcalinas. Según GRAFCAN (2008), las poblaciones naturales estudiadas (Tabla 3.1) que presentan afloramientos de este periodo son Degollada de Tasartico (PFT), Barranco de Veneguera (POVE) y Barranco de Agaete (POA).

El episodio final, hace unos 8.7 Ma, fue una vasta erupción también de lavas e ignimbritas de composición traqui-fonolítica. Las poblaciones naturales estudiadas que presentan afloramientos de este periodo son: Inagua (PFI), Barranco de Mogán (POM), Barranco de La Aldea (PFA), Barranco Los Vicentillos (POV) y Barranco de Tirajana (POS).

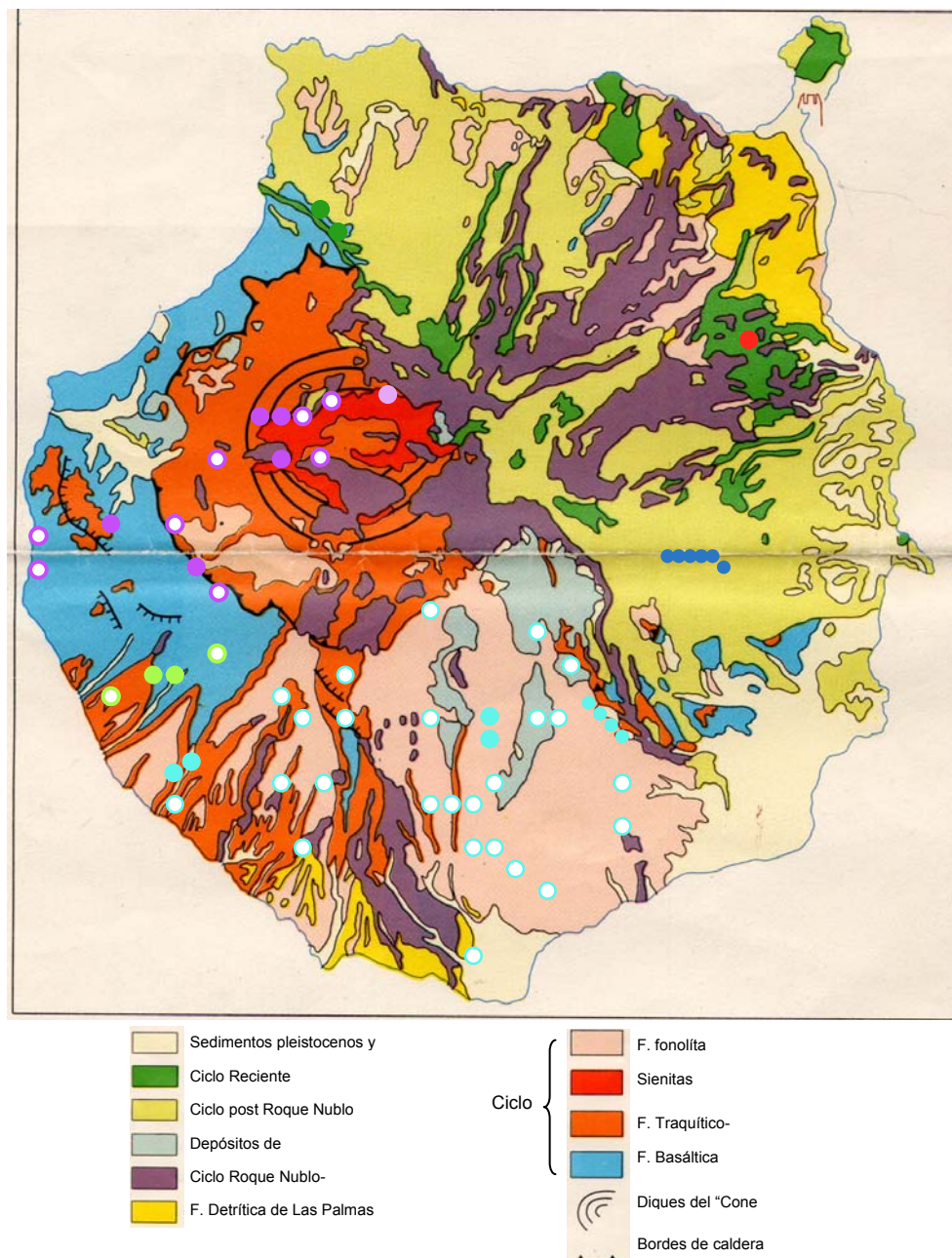
Se continúa con un *primer periodo erosivo* de calma sin actividad volcánica (8.7-5.3 Ma) en el que las fuerzas erosivas actuaron sobre el relieve recién creado modelando el paisaje en profundos barrancos con grandes estratos y terrazas sedimentarias en su desembocadura. Entre ellos, los más importantes y que continúan hasta hoy, son los de La Aldea, Tirajana, Arguineguín y Las Palmas (ITGE, 1992; MANGAS VIÑUELA, 1994; SALAS PASCUAL, 2003).

TABLA 4. HISTORIA GEOLÓGICA DE GRAN CANARIA			
en negrita las poblaciones estudiadas (I.T.G.E., 1992; Salas Pascual, 1994)			
FUSTER <i>et al.</i> (1968)	SCHIMINCKE (1976, 1987) LIETZ & SCHIMINCKE (1975) McDOUGALL & SCHIMINCKE (1976)	ITGE: MAGNA (1990)	
SERIE BASÁLTICA I	FASE I F. Horgazales, F. Güigüi, <b>Degollada Tasartico, Bco. Veneguera, Bco. Agaete</b>	F. BASÁLTICA 14.5-14.1 Ma	<b>CICLO I</b> 14.5-8.7 Ma
COMPLEJO TRAQUÍTICO SIENÍTICO	F. Tejada, F. Montaña del Horno, <b>F. Mogán, Montaña de Inagua</b>	F. TRAQUI-RIOLÍTICA 12.6-8.7 Ma	
SERIE FONOLÍTICA	F. Montaña del Horno, F. Fataga, F. Cruz Grande. <b>Bco. La Aldea, Bco. Los Vicentillos y Bco. Tirajana</b>	F. FONOLÍTICA 12.6- 8.7 Ma	
Periodo erosivo (8.7-5.3 Ma)			
SERIE PRE-ROQUE NUBLO	FORMACIÓN EL TABLERO	F. PRE-ROQUE NUBLO 5.3-5 Ma	<b>CICLO II ROQUE NUBLO</b> 4.4-3.7 Ma
	FASE II Grupo Roque Nublo	<b>CICLO II ROQUE NUBLO</b> 4.4-3.7 Ma	
SERIE ROQUE NUBLO	F. Listos, <b>F. Mesa del Junquillo, Riscos de Chapín</b>		
SERIE ORDANCHÍTICA	F. Tenteniguada		
Periodo erosivo (3.1-2.9 Ma)			
SERIE BASÁLTICA II	FASE III F. Los Llanos, F. Llanos de la Pez	<b>CICLO III POST-ROQUE NUBLO</b> 2.9-0.6 Ma	<b>CICLO RECIENTE</b> < 0.3 Ma
SERIE BASÁLTICA III	F. Los Pechos, <b>Bco. Guayadeque, Bco. Agaete, Riscos de Chapín y Bco. Tirajana</b>		
SERIE BASÁLTICA IV	F. post-Los Llanos, La Calderilla, F. Basaníticas, Cuaternarias, <b>Bco. Agaete y Caldera Bandama</b>		

- *Ciclo II o Roque Nublo*: parece ser que tiene dos periodos. Durante el primero o PRE-ROQUE NUBLO (5.3-5.0 Ma) hay emisiones puntuales de lavas basálticas, basaníticas y nefeliníticas de pequeño volumen posiblemente dispersas por toda la isla (Fig. 4).

Posteriormente (4.4-3.7 Ma) se produce la gran emisión de este ciclo desde el centro de la isla que la componen una serie continua de basanitas y tetrifitas haüynicas aunque, en sus inicios, también lavas basálticas. En este ciclo tuvieron lugar una serie de fenómenos explosivos violentos que originaron grandes coladas piroclásticas de brechas explosivas que se intercalaron con lavas y que afectaron a prácticamente toda la isla emergida entonces. Las poblaciones naturales que presentan afloramientos de este periodo son la Mesa del Junquillo (PFS), Riscos de Chapín (PFCH) y Barranco de Tirajana (POS).

A continuación se inicia otro periodo de calma volcánica (3.1-2.9 Ma) y *segundo periodo erosivo* que en el S y SO de la isla llega hasta nuestros días mientras que en el resto destaca la formación de la caldera de Tirajana cuyos materiales sedimentarios holocénicos que llegan a Fataga, Sta. Lucía, Caldera de Tenteniguada y Tejeda estarán sometidos a los efectos del ciclo III.



**Figura 4.- Gran Canaria**, esquema regional de las fases de formación de la isla (I.T.G.E., 1992; SALAS PASCUAL, 1994) con la superposición de las poblaciones naturales estudiadas de las especies de *Parolinia*.

- *Ciclo III o Post Roque Nublo*: este ciclo (2.9-0.6 Ma) marcado por emisiones más alcalinas de lavas nefeliniticas, basaníticas, basálticas y nefríticas que cubrieron las de ciclos anteriores (Fig. 4), la emisión de esta serie volumétricamente más pequeña se restringe casi exclusivamente a la mitad NE de Gran Canaria según el eje NO-SE en la que



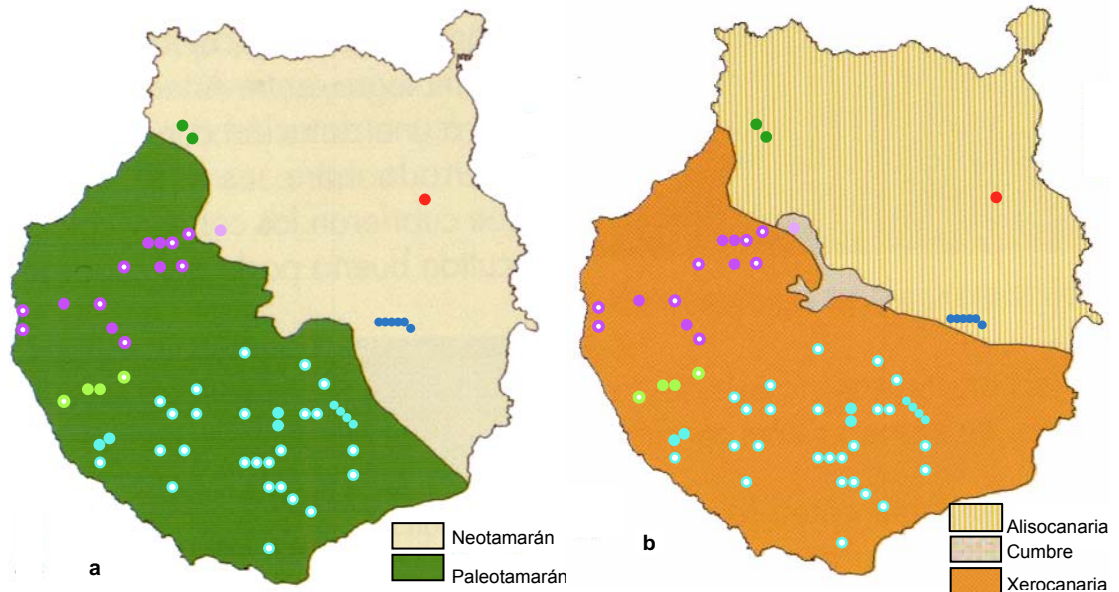
posiblemente se vieran afectadas las poblaciones naturales estudiadas como Los Berrazales o Barranco de Agaete (POA), Barranco de Guayadeque (PPG), Barranco de Tirajana (POS) y Riscos de Chapín (PFCH).

- *Episodios Recientes*: Comienza hace unos 300 mil años (Holoceno) sin grandes lapsus con el ciclo anterior y de forma casi continua (I.T.G.E., 1992). Se localiza principalmente en el NO-SE de GC afectando a El Sao, Fagajesto, Pinos de Galdar, Los Marteles, La Lechuza, Bco. de Agaete (POA) y la Caldera de Bandama (PGB).

Aunque petroquímicamente no se diferencia del ciclo anterior, la conservación de sus conos de emisión y coladas o malpaíses, el negro de sus piroclastos (lavas mayoritariamente basaníticas) y algunas dataciones son la base para separarlos.

#### 2.1.1.1.2. Unidades geomorfológicas de Gran Canaria: *Paleotamarán* (SO) y *Neotamarán* (NE)

Según la geología, edad y clima diferente, la isla de Gran Canaria se considera una isla madura (14-15 Ma) en la que se pueden percibir con cierta claridad dos unidades geomorfológicas distintas (Fig. 5a).



**Figura 5.- Unidades geomorfológicas:** Paleotamarán (SO) y Neotamarán (NE). Geología, edad y clima diferente (a). Unidades bioclimáticas (b): Xenocanaria (Paleotamarán), Cumbre y Alisocanaria o Neotamarán (SANTANA & PÉREZ CHACÓN, 1991, modificado).

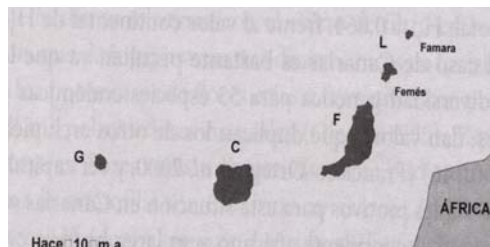
Cada unidad ocupa zonas geológicamente diferentes, climáticamente casi opuestas y de antigüedad diversa. Trazando una diagonal entre Agaete y Arinaga la isla se divide en dos mitades casi iguales: *Neotamarán*, influida por el alisio, geológicamente reciente (5 Ma) y rica en materiales basálticos, y por otro lado, *Paleotamarán* sin influencia de los alisios, geológicamente antigua (10 Ma) compuesta por materiales ácidos y básicos y modelada de abruptos relieves derivados del edificio escudo original (SALAS PASCUAL, 2003).

Coincidiendo en parte con esta división clásica se ha propuesto en Gran Canaria la existencia de tres unidades bioclimáticas (Fig. 5b): *Alisocanaria* que coincide con Neotamarán, *Cumbre*, zona entre los 1.300-1.400 msm y *Xenocanaria* equivalente a Paleotamarán (SANTANA & PÉREZ CHACÓN, 1991).

### 2.1.1.2. La Gomera. Historia geológica

Se considera una isla madura de unos 8-12 Ma que se construyó como un edificio volcánico en escudo de estructura cuculiforme. El paso del tiempo desde su construcción, ha ocasionado el modelado de relieves derivados, destacando la gran meseta central y una red radial de barrancos muy desarrollada (HANSEN MACHIN, 1993).

Geomorfológicamente, es un macizo antiguo de carácter volcánico, con formaciones volcánicas complejas edificadas por sucesión duradera de múltiples episodios eruptivos, sobre las que la erosión ha actuado prolongadamente. Aunque las formas volcánicas originales han sido dismanteladas, la erosión ha puesto en evidencia la importancia de las estructuras geológicas en el relieve actual (AROZENA & VILLALBA, 1993). Las figuras del texto y la Fig. 6 muestran la formación de la isla de La Gomera en relación a Gran Canaria.

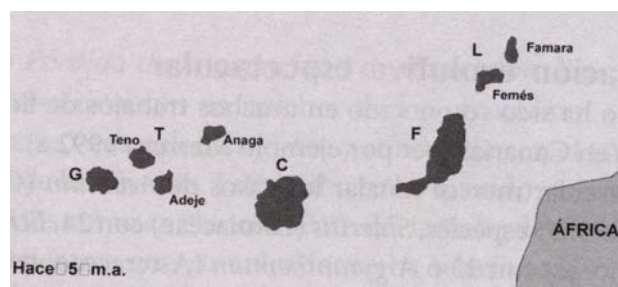


La población estudiada de *Parolinia schizogynoides* (PS) se encuentra en los basaltos antiguos del barranco de Argaga (Mioceno: 8-6 Ma).

### 2.1.1.3. Tenerife. Historia geológica

Es una isla joven de unos 5-7.5 Ma, que combina tres estructuras en dorsal hasta confluir formando un escudo, sobre el que a su vez, colapsa la caldera de hundimiento de Las Cañadas.

Los sectores más antiguos de la isla como Anaga y Teno, son macizos antiguos que han derivado de viejas dorsales (HANSEN, 1993). La actividad volcánica inicial, que se prolongó 3.5 Ma, se detuvo antes en Teno que en Anaga. Luego cesó la efusión de nuevos materiales y dominó la disección de estos relieves esenciales o macizos antiguos.



El macizo de Adeje, de reducida entidad morfológica por su escasa envergadura original y posterior dismantelamiento, se une al dorso meridional de Las Cañadas en un conjunto de rampas y pequeñas cadenas de volcanes (PÉREZ GONZÁLEZ, 1993). La figura del texto y Fig. 6 muestran la formación de la isla de Tenerife (Anaga, Teno y Adeje) hace unos 5 y 7.5 Ma en relación a Gran Canaria y La Gomera (CARRACEDO, 1999; MARRERO & FRANCISCO-ORTEGA, 2001a).

La población de la Punta de Teno (PIT), *locus classicus* de *Parolinia intermedia*, se encuentra en material básico reciente de la serie III (Cuaternario) hace unos 500.000 años. Esta especie se encuentra también en Adeje (Cañadas, Serie II, Cuaternario ≈ 800.000 años) y Montaña de Guaza (Serie III, Cuaternario ≈ 670.000 años).

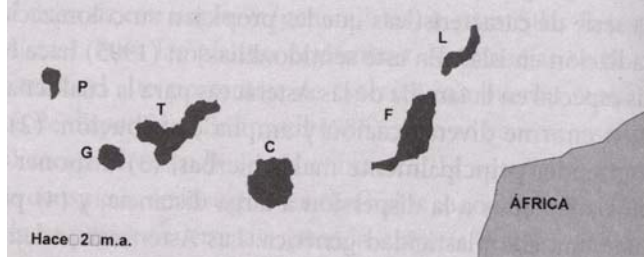
La población de la Punta de Teno (PIT), *locus classicus* de *Parolinia intermedia*, se encuentra en material básico reciente de la serie III (Cuaternario) hace unos 500.000 años. Esta especie se encuentra también en Adeje (Cañadas, Serie II, Cuaternario ≈ 800.000 años) y Montaña de Guaza (Serie III, Cuaternario ≈ 670.000 años).

### 2.1.1.4. La Palma. Historia geológica

Es una isla joven de 1.5-2 Ma, que presenta una morfología combinada con dos partes bien diferenciadas: la mitad Norte, más antigua, es un edificio en escudo en cuya cúpula se ha excavado la caldera erosiva de Taburiente. La mitad Sur, más joven, presenta un desarrollo longitudinal consecuencia de la construcción de un edificio tipo dorsal, de cubierta

a dos aguas (HANSEN MACHIN, 1993).

La contrastada geomorfología está estrechamente ligada a la historia volcánica de la isla y es consecuencia de las relaciones espaciales y temporales entre la actividad eruptiva y los procesos erosivos. De dicha historia resultan extensas áreas caracterizadas por la mayor importancia de uno u otro elemento, aunque hay sectores en los que el paisaje está definido por los dos tipos de procesos: volcanes y barrancos (AROZENA & GARCÍA RODRÍGUEZ, 1993). La figura del texto y Fig. 6 muestran la formación de la isla de La Palma en relación a Gran Canaria, La Gomera y Tenerife hace unos 2 Ma (CARRACEDO, 1999; MARRERO & FRANCISCO-ORTEGA, 2001a).



*Parolinia aridanae* (PA), *nomen nudum* se encuentra relegada a laderas xéricas del Oeste de la isla (Serie IV, Holoceno-Pleistoceno) posiblemente con menos de 600 000 años y más de 150 000 años.

#### 2.1.1.5. Colonización de las islas

La historia de la colonización de las islas Canarias se da por iniciada desde que emergen, y su cobertura vegetal está lógicamente relacionada con la historia de la vegetación y acontecimientos climático-geológicos de las áreas más cercanas: Sur de Europa (con enfriamiento progresivo desde el Plioceno hasta las glaciaciones del Cuaternario, con fases interglaciales templado-cálidas o cálidas) y el NE de África, principalmente en el Cuaternario con períodos pluviales y fases inter-pluviales cálidas y secas.

Hasta la desecación del Sahara, las islas Canarias se habían convertido en refugio,

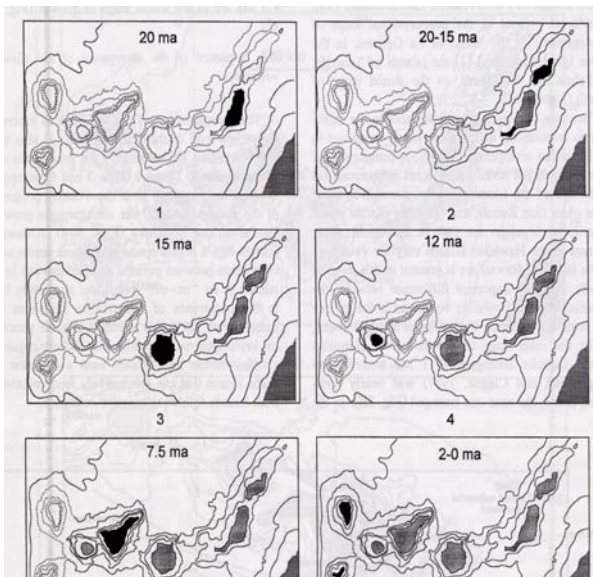


Figura 6.- Formación de las islas Canarias (CARRACEDO, 1999)

tanto para la empobrecida Flora Mediterráneo-Terciaria, como para algunos elementos africanos tropicales y subtropicales que se mantuvieron acantonados en algunas Islas Macaronésicas, donde a su vez se han encontrado algunos elementos relacionados con la Vegetación Xerofítica-Terciaria proveniente del África del Sur (MALEY, 1980; NEUMANN, 1991).

Hace 5 Ma, en África tropical y occidental, junto con la desecación del Mediterráneo, se generaliza el clima seco que sufre grandes oscilaciones hasta hace 4-3 Ma con el más amplio patrón de la vegetación del Este de África (húmedo-seco). Posteriormente

(2 Ma) los periodos secos se hacen más patentes y la primera gran glaciación del Hemisferio Norte evidencia el mayor descenso de temperaturas en África tropical. Las

grandes glaciaciones (1 Ma) generan climas secos en África tropical con periodos húmedos interglaciares, hasta hace 40 mil años que las oscilaciones climáticas templado-frías provocan la expansión de algunos bosques de montaña alternando con máximos niveles de frío y aridez en África tropical (20-15 mil años) que se vuelven más húmedos y templados en el Cuaternario (final del Pleistoceno y Holoceno) hace unos 10 mil años (Rognon & Coudé y Kingdon en MARRERO & FRANCISCO ORTEGA, 2001a).

No obstante, es preciso tener en cuenta que la edad geológica de las islas no condiciona necesariamente la antigüedad de su biota endémica, puesto que han podido servir de último refugio a especies relicticas más extensamente distribuidas (laurisilva canaria) o que habiéndose originado en islas o zonas de islas actualmente desaparecidas, pueden haber colonizado sucesivamente zonas o islas de más reciente formación, como parece ser también el caso de la biota hawaiana (FERNÁNDEZ-PALACIOS & MARTÍN ESQUIVEL, 2001).

## 2.2. FLORA CANARIA, BIOGEOGRAFÍA Y ORIGEN

Para conocer el origen y naturaleza de la Flora endémica, se consideran fundamentales los estudios biogeográficos acerca de las distribuciones vegetales en sus grupos taxonómicos principales, y en particular, los que presentan grandes disyunciones actuales, cuya causa principal se atribuye a la extinción de ciertos miembros del grupo actualmente discontinuo, como resultado de los cambios climáticos y geológicos en sus áreas respectivas. Cabría destacar la importancia vital de los mecanismos de dispersión a larga distancia en el proceso de colonización de las islas oceánicas. Para la Flora de Canarias se han citado como ejemplos de anemocoria la dispersión de semillas diminutas y aladas como las de *Parolinia* (BRAMWELL, 1986).

La región biogeográfica de Macaronesia, puede ser subdividida en dos subregiones con un origen parcialmente diferente de sus floras, por una parte los cuatro archipiélagos del norte y, por la otra, las islas de Cabo Verde. El grupo del norte comparte una alta proporción de especies, mientras que el archipiélago de Cabo Verde tiene un espectro biogeográfico diferente (SUNDING, 1979).

La flora actual de los Archipiélagos del norte puede dividirse en una serie de elementos florísticos (geoelementos) de los cuales la mayor proporción presenta afinidades con la flora del Mediterráneo. Existen grandes disyunciones biogeográficas con el Este y Sur de África, Este de Asia (India), Australia, Norte y Sur de América, que se han explicado como el resultado de una ruptura de áreas de distribución más amplias de floras tropicales terciarias (SANTOS, 2001) y/o dispersión a larga distancia. Se ha demostrado que una gran parte del elemento endémico macaronésico y canario constituye un relicto de la flora terciaria del Sur de Europa-Norte de África de la que se conocen fósiles Mediterráneos.

A través de los grandes cambios climáticos del último periodo terciario y cuaternario, esta flora tropical/subtropical con pocas excepciones llegó a extinguirse en Europa y áreas tropicales más al Este, sobreviviendo en refugios más favorables como Macaronesia.

Desde este punto de vista, la diversidad biológica se contempla como un hecho histórico que transcurre en tres dimensiones: forma, espacio y tiempo, en el que la diversidad sería el resultado de la historia de la vida en un área determinada, expresada en los cambios de forma, a través del espacio y del tiempo (MORRONE & CRISCI, 1992).

Si se admite que las Islas Canarias nunca estuvieron unidas al continente africano, y

que su colonización florística se debió a mecanismos de dispersión a larga distancia, es fácil entender el carácter disarmónico de esta Flora (BRAMWELL, 1986) con elementos de diversa procedencia en cuanto a las formas (diversidad), al espacio (distribución) y al tiempo (filogenia). Dichos elementos han sido analizados, en una primera época, bajo el prisma de las grandes disyunciones (BRAMWELL, 1976; SUNDING, 1979; SANTOS, 2001) entre las que se pueden distinguir las relacionadas a los cambios climáticos del Terciario y Cuaternario:

- \* Macaronesia-Mediterráneo Occidental: *Echium*, *Isoplexis*, *Matthiola*, etc.
- \* Macaronesia-Mediterráneo Oriental: *Echium*, *Convolvulus*, *Bosea*, *Parolinia*, etc.
- \* Macaronesia-Saharo-Síndico-Este África: *Canarina*, *Androcymbium*, *Parolinia*, etc.
- \* Macaronesia-Suráfrica: *Hagenia*, *Plocama*, *Phyllis*, *Androcymbium*, *Camptoloma*, *Echium-Lobostemon*, etc.

La flora canaria es por su origen y actuales relaciones de carácter mediterráneo occidental (europeo y norteafricano) aunque con un componente antiguo tropical-terciario de origen mesógeno y otro componente africano extramediterráneo. Comprende 156 familias y 758 géneros, la mayoría de los cuales presentes en la región mediterránea a excepción de algunos relictos, como *Apollonias*, *Ocotea* o *Persea*, algunas familias actualmente tropicales (Myrsinaceae, Sapotaceae o Theaceae), géneros endémicos y otros géneros de afinidad africana como *Campylanthus*, *Camptoloma*, *Canarina*, *Ceropegia*, etc (SANTOS, 2001).

### 2.3. ESPECIACIÓN Y EVOLUCIÓN EN MACARONESIA

La evolución en las islas se muestra en términos generales de micro-evolución, proceso centrado en la especiación o formación de especies, secciones o en ocasiones géneros (DOBZHANSKY *et al*, 1980; WILLIAMSON, 1981; MARRERO & FRANCISCO-ORTEGA, 2001b).

La especiación en islas oceánicas, no tiene evidencias de ser fundamentalmente distinta, pero sí de ser mucho más rápida que en situaciones continentales, lo que hace que su estudio sea de una gran importancia. No solo restringe el número de factores que hace que la selección no sea tan fuerte, sino que aporta otras ventajas como: el aislamiento, edades geológicas conocidas, alta concentración de endemismos en áreas reducidas, bajo índice de poblaciones y de competitividad, altos índices de supervivencia, etc. Por tales características han sido consideradas varias veces como lugares de creación de especies y auténticos *laboratorios naturales para los estudios de evolución* (WILLIS, 1970; BRAMWELL, 1975; DOBZHANSKY *et al*, 1980; CRAWFORD *et al*, 1987; etc.).

Se parte de la base que la evolución se consolida cuando los cambios producidos en las frecuencias génicas de un genotipo que dependen de fuerzas evolutivas primarias como las *mutaciones*, *flujo génico*, *selección* y *deriva genética* se hacen hereditarios (Ayala y Grant *in* JEANMONOD, 1984). Según esto, las distintas formas de evolución y modelos de especiación se contemplan como procesos genéticos que discurren condicionados de forma extrínseca, según variables geográficas y de forma intrínseca por requisitos biológicos directamente relacionados a *mecanismos reproductivos*, o debidos a la propia dinámica de la genética de poblaciones. Desde el primer momento de la colonización se ha considerado que las floras insulares inician una historia evolutiva propia, independiente de la continental, y hasta cierto punto también de la de las islas próximas. Las bases genéticas de este proceso de especiación se consideran indispensables para abordar el presente estudio, que permite

interpretar ciertas características de los organismos insulares. No todas las especies colonizadoras evolucionan de la misma manera y presentan modelos diferentes según los distintos grupos taxonómicos.

En el archipiélago canario algunos endemismos de reconocida antigüedad no se han diversificado a lo largo de la historia evolutiva o ha sucedido de forma tan lenta y sin divergencia aparente que hace patente la anagénesis reforzando la idea que el modelo de evolución anagenético es mucho más importante en islas oceánicas de lo que se creía previamente en ambientes relativamente uniformes (BRAMWELL, 1990; MARRERO, 1992a; STUESSY *et al.*, 2006). Algunos de tales endemismos considerados como paleoendemismos se suelen encontrar presentes en varias islas del Archipiélago con hábitat generalmente similar perteneciente a un determinado nivel bioclimático o piso de vegetación, citando como ejemplos algunos géneros monotípicos taxonómicamente aislados con marcada distribución disyunta tales como *Neochamaelea*, *Plocama*, *Canarina*, *Semele*, etc.

Por el contrario otros géneros que presentan una gran diversificación (cladogénesis) con un elevado número de especies e incluso secciones endémicas, han sido ejemplos clásicos de evolución  *cromosómica o radiación adaptativa y/o vicarianza*: *Aeonium* (LEMS, 1960; MORT *et al.*, 2001 y 2002; FAIRFIELD, MORT & SANTOS GUERRA, 2004), *Argyranthemum* (HUMPHRIES, 1979; FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 1995, 1996, 1997a y b, 1999a y 2001), *Asteriscus*, (FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 1999b; GOERTZEN *et al.*, 2002), *Cheirolophus* (SUSANNA, GARNATJE & GARCÍA-JACAS, 1999), *Cistus* (GUZMÁN & VARGAS, 2005), *Convolvulus* (CARINE *et al.*, 2004; CARINE, 2005), *Crambe* (FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 1999b y 2002), *Descurainia* (GOODSON, SANTOS-GUERRA & JANSEN, 2006), *Echium* (LEMS & HOLZAPFEL, 1968a; BRAMWELL, 1975; ALDRIDGE, 1981; PEREZ DE PAZ, 1993, 1996 y 1998; BÖHLE *et al.*, 1994; BÖHLE, HILGER & MARTIN, 1996), *Euphorbia* (PEREZ DE PAZ & ROCA, 1978; MOLERO *et al.*, 2002; STEINMANN & PORTER, 2002), *Lotus* (ORTEGA, 1976, ALLAN *et al.*, 2004), *Micromeria* (PÉREZ DE PAZ, 1978; BRÄUCHLER *et al.*, 2005), *Sideritis* (MARRERO, 1992b; PÉREZ DE PAZ, 1992; BARBER *et al.*, 2000, 2002), *Sonchus* (ALDRIDGE, 1978; KIM *et al.*, 1996 y 1999; LEE *et al.*, 2005), *Teline* (PERCY & CRONK, 2002), etc. La *radiación adaptativa* y la *vicarianza* se diferencian en que en la radiación adaptativa, la diversificación, como consecuencia de las presiones ecológicas diferentes, es un proceso positivo donde la respuesta genética al estímulo ambiental es el factor principal.

En cambio, la *vicarianza* (BRAMWELL, 1972) que es la evolución divergente en la que el aislamiento geográfico ha sido un factor muy importante, es quizás un proceso más pasivo donde la interacción entre la *deriva genética* produce el establecimiento de caracteres distintivos en las poblaciones que ocupan hábitats ecológicos similares.

Actualmente se entiende como la posible interacción entre la *deriva genética* y/o procesos selectivos de respuesta a presiones ambientales similares de *estasis ecológico*. Según algunos autores la *similitud fenotípica y funcional* de la BIODIVERSIDAD entre especies estrechamente relacionadas se puede producir porque un ancestro común transmite fenotipos similares ante *nichos ecológicos* también similares (BARRETT, HARDER & WORLEY, 1997). La similitud de nichos suele producir una *selección* similar, de manera que las especies continúan pareciéndose porque el *estasis ambiental* provoca una *selección estabilizadora* equivalente, donde los fenotipos permanecen sin cambios o con evolución paralela. No obstante la similitud morfológica entre las especies puede permanecer en el tiempo si los caracteres resisten a la selección, aunque ocupen ambientes diferentes (inercia filogenética). Entre las islas de un archipiélago como el canario con zonas

de condiciones ecológicas parecidas y vegetación similar, se espera un alto grado de evolución vicariante (BRAMWELL, 1972; MARRERO, 1992a) proporcionando el género *Parolinia* un modelo adecuado para evaluar este tipo de diversificación.

Se ha postulado como hipótesis para los procesos de *diversificación insular* que, después de la llegada de un colonizador va diversificando a medida que se establece en la gran variedad de hábitats de las islas volcánicas. Estos cambios evolutivos, que hacen patente la cladogénesis (BRAMWELL, 1990) han sido considerados como eventos de especiación, directamente relacionados con procesos genéticos como la *deriva genética* (cambios en frecuencias alélicas, efecto fundador o cuello de botella) con reducción de la variabilidad respecto de la población colonizadora, que no induce por sí misma a la especiación, pero permite que ocurra en los casos de supervivencia por: i) *divergencia* o proceso continuo con cambios no muy rápidos e intervención de cualquier tipo de selección y radiación (en el caso de múltiples divergencias) y ii) *transilience* o reajuste genético rápido con nuevas recombinaciones que conducen a discontinuidades drásticas sin que intervenga la selección, considerándose también como un tipo de mutación inducida por deriva con cambios discontinuos sin selección natural (DOBZHANSKY *et al.*, 1980; Templeton *in* JEANMONOD, 1984). Estos acontecimientos genéticos se consideran protagonistas en los archipiélagos oceánicos como Canarias ((WILLIAMSON, 1981; JEANMONOD, 1984; CRAWFORD *et al.*, 1987; MARRERO & FRANCISCO-ORTEGA, 2001b) donde entre las distintas islas, tomaría protagonismo la *deriva genética* por efecto fundador en el proceso de colonización, siendo determinante también el efecto de cuello de botella, como consecuencia de situaciones adversas (climáticas, degradación ambiental, actividad volcánica) que pueden incomunicar los extremos de una población primitiva.

La gran explosión de filogenias moleculares con taxones macaronésicos ha vertido una considerable información acerca del origen de esta flora, pero no así de la ruta evolutiva entre y dentro de las islas una vez que colonizaron el archipiélago. Bajo este último aspecto se revelan con grandes expectativas y potencialmente importantes, los estudios poblacionales con marcadores moleculares y técnicas de filogeografía, que ponen de manifiesto y detectan la ruta y los procesos de divergencia y evolución poblacional en las islas (especiación) como se ha puesto de manifiesto en los estudios de fauna terrestre (REES *et al.*, 200; CONTRERAS-DÍAZ, 2004; OROMÍ, 2007). Cada modelo evolutivo será el resultado de la combinación de algunos de los factores genéticos y geográficos, ligados a su vez a la *biología reproductiva* de los táxones, y consecuentemente, al conjunto de sus principales agentes de diversidad (EHRENDORFER, 1979; KEVAN, 1984; KNOX, 1987; BARRETT, 1998; GRANT, 1998). Se ha considerado como hipótesis muy posible apoyada por los estudios moleculares que la radiación en estos archipiélagos tiene lugar desde las islas o zonas más antiguas, que actuarían como centros de divergencia aunque puede haber excepciones con aparente colonización desde islas más jóvenes producto de la extinción.

Para un mejor conocimiento en el estudio de la diversidad vegetal y proceso de especiación por *vicarianza* en islas (deriva genética, aislamiento geográfico y reproductivo), se ha creído conveniente la elección del género *Parolinia* en Canarias, tanto por el desconocimiento absoluto en su biología reproductiva y diversidad morfológica-genética como también por la posibilidad de estudiar un género relativamente pequeño en cuanto número de especies, que además de estar representado en cuatro islas, muestra una gran diversificación en una ellas y presenta una escasa representación en las tres restantes, proporcionando también distinto rango de distribución y de talla poblacional a efectos de sus aplicaciones a la conservación.



### 3. DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES. COROLOGÍA Y POBLACIONES ESTUDIADAS

El género *Parolinia* está formado por 7 especies, seis de las cuales han sido descritas (*P. ornata* Webb, *P. schizogynoides* Svent, *P. intermedia* Svent & Bramwell, *P. platypetala* Kunkel, *P. filifolia* Kunkel y *P. glabriuscula* Montelongo & Bramwell) y una, *P. aridanae* Santos, permanece como *nomen nudum*.

Todas las especies excepto *P. ornata*, están catalogadas de alguna manera en peligro (Tabla 5) de acuerdo con las listas rojas de especies amenazadas (BRAMWELL & RODRIGO, 1984; GÓMEZ CAMPO *et al.*, 1996; WALTER & GILLET, 1998; BELTRAN *et al.*, 1999; VVAA, 2000; BAÑARES *et al.*, 2003).

TABLA 5. CATEGORÍAS Y GRADO DE AMENAZA						
(NT= ni rara ni amenazada; V y VU = vulnerable; E y EN = en peligro; CR = en peligro crítico)						
TAXON	Bramwell & Rodrigo (1984)	Gómez-Campo <i>et al.</i> (1996)	Walter & Gillett (1998)	Beltrán <i>et al.</i> (1999)	VVAA (2000)	Bañares <i>et al.</i> (2003)
<i>P. ornata</i>	NT	—	—	—	—	—
<i>P. schizogynoides</i>	V	V	E	VU	VU	VU
<i>P. intermedia</i>	V	V	V	—	VU	VU
<i>P. platypetala</i>	—	V	V	—	EN	CR
<i>P. filifolia</i>	V	V	V	—	EN	EN
<i>P. glabriuscula</i>	—	—	—	—	CR	CR
<i>P. aridanae</i>	—	E	E	—	CR	CR

Recientemente (septiembre 2007) *P. ornata* también ha sido propuesta formalmente para ser incluida en el Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculosa Amenazada de España (AFA) según recomendaciones derivadas de estudios de biodiversidad (FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2007).

Este apartado está dedicado en primer lugar a las *descripciones originales* de las distintas especies conocidas hasta el momento, siguiendo un orden cronológico, toda vez que así se ha utilizado por los distintos autores para poner de manifiesto las diferencias de los nuevos taxones.

Las diferencias entre las especies están principalmente vinculadas a caracteres del fruto (tipo de apéndice y tamaño), longitudes de hoja y flores (BRAMWELL, 1970; BRAMWELL & BRAMWELL, 2001; MONTELONGO, BRAMWELL & FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2003).

La revisión detallada de las descripciones originales permite observar las diferencias en los caracteres vegetativos y reproductivos de las siete especies del género, como se muestra en la Tabla 6.

Se muestran también los antecedentes corológicos de las especies y se caracteriza cada una de las *poblaciones naturales* seleccionadas para este estudio (Tabla 3.1), detallando las asociaciones o núcleos de individuos elegidos para la recolección del material y observaciones fenológicas. Los datos corológicos se han obtenido a partir de la base de



datos y Herbario (LPA) del JBCVC, así como de otras fuentes bibliográficas y comunicaciones personales.

En la elección de los núcleos (N) se tuvo en cuenta la distribución de los individuos en la población, representando tanto los extremos como las zonas intermedias. En las poblaciones de Gran Canaria, además, los individuos en estudio fueron etiquetados para facilitar posteriores re-muestreos y observaciones fenológicas.

Asimismo, se tomaron las distancias entre los individuos (de tronco a tronco) con el objeto de representar en un mapa su distribución espacial dentro de la población, asignando a cada uno un par coordenadas cartesianas.



Algunas poblaciones tradicionalmente adscritas a *P. ornata* no encajan morfológicamente con las características de esta especie. En Gran Canaria se han asignado a este taxon las localidades del barranco de Agaete (POA), San Nicolás de Tolentino-La Aldea (PFA) y Barranco de Veneguera (POVE), y en la isla de Tenerife (PIG) la montaña de Guaza (SVTENIUS, 1948; KUNKEL, 1969; BRAMWELL & BRAMWELL, 2001; pliegos herbario LPA: Sventenius y Wildpret).

Como se ha puesto de manifiesto en los recientes estudios morfológicos del género (FERNÁNDEZ-PALACIOS, PÉREZ DE PAZ & FEBLES, 2005a, b, c), PFA ha sido asignada a *P. filifolia* y PIG a *P. intermedia*, mientras que POA y POVE cuyas características morfológicas no encajan con las especies ya descritas, se mantienen de forma independiente, al igual que la población de los Riscos de Chapín (PFCH) no atribuida a ningún taxon en particular en los pliegos de herbario del JBCVC (LPA).

Esto justifica y evidencia la necesidad de un nuevo replanteamiento en las adscripciones taxonómicas de las respectivas poblaciones naturales de *Parolinia* y consecuentemente su revisión taxonómica y corología general.

TABLA 6. *Parolinia*. Comparación entre las especies según descripciones originales

ESPECIES / CARACTERES	<i>P. ornata</i> Webb	<i>P. schyzogynoides</i> Svent.	<i>P. intermedia</i> Svent. & Bramw.	<i>P. platypetala</i> Kunk.	<i>P. filifolia</i> Kunk.	<i>P. glabriuscula</i> Mont. & Bramw.	<i>P. aridanae</i> Santos <i>nomen nudum</i>	
CARACTERES VEGETATIVOS								
HÁBITO	Arbusto tallo leñoso	Subarbusto compacto ramoso 30-80cm	Arbusto ramoso 1.30-2m	Arbusto tallo recto ramoso ½ superior 1.5m	Arbusto hasta 2.5 m tallo recto	Arbusto compacto ramoso 0.8-1.5 m	Arbusto compacto muy ramificado > 2m	
RAMA	erecta, cilíndrica, delgada muchas hojas en ápice jóvenes blanco-tomentosa maduras marrón oscuro	horizontal o erecto-patente muchas hojas en ápice jóv blanco-panosa mad. grisáceo-lutescente	erecta jóv blanco-panosa mad. corteza cenicienta	ascendente o suberecta, grácil hojas en ápice jóv blanco-tomentosa mad. marrón oscura-glabra	erecta, grácil muchas hojas en ápice jóv. blanquecina mad. glabra	algo péndulas jóv. blanco-panosa mad. castaño-grisácea	delgada muchas hojas	
HOJA	sésil, ascendente, en orden quincuncial lineal o sublancoelada-lineal, entera, ápice obtuso haz acanalado envés uninervio long. 2.5-3.75 cm ancho 2 mm	lineal, algo obtusa, base atenuada, algo crasa acanalada estrellado-blanco-panosa long. 1.5-2.5 cm ancho 2-4 mm	alterna, lineal, ápice obtuso base atenuada, algo crasa, jóven acanalada estrellado-panosa long. 3-6 cm ancho 2 mm	sésil, ascendente lineal o estrechamente oblanceolada, ápice algo agudo, haz acanalado estrellado-blanco tomentosa long. 1.3-4 cm ancho 0.5-2 mm	erecta filiforme, ápice obtuso haz algo acanalado estrellado-blanco tomentosa long. 8-1.5 cm ancho 0.8-1 mm	alterna, verde ligeramente glauca, lineal, ápice agudo, base atenuada estrellado-panosa long. 2-7 cm ancho 1.5-2.5 mm	lineal, blanquecina long. > 2 cm	
CARACTERES REPRODUCTIVOS								
INFLORESCENCIA	—	racimo simple, erecto long. 4-8 cm	racimo simple, erecto long. 8-15 cm	racimo terminal o subterminal 6-10 flores agregadas long. 5 cm	erectas 2-3 flores terminales	racimo simple, erecta a ligeramente curva long. 5-15 cm	racimo abundantes flores	
PEDICELO FLORAL	corto	igual al sépalo	—	long. 2.5-4 mm	long. 2-4 mm	igual al sépalo	—	
YEMA	agregadas en ápice de rama a modo de espiga conoidea long. 8mm	subcuadrangular-prismática-truncada	—	estrechamente cónica con costillas	estrechamente oblonga	prismático-cuadrangular-truncada	—	
CÁLIZ	tomentoso, base abombada	—	—	blanco-tomentoso long. 8 mm	verde, con pelo estrellado long. 5 mm	con pelo blanco estrellado	—	
SÉPALO	lineal-lanceolado, cóncavo, navicular base en forma saco ápice obtuso subcuculado margen entero, escarioso	muy cóncavo ápice cuculado blanco-panoso long. 3 mm ancho1 mm	lanceolado ápice obtuso blanco-panoso long. 3 mm ancho1 mm	oblongo-linear obtuso margen escarioso ancho 1.5 mm	oblongo-linear obtuso ancho 0.5 mm	oblongo muy cóncavo en la base ápice cuculado long. 4.5-5 mm ancho1.3-1.5 mm	—	
PÉTALO	unguiculado espatulado-lanceolado ápice redondeado margen hialino crespado-subcrenulado, rosado long. casi doble que sépalos	lineal-espatulado ápice redondeado blanco, rosáceo en senescencia long. 6 mm ancho 2 mm	ancho espatulado ápice casi obtuso, rosa, raro blanco long. 7-8 mm ancho 2-2.5 mm	largamente unguiculado, espatulado, margen irregularmente crenulado rosado long. 13-15 mm ancho 5 mm	largamente unguiculado oblanceolado blanco long. 10-12 mm ancho1.2 mm	lineal-espatulado ápice redondeado, blanco rosáceo en senescencia long. 9-10 mm ancho 1.8-2.0 mm	flores pequeñas: rosado-illáceas ≈10mm	

TABLA 6 (cont.). *Parolinia*. Comparación entre las especies según descripciones originales

ESPECIES / CARACTERES		<i>P. ornata</i> Webb	<i>P. schyzogynoides</i> Svent.	<i>P. intermedia</i> Svent. & Bramw.	<i>P. platypetala</i> Kunk.	<i>P. filifolia</i> Kunk.	<i>P. glabriuscula</i> Mont. & Bramw.	<i>P. aridanae</i> Santos <i>nomen nudum</i>
ANDRÓCEO	FILAMENTO ESTAMINAL	glabro, sin dientes ápice tubulado más ancho hacia la base	laterales más cortos que los medios long. 3 mm	más estrecho en el ápice long. 2-3 mm	—	—	más ancho en la base medios: long. 3-3.5 mm laterales: long. 2-2.2 mm	—
	ANTERA	ovado- elongada ápice atenuado lóculos angostos unidos ápice base divergente bisaccata	lanceolada-elíptica, algo obtusada base cordiforme long. 1 mm	triangular, obtusa base cordiforme long. 1.5 mm	—	—	oblongo-cordiforme long. ≈1.2 mm	—
GINECEO	OVARIO	sésil, cilíndrico-subtetragónico ápice obtuso lanoso corto	estrellado piloso long. ≈ 1mm	grácil long. 1.5mm	—	—	albo- panoso long. 1.5 mm	—
	ESTILO	cilíndrico columnar, craso persistente en la silícula	glabro, corto persistente en la silícula	—	persistente en la silícula alargado, coronado long. 2 mm	persistente en la silícula alargado long. 1.5-3 mm,	glabro persistente en la silícula ápice ligeramente bifido long. ≈1 mm	—
SILICUA	ESTIGMA	capitado, subdecurrente, no dividido o bilobulado en la silícula: bifido con lóbulos unidos en la base en racimo corto	capitado, subplano en la silícula: con corona corta dividida	capitado, subplano	—	—	capitado, subplano	—
	SILICUA	recta o curvada, subcilíndrica, lanosa long. 10-12 mm ancho 2 mm	recurvada blanco-tomentosa long. 12-15 mm ancho 2-2.5 mm	recurvada blanco-tomentosa long. 18 mm	blanco- tomentosa long. 10-12 mm	recta o ligeramente curva marrón palida long. 8 mm	recurvada, glabriuscula long. 11-18 mm ancho 1.5 mm	fructificación abundante
SEMILLA	VALVA	carinada, rígida, septada indehiscente 8 semillas/valva, uni-seriada	agudo-gibosa en la base dehiscente en el 2º año 2-3 semillas (raro 4)/valva	base gibosa 4-5 semillas/valva	4-8 semillas/valva	3-5 semillas/valva	brevemente agudo-gibosa en la base 4-5 semillas/valva	—
	ASTAS o CUERNOS	ápice bifido interior plano, exterior convexo	ápice bifido o trifido recto o recurvado long. ≈ a las valvas	ápice profundamente bifido ligeramente curvado long. ≈ a las valvas	brevemente bilobado long. 10 mm	brevemente bifida ensanchada long. 7mm	ápice entero agudo ligeramente recurvado long. < a las valvas	—
SEMILLA	redondeada-ovada, margen hialino	elíptica o redondeada color castaño-blanco- foveolado margen blanco alado	subcuadrada color castaño margen alado escarioso	plana color castaño alada, margen hialino estrecho long. 1.5 mm ancho 1 mm	color castaño	elíptico ± recto- cuadrangular, color castaño margen alado escarioso long. 1.6-2.2 mm ancho 1-1.2 mm	escasas en cada fruto, pero numerosas en el conjunto de la planta	

### 3.1. DESCRIPCIÓN, COROLOGÍA Y POBLACIONES

Se comienza con *Parolinia ornata* Webb como especie tipo del género.

#### 3.1.1. *Parolinia ornata* Webb

##### 3.1.1.1. Descripción original (*Ann.Sci.Nat.Bot.sér.2,13, marzo 1840: pp. 133-134,137, lám.3*)

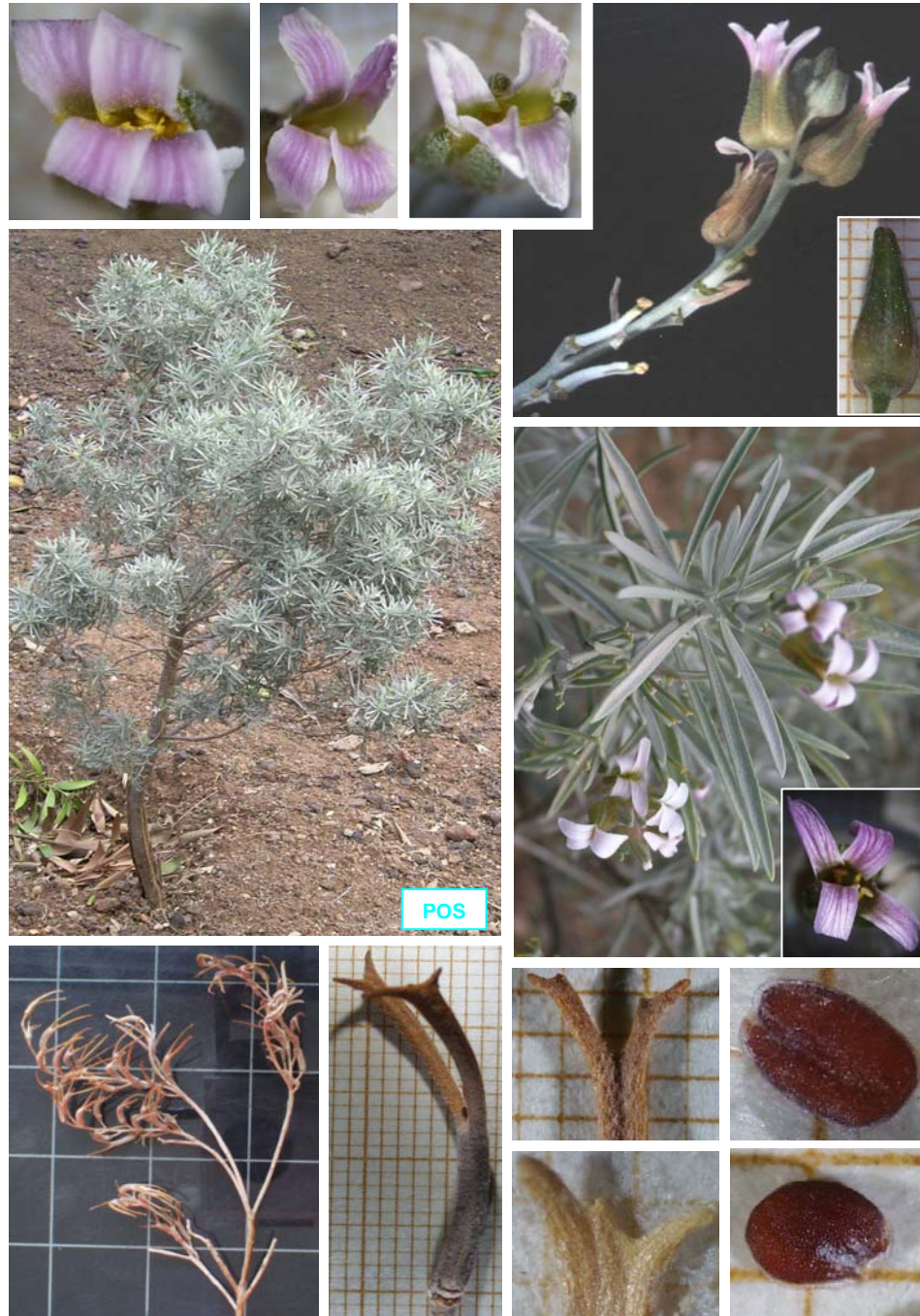
*Arbusto* erecto, leñoso, tomentoso, blanquecino, como *Matthiola*. *Ramas* rectas, cilíndricas, delgadas, las inferiores con cicatrices de las hojas, marrón oscuro, brillantes, corteza delgada, leño duro, de color oro, radios de la médula frecuentemente apiñados, las superiores blanco-tomentosas, rectas, con muchas hojas. *Hojas* sésiles, dispuestas en orden quincuncial, 1-1 1/2 pulgadas de longitud, 2 mm de ancho, lineares o sublanceolado-lineares, enteras, ápice obtuso, haz acanalado, envés univervio, ascendentes, rectas, algo



rígidas. *Flores* brevemente pediceladas, yemas con forma conoidea, 8mm de longitud, agregadas en el ápice de las ramas, a modo de espiga. *Cáliz* tomentoso, base abombada, casi iguales, casi patente, foliolos linear-lanceolados, cóncavos, naviculares, nervios anastomosados, margen escarioso, entero, base en forma de saco, gradualmente angosto hacia el ápice, ápice obtuso, subcuculado. *Corola* longitud casi del doble que el cáliz. *Pétalos* rosados, venas con ápice dicótomo, nerviación anastomosada, margen crespado, subcrenulado, limbo espatulado-lanceolado, ápice redondeado, unguiculado, limbo con margen hialino, atenuado. *Filamento* glabro, sin dientes, ápice subulado, más ancho hacia la base. *Antera* ovado-elongada, con el ápice atenuado, base divergente, unida al filamento por la base, lóculos angostos atenuados hacia la parte superior y unidas ápice. *Glándula hipogina* 4,

grandes, solitarias, situadas entre la base del estambre corto y la base del estambre largo. *Ovario* corto, sésil, cilíndrico-subtetragónico, brevemente subdimidiado, lanoso, ápice obtuso, pluri-ovulado, placentas nerviformes, incluidas. *Estilo* cilíndrico, columnar, craso. *Estigma* capitado, subdecurrente por ambos lados, no dividido o bilobulado, en fructificación manifiestamente bifido, lóbulos unido en la base. *Silicuas* en racimo corto, rectas, arqueadas, subcilíndricas, lanosas, 10-12 mm longitud, 2 mm de ancho. *Valvas* carinadas, rígidas, indehiscentes, con un *cuerno* estiloideo, ápice glanduloso, bifurcado, interiormente plano, exteriormente convexo, silicua corta escasamente elongada, con el estilo persistente en la madurez. *Placenta* nerviforme, incluida. Tabique de separación completo, duro, craso, opaco, con 1-nervio en el medio. *Semilla* en 8 lóculos, 1-seriada, encerradas en cada valva

y separadas por septos, redondeada-ovada, comprimida por ambas partes, levemente punctulada-estriada, rodeadas por un margen hialino, testa acuosa sumergida mucilaginoso. *Cotiledones* acumbentes, ovado-elípticos, plano. *Radícula* con forma de clavo, subaguda (Tabla 6).



- *Hábitat*: lugares rocosos muy áridos en la isla de Gran Canaria entre plantas de *Cneorum pulverulentum*, con las que tiene gran similitud.

Aunque en el *holotypus* se describe su *habitat*: “*HAB. locis petrosis aridissimis insulae Canariae inter dumeta Cneori pulverulenti, cui facie simillima*”, no se menciona su *locus classicus* (WEBB, 1840; LA SERNA & LEÓN, 1980).

### 3.1.1.2. Estado de conservación

*Categoría de amenaza:* sin categoría UICN para España.

*Medidas de conservación:* no existe medida de conservación para la especie, aunque recientemente se ha propuesto su inclusión en las listas rojas. Algunas de sus poblaciones se encuentran dentro de Espacios Naturales protegidos y Lugares de Importancia Comunitaria (LIC), algunos incluidos en la Reserva de la Biosfera (RB): Parque Natural de Pilancones (RB, LIC-ES7010010), Monumento Natural de Tauro (RB, LIC-ES0000113, LIC-ES7011004), Paisaje Protegido de Fataga (RB, LIC-ES7010025) y Amurga (LIC-ES7010055).

### 3.1.1.3. Distribución y Corología. Antecedentes

Endemismo grancanario, citado como abundante y de amplia distribución en los barrancos del SE al SO de la isla, desde el barranco de Tirajana hasta el barranco de Mogán (ver mapa adjunto donde se muestra su corología y se señalan en color turquesa relleno las poblaciones analizadas).



Tradicionalmente se le ha considerado propia de los barrancos secos y soleados del sur y oeste de Gran Canaria entre 100 y 500 msm (SVENTENIUS, 1948; KUNKEL, 1969; BRAMWELL, 1970) en comunidades xerofíticas pertenecientes a la asociación *Rubio-Euphorbetum canariense* (Rivas & Esteve, en BRAMWELL, 1970).

Como antecedentes corológicos históricos de esta especie se citan en KUNKEL (1969): Pitard y Proust (1908) en Gran Canaria (Webb 1840) y Lanzarote (Hartung); Lindinger (1926) en Gran Canaria (Webb, 1840). Burchard (1929) en Fuerteventura (Bolle), Lanzarote (Hartung) y Gran Canaria, Agaete (Fritsch). Sventenius (1948) confirma Agaete, cita su presencia en Tenerife (alrededores de Chio), así como en los alrededores de San Nicolás de Tolentino, en el Barranco de Fataga y en el Barranco de Los Vicentes en Gran Canaria. Lems (1960) en Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria y Tenerife. Lid (1968) en el Barranco de Agaete y Barranco de Los Vicentes (Hultén) en Gran Canaria Sunding (no publicado) entre Agaete y Hoya de Pineda en Gran Canaria. Kunkel (1969) en el Barranco de Arguineguín y Barranco de Tirajana-Presa de La Sorrueda (Santa Lucía) en Gran Canaria. Posteriormente KUNKEL (1975) cita especialmente el barranco de Ayagaures.

En BARQUÍN DÍEZ & VOGGENREITER (1988), además de los antecedentes corológicos ya citados por Kunkel (1969), se citan a Bramwell (1970), Kunkel (1977), Kunkel & Kunkel (1979) y Bramwell & Bramwell (1983). Como antecedentes citogenéticos se cita a Bramwell *et al.* (1972) y palinológicos a Pérez de Paz (1980).

Como se ha mencionado anteriormente, la especie no tiene *locus classicus* conocido.

Cabe citar las siguientes localidades (coordenadas UTM 1x1) consideradas para la especie (Base datos del JBCVC): 28RDR4976: Bco. Hondo, Tirajana, 400 m, O (Inventario 64, realizado el 04/05/1999); 28RDS2789: Agaete (Marrero & Montelongo, 1995); 28RDR4581, 28RDR4681, 28RDR4976, 28RDR4978: Amurga (O. Saturno); 28RDR4982: Riscos Bco. Tirajana, transecto del Bco. (Inventario 63, realizado el 23/04/1999, Navarro *et al.*); 28RDR4884: Santa Lucía de Tirajana, Fortaleza Grande de Ansite, E, 510 msm (Inventario pág. 177, Beltrán Tejera *et al.*, 1999); 28RDR4883: Bco. Tirajana, 200 m., SO, 45° (Inventario 12, 10x10 m, realizado el 14/05/1997: Navarro *et al.*); 28RDR4784: Barranco de Tirajana (O. Fernández); 28RDR4978: Bco. del Ahogado, Amurga, transecto del fondo del Bco. (Inventario 49, realizado el 10/06/1998: Navarro *et al.*); 28RDR4077: Alto de La Gorra, alrededores (Inv. 89, realizado el 29/05/2001: Navarro *et al.*); 28RDR4275, 28RDR4276: Barranco de Fataga (Svent, 1948:7); 28RDR4168: cerca de Maspalomas (19.III.1947, Sventenius, ORT 9353); 28RDR4982: Barranco de Tirajana (Marrero & Montelongo, 1995); 28RDR4280: Barranco Los Vicentillos, 450 m., SE (Inventario 46, realizado el 15/05/1998); 28RDR4281: Barranco Los Vicentillos, por encima de la pista, 450 m., SE (Inventario 101, realizado el 10/08/2001); 28RDR4282: Barranco Los Vicentillos: (Navarro *et al.* 1998); 28RDR3283: Transecto Degollada de Cortadores-Degollada de Las Yeguas, 700-750 m., S (Inventario 50, realizado el 8/10/1998: Navarro *et al.*); 28RDR3378: El Pílon, sobre el Lomo del Pinillo, Barranco de Arguineguín, 500 m, E (Inventario 185, realizado el 02/07/2002, F. Oliva, C. Suárez y J. Naranjo); 28RDR3382: Andenes de Los Gavilanes, sobre Barranco Arguineguín (Inventario 146, realizado el 30/04/2002); 28RDR3475: Barranco de Arguineguín (inventario 5 tabla 8 (18.II.2000), alt.:125 m ; exp.: SE, Del Arco, Salas *et al.*, 2002); 28RDR3478: Debajo del Lomo del Pinillo, Barranco de Arguineguín, 200 m, E-NE (Inventario 186. realizado el 02/07/2002: J. Navarro, F. Oliva, C. Suárez y J. Naranjo); 28RDR3582: Barranco de Arguineguín, Debajo de Excusa Barajas, 230 m., SO. (Inventario 186, realizado el 04/07/2002, B. Navarro, J. Naranjo, F. Oliva y C. Suárez); 28RDR3584: Peñón de Excusa Barajas, 900-950 m., SE, abundante en la ladera (Inventario 115, B. Navarro, J. Naranjo, C. Suárez, I. Santana, F. Oliva y B. Vilches, realizado el 16/01/2002); 28RDR2677: comienzo Barranco de Taurito, 60 m, N (Inventario 106, realizado el 23/08/2001); 28RDR3986: Pinar de Pilancones, a la altura de la pista que va a Montaña del Rey después del Barranco del Arco (Inventario 159, realizado el 15/05/2002); 28RDR3982: Pinar de Pilancones, Montaña de Pino Eugenio 950 m.(Inventario 164, realizado el 15/05/2002); Montaña La Data (Bramwell, com. pers.)

Como se ha dicho anteriormente no se han incluido en esta especie las poblaciones citadas para: San Nicolás de Tolentino (PFA), el barranco de Agaete (POA) y el barranco de Veneguera (POVE), en Gran Canaria (SVENTENIUS, 1948; KUNKEL, 1969; BRAMWELL & BRAMWELL, 2001) y montaña de Guaza (PIG) en Tenerife (Wildpret, LPA), toda vez que los recientes estudios morfológicos del género, señalan que no se corresponden con este taxon (FERNÁNDEZ-PALACIOS, PÉREZ DE PAZ & FEBLES, 2005a, b, c).

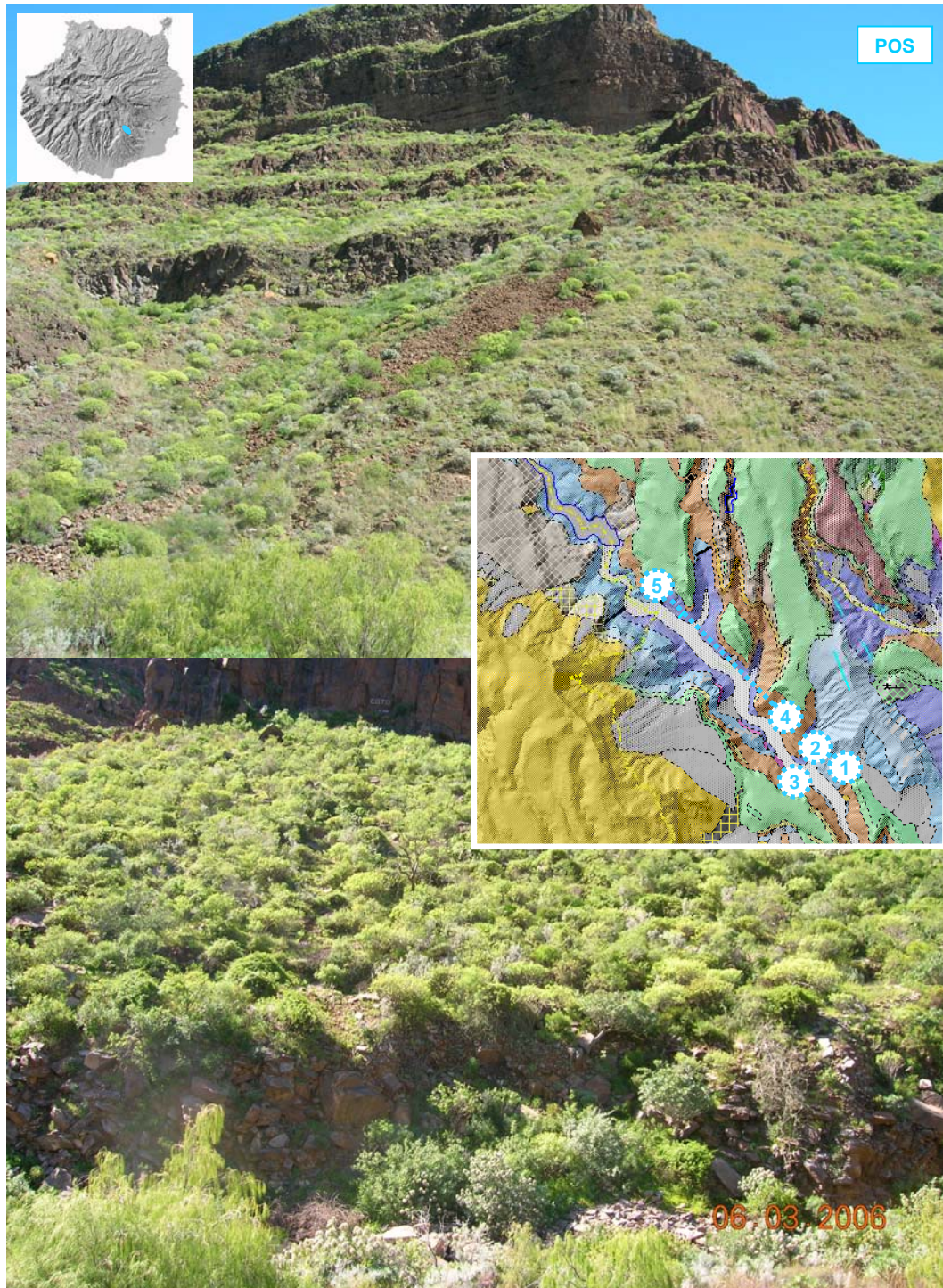
#### 3.1.1.4. Caracterización de las poblaciones estudiadas

En la elección de poblaciones se ha tenido en cuenta el espectro de distribución de la especie, representando tanto los extremos como su fracción intermedia.

De las tres poblaciones elegidas para este estudio, el barranco de Tirajana (POS) y el barranco de Mogán (POM) representan los dos extremos de su área de distribución (SE y SO) y la tercera, el barranco de Los Vicentillos representa una situación intermedia (S).

### 3.1.1.4.1. Barranco de Tirajana-La Sorrueda (POS)

El barranco de Tirajana es de los pocos barrancos largos de Gran Canaria que no cambia de nombre desde su nacimiento hasta su desembocadura. El valle de Tirajana, aguas arriba y desde el estrecho paso al oeste de Sardina, comienza a ensanchar su



cuenca hidrográfica y a encajonarse en profundo tajo. En este trayecto comienza a recibir pequeños tributarios que descienden de la Montaña de Las Carboneras por un lado y de Gallegos por el otro. Este gran barranco tiene la particularidad de ofrecer formas



topográficas pertenecientes a dos ciclos erosivos, uno muy antiguo al que corresponden los riscos de Amurga y, el actual, al que corresponde el cañón por donde discurre el barranco (BRAVO, 1964).

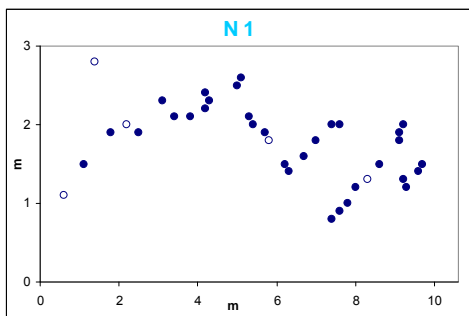
El barranco de Tirajana es un espacio natural de unas 3480 hectáreas, enclavado en los municipios de San Bartolomé y Santa Lucía de Tirajana, que comprende tres subunidades bien diferenciadas englobadas en la denominada Caldera de Tirajana: *Riscos*, *Laderas* (incluida la ladera oriental de Amurga) y *Barranco de Tirajana*, desde los riscos inmediatos al Pico de las Nieves (cota de máxima altura en la isla) hasta el pago de Aldea Blanca, cerca del litoral.

Desde el punto de vista geomorfológico este espacio incluye los sectores superior y medio de la Cuenca de Tirajana. El primero de ellos corresponde a la Caldera de Tirajana, amplio circo de típica construcción erosiva coronado por potentes planchas de aglomerado *Roque Nublo*, con paredes verticales.

El cauce medio (La Sorrueda-Sardina) posee una característica sección en “V” muy encajado, donde se destacan los testigos erosivos basálticos en forma de “cuchillos” conocidos por las fortalezas Grande y de Ansite (SANTANA & NARANJO, 1992; MONTELONGO, 1994).

- *Sinfitosociología y Fitosociología*. Piso bioclimático: Inframediterráneo desértico árido. Serie de Vegetación climatófila: *Euphorbion balsamiferae sigmetum* (DEL ARCO *et al.*, 2002; DEL ARCO & RODRÍGUEZ, 2003).

- *Esquema geológico y ciclos de formación*. CICLO I: formación basáltica (escudo): (1) Lavas y conos de tefrabasálticos alcalinos, olivínicos piroxénicos y hawaíuticos indiferenciados; (3) Ignimbritas riolítico: composite flow; (5) Lavas riolíticas. CICLO II o ROQUE NUBLO: (17) Lavas y conos de tefra basaníticos. CICLO III o POST ROQUE NUBLO: (28) Lavas, conos de tefra, maars y “fallout” basaníticos, nefilíníticos y localmente, melilíticos  
*Edad geológica*: Mioceno ≈ 12.6-8.7 Ma, Plioceno ≈ 4.4-3.7 Ma y Plioceno-Pleistoceno ≈ 2.9-0.6 Ma.  
*Sustrato geológico*: tobas ignimbríticas y coladas riolítico-traquíticas per-alcalinas. Lavas basáltico-olivínicas, olivínico-piroxénicas y plagioclásticas, con traquibasaltos subordinados. Hawaiitas, banmoreitas y mugaritas (I.T.G.E., 1990f, 1992; GRAFCAN, 2008).



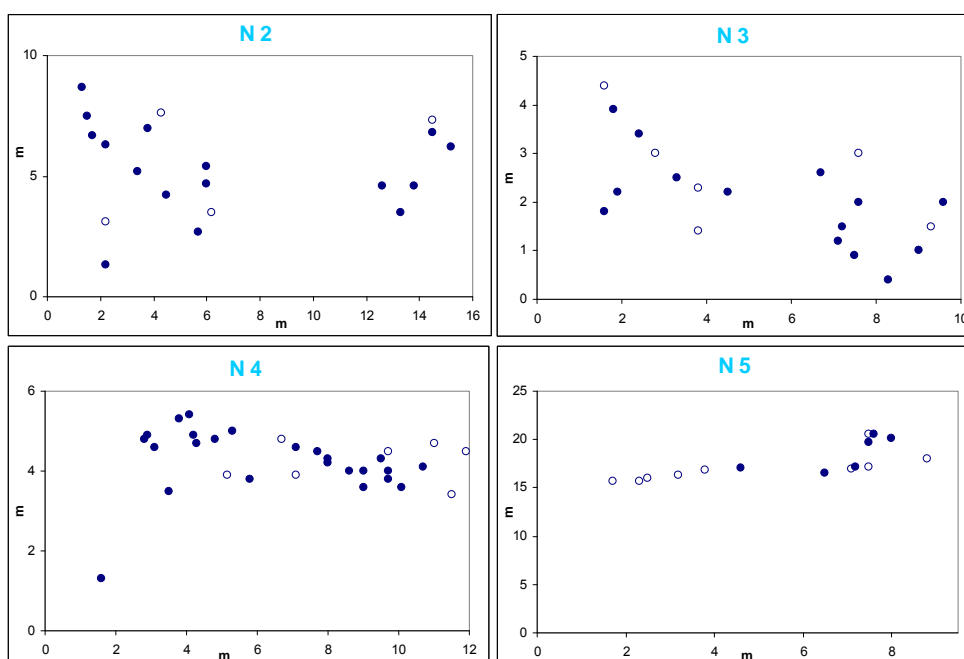
- *Suelo*. Asociación litosol y ochrept (SANCHEZ DÍAZ, 1975).

- *Inventario y características in situ*. UTM 1x1 visitadas: 28RDR4784-28RDR4883-28RDR4982. Altitud: 250-350 msm. Altitud media para los perfiles ≈ 300 msm. Orientación: SO-NE. Censo: ≈ 40000 individuos. Taxones acompañantes más habituales: *Aeonium percarneum*, *Allagopappus viscosissimus*, *Artemisia canariensis*, *Ceropegia fusca*, *Chamaecytisus proliferus*, *Chrysoprenanthes pendula*, *Descurainia preauxiana*, *Echium decaisnei*, *Euphorbia regis-jubae*, *Forsskhahlea angustifolia*, *Gonospermum ferulaceum*, *Kickxia scoparia*, *Kleinia neriifolia*, *Launaea arborescens*, *Lavandula minutolii*, *Lobularia canariensis*, *Micromeria helianthemifolia*, *Nauplius stenophyllus*, *Neochamaelea pulverulenta*, *Ononis angustissima* subsp. *ulcina*, *Periploca laevigata*, *Plocama pendula*, *Polycarphaea ssp.*, *Rubia fruticosa*, *Salvia canariensis*, etc.

Se escogieron cinco *núcleos poblacionales* (ver lámina y gráficas adjuntas) teniendo en cuenta el espectro de distribución de los individuos en la población, representando tanto los

extremos como su fracción intermedia. En estos núcleos se efectuó la recogida de material para los estudios de biología reproductiva y morfometrías (pliegos de herbario, obtención de imágenes y datos fenológicos, fijación de yemas, botones, flores jóvenes y maduras, y frutos), así como primordios foliares para la técnica molecular de isoenzimas, como se detallará con más precisión en los capítulos correspondientes.

La distancia máxima entre núcleos es de unos 2 km (núcleos 1 y 5). El núcleo 1 con orientación SO se encuentra a unos 250 msm y en el se muestrearon 37 individuos; contiguo a este núcleo se muestreó el núcleo 2 con unos 20 individuos escogidos en un desnivel de unos 20 metros. A unos 150 m de los núcleos anteriores se muestreó el núcleo 3 en la ladera opuesta con orientación NE donde se recolectaron 20 individuos, esta ladera está menos expuesta al sol y los taxones acompañantes de *P. ornata* difieren notablemente de la otra ladera.



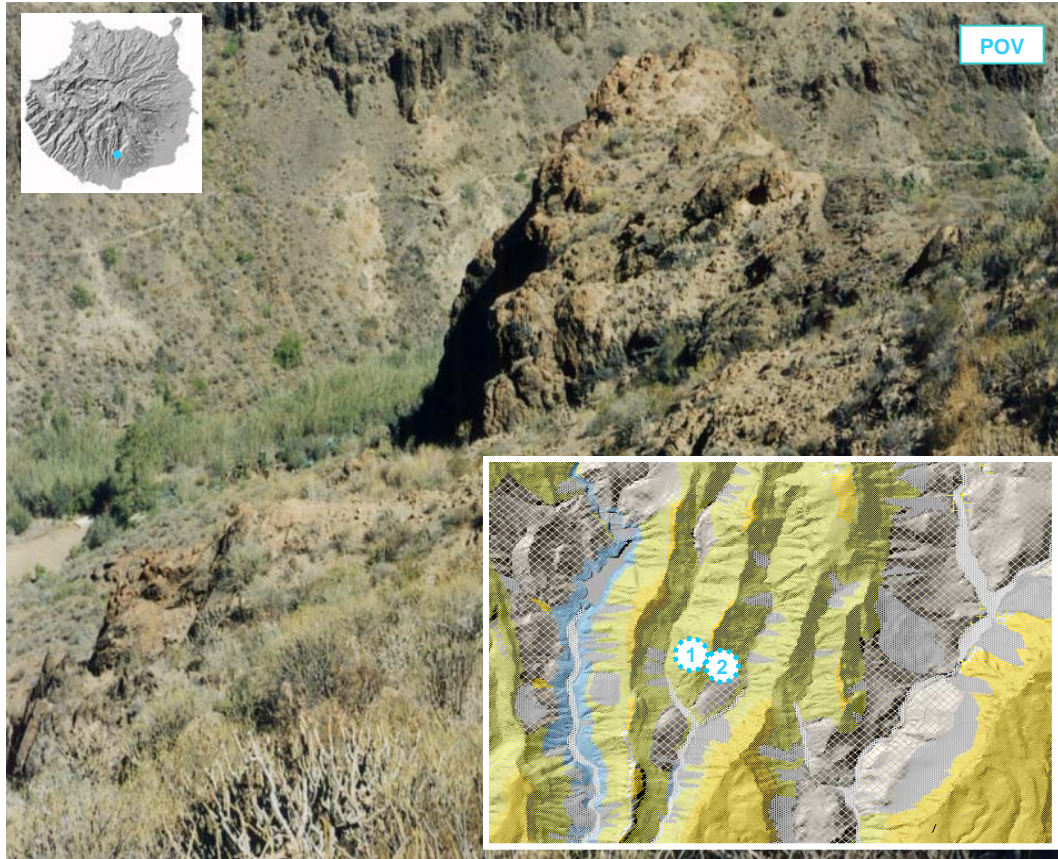
El núcleo 4 fue escogido a unos 150 m de los núcleos 1 y 2, en el se muestrearon 32 individuos. El núcleo 5, a unos 350 m del 4 y con orientación SO, se encuentra a escasos metros de la Presa de La Sorrueda y en el se muestrearon unos 15 individuos. Asimismo, a lo largo del barranco y conectando los núcleos 4 y 5 se muestreó un individuo cada 150 m, con un total de 13 individuos.

#### 3.1.1.4.2. Barranco Los Vicentillos (POV)

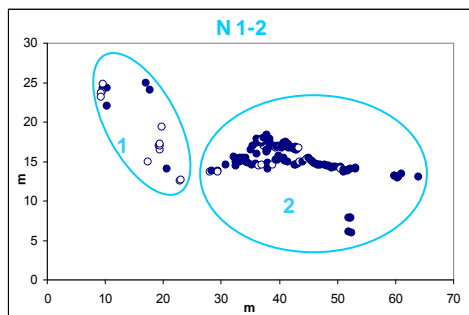
La cuenca de Ayagaures tiene un relieve muy abrupto caracterizado por profundos barrancos (barranco de La Data, Vicentillos, Chamoriscán, etc.) que recortan estrechos interfluvios de morfología muy variada: pequeñas rampas, interfluvios en cresta, cuchillos y morros.

En su origen, esta unidad fue una rampa que ha sido intensamente seccionada y desmantelada. Las culminaciones de los interfluvios actuales testigos de esta antigua estructura, se caracterizan por presentar un escalonamiento altitudinal que permite dilucidar el plano original de la paleorampa (SANTANA & NARANJO, 1992).

- *Sinfitosociología y filosociología*. Piso bioclimático: Inframediterráneo xérico semiárido-inferior. Serie de Vegetación Climatofila: *Aeonium percarnei-Euphorbia canariensis sigmetum* (DEL ARCO *et al.*, 2002; DEL ARCO & RODRÍGUEZ, 2003).



- *Esquema geológico y ciclos de formación*. CICLO I: Formación sálica (Dominio extracaldera): (7) Ignimbritas riolíticas (comencitas y pantelleritas); (13) Fonolitas nefelíticas y traquitas, predominantemente lavas. *Edad geológica*: Mioceno  $\approx$  12.6-8.7 Ma. *Sustrato Geológico*: Ignimbritas y lavas monolítico-traquíticas peralcalinas. Depósitos de deslizamientos gravitacionales. Brechas y materiales epiclásticos (I.T.G.E. 1990d y 1992; GRAFCAN, 2008).



- *Suelo*. Asociación litosol y argid (SANCHEZ DÍAZ, 1975).

- *Inventario y características in situ*. UTM 1x1 visitadas: 28RDR4280. Altitud: 420-480 msm. Altitud media para los perfiles  $\approx$  450 msm. Orientación: S-SO. Censo:  $\approx$  4000 individuos.

Taxones acompañantes más habituales: *Aeonium percarneum*, *Argyranthemum adauctum* subsp. *gracile*, *Campylanthus salsoloides*, *Chamaecytisus proliferus*, *Cistus monspeliensis*, *Crysoprenanthes pendula*, *Descurainia preauxiana*, *Echium decaisnei*, *Euphorbia balsamifera*, *Kickxia scoparia*, *Kleinia neriifolia*, *Lavandula minutolii*, *Limonium preauxi*, *Lobularia canariensis*, *Neochamaelea pulverulenta*, *Plocama pendula*, *Salvia canariensis*, *Sonchus leptcephalus*, etc.

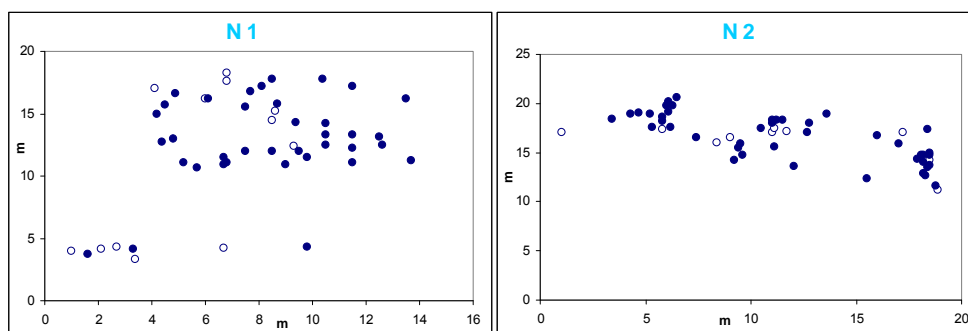
Se eligió el barranco de Los Vicentillos por representar una posición central de la distribución Sur de la especie, que se extiende desde el macizo de Amurga (extremo Este) hasta Montaña la Data (extremo Oeste), pudiéndose observar individuos agrupados en núcleos más o menos separados en las laderas de los barrancos intermedios (Fataga, Los Vicentes, Los Vicentillos y Ayagaures). En esta población se escogieron dos núcleos (ver lámina y gráfica adjunta), en el primero con orientación SO, se muestrearon 18 individuos y, en el segundo a un par de metros del anterior pero con orientación S, se muestrearon 126 individuos.

### 3.1.1.4.3. Barranco de Mogán (POM)

La cuenca hidrográfica de Mogán, con una superficie de unos 32 km<sup>2</sup> establece su cabecera fuera de la cumbre central y responde al tipo de cañón continuo largo y con pocos tributarios en su trayecto. Su cabecera dividida en un abanico de colectores, es sin embargo más corta. El cañón tiene paredes muy elevadas y llegan hasta la desembocadura donde, a uno y otro lado de la playa forma morros de más de 100 metros de altura cortados por la acción erosiva del mar. La cota de 100 msm penetra profundamente por el cauce bajo, conservando una pendiente uniforme (BRAVO, 1964).

El suroeste de la isla se caracteriza por la existencia de barrancos lineales de corto recorrido que discurren paralelamente y crean un relieve definido por la alternancia de barrancos de perfil suave: *barranco de Tasartico, Tasarte, Veneguera y Mogán*, y estrechos interfluvios donde se alcanza la verticalidad: Cruz de Mogán, Lomo de Veneguera, Corral de los Molinos y Montaña de Las Lobas. Las cabeceras de los barrancos (que parten del *Macizo de Inagua-Pajonales*) están conectadas por un sistema de degolladas o collados que las comunican entre sí y con el Valle de La Aldea (SANTANA & NARANJO, 1992)

- *Sinfitosociología y Fitosociología*. Piso bioclimático: Inframediterráneo desértico árido. Serie de Vegetación climatófila: *Euphorbion balsamiferae sigmetum* (DEL ARCO *et al.*, 2002; DEL ARCO & RODRÍGUEZ, 2003).

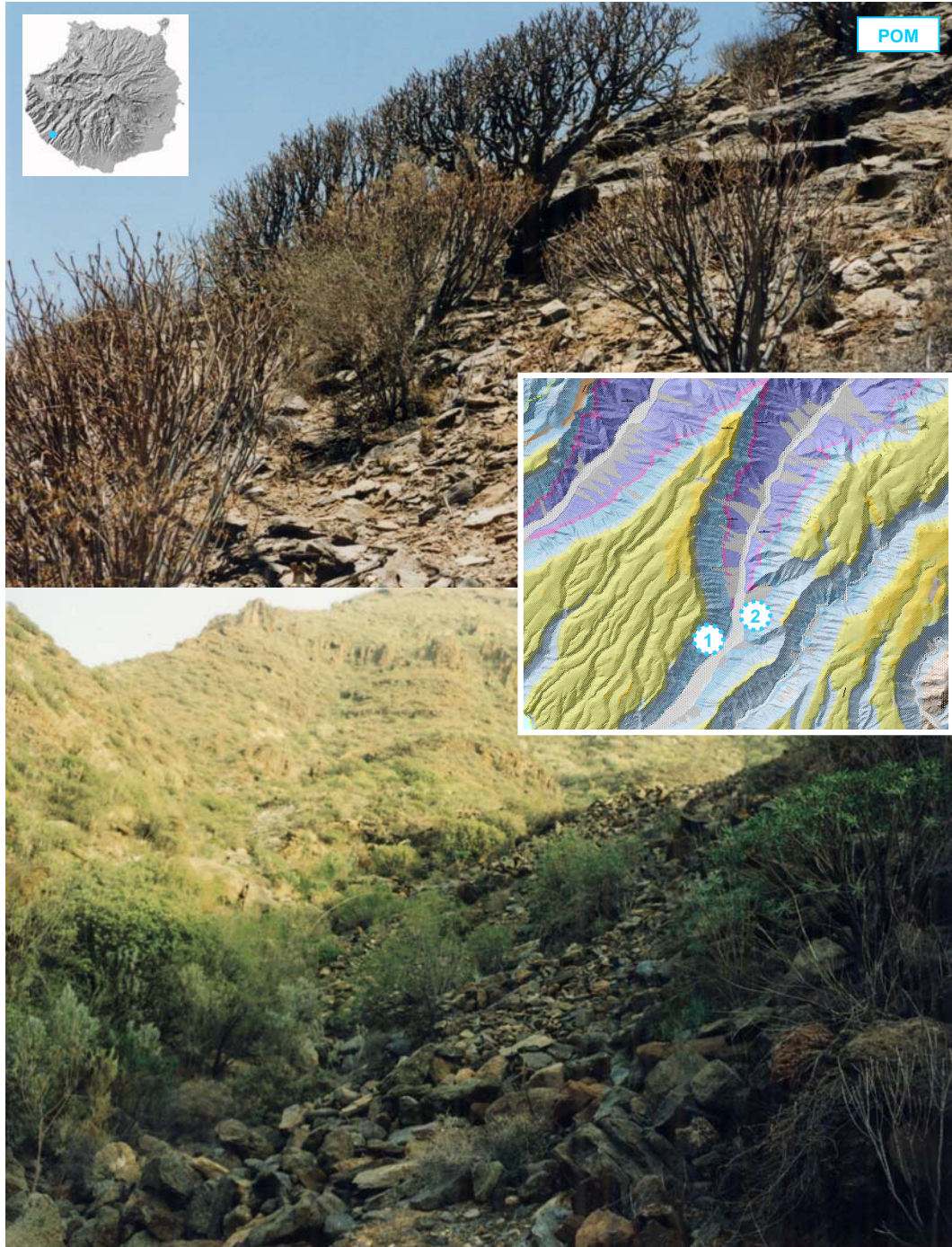


- *Esquema geológico y ciclos de formación*. CICLO I. Formación sálica: (7) Ignimbritas riolíticas (comencitas y pantelleritas) (Dominio extracaldera); formación basáltica (escudo): (1) Lavas y conos de tefrabasálticos alcalinos, olivínicos piroxénicos y hawaínicos indiferenciados; (3) Ignimbritas riolíticas: composite flow; (5) Lavas riolíticas. *Edad geológica*: Mioceno ≈ 12-8.7 Ma. *Sustrato Geológico*: Ignimbritas, coladas piroclásticas y coladas riolíticas traquíticas peralcalinas. Depósitos y derrubios de laderas y colusiones, a veces con arena fosilífera, conos de deyección con intercalaciones eólicas glaci-conos de composición traquítico-fonolítica (I.T.G.E. 1990e, 1992; GRAFCAN, 2008).

- *Suelo*. Haptucalt (SANCHEZ DÍAZ, 1975).

- *Inventario y características in situ*. UTM 1x1 confirmadas: 28RDR2578. Altitud: 55-63 msm. Altitud media para los perfiles ≈ 60 m. Orientación: SO-NE. Censo: ≈ 200 individuos

en 2 núcleos. Taxones acompañantes más habituales: *Argyranthemum filifolium*, *Lavandula canariensis*, *Echium triste*, *Echium decaisnei*, *Euphorbia canariensis*, *Euphorbia rejis-jubae*, *Frankenia cretica*, *Kickxia scoparia*, *Kleinia neriifolia*, *Launea arborescens*, *Neochamaelea pulverulenta*, *Plocama pendula*, *Rubia fruticosa*, *Schizogyne glaberrima*, etc.



En el barranco de Mogán se escogieron dos núcleos distanciados entre sí aproximadamente 1.5 km, en ambas laderas del barranco (ver lámina y gráfica adjunta); en el núcleo 1, con orientación NE se muestrearon 49 individuos, y en el núcleo 2, con orientación SO, 53 individuos.

### 3.1.2. *Parolinia schizogynoides* Svent.,

3.1.2.1. Descripción original (*Addit. fl. Canar. [post. 23 mayo] 1960: pp. 11-12, lám. 5, 1 fot.*)

Subarbusto de 30-80 cm de altura, compacto, ramoso, raíces alguna vez estolonífero-serpentino. Ramas horizontales o erecto-patentes, muchas ramitas. Corteza grisáceo-lutescente, con grietas, en las ramas jóvenes densamente blanco-panoso. Hojas aglomeradas en ramitas hacia el ápice; 15-25 mm de longitud, 2-4 mm de ancho; lineares, algo obtusas, ligeramente atenuadas hacia la base, algo crasas, acanaladas, densamente estrellado-blancopanosas. Inflorescencia en racimo simple, erecto, 4-8 cm de longitud.



*Parolinia schizogynoides* Svent.

*Pedicelos* iguales a los sépalos. *Yema* subcuadrangular-prismática, truncada. *Sépalos* de 3 mm de longitud, 1 mm de ancho, muy cóncavo con el ápice cuculado, blanco-panoso. *Pétalos* de unos 6mm de longitud, linear-espulados, ápice redondeado de unos 2 mm de ancho, base atenuada, con los sépalos situados hacia la mitad superior, blancos, en la senescencia rosáceas. *Filamentos* de 3 mm de longitud; laterales más cortos que los medios. *Anteras* 1mm de longitud, lanceolado-elípticas, algo obtusas, base cordi-forme. *Ovario* de apenas 1 mm de longitud, estrellado-piloso. *Estilo* corto, glabro. *Estigma* capitado, subplano. *Silicua* (con apéndice) 12-15 mm de longitud, 2-2.5 mm de ancho, recurvada, blanco-tomentosa, dehiscente en el 2º año de maduración, valvas ligeramente agudo-gibosas hacia la base, cara subplana con margen engrosado, 2-3 semillas (raramente 4 semillas), *estilo* seco

recto con corona corta dimidiada, *apéndice* con longitud igual a las valvas, rectos o recurvados, estrechamente divergente-bifurcado o con ápice tridentado. *Semilla* elíptica o redondeada, color castaño, blanca-foveolada, margen blanco-alado (Tabla 6).

*Floración:* Febrero-Abril. *Fructificación:* Agosto-October.

*Habitat:* en laderas pedregosas-arcillosas y entre rocas basálticas, lugares soleados, áridos.

*Locus classicus:* Isla de La Gomera; en la región sur-occidental, Argaga desde 150 a 300 msm, bastante abundante.

*P. schizogynoides* difiere de *P. ornata* por su menor talla, porte denso, ramoso-compacto; corteza lutescente y además una silicua corta con 2-3 semillas (*P. ornata* tiene 5-8 semillas), apéndice corto dividido en tres dientes (el apéndice de *P. ornata* es profundamente bífido) y semilla elíptica de tamaño doble que las semillas de la otra especie.

3.1.2.2. Estado de conservación

Localmente frecuente en su *locus classicus*, la población se ha mantenido bien en los últimos años aunque pueden verse afectada por un notable incremento de visitantes, al existir un turismo local en pleno desarrollo (SANTOS GUERRA, 1996a). Los individuos, en número relativamente alto se distribuyen en una franja de unos 100 m de ancho (501-1000), la población es continua y presenta un estado de conservación bueno (REYES, 1999).



*Categoría de amenaza:* Categoría UICN para España Vulnerable (BAÑARES *et al.*, 2003), VU D2 (VVAA, 2000). Se considera que si la población de Alojera está extinguida la especie debería calificarse en la categoría CR (REYES, 1999).

*Medidas de conservación:* La especie se encuentra incluida en el Anexo I de la Orden de 20 de Febrero de 1991 de la Consejería de Política Territorial del Gobierno de Canarias sobre “protección de especies de la flora vascular de la Comunidad Autónoma de Canarias” (BOC número 35, de 18 de marzo de 1991).

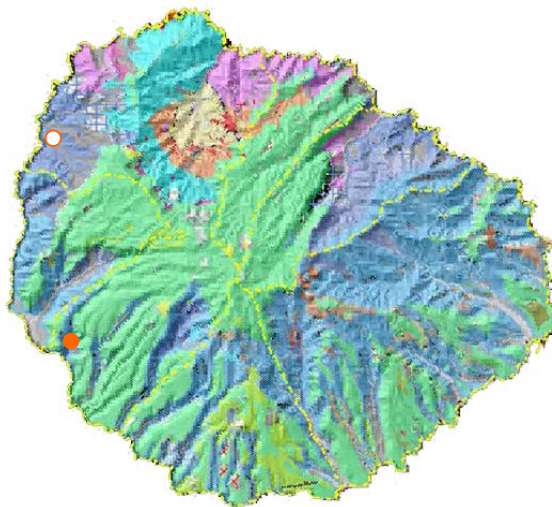
Además se encuentran en el Anexo II de la Directiva Hábitat 92/43/CEE y en el Real Decreto 97/95, 7 de diciembre, donde *Parolinia schizogynoides* es considerada especie prioritaria que justifica la inclusión de algunos sectores del Parque Rural en la Lista de Lugares de Importancia Comunitaria (LIC-ES7020103).

Su población conocida más importante, está dentro del Parque Rural de Valle Gran Rey, según la Ley 12/94, de 19 de Diciembre de Espacios Naturales de Canarias (REYES, 1999) y se ha elaborado el Plan Rector de Uso y Gestión del Parque Rural de Valle Gran Rey, Consejería de Política Territorial del Gobierno de Canarias. Asimismo, el Catálogo de Especies Amezadas de Canarias (CEAC), Decreto 151/2001 de 23 de julio, considera que *Parolinia schizogynoides* es sensible a la alteración del hábitat.

### 3.1.2.3. Distribución y Corología. Antecedentes

Endemismo gomero, situado en el sector suroccidental de la isla de La Gomera, donde cuenta con dos poblaciones: barranco de Argaga y costa cerca de Alojera-Vallehermoso (REYES, 1999), señaladas en el mapa adjunto.

Se encuentra en lugares abiertos y soleados sobre suelos pedregosos derivados de basaltos (SANTOS GUERRA, 1996) y en laderas abruptas y terraplenes, entre los 100-400 msm, en ambientes alterados del dominio de los cardonales-tabaibales canarios, formando parte de matorrales de sustitución pertenecientes a la asociación *Launaeo arborescentes-Schizogynetum sericeae* Rivas-Martínez de la clase fitosociológica *Pegano harmalae-Salsoletea vermiculatae* Br. Bl. & Bolós (REYES, 1999).



Los antecedentes corológicos citados en BARQUÍN DÍEZ & VOGGENREITER (1988) son: Ceballos Fernández de Córdoba & Ortuño Medina (1976): región del SO de la Gomera, barranco de Argaga, 200-350 m., Alojera; Sventenius (1960); Bramwell (1970). Como antecedentes citogenéticos se citan a Borgen (1969) y Bramwell *et al.* (1972).

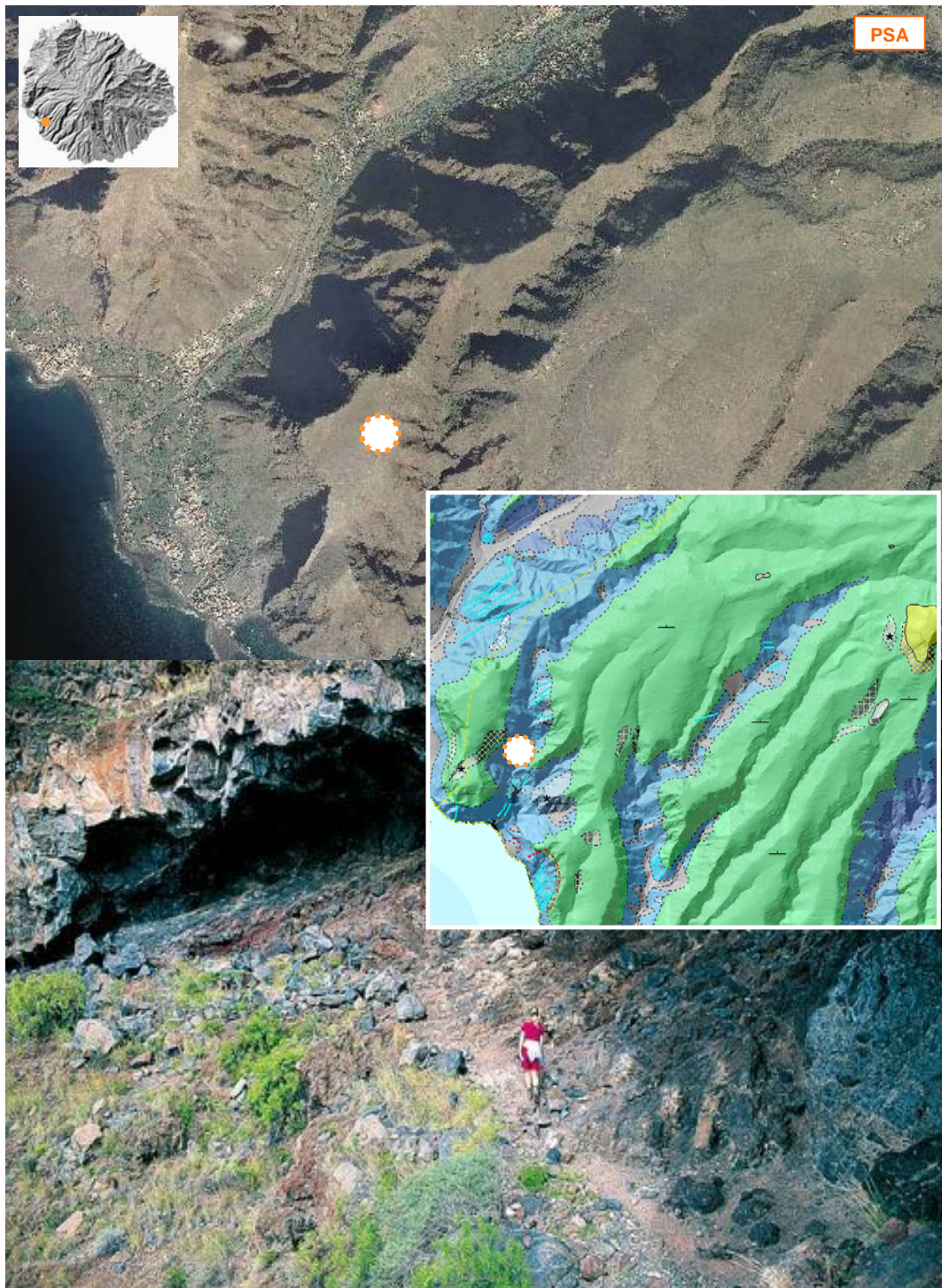
Cabe citar las siguientes localidades (coordenadas UTM 1x1) consideradas para la especie (REYES, 1999; BRAMWELL & BRAMWELL, 2001): 28RBS7108, barranco de Argaga; 28RBS1171, costa cerca de Alojera-Vallehermoso.

### 3.1.2.4. Caracterización del Barranco de Argaga (PSA). Locus classicus

La población se encuentra en el Parque Rural Gran Rey situado en el sector suroccidental de la isla de La Gomera, entre los lomos que encierran los dos barrancos más largos y espectaculares de la isla, el de Valle Gran Rey y el de Argaga, incluyendo además



al norte la escarpada zona de La Mérica-Riscos de Heredia y hacia el sur los acantilados de Las Salinas y el Roque de Iguala.



El barranco de Argaga se localiza al Sur del Parque Rural en una escarpada cuenca de barranco próximo a los acantilados de la desembocadura. Es un profundo barranco de orientación SO excavado en materiales basálticos de sinuoso recorrido, con escarpadas laderas, en las que afloran materiales piroclásticos y lávicos. Las comunidades halorresistentes, más cercanas al mar, dan paso a matorrales crasicuales de *Euphorbia* a

medida que se asciende (Red Natura 2000, DGCN).

Es un barranco de largo recorrido longitudinal (unos 20 Km de longitud total) con restos de niveles de incisión antiguos, correspondientes a las cuencas de Iguala y Argaga, que poseen un desarrollo lineal muy marcado.

Salvo el Complejo Basal, en el Parque Rural de Valle Gran Rey afloran todas las unidades estratigráficas que han participado en la construcción del edificio insular en distintos ciclos de actividad volcánica: las Series Basálticas I y II, y los basaltos horizontales. La construcción de la actual estructura está determinada por el apilamiento de estas tres unidades estratigráficas de características muy distintas, que se encuentran separadas entre sí por superficies de erosión extremadamente irregulares como testimonio de periodos en los que la calma eruptiva dio paso al desmantelamiento de estas estructuras (Plan Rector de Uso y Gestión del Parque Rural de Valle Gran Rey).

- *Sinfitosociología y Fitosociología*. Participa en matorrales de zonas bajas costeras correspondientes a comunidades climácicas de *Kleinio-Euphorbieta canariensis* (Rivas Goday & Esteve, 1965) Santos 1976, cardonal-tabaibal (SANTOS GUERRA, 1996); *Launaea arborescentes-Schizogynetum sericeae* Rivas-Martinez *et al.* (REYES, 1999).

- *Esquema geológico y ciclos de formación*. Acantilados abruptos de origen monolítico (REYES, 1999). Colada basáltica con basaltos sálicos y básicos antiguos. *Edad geológica*: Mioceno ≈ 8-6 Ma (GRAFCAN, 2008).

- *Suelo*. Derrubios pedregosos (REYES, 1999), suelos minerales brutos (Plan Rector de Uso y Gestión).

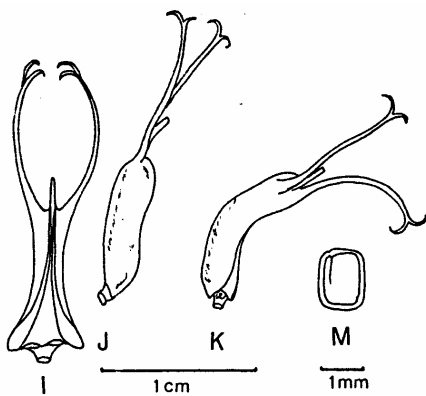
- *Inventario y características in situ*. UTM 1x1 visitada: 28RBS7108. Altitud: 100-400 msm. Orientación: E. Censo: ≈ 800 individuos. Taxones acompañantes más habituales: *Aeonium decorum*, *Argyranthemum frutescens*, *Cenchrus ciliaris*, *Echium aculeatum*, *Gonospermum fruticosum*, *Hyparrhenia hirta*, *Kleinia neriifolia*, *Launaea arborescens*, *Neochamaelea pulverulenta*, *Periploca laevigata*, *Plocama pendula*, *Rumex lunaria*, *Schizogyne sericea*, *Volutaria canariensis*, *Wahlenbergia lobelioides*, etc.

En esta población no se han diferenciado núcleos poblacionales (ver lámina adjunta), muestreándose un total de 100 individuos.

### 3.1.3. *Parolinia intermedia* Svent. & Bramwell

#### 3.1.3.1. Descripción original (Bot. Notiser. 123: 3, 16 octubre 1970: pp.398-399, figs. 2 I-M, 3)

Arbusto ramoso de 130 (-200) cm de altura. Ramas erectas, cortex ceniciento, denso blanco-panoso, especialmente en ramas jóvenes. Hojas alternas, lineares, algo crasas, 3-6 cm de longitud y 2 mm de ancho, densamente estrellado-panosas, con base atenuada, ápice obtuso, hojas jóvenes acanaladas. Inflorescencias en racimo simple, erecta, 8-15 cm de longitud. Sépalo lanceolado, de 3 mm de longitud y 1mm de ancho, blanco-panoso, ápice obtuso. Pétalo ancho, espatulado, generalmente rosa, raro blanco; 7-8 mm de longitud y 2-2.5 mm de ancho; ápice algo obtuso. Filamento de 2-3 mm de longitud, más estrecho en el ápice.



Antera de 1.5 mm de longitud, triangulares, obtusas con la base cordiforme. Estigma capitado, subplano. Ovario de 1.5 mm de longitud, grácil. Silicua de 1.8 cm de longitud (apéndice incluido), recurvada, blanco-tomentosa; valvas con base gibosa, 4-

5 semillas. *Apéndices* con longitud igual a las valvas, generalmente algo curvados, con ápice profundamente bifurcado. *Semilla* subcuadrada, color castaño, margen alado-escarioso (Tabla 6).

*Floración* en Marzo-Mayo. *Fructificación* en verano.



*Holotypus*: isla de Tenerife, región septentrional-occidental entre laderas rocosas, Punta de Teno, 24 de Abril de 1969, BRAMWELL & SVENTENIUS 1453 (RNG).

*Habitat*: la especie se encuentra en el promontorio del oeste de Tenerife en laderas rocosas y secas, encaradas hacia el NO donde la roca base es Basalto del Terciario con una cubierta de rocas volcánicas más recientes. Es abundante entre los 50 y 200 m en

asociación con *Euphorbia canariensis*, *Rubia fruticosa*, *Neochamaelea pulverulenta* y *Convolvulus scoparius*l.

*P. intermedia* es morfológicamente intermedia entre las otras dos especies descritas del género, *P. ornata* y *P. schizogynoides*, su hábito robusto, pétalos anchos espatulados, silicuas de 2 cm de largo, curvada y ensanchada en la base, con 4-5 semillas y semilla angular, casi cuadrada.

### 3.1.3.2. Estado de conservación

La especie se distribuye por pequeñas áreas un tanto disyuntas pero localmente no es escasa. Parece obvio, sin embargo que la proximidad de núcleos de población rurales, la construcción de urbanizaciones residenciales y turísticas, el trazado de pistas y carreteras, la actividad pastoril y la transformación en terrenos de cultivo de sus áreas naturales, han reducido notablemente sus poblaciones (GARCÍA GALLO & WILDPRET DE LA TORRE, 1996).

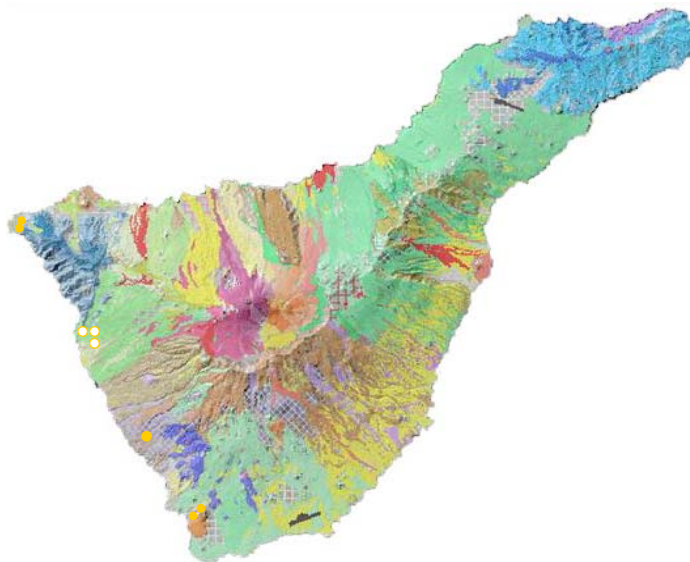
*Categoría de amenaza:*

Categoría UICN para España:  
Vulnerable (BAÑARES *et al.*, 2003), VU D2 (VVAA, 2000).

*Medidas de conservación:*

La especie se encuentra incluida en el Anexo II de la Orden de 20 de Febrero de 1991 de la Consejería de Política Territorial del Gobierno de Canarias sobre “protección de especies de la flora vascular de la Comunidad Autónoma de Canarias” (BOC número 35, de 18 de marzo de 1991).

Dos de sus poblaciones están incluidas en espacios protegidos: Parque Rural de Teno y Monumento Natural de la Montaña de Guaza según ley 12/1994 de 19 de diciembre de Espacios Naturales de Canarias. Asimismo, en el Catálogo Regional de Especies Amenazadas de Canarias aparece *Parolinia intermedia* en la categoría de especies “Sensibles a la alteración de su Hábitat”. Anexo II, protección LIC.



### 3.1.3.3. Distribución y Corología. Antecedentes

Endemismo de la isla de Tenerife, situado en el sector oeste de la isla (de N a S), donde se encuentran varias poblaciones (ver mapa adjunto donde se muestra su corología y se señalan en color amarillo relleno las poblaciones analizadas). Habita en la región de Teno (Buenavista), Chio y Playa de Santiago (Guía de Isora) y Montaña de Guaza (Arona), entre 50 y 400 m de altitud (GARCÍA GALLO & WILDPRET DE LA TORRE, 1996).

Como antecedentes corológicos en BARQUÍN DÍEZ & VOGGENREITER (1988) se citan: Sventenius (1948); Bramwell (1970, 1971); Ceballos Fernández de Córdoba & Ortuño Medina, (1976): Punta de Teno, 50-200 m., zonas xerofíticas de Chio y Playa Santiago; Lüpnitz (1981), Feige (1985); Franke (1985); Feige *et al.* (1987); Kunkel (1991): Punta de Teno, 50-200 m., zonas xerofíticas de Chio y Playa Santiago.

Cabe citar las siguientes localidades UTM 1x1 consideradas para la especie (GARCÍA GALLO & WILDPRET DE LA TORRE, 1996; BRAMWELL & BRAMWELL, 2001): 28RCS1238: Punta de Teno; 28RCS3203-28RCS3304: Montaña de Guaza; 28RCS2712: Armeñime, Adeje; por debajo de Chio, en laderas secas del Suroeste, 300m.

#### 3.1.3.4. Caracterización de las poblaciones estudiadas

En la elección de poblaciones se ha tenido en cuenta la distribución de la especie, representando tanto los extremos como la zona intermedia. De las tres poblaciones elegidas para este estudio, el Macizo de Teno (PIT) y la montaña de Guaza (PIG) representan los dos extremos de su área de distribución y *Armeñime de Adeje* (PIA) una situación intermedia.

##### 3.1.3.4.1. Macizo de Teno (PIT). *Locus classicus*

El macizo de Teno, catalogado como Parque Rural, está situado en el extremo NO de la isla de Tenerife y posee una flora muy rica e interesante con muchas especies endémicas y relícticas. La Punta de Teno, donde se sitúa la población, es un área amplia formada por una plataforma costera de origen Cuaternario bastante reciente, más o menos plana, de lapilli, desmoronamientos y rocalla volcánica que se extiende desde el nivel del mar hasta casi 100 msm y bordeada al este y sur por montañas de basalto Terciario antiguo que se elevan unos 700 msm (BRAMWELL, 1971).

Geológicamente, los materiales del macizo de Teno corresponden a la serie I basáltica inferior. Durante el mioceno la erosión ha actuado de forma ininterrumpida, determinando una topografía fuertemente accidentada, dando lugar a profundos barrancos y acantilados. Hay numerosos volcanes de la serie III o subreciente y volcanes históricos como el de Montaña Negra y el Chinyero. La vegetación actual se corresponde, en su piso basal, con comunidades de cardonal-tabaibal donde se sitúa la especie (EUNIS Database 2, 2005).

- *Sinfitosociología y Fitosociología*. Hábitat Principal: sobre laderas secas y rocosas, donde la roca base consiste en basaltos terciarios cubiertos con coladas volcánicas más recientes; en asociación con *Eurphorbia canariensis*, *Rubia frutitosa*, *Neochamaelea pulverulenta* y *Convolvulus scoparius*.

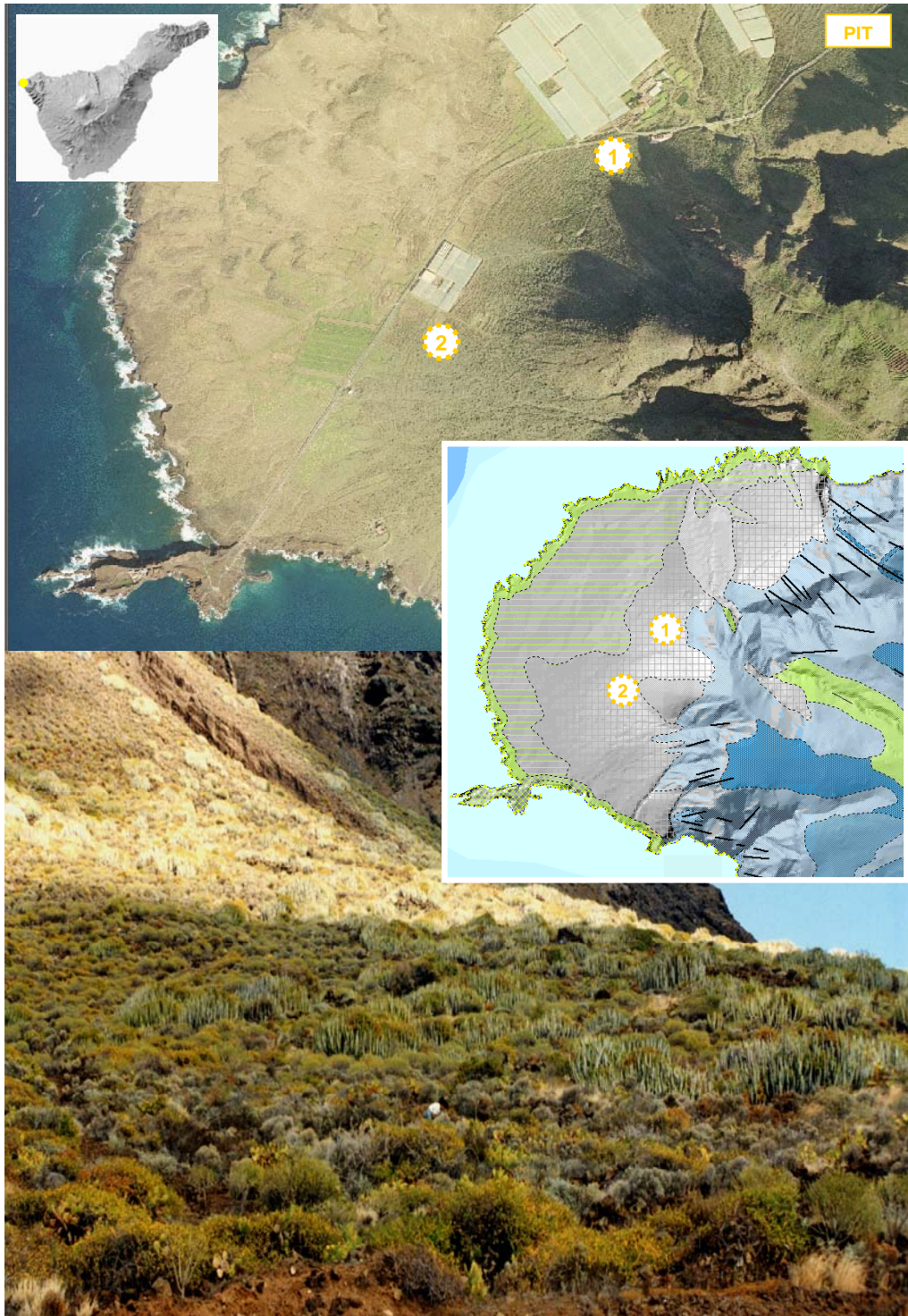
Esta asociación está estrechamente relacionada con la *Rubio-Euphorbetum* descrita por Rivas & Esteve para Gran Canaria, pero aquí está caracterizada por *Ceropegia dichotoma* un endemismo de tallo suculento casi sin hojas que ocupa una posición dominante en la vegetación de la parte Este de la plataforma costera. Las siguientes especies se encuentran comúnmente en asociación en esta área: *Ceropegia dichotoma*, *Euphorbia aphylla*, *Euphorbia balsamifera*, *E. regis-jubae*, *E. atropurpurea*, *E. canariensis*, *Neochamaelea pulverulenta*, *Echium aculeatum*, *Justicia hyssopifolia*, *Rubia frutitosa*, *Ceballosia fruticosa* subsp. *angustifolia*, *Withania aristata*, *Limonium pectinatum* var. *solandri*, *Sideritis argosphacelus*, *S. nervosa*, *Pallenis spinosa*, *Launaea arborecens*, etc.

- *Esquema geológico y ciclos de formación*. *Sustrato Geológico*: Depósitos de laderas indiferenciadas: Material básico reciente de la Serie III. *Edad geológica*: Cuaternario ≈ 500 000 años (GRAFCAN, 2008).

- *Suelo*: marrones (Gobierno de Canarias).

- *Inventario y características in situ*. UTM 1x1 visitadas: 28RCS1238. Altitud: 50-200 msm. Altitud media para los perfiles ≈ 140 m. Orientación: NO. Censo: ≈ 30000 individuos.

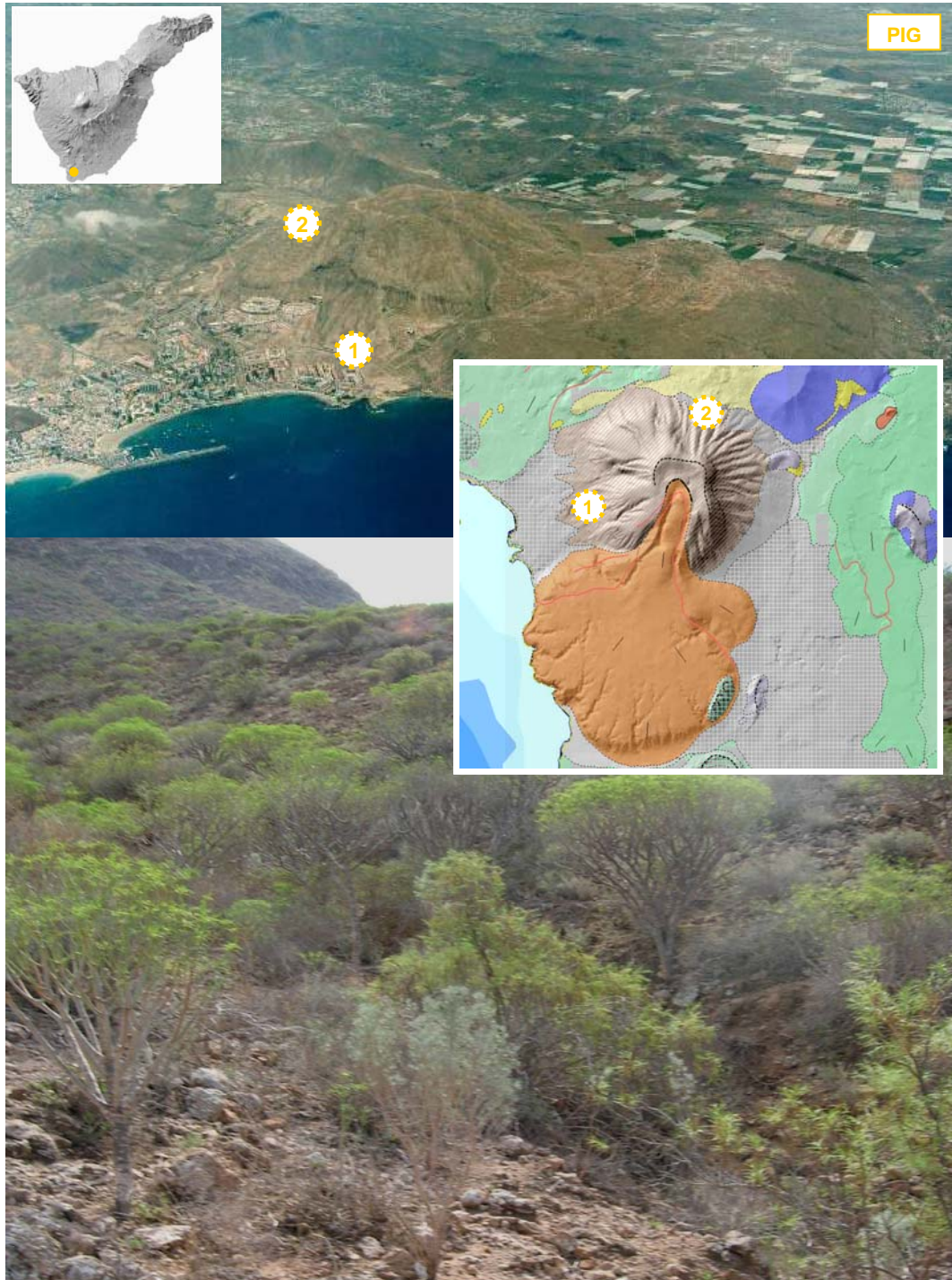
Taxones acompañantes más habituales: *Euphorbia canariensis*, *Hyparrhenia hirta*, *Ceballosia fruticosa*, *Neochamaelea pulverulenta*, *Plocama pendula*, *Periploca laevigata*, *Rubia fruticosa*, *Schizogyne sericea*, *Sonchus arboreus*, etc.



En esta población se escogieron dos núcleos con orientación N-NO y separados entre sí unos 500 m (ver lámina adjunta), donde se muestrearon unos 100 individuos (50 en cada núcleo).

### 3.1.3.4.2. Montaña de Guaza (PIG)

Esta población previamente identificada por Wildprett como *P. ornata*, ha sido asignada en este estudio a *P. intermedia* teniendo en cuenta sus características morfológicas.



La Montaña de Guaza forma parte de una alineación de domos sálicos en dirección NE, con unas edades ligeramente superiores al medio millón de años y consideradas como manifestaciones adventicias del estratovolcán Cañadas. De ellos, con mucho, Guaza es el mejor conservado, constituyendo el mejor ejemplo en Tenerife de un conodomo con formación de colada.

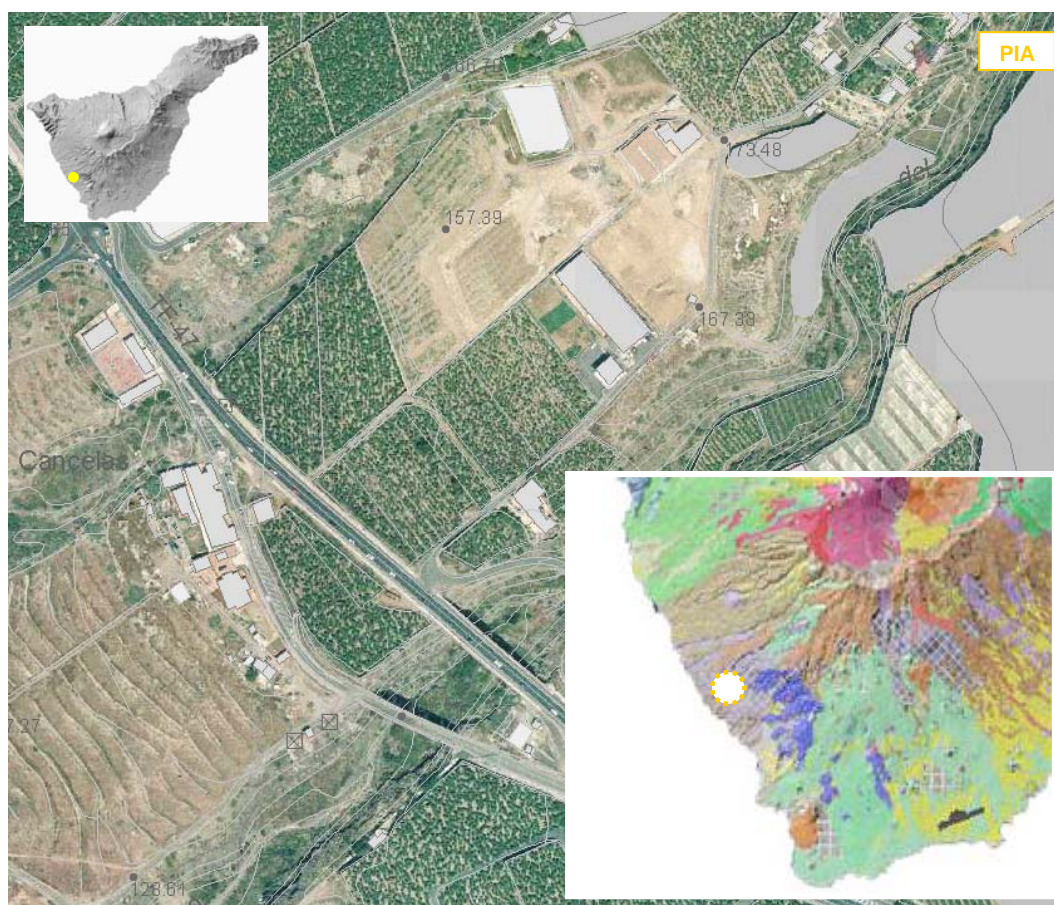
El conjunto formado por la Montaña de Guaza y las Mesas de Guaza corresponde a un único fenómeno eruptivo que originó la formación de un conodomo, la montaña de Guaza, que emitió diversas coladas, la última de las cuales forma las Mesas de Guaza, con un espesor de más de 100 m. Se trata de una formación de naturaleza traquítico-fonolítica, de unos 670.000 años de antigüedad.

- *Sinfitosociología y Fitosociología. Ceropegia fuscae-Euphorbietum balsamiferae* (Normas de Conservación del Monumento Natural de la Montaña de Guaza- Gobierno de Canarias, 2000)

- *Esquema geológico y ciclos de formación. Sustrato Geológico:* Tobas y brechas sálicas recientes. *Edad geológica:* Cuaternario  $\approx$  670 000 años (GRAFCAN, 2008).

- *Suelo.* Litosoles de erosión y suelos carbonatados de poco espesor y muy pedregosos, Torriorhtents y Haplocalcids (Normas de Conservación).

- *Inventario y características in situ.* UTM 1x1 visitadas: 28RCS3203 - 28RCS3304. Altitud: 100-150 msm. Altitud media para los perfiles  $\approx$  125 m. Orientación: SO y N. Censo:  $\approx$ 5000 individuos. Taxones acompañantes más habituales: *Echium bonnetii*, *Echium triste*, *Euphorbia balsamifera*, *E. canariensis*, *Frankenia ericifolia*, *Kleinia neriifolia*, *Lotus sessilifolius*, *Plocama pendula*, *Schizogyne sericea*, etc. En esta población se escogieron dos núcleos (ver lámina adjunta), en el primero de ellos con orientación SO, se muestrearon 5 individuos y, en el segundo, con orientación N unos 50 individuos.



### 3.1.3.4.3. Armeñime de Adeje (PIA)

Esta pequeña población situada en el municipio de Adeje, se encuentra en un hábitat sumamente alterado donde los individuos están rodeados de plantaciones de plataneras,



con edificaciones a menos de 50m y la construcción de un hotel a unos 100 m de la misma.

- *Esquema geológico y ciclos de formación. Sustrato Geológico:* Traquibasaltos intermedios de Adeje y bandas de sur con piroclastos intercalados. Cañadas serie II: sálca: traquitas y fonolíticas. *Edad geológica:* Cuaternario  $\approx$  800 000 años (GRAFCAN, 2008).

- *Suelo:* marrones (GRAFCAN).

- *Inventario y características in situ.* UTM 1x1 visitadas: 28RCS2712. Altitud: 150 msm. Orientación: SO. Censo:  $\approx$  150 individuos. Taxones acompañantes más habituales: *Echium triste*, *Euphorbia canariensis*, *Plocama pendula*, *Schizogyne sericea*, etc.

En esta población se muestrearon unos 30 individuos.

### 3.1.4. *Parolinia platypetala* Kunkel

#### 3.1.4.1. Descripción original (Cuad. Botánica Canaria 23-24, 6 marzo 1975: p.63, figs. 1, 3)

*Arbusto* de 1.5 m de altura, tallo recto, ramoso en la mitad superior. *Ramas*



ascendentes o subrectas, gráciles, con hojas hacia el ápice, primero incano-tomentosas, después marrón oscura y glabras. *Hojas* numerosas, ascendentes, linear o estrechamente oblanceoladas, sésiles, ápice ligeramente agudo, de 13-40 mm de longitud, 0.5-2 mm de ancho, haz acanalado, incano-tomentosa con pelos pequeños estrellados densamente dispuestos. *Inflorescencias* en racimos terminales o subterminales, de 5cm de longitud en estado de fructificación, con 6-10 flores agregadas; *pedicelo* de 2.5-4 mm de longitud. *Cáliz* de 8 mm de longitud, incano-tomentoso, yema estrechamente cónica y con costillas. *Sépalos* oblongo-lineares, obtusos, 1.5 mm de ancho, margen escarioso. *Pétalos* largamente unguiculados, espatulados, de 13-15 mm de longitud, lámina rosada en la base con márgenes venosos irregularmente crenulados de 5 mm

de ancho. *Silicua* de 10-12 mm de longitud, incano-tomentosa. *Estilo* persistente elongado lignificado de 2 mm de longitud, coronado. Ápice de la *valva* con cuerno de 10 mm de longitud, con ápice brevemente bilobado alargado. *Semillas* 4-8, planas castaño, 1.5 mm de longitud, 1 mm de ancho, rodeadas de ala hialina estrecha (Tabla 6).

*Floración:* de diciembre a marzo o abril.

*Holotipus:* Kunkel 14444 (BM), 15-12-1971. Gran Canaria, barranco de Guayadeque, 600m; en riscos poco accesibles. Aún frecuente en esta localidad.

Esta especie se distingue de *P.ornata* por sus pétalos espatulados y más largos que en ésta, por los frutos angostos y más largos, menos tomentosos, por la forma y tamaño del cáliz, y por el follaje corto, densamente dispuesto en situación más o menos terminal.



*Hábitat:* cita a STEARN (1972), crece sobre laderas expuestas al sur junto a a *Kunkeliella canariensis*, otras especies acompañantes son: *Teline microphylla*, *Lavandula minutolii*, *Aeonium percarneum*, *Micromeria varia*, *Descurainia preauxiana*, *Rumex lunaria*, *Bupleurum salicifolium*, *Euphorbia regis-jubae*, *Artemisia canariensis*, *Campylanthus salsoloides*, *Allagopappus dichotomus*, *Carlina canariensis*, *Echium decaisnei*, etc.

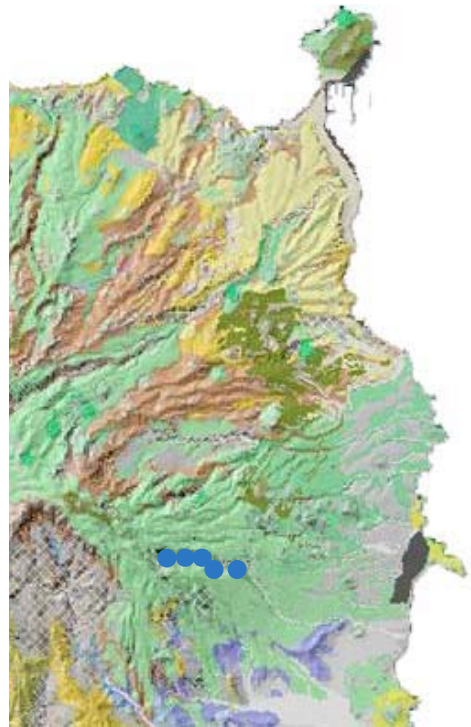
Posteriormente KUNKEL (1979) diferencia esta especie de *P. ornata* sobre todo por su tronco (y ramas) parduscos, sus hojas más cortas y densamente dispuestas, sus pétalos anchos y sus frutos angostos, aunque observa en algunos individuos que la forma de los pétalos demuestra cierta semejanza con los de *P. ornata*.

#### 3.1.4.2. Estado de conservación

Esta especie ha sido sometida a estudio bajo el marco del *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España* (FERNÁNDEZ-PALACIOS, VILCHES & ORTEGA, 2003). Se distribuye a lo largo de unos 5 km principalmente en la ladera con orientación SO y cuenta con unos 45.000 individuos. A pesar de las medidas de protección, el estado de conservación de la especie es preocupante por la realización de obras y transformación de cursos de agua que originan la reducción del número de efectivos; asimismo, la zona soporta una alta presión de visitantes y las plantas son habitualmente recolectadas por pastores.

*Categoría de amenaza:* Categoría UICN para España CR B2ab (ii, iii) (FERNÁNDEZ-PALACIOS, VILCHES & ORTEGA, 2003).

*Medidas de conservación:* La especie se encuentra incluida en el Anexo II de la Orden de 20 de Febrero de 1991 de la Consejería de Política Territorial del Gobierno de Canarias sobre "protección de especies de la flora vasculare de la Comunidad Autónoma de Canarias" (BOC número 35, de 18 de marzo de 1991). La población está incluida en el Monumento Natural del Barranco de Guayadeque (LIC-ES7010041) y su hábitat está registrado en la Directiva 92/43/CEE.



#### 3.1.4.3. Distribución y Corología. Antecedentes.

Endemismo del SE de la isla de Gran Canaria donde cuenta con una sólo población en el Barranco de Guayadeque, entre los términos municipales de Ingenio y Agüimes (ver mapa adjunto).

Como antecedentes corológicos en BARQUÍN DÍEZ & VOGGENREITER (1988) se cita a Kunkel (1975, 1977 y 1979).

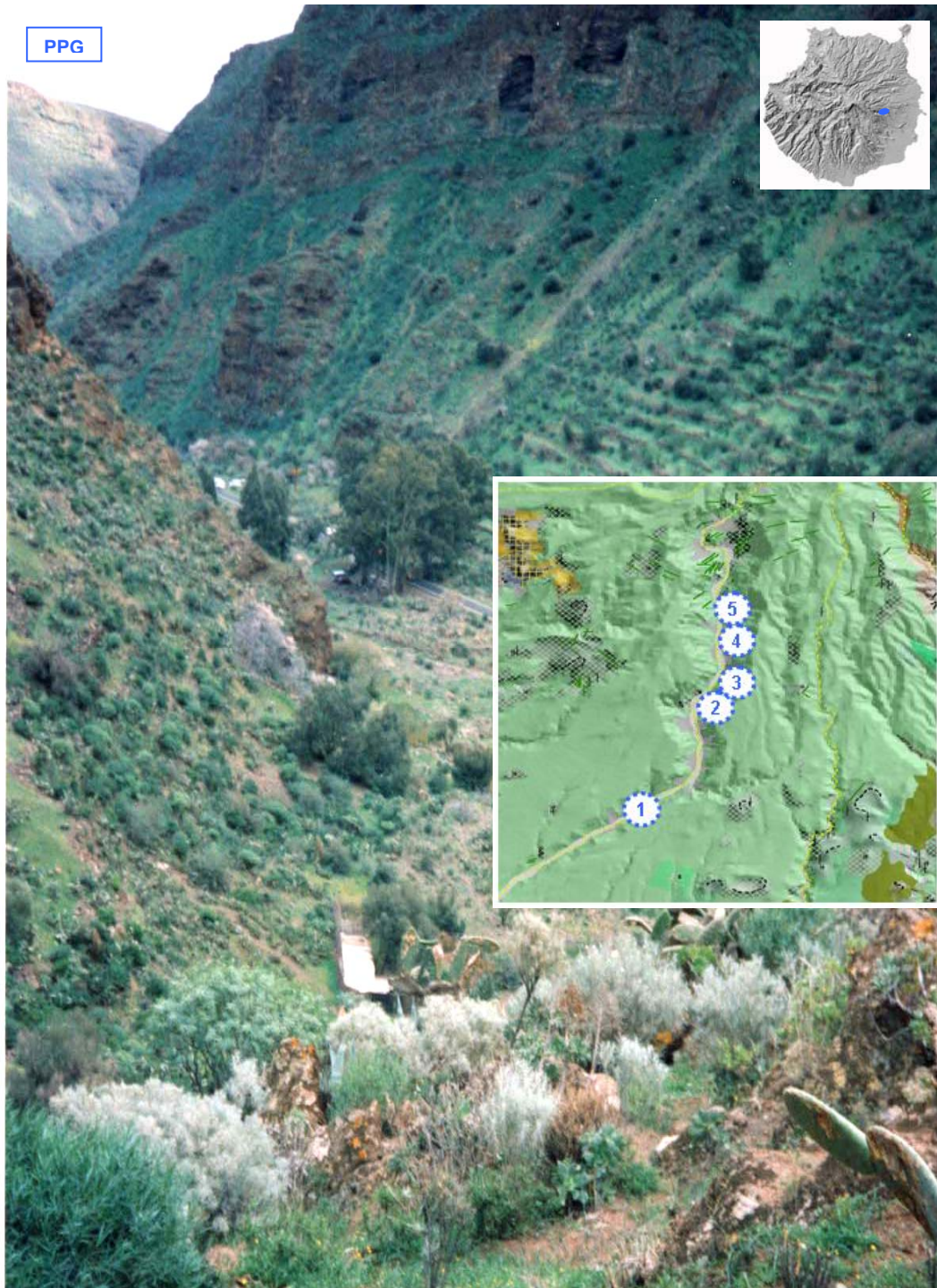
Cabe citar las siguientes coordenadas UTM 1x1 consideradas para la especie (FERNÁNDEZ-PALACIOS, VILCHES & ORTEGA, 2003): 28RDR4990-28RDR5090-28RDR5190-28RDR5290-28RDR5298-28RDR5389-28RDR5390-28RDR5489-28RDR5488-28RDR5501.

#### 3.1.4.4. Caracterización de la población: Barranco de Guayadeque (PPG). Locus classicus.

La cuenca de Guayadeque es un caso especial entre los barrancos de Gran Canaria. Es una estrecha franja de tierra desde la cumbre al mar.

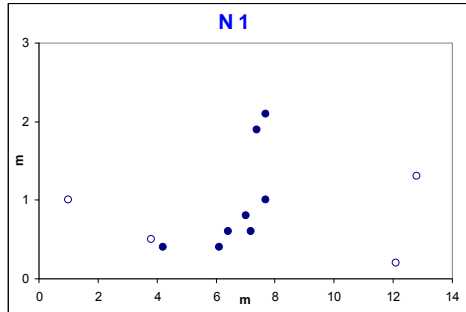
Nace en el macizo central en la cota 1900 msm, casi la más elevada de la isla, y sin embargo su superficie colectora, contando sus cauces superior, medio e inferior no pasa de

los 30 km<sup>2</sup>. La anchura media de su cuenca llega sólo a los 2000 m pero, en cambio su cauce medio, es un cañón de paredes verticales de más de 400 m de altura. Apenas tiene un par de tributarios. Otra particularidad que presenta este barranco es la barrera de montañas que le cierra el paso hacia el mar formada por la Montaña de Agüimes y el Morro de Ávila (BRAVO, 1964).



Este barranco, cuya longitud es de  $\approx 20$  km, es geomorfológicamente un cauce incidido muy encajado, con carácter general, en coladas basálticas recientes, de la serie II (5.3-2.9 millones de años) salvo un pequeño tramo en la margen derecha de su curso bajo, donde

afloran basaltos del primer episodio volcánico de Gran Canaria de la formación fonolítica-traquítica (I.T.G.E., 1992). El barranco constituye una unidad geomorfológica bien definida como barranco abrupto encajado en materiales antiguos, de paredes escarpadas, densa red

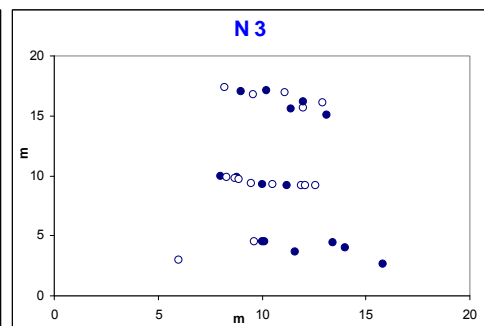
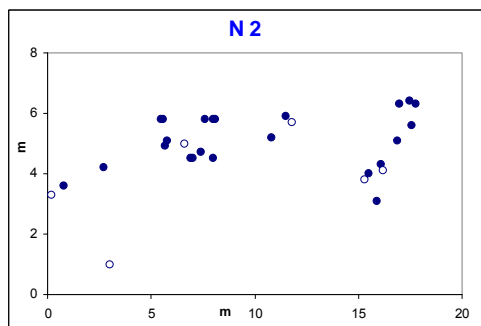


de diques y huellas evidentes de procesos erosivos que le han dado, con el paso del tiempo, su característico perfil (Gobierno de Canarias, 2005).

- *Sinfitosociología y fitosociología*. Cinturón bioclimático Infra-mediterráneo desértico árido. Termomediterráneo xérico semiárido-superior: *Euphorbietum balsamiferae*. *Pistacio-Oleo cerasiformis sigmetum* (DEL ARCO *et al.*, 2002;

DEL ARCO & RODRÍGUEZ, 2003).

- *Esquema geológico y ciclos de formación*. Ciclo III Post-Roque Nublo: (29) Lavas, conos de tetras, maars y "fallout" basanítico. Presencia de lavas fonolítico-traquíticas (13) del Ciclo I en los sondeos para alumbramiento de aguas e intercalaciones de tobas piroclásticas del Ciclo II. *Edad geológica*: Plioceno y Pleistoceno  $\approx$  2.9-0.6 Ma. *Sustrato Geológico*: Lavas y conos de tefras basaníticos, basálticos alcalinos brechas ricas en líticas y locamente ignimbritas (I.T.G.E., 1990g y 1992; GRAFCAN, 2008).



- *Suelo*: Asociación litosol y ochrept (SANCHEZ DÍAZ, 1975).

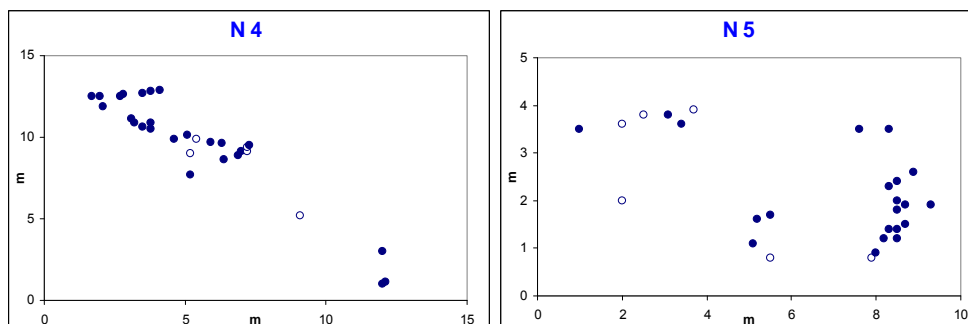
- *Inventario y características in situ*. UTM 1x1 visitadas: 28RDR4990-28RDR5090-28RDR5190-28RDR5290-28RDR5298-28RDR5389-28RDR5390-28RDR5489-28RDR5488-28RDR5501. Altitud: 350 (N1) - 800 msm (N5). Altitud media para los perfiles  $\approx$  578 m. Orientación: SO. Censo: 46.693 individuos. Taxones acompañantes más habituales: *Asparagus* sp., *Aeonium percanium*, *Kunkeliella canariensis*, *Allagopappus dichotomus*, *Artemisia canariensis*, *Bupleurum salicifolium*, *Bryonia verrucosa*, *Campylanthus salsoloides*, *Carlina canariensis*, *Crambe pritzelii*, *Descurainia preauxiana*, *Echium decaisnei*, *Euphorbia balsamifera*, *Ferula linkii*, *Forsskahlea angustifolia*, *Kickxia scoparia*, *K. pendula*, *Kleinia neriifolia*, *Lavandula canariensis*, *Lavatera acerifolia*, *Lobularia canariensis*, *Marcetella moquiniana*, *Paronychia canariensis*, *Rumex lunaria*, *Salvia canariensis*, *Sonchus leptocephalus*, etc.

La especie se distribuye a lo largo de unos 5 km principalmente en la ladera con orientación SO, siendo anecdótica su presencia en la otra ladera. En la elección de los núcleos se ha tenido en cuenta su espectro de distribución, representando tanto los extremos como la zona intermedia, así como diferentes altitudes.

Para la recolección de material y para las observaciones fenológicas se eligieron cinco núcleos representativos de la población, el núcleo 1 situado en el cauce del barranco y los

núcleos 2 a 5 en la ladera con orientación SO (ver lámina y gráficas adjuntas).

En el núcleo 1 a unos 400 msm se muestrearon 12 individuos; en el núcleo 2 (600 msm) situado a unos 2.2 km del núcleo 1, se muestrearon 29 individuos; en el núcleo 3



(700msm y a 3.3km del núcleo 1) se muestrearon 30 individuos; en los núcleos 4 y 5 situados a unos 800 msm y distantes 4.7 y 5.1 km del núcleo 1, se mostraron 30 y 27 individuos respectivamente.

### 3.1.5. *Parolinia filifolia* Kunkel

#### 3.1.5.1. Descripción original (Cuad. Botánica Canaria 23-24, 6 mar 1975: pp.63-65, figs. 2,3)

Arbusto de hasta 2.5 m de altura, tronco por encima de 1m de alto con corteza

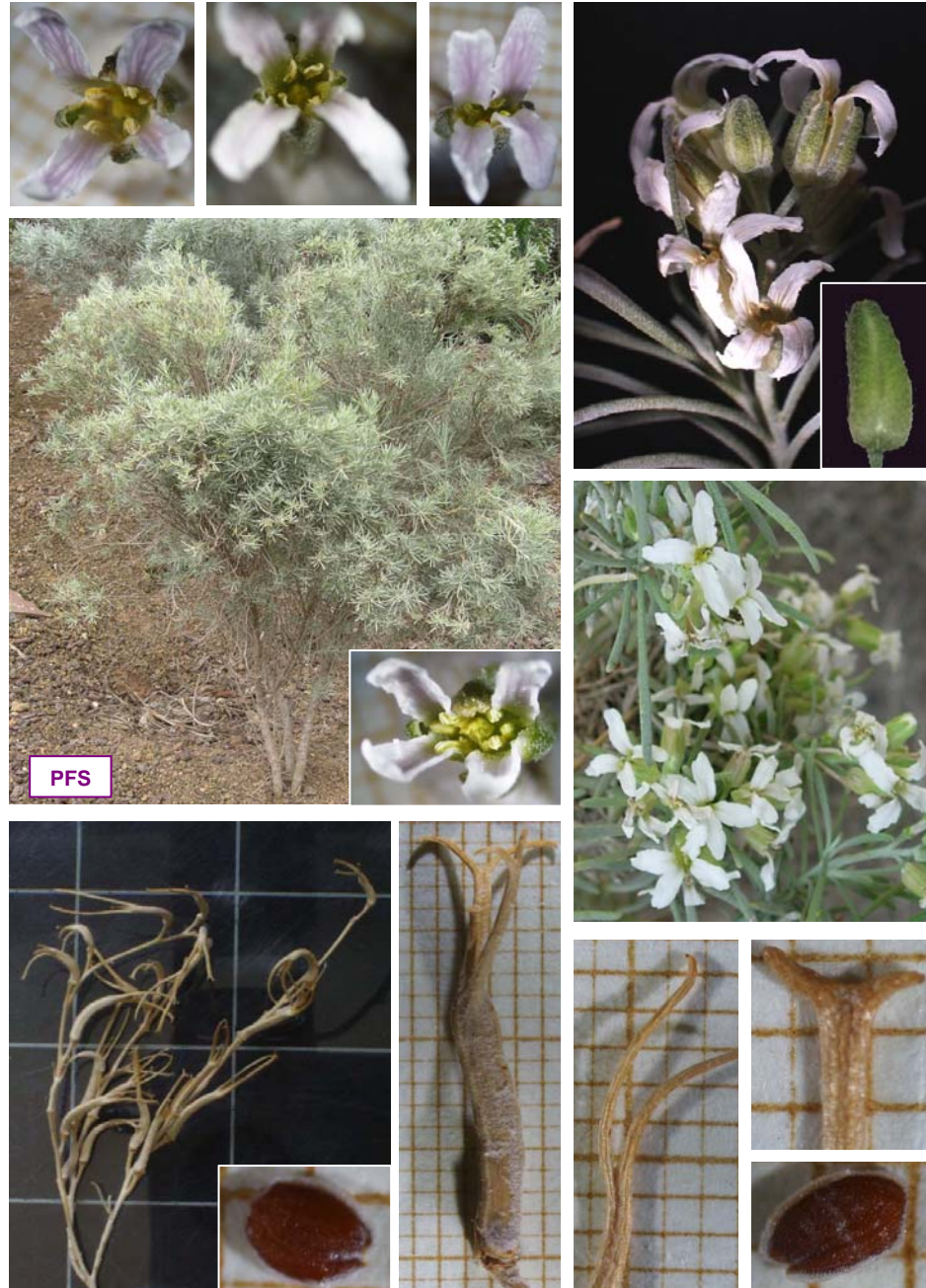


grisáceo-marrón. Ramas erectas, primero blanquecinas, gráciles, con muchas hojas hacia el ápice, en la madurez glabras. Hojas numerosas, generalmente erectas, filiformes, ápice obtuso, 8-15 (raro 20) mm de longitud, 0.8-1 mm de ancho, haz ligeramente acanalado, incano-tomentosas con pelos pequeños estrellados densamente dispuestos. Flores 2-3, terminales, erectas; pedicelo de 2-4 mm de longitud. Cáliz de 5 mm de longitud, verde pero cubierto de pelos estrellados, yema estrechamente oblonga. Sépalos oblongo-lineares, obtusos, de 0.5 mm de ancho, margen escarioso. Pétalo largamente unguiculado, de 10-12 mm de longitud, láminas blancas oblanceoladas ligeramente venosas, de 1.2 mm de ancho. Silicua de 8 mm de longitud, marrón pálido, recta o ligeramente curvada. Estilo persistente alargado lignificado de 1.5-3 mm de longitud. Ápice de la valva en cuerno

alargado de hasta 7 mm de longitud, punta brevemente bífida ensanchada. Semillas 3-5, color castaño (Tabla 6).

*Floración:* de diciembre a marzo o abril.

*Holotypus:* Kunkel 16129 (BM), 25-1-1974. Gran Canaria, barranco de Siberio, 550 m. en riscos y laderas. Bastante rara; solamente se observaron unos 50 ejemplares.



*Hábitat:* crece en riscos y laderas rocosas. La especie pertenece a una formación semixerofítica compuesta por: *Euphorbia obtusifolia*, *Echium decaisnei*, *Neochamaelea pulverulenta*, *Allagopappus viscosissimus*, *Lavandula minutolii*, *Chamaecytisus proliferus*, *Micromeria varia s.lat.*, *Rubia fruticosa*, *Aeonium percanium*, etc.

Especie parecida a *P.schizogynoides* de la cual se distingue por tamaño y ramificación, por sus hojas filiformes, sus pétalos agudos, y por la forma de sus frutos. Se distingue de

*P.ornata* y *P.platypetala* sobre todo por su hábito subarbóreo, sus flores pequeñas y sus hojas cortas (KUNKEL, 1979).

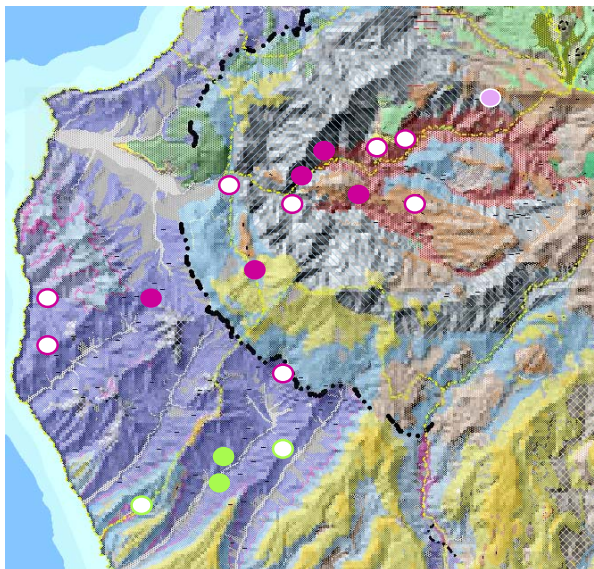
### 3.1.5.2. Estado de conservación

Esta especie ha sido sometida a estudio bajo el marco del *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular amenazada de España* (FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2003). Las poblaciones sufren reducción y fragmentación por transformación de cursos de agua, además de existir una fuerte competencia con *Pennisetum setaceum* en su área de distribución.

**Categoría de amenaza:** Categoría UICN para España, EN B 2ab (ii, iii) c (ii) C2b (FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2003).

**Medidas de conservación:** La especie se encuentra incluida en el Anexo II de la Orden de 20 de Febrero de 1991 de la Consejería de Política Territorial del Gobierno de Canarias sobre "protección de especies de la flora vascular de la Comunidad Autónoma de Canarias" (BOC número 35, de 18 de marzo de 1991).

Sus poblaciones se encuentran dentro de Espacios Naturales protegidos y Lugares de Importancia Comunitaria (LIC), incluidos en la Reserva de la Biosfera: Reserva Natural Integral de Inagua (LIC-ES0000041), Reserva Natural de Güi-Güi (LIC-ES7010025) y Parque Rural del Nublo (LIC-ES70100063-ES-7010039). Su hábitat se encuentra registrado en la Directiva 92/43/CEE.



### 3.1.5.3. Distribución y Corología Antecedentes

Endemismo de Gran Canaria distribuido por la región Oeste de la isla en los Municipios de San Nicolás de Tolentino y Tejeda: Barranco de Siberio, Barranco de Tejeda-La Aldea, Barranco de Pino Gordo, Degollada de Tasartico, etc. (ver mapa adjunto donde se muestra su corología y se señalan en color violeta relleno las poblaciones analizadas).

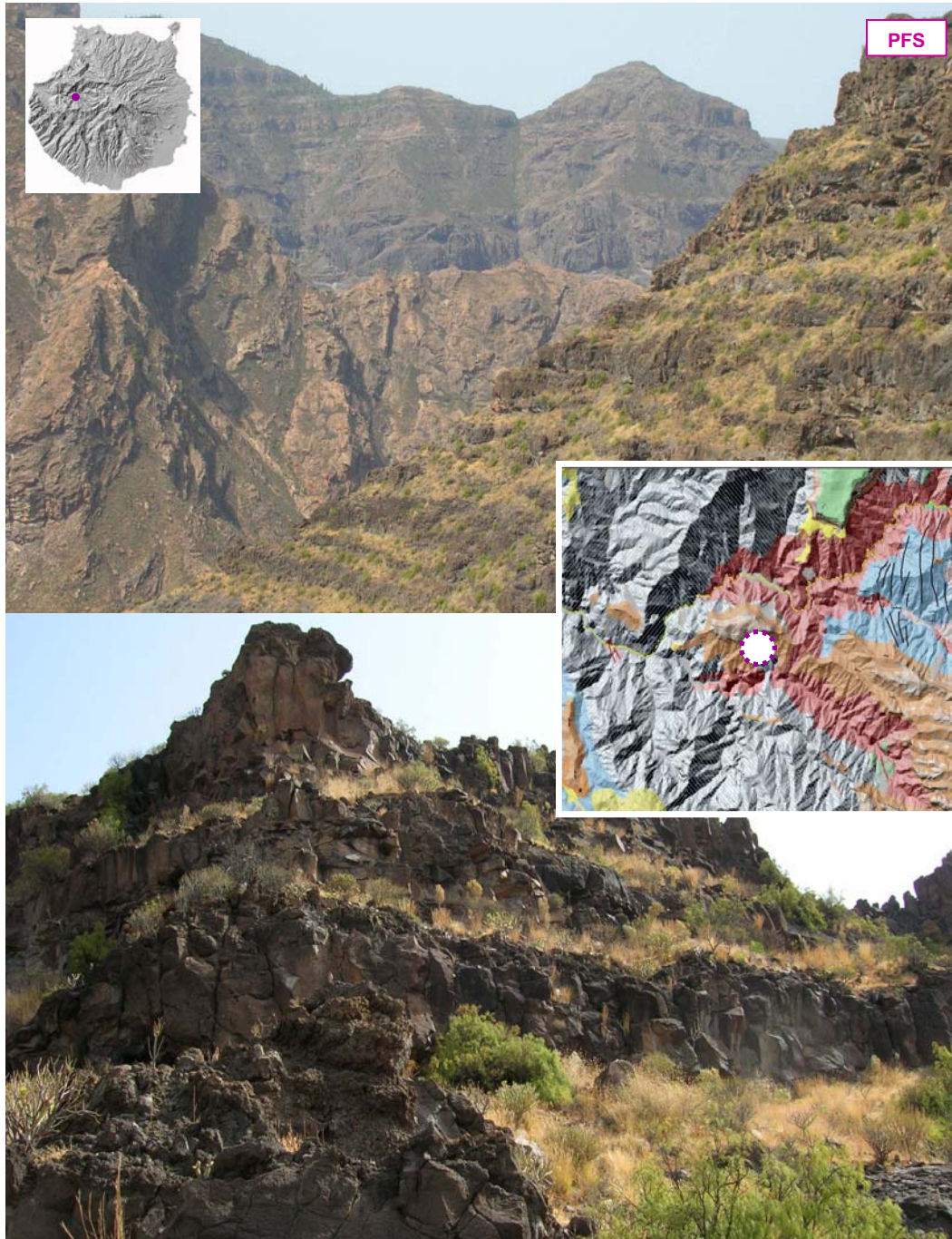
Como antecedentes corológicos se citan en BARQUÍN DÍEZ & VOGGENREITER (1988): Kunkel (1975 y 1979) y Maya, Monzón & Ponce (1988).

Cabe destacar las siguientes localidades consideradas para la especie (Base datos JBCVC y M. Soto comunicación personal): 28RDR2290: Degollada de Tasartico, 625 m., N (Inventario 56, realizado el 07/10/1999: Navarro *et al.*); 28RDR2391: Degollada de Tasartico (Inventario realizado el 08/02/2001 por O.Fernández, M. Olangua y B. Vilches); 28RDR2795: Bco. de la Aldea, 300-350 msm, E (Inventario 260, realizado el 04/04/2003, O. Fernández-Palacios, F. Oliva, J. Navarro); 28RDR2694: Bco. Pino Gordo, transecto de 400 a 525 m., orientación NO (Inventario 81, realizado el 25/04/2001, Navarro *et al.*); 28RDR2089: Cañada de Agua Sabina (M. Soto); 28RDR2091: Barranco Güi-Güi Grande, M. Soto); 28RDR3294: Barranco del Cofre por debajo de la casa de Juan Mateo (M. Soto); 28RDR2989: Barranco del Medio (M. Soto); 28RDR3397: Mesa de Acusa (M. Soto).



#### 3.1.5.4. Caracterización de las poblaciones estudiadas

De esta especie se han estudiado cuatro poblaciones representando su área de distribución: el *locus classicus* Barranco de Siberio (PFS), el Barranco de Tejada-La Aldea (PFA), la Degollada de Tasartico (PFT) y Montaña de Inagua (PFI), población situada en las cotas más altas y pendiente de confirmar su adscripción a esta especie.



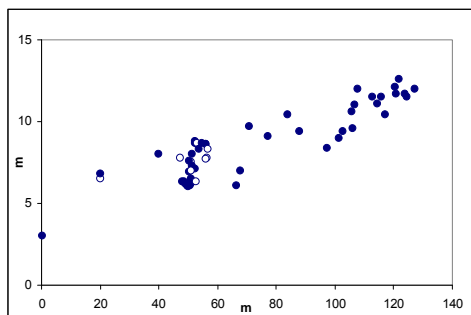
##### 3.1.5.4.1. Barranco de Siberio-Ladera de Mesa de Junquillo (PFS). *Locus classicus*.

Es el afluente más importante del barranco de La Aldea que se une frente al extremo sur de La Cruz de Vaquero, llamado Los Caserones.

El barranco Siberio, aguas arriba, bordea la base sur del Lomo de la Mesa del Junquillo con escarpadas acantilados de 500m de altura. La cabecera del barranco está establecida al oeste del Lomo Aserrador por encima del pequeño valle del Juncal de Tejada.

- *Sinfitosociología y Fitosociología*: Inframediterráneo xérico semiárido-inferior. *Aeonio percarnei-Euphorbio canariensis sigmetum* (DEL ARCO & GONZÁLEZ, 2003).

- *Esquema geológico y ciclos de formación*. CICLO II ROQUE NUBLO. (17) Lavas y conos de tefra basaníticos, basálticos alcalinos y nefríticos Pilow lavas; (19) Brechas ricas en líticos y, localmente, ignimbritas. *Edad geológica*: Plioceno  $\approx$  4.4-3.7 Ma. *Sustrato*



*Geológico*: Lavas y conos de tefras basaníticos, basálticos alcalinos y tefríticos (I.T.G.E., 1990c, 1992; GRAFCAN, 2008).

- *Suelo*. Asociación umbrept y litosol (SANCHEZ DIAZ, 1975)

- *Inventario y características in situ*. UTM 1x1 visitadas: 28RDR3195-28RDR3095. Altitud: 500-700 msm. Altitud media para los perfiles  $\approx$  600 m. Orientación: S. Censo:  $\approx$  800 individuos. Taxones

acompañantes más habituales: *Campylanthus salsoloides*, *Echium decasnei*, *Euphorbia regis-jubae*, *Hyparrhenia hirta*, *Kickxia scoparia*, *Kleinia neriifolia*, *Lavandula canariensis*, *Marcetella moquiniana*, *Plocama pendula*, *Psoralea bituminosa*, *Sonchus leptocephalus*, etc.

En esta población se recolectaron unos 60 individuos a lo largo de unos 150 m (ver lámina y gráfica adjunta).

#### 3.1.5.4.2. Barranco La Aldea (PFA)

La cuenca hidrográfica de La Aldea no es sólo la mayor de Gran Canaria sino de todo el archipiélago. Su superficie cruzada por una complicada red de drenaje converge en un cauce central encajado entre gargantas que serpentean en todas direcciones.

Después de la unión con el barranco de Siberio, el barranco de La Aldea bordea la Mesa del Junquillo, por su base norte, entre grandes paredones de 500 metros y se sitúa bajo Alta Vista cuya cima se alza casi verticalmente 1000 metros sobre el lecho del barranco (BRAVO, 1964). Después de la unión con el barranco del Chorrillo, el barranco de La Aldea empieza a llamarse de Tejada ya que se aproxima a este pueblo.

- *Sinfitosociología y Fitosociología*: Inframediterráneo desértico árido. *Euphorbium balsamiferae sigmetum* (DEL ARCO *et al.*, 2002; DEL ARCO & RODRÍGUEZ, 2003).

- *Esquema geológico y ciclos de formación*. CICLO I. Formaciones sálicas: (8) Ignimbritas traquítico-riolíticas, lavas, brechas y sedimentos tobaceos (dominio intracaldera); (9) Sienitas alcalinas. *Edad geológica*: Mioceno  $\approx$  12.6-8.7 Ma. *Sustrato Geológico*: Ignimbritas traquítico-riolíticas, lavas, brechas y sedimentos tobaceos (dominio intracaldera) (I.T.G.M.E., 1990c, 1992; GRAFCAN, 2008).

- *Suelo*. Asociación Litosol-Umbrept (SANCHEZ, 1975).

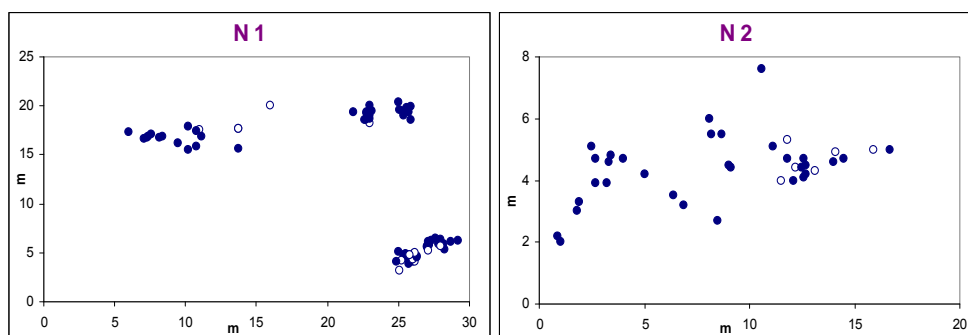
- *Inventario y características in situ*. UTM 1x1 visitadas: 28RDR3296-28RDR3196-28RDR3096-28RDR2996-28RDR2895. Altitud: 300-350 msm. Altitud media para los perfiles  $\approx$  315 m. Orientación: SO (SE). Censo: 616 individuos. Taxones acompañantes más habituales: *Chrysoprenanthes pendula*, *Carlina canariensis*, *Dendriopoterium pulidoi*, *Echium decasnei*, *Euphorbia balsamifera*, *Kicxia scoparia*, *Kleinia neriifolia*, *Launaea*

*arborescens*, *Lotus* sp., *Matthiola* sp., *Neochamaelea pulverulenta*, *Pennisetum setaceum*, *Periploca laevigata*, *Plocama pendula*, *Rubia fruticosa*, *Teline rosmarinifolia*, *Wahlenbergia lobeloides*, etc.



Se escogieron dos núcleos distantes entre sí unos 2 km, ambos con orientación NE, no se observan individuos en la ladera con orientación SO (ver lámina y gráficas adjuntas).

En el primer núcleo, situado a unos escasos 500m de la Presa de Siberio y que representa un extremo del área de distribución, se muestrearon 70 individuos en un desnivel



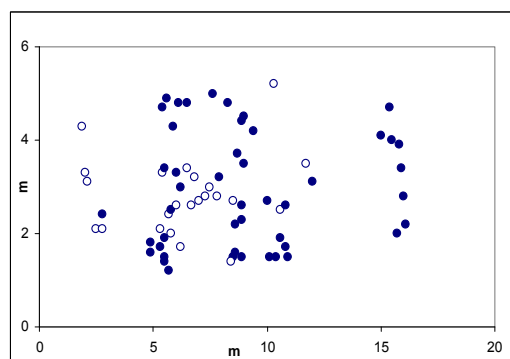
de unos 20m. En el núcleo 2 situado a unos 500m de la Presa del Parralillo y con una posición intermedia del área de distribución, se muestrearon unos 38 individuos.

### 3.1.5.4.3. Degollada de Tasartico (PFT)

La cuenca hidrográfica de Tasartico, pertenece al grupo de pequeñas cuencas del extremo oeste de Gran Canaria; son cuencas que se van acortando y la distancia de las cabeceras a sus desembocaduras son cada vez más pequeñas. El barranco de Tasartico tiene su cabecera entre la Montaña de Horgazales (1050m) y la del Lechugal (975m) y desagua a 6 kms de ellas (BRAVO, 1964).

- *Sinfitosociología y Fitosociología*: Inframediterráneo xérico semiárido-inferior. *Aeonium percarnei-Euphorbia canariensis sigmetum* (DEL ARCO *et al.*, 2002; DEL ARCO & RODRÍGUEZ, 2003).

- *Esquema geológico y ciclos de formación*. CICLO I. Formación basáltica: (1) Lavas y conos de tefrabasálticos alcalinos, olivínicos piroxénicos y hawaiíticos indiferenciados.



Edad geológica: Mioceno ≈ 14.5-14.1 Ma.

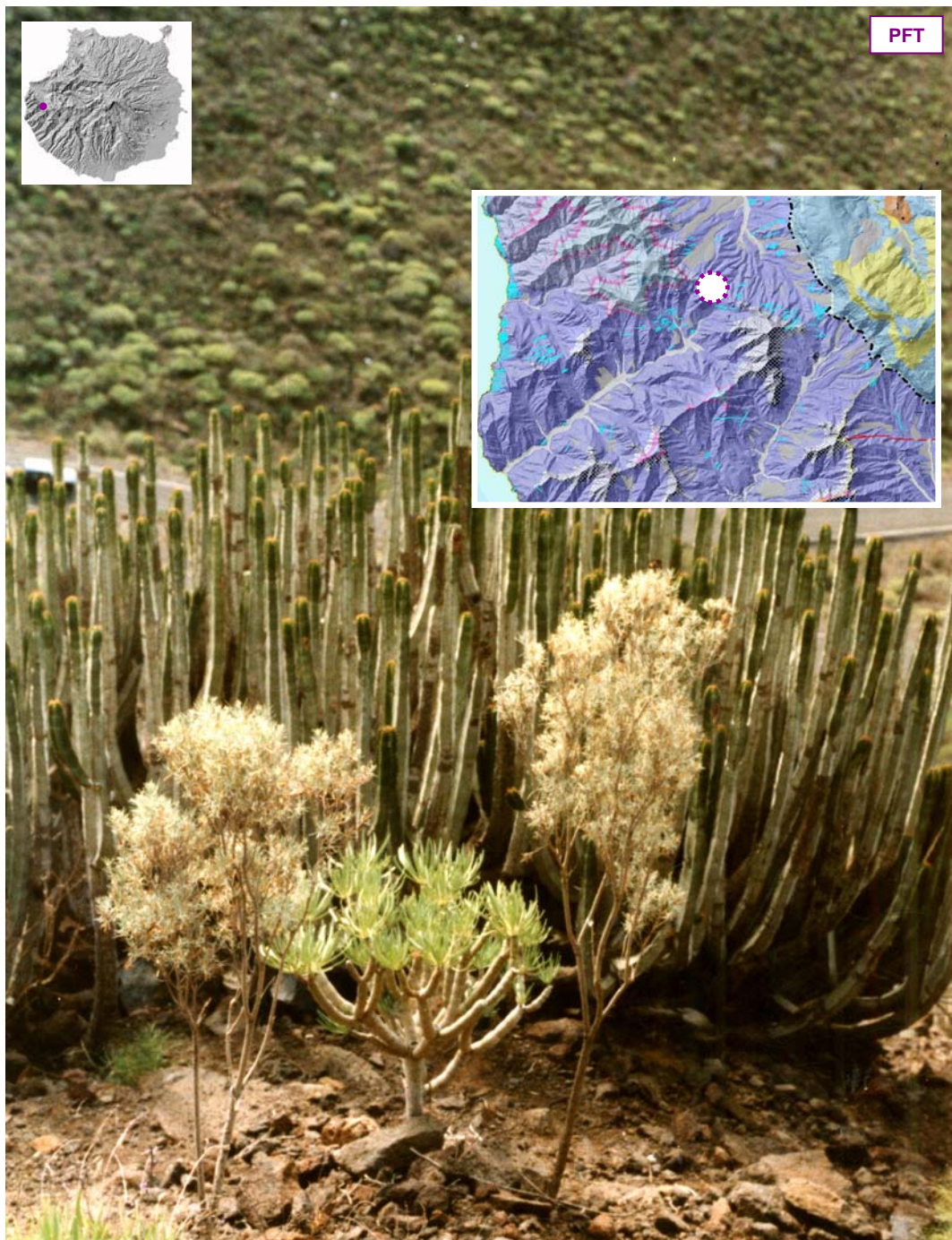
*Sustrato Geológico*: Lavas y conos de tefrabasálticos alcalinos, olivínicos piroxénicos (I.T.G.E., 1990c, 1992; GRAFCAN, 2008).

- *Suelo*. Asociación litosol y argid (SANCHEZ DÍAZ, 1975)

- *Inventario y características in situ*. UTM 1x1 visitada: 28RDR2391. Altitud: 550 msm. Orientación: SO. Censo: ≈ 280 individuos.

Taxones acompañantes más habituales: *Aeonium percarneum*, *Artemisia canariensis*, *Campylanthus salsoloides*, *Ceropegia fusca*, *Echium decasnei*, *Euphorbia regis-jubae*, *Kickxia scoparia*, *Kleinia neriifolia*, *Launaea arborescens*, *Lavandula minutolii*, *Lobularia canariensis*, *Micromeria tenuis*, *Neochamalea pulverulenta*, *Rubia fruticosa*, *Ononis angustissima* subsp. *ulcina*, *Periploca laevigata*, *Reichardia ligulata*, *Senecio webii*, *Sonchus leptocephalus*, *Teucrium heterophyllum*, etc.

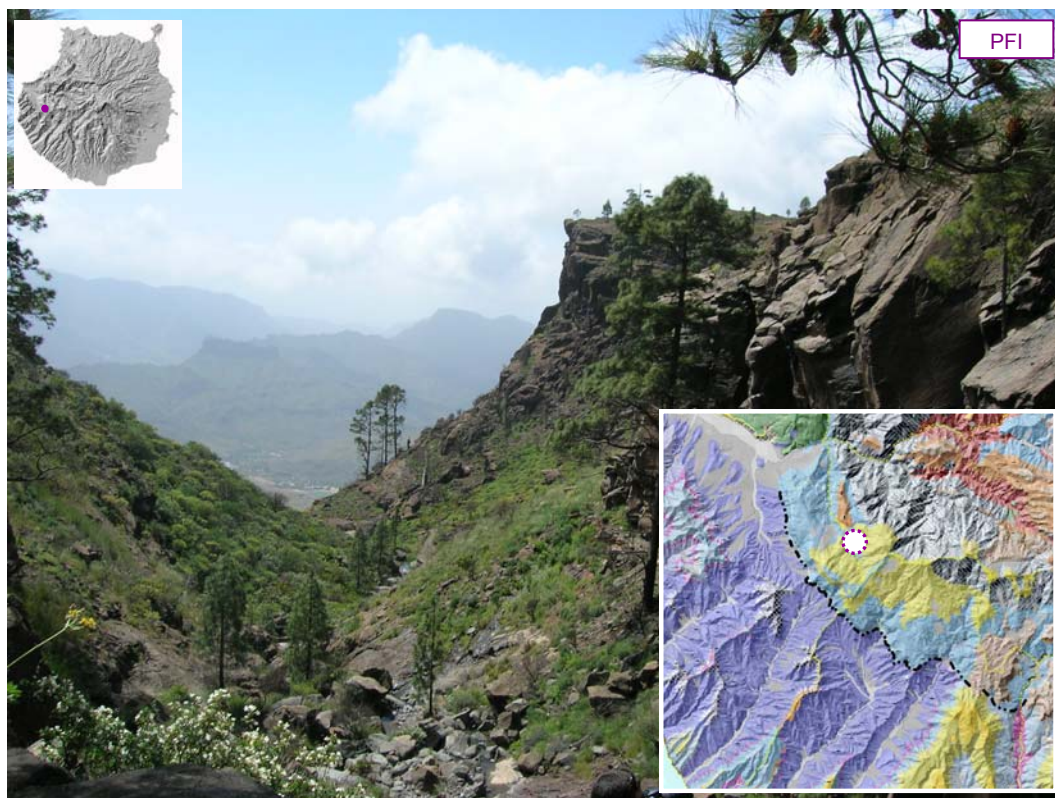
En esta población se muestrearon unos 70 individuos (ver lámina y gráfica adjunta).



#### 3.1.5.4.4. *Montaña de Inagua (PFI)*

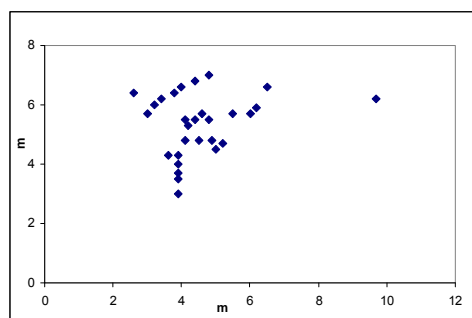
La población se localiza en la Reserva Natural Integral de Inagua que se ubica en zona Suroeste de la cumbre de la isla de Gran Canaria, al Sur de la cuenca de Tejeda, perteneciente a los montes públicos de Ojeda, Inagua y Pajonales, abarcando una superficie de 3920.3 Ha. La mayor parte de su superficie se encuentra por encima de los 1000 msn, aunque muchos picos superan los 1400 m.

La geología de este espacio se caracteriza por la presencia de materiales del Ciclo I, con emisiones de formación traquítico-riolítica y formación fonolítica del tramo medio. Está constituida en su totalidad por la formación traquítico - riolítica -intracaldera, se trata de los materiales que han rellenado la Caldera de Tejeda y que constituyen el basamento de todos los materiales emitidos dentro de ella en los ciclos posteriores. El macizo de Inagua-Pajonales tiene unas características morfológicas intermedias entre los macizos basálticos y los traquifonolíticos.



Su litología es de carácter ignimbrítico y presenta una crestería central desde la que descienden abruptas laderas. En el se registran huellas de la evolución morfológica de la isla como son los paleovalles y las superficies de arrasamiento. Ambas morfologías indican la existencia de varias fases del modelado, por lo que las encontramos a distintos niveles altitudinales que oscilan entre los 800 y los 1000 msm.

- *Sinfitosociología y Fitosociología*. Termomediterráneo xérico semiárido-superior:



*Pistacio-Oleo cerasiformis sigmetum* (DEL ARCO *et al.*, 2002; DEL ARCO & RODRÍGUEZ, 2003).

- *Esquema geológico y ciclos de formación*.

CICLO I. Formaciones sálicas: (8) Ignimbritas traquítico-riolíticas, lavas, brechas y sedimentos tobaceos (dominio intracaldera); (10) Fonolitas nefeníticas y traquitas predominantemente ignimbritas (Dominio extracaldera) y con intrusiones en el dominio intracaldera. *Edad*

*geológica*: Mioceno ≈ 12.6-8.7 Ma. *Sustrato Geológico*: Ignimbritas y lavas fonolítico-traquíticas peralcalinas (I.T.G.E., 1990c, 1992; GRAFCAN, 2008).

- *Suelo*. Asociación Andept-Litosol (SANCHEZ DÍAZ, 1975)

- *Inventario y características in situ*. UTM 1x1 visitada: 28RDR2690. Altitud: 1031 msm. Orientación: SO. Censo:  $\approx$  250 individuos. Taxones acompañantes más habituales: *Aeonium percarneum*, *A. simsii*, *Allagopappus viscosissimus*, *Asphodelus* sp, *Bupleurum salicifolium*, *Carlina canariensis*, *Ceropegia fusca*, *Chamaecytisus proliferus*, *Cistus monspeliensis*, *C. symphytifolius*, *Descurainia preauxiana*, *Echium onosmifolium*, *Euphorbia balsamifera*, *E. canariensis*, *Frankenia capitata*, *Ferula linkii*, *Kleinia neriifolia*, *Lavandula minutolii*, *Lobularia canariensis*, *Micromeria tenuis*, *M.lanata*, *Sonchus acaulis*, *Ononis angustissima* subsp. *ulcina*, *Pinus canariensis*, *Salvia canariensis*, *Wahlenbergia lobeloides*, etc.

En esta población se recolectaron unos 30 individuos (ver lámina y gráfica adjunta).

### 3.1.6.- *Parolinia glabriuscula* Montelongo & Bramwell

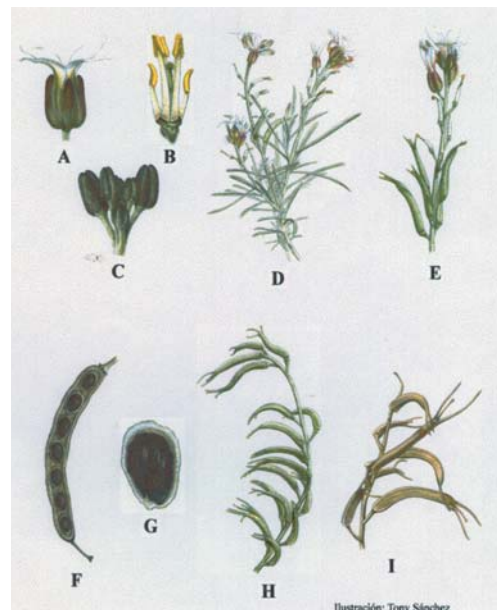
#### 3.1.6.1. Descripción original (Botánica Macaronésica 24, 2003: pp, 67-72)



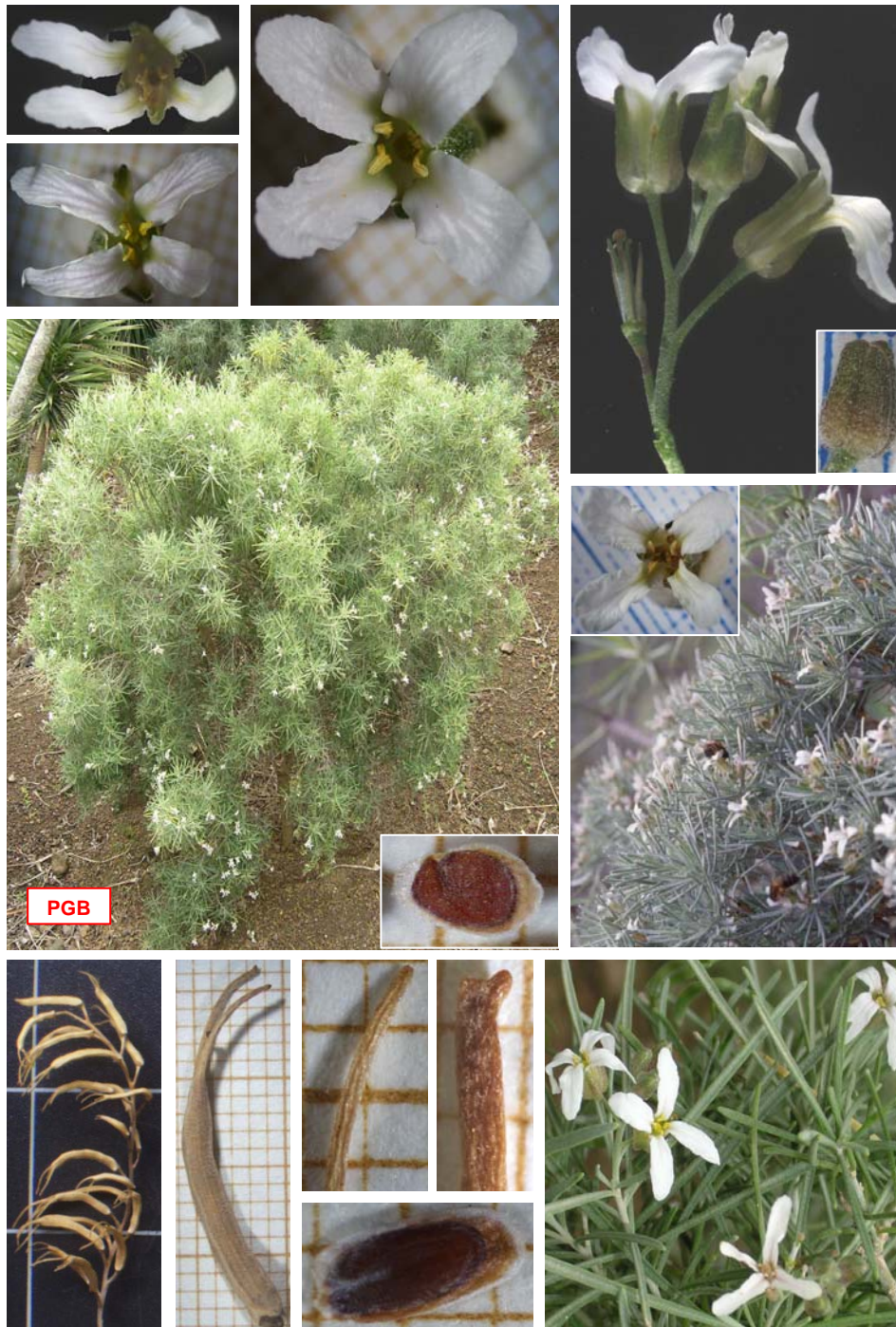
*Arbusto* de 0.8-1.5 m de altura, compacta, ramosa, con ramas terminales algo péndulas. Corteza castaño-grisácea, agrietada, densamente albo-panosa en los brotes jóvenes. *Hojas* verdes, ligeramente glaucas, alternas, de (2-) 2.5-6 (-7) cm de longitud por 1.5-2.0 (2.5) mm de ancho, lineares, atenuadas por la base y ápice agudo, panosa con pelos estrellados por ambas caras. *Inflorescencia* en racimo simple, de erecta a ligeramente curva, de 5-15 cm de longitud, pedicelos florales iguales a los sépalos. *Yemas* prismático-cuadrangulares, truncadas. *Sépalos* oblongos de 4.5-5.5 mm de largo y 1.3-1.5 mm de ancho; muy cóncavos en la base y cuculados en el ápice, recubiertos de pelos blancos estrellados. *Pétalos* de 9-10 mm de longitud y 1.8-2.0 mm de ancho; linear-espátulados, ápice redondeados y base atenuada, blancos, rosáceos en la marchitez. *Estambres* tetradínamos, filamentos de los

cortos de 2-2.2 mm de largo y de los largos de 3-3.5 mm, más anchos en la base. *Anteras* de ca.1.2 mm, oblongo-cordiformes. *Ovario* albo panoso, de 1.5 mm de largo. *Estilo* ca. 1 mm, glabro. *Estigma* capitado, subplano. *Silicua* (con apéndice) 11-18 mm de largo y 1.5 mm de ancho, recurvada, glabriúscula; *valvas* con 4-5 (raramente menos) semillas, brevemente giboso-agudas en la base, las caras subplanas con los márgenes engrosados. *Estilo* seco recto, con el ápice brevemente bifido. *Apéndices* de menor longitud que las valvas, ligeramente recurvados, con ápice entero agudo. *Semillas* de 1.6-2.2 x 1.0-1.2 mm, de color castaño, margen alado escarioso con contorno de elíptico a más o menos recto-cuadrangular (Tabla 6).

*Holotipus*: isla de Gran Canaria, en la "Caldera de Bandama" entre rocas, 6 Abril 1989 V. Montelongo leg. in Herb. Hort. Bot. "Viera y Clavijo" (LPA: 19425).



*Hábitat:* La población está situada en la pared interior E de la Caldera de Bandama en una ladera arenosa y soleada a unos 230-350 msm, ocupando suelos abiertos formados por la erosión de las paredes internas de la Caldera y con una extensión aproximada de 1 km<sup>2</sup>; la zona se caracteriza por la presencia de numerosas especies típicas de las formaciones de bosques termófilos de esta área de Gran Canaria. Se observan también algunos individuos en las laderas exteriores de la caldera a unos 400 msm.



Se diferencia de las restantes especies del género por su menor panosidad en general y por sus silículas glabriúsculas con apéndices simples.



### 3.1.6.2. Estado de conservación

Esta especie ha sido sometida a estudio bajo el marco del *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular amenazada de España* (FERNÁNDEZ-PALACIOS, VILCHES & ORTEGA, 2003).



Es un taxon con un alto grado de amenaza, representado por una sólo población con escaso número de efectivos ( $\approx 300$ ) situada en una ladera rocosa muy frágil y con frecuentes desprendimientos. Además su ubicación en un sector de interés turístico le supone también un factor de amenaza.

*Categoría de amenaza:* Categoría UICN para España CR B2ab (ii, iii, v); C2b (FERNÁNDEZ-PALACIOS, VILCHES & ORTEGA, 2003).

*Medidas de conservación:* La población se encuentra incluida en el Monumento Natural de Bandama (LIC-ES7010048) y su hábitat está registrado en la Directiva 92/43/CEE.

### 3.1.6.3. Distribución y Corología. Antecedentes

Endemismo grancanario representado por una sola población en el NE de la isla: Caldera de Bandama (ver mapa adjunto).

Cabe citar la única coordenada UTM 1x1 en la que está presente esta especie: 28RDS5501.

### 3.1.6.4. Caldera de Bandama (PGB). Locus classicus

La Caldera de Bandama, de origen freatomagmático, es una enorme depresión semielíptica en forma de cono invertido de escarpadas paredes internas, que se encuentra adosada a la vertiente meridional del Pico de Bandama. Sus dimensiones máxima y mínima aproximadas son 1000 y 750 m, respectivamente; el fondo se encuentra a 200 msn con un diámetro entre 200 y 300 m y la altura máxima de sus paredes es del orden de 200 m. Surgió a una cota alrededor de 400 m por encima del nivel del mar, sobre un lomo constituido por la brecha Roque Nublo.

Los materiales originados durante la génesis de este edificio, reflejan los procesos o fases que tuvieron lugar y corresponden a materiales emitidos durante fases eruptivas de carácter puramente magmáticas y materiales asignables a las fases freatomagmáticas. Los más importantes desde el punto de vista cuantitativo son estos últimos, pues las emisiones lávicas son mínimas, restringiéndose a una pequeña colada en la *ladera oriental*. Es una colada masiva, de carácter básico y unos 6 m de potencia, con disyunción columnar grosera, situada debajo de los depósitos piroclásticos del anillo externo (I.T.G.E., 1990b).

En la Caldera, los procesos erosivos han hecho retroceder las paredes, labrando en ellas torrentes y rajones de erosión que aprovechan las fracturas preexistentes. En las paredes rocosas, una intensa tafonización disgrega la roca abriendo infinidad de cuevas. Favorecidos por estos mecanismos, los desprendimientos gravitacionales de bloques han conformado taludes continuos, sobre éstos se producen procesos de vertientes tales como reptación, movimientos en masa, solifluxiones, acarcavamientos y arroyadas difusas.

En la pared este de la Caldera se advierte la densidad de diaclasas y rajones que afectan a este aglomerado volcánico, así como la existencia de una fractura de distensión, la Cañada del Perro, abierta como consecuencia del colapso final con el que terminó la erupción (HANSEN, 1993).



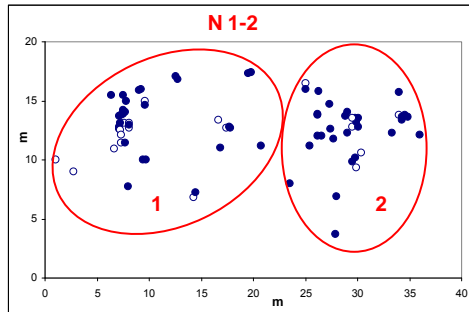
- *Sinfitosociología y Fitosociología*. Inframediterráneo xérico semiárido-superior: *Pistacio-Oleo cerasiformis sigmetum* (DEL ARCO *et al.*, 2002; DEL ARCO & RODRÍGUEZ, 2003).

- *Esquema geológico y ciclos de formación*. CICLO RECIENTE: (29) Lavas, conos de

tefra, maars y “fallout” basaníticos nefelíticos localmente meliliticos. *Edad geológica*: Cuaternario ≈ 300000-200000 años (I.T.G.E., 1990b, 1992; GRAFCAN, 2008).

- *Suelo*. Asociación xeralf-ochrept-litosol (SANCHEZ, 1975).

- *Inventario y características in situ*. UTM 1x1 visitada: 28RDS5501. *Altitud*: 225-425



msm. *Altitud media* para los perfiles ≈ 300 m.

*Orientación*: SO. *Censo*: ≈ 300 individuos.

Taxones acompañantes más habituales y en el área inmediata: *Aeonium manriqueorum*, *A. percanium*, *Allagopappus dichotomus*, *Anagallis arvensis*, *Arisarum vulgare*, *Artemisia canariensis*, *Asparagus arborescens*, *Campylanthus salsoloides*, *Convolvulus floridus*, *Echium decaisnei*, *E. plantagineum*, *Euphorbia regis-*

*jubae*, *Forskahlea angustifolia*, *Hiparrhenia sinaica*, *Hypericum reflexum*, *Hirschfeldia incana*, *Kleinia neriifolia*, *Lavandula canariensis*, *Lotus sp.*, *Lycium afrum*, *Micromeria varia*, *Nicotiana glauca*, *Olea europea* subsp. *cerasiformis*, *Opuntia dillenii*, *Oxalis pes-caprae*, *Pancratium canariensis*, *Pericallis webbii*, *Periploca laevigata*, *Phoenix canariensis*, *Pistacia lentiscus*, *Polycarpha filifolia*, *P. divaricata*, *Retama raetam*, *Rubia fruticosa*, *Rumex lunaria*, *Sonchus leptocephalus*, *Sonchus cf. platylepis*, *Phoenix canariensis*, *Rubia fruticosa*, *Whitania aristata*, etc.

A lo largo de la ladera en la que se sitúan los individuos, se escogieron dos núcleos distantes entre sí unos 250 m a lo largo de un desnivel de aproximadamente 20 metros que incluía individuos cerca del fondo de la ladera hasta individuos cercanos a la pared. En el núcleo 1 se muestrearon 35 individuos y en el núcleo 2, un total de 41 individuos (ver lámina y gráfica adjuntas).

### 3.1.7. *Parolinia aridanae* Santos nomen nudum

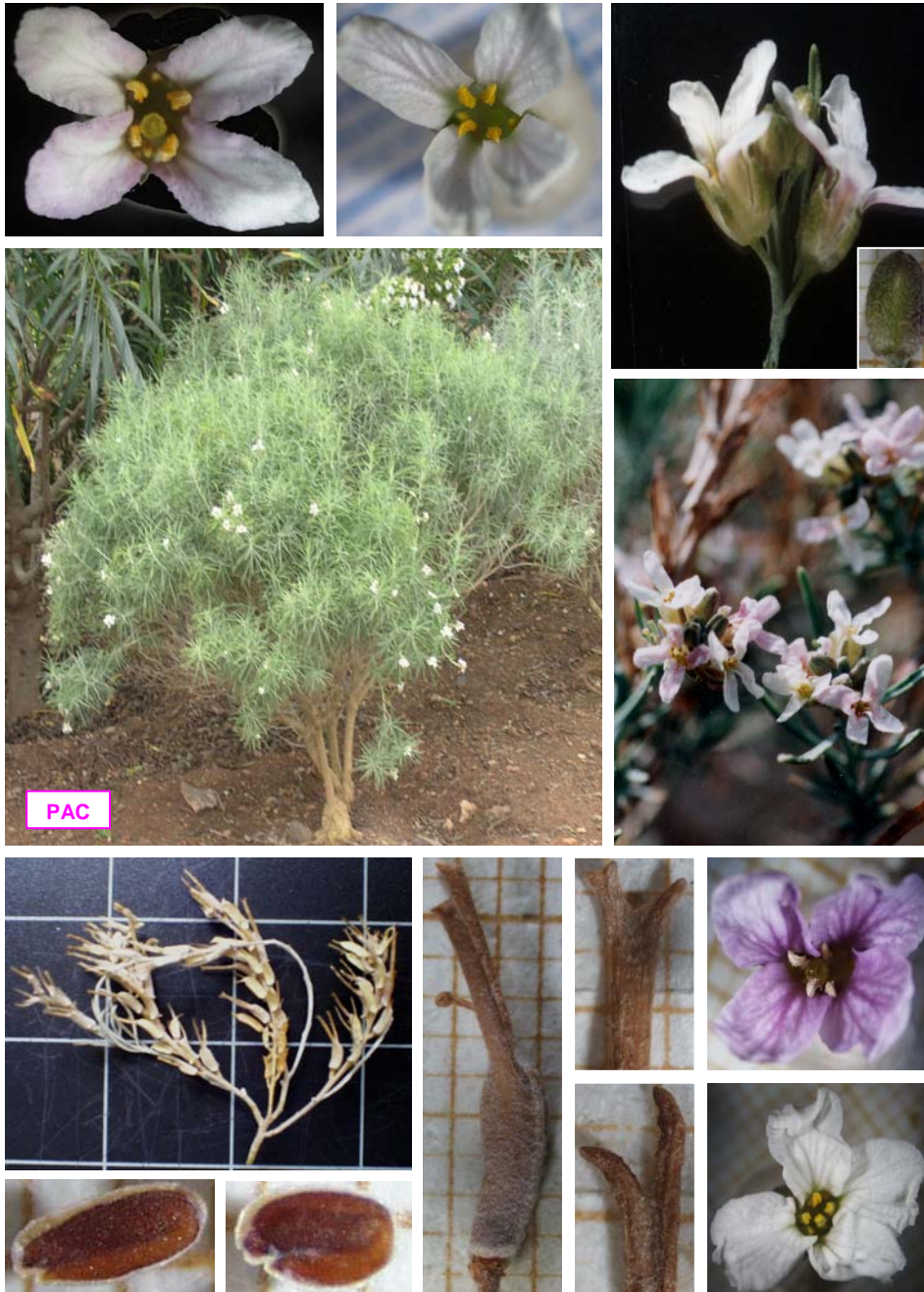
Endemismo de La Palma actualmente sin describir.

La presencia de *Parolinia* en la isla de La Palma fue citada por primera vez por VON KÄMMER (1972): “*Parolinia* sp.: *Neu für P.- Noch nicht einzuordnende, gemeinsam mit Ch. Breitfeld gefundene Art.* (nueva para la Palma - Todavía no clasificada, común con la encontrada por Ch. Breitfeld). Posteriormente, VOGGENREITER (1974) señala esta especie como *Parolinia cf. intermedia*: “*taxon posiblemente nuevo. Amenazadísima por platanares que han destruido más del 75% del biotopo natural*”. SANTOS (1983b) cita de nuevo esta especie como rara en el único lugar conocido, donde sólo existen contados ejemplares, señalando que posiblemente se trata de un nuevo taxon pendiente de estudios más precisos y comparaciones con las plantas semejantes existentes en Tenerife, La Gomera y Gran Canaria. SANTOS (1996) elabora la ficha roja de esta especie recogida en el *Libro Rojo de Especies Vegetales amenazadas de las Islas Canarias* (GOMEZ-CAMPO *et al.*, 1996) en la que basaremos su descripción (Tabla 6).

#### 3.1.7.1. Descripción

*Arbusto* nanofanerófito, cuya profusa ramificación le da un aspecto compacto a la planta. Puede superar los 2 m de altura. *Ramas* delgadas con hojas lineares, blanquecinas, numerosas, de más de 2 cm de longitud. *Flores* abundantes dispuestas en racimos, pequeñas, rosado-liláceas. *Fructificación* abundante. *Semillas* escasas en cada fruto pero numerosas en el conjunto de la planta (SANTOS, 1996).

*Hábitat:* endemismo de La Palma que habita en el sector centro-occidental de la isla, con una única población conocida, el Charco Verde (Los Llanos de Aridane), vive sobre terrenos antiguos aislados entre lavas más recientes. Forma parte del matorral propio del piso bioclimático termo-canario semiárido caracterizado por la serie del cardón (*Euphorbia canariensis*) siendo un elemento característico de distribución local.



### 3.1.7.2. Estado de conservación

Se conoce una única población, segregada en dos por la construcción de banales de plataneras que puede verse aún afectada por un uso indirecto, ampliación de cultivos, turismo, o por otras causas no previstas.

*Categoría de amenaza:* Categoría UICN para España Crítica (BAÑARES *et al.*, 2003), CR C2a (VVAA, 2000).

*Medidas de conservación:* su área de distribución se encuentra dentro de dos Espacios Protegidos: Paisajes protegidos de “Tamanca” y del Remo” (Ley 12/94). La población se encuentra en un área rocosa sobre la playa del Charco Verde, es un área frágil y declarada en el anexo descriptivo del Texto Refundido como suelo urbano; la declaración de esta especie como “sensible a la alteración de habitat” (SAH) por el Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias (Decreto 151/2001) en un suelo con esa clasificación obligará a la adopción en el Plan Especial de medidas en el desarrollo de este suelo que garanticen la conservación y futura persistencia de esta población de *Parolinia* (Plan de Uso y Gestión del Paisaje Protegido de El Remo, Gobierno de Canarias).

### 3.1.7.3. Distribución y Corología. Antecedentes

Endemismo del SO de la isla de La Palma, con una única población conocida, el Charco Verde (ver mapa adjunto), a una altitud entre 5-200 msm (SANTOS, 1996). Los individuos se encuentran al Norte del Paisaje Protegido de El Remo que se ubica en el término municipal de Los Llanos de Aridane, sobre una plataforma costera formada por el derrame de lava sobre el antiguo acantilado, y cuya superficie puede atribuirse a las coladas de los volcanes de Tajuya y El Charco.

Cabe citar la única coordenada UTM 1x1 en la que está presente esta especie: 28RBS1664.

### 3.1.7.4. Charco Verde (PAC).

El Paisaje Protegido del Remo se asienta sobre las Series Basálticas recientes, de edad cuaternaria, que constituyen el apéndice meridional de la isla, y en contacto con los materiales de las Series Basálticas Antiguas, lo que proporciona no sólo una gran complejidad geomorfológica, sino una riqueza de materiales y procesos difíciles de encontrar en un espacio de pequeñas dimensiones.

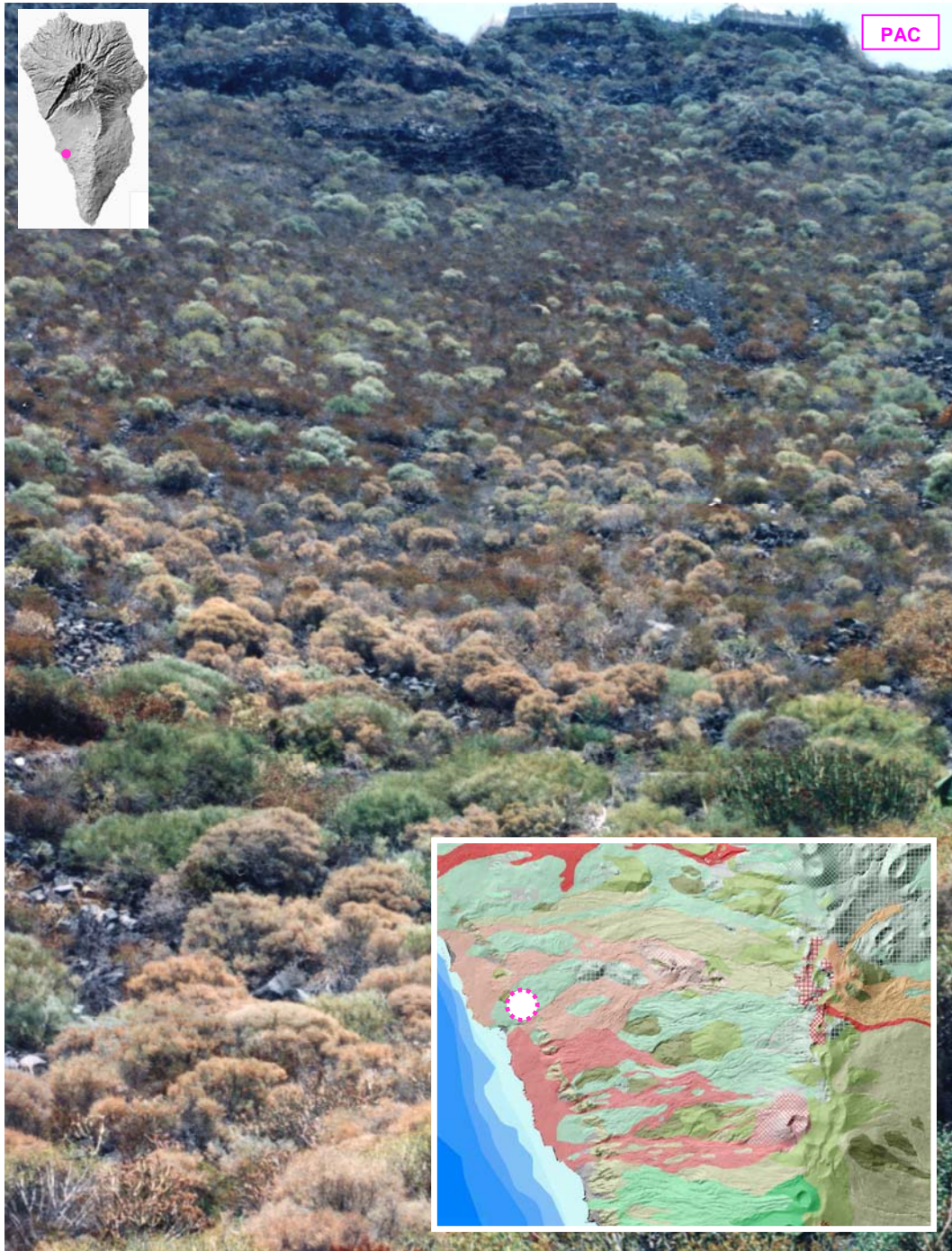
Dado que el área acantilada inmediata se forma por erosión marina, aparecen en su superficie las distintas capas correspondientes a diversas erupciones; aunque el lapso temporal entre ellas es variable, en algunos casos éste resulta elevado, por lo que aparecen formaciones de almagres. Transversalmente, el área acantilada se corta por material de desplome y/o conos de deyección por efecto de la erosión hídrica, por lo que aparecen en superficie materiales sedimentarios aluviales o coluviales.

- *Sinfitosociología y Fitosociología.* Piso bioclimático termocanario semiárido caracterizado por la serie del cardón *Euphorbia canariensis* L. (SANTOS, 1996).

- *Esquema geológico y ciclos de formación.* Series Basálticas Recientes, de edad Cuaternaria (Holoceno-Pleistoceno) y en contacto con materiales de las Series Basálticas antiguas. *Edad geológica:* Holoceno  $\approx$  600000-150000 años (Plan Especial). *Sustrato Geológico:* Colada basáltica (GRAFCAN, 2008).



- *Suelo*. Entisol, sódicos (Plan Especial)
- *Inventario y características in situ*. UTM 1x1 visitada: 28RBS1664. Altitud: 15-200 msm. Orientación: SO. Censo:  $\approx$  250 individuos. Taxones acompañantes más habituales: *Euphorbia broussetii*, *Kleinia neriifolia*, *Lavandula canariensis*, *Ceballosia fruticosa*, *Retama raetam*, *Rubia fruticosa*, etc.



Se muestrearon unos 100 individuos.

### 3.1.8. Poblaciones no adscritas morfológicamente a ninguna de las especies descritas

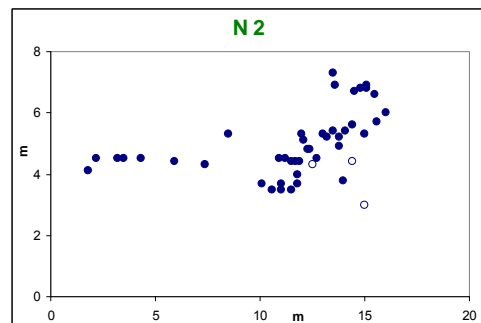
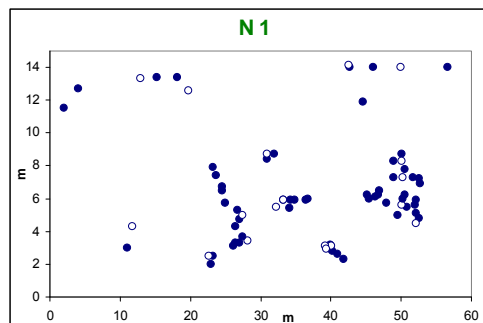
Se han estudiado tres poblaciones que no encajan totalmente con la morfología de las especies descritas por lo que han sido analizadas independientemente: Barranco de Agaete (POA), Barranco de Veneguera (POVE) y Riscos de Chapín (PFCH) en Gran Canaria.

#### 3.1.8.1. Barranco de Agaete (POA)

Población situada en el barranco de Agaete entre 200-400 msn en la ladera con orientación O (ver mapa adjunto). La cuenca hidrográfica de Agaete, de unos 50 km<sup>2</sup> presenta una gran asimetría, con un valle profundísimo que se ciñe al macizo de Tamadaba y una serie de colectores que meten su cabecera en el macizo central hasta el mismo borde la Caldera de Tejeda. El barranco desemboca en una plataforma de baja altura, al sur de Punta Gorda. Aguas arriba se encaja entre altas paredes y en el caserío de San Pedro, tiene la categoría de un profundo cañón (BRAVO, 1964).

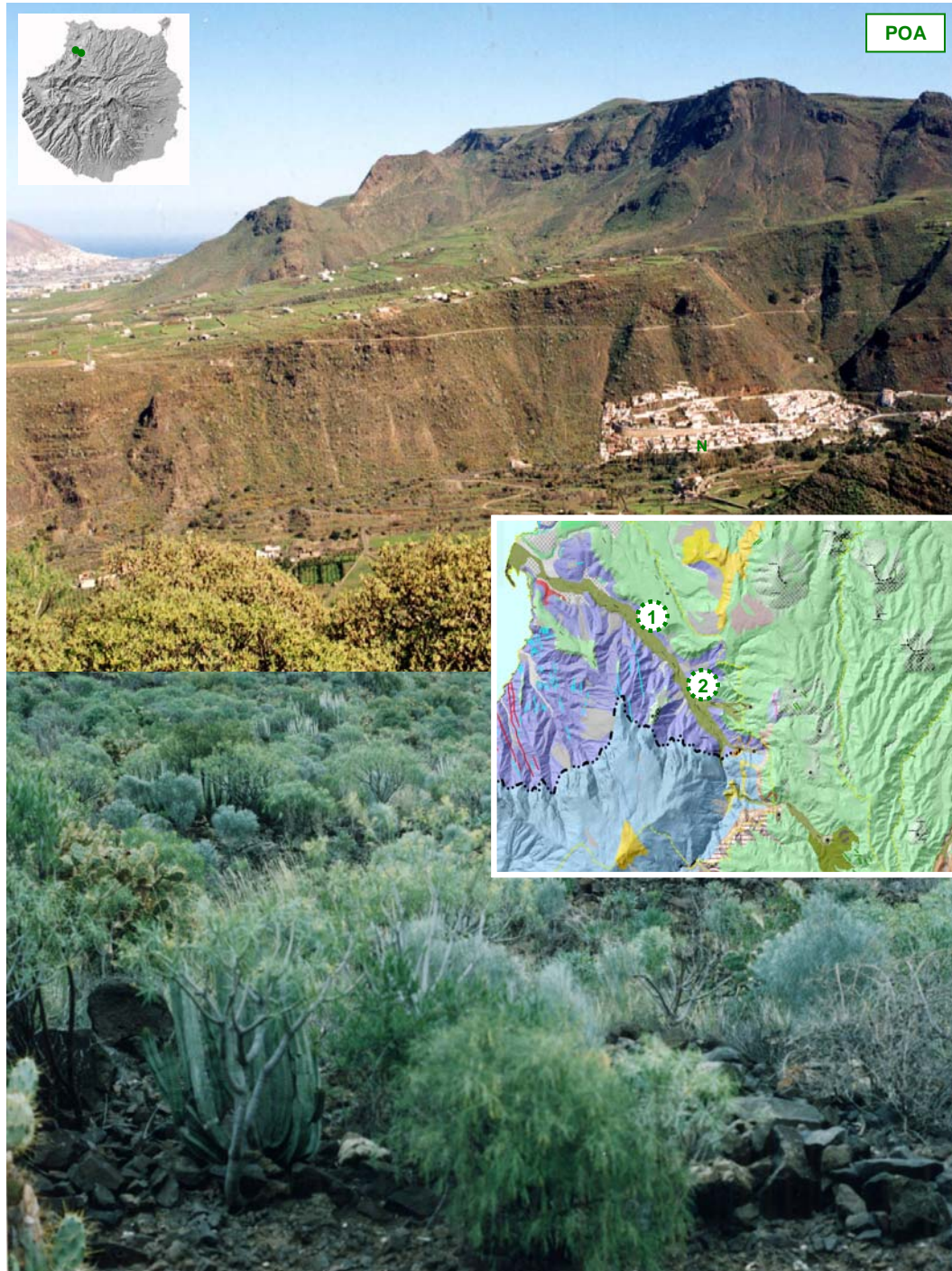
El barranco de Agaete se excava en el plano de contacto entre los materiales del primer y tercer ciclo volcánicos, delimitando Paleocanaria y Neocanaria. En su perfil longitudinal se distinguen tres sectores bien diferenciados, la cabecera, el cauce medio y el cauce bajo.

La cabecera secciona y resalta un conjunto de pequeñas rampas basálticas plioleptostocénicas (Rampa de Juncalillo), recortadas por un conjunto de barrancos en "V" colgados (barrancos de Fagajesto, Sao, Hondo, Juncalillo, etc.) y se encuentra nítidamente separada del cauce medio por el escarpe del Hornillo. Desde aquí, el barranco se convierte en un profundo tajo que delimita al Macizo de Tamadaba-Altavista por el Este. En el tramo inferior su fondo es plano y se encuentra relleno de aluviones y coladas recientes procedentes del Hondo de Fagajesto y del volcán de los Berrazales (SANTANA & NARANJO, 1992).



Cabe citar las siguientes coordenadas UTM 1x1 consideradas para esta población (Base de datos JBCVC, KUNKEL, 1969): 28RDS3208 Barranco de Agaete a unos 2 km de la carretera Agaete-Los Berrazales (O. Fernández); 28RDS3406 Barranco de Agaete, a unos 4 km de la carretera Agaete-Los Berrazales (O. Fernández).

- *Sinfitosociología y Fitosociología*. Piso bioclimático: Inframediterráneo xérico semiárido-superior. Serie de Vegetación climatófila: *Pistacio-Oleo cerasiformis sigmetum* (DEL ARCO *et al.*, 2002; DEL ARCO & RODRÍGUEZ, 2003).



- *Esquema geológico y ciclos de formación*. CICLO I: Formación basáltica: (1) Lavas y conos de tefrabasálticos alcalinos, olivínicos piroxénicos y hawaíuticos indiferenciados. CICLO III POST-ROQUE-NUBLO: (28) Lavas y conos de tefra. *Edad geológica*: Mioceno  $\approx 14.5-14.1$  Ma, Plioceno-Pleistoceno  $\approx 2.9-0.6$  Ma. *Sustrato Geológico*: Lavas basálticas-olivínicas, olivino-pirorenicas y plagioclásticas, con traquibasaltos subordinados. Hawaiitas,



bannoreitas y muglaritas (I.T.G.M.E., 1990a, 1992; GRAFCAN, 2008).

- *Suelo*: Asociación Andept-Litosol (SANCHEZ, 1975)

- *Inventario y características in situ*. UTM 1x1 visitadas: 28RDS3208; 28RDS3406.

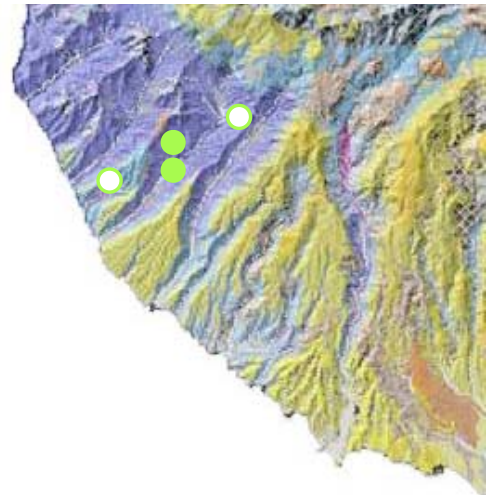
Altitud: 200-400 msm. Altitud media para los perfiles  $\approx$  210 m. Orientación: O. Censo:  $\approx$  1000 individuos. Taxones acompañantes más habituales: *Argyranthemum filifolium*, *Artemisia canariensis*, *Asparagus* sp, *Echium decaisnei*, *Euphorbia canariensis*, *E. regis-jubae*, *Frankenia cretica*, *Kickxia scoparia*, *Kleinia neriifolia*, *Lavandula canariensis*, *Periploca laevigata*, *Plocama pendula*, *Rubia fruticosa*, etc.

Se muestrearon 2 núcleos con una distancia entre ellos de unos 2 kms situados en la ladera del valle con orientación O. En el núcleo 1, en un extremo del área de distribución, se muestrearon 75 individuos y en el núcleo 2, situado sobre un andén, un total de 46 individuos (ver lámina y gráficas adjuntas).

### 3.1.8.2. Barranco de Veneguera (POVE)

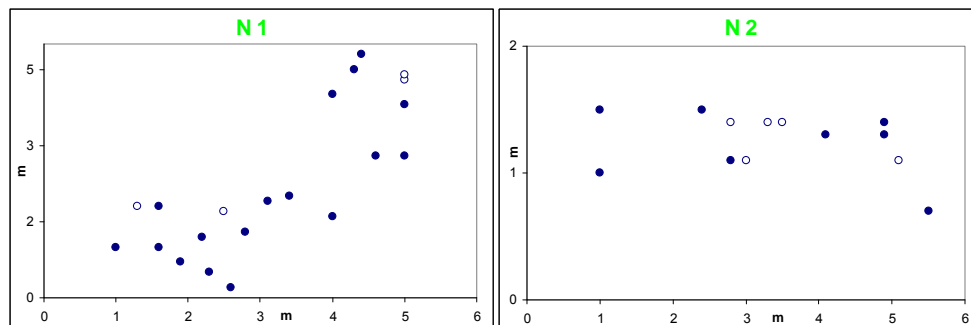
Población situada en ambas laderas del barranco de Veneguera con orientación NO-SE y a unos 240 msm (ver mapa adjunto donde se señalan en verde relleno los núcleos analizados).

Este barranco, aunque perteneciente al tipo de cañon ancho y largo, en su curso medio presenta ya una marcada asimetría en su ladera derecha, con penetración de barranqueras en el macizo de Los Molinos y sus estribaciones del sur. El mismo curso del barranco de Veneguera en el valle alto cambia en ángulo recto su dirección para dirigirse a la degollada de ese nombre. En su desembocadura la cota 100 penetra profundamente como ocurre en Mogán y Arguineguín. La superficie de la cuenca hidrográfica de Veneguera es de unos 34 km<sup>2</sup> (BRAVO, 1964).



Hay que citar las siguientes coordenadas

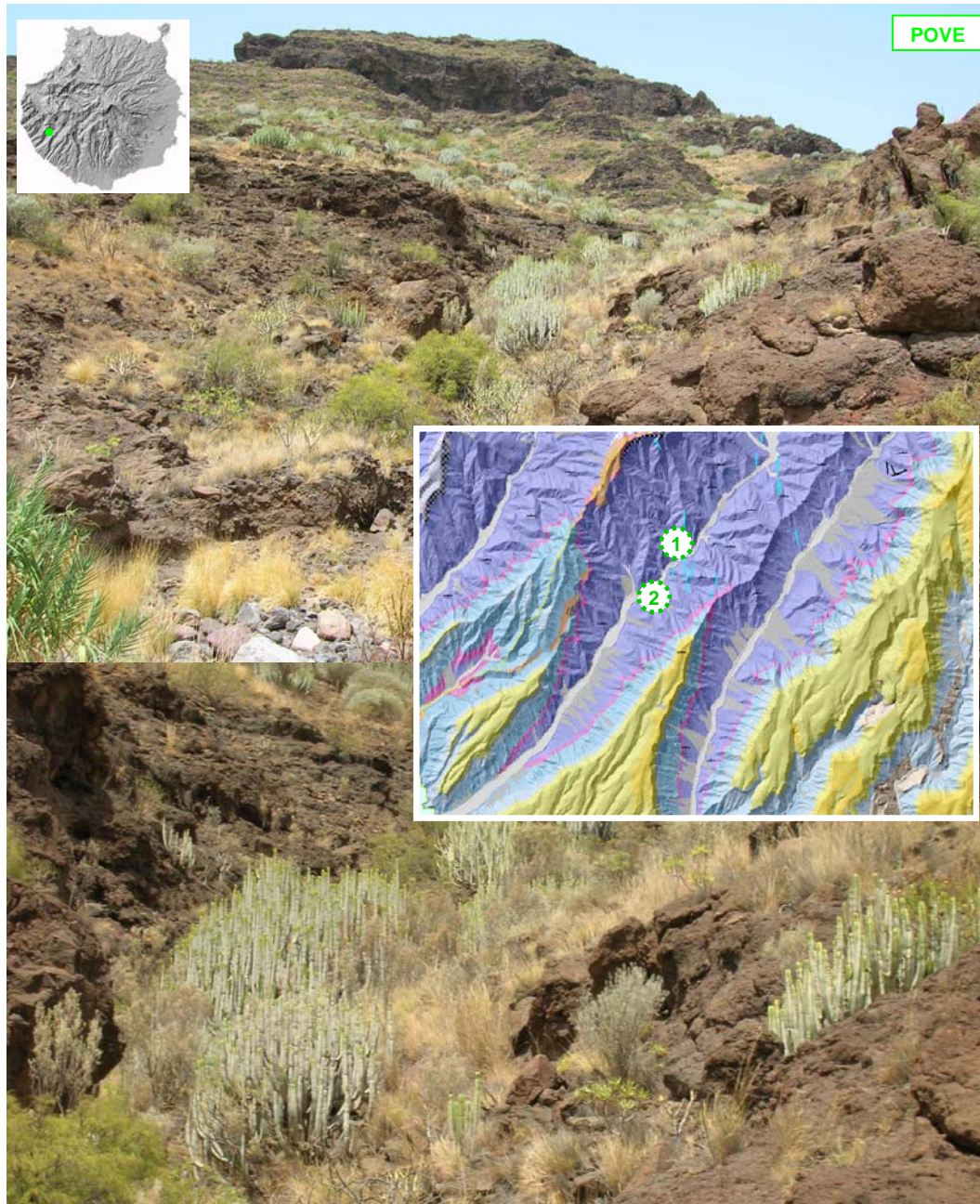
UTM 1x1 considerada para esta población (Base de datos del JBCVC): 28RDR2381 Tabaibales, desde el Castillete a Casas de Los Judíos, elevación sobre Bco. de Veneguera



(Inventario 263, realizado el 09/04/2003: Navarro *et al.*); 28RDR2584-28RDR2684-28RDR2785 Barranco de Veneguera (O. Fernández).

- *Sinfitosociología y Fitosociología*. Piso bioclimático: Inframediterráneo xérico semiárido-inferior. Serie de vegetación climatófila: *Aeonium percarnei-Euphorbia canariensis sigmetum* (DEL ARCO *et al.*, 2002; DEL ARCO & RODRÍGUEZ, 2003).

- *Esquema geológico y ciclos de formación*. CICLO I. Formación basáltica: (1) Lavas y conos de tefrabasálticos alcalinos, olivínicos piroxénicos y hawaíticos indiferenciados; (3) Ignimbritas riolítico-mugearíticas (“composite flow”); (5) Lavas riolíticas. *Edad geológica*: Mioceno  $\approx$  14.5-14.1 Ma. *Sustrato Geológico*: Lavas y conos de tefra basálticos alcalinos, olivínico-piroxénico y hawaíticos indiderenciados (I.T.G.E., 1990e, 1992; GRAFCAN, 2008).



- *Suelo*. Asociación litosol y argid (SANCHEZ, 1975).

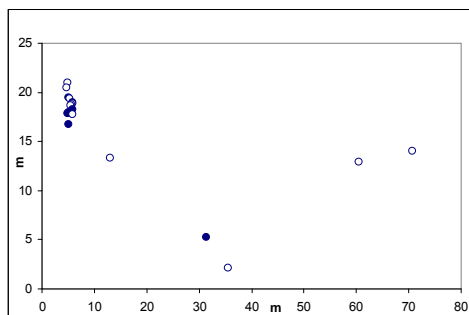
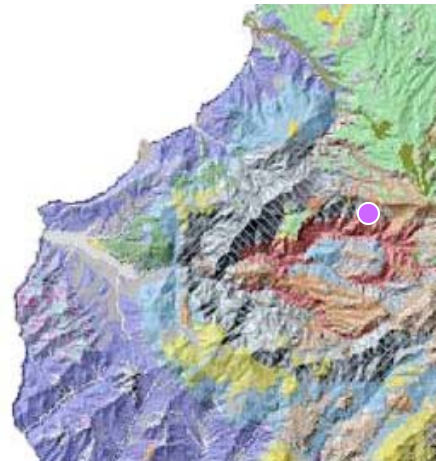
- *Inventario y características in situ*. UTM 1x1 visitadas: 28RDR2584-28RDR2684-28RDR2785. Altitud: 235-245 msm. Altitud media para los perfiles:  $\approx$  240 msm. Orientación: NO-SE. Censo: 8236 individuos. Taxones acompañantes más habituales: *Campylanthus salsoides*, *Echium decasnei*, *Euphorbia canariensis*, *Kleinia neriifolia*, *Neochamalea pulverulenta*, *Pennisetum setaceum*, *Plocama pendula*, *Sonchus leptcephalus*, *Tamarix*

sp., *Kickxia scoparia*, *Salvia canariensis*, etc.

Se escogieron dos núcleos situados en ambas laderas del barranco, en el núcleo 1, con orientación SE se muestrearon 21 individuos, y en el núcleo 2, con orientación NO y distante del primero unos 2 km, se muestrearon 13 individuos (ver lámina y gráficas adjuntas).

### 3.1.8.3. Riscos de Chapín (PFCH)

Esta población, pendiente de confirmar su adscripción a *P. filifolia*, está constituida por un reducido número de individuos ( $\approx 100$ ) situados en los Riscos de Chapín a una altitud de  $\approx 1000$  msn con orientación SO (ver mapa adjunto). Se localiza en el Parque Rural del Nublo donde se encuentran los principales centros de emisión y las muestras más completas y espectaculares del volcanismo grancanario miopliocénico (Ciclo I y Ciclo Roque Nublo), que constituyen las secuencias claves de la construcción subaérea del edificio insular. A ello se une una extraordinaria riqueza morfológica y litológica y la originalidad de algunas de las estructuras que la conforman. En el sector central del Parque se encuentra la Caldera erosiva de Tejeda, donde se ubican los Riscos de Chapín, caracterizada por su amplia cuenca hidrográfica definida por un accidentado relieve de riscos y abruptas laderas e interfluvios, y una compleja y densa red hídrica con cauces que van confluyendo hasta unirse al curso principal del Barranco de Tejeda-La Aldea. Los Riscos de Chapín, escarpes



que desde Artenara se prolongan hasta la Cruz de Tejeda, destacan por la presencia de comunidades rupícolas con las especies *Greenovia aurea*, *Tolpis lagopoda* y *Aeonium simsii*, así como elementos arbóreos y arbustivos aislados de especies como *Laurus azorica*, *Erica arborea* y *Apollonias barbujana*. Algunas de las rarezas de la flora insular que se refugian en estos escarpes son *Gonospermum ptarmiciflorum*, *Silene tamaranae*, *Cheirolophus arbutifolius* y *Crambe scoparia* entre otras (Plan Rector de Uso y Gestión del Parque Rural del Nublo, Gobierno de Canarias).

- *Sinfitosociología y Fitosociología*. Termo-mediterráneo pluvi-estacional seco-inferior (sin nieblas del alisio): *Visneo mocanerae-Arbutus canariensis sigmetum* (DEL ARCO *et al.*, 2002; DEL ARCO & RODRÍGUEZ, 2003).

- *Esquema geológico y ciclos de formación*. CICLO II o ROQUE NUBLO: (19) Brechas ricas en líticos y localmente ignimbritas; (17) Lavas y conos de tefra basaníticos, basálticos alcalinos y nefríticos. Pillow-lavas. CICLO III o POST ROQUE NUBLO: (28) Lavas, conos de tefra, maars y "fallout" basaníticos, nefeliniticos y localmente, melilíticos. *Edad geológica*: Plioceno  $\approx 4.4-3.7-2.9$  Ma. *Sustrato Geológico*: Tobas ignimbríticas y coladas riflito-traquíticas peralcalinas. Complejo de diques del "Cono Sheet" mayor del 70% (I.T.G.E., 1990h, 1992; GRAFCAN, 2008).

- *Suelo*. Asociación Andept-Litosol (SANCHEZ DÍAZ, 1975).

Introducción y antecedentes

- *Inventario y características in situ*. UTM 1x1 visitada: 28RDR3898. Altitud: 1051 msm. Orientación: SO. Censo:  $\approx$  100 individuos. Taxones acompañantes más habituales: *Aeonium percanum*, *Artemisia canariensis*, *Carlina canariensis*, *Echium decaisnei*, *Euphorbia balsamifera*, *Hypparrhenia hirta*, *Kleinia nerifolia*, *Rubia fruticosa*, *Teline microphyllum*, *Salvia canariensis*, etc.



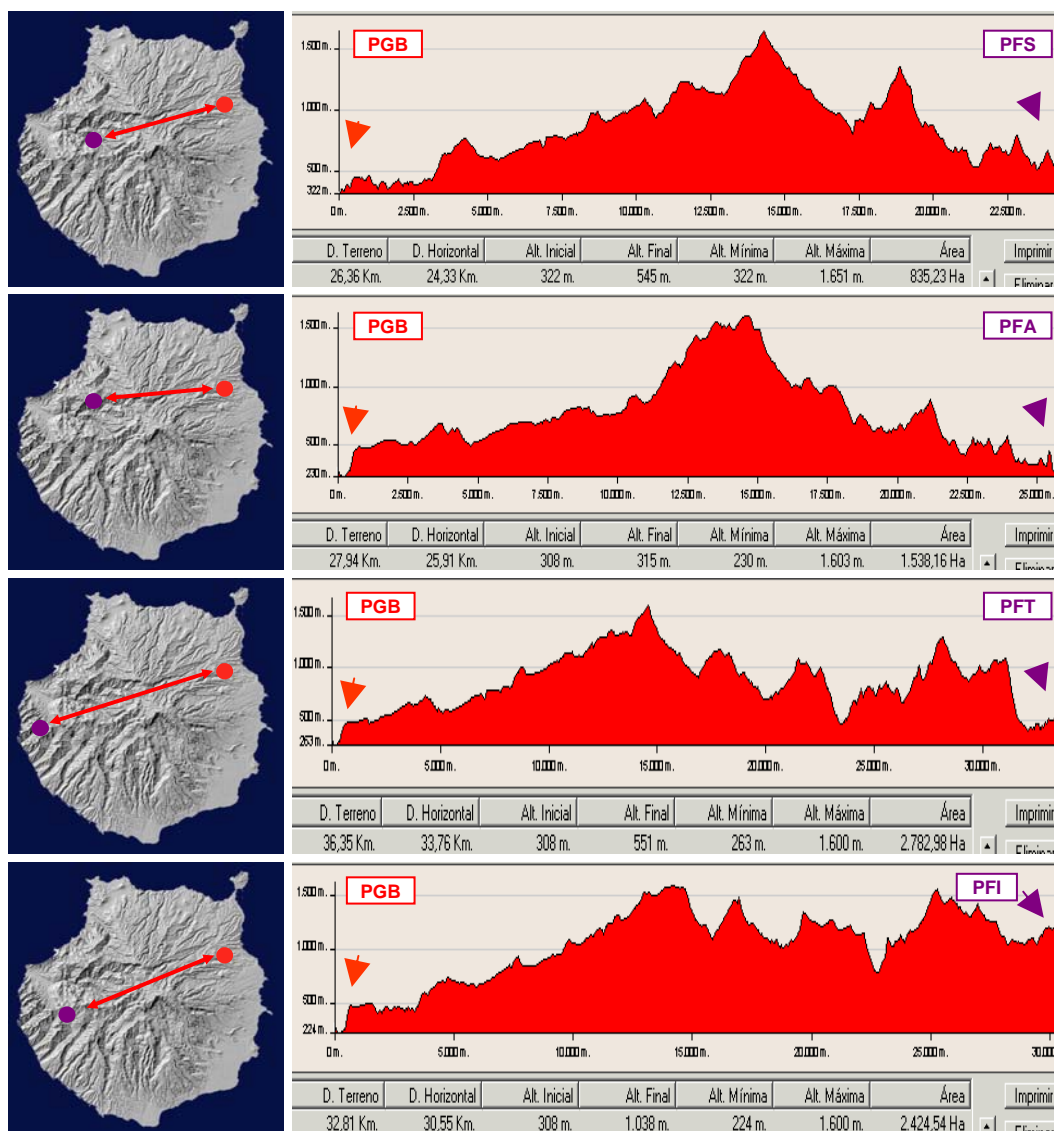
En esta población se muestrearon 30 individuos (ver lámina adjunta).



### **3.2. DISTANCIAS ENTRE POBLACIONES. BARRERAS ALTITUDINALES Y PERFILES OROGRÁFICOS**

Se han estimado las distancias horizontales (lineales) entre las poblaciones naturales estudiadas (Tabla 7) así como las distancias entre poblaciones teniendo en cuenta el desnivel topográfico altitudinal como posibles barreras orográficas intra-insulares.

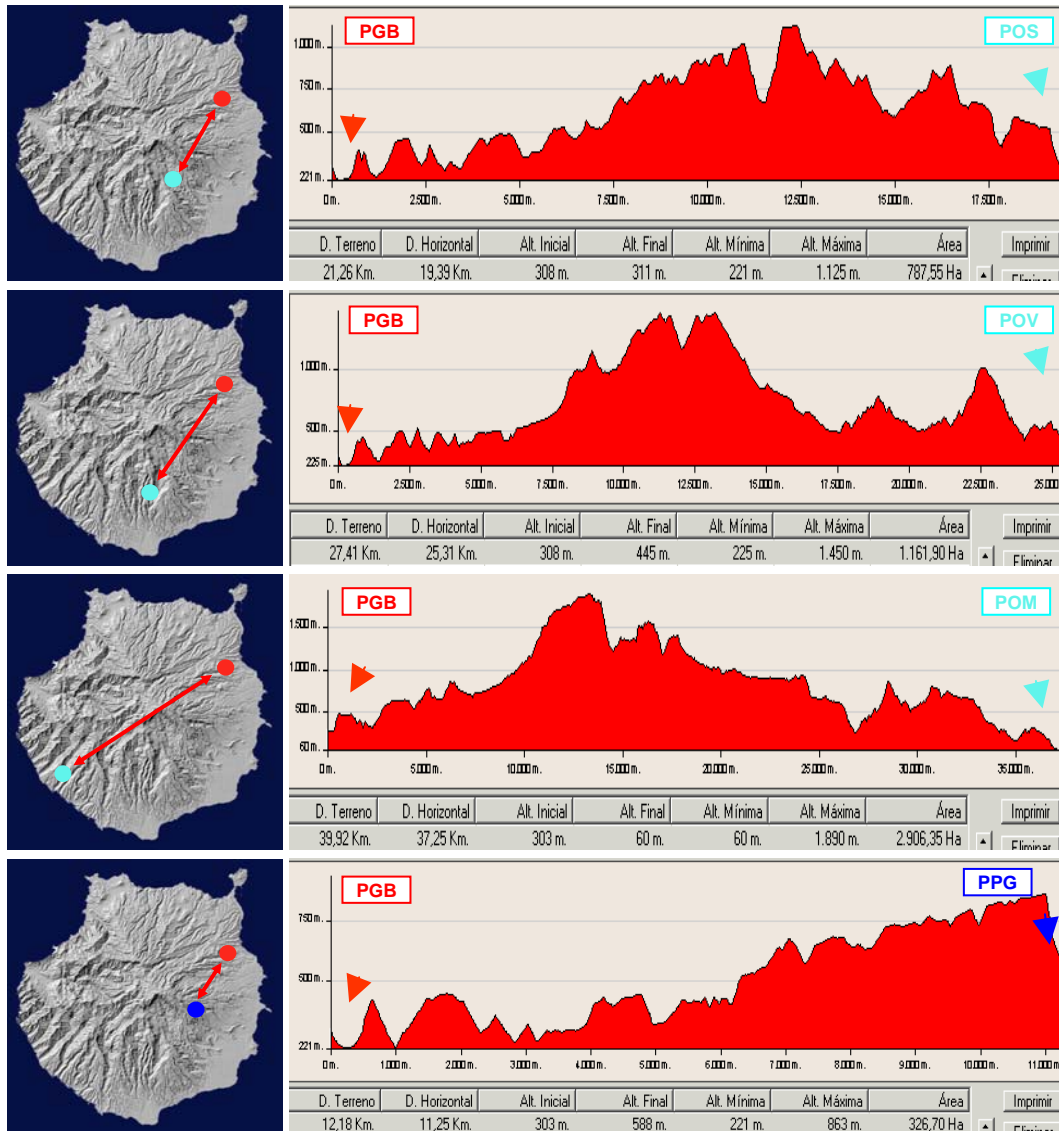
Se considera conveniente el cálculo del desnivel entre dos poblaciones (distancia real) ya que informa del relieve del terreno y la presencia de una o varias unidades geomorfológicas (calderas, barrancos, montañas, lomos, mesas, etc) pudiendo indicar la magnitud de las barreras orográficas que separan ambas poblaciones (Tabla 7).



**Figura 7.- Perfiles entre poblaciones.** Perfiles entre la población de *P. glabriuscula* (Caldera de Bandama PGB) y las poblaciones de *P. filifolia* (Barranco de Siberio PFS, Barranco de la Aldea PFA, Tasartico PFT e Inagua PFI).

Para la elaboración de los perfiles insulares entre las poblaciones de cada isla (Gran Canaria y Tenerife) se utiliza el sistema de información cartográfica GRAFCAN del Gobierno Autónomo de Canarias (2008), utilizado también para la elaboración de la cartografía básica y que proporciona además información geológica de las poblaciones.

Con este programa se obtienen los perfiles del terreno (desniveles) entre dos puntos o poblaciones (Figs.7-21) entendidos como la línea de intersección de la superficie al ser cortada por un plano vertical.

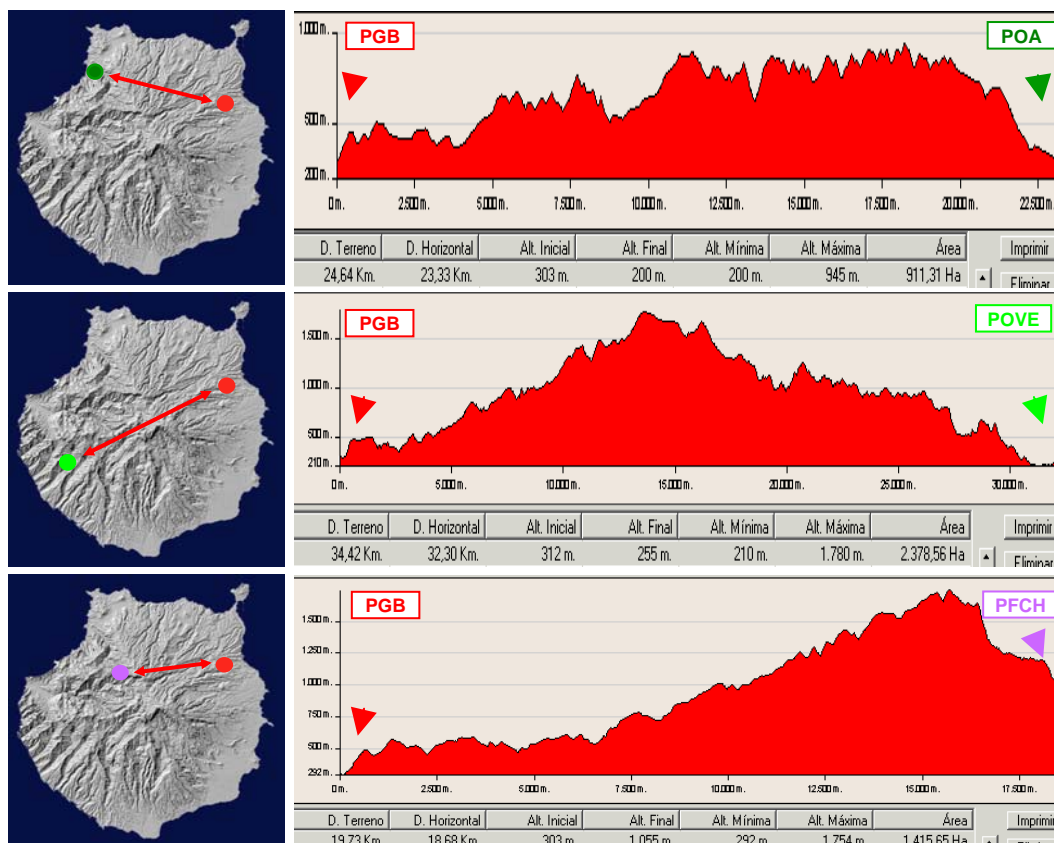


**Figura 8.- Perfiles entre poblaciones.** Perfiles entre la población de *P. glabriuscula* (Caldera de Bandama PGB) y las poblaciones de *P. ornata* (Barranco de Tirajana-La Sorrueda POS, Barranco de los Vicentillos POV y Barranco de Mogán POM) y de *P. platypetala* (Barranco de Guayadeque PPG).

Como puntos de partida en la elaboración de los perfiles entre dos poblaciones se utilizan las altitudes medias poblacionales mostradas en el Apartado 3.1 de caracterización de las poblaciones y en la Tabla 7 de este apartado.

El programa informa y proporciona los parámetros necesarios que se detallan a continuación en metros o kilómetros:

- La distancia real o del terreno, referida a la longitud total del perfil topográfico, considerando la línea de pendientes parciales.
- La distancia horizontal o distancia lineal entre dos poblaciones.
- La altura inicial y altura final de los extremos del perfil.



**Figura 9.- Perfiles entre poblaciones.** Perfiles entre la población de *P. glabriuscula* (Caldera de Bandama PGB) y las poblaciones sin adscripción taxonómica: Barranco de Agaete (POA), Barranco de Veneguera (POVE) y Riscos de Chapín (PFCH).

- Las alturas mínima y máxima entre las dos poblaciones. Estas alturas se han utilizado para calcular el desnivel máximo entre dos poblaciones, a partir de la diferencia altitudinal entre las dos.
- El área del perfil o superficie del corte vertical.

En la elaboración de los perfiles se ha tenido en cuenta el color asignado a cada taxon (Apartado 3.1) que se conserva a lo largo de toda esta Memoria: rojo para *P. glabriuscula* (PG), violeta para *P. filifolia* (PF), verde oscuro para POA, verde eléctrico para POVE, turquesa para *P. ornata* (PO), malva para PFCH, azul para *P. platypetala* (PP), amarillo para *P. intermedia* (PI), naranja para *P. schizogynoides* (PS) y rosa fucsia para *P. aridanae* (PA).

Por otro lado, las distancias interinsulares (horizontales o lineares) entre las poblaciones de las distintas islas se calcula con el Sistema de Información Territorial de Canarias (SITCAN) del Gobierno Autónomo de Canarias (Tabla 7).

Los datos obtenidos se trasladan a matrices de distancia geográfica en los Capítulos III



y IV donde se evalúa la incidencia de las barreras geográficas por medio del test de Mantel (correlación de matrices) anteriormente mencionado.

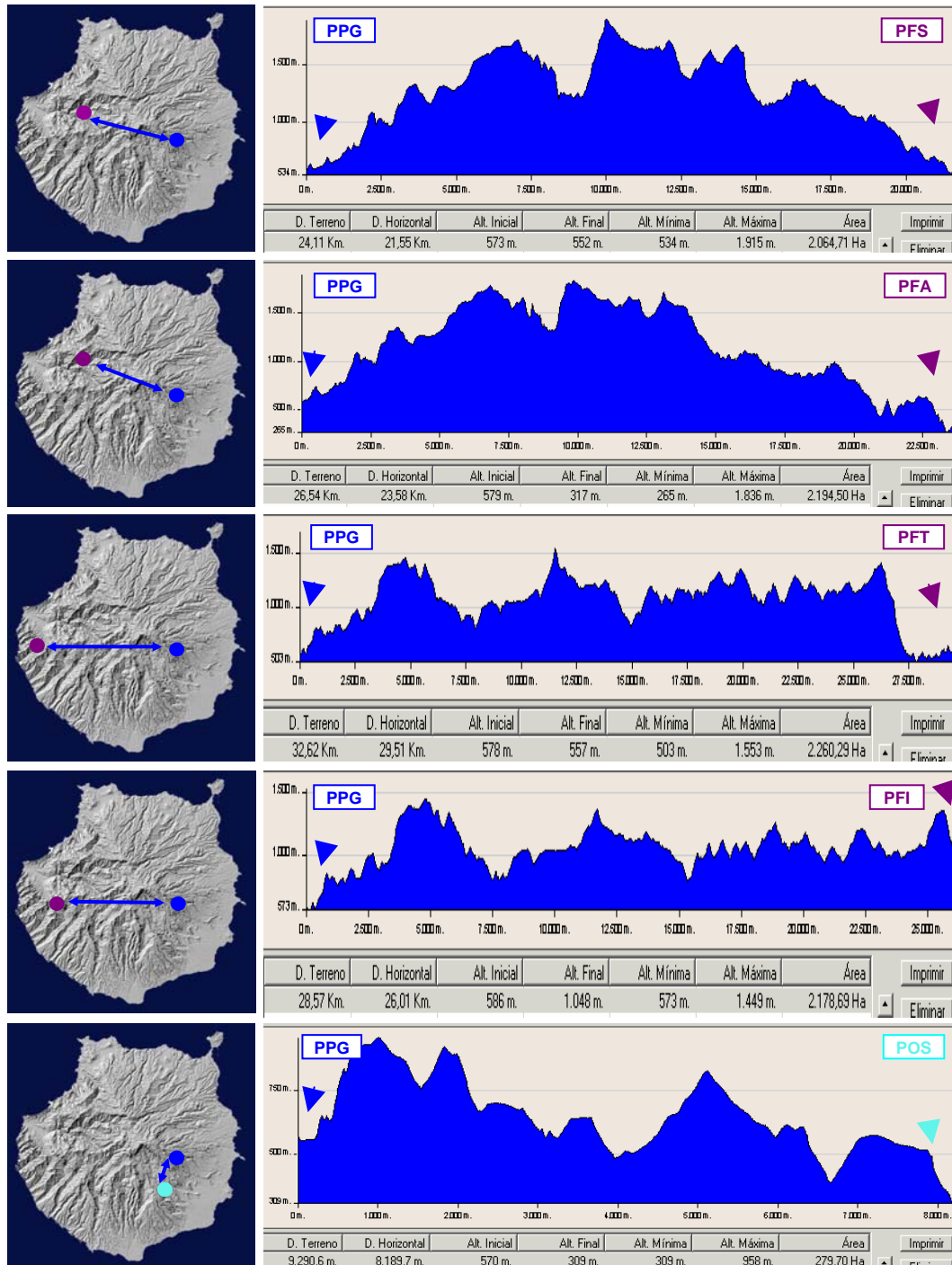


Figura 10.- Perfiles entre poblaciones. Perfiles entre la población de *P. platypetala* (Barranco de Guayadeque PPG) y las poblaciones de *P. filifolia* (Barranco de Siberio PFS, Barranco de la Aldea PFA, Tasartico PFT e Inagua PFI) y *P. ornata* (Barranco de Tirajana-La Sorrueda POS).

**TABLA 7. DISTANCIAS Y DESNIVELES ALTITUDINALES ENTRE POBLACIONES**  
 Bajo la diagonal distancias lineales (kms) y entre paréntesis desniveles altitudinales (m), en la diagonal cotas medias de las poblaciones y sobre la diagonal distancias orográficas intrainsulares y lineales entre islas (según GRAFCAN y SITCAN)

POB	PGB	PFS	PFA	PFT	PFI	POA	POVE	POS	POV	POM	PFCH	PPG	PIT	PIG	PIA	PSA	PAC
PGB	300	26.36	27.94	36.35	32.81	24.64	34.42	21.26	27.41	39.92	19.73	12.18	156.8	115.0	136.5	177.0	253.6
PFS	24.33 (1329)	600	2.51	11.56	8.70	14.00	12.30	23.49	19.88	18.80	8.53	24.11	134.6	92.7	114.3	154.7	231.4
PFA	25.91 (1373)	1.81 (568)	315	10.00	8.57	13.87	13.02	25.90	22.48	20.07	8.53	26.54	133.0	91.1	112.7	153.1	229.8
PFT	33.76 (1337)	9.53 (771)	8.52 (805)	550	4.74	21.52	8.71	30.02	23.80	13.82	17.86	32.62	143.6	101.8	123.3	163.8	231.4
PFI	30.55 (1376)	6.95 (1144)	7.02 (1070)	3.89 (533)	1031	21.50	5.46	25.68	19.77	12.73	14.71	28.57	137.5	95.6	117.1	157.6	234.3
POA	23.33 (745)	12.66 (1313)	11.89 (1240)	19.45 (896)	18.77 (1215)	210	26.54	31.10	32.04	33.32	11.02	29.02	142.0	100.2	121.7	162.2	238.8
POVE	32.30 (1570)	10.77 (1086)	11.21 (1226)	6.75 (654)	4.58 (787)	23.12 (1322)	240	25.43	17.66	7.75	18.53	28.64	145.3	103.5	125.0	165.5	242.1
POS	19.39 (904)	21.38 (1186)	23.51 (1172)	27.42 (990)	23.49 (1004)	29.14 (1700)	22.49 (926)	300	9.69	26.28	21.18	9.29	156.6	114.7	136.2	176.7	253.4
POV	25.31 (1225)	18.20 (934)	19.99 (1193)	21.29 (962)	17.53 (903)	29.14 (1345)	15.48 (754)	8.21 (737)	450	17.08	21.41	17.03	152.3	110.4	131.9	172.4	249.1
POM	37.25 (1830)	17.12 (1411)	17.83 (1352)	12.25 (742)	11.42 (1000)	29.74 (1295)	6.74 (605)	23.54 (1006)	15.18 (669)	60	24.43	31.94	137.3	95.4	116.9	160.4	235.1
PFCH	18.68 (1462)	6.67 (661)	7.24 (800)	15.67 (803)	12.97 (1015)	9.75 (1092)	16.54 (1262)	19.55 (1476)	19.47 (1141)	22.20 (1306)	1051	19.64	138.8	97.0	118.5	159.0	235.6
PPG	11.25 (642)	21.55 (1381)	23.58 (1571)	29.51 (1050)	26.01 (876)	26.63 (1262)	26.32 (1215)	8.19 (649)	15.04 (736)	29.15 (1210)	18.29 (1166)	578	156.2	114.4	135.9	176.4	253.1
PIT	156.8	134.6	133.0	143.6	137.5	142.0	145.3	156.6	152.3	137.3	138.8	156.2	140	39.88	28.60	50.6	107.1
PIG	115.0	92.7	91.1	101.8	95.6	100.2	103.5	114.7	110.4	95.4	97.0	114.4	39.65 (595)	125	11.39	62.0	138.7
PIA	136.5	114.3	112.7	123.3	117.1	121.7	125.0	136.2	131.9	116.9	118.5	135.9	28.43 (571)	11.11 (212)	156	54.5	126.5
PSA	177.0	154.7	153.1	163.8	157.6	162.2	165.5	176.7	172.4	160.4	159.0	176.4	50.6	62.0	54.5	200	86.0
PAC	253.6	231.4	229.8	231.4	234.3	238.8	242.1	253.4	249.1	235.1	235.6	253.1	107.1	138.7	126.5	86.0	100

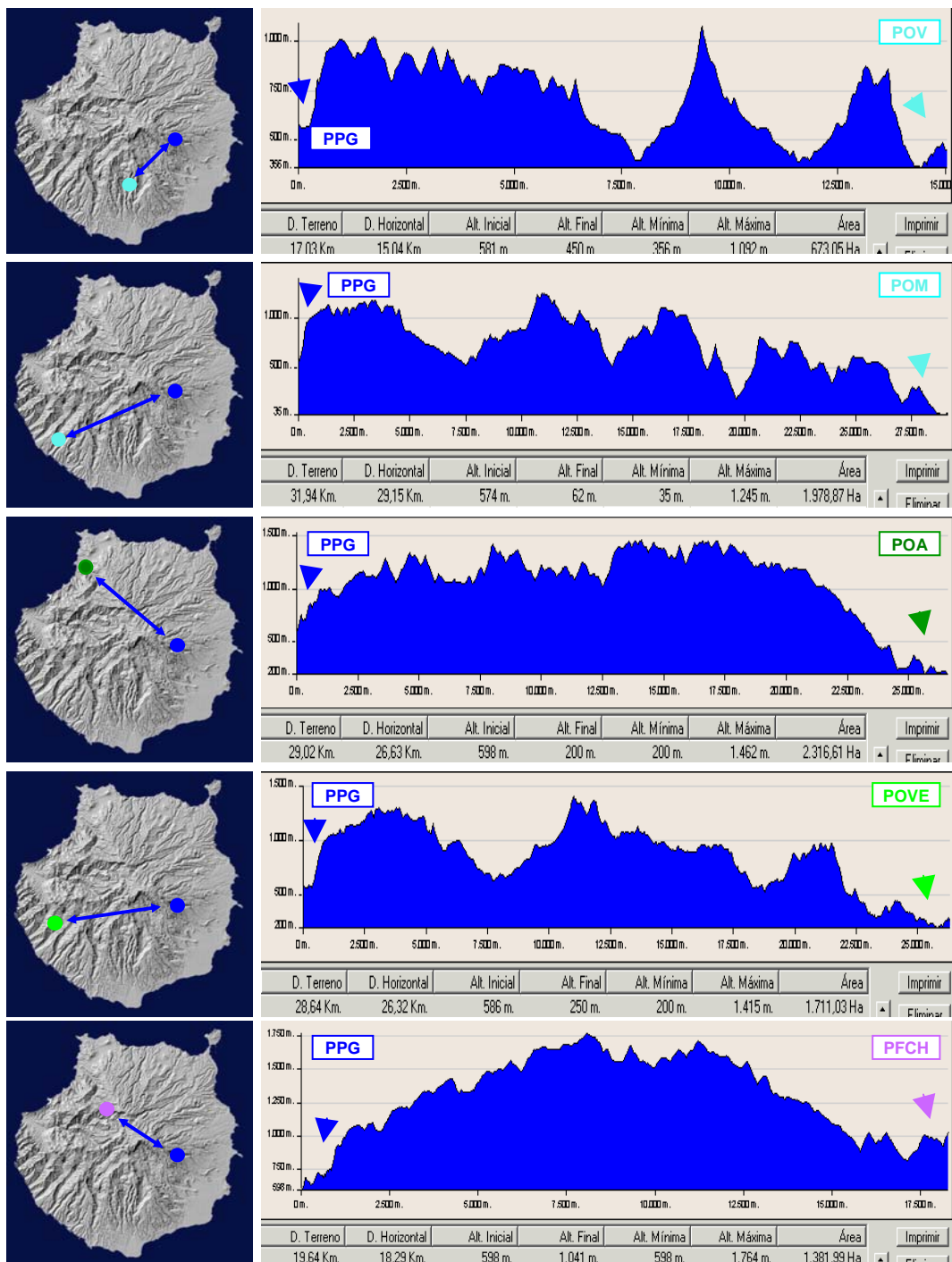


Figura 11.- Perfiles entre poblaciones. Perfiles entre la población de *P. platypetala* (Barranco de Guayadeque PPG) y las poblaciones de *P. ornata* (Barranco de los Vicentillos POV y Barranco de Mogán POM) y poblaciones sin adscripción taxonómica (Barranco de Agaete POA, Barranco de Veneguera POVE y Riscos de Chapín PFCH).

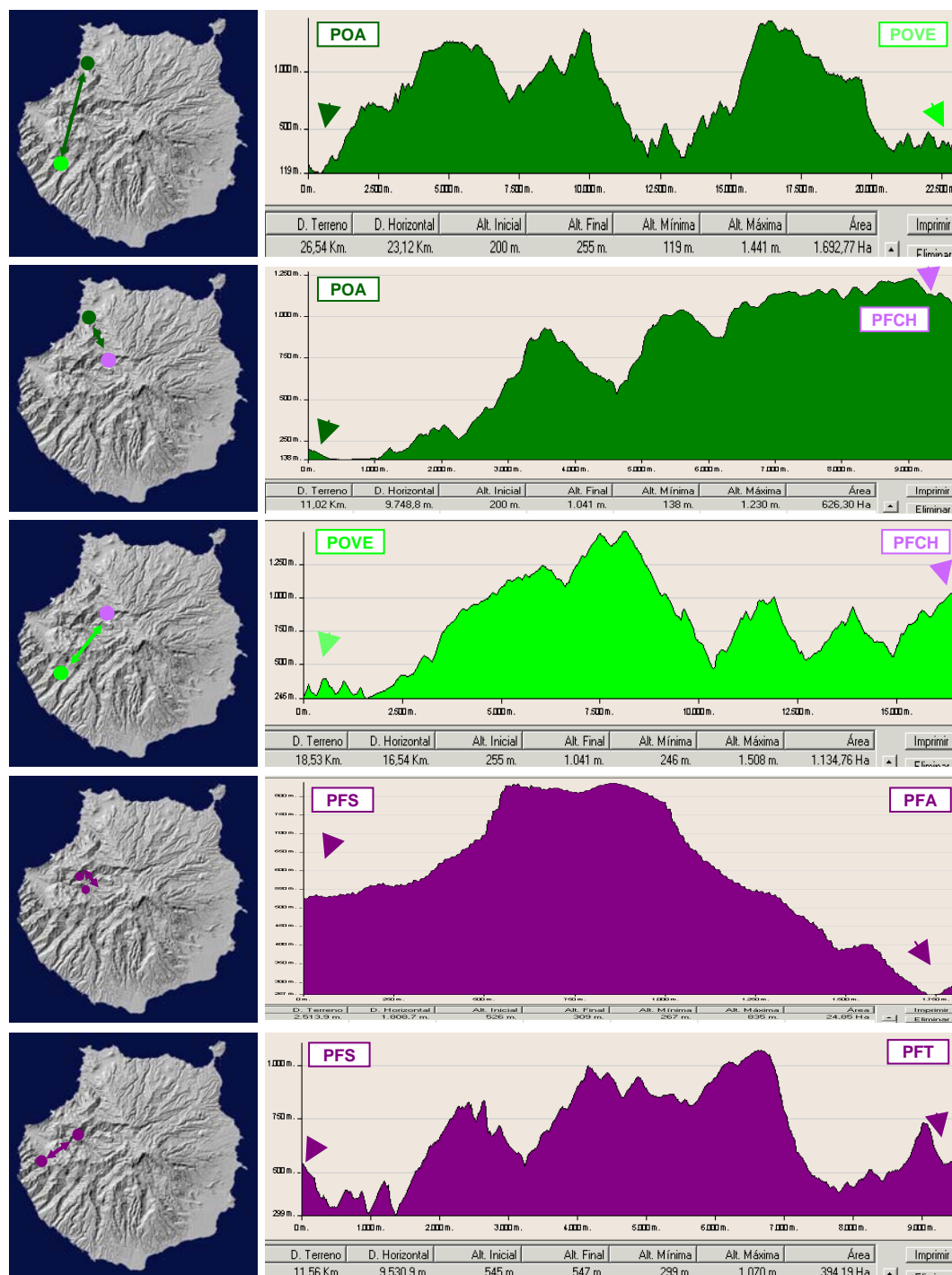


Figura 12.- Perfiles entre poblaciones. Perfiles entre las poblaciones sin adscripción taxonómica: Barranco de Agaete (POA), Barranco de Veneguera (POVE) y Riscos de Chapín (PFCH) y entre las poblaciones de *P. filifolia*: Barranco de Siberio (PFS), Barranco de La Aldea (PFA) y Tasartico (PFT).

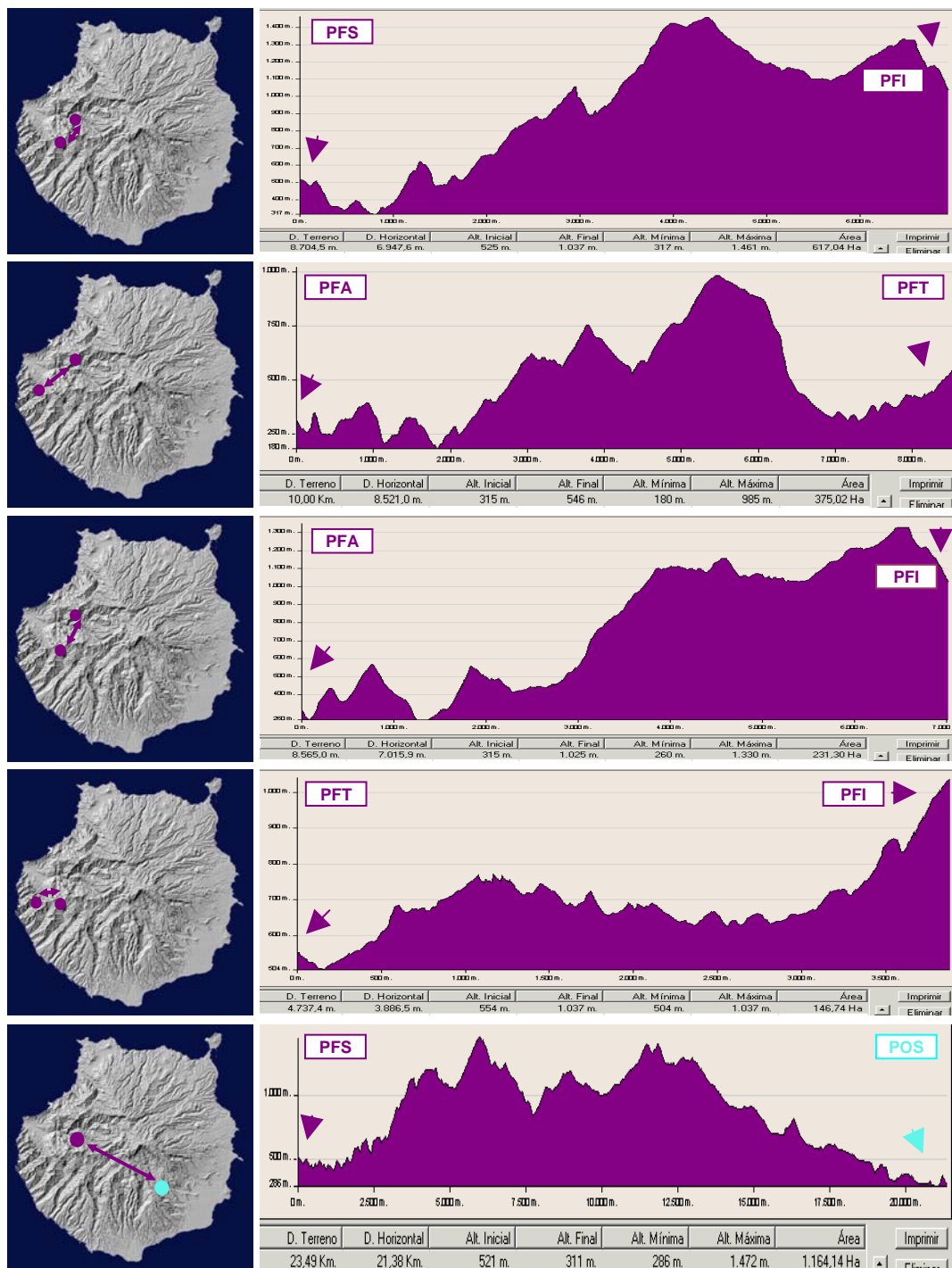
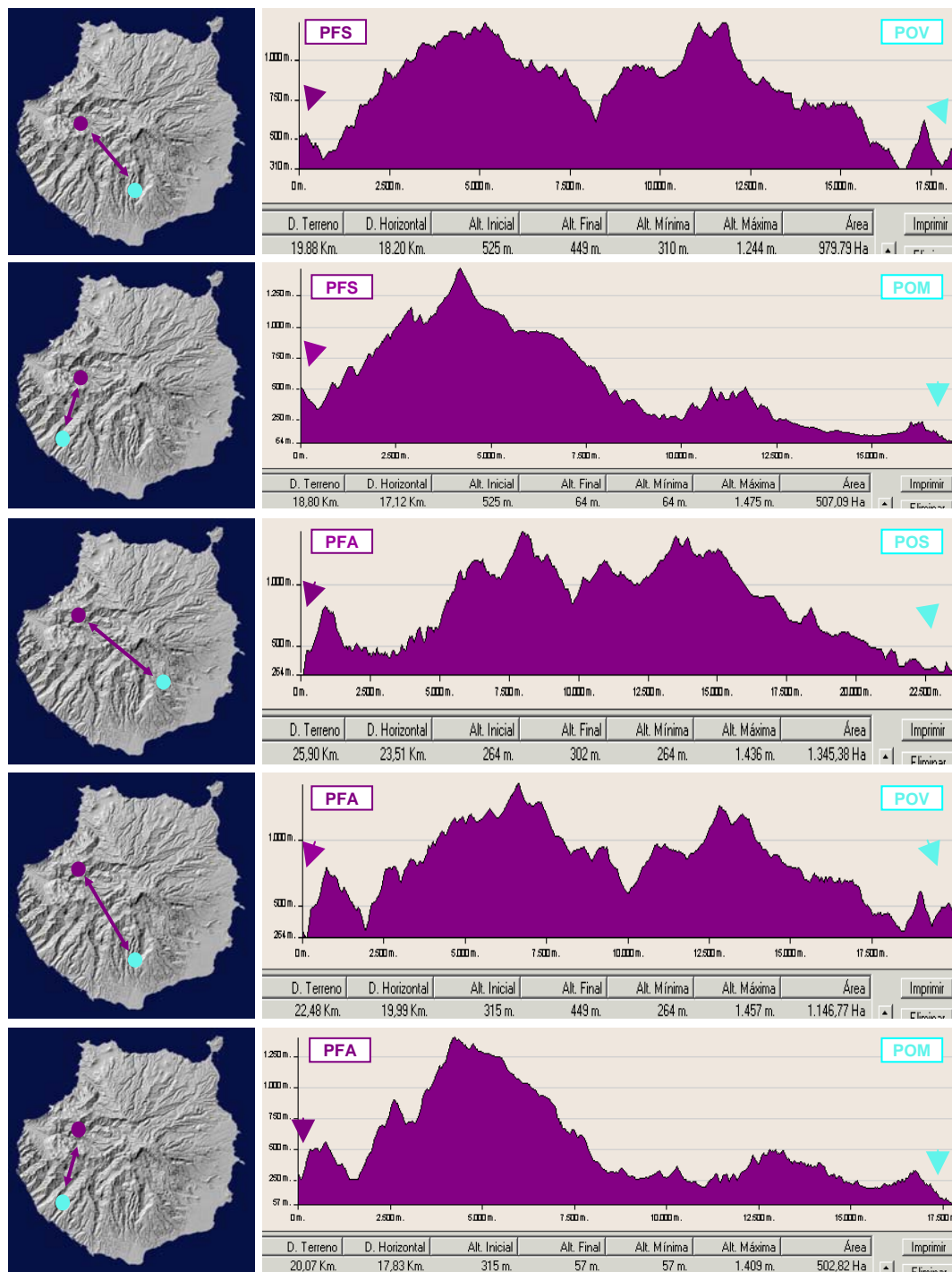


Figura 13.- Perfiles entre poblaciones. Perfiles entre las poblaciones de *P. filifolia*: Barranco de Siberio (PFS), Barranco de La Aldea (PFA), Tasartico (PFT) e Inagua (PFI); perfil entre PFS y la población Barranco de Tirajana-La Sorrueda (POS) de *P. ornata*.



**Figura 14.- Perfiles entre poblaciones.** Perfiles entre las poblaciones de *P. filifolia* (Barranco de Siberio PFS y Barranco de La Aldea PFA) y *P. ornata* (Barranco de Tirajana-La Sorrueda POS, Barranco de Los Vicentillos POV y Barranco de Mogán POM).

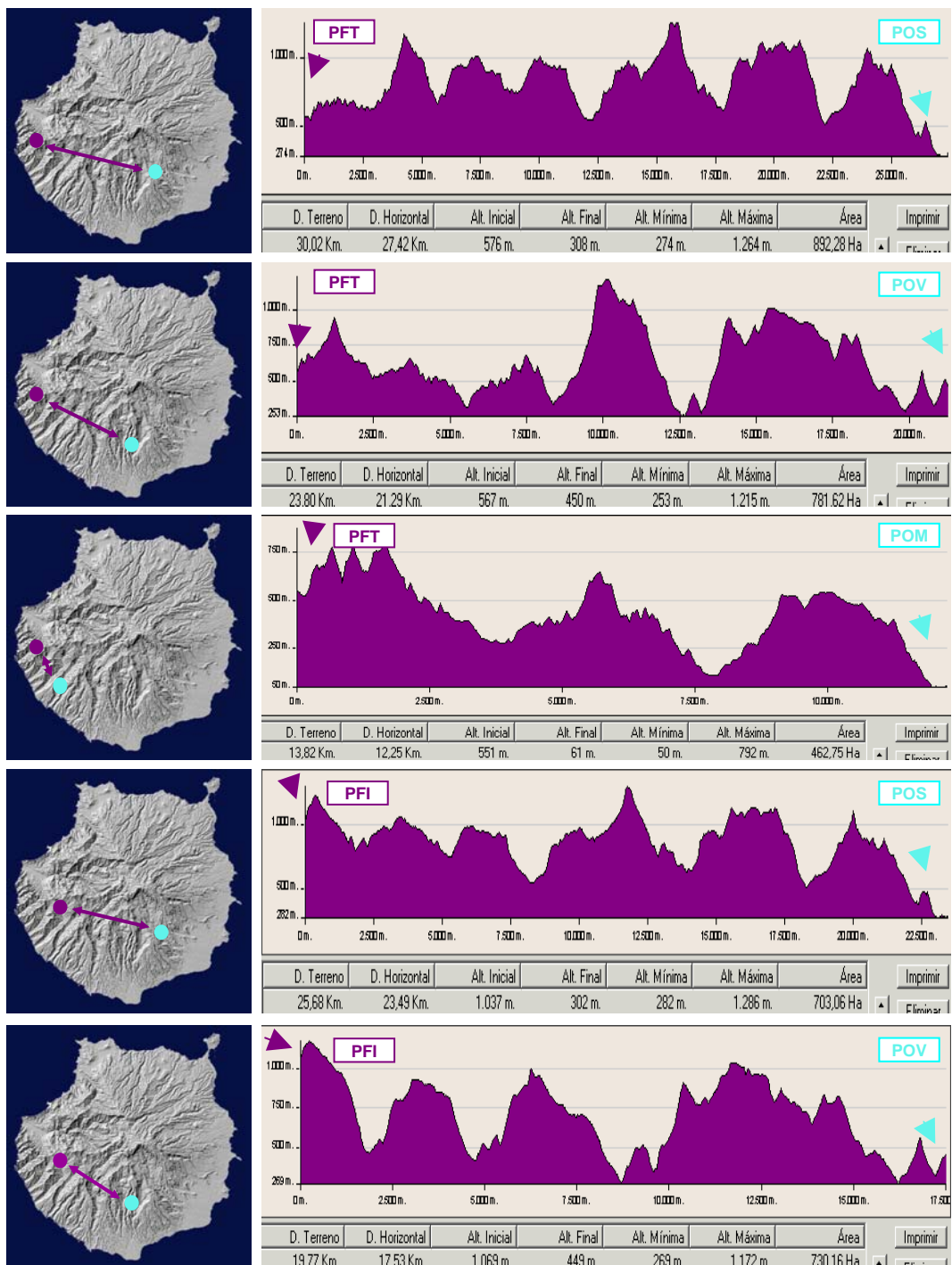


Figura 15.- Perfiles entre poblaciones. Perfiles entre las poblaciones de *P. filifolia* (Tasartico PFT e Inagua PFI) y *P. ornata* (Barranco de Tirajana-La Sorrueda POS, Barranco de Los Vicentillos POV y Barranco de Mogán POM).

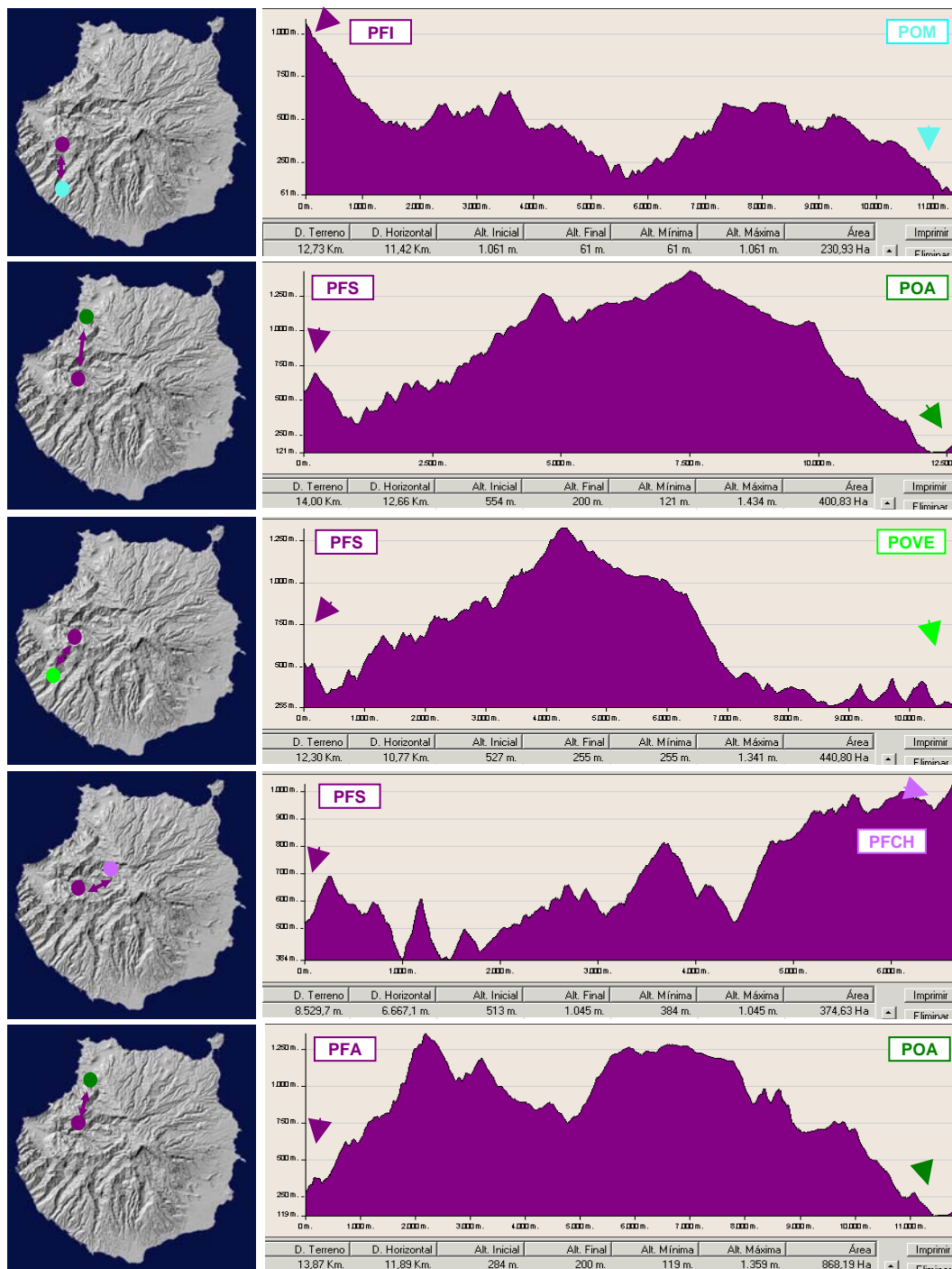


Figura 16.- Perfiles entre poblaciones. Perfil entre la población de Inagua (PFI) de *P. filifolia* y la población Barranco de Mogán (POM) de *P. ornata*. Perfiles entre las poblaciones de *P. filifolia* (Barranco de Siberio PFS y Barranco de La Aldea PFA) y las poblaciones sin adscripción taxonómica (Barranco de Agaete POA, Barranco de Veneguera POVE y Riscos de Chapín PFCH).



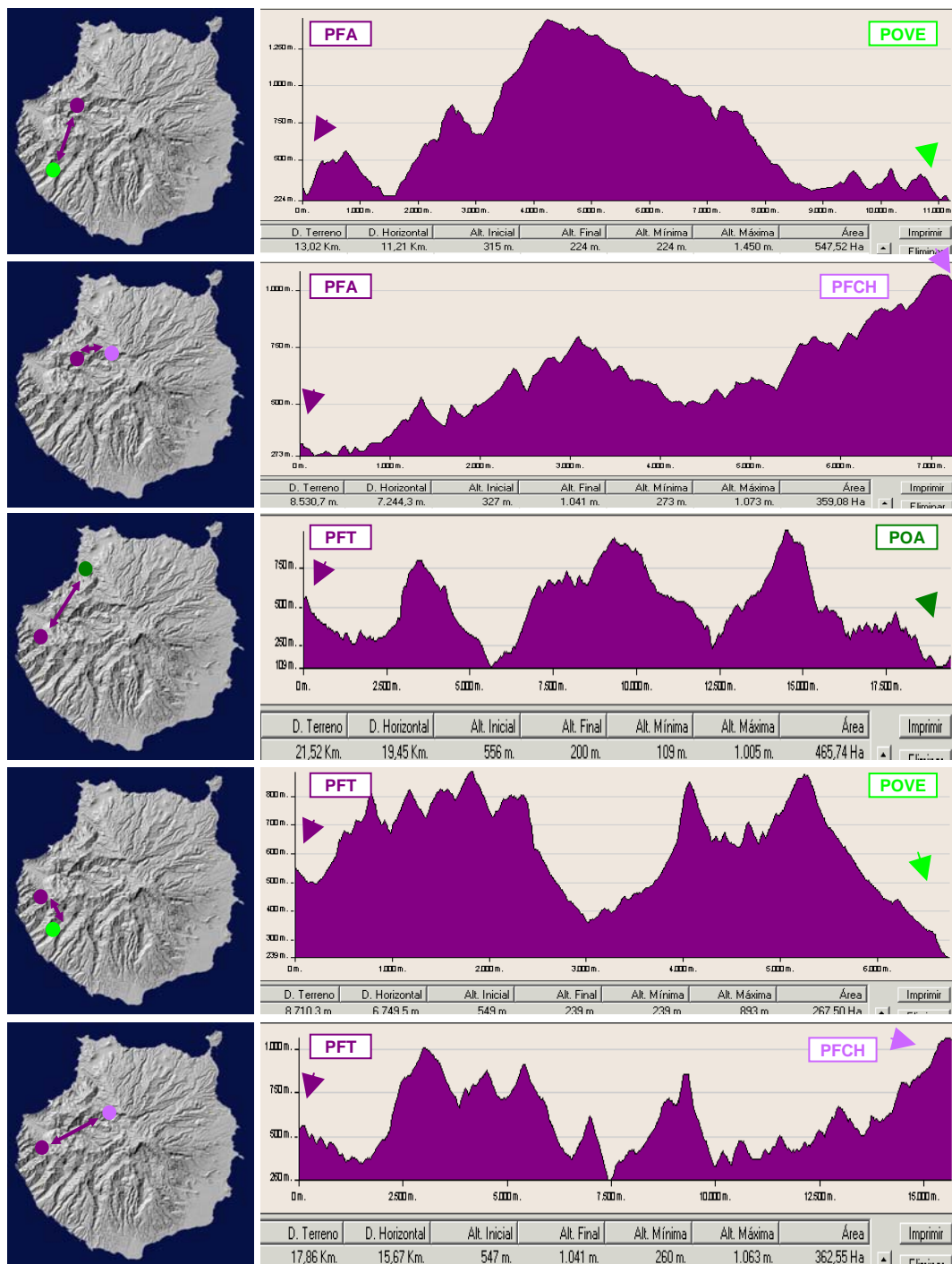
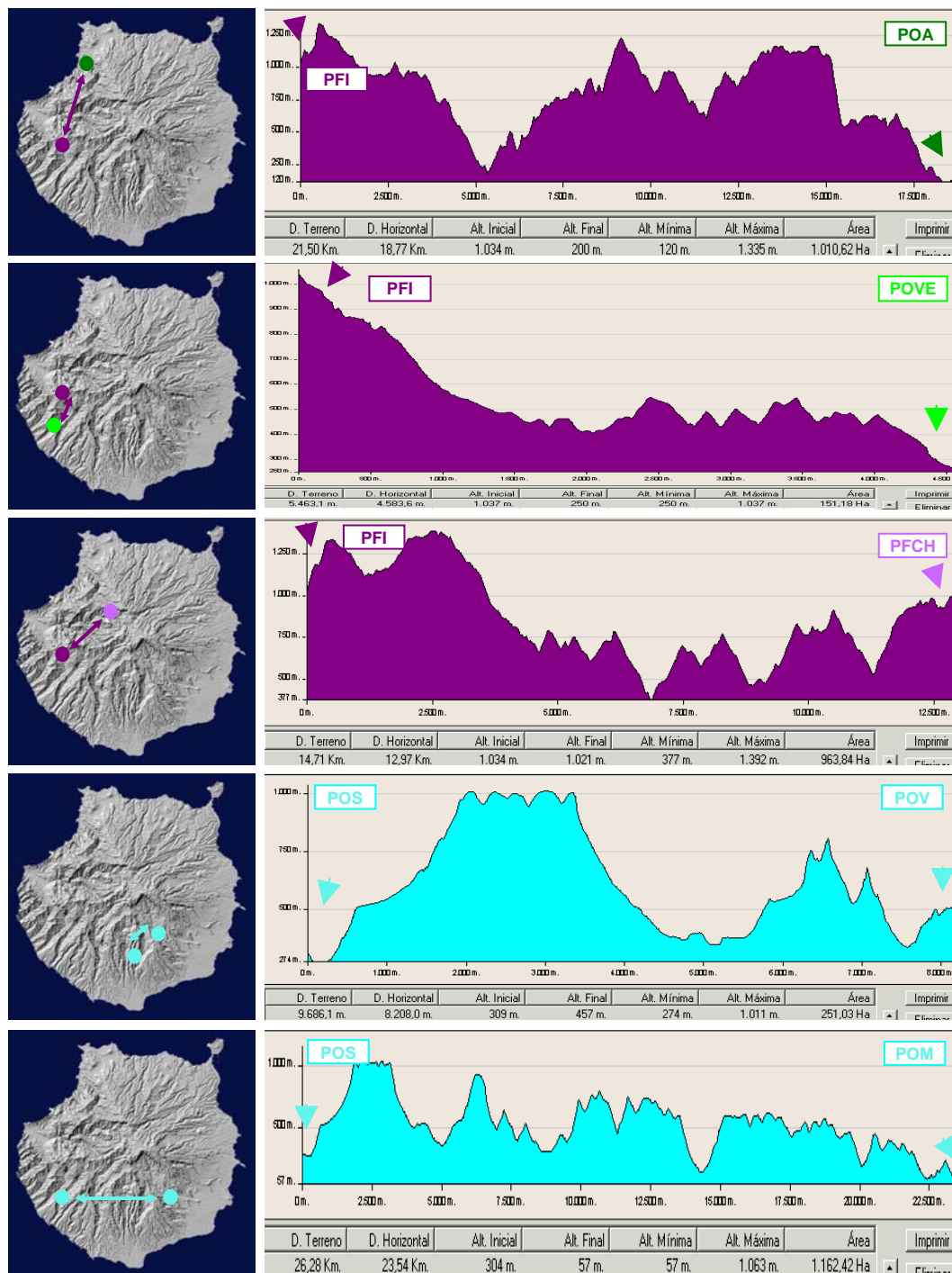
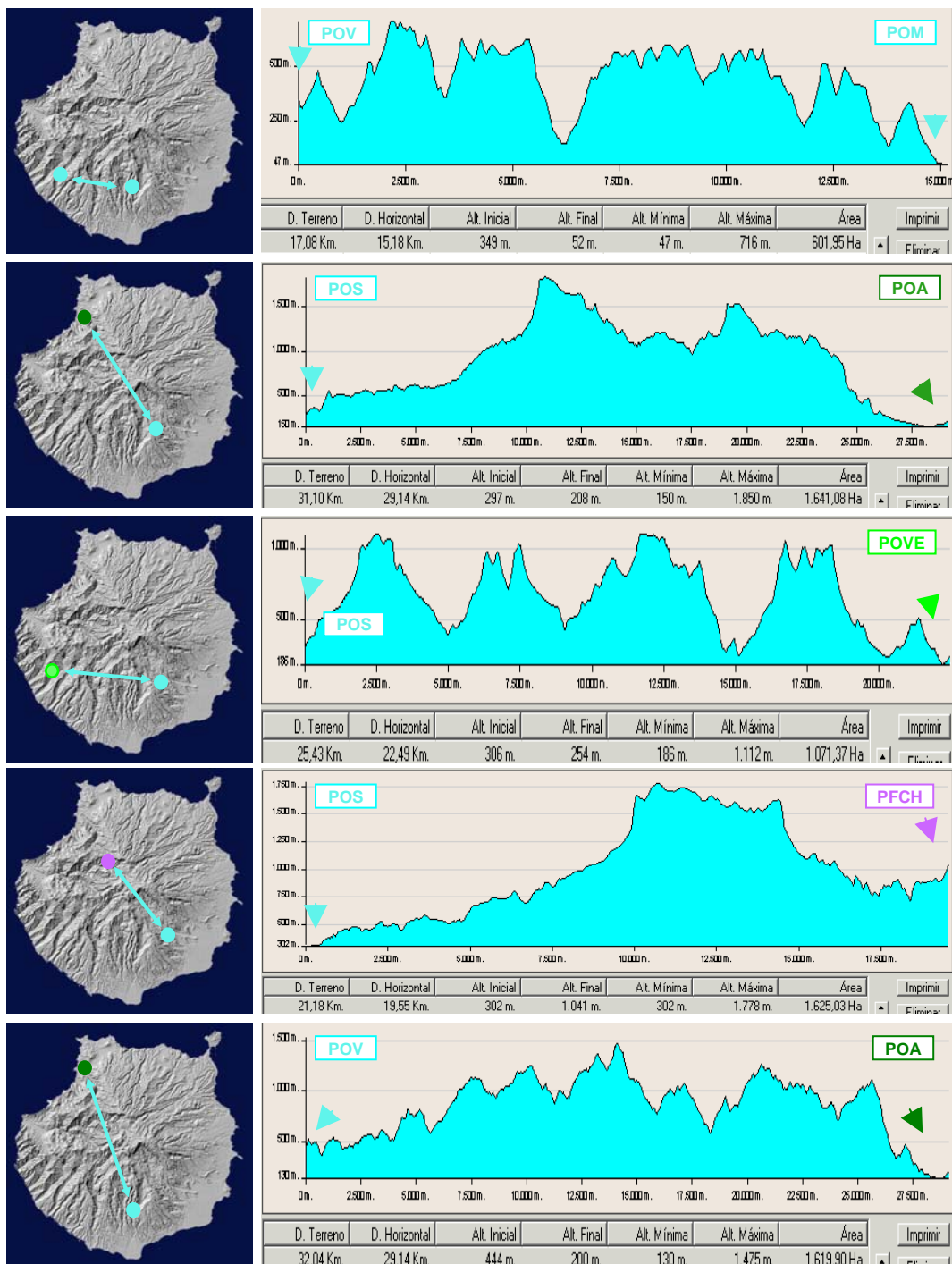


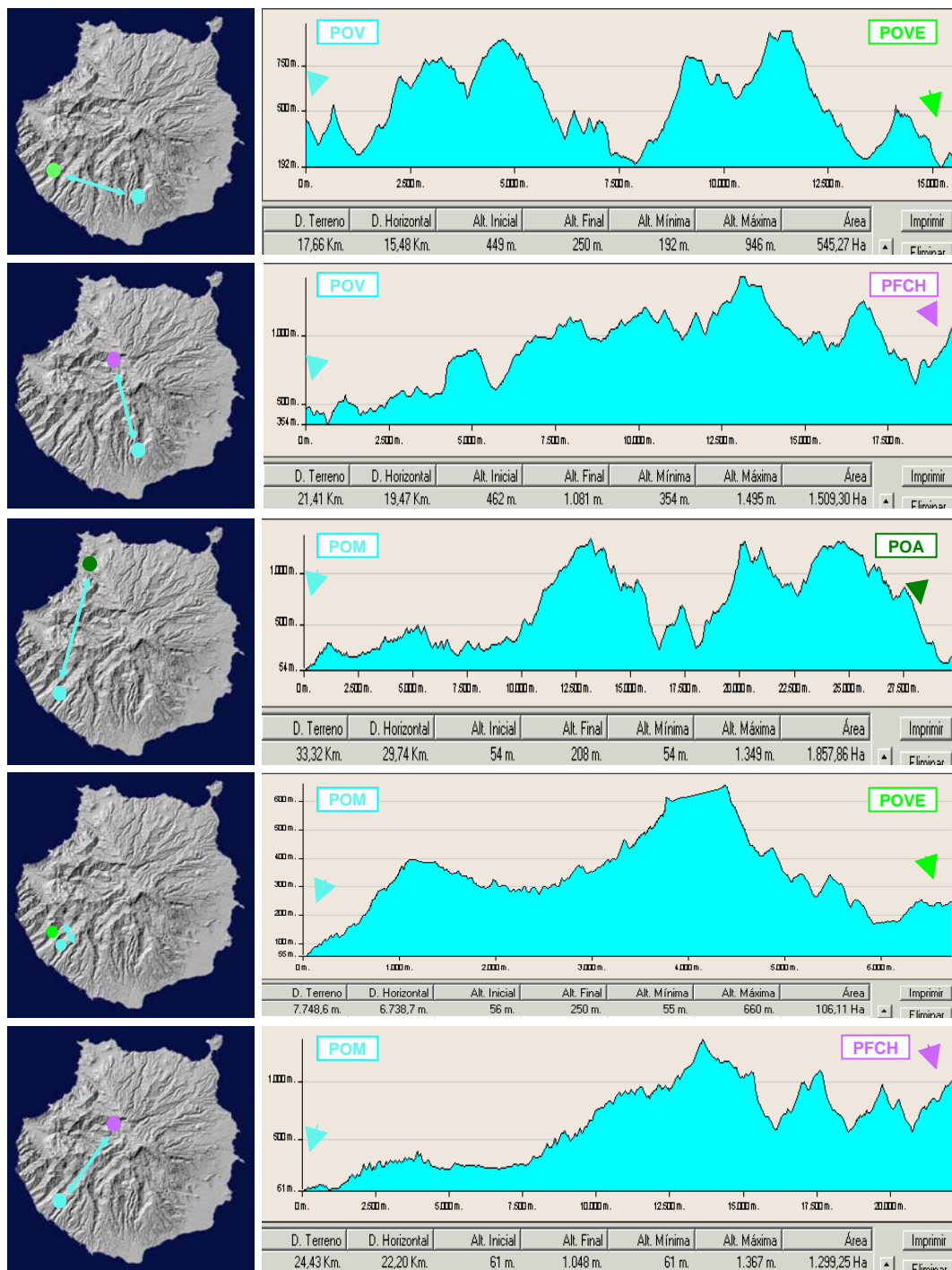
Figura 17.- Perfiles entre poblaciones. Perfiles entre las poblaciones de *P. filifolia* (Barranco La Aldea PFA y Tasartico PFT) y poblaciones sin adscripción taxonómica (Barranco de Agaete POA, Barranco de Veneguera POVE y Riscos de Chapín PFCH).



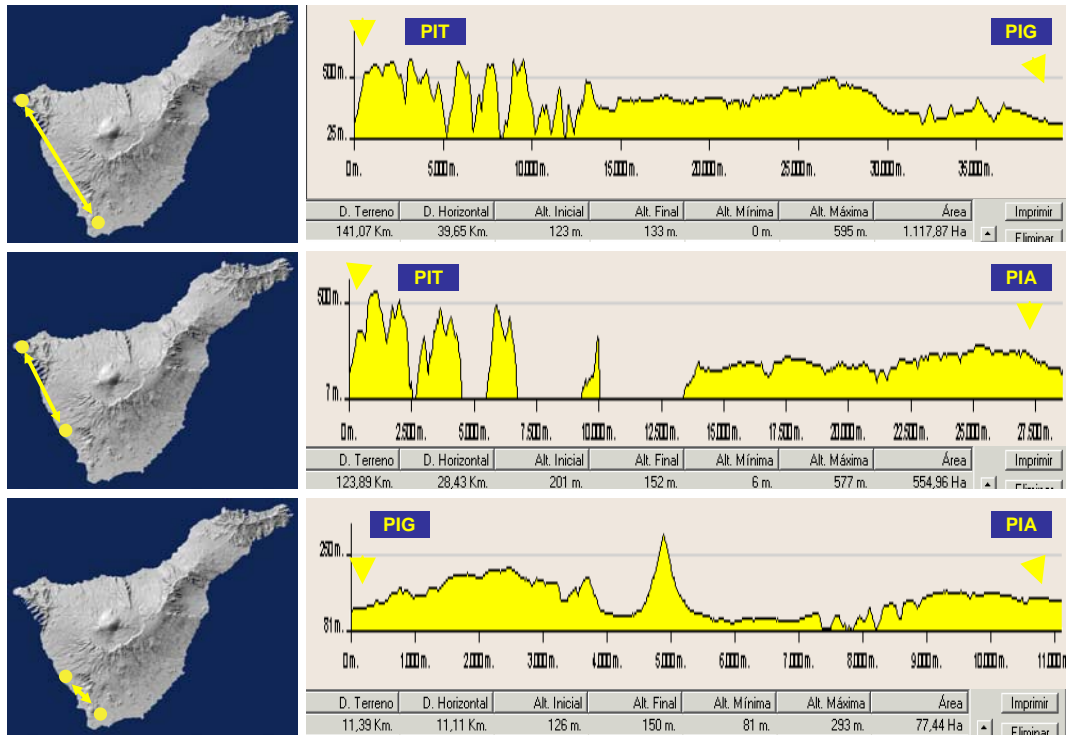
**Figura 18.- Perfiles entre poblaciones.** Perfiles entre las población de Inagua (PFI) de *P. filifolia* y las poblaciones sin adscripción taxonómica (Barranco de Agaete POA, Barranco de Veneguera POVE y Riscos de Chapín PFCH). Perfiles entre poblaciones de *P. ornata* (Barranco de Tirajana-La Sorrueda POS, Barranco de Los Vicentillos POV y Barranco de Mogán POM).



**Figura 19.- Perfiles entre poblaciones.** Perfil entre las poblaciones Barranco de Los Vicentillos (POV) y Barranco de Mogán (POM) de *P. ornata*. Perfiles entre las poblaciones de *P. ornata* (Barranco de Tirajana-La Sorrueda POS y Barranco de Los Vicentillos POV) y las poblaciones sin adscripción taxonómica (Barranco de Agaete POA, Barranco de Veneguera POVE y Riscos de Chapín PFCH).



**Figura 20.- Perfiles entre poblaciones.** Perfiles entre poblaciones de *P. ornata* (Barranco de Los Vicentillos POV y Barranco de Mogán POM) y poblaciones sin adscripción taxonómica (Barranco de Agaete POA, Barranco de Veneguera POVE y Riscos de Chapín PFCH).



**Figura 21.- Perfiles entre poblaciones.** Perfiles entre poblaciones de *P. intermedia*: Macizo de Teno (PIT), Montaña de Guaza (PIG) y Armeñime de Adeje (PIA).

## 4. BIODIVERSIDAD Y SISTEMÁTICA

La SISTEMÁTICA es el estudio científico de la BIODIVERSIDAD o diversidad de los seres vivos y de las relaciones entre ellos. Se considera como la disciplina biológica por excelencia, que nombra, describe, clasifica y determina las *relaciones* entre los seres vivos constituyendo por tanto el eje central de más *amplio rango* de la biología, al reunir y resumir todos los aspectos de los organismos: *geográficos, morfológicos, fisiológicos, genéticos, ecológicos y filogenéticos*. De esta manera las clasificaciones vegetales dejan de ser meramente descriptivas y sus objetivos se dirigen hacia la formulación de hipótesis acerca de las leyes generales y relaciones de los seres vivos (HEYWOOD, 1968; SNEATH & SOKAL, 1973; CRISCI, 1977 y 2006 a, b; CRISCI & LÓPEZ ARMENGOL, 1983; SNEATH, 1995; JENSEN, 2003; STUESSY, 2003).

Los fundamentos de la Sistemática Vegetal, centrados en las dos tendencias tradicionalmente irreconciliables de *feneticismo* y *cladismo*, se enfocan actualmente bajo las directrices de la *Deep Morphology* (STUESSY, 2003) escuela que representa una nueva perspectiva integradora para analizar, caracterizar y re-interpretar todos los datos y aspectos de la biodiversidad. Con esta nueva directriz, la BIODIVERSIDAD se considera integrada por diferentes *niveles estructurales de organización*, que abarcan desde los caracteres morfológicos observables a simple vista, hasta los observables solo con microscopía electrónica, incluyendo a demás los aspectos fisiológicos y funcionales de la *biología*

*reproductiva*, así como los *genético-moleculares*. De esta manera, la biodiversidad se contempla según cuatro niveles estructurales: 1-*Macro-morfología* (caracteres visibles del fenoma), 2-*Micro-morfología* (caracteres microscópicos del fenoma: citología, anatomía), 3-*Morfología metabólica* (proteoma: proteínas, metabolitos primarios y secundarios) y 4-*Nanomorfología* (genoma: moléculas de DNA y RNA).

El estudio de la biodiversidad se enfoca pues, bajo una perspectiva globalizadora, que aunque no se reconoce explícitamente, se manifiesta en las numerosas publicaciones de los últimos años (principalmente desde el 2000), donde se integran los estudios moleculares (tanto de diversidad poblacional como de filogenia molecular) con datos de *biología reproductiva* y/o aspectos *morfológicos* según distintos niveles de observación: micro-morfología, citogenética, palinología (CHASE, FAY & SAVOLAINEN. 2000; CRAWFORD, 2000; ENDRESS, BASS & GREGORY, 2000; PRANCE, 2000; SCOTLAND, 2000; STEVENS, 2000; STUESSY, HÖRANDL & MAYER, 2000 y 2001; DILCHER, 2001; LEVIN, 2001; RIESEBERG & BURKE, 2001; SCHAAL & LEVERICH, 2001; SOLTIS & SOLTIS 2001; STUESSY, 2001 y 2003; SYTSMA & PIRES, 2001; BACHMANN & O. GAILING, 2003; GIVNISH, 2003; ENDRESS, 2003; GLEISSBERG, 2003; HESSE, 2003; O'KANE & AL-SHEHBAZ, 2003; WEBER, 2003; CRAWFORD, MORT & ARCHIBALD, 2005; HENRY, 2005; HENDERSON, 2006; GARCÍA-VERDUGO, BERMEJO DOMÍNGUEZ, RUBIO DE CASAS, PÉREZ-CORONA, MANRIQUE, GRANADO-YELA, BALAGUER & VARGAS, 2007; KÁLMAN, MEDVEGY, PÉNZES & MIHALIK, 2007; NYBOM & BARTISH, 2007; VARGAS, 2007; ALVAREZ, PERALTA, SALAS & SPOONER, 2008; ALZATE, MORT & RAMÍREZ, 2008; BORG, McDADE & SCHÖNENBERGER. 2008; BORSCH, LOHNE & WIERSEMA. 2008; HONG-WA, 2008; KULBABA & WORLEY, 2008; LESLIE, 2008; MIRJALILI, BENNETT & POORAZIZI, 2008; PIRES & HERTWECK, 2008; SOKOLOFF, REMIZOWA, MACFARLANE & RUDALL, 2008; STÅHLBERG & HEDRÉN, 2008; VAN ETEN, PREVOST, DEEN, ORTIZ, DONOVAN & CHANG, 2008; WRIGHT, NESS, FOXE & BARRETT, 2008; ANDRES-SÁNCHEZ, RICO, HERRERO, SANTOS-VICENTE & MARTÍNEZ-ORTEGA, 2009; BAUM, AUDRAN, TORRES & MÉDAIL, 2009; MATTHEWS, 2009; SAAD & MAHY, 2009).

El estudio de estos niveles estructurales se enmarca obviamente en los distintos niveles de jerarquía taxonómica incluyendo los infra-específicos de población natural, que reflejan la historia micro-evolutiva de las especies que incluye la Biología de Poblaciones (SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001, STUESSY, 2003; WEBER, 2003; SOLTIS *et al.*, 2005; PIRES & HERTWECK, 2008). Aunque un análisis sistemático completo requiere datos de los cuatro niveles estructurales, cada uno de ellos se considera más o menos adecuado según su relación con cada una de las tres áreas de la SISTEMÁTICA: I-Taxonomía, II-Evolución o especiación y III-Filogenia (ver esquemas de niveles de organización y sistemática):

I- En el área de *Taxonomía y clasificación* se considerarán más adecuados los estudios de los niveles estructurales fundamentalmente referidos a la Macro-morfología (1) y Micro-morfología (2). II- En el área destinada al estudio de los *Procesos evolutivos de divergencia poblacional* (especiación), aunque se considerarán adecuados los cuatro niveles que pueden informar de los fenómenos de divergencia poblacional (adaptación, hibridación, diversificación, radiación), revelan especial interés los niveles de micro-morfología (2), caracterización molecular de proteínas por isoenzimas (3) y caracterización genético-molecular de ADN (4), como fuentes de variación micro-morfológico-reproductiva y genética dentro y entre poblaciones. III- En el área destinada a la *Filogenia* (cladismo) o genealogía de especies se incluyen los caracteres conservativos que no han sido sometidos a la selección ambiental (o

mínimamente). Se considerará más adecuado o máximamente predictivo el Nivel 4 molecular del genoma (ADN ó ARN) y a veces el nivel 2 de algunos micro-caracteres palinológicos y/o citogenéticos y Nivel 3 molecular o proteoma (isoenzimas).

Esta filosofía integradora en los estudios de la *biodiversidad* o SISTEMÁTICA VEGETAL, potencia y hace resurgir con fuerza el *feneticismo* y técnicas de la *taxonomía numérica* y análisis multivariante y centra sus exigencias globalizadoras en una serie de requisitos mínimos que hacen informativos y comparables los caracteres de los *cuatro niveles estructurales*, como se verá más adelante (ver esquemas de niveles de organización y sistemática).

#### 4.1. NUEVO ENFOQUE DE LOS ESTUDIOS DE BIODIVERSIDAD. SISTEMÁTICA VEGETAL Y DEEP MORPHOLOGY

La Sistemática Vegetal pues, se enfoca actualmente bajo una perspectiva globalizadora que re-interpreta y caracteriza la biodiversidad tanto morfológica como genética. Aunque no se reconozca explícitamente como *Deep Morphology*, este enfoque integrador se evidencia en las numerosas publicaciones de los últimos años, donde se combinan los datos *moleculares* (tanto de diversidad poblacional como de filogenia) con los de *biología reproductiva* y/o aspectos *morfológicos* según distintos niveles de observación.

Este trabajo que enfoca los estudios sistemáticos de *Parolinia* con la nueva perspectiva de la *Deep Morphology* donde la biodiversidad se contempla según *cuatro niveles estructurales* incluye, desde caracteres morfológicos observables a simple vista, hasta los observables solo con microscopía electrónica, abarcando además aspectos fisiológicos y funcionales de *biología reproductiva*, como también *genético-moleculares* por isoenzimas (ver esquemas de niveles de organización y sistemática).

Esta nueva filosofía de la sistemática vegetal actual, potencia y hace resurgir con fuerza el *feneticismo* y *taxonomía numérica* con las técnicas tradicionales del *análisis multivariante* mediante las cuales la Sistemática ha cuantificado sus procedimientos sosteniendo como principios más importantes para la clasificación biológica, la *similitud* morfológica (fenotípica) basada en el análisis de un gran número de caracteres con el mismo peso o importancia, después de cumplir rigurosamente con las etapas de: 1º) elección de *UTOs* (Unidades Taxonómicas Operativas) estableciendo los niveles jerárquicos de *individuo*, *población natural* o *taxon*, 2º) elección de los grupos de *caracteres* o variables, 3º) caracterización y determinación de los *estados* de los caracteres u homologías y 4º) determinación del número mínimo de *UTOs* y de caracteres. Los grupos o relaciones de *similitud* entre *UTOs*, se determinan pues por la asociación y correlación de los datos de los caracteres, sin incluir la filogenia (genealogía) aunque no la descartan.

Para hacer informativos y comparables los caracteres de los cuatro niveles estructurales de la *biodiversidad* la *Deep Morphology* centra sus exigencias integradoras en una serie de *requisitos mínimos* por los que: 1º. Se deben escoger los caracteres del *nivel estructural apropiado* a la problemática o área de la Sistemática en cuestión. 2º. Se deben elegir y definir los *caracteres* con precisión (cuantitativos, cualitativos, continuos, discretos) identificando con rigor sus *estados* (homologías). 3º. Se deben detectar *correlaciones* entre *caracteres* del mismo o distinto nivel estructural, identificando así posibles complejos estructurales co-adaptados. 4º. Se debe determinar la *congruencia taxonómica* según los *resultados* obtenidos bajo la perspectiva de por lo menos DOS de los cuatro niveles estructurales establecidos.

## 4.2. BIOLOGÍA DE POBLACIONES. BIODIVERSIDAD Y MICRO-EVOLUCIÓN. FUNDAMENTOS BIOLÓGICOS

Este estudio donde se contempla el género *Parolinia* con la nueva perspectiva analiza la *biodiversidad poblacional* de las 7 especies del género según los *cuatro niveles estructurales*, llevándose a cabo fundamentalmente desde los niveles de Macro-morfología, Micro-morfología y de isoenzimas enmarcados en las áreas I y II de la SISTEMÁTICA (I-Taxonomía y II-Evolución o especiación) contemplando especialmente: análisis taxonómico del género y de los *procesos evolutivos* de *divergencia poblacional* o especiación.



Estos análisis se verán complementados también con datos del nivel 4 genético-molecular de ADN relativos a la filogenia molecular de *Parolinia* y parientes allegados (III-Filogenia) por confrontaciones de la información bibliográfica disponible (WARWICK *et al.*, 2007; JAÉN *et al.*, 2007).

El estudio de *Parolinia* se centrará por tanto específicamente en una serie de análisis poblacionales de las especies del género, a partir de los tres primeros niveles estructurales de biodiversidad, como fuentes de variación macro y micro-morfológico-reproductiva y genética por isoenzimas, dentro y entre las poblaciones de *Parolinia*.

La *biología* y *estructura* de las POBLACIONES NATURALES está referida a dos elementos distintos pero indivisibles e interrelacionados, la estructura *morfológico-reproductiva* y *demográfica* de los *individuos* y la estructura *genética*, diferenciándose principalmente según las disciplinas y técnicas de estudio (RICHARDS, 1987 y 1997; LANDE, 1988; FALK & HOLSINGER, 1991; STLAKIN, 1994; FRANKEL *et al.*, 1995; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001).


La *estructura morfológico-reproductiva* incluye también los aspectos vegetativos y demográficos del *ciclo vital* asociados al nacimiento, reproducción, dispersión (*flujo génico*) y



muerte de los individuos, siendo necesario determinar los sistemas de polinización (*flujo polínico*), sistemas sexuales, sistemas de incompatibilidad, sistemas de cruzamientos y eficacia reproductiva.

La *estructura genética*, determinada por la estructura de los individuos de la población y por su biología reproductiva, está determinada también por la incidencia de procesos genéticos como la *deriva*, *selección*, *mutación* y *flujo génico*, siendo necesario para comprender el patrón de variación genética de las poblaciones naturales y especies, determinar los *genotipos* de los diferentes individuos de la población junto con sus frecuencias alélicas.

**BIODIVERSIDAD & SISTEMÁTICA: NIVELES DE ORGANIZACIÓN**  
 Deep Morphology: complejidad estructural de los organismos (Stuessy, 2003 modificado)

BIODIVERSIDAD	SISTEMÁTICA		
	I - TAXONOMÍA	II - EVOLUCIÓN ESPECIACIÓN	III - FILOGENIA
 <p><b>1 - MACRO</b></p>	fenotipos filético	adaptación radiación inter poblacional	análisis evolutivos filograma fenograma
 <p><b>2 - MICRO</b></p>	fenotipos filético	adaptación diversificación hibridación intra & inter poblacional	evolución caracteres ratios evolución fenograma cladograma
 <p><b>3 - METABÓLICO PROTEICO</b> (isoenzimas)</p>	fenotipos filético	adaptación diversificación intra & inter poblacional	innovaciones ratios evolución fenograma cladograma
 <p><b>4 - NANO</b> (ADN, ARN)</p>	genotipos filético filogenético	diversificación hibridación intra & inter poblacional	cladograma

### 4.3. BIOLOGÍA REPRODUCTIVA, BIODIVERSIDAD Y POBLACIÓN NATURAL. APLICACIONES A LA CONSERVACIÓN

El conocimiento de las correlaciones morfológico-reproductivas y genéticas se considera de suma importancia y uno de los pilares maestros de la *biología de poblaciones* que debe sustentar el mantenimiento y conservación de su biodiversidad y perdurabilidad en el tiempo, que al mismo tiempo, sustenta el potencial evolutivo de las especies.

Asimismo el conocimiento de estos patrones de biodiversidad en el espacio y en el tiempo, constituye uno de los pilares maestros sobre los que se debe apoyar la conservación de las especies para paliar su erosión a corto, medio y largo plazo (RICHARDS, 1986 y 1997; FALK & HOLSINGER, 1991; SCHEMSKE *et al.*, 1994; HAMRICK & GODT, 1996 y 1997; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997; BARRETT, 1995, 1998 y 2003; GRANT, 1998; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001; ANDERSON *et al.*, 2002).

Según algunos autores el destino ineludible de todas las especies hacia la extinción, se hace especialmente patente en las floras insulares (FRANKHAM, 1997, 1998; STUESSY *et*

*al.*, 1998; FERNÁNDEZ-PALACIOS & MARTÍN ESQUIVEL, 2001). De hecho hoy se sabe que un 80% de las extinciones conocidas desde la expansión europea (desde el año 1600 hasta la actualidad) ha sido en especies insulares. Al parecer la probabilidad de que una especie insular se extinga es de unas 40 veces superior a que lo haga una continental (BOWEN & VAN VUREN, 1997).

El factor responsable de esta altísima vulnerabilidad se atribuye al escaso número y tamaño de las poblaciones de las especies endémicas, generalmente circunscritas a una única isla, cuando no a un único risco o barranco como son algunas de las situaciones en el género *Parolinia*. En estas condiciones cualquier alteración del hábitat, ya sea natural o inducida por la actividad humana puede ser irre recuperable.

#### 4.3.1. Biodiversidad, sistemas de reproducción y componente filogenético

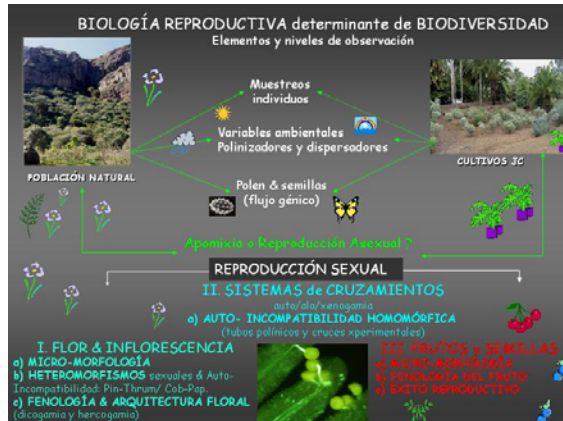
Los *sistemas de cruzamiento* causa determinante de la biodiversidad poblacional, se consideran sin duda alguna íntimamente relacionados a los síndromes florales morfológicos y fisiológicos, configurando los distintos mecanismos de polinización (primera oportunidad de *flujo génico*), sistemas sexuales y/o distintos sistemas de auto-incompatibilidad, siendo responsables por tanto del éxito reproductivo, transmisión genética entre generaciones y de su configuración y dinámica genético-morfológica evolutiva (WEBB, 1984; RICHARDS, 1986 y 1997; BARRETT, 1995; 1998, 2003 y 2008; BARRETT, HARDER & WORLEY, 1996 y 1997; HUSBAND & SCHEMSKE, 1995, 1996 y 2000; HAMRICK & GODT, 1996; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997; GIVNISH, 1997 y 1998; GRANT, 1998; ANDERSON *et al.*, 2001; BERNARDELLO *et al.*, 2001; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001; PÉREZ DE PAZ, 2002; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007). Tras la doble fecundación en las plantas superiores, la flor (ovario) se transforma en fruto madurando paralelamente el endospermo y embrión conformando las semillas que se dispersan, haciendo posible la segunda oportunidad de migración del *flujo génico*.

De vital importancia es el alto “componente filogenético” con fuerte valor predictivo que nos da “pistas” en las especies amenazadas de los síndromes florales y reproductivos así como de la diversidad genética, de manera que los taxones relacionados son similares, informando además de los procesos de diversificación de la flora endémica, siendo fundamental para identificar los problemas de EROSIÓN y anomalías reproductivas. Como consecuencia, la correcta caracterización de la *biodiversidad* de una especie amenazada, está íntimamente relacionada con la de otros CONGÉNERES no amenazados (WEBB, 1984; HAMRICK & GODT, 1996; GITZENDANNER & SOLTIS, 2000).

La *supervivencia* de una especie depende fundamentalmente de la eficacia reproductiva de cada una de sus *poblaciones naturales*, que a su vez configura la estructura de la diversidad genético-morfológica de sus individuos, de manera que, siendo causa o efecto, el *éxito reproductivo* constituye uno de los factores limitantes junto con otros agentes intínsecos y extrínsecos (Capítulo III: 346-347). En la actualidad el nuevo contexto de *conservación* considera que la integración de disciplinas debe constituir la base científica necesaria y adecuada que aporte resultados y directrices para las estrategias de recuperación y conservación de las floras amenazadas. La Estrategia Global para la Conservación Vegetal asume la necesidad de estudios globalizados multidisciplinares de Biodiversidad y Biología de Poblaciones como base científica de la *Biología de la Conservación* que genera estrategias de recuperación para las especies amenazadas con acciones específicas y eficaces tanto preventivas como correctoras y tanto *in situ* como *ex situ* (HEYWOOD & IRIONDO, 2003).

### 4.3.2. Biología reproductiva, biodiversidad y micro-evolución. Población natural

Actualmente, la DIVERSIDAD taxonómica y con ello las distintas formas de micro-evolución y especiación se contemplan como procesos biológicos condicionados por variables ambientales, mecanismos reproductivos y por la genética de cada una de sus *poblaciones naturales*, siendo este nivel infra-específico la materia prima de la evolución biológica donde



realmente se da oportunidad a los taxones para desenvolverse bajo diferentes condiciones ambientales.

La *población natural* constituye, por tanto, la unidad funcional reproductiva y ecológica, recurso de supervivencia y de potencial evolutivo identificándose como unidad básica de la especie, donde se configuran los *ciclos reproductivos* y donde se producen los cambios genéticos y por tanto adaptativos. Cualquier modificación en el número de individuos (genotipos y/o

fenotipos) puede destruir adaptaciones locales rompiendo complejos o asociaciones genéticas co-adaptadas, alterando su ciclo y éxito reproductivo (HAMRICK & GODT, 1989, 1996 y 1997; FALK & HOLSINGER, 1991; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BARRETT *et al.*, 1997; BRIGGS & WALTERS, 1997; RICHARDS, 1997; BARRETT, 1998; GRANT, 1998; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001).

A nivel de población natural los *sistemas de reproducción* son, por tanto, los que determinan la *biodiversidad* o variabilidad de los individuos (fenotipos y genotipos) a su vez regulados e influenciados por mecanismos genéticos donde además intervienen factores de carácter ambiental (bióticos y abióticos) y estocástico (mutaciones), sin olvidar el alto *componente filogenético* de las especies responsable de sus sistemas de cruzamiento, biodiversidad y procesos de diversificación.

El seguimiento conjunto de la evaluación morfológica y genético-molecular de los *fenotipos* y *genotipos* de las poblaciones naturales de una determinada especie, no solamente contribuye al conocimiento de su variabilidad, estructura y procesos evolutivos subyacentes a la diversificación y especiación, sino que proporciona un tipo de información clave y de aplicación directa en la conservación de especies amenazadas, especialmente relacionada al riesgo de extinción a corto, medio y largo plazo pudiendo asegurar la respuesta evolutiva ante cambios estocásticos (HAMRICK & GODT, 1996 y 1997; BARRETT *et al.*, 1997; BARRETT, 1998; GIVNISH, 1997 y 1998; ATKINSON, 1998; PÉREZ DE PAZ, 2002; STUESSY, 2003).

#### 4.3.2.1. Biología reproductiva y biodiversidad. La flor, estructura y función.

La *flor* es la protagonista de la reproducción sexual en los vegetales superiores donde todos y cada uno de sus órganos y verticilos están adaptados y dirigidos exclusivamente a favorecer el éxito de esta función. Desde que las Angiospermas comenzaron su expansión en el Cretácico, las flores evolucionaron para conseguir una mayor diversidad constituyendo nuevos y variados síndromes de polinización, sistemas sexuales y de sistemas de cruzamiento (ENDRESS, 1994; LLOYD & BARRET, 1996; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; VOGEL, 1996; RICHARDS, 1997; ANDERSON *et al.*, 2001; BERNARDELLO *et al.*, 2001).

La estructura y arquitectura de la *flor* es decir la morfología, color, número y disposición

de los verticilos del cáliz, corola, androceo y gineceo son de vital importancia para la comprensión de la biología floral, síndromes de polinización, sistemas sexuales y de auto-incompatibilidad en las angiospermas y especies vegetales en general. Asimismo son causa determinante de los *sistemas de cruzamiento* siendo responsables por tanto del *éxito reproductivo* poblacional, transmisión *genética* entre generaciones y de su configuración y dinámica genético-morfológica evolutiva (LYNCH, 1986 y 1996; LYNCH & HILL, 1986; RICHARDS, 1986 y 1997; HAMRICK & GODT, 1989, 1996 y 1997; FALK & HOLSINGER, 1991; SCHEMSKE *et al.*, 1994; FRANKEL, BROWN & BURDON, 1995; HUSBAND & SCHEMSKE, 1995, 1996 y 2000; BARRETT, 1995, 1998 y 2003; BARRETT, HARDER & WORLEY, 1996 y 1997; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997; GIVNISH, 1997 y 1998; GRANT, 1998; HOLSINGER, 2000; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001).

Las *flores* según sus órganos y sistemas sexuales están destinadas a producir gametos para que se verifique en el ovario la fecundación del óvulo que posteriormente dará lugar a los frutos y semillas. En la flor hermafrodita los gametos masculinos coexisten con los femeninos que se forman en órganos diferentes, androceo y gineceo. En el androceo, formado por los estambres se produce el polen (gametofito masculino móvil) que se tendrá que desplazar para alcanzar al óvulo (gametofito femenino inmóvil) en el interior del gineceo, de la misma o distinta flor o individuo. Cuando el polen alcanza la superficie del estigma y tiene lugar la emisión del tubo polínico que le permite, a lo largo del estilo, llegar al ovario y adentrarse en el óvulo, se puede producir la doble fecundación, siempre y cuando se lo permitan los sistemas de auto-incompatibilidad.



Los síndromes florales *morfológicos* y *fisiológicos* se consideran íntimamente relacionados, además de con los sistemas sexuales, con los sistemas de *auto-incompatibilidad* que también controlan los *cruzamientos* y apareamientos entre los individuos más o menos relacionados de la población.

Desde esta perspectiva, los *ciclos reproductivos* de las especies con las distintas formas de reproducción vegetal, sexual y/o asexual, tienen una serie de características propias, *intrínsecas* e inherentes a los grupos taxonómicos vegetales, referidas a los caracteres reproductivos, generalmente de gran valor taxonómico y sistemático en los sistemas de clasificación vegetal.

Estos caracteres, fundamentalmente encabezados por las distintas formas y estructuras de flor, tienen un alto componente filogenético, determinan los distintos síndromes de polinización y a su vez los distintos sistemas sexuales así como los diferentes mecanismos de auto-incompatibilidad, y todos ellos a su vez, condicionan y controlan los sistemas de cruzamiento (auto-alo-xenogamia) y la *eficacia reproductiva* o producción de *frutos* y *semillas* viables de la población natural, estos últimos también considerados tradicionalmente como caracteres de gran valor taxonómico y sistemático (WEBB, 1984; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BARRETT *et al.*, 1997; GIVNISH, 1997 y 1998; RICHARDS, 1997; BARRETT, 1998; SOLTIS & GITZENDANNER, 1999; GITZENDANNER & SOLTIS & 2000; PÉREZ DE PAZ, 2002).

Otras características del ciclo reproductivo son ajenas y *extrínsecas* a las propias especies vegetales, como los agentes o vectores de polinización (primera oportunidad de flujo génico) bióticos (animales) y/o abióticos (agua o aire) estrechamente relacionados a las

variables ambientales, pero que forman parte y son co-protagonistas del proceso de polinización y sistemas de cruzamientos, así como de la dispersión de frutos y semillas (segunda oportunidad de *flujo génico*) y por tanto co-partícipes de la eficacia reproductiva con consecuencias directas en la configuración de la descendencia.

#### 4.3.2.2. La flor. Desarrollo fenológico, dicogamia, polinización y sistemas de cruzamiento

Los distintos elementos de la flor, según los verticilos, pueden estar implicados en uno o varios de los *procesos reproductivos* de forma simultánea o gradual. No obstante, la dimensión funcional de cada uno de ellos sólo emerge cuando se observa el estudio fenológico del desarrollo floral, junto con la arquitectura o cambios morfológicos de color y disposición de los verticilos en el tiempo, que en asociación con la fisiología e incidencias en el proceso de la polinización, es lo que descubre la dimensión funcional de la flor en su conjunto y de cada uno de sus componentes.

En cada grupo taxonómico, para que se verifique el proceso de *polinización* o transporte del polen (gametofito masculino) dentro o entre los individuos, las estructuras y mecanismos florales tienen que estar íntimamente relacionados y ser complementarios a los polinizadores o vectores de polinización, conformándose entonces los distintos *sistemas de polinización* donde ambos han co-evolucionado conjuntamente. Desde un punto de vista tradicional, cada sistema de polinización se suele expresar a través de características florales similares conocidos como *síndromes florales de polinización* (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1971; KEVAN, 1978 y 1984; PROCTOR, YEO & LACK, 1996). Actualmente otras tendencias, contemplan además la posibilidad de una *generalización* que integra algunos de los síndromes florales y vectores que no encajan en los modelos establecidos (HERRERA, 1996; WASER *et al.*, 1996; DUPONT & SKOV, 2004). A este respecto se debe considerar que determinados síndromes florales consecuencia de las interacciones planta-polinizador, pueden persistir como ex-adaptaciones más que adaptaciones actuales a los polinizadores (HERRERA, 1996).

Durante el *ciclo de la flor* las especies pueden experimentar una serie de cambios en el tiempo (FENOLOGÍA) en lo que se refiere a sus fases sexuales donde se encuentran implicados tanto su arquitectura floral y color, como también su fisiología que además puede influir en el proceso de polinización.

En las flores hermafroditas son frecuentes los mecanismos que favorecen la fecundación cruzada creando barreras que evitan la auto-fecundación. Una de las barreras se refiere a la separación de sexos que puede realizarse de forma temporal (*dicogamia*) con madurez del androceo antes que el gineceo (protandria) o del gineceo primero (*protoginia*), y/o la separación espacial de ambos (*hercogamia*). La separación temporal de las fases masculina y femenina de la flor o *dicogamia* es un mecanismo por el que no solo se evita la interferencia entre los órganos sexuales del androceo y gineceo, sino que además se disminuye la probabilidad de auto-polinización.

Entre las fases masculina y femenina pueden existir diferencias que pueden influir en el proceso de polinización afectando a las funciones de *reclamo* y *recompensa* de polinizadores. La duración de las fases puede tener consecuencias en el número de visitas de polinizadores que a su vez, pueden depender y verse afectados por factores climatológicos o por los niveles de disponibilidad y competencia de recursos (LLOYD & YATES, 1982; DEVLIN & STEPHENSON, 1984; LLOYD & WEBB, 1986; RICHARDS, 1997). Muchas de las características de la *dicogamia* se pueden explicar como resultado del aislamiento de polen y estigmas. La incidencia de la *dicogamia* como mecanismo para evitar la autogamia *si* debe valorarse en el conjunto de las flores de un individuo y de acuerdo con el comportamiento de

los visitantes, pues ambos influyen en que se produzca o no endogamia. En este sentido es necesario considerar también la disposición y desarrollo de las flores en la inflorescencia así como la sincronía en un individuo (WYATT, 1982; NICHOLLS, 1987).

El cambio de *color* de las flores a lo largo de su ciclo es un fenómeno ampliamente extendido entre las angiospermas que puede estar inducido o acelerado por la visita de polinizadores o seguir una pauta fija e independiente (WEISS, 1995; WEISS & LAMONT, 1997). El *polen* no sólo es un medio de transporte de los gametos masculinos, sino también una señal floral de reclamo y alimento para polinizadores y (HUCK, 1992; AFFRE *et al.* 1995; LUNAU, 1995, 1996 y 2000; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; RICHARDS, 1997). Según algunos autores la función del polen como reclamo visual posiblemente es muy antigua y se cree que surgió en las primitivas angiospermas anemófilas al perder características como: producción de gran cantidad de polen, pigmentos protectores del polen y absorción espectral y por la inconspicuidad de otros órganos florales (LUNAU, 1995, 1996 y 2000). En la entomofilia la adquisición de características de reclamo configuran al polen y órganos productores, como elementos de atractivo visual para los visitantes florales al tiempo que también adquiere sustancias viscosas que facilitan la adherencia como el *pollenkitt* (HESSE, 1979, 1981 y 1986). El contenido de polen en las anteras, su presentación o forma en que se exponen a los polinizadores así como sus características morfológicas son caracteres de importancia filogenética que pueden variar según los grupos vegetales constituyendo por tanto factores intrínsecos a ellos. La exposición o presentación del polen se puede realizar desde la propia antera o desde otros órganos florales conformando en este caso la exposición o presentación secundaria de polen: *pollen presenter* (YEO, 1993; LADD, 1994; ENDRESS, 1999).

La clasificación de los SISTEMAS DE CRUZAMIENTO dependerá del alcance de la polinización o transporte polínico o transferencia del flujo génico polínico y lugar de la fecundación, considerándose directamente dependientes de los sistemas de polinización, sistemas sexuales y sistemas de auto-incompatibilidad.

Si el polen solo alcanza el estigma y ovario de la misma flor con fecundación de la oosfera, se produce AUTOGAMIA, si la transferencia polínica y fecundación se realizan entre flores diferentes del mismo individuo se produce *alogamia ss* o *geitonogamia*, y si la transferencia tiene lugar entre flores de diferentes individuos, se produce XENOGAMIA (*alogamia sl*).

La cantidad o *número de granos de polen* producidos por *flor*, varía según los grupos taxonómicos y constituye uno de los principales recursos del androceo de importancia crucial en las Angiospermas que influye directamente en los síndromes de polinización (auto-polinización y polinización cruzada) y sistemas de cruzamiento de autogamia o alogamia *sl* (CRUDEN, 1977 y 2000; DAFNI, 1992; BARRETT, HARDER & WORLEY, 1997). Asimismo en el estudio de los *sistemas de cruzamiento* está retomando auténtica relevancia el conocimiento de los *recursos florales* del *gineceo* y *androceo* (*ratio* Polen/Óvulo) y su íntima asociación con el *ciclo vital* del taxon. Se considera de vital importancia las correlaciones con los caracteres vegetativos del hábito o forma de crecimiento y longevidad de las especies, por su especial incidencia en los ecosistemas especialmente aislados como los archipiélagos oceánicos (BARRETT & HARDER, 1996; BARRETT, 2003; NEAL & ANDERSON, 2005).

Esto se fundamenta en que los procesos evolutivos de las especies requieren el desarrollo e integración de los cambios funcionales en todos los aspectos del *ciclo vital*, de manera que se lleven a cabo de forma coordinada incluyendo tanto caracteres reproductivos como vegetativos. Bajo esta perspectiva se considera fundamental que en el estudio de los *sistemas de cruzamiento* se necesite la observación de todos los caracteres y aspectos funcionales del ciclo vital y se realice con una perspectiva globalizadora que desgraciadamente no se ha propiciado,

dada la fragmentación de la disciplinas botánicas según las distintas fases y aspectos del ciclo vital (ORDNUFF, 1969; BARRETT, HARDER & WORLEY, 1997; ANDERSON *et al.*, 2001 y 2002).

En este trabajo los aspectos relacionados con el desarrollo y fenología floral de las especies de *Parolinia* se desarrollarán en el Capítulo I: *Ciclo vital y fenología estacional. Fenología floral, de la inflorescencia y del fruto*. Los aspectos relacionados con los sistemas de cruzamiento y éxito reproductivo de las poblaciones se desarrollan en el Capítulo II: *Sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva de las poblaciones naturales*.

#### 4.3.3. Biodiversidad macro y micro-morfológica. Palinología y Citogenética

La biodiversidad de las especies está condicionada por la *historia filogenética* de los grupos vegetales de manera que tiene un fuerte valor predictivo y da “pistas” de los posibles síndromes florales, estrategias reproductivas y diversidad genética, ayudando a identificar en las *especies* sus problemas de erosión y anomalías reproductivas. Esto exige que en las especies *endémicas amenazadas* se deba conocer como cuestión prioritaria, su historia filogenética de indiscutible valor predictivo considerando las posibles variaciones locales producidas por las distintas presiones selectivas isleñas a niveles de población natural.

La correcta caracterización de la *biodiversidad* morfológica de *fenotipos* en una determinada especie está pues íntimamente relacionada con la de otros *congéneres* aún con diferente rango de distribución geográfica. Esta es la razón que justifica que para la correcta interpretación y evaluación de la diversidad morfológico-reproductiva se realice el seguimiento conjunto de las especies amenazadas y *congéneres* con distinto rango de distribución en las islas.

La organización de la *flor* y sus distintos verticilos ha constituido el eje principal de la taxonomía vegetal de manera que se puede decir que en la historia botánica la *Sistemática* y *Biología Reproductiva* han estado estrechamente conectadas por las flores y los caracteres reproductivos (ORNDUFF, 1969; ANDERSON *et al.*, 2002; STUESSY, 2003). Sin embargo, el significado funcional y reproductivo de las distintas manifestaciones florales apenas se ha utilizado en la sistemática pudiendo haber ayudado a entender los procesos de diversificación y especiación principalmente a niveles infragenéricos. Actualmente se considera indispensable y de indiscutible valor la integración de los estudios de *Biodiversidad* y *Biología Reproductiva* en la *Sistemática*, perspectiva que obliga a profundizar en estudios de *biodiversidad* con una visión unificadora con análisis morfológico-cuantitativos y genético-moleculares con estructuración intra-poblacional y entre las poblaciones naturales de una especie.

En este sentido hay que destacar una vez más que en este trabajo los estudios de BIODIVERSIDAD se enfocan con las directrices de la *Deep Morphology* (STUESSY, 2003) escuela que representa una nueva perspectiva para re-interpretar y caracterizar la biodiversidad de los seres vivos, que incluye desde los niveles estructurales morfológicos observables a simple vista o a microscopía óptica y electrónica, aspectos fisiológicos o funcionales de *biología reproductiva* hasta los genético *moleculares*. Esta perspectiva sugiere que todas las estructuras de los seres vivos se consideren de algún modo un tipo de morfología con todos los aspectos, incluyendo los moleculares (isoenzimas o metabolitos primarios y molécula de ADN).

La diversidad MACRO y MICRO-MORFOLÓGICA está siendo retomada en la actualidad como el primer y segundo de los cuatro *niveles* básicos de la biodiversidad de organismos, que, ante el gran despliegue de datos moleculares, había sido desplazada en los estudios de

Sistemática Vegetal (STUESSY, 2001 y 2003; CRISCI, 2006a).

Se trata de interpretar conjuntos de imágenes que representen las características reproductivas tanto micro-morfológicas como fisiológicas de las distintas especies de *Parolinia* así como también de diversas características vegetativas del ciclo vital de las especies (hábito, longevidad, talla, ramificación, hojas, etc.) que de alguna manera influyen en los sistemas de cruzamientos de las poblaciones naturales.

Desde esta perspectiva los distintos verticilos florales y otros caracteres reproductivos se someten a diversas técnicas de observación tanto a la lupa o estereomicroscopio como al microscopio óptico (MO con y sin fluorescencia) y microscopio electrónico de Barrido (MEB) con el fin de obtener imágenes de biodiversidad macro y micro-morfológica de la flor (sépalos y pétalos, androceo, polen, gineceo), cromosomas, frutos y semillas.

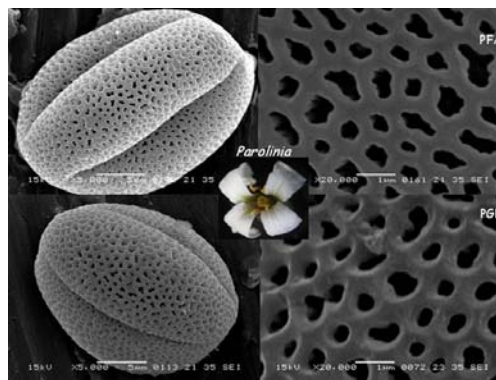
El conjunto de imágenes captadas pertenecientes a distintos grupos de caracteres o variables, va encaminada a la obtención de MORFOMETRÍAS con el fin de (i) contribuir al estudio SISTEMÁTICO (taxonomía y relaciones) aplicando las técnicas de la taxonomía numérica (feneticismo) y en un futuro no lejano aplicando las técnicas filogenéticas (cladismo), identificando previamente los caracteres con valor filogenético y evolutivo para poder (ii) contribuir a las filogenias combinadas con datos moleculares, complementando y dando respuesta a los *aspectos evolutivos* que hasta el momento son inaccesibles desde la perspectiva exclusivamente molecular.

#### 4.3.3.1. Estudios palinológicos

El grano de *polen* o gametofito masculino es el portador de la herencia paterna que alberga en el núcleo generativo o núcleos espermáticos verdaderos gametos haploides (n) producidos por la división meiótica de las células madres del polen a partir de las células del tapete en el interior de las *anteras*, que formando parte de los *estambres*, constituyen el *androceo* de la flor u órgano masculino.

Para cumplir con su única y primordial función de fecundar al óvulo, el *polen* se tiene que desplazar desde el androceo (anteras) hasta el gineceo de la misma flor o de otras flores pertenecientes a diferentes individuos o plantas y crear nueva descendencia, asegurando la supervivencia de la población natural y/o de la especie. Para este viaje o proceso de *polinización* (a veces largo y complejo) el grano de polen protege y asegura su tan preciado contenido mediante unas cubiertas prácticamente indestructibles (fundamentalmente la más externa o exina) que han sido capaces de perdurar a lo largo de los tiempos y con un alto valor conservativo y filogenético permitiendo reproducir vegetaciones ya extinguidas a través de los estudios de polen fósil.

Esto quiere decir que el grano de polen ha sido y es capaz de salvaguardar junto con sus cubiertas, todas sus características, que además son portadoras de una información de inestimable valor diagnóstico, no solo a niveles taxonómicos sino también filogenético-evolutivos y según que grupos a niveles incluso micro-evolutivos (WODEHOUSE, 1935; ERDTMAN, 1969 y 1971; WALKER & DOYLE, 1975; LE THOMAS, 1980 y 1981; PÉREZ DE PAZ, 1993, 1995. y 1998; DOYLE & ENDRESS, 2000; NILSSON, HELLBOM & SMOLENSKI, 2002; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2002; DOYLE, 2005; SOLTIS *et al.*, 2005; BLACKMORE, 2007).



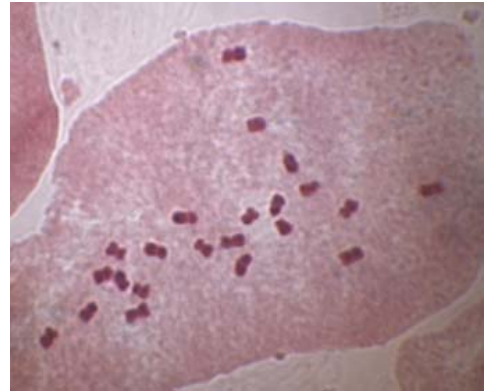


Por tanto se realizarán caracterizaciones de biodiversidad a través de estudios palinológicos cuyas características de simetría, forma, polaridad, talla de los granos, aperturas (forma, número y posición) así como la estructura y ornamentación de sus cubiertas (principalmente la exina), están actualmente consideradas como uno de los más importantes grupos de caracteres, que muchas veces por su carácter conservativo son de inestimable valor filogenético y evolutivo y por tanto, destacados candidatos a formar parte de las filogenias de datos combinados moleculares-morfológico-reproductivos (SOLTIS *et al.*, 2005).

#### 4.3.3.2. Estudios citogenéticos

Los cromosomas son algo más que un mero vehículo de la molécula de DNA, suministran los mecanismos para liberar y controlar la transmisión de la información genética durante el desarrollo y formación de los gametos, proporcionando unidades genéticas combinadas que además de perpetuar y transmitir las características específicas de los taxones, son capaces de generar nueva variabilidad (STEBBINS, 1971).

El *número cromosómico y nivel de ploidía* de los taxones directamente relacionado con la historia evolutiva de los mismos puede repercutir tanto en la *reproducción asexual* como en la *sexual*, así como en el grado y magnitud de la biodiversidad tanto genética como morfológica que pueden generar las especies. Como ya se comentó anteriormente siguiendo a RICHARDS (1997) el número potencial de gametos y cigotos diferentes generados por un parental diploide, estaría en función del número haploide ( $n$ ) de cromosomas [siendo como mínimo igual a  $2^n$  y  $(2^n)^2$ ] respectivamente, asumiendo que solamente hay un sólo *locus* heterocigoto por cromosoma homólogo e ignorando la variabilidad originada por recombinación).



En este trabajo se realizarán caracterizaciones de biodiversidad a través del estudio de los cromosomas en *mitosis* con descripción de los cariotipos en todas las especies del género.

Todos estos estudios de biodiversidad relacionados con la evaluación de caracteres tanto vegetativos como reproductivos y tanto macro como micro-morfológicos se desarrollarán en el Capítulo IV: *Micro-marcadores de biodiversidad morfológico-reproductiva*.

#### 4.3.4. Biodiversidad genética y electroforesis de isoenzimas

La *estructura genética* determinada por la estructura espacial y morfológica de los individuos de la población y por su biología reproductiva, está determinada también por la incidencia de procesos genéticos como la *deriva*, *selección*, *mutación* y *flujo génico* (polen y semillas), siendo necesario para comprender el patrón de variación genética de la especie determinar los *genotipos* de los diferentes individuos de la población así como sus *frecuencias alélicas* (RICHARDS, 1986 y 1997; LANDE, 1988; FALK & HOLSINGER, 1991; STLAKIN, 1994; FRANKEL, BROWN & BURDON, 1995; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001).

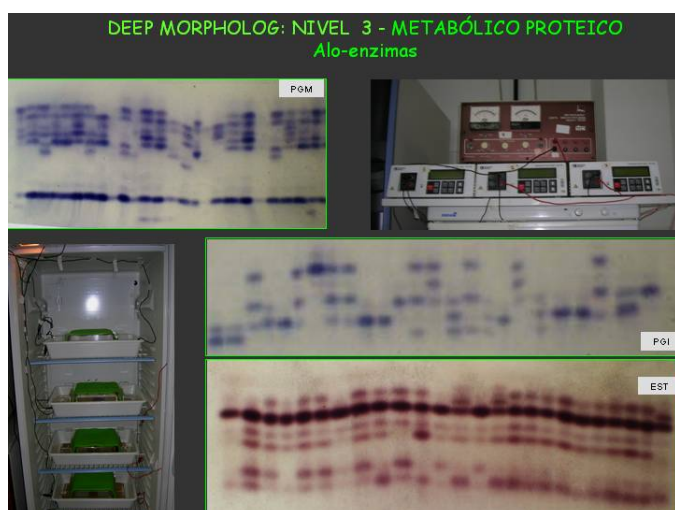
Se denomina estructuración genética, a la distribución espacial o temporal de los *genotipos* y *alelos* en las poblaciones naturales, siendo fundamental precisar las causas reales o potenciales que la han originado.

El papel de la *genética de poblaciones* en la Biología de la Conservación de plantas ha estado sometido a debate durante la década pasada (HAMRICK & GODT, 1989 y 1996).

Algunos investigadores (FALK & HOLSINGER, 1991) han considerado que el conocimiento de la composición genética de una especie es esencial para cualquier plan de conservación, mientras que otros (LANDE, 1988; SCHEMSKE *et al.*, 1994) dudan que la diversidad genética juegue un papel decisivo en la supervivencia de las poblaciones o especies y que las poblaciones van a la extinción por fallos reproductivos y razones ecológicas (destrucción del hábitat, o cambios ambientales) más que porque carezcan de variación genética.

La mayoría de los biólogos está de acuerdo que a corto plazo los factores *reproductivos* y *demográficos* de las poblaciones juegan un papel dominante en la supervivencia de poblaciones y especies, pero que el mejor *plan de conservación* debe contemplar la supervivencia a largo plazo que incluye y favorece los *procesos genéticos* y *evolutivos* y requiere por tanto el conocimiento de la variabilidad genética (HAMRICK & GODT, 1996).

Por eso en cualquier plan de conservación de una especie, especialmente a largo plazo no debiera faltar el conocimiento de la *estructura genética*, siendo importante destacar que no se deben tomar decisiones en las estrategias de conservación considerando exclusivamente estos criterios sino también parámetros y adaptaciones locales relativos a los sistemas de cruzamiento y diversidad morfológico-reproductiva (LANDE, 1988; AVISE & HAMRICK, 1996; HAMRICK & GODT, 1996; CRAWFORD *et al.*, 2001; SOSA, 2001; PÉREZ DE PAZ, 2002).



La información obtenida por cualquiera de las técnicas de caracterización genética de una especie, constituye siempre una medida sesgada y un análisis parcial del genoma del organismo en cuestión, pero aún así los protocolos que actualmente se emplean para la caracterización genética de las poblaciones constituyen una herramienta informativa muy valiosa que permite evaluar suficientemente los recursos genéticos de una

especie (HAMRICK & GODT, 1996; MURPHY *et al.*, 1996; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001; SOSA, 2001).

El fin último de un estudio de *diversidad genética* es averiguar el grado o nivel de variabilidad al mismo tiempo que determinar cómo se distribuye y se estructura esa diversidad (genotipos y alelos) en el espacio y en el tiempo. Los estudios genéticos con *isoenzimas* se siguen revelando como una de las herramientas más útiles en la actualidad para comprender mejor y más fácilmente los aspectos evolutivos de las poblaciones naturales de los organismos, permitiendo comparar de manera sencilla, especies y poblaciones de un mismo género, toda vez que pueden manifestar en sus *loci* diferencias electroforéticas de movilidad alélica (BROWN & WEIR, 1983; WENDEL & WEEDEN 1989; KEPHART, 1990; MURPHY *et al.*, 1996).

Aunque la tecnología y marcadores moleculares de ADN están en auténtica expansión, las *proteínas*, componente estructural y enzimático de las células, se mantienen como productos post-traduccionales y traduccionales importantes de la molécula de ADN de un organismo. En este sentido se encuentran numerosas investigaciones que muestran la *eficacia* de las *isoenzimas*, en la estimación de la variabilidad genética de las poblaciones naturales, flujo

génico, reconocimiento de especies e hibridación, incluso como aportaciones indirectas a las relaciones filogenéticas.

Las *isoenzimas* siguen constituyendo una técnica particularmente eficaz en estudios de variabilidad intra-específica y su interés creciente radica, no solo en su bajo coste económico e independencia de variables ambientales, sino también por las *ventajas* como marcadores moleculares que: i) reflejan herencia Mendeliana con expresión codominante, ii) constituyen actualmente la mayor fuente de datos sobre diversidad genética, permitiendo comparar directamente poblaciones y especies, iii) con cantidades muy pequeñas de material vivo se pueden analizar un gran número de loci enzimáticos, iv) la mayoría de los loci se expresan en todos los estadios del ciclo vital de las especies.

Revisiones bibliográficas recientes sobre *aloenzimas* suministran guías excelentes de comparación de un gran número de taxones vegetales con diferentes historias evolutivas, diversidad de hábitats y requerimientos ecológicos. La frecuencia de estas investigaciones no solo no ha disminuido en los últimos años, sino que se ha incrementado influyendo también el desarrollo de métodos nuevos y estadísticos más refinados (TAYLOR, TRIMBLE & McCAULEY, 1999; CRAWFORD, 2000; EVANS *et al.*, 2000; FRANCESCHINELLI & BAWA, 2000; FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 2000; GIBSON, 2001; ERICKSON & HAMRICK, 2003; SILVA-MONTELLANO & EGUIARTE, 2003; CASIVA *et al.*, 2004; KLIPS & CULLEY, 2004; CARROMERO & HAMRICK, 2005; CHUNG, NASON & CHUNG, 2005; COATES & BYRNE, 2005; DURÁN *et al.*, 2005; HENRY, 2005; JAASKA, 2005; JUSAITIS & ADAMS, 2005; MATEU-ANDRÉS & DE PACO, 2005; OJA, 2005; YAMASHIRO & MAKI, 2005; OLIVA TEJERA *et al.*, 2005 y 2006; CAUJAPÉ-CASTELLS, 2006; TRAPNELL & HAMRICK, 2006; AZEVEDO *et al.*, 2007; CAMPBELL & HUSBAND, 2007; CHUNG *et al.*, 2007; LÓPEZ-PUJOL *et al.*, 2007; PÉREZ-COLLAZOS *et al.*, 2007; CABRERA, GONZÁLEZ & VOVIDES, 2008; DERIEG, SANGAUMPHAI & BRUEDERLE, 2008; GIBSON, RICE & STUCKE, 2008; LEVSEN *et al.*, 2008; MALAVIYA *et al.*, 2008; MANDÁKOVÁ & MÜNZZBERGOVÁ, 2008; NORDSTRÖM & HEDRÉN, 2008; OLIVEIRA *et al.*, 2008; ŠINGLIAROVÁ, CHRTEK & MRÁZ, 2008; MORA *et al.*, 2009; SUÁREZ *et al.*, 2009).

En este trabajo se desarrollarán los aspectos relacionados con la evaluación de la diversidad y estructuración genética en las poblaciones naturales de las especies de *Parolinia* en el Capítulo III: *Diversidad genética y estructura de las poblaciones naturales*.

#### **4.3.5. Biología reproductiva y diversidad genética en Canarias. Antecedentes y perspectivas actuales. Aplicaciones a la conservación**

La importancia de la *Biología Reproductiva* *sl* en el mantenimiento de las poblaciones naturales de las especies vegetales y su consideración como cuestión básica en los *Planes de Recuperación de las especies amenazadas*, es uno de los ejemplos, de cómo a lo largo de la Historia Natural, los hechos familiares y frecuentes no se han mostrado con la suficiente evidencia, pasando sorprendentemente desapercibidos e ignorados a través de los siglos.

PROCTOR & YEO (1973) nos cuentan, como la *miel* siendo uno de los alimentos más antiguos que desde los tiempos bíblicos se ha relacionado con las *abejas* y las *flores* ha constituido un hecho tan cotidiano y familiar que no se reparó en la necesidad de “*polinización de la mayoría de las especies vegetales para generar descendencia*”. De la misma manera Teofrasto, discípulo y amigo de Aristóteles, admitió de forma implícita *un proceso análogo al de la unión sexual* de los animales, poniendo de manifiesto que la presencia de *flores femeninas y masculinas* de la *palmera datilera* es lo que hace posible la producción de frutos.

A pesar de que *flores* e *insectos*, han estado íntimamente ligados desde los tiempos más antiguos, la *reproducción sexual de los vegetales* no se reconoce como tal, hasta pasados casi *diecinueve siglos*, junto con la máquina de vapor.

Los primeros estudios de Biología Reproductiva con valor sistemático aparecen en el siglo diecinueve centrados en los *síndromes florales* de *polinización* de distintos grupos taxonómicos en relación a los *polinizadores* y a su *coevolución* a lo largo de los tiempos. Pero la verdadera explosión de estudios en Biología Reproductiva en relación a sistemas sexuales y de auto-incompatibilidad como determinantes de los *Sistemas de Cruzamiento*, no comienza hasta bien entrado el siglo XX, principalmente a partir de la década de los setenta y después del desarrollo de la técnica de electroforesis de isoenzimas, cuando se revela a nivel genético-molecular la gran influencia que tienen los *sistemas de cruzamiento* en la diversidad genética y procesos microevolutivos de las poblaciones naturales (HAMRICK, LINHART & MITTON, 1979; RICHARDS, 1986 y 1997; CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; HAMRICK & GODT, 1989, 1996 y 1997; LLOYD & BARRETT, 1996; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001; BARRETT, 2003). Mención especial merece DARWIN (1876 y 1877) padre de los estudios de los Sistemas de Cruzamiento, siendo pionero en la observación de procesos de auto-incompatibilidad, heteromorfía, ginodioecia, *inbreeding depression* o pérdida de vigor por consanguinidad, polinización y flujo génico, aún cuando todavía no se tuviera idea de la existencia de los genes.

Tradicionalmente se ha reconocido a los *sistemas de cruzamiento* como factores responsables del grado y magnitud de la *diversidad genética* de las especies vegetales, junto con la *talla poblacional* y rango geográfico (HAMRICK & GODT, 1989) aunque no siempre se han manifestado lo suficientemente convincentes de manera que, las últimas tendencias apuntan como hipótesis más certeras, que la *adscripción filogenética* de los grupos taxonómicos determina la historia evolutiva de sus sistemas de cruzamiento y niveles de biodiversidad (WEBB, 1984; KARRON, 1987; HAMRICK & GODT, 1996; GITZENDANNER & SOLTIS, 2000) aunque en segundo lugar podrán depender a su vez de la talla poblacional y rango geográfico.

En los primeros datos para CANARIAS de diversidad genética recopilados en parte por FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 2000 (69 taxones de 9 familias y 19 géneros, 80% Asteraceae) se pone de manifiesto la alta variabilidad genética en relación a otras *floras oceánicas*. Debido a la ausencia de información sobre la influencia de *biología reproductiva* y sistemas de cruzamiento, en Canarias se ha justificado esta variabilidad por la *edad geológica* y el constante *flujo génico* desde áreas continentales cercanas (FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 2000; CRAWFORD *et al.*, 2001 y 2006).

#### 4.3.5.1. *Biología Reproductiva y su incidencia en la diversidad genética en Canarias.*

Aunque todavía escasos y con muchos de los estudios aún sin publicar, el ligero incremento de trabajos de Biología Reproductiva para Canarias en los últimos años (FORFANG & OLESEN, 1998; DUPONT, 2000; MORA *et al.*, 2000 y 2002; SUÁREZ *et al.*, 2000, 2002 y 2009; PÉREZ DE PAZ, 2002 y 2004; FERNÁNDEZ-PALACIOS, PÉREZ DE PAZ & FEBLES, 2002, 2005a y b, 2008; VON GAISBERG & WAGENITZ, 2002; DUPONT, HANSEN & OLESEN, 2003; LORENZO *et al.*, 2003; DUPONT & SKOV, 2004; VALIDO, DUPONT & OLESEN, 2004; DUPONT & OLESEN, 2006; OLANGUA-CORRAL, FEBLES & PÉREZ DE PAZ, 2004, 2005a y b, 2006; FEBLES & PÉREZ DE PAZ, 2005; OLESEN *et al.*, 2005; ANDERSON *et al.*, 2006; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2006a y b; FEBLES *et al.*, 2006a y b; GONZÁLEZ, MORENO & FUERTES, 2007; GRANADO-YELA *et al.*, 2007; PÉREZ DE PAZ *et*

*al.*, 2007 b; CRAWFORD *et al.*, 2008, etc.) ha permitido valorar, en una primera aproximación, la estrecha relación entre la diversidad genética y biología reproductiva en las islas Canarias, poniéndose de manifiesto el alto *componente filogenético* de la *biodiversidad* y *dinámica reproductiva* de los endemismos (CAUJAPÉ-CASTELLS & PÉREZ DE PAZ, 2007; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007 b).

No obstante merece ser destacado que en CANARIAS persiste un gran vacío de información con desconocimiento generalizado y casi absoluto de los *sistemas de reproducción* de las *poblaciones naturales* de sus endemismos, incluso en aquellas especies que han sido catalogadas como críticas o altamente vulnerables.

Esta falta de información se revela especialmente necesaria en el conocimiento de heteromorfismos florales y sistemas sexuales o de auto-incompatibilidad como micro-marcadores relacionados al éxito reproductivo de los individuos en las poblaciones, con el fin de poder detectar realmente, que no “predecir”, los sistemas de cruzamiento, su evolución en las islas y posibles consecuencias en la diversidad genética de sus poblaciones naturales. Del total de la flora canaria estimada en 203 géneros y 69 familias se han obtenido datos de biología reproductiva únicamente en el 29% (59 géneros y 43 familias).

La gran explosión de datos de diversidad genética para Canarias ha puesto de manifiesto la NECESIDAD de estudios reproductivos con caracterización de MICRO-MARCADORES MORFOLÓGICO-REPRODUCTIVOS para el conjunto de la flora canaria. El conocimiento de los *sistemas de cruzamiento*, *flujo génico* (polínico y de semillas) y *éxito reproductivo* de las poblaciones naturales permitirá dar respuesta a las verdaderas razones e incógnitas que subyacen en la diversidad y estructura genética (FERNÁNDEZ & MARRERO, 2000; FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 2000; BATISTA *et al.*, 2001 y 2004; BATISTA & SOSA, 2002; BOUZA *et al.*, 2002; SOSA *et al.*, 2002; FERNÁNDEZ PALACIOS *et al.*, 2002, 2004 y 2007; SUÁREZ *et al.*, 2002, 2009 y en preparación; LORENZO *et al.*, 2003; GONZÁLEZ PÉREZ *et al.*, 2004a, b, c y 2008a, b; OLIVA TEJERA *et al.*, 2004, 2005 y 2006; SÁNCHEZ *et al.*, 2004 y 2006; CRAWFORD *et al.*, 2006; MORA *et al.*, 2007; SOTO *et al.* 2007 y en prep.; CAUJAPÉ-CASTELLS, *et al.*, 2008a y b; MORA *et al.*, 2009; OLANGUA *et al.*, en prep. etc). Sin descartar la incidencia de las fuertes barreras orográficas de Canarias que dificultan el flujo génico entre determinadas poblaciones naturales favoreciendo el aislamiento reproductivo y los procesos microevolutivos de diversificación.

Es importante DESTACAR que el conocimiento conjunto en Canarias de los Sistemas de Reproducción (BR) y diversidad genética (DG) está poniendo de manifiesto que hay poblaciones de reducida talla con gran variabilidad genética, mientras que su éxito reproductivo se ve mermado por la pérdida de diversidad morfológica asociada a dimorfismo sexual o de auto-incompatibilidad (*L.dendroides*) susceptibles de producir cruces fértiles (SUÁREZ *et al.*, 2009).

Este aumento de información, ha permitido una primera confrontación de la *diversidad genética* y *biología reproductiva* en Canarias y con taxones de otras floras que en principio parecen indicar que: *desde una misma adscripción filogenética los Sistemas de Reproducción son los principales responsables de la variabilidad detectada, de manera que taxones del mismo género con el mismo sistema de cruzamiento (sistema sexual, sistema de auto-incompatibilidad o apomixia) presentan una variabilidad genética similar, pero considerando además la posible influencia del nº de cromosomas y talla poblacional* y admitiendo razones históricas de antigüedad y variables ambientales orográficas o de erosión con presiones antrópicas (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007b).

Aunque solo se han encontrado datos de biología reproductiva en un 29% de los géneros

canarios (59 géneros en 43 familias) y de diversidad genética por *isoenzimas* en un 17% (69 géneros en 17 familias), la primera valoración conjunta de la flora canaria (BR & DG) solo se puede verificar en un 10% de los géneros con endemismos canarios y en taxones de los mismos géneros o familias de otras floras, incluyendo algunas islas oceánicas (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007b y en preparación).

En la *diversidad genética* por *aloenzimas* se eligen los indicadores básicos de *variabilidad genética* ( $P$ ,  $A_i$ ,  $H_e$ ,  $H_o$ ) que se confrontan (ANOVA Kruskal Wallis y correlación Spearman) con las variables de *reproducción relativas* a presencia de reproducción vegetativa o apomixia, sistemas de cruzamiento, sistemas sexuales, sistemas de auto-incompatibilidad con otras variables biológicas como el número de cromosomas y variables ecológicas como, la talla poblacional y rango geográfico de distribución.

A pesar de que solo se dispone de información conjunta genético-reproductiva en un 10% de los géneros canarios, los resultados obtenidos refuerzan la hipótesis que desde una misma *adscripción filogenética* los *Sistemas de Reproducción* son los principales responsables de la variabilidad detectada y que taxones del mismo género con el mismo sistema de cruzamiento (sistema sexual, auto-incompatibilidad, apomixia) pueden variar más de lo esperado según su número cromosómico y talla poblacional donde:

1. La capacidad de las *poblaciones naturales* de generar *biodiversidad* (genética-morfológica) depende de la BR íntimamente relacionada a la *historia evolutiva* de los géneros y familias.

2. Los sistemas de cruzamiento determinados por los síndromes florales (polinización, sistemas sexuales, auto-incompatibilidad) configuran la diversidad genética que puede alterarse por la presencia de apomixia, nº cromosomas y a veces por la talla poblacional.

3. Hay *poblaciones pequeñas* con gran variabilidad genética cuyo éxito reproductivo se ve mermado por la pérdida de diversidad morfológica asociada a *dimorfismo sexual* o de *auto-incompatibilidad* susceptibles de producir cruces fértiles.

Se ponen de manifiesto que las ESPECIES CANARIAS requieren un conocimiento no solo genético sino también *morfológico-reproductivo* para una evaluación adecuada, que debiera estar integrado en las bases científicas de sus estrategias de recuperación de los taxones amenazados (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007b y en preparación).

#### 4.4. ANÁLISIS DE DATOS Y CONFIGURACIÓN DE MATRICES

En el conjunto de poblaciones naturales y taxones del género *Parolinia*, los datos obtenidos de casi todos los caracteres o variables incluyen aspectos tanto macro-morfológicos referidos a grupos de variables vegetativas como micro-morfológicos, generalmente referidos a grupos de variables reproductivas.

Como se verá más adelante en cada uno de los capítulos, dichos caracteres se han obtenido mediante la captura de imágenes por diversos procedimientos (ESCÁNER, LUPA, Microscopio Óptico-MO y Microscopio electrónico de barrido-MEB) de las cuales se realizaron las morfometrías y evaluaciones, utilizando generalmente el programa de Análisis de Imagen Image Pro Plus (IPP 5.0).

Los caracteres cuantitativos se han considerado como variables continuas de intervalo u ordinales y los cualitativos, unas veces han sido considerados como variables ordinales y otras como discretas o nominales binarias con valores de 0 ó 1 según ausencia o presencia. En este trabajo el grueso de las variables son cuantitativas continuas (merísticas) aunque puede haber cuantitativas discretas, cualitativas ordinales y a veces también variables

nominales binarias de presencia o ausencia. El número de tomas muestrales (reflejados en las tablas de muestreos) superan siempre las 30, aunque puede variar en algunos grupos de caracteres según las poblaciones, pero nunca bajan de 10.

Se han tenido en cuenta los fundamentos estadísticos según el tipo de caracteres empleados (SOKAL & ROHLF 1969; LAMOTTE, 1974; GALINDO VILLARDON, 1984; SIEGEL, 1988; CAMACHO ROSALES, 1995 y 2002; FERNÁNDEZ-PALACIOS & DE LOS SANTOS, 1996) utilizando pruebas estadísticas uni y multivariantes.

En los capítulos I, II y IV, para cada grupo de caracteres, los datos obtenidos de cada población natural se han ordenado en una serie de *matrices de datos originales*, según se especifica en cada uno de los capítulos, que posteriormente confluyen integrándose en otra *matriz* donde las columnas corresponden a los caracteres o variables y las filas (UTOs) representan los niveles infra-individuales de cada población natural. En el capítulo IV destinado exclusivamente a las *morfometrías* se configura una *segunda y tercera matriz* de datos donde las filas representan el nivel de individuo o de población (obtenidos mediante la media aritmética de los valores infra o individuales). Dichas matrices constituyen el punto de partida del los *análisis multivariantes*.

En cada carácter previamente se calculan como parámetros característicos descriptivos, la media aritmética ( $m$ ) como valor central y como índices de dispersión, la varianza, desviación típica y error estándar ( $E_{ST}$ ), determinándose el intervalo de confianza de la media aritmética con un 95% de certeza (coeficiente de seguridad).

Los caracteres considerados más importantes se expresan en tablas y se representan gráficamente algunos de estos descriptivos (media aritmética e intervalo de confianza) mediante los *diagramas de cajas* o tests gráficos de Simpson & Roe (VAN DER PLUYM & HIDEUX, 1977) donde la línea vertical de cada UTO representa los rangos observados, el rectángulo los límites del intervalo de confianza o error estándar (valor positivo y negativo) en cuyo centro el trazo horizontal señala la media aritmética. A menor superposición de los rectángulos, las diferencias entre las medias de las OTUs serán más significativas y viceversa.

#### 4.4.1. Tratamiento previo de los datos. Análisis univariante

Como se especifica en cada capítulo, en cada población los valores infra-individuales y de individuo (UTOs) de cada variable merística, se testan previamente para comprobar sus respectivos ajustes a una distribución normal de frecuencias y, posteriormente se verifican las diferencias de las medias individuales y poblacionales mediante análisis de varianza.

##### 4.4.1.1. Distribución de frecuencias y pruebas de ajuste

Para las variables biológicas las leyes de distribución de frecuencias consideran a la distribución normal como la más representativa y frecuente (SOKAL & ROHLF 1969; LAMOTTE, 1974; SIEGEL, 1988; CAMACHO ROSALES, 1995 y 2002; FERNÁNDEZ-PALACIOS & DE LOS SANTOS, 1996). Para confirmar la naturaleza de los datos, se verificaron test de ajuste a distribuciones teóricas de frecuencias, basados en el establecimiento de hipótesis nula ( $H_0$ ) y alternativa ( $H_1$ ) no solo para justificar la robustez de los análisis posteriores, sino también para valorar la representatividad de los muestreos en cada población natural, especificando la región de aceptación o rechazo de  $H_0$  mediante los valores de la región crítica o de rechazo ( $\alpha$ ). Para la probabilidad de que ocurra el error Tipo I cuando se rechaza la  $H_0$  se consideraron como valores más comunes del nivel crítico del test ( $\alpha$ ) o de significación el 0.05 y 0.01. Según los valores  $p$  obtenidos  $\leq \alpha$  se acepta o rechaza la  $H_0$ . Se eligieron los tests de Kolmogorov-Smirnov (K-S) y Shapiro-Wilk (SOKAL & ROHLF,

1969; SIEGEL, 1988; FERNÁNDEZ-PALACIOS & DE LOS SANTOS, 1996; CAMACHO ROSALES, 2002). Se desarrollaron según los programas SPSS/PC+ y XLSTAT. Los distintos tamaños muestrales (N) varían según los tipos de caracteres y se encuentran reflejados en los capítulos correspondientes.

Los tests paramétricos además de ser más exigentes con los muestreos que los no paramétricos suelen ser más robustos, aunque la utilidad de los no paramétricos radica en que no se especifican las condiciones de los parámetros muestrales, pudiéndose aplicar a datos de una escala ordinal e incluso a variables cualitativas nominales. Las principales condiciones de las pruebas paramétricas se centran en que los valores deben ser continuos y las frecuencias deben distribuirse normalmente. Debido a la dificultad de obtener estos requisitos, cada vez es más frecuente el uso de pruebas no paramétricas pudiendo aumentar su potencia incrementando el tamaño muestral pudiendo en estos casos ser incluso superior a las paramétricas. Para algunos autores ante la duda del empleo de unas u otras, su elección dependerá del conocimiento que se tenga del grupo de taxones investigado y del nivel de datos obtenido (VIZMANOS & ASENSIO, 1976; FERNÁNDEZ-PALACIOS & DE LOS SANTOS, 1996; CAMACHO ROSALES, 2002; DYTHAM, 2003).

#### 4.4.1.2. Análisis de varianza (ANOVA)

El análisis de varianza (ANOVA) procedimiento estadístico entre dos o varios grupos no relacionados, se emplea para comprobar la diferencia entre las medias aritméticas de una variable determinada mediante la comparación de dos varianzas (intra e inter-grupos) conocida como F-Snedecor (Fisher-Snedecor). La prueba se denomina de una vía o factor (oneway) cuando solo se emplea una variable independiente para los grupos estudiados. El valor de F obtenido se compara según los grados de libertad ( $n-k$ ) y nivel de significación ( $\alpha$ ) elegido (valor crítico) de manera que si  $F > \alpha$ , se rechaza la  $H_0$  (que postula que las varianzas de los grupos son estadísticamente semejantes o no son significativamente diferentes). Este análisis considerado como uno de los más potentes tiene su base matemática en la prueba paramétrica F-Snedecor que trata de verificar las diferencias significativas entre las medias de los grupos, aunque requiere una serie de requisitos: i) independencia de valores, ii) ajuste a una distribución normal y iii) homogeneidad de varianzas. Esta prueba de homogeneidad se obtiene con el estadístico de Levene que supone varianzas iguales cuando  $p > 0.05$  (no significativamente diferentes). Ante un resultado significativo con varianzas desiguales ( $p < 0.05$ ) se lleva a cabo el análisis de Welch. Asimismo se realizan contrastes a posteriori o pruebas de comparaciones múltiples dos a dos (pruebas *post hoc*) y ante los casos de varianzas iguales, se elige el test de Tukey frente al de Bonferroni ya que establece además los subconjuntos homogéneos de los grupos en cuestión. Cuando las varianzas son desiguales, después de Welch, se elige la prueba T2 de Tamhane. Si los datos no se ajustan a una distribución normal (ii), se opta por el ANOVA no paramétrico que se conoce como prueba de Kruskal-Wallis que realiza las comparaciones múltiples mediante el procedimiento de Dunn que también establece subconjuntos homogéneos (XLSTAT, 2008).

#### 4.4.2. Relaciones entre grupos y variables. Coeficientes de similitud y correlación

Independientemente de las técnicas elegidas uno de los primeros pasos consiste en encontrar los índices matemáticamente adecuados que permitan cuantificar las relaciones entre los diferentes caracteres o variables observadas (SNEATH & SOKAL, 1973; CAMACHO ROSALES, 2002). El cálculo de dichos coeficientes requiere la previa estandarización de los



caracteres que hayan sido evaluados por sistemas métricos diferentes. Las relaciones que manifiestan similitud entre grupos (UTOs) presentan valores similares para las variables cuantitativas o los mismos estados para las variables cualitativas. Hay muchos y diversos índices o coeficientes de similitud en función de la naturaleza de los datos.

Las relaciones entre dos variables o caracteres que representan asociaciones bivariadas se estudian por los coeficientes de correlación utilizando en el caso de variables continuas de intervalo el coeficiente de correlación de Pearson, y para los casos de variables ordinales o discretas los coeficientes de Kendall y/o de Spearman. Mediante la obtención de estos coeficientes que representan distintos niveles de asociación entre las variables, se pueden eliminar del análisis multivariante algunos de los caracteres especialmente correlacionados (PERNY *et al.*, 2005).

#### 4.4.3. Estadística multivariante y taxonomía numérica

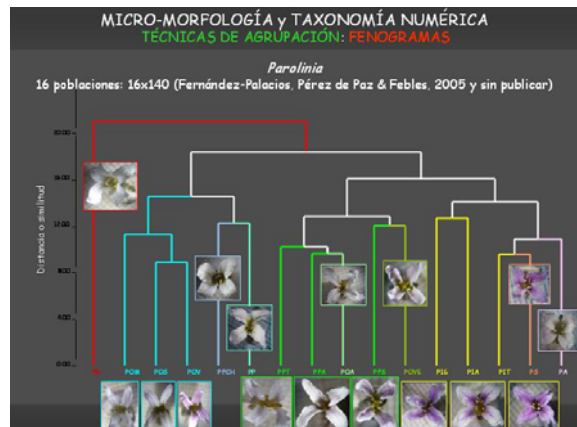
A diferencia de los análisis univariantes donde se analiza cada variable independientemente, los análisis multivariantes atienden simultáneamente a dos o más variables, razón por las que se les califica como mucho más adecuados para analizar la realidad física y biológica del medio natural y de los seres vivos, en cuya configuración intervienen simultáneamente muchas variables (SNEATH & SOKAL, 1973; CRISCI & LOPEZ ARMENGOL, 1983; EVERITT & DUNN, 2001).

La *taxonomía numérica* (feneticismo) que asume los fundamentos del análisis *multivariante*, tiene como finalidad agrupar distintas entidades taxonómicas, denominadas Unidades Taxonómicas Operativas (UTOs) según su similitud estimada a través de los datos obtenidos para los caracteres o variables, ordenados en una *matriz de datos* para posteriormente interpretarlos mediante diversas técnicas de *análisis multivariante*.

Las técnicas más habituales son los análisis de *agrupación* (fenogramas, árboles de mínima expansión o MST) y de *ordenación* como el Análisis Discriminante (AD), Análisis de Componentes Principales (ACP) y Análisis de Proximidad (MDS) en los que se obtiene su máxima resolución a niveles micro-taxonómicos infra o interespecíficos. Se ha demostrado que las técnicas de agrupación reflejan con mayor fidelidad las relaciones estrechas entre los taxones. Por el contrario los análisis de ordenación a penas distorsionan las relaciones de poca similitud (CRISCI & LOPEZ ARMENGOL, 1983).

Con el fin de minimizar los efectos metodológicos se recomienda el uso de más de una técnica que en este trabajo se ha llevado a cabo mediante programas como el SPSS, XLSTAT, NTSYS y STATISTICA, teniendo en cuenta el grado de congruencia taxonómica entre los resultados de las distintas técnicas dentro de un mismo o varios niveles de observación.

La aplicación de *técnicas estadísticas* a las poblaciones y especies del género *Parolinia* se lleva a cabo en el capítulo II de Sistemas de Cruzamiento y Eficacia Reproductiva (análisis de correlación), capítulo III de diversidad genética por Isoenzimas y capítulo IV a partir de la



morfometría tradicional (Morfometrías macro y micro-morfológicas) mediante la aplicación *estadística multivariante* de las técnicas de agrupación y de ordenación. La aplicación de estas *técnicas* cumple en este trabajo con el doble OBJETIVO de evaluar IMÁGENES para el *Banco de Biodiversidad Canaria* como *Micro-Marcadores Morfológico-Reproductivos* con valor sistemático identificando previamente las *homologías* para complementar y dar respuestas a las filogenias moleculares de la Flora Macaronésica y contribuir al conocimiento del Origen, Evolución y Relaciones de esta Flora.

La detección de Micro-Marcadores Morfológico-Reproductivos en *Parolinia* corresponde en una buena parte a la aplicación de técnicas estadísticas como el *Análisis Discriminante* (AD) que detecta los caracteres más importantes con valor diagnóstico y por tanto selecciona los de mayor aportación, pudiendo eliminar los que apenas contribuyen a la discriminación.

Los caracteres con mayor peso, reconocidos como Micro-Marcadores de Biodiversidad Reproductiva de *Parolinia*, se representan con *diagramas de cajas*, comparando así la biodiversidad de los taxones ampliamente distribuidos frente a la de los más restringidos y/o amenazados. Los análisis con técnicas multivariantes de *agrupación* y ordenación complementan y aportan información relevante en la evaluación de biodiversidad y SISTEMÁTICA del conjunto de especies y poblaciones de *Parolinia*. Asimismo los análisis de correlación comparación de matrices por grupos de caracteres (Test de Mantel) permiten relacionar tres de los cuatro niveles estructurales de la *deep morphology* (diversidad genética y diversidad macro y micro-morfológica-reproductiva) siendo capaces de generar hipótesis acerca del origen y evolución del género *Parolinia*.

La finalidad del análisis de la *Biodiversidad* morfológica reproductiva y genética pretende alcanzar dos tipos de objetivos:

1º. Señalar Micro-Marcadores Morfológico-Reproductivos de “eficacia reproductiva” de las poblaciones naturales para la evaluación e identificación de anomalías o fallos reproductivos de las especies amenazadas con aplicaciones a la conservación.

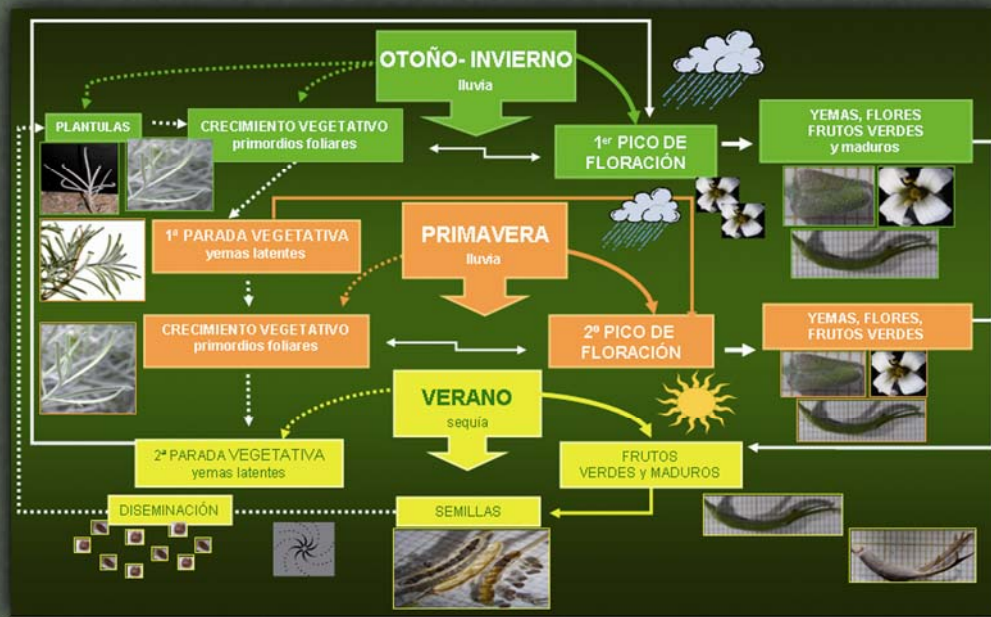
2º. Contribuir al estudio sistemático o de *relaciones* de la flora macaronésica aplicando las técnicas de la taxonomía numérica (feneticismo) y formar parte, con los caracteres filogenéticamente informativos, de las genealogías combinadas con datos moleculares, dando respuestas a aspectos evolutivos inaccesibles desde la perspectiva molecular.

Estos estudios de Biodiversidad se enfocan desde la nueva perspectiva que re-interpretar y caracteriza las imágenes macro y micro-morfológicas incluyendo aspectos funcionales de la Biología Reproductiva.

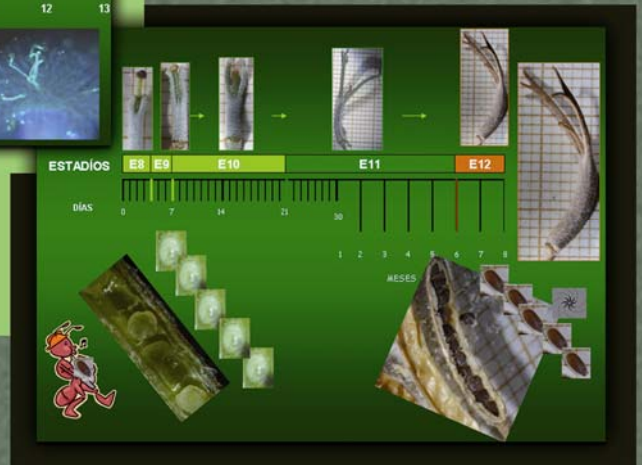
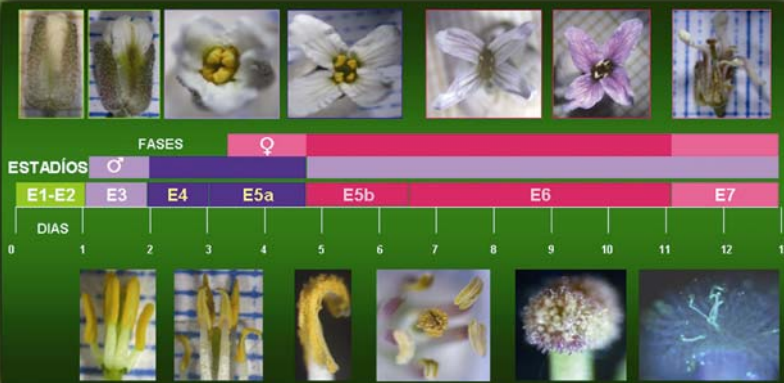


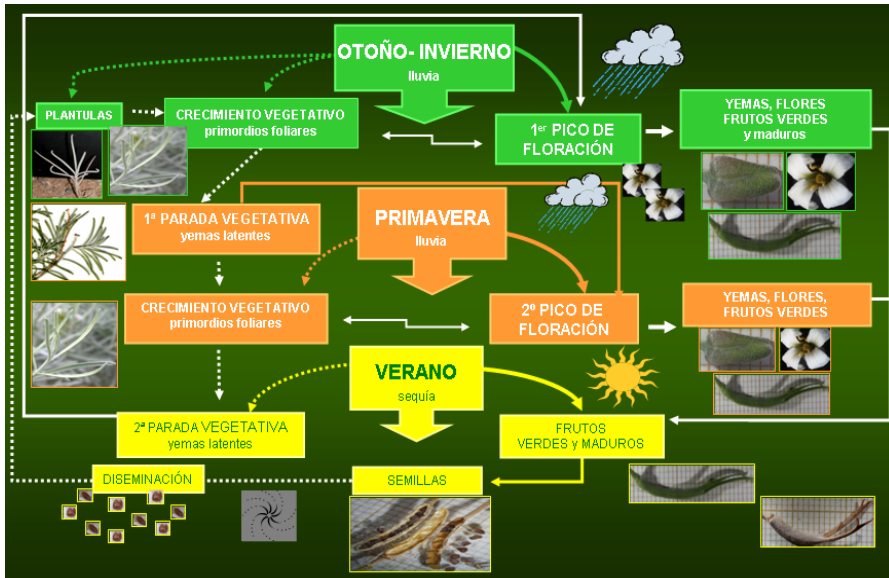
# CAPITULO I

## Ciclo Vital y Fenología Estacional

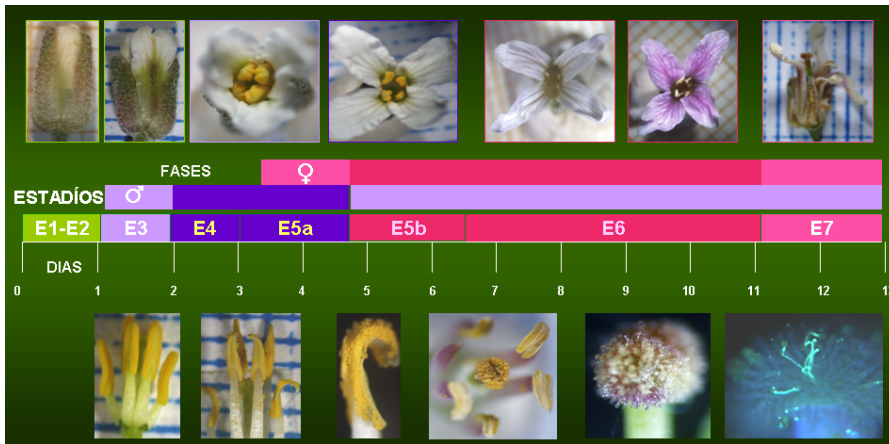


## Fenología Floral, Inflorescencia y Fruto





## CAPÍTULO I



## Introducción y Objetivos

## 1. INTRODUCCIÓN A LOS ESTUDIOS FENOLÓGICOS

---

Hasta el momento en que se iniciaron estos estudios, no se tenía información alguna acerca de la biología reproductiva de ninguna de las especies del género *Parolinia*. Como en la mayoría de los endemismos canarios y macaronésicos en general, apenas existe información acerca de las peculiaridades del ciclo vital de las especies, fenología floral y del fruto, longevidad de la flor, sistemas de auto-incompatibilidad, sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva a nivel poblacional, cuestiones básicas para la detección de posibles problemas de erosión micro-morfológica-reproductiva en sus poblaciones naturales, e imprescindibles en el diseño de estrategias eficaces de conservación y gestión de los endemismos en peligro.

El género *Parolinia* se enmarca dentro del grupo de especies con flores *hermafroditas*, usando este término en el sentido estricto de BAWA & BEACH (1981) que se refiere a que presenta flores con gametos masculinos y femeninos conjuntamente. La mayoría de las plantas con flores presentan flores bisexuales y su polen se distribuye por medio de una serie de agentes bióticos y abióticos (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1971).

Según BAWA & BEACH (1981) es difícil asignar una única fuerza selectiva responsable de la evolución y del mantenimiento de las flores bisexuales, porque ecológicamente, el hermafroditismo se halla presente en la mayoría de los grupos vegetales. La producción de gametos masculinos y femeninos no significa que una flor o planta esté contribuyendo de la misma manera, por vía masculina y femenina a la siguiente generación.

### 1.1. CICLO VITAL Y FENOLOGÍA ESTACIONAL

El tiempo estacional de floración es un periodo crítico del *ciclo vital* de las angiospermas que afecta al éxito reproductivo de la planta porque determina la sincronía reproductiva entre los individuos que incluye el proceso de *polinización* o transferencia polínica, *apareamientos* dentro y entre individuos (*mating system*) y mecanismos de fecundación, así como el desarrollo de los frutos y semillas, procesos de diseminación, germinación de semillas y establecimiento de plántulas (DIGGLE, 1999).

Como consecuencia, el tiempo de floración tiene la capacidad potencial de integrar todos las fases del ciclo vital determinadas a su vez por factores o variables ambientales bióticas o abióticas como la pluviometría, temperatura, fotoperiodo, polinizadores y dispersadores de frutos y semillas que afectan estacionalmente e influyen en el ciclo reproductivo, así como por la fenología de otras especies de la misma comunidad vegetal que comparten y compiten por los agentes polinizadores y dispersadores de frutos y semillas (WRIGHT & CALDERON, 1995; O'NEIL, 1997; FIGUEIREDO GOULART *et al.*, 2005).

Sin duda, la fenología de la floración es fundamental para entender la ecología y biología reproductiva de las especies ya que las flores como recursos alimenticios tienen un tiempo ecológico (relacionado a los polinizadores) que le confieren mecanismos de aislamiento reproductivo y/o evolutivo de especiación en el tiempo (KEARNS & INOUE, 1993). Los estudios de floración también ayudan a entender los patrones fenológicos que influyen en el alimento, movimiento y hábitos sociales de los insectos y mamíferos (RODRÍGUEZ-RIAÑO, ORTEGA-OLIVENCIA & DEVESA, 1999).

Los patrones de floración se definen por el tiempo, duración y frecuencia de la misma (DAFNI, 1992; BAWA, KANG & GRAYUM, 2003) que generalmente se presume que son adaptativos pudiendo estar influenciados por variables ambientales tanto bióticas como abióticas y por la filogenia (ENDRESS, 1994; WRIGHT & CALDERON, 1995; O'NEIL, 1997; DIGGLE, 1999; HENDERSON *et al.*, 2000; CHUINE, BELMONTE & MIGNOT, 2000; BAWA, KANG & GRAYUM, 2003). Asimismo, se considera que para la interpretación de los patrones fenológicos es importante conocer la floración, polinización, fructificación, dispersión y diseminación de frutos y semillas, así como la dormancia y germinación de las mismas (HENDERSON *et al.*, 2000).

La fenología estacional ha sido estudiada extensamente desde diversas perspectivas y se ha examinado el ciclo vital y patrones de floración de los taxones entre los distintos individuos de una población natural, entre poblaciones, entre especies, dentro de comunidades y/o a lo largo de gradientes latitudinales o de altitud (DIGGLE, 1999).

Recientemente desde una perspectiva histórica se ha demostrado que las distintas fases del ciclo vital como el tiempo de floración, etc., están determinadas y fuertemente asociadas a la historia evolutiva y afinidad taxonómica, indicando que la floración puede estar significativamente determinada por la historia filogenética (ENDRESS, 1994; WRIGHT & CALDERON, 1995; BAWA, KANG & GRAYUM, 2003).

Hay muchos modelos de fenología estacional y diversas clases de ritmo de floración en los ciclos vitales de las especies con una gran flexibilidad intra-específica. La época de floración específica, de apertura y duración de la flor se puede observar según periodos cortos de forma intensa y explosiva o con menos flores distribuidas regularmente según periodos de larga duración. Se podría afirmar que cada categoría sistemática tiene su propia diversidad según la región geográfica (ENDRESS, 1994).

## 1.2. FENOLOGÍA FLORAL Y DICOGAMIA

Para separar el androceo y gineceo de una flor hermafrodita y evitar la auto-polinización, algunos grupos vegetales albergan mecanismos como la *dicogamia* (separación temporal) y *hercogamia* (separación espacial) que son menos drásticos que la dioecia y la auto-incompatibilidad.

Estos mecanismos además de evitar la auto-fecundación o autogamia, evitan problemas de *interferencia* entre la *fase masculina* de la flor (considerada como el periodo de exposición del polen desde la dehiscencia de las anteras) y la *fase femenina* (o de receptividad estigmática) periodo de la flor en que puede germinar el polen que llega al estigma (DARWIN, 1876; PROCTOR & YEO, 1972; LLOYD & WEBB, 1986; WEBB & LLOYD, 1986; BERTIN, 1993; BERTIN & NEWMAN, 1993; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; RICHARDS, 1997; BUIDE & GUITIAN, 2002; BARRETT, 2002 y 2003).

En la dicogamia, la exposición y viabilidad del polen antes que el estigma se conoce como *protandria* y la exposición o madurez del estigma antes que el polen, se conoce como *protoginia*. Se ha observado que en especies polinizadas bióticamente, la *protandria* está más generalizada (casi el doble) que la *protoginia*, mientras que en las especies polinizadas abióticamente la *protoginia* está mucho más generalizada (una seis veces más) que la *protandria* (LLOYD & WEBB, 1986; WEBB & LLOYD, 1986; RICHARDS, 1997). No obstante también se ha observado en una misma especie y/o población natural que ambas modalidades (*protandria* y *protoginia*) pueden variar según presiones ambientales y exhibir

una u otra indistintamente. (LLOYD & WEBB, 1986; WEBB & LLOYD, 1986; RICHARDS, 1997).

Entre las angiospermas, tanto la *dicogamia* (separación en el tiempo del polen y el estigma) como la *hercogamia* (separación espacial de ambos) están ampliamente distribuidas y sin embargo han sido objeto de poca atención si se comparan con otros atributos florales menos comunes como la monoecia y flores unisexuales, heterostilia, cleistogamia, etc.

Los primeros estudios de fenología floral se han visto incrementados y han experimentado un gran avance hace relativamente pocos años aunque todavía permanecen con algunos vacíos de información (FAEGRI & VAN DER PIL, 1971; BAWA & BEACH, 1981; LLOYD & WEBB, 1986; WEBB & LLOYD, 1986; BERTIN, 1993; BERTIN & NEWMAN, 1993; RICHARDS, 1997).

En un principio durante el periodo histórico más antiguo de la Biología de la Polinización, el uso del término *dicogamia* se ha referido exclusivamente a la separación temporal del polen y estigma de una flor hermafrodita, que actualmente se denomina y reconoce como *dicogamia intrafloral*.

La *dicogamia* en especies hermafroditas o monoicas, es una característica común poco estudiada en taxones auto-incompatibles, razón por la que también se ha considerado como mecanismo que refuerza la alogamia o xenogamia, aunque no parece que siempre sea así (GRIFFIN, MAVRAGANIS & ECKERT, 2000).

Recientemente se considera que la *protandria* está positivamente correlacionada con la presencia de auto-incompatibilidad (SI) y la *protoginia* con la auto-compatibilidad (SC) e incluso que tanto la presencia de *inbreeding depression* (pérdida de vigor por endogamia) como la *interferencia* antera-estigma juegan un papel importante en la evolución de la *dicogamia* (SARGENT, MANDEGAR & OTTO, 2006).

Se reconoce asimismo a la *protoginia* como mecanismo más eficaz para evitar la auto-fecundación, que además incrementa la eficacia maternal. Sin embargo se reconoce a la *protandria* como un mecanismo que evita la auto-interferencia polen-estigma, favoreciendo principalmente la eficacia paterna (LLOYD & WEBB, 1986; BERTIN, 1993; BERTIN & NEWMAN, 1993; ROUTLEY, BERTIN & HUSBAND, 2004).

La primera descripción de flores dicógamas se hizo por Joseph Kölreuter en 1766 aunque el término *dicogamia* (del griego *dicho*= dos y *gamos* = unión) referido al ámbito intrafloral fue acuñado por Sprengel en 1793.

Pero a partir de entonces, el concepto de *dicogamia* se amplía al ámbito *interfloral*, pudiendo diferenciar, a su vez, varios tipos de *dicogamia* en cada una de las modalidades intra o interfloral, de manera que se pueden construir clasificaciones más complejas (LLOYD & WEBB, 1986, modificado).

### 1.2.1. Dicogamia intrafloral. Tipos

La *dicogamia intrafloral* (separación temporal en una flor de las fases masculina y femenina) se puede subdividir en: *protandria* o *protoginia*, *completa* o *incompleta*, o por *intervalos sucesivos* de exposición de polen y estigma.

#### 1.2.1.1. Protandria o protoginia: orden de exposición del polen y del estigma

La exposición o presentación del polen antes del estigma se conoce como *protandria* y la exposición del estigma antes que el polen, como *protoginia*. La exposición simultánea se ha denominado *homogamia* aunque después de un siglo se considera un término poco

adecuado y la ausencia de dicogamia se reconoce también como *adicogamia* (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1971).

#### 1.2.1.2. Completa o incompleta: grado de separación de las fases masculina y femenina

Las descripciones de *protandria* o *protoginia incompleta* se refieren a los periodos iniciales de la flor con exposición de polen o estigma *antes* del periodo de exposición conjunta, ya que las fases finales de la flor con presentación exclusiva de polen o estigma apenas se han contemplado y no hay terminología disponible, aunque también pueden existir.

La *dicogamia* se considera *completa*, cuando en una flor o unidad mayor no hay superposición de la exposición del polen y receptividad del estigma. Se considera *incompleta* cuando hay solapamiento entre las fases masculina y femenina de la flor, incluyendo desde una ligera a la casi total coincidencia, aunque se debe considerar la posible dependencia de las circunstancias ambientales con o sin polinizadores.

Cuando las observaciones de *dicogamia incompleta* se llevan a cabo en invernaderos o jardines experimentales lejos de las condiciones naturales, se deben extremar las precauciones, toda vez que la ausencia de *polinizadores* puede aumentar la duración y persistencia del polen y por tanto se dificulta la diferenciación entre las fases masculina (polen) y femenina (receptividad estigmática). En la medida de lo posible, los resultados de estas observaciones se deben aproximar o confrontar con las condiciones naturales donde se contempla el tiempo real de disponibilidad polínica en relación a los estigmas receptivos junto con la posibilidad de fecundación de sus óvulos. Estos periodos de *presentación efectiva* probablemente son más cortos y variables que los periodos potenciales en ausencia de polinizadores (WEBB & LLOYD, 1986; PRESTON, 1991).

Por tanto para detectar y diferenciar la fase masculina y femenina de la flor, tanto morfológica como fisiológicamente, se debe tener en cuenta pues la presencia de *polinizadores*, ya que la duración de dichas fases no solo depende de la viabilidad polínica y receptividad estigmática, sino también de la tasa de disponibilidad de polen que llega a los estigmas para fecundar los óvulos, ambos procesos íntimamente dependientes de la polinización (PRESTON, 1991).

La duración del periodo de separación entre la exposición o presentación de polen y superficies estigmáticas, puede variar considerablemente. Algunas Crucíferas exponen el estigma y anteras simultáneamente, pero como las anteras tardan varios minutos en estar dehiscentes, la presentación efectiva del estigma puede preceder a la del polen (AL-SHEHBAZ, 1977). La mayoría de las flores de zonas templadas duran *días* y el intervalo entre las dos fases de una flor puede ser de varios días (WEBB & LLOYD, 1986; ENDRESS, 1994; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; RICHARDS, 1997).

##### 1.2.1.2.1 Dicogamia según intervalos sucesivos de polen y estigma

En floraciones prolongadas se deben distinguir, los intervalos largos de exposición sucesiva de androceo y gineceo en un individuo, del fenómeno de "cambio de sexo", que puede ocurrir en algunas angiospermas en las que un mismo individuo puede actuar tanto como masculino que como femenino, dependiendo de las diferentes floraciones o años (WEBB & LLOYD, 1986; RICHARDS, 1986 y 1997).

En algunos géneros de la flora canaria como *Neochamaelea* se ha observado que puede ocurrir esta separación funcional de sexos, de manera que un individuo puede ser masculino o femenino dependiendo del periodo de floración (PÉREZ DE PAZ, 2002; PÉREZ



DE PAZ *et al.*, en prensa). Por tanto, la dicogamia y el “cambio de sexo” se consideran como fenómenos diferentes que pueden actuar incluso de forma combinada como probablemente sea el caso de *Neochamaelea*.

### 1.3. INFLORESCENCIA. FENOLOGÍA Y DICOGAMIA

El término latino *anthium* fue introducido por FAEGRI & VAN DER PIJL (1971) para describir las unidades de reclamo compuestas por flores. Este término se puede referir tanto a una inflorescencia, como a un árbol en floración, como también a las especies de los grandes prados en flor (KEVAN, 1984; PÉREZ DE PAZ, 2002). Los términos alemanes de estructura (*bauplant*) y arquitectura (*gestalt*) según ENDRESS (1994) se consideran sinónimos y se refieren a agrupaciones de flores y/o inflorescencias que pueden formar asociaciones y estructuras determinadas (antios).

El significado adaptativo de las diferentes tipos de inflorescencias o agrupaciones florales en las Angiospermas ha sido ignorado hasta hace relativamente pocos años, de manera que aún se desconoce la influencia de la arquitectura de las inflorescencias sobre la contribución genética a la siguiente generación. En este sentido, las hipótesis evolutivas han sido dirigidas a los niveles de polinización, transferencia polínica y éxito reproductivo a nivel de individuo o planta, pero no de *inflorescencia*. Las grandes inflorescencias multifloras se han justificado como una forma de aumentar el reclamo a larga distancia de los polinizadores por atracción visual u olfativa (WYATT, 1982).

En las unidades florales visitadas por un polinizador (unidad de polinización o *antia*), se debe distinguir las diferencias *temporales* en la exposición del polen y estigma y la secuencia de contacto del polinizador en una visita. En las especies con *hercogamia* o separación *espacial* de polen y estigma los dos pueden estar disponibles al mismo tiempo, pero el polinizador contacta antes con el estigma que con el polen. Hay pues que diferenciar entre el orden de maduración del polen y del estigma (*dicogamia*) y el orden de contacto con el polinizador durante una visita, que refleja la presencia de *hercogamia* (WEBB & LLOYD, 1986).

En una *inflorescencia*, es importante destacar la zona con flores femeninas receptoras de la zona polinífera masculina dadora de polen, así como la situación o estructuración a lo largo de la misma, toda vez que son factores importantes para determinar los niveles de fecundación o alogamia. Hay polinizadores como las abejas que comienzan las visitas desde la base hacia el ápice de las inflorescencias que a su vez se han desarrollado de forma ascendente o acrópeta y que generalmente sus flores suelen ser *protándricas*. Es decir que mientras la base de las inflorescencias es femenina, las flores del ápice son masculinas y probablemente son las que transfieren el polen a la siguiente *inflorescencia* o planta (WEBB & LLOYD, 1986).

Los escasos trabajos acerca de las agrupaciones y disposiciones florales y sus aspectos adaptativos, sugieren que el número de flores y su estructuración espacial y temporal, determinan los niveles de *polinización* y *fructificación* (éxito reproductivo) de las especies en las poblaciones naturales, además de afectar a la descendencia tanto cualitativa como cuantitativamente (WYATT, 1982; BARRETT, 2003).

Está ampliamente reconocido que las flores y frutos producidos por cada planta pueden variar dentro de una *inflorescencia* desde la posición basal (primero) hasta la distal (más tarde). Debido a esta *temporalidad*, las flores y frutos basales restan recursos o nutrientes a las flores y frutos distales, pudiendo afectar negativamente al éxito reproductivo o desarrollo

de frutos (LLOYD, 1980; BRUNET & CHARLESWORTH, 1995; GUITIÁN, GUITIÁN & NAVARRO, 1996; DIGGLE, 2003; BARRETT, 2003).

La oferta floral por día de una *inflorescencia* puede afectar a la calidad y cantidad de progenie si se tiene en cuenta que puede influir previamente en la atracción de los *polinizadores*, cantidad de polen que queda en la planta después de una visita, así como en la probabilidad de auto-polinización (ARROYO, 1976; LLOYD, 1979; DAFNI, 1992; DEVLIN, CLEGG & ELLSTRAND, 1992; BARRETT, HARDER & COLE, 1994). El número total de flores producidas por una *inflorescencia* puede influir no solo en la *polinización* sino también en la producción y dispersión de los frutos (DAVIDAR & MORTON, 1986; RICHARDS, 1986 y 1997; DENSLOW, 1987; BARRETT, HARDER & COLE, 1994; BARRETT, 2003).

### 1.3.1. Dicogamia interfloral. Tipos

Actualmente se reconoce como dicogamia *interfloral* cuando en las inflorescencias o individuos, el polen y el estigma se exponen en diferente tiempo, tanto en taxones monoicos con flores unisexuales como en los hermafroditas. Se reconoce asimismo como *dicogamia interfloral* de una *inflorescencia* con flores hermafroditas, cuando las flores en fase masculina y en fase femenina se exponen en diferentes tiempos.

En taxones monoicos con flores unisexuales, se refiere a la exposición en diferente tiempo de las flores masculinas (polen) y de las femeninas (estigma) de una inflorescencia o individuo. Algunos autores han extendido el uso de *dicogamia* a las diferencias temporales entre individuos femeninos y masculinos de una población, otros consideran estas manifestaciones como caracteres secundarios de sexo, considerando la *dicogamia* referida exclusivamente a las diferencias temporales que operan dentro de los individuos (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1971; LLOYD & WEBB, 1977 y 1986).

Se puede distinguir varias clases de dicogamia *interfloral* según el grado y naturaleza de sincronía entre las flores de un individuo o planta: *asincrónica*, *hemisincrónica* y *sincrónica* con varios subtipos.

#### 1.3.1.1. Dicogamia inter-floral asincrónica y hemisincrónica

La condición más abundante es la dicogamia *asincrónica*, que tiene lugar cuando no coinciden las mismas *fases* en las flores de una misma inflorescencia o individuo, coexistiendo las flores masculinas (con exposición del polen) y las flores femeninas (con exposición de estigmas receptivos).

En la mayoría de las especies con *dicogamia asincrónica*, el polinizador puede transportar polen desde una flor dadora que lo expone a otra receptora con estigmas receptivos, pudiendo ocurrir la auto-polinización y geitonogamia dentro y entre inflorescencias de una planta.

La *dicogamia hemisincrónica* tiene lugar cuando hay sincronización entre las flores de una inflorescencia o entre algunas inflorescencias del mismo individuo, pero no todas. Se ha observado que aproximadamente el 70% del polen sobre el estigma procede de otras plantas, de manera que la *hemisincronía* mantiene la *geitonogamia* (auto-polinización) en niveles relativamente bajos, evitando en gran medida la auto-polinización entre flores de una inflorescencia e inflorescencias cercanas, pero permitiendo la *geitonogamia* entre inflorescencias distantes de un individuo (WEBB & LLOYD, 1986).

Puede haber una condición intermedia entre *dicogamia asincrónica* y *hemisincrónica* cuando en una planta, algunas inflorescencias presentan todas sus flores con estigmas receptivos (fase femenina) primero y luego con exposición de polen (masculina) pero en las

otras inflorescencias las flores no están sincronizadas pudiendo coexistir flores en fase femenina y masculina (*Plantago lanceolata* en Nueva Zelanda).

#### 1.3.1.2. *Dicogamia interfloral sincrónica*

La *dicogamia sincrónica* tiene lugar cuando todas las flores abiertas de un individuo están en la misma fase. Se ha observado en grupos primitivos como Lauraceae (Magnoliidae) en la modalidad de *protoginia sincrónica* (KUBITZKI & KURZ, 1984). Como ejemplos más conocidos están también las umbelíferas, en las que todas las flores de la misma umbela se ordenan según ciclos sucesivos masculinos y femeninos, distintos a los de la siguiente umbela. Este patrón también se ha descrito como "dioecia temporal" fenómeno distinto a la *dicogamia sincrónica* que no se debiera confundir, pues aunque se evita completamente la auto-fecundación, posee otros mecanismos de control (CRUDEN & HERMANN-PARKER, 1977).

Las fronteras entre la *dicogamia sincrónica* y *hemisincrónica* también son confusas pudiendo considerar varios tipos de *dicogamia sincrónica*, dependiendo del número de ciclos y morfos genéticos implicados:

##### 1.3.1.2.1. *Dicogamia sincrónica multi-ciclo*

Es el tipo más común de *dicogamia sincrónica* en el que durante una floración cada planta o individuo atraviesa varios ciclos protándricos o protogínicos (polen-estigma). En varias especies de palmeras con una inflorescencia por floración, pueden tener primero dos periodos masculinos y después un periodo femenino. Otras especies tienen fases alternantes de inflorescencias masculinas y femeninas.

##### 1.3.1.2.2. *Duodicogamia*

Es un segundo tipo de *dicogamia sincrónica* en la que hay *un ciclo y medio* por floración, en especies como *Castanea* todas las inflorescencias de un árbol están más o menos sincronizadas presentando sucesivamente flores masculinas-femeninas-masculinas. En especies andromonoicas, se puede presentar una variante donde en una o más inflorescencias, las flores hermafroditas son protándricas (presentan primero sus pólenes que sus estigmas) y posteriormente se abren las flores masculinas (polen).

##### 1.3.1.2.3. *Dicogamia sincrónica de un ciclo*

Tiene lugar cuando todos los granos de polen de una planta están presentes antes que los estigmas o viceversa, parece ser mucho menos común que la *dicogamia multi-ciclo*. Se pueden encontrar ejemplos típicos en especies anemógamas del hemisferio norte templado, como el abedul, olmo y roble, donde la antesis de las flores femeninas de un árbol tiene lugar por lo menos un día antes que las flores masculinas. En *Alnus glutinosa* se ha confirmado que las inflorescencias de un árbol están estrechamente sincronizadas de manera que no se solapan las fases masculinas tardías y femeninas tempranas, pero los árboles vecinos pueden estar desfasados y mientras algunos han finalizado la floración otros no la han iniciado.

##### 1.3.1.2.4. *Heterodicogamia*

Es otra variante de la *dicogamia sincrónica* presente en varios grupos de Angiospermas no relacionadas, en la que hay dos morfos genéticos (protándricos y protogínicos) que se comportan sincrónicamente, de manera que cuando uno presenta polen (protándrico) el otro presenta los estigmas receptivos (protogínico) y a lo largo del día todas las flores abren al mismo tiempo. Este tipo de *dicogamia sincrónica*, con los ejemplos típicos de Darwin en el nogal (Jungladaceae) y el avellano (Fagaceae), es el equivalente temporal del dimorfismo de las especies heterostílicas.

En otro tipo de *heterodicogamia*, las flores de las especies no son sincrónicas y los morfos protándricos o protogínicos difieren en el tiempo de antesis durante el día. En algunas Lauraceae con flores son protogínicas (*Persea americana*) y Rhamnaceae protándricas unas flores abren por la mañana y otras por la tarde (KUBITZKI & KURZ, 1984; WEBB & LLOYD, 1986; ENDRESS & LORENCE, 2004).

## 1.4. ORIGEN DE LA DICOGAMIA. CAUSAS Y FUERZAS SELECTIVAS

Se han contemplado cuatro fuerzas selectivas que pueden ser las causas responsables de la *dicogamia* o separación temporal del androceo (exposición del polen) y gineceo (exposición del estigma receptivo) y que al parecer pueden estar dirigidas a:

### 1.4.1. Interferencias y auto-fecundación

El considerable número de especies que son tanto dicógamas (protándricas) como auto-incompatibles induce a pensar que la aparición de la *dicogamia* no surge para evitar la auto-fecundación, sino más bien para restringir interferencias entre el androceo y gineceo.

No obstante la *protoginia* se ha considerado como mecanismo más eficaz para evitar la autogamia y se encuentra más frecuentemente asociada a la auto-compatibilidad (LLOYD & WEBB, 1986; WEBB & LLOYD, 1986; BERTIN, 1993; BERTIN & NEWMAN, 1993; ROUTLEY, BERTIN & HUSBAND, 2004; BARRETT, 2003).

### 1.4.2. Exposición prolongada de polen

En una flor, una manera de hacer que el polen esté disponible a un mayor número de visitantes es dilatar su periodo de exposición por más tiempo que el de receptividad del estigma (LLOYD & WEBB, 1986).

Si el intervalo de exposición polínica excede al del estigma receptivo, es un tipo de *protandria incompleta*. Asimismo, otro aspecto a tener en cuenta es que la presentación prolongada del polen favorece la visita de polinizadores cuando también está disponible el estigma.

### 1.4.3. Liberación y recepción simultánea de polen

En las especies polinizadas por animales dentro de una unidad floral, la selección actúa favoreciendo que la misma superficie y posición de un polinizador contacte simultáneamente con el polen y el estigma. No existe tal fuerza en las especies anemógamas polinizadas por el viento o agua, ya que las posiciones óptimas de dispersión y recepción de polen no necesitan ser idénticas.

### 1.4.4. Interferencias entre polen-estigma

No hay razones universales del por qué la *protandria* o la *protoginia* debieran ser más efectivas para evitar la interferencia entre las fases polínica y estigmática.

Sólo en algunas circunstancias se ha observado que la *protandria* o la *protoginia* evitan de forma efectiva estas interferencias y se piensa que la selección ha intervenido

favoreciendo una u otra, detallándose a continuación únicamente las fuerzas o presiones selectivas que pudieran estar vinculadas al género *Parolinia*.

1.4.4.1. *Flores con facilidad de movimiento en el androceo y gineceo*

Para evitar la interferencia polen-estigma, las flores dicógamas resuelven dos problemas consecutivos: mientras se expone el primer gametofito (polen o estigma), el que funciona en segundo lugar, se encuentra alejado para no obstaculizar a los polinizadores, de manera que, cuando se presenta el segundo, se aleja el primero. Es fácil observar distanciamiento en los dos gametofitos, ya que en muchas especies dicógamas, el segundo gametofito retrasa su crecimiento de forma que en la *protandria* los estigmas y ramas estigmáticas se encuentran unidas y verticales al principio, separándose y desplegándose más tarde. Se considera más difícil retirar los estambres después de la fase masculina, que se consigue por el movimiento o pérdida de las anteras.

1.4.4.2. *Inflorescencias verticales anemógamas*

1.4.4.3. *Inflorescencias verticales entomógamas*

La *protandria* suele estar asociada con el desarrollo floral de las *inflorescencias* y con el movimiento más frecuente de los polinizadores.

1.4.4.4. *Flores refugio, trampa y flores nido*

1.4.4.5. *Flores con esporofito que facilita la exposición de los gametofitos*

La exposición o presentación secundaria del polen sobre el gineceo se ha desarrollado en varios grupos de angiospermas. La ventaja de este tipo de *presentación* permite al polen y al estigma estar en la misma posición dentro de un antio.

1.4.4.6. *Flores con señales de recompensa en los estambres*

En algunas angiospermas, los estambres pueden ser señales de reclamo y recompensa tanto visuales referidos al polen como olfativos de néctar. En la mayoría de los casos el reclamo opera antes o durante el periodo de exposición de polen y cesa cuando se retiran o cuando los estambres marchitan y se caen.

1.4.4.7. *Flores con cambios post-exposición o senescencia*

El final de la anthesis a menudo va acompañado por la *senescencia* manifiesta de algunas piezas florales. La mayoría de las manifestaciones de senescencia floral se refieren a los cambios que tienen lugar en la corola al marchitarse, pudiendo cambiar de color, perdiéndolo o intensificándolo, cerrarse o caer. En algunas especies, los cambios visibles de la corola van acompañados por una retirada de recursos con el fin de favorecer el desarrollo del gineceo fecundado. La pérdida del periantio puede ir acompañada por la falta de néctar, falta de olor o de ambos (LLOYD & WEBB, 1986).

Estos cambios de las flores durante la senescencia pueden tener además varias consecuencias: 1º) Salvar los recursos del parental al finalizar el gasto de energía en los órganos de atracción, reclamo y recompensa, 2º) La senescencia de la corola haciendo las flores menos llamativas y conspicuas, hace que los visitantes se dirijan a las flores con recompensa, asegurando así la dispersión y recepción del polen, al mismo tiempo que se evitan las *visitas* superfluas a flores previamente visitadas, 3º) No se desperdicia polen en las flores marchitas no receptivas reduciendo además la interferencia polen-estigma, y 4º) se evitan también los predadores potenciales atraídos por los reclamos florales.

## 1.5. FENOLOGÍA FLORAL Y HERCOGAMIA

La *hercogamia* es la separación espacial de la exposición o presentación del polen y la receptividad del estigma lugar de acogida del mismo dentro de una flor o de las unidades de polinización (antios) de una planta o individuo. Como la dicogamia, también se ha interpretado como un mecanismo que reduce la auto-fertilización y favorece la alogamia *s.l.*

Sin embargo, como muchas plantas hercógamas son también auto-incompatibles, se ha sugerido que las distintas clases de hercogamia también pueden actuar como mecanismos que evitan la interferencia entre la dispersión del polen desde las anteras y su lugar de acogida o recepción en los estigmas.

Se han reconocido varias clases de hercogamia, aunque su clasificación es controvertida ya que no hay “acuerdo” en si todos las flores o *antios* son idénticos (hercogamia homomórfica), si todos dispersan y reciben, si la dispersión y recepción polínica ocurre de forma recíproca (hercogamia recíproca), o si algunos o todos (flores y *antios*) realizan una única función (hercogamia interfloral).

Dentro de la *hercogamia homomórfica*, se distinguiría la *desordenada* y la *ordenada*. En la primera, el polinizador dentro de un antio tiene muchos contactos con los estigmas y polen sin una secuencia definida. En la *hercogamia ordenada* los contactos son pocos y ordenados. Las otras subdivisiones están destinadas a la operatividad de los mecanismos de polinización.

Aunque para las flores y antios hercógamos las funciones masculina y femenina están separadas en el espacio, muchas flores controlan el comportamiento del polinizador procurando que ambas superficies de polinización estén en contacto durante una única visita. En los antios dicógamos la separación del polen que se dispersa y se recibe es temporal más que espacial y esta diferencia tiene varias consecuencias importantes para la biología de la polinización de los antios dicógamos y hercógamos (WEBB & LLOYD, 1986).

## 1.6. DICOGAMIA Y HERCOGAMIA. BRASSICACEAE. ANTECEDENTES

### 1.6.1. Antecedentes en dicogamia

En la familia Brassicaceae los estudios en distintos géneros, muestran que se puede favorecer tanto la *protandria*, como la *protoginia*.

Aunque según OLOWOKUDEJO & HEYWOOD (1984) Bateman en 1955 afirmó que no hay ni *protandria* ni *protoginia* en las Crucíferas, la *protoginia* en la familia se ha detectado en 61 especies de 32 géneros ordenados en 9 tribus. Posteriormente un estudio de 91 especies de Irak (AL-SHEHBAZ, 1977) encontró *protoginia* en 24 especies pertenecientes a 19 géneros, citándose por primera vez para 21 de las 24 especies pertenecientes a los géneros *Diplotaxis*, *Hirschfelda*, *Savignya*, *Erucaria* (tribu Brassiceae), *Neslia* (tribu Euclidieae), *Aubrieta* (tribu Matthioleae), *Sterigmostemum* (tribu Hesperideae) y *Sisymbrium* (tribu Sisymbrieae).

También se han encontrado ejemplos de *protoginia* en géneros como *Biscutella* L. de la tribu Lepidieae (OLOWOKUDEJO & HEYWOOD, 1984), *Erysimum* L., de la tribu Hesperideae (NIETO FELINER, 1991), *Draba* L., de la tribu Drabeae (BROCHMAN, 1993), *Sinapis* L. y *Brassica* L., ambos en Brassiceae (MASIEROWSKA, 2003), destacando al género *Lobularia* Desv., de la tribu Alysseae por su presencia en Canarias (BORGAN,

1987). Ejemplos de *protandria* se han observado en géneros como *Streptanthus* Nutt., de la tribu Streptantheae (PRESTON, 1991), *Diploaxis* DC, tribu Brassiceae (RUSTAN, 1996), *Warea* Nutt, tribu Stanieyeae (EVANS *et al.*, 2000) y *Erysimum* L., en la tribu Hesperideae (NIETO FELINER, 1991). Además se han encontrado ejemplos de *protandria* con auto-incompatibilidad en *Streptanthus cutleri carinatus* y de *protoginia* con auto-incompatibilidad en *Brassica oleraceae* (LLOYD & WEBB, 1986).

Asimismo en Brassicaceae se ha visto que en 23 géneros existe un mecanismo de cambio de color en la flor asociado al cambio de fase a masculina o femenina. Las partes florales implicadas en el cambio de color, pueden ser: i) la flor entera o corola; ii) centro de la flor; iii) líneas como guías de néctar / estandarte; iv) ojo/corona; v) el androceo y vi) el gineceo. En el género *Lobularia* la forma blanca de *L. maritima* solo cambia de color el filamento estaminal, mientras en que la forma púrpura, cambia la flor entera (WEISS, 1995).

### 1.6.2. Antecedentes en hercogamia

Los únicos antecedentes de *hercogamia* que se han podido localizar en la familia corresponden a *Streptanthus tortuosus* (PRESTON, 1991), que además presenta *protandria* junto con auto-compatibilidad, y a los taxones protogínicos de los géneros *Brassica* y *Sinapis* donde la posición de las anteras dehiscentes puede evitar la auto-fertilización (MASIEROWSKA, 2003).

El conocimiento de la dinámica y eficacia reproductiva de las poblaciones naturales, requiere el conocimiento previo de sus sistemas de cruzamiento, proceso que requiere a su vez, el conocimiento de su ciclo vital, fenología floral con sus respectivos cambios morfológicos, estructurales y fisiológicos en el tiempo, detectando la dicogamia y/o hercogamia y posteriormente la fructificación y fenología del fruto.

## 2. OBJETIVOS

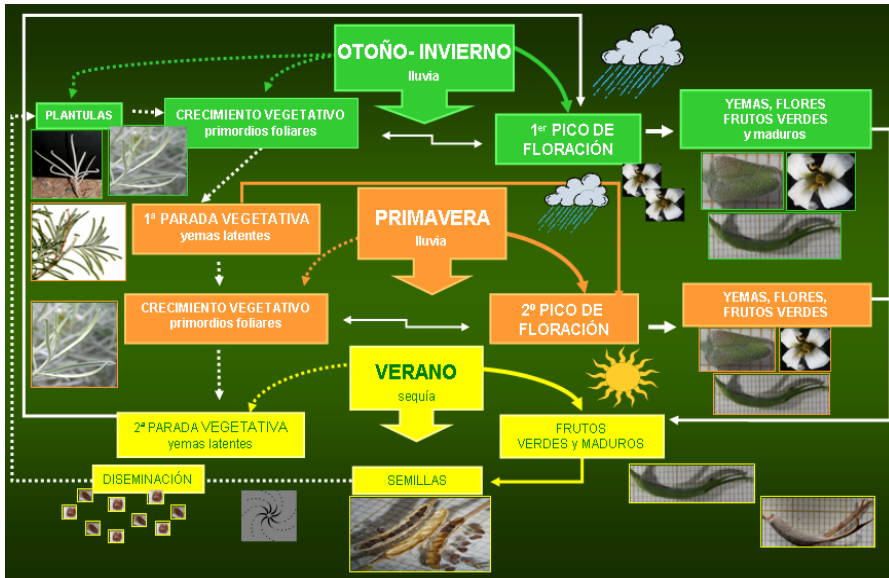
---

Teniendo en cuenta, que la falta de información sobre biología reproductiva del género *Parolinia* es absoluta, se considera que las primeras aportaciones deben ir encaminadas al conocimiento de su ciclo vital y distintos aspectos fenológicos de la flor y fruto. Esta es la razón por la que este capítulo centra sus objetivos en el conocimiento del ciclo vital y procesos de floración y fructificación de las distintas especies del género *Parolinia* pormenorizando los siguientes apartados:

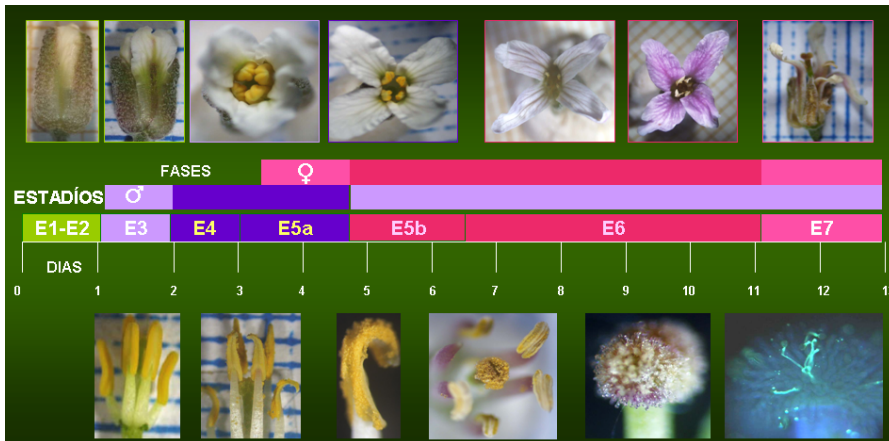
- 1) Ciclo vital y fenología estacional con picos de floración y fructificación e influencia de variables climáticas.
- 2) La flor, desarrollo fenología, dicogamia y longevidad.
- 3) Fenología del fruto, maduración y formación de las semillas.
- 4) Desarrollo y estructura de la inflorescencia y dicogamia interfloral.

La consecución de estos objetivos contribuirá al conocimiento de las poblaciones naturales, caracterizando el desarrollo de la flor y fruto, así como posibles anomalías o erosión micro-morfológico-reproductiva en las especies amenazadas (tres en estado crítico). Al mismo tiempo son de vital importancia para el diagnóstico y diseño de *estrategias de conservación* específicas ineludibles en una gestión verdaderamente efectiva.





## CAPÍTULO I



## Material y Métodos



### 3. MATERIAL Y MÉTODOS

Todas las observaciones fenológicas del ciclo vital se han realizado tanto en las poblaciones naturales de las especies de *Parolinia*, como en los individuos cultivados en las zonas experimentales del Jardín Botánico Canario “Viera y Clavijo” (JBCVC) donde se mantiene un stock procedente de semillas de cada una de sus poblaciones.

ESPECIE	ISLA	FEN. ESTAC.		FENOLOGÍA FLORAL								FEN. FRUTO		FENOLOGÍA DE LA INFLORESCENCIA			
		Pob Nat	JBCVC	JBCVC		ANTERA Dehiscent		ETG Recep		ANDROCEO GINECEO		JBCVC		Población Natural		JBCVC	
				Ind	Fl	Ind	Bot FI	Ind	Fl	Ind	Fl	In	Fr	Ind	Infl	Ind	Infl
<i>P. glabriuscula</i> PG	GC	96	12	14	32	30	277	29	29	139	476	10	46	112	455	11	57
<i>P. filifolia</i> PF	GC	300	5	15	15	26	36	21	21	140	297	10	101	133	398	11	21
POA	GC	100	-	-	-	13	43	26	26	67	156	10	21	95	348	-	-
<i>P. ornata</i> PO	GC	300	14	22	50	59	280	51	51	262	752	10	75	149	732	12	165
<i>P. platypetala</i> PP	GC	100	25	13	38	47	165	19	19	147	376	10	34	83	346	15	109
<i>P. intermedia</i> PI	T	-	-	20	20	21	71	19	19	63	162	10	34	-	-	16	50
<i>P. schizogynoides</i> PS	G	-	8	12	38	13	69	13	13	35	133	10	55	-	-	8	32
<i>P. aridanae</i> PA	P	-	18	10	10	20	82	8	8	76	180	10	49	-	-	16	105

**Tabla 1.1. Muestreo de fenología estacional, fenología floral, fenología del fruto y dicogamia inter-floral en las poblaciones naturales o cultivadas (JBCVC).** Ind = número de individuos; Bot-FI = número de botones o flores; FI = número de flores; Fr = número de frutos; Infl = número de inflorescencias.

#### 3.1. FENOLOGÍA ESTACIONAL Y CICLO VITAL

En cada población natural, para la caracterización del ciclo vital y fenología estacional de la floración y fructificación se han aplicado los criterios establecidos en DAFNI (1992) con algunas modificaciones (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007a). Para ello, después de una serie de observaciones iniciales, se trató de identificar y cuantificar de forma preliminar las distintas fases del ciclo vital de los individuos a lo largo del año, estableciendo porcentajes según el estado de los mismos, de manera que se consideró en cada población:

- Inicio de floración: hasta un 25% de los individuos con flor
- Pico de floración: más de un 50% de los individuos con flor
- Final de floración y principio de fructificación: menos del 10% de los individuos con flor y alrededor del 80% con fruto verde.

A lo largo de todo el año se visitaron las poblaciones naturales realizando observaciones periódicas para detectar inicialmente los periodos anuales de crecimiento vegetativo, floración y fructificación. Las observaciones de las distintas especies y

poblaciones naturales, se realizaron en el periodo comprendido entre los años 1995-2001 (Tabla 1.1 y Anexo1.1).

Se asignó como periodo anual del ciclo vital, el comprendido entre octubre del año en curso y octubre del siguiente año toda vez que se observó inicialmente el comienzo del mismo después de la parada estival. Cuando dos visitas a la población natural tenían una separación entre 7 y 15 días, se utilizó la media de los datos obtenidos. En cada población la recopilación de datos se llevó a cabo en una muestra aproximada de 100 individuos, mediante la valoración directa de cada individuo, teniendo en cuenta que cada uno puede presentar simultáneamente varios estadios fenológicos (yema, flor y fruto verde) de su ciclo vital.

Asimismo se realizaron observaciones y seguimientos en las poblaciones cultivadas en el JBCVC, durante los periodos comprendidos entre 1997–1998 y 1999–2000, teniendo en cuenta los riegos periódicos del Jardín Botánico (realizados cada tres semanas aproximadamente), para posteriormente confrontarlos con las observaciones en las poblaciones naturales mediante una serie de gráficas.

Según DAFNI (1992), los principales parámetros fenológicos: frecuencia de la floración, intensidad, duración, ritmo, secuencia, etc., están determinados por variables ambientales como la pluviometría, temperatura, nubosidad y fotoperiodo.

En Canarias la pluviometría puede ser considerada una de las variables más decisivas e importantes por su irregularidad (VEGA, 1992), razón por la cual se quiso hacer patente la relación directa entre los periodos de floración y de lluvia. Para ello se analizaron conjuntamente en una gráfica de líneas los datos fenológicos de floración, incluyendo en cada pico los frutos recién formados expresados en porcentajes, frente a los datos pluviométricos suministrados por las estaciones meteorológicas más cercanas (EXCEL MICROSOFT OFFICE, 2001). Los datos pluviométricos de los diferentes años y zonas fueron facilitados por el Centro Meteorológico Territorial Canarias Oriental (Agencia Estatal de Meteorología, AEMET).

### 3.2. FENOLOGÍA FLORAL Y DICOGAMIA

Las observaciones destinadas a los estudios de fenología floral y del fruto se han llevado a cabo fundamentalmente en las zonas experimentales del JBCVC, donde el stock cultivado se mantiene bajo condiciones climáticas, edáficas y de riego iguales para todos los taxones, lo que además de facilitar las observaciones, permite identificar características ecotípicas no fijadas genéticamente.

Con el objetivo de caracterizar los diversos estadios fenológicos, así como su duración, se hicieron observaciones y seguimientos iniciales de la floración y fructificación desde los primeros estadios de yema y botón, hasta el momento en que se produce el marchitamiento y la caída de todos los verticilos excepto del gineceo siguiendo los criterios establecidos en DAFNI (1992) con algunas modificaciones (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007a). Se ha tenido en cuenta la temperatura ambiente y la presencia de polinizadores, ya que los periodos de *presentación efectiva* del polen probablemente son más cortos y variables en las poblaciones naturales que los periodos potenciales en ausencia de polinizadores (WEBB & LLOYD, 1986; PRESTON, 1991). Por tanto para detectar y diferenciar la fase masculina y femenina de la flor, se ha tenido en cuenta la presencia de polinizadores en el JBCVC, ya que la duración de dichas fases no solo depende de la viabilidad polínica y receptividad

estigmática, sino también de la tasa de disponibilidad de polen que llega a los estigmas para fecundar los óvulos, ambos procesos íntimamente dependientes de la polinización (PRESTON, 1991).

Los muestreos se centraron en la recolección de yemas, botones, flores jóvenes, maduras, marchitas, frutos verdes, maduros y semillas, tanto en individuos de las poblaciones naturales como en los cultivados del JBCVC. Las yemas y flores recolectadas en diferentes estadios se fijaron en FAA (alcohol absoluto: formaldehído: ácido acético glacial, 8:1:1) y se almacenaron posteriormente en alcohol 70% después de 72 horas (DAFNI, 1992).

Los distintos estadios observados previamente *in vivo*, estadios *preliminares*, se confrontan posteriormente en el laboratorio. Para todas las observaciones, a excepción de las pruebas de receptividad estigmática, se ha utilizado un estereomicroscopio Olympus SZ-CTV con luz fría, realizando fotografías con una cámara digital Olympus DP10.

### **3.2.1. Fases del ciclo floral y selección de los marcadores morfológicos externos**

Para las observaciones y seguimientos *in vivo* del ciclo floral de los individuos cultivados en el JBCVC, se marcaron 25 flores en estado de botón en cinco individuos de cada población. Cada cierto tiempo, entre 4-6 horas, a lo largo de todo el día y durante varios días, se tomaron datos del desarrollo de la flor, según los cambios de longitud, disposición y color de todos los verticilos y relación entre ellos, perfilando y determinando como punto de partida, unos “estadios florales preliminares” según características o marcadores fenológicos externos de los botones y flores.

Al mismo tiempo se tuvieron en cuenta los cambios de las variables ambientales principalmente de temperatura (tomando datos de las T<sup>a</sup> diurnas máximas y mínimas durante los días de observación del ciclo floral), nubosidad y pluviometría. Factores bióticos como la afluencia de visitantes florales como abejas, moscas, escarabajos, mariposas, etc., se han tenido en cuenta pero no se han evaluado cualitativamente, así como la presencia de ligeros perfumes en las flores jóvenes que se abren.

### **3.2.2. Detección de la dicogamia o separación temporal de la fase masculina y femenina**

En el laboratorio, bajo una lupa o estereomicroscopio, se han realizado diferentes tipos de observaciones y fotografías de la flor sobre papel milimetrado según los distintos “estadios preliminares” de su desarrollo y según sus diferentes verticilos en posiciones lateral y frontal y a distintos aumentos (0.4x, 0.6x, 1x, 2x).

Para determinar la separación temporal de la fase masculina y femenina, se observa el desarrollo y crecimiento del androceo en relación al gineceo y simultáneamente, localizando y detectando la dehiscencia de las anteras como signo de madurez del androceo y posteriormente la receptividad estigmática como indicador de la madurez del gineceo.

#### **3.2.2.1. Dehiscencia de anteras. Detección y localización**

Se realizan observaciones bajo lupa de anteras procedentes de una media de 128 botones y flores por especie donde PGB tiene un muestreo de 277, PF de 36, POA de 43, PO de 280, PP de 165, PI de 71, PS de 69 y PA de 82 (Tabla 1.1 y Anexo1.2). Se ha comenzado por botones tempranos con anteras indehiscentes, evaluando el proceso desde

que aparecen los primeros síntomas de línea de dehiscencia en cada teca, hasta identificar el momento de total dehiscencia en anteras abiertas con polen expuesto.

### 3.2.2.2. Receptividad estigmática. Detección y localización

Las observaciones se realizan en un Microscopio Zeiss Universal con fluorescencia, realizando fotografías a 2.5x y 10x de gineceos en una media de 23 flores por especie donde PGB tiene un muestreo de 29, PF de 21, POA de 26, PO de 51, PP de 19, PI de 19, PS de 13 y PA de 8 (Tabla 1.1 y Anexo1.2).

Se ha elegido la presencia de “tubos polínicos” en el estilo, como la técnica más adecuada y segura, ya que presupone y garantiza la detección del inicio de la receptividad estigmática y que se fundamenta en la tinción de los acúmulos de callosa que se forman periódicamente a lo largo de los tubos polínicos (KEARNS & INOUE, 1993). Esta tinción de tubos polínicos se realiza según el protocolo de Martin en DAFNI (1992) y KEARNS & INOUE (1993) con ligeras modificaciones, empleando Methyl blue en solución acuosa al 0.1% mezclado con  $K_3PO_4$  0.1M de pH 8 ó 9, que bajo el microscopio con luz ultravioleta ilumina con un color amarillo brillante o amarillo-verdoso fluorescente, tanto los acúmulos de callosa como las paredes de los tubos polínicos (DAFNI, 1992).

El inicio de receptividad se determinó, partiendo desde los estadíos más avanzados de la flor, donde se asegura una gran cantidad de tubos polínicos a lo largo de todo el gineceo, retrocediendo en la observación hasta los estadíos más tempranos, con notable decrecimiento de tubos polínicos (número y desarrollo que apenas alcanzan el estilo) y que indican el comienzo del proceso de maduración del gineceo y por tanto el inicio de la fase femenina de la flor.

La dicogamia o desfase entre el desarrollo del androceo (fase masculina) respecto al desarrollo y madurez del gineceo (fase femenina) de las distintas especies del género, se representó en una serie de gráficas de líneas que expresan los porcentajes de dehiscencia y de receptividad estigmática según los diferentes estadíos (EXCEL MICROSOFT OFFICE, 2001).

### 3.2.3. Detección de hercogamia o separación espacial del androceo y gineceo

Se observó la proximidad o posición del androceo en relación al gineceo durante el desarrollo y crecimiento de ambos, en una media de 316 flores por especie, procedentes tanto de las poblaciones naturales como de las cultivadas, donde PG tiene un muestreo de 476 flores, PF de 297, POA de 156, PO de 752, PP de 376, PI de 162, PS de 133 y PA de 180 (Tabla 1.1 y Anexo 1.2) diferenciando los estambres largos o medios de los cortos o laterales. Tomando como punto de partida el índice de hercogamia de Robertson & Lloyd definido como la diferencia entre la altura del estigma (S) y el ápice de las anteras (A) donde  $S-A < 0$  indicaría la posibilidad de auto-polinización siempre que el estigma fuera receptivo y las especies auto-compatibles y  $S-A > 0$  indicaría la imposibilidad de auto-polinización (MORET *et al.*, 1992 y 1993).

Se ha reflejado en todas las especies la posición más frecuente del estigma en relación a las anteras medias (A) y laterales (a) según su situación en relación a la altura de la base de las anteras, mitad o ápice (Fig. 1.4c y Tablas 1.10-1.11 de porcentajes según la posición del estigma). En las especies PG y PP se ha evaluado en cada estadío, el crecimiento del gineceo y androceo (filamentos estaminales) según la longitud de los mismos (mm) que además se representa en una gráfica de líneas y en un dibujo esquemático.

Por último, para caracterizar los estadios definitivos del desarrollo de la flor, se confrontan los datos o marcadores externos de los “estadios fenológicos preliminares” observados *in vivo*, con los cambios internos de la flor observados en el laboratorio para la detección de la dicogamia, hercogamia y otros cambios. Asimismo se representa gráficamente en una escala de tiempo, la dicogamia y longevidad de la flor o duración del desarrollo y maduración según los distintos estadios florales.

### 3.3. FENOLOGÍA DEL FRUTO

Posteriormente se llevan a cabo las observaciones de la formación y desarrollo del fruto y semillas, empleando algunos de los criterios de RICHARDS (1986 y 1997), DAFNI (1992) y KEARNS & INOUYE (1993) con modificaciones (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007a).

En las mismas flores donde se llevó a cabo la observación del desarrollo fenológico de la flor, se realizó el seguimiento de la formación de frutos, desde que las flores pierden sus verticilos más externos (cáliz, corola y androceo) con crecimiento de los gineceos fecundados, hasta que se culmina el proceso de maduración y dispersión de las semillas.

El seguimiento y la toma de datos se realizaron periódicamente cada 24 horas en los individuos cultivados durante los primeros 15 días, y posteriormente se limitó a una vez por semana.

La madurez de los frutos y estadios asociados, se fueron perfilando mediante el seguimiento de los cambios morfológicos del desarrollo, teniendo en cuenta la longitud total de las valvas, longitud de las astas o cuernos, relación estigma/asta, pérdida de tomento y color de las valvas. Se tomaron fotografías de los detalles y estadios del fruto sobre papel milimetrado en visión lateral y frontal a distintos aumentos (0.16x, 0.75x, 1x). Los datos biométricos se tomaron en una media de 52 frutos por especie donde PG tiene un muestreo de 46 frutos, PF de 101, POA de 21, PO de 75, PP de 34, PI de 34, PS de 55 y PA de 49 (Tabla 1.1 y Anexo1.2).

La duración del desarrollo y maduración del fruto según los distintos estadios se representa gráficamente en una escala de tiempo.

### 3.4. INFLORESCENCIA. FENOLOGÍA Y DICOGAMIA

Con el objetivo de estudiar el desarrollo y estructura de la inflorescencia, el seguimiento fenológico de la misma, dicogamia inter-floral así como la oferta floral o flores abiertas por inflorescencia en un día concreto se tuvieron en cuenta los criterios y recomendaciones de DAFNI (1992) y BARRETT, HARDER & COLE (1994) con algunas modificaciones (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007a). Las observaciones se llevaron a cabo en los mismos individuos donde se realizó el seguimiento estacional durante el periodo comprendido entre 1999-2001, realizándose distintas tomas de datos a lo largo de dicho periodo (Anexo1.3). Se muestrearon entre 83 y 149 individuos y de 346 a 732 inflorescencias (PP y PO) en las poblaciones naturales y de 8 (PS) a 16 (PI) individuos y 32 a 165 (PS y PO) inflorescencias en los individuos cultivados del JBCVC (Tabla 1.1 y Anexo1.3).

El seguimiento se llevó a cabo adaptando las recomendaciones de los autores citados a las exigencias del género *Parolinia*, aumentando el número de observaciones fenológicas de la flor y el fruto durante los dos periodos de floración del ciclo vital (1<sup>er</sup> y 2<sup>o</sup> Pico de

Floración), registrándose para cada inflorescencia: el número de yemas y botones (estadios E0-E2), número de flores abiertas jóvenes (E3-E4), maduras (E5-E6), marchitas (E7), número de gineceos en fructificación (E8-E10), número de frutos verdes (E11), número de frutos maduros (E12); asimismo, se contabilizó el número de yemas abortadas, número de gineceos abortados y número de cicatrices, cuyo objetivo por su incidencia en cuestiones de auto-incompatibilidad y éxito reproductivo del individuo o planta se detallará en el capítulo siguiente de Sistemas de Cruzamiento y Éxito reproductivo.

Como en el momento de llevar a cabo la oferta floral se disponía de los conocimientos necesarios sobre la fenología floral de los taxones y ya se había detectado la dicogamia, se pudo estimar el número de flores suministradoras de polen (fase masculina), frente al número de flores (en fase femenina) con estigmas receptivos.

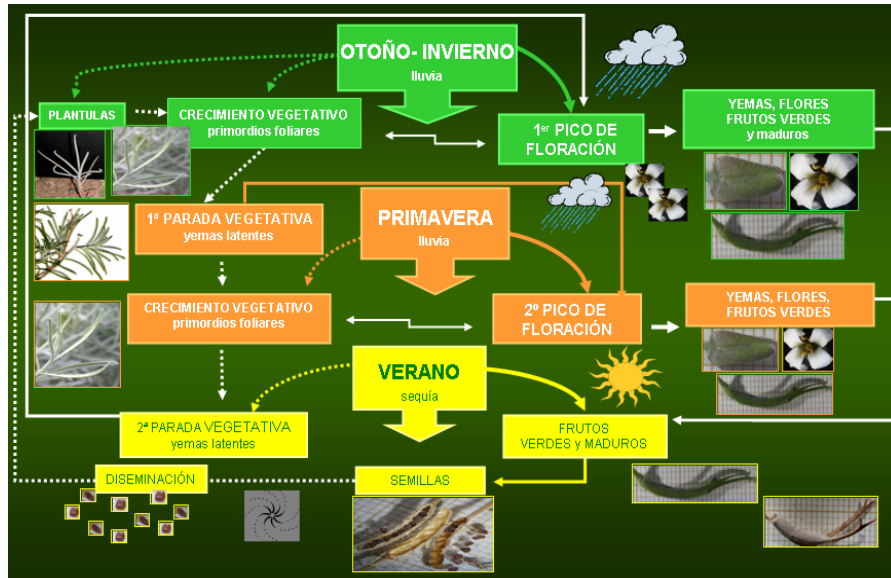
Asimismo, se ha tenido en cuenta las observaciones de PRESTON (1991) en un género de Brassicaceae con poblaciones dicógamas donde, en el pico de floración, el ratio del número de flores en fase masculina con respecto al número en fase femenina es proporcional a las duraciones relativas de ambas fases.

Se han calculado los estadísticos descriptivos para cada parámetro estudiado por visita, por pico de floración y global para cada población, distinguiendo en todos los casos la población natural y cultivada.

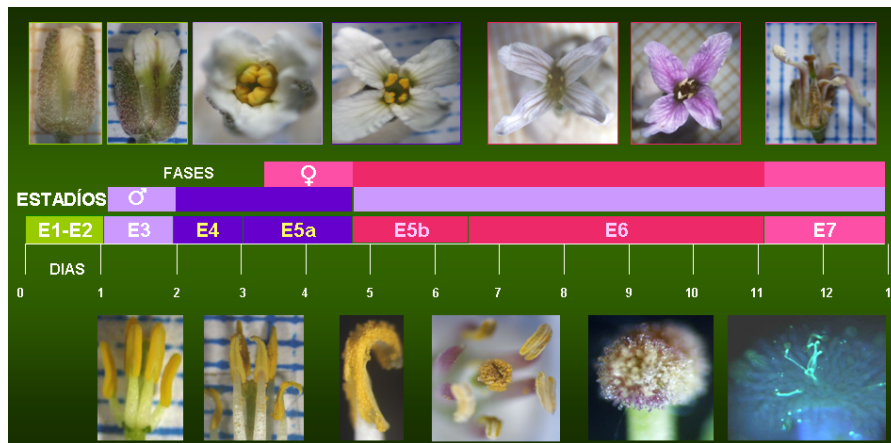
En cada población se representa gráficamente mediante *diagramas de cajas* o test gráfico de Simpson & Roe (VAN DER PLUYM & HIDEUX, 1977; DYTHAM, 2003) la dicogamia intra-floral en una inflorescencia, diferenciando las distintas fases: yemas (E0-E2), flores en fase masculina (E3-E4), flores en fase femenina (E5-E6), flores marchitas (E7) y gineceos en fructificación y frutos verdes (E8-E11). Asimismo, se representa también en un *diagrama de cajas* la oferta floral de una inflorescencia o número total de flores disponibles (E3-E6) en un día concreto en las poblaciones analizadas. Para este análisis se ha utilizado el programa STATISTICA (1996).

Se realizó un test no paramétrico de Kruskal-Wallis (comparación de k-muestras) y las comparaciones múltiples por pares mediante el procedimiento de Dunn para determinar las diferencias significativas de la oferta floral de la inflorescencia o número total de flores disponibles (E3-E6) entre las poblaciones. Dado que no se dispone de observaciones de ambos picos de floración en todas las poblaciones, los datos del 1<sup>er</sup> y 2<sup>o</sup> Pico de Floración han sido analizados conjuntamente. Estos análisis se han llevado a cabo con el programa XLSTAT (2008).





## CAPÍTULO I



## Resultados

## 4. RESULTADOS

### 4.1. FENOLOGÍA ESTACIONAL Y CICLO VITAL

Las observaciones que permitieron detectar las peculiaridades del género llevaron a la identificación de las fases o estadios del ciclo vital pudiendo decir que las especies de *Parolinia*, presentan “dos periodos de floración” y fructificación durante el año y “dos paradas vegetativas” íntimamente relacionados con los regímenes de lluvias (Anexo 1.1 datos originales y Figs.1.5-1.7):

1. Con las primeras lluvias de otoño se inician los primeros *primordios foliares* que pueden rodear a nuevas yemas florales *activas* (Figs.1.1a, b) que se desarrollan simultáneamente. Al mismo tiempo se activan unas yemas minúsculas procedentes de la floración anterior pero que han detenido su desarrollo en el periodo estival de parada vegetativa y que se han denominado *yemas latentes* (Fig.1.1c).



**Figura 1.1.- Fenología estacional.** Yemas activas en PFA y PGB respectivamente (a, b) y yemas latentes (flecha) en PGB (c).

Ambas yemas dan lugar a las primeras flores agrupadas en pequeñas inflorescencias que se desarrollan de forma ascendente o acrópeta (Figs.1.2a, 1.3a, b, 1.64 y 1.68-1.79).

En la base de las pequeñas inflorescencias, surgen los primordios foliares responsables del *crecimiento vegetativo* de las ramas (Figs.1.1 y 1.68-1.79). Es a partir de este momento, cuando se originan también nuevas ramas (Fig.1.1c y 1.3a), que paulatinamente se van desarrollando en la base de las infrutescencias y sucesivas inflorescencias, que comienzan a declinar hacia finales del invierno. Todas las especies pueden presentar también frutos maduros procedentes de floraciones anteriores que persisten sin diseminar (Figs.1.3a y 1.5).

Comienza así de forma simultánea el ciclo vegetativo y reproductivo, que alcanza el **primer pico de floración** hacia principios del invierno, dependiendo del régimen de lluvias (Fig.1.5 Esquema fenología estacional).

2. Con la culminación de la primera floración aparece la primera parada vegetativa y el desarrollo de los primeros frutos (Figs.1.2a, 1.3a, c, 1.5 y 1.64).

3. Con las lluvias de finales de invierno y/o principio de primavera se produce un **segundo pico de floración**, generalmente menos intenso, con menor número de individuos y de menor duración que el primero, que se justifica porque también en este periodo las



lluvias son habitualmente menos intensas aunque hayan excepciones como el año 2001 en PGB, PPG y POA (Figs.1.4-1.7).

En este segundo pico se vuelven a activar las *yemas latentes* de la floración anterior, se originan algunas *yemas activas* y ambas se desarrollan hasta la formación de nuevas flores, produciéndose de nuevo de forma simultánea otro *crecimiento vegetativo*, también menos intenso (Fig.1.5).



**Figura 1.2.- Fenología estacional.** Inflorescencia acrópeta de PGB (a) mostrando flores del mismo color y fruto temprano (flecha). Detalles de una flor de PPG (b) mostrando internamente el androceo y gineceo. Antera (c) en la que se señala la base (b) zona media (m) y ápice (a).

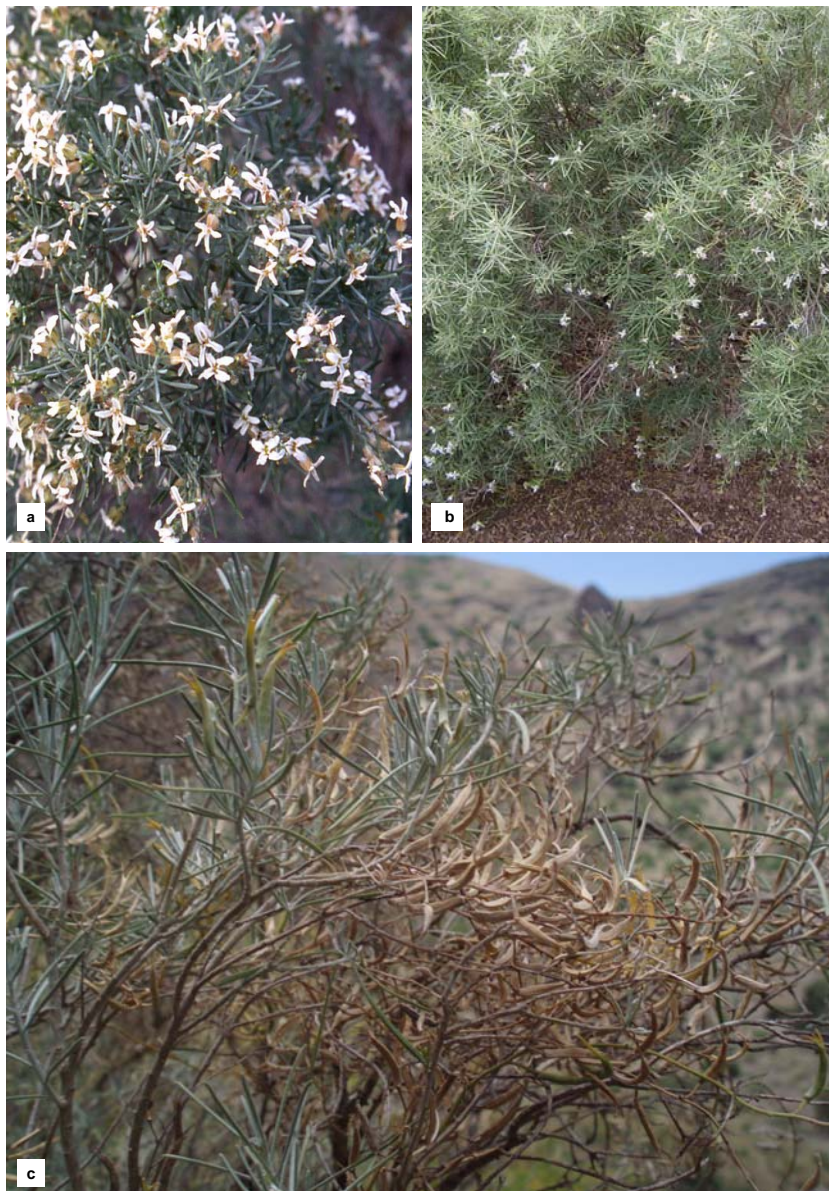
Se observa también la formación de nuevos frutos en estadios tempranos de desarrollo (E8-E10) que apenas sobrepasan los 15 días de flor (como se verá en el Apartado 4.3 de este capítulo) y la maduración de frutos de la floración anterior generalmente en un estadio mucho más avanzado de desarrollo E11 (Figs.1.57-1.63).



**Figura 1.3.- Fenología estacional.** Ramas nuevas (a) con inflorescencia (flecha verde) e infrutescencia con frutos latentes (flecha roja). Inflorescencia acrópeta (b) con flores basales que intensifican su color (fase femenina) y apicales más pálidas (fase masculina). Infrutescencia (c) con frutos basales ya diseminados mostrando replos (flecha), frutos inmaduros y flores marchitas en el ápice.

4. Con la culminación de esta segunda floración aparece la *segunda parada vegetativa* que tiene lugar durante el periodo estival y es cuando se produce la *dispersión* o diseminación de los frutos y semillas (permaneciendo solo los replos o tabiques centrales de las silicuas) formadas durante la primera floración, ya que los frutos de esta segunda están todavía inmaduros (Figs.1.3 a, c, y 1.5). La *parada vegetativa estival* (Fig.1.4) concluye con

las nuevas lluvias del otoño siguiente, momento de la culminación del ciclo pues se produce germinación de semillas, emergencia y establecimiento de plántulas y el comienzo de un nuevo ciclo anual (Fig.1.5).



**Figura 1.4.- Fenología estacional de *P. glabriuscula* (PGB).** Individuos con flores en el primer pico de floración (a) y en el segundo (b). Individuo con frutos verdes y maduros en parada estival (c).

En resumen:

Las especies de *Parolinia* presentan dos periodos de floración (con pequeñas inflorescencias en racimo de desarrollo ascendente o acrópeto) y fructificación durante el año con dos paradas vegetativas (Figs.1.4 y 1.5).

1º) Se define como *parada vegetativa* al periodo del ciclo vital donde los individuos sólo presentan frutos verdes, maduros (Fig.1.4c) y/o restos de frutos ya diseminados mostrando sólo replos que pueden coexistir con *yemas latentes* pero no presentan primordios foliares, ni yemas activas, ni flores.

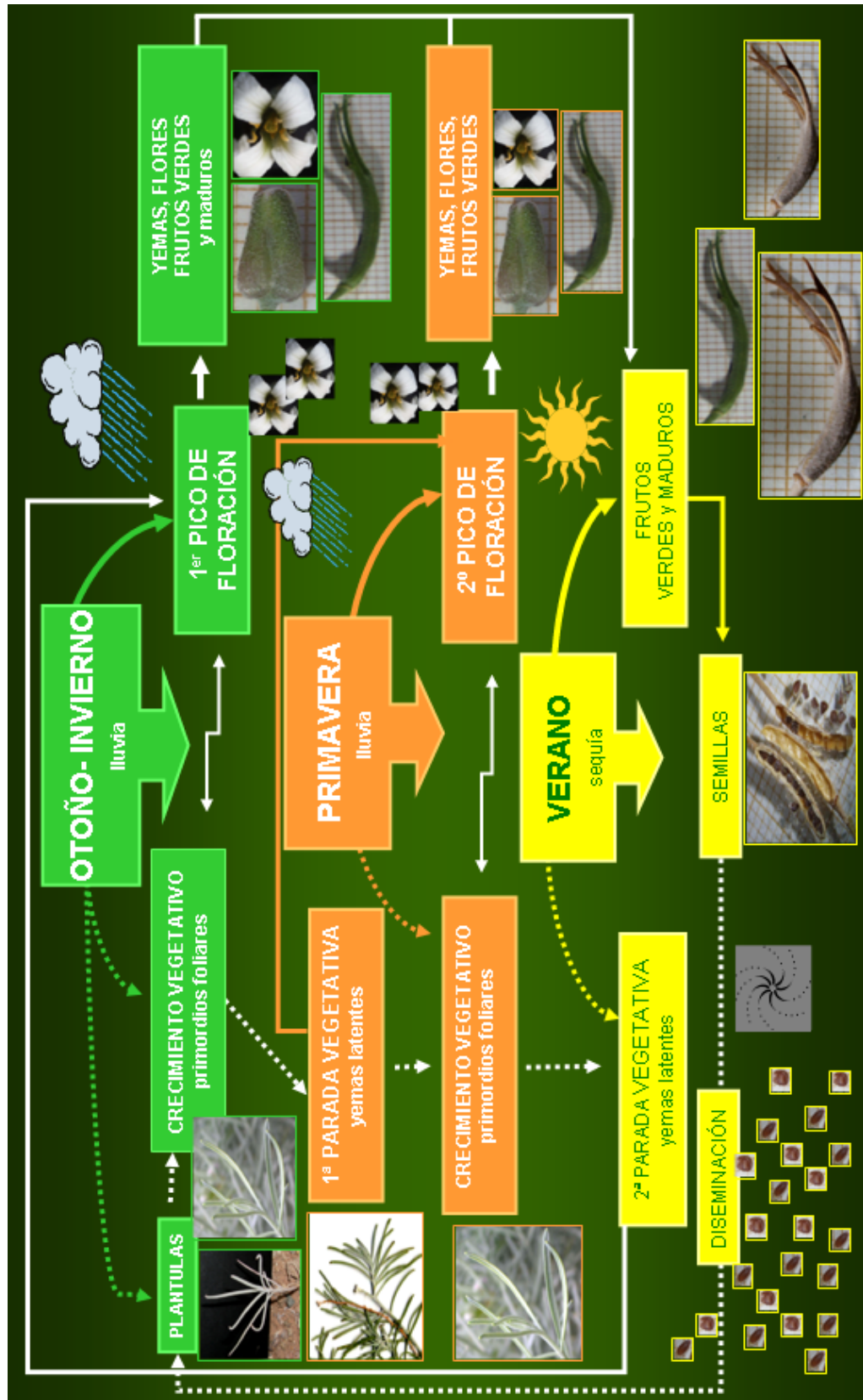


Figura 1.5.- Fenología estacional y ciclo vital de *Parolinia*: periodos de floración, fructificación y parada vegetativa.

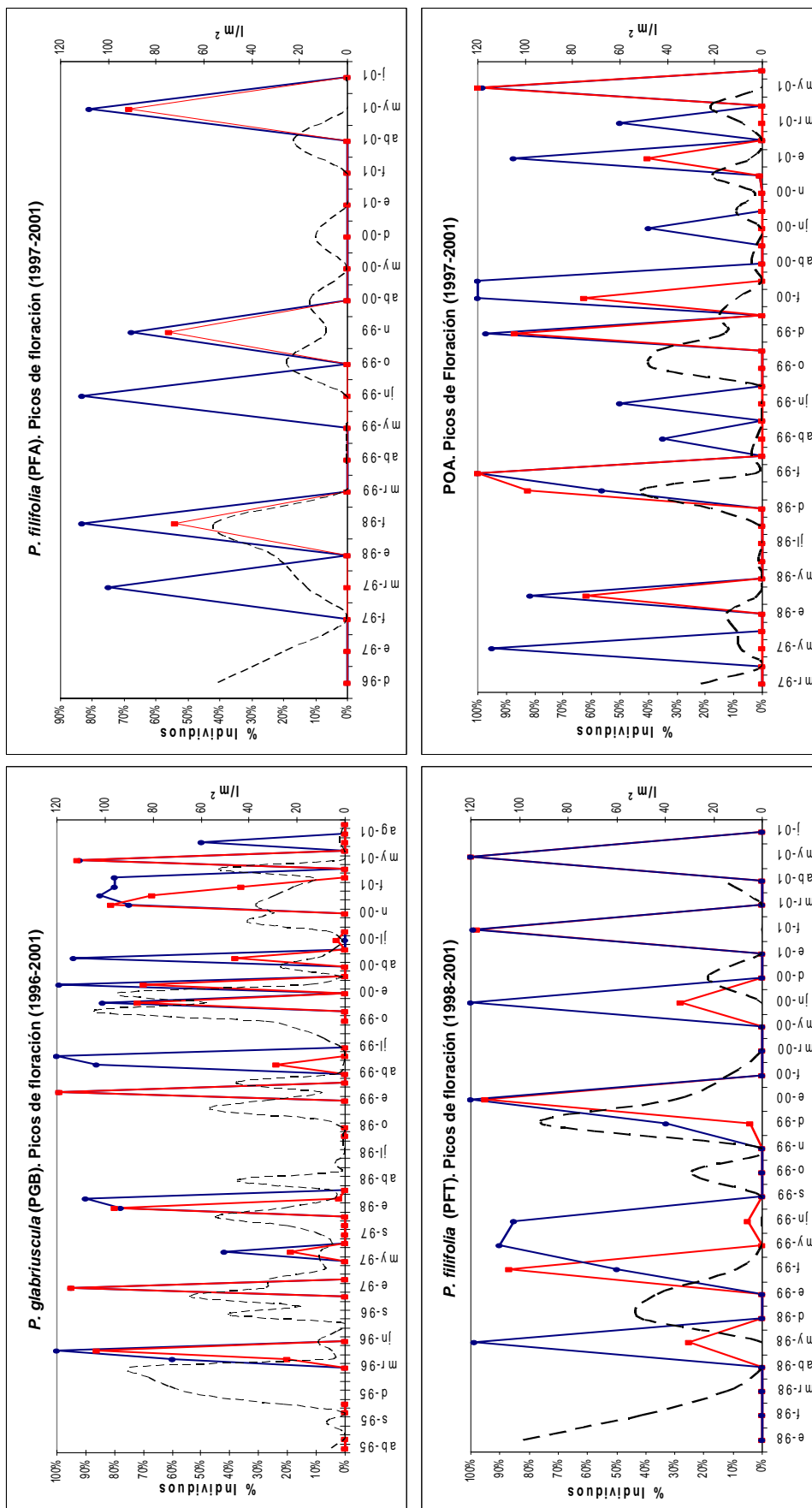


Figura 1.6a.- Fenología estacional y picos de floración de varios ciclos anuales en las poblaciones naturales. Las líneas continuas de color corresponden a los datos de flor y fruto verde y la línea discontinua a los datos pluviométricos de la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET).

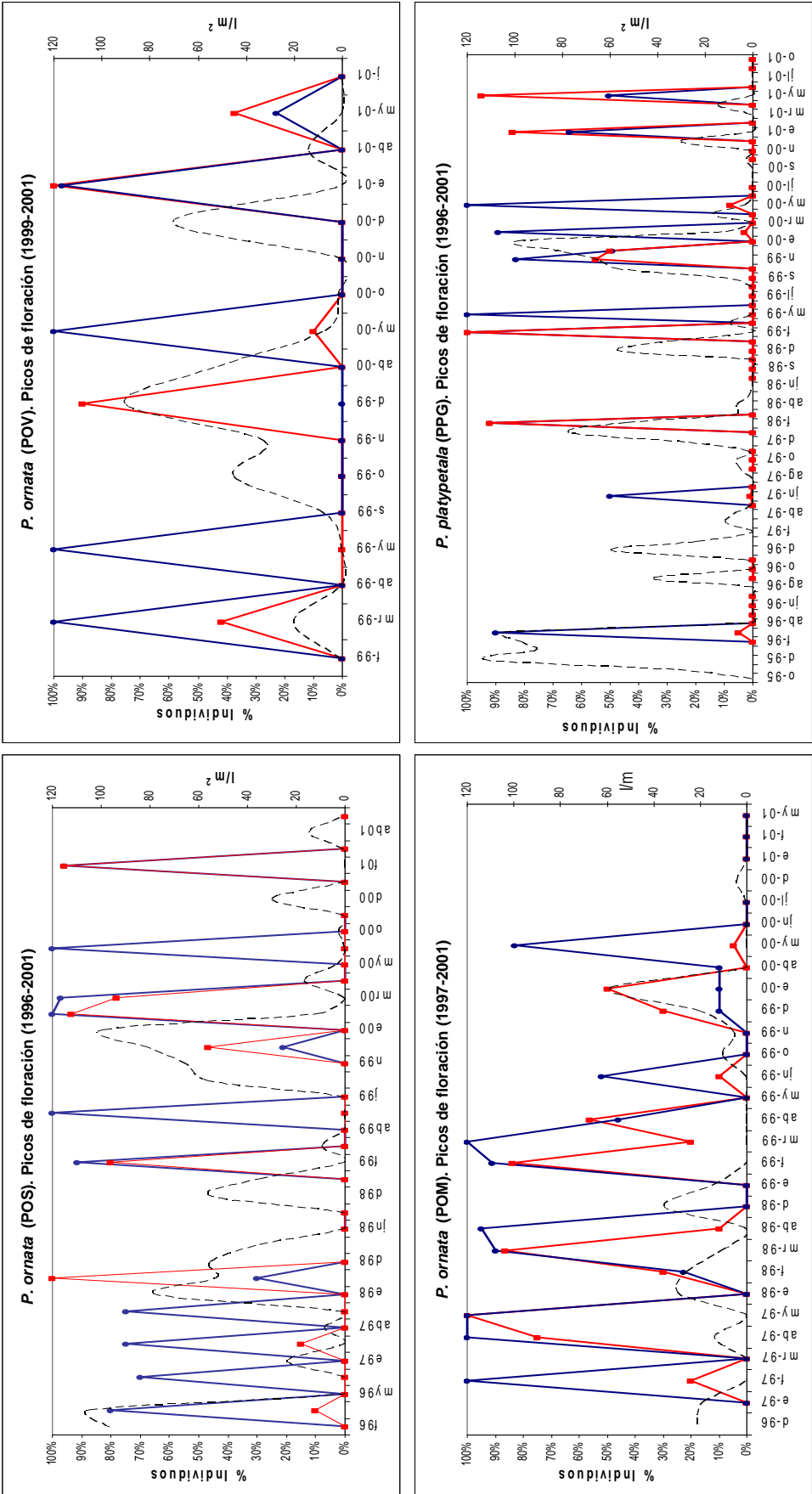


Figura 1.6b.- Fenología estacional y picos de floración de varios ciclos anuales en las poblaciones naturales. Las líneas continuas de color corresponden a los datos de flor y fruto verde y la línea discontinua a los datos pluviométricos de la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET).

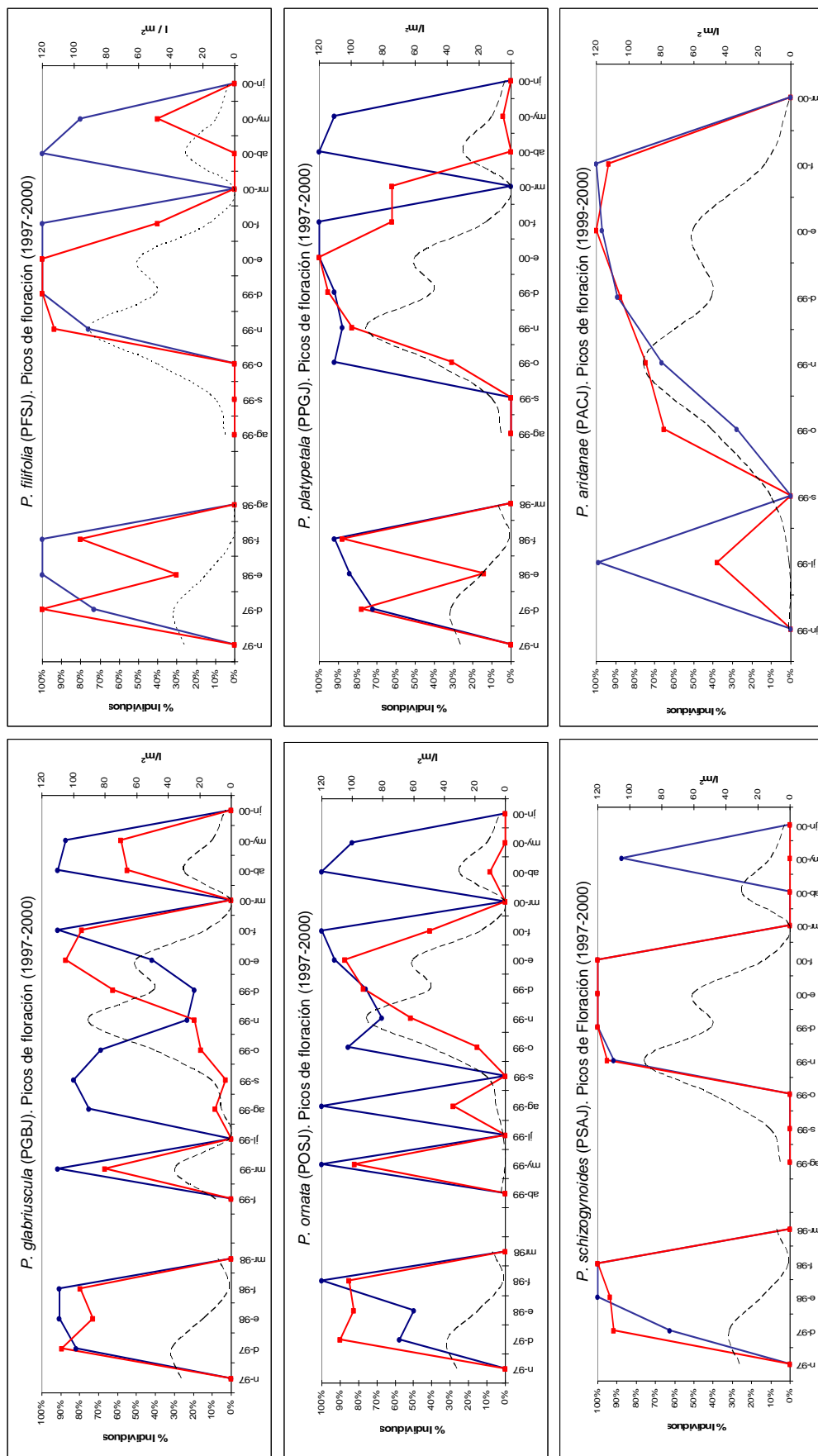


Figura 1.7.- Fenología estacional y picos de floración en varios ciclos anuales en las poblaciones cultivadas en JBCVC. Las líneas continuas de color corresponden a los datos de flor y fruto verde y la línea discontinua a los datos pluviométricos de la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET).

2º) Durante los periodos de parada vegetativa, las especies pueden presentar yemas minúsculas inactivas que se han denominado *yemas latentes* y que pueden continuar su desarrollo con las siguientes lluvias del nuevo ciclo (Fig.1.1c).

3º) En el primer *pico de floración* generalmente más intenso (Fig.1.4), las especies además de presentar yemas, flores y frutos verdes, pueden presentar frutos maduros más o menos lignificados procedentes de floraciones anteriores que persisten sin diseminar.

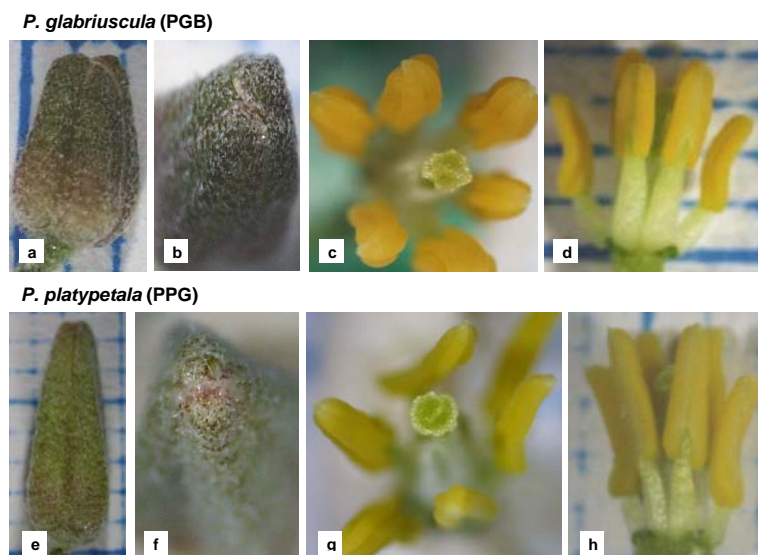
4º) El *crecimiento vegetativo* se produce casi simultáneamente con el *periodo reproductivo* de manera que los individuos pueden presentar *primordios foliares* que coexisten con yemas activas, flores, frutos verdes y maduros.

## 4.2. FENOLOGÍA FLORAL Y DICOGAMIA

Como resultado de unas primeras observaciones *in vivo* durante el desarrollo de la flor, se obtuvieron los primeros marcadores externos de referencia o “estadios preliminares” referidos a una serie de cambios morfológicos de los verticilos externos tomando al mismo tiempo datos de variables climáticas de temperatura y pluviometría. Posteriormente en el laboratorio, con el seguimiento y observación de los cambios internos en cada uno de los verticilos florales y detección de la dicogamia, se han establecido y caracterizado los “ocho estadios fenológicos definitivos” (Anexo 1.2 de datos originales). Las características que definen cada estadio y su duración aproximada, se detallan a continuación:

### 4.2.1. Estadio 0. Yema

Las características que definen el Estadio 0 en cada taxon se muestran en las Figs.1.8-1.11 y Tabla 1.2.



**Figura 1.8.- ESTADÍO 0: YEMA.** Fenología floral en *P. glabriuscula* y *P. platypetala*. Yema floral sin pétalos visibles (a, b, e, f). Androceo con anteras sin dehiscencia, filamento estaminal y gineceo poco desarrollado o inmaduro (c, d, g, h).

Se considera como punto de partida las yemas que alcanzan la talla de botón, en las que todavía no se vislumbran pétalos visibles. En el interior, el androceo presenta

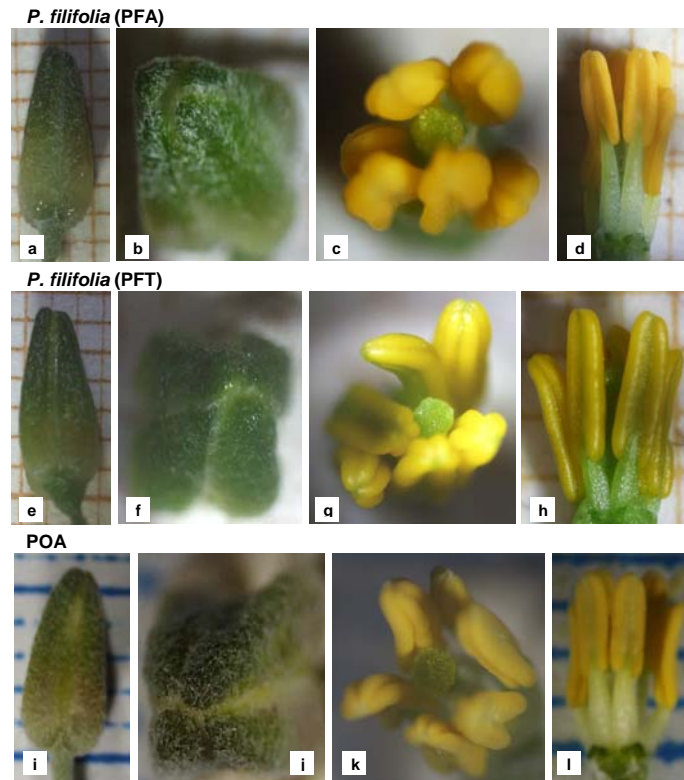
estambres con el filamento verde apenas desarrollado y con las anteras aparentemente maduras pero todavía cerradas de longitud generalmente superior a su filamento estaminal a excepción de las anteras medias en PGB y PAC que lo igualan ( $A=F$ ) y en PFA y PSA ( $A \leq F$ ) donde son inferiores (Tabla 1.2).

E0: YEMA CON TALLA DE BOTÓN SIN PÉTALOS VISIBLES							
POB	ANDROCEO			GINECEO			Duración (días)
	Relación antera / filamento	Filamentos color	Anteras dehiscencia	longitud / color	Relación estigma/ androceo (A, a)	Estigma receptividad	
PGB	$A = F$ $a > F$	verde	0%	poco desarrollado verde	$92\% \geq A$ (m) $77\% \geq a$ (m)	0%	1 -2 según talla
PFA	$A \leq F$ $a > F$	verde	0%	poco desarrollado verde	$100\% = A$ (m) $100\% = a$ (m)	0%	1 -2 según talla
PFT	$A > 2F$ $a > 2F$	verde	0%	poco desarrollado verde	$100\% = A$ (m) $83\% \geq a$ (m)	0%	1 -2 según talla
POA	$A \geq F$ $a > F$	verdoso	0%	poco desarrollado verde	$100\% = A$ (m) $25\% = a$ (ap)	0%	1 -2 según talla
POS	$A > F$ $a > F$	verdoso	0%	poco desarrollado verde	$96\% = A$ (m) $93\% \geq a$ (m)	0%	1 -2 según talla
POV	$A \geq F$ $a > F$	verde	0%	poco desarrollado verde	$100\% = A$ (m) $100\% = a$ (m)	0%	1 -2 según talla
POM	$A > F$ $a > F$	verde	0%	poco desarrollado verde	$100\% = A$ (b) $100\% = a$ (m)	0%	1 -2 según talla
PPG	$A > F$ $a > F$	verde	0%	poco desarrollado verde	$100\% = A$ (ap) $50\% = a$ (ap)	0%	1 -2 según talla
PIT	$A \geq F$ $a > F$	verde	0%	poco desarrollado verde	$100\% = A$ (ap) $50\% = a$ (ap)	0%	1 -2 según talla
PIA	$A \geq F$ $a > F$	verde	0%	poco desarrollado verde	$100\% = A$ (m) $100\% = a$ (m)	0%	1 -2 según talla
PSA	$A < F$ $a > F$	verde	0%	poco desarrollado verde	$100\% \geq A$ (b) $64\% \geq a$ (m)	0%	1 -2 según talla
PAC	$A = F$ $a > F$	verde	0%	poco desarrollado verde	$100\% = A$ (m) $100\% \geq a$ (m)	0%	1 -2 según talla

**Tabla 1.2.- Fenología floral Estadio 0:** YEMA CON TALLA DE BOTÓN SIN PÉTALOS VISIBLES. A= estambres medios o largos; a= anteras estambres laterales o cortos; F= filamentos estaminales. Base de las anteras (b), mitad (m) y ápice (ap).

Asimismo el gineceo se observa todavía poco desarrollado e inmaduro en todas las especies y situado por encima de la mitad de la antera corta y en la mitad de la larga, excepto en PPG y PIT (Tablas 1.10-1.11).



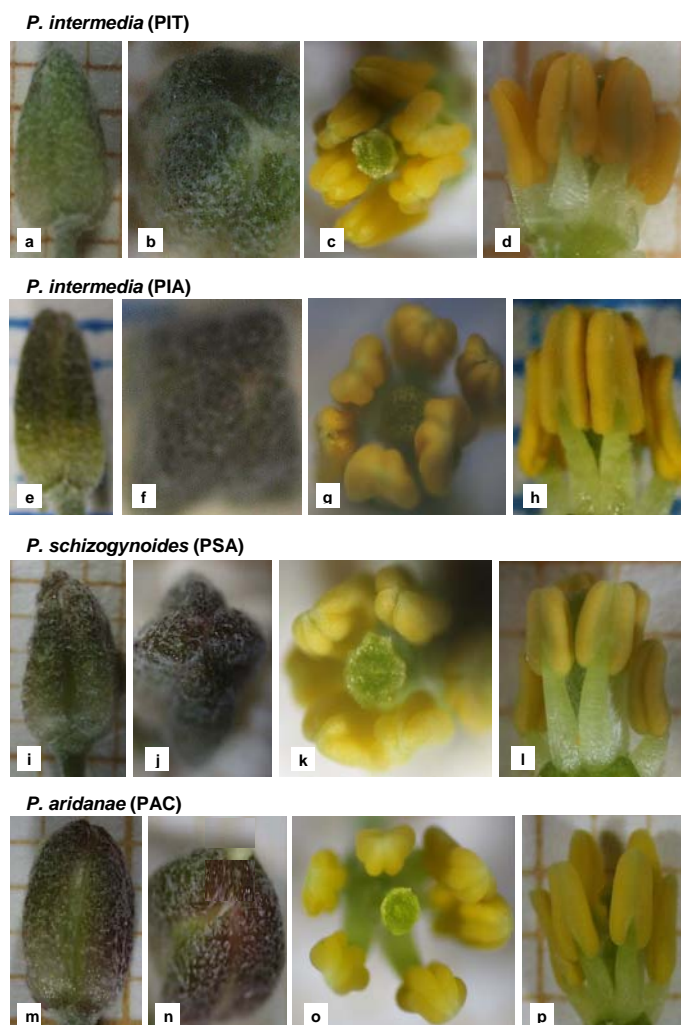


**Figura 1.9.- ESTADÍO 0: YEMA. Fenología floral en *P. filifolia* y POA.** Yema floral sin pétalos visibles (a, b, e, f, i, j). Androceo con anteras sin dehiscencia, filamento estaminal y gineceo poco desarrollado o inmaduro (c, d, g, h, k, l).



**Figura 1.10.- ESTADÍO 0: YEMA. Fenología floral en *P. ornata*.** Yema floral sin pétalos visibles (a, b, e, f, i, j). Androceo con anteras sin dehiscencia, filamento estaminal y gineceo poco desarrollado o inmaduro (c, d, g, h, k, l).

El tránsito al siguiente estadio puede presentar una duración variable, de 1-2 días según la talla de las yemas elegidas inicialmente (Tabla 1.2).



**Figura 1.11.- ESTADÍO 0: YEMA. Fenología floral en *P. intermedia*, *P. schizogynoides* y *P. aridanae*.** Yema floral sin pétalos visibles (a, b, e, f, i, j, m, n). Androceo con anteras sin dehiscencia, filamento estaminal y gineceo poco desarrollado o inmaduro (c, d, g, h, k, l, o, p).

#### 4.2.2. Estadio 1. Botón cerrado

Las características que definen el Estadio 1 en cada taxon se muestran en las Figs.1.12-1.15 y Tabla 1.3.

Botones que pueden alcanzar un tamaño de 3-6 mm en *P. glabriuscula* (PG), 5-7 en *P. filifolia* (PF), 5-6 en POA, 7-10 en *P. ornata* (PO), 5-8 en *P. platypetala* (PP), 4-5 en *P. intermedia* (PI), 3-4.5 en *P. schizogynoides* (PS) y 4-5 en *P. aridanae* (PA).

Los sépalos se separan por el ápice y/o lateralmente dejando ver los pétalos, que pueden sobrepasar al cáliz en algún mm, pero todavía no presentan ningún orificio.

##### 4.2.2.1. Androceo E1

En el interior, el androceo que sigue creciendo ligeramente, se encuentra más desarrollado que el gineceo, las anteras laterales o cortas tienen una longitud generalmente mayor o igual

a su filamento estaminal y las anteras medias pueden tanto superarlo como ser inferior (Tabla 1.3). Las anteras ya pueden presentar alguna línea de dehiscencia.

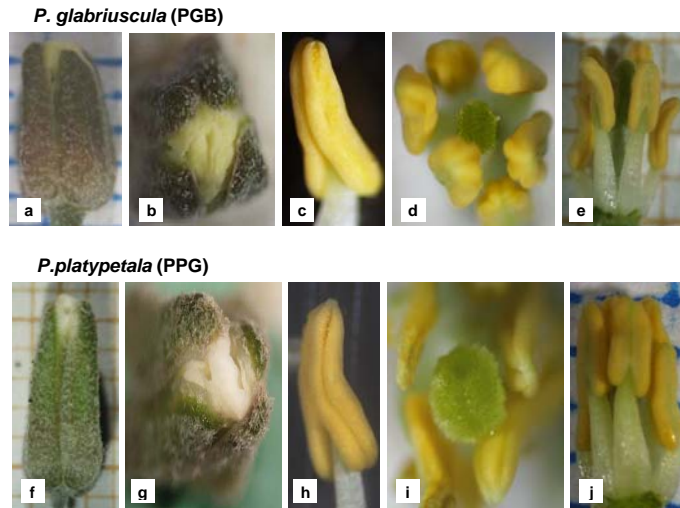


Figura 1.12.- ESTADÍO 1: BOTÓN CERRADO. Fenología floral en *P. glabriuscula* y *P. platypetala*. Pétalos visibles en el ápice y/o lateralmente (a, b, f, g). Androceo con estambres más desarrollados (d, e, i, j) y anteras algunas con línea de dehiscencia (c, h). Gineceo todavía inmaduro pero ligeramente más largo (d, e, i, j).

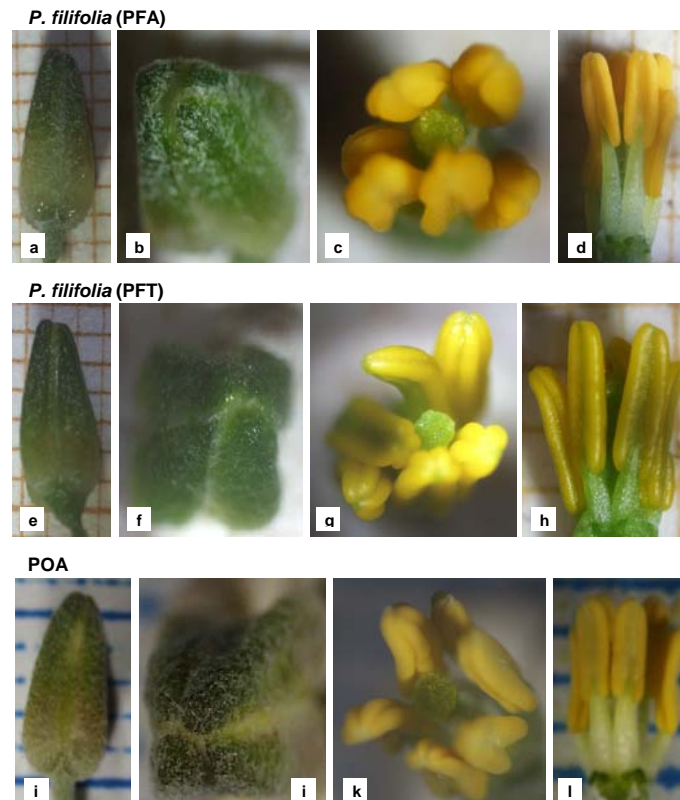
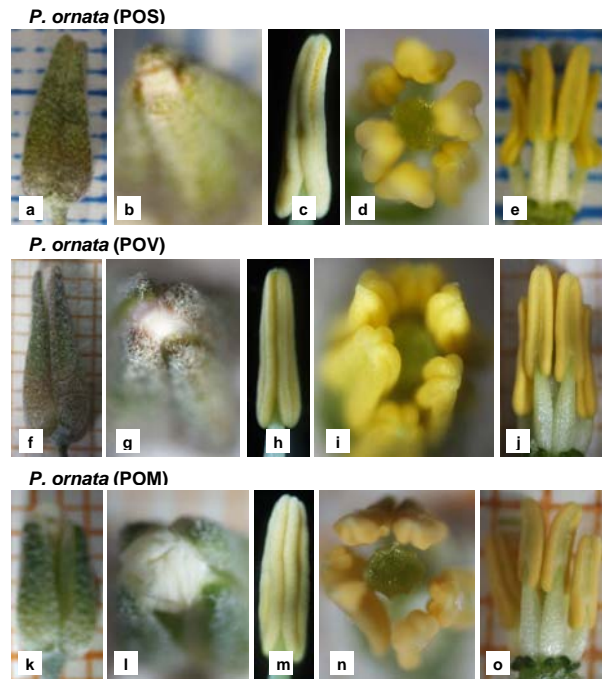


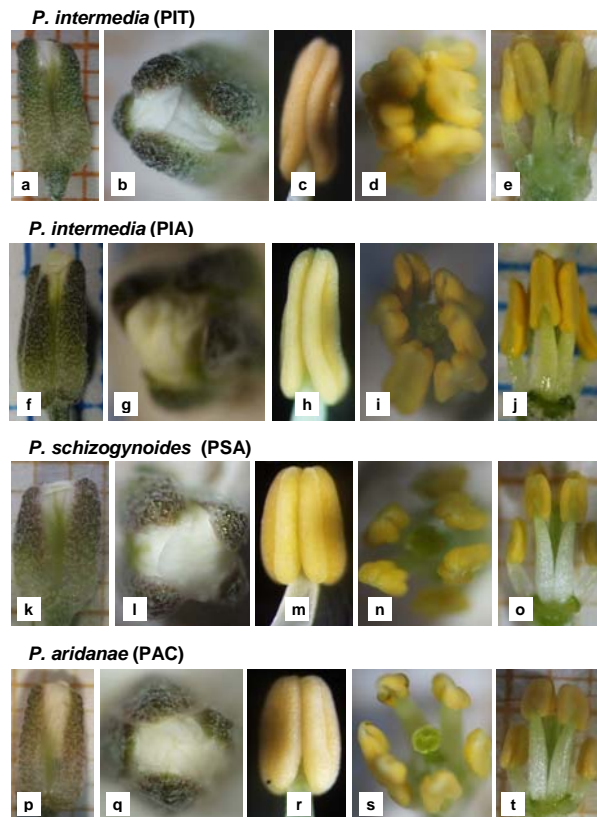
Figura 1.13.- ESTADÍO 1: BOTÓN CERRADO. Fenología floral en *P. filifolia* y POA. Pétalos visibles en el ápice y/o lateralmente (a, b, f, g, k, l). Androceo con estambres más desarrollados (d, e, i, j, n, o) y algunas anteras con línea de dehiscencia (d, h m). Gineceo todavía inmaduro pero ligeramente más largo (d, e, i, j, n, o).

E1: BOTÓN CERRADO CON PÉTALOS VISIBLES EN EL ÁPICE y/o LATERALMENTE										
POB	CARACTERES EXTERNOS		ANDROCEO			GINECEO			% Flores con néctar	Duración (horas)
	Sépalos longitud (mm) y separación	Relación Antera Filamento	Filamentos/ crecimiento y color	Anteras línea dehiscencia	crecimiento y color	Relación estigma/ androceo (A, a)	Estigma receptividad			
PGB	3 - 6 inicio lateral	A < F a > F	↑ verdoso	A = 19% a = 11%	↑ verde	96% ≥ A (b) 56% ≥ a (m)	0%	34%	≈ 8-12	
PFA	5 - 7	A ≤ F a > F	↑ verdoso	0%	↑ verde	92% ≤ A (m) 100% ≥ a (m)	0%	—	≈ 8-12	
PFT	5 - 7	A ≥ F a > F	↑ verdoso	0%	↑ verde	100% = A (m) 60% = a (ap)	0%	—	≈ 8-12	
POA	5 - 6 inicio lateral	A ≤ F a > F	↑ verdoso	A = 13% a = 7%	↑ verde	93% ≤ A (m) 50% ≥ a (m)	0%	73%	≈ 8-12	
POS	8 - 10	A ≥ F a > F	↑ verdoso	A = 43% a = 38%	↑ verde	88% ≤ A (m) 80% ≤ a (ap)	0%	26%	≈ 8-12	
POV	7 - 10	A ≥ F a > F	↑ verdoso	A = 25% a = 44%	↑ verde	88% = A (b) 100% = a (m)	0%	—	≈ 8-12	
POMI	7 - 10	A ≥ F a > F	↑ verdoso	A = 19% a = 19%	↑ verde	88% ≤ A (m) 88% = a (m)	0%	—	≈ 8-12	
PPG	5 - 8	A ≥ F a > F	↑ verdoso	A = 27% a = 21%	↑ verde	91% ≥ A (b) 81% ≥ a (m)	0%	39%	≈ 8-12	
PIT	4 - 5 inicio lateral	A ≥ F a > F	↑ verdoso	A = 28% a = 25%	↑ verde	94% ≥ A (b) 81% ≥ a (m)	0%	85%	≈ 8-12	
PIA	4 - 5 inicio lateral	A ≈ F a > F	↑ verdoso	A = 24% a = 18%	↑ verde	100% ≥ A (m) 63% ≥ a (m)	0%	94%	≈ 8-12	
PSA	3 - 4.5 +señalado	A ≤ 2F a ≈ F	↑ verdoso	A = 38% a = 17%	↑ verde	79% ≤ A (m) 41% ≤ a (ap)	0%	56%	≈ 8-12	
PAC	4 - 5 +señalado	A ≤ 2F a ≈ F	↑ verdoso	A = 40% a = 32%	↑ verde	88% ≤ A (m) 51% ≥ a (m)	0%	65%	≈ 8-12	

**Tabla 1.3.- Fenología floral Estadio 1: BOTÓN CERRADO CON PÉTALOS VISIBLES EN EL ÁPICE y/o LATERALMENTE.** A= anteras de los estambres medios o largos; a= anteras estambres laterales o cortos; F= filamentos estaminales. ↑= aumento de longitud. Base de las anteras (b), mitad (m) y ápice (ap).



**Figura 1.14.- ESTADÍO 1: BOTÓN CERRADO. Fenología floral en *P. ornata*.** Pétalos visibles en el ápice y/o lateralmente (a, b, f, g, k, l). Androceo con estambres más desarrollados (d, e, i, j, n, o) y algunas anteras con línea de dehiscencia en POS (c). Gineceo todavía inmaduro pero ligeramente más largo (d, e, i, j, n, o).



**Figura 1.15.- ESTADÍO 1: BOTÓN CERRADO. Fenología floral en *P. intermedia*, *P. schizogynoides* y *P. aridanae*.** Pétalos visibles en el ápice y/o lateralmente (a, b, f, g, k, l, p, q). Androceo con estambres más desarrollados y anteras indehiscentes (c, d, e, h, i, j, m, n, o, r, s, t). Gineceo todavía inmaduro pero ligeramente más largo (d, e, i, j, n, o, s, t).

#### 4.2.2.2. Gineceo E1

El gineceo ha experimentado también un ligero crecimiento el estigma se encuentra a nivel de las anteras cortas a excepción de PSA donde mayoritariamente las supera.

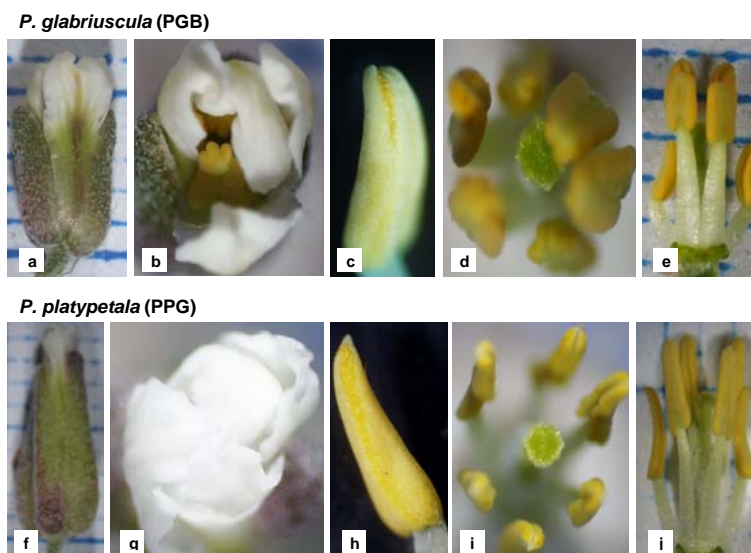
Aunque frecuentemente alcanzan la mitad de las anteras medias (PG, PF, POA, POS, POM, PP, PIA, PA) en POV, PIT y PS se encuentra mayoritariamente en la base (Fig. 1.41 y Tablas 1.10-1.11).

Se ha estimado la duración de este estadio en unas 8-12 horas (Tabla 1.3, Fig.1.50).

#### 4.2.3. Estadio 2. Botón abierto

Las características que definen el Estadio 2 en cada taxon se muestran en la Tabla 1.4 y Figs.1.16-1.19.

Botones florales donde los sépalos comienzan su separación lateral (principalmente notable en PG, PS y PA) y los pétalos continúan creciendo presentando algún tipo de orificio lateral o central.



**Figura 1.16.- ESTADÍO 2: BOTÓN ABIERTO. Fenología floral en *P. glabriuscula* y *P. platypetala*.** Pétalos replegados y algún orificio (a, b, f, g). Ligero desarrollo del androceo y gineceo (d, e, i, j); anteras con línea de dehiscencia (c, h) y estigma sin polen pudiendo superar las anteras laterales en PGB (e) o igualarlas en PPG (j).

#### 4.2.3.1. Androceo E2

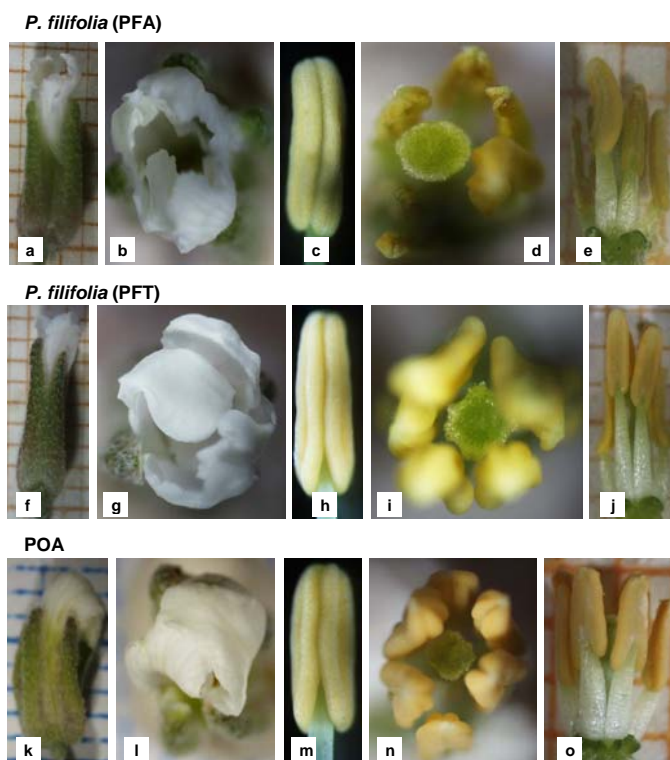
El *androceo* sigue creciendo principalmente los filamentos de los estambres largos o medios de manera que, excepto en PFA y POA, la antera pasa a ser menor que su filamento, observándose que en PG, PS y PA las anteras largas pueden comenzar cuando terminan las cortas (Figs.1.16 y 1.19).

La longitud de las anteras cortas, sin embargo, sigue siendo mayor o igual a su filamento estaminal, aunque también puede ser inferior en PIT, PAC y PSA (Tabla 1.4).

En todas las poblaciones, las *anteras* solo muestran línea de dehiscencia sin exponer polen (Tabla 1.4) y por tanto todavía no se considera iniciada la fase masculina de la flor (Fig.1.49).

E2: BOTÓN ABIERTO CON PÉTALOS REPLEGADOS Y ALGÚN ORIFICIO												
POB	CARACTERES EXTERNOS			ANDROCEO				GINECEO			% Flores con néctar	Duración (horas)
	Sépalos separación lateral	Orificio central	Relación Antera Filamento	Filamentos/ color	Anteras línea dehiscencia	Longitud/ color	Relación androceo (A, a)	Estigma receptividad				
PGB	ang ≈ 30°	inicio	A = 3.0mm < F a = 2.1mm ≥ F	blanco	A = 41% a = 26%	3mm ↑ verde	86% ≥ A (b) 35% ≤ a (ap)	0%	47%	≈ 8-12		
PFA	inicio	inicio	A ≤ F a > F	verdoso	A = 75% a = 75%	↑ verde	100% ≥ A (b) 75% ≥ a (m)	0%	—	≈ 8-12		
PFT	inicio	inicio	A < F a > F	verdoso	A = 32% a = 21%	↑ verde	100% ≥ A (b) 86% ≥ a (m)	0%	—	≈ 8-12		
POA	inicio	inicio	A ≤ F a > F	verdoso	A = 70% a = 60%	↑ verde	100% ≥ A (b) 87% ≥ a (m)	0%	52%	≈ 8-12		
POS	no	inicio	A < F a > F	verdoso	A = 62% a = 57%	↑ verde	90% ≥ A (b) 88% ≤ a (ap)	0%	52%	≈ 8-12		
POV	no	inicio	A < F a > F	verdoso	A = 57% a = 50%	↑ verde	71% ≈ A (b) 86% ≥ a (m)	0%	—	≈ 8-12		
POM	no	inicio	A < F a > F	verdoso	A = 25% a = 25%	↑ verde	100% ≥ A (b) 87% ≥ a (m)	0%	—	≈ 8-12		
PPG	inicio	inicio	A = 3.9mm < F a = 2.3mm ≈ F	verdoso	A = 66% a = 60%	4.2mm ↑ verde	94% ≥ A (b) 80% ≤ a (ap)	0%	53%	≈ 8-12		
PIT	inicio	inicio	A < F a < F	blanco	A = 64% a = 57%	↑ verde	96% = A (b) 79% ≥ a (m)	0%	83%	≈ 8-12		
PIA	inicio	inicio	A < F a ≈ F	blanco	A = 42% a = 39%	↑ verde	100% ≤ A (m) 100% ≥ a (m)	0%	100%	≈ 8-12		
PSA	ang ≈ 30°	inicio	A < F a < F	blanco	A = 78% a = 45%	↑ verde	72% ≤ A (m) 56% = a (ap)	0%	83%	≈ 8-12		
PAC	ang ≈ 30°	inicio	A < F a < F	blanco	A = 58% a = 49%	↑ verde	62% ≤ A (m) 51% ≥ a (m)	0%	66%	≈ 8-12		

**Tabla 1.4.- Fenología floral Estadio 2: BOTÓN ABIERTO CON PÉTALOS REPLEGADOS Y ALGÚN ORIFICIO.** Ang= ángulo de separación de los sépalos. A= estambres medios o largos; a= anteras estambres laterales o cortos; F= filamentos estaminales. ↑= aumento de longitud. Base de las anteras (b), mitad (m) y ápice (ap).



**Figura 1.17.- ESTADÍO 2: BOTÓN ABIERTO. Fenología floral en *P. filifolia* y POA.** Pétalos replgados y algún orificio (a, b, f, g, k, l). Ligero desarrollo del androceo y gineceo (d, e, i, j, n, o); anteras con línea de dehiscencia (c, h, i) y estigma sin polen (d, i, n).



**Figura 1.18.- ESTADÍO 2: BOTÓN ABIERTO. Fenología floral en *P. ornata*.** Pétalos replgados y algún orificio (a, b, f, g, k, l). Ligero desarrollo del androceo y gineceo (d, e, i, j, n, o); anteras con línea de dehiscencia (c, h, m) y estigma sin polen (d, i, n).



4.2.3.2. Gineceo E2

El *estigma*, generalmente sin polen, puede llegar en todas las especies al ápice de las anteras cortas o superarlas (PGB, PS y PA) y/o a la base o mitad de las anteras largas (Tablas 1.10-1.11 y Fig.1.41). Tanto el gineceo como el androceo siguen creciendo ligeramente.

La duración de este estadio varía de unas 8 a 12 horas según poblaciones (Tabla 1.4, Fig.1.50).

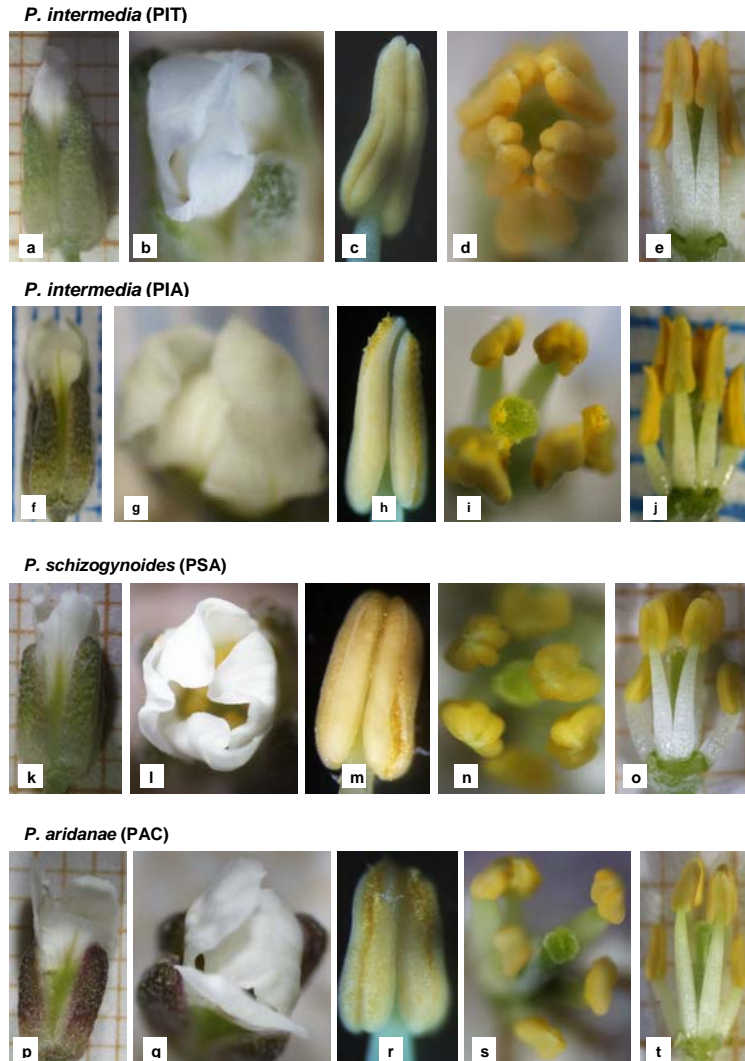


Figura 1.19.- ESTADÍO 2: BOTÓN ABIERTO. Fenología floral en *P. intermedia*, *P. schizogynoides* y *P. aridanae*. Pétalos replegados y algún orificio (a, b, f, g, k, l, p, q). Liger desarrollo del androceo y gineceo (e, f, i, j, n, o, s, t); anteras con línea de dehiscencia (c, h, m, r); estigma sin polen pudiendo igualar las anteras laterales (d, e, i, j, n, o, s, t).

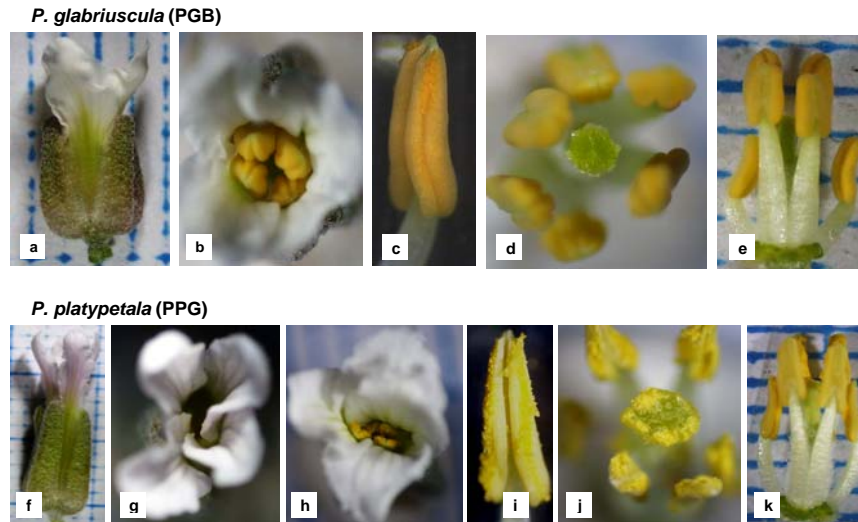
4.2.4. Estadio 3. Flor joven no expandida

Las características que definen el Estadio 3 en cada taxon se muestran en las Figs.1.20-1.23 y Tabla 1.5.

E3: FLOR NO EXPANDIDA CON PÉTALOS DESPLEGADOS VERTICALMENTE Y ORIFICIO CENTRAL												
POB	CARACTERES EXTERNOS				ANDROCEO				GINECEO			
	Sépalos Separación lateral	Orificio central		Relación Antera Filamento	Filamentos/ color	Anteras dehiscencia	Longitud/ color	Relación androceo (A, a)	Estigma con polen/ receptividad	% Flores con néctar	Duración (días)	
		Típos	Anteras visibilidad									
PGB	ang ≈ 40°	1 orificio (2)	visibles juntas	$\uparrow A = 3.6 \text{ mm} < 2F$ $a = 2.3 \text{ mm} \geq F$	blanco	A = 31% a = 18%	$\uparrow 3.5 \text{ mm}$ verde	70% ≤ A (m) 44% ≥ a (m)	sin polen 0%	23%	≈ 1	
PFA	más avanzada	1 orificio (2)	± visibles juntas	A ≤ F a ≈ F	verdoso	A = 27% a = 38%	$\uparrow$ verde	33% ≤ A (m) 100% ≥ a (m)	poco polen 0%	—	≈ 2	
PFT	más avanzada	1 orificio (2)	visibles juntas	A < F a ≈ F	verdoso	A = 25% a = 7%	$\uparrow$ verde	86% = A (b) 86% ≥ a (m)	sin polen 0%	—	≈ 2	
POA	más avanzada	1 orificio (2)	visibles juntas	A ≤ F a ≈ F	verdoso	A = 40% a = 37%	$\uparrow$ verde	25% = A (b) 86% ≤ a (ap)	poco polen 0%	90%	≈ 1	
POS	inicio	1 orificio (2) inconspicuo flor cerrada	juntas no visibles: flor profunda	A < F a ≥ F	verdoso	A = 47% a = 39%	$\uparrow$ verde	87% ≤ A (m) 73% ≥ a (m)	poco polen 0%	25%	≈ 1.5	
POV	inicio	1 orificio (2) inconspicuo flor cerrada	juntas no visibles: flor profunda	A < F a ≥ F	verdoso	A = 57% a = 39%	$\uparrow$ verde	40% = A (b) 75% ≤ a (m)	poco polen 0%	—	≈ 1	
POM	inicio	1 orificio (2) inconspicuo flor cerrada	juntas no visibles: flor profunda	A < F a > F	verdoso	A = 9% a = 0%	$\uparrow$ verde	57% = A (b) 100% ≥ a (m)	sin polen 0%	—	≈ 1	
PPG	inicio	1 orificio (2)	juntas no visibles: flor profunda	$\uparrow A = 4.5 \text{ mm} < F$ $a = 2.5 \text{ mm} \leq F$	blanco	A = 49% a = 42%	$\uparrow 4.7 \text{ mm}$ verde	81% ≤ A (m) 72% ≥ a (m)	polen 0%	58%	≈ 2	
PIT	más avanzada	a veces 2 orificios	± visibles juntas	A < F a ≤ F	blanco	A = 18% a = 14%	$\uparrow$ verde	52% = A (b) 93% ≥ a (m)	poco polen 0%	83%	≈ 1	
PIA	más avanzada	a veces 2 orificios	± visibles juntas	A < F a ≤ F	blanco	A = 22% a = 22%	$\uparrow$ verde	95% ≤ A (m) 72% ≤ a (ap)	poco polen 0%	66%	≈ 1.5	
PSA	ang ≈ 40°	1 orificio redondeado	visibles juntas	A < F a ≤ F	blanco	A = 29% a = 0%	$\uparrow$ verde	80% ≤ A (m) 28% = a (ap)	sin polen 0%	62%	≈ 2	
PAC	ang ≈ 40°	1 orificio redondeado	visibles juntas	A < F a < F	blanco	A = 42% a = 32%	$\uparrow$ verde	33% ≤ A (m) 78% ≤ a (ap)	poco polen 0%	25%	≈ 1-1.5	

**Tabla 1.5.- Fenología floral Estadio 3:** FLOR NO EXPANDIDA CON PÉTALOS DESPLEGADOS VERTICALMENTE Y ORIFICIO CENTRAL. Ang= ángulo de separación de los sépalos. A= estambres medios o largos; a= anteras estambres laterales o cortos; F= filamentos estaminales.  $\uparrow$ = aumento de longitud. Base de las anteras (b), mitad (m) y ápice (ap).

Flor donde generalmente los *sépalos* continúan su separación lateral (menos evidente en PP y PO) y los *pétalos* se encuentran levantados verticalmente pudiendo recurrirse ligeramente por el ápice.



**Figura 1.20.- ESTADÍO 3: FLOR NO EXPANDIDA. Fenología floral en *P. glabriuscula* y *P. platypetala*.** Flor con pétalos desplegados verticalmente y orificio central (a, b, f, g, h). Pétalos imbricados y orificio central alargado en PPG (g, h) o circular en PGB (b). Inicio de la fase masculina con estambres más desarrollados (d, e, j, k) y anteras con dehiscencia (i) o línea de dehiscencia (c). Estigma ligeramente más alto alcanzando la base de las anteras medias (e, k) sin polen en PGB (d) y bordeado de polen en PPG (j).

Todas las poblaciones ponen de manifiesto el *orificio central* de la flor pudiendo a veces presentar dos orificios más pequeños que dependen del grado de imbricación de los pétalos.

Se pone de manifiesto claramente el *orificio central* de la flor, que según sus manifestaciones diferencian dos tipos de flor: uno, que permite ver el interior (flor normal) y otro que no permite ver el interior sin apenas orificio (*flor cerrada*) frecuente en PO y al parecer relacionado a la forma cónica de los botones florales.

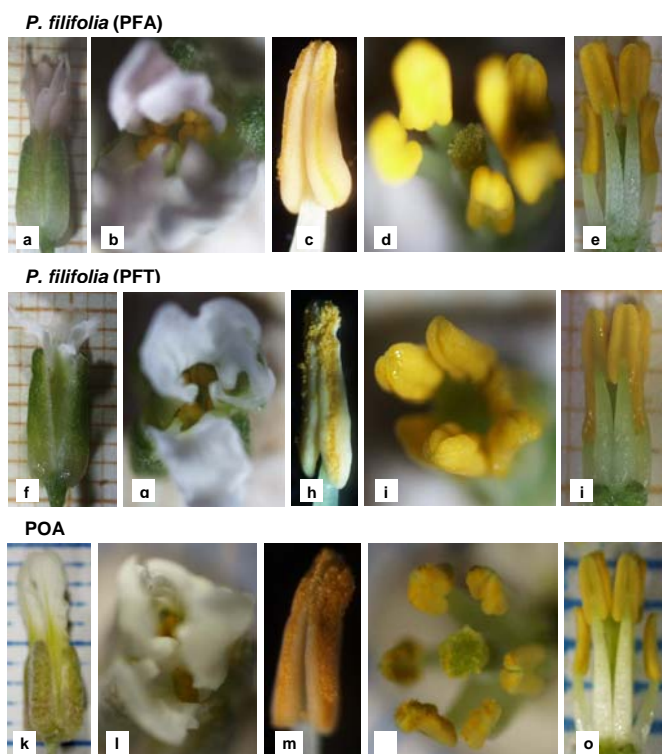
El otro tipo de flor, que presenta un orificio manifiesto pero que no permite ver en su interior ni el androceo ni el gineceo, está relacionada al parecer a la mayor longitud de los sépalos o al poco desarrollo de los verticilos internos y se ha denominado *flor profunda*, también más frecuente en PO.

#### 4.2.4.1. Androceo E3

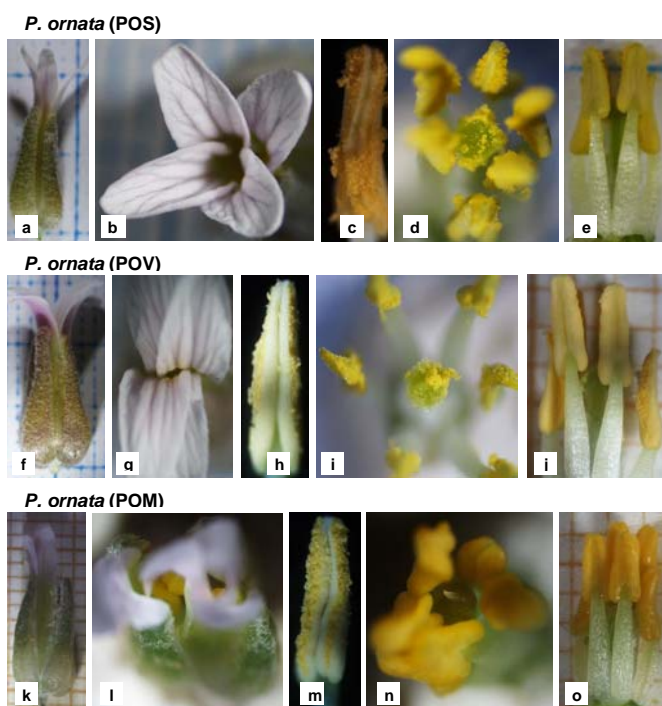
El androceo se observa con las *anteras* todavía unidas. En todas las especies se manifiesta un crecimiento más acusado de los *filamentos estaminales medios* que siempre superarán a sus anteras.

Las *anteras cortas*, continúan siendo mayor o igual a sus *filamentos* en algunas poblaciones (PG, PF, POA y PO) e inferior en PP, PI PS y PA (Tabla 1.5).

Aunque la *dehiscencia de anteras* puede comenzar ligeramente, apenas supera el 50% en alguna población (POV) y por tanto no se considera generalizada la *fase masculina* (Tabla 1.5 y Fig.1.49).



**Figura 1.21.- ESTADÍO 3: FLOR NO EXPANDIDA. Fenología floral en *P. filifolia* y POA.** Flor con pétalos desplegados verticalmente y orificio central (a, b, f, g, k, l). Pétalos imbricados (b, g, l) y con dos orificios (l) o un orificio central (b, g). Inicio de la fase masculina con estambres más desarrollados (d, e, i, j, n, o) y anteras con dehiscencia (c, h, m). Estigma con poco polen en PFA y POA (d, n).

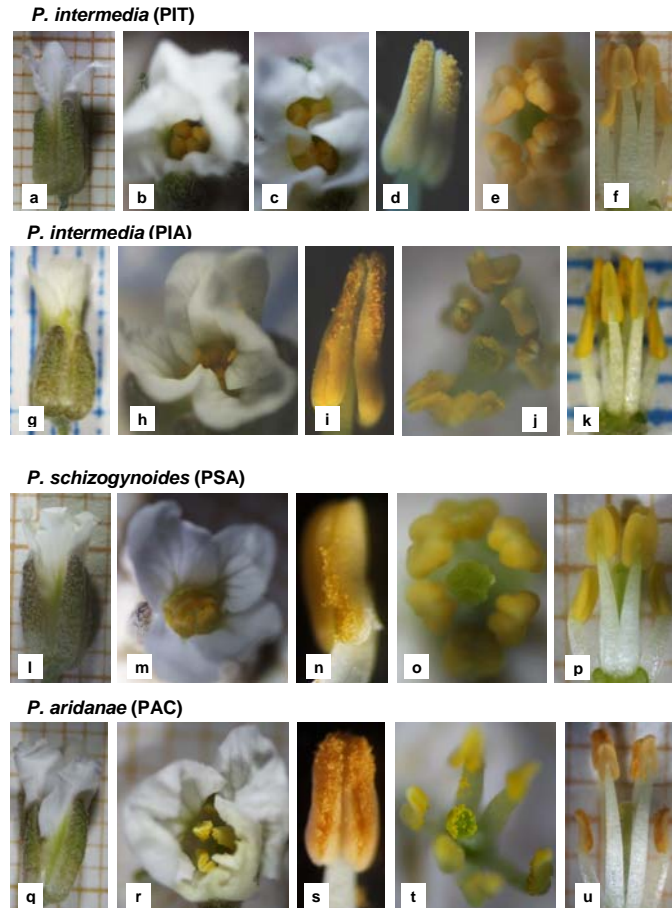


**Figura 1.22.- ESTADÍO 3: FLOR NO EXPANDIDA. Fenología floral en *P. ornata*.** Flor con pétalos desplegados verticalmente y orificio central (a, b, f, g, k, l). Pétalos imbricados con orificio redondo (b), orificio alargado en flor cerrada (g) o dos orificios (l). Inicio de la fase masculina con estambres más desarrollados (d, e, i, j, n, o) y anteras con dehiscencia (c, h, m) casi generalizada en POS y POV (c, h). Estigma con polen en POS y POV (d, i) y sin polen en POM (n).

4.2.4.2. Gineceo E3

El gineceo sigue creciendo moderadamente en todas las especies de manera que el *estigma* se encuentra en todas las poblaciones mayoritariamente por encima de la mitad de las *anteras cortas* excepto en PGB y PSA donde también puede superarlas (56% y 72%).

En el E3, el *estigma* solo llega a la mitad de las *anteras largas* en POS, mientras que en la mayoría se sitúa en la base (PGB, PPG, PFT, POM, PIT, PIA, PSA) o en el filamento estaminal en PFA, POA, POV, PAC (Tablas 1.10-1.11 y Fig.1.41).



**Figura 1.23.- ESTADÍO 3: FLOR NO EXPANDIDA. Fenología floral en *P. intermedia*, *P. schizogynoides* y *P. aridanae*.** Flor con pétalos desplegados verticalmente y orificio central (a, b, c, g, h, l, m, q, r). Pétalos imbricados (b, c, h, m, r) con orificio circular (b, h, m, r) o dos orificios (c). Inicio de la fase masculina con estambres desarrollados y anteras dehiscentes (d, e, f, i, j, k, s, t, u) o con línea de dehiscencia en PSA (n, o, p). Estigma sin polen en PIT y PSA (e, o) y bordeado de polen en PIA y PAC (j, t).

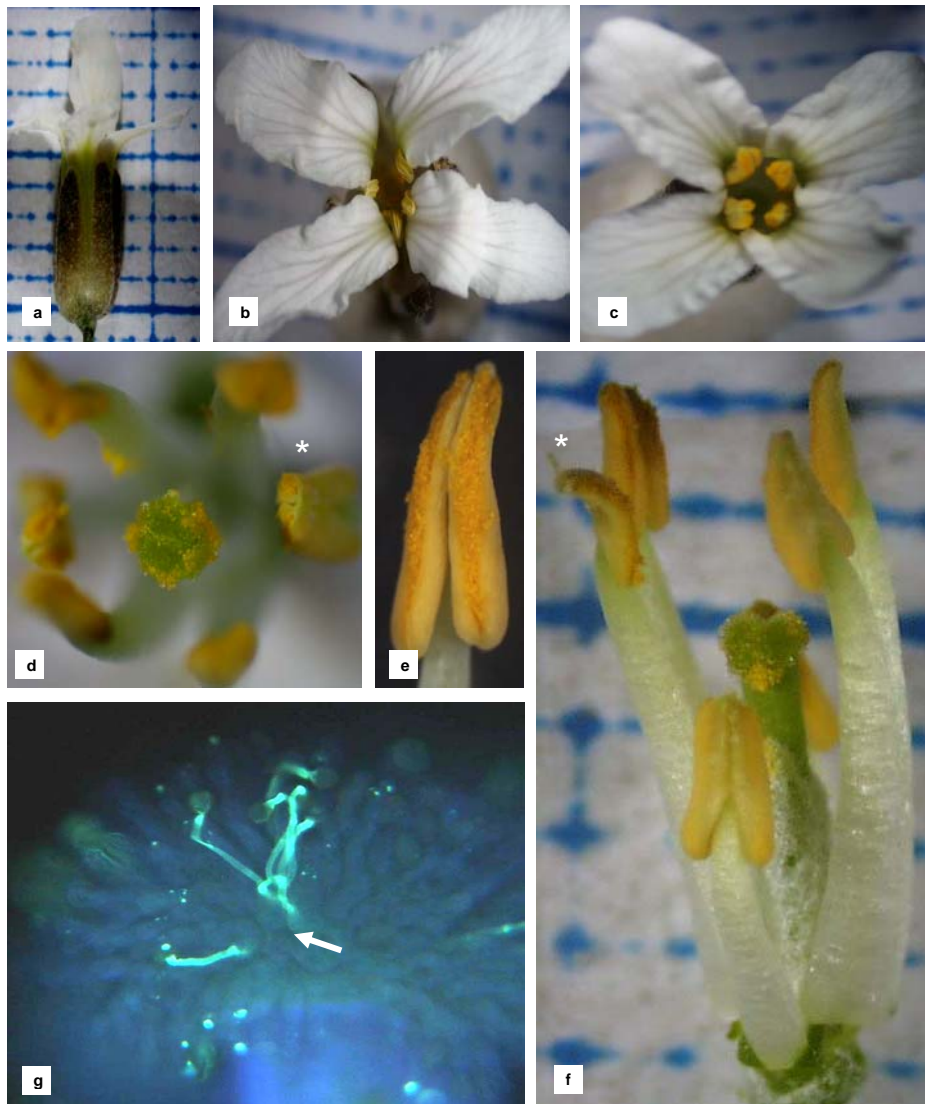
El estigma todavía no es receptivo y se puede observar solo marginalmente con algo de polen (Tabla 1.5 y Fig.1.49).

La duración del estadio se ha estimado entre 1 y 2 días dependiendo de la especie (Tabla 1.5 y Fig.1.50).

#### 4.2.5. Estadío 4. Flor expandida con androceo expuesto. Fase masculina

Las características que definen el Estadío 4 en cada taxon se muestran en la Tabla 1.6 y Figs.1.24-1.29.

##### *P. glabriuscula* (PGB)



**Figura 1.24.- ESTADÍO 4: FLOR EXPANDIDA. Fenología floral en *P. glabriuscula*.** Flor con pétalos desplegados horizontalmente y androceo expuesto (a, b, c). Pétalos en *aspa* con orificio central alargado (b) o redondeado (c). Fase masculina de la flor con androceo más desarrollado y expuesto (b, c, f) y anteras dehiscentes llenas de polen (d, e, f), a veces con el ápice curvo (d, f). Gineceo con poco polen (d, f) y tubos polínicos en el estigma (g).

Las flores con los *pétalos ya desplegados horizontalmente*, que forman generalmente un ángulo recto respecto al eje vertical de la flor, se presentan frecuentemente con los pétalos en *aspa* (cruz de San Andrés) rodeando un orificio alargado o dos más pequeños y redondeados.

Más raramente las flores se pueden presentar con los pétalos dispuestos en *cruz griega* rodeando un orificio central generalmente redondeado.

E4: FLOR EXPANDIDA CON PETALOS DESPLEGADOS HORIZONTALMENTE Y ANDROCEO EXPUESTO										
POB	CARACTERES EXTERNOS				ANDROCEO			GINECEO		Duración (días)
	Sépalos Separación lateral	Pétalos y orificio central	Anteras/ETG		Filamento/ longitud	Filamentos/ color	Anteras dehiscencia	Longitud/ color	Relación androceo (A, a)	
PGB	ang ≈ 40°	pétalos en cruz o aspa 1 orificio ó 2	ANT juntas 2 a 2 ETG no visible	↑A = 4.6mm ↑a = 2.8 < F	blanco	A = 58% a = 57%	↑ 4.0mm verde	61% ≤ A (m) 71% ≥ a (m)	parcial (borde) 15%-ETG	≈ 1
PFA	más avanzada	pétalos en cruz o aspa 1 orificio ó 2	ANT juntas 2 a 2 ETG no visible	↑A ↑a < F	blanco	A = 52% a = 63%	↑ verde	57% ≤ A (m) 100% ≤ a (ap)	parcial (borde) 0%	≈ 2
PFT	más avanzada	pétalos en cruz o aspa 1 orificio ó 2	ANT juntas 2 a 2 ETG no visible	↑A ↑a < F	blanco	A = 71 % a = 71 %	↑ verde	40% ≈ A (b) 62% ≤ a (ap)	parcial (borde) 15%-ETG	≈ 2
POA	más avanzada	pétalos en cruz o aspa 1 orificio ó 2	ANT juntas 2 a 2 ETG no visible	↑A ↑a < F	blanco	A = 77 % a = 73 %	↑ verde	34% ≤ A (m) 92% ≥ a (m)	parcial (borde) 15%-ETG	≈ 2
POS	inicio	pétalos en cruz o aspa 1 orificio ó 2	ANT juntas 2 a 2 no visibles ETG no visible	↑A ↑a < F	blanco	A = 81% a = 85%	↑ verde	92% ≤ A (m) 87% ≤ a (ap)	total 20%-ETG	≈ 1
POV	inicio	pétalos en cruz o aspa 1 orificio ó 2	ANT juntas 2 a 2 no visibles ETG no visible	↑A ↑a < F	blanco	A = 75 % a = 80 %	↑ verde	33% ≈ A (b) 99% ≈ a (m)	total 20%- ETG	≈ 1.5
POM	inicio	pétalos en cruz o aspa 1 orificio ó 2	ANT juntas 2 a 2 no visibles ETG no visible	↑A ↑a < F	blanco	A = 64% a = 57%	↑ verde	67% = A (b) 100% ≤ a (m)	parcial (borde) 0%	≈ 2
PPG	inicio	pétalos en cruz o aspa 1 orificio ó 2	ANT juntas 2 a 2 no visibles ETG no visible	↑A = 5.0mm ↑a = 3.0 < F	blanco	A = 91% a = 89%	↑ 5.1mm verde	79% ≤ A (m) 62% ≤ a (ap)	total 80%-ETG- (ETL)	≈ 1
PIT	más avanzada	pétalos en cruz o aspa 1 orificio ó 2	ANT juntas 2 a 2 ETG no visible	↑A ↑a < F	blanco	A = 71% a = 64%	↑ verde	50% = A (b) 99% = a (m)	parcial (borde) 0%	≈ 1
PIA	más avanzada	pétalos en cruz o aspa 1 orificio ó 2	ANT juntas 2 a 2 ETG no visible	↑A ↑a < F	blanco	A = 78% a = 72%	↑ verde	67% = A (b) 43% ≥ a (m)	total 33%-ETG	≈ 1.5
PSA	ang ≈ 40°	pétalos en cruz o aspa 1 orificio ó 2?	ANT juntas 2 a 2 ETG no visible	↑A ↑a < F	blanco	A = 69% a = 35%	↑ verde	25% = A (m) 50% ≥ a (m)	parcial (borde) 0%	≈ 1
PAC	ang ≈ 40°	pétalos en cruz o aspa 1 orificio ó 2	ANT juntas 2 a 2 ETG no visible	↑A ↑a < F	blanco	A = 75% a = 60%	↑ verde	77% < A (m) 93% ≤ a (ap)	parcial (borde) 15%-ETG	≈ 1

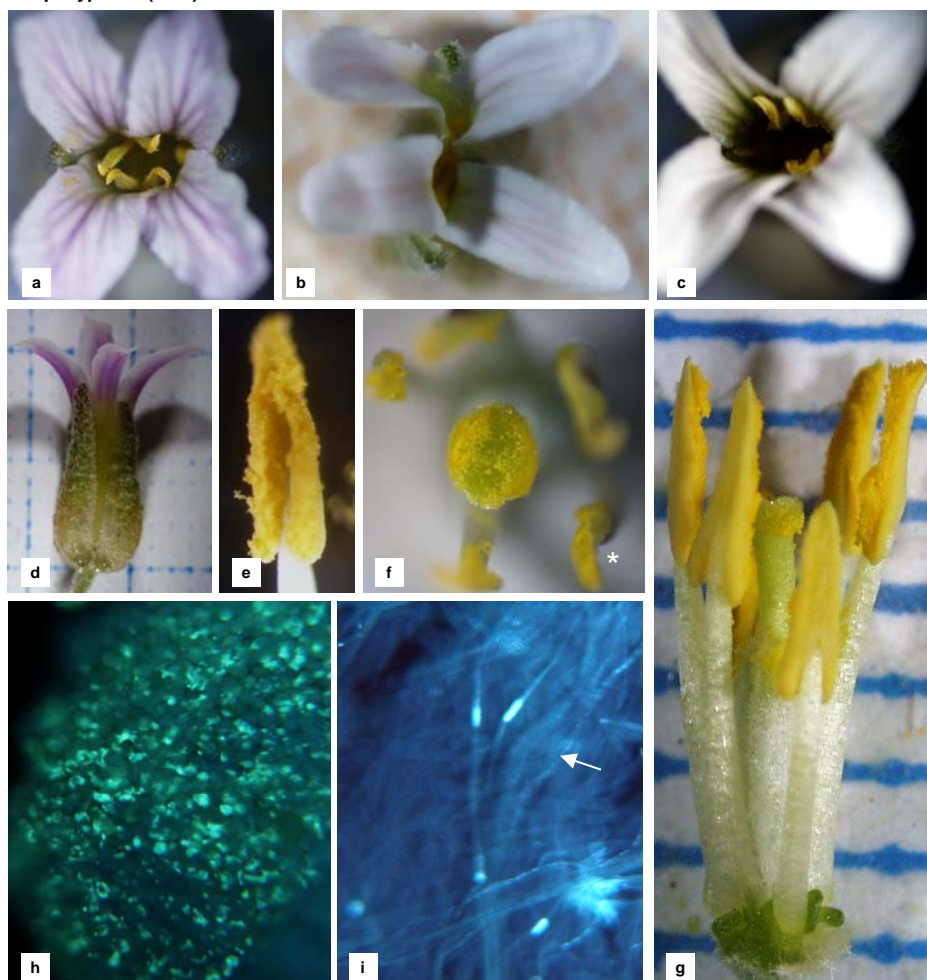
**Tabla 1.6.- Fenología floral Estadio 4:** FLOR EXPANDIDA CON PETALOS DESPLEGADOS HORIZONTALMENTE Y ANDROCEO EXPUESTO. Ang= ángulo de separación de los sépalos. ANT= anteras; ETG= estigma. A= estambres medios o largos; a= estambres laterales o cortos; F= filamentos estaminales. ↑ = aumento de longitud. Base de las anteras (b), mitad (m) y ápice (ap). TP= tubos polínicos; ETL= estilo.

En los taxones donde la separación de los *sépalos* es mayor, los *pétalos* ya no se observan imbricados sino de forma alternisépala.

#### 4.2.5.1. Androceo E4

En el androceo, se observa un crecimiento más acusado en los *estambres largos* en unas especies más que en otras. Consecuentemente el androceo queda *expuesto* y las *anteras largas*, generalmente bien visibles, se observan juntas dos a dos. La *flor cerrada* se sigue manifestando pero con un orificio más abierto, y la *flor profunda* sigue sin dejar ver las anteras.

*P. platypetala* (PPG)

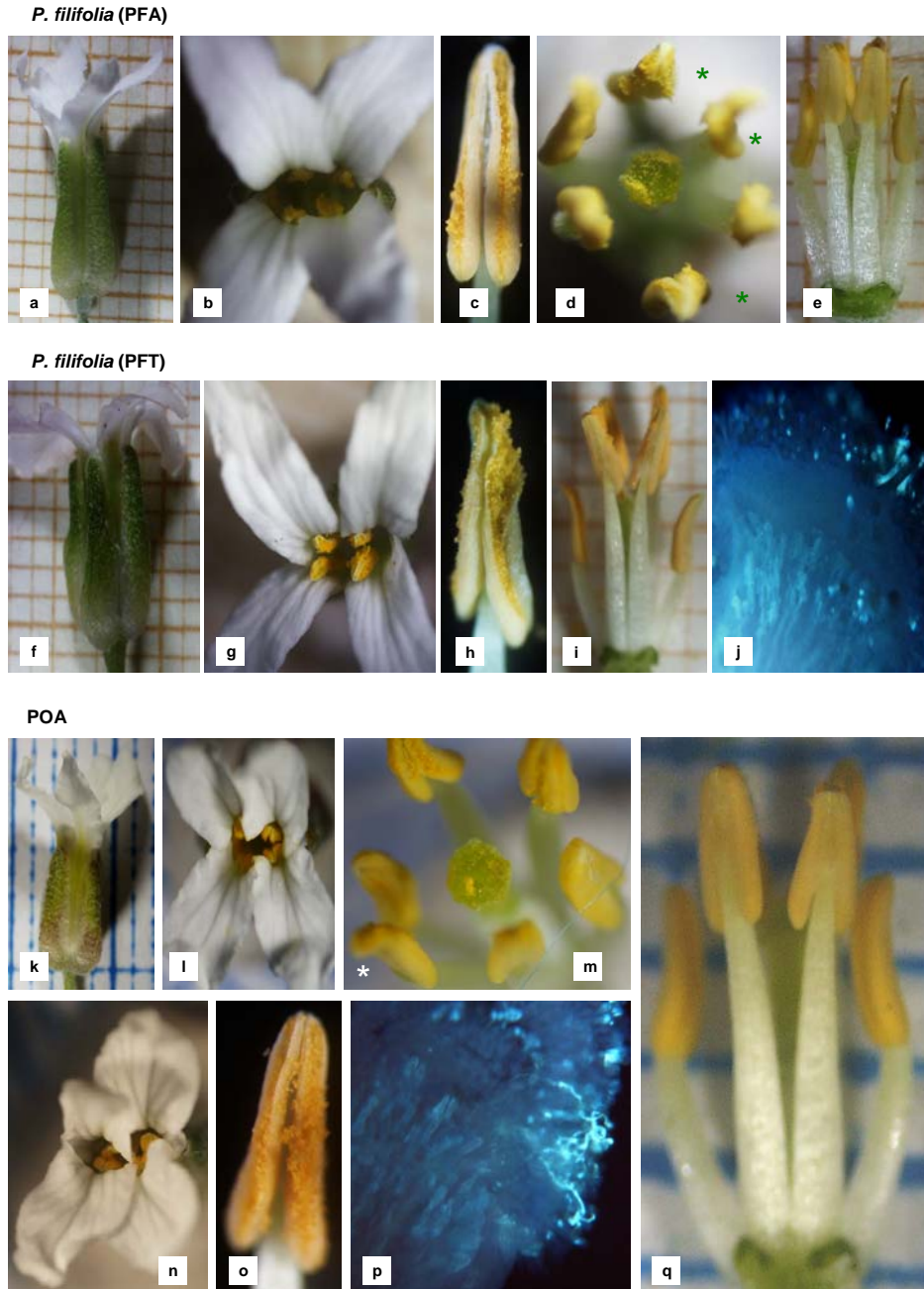


**Figura 1.25.- ESTADÍO 4: FLOR EXPANDIDA. Fenología floral en *P. platypetala*.** Flor con pétalos desplegados horizontalmente y androceo expuesto (a, b, c, d). Pétalos en aspa con uno o dos orificios centrales (a, b) y flor más en cruz con orificio central elíptico (c). Fase masculina de la flor con androceo más desarrollado y expuesto (a, c, g) y anteras dehiscentes con polen (e, f, g), a veces con el ápice curvo (f). Comienzo de la fase femenina: estigma con mucho polen (f, g, h) y tubos polínicos que llegan al estilo (i).

En este Estadío E4 aumenta la *dehiscencia* que se considera ya *generalizada* en la mayoría de los taxones a excepción de PGB, PFA, POM y PSA con menos de un 70% de anteras dehiscentes.



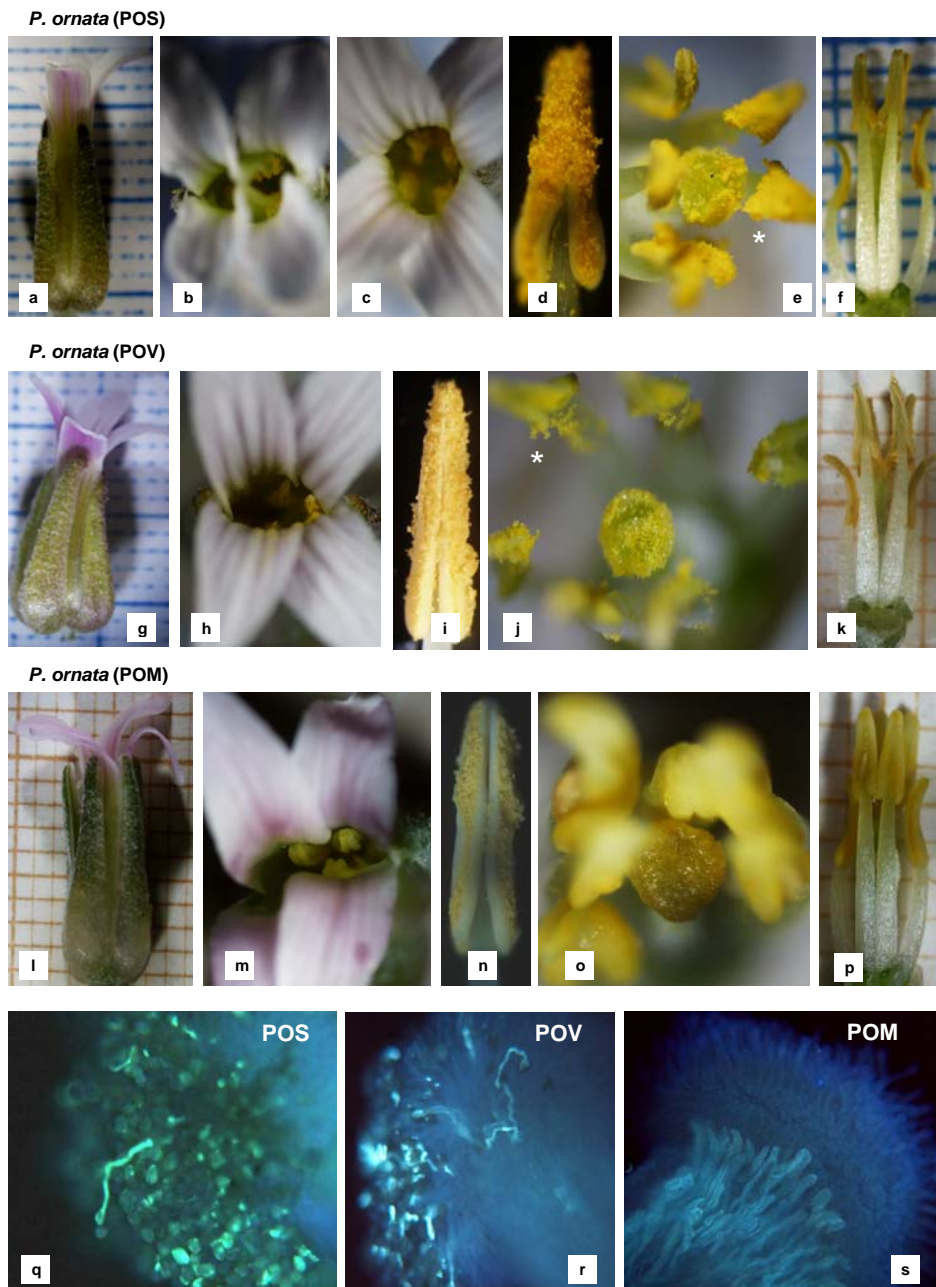
Las *anteras* van perdiendo polen y comienzan a recurvarse por el ápice, pudiendo permanecer con más o menos polen según la afluencia de visitantes florales o polinizadores.



**Figura 1.26.- ESTADÍO 4: FLOR EXPANDIDA. Fenología floral en *P. filifolia* y POA.** Flor con pétalos desplegados horizontalmente y androceo expuesto (a, b, f, g, k, l, n). Flor en aspa con uno o dos orificios centrales alargados (b, g, l, n). Fase masculina de la flor con androceo más desarrollado y expuesto (b, d, e, g, i, l, m, n, q) y anteras dehiscentes con polen (c, h, o), a veces con ápices curvos (d, m). Comienzo de la fase femenina: estigma con poco polen (d, m) y tubos polínicos en el estigma en PFT (j) y POA (p).

4.2.5.2. *Gineceo E4*

El *gineceo* apenas es visible por encontrarse todavía muy bajo y el *estigma* con polen generalmente solo en el margen, permanece mayoritariamente enfrentado a las anteras cortas (62%-100%) o las supera en PIA y PSA (57% y 50%).



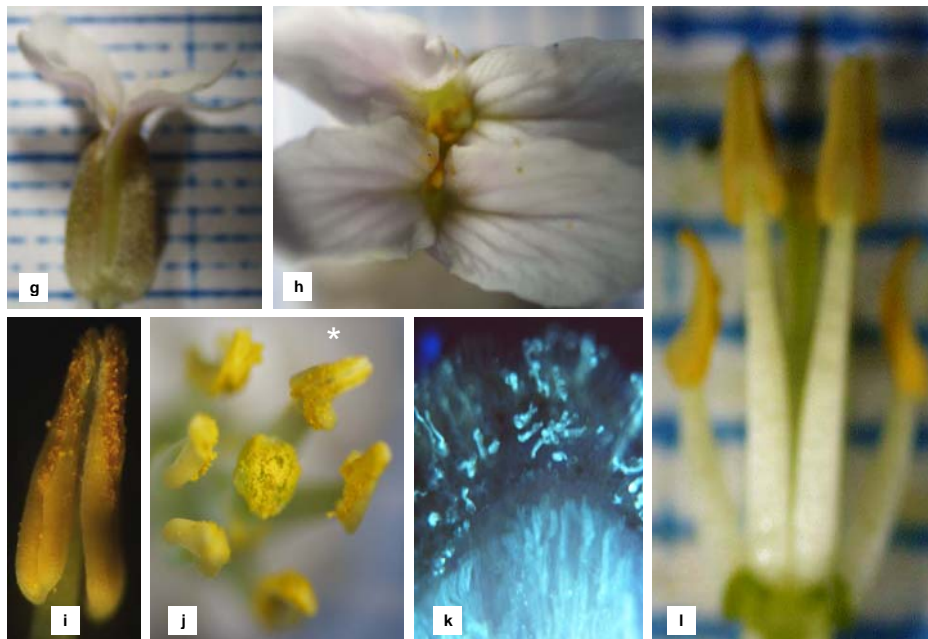
**Figura 1.27.- ESTADÍO 4: FLOR EXPANDIDA. Fenología floral en *P. ornata*.** Flor con pétalos desplegados horizontalmente y androceo expuesto (a, b, c, g, h, l, m). Flor en aspa con dos orificios (b) o un orificio alargado (h, m) y flor más en cruz con orificio redondeado (c). Fase masculina con androceo más desarrollado y expuesto (c, e, f, h, j, k, m, p) y anteras dehiscentes todavía con polen (d, i, n) con ápices curvados (e, j). Comienzo de la fase femenina, estigma con mucho polen y tubos polínicos en el estigma en POS y POV (e, j, q, r) y sin polen ni tubos polínicos en POM (o, s).

En relación a las anteras largas la situación del *estigma* varía pudiendo encontrarse mayoritariamente hacia la mitad (PGB, POS, PAC), en la base (PPG, POM, PIA) o en el *filamento estaminal* (PGB, POA, PSA). Entre la base y el filamento en PFA, PFT, POV y PIT (Tablas 1.10-1.11 y Fig.1.41).

*P. intermedia* (PIT)

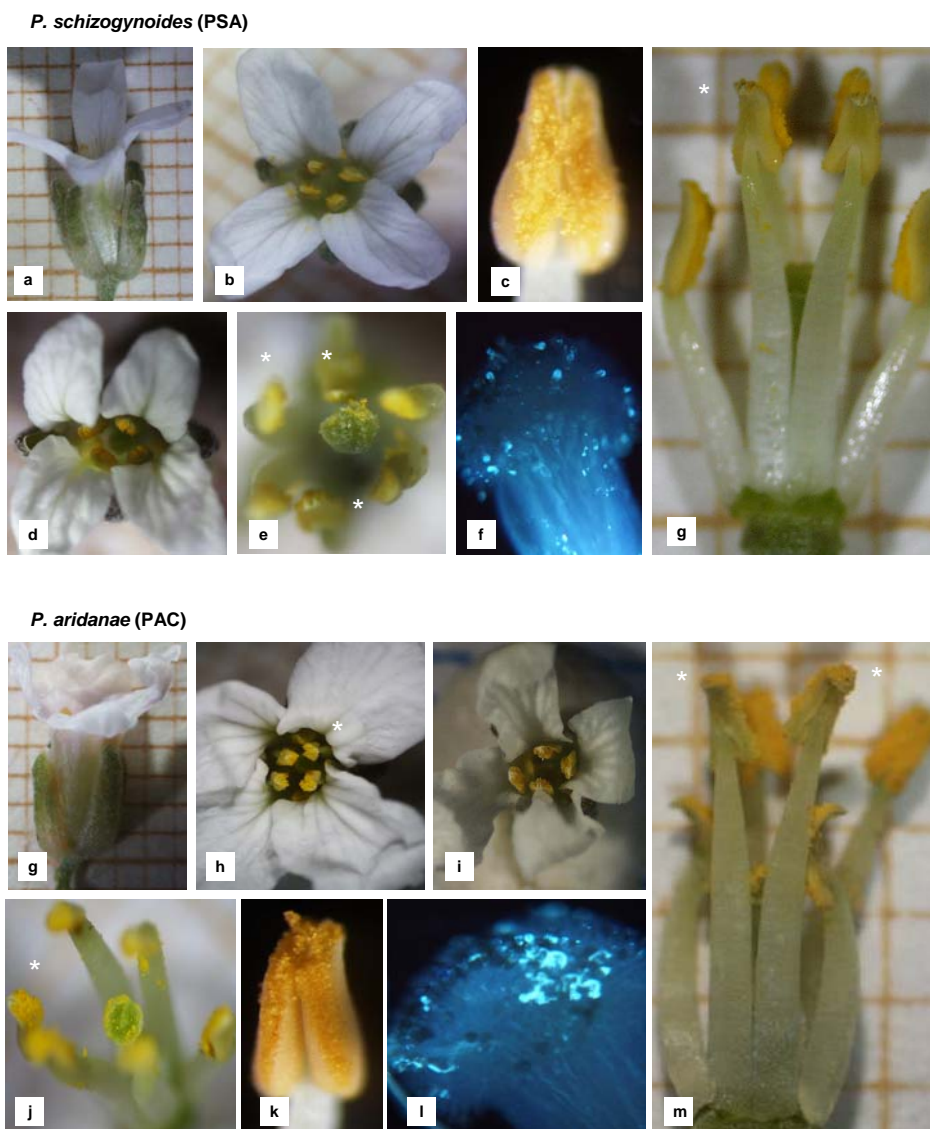


*P. intermedia* (PIA)



**Figura 1.28.- ESTADÍO 4: FLOR EXPANDIDA. Fenología floral en *P. intermedia*.** Flor con pétalos desplegados horizontalmente y androceo expuesto (a, b, d, g, h). Pétalos en aspa con dos orificios (d, h) o con orificio elíptico (b). Fase masculina de la flor con androceo desarrollado y expuesto (b,d, e, f, h, j, l) y anteras dehiscentes con polen (c, i) y ápices curvos (e, j). Comienzo de la fase femenina, estigma con mucho polen y tubos polínicos en PIA (j, k) y sin polen (e) en PIT.

En la mayoría de las poblaciones apenas se ha iniciado la *receptividad estigmática* ya que se observan algunos *tubos polínicos* todavía en el *estigma*, a excepción de PFA, POM, PIT y PSA que permanecen todavía sin tubos.



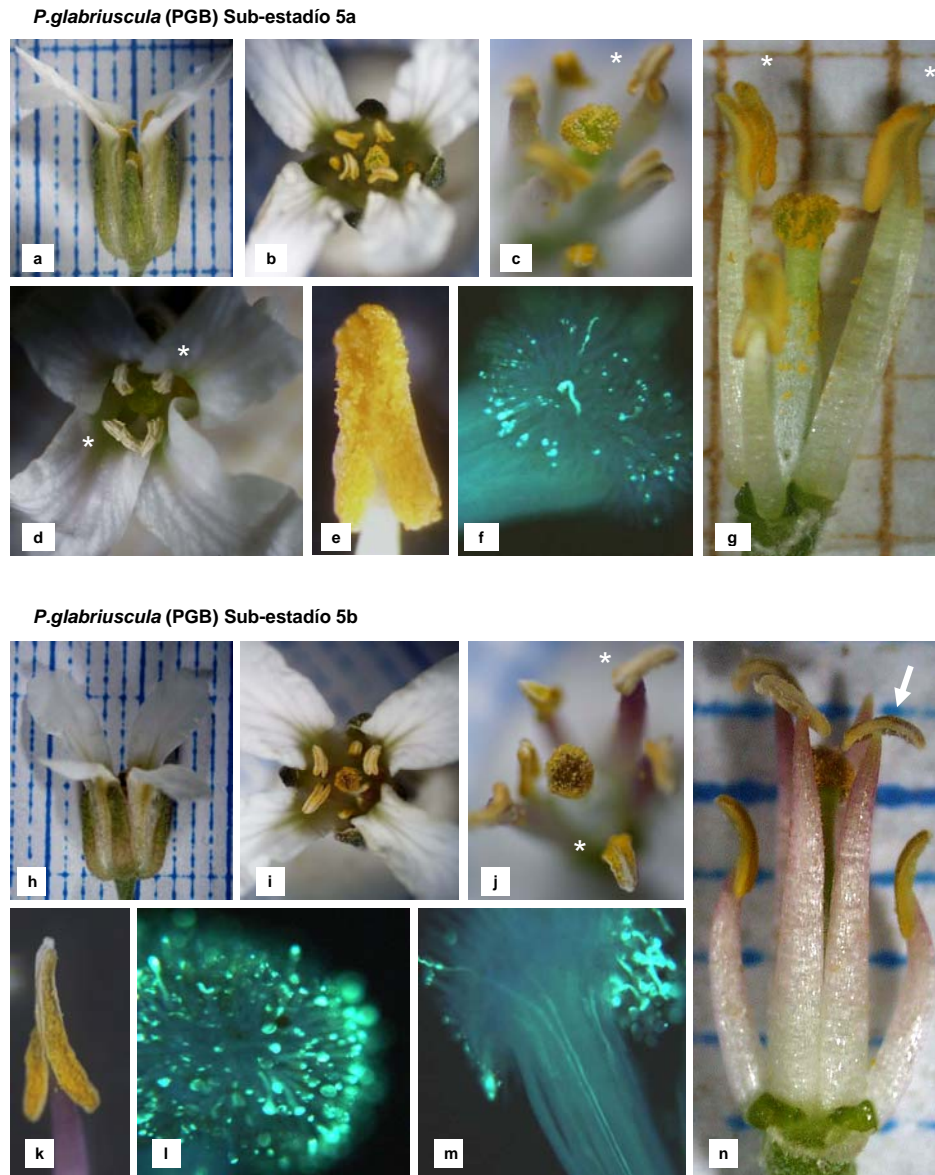
**Figura 1.29.- ESTADÍO 4: FLOR EXPANDIDA. Fenología floral en *P. schizogynoides* y *P. aridanae*.** Flor con pétalos desplegados horizontalmente y androceo expuesto (a, b, d, g, h, i). Flor en aspa con orificio alargado (c) o más en cruz con orificio central redondeado (b, h, i). Fase masculina con androceo desarrollado y expuesto (b, c, f, h, i, j, l) y anteras dehiscentes con polen (e, k). Comienzo de la fase femenina: estigma con poco polen (d, j) y tubos polínicos en el estigma (g, m). Anteras con ápices curvos (d, f, h, j, l).

Solo en PPG se han observado algunos *estigmas* receptivos con *tubos polínicos* llegando al *estilo* y por tanto en esta especie se considera *iniciada* la *fase femenina* (Tabla 1.6).

La duración del estadio es de aproximadamente 1 a 2 días según poblaciones (Tabla 1.6 y Fig.1.50).

**4.2.6. Estadío 5. Flor con gineceo expuesto. Fase masculina y femenina**

Las características que definen el Estadío 5 se muestran en las Figs.1.30-1.39 y Tablas 1.7-1.8. Este estadio se caracteriza por presentar flores con los *pétalos* ocasionalmente imbricados, ya separados y generalmente dispuestos de forma alternisépala. El *orificio central* de la flor alcanza su mayor diámetro, permitiendo ver claramente las anteras y el *estigma* cubierto de polen.



**Figura 1.30.- ESTADÍO 5: FLOR CON GINECEO EXPUESTO. Fenología floral en *P. glabriuscula*.** Flor con estigma cubierto de polen y cambio de color (a, b, c, d, g, h, i, j, n). Pétalos en aspa con orificio central alargado (b) o redondeado (d, i), con pétalos alternisépalos (a, b, h, i). Cambio de color en los estambres (j, k, n), anteras más o menos vacías (c, d, e, g, j, k, n) y curvadas en L (c, j) y T (j, n). Fase femenina, gineceo con polen (b, c, g, i, j, n) y tubos polínicos en el estigma (f, l) y estilo (m).

E5a: FLOR CON GINECEO EXPUESTO CUBIERTO DE POLEN												
POB	CARACTERES EXTERNOS						ANDROCEO			GINECEO		
	Sépalos Separación lateral	Pétalos y Orificio central		Anteras- ETG/ disposición	Filamentos/ longitud	Anteras dehiscencia	longitud/ color	Relación androceo (A, a)	Estigma Cobertura polen/ Receptividad TP	Duración (días)		
		Tipos	Anteras- ETG/ disposición									
PGB	ang ≈ 45°	pétalos alternisépalos mayor diámetro anteras en ápice	ANT alrededor ETG ± arqueadas en L y en T	↑A = 5.1 mm a = 3.3 mm	A = 100% a = 100%	visible-4.5mm ↑ verde	49% ≤ A (m) 49% ≥ a (m)	mucho ETG-ETL-pocos TP	≈ 2 días			
PFA	más avanzada	pétalos alternisépalos mayor diámetro anteras en ápice	ANT alrededor ETG ± arqueadas, en L y T?	↑A ↑a	A = 100% a = 100%	± visible ↑ verde	68% ≤ A (m) 78% ≤ a (ap)	mucho ETG-ETL-pocos TP	≈ 2 días			
PFT	más avanzada	pétalos alternisépalos mayor diámetro anteras en ápice	ANT alrededor ETG ± arqueadas en L, retorcimiento helicoidal y ápices ± revolutos	↑A ↑a	A = 100% a = 100%	visible ↑ verde	31% = A (b) 71% ≥ a (m)	mucho ETG-ETL-algunos TP	≈ 2 días			
POA	más avanzada	pétalos alternisépalos mayor diámetro anteras en ápice	ANT alrededor ETG ± arqueadas en L, en T y ápices ± revolutos	↑A ↑a	A = 100% a = 100%	bien visible ↑ verde	61% ≤ A (m) 60% ≥ a (m)	mucho ETG-ETL-muchos TP	≈ 2 días			
POS	más avanzada	pétalos alternisépalos mayor diámetro anteras en ápice	ANT alrededor ETG ± arqueadas con ápices ± revolutos	↑A ↑a	A = 100% a = 100%	± visible ↑ verde	67% ≤ A (m) 80% ≥ a (m)	mucho ETG-ETL-muchos TP	≈ 2 día			
POV	más avanzada	imbricados o alternisépalos mayor diámetro anteras en ápice	ANT alrededor ETG ± arqueadas ápices ± revolutos y retorcimiento helicoidal a lo largo de la antera	↑A ↑a	A = 100% a = 100%	± visible ↑ verde	34% = A (b) 99% ≤ a (ap)	mucho ETG-ETL-algunos TP	≈ 2 días			
POM	más avanzada	imbricados o alternisépalos mayor diámetro anteras en ápice	ANT alrededor ETG ± arqueadas en L, ápices ± revolutos	↑A ↑a	A = 100% a = 100%	± visible ↑ verde	58% = A (b) 99% ≤ a (ap)	mucho ETG-pocos TP	≈ 2 días			
PPG	más avanzada	imbricados o alternisépalos mayor diámetro anteras en ápice	ANT ± visibles alrededor ETG ± arqueadas, en L, retorcimiento helicoidal, ápices ± revolutos	↑A = 5.5 mm a = 3.5 mm	A = 100% a = 100%	± visible-5.4mm ↑ verde	51% ≤ A (m) 88% ≤ a (ap)	mucho ETG-ETL-muchos TP	≈ 2 días			
PIIT	más avanzada	alternisépalos y cambio de color mayor diámetro	ANT alrededor ETG ± arqueadas ápices ± revolutos y retorcimiento helicoidal	↑A ↑a	A = 100% a = 100%	bien visible ↑ verde	67% = A (b) 67% ≥ a (m)	mucho ETG-ETL-pocos TP	≈ 1 días			
PIA	más avanzada	alternisépalos y cambio de color mayor diámetro	ANT alrededor ETG ± arqueadas en L, ápices ± revolutos	↑A ↑a	A = 100% a = 100%	bien visible ↑ verde	86% ≤ A (m) 36% = a (ap)	mucho ETG-ETL-algunos TP	≈ 1 día			
PSA	ang ≈ 45°	alternisépalos y cambio de color mayor diámetro	ANT alrededor ETG ± arqueadas en L, ápices ± revolutos	↑A ↑a	A = 100% a = 100%	bien visible ↑ verde	52% ≤ A (m) 40% ≤ a (ap)	mucho ETG-pocos TP	≈ 1 día			
PAC	ang ≈ 45°	alternisépalos mayor diámetro anteras en ápice	ANT alrededor ETG ± arqueadas en L, en T, ápices ± revolutos	↑A ↑a	A = 100% a = 100%	bien visible ↑ verde	28% ≤ A (m) 62% ≤ a (ap)	mucho ETL-algunos TP	≈ 2 día			

**Tabla 1.7.- Fenología floral Estadio 5a:** FLOR CON GINECEO EXPUESTO CUBIERTO DE POLEN. Ang= ángulo de separación de los sépalos. ANT= anteras; ETG= estigma. A= estambres medios o largos; a= estambres laterales o cortos. ↑ aumento de longitud. Base de las anteras (b), mitad (m) y ápice (ap). TP= tubos polínicos; ETL= estilo.

E5b: FLOR CON GINECEO EXPUESTO Y CAMBIO DE COLOR						
POB	ANDROCEO			GINECEO		
	Anteras contenido/ disposición	Filamentos cambio de color	longitud/ color	Relación androceo (A, a)	Estigma Cobertura polen/ Receptividad TP	Duración
PGB	poco polen ± arqueadas en L y en T	ápice a rosa o violeta	5 mm ETG cambio a violeta	53% ≤ A (m) 29% ≥ a (m)	total ETG-ETL-OVA	≈ 2 días
PFA	poco polen ± arqueadas, en L y T?	ápice a rosa o violeta	ETG cambio a violeta	22% = A (b) 100% ≤ a (ap)	total ETG-ETL-OVA-OVU	≈ 2 días
PFT	poco polen ± arqueadas en L, retorcimiento helicoidal y ápices ± revolutos	ápice a rosa o violeta	ETG cambio a violeta	48% ≤ A (m) 61% ≥ a (m)	total ETG-ETL-OVA	≈ 2 día
POA	poco polen +arqueadas en L, en T y ápices ± revolutos	ápice a rosa o violeta	ETG cambio a violeta	61% ≤ A (m) 52% ≥ a (m)	total ETG-ETL-OVA-OVU	≈ 2 días
POS	poco polen ± arqueadas, ápices ± revolutos	ápice a rosa o violeta	ETG cambio a violeta	92% ≤ A (m) 67% ≥ a (m)	total ETG-ETL-OVA-OVU	≈ 2 días
POV	poco polen +arqueadas, ápices ± revolutos y retorcimiento helicoidal	ápice a rosa o violeta	ETG cambio a violeta	59% = A (b) 79% ≥ a (m)	total ETG-ETL-OVA-OVU	≈ 2 días
POM	poco polen ± arqueadas en L, ápices ± revolutos	ápice a rosa o violeta	ETG cambio a violeta	48% = A (b) 100% ≤ a (ap)	total ETG-ETL-OVA	≈ 2 días
PPG	poco polen ± arqueadas en L y retorcidas helicoidalmente, ápices ± revolutos	ápice a rosa o violeta	5.8 mm ETG cambio a violeta	54% ≤ A (m) 85% ≤ a (ap)	total ETG-ETL-OVA	≈ 2 días
PIT	poco polen ± arqueadas, ápices ± revolutos y retorcimiento helicoidal	ápice a rosa o violeta	ETG cambio a violeta	63% = A (b) 50% ≤ a (ap)	total ETG-ETL-OVA -OVU	≈ 3 días
PIA	poco polen ± arqueadas en L y T?, ápices ± revolutos	ápice a rosa o violeta	ETG cambio a violeta	79% ≤ A (m) 35% ≥ a (m)	total ETG-ETL-OVA -OVU	≈ 3 días
PSA	poco polen ± arqueadas en L, ápices ± revolutos	ápice a rosa o violeta	ETG no cambia	19% ≤ A (m) 44% ≥ a (m)	total ETG-ETL	≈ 3 días
PAC	poco polen ± arqueadas en L, en T, ápices ± revolutos	ápice a rosa o violeta	ETG cambio a violeta	14% ≤ A (m) 76% ≤ a (ap)	total ETG-ETL-OVA -OVU	≈ 2 días

Tabla 1.8.- Fenología floral Estadio 5b: FLOR CON GINECEO EXPUESTO Y CAMBIO DE COLOR. A= estambres medios o largos; a= estambres laterales o cortos; base de las anteras (b), mitad (m) y ápice (ap). TP= tubos polínicos; ETG= estigma; ETL= estilo; OVA= ovario; OVU= ovulos.

El estadio E5 es el más largo y complejo de la flor, en el que los verticilos externos del *periantio* apenas experimentan cambios perceptibles, a excepción de los cambios de color graduales en los *pétalos*, de blanco a violeta en las especies de Tenerife (PI) y La Gomera (PS), menos intenso a rosa en PA, PO y PP o prácticamente inapreciable solo en los nerviaciones para el resto.

*P. platypetala* (PPG) Sub-estadio 5a



*P. platypetala* (PPG) Sub-estadio 5b



**Figura 1.31.- ESTADÍO 5: FLOR CON GINECEO EXPUESTO. Fenología floral en *P. platypetala*.**

Flor con estigma cubierto de polen y cambio de color (a, b, c, d, g, h, i, k, m). Pétalos en aspa con orificio central alargado (b, i) y flor más en cruz con orificio central redondeado (c) con pétalos todavía imbricados (b) o alternisépalos (c, h, i). Cambio de color en estambres (j, k, m) y anteras ± vacías ± arqueadas, en L, helicoidal vertical y ápices ± revolutos (d, e, g, j, k, m). Fase femenina, gineceo cubierto de polen (b, d, g, i, k, m) con tubos polínicos en el estilo (g) y ovario llegando al óvulo (l).

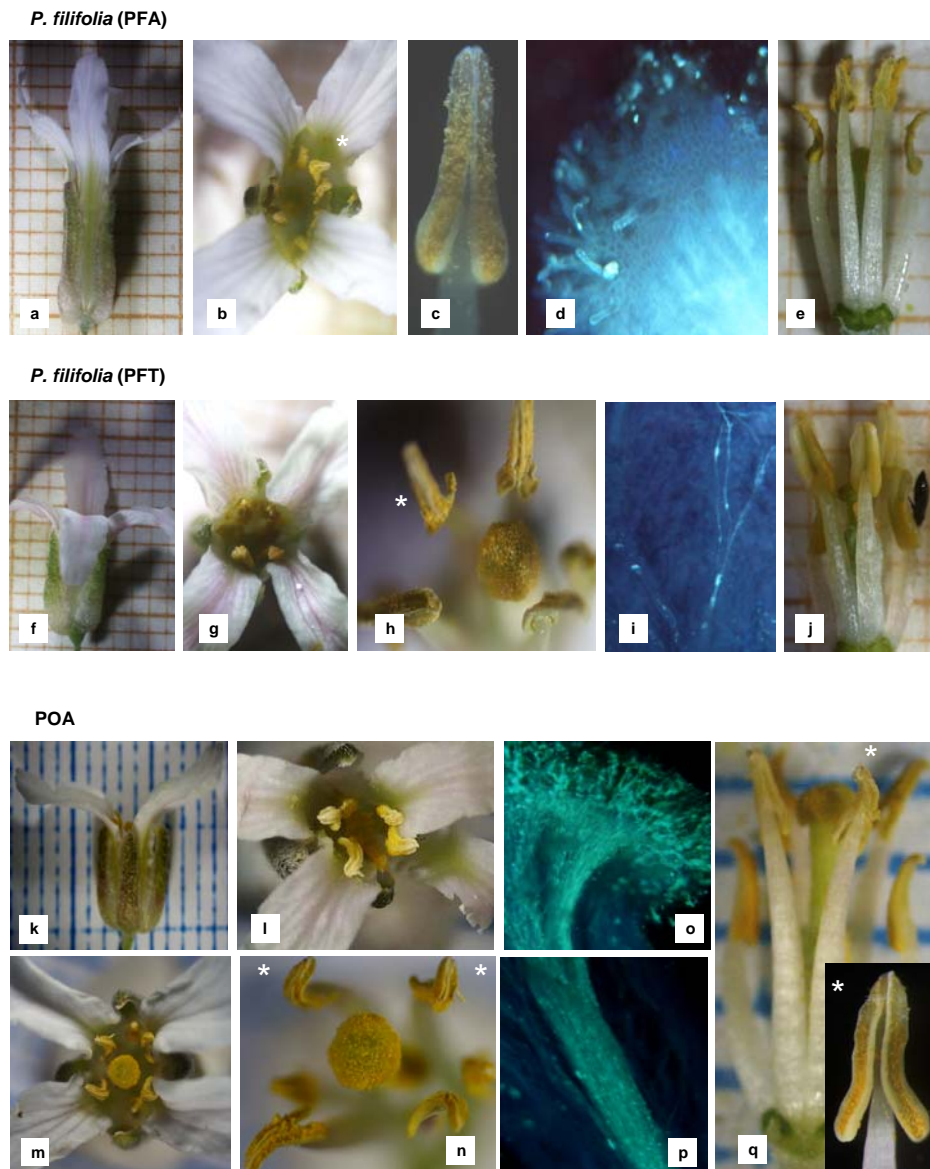
En el estadio E5 se considera alcanzada la *fase femenina por excelencia* ya que todas las poblaciones comienzan por presentar *estigmas receptivos* con tubos polínicos que han llegado al menos al *estilo*, pudiendo llegar al final del estadio al *ovario* y *óvulos*.



Este estadio (E5) puede dividirse en dos fases o subestadios, según características del androceo y gineceo:

4.2.6.1. Fase o sub-estadio 5a

Las características que definen este sub-estadio en cada taxon se muestran en la Tabla 1.7 y Figs.1.30-1.32, 1.34, 1.36, 1.38, 1.39.

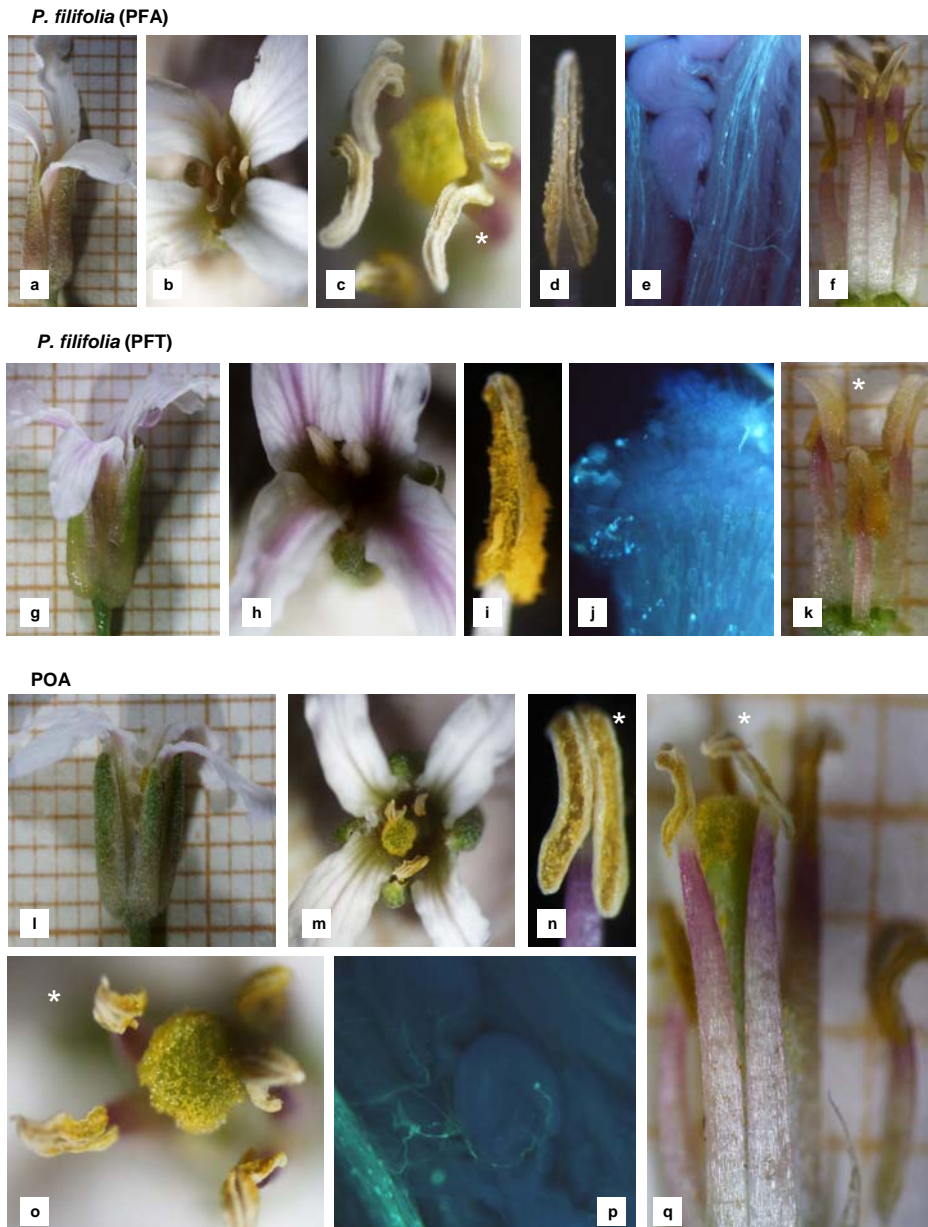


**Figura 1.32.- ESTADÍO 5a: FLOR CON GINECEO EXPUESTO. Fenología floral en *P. filifolia* y POA.** Flor con estigma cubierto de polen (b, e, g, h, j, l, m, n, q). Flor en aspa con orificio central alargado (b, m) o redondeado (g, l) y pétalos alternisépalos (a, b, f, g, k, l, m). Anteras ± vacías (c, r) y ± arqueadas en L (b, e, h, l, m, n, q). Fase femenina, gineceo con polen (h, m, n, q) y tubos polínicos en el estigma (d, o) y estilo (i, p).

4.2.6.1.1. Androceo E5a

En el androceo los *filamentos estaminales* de los estambres largos continúan creciendo aunque de forma más ralentizada. Las *anteras medias* se observan perfectamente separadas y dispuestas alrededor del estigma, pudiendo sobrepasar el orificio central de la

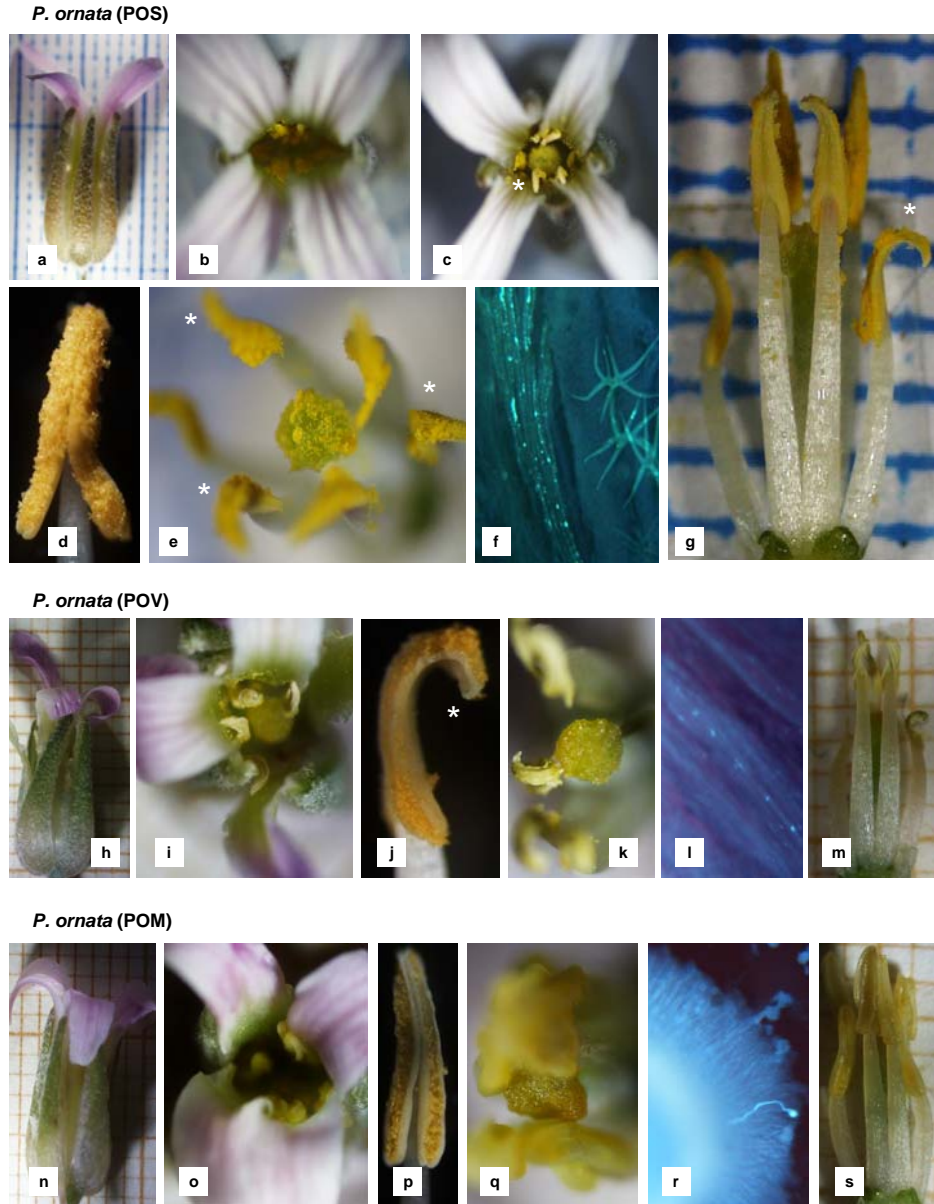
flor, mientras que las *anteras laterales* (cortas o pequeñas) no se suelen manifestar visibles porque se encuentran asociadas a los sépalos laterales o internos y aparentemente incluidas en la concavidad de los mismos.



**Figura 1.33.- ESTADÍO 5b: FLOR CON GINECEO EXPUESTO. Fenología floral en *P. filifolia* y POA.** Flor con cambio de color (a, b, f, g, h, k, l, m, o, q). Flor en aspa con orificio alargado (b, h) y flor más en cruz con orificio redondeado y pétalos alternisépalos (l, m). Cambio de color en los estambres (c, f, k, n, o, q) y anteras más o menos vacías y arqueadas en L o T (c, d, f, k, n, o, q). Fase femenina, gineceo con polen (c, f, m, o, q) y tubos polínicos en el estigma (j), ovario (e) y llegando al óvulo (p).

En las *anteras* la dehiscencia es ya generalizada (100%) disminuyendo su contenido polínico a medida que avanza el estadio (E5a) según afluencia de polinizadores (Tablas 1.7-1.8 y Figs.1.30-1.45). A medida que se vacían presentan *cambios* de aspecto y disposición, observándose que sus ápices se pueden recurrvar hasta que se vuelven más o menos revolutos excepto en PGB y PF (Figs.1.51-1.55).

Las anteras también se pueden arquear o pueden girar horizontalmente respecto a su filamento estaminal, a modo de L (solo la mitad) que a veces continúa a totalmente horizontal y se disponen a modo de T (frecuente en PGB, POA y PAC).

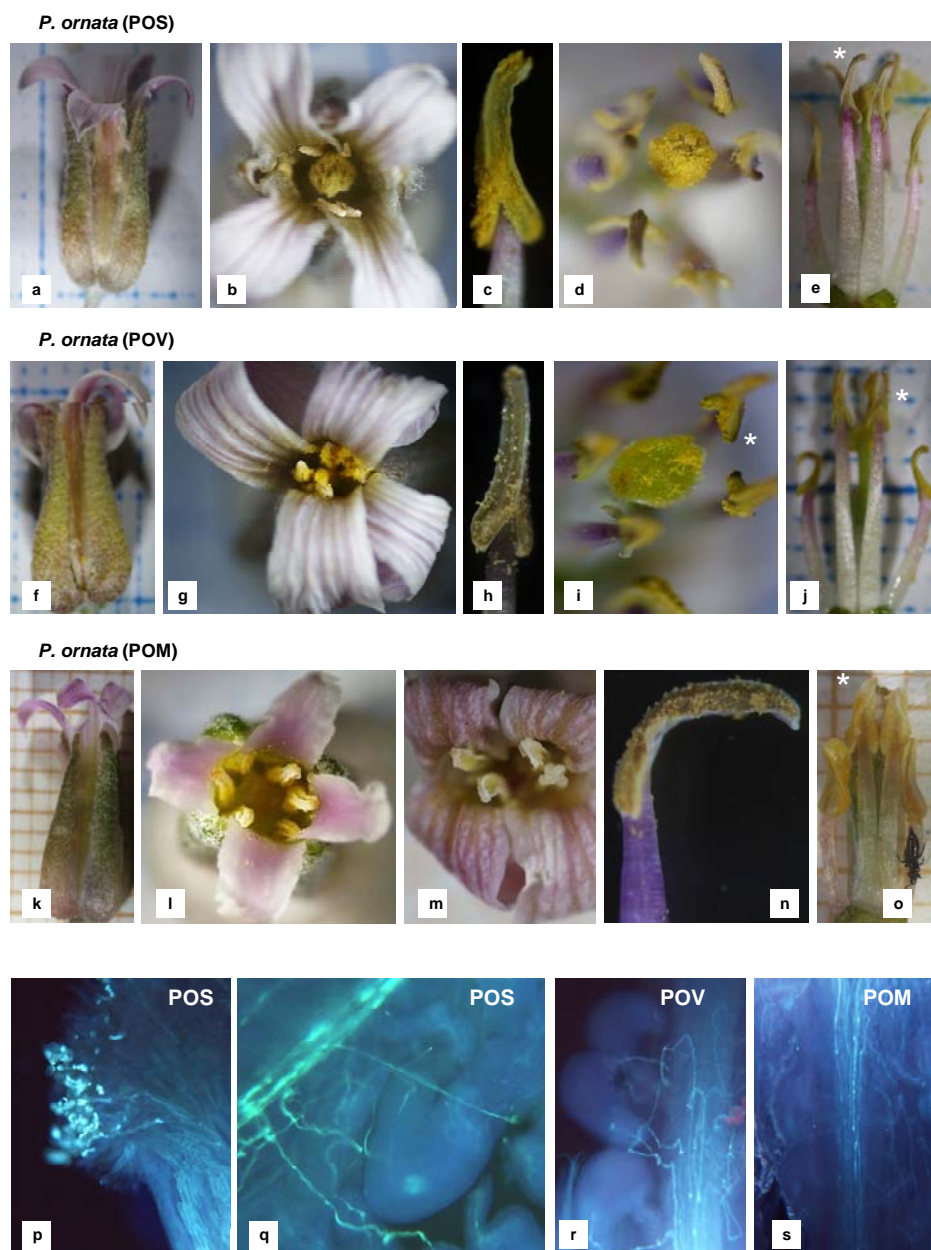


**Figura 1.34. - ESTADÍO 5a: FLOR CON GINECEO EXPUESTO. Fenología floral en *P. ornata*.** Flor con estigma cubierto de polen (a, b, c, g, e, h, i, k, n, o q). Pétalos en aspa con orificio alargado (b) y con orificio redondeado elíptico (c, o), pétalos alternisépalos (c, i). Anteras todavía con polen  $\pm$  arqueadas y con ápices  $\pm$  revolutos (c, d, e, g, i, j, k, m, p, q, s). Fase femenina, gineceo con polen (c, e, g, i, k, q) y tubos polínicos en el estilo en POS y POV (f, l) y todavía en el estigma en POM (r).

Casi al final, se pueden observar anteras retorcidas de forma helicoidal a lo largo de su eje (PFT, POV, PPG, PIT).

4.2.6.1.2. *Gineceo E5a*

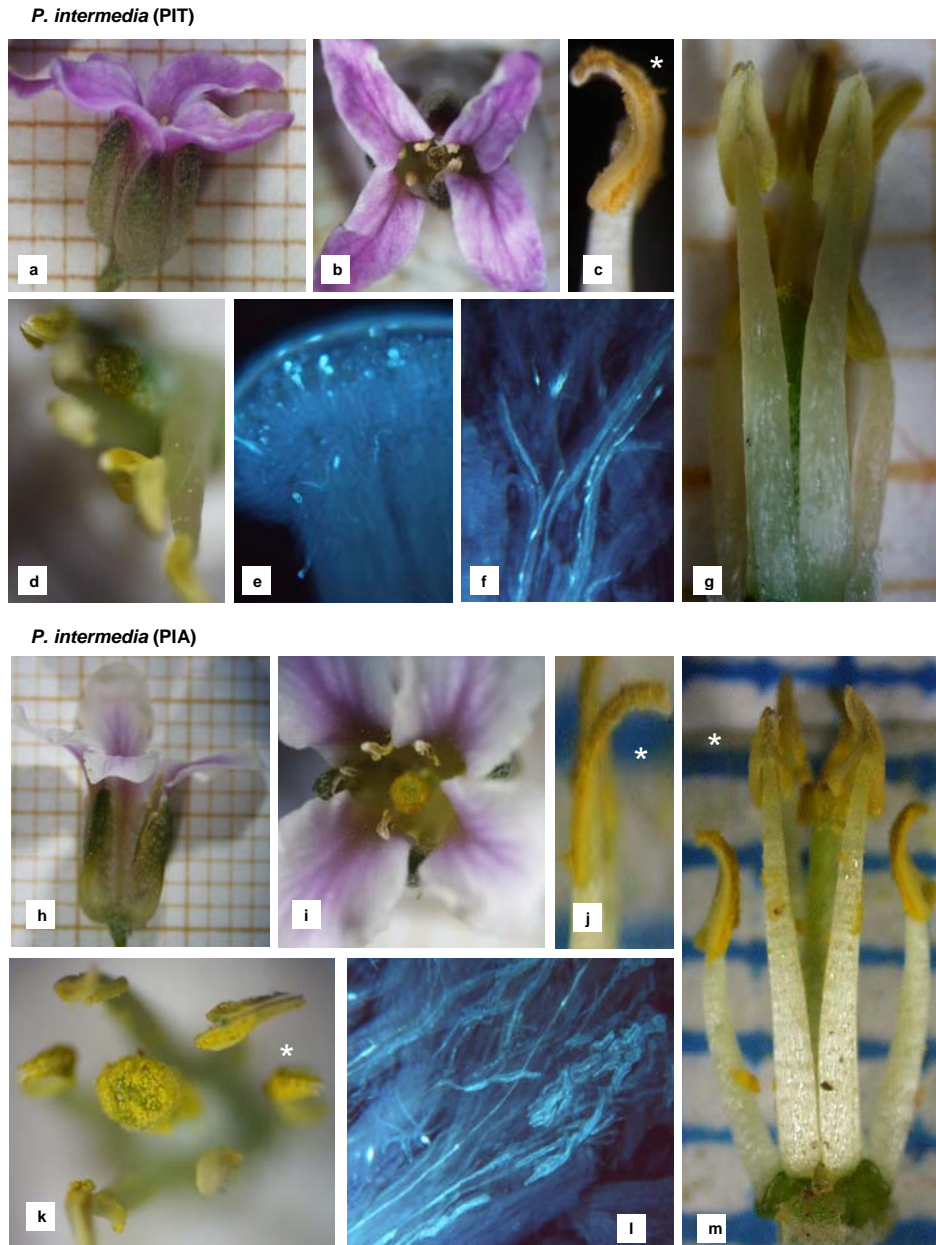
El gineceo sigue creciendo gradualmente en todas las especies y el *estigma* bien visible se observa generalmente más cubierto de polen. Se suele encontrar en la mitad o ápice de las *anteras cortas* (62-99%) pudiendo superarlas en PGB (46%), PIA (64%) y PSA (60%).



**Figura 1.35.- ESTADÍO 5b: FLOR CON GINECEO EXPUESTO. Fenología floral en *P. ornata*.** Flor con cambio de color (a, b, e, f, g, i, j, k, l, m). Flor en aspa con orificio elíptico (b, g, m) y con pétalos todavía imbricados (g) o alternisépalos (b) y flor más en cruz con pétalos alternisépalos (l). Cambio de color en los estambres (c, d, e, h, i, j, n, o) y anteras más o menos vacías (c, h, n), curvadas en el ápice, en L y/o helicoidal (d, e, i, j, n, o). Fase femenina, gineceo con polen (b, d, e, g, j, l) y tubos polínicos desde el estigma (p) al ovario (s) algunos llegando al óvulo en POS y POV (q, r).

El *estigma* rara vez alcanza la mitad de las anteras medias, situándose mayoritariamente en la base de las mismas (PFA, POA, POS, POM, PPG, PIT, PIA, PSA) o en el filamento estaminal en PGB, PFT, POV, PPG, PSA, PAC (Tablas 1.10-1.11 y Fig.1.41).

En el *estilo* de casi todas las poblaciones se pueden observar *tubos polínicos*, a excepción de POM y PSA todavía solo con algunos tubos en la superficie del *estigma* (Tabla 1.7).

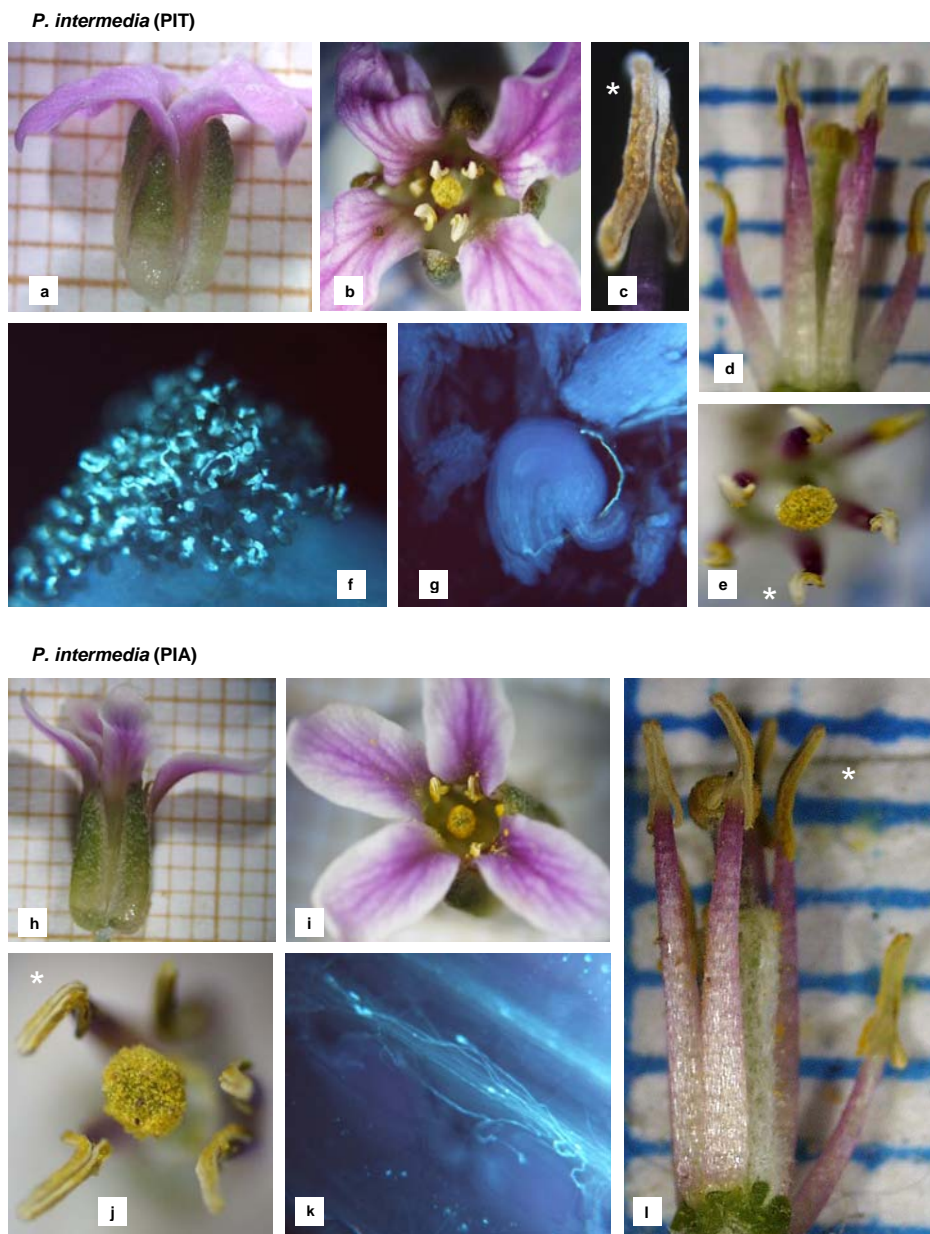


**Figura 1.36.- ESTADÍO 5a: FLOR CON GINECEO EXPUESTO. Fenología floral en *P. intermedia*.** Flor con estigma cubierto de polen (a, b, d, g, h, i, k, m). Flor en aspa con orificio alargado (b), pétalos alternisépalos con cambio de color (a, b, h, i). Anteras todavía con polen (c, j, k, m), arqueadas en L y ápices curvos ± revolutos (j, k, l). Fase femenina, gineceo con polen (b, d, g, i, k, m) y tubos polínicos en el estigma y estilo (e, f, l).

La duración de esta fase sub-estadio (E5a) es de uno a dos días según poblaciones (Tabla 1.7 y Fig. 1.50).

4.2.6.2. Fase o sub-estadio E5b

Las características que definen esta fase del estadio E5 en cada taxon, se muestran en las Figs.1.30, 1.31, 1.33, 1.35, 1.37-1.39 y en la Tabla 1.8.



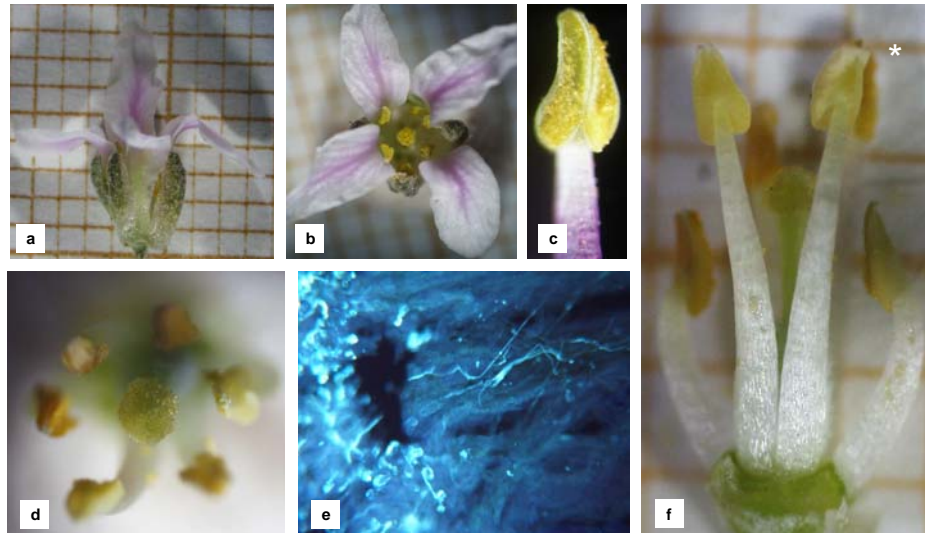
**Figura 1.37.- ESTADÍO 5b: FLOR CON GINECEO EXPUESTO. Fenología floral en *P. intermedia*.** Flor con cambio de color (a, b, d, e, h, i, l). Pétalos más o menos en cruz con orificio central redondeado (b) o alargado (i) y pétalos alternisépalos (a, b, h). Cambio de color en los estambres (c, d, e, j, l) y anteras más o menos vacías (b, c, d, e, i, j, l), ± arqueadas en L (b, e, j) y helicoidal (c). Fase femenina, gineceo con más polen (b, d, e, i, j, l) y tubos polínicos en estigma (f) y ovario llegando al óvulo (g, k).

El principal marcador de esta fase (E5b) es el *cambio de color* del androceo y gineceo. Se considera la *fase femenina por excelencia* ya que todas las poblaciones presentan *estigmas receptivos* con *tubos polínicos* que alcanzan el *ovario* y *óvulos* (Tabla 1.8 y Fig. 1.49).

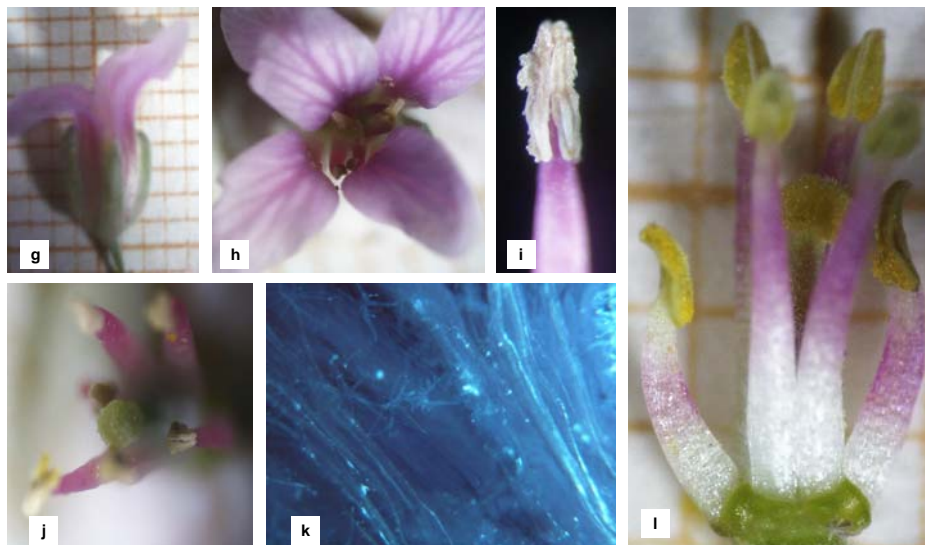
4.2.6.2.1. Androceo E5b

En el ápice de los *filamentos estaminales* todas las especies comienzan un cambio de coloración a rosa o violeta. Las *anteras* medio vacías que todavía pueden conservar algo de polen (según visita de insectos) continúan los cambios iniciados anteriormente de forma más acusada y generalizada.

*P. schizogynoides* (PSA) Sub-estadio 5a



*P. schizogynoides* (PSA) Sub-estadio 5b



**Figura 1.38.- ESTADÍOS 5: FLOR CON GINECEO EXPUESTO. Fenología floral en *P. schizogynoides*.** Flor con estigma cubierto de polen y cambio de color (a, b, c, d, f, g, h, i, j, l). Pétalos en cruz, alternisépalos (a, b), con orificio central redondeado (b) y pétalos más en aspa con orificio elíptico (h). Cambio de color en los estambres (i, j, l) y anteras más o menos vacías (c, d, f, i, j, l) con ápices curvos (c, f). Fase femenina, gineceo con polen (b, d, e, h, j) y tubos polínicos en el estigma, estilo (e) y ovario (k).

4.2.6.2.2. Gineceo E5b

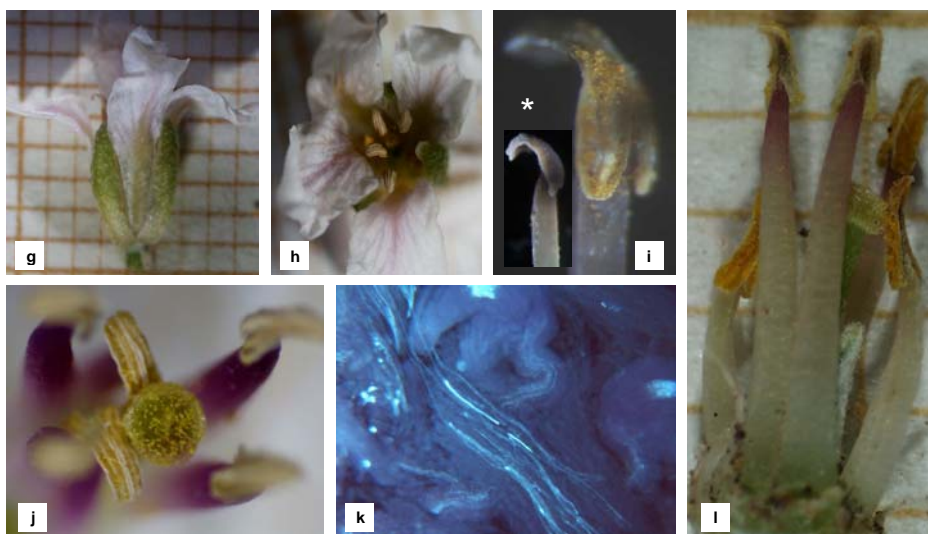
El gineceo continúa su crecimiento y el *estigma* se sigue observando cubierto totalmente de polen. Se observa mayoritariamente en la mitad o ápice de las anteras cortas (64-100%), a veces las puede superar (POA, PIT y PSA) o siempre (PGB y PIA).

El *estigma* en relación a las anteras largas se sitúa en general en la base de las mismas (PGB, PFT, POA, POV, POM, PPG, PIT, PIA) o mayoritariamente en el filamento (PFA, PSA, PAC). Sólo en POS se enfrenta a ellas, situándose hacia la mitad de las mismas (Tablas 1.10-1.11 y Fig. 1.41).

*P. aridanae* (PAC) Sub-estadio 5a



*P. aridanae* (PAC) Sub-estadio 5b



**Figura 1.39.- ESTADÍOS 5: FLOR CON GINECEO EXPUESTO. Fenología floral en *P. aridanae*.** Flor con estigma cubierto de polen y cambio de color (a, b, d, f, g, h, j, l). Pétalos en aspa o más o menos en cruz (a, b, g, h) con un orificio central alargado (b) o redondeado (h), pétalos alternisépalos (a, b, g). Cambio de color en los estambres (i, j, l) y anteras más o menos vacías arqueadas en L y T con ápices  $\pm$  revolutos (h, i, j, l). Fase femenina, estigmas con polen (b, d, f, j, l) y gineceo con tubos polínicos en el estilo (e) y ovario llegando al óvulo (k).

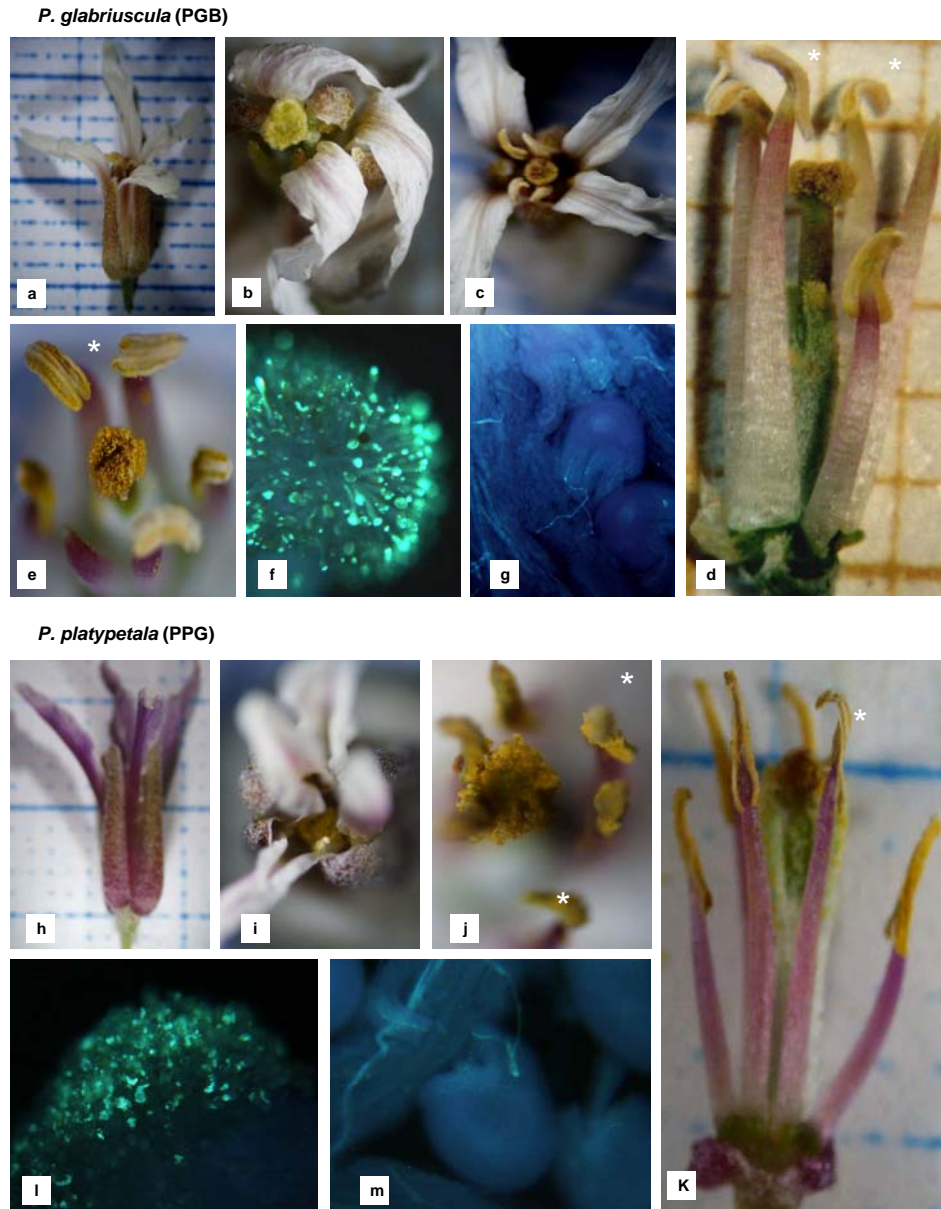
En todas las especies se pueden observar *tubos polínicos* desde el *estigma* que alcanzan el *ovario* y *óvulos* (Tabla 1.8). En la superficie del *estigma* se observan cambios a color violeta.

La duración de esta fase (E5b) oscila entre dos y tres días según poblaciones (Tabla 1.8 y Fig. 1.50).



**4.2.7. Estadío 6. Flor madura. Fase femenina**

Las características que definen el Estadío 6 en cada taxon se muestran en las Figs.1.40, 1.42-1.45 y Tabla 1.9.



**Figura 1.40.- ESTADÍO 6: FLOR FEMENINA MADURA. Fenología floral en *P. glabriuscula* y *P. platypetala*.** Flor con signos de marchitamiento en los pétalos (a, b, c, h, i) e intensificación del color en los filamentos estaminales y estigma (d, e, j, k). Anteras vacías arqueadas y estigmas con polen en L, T (d, e, j, k) y tecas con ápices revolutos y retorcida helicoidalmente (k).Tubos polínicos en el estigma (f, l) que alcanzan el ovario y los óvulos (g, m).

Los sépalos de color verde pueden cambiar a marrón-púrpura y tienden a unirse más o menos por el ápice, de manera que se estrecha el *orificio* de la flor que a veces no permite ver el interior de la misma.

E6: FLOR FEMENINA MADURA											
POB	CARACTERES EXTERNOS			ANDROCEO			GINECEO			Duración	
	Sépalos/ color	Corola pétalos/ orificio	Anteras contenido / disposición	Filamentos color	Estigma longitud/ color	Relación androceo (A, a)	Estigma Cobertura polen/ Receptividad TP				
PGB	unión en el ápice cambio a marrón	pérdida de turgencia y retraimiento disposición vertical o caída/ estrechamiento	± vacías +arqueadas en L y en T	intensificación y frecuentemente violetas	5.5 mm violeta	44% ≤ A (m) 41% ≥ a (m)	total ETG-ETL-OVA-OVU	≈ 3 días			
PFA	unión en el ápice cambio a marrón	pérdida de turgencia y retraimiento disposición vertical o caída/ estrechamiento	± vacías +arqueadas en L y T?	intensificación y frecuentemente violetas	violeta	45% ≤ A (m) 79% ≤ a (ap)	total ETG-ETL-OVA-OVU	≈ 2 días			
PFT	unión en el ápice cambio a marrón	pérdida de turgencia y retraimiento disposición vertical o caída/ estrechamiento	± vacías +arqueadas en L, retorcimiento helicoidal y ápices ± revolutos	intensificación y frecuentemente violetas	violeta	22% ≤ A (m) 69% ≥ a (m)	total ETG-ETL-OVA-OVU	≈ 2 días			
POA	unión en el ápice cambio a marrón	pérdida de turgencia y retraimiento disposición vertical o caída/ estrechamiento	± vacías +arqueadas en L, en T y ápices ± revolutos	intensificación y frecuentemente violetas	violeta	68% = A (m) 67% ≥ a (m)	total ETG-ETL-OVA-OVU	≈ 2 días			
POS	unión en el ápice cambio a marrón	pérdida de turgencia y retraimiento disposición vertical o caída/ estrechamiento	± vacías +arqueadas, ápices ± revolutos	intensificación y frecuentemente violetas	violeta	77% ≤ A (m) 63% ≥ a (m)	total ETG-ETL-OVA-OVU	≈ 2 días			
POV	unión en el ápice cambio a marrón	pérdida de turgencia y retraimiento disposición vertical o caída/ estrechamiento	± vacías +arqueadas, ápices ± revolutos y retorcimiento helicoidal	intensificación y frecuentemente violetas	violeta	59% ≤ A (m) 56% ≥ a (m)	total ETG-ETL-OVA-OVU	≈ 2 días			
POM	unión en el ápice cambio a marrón	pérdida de turgencia y retraimiento disposición vertical o caída/ estrechamiento	± vacías +arqueadas en L, ápices ± revolutos	intensificación y frecuentemente violetas	violeta	44% = A (b) 88% ≤ a (ap)	total ETG-ETL-OVA-OVU	≈ 2 días			
PPG	unión en el ápice cambio a marrón	pérdida de turgencia y retraimiento disposición vertical o caída/ estrechamiento	± vacías +arqueadas en L y retorcidas helicoidalmente, ápices ±	intensificación y frecuentemente violetas	6.0 mm violeta	66% ≤ A (m) 90% ≤ a (ap)	total ETG-ETL-OVA-OVU	≈ 2 días			
PIT	unión en el ápice cambio a marrón	pérdida de turgencia y retraimiento disposición vertical o caída/ estrechamiento	± vacías +arqueadas, ápices ± revolutos y retorcimiento helicoidal	intensificación y frecuentemente violetas	violeta	47% ≤ A (m) 63% ≤ a (ap)	total ETG-ETL-OVA-OVU	≈ 3 días			
PIA	unión en el ápice cambio a marrón	pérdida de turgencia y retraimiento disposición vertical o caída/ estrechamiento	± vacías +arqueadas en L y T?, ápices ± revolutos	intensificación y frecuentemente violetas	violeta	62% ≤ A (m) 62% ≥ a (m)	total ETG-ETL-OVA-OVU	≈ 2 días			
PSA	unión en el ápice cambio a marrón	pérdida de turgencia y retraimiento disposición vertical o caída/ estrechamiento	± vacías + arqueadas en L, ápices ± revolutos	intensificación y frecuentemente violetas	ocasionalmente violeta	21% ≤ A (m) 43% ≥ a (m)	total ETG-ETL-OVA-OVU	≈ 2 días			
PAC	unión en el ápice cambio a marrón	pérdida de turgencia y retraimiento disposición vertical o caída/ estrechamiento	± vacías + arqueadas en L, en T, ápices ± revolutos	intensificación y frecuentemente violetas	violeta	55% ≤ A (m) 59% ≤ a (ap)	total ETG-ETL-OVA-OVU	≈ 2 días			

**Tabla 1.9.- Fenología floral Estadio 6:** FLOR FEMENINA MADURA. A= estambres medios o largos; a= estambres laterales o cortos; base de las anteras (b), mitad (m) y ápice (ap). TP= tubos polínicos; ETG= estigma; ETL= estilo; OVA= ovario; OVU= óvulos.

Los *pétalos*, en este estadio de flor madura en fase todavía femenina (E6), pierden *turgencia*, se retraen por los bordes y se pueden disponer verticalmente o también caer, pudiendo observarse incluso las dos formas en la misma flor.

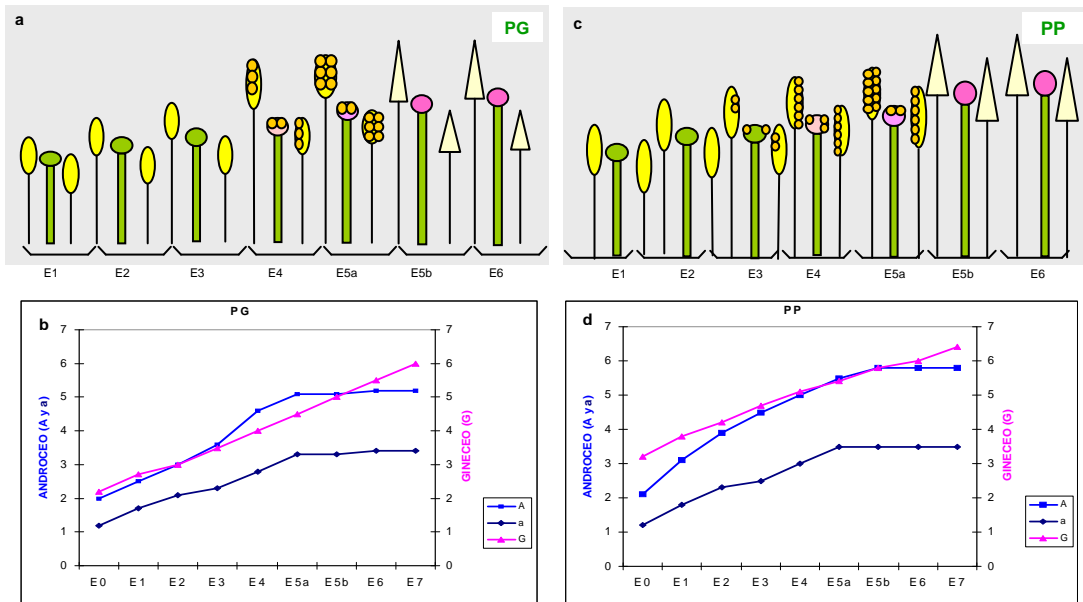


Figura 1.41.- Crecimiento del androceo y gineceo en *P. glabriuscula* (PG) y *P. platypetala* (PP) según los estadios fenológicos (E1-E6). Esquema de la posición del estigma en relación a las anteras (a, c); Gráfica de crecimiento del androceo (filamentos estaminales) y del gineceo según su longitud en mm (b, d). A= filamentos de los estambres largos o medios; a= filamentos de los estambres cortos o laterales.

PGB	ESTIGMA posición en relación a las anteras de los estambres largos (A) y cortos (a)							
	a (b)	a (m)	a (ap)	> a	F	A (b)	A (m)	A (ap)
E0	0%	15%	62%	23%	0%	8%	77%	15%
E1	3%	12%	44%	41%	4%	24%	59%	13%
E2	4%	6%	25%	65%	14%	43%	32%	11%
E3	0%	22%	22%	56%	29%	52%	18%	1%
E4	0%	28%	43%	29%	39%	23%	38%	0%
E5a	5%	12%	37%	46%	51%	32%	17%	0%
E5b	3%	4%	25%	68%	43%	26%	27%	4%
E6	0%	7%	34%	59%	56%	29%	15%	0%

PPG	ESTIGMA posición en relación a las anteras de los estambres largos (A) y cortos (a)							
	a (b)	a (m)	a (ap)	> a	F	A (b)	A (m)	A (ap)
E0	0%	0%	50%	50%	0%	0%	0%	100%
E1	2%	34%	45%	19%	1%	28%	62%	9%
E2	3%	42%	35%	20%	6%	47%	38%	9%
E3	8%	34%	38%	20%	19%	63%	18%	0%
E4	8%	37%	17%	38%	21%	62%	17%	0%
E5a	22%	49%	17%	12%	47%	41%	10%	2%
E5b	19%	31%	35%	15%	45%	44%	10%	1%
E6	17%	40%	33%	10%	34%	61%	5%	0%

Tabla 1.10.- Posición del estigma en relación a las anteras de los estambres cortos (a) y las anteras de los estambres largos (A) en *P. glabriuscula* (PGB) y *P. platypetala* (PP). b= base de las anteras; m= mitad de las anteras; ap= ápice de las anteras; F= filamento estaminal. La trama gris más oscura representa la posición del estigma que alcanza a las anteras (A, a).

#### 4.2.7.1. Androceo E6

En el androceo, donde ya no se observa crecimiento alguno, los *filamentos estaminales* intensifican su coloración y frecuentemente se encuentran completamente violetas.

Resultados

PFA	ESTIGMA posición en relación a las anteras de los estambres largos (A) y cortos (a)							
	a (b)	a (m)	a (ap)	> a	F	A (b)	A (m)	A (ap)
E0	0%	100%	0%	0%	0%	0%	100%	0%
E1	0%	83%	17%	0%	8%	17%	75%	0%
E2	0%	17%	58%	25%	0%	69%	19%	12%
E3	0%	88%	12%	0%	67%	30%	3%	0%
E4	14%	72%	14%	0%	43%	36%	21%	0%
E5a	15%	43%	20%	22%	32%	55%	13%	0%
E5b	11%	78%	11%	0%	78%	22%	0%	0%
E6	6%	46%	27%	21%	55%	33%	12%	0%

PFT	ESTIGMA posición en relación a las anteras de los estambres largos (A) y cortos (a)							
	a (b)	a (m)	a (ap)	> a	F	A (b)	A (m)	A (ap)
E0	0%	33%	50%	17%	0%	0%	100%	0%
E1	0%	0%	60%	40%	0%	0%	100%	0%
E2	0%	36%	50%	14%	0%	64%	29%	7%
E3	0%	64%	22%	14%	14%	86%	0%	0%
E4	12%	25%	25%	38%	53%	40%	7%	0%
E5a	3%	48%	23%	26%	67%	31%	1%	1%
E5b	3%	30%	31%	36%	52%	44%	4%	0%
E6	5%	57%	12%	26%	78%	17%	5%	0%

POA	ESTIGMA posición en relación a las anteras de los estambres largos (A) y cortos (a)							
	a (b)	a (m)	a (ap)	> a	F	A (b)	A (m)	A (ap)
E0	0%	0%	25%	75%	0%	0%	100%	0%
E1	0%	7%	43%	50%	0%	9%	84%	7%
E2	0%	3%	84%	13%	0%	80%	13%	7%
E3	36%	36%	14%	14%	70%	25%	0%	5%
E4	0%	84%	8%	8%	66%	17%	17%	0%
E5a	3%	33%	27%	37%	37%	53%	8%	2%
E5b	0%	13%	39%	48%	37%	53%	8%	2%
E6	5%	14%	53%	28%	32%	68%	0%	0%

POV	ESTIGMA posición en relación a las anteras de los estambres largos (A) y cortos (a)							
	a (b)	a (m)	a (ap)	> a	F	A (b)	A (m)	A (ap)
E0	0%	100%	0%	0%	0%	0%	100%	0%
E1	0%	100%	0%	0%	12%	88%	0%	0%
E2	0%	72%	14%	14%	29%	68%	3%	0%
E3	25%	75%	0%	0%	60%	40%	0%	0%
E4	0%	99%	1%	0%	50%	50%	0%	0%
E5a	9%	79%	11%	1%	65%	34%	1%	0%
E5b	0%	47%	32%	21%	41%	59%	0%	0%
E6	4%	39%	17%	40%	37%	50%	9%	4%

POM	ESTIGMA posición en relación a las anteras de los estambres largos (A) y cortos (a)							
	a (b)	a (m)	a (ap)	> a	F	A (b)	A (m)	A (ap)
E0	0%	100%	0%	0%	0%	100%	0%	0%
E1	0%	88%	0%	12%	12%	50%	38%	0%
E2	0%	31%	56%	13%	0%	69%	25%	6%
E3	0%	71%	29%	0%	43%	57%	0%	0%
E4	50%	50%	0%	0%	33%	67%	0%	0%
E5a	20%	63%	16%	1%	42%	58%	0%	0%
E5b	19%	70%	11%	0%	52%	48%	0%	0%
E6	15%	65%	8%	12%	52%	44%	4%	0%

PIT	ESTIGMA posición en relación a las anteras de los estambres largos (A) y cortos (a)							
	a (b)	a (m)	a (ap)	> a	F	A (b)	A (m)	A (ap)
E0	0%	0%	50%	50%	0%	0%	0%	100%
E1	0%	25%	56%	19%	6%	52%	19%	23%
E2	0%	29%	50%	21%	0%	96%	4%	0%
E3	0%	50%	43%	7%	37%	52%	0%	11%
E4	0%	99%	1%	0%	50%	50%	0%	0%
E5a	0%	33%	34%	33%	33%	67%	0%	0%
E5b	12%	0%	38%	50%	37%	63%	0%	0%
E6	17%	17%	29%	37%	51%	43%	4%	2%

PIA	ESTIGMA posición en relación a las anteras de los estambres largos (A) y cortos (a)							
	a (b)	a (m)	a (ap)	> a	F	A (b)	A (m)	A (ap)
E0	0%	100%	0%	0%	0%	0%	100%	0%
E1	0%	10%	53%	37%	0%	0%	79%	21%
E2	0%	33%	67%	0%	0%	42%	58%	0%
E3	6%	22%	44%	28%	0%	75%	18%	7%
E4	0%	33%	0%	67%	33%	67%	0%	0%
E5a	0%	0%	36%	64%	14%	72%	14%	0%
E5b	0%	27%	8%	65%	21%	60%	19%	0%
E6	0%	29%	33%	38%	38%	56%	6%	0%

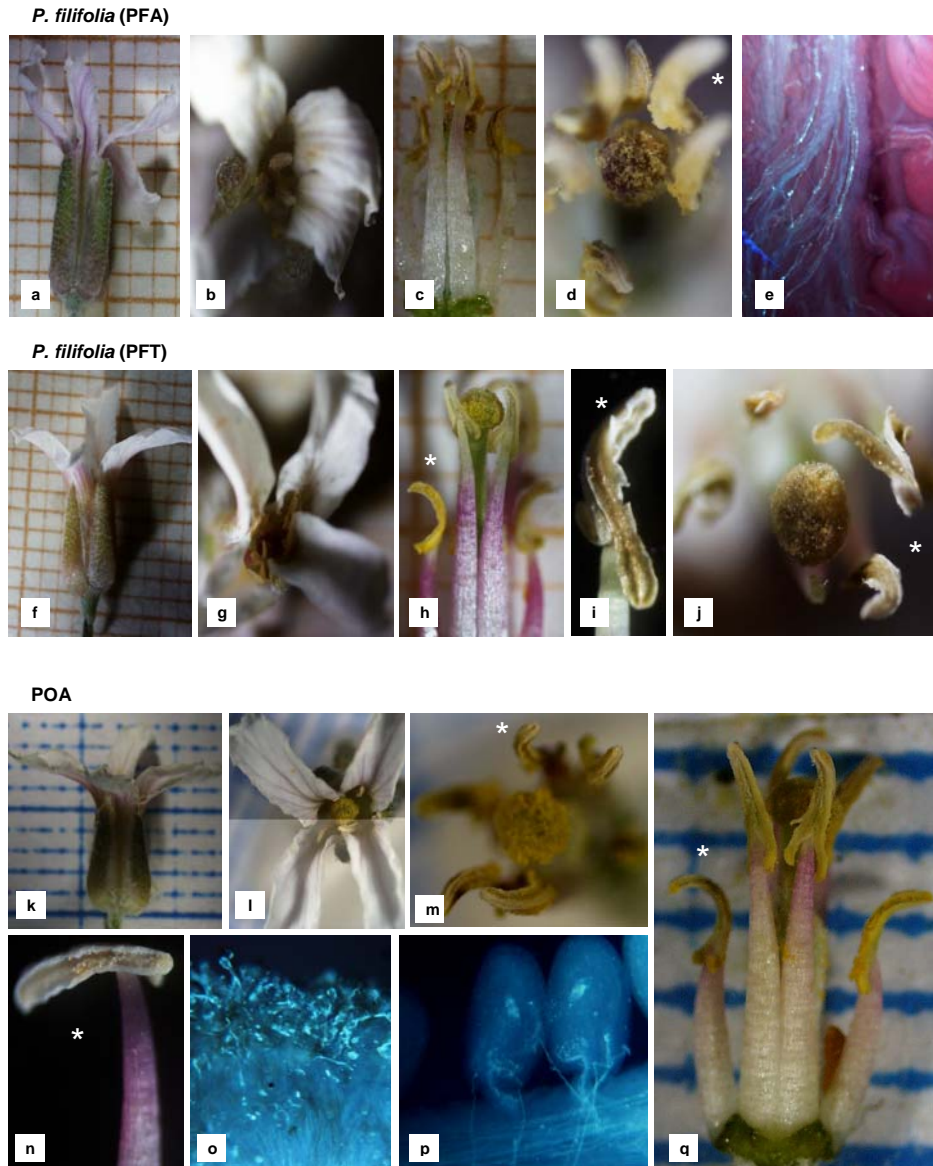
PSA	ESTIGMA posición en relación a las anteras de los estambres largos (A) y cortos (a)							
	a (b)	a (m)	a (ap)	> a	F	A (b)	A (m)	A (ap)
E0	0%	14%	64%	22%	0%	36%	50%	14%
E1	9%	4%	28%	59%	18%	59%	20%	3%
E2	0%	0%	52%	48%	28%	63%	8%	1%
E3	0%	0%	28%	72%	19%	69%	11%	1%
E4	0%	25%	25%	50%	75%	0%	25%	0%
E5a	0%	30%	10%	60%	43%	32%	20%	5%
E5b	0%	22%	22%	56%	81%	13%	6%	0%
E6	0%	12%	31%	57%	79%	15%	6%	0%

PAC	ESTIGMA posición en relación a las anteras de los estambres largos (A) y cortos (a)							
	a (b)	a (m)	a (ap)	> a	F	A (b)	A (m)	A (ap)
E0	0%	25%	75%	0%	0%	0%	100%	0%
E1	1%	18%	33%	48%	6%	43%	45%	6%
E2	7%	18%	38%	37%	34%	48%	14%	4%
E3	16%	28%	34%	22%	66%	27%	6%	1%
E4	37%	47%	9%	7%	23%	3%	74%	0%
E5a	26%	15%	21%	38%	71%	13%	15%	1%
E5b	26%	13%	37%	24%	86%	4%	10%	0%
E6	9%	23%	27%	41%	43%	18%	37%	2%

Tabla 1.11.- Posición del estigma en relación a las anteras de los estambres cortos (a) y las anteras de los estambres largos (A) en *P. filifolia* (PFT, PFA), POA, *P. ornata* (POS, POV, POM), *P. intermedia* (PIT, PIA), *P. schizogynoides* (PSA) y *P. aridanae* (PAC). b= base de las anteras; m= mitad de las anteras; ap= ápice de las anteras; f= filamento estaminal. b= base de las anteras; m= mitad de las anteras; ap= ápice de las anteras; F= filamento estaminal. La trama gris más oscura representa la posición del estigma que alcanza a las anteras (A, a).

En las *anteras*, más vacías, continúan los *cambios* de disposición que se hacen más generalizados. Pueden seguir recurvándose y/o arqueándose, o con giro horizontal en L y/o T, y/o más retorcidas helicoidalmente.

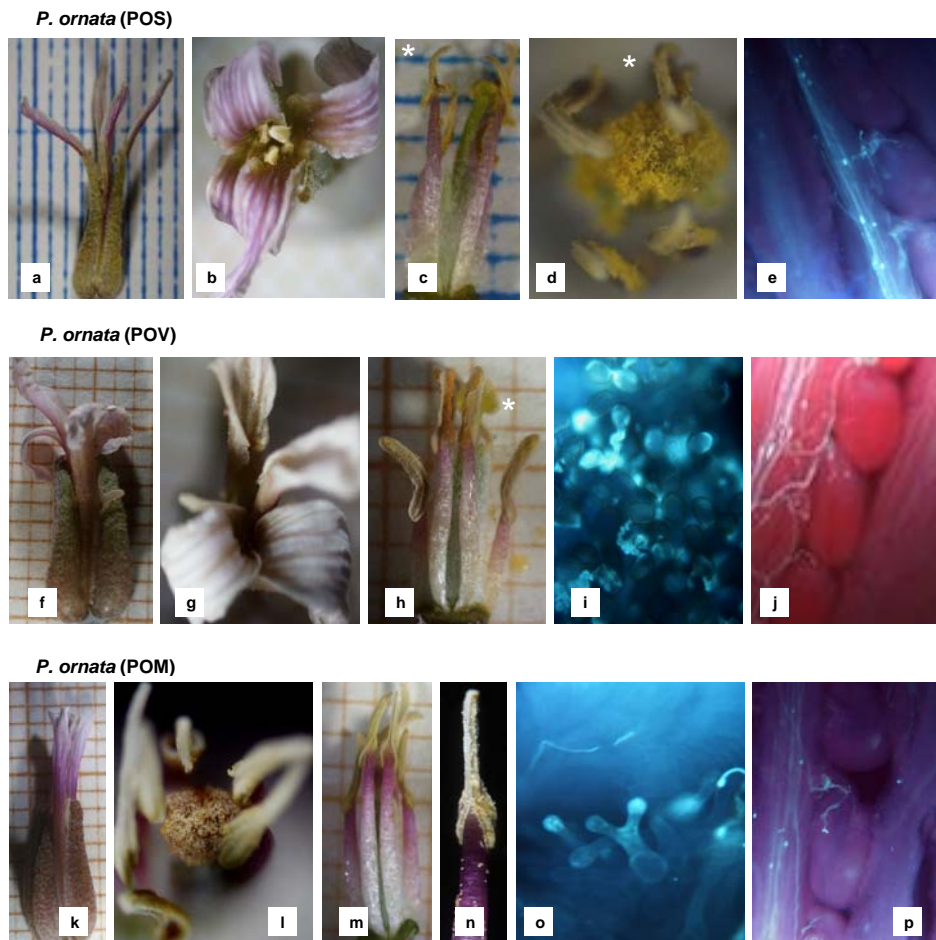


**Figura 1.42.- ESTADÍO 6: FLOR FEMENINA MADURA. Fenología floral en *P. filifolia* y POA.** Flor con signos de marchitamiento en los pétalos (a, b, f, g, k, l) e intensificación del color en filamentos estaminales y estigma (h, n, q). Estigmas con polen y anteras vacías arqueadas en L, T con ápices revolutos (c, d, h, j, m, n, q) retorcidas helicoidalmente (i). Tubos polínicos en estigma (o) y ovario alcanzando los óvulos (e, p).

Al final de este estadio (E6) cuando las las anteras se observan prácticamente vacías, se pueden separar las *tecas* en la base, mostrándose como una T invertida principalmente en PIT y PIA (Fig.1.54) y a veces en PGB y PAC (Figs.1.51 y 1.55).

4.2.7.2. *Gineceo E6*

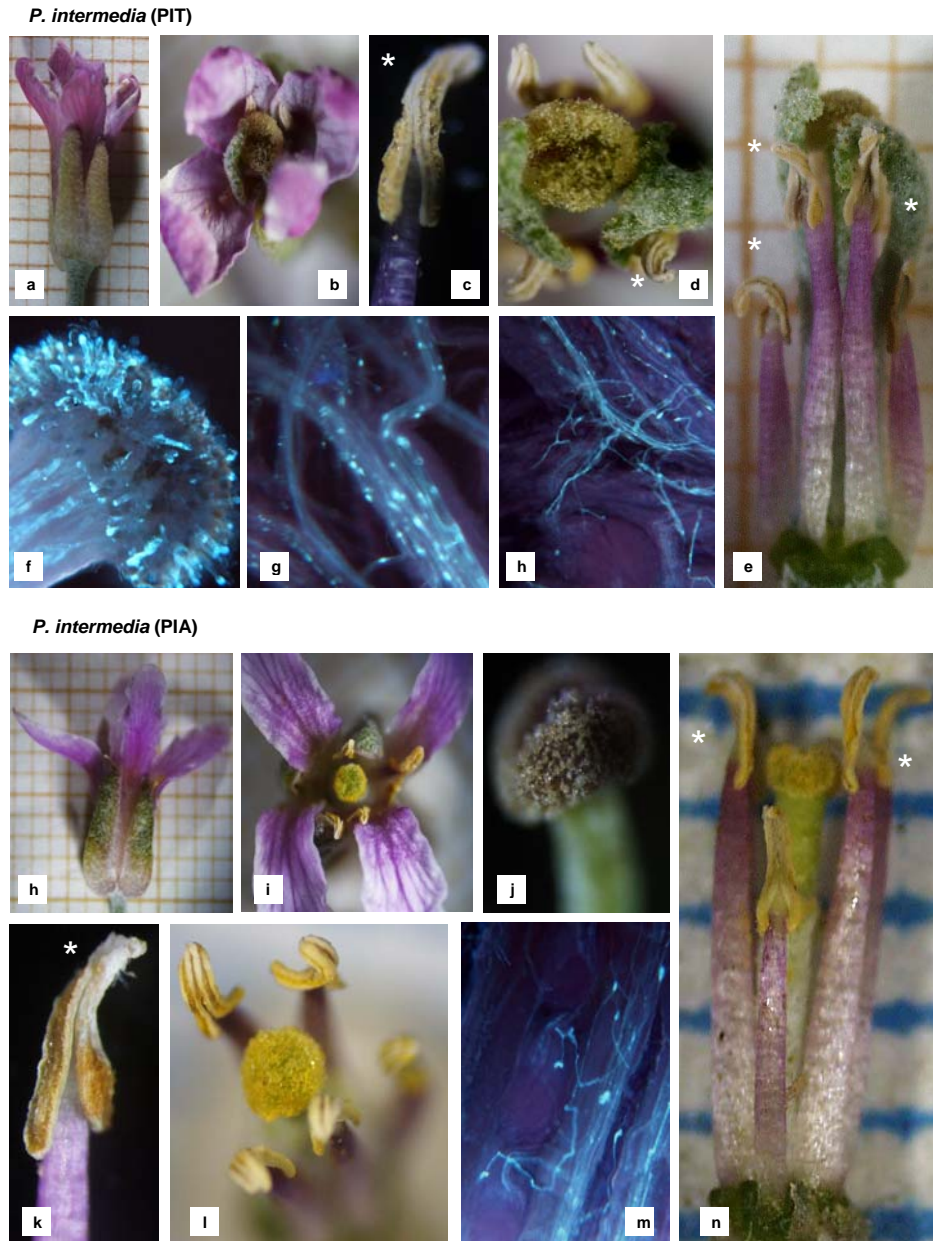
El gineceo continúa creciendo pudiendo sobrepasar el orificio de la flor. El *estigma* todavía con polen, intensifica el color violeta. Se encuentra mayoritariamente a la altura de las *anteras cortas* (60-90%) o puede superarlas en PGB y PSA (50%).



**Figura 1.43.- ESTADÍO 6: FLOR FEMENINA MADURA. Fenología floral en *P. ornata*.** Flor con signos de marchitamiento en los pétalos (a, b, f, g, k, l) e intensificación del color en los filamentos estaminales y estigma (c, h, m, n). Anteras vacías arqueadas con ápices revolutos (c, d, h, i, m, n). Estigmas todavía con polen (c, d, l). Tubos polínicos en el estigma (i, o) y en el ovario alcanzando los óvulos (e, j, p). Estigma con papilas Y en POM (o).

En este estadio (E6), el *estigma* rara vez alcanza la mitad de las *anteras largas* (POS y PAC) pudiendo llegar a la base (POA y PPG) o solo al filamento estaminal (PFT, PSA) en la mayoría de las poblaciones: PGB, PFA, POV, POM, PIT y PIA (Tablas 1.10-1.11 y Fig.1.41).

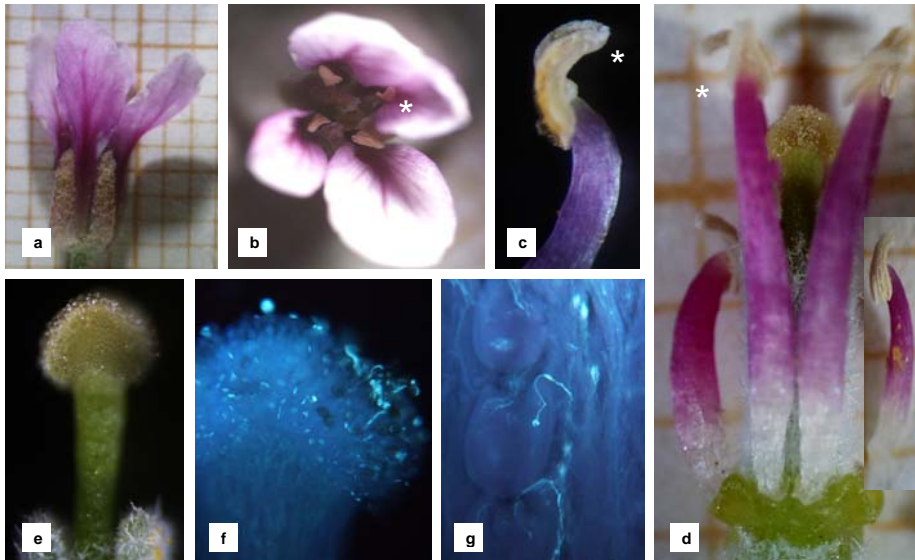
En el *gineceo* (E6) de todas las especies se observan *tubos polínicos* que llegan al *ovario* de forma generalizada y pueden alcanzar los *óvulos* (Tabla 1.9).



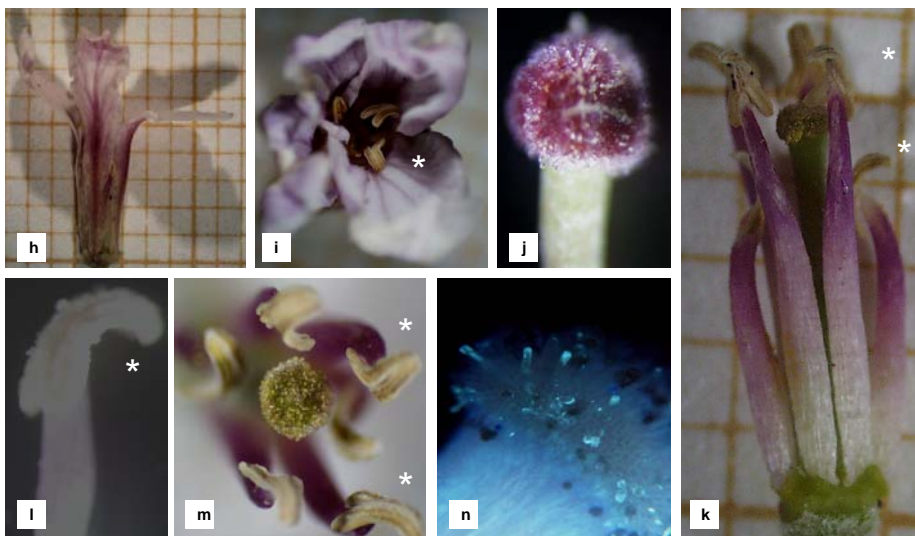
**Figura 1.44.- ESTADÍO 6: FLOR FEMENINA MADURA. Fenología floral en *P. intermedia*.** Flor con signos de marchitamiento en los pétalos (a, b, h, i) e intensificación del color en los filamentos estaminales y estigma (c, d, e, j, k, l, n). Anteras vacías arqueadas en L, T con ápices curvos (d, e, i, m) y retorcidas helicoidalmente (c, e, k). Estigmas todavía con polen (b, d, e, i, j, l, n). Tubos polínicos en el estigma y estilo (f, g) que alcanzan el ovario y óvulos (h, m).

La duración del estadio puede oscilar entre dos y tres días (Tabla 1.9 y Fig.1.50).

*P. schizogynoides* (PSA)



*P. aridanae* (PAC)



**Figura 1.45.- ESTADÍO 6: FLOR FEMENINA MADURA. Fenología floral en *P. schizogynoides* y *P. aridanae*.** Flor con signos de marchitamiento en los pétalos (a, b, h, i) e intensificación del color en los filamentos estaminales y estigma (c, d, j, k, l, m). Anteras vacías arqueadas en L, T con ápices curvos (b, c, d, i, k, l, m). Estigmas todavía con polen (d, e, k, m). Tubos polínicos en el estigma (f, n) que alcanzan el ovario y los óvulos (g).

**4.2.8. Estadio 7. Flor marchita con pérdida de verticilos**

Las características que definen el Estadio 7 en cada taxon se muestran en la Tabla 1.12 y las Figs.1.46-1.48.

En la *flor marchita* los *sépalos* y *pétalos* siguen perdiendo turgencia y cambiando su coloración con síntomas más intensos de marchitamiento, pudiendo caerse paulatinamente junto con los estambres. Al final del estadio se puede observar exclusivamente el gineceo.



4.2.8.1. Androceo E7

Las *anteras* cuando persisten, siguen presentando los cambios ya descritos en los últimos estadíos.

E7: FLOR MARCHITA CON PÉRDIDA DE VERTICILLOS							
POB	CARACTERES EXTERNOS		ANDROCEO		GINECEO		Duración (días)
	Cáliz	Corola	Anteras contenido/ disposición	Filamentos	Longitud (mm)	Estigma polen/ color	
PGB	inicio de caída	inicio de caída	vacías +arqueadas L y en T	inicio de caída	4 - 6	poco violeta	≈ 2
PFA	inicio de caída	inicio de caída	vacías +arqueadas en L y T?	inicio de caída	5 - 8	poco violeta	≈ 1
PFT	inicio de caída	inicio de caída	vacías +arqueadas en L y helicoidal vertical , ápices ± revolutos	inicio de caída	5 - 8	poco violeta	≈ 2
POA	inicio de caída	inicio de caída	vacías +arqueadas en L, en T y ápices ± revolutos	inicio de caída	4 - 6	poco violeta	≈ 1
POS	inicio de caída	inicio de caída	vacías +arqueadas, ápices ± revolutos	inicio de caída	5 -10	poco violeta	≈ 2
POV	inicio de caída	inicio de caída	vacías +arqueadas, ápices ± revolutos y helicoidal vertical	inicio de caída	8 -10	poco violeta	≈ 1
POM	inicio de caída	inicio de caída	vacías +arqueadas en L, ápices ± revolutos	inicio de caída	8 -15	poco violeta	≈ 1
PPG	inicio de caída	inicio de caída	vacías +arqueadas en L y helicoidal vertical , ápices ± revolutos	inicio de caída	4 - 8	poco violeta	≈ 2
PIT	inicio de caída	inicio de caída	vacías +arqueadas, ápices ± revolutos y helicoidal vertical	caída	9 -10	poco violeta	≈ 2
PIA	inicio de caída	inicio de caída	vacías +arqueadas en L y T?, ápices ± revolutos	inicio de caída	4 - 7	poco violeta	≈ 2
PSA	inicio de caída	inicio de caída	vacías + arqueadas en L, ápices ± revolutos	inicio de caída	4 - 7	poco violeta	≈ 2
PAC	inicio de caída	inicio de caída	vacías + arqueadas en L, T, ápices ± revolutos	inicio de caída	4 - 6	poco violeta	≈ 2

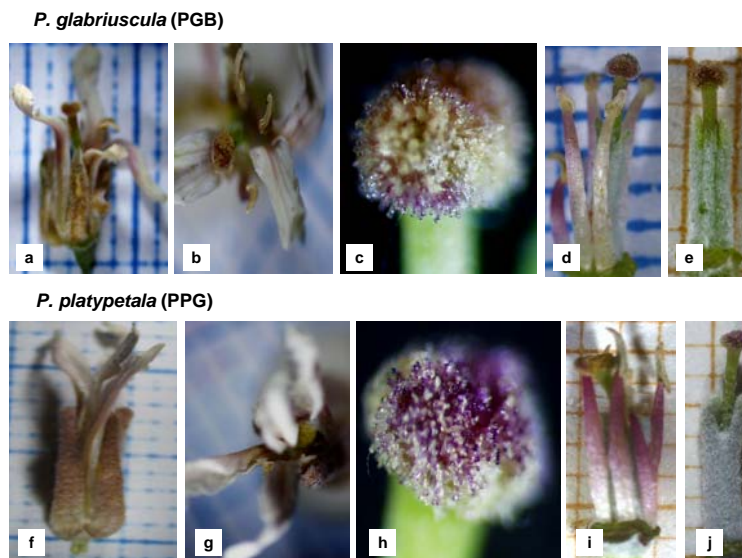
Tabla 1.12.- Fenología floral Estadío 7: FLOR MARCHITA CON PÉRDIDA DE VERTICILLOS.

4.2.8.2. Gineceo E7

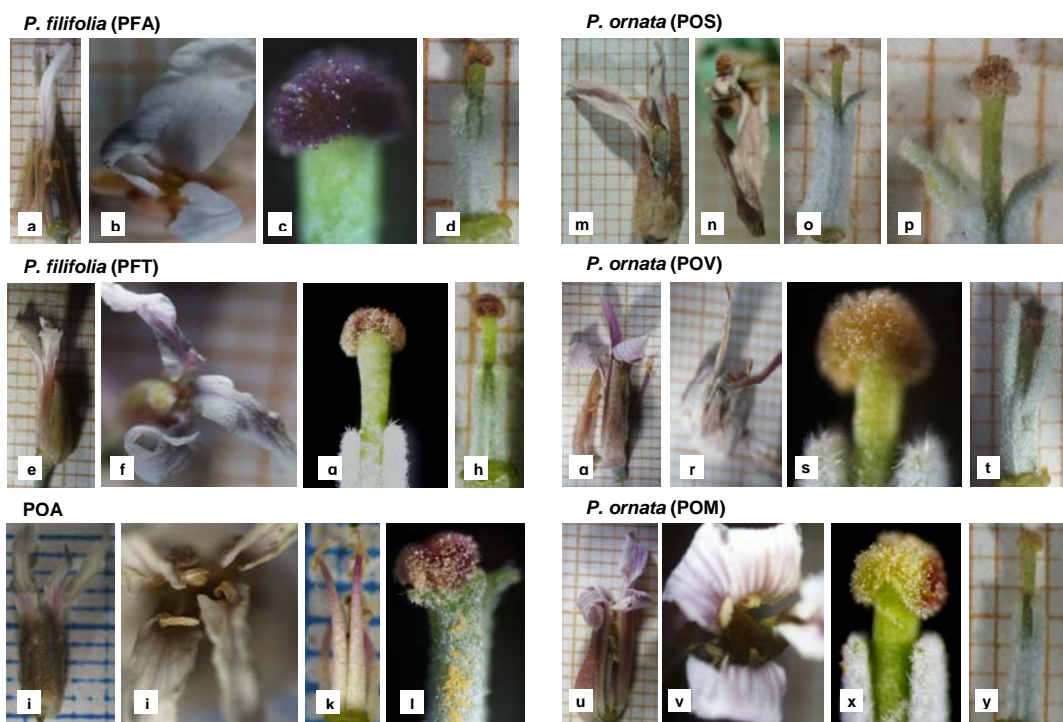
En el *gineceo* se observa el estilo de color verdoso, casi lampiño en PG, mientras que el *ovario* de color verde-blancuzco cubierto de pelo en toda su superficie, en el resto de las especies, principalmente en PP y PO.

En el *estigma*, que se muestra con menos polen, se hace más patente el color violeta en su superficie, y en todas especies, suele superar ampliamente el ápice de las *astas* o *cuernos*. La *longitud* del *gineceo* suele variar pero fundamentalmente depende todavía del número de *óvulos* en el *ovario*.

La duración del estadio E7 generalmente está entre 1-2 días aunque a veces la duración depende de la caída de los verticilos de la corola que se puede retardar (Tabla 1.12 y Fig.1.50).



**Figura 1.46.- ESTADÍO 7: FLOR MARCHITA Y CAÍDA DE VERTICIOS. Fenología floral en *P. glabriuscula* y *P. platypetala*.** Flores marchitas con pérdida de verticilos (a, b, f, g) y con intensificación en el color violeta de los filamentos estaminales (d, i) y del gineceo en el estigma (c, d, e, h, i, j).



**Figura 1.47.- ESTADÍO 7: FLOR MARCHITA Y CAÍDA DE VERTICIOS. Fenología floral en *P. filifolia*, POA y *P. ornata*.** Flor marchita con pérdida de verticilos (a, b, e, f, i, j, m, n, q, r, u, v) e intensificación del color violeta de los filamentos estaminales (k) y del estigma (c, d, g, h, l, o, p, s, t, x, y).

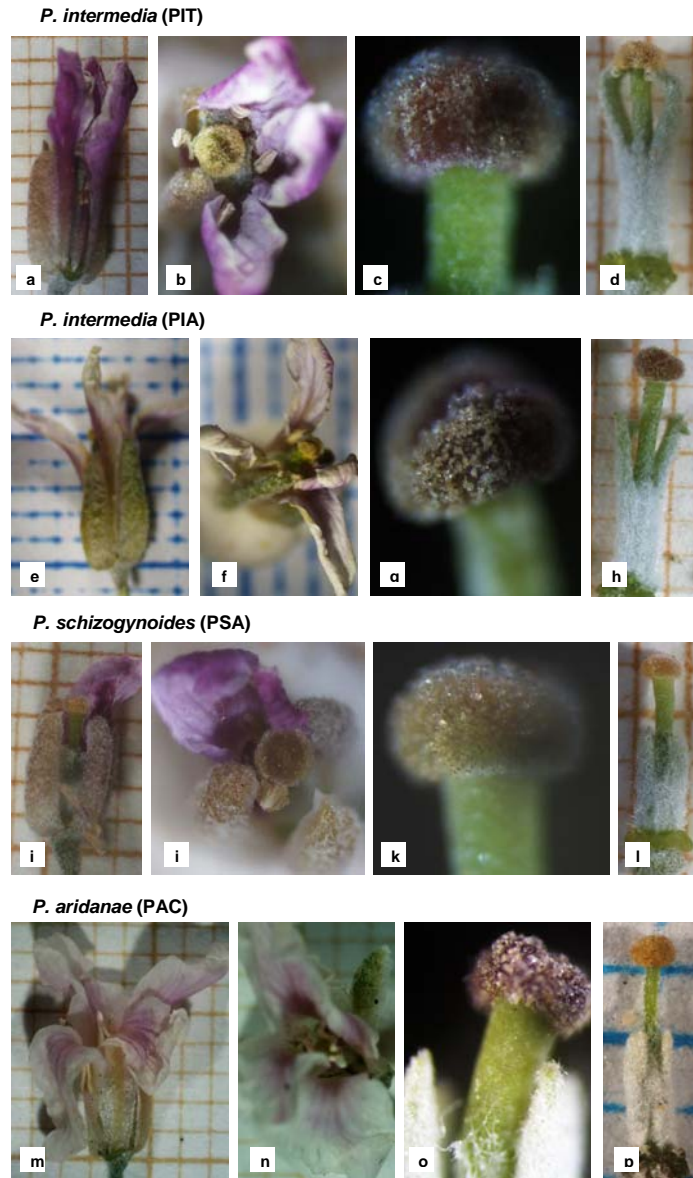


Figura 1.48.- ESTADÍO 7: FLOR MARCHITA y CAÍDA DE VERTICILOS. Fenología floral en *P. intermedia*, *P. schizogynoides* y *P. aridanae*. Flor marchita con pérdida de verticilos (a, b, e, f, i, j, m, n) y con intensificación en el color violeta de los filamentos estaminales y del gineceo en el estigma (c, d, g, h, k, l, o, p).

#### 4.2.9. Evaluación global y resumen. Dicogamia y longevidad de la flor

Los estadios E0-E2 corresponden a *yemas* y *botones* florales con verticilos sin desplegar hasta el estadio E3 de *flor joven no expandida* y E4 de *flor expandida con androceo expuesto*. Las flores se encuentran generalmente con los pétalos en *aspa* rodeando un orificio alargado o dos más pequeños y redondeados. A partir de este estadio, las flores denominadas *cerradas* y *profundas* se van desdibujando (según taxones) a medida que la flor se desarrolla, aunque en algunos taxones, principalmente *P. ornata* y *P. platypetala*, se siguen manifestando más débilmente.

4.2.9.1. Dehiscencia de anteras. Fase masculina

Aunque en el estadio E3 la dehiscencia de anteras puede comenzar ligeramente con bajos porcentajes (<40%) en algunas poblaciones (Fig.1.49) la fase masculina verdaderamente comienza y se continúa en todos los taxones durante el estadio E4 con anteras dehiscentes (>60%).

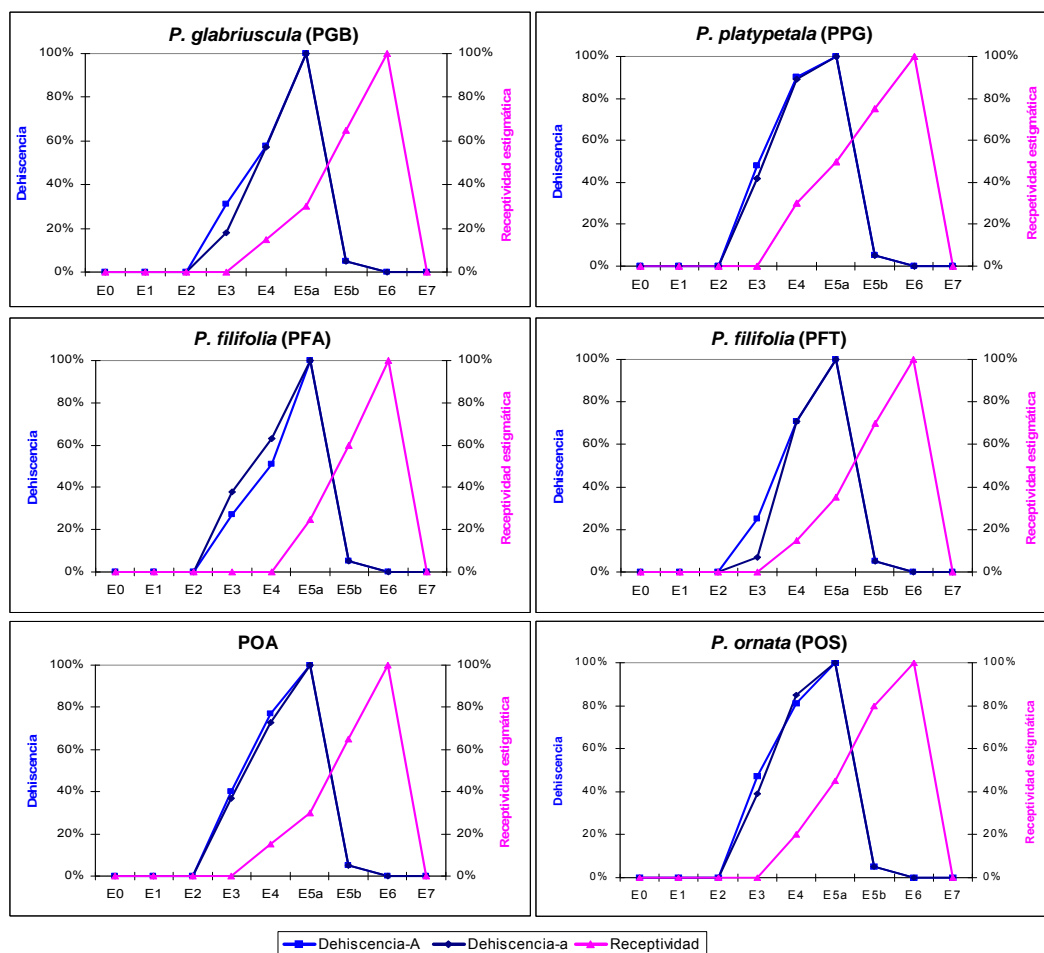


Figura 1.49a.- Fenología floral: dicogamia y madurez del androceo y gineceo en las poblaciones analizadas. Dehiscencia de anteras y receptividad estigmática expresadas en porcentajes. A= antera media o larga, a= antera lateral o corta.

La fase masculina se continúa en el E5a de flores más frecuentemente en cruz con anteras dehiscentes (100%) y gineceo expuesto cubierto de polen, pudiendo permanecer expuesto en la superficie del estigma dependiendo de los polinizadores (E6) hasta que desaparece sensiblemente (E7).

A partir de la dehiscencia total, las anteras comienzan a perder polen hasta que se vacían (según la afluencia de polinizadores) sufriendo una serie de cambios que afectan a la forma y posición de las tecas con respecto a su propio eje o al de su filamento estaminal hasta que se vacían completamente (E6-E7).

4.2.9.2. Receptividad estigmática. Fase femenina

En todas las poblaciones, la *fase femenina propiamente dicha* se considera iniciada en el estadio E5a de *flor con gineceo cubierto de polen* con la presencia de *tubos polínicos* en el *estigma*, pero donde solo algunos alcanzan al *estilo* (Fig.1.49).

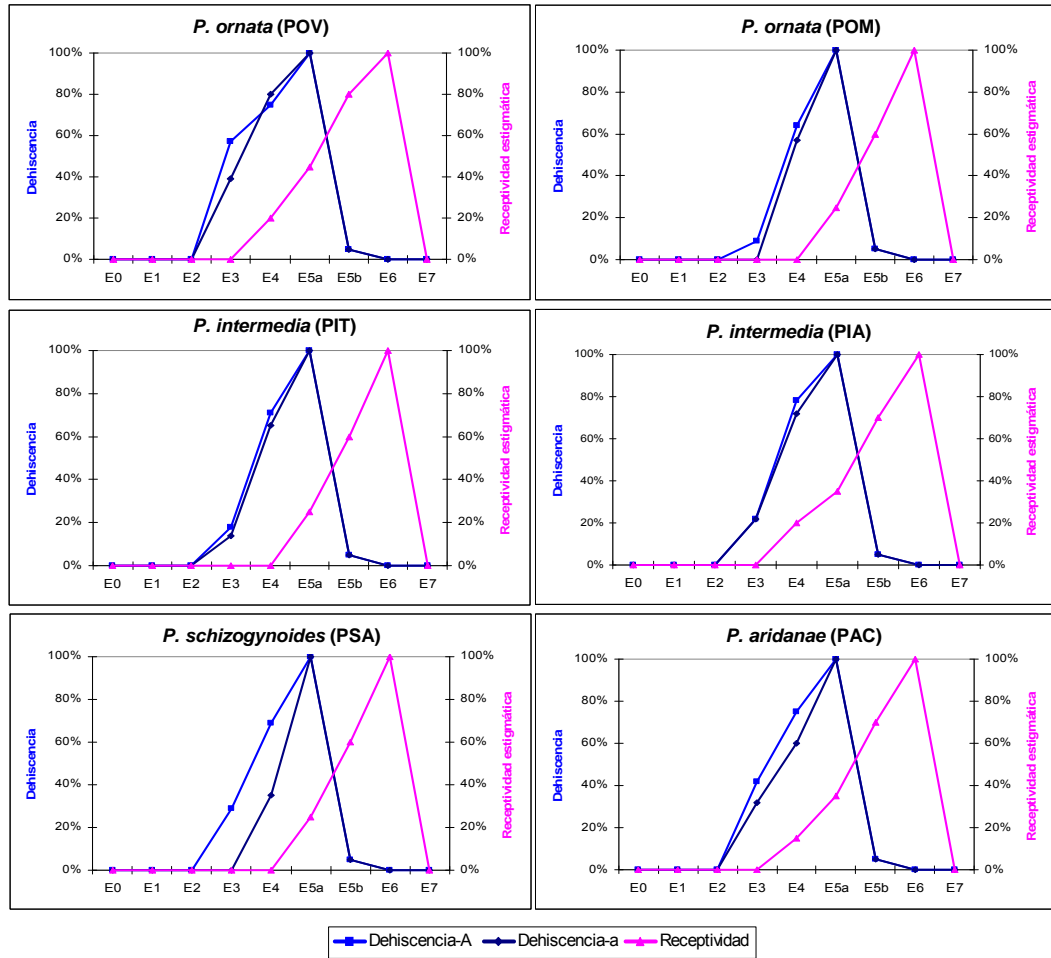


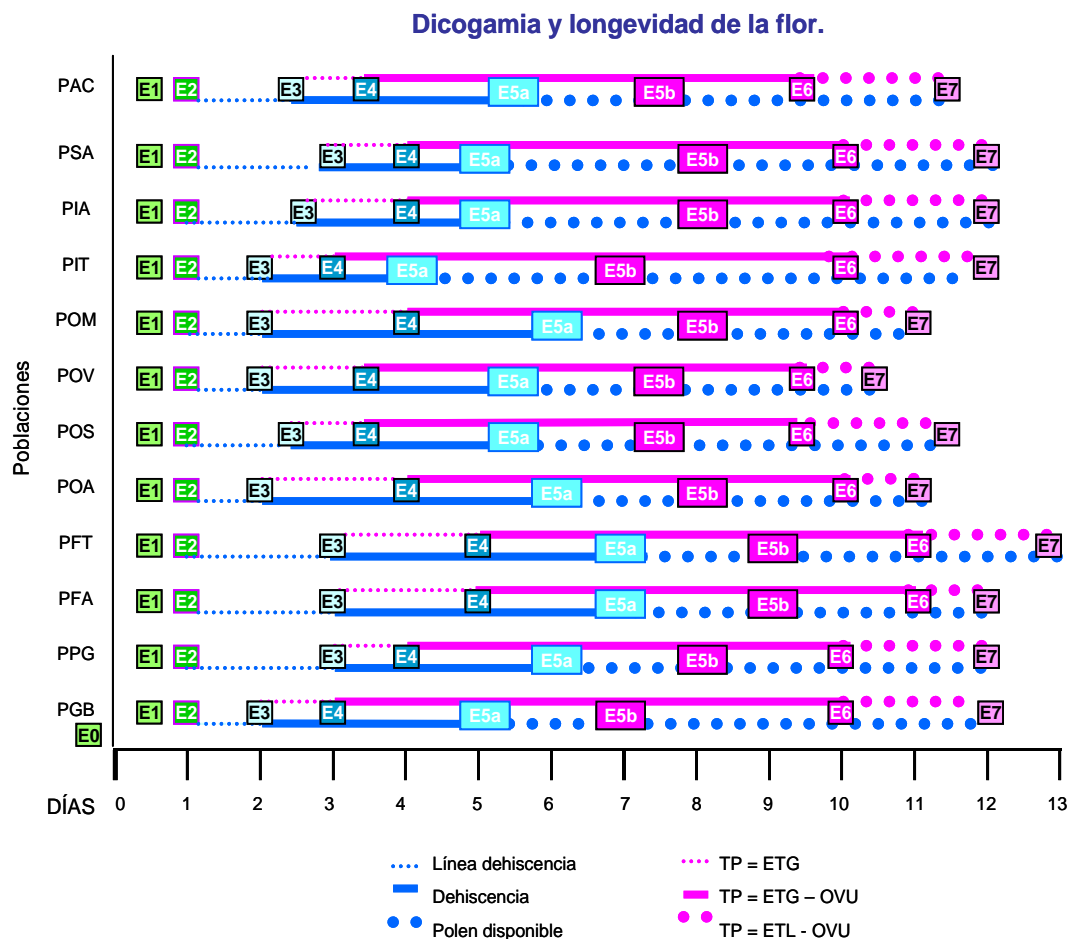
Figura 1.49b.- Fenología floral: dicogamia y madurez del androceo y gineceo en las poblaciones analizadas. Dehiscencia de anteras y receptividad estigmática expresada en porcentajes. A= antera media o larga, a= antera lateral o corta.

Se continúa en el E5b de *flor con gineceo expuesto cubierto con más polen* y *cambio de color*, con *tubos polínicos* desde el *estigma* al *ovario* continuando hasta el E6 de *flor femenina madura con síntomas de marchitamiento*, donde el *estigma* sigue *cubierto de polen* y los *tubos polínicos* todavía desde el *estigma* (receptivo), ya pueden alcanzar los *óvulos*. Los patrones pueden cambiar ligeramente según poblaciones.

4.2.9.3. Dicogamia y longevidad de la flor

A partir de los estadios de *flor joven* (E3 a E6), se pone de manifiesto que la *dehiscencia de las anteras* (fase masculina) tiene un período de tiempo que coincide con el

de la *receptividad estigmática* (fase femenina) poniéndose en evidencia en todos los taxones del género, que la dicogamia es por tanto incompleta.



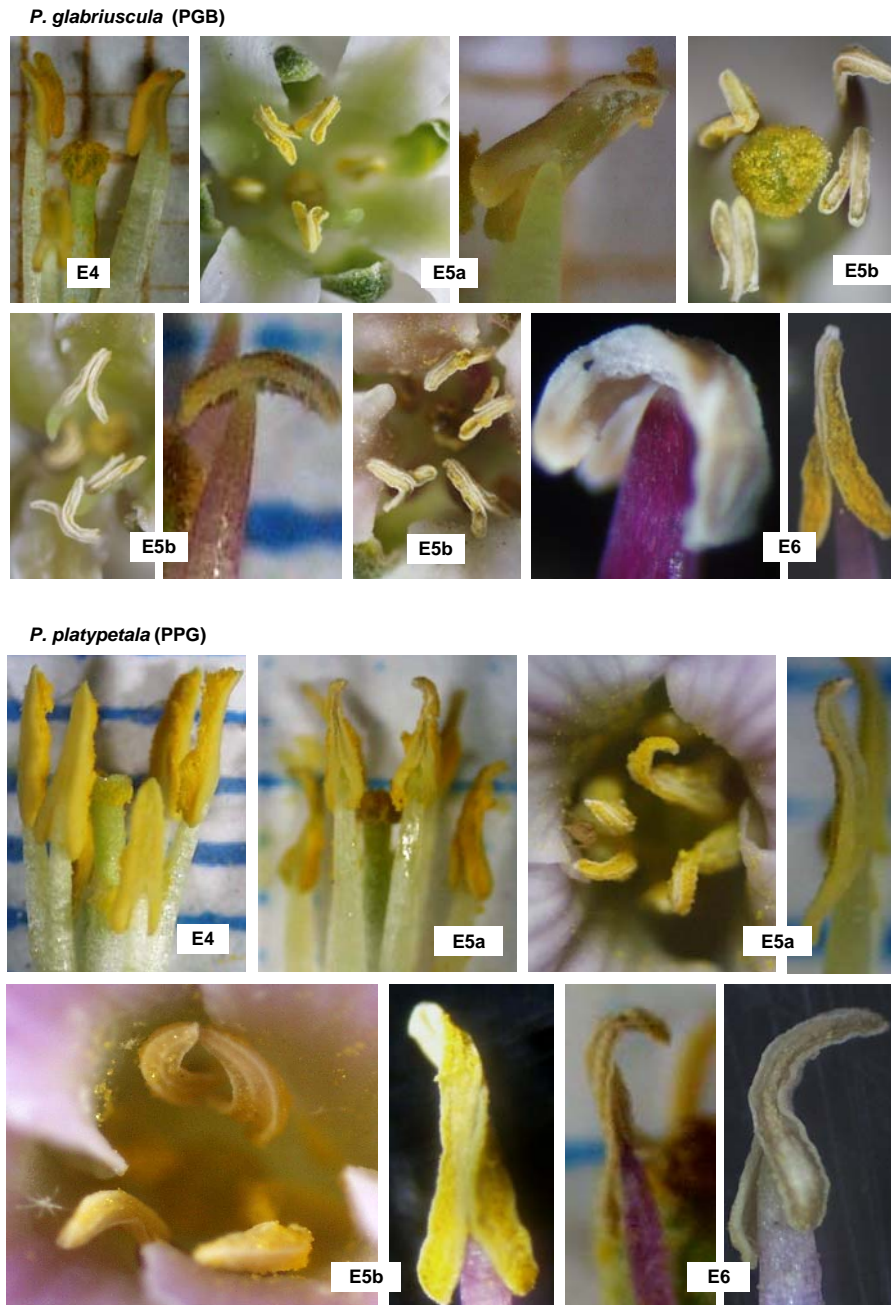
**Figura 1.50.- Fenología floral, Dicogamia y longevidad de la flor.** Se refleja la dicogamia incompleta al coincidir las fases masculina y femenina. Se representan los tiempos máximos de duración de cada estadio. TP = tubos polínicos; ETG = estigma; OVU = óvulo.

En relación a la duración del *ciclo y longevidad floral*, se han observado dentro y posiblemente entre las especies, ligeras variaciones durante la misma estación que pueden depender de la temperatura, pudiendo acortarse en los meses estivales (Tablas 1.2-1.9, 1.12 y Anexo 1.2). Muchas veces el alargamiento del ciclo floral, depende de la caída de los verticilos de la corola en el estadio E7.

*P. platypetala* puede presentar entre 8-12 días de longevidad en abril y mayo, acortándose a unos 5-8 días en julio y *P. glabriuscula*, de 6-12 días en abril-mayo puede reducirse a 4-6 días en julio. *P. filifolia* tiene un ciclo entre 7-13 días, POA entre 7-11, *P. ornata* entre 8-11 días, *P. intermedia* entre 8-12 días y *P. schizogynoides* y *P. aridanae* entre 9-12 días (Fig.1.50).

4.2.9.4. Posición del gineceo en relación al androceo

La posición del estigma en relación al androceo, varía según estadios y poblaciones (Fig. 1.41 y Tablas 1.10-1.11). Generalmente, a partir del E3, es bastante constante respecto a las anteras cortas encontrándose generalmente enfrentado a las mismas en *P. platypetala*, *P. filifolia*, *P. ornata* y *P. aridanae* (60%-100%), o también por encima de éstas en *P. glabriuscula*, POA, *P. intermedia* y *P. schizogynoides* (>50% en algunos estadios).



**Figura 1.51. Movimientos de las anteras según estadios en *P. glabriuscula* y *P. platypetala*:** PGB: anteras generalmente cortas con el ápice recurvado (E4); anteras A con giro en T (E5a); antera arqueada con giro en T y L (E5b y E6), a veces con tecas separadas en T invertida (E5b); antera no retorcida (E6). PPG: Anteras largas con el ápice  $\pm$  recurvado (E4 y E5a) o revoluto y retorcidas helicoidalmente (E5b, E6).

En relación a las anteras largas el estigma se sitúa generalmente en el filamento o en las base de las mismas, algunas veces alcanzan la mitad en PGB, PFA, POS y PAC y prácticamente nunca el ápice de las mismas.



**Figura 1.52.- Movimientos de las anteras según estadios en *P. filifolia* y POA.** Anteras  $\pm$  intermedias, con ápices curvos  $\pm$  revolutos (PFT y POA) y/o arqueadas con giro en L (PFA, PFT, POA) o en T en POA (E6). Antera helicoidal retorcida sobre su eje sólo en PFT.

#### 4.2.9.5. Forma y movimiento de las anteras según estadios

Las *anteras* desde que son dehiscentes sufren una serie de cambios que afectan a la forma y posición de las tecas con respecto a su propio eje o al de su filamento estaminal.

Hasta la dehiscencia, las *anteras* se mantienen *verticales* siguiendo la línea del filamento estaminal pero después y a medida que se van vaciando de polen, su aspecto y disposición cambian con la senescencia floral (Figs. 1.51-1.55).

Cuando comienza a disminuir su contenido polínico (E5a) según afluencia de polinizadores, las *anteras* curvan sus ápices hasta que se vuelven más o menos revolutos o



se arquean. Asimismo la antera puede girar horizontalmente respecto a su filamento estaminal.

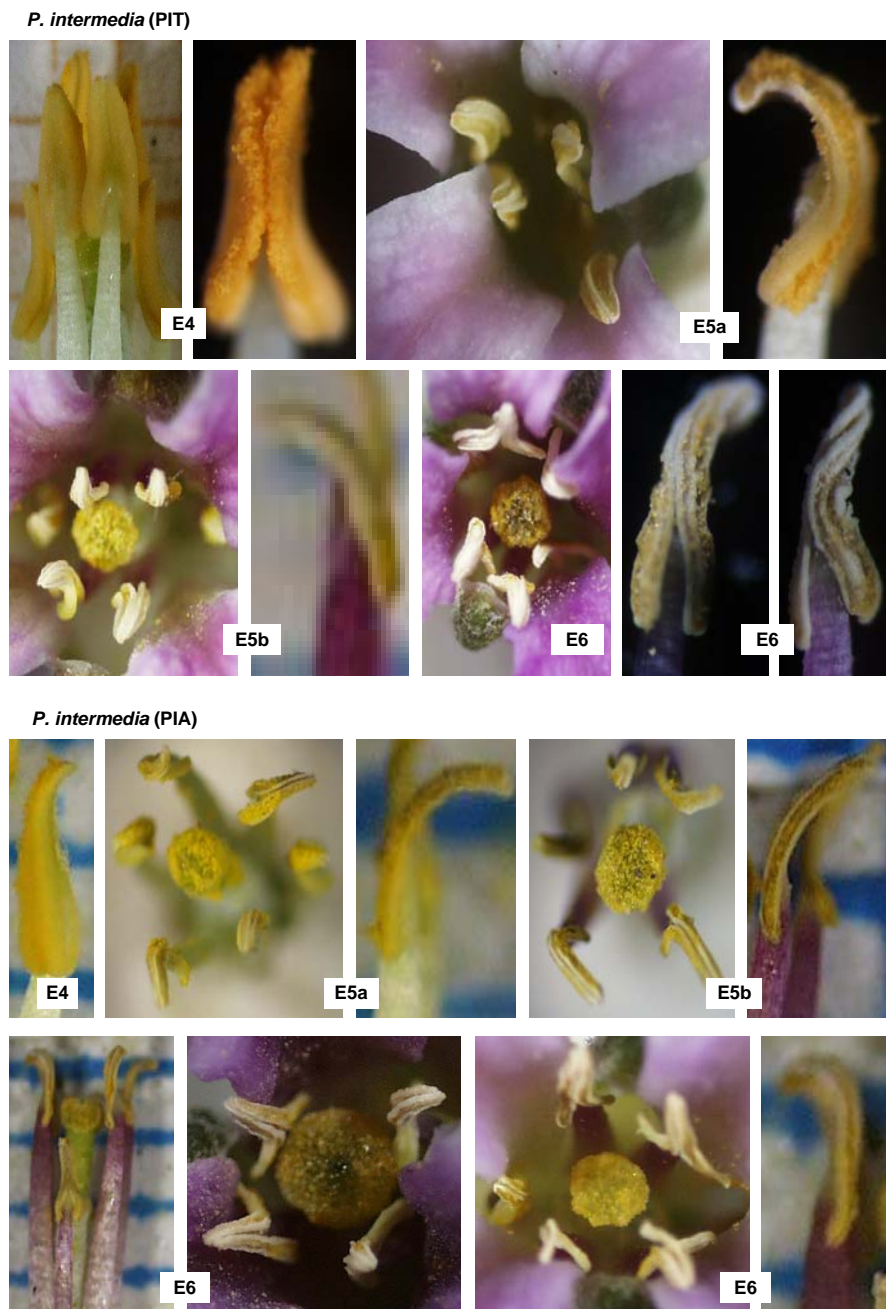
Cuando la antera se dobla girando solo su parte apical se presenta a modo de L y cuando gira toda la antera horizontalmente respecto a su filamento, se dispone a modo de T (Figs. 1.51-1.55).



**Figura 1.53.- Movimientos de las anteras según estadios en *P. ornata*.** Anteras generalmente largas  $\pm$  arqueadas (POS, POV y POM), con ápices revolutos en POS y POV (E4 y E5a), con disposición en L (POM). Antera helicoidal  $\pm$  retorcidas en POV y POM (E6).

Casi al final (E5b) y en algunos casos se pueden observar las tecas más o menos retorcidas de forma *helicoidal* a lo largo de su eje (Figs. 1.51-1.55)

Al final del E6 cuando las tecas se observan prácticamente vacías, se pueden separar en su porción basal o terminal mostrándose la antera a modo de T invertida que en PIT y PIA es de forma generalizada y solo a veces en PGB, PSA y PAC (Figs. 1.51, 1.54 y 1.55).



**Figura 1.54.- Movimientos de las anteras según estadios en *P. intermedia*.** Anteras generalmente intermedias  $\pm$  arqueadas, ápices curvos,  $\pm$  revolutos en PIT (5a) y helicoidal retorcida en PIT (E6). Anteras con disposición en L (PIT y PIA), disposición en T (PIA) y con tecas separadas en T invertida (E6) en ambas poblaciones.

*P. schizogynoides* (PSA)



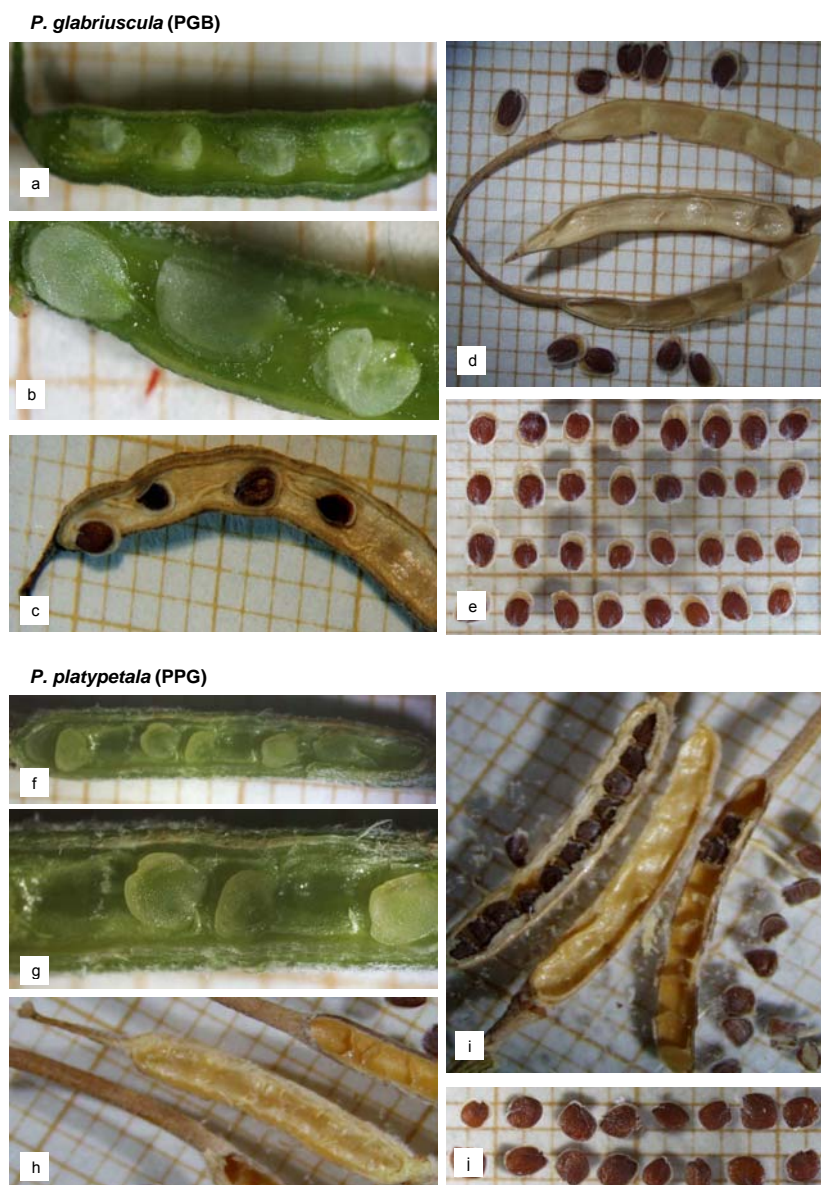
*P. aridanae* (PAC)



**Figura 1.55.- Movimientos de las anteras según estadios en *P. schizogynoides* y *P. aridanae*.** Anteras generalmente pequeñas  $\pm$  arqueadas con ápices curvos  $\pm$  revolutos (PAC), tecas con disposición en L y T (E5a, E5b y E6 en PSA y PAC). A veces con tecas en T invertida en PAC (E5b).

### 4.3. FENOLOGÍA DEL FRUTO

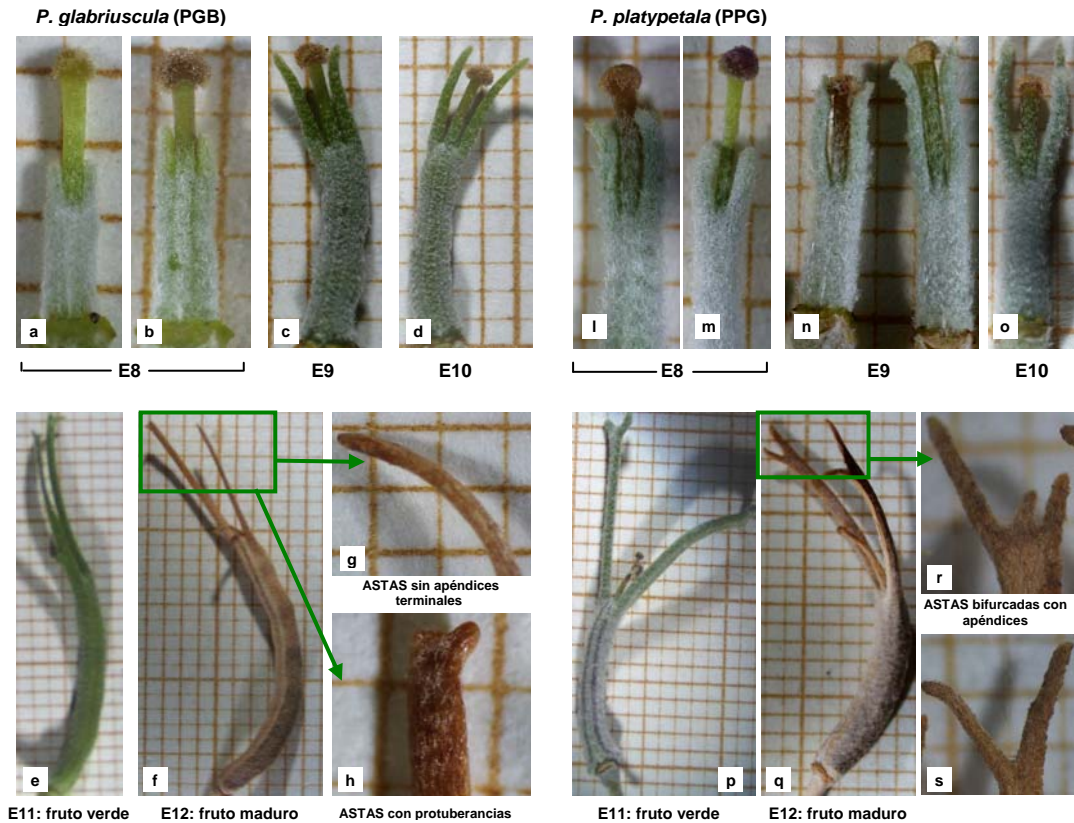
Los frutos o silicuas procedentes de los gineceos fecundados quedan agrupados en una infrutescencia que se ha identificado como un racimo (FONT QUER, 1993) y que en algunas especies del género se puede complicar y convertir en panículas más o menos complejas, pero siempre con el racimo como unidad básica.



**Figura 1.56.- *P.glabriuscula* (PG) y *P. platypetala* (PP).** Desarrollo y maduración de las semillas procedentes de óvulos anátropos (a, b, f y g). Fruto maduro abierto con semillas maduras (c, d, i), valvas con septos (d, h, i) y replos con semillas (c) y sin semillas (d, i, h). Semillas maduras aladas (e, j).

Las infrutescencias pueden tener diferente número de frutos, de manera que cuando se observan replos en la base pueden representar dos floraciones de dos ciclos diferentes (Fig.1.3c) mientras que cuando no se observan, lo más probable es que representen uno o los dos picos de floración del mismo ciclo que suele ser lo más habitual.

La silicua de *Parolinia*, como la de otras Matthioleae-Brassicaceae, está constituida por dos *valvas* divididas transversalmente en *septos*, separadas por un tabique central denominado *repto* donde permanecen el estilo y estigma lignificados (Figs.1.56, 1.59 y 1.62).



**Figura 1.57.- Estadios fenológicos del fruto en *P. glabriuscula* y *P. platypetala*.** E8: gineceo sin verticilos sobrepasando todavía a las astas o cuernos (a, b, l, m); E9: gineceo con astas al mismo nivel del estigma (c, n); E10: gineceo con astas que ya superan al estigma (d, o); E11: fruto verde (e, p); E12: fruto maduro ya lignificado (f, q) sin apéndices terminales en las astas o cuernos (g) o con protuberancias (h) en PGB y con apéndices terminales (r) y/o protuberancias en PPG.

Como procesos del ovario, se manifiestan unas *astas* o *cuernos* cuyos ápices varían según las distintas especies. Mientras que PP, PO, PI, PS y PA muestran ápices complejos subdivididos en apéndices y protuberancias, en PG son simples y no bifurcados (WEBB, 1840; SCHULZ, 1936; SVENNIUS, 1960; SVENNIUS & BRAMWELL, 1970; KUNKEL, 1975; SANTOS, 1996; MONTELONGO & BRAMWELL, 2003).

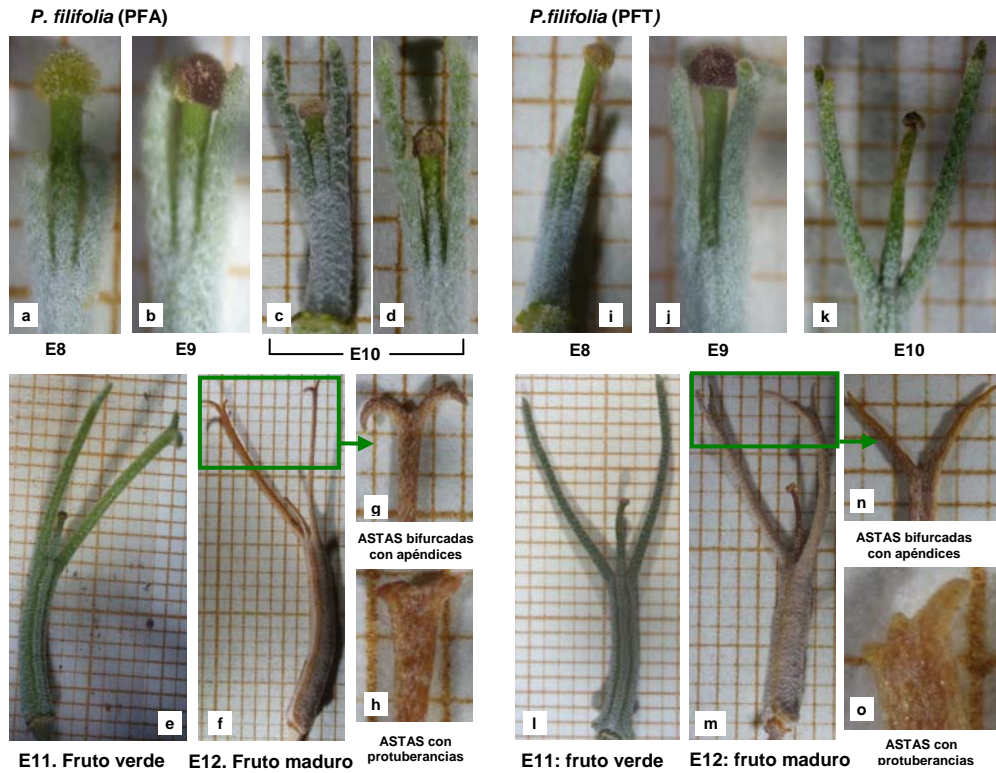
La formación del fruto comienza a partir del Estadio 7 de flor marchita donde, después de la fecundación y habiendo perdido la flor los verticilos florales del periantio y androceo, permanecen exclusivamente los gineceos fecundados, en los que se observarán los cambios propios del proceso de maduración de los frutos y semillas (Figs.1.56-1.62 y Tablas 1.13-1.17).

#### 4.3.1. Estadio 8. Gineceo sin verticilos

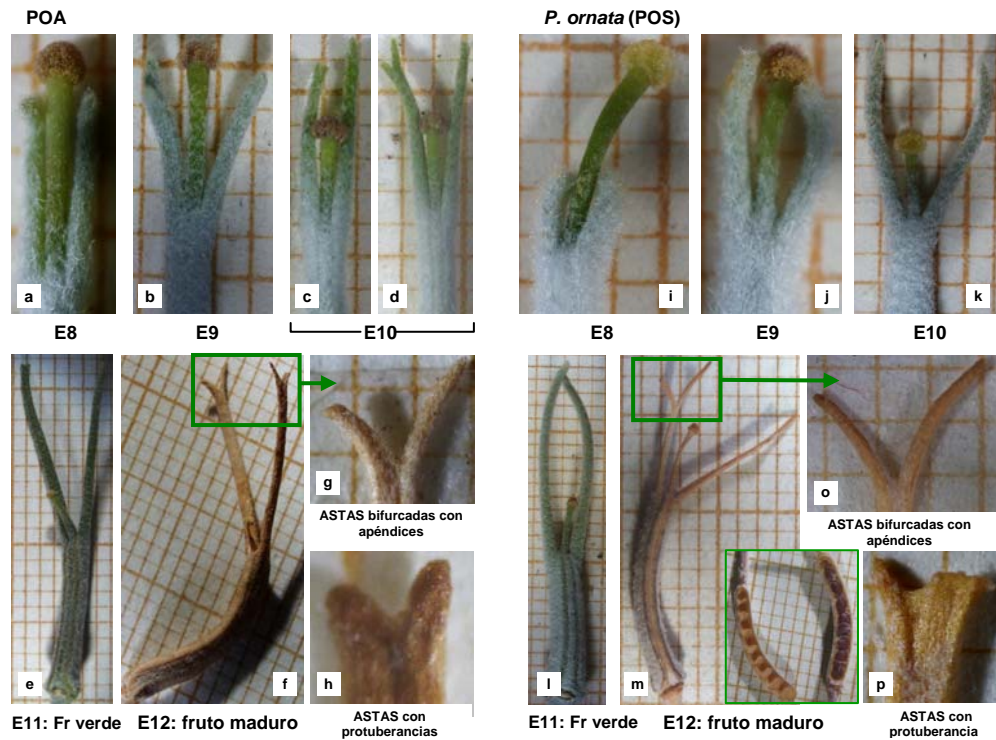
Las características de este estadio en las poblaciones estudiadas se describen en la Tabla 1.13 y Figs. 1.57-1.62.

E8. GINECEO SIN VERTICILLOS							
POB	Descripción	Estigma	Estilo	Ovario	Cuerno	L_Total (cm)	Duración (días)
PGB	los cuernos se suelen encontrar generalmente por debajo del estigma, sin alcanzarlo	violeta o marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento ligero, verde-piloso, óvulos anátropos insertados de forma alterna en el replo	crecimiento ligero	0.4 - 0.7	≈ 3-4
PFA	los cuernos se suelen encontrar generalmente por debajo del estigma, sin alcanzarlo	violeta o marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento ligero, verde-piloso, óvulos anátropos insertados de forma alterna en el replo	crecimiento ligero	0.39 - 0.58	≈ 1-2
PFT	los cuernos se suelen encontrar generalmente por debajo del estigma, sin alcanzarlo	violeta o marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento ligero, verde-piloso, óvulos anátropos insertados de forma alterna en el replo	crecimiento ligero	0.44 - 0.54	≈ 1-4
POA	los cuernos se suelen encontrar generalmente por debajo del estigma, o sin alcanzarlo	violeta o marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento ligero, verde-piloso, óvulos anátropos insertados de forma alterna en el replo	crecimiento ligero	0.49 - 0.88	≈ 1-4
POS	los cuernos se suelen encontrar generalmente por debajo del estigma, sin alcanzarlo	violeta o marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento ligero, verde-piloso, óvulos anátropos insertados de forma alterna en el replo	crecimiento ligero	0.59 - 0.77	≈ 1-3
POV	los cuernos se suelen encontrar generalmente por debajo del estigma, sin alcanzarlo	violeta o marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento ligero, verde-piloso, óvulos anátropos insertados de forma alterna en el replo	crecimiento ligero	0.44 - 0.86	≈ 1-2
POM	los cuernos se suelen encontrar generalmente por debajo del estigma, sin alcanzarlo	violeta o marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento ligero, verde-piloso, óvulos anátropos insertados de forma alterna en el replo	crecimiento ligero	0.49 - 0.78	≈ 1-3
PPG	los cuernos se suelen encontrar generalmente por debajo del estigma, o sin alcanzarlo	violeta o marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento ligero, verde-piloso, óvulos anátropos insertados de forma alterna en el replo	crecimiento ligero	0.47 - 0.8	≈ 1-5
PIT	los cuernos se suelen encontrar generalmente por debajo del estigma, sin alcanzarlo	violeta o marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento ligero, verde-piloso, óvulos anátropos insertados de forma alterna en el replo	crecimiento ligero	0.39 - 0.56	≈ 1-2
PIA	los cuernos se suelen encontrar generalmente por debajo del estigma, sin alcanzarlo	violeta o marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento ligero, verde-piloso, óvulos anátropos insertados de forma alterna en el replo	crecimiento ligero	0.41 - 0.75	≈ 1-3
PSA	los cuernos se suelen encontrar generalmente por debajo del estigma, o sin alcanzarlo	verde o marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento ligero, verde-piloso, óvulos anátropos insertados de forma alterna en el replo	crecimiento ligero	0.3 - 0.47	≈ 1-4
PAC	los cuernos se suelen encontrar generalmente por debajo del estigma, sin alcanzarlo	violeta o marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento ligero, verde-piloso, óvulos anátropos insertados de forma alterna en el replo	crecimiento ligero	0.32 - 0.6	≈ 1-4

**Tabla 1.13.- Fenología del fruto Estadio 8. GINECEO SIN VERTICILLOS con los cuernos situados generalmente en la base del estigma o sin alcanzarlo. Descripción, características morfológicas y duración.**



**Figura 1.58.-** Estadios fenológicos del fruto en *P. filifolia* (PFA, PFT). E8: gineceo sin verticilos sobrepasando todavía a las astas o cuernos (a, i); E9: gineceo con astas al mismo nivel del estigma (b, j); E10: gineceo con astas que ya superan al estigma (c, d, k); E11: fruto verde (e, l); E12: fruto maduro ya lignificado (f, m), astas o cuernos con apéndices terminales (g, n) o con protuberancias (h, o).



**Figura 1.59.-** Estadios fenológicos del fruto en POA y *P. ornata* (POS). E8: gineceo sin verticilos sobrepasando todavía a las astas o cuernos (a, i); E9: gineceo con astas al mismo nivel del estigma (b, j); E10: gineceo con astas que ya superan al estigma (c, d, k); E11: fruto verde (e, l); E12: fruto maduro ya lignificado (f, m) con apéndices terminales (g, o) o protuberancias (h, p) en las astas o cuernos. Valva con septos y replo con semillas (n) en POS.

Se considera iniciado el E8 cuando en los gineceos ha tenido lugar un ligero crecimiento del ovario y de las astas o cuernos (procesos del ovario) que todavía no alcanzan la base del estigma.

La longitud total del gineceo oscila desde 0.3 cm en PSA hasta 0.88 cm en POA.

La duración se estima entre un mínimo de un día en todas las poblaciones y un máximo de cinco días en PPG encontrándose dentro de ese rango las demás poblaciones, excepto PGB donde el estadío dura entre 3 y 4 días (Tabla 1.13 y Fig.1.63).

#### 4.3.2. Estadío 9. Gineceo con las astas al mismo nivel del estigma

Las características de este estadío en las poblaciones estudiadas se describen en la Tabla 1.14 y Figs.1.57-1.62.

Continúa el crecimiento en el gineceo, manifestándose en el ovario y especialmente en las astas o cuernos que se observan al mismo nivel del estigma. La longitud del gineceo aumenta desde unos 0.35 cm en PSA y 1.1 cm en PGB.

E9. GINECEO CON CUERNO AL MISMO NIVEL DEL ESTIGMA							
POB	Descripción	Estigma	Estilo	Ovario	Cuerno	L_Total (cm)	Duración (días)
PGB	estigma al mismo nivel del cuerno	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.46 - 1.1	≈ 2-5
PFA	estigma al mismo nivel del cuerno	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.43 - 0.6	≈ 1-3
PFT	estigma al mismo nivel del cuerno	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.56 - 0.85	≈ 1-2
POA	estigma al mismo nivel del cuerno	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.74 - 0.8	≈ 2-3
POS	estigma al mismo nivel del cuerno	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.59 - 0.76	≈ 3-4
POV	estigma al mismo nivel del cuerno	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.6 - 0.88	≈ 3-4
POM	estigma al mismo nivel del cuerno	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.71 - 0.75	≈ 3-4
PPG	estigma al mismo nivel del cuerno	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.51 - 0.9	≈ 3-4
PIT	estigma al mismo nivel del cuerno	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.46 - 0.75	≈ 1-3
PIA	estigma al mismo nivel del cuerno	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.67 - 0.94	≈ 1-3
PSA	estigma al mismo nivel del cuerno	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.35 - 0.42	≈ 3-4
PAC	estigma al mismo nivel del cuerno	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.37 - 0.73	≈ 3-4

**Tabla 1.14.- Fenología del fruto Estadío 9. GINECEO CON CUERNO AL MISMO NIVEL DEL ESTIGMA.** Descripción, características morfológicas y duración.

La duración se estima entre 1-3 días en PF y PI y entre 3-4 días en el resto de las poblaciones excepto PGB y POA (Tabla 1.14 y Fig.1.63).



### 4.3.3. Estadío 10. Gineceos con las astas superando al estigma

Las características de este estadío en las poblaciones estudiadas se describen en la Tabla 1.15 y Figs. 1.57-1.62.

Continúa progresivamente el crecimiento en el gineceo, en el ovario y especialmente en las astas o cuernos, de manera que ya superan el ápice del estigma. La longitud del gineceo es desde unos 0.48 cm en PSA a 1.9 cm en PGB.

E10. GINECEO CON CUERNOS SUPERANDO AL ESTIGMA							
POB	Descripción	Estigma	Estilo	Ovario	Cuerno	L_Total (cm)	Duración (días)
PGB	el cuerno supera el ápice del estigma se acelera el crecimiento	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.65 - 1.9	≈ 10-15
PFA	el cuerno supera el ápice del estigma se acelera el crecimiento	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.57 - 1.55	≈ 14-19
PFT	el cuerno supera el ápice del estigma se acelera el crecimiento	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.63 - 1.46	≈ 10-11
POA	el cuerno supera el ápice del estigma se acelera el crecimiento	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.55 - 1.33	≈ 7-14
POS	el cuerno supera el ápice del estigma se acelera el crecimiento	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.71 - 1.06	≈ 10-14
POV	el cuerno supera el ápice del estigma se acelera el crecimiento	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.82 - 1.23	≈ 7-14
POM	el cuerno supera el ápice del estigma se acelera el crecimiento	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.63 - 0.77	≈ 7-14
PPG	el cuerno supera el ápice del estigma se acelera el crecimiento	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.7 - 1.05	≈ 10-15
PIT	el cuerno supera el ápice del estigma se acelera el crecimiento	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.57 - 1.47	≈ 11-14
PIA	el cuerno supera el ápice del estigma se acelera el crecimiento	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.85 - 1.19	≈ 7-11
PSA	el cuerno supera el ápice del estigma se acelera el crecimiento	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.48 - 0.96	≈ 10-14
PAC	el cuerno supera el ápice del estigma se acelera el crecimiento	marrón amarillento	verde-piloso	crecimiento	crecimiento	0.57 - 1.36	≈ 10-16

**Tabla 1.15.- Fenología del fruto Estadío 10. GINECEO CON CUERNOS SUPERANDO AL ESTIGMA.** Descripción, características morfológicas y duración.

La duración de este estadío oscila entre un mínimo de 7 y un máximo de 19 días, siendo lo más habitual en las poblaciones una duración aproximada de 10-14 días (Tabla 1.15 y Fig.1.63).

#### 4.3.4. Estadío 11. Fruto verde

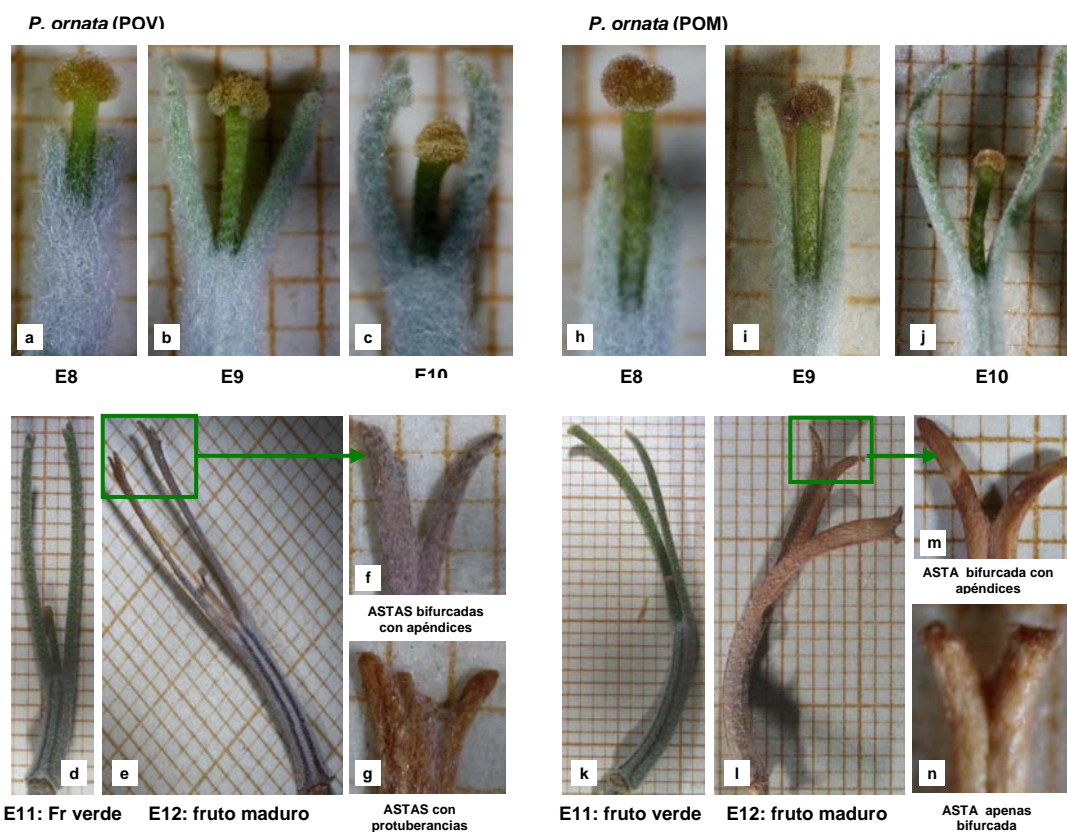
Las características de este estadío en las poblaciones estudiadas se describen en la Tabla 1.16 y Figs.1.57-1.62. Continúa el crecimiento en el gineceo, acelerándose progresivamente de manera que el ovario y las astas de las silicuas alcanzan el tamaño definitivo del fruto maduro (0.88 cm en PSA a 3.3 cm en POV) pero todavía presentando un color verde oscuro en todas las especies.

Se inicia la pérdida de pelo y se pueden observar franjas longitudinales en el ovario que corresponden a la unión de las valvas con el replo en todos los taxones, a excepción de PG, PS y PA donde son inapreciables.

En el interior del ovario de todas las especies, se observan las semillas que proceden de óvulos anátropos frecuentes en la familia (NIETO FELINER, 1986) y que se insertan de forma alterna en el replo (Fig.1.56).

Al final de este estadío, comienza un amarillamiento y lignificación gradual de los cuernos y posteriormente de las valvas.

La duración se estima en unos 4-5 meses para todas las especies (Tabla 1.16 y Fig.1.63).



**Figura 1.60.- Estadíos fenológicos del fruto en *P. ornata* (POV, POM).** E8: gineceo sin verticilos sobrepasando todavía a las astas o cuernos (a, h); E9: gineceo con astas al mismo nivel del estigma (b, i); E10: gineceo con astas que ya superan al estigma (c, j); E11: fruto verde (d, k); E12: fruto maduro ya lignificado (e, l) con astas o cuernos bifurcados con apéndices terminales (f, m), apenas bifurcados (n) o con protuberancias (g).

E11. FRUTO VERDE							
POB	Descripción	Estigma	Estilo	Ovario	Cuerno	L_Total (cm)	Duración (meses)
PGB	crecimiento del fruto que alcanza el tamaño definitivo se inicia la pérdida de pelo	marrón amarillento	verde-piloso	Pérdida de pelo. Franjas longitudinales inapreciables en la unión de las valvas. Amarillamiento y lignificación. Semillas verdes, insertadas de forma alterna en el repleo	amarillamiento y lignificación	1.1 - 2.15	4 - 5
PFA	crecimiento del fruto que alcanza el tamaño definitivo se inicia la pérdida de pelo	marrón amarillento	verde-piloso	Pérdida de pelo. Franjas longitudinales verdes en la unión de las valvas. Amarillamiento y lignificación. Semillas verdes, insertadas de forma alterna en el repleo	amarillamiento y lignificación	2.11 - 2.39	4 - 5
PFT	crecimiento del fruto que alcanza el tamaño definitivo se inicia la pérdida de pelo	marrón amarillento	verde-piloso	Pérdida de pelo. Franjas longitudinales verdes en la unión de las valvas. Amarillamiento y lignificación. Semillas verdes, insertadas de forma alterna en el repleo	amarillamiento y lignificación	2.09 - 2.48	4 - 5
POA	crecimiento del fruto que alcanza el tamaño definitivo se inicia la pérdida de pelo	marrón amarillento	verde-piloso	Pérdida de pelo. Franjas longitudinales verdes en la unión de las valvas. Amarillamiento y lignificación. Semillas verdes, insertadas de forma alterna en el repleo	amarillamiento y lignificación	2.08 - 2.8	4 - 5
POS	crecimiento del fruto que alcanza el tamaño definitivo se inicia la pérdida de pelo	marrón amarillento	verde-piloso	Pérdida de pelo. Franjas longitudinales verdes en la unión de las valvas. Amarillamiento y lignificación. Semillas verdes, insertadas de forma alterna en el repleo	amarillamiento y lignificación	2.43 - 2.7	4 - 5
POV	crecimiento del fruto que alcanza el tamaño definitivo se inicia la pérdida de pelo	marrón amarillento	verde-piloso	Pérdida de pelo. Franjas longitudinales verdes en la unión de las valvas. Amarillamiento y lignificación. Semillas verdes, insertadas de forma alterna en el repleo	amarillamiento y lignificación	2.41 - 3.3	4 - 5
POM	crecimiento del fruto que alcanza el tamaño definitivo se inicia la pérdida de pelo	marrón amarillento	verde-piloso	Pérdida de pelo. Franjas longitudinales verdes en la unión de las valvas. Amarillamiento y lignificación. Semillas verdes, insertadas de forma alterna en el repleo	amarillamiento y lignificación	2.3 - 2.91	4 - 5
PPG	crecimiento del fruto que alcanza el tamaño definitivo se inicia la pérdida de pelo	marrón amarillento	verde-piloso	Pérdida de pelo. Franjas longitudinales verdes en la unión de las valvas. Amarillamiento y lignificación. Semillas verdes, insertadas de forma alterna en el repleo	amarillamiento y lignificación	1.1 - 1.99	4 - 5
PIT	crecimiento del fruto que alcanza el tamaño definitivo se inicia la pérdida de pelo	marrón amarillento	verde-piloso	Pérdida de pelo. Franjas longitudinales verdes en la unión de las valvas. Amarillamiento y lignificación. Semillas verdes, insertadas de forma alterna en el repleo	amarillamiento y lignificación	1.86 - 2.5	4 - 5
PIA	crecimiento del fruto que alcanza el tamaño definitivo se inicia la pérdida de pelo	marrón amarillento	verde-piloso	Pérdida de pelo. Franjas longitudinales verdes en la unión de las valvas. Amarillamiento y lignificación. Semillas verdes, insertadas de forma alterna en el repleo	amarillamiento y lignificación	2.07 - 2.7	4 - 5
PSA	crecimiento del fruto que alcanza el tamaño definitivo se inicia la pérdida de pelo	marrón amarillento	verde-piloso	Pérdida de pelo. Franjas longitudinales inapreciables en la unión de las valvas. Amarillamiento y lignificación. Semillas verdes, insertadas de forma alterna en el repleo	amarillamiento y lignificación	0.88 - 1.8	4 - 5
PAC	crecimiento del fruto que alcanza el tamaño definitivo se inicia la pérdida de pelo	marrón amarillento	verde-piloso	Pérdida de pelo. Franjas longitudinales inapreciables en la unión de las valvas. Amarillamiento y lignificación. Semillas verdes, insertadas de forma alterna en el repleo	amarillamiento y lignificación	1.42 - 1.8	4 - 5

Tabla 1.16.- Fenología del fruto Estadío 11. FRUTO VERDE. Descripción, características morfológicas y duración.

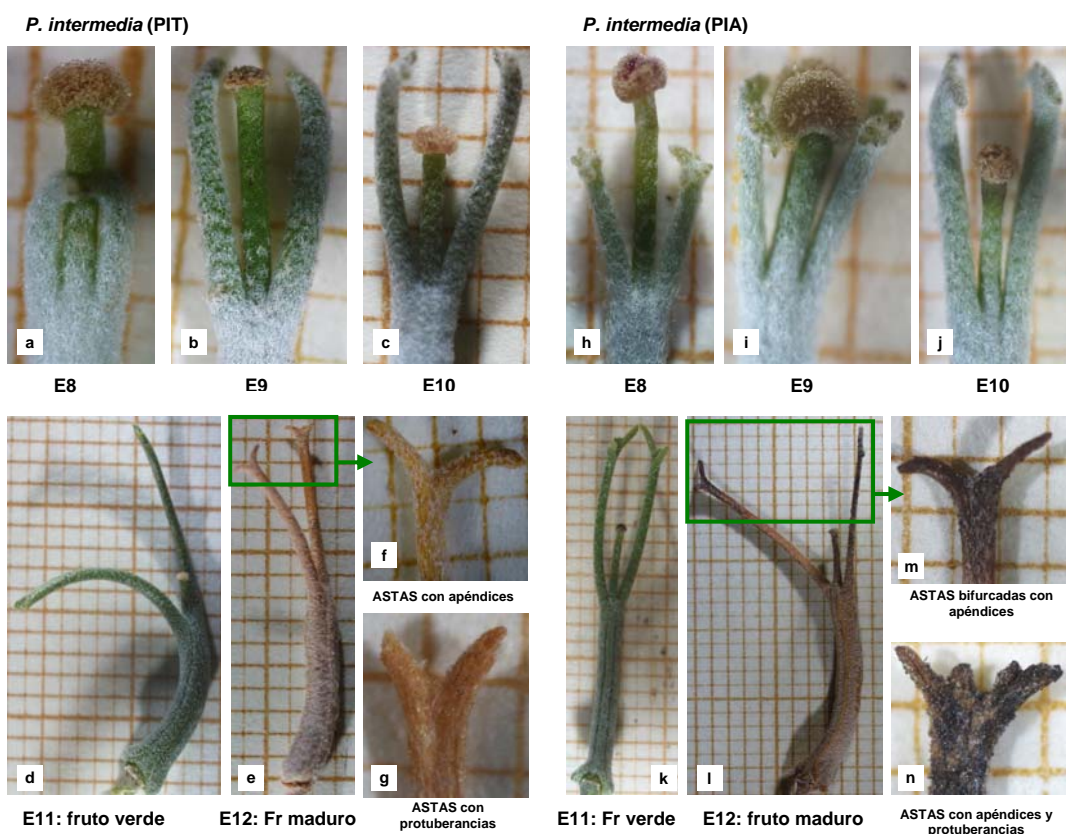
#### 4.3.5. Estadío 12. Fruto maduro y lignificación

Las características de este estadío en las poblaciones estudiadas se describen en la Tabla 1.17 y Figs. 1.57-1.62.

No se observa crecimiento apreciable pero sí un manifiesto cambio de color tanto en el ovario como en el estilo y estigma, que todavía persisten y se lignifican alcanzando la gama de los tostados.

Continúa la pérdida de pelo, siendo poco notoria en todos los taxones, excepto en PGB que es completa. Los frutos son más glabros en PGB y más tomentosos en el resto de poblaciones y especies.

Las semillas más o menos aladas se disponen en dos filas uniseriadas (una por valva) unidas por el funículo al repleo. Posteriormente las valvas se abren de forma explosiva y los repleos pueden persistir en la planta una vez ocurrida la dehiscencia, dispersándose las semillas fundamentalmente por el viento.



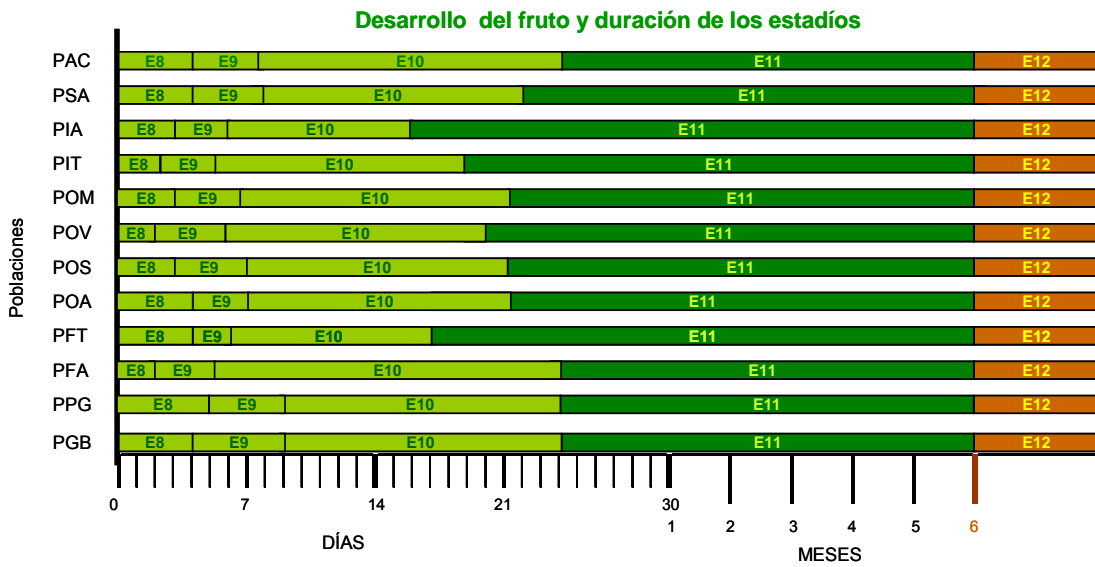
**Figura 1.61.-** Estadíos fenológicos del fruto en *P. intermedia* (PIT, PIA). E8: gineceo sin verticilos sobrepasando todavía a las astas o cuernos (a, h); E9: gineceo con astas al mismo nivel del estigma (b, i); E10: gineceo con astas que ya superan al estigma (c, j); E11: fruto verde (d, k); E12: fruto maduro ya lignificado (e, l), astas o cuernos con apéndices terminales (f, m) y/o protuberancias (g, n).

E12. FRUTO MADURO									
POB	Descripción	Estigma	Estilo	Ovario	Cuerno	L_Total (cm)	Duración		
PGB	no se aprecia crecimiento apreciable, pero si cambio de color continúa la pérdida de pelo	persiste, lignificado	persiste, lignificado	pérdida de pilosidad, glabro color tostado	color tostado, sin ápice bifurcado	0.59 - 2.86	puede permanecer indehiscente hasta el siguiente ciclo		
PFA	no se aprecia crecimiento apreciable, pero si cambio de color continúa la pérdida de pelo	persiste, lignificado	persiste, lignificado	pérdida de pilosidad, pero no glabro, color tostado	color tostado, con ápice bifurcado	0.76 - 3.27	puede permanecer indehiscente hasta el siguiente ciclo		
PFT	no se aprecia crecimiento apreciable, pero si cambio de color continúa la pérdida de pelo	persiste, lignificado	persiste, lignificado	pérdida de pilosidad, pero no glabro color tostado	color tostado, con ápice bifurcado	0.66 - 2.55	puede permanecer indehiscente hasta el siguiente ciclo		
POA	no se aprecia crecimiento apreciable, pero si cambio de color continúa la pérdida de pelo	persiste, lignificado	persiste, lignificado	pérdida de pilosidad, pero no glabro color tostado	color tostado, sin ápice bifurcado	0.58 - 2.83	puede permanecer indehiscente hasta el siguiente ciclo		
POS	no se aprecia crecimiento apreciable, pero si cambio de color continúa la pérdida de pelo	persiste, lignificado	persiste, lignificado	pérdida de pilosidad, pero no glabro color tostado	color tostado, con ápice bifurcado	0.58 - 3.70	puede permanecer indehiscente hasta el siguiente ciclo		
POV	no se aprecia crecimiento apreciable, pero si cambio de color continúa la pérdida de pelo	persiste, lignificado	persiste, lignificado	pérdida de pilosidad, pero no glabro color tostado	color tostado, con ápice bifurcado	0.62 - 2.95	puede permanecer indehiscente hasta el siguiente ciclo		
POM	no se aprecia crecimiento apreciable, pero si cambio de color continúa la pérdida de pelo	persiste, lignificado	persiste, lignificado	pérdida de pilosidad, pero no glabro color tostado	color tostado, con ápice bifurcado	0.55 - 3.98	puede permanecer indehiscente hasta el siguiente ciclo		
PPG	no se aprecia crecimiento apreciable, pero si cambio de color continúa la pérdida de pelo	persiste, lignificado	persiste, lignificado	pérdida de pilosidad, pero no glabro color tostado	color tostado, con ápice bifurcado	0.78 - 3.23	puede permanecer indehiscente hasta el siguiente ciclo		
PIT	no se aprecia crecimiento apreciable, pero si cambio de color continúa la pérdida de pelo	persiste, lignificado	persiste, lignificado	pérdida de pilosidad, pero no glabro color tostado	color tostado, con ápice bifurcado	0.71 - 2.69	puede permanecer indehiscente hasta el siguiente ciclo		
PIA	no se aprecia crecimiento apreciable, pero si cambio de color continúa la pérdida de pelo	persiste, lignificado	persiste, lignificado	pérdida de pilosidad, pero no glabro color tostado	color tostado, con ápice bifurcado	0.71 - 3.75	puede permanecer indehiscente hasta el siguiente ciclo		
PSA	no se aprecia crecimiento apreciable, pero si cambio de color continúa la pérdida de pelo	persiste, lignificado	persiste, lignificado	pérdida de pilosidad, pero no glabro color tostado	color tostado, con ápice bifurcado	0.43 - 1.88	puede permanecer indehiscente hasta el siguiente ciclo		
PAC	no se aprecia crecimiento apreciable, pero si cambio de color continúa la pérdida de pelo	persiste, lignificado	persiste, lignificado	pérdida de pilosidad, pero no glabro color tostado	color tostado, con ápice bifurcado	0.68 - 2.17	puede permanecer indehiscente hasta el siguiente ciclo		

Tabla 1.17.- Fenología del fruto Estadio 12. FRUTO MADURO. Descripción, características morfológicas y duración. Las longitudes del fruto maduro se corresponden con los datos biométricos de las poblaciones naturales.



**Figura 1.62.-** Estadios fenológicos del fruto en *P. schizogynoides* (PSA) y *P. aridanae* (PAC). E8: gineceo sin verticilos sobrepasando todavía a las astas o cuernos (a, h); E9: gineceo con astas al mismo nivel del estigma (b, i); E10: gineceo con astas que ya superan al estigma (c, j); E11: fruto verde con semillas en formación (d, k); E12: fruto maduro ya lignificado (e, l) y septos con semillas (m). Astas o cuernos con apéndices terminales (n) o con protuberancias (f, g, o).

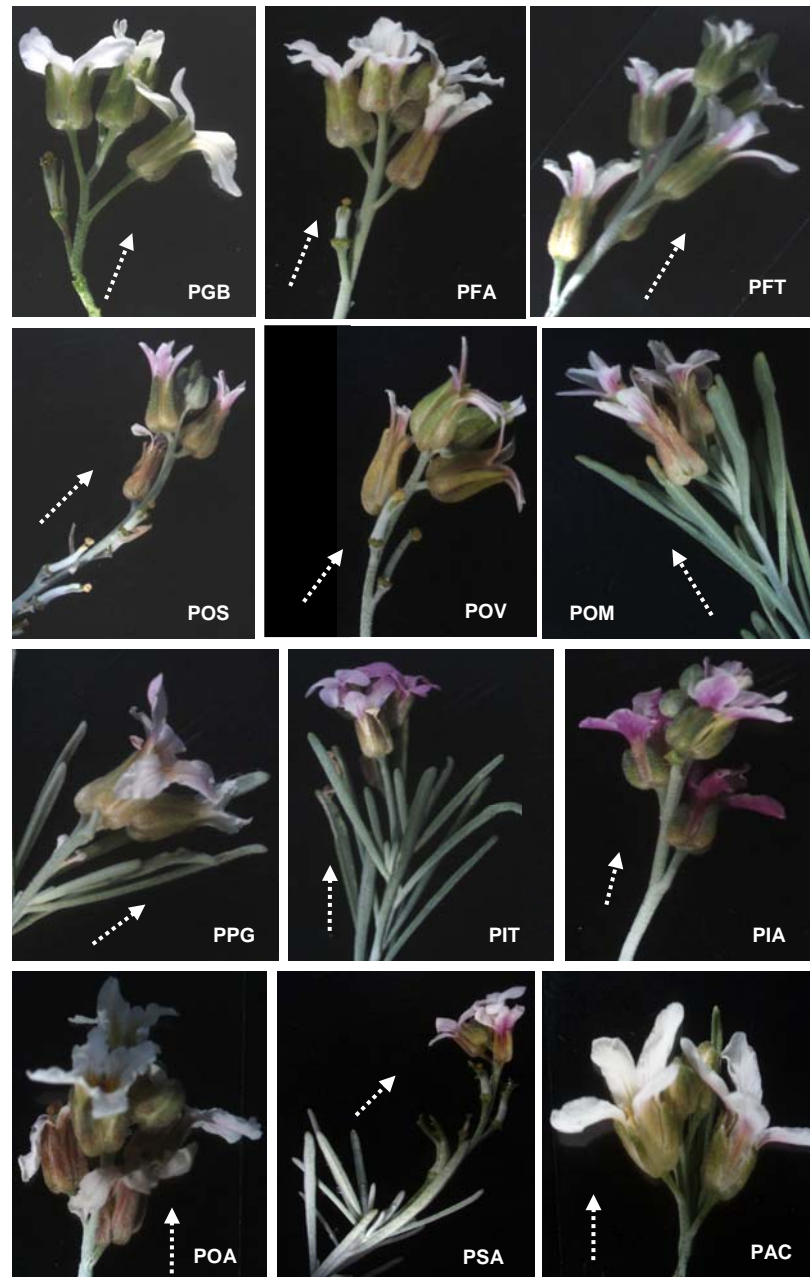


**Figura 1.63.-** Fenología del fruto. Desarrollo y formación de los frutos. En cada población se representa la máxima duración de cada estadio.

#### 4.4. INFLORESCENCIA. FENOLOGÍA Y DICOGAMIA

##### 4.4.1. Desarrollo y estructura de la inflorescencia. Dicogamia inter-floral

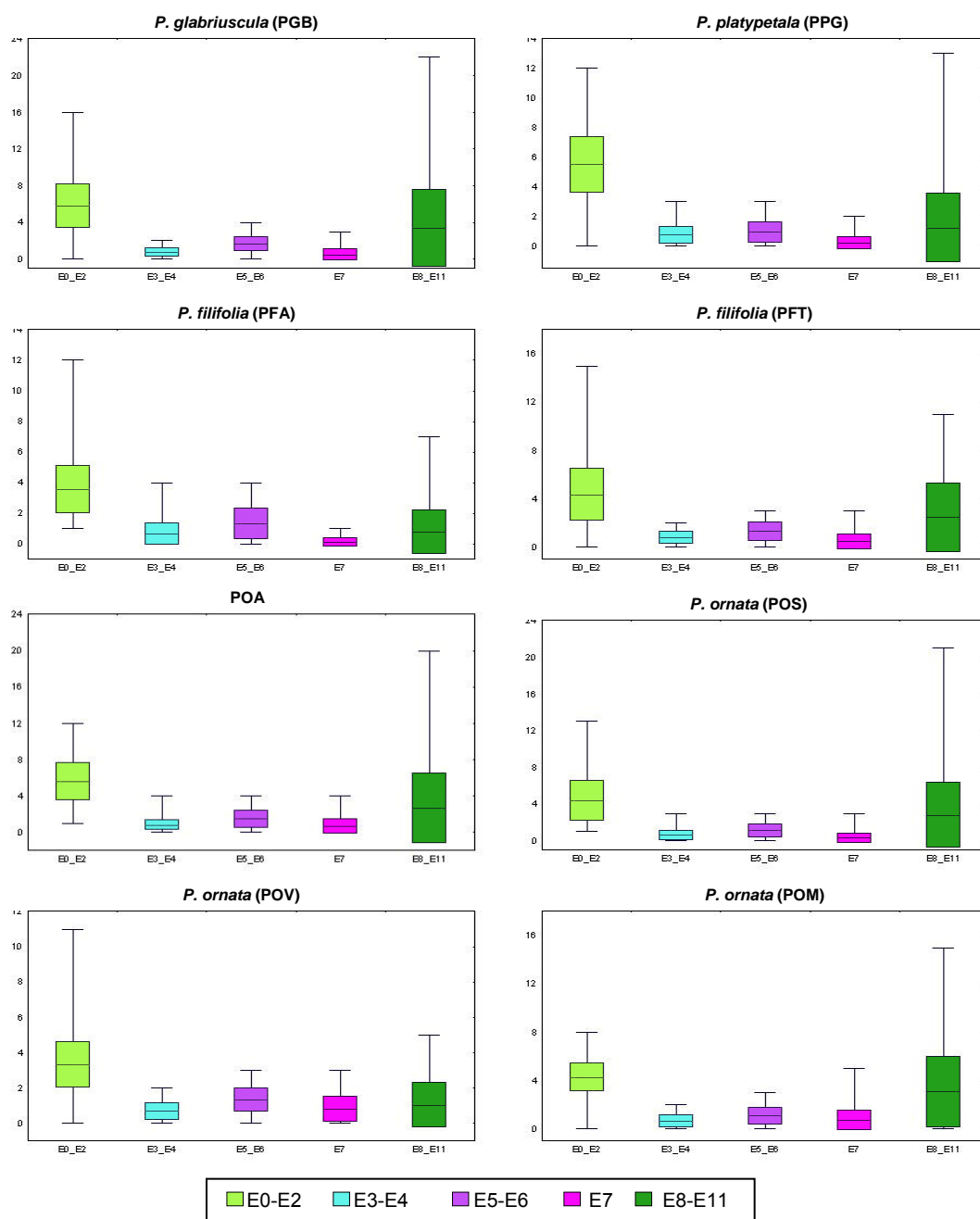
Las flores de *Parolinia* se encuentran asociadas en una pequeña inflorescencia con estructura de racimo de crecimiento acrópeto (de la base al ápice), donde pueden coexistir desde flores marchitas a maduras en fase femenina en posición más basal, flores jóvenes en fase masculina en posición más apical, junto con botones y yemas en el ápice de la misma (Figs. 1.64 y 1.68-1.79).



**Figura 1.64.- Inflorescencias.** Flores agrupadas en racimos de desarrollo ascendente o acrópeto. *P. glabriuscula* (PGB), *P. filifolia* (PFA, PFT), *P. ornata* (POS, POV, POM), *P. platypetala* (PPG), *P. intermedia* (PIT, PIA), POA, *P. schizogynoides* (PSA) y *P. aridanae* (PAC).

Resultados

Los resultados obtenidos de las observaciones realizadas tanto en las poblaciones naturales como en las cultivadas del JBCVC ponen de manifiesto, desde el ápice hacia la base de la inflorescencia, la presencia de yemas (E0-E2), flores masculinas (E3-E4), flores femeninas (E5-E6), flores marchitas (E7) hasta frutos verdes (E8-E11) (Tabla 1.18 y Figs.1.64-1.79).



**Figura 1.65.- Inflorescencia. Dicogamia interfloral y oferta floral por día en las poblaciones naturales.** E0-E2= nº yemas, E3-E4= nº flores en fase masculina, E5-E6= nº flores mayoritariamente en fase femenina, E7= nº flores marchitas, E8-E11= nº de frutos verdes. Se representa el rango y la media (± Error estándar).



La *dicogamia interfloral* en una misma inflorescencia o rama florífera, donde coexisten flores en fase masculina y femenina, es pues *asincrónica*, de manera que al parecer no se evita la fecundación entre sus flores o geitonogamia autógama, aunque no debe tener mayor incidencia dado el bajo número de flores que conforman el racimo (Tabla 1.18 y Figs.1.64-1.79).

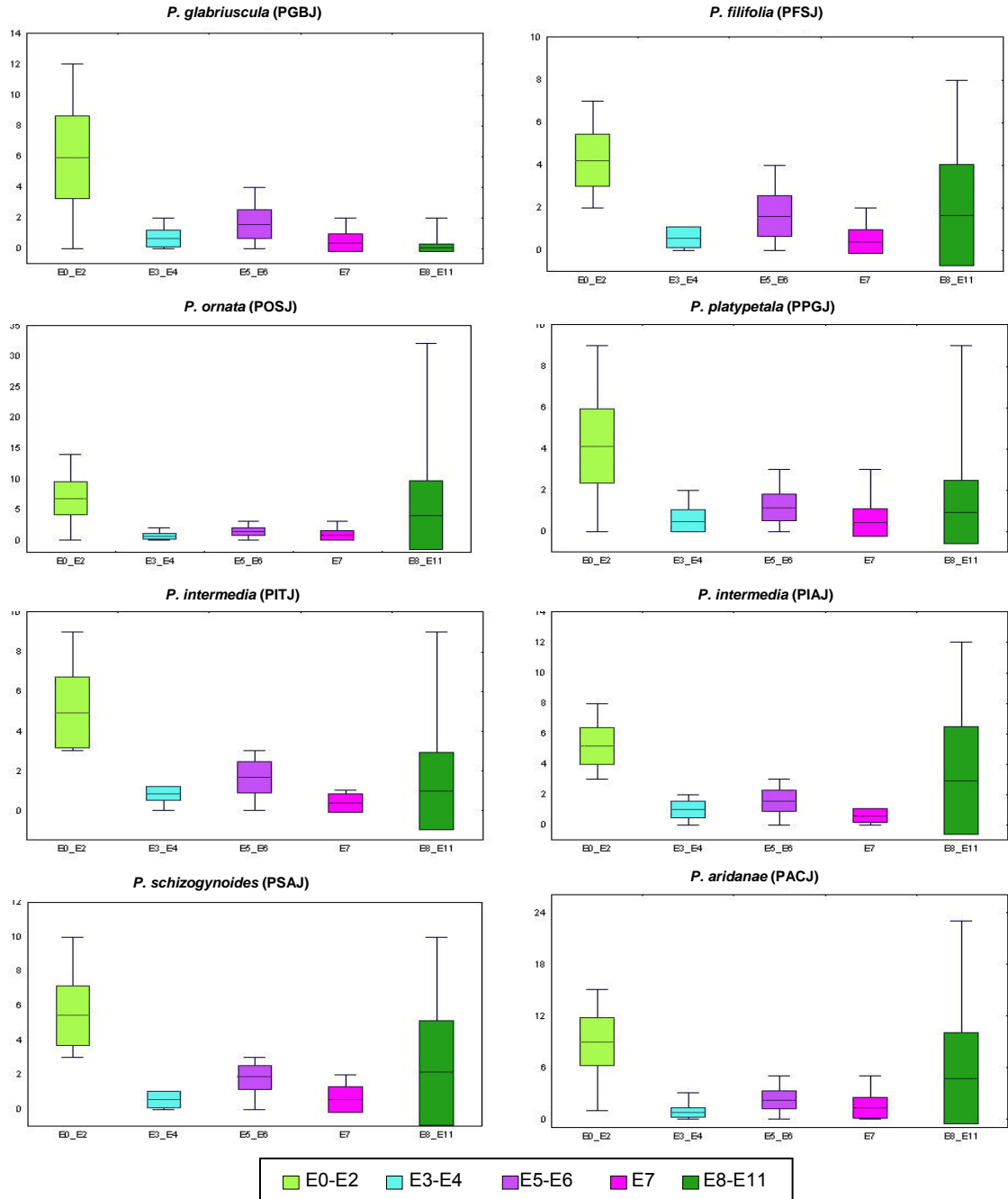


Figura 1.66.- Inflorescencia. Dicogamia interfloral y oferta floral por día en las poblaciones cultivadas. E0-E2= n° yemas, E3-E4= n° flores en fase masculina, E5-E6= n° flores mayoritariamente en fase femenina, E7= n° flores marchitas, E8-E11= n° de frutos verdes. Se representa el rango y la media (± Error estándar).

FENOLOGÍA Y DESARROLLO DE LA INFLORESCENCIA. DICOGAMIA INTER-FLORAL, ESTRUCTURA Y OFERTA FLORAL												
POB	N	YEMAS/ BOTONES E0 - E2	FLORES MASCULINAS E3 - E4	FLORES FEMENINAS E5 - E6	FLORES DISPONIBLES E3 - E6	FLORES MARCHITAS E7	FRUTO VERDE E8- E11	FRUTO MADURO E12	YEMAS ANÓMALAS	GINECEOS ANÓMALOS	CICATRICES	
PGB	455	5.8 ± 0.11 (0-16)	0.8 ± 0.02 (0-2)	1.7 ± 0.04 (0-4)	2.4 ± 0.05 (1-4)	0.5 ± 0.03 (0-3)	3.4 ± 0.20 (0-22)	0	0.2 ± 0.03 (0-5)	0.2 ± 0.03 (0-4)	2.6 ± 0.21 (0-25)	
PGBJ	57	5.9 ± 0.36 (0-12)	0.6 ± 0.08 (0-2)	1.6 ± 0.13 (0-4)	2.2 ± 0.14 (1-4)	0.3 ± 0.08 (0-2)	0.4 ± 0.04 (0-2)	0	0.4 ± 0.12 (0-4)	0.02 ± 0.02 (0-1)	1.5 ± 0.54 (0-18)	
PFSJ	21	4.2 ± 0.27 (2-7)	0.6 ± 0.11 (0-1)	1.6 ± 0.21 (0-4)	2.1 ± 0.22 (1-4)	0.4 ± 0.13 (0-2)	1.6 ± 0.52 (0-8)	0	0.7 ± 0.27 (0-4)	0.05 ± 0.05 (0-1)	0.9 ± 0.34 (0-5)	
PFA	144	3.6 ± 0.13 (1-12)	0.7 ± 0.06 (0-4)	1.3 ± 0.08 (0-4)	2.0 ± 0.08 (1-4)	0.1 ± 0.02 (0-1)	0.8 ± 0.12 (0-7)	0	0.01 ± 0.01 (0-1)	0.01 ± 0.01 (0-2)	0.03 ± 0.02 (0-3)	
PFT	233	4.3 ± 0.14 (0-15)	0.8 ± 0.03 (0-2)	1.3 ± 0.05 (0-3)	2.1 ± 0.06 (1-4)	0.4 ± 0.04 (0-3)	2.5 ± 0.19 (0-11)	0.2 ± 0.07 (0-8)	0.1 ± 0.02 (0-2)	0.1 ± 0.04 (0-6)	0.4 ± 0.09 (0-10)	
POA	348	5.6 ± 0.11 (1-12)	0.8 ± 0.03 (0-4)	1.4 ± 0.05 (0-4)	2.5 ± 0.05 (1-4)	0.6 ± 0.05 (0-4)	2.6 ± 0.21 (0-20)	0.02 ± 0.01 (0-3)	0.1 ± 0.03 (0-7)	0.1 ± 0.01 (0-2)	0.3 ± 0.06 (0-10)	
POS	465	4.4 ± 0.10 (1-13)	0.6 ± 0.03 (0-3)	1.1 ± 0.03 (0-3)	1.7 ± 0.03 (1-3)	0.3 ± 0.03 (0-3)	2.8 ± 0.17 (0-21)	0	0.1 ± 0.03 (0-14)	0.02 ± 0.01 (0-2)	0.12 ± 0.03 (0-8)	
POSJ	165	6.7 ± 0.21 (0-14)	0.5 ± 0.04 (0-2)	1.3 ± 0.06 (0-3)	1.8 ± 0.06 (1-3)	0.6 ± 0.07 (0-3)	3.9 ± 0.44 (0-32)	0	1.0 ± 0.13 (0-7)	0.04 ± 0.01 (0-1)	0.9 ± 0.20 (0-16)	
POV	95	3.3 ± 0.13 (0-11)	0.7 ± 0.05 (0-2)	1.3 ± 0.07 (0-3)	2.0 ± 0.07 (1-3)	0.8 ± 0.08 (0-3)	1.0 ± 0.13 (0-5)	0	0.02 ± 0.01 (0-1)	0.1 ± 0.02 (0-1)	0.01 ± 0.01 (0-1)	
POM	172	4.2 ± 0.09 (0-8)	0.6 ± 0.04 (0-2)	1.1 ± 0.06 (0-3)	1.7 ± 0.05 (1-3)	0.7 ± 0.06 (0-5)	3.1 ± 0.23 (0-15)	0.02 ± 0.01 (0-2)	0.03 ± 0.01 (0-1)	0.1 ± 0.03 (0-2)	0.8 ± 0.14 (0-11)	
PPG	346	5.5 ± 0.10 (0-12)	0.7 ± 0.03 (0-3)	0.9 ± 0.04 (0-3)	1.7 ± 0.04 (1-3)	0.2 ± 0.02 (0-2)	1.2 ± 0.13 (0-13)	0.1 ± 0.04 (0-8)	0.1 ± 0.03 (0-3)	0.05 ± 0.02 (0-2)	0.2 ± 0.05 (0-8)	
PPGJ	109	4.1 ± 0.17 (0-9)	0.5 ± 0.05 (0-2)	1.1 ± 0.07 (0-3)	1.6 ± 0.06 (1-3)	0.4 ± 0.07 (0-3)	0.9 ± 0.15 (0-9)	0.1 ± 0.05 (0-4)	0.4 ± 0.09 (0-5)	0.02 ± 0.01 (0-5)	1.5 ± 0.27 (0-12)	
PITJ	25	4.9 ± 0.36 (3-9)	0.8 ± 0.07 (0-1)	1.6 ± 0.16 (0-3)	2.5 ± 0.16 (1-4)	0.4 ± 0.10 (0-1)	1.0 ± 0.39 (0-9)	0	0.2 ± 0.07 (0-1)	0.04 ± 0.04 (0-1)	3.3 ± 1.42 (0-28)	
PIAJ	25	5.2 ± 0.25 (3-8)	1.0 ± 0.12 (0-2)	1.6 ± 0.14 (0-3)	2.6 ± 0.15 (1-4)	0.6 ± 0.10 (0-1)	2.9 ± 0.71 (0-12)	0	0.1 ± 0.06 (0-1)	0.04 ± 0.04 (0-1)	0.5 ± 0.17 (0-3)	
PSAJ	32	5.4 ± 0.31 (3-10)	0.5 ± 0.09 (0-1)	1.8 ± 0.13 (0-3)	2.3 ± 0.16 (1-4)	0.5 ± 0.13 (0-2)	2.1 ± 0.54 (0-10)	0.3 ± 0.21 (0-6)	0.2 ± 0.11 (0-3)	0.2 ± 0.10 (0-3)	0.6 ± 0.34 (0-7)	
PACJ	105	8.9 ± 0.27 (1-15)	0.7 ± 0.06 (0-3)	2.2 ± 0.11 (0-5)	2.9 ± 0.12 (1-5)	1.3 ± 0.12 (0-5)	4.7 ± 0.52 (0-23)	0	0.1 ± 0.03 (0-2)	0.1 ± 0.06 (0-5)	1.4 ± 0.38 (0-20)	

**Tabla 1.18.- FENOLOGÍA Y DESARROLLO DE LA INFLORESCENCIA. DICOGAMIA INTER-FLORAL en las poblaciones naturales y cultivadas del JBCVC. Desarrollo de la inflorescencia: yemas y botones (E0-E2), flores en fase masculina (E3+E4), flores mayoritariamente en fase femenina (E5+E6), total flores disponibles (E3-E6), frutos (E8-E11), fruto maduro (E12). Yemas y gineceos abortados y cicatrices. N= número de inflorescencias.**

**4.4.2. Inflorescencia. Oferta floral por día**

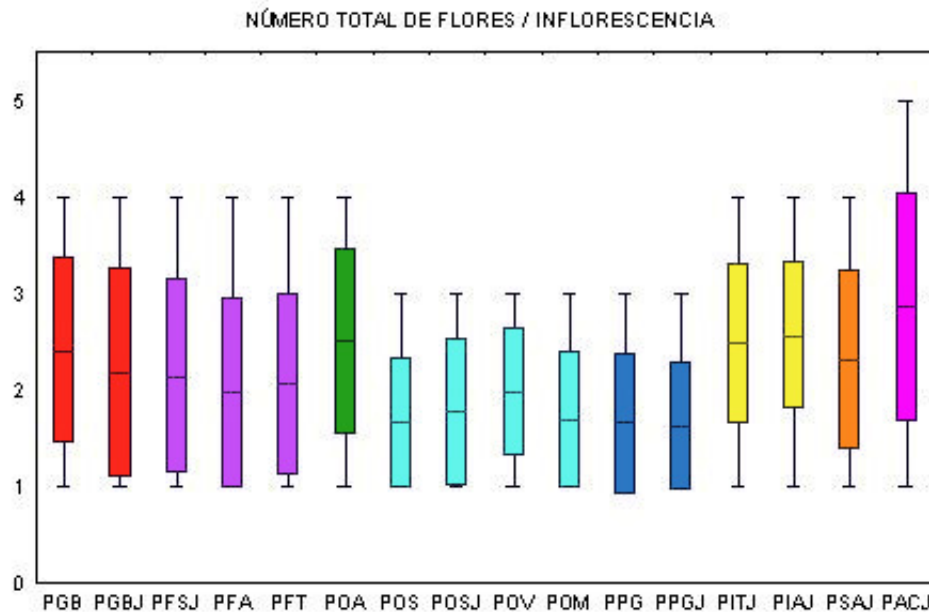
En las Figs.1.65-1.66, Tabla 1.18 y Anexo 1.3 se muestran los resultados de la oferta floral de la inflorescencia. En general, se observa que el número medio de *yemas* por inflorescencia supera siempre al número medio de *flores* disponibles en fase *masculina* y en fase *femenina*.

Asimismo se detectan grandes oscilaciones tanto en el número de *frutos verdes* (con medias entre 0.4 en PGBJ y 4.7 en PACJ) como en el número de yemas (entre 3.3 en POV y 8.9 en PACJ) dependiendo de lo avanzado de la floración.

En todas las poblaciones en relación al número total de *flores disponibles* (E3-E6) de la inflorescencia, las flores en fase femenina (E5-E6) superan a las flores en fase masculina (E3-E4).

En fase masculina se observa el número de flores mínimo en POSJ, PPGJ y PSAJ (0.5) y el máximo en PIA (1.0), PGB, PFT, POA y PIT (0.8), mientras que en fase femenina (E5-E6) la media mínima de flores (0.9) se observa en PPG frente a los máximos de 2.2 en PACJ.

Se detectan diferencias en el número de flores disponibles (E3-E6) por inflorescencia en un día determinado entre los taxones y poblaciones de *Parolinia*, observándose que *P.ornata* (POS, POSJ, POV y POM) y *P.platypetala* (PPG, PPGJ) presentan el menor número de flores disponibles, con medias de 1.6 a 2 y rangos de 1-3 flores.



**Figura 1.67.- Número total de flores disponibles (E3-E6) por inflorescencia.** Las inflorescencias con menos flores disponibles se observan en *P. ornata* (POS, POSJ, POV y POM) y *P. platypetala* (PPG) y con mayor nº de flores en *P. aridanae* (PACJ). La producción de flores es similar en las poblaciones del mismo taxon (naturales y/o cultivadas).

La mayor producción de flores disponibles por inflorescencia se pone de manifiesto en *P. aridanae* (PACJ) con un rango que alcanza las 5 flores y una media de 2.9, seguida por las restantes poblaciones que muestran de 1-4 flores disponibles y valores medios desde 2.6-2.5 en *P. intermedia* y POA a 2.1-2.0 en *P. filifolia*, presentando *P.glabriuscula* y *P. schizogynoides* valores intermedios a éstos (Tabla 1.18 y Fig.1.67).

Los estadísticos descriptivos de los distintos estadios por visita y pico de floración, así como los análisis de Kruskal-Wallis del número total de flores disponibles (E3-E6) por población se muestran en el Anexo 1.3.



**Figura 1.68.- Inflorescencias e individuo. Dicogamia interfloral intra e inter inflorescencias. *P.glabriuscula* (PGB).** Floración hemisincrónica por grupos de inflorescencias. Inflorescencia en ramas péndulas con flores que se exponen horizontalmente funcionando como *antios* individuales o agrupados.

No se detectan diferencias significativas en la producción de flores entre las poblaciones naturales y cultivadas: PGB-PGBJ, POS-POSJ y PPG-PPGJ (Anexo 1.3), lo que permite hacer comparables los datos obtenidos para aquellos taxones donde no se dispone de observaciones en la población natural.

Excepto en *P. ornata* donde POV difiere ligeramente de las demás poblaciones (POS-POSJ-POM), no se observan diferencias significativas entre las poblaciones del mismo taxon ni en *P. filifolia* ni en *P. intermedia* (Anexo 1.3).



**Figura 1.69.- Inflorescencias e individuo. Dicogamia interfloral intra e inter inflorescencias. *P. filifolia* (PFS). Floración hemisincrónica por grupos de inflorescencias. Flores en aspa y cruz.**

#### 4.4.3. Nivel individuo. Disposición floral e inflorescencias

Las inflorescencias en racimos verticales se observan generalmente con las flores expuestas de frente a los polinizadores de manera que, aunque las inflorescencias se encuentren en ramas péndulas de la base del individuo, las flores se orientan de forma más o menos horizontal hacia el exterior del individuo.



**Figura 1.70.- Inflorescencias e individuo. Dicogamia interfloral intra e inter inflorescencias. *P. filifolia* (PFA). Floración hemisincrónica por grupos de inflorescencias. Flores en aspa y cruz.**

Las distintas inflorescencias de un individuo o planta funcionan como unidades de polinización o *antios* formadas por la agrupación de pequeñas inflorescencias (Figs.1.68-1.79).



**Figura 1.71.- Inflorescencias e individuo. Dicogamia interfloral intra e inter inflorescencias. *P. filifolia* (PFT).** Floración hemisincrónica por grupos de inflorescencias. Flores en aspa dos orificios y en cruz con uno.



**Figura 1.72.- Inflorescencias e individuo. Dicogamia interfloral intra e inter inflorescencias. POA.** Floración hemisincrónica por grupos de inflorescencias con flores en aspa y cruz. Inflorescencias e infrutescencias del pico anterior en el mismo ciclo anual. Yema abortada (flecha roja).





**Figura 1.73.- Inflorescencias e individuo. Dicogamia interfloral intra e inter inflorescencias. *P. ornata* (POS).** Floración hemisincrónica por grupos de inflorescencias. Infrutescencia con fruto verde del primer pico y flor del segundo pico. Flor más blanca en fase masculina y flores con ligero cambio de color en los pétalos en fase femenina.

A nivel de *individuo* la producción de inflorescencias parece ser bastante sincrónica según grupos sucesivos de las mismas durante el mismo periodo de floración (Figs.1.68-1.79), en los cuales la dicogamia puede ocurrir de forma *hemisincrónica*, según terminología de WEBB & LLOYD (1986) ya que puede haber solapamiento entre las distintas inflorescencias con flores en fase masculina de exposición de polen y flores en fase femenina con receptividad estigmática, pudiendo por tanto ocurrir la auto-polinización dentro y entre inflorescencias de una misma planta, en el caso de que estas especies de *Parolinia* fueran auto-compatibles.



**Figura 1.74.- Inflorescências e individuo. Dicogamia interfloral intra e inter inflorescencias. *P. ornata* (POV).** Floración hemisincrónica por grupos de inflorescencias. Flores con cambio de color a rosa en la fase femenina generalmente en cruz y pétalos revolutos y flores más blancas en fase masculina generalmente en aspa y más cerradas.



**Figura 1.75.- Inflorescencias e individuo. Dicogamia interfloral intra e inter inflorescencias. *P. ornata* (POM).** Floración hemisincrónica por grupos de inflorescencias. Flores donde se aprecia un ligero cambio de color a rosa en los pétalos, generalmente más en cruz y resolutos, de las flores femeninas en relación a flores más blancas en fase masculina generalmente en aspa.



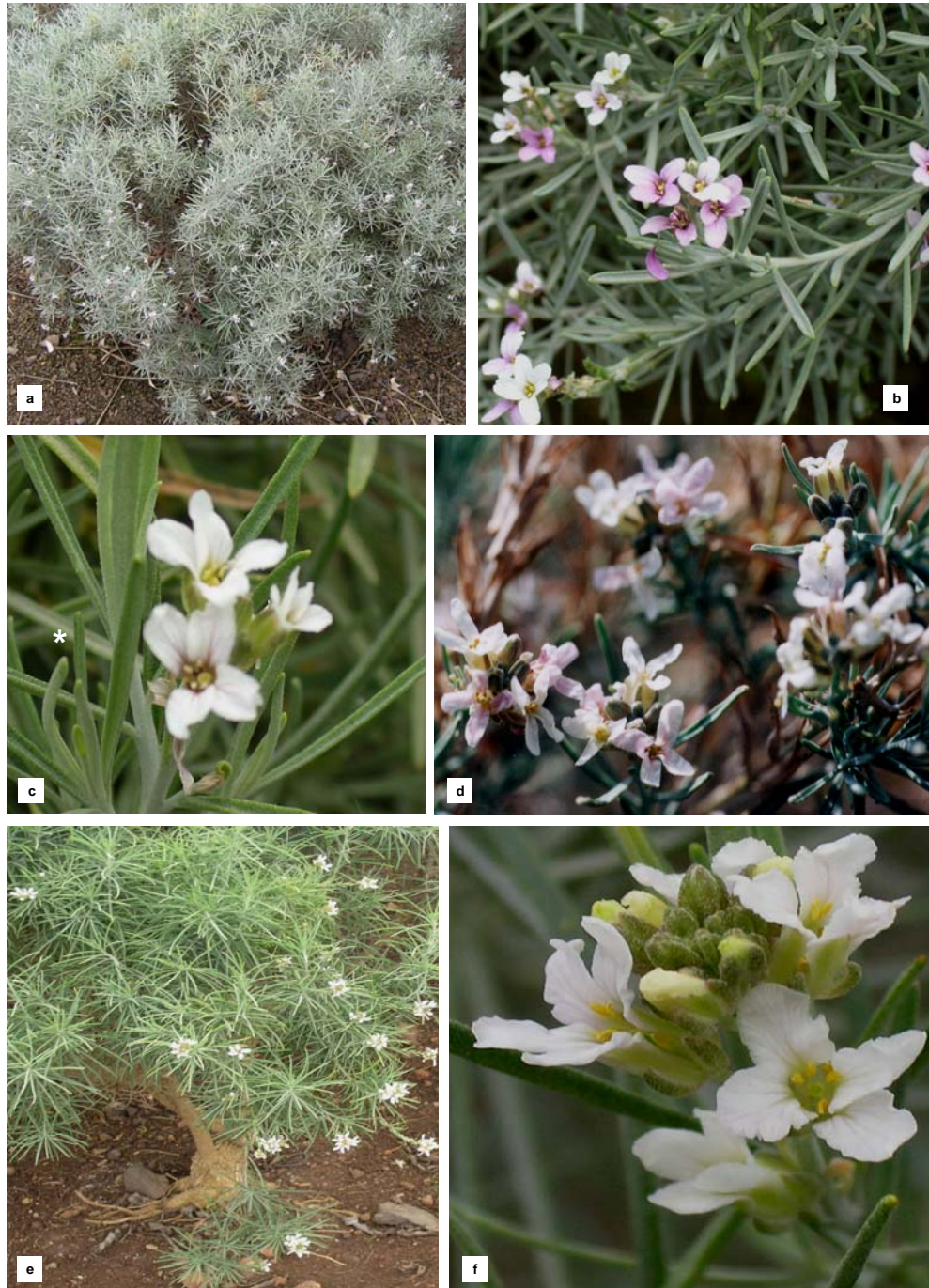
**Figura 1.76.- Inflorescências e individuo. Dicogamia interfloral intra e inter inflorescencias. *P. platypetala* (PPG).** Floración hemisincrónica por grupos de inflorescencias. Flores femeninas donde se aprecia un ligero cambio de color a rosa en los pétalos generalmente más en cruz y flores más blancas en fase masculina generalmente en aspa.



**Figura 1.77.- Inflorescencias e individuo. Dicogamia interfloral intra e inter inflorescencias. *P. intermedia* (PIT).** Floración hemisincrónica por grupos de inflorescencias. Cambio de color de las corolas con flores en aspa más blancas y en fase masculina o en cruz más coloreadas y en fase femenina.

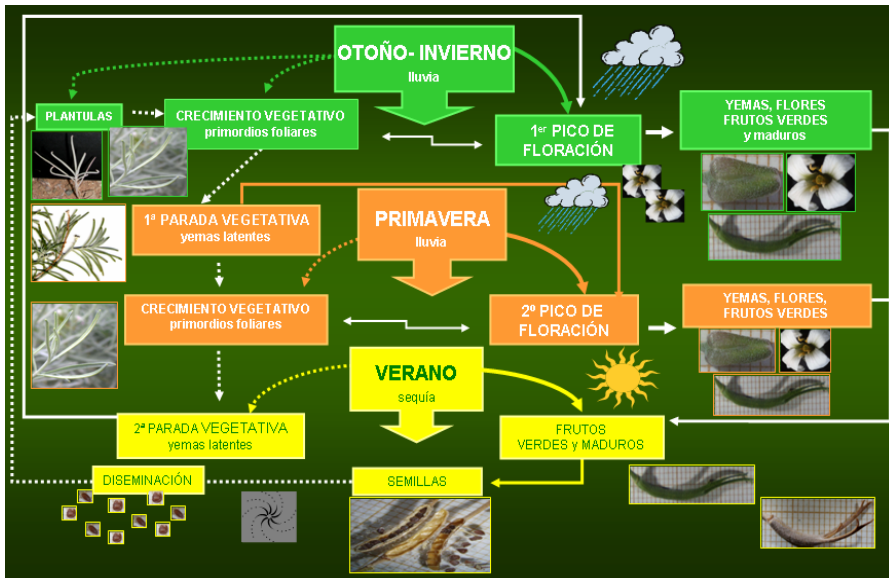


**Figura 1.78.- Inflorescencias e individuo. Dicogamia interfloral intra e inter inflorescencias. *P. intermedia* (PIA).** Floración hemisincrónica por grupos de inflorescencias. Intenso cambio de color de la corola con flores en cruz más coloreadas en fase femenina y más blancas en fase masculina generalmente con los pétalos en aspa.

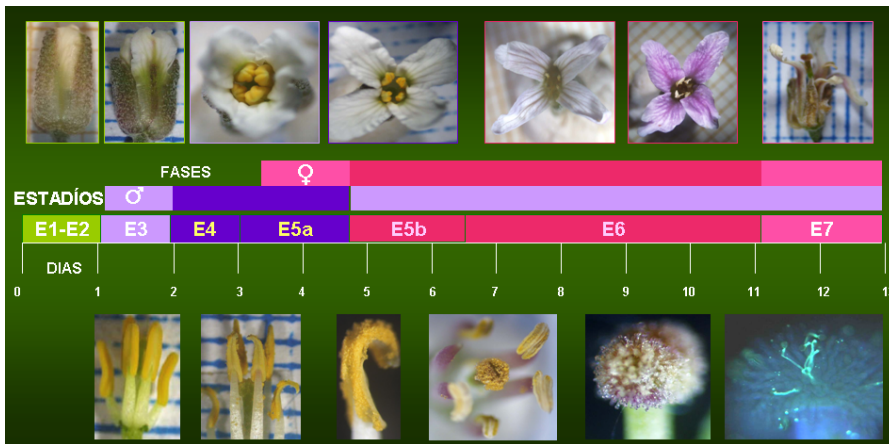


**Figura 1.79.-** Inflorescencias e individuo. Dicogamia interfloral intra e inter inflorescencias. *P. schizogynoides* PSA (a, b, c) y *P. aridanae* PAC (c, d, e). Floración hemisincrónica por grupos de inflorescencias o antios. Cambio de color de la corola en fase femenina y pétalos en aspa o cruz (b, d). Inflorescencia y primordios foliares (\*) con estadios más jóvenes con pétalos verticales en PSA (c). Inflorescencia con yemas, botones y estadios más jóvenes (E3-E4) algunos con pétalos verticales (E3) en PAC (f).





## CAPÍTULO I



## Discusión y Conclusiones



## 5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

---

### 1. FENOLOGÍA ESTACIONAL Y CICLO VITAL

En todas las especies del género *Parolinia* el *ciclo vital* está relacionado directamente con la pluviometría. Se han observado *dos picos de floración* (otoño y primavera) íntimamente relacionados con el régimen de lluvias, aunque el segundo no suele presentar la misma intensidad que el primero. Los periodos de fructificación precedidos por los de floración, suele quedar inmersos en las dos paradas vegetativas con yemas latentes, frutos verdes y maduros. El *crecimiento vegetativo* se produce casi simultáneamente con el *periodo reproductivo* de manera que los individuos pueden presentar primordios *foliares* que coexisten con yemas activas, flores, frutos verdes y maduros.

En verano durante la *parada vegetativa* más larga y patente, en el ápice de las infrutescencias, se observan *yemas latentes* inactivas, que con las primeras lluvias del otoño continúan de nuevo su desarrollo, hecho que se ha interpretado como un mecanismo de floración inmediato, en el que las plantas pueden desarrollar flores en un periodo mucho más corto. Ninguna de estas especies pierden sus hojas en el periodo estival y la formación de nuevos primordios foliares no comienzan hasta el inicio de la floración.

Igual que *Parolinia*, otros endemismos canarios también presentan dos picos de floración, igualmente relacionados con el régimen de lluvias y en los que también el segundo pico no siempre tiene la misma intensidad que el primero. Ejemplos frecuentes se pueden encontrar en *Neochamaelea pulverulenta* (Cneoraceae), *Rumex lunaria* (Polygonaceae), *Maytenus canariensis* (Celastraceae), *Echium decaisnei* (Boraginaceae), etc., (PÉREZ DE PAZ, 2002; PÉREZ DE PAZ *et al.*, en prensa). A diferencia de *Parolinia* en otros endemismos canarios, durante la parada vegetativa, los individuos pierden todas sus hojas y el inicio del nuevo ciclo anual comienza con la formación de primordios foliares. Este sería el caso de algunas especies de *Argyranthemum* (OLANGUA *et al.*, 2004).

#### Fenología estacional. Filogenia y factores ambientales

Según HELENURM & BARRETT (1987) en un estudio de herbáceas forestales boreales llegaron a la conclusión que la *filogenia* es el factor principal que influye en la evolución de los patrones reproductivos (floración y fructificación) pudiendo determinar los periodos de floración, considerando que también pueden influir *factores abióticos* pudiendo ser generalmente más importantes que los bióticos.

BAWA, KANG & GRAYUM (2003), en su análisis de los patrones de floración de 302 especies arbóreas de bosques tropicales húmedos comprobaron el control filogenético respecto a la *época*, *duración* y *frecuencia* de la floración, examinando el efecto de cada una de estas variables sobre las otras dos. Sus conclusiones fueron que entre especies de la misma familia la filogenia influye en la *frecuencia* pero no en la época ni la duración de la floración (BAWA *et al.*, 2003). Otros autores sin embargo, creen que la época de floración es filogenéticamente conservativa encontrando que la *filogenia* también influye en caracteres reproductivos como, la longevidad de la flor, masa de las semillas, forma del fruto, etc (JOHNSON, 1992; WRIGHT & CALDERON, 1995). La fuerte similitud en la época y duración de la floración entre congéneres y cofamiliares especialmente de monocotiledóneas fue una sorpresa que se explica por el refuerzo del patrón filogenético de

las adaptaciones y especies que inicialmente comparten fenologías florales similares, siguen sometidas a fuerzas selectivas similares como freno a las mutaciones.

En *Parolinia* la *época, duración y frecuencia* de la floración puede estar determinada *filogenéticamente* y *reforzada* por el *estasis ecológico* de las fuerzas selectivas ambientales, donde el ecosistema del piso basal, laderas soleadas de los barrancos de las islas, podría estar manteniendo la estacionalidad de su ciclo vital. De todas formas, la influencia del régimen variable de pluviometría de Canarias, como detonante de la floración de *Parolinia*, le confiere cierta plasticidad en la homogeneidad estacional de su ciclo vital (y posiblemente la temperatura en la longevidad de la flor), coincidiendo además con la idea de HELENURM & BARRETT (2000) y BAWA, KANG & GRAYUM (2003) que, en las especies boreales y tropicales las variables abióticas parecen influir localmente de forma más directa y determinante.

Según algunos autores, en regiones tropicales la estacionalidad de la floración depende de los periodos secos y húmedos y puede verse reflejada de forma más patente en las diferentes poblaciones de una sola especie, cuyo rango se extiende desde zonas húmedas a secas. La *lluvia* o la *temperatura* actúan de detonantes para la floración, considerando también la disponibilidad de los *polinizadores* como otra razón indirecta (ENDRESS, 1994). En otro estudio a nivel *comunidad* con géneros tropicales de la familia *Arecaceae* (HENDERSON *et al.*, 2000) se observó que no mostraban un claro patrón estacional con las precipitaciones, aunque algunas especies florecieran fundamentalmente en la estación de lluvias y otras en la seca. Sin embargo observaron en las cuatro comunidades, que la época de floración de las especies podía estar relacionada con la de otros géneros de similar sistema de polinización y fenología también similar, concluyendo que los *factores bióticos* también tienen importancia en la fenología.

En *Parolinia* la homogeneidad estacional de su ciclo vital parece estar controlada filogenéticamente, aunque también íntimamente ligada al régimen de lluvias que actúa como detonante en el inicio del periodo de floración. La talla pequeña de las semillas y su naturaleza alada, podría relacionarse con la diseminación y régimen de vientos locales en la época estival.

Como indican algunos autores, los periodos de *floración* más largos son comunes en especies con floración en invierno-primavera (RODRIGUEZ-RIAÑO, ORTEGA-OLIVENCIA & DEVESA, 1999) donde además se ha visto que producen diariamente menos flores. La explicación es que en primavera aumenta el número de especies que compiten por los mismos polinizadores y la selección, que va en contra del flujo génico inter-específico, obliga a un acortamiento de la *oferta floral diaria*.

En las distintas especies de *Parolinia*, no se confirma este mismo patrón. La larga floración del primer pico mantiene una mayor oferta floral en la población, toda vez que se produce un mayor número de inflorescencias por individuo, que en el segundo pico de floración.

### **Fenología estacional y ciclo vital. Cambio climático**

En Canarias, los resultados obtenidos en *Parolinia* acerca del *tiempo, duración y frecuencia* de la floración parecen predecir que además de estar forzados filogenéticamente, el factor abiótico (régimen irregular de precipitaciones) actúa como detonante estacional de la floración.

Ante el actual contexto de *cambio climático*, se hacen necesarios estudios fenológicos para predecir las consecuencias del incremento de la temperatura y otras variables climáticas sobre los patrones fenológicos de las especies y sus consecuencias en el ciclo vital. Sería necesario, realizar estudios fenológicos estacionales y *ciclo vital* de las especies a nivel de comunidad vegetal, para diferenciar el componente filogenético de los patrones fenológicos y valorar la influencia de las variables ambientales abióticas en las distintas fases del ciclo vital de cara al *cambio climático*.

En concreto los periodos de floración y fructificación se consideran como los estadios fenológicos más lábiles y significativos del *ciclo vital*, donde se podría valorar la sensibilidad ante el cualquier cambio climático. La alteración de los procesos de floración y fructificación, podría redundar en una mayor plasticidad y amplitud ecológica en unas especies (vía evolutiva), o en una vía irremediable de extinción para otras, cambiando a largo plazo, la estructura y composición de las comunidades vegetales y floras locales (CHUINE, BELMONTE & MIGNOT, 2000; LLORENS & PEÑUELAS, 2005; BRAMWELL, 2009).

Asimismo el conocimiento de la incidencia de las fuerzas ambientales abióticas (climáticas) sobre los factores bióticos (simbiosis, parasitismo, polinizadores y dispersores) principalmente con *síndromes isleños* de adaptaciones muy específicas y locales, sería de especial importancia por su repercusión en los procesos de establecimiento de plántulas y mantenimiento de las poblaciones naturales de las floras isleñas (BRAMWELL, 2009).

En este sentido, algunos autores recomiendan la confrontación con épocas pasadas de cambio climático donde los estudios de paleoecología: polen fósil, reconstrucción de las vegetaciones y periodos de extinción, ayudarían a predecir asimismo la influencia del cambio climático actual (PETIT, HAMPE & CHEDADI, 2005; BLACKMORE, 2007).

## 2. FENOLOGÍA FLORAL. FASES DE LA FLOR

Para caracterizar el desarrollo de la flor de *Parolinia* se han establecido 8 estadios aunque los patrones pueden cambiar ligeramente según las especies: E0: *yema*, E1: *botón cerrado*, E2: *botón abierto*, E3: *flor inmadura con los pétalos no expandidos*, E4: *flor joven masculina con los pétalos expandidos y anteras dehiscentes*. E5a: *flor con androceo y gineceo expuesto cubierto de polen*, E5b *flor femenina con cambio de color (pétalos, androceo y gineceo)*, E6: *prolongación de la fase femenina* y E7: *flor marchita con pérdida de verticilos*.

Los estadios E0-E2 corresponden a *yemas* y *botones* florales con verticilos sin desplegar hasta el estadio E3 *de flor inmadura no expandida* y estadio E4 *de flor joven expandida con comienzo de dehiscencia y androceo expuesto*. Las flores se encuentran generalmente con los pétalos en *aspa* rodeando un orificio alargado o dos más pequeños y redondeados. A partir de este estadio, las flores *cerradas* y *profundas* se van desdibujando (según taxones) a medida que se desarrollan, aunque en algunos taxones (*P.ornata* y *P.platypetala*) permanecen fundamentalmente casi cerradas. La *fase masculina* se continúa en el estadio E5a de flores más frecuentemente en cruz con *anteras dehiscentes* (100%) y *gineceo expuesto cubierto de polen*, pudiendo permanecer expuesto en la superficie del *estigma* dependiendo de los polinizadores (E6) hasta que desaparece sensiblemente (E7).

A partir de la *dehiscencia total*, las anteras comienzan a perder polen (según la afluencia de polinizadores) sufriendo una serie de cambios que afectan a la forma y posición

de las tecas, respecto a su propio eje o al de su filamento estaminal, hasta que se vacían completamente (E6-E7).

### Reconsideración de las fases masculina y femenina de la flor

En los ocho estadios descritos de *Parolinia* se pueden reconsiderar algunas remodelaciones a partir del estadio E4 donde comienza la *dehiscencia de anteras* o fase masculina:

- *Estadio E4: dehiscencia de anteras* en la mayoría de los taxones a excepción de PGB, PFA, POM y PSA (<70% de anteras dehiscentes). Gineceo muy bajo con *estigma* cubierto de polen solo en el margen. Duración de 1-2 días.

- *Estadio E5: flor masculina*. Con *dehiscencia* generalizada (100%) las anteras disminuyen su contenido polínico a medida que avanza el estadio (antiguo E5a) según afluencia de polinizadores. *Estigma* bien visible más cubierto de polen. *Tubos polínicos* en el *estilo* de casi todas las poblaciones, a excepción de POM y PSA todavía con tubos solo en el *estigma*. Duración de 1-2 días.

- *Estadio E6: flor femenina*. Se considera la *fase femenina por excelencia* ya que todas las poblaciones presentan estigmas receptivos con *tubos polínicos* que pueden alcanzar el ovario y óvulos. El principal marcador de esta fase (antigua E5b) es el *cambio de color* del androceo y gineceo. *Anteras* medio vacías con *estigma* cubierto totalmente de polen. Duración de 2-3 días.

- *Estadio 7. Flor femenina e inicio de marchitez*. *Pétalos* que pierden turgencia, *anteras* prácticamente vacías que continúan *cambiando*, recurvándose, arqueándose, o girando horizontalmente en L y/o T, y/o se retuercen helicoidalmente (antiguo E6). El *gineceo* continúa creciendo pudiendo sobrepasar el orificio de la flor. El *estigma* todavía con polen, intensifica el color violeta. *Los tubos polínicos* llegan al ovario y óvulos de forma generalizada (100%). Duración de 2-3 días.

- *Estadio 8. Flor marchita con pérdida de verticilos*. Marchitez (antiguo E7) con pérdida paulatina de la corola junto con los estambres, de manera que al final del estadio se conserva exclusivamente el gineceo. Duración 1-2 días aunque la caída de verticilos se puede retardar según el viento.

Estos ocho estadios de *Parolinia*, quedan enmarcados en los cuatro establecidos para dos Brassicaceae (*Brassica juncea* y *Sinapis alba*): (i) yema, pétalos no expandidos; (ii) corola abierta e inicio de la dehiscencia de anteras; (iii) corola expandida con exposición de polen; (iv) corola completamente abierta, después de la exposición del polen (MASIEROWSKA, 2003). Asimismo los estadios de *Parolinia* coinciden en general con los nueve establecidos de *Streptanthus tortuosus* otra Brassicaceae, aunque el desarrollo de los estambres en esta especie no es homogéneo y se encuentra separado en estadios distintos según tres pares desiguales (PRESTON, 1991), a diferencia de *Brassica*, *Sinapis* y *Parolinia*, donde ambos verticilos de estambres exponen el polen casi simultáneamente.

### Duración del ciclo de la flor y longevidad

En relación a la duración del ciclo y longevidad floral de *Parolinia* se dan ligeras variaciones durante la misma estación que pueden depender de la temperatura, pudiendo acortarse en los meses estivales. Muchas veces el alargamiento del ciclo floral, depende de la caída de los verticilos de la corola en el estadio E8. En *Parolinia* el alargamiento del ciclo

floral, puede oscilar entre 7 y 12 días dependiendo de la temperatura, coincidiendo con una longevidad similar con especies del género *Matthiola* (*M.longipetala* y *M.tricuspidata*) de 7 y 8 días respectivamente (KUNIN & SHMIDA, 1997) y de 11 días en *Streptanthus tortuosus* (PRESTON, 1991), contrastando fuertemente con las flores de un día de *Lepidium ruderale* o *Sinapis alba* y *Brassica juncea* con 1.5 y 2 días respectivamente (KUNIN & SHMIDA, 1997; MASIEROWSKA, 2003).

Aunque hay algunos autores que mantienen que la *longevidad* floral o *tiempo en que las flores permanecen abiertas y funcionales* está relacionada con la *ecología* de la flor más que con la *filogenia* (VESPRINI & PACINI, 2005), el ciclo de la flor es importante para entender la ecología de la polinización como un proceso dinámico en el que pueden influir también variables ambientales de carácter abiótico (RODRÍGUEZ-RIÑO et al., 1999).

En las angiospermas, la *longevidad floral* parece estar asociada al grupo taxonómico, sistema de cruzamiento, ecología o hábitat y tipo de polinizador, siendo además una característica que influye en la cantidad de polen recibido y diseminado por una planta, y por lo tanto, importante para su eficacia reproductiva (ENDRESS, 1994; SCHOEN & ASHMAN, 1995). Al parecer, las flores de larga duración o longevidad se favorecen por la presencia de *dicogamia* en relación a la *homogamia* que favorece flores de corta duración (SCHOEN & ASHMAN, 1995).

Al igual que en otros grupos (Genisteeae) donde el ciclo de la flor está correlacionado con la temperatura (RODRIGUEZ RIAÑO et al., 1999), según los resultados obtenidos en este trabajo, la longevidad floral en las especies de *Parolinia*, parece estar fijada genéticamente aunque influida por las condiciones climáticas de temperatura, alargándose en los periodos más fríos y húmedos y acortándose en los periodos más cálidos y secos. No obstante, se debe tener en cuenta que también los cambios del ciclo y longevidad floral se pueden asociar a las visitas de *polinizadores* que al parecer acortan el ciclo, acelerando la senescencia (PRESTON, 1991).

### Flor y síndromes de polinización asociados a la dicogamia

Según diferentes autores las distintas manifestaciones de la flor a lo largo de su desarrollo o *estadios fenológicos*, principalmente asociados a los cambios de la fase masculina y femenina o *dicogamia*, se han interpretado como síndromes de *polinización* en los que la selección ha actuado favoreciendo el *reclamo* y disponibilidad del polen a los insectos a modo de señales visuales de recompensa (CLEMENTE & HERNÁNDEZ, 1978a; LLOYD & WEBB, 1986; WEISS, 1995; GOMEZ, PERFECTTI & MARTINEZ CAMACHO, 2005).

#### *Periantio. Disposición de los pétalos, cambio de color y protandria*

En *Parolinia* durante los primeros *estadios* relacionados a la fase masculina se puede encontrar dos tipos de flor: i) *normal* que permite ver fácilmente el androceo (frecuente en las especies PG, PI y PS) y ii) *profundo*, donde apenas se vislumbra el androceo que no alcanza el orificio (frecuente en las especies PP y PO). Estos tipos parecen estar asociados a la longitud del cáliz, más corto en la flor normal y más largo en la flor profunda, sin descartar la longitud de los filamentos estaminales que habría que considerar y evaluar pero que con los datos actuales parecen influir de forma secundaria.

En Brassicaceae, los pétalos pueden presentarse en *aspa* o cruz de San Andrés o en forma de *cruz* griega (CLEMENTE & HERNÁNDEZ, 1978a). En *Parolinia* los dos tipos de

disposición que configuran dos tipos de flor suelen ir asociados a las fases masculina y femenina: i) *flores con pétalos en aspa, generalmente en estadíos más jóvenes de flor masculina que pueden delimitar dos orificios o uno alargado* y ii) *flores con pétalos en cruz rodeando un orificio circular generalmente en estadio más avanzado femenino*. En este mismo sentido GOMEZ, PERFECTTI & MARTINEZ CAMACHO (2005) señalan como justificación de las flores zigomorfas y actinomorfas de una especie del género *Erysimum* son consecuencia de una fuerte selección ante las presiones selectivas de *polinizadores* específicos.

Los cambios en la *disposición* de los pétalos (*en aspa* en estadíos tempranos de fase masculina a *en cruz* en estadíos más avanzados de fase femenina) pueden encontrarse asociados a cambios de color en el androceo y gineceo, razón por la cual pudieran ser considerados como marcadores e indicadores fenológicos de la flor con incidencias en los polinizadores, y por tanto considerados síndromes florales de polinización.

Los *cambios del color* de la corola desde la fase masculina a la femenina, se hacen más patentes e intensos en las especies de las islas de Tenerife, *P. intermedia* (PIT y PIA) y de La Gomera, *P. schizogynoides* (PSA). Menos patente en las especies de la isla de Gran Canaria, en las tres poblaciones (POM, POS y POV) de *P. ornata*, *P. platypetala* (PPG), *P. glabriuscula* (PGB) y también en poblaciones de *P. filifolia* (PFT, PFA y POA) donde el cambio es prácticamente inapreciable (solo en los nervios) con una aparente uniformidad incluso dirigida a los aromas de la flor quizás relacionados con el néctar.

Hay que distinguir también cambios de color asociados a síntomas de senescencia floral que van acompañados del marchitamiento del cáliz y corola que acaban por cerrarse y caer (LLOYD & WEBB, 1986) que de la misma manera se han observado en las especies de *Parolinia*.

#### *Androceo y gineceo. Cambio de color, polinización y protandria*

La exposición o *presentación secundaria de polen* se ha observado (marginalmente) sobre el estigma de la flor de *Parolinia* desde estadíos tempranos (E4) donde puede haber comenzado la dehiscencia pero todavía no hay receptividad estigmática. El estigma puede observarse cubierto en el E5 pudiendo permanecer a veces así hasta el marchitamiento de la flor (E7). Esto se explica, por la forma en que tiene lugar la dehiscencia de las anteras, donde el desgarramiento longitudinal-lateral de la teca y liberación de polen se orienta directamente hacia el estigma, depositándose primero en los bordes hasta que queda totalmente cubierto, hecho que se refuerza porque no existe hercogamia (anteras y estigmas no están separados espacialmente).

La *posición del estigma* respecto a las anteras laterales y medias sugiere que ambas podrían ser las suministradoras del *polen* del estigma, en todas las poblaciones excepto en PIA y PSA que solo podrían ser las anteras laterales. Una posible respuesta podría estar en que la tetradinamia de *Parolinia* favorece a las *anteras laterales* (cortas) como suministradoras de polen a insectos de pequeño tamaño (moscas, pequeños escarabajos, etc.) que entran en la flor en busca de néctar, mientras que las *anteras medias* podrían ser suministradoras de polen a insectos de mayor tamaño (abejas, avispas, etc.).

En *Parolinia* la *protandria* (exposición de polen antes que del estigma) viene acompañada de cambios de color. Al final de la fase masculina, una vez que se considera iniciada la fase femenina (E6) de la flor, todas las especies presentan cambios de color en el androceo (filamentos estaminales) y gineceo (papilas del estigma) confirmando que este grupo de especies, pueden entrar a formar parte de los géneros de Brassicaceae que,

según WEISS (1995), poseen mecanismos de cambio de color en la flor asociado al cambio de la fase masculina a la femenina.

También se ha detectado cambio de color asociado a la *protandria* en especies de *Erysimum* (*E.albescens*) endemismo de la isla de Gran Canaria acompañada de cambio de color de los pétalos blancos que se tornan azul-violeta en fase femenina (PÉREZ DE PAZ & FEBLES, sin publicar) como las dos poblaciones de *P.intermedia* (PIT y PIA) y *P.schizogynoides* de La Gomera (PSA). También presentan protandria las especies macaronésicas del género *Diplotaxis* en Cabo Verde (RUSTAN, 1996). En relación a la fase femenina PRESTON (1991) observa crecimiento del gineceo en *Streptanthus* a medida que va desarrollándose la flor y en cambio NIETO FELINER (1991) solo aprecia crecimiento en los pétalos de *Erysimum*.

De cualquier forma los recursos del androceo y gineceo en *Parolinia* también van a estar íntimamente relacionados a los *sistemas de cruzamiento* mediante el *ratio* Polen/Óvulo de CRUDEN (1977) como se verá en el Capítulo II.

### ***Parolinia*. Dicogamia incompleta y fuerzas evolutivas**

Se puede decir que la *dicogamia* floral en el género *Parolinia* es *incompleta* toda vez que las fases masculina y femenina se superponen a partir del estadio E5a donde la exposición de polen coincide con la *receptividad estigmática* de los estadios E5b y E6.

La misma *dicogamia incompleta* de *Parolinia* ocurre también en otras Brassicaceae. En *Streptanthus tortuosus*, cuyos estigmas no son receptivos hasta la fase de transición estaminada-pistilada justo antes de la expansión estigmática (PRESTON, 1991). En otros géneros (*Brassica* y *Sinapis*) la *dicogamia* parece ser también *incompleta* y la *protoginia* parcial en relación a la fase masculina que comienza antes que finalice la femenina (PROCTOR, YEO & LACK, 1996; MASIEROWSKA, 2003). Sin embargo, de acuerdo con estos autores *Brassica juncea* es una especie con *protoginia* y auto-compatible: en los botones florales de la *mostaza* los estigmas se proyectan generalmente por encima de los pétalos (que se hacen receptivos inmediatamente) la tarde anterior a la apertura de las flores.

Conviene destacar que el mecanismo de la *dicogamia incompleta* presente en *Parolinia* (*protandria*) refuerza las *hipótesis* propuestas por LLOYD & WEBB (1986) y BARRETT (2003):

#### *Exposición prolongada de polen que garantiza los polinizadores en el estigma receptivo*

Todas las especies de *Parolinia* son *protándricas* con la dehiscencia de las anteras en estadios tempranos (E4-E5a) y exposición de polen en el estigma. La exposición secundaria de polen en el *estigma (pollen presenter)* como órgano suministrador de polen (además de las anteras) perdura durante la fase femenina de la flor (E5b), alargando el reclamo de polinizadores y garantizando su presencia durante la fase femenina. La ventaja de esta *exposición secundaria (pollen presenter)* es que permite al polen y estigma formar parte de la misma *unidad de polinización* permitiendo la retirada y deposición del polen al mismo tiempo.

La *exposición secundaria* de polen con el *estigma* como órgano suministrador es un síndrome de polinización más o menos generalizado que se ha observado en distintos grupos vegetales. En la mayoría de los casos se ha relacionado con taxones alógamos donde se evitan interferencias androceo-gineceo por *dicogamia* (protandria) impidiendo la

auto-fecundación por mecanismos de auto-incompatibilidad (LADD, 1994; HOWELL *et al.*, 1993; O'BRIEN, 1996; MEDAN & ARCE, 1999) estrategia asimismo compartida por el género *Parolinia*.

#### *Favorecer un tipo de flor que impide interferencias polen-estigma*

Los tipos de flores que evitan interferencias *polen-estigma* se pueden configurar por diferentes estrategias que durante el desarrollo floral, distancian al androceo del gineceo, favoreciendo la efectividad en la unidad de polinización, al mismo tiempo que se evita la pérdida de recursos. En *Parolinia* como en otras angiospermas, la presencia de estos mecanismos que evitan las interferencias androceo-gineceo se justifica también de forma efectiva:

##### *- Señales de recompensa en los estambres*

Los estambres actúan como señales de recompensa en forma de grandes anteras con mucho polen, desde que las tecas se hacen dehiscentes y se expone el polen, hasta que se vacían y los estambres marchitan o caen.

##### *- Movimiento del androceo o gineceo: protandria y movimiento de anteras*

Para evitar la interferencia polen-estigma, las flores protándricas de *Parolinia* resuelven al mismo tiempo dos problemas, retrasar el gineceo y apartar el androceo: en un primer momento mientras que el polen se expone en las anteras, el estigma no receptivo también está cubierto de polen. Cuando se vuelve receptivo, las anteras, a medida que se vacían, se alejan (adoptando una posición más o menos horizontal) para no obstaculizar el acceso de los polinizadores al estigma.

En *Parolinia* como en algunos géneros de otras familias se observan una serie de cambios en el androceo, después de liberar el polen que se interpretan como una forma de evitar interferencias con el gineceo, presentando un mejor acceso de los polinizadores al estigma receptivo. Una vez que ha tenido lugar la dehiscencia longitudinal de las anteras, se observan cuatro tipos de cambios según la forma y disposición de las *tecas vacías*, que pueden o no ser consecutivos, simultáneos y variar según taxones:

i) *Recurvamiento* de los ápices hasta que se hacen más o menos revolutos, que puede afectar a toda la antera. ii) *Giro horizontal* de la antera respecto al filamento estaminal: iia) *incompleto en L*, cuando la porción apical de la teca gira horizontalmente quedando libre mientras el resto permanece vertical como el filamento y iib) *completo en T*, cuando el giro también afecta a la porción terminal de la antera disponiéndose totalmente horizontal en T respecto a su filamento. iii) *Enrollamiento helicoidal* a lo largo del eje de la antera. iv) Separación progresiva de la base de las tecas vacías *a modo de T invertida*.

Tales cambios que se consideran como especializaciones del androceo al proceso de polinización, se manifiestan en otros grupos. Las anteras en horizontal se ha observado en especies canarias del género *Echium* (MORA *et al.*, en prep.) y las anteras recurvadas o en espiral en algunos géneros de la familia Gentianaceae (MANSION & STRUWE, 2004). En Brassicaceae, como en *Parolinia*, el género *Biscutella* el cambio de posición de las anteras en relación al estigma, parece responder a patrones que varían según edad de la flor de manera que las anteras pueden cambiar a posición horizontal, cuando las tecas se encuentran casi vacías (OLWOKUDEJO & HEYWOOD, 1984).

##### *- Cambios post-exposición o de senescencia*

De acuerdo a las hipótesis de LLOYD & WEBB (1986) en *Parolinia* se ha observado que la *senescencia* también va acompañada por cambios en los verticilos florales. Los pétalos van perdiendo turgencia y cambiando de color, marchitándose y cayendo, al mismo



tiempo que cesa la producción de néctar y el olor. Los cambios externos del periantio van acompañados por cambios en los verticilos sexuales donde se intensifica el color, las anteras pierden polen, cambian de posición hasta que caen con los estambres, y se observa de forma manifiesta el desarrollo del gineceo (cuando se ha producido fecundación).

En las especies de *Parolinia* los cambios de la flor durante la senescencia pueden tener además otras consecuencias: a) con el cese de los síndromes de reclamo y recompensa, la planta reserva recursos para la formación de frutos y semillas; b) la senescencia también hace a las flores menos llamativas, favoreciendo que los visitantes se dirijan a las flores que ofrecen recompensa permitiendo la dispersión y recepción del polen, al mismo tiempo que se evitan *visitas* superfluas a flores previamente visitadas; c) se reduce la interferencia polen-estigma y no se desperdicia polen en flores no receptivas; d) se evitan los predadores potenciales atraídos por los reclamos florales.

### 3. INFLORESCENCIA. DICOGAMIA INTERFLORAL

Actualmente se reconoce como *dicogamia interfloral* de una *inflorescencia* con flores hermafroditas, cuando las flores en fase masculina no coinciden con flores en fase femenina que se exponen en diferentes tiempos.

Las flores de *Parolinia* se encuentran en una pequeña inflorescencia o *racimo* con crecimiento acrópeta (de la base al ápice), donde pueden coexistir desde flores marchitas a maduras en fase femenina (más coloreadas) en posición más basal, flores jóvenes en fase masculina (generalmente blancas), junto con botones y yemas en el ápice.

#### Inflorescencia

Como en la mayoría de las especies protándricas con inflorescencias verticales, entomógamas y desarrollo floral acrópeta, no se evita la interferencia interfloral excepto por la presencia de auto-incompatibilidad (WYATT, 1982; RICHARDS, 1986 y 1997; LLOYD & WEBB, 1986; MEDAN, 1994; MEDAN & ARCE, 1999; BARRETT, 2003).

En una *inflorescencia* de *Parolinia*, la *dicogamia interfloral* se considera *asincrónica* de manera que no se evita la fecundación entre las flores (geitonogamia), en el supuesto que este grupo de especies fuera auto-compatible.

En todas las poblaciones las flores en fase femenina (E5-E6) más coloreadas superan a las flores en fase masculina (E3-E4) más blancas. Sin embargo PRESTON (1991) encuentra en *Streptanthus* una mayor proporción de flores en *fase masculina* que además se correlacionan negativamente con el número de flores por planta (72-80%). En ambos casos parece indicar una íntima relación con los polinizadores pero con diferente estrategia, mientras en *Streptanthus* se favorece la liberación de polen de las anteras, en *Parolinia* se favorece la recepción de polen en el estigma.

#### Individuo

En todas las especies del género *Parolinia*, la producción de inflorescencias a nivel *individuo*, tiene lugar por grupos, que se producen de forma sucesiva durante el mismo periodo de floración, y donde cada uno funciona de manera casi sincrónica. Las inflorescencias en racimos verticales se observan con las flores expuestas de frente a los

polinizadores de manera que, aunque las que se encuentren en ramas péndulas de la base del individuo, sus flores se orientan de forma más o menos horizontal hacia el exterior del individuo.

En un individuo de *Parolinia*, la *dicogamia interfloral* ocurre de forma *hemisincrónica* según terminología de WEBB & LLOYD (1986), solapándose las *fases masculina y femenina* de las flores de las distintas inflorescencias, permitiendo por tanto, la auto-polinización dentro y entre inflorescencias de una misma planta, en el caso de que las especies de *Parolinia* fueran auto-compatibles.

Según varios autores los modelos de apareamiento dependen de la cantidad y calidad de las flores y de la interacción de los polinizadores. En contra de la idea tradicional *floricentrista* (enfoque individualista de la biología de la polinización), la incidencia de la polinización en el apareamiento de individuos depende de la producción de flores en toda la planta, de manera que siempre que un individuo exponga simultáneamente múltiples flores, se deben considerar como una exposición conjunta o unidad de polinización (antio) (BARRETT, 2003; HARDER *et al.*, 2004).

#### 4. FENOLOGÍA DEL FRUTO Y DISPERSIÓN DE SEMILLAS

En Brassicaceae no se ha encontrado ninguna referencia bibliográfica acerca del desarrollo y formación de frutos. En las Brassicaceae se ha correlacionado la diversidad morfológica de los frutos y semillas con la gran diversidad de dispersión encontrados en la familia (anemocoria, hidrocoria, zoocoria, autocoria, etc.) aunque el modo más generalizado en la familia es la anemocoria y ha sido reconocida en géneros canarios (*Parolinia*, *Descurainia* y *Erysimum*) cuyas semillas pequeñas, aladas y aplastadas actúan probablemente como diminutos propágulos mediante el viento (BRAMWELL, 1986; APPEL & AL-SHEHBAH, 2003).

En todas especies de *Parolinia*, las *silicuas* con las semillas tardan en madurar unos 6 meses, pudiendo persistir los frutos de la primera floración en la planta hasta la llegada de la parada estival, donde suele tener lugar una diáspora explosiva (común en la familia) y dispersión de semillas generalmente *anemócora* (según los síndromes morfológicos) aunque en este trabajo este aspecto no ha sido objeto de estudio, no se descarta una posible *mirmecoría*. En *Parolinia* el fruto experimenta una serie de cambios morfológicos referidos tanto a longitud del ovario como a los apéndices (astas o cuernos), que alcanzan un desarrollo más acentuado que en otros géneros de la tribu Matthioleae (*Matthiola*, *Morettia* y *Diceratella*) existiendo una relación de altura con el estigma que ha servido como referencia para definir los estadios fenológicos del fruto. Asimismo, otros cambios morfológicos, como el color y pérdida de tomento, están relacionados, por un lado al proceso de maduración de los frutos verdes y por el otro, a la diferenciación de algunas especies (mayor pilosidad en *P.platypetala* que en *P.glabriuscula*).

El mantenimiento del fruto en la planta madre también se ha observado de forma generalizada en otras familias. En una especie mediterránea de Fabaceae (*Retama sphaerocarpa*) en la que al contrario de otras especies que dispersan sus diásporas antes del nuevo ciclo de floración, los frutos indehiscentes alcanzan la madurez en la misma estación que se producen, permaneciendo en la planta hasta que se liberan escalonadamente durante un año o dos (RODRIGUEZ-RIAÑO, ORTEGA-OLIVENCIA & DEVESA, 1999).



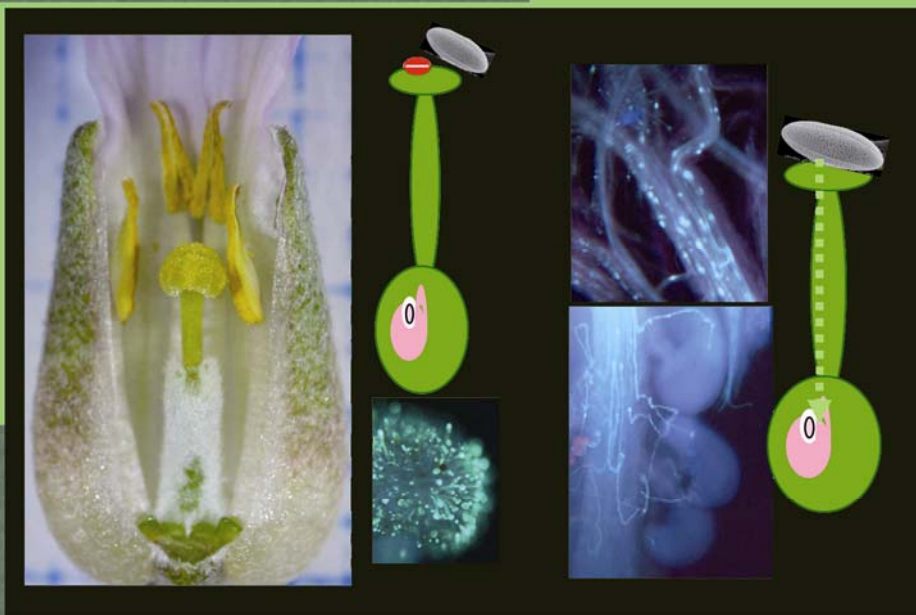
El grado de superposición o solapamiento de los periodos de fructificación y floración es importante respecto a la disponibilidad de recursos ya que mientras se invierte en la producción de flores nuevas, se necesitan también recursos para la maduración de frutos. Esta misma situación ocurre en todas las poblaciones estudiadas de *Parolinia*, donde se pueden encontrar frutos verdes de floraciones anteriores coexistiendo con flores de nueva floración con solapamiento de ambas fases fenológicas y teniendo por tanto que compartir recursos.

El desarrollo del fruto ha sido de interés botánico en especies económicamente importantes. Entre las que han recibido más atención están las de frutos drupáceos, aunque se encuentran pocos trabajos con estudios detallados. En el género *Rhus* (*R.aromática* y *R.glabra*) de la familia Anacardiaceae se ha estimado que el desarrollo (entre unos 1.5-2.5 meses) es mucho más rápido que el de otros géneros (*Protorhus* y *Pistacia*) aunque sin establecer estadios (LI, BASKIN & BASKIN, 1999). En *Aquilegia canadienses* (Ranunculaceae) se establecen cuatro estadios para el desarrollo del fruto, estimando su duración en días ( $22.7 \pm 3.1$ ) y con una serie de cambios morfológicos relativos al aumento de volumen y al color (GRIFFIN, MAVRAGANIS & ECKERT, 2000).



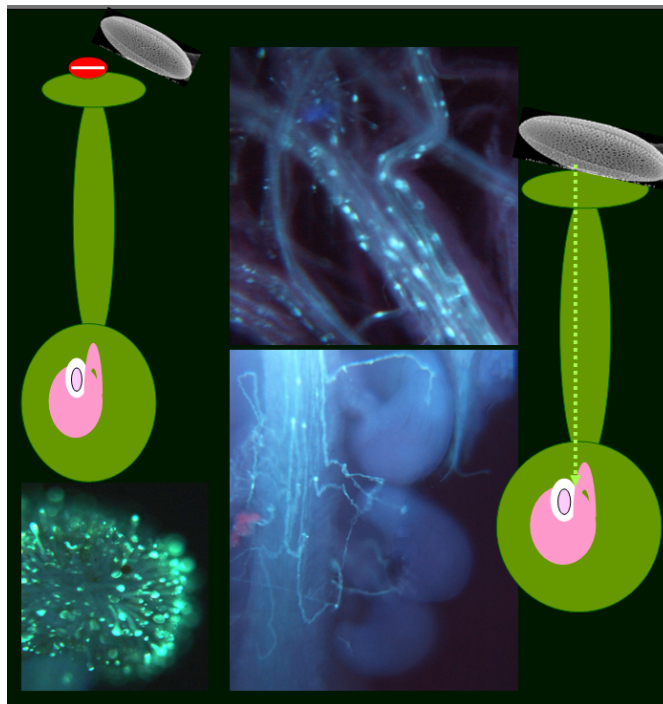
# CAPITULO II

## Sistemas de Cruzamiento y Eficacia Reproductiva de las Poblaciones Naturales





## CAPÍTULO II



## Introducción y Objetivos

## 1. SISTEMAS DE CRUZAMIENTO. INTRODUCCIÓN

Los *sistemas de cruzamiento*, causa determinante de la biodiversidad poblacional, se consideran sin duda alguna íntimamente relacionados con los *síndromes florales* morfológicos y fisiológicos, configurando los distintos mecanismos de *polinización* (primera oportunidad de flujo génico), sistemas *sexuales* y/o distintos sistemas de *auto-incompatibilidad*, a su vez responsables del *éxito reproductivo* y de la transmisión *genética* entre generaciones. Tras la doble fecundación, la *flor* se transforma en *fruto* conformando las *semillas* que se dispersan, haciendo posible la segunda oportunidad de migración del flujo génico (WEBB, 1984; RICHARDS, 1986, 1997; HUSBAND & SCHEMSKE, 1995, 1996 y 2000; BARRETT, HARDER & WORLEY, 1996 y 1997; HAMRICK & GODT, 1996; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997; GIVNISH, 1997 y 1998; BARRETT, 1998b y 2003; GRANT, 1998; PÉREZ DE PAZ, 2002).

Los *sistemas de reproducción* y el *éxito reproductivo* de los individuos, están influenciados a su vez por la integración funcional de los caracteres reproductivos y vegetativos del ciclo vital, incluyendo los cambios que se producen en la diversificación poblacional (BARRETT & HARDER, 1996; BARRETT, 2003; NEAL & ANDERSON, 2005). A nivel de *población natural*, los caracteres *florales* (morfológicos y fisiológicos) que configuran los *apareamientos* entre individuos, influyen de manera decisiva en los procesos de diversificación y especiación vegetal controlando la transmisión y cambios de estructura genética entre las generaciones y, por tanto, la dinámica evolutiva de las poblaciones naturales (BARRETT, HARDER & WORLEY, 1997) causas subyacentes de los procesos de *micro-evolución* vegetal.

Bajo esta perspectiva se considera fundamental que el estudio de los *sistemas de cruzamiento* se realice con una perspectiva globalizadora que incluya la observación de todos los aspectos del ciclo vital, que no se ha propiciado debido a la fragmentación de los estudios de Biología Reproductiva en diferentes disciplinas botánicas (ORDNUFF, 1969; ANDERSON *et al.*, 2001).

Por otro lado, el estudio del *éxito reproductivo* de las especies en sus poblaciones naturales se considera de importancia vital, no solo por su efecto directo en la estructura genética, dinámica y procesos micro-evolutivos, sino por la posibilidad de identificar los *fallos reproductivos* y diseñar las *estrategias de recuperación* y conservación de los taxones amenazados (RICHARDS, 1986 y 1997; BARRETT, HARDER & WORLEY, 1996 y 1997; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997; PÉREZ DE PAZ, 2002).

### 1.1 SISTEMAS DE CRUZAMIENTO. AUTOGAMIA Y XENOGAMIA

Partiendo de la íntima relación entre la estructura de la flor y su función en los distintos mecanismos de polinización, sistemas sexuales, sistemas de auto-incompatibilidad y apareamientos de los individuos, los *sistemas de cruzamiento* están sometidos a la transmisión polínica dentro y entre los individuos o plantas de una población natural.

Cuando la polinización y fecundación tiene lugar entre las flores de individuos diferentes se denomina *xenogamia*, frecuentemente considerada sinónimo de *alogamia* en sentido amplio (*sl*), aunque este último término en sentido estricto (*ss*) se refiere exclusivamente a los cruces entre flores diferentes. Se dice que existe *autogamia* cuando la polinización tiene lugar dentro de una misma flor auto-fecundándose (*ss*) o entre flores de un mismo individuo

(*sl*). El término de *geitonogamia* se usa cuando la transferencia polínica tiene lugar dentro o entre inflorescencias que cuando pertenecen al mismo individuo es sinónimo de *autogamia* *sl* y por tanto de endogamia (RICHARDS, 1986 y 1997).

Los *sistemas de cruzamiento* se consideran muy difíciles de conocer y detectar, no solamente por la complejidad del proceso de polinización o transporte polínico, que depende también de factores ambientales como los polinizadores, sino también por los posibles cambios de un sistema a otro en una misma población natural, donde según taxones, se pueden producir cruzamientos mixtos con situaciones indistintas de auto-xenogamia. Asimismo, esta dificultad se puede agudizar por las distintas situaciones de *auto-incompatibilidad* entre determinados individuos de las poblaciones, que dependen, a su vez, de la presencia de determinados alelos S de auto-incompatibilidad.

Actualmente se considera de vital importancia el estudio de los recursos del androceo y gineceo de la flor ya que tanto el número de pólenes como el de óvulos se consideran directamente implicados con los sistemas de cruzamiento o tasas de auto-alo-xenogamia (BARRETT, HARDER & WORLEY, 1997). El *ratio* Polen/Óvulo (P/O) debidamente interpretado se utiliza para predecir los sistemas de cruzamiento o *niveles de alogamia* (*sl*) de las especies de manera que se considera significativamente mayor en los taxones alógamos (xenógamos) como se comprobó también para la familia Brassicaceae (CRUDEN, 1977 y 2000; PRESTON, 1986).

Algunos autores analizan las variaciones del *ratio* P/O y los sistemas de cruzamiento, incluyendo también caracteres de la flor (sistemas sexuales), talla del polen, vectores de polinización, etc. Los resultados evidencian la disminución del número de granos desde la xenogamia obligada y facultativa, hasta la autogamia obligada y cleistogamia, desde la anemofilia a la zoofilia (variable según vectores) y desde especies con recompensa de sólo polen hasta las que poseen también néctar (BARRETT, HARDER & WORLEY, 1997; CRUDEN, 2000 y 2009).

El estudio de la *función reproductiva* centrada en los caracteres de la flor requiere la observación de otros caracteres del *ciclo vital* o caracteres vegetativos referidos principalmente al *hábito* o forma de crecimiento implicados directamente en la longevidad de las especies (WEBB, 1994; BARRETT, HARDER & WORLEY, 1997).

Aunque no se tenga realmente la certeza de cual fue el sistema de cruzamiento primitivo, al parecer está ampliamente generalizada la idea de Whitehouse y Nettancourt (BRIGGS & WALTERS, 1997) que señalan a la *alogamia* con *auto-incompatibilidad* como situación primitiva de las Angiospermas, frente a la *autogamia* con *auto-compatibilidad*, que representaría la condición derivada propia de los grupos modernos de Angiospermas. Esto parece estar reforzado por los testimonios fósiles de la primera radiación de las Angiospermas en el Cretácico, donde las primeras estructuras florales parecen favorecer los mecanismos de alogamia, y posteriormente durante la segunda radiación, parecen favorecer los mecanismos para la autogamia.

### 1.1.1. Autogamia. Endogamia y pérdida de vigor (*inbreeding depression*)

Aunque el término de *autogamia* *ss* se refiere a la polinización y fecundación dentro de una misma flor, habitualmente se puede referir a la transferencia polínica y fecundación dentro del mismo individuo. Se considera común en especies herbáceas de ciclo vital corto, anual, bianual o monocárpico y sigue estando bastante generalizada la idea de que puede haberse originado a partir de ancestros xenógamos.



Aunque con excepciones, la *autogamia* o auto-polinización tiene una serie de características vegetativas y florales asociadas (ver Tabla): taxones con menos flores y más pequeñas, flores sin néctar con poco polen y colores menos llamativos, hábito herbáceo con ciclo de vida corto, *hábitats* inestables o extremos, etc (WEBB, 1984; BARRRETT, HARDER & WORLEY, 1997; BRIGGS & WALTERS, 1997). Asimismo los *ratio* Polen/Óvulo suelen ser bajos en especies *autógamas*, aunque cuando aumenta la talla polínica, puede ir acompañada de un número menor de pólenes (CRUDEN, 1977 y 2000).

AUTOGAMIA Y XENOGAMIA. CARACTERES FLORALES (Ornduff y Wyatt modificados en Briggs & Walters, 1997)	
ANCESTROS XENÓGAMOS	DERIVADOS AUTÓGAMOS
Muchas flores	Pocas flores
Pedicelos o pedúnculos largos	Pedicelos o pedúnculos más cortos
Sépalos grandes	Sépalos más pequeños
Corolas abiertas	Corolas + cerradas en fonil o cilíndricas
Pétalos emarginados	Pétalos menos emarginados
Colores florales muy contrastados	Colores florales menos contrastados
Nectarios presentes	Nectarios reducidos o ausentes
Flores olorosas	Flores no olorosas
Guías para nectarios presentes	Guías para nectarios ausentes
Anteras grandes	Anteras más cortas
Anteras extrorsas	Anteras introrsas
Anteras lejos del estigma	Anteras junto al estigma
Muchos granos de polen	Pocos granos de polen
Polen expuesto	Polen no expuesto
Pistilo largo	Pistilo más corto
Estambres a distinta altura del pistilo	Estambres iguales al pistilo
Estilo exerto	Estilo incluido
Área estigmática bien definida	Área estigmática poco definida
Dicogamia	Homogamia
Muchos óvulos por flor	Pocos óvulos por flor

Estas características se justifican por la necesidad de los taxones herbáceos y fugaces de desarrollar semillas en el menor tiempo posible. Necesidad que implica anteras y estigmas cercanos que permitan el contacto sin apenas polen. Cuando no ocurre así, se suele pensar que la *autogamia* puede ser de reciente adquisición.

La principal *ventaja* de la *autogamia* y posiblemente una de las principales causas de su origen, es la de constituir un mecanismo seguro para producir descendencia o progenie rápida, sin necesidad de polinizadores (RICHARDS, 1986 y 1997; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997). Otra de las *ventajas* es la de producir y mantener genotipos bien adaptados en *hábitats* extremos, marginales o inestables donde se pueden reproducir prácticamente sin cambios, en relación a la polinización cruzada donde se podrían romper complejos co-adaptados bien establecidos.

La capacidad de producir un gran número de semillas en poco tiempo a partir de un solo individuo, con una rápida reproducción y propagación de los genotipos bien adaptados, es una de las características que hace que los taxones *autógamos* y herbáceos sean mejores candidatos para la colonización, que los xenógamos, que producen menos semillas pero con mayor variabilidad y vigor, condiciones deseables para los *hábitats* estables donde las plantas pueden ser más longevas, competir y adaptarse a nuevos cambios ambientales.

La presencia generalizada de *autogamia* es muy común en especies poliploides y se explica por la capacidad de ser menos sensible a las mutaciones perjudiciales por la cantidad de material genético "extra" duplicado.

- La principal desventaja de la *autogamia* podría estar en que después de varias generaciones puede producir una descendencia genéticamente uniforme por la que se puede llegar a la casi completa homocigosis sin posibilidad de nuevas combinaciones y sin una mínima variabilidad que originaría los consiguientes problemas de *endogamia* y pérdida de vigor por consanguinidad o *inbreeding depression* (LANDE & SCHEMSKE, 1985; SCHEMSKE & LANDE, 1985; RICHARDS, 1986 y 1997; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997). Se define como *inbreeding depression* la *reducción de vigor* experimentada por la progenie *autógama* o del apareamiento de individuos emparentados estrechamente relacionados, frente a la progenie *alógama* o de individuos no relacionados.

Sin embargo hay que considerar que en algunas poblaciones *autógamas*, los problemas de consanguinidad o *inbreeding depression* son mínimos o no existen, pudiendo ser la *autogamia* incluso ventajosa frente a la *xenogamia*. Esto se explica porque algunas especies o poblaciones *autógamas* pueden sufrir situaciones con altos índices de mortalidad en individuos homocigotos que les permite eliminar los alelos recesivos producto de las mutaciones perjudiciales, que se conservan en los individuos heterocigotos de las poblaciones *alógamas*, con la consiguiente *carga genética* (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; BARRETT & CHARLESWORTH, 1991; BARRETT & HARDER, 1996; CARR & DUDASH, 1996; HUSBAND & SCHEMSKE, 1996; BARRETT, 1998b y 2003; FU, NAMKOONG & CARLSON, 1998; KOELEWIJN, 1998; WILLIS, 1999; CRNOKRAK & BARRETT, 2002; LEIMU, 2004).

Se piensa que la falta de vigor por endogamia es una fuerza poderosa en la evolución de los *sistemas de cruzamiento* como mecanismo que se opone a la *autogamia* o transmisión automática (LANDE & SCHEMSKE, 1985; SCHEMSKE & LANDE, 1985; CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; BARRETT & HARDER, 1996; MAYER, CHARLESWORTH & MEYERS, 1996; BARRETT, 2003).

### 1.1.2. Xenogamia. Heterosis y pérdida de vigor por *outbreeding depression*

La idea de que las flores hermafroditas parecen estar primitivamente adaptadas a la polinización cruzada se debe a Darwin cuando observó en varios grupos vegetales que la *xenogamia* tiene más ventajas, no sólo en el peso, calidad y germinación de las semillas producidas, sino en el vigor y supervivencia de la progenie obtenida. Para evitar la autofecundación, las especies desarrollan estrategias reproductivas que pueden favorecer la separación de individuos según sexos (dioecia, diclinia) o desarrollar mecanismos complejos como los sistemas de *auto-incompatibilidad*, que también impiden la autofecundación y favorecen la *xenogamia*.

Hay una serie de características asociadas a la *xenogamia* que se centran en el hábito perenne de las especies, generalmente leñosas y longevas en hábitats más o menos estables y *ratios* Polen/Óvulo más altos que las *autógamas* (CRUDEN, 1977 y 2000; WEBB, 1984; BARRETT, HARDER & WORLEY, 1997).

La *xenogamia* tiene sobre la *autogamia* dos grandes *ventajas*:

- Favorece la producción de semillas con mayor variabilidad y vigor aunque en menor cantidad. Los cruces entre individuos producen nuevas combinaciones genéticas generando una gran diversidad de individuos capaces de resistir cambios ambientales, desarrollar

resistencia a parásitos o herbívoros y adaptarse, condiciones importantes para una supervivencia a largo plazo. Este tipo de taxones se hacen deseables en los ecosistemas isleños después de la colonización y establecimiento, cuando pueden ser más longevos, competir y adaptarse a nuevos hábitats.

Se conoce como *heterosis* o vigor híbrido (término opuesto al de *inbreeding depression*) al vigor de la progenie obtenida por *xenogamia*, asociada a la existencia de altos niveles de *heterocigosidad* consecuencia de una gran cantidad de cruces entre individuos más o menos lejanos de la población natural. Está asociada a la existencia de un gran flujo génico debido a migraciones polínicas o de semillas. Los límites de la *heterosis* vendrían impuestos por la llamada “*distancia óptima de alogamia*” distancia a partir de la cual los cruzamientos entre individuos disminuyen el vigor de la progenie produciéndose *outbreeding depression* o pérdida de vigor por exceso de heterosis (WASER & PRICE, 1991 y 1994; WASER, SHAW & PRICE, 1995; SCHIERUP & CHRISTIANSEN, 1996).

- Otra *ventaja* de la *xenogamia* es la rápida *difusión* de las *mutaciones*, paternas por la polinización y maternas por la dispersión de frutos y semillas. Aunque se puedan producir mutaciones potencialmente peligrosas que pueden limitar las condiciones de vida y ser letales, también se puede producir más variabilidad y con ello, mayor tolerancia y potencial evolutivo.

Asimismo la *xenogamia* puede tener grandes *desventajas*:

- Dependencia de un agente *polinizador* externo para transportar el polen de un individuo a otro, con frecuencia animal, lo cual no siempre es posible, ya que con el tiempo los polinizadores pueden fluctuar e incluso desaparecer.

- En hábitats muy específicos con poblaciones bien adaptadas, producción de progenies con gran variabilidad y vigor, pero menos adaptadas y por tanto con carga genética (*genetic load*).

- En especies auto-incompatibles, se puede crear un problema de espacio y competencia en el estigma, entre el polen legítimo de otro individuo y el auto-polen no viable. Las especies hermafroditas y monoicas suelen evitar las interferencias entre el androceo y gineceo por los procesos de separación de sexos (dicogamia y hercogamia), al mismo tiempo que evitan la auto-fecundación (Capítulo I). Los mecanismos de auto-incompatibilidad paralizan el proceso de auto-fecundación pero no evitan la llegada al gineceo del auto-polen no viable.

### 1.1.3. Sistemas de cruzamiento. Evolución e *inbreeding depression*

Entre las interacciones ecológico-reproductivas de las especies vegetales, hay que destacar los modelos de *apareamiento* entre individuos (*mating system*) toda vez que se encuentran determinados por la polinización o dispersión del polen entre flores del mismo o diferentes individuos (BARRETT, 1995 y 2003).

A pesar de la evidente unión funcional entre los procesos de polinización y *apareamiento* de individuos, la investigación de estos dos aspectos básicos de la reproducción vegetal ha permanecido largo tiempo disgregada, prestando poca atención al proceso de la fecundación cruzada o *xenogamia* (BARRETT & HARDER, 1996). Por una parte, la mayoría de los estudios de polinización han sido ecológicos y han dedicado poca atención a la influencia de las formas de transporte polínico en los *apareamientos* de individuos y vigor de la progenie. Por otra parte, los estudios de los *sistemas de cruzamiento* han estado generalmente dominados por la *genética de poblaciones* prestando bastante

poca atención a los factores ecológico-reproductivos que determinan la dispersión del polen e influyen en el *apareamiento* de los individuos.

Después de los primeros estudios llevados a cabo por Darwin, en la actualidad la investigación en los procesos de *polinización*, *apareamiento de individuos* y *vigor* de la descendencia de las especies vegetales, continúan siendo unos de los campos más activos y todavía desconocidos de la *biología evolutiva*. Aunque se han producido una serie de avances en el conocimiento de los mecanismos de control de las diferentes estrategias de apareamiento y cruces de individuos, evaluando su complejidad y consecuencias genéticas y evolutivas.

Hoy día se tiene la idea que la mayoría de las especies, poseen *cruzamientos mixtos* y que incluso las altamente *auto-incompatibles* y *xenógamas* pueden ser capaces de autofecundarse, hasta el punto que muy pocas especies se pueden considerar completamente *xenógamas* o completamente *autógamas* (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; BARRETT & HARDER, 1996; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BARRETT, 2003; LEIMU, 2004). En estas especies, se considera que la presencia de *autogamia* está unida al fenómeno de *inbreeding depression* o pérdida de vigor por endogamia, que se favorece, si la progenie obtenida alcanza por lo menos, la mitad del *vigor* de la progenie alógama. Según algunos autores la evolución de la *autogamia* va acompañada de los cambios, incidencia e intensidad de la *xenogamia* proceso o factor opuesto, toda vez que en la mayoría de las poblaciones, *autogamia* y *xenogamia*, pueden ser situaciones alternativas estables producto de los *apareamientos* entre individuos (LANDE & SCHEMSKE, 1985; SCHEMSKE & LANDE, 1985; BARRETT & ECKERT, 1990; SOLTIS & SOLTIS, 1992; BARRETT, 2003).

A partir de la década de los noventa, el objetivo de los estudios de la evolución de los *sistemas de cruzamiento* se ha dirigido a la evaluación y relación de las tasas de *autogamia* e *inbreeding depression* o *vigor* de las especies *autógamas* y *alógamas* bajo diversas condiciones experimentales (DUDASH, 1990; ECKERT & BARRETT, 1994; JOHNSTON & SCHOEN, 1995). Se confirma que la magnitud del *inbreeding depression* puede disminuir con una *autogamia* continuada porque los alelos perjudiciales recesivos en individuos homocigotos, se purgan por la muerte de dichos individuos. Se detectan además diferencias en la expresión de *inbreeding depression* durante las fases del *ciclo vital* entre las especies predominantemente *autógamas* y *alógamas*. Las especies o poblaciones alógamas lo expresan en fases tempranas, mientras que las *autógamas* lo expresan en fases más tardías (BARRETT & CHARLESWORTH, 1991; LLOYD & SCHOEN, 1992; ECKERT & BARRETT, 1994; LANDE, SCHEMSKE & SCHULTZ, 1994; HUSBAND & SCHEMSKE, 1995 y 1996; DUDASH & FENSTER, 2001; BARRETT, 2003; LEIMU, 2004).

La *xenogamia* o fecundación cruzada se considera ventajosa toda vez que implica altos niveles de heterocigosidad y por tanto una progenie superior a la *autógama*, aunque por mecanismos genéticos pueda padecer *inbreeding depression*, dado que la heterocigosis puede ocultar alelos recesivos perjudiciales y carga genética, lo cual se considera al mismo tiempo una desventaja.

Actualmente la *autogamia* está considerada como una estrategia o mecanismo que garantiza y asegura la reproducción, de manera que muchas especies y poblaciones alógamas poseen apareamientos mixtos que favorecen la *autopolinización*, cuando factores ecológicos y ambientales como la limitación de polen y escasez de polinizadores, pueden provocar reducción de *apareamientos*. Esto es probable que ocurra en poblaciones

pequeñas o recientemente colonizadas como las isleñas (PROCTOR, YEO & LACK, 1996; LARSON & BARRETT, 1998; LEIMU, 2004).

#### 1.1.4. Auto-alo-xenogamia e *inbreeding depression*. Incidencia y evaluación

Al contrario que en los animales, los estudios de los *sistemas de cruzamiento* en las especies vegetales han estado dominados por análisis comparativos de la evolución de la tasa de *autogamia* y *alogamia* en las poblaciones y sus consecuencias en el vigor de la descendencia (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; HAMRICK & GODT, 1989; LLOYD & SCHOEN, 1992; BARRETT, 1995 y 2003; BARRETT & HARDER, 1996). Dichos estudios generalmente se dirigen al estudio de:

i) Adquisición de *autogamia* como determinante decisivo en la evolución floral que puede afectar tanto a la configuración de la *flor* como a la asignación de sus recursos sexuales (*ratio* Polen/Óvulo).

ii) Vigor de la progenie según los niveles de *inbreeding depression* (coeficiente de *inbreeding depression*  $\delta$ ) y/o de *heterosis*.

iii) Presencia de *alogamia* como determinante más importante de la estructura genética de la población, afectando tanto a la diversidad genética de especies y poblaciones, como a la diferenciación y estructuración de las mismas.

##### 1.1.4.1. Autogamia y Xenogamia. *Ratio* Polen/Óvulo y experimentos de polinización

Para evaluar los cruzamientos y apareamientos de los individuos de una población vegetal se necesitan varios tipos de datos, según constituyan una evidencia directa o indirecta de los *sistemas de cruzamiento* (LLOYD & SCHOEN, 1992).

(i) El *ratio* Polen/Óvulo, se considera *evidencia indirecta* de la contribución de los individuos a la siguiente generación a través del número de gametos masculinos y femeninos capaces de generar, asumiendo que los caracteres florales controlan los apareamientos, el flujo génico (polínico o de semillas), al mismo tiempo que los niveles de éxito reproductivo y diversidad de su descendencia (CRUDEN, 1977, 2000 y 2009; QUELLER, 1984; PRESTON, 1986; BOAZ, PLITMANN & HEYN, 1990). El *ratio* P/O es pues un indicador conservativo fiable cuando se correlaciona con los *sistemas de cruzamiento* (auto-alo-xenogamia) de especies pertenecientes a un mismo grupo taxonómico y puede ser variable según los distintos grupos donde puede estar asociado con otros parámetros.

Las Brassicáceas fueron estudiadas inicialmente por Cruden y Preston, quienes evaluaron los *sistemas de cruzamiento* para varios géneros y especies de acuerdo a sus *ratios* P/O. Caracteres asociados con el *sistema de cruzamiento* como número de granos por flor, número de óvulos y longitud de los pétalos entre distintas categorías (*xenogamia obligada*, *xenogamia* o *autogamia facultativa* y *autogamia obligada*) revelaron que las especies *xenógamas* diferían significativamente de las *autógamas* en el número de granos de polen, y longitud de pétalos siendo mucho más reducida en las especies *autógamas*. En esta familia, la longitud de los pétalos está especialmente correlacionada con el *ratio* P/O y en principio se puede usar como indicador adicional del *sistema de cruzamiento*.

(ii) Los *experimentos de polinización*, se consideran *evidencia directa* que clasifica los cruces o apareamientos de los individuos (*alogamia* o *autogamia*) según las tasas de fecundación o formación de frutos y semillas obtenidas en los *cruces experimentales* de polinización manual (KARRON, 1987; DAFNI, 1992; LLOYD & SCHOEN, 1992).

#### 1.1.4.2. Coeficiente de *inbreeding depression* ( $\delta$ ) por estudios de polinización y estudios moleculares de isoenzimas

Como se ha demostrado que la pérdida de *vigor* por endogamia (*inbreeding depression*) influye en la evolución de los *sistemas de cruzamiento*, afectando a la estructura de las poblaciones naturales de las especies parcialmente autógamas, se considera necesario conocer su presencia mediante la estimación del llamado coeficiente de *inbreeding depression* ( $\delta$ ).

En términos generales se puede decir que la estimación del valor de *inbreeding depression* ( $\delta$ ) y de la tasa de *autogamia* ( $s$ ) se puede obtener a partir de datos moleculares de electroforesis de isoenzimas, si no se dispone o no son practicables estudios experimentales de polinización o, a partir de experimentos y estudios de polinización, si las técnicas electroforéticas no son posibles.

Ante la posibilidad de *cruzamientos mixtos* en las especies, algunos autores han creído conveniente el cálculo de *inbreeding depression* ( $\delta$ ) dependiendo de los índices de autoalogamia de cada población (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; RITLAND, 1990). Según estos autores este valor (aunque sobredimensionado) se puede determinar, según la relación de la producción de frutos o semillas entre flores auto-polinizadas ( $W_s$ ) y flores con *polinización cruzada* ( $W_c$ ):  $\delta = 1 - (W_s / W_c)$ .

Para evitar las complicaciones asociadas a las variables ambientales, se ha desarrollado un método para medir la cantidad de *inbreeding depression* a partir de datos moleculares de electroforesis de isoenzimas, basado en el cambio del coeficiente de *inbreeding* en los distintos estadios del ciclo vital (RITLAND, 1990; BARRETT & KOHN, 1991; BARRETT & HARDER, 1996).

Según estos últimos autores en las poblaciones de especies perennes, se puede asumir que el coeficiente  $F$  de *inbreeding* (WRIGHT, 1931) tiende a mantenerse constante en cada generación de adultos, de manera que:  $\delta = 1 - [2F(1 - s) / s(1 - F)]$ .

#### 1.1.4.3. *Inbreeding depression*: relación entre los sistemas de cruzamiento y ciclo vital

La presencia de *inbreeding depression* implica la actuación de muchos genes que se expresan en distintas fases del *ciclo vital* con efectos diferentes sobre el *vigor*, en relación a su magnitud y tiempo de actuación (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; BARRETT & HARDER, 1996).

HUSBAND & SCHEMSKE (1996) compararon la magnitud de *inbreeding depression* en especies autógamas y alógamas en varias fases del *ciclo vital*. La mayoría de las especies autógamas expresaron *inbreeding depression* en fases tardías, mientras que las alógamas lo mostraron en fases más tempranas. Estos resultados sugieren que el *inbreeding depression* de acción temprana está asociado con alelos letales que pueden ser fácilmente purgados por *autogamia* (homocigosis). Por el contrario, la presencia de *inbreeding depression* tardío en el ciclo vital parece ser el resultado de muchas mutaciones débilmente perjudiciales, que son difíciles de eliminar por heterocigosis (BARRETT & HARDER, 1996; HUSBAND & SCHEMSKE, 1996). Se identifica y se calcula como *inbreeding depression acumulativo* al producto del vigor de la progenie en varias fases del ciclo vital: germinación de semillas, supervivencia de plántulas, crecimiento vegetativo de individuos jóvenes y fase reproductiva de los mismos (JOHNSTON & SCHOEN, 1996; HUSBAND & SCHMESKE, 1996; BARRETT & HARDER, 1996; KEPHART, BROWN & HALL, 1999).

## 1.2. SISTEMAS DE CRUZAMIENTO Y DE AUTO-INCOMPATIBILIDAD

La mayoría de los autores, incluido Darwin definen la autoesterilidad como la incapacidad de las plantas hermafroditas de reproducirse por *autogamia* o de producir cigotos después de autopolinizarse (De NETTANCOURT, 1977 y 2001; RICHARDS, 1986 y 1997; IGIC, LANDE & KOHN, 2008).

En las especies con flores *hermafroditas* la forma más común de evitar la *autogamia* es mediante los *sistemas de auto-incompatibilidad* (SI) como barreras fisiológicas y genéticas que imposibilitan la auto-fecundación mediante la interrupción de los tubos polínicos en el gineceo, permitiendo que el polen de individuos no relacionados, germine, fecunde sus óvulos y forme frutos y semillas, haciendo posible la primera oportunidad de flujo génico (polínico) en las poblaciones naturales.

Estos sistemas de *auto-incompatibilidad*, que posiblemente hayan sido el mecanismo de evolución más común de las angiospermas, proporcionan a las especies la capacidad de reconocer y rechazar su propio polen evitando que germine y fecunde sus óvulos. La presencia o ausencia de los *sistemas de incompatibilidad* es fácil de detectar, pero no así los detalles de los distintos mecanismos, para los que se requieren estudios fisiológicos y moleculares. Dependiendo del sistema implicado, los genes que gobiernan el SI se expresaran a nivel del estigma, estilo u ovario.

### 1.2.1. Clasificación de los sistemas de auto-incompatibilidad y características

Los sistemas de auto-incompatibilidad se han clasificado en un principio de acuerdo a criterios como: tiempo de acción genética, asociación o no con polimorfismos florales, lugar de inhibición de los *tubos polínicos* del auto-polen, número de *loci*, así como del número de alelos que controlan la reacción de incompatibilidad, estando clasificados principalmente en dos grandes sistemas: (i) *auto-incompatibilidad gametofítica* (GSI) donde la incompatibilidad del *polen* está determinada por su propio *genotipo haploide* y (ii) *auto-incompatibilidad esporofítica* (SSI) donde la incompatibilidad del polen está gobernada por el *esporofito diploide* de sus parentales (De NETTANCOURT, 1977 y 2001; GIBBS, 1986 y 1988; RICHARDS, 1986 y 1997; BARRETT, 1988; DAFNI, 1992; LEACH & MAYO, 2005).

La diferencia entre ambos sistemas (SSI y GSI) también puede depender del tiempo de acción del *locus S* que en los *gametofíticos* ocurre en las células madres del polen después de la primera metafase meiótica, y en los sistemas *esporofíticos* se retrasa hasta la individualización de las tetradas polínicas. A su vez los sistemas *esporofíticos* pueden subdividirse en *homomórficos* y *heteromórficos* donde los heteromorfismos florales presentan diferencias importantes como el número de alelos implicados y mecanismos de incompatibilidad (lugar de rechazo, etc).

### 1.2.2. Principales tipos de auto-incompatibilidad

Dentro de cada uno de los principales tipos de auto-incompatibilidad hay una variedad de sistemas que difieren en sus bases genéticas (Tabla de características y tipos de auto-incompatibilidad de BARRETT, 1988) pero que todavía requieren una mayor profundidad de estudios tanto con técnicas moleculares que identifiquen genes y alelos, como un mayor conocimiento acerca del número de grupos taxonómicos involucrados e historias evolutivas, con conocimientos integrados micro-morfológico, reproductivo, fisiológico y filogenético de

los sistemas, que complete la información referida acerca de los lugares y mecanismos de las reacciones de auto-incompatibilidad.

DIFERENCIAS DE LOS SISTEMAS GAMETOFÍTICO Y ESPOROFÍTICO (Richards, 1986 y 1997; Barrett, 1988; Dafni, 1992)					
INCOMPATIBILIDAD	Polen	Exudado estigmático	Cutícula de la papila	Hidratación del polen	Entrada del polen
<b>GAMETOFITICA</b>	2-nucleado	Presente	Hueca	Externa	Intercelular
<b>ESPOROFITICA</b>	3-nucleado	Ausente	Continua	Interna	Intracelular

#### 1.2.2.1. Auto-incompatibilidad gametofítica (GSI)

Es un sistema multialélico que se manifiesta de forma homomórfica en unas 36 familias donde se ha descubierto hasta más de 45 alelos en las poblaciones naturales, con un número variable de *loci* (de uno a cuatro) y donde un individuo puede ser compatible con alrededor del 50% de los individuos de la población (RICHARDS, 1986 y 1997; BARRETT, 1988; DAFNI, 1992; PÉREZ DE PAZ, 2002; IGIC, LANDE & KOHN, 2008).

En los sistemas gametofíticos, el alelo S del polen o gametofito haploide es quién determina el pistilo compatible. Una vez que el grano de polen llega al estigma se hidrata y germina emitiendo el tubo polínico y el reconocimiento tiene lugar a lo largo del estilo donde se puede bloquear el crecimiento del tubo en la mayoría de los grupos vegetales.

Las especies que presentan este sistema suelen tener polen bi-nucleado (núcleo vegetativo y generativo), la papila estigmática suele ser hueca y húmeda con hidratación externa del polen y entrada del tubo polínico intercelular (Tabla de diferencias de los sistemas gametofítico y esporofítico según RICHARDS, 1986 y 1997, BARRETT, 1988 y DAFNI, 1992).

#### 1.2.2.2. Incompatibilidad tardía (LSI)

Toman este nombre un conjunto de mecanismos de auto-incompatibilidad calificados antiguamente como *gametofíticos*, donde la interrupción del tubo polínico tiene lugar, después de la entrada en el *ovario*, antes o después de entrar en el saco embrionario y/o óvulo (SEAVEY & BAWA, 1986).

Se han distinguido tres tipos de respuestas ante el polen propio: 1ª) inhibición en el ovario antes de alcanzar los óvulos, 2ª) inhibición en los óvulos pre-fecundación y 3ª) rechazo post-fecundación. Aunque el aborto de embriones o reacción de auto-rechazo post-cigótico se puede confundir y puede ser similar a la acción de *inbreeding depression*, el tiempo de acción de este sistema de *auto-incompatibilidad tardía* suele interrumpir el desarrollo del embrión (postcigótica) en un momento concreto, mientras que la expresión de *inbreeding depression* (endogamia) se suele manifestar en cualquier fase del *ciclo vital* (SEAVEY & BAWA, 1986).

Recientemente con la aparición de numerosos casos de inhibición en el ovario (23 familias y 58 géneros), se refuerza la idea de que el LSI está más ampliamente distribuido de lo que se pensaba (BARRETT, 1988; GIBBS, 1988; SAGE, BERTIN & WILLIAMS, 1994; LUGHADHA, 1998; GIBBS & BIANCHI, 1999; PÉREZ DE PAZ, 2002; LADOUX & FRIAR, 2006). Se considera urgente la caracterización de estos sistemas de una forma más exhaustiva integrando y combinando técnicas genéticas, moleculares y fisiológicas de actuación celular.



1.2.2.3. *Auto-incompatibilidad críptica (CSI)*

Otro sistema es el que se conoce como incompatibilidad críptica y se refiere a un tipo de incompatibilidad encontrado en el género *Clarkia* (Onagraceae) y algunos taxones de Ericaceae (*Vaccinium* con endemismos en Azores y *Rhododendron*), detectable solamente cuando hay presencia simultánea de auto-polen y polen de otros individuos, pues es cuando se rechaza al auto-polen (BARRETT, 1988; GIBBS, 1988; RICHARDS, 1997; PÉREZ DE PAZ, 2002).

También fue estudiada por Darwin y ha sido denominado como *auto-incompatibilidad críptica* por Bateman en 1956 (BARRETT, 1988).

En realidad podría llamarse preferencial o alternativa ya que el rechazo no se produce con la presencia exclusiva del auto-polen. El crecimiento del tubo polínico del polen **alo** es significativamente más rápido que el del propio polen.

CARACTERÍSTICAS Y TIPOS DE AUTO-INCOMPATIBILIDAD (Barrett, 1988 modificado)						
AUTO-INCOMPATIBILIDAD	Nº GENES	Nº ALELOS	ACCIÓN ALÉLICA	SITIO INHIBICIÓN	EFEECTO POLIPLOIDIA	FAMILIAS
<b>1. HOMOMÓRFICA</b>						
GSI	1	muchos	codominante	estilo	ruptura	30 Rosaceae, Leguminosae, Solanaceae
GSI	2	muchos	codominante	estilo	ninguno	1 Gramineae
GSI	4	muchos	codominante	estilo	ninguno	2 Ranunculaceae, Chenopodiaceae
SSI	1	muchos	dominante	estigma germinación del polen	ninguno	20 Cruciferae, Compositae, Rubiaceae
SSI	3-4	muchos	dominante codominante	estigma germinación del polen y penetración	ninguno	1 Cruciferae ( <i>Eruca sativa</i> )
LSI (GSI & SSI)	1	muchos	—	ovario	—	1 Sterculiaceae (Theobroma cacao)
LSI	muchos	muchos	—	ovario	—	1 Boraginaceae ( <i>Borago officinalis</i> )
<b>2. HETEROMÓRFICA</b>						
DÍSTILIA	1	2	dominante	estigma y estilo germinación del polen y penetración	ninguno	23 Primulaceae, Linaceae, Turneraceae
TRISTILIA	2	2	dominante	estilo y ovario	ninguno	3 Lythraceae, Oxalidaceae, Pontederiaceae
DISTILIA "ANÓMALA"	1	2 muchos SI florales	dominante	ovario	ninguna	2 Boraginaceae ( <i>Anchusa</i> ), Amaryllidaceae ( <i>Narcissus</i> )
ENANTIOSTILIA	1?	2?	—	—	—	2 Haemodoraceae ( <i>Wachenforia</i> ) ¿Tecophilaeaceae ( <i>Cyanella</i> ) Solanaceae ( <i>Solanum</i> )

1.2.2.4. *Auto-incompatibilidad esporofítica homomórfica (SSI)*

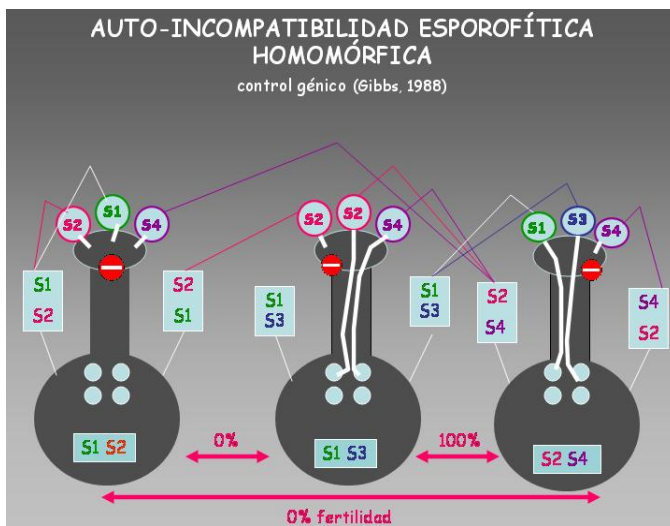
Este sistema *esporofítico homomórfico* es característico de dos de las más importantes familias de Angiospermas: Brassicaceae y Asteraceae, aunque también se ha encontrado en otras ocho (Convolvulaceae, Betulaceae, Geraniaceae, Caryophyllaceae, Nyctaginaceae, Caprifoliaceae, Polemoniaceae y Malvaceae) cuya base genética es conocida pero donde se necesitan estudios que caractericen su base molecular (De NETTANCOURT, 1977 y

2001; GIBBS, 1986 y 1988; RICHARDS, 1986 y 1997; BARRETT, 1988; LEWIS, 1994; PÉREZ DE PAZ, 2002; LEACH & MAYO, 2005; IGIC, LANDE & KOHN, 2008).

En Brassicaceae este sistema suele estar asociado a un solo *locus* S multialélico, en el que se han estimado unos 80 alelos e identificado unos 49 (BATEMAN, 1955a, De NETTANCOURT, 1977 y 2001; GIBBS, 1986 y 1988; RICHARDS, 1986 y 1997; BARRETT, 1988; CASTRIC & VEKEMANS, 2004; LEACH & MAYO, 2005; IGIC, LANDE & KOHN, 2008).

La reacción de *incompatibilidad* del polen (3-nucleado con un núcleo vegetativo y dos generativos: células espermáticas o gametos masculinos) está determinada por el fenotipo de sus parentales masculino y femenino (esporofito) reduciendo la posibilidad de cruces compatibles a una tercera parte cuando hay codominancia de alelos S (GIBBS, 1986).

En un esquema simplificado que ignora las relaciones de dominancia inter-alélica aunque un individuo  $S_1S_2$  produzca pólenes  $S_1$  y  $S_2$ , ambos son incompatibles con estigmas  $S_1S_2$  de manera que:  $S_1S_2 \times S_1S_2 = 0\%$  compatibilidad;  $S_1S_3 \times S_1S_2 = 0\%$  compatibilidad;  $S_2S_3 \times S_1S_3 = 0\%$  compatibilidad;  $S_1S_3 \times S_2S_4 = 100\%$  compatibilidad (GIBBS, 1988).



Los estigmas de los sistemas *esporofíticos* tienen papilas estigmáticas secas (Tabla de GSI y SSI) y se mantienen receptivos o turgentes generalmente durante el periodo en que la flor permanece abierta, hasta que concluye con la necrosis de estas células (RICHARDS, 1986).

Se considera el más exigente de los sistemas, toda vez que el rechazo del polen inadecuado suele tener lugar en la superficie del *estigma* por el

reconocimiento de una proteína que se encuentra en la cubierta más externa del polen (ectexina) responsable de la interrupción inmediata del crecimiento de los tubos polínicos. Dicha proteína exínica procede de las células del tapete (anteras) dominio del esporofito, razón por la que este sistema de incompatibilidad toma su denominación. Es verdaderamente significativo que mientras las proteínas de la *intina* (pared celular más interna del polen) proceden de células gametofíticas haploides, las proteínas de la exina proceden de residuos del tapete y por tanto son de origen *esporofítico* diploide (GIBBS, 1988).

Cuando tiene lugar la reacción de incompatibilidad en la superficie estigmática donde el polen incompatible no suele germinar, se produce generalmente una deposición de calosa en las papilas adyacentes al polen o tubo polínico auto-incompatible. El crecimiento del tubo se bloquea siempre desde el principio razón por la que se considera uno de los sistemas más eficaces.

En poblaciones grandes con mayor número de alelos S, hay más posibilidades de cruces fértiles al no compartir alelos de incompatibilidad (BYERS & MEAGHER, 1992; VEKEMANS, SCHIERUP & CHRISTIANSEN, 1998; BUSCH & SCHOEN, 2008).

Al mismo tiempo se considera un sistema flexible por las relaciones de dominancia entre los distintos alelos S. A diferencia del GSI (sistema gametofítico) caracterizado por las relaciones de codominancia entre los alelos S, el SSI se hace más flexible permitiendo un mayor número de cruces entre los individuos de la población, por las relaciones de dominancia/recesividad de los alelos S (BYERS & MEAGHER, 1992; VEKEMANS, SCHIERUP & CHRISTIANSEN, 1998; LEACH & MAYO, 2005; BUSCH & SCHOEN, 2008).

#### 1.2.2.4.1. Control genético y relaciones de dominancia

En la *auto-incompatibilidad esporofítica* (SSI) son posibles interacciones de dominancia entre los alelos del *locus* S porque el fenotipo de incompatibilidad del polen está determinado por el fenotipo diploide de los parentales (RICHARDS, 1986 y 1997; BYERS & MEAGHER, 1992; SCHIERUP, VEKEMANS & CHRISTIANSEN, 1997; VEKEMANS, SCHIERUP & CHRISTIANSEN, 1998; LEACH & MAYO, 2005; BUSCH & SCHOEN, 2008).

Las interacciones de *dominancia* entre los alelos del *locus* S actúan de forma independiente en el polen y en el estigma y pueden tener consecuencias importantes ya que no son necesariamente lineales: 1º) los modelos de incompatibilidad entre individuos pueden mostrar *incompatibilidad recíproca* diferente según se trate del polen (generalmente dominante) o del estigma lo cual permite que la *dominancia* pueda actuar independientemente y 2º) los alelos recesivos (s) pueden conseguir frecuencias altas en las poblaciones porque están enmascarados por los alelos dominantes (S) situación imposible en el GSI.

A diferencia del sistema *gametofítico*, en el *esporofítico homomórfico* el control génico del comportamiento del polen viene del *esporofito* diploide (antera) e incluye a todos los granos de la *antera* lo cual implica una serie de consecuencias genéticas:

En especies diploides, la *dominancia* determinará el fenotipo del polen aunque exprese solo uno de los alelos de la antera. A su vez la *interacción* alélica puede producir individuos homocigotos para los alelos S de manera que si  $S_1 > S_2 > S_3$ : el cruce  $S_1S_2$  (♂) x  $S_2S_3$  será compatible porque el polen  $S_2$  muestra el fenotipo  $S_1$  pudiendo fertilizar al óvulo  $S_2$  y generar progenie homocigota  $S_2S_2$ . Este modelo describe la operatividad del sistema *esporofítico multi-alélico* que asume una dominancia jerárquica simple de los alelos de la antera, independiente de la expresión de los alelos del estigma.

En una misma población se pueden reconocer frecuentemente dos tipos de interacciones entre los alelos, que por orden de importancia son: (i) Dominancia:  $S_1 > S_2 > S_3 > S_4$  con genotipos  $S_1S_2$  y fenotipos  $S_1$  y (ii) Codominancia o independencia:  $S_1 = S_2$  con genotipos  $S_1S_2$  y fenotipos  $S_1S_2$ . Se ha observado que en Brassicaceae es más común encontrar la dominancia en la antera como sistema más importante y la codominancia o independencia de alelos en el estigma. En Asteraceae y Convolvulaceae se observa dominancia tanto en polen como en pistilo y en Caryophyllaceae predomina la codominancia tanto en polen como en pistilo.

Dada la distancia filogenética entre Asteraceae y Brassicaceae, se debe asumir que el SSI se ha desarrollado de forma independiente aunque muestren similitudes importantes: (i) los múltiples alelos del *locus* S pueden mostrar relaciones de codominancia o dominancia-recesividad diferentes dependiendo de si están en el polen o en el gineceo. (ii) el estigma como lugar de la reacción de incompatibilidad, distintivo del SSI. (iii) La reacción de incompatibilidad siempre tiene lugar sobre la superficie estigmática donde el polen incompatible es incapaz de rehidratarse y germinar e incapaz de penetrar la papila (GIBBS, 1986).

En el género *Eruca* (*E. sativa*) donde se han encontrado tres o posiblemente cuatro *loci* (S, Z y W) con múltiples alelos, el fenotipo del polen al parecer está controlado de forma esporofítica, pudiendo actuar tanto la *dominancia* como la *codominancia* que suele ser más frecuente (Lewis en LEACH & MAYO, 2005).

#### 1.2.2.5. Sistemas mixtos esporofítico-gametofítico (SSI con loci S y G)

Cuando en algunas especies de Brassicaceae (*Raphanus sativus* y *Brassica campestris*) se detectaron auto-fecundaciones anómalas no esperadas y fácilmente explicables a pesar de la complejidad de los distintos modos y formas de actuar del SSI, se descubrió que parecían tener dos *loci* de procedencia mixta. El mecanismo de actuación se considera producto de un SSI y GSI en el que ligado al *locus-S* (SSI) reside un *locus-G* (GSI) que actúa de forma gametofítica y complementaria al *locus-S*, sugiriendo algunos autores que se trata de un sistema GSI ancestral que ha persistido de forma secundaria a través de los sistemas SSI (LEWIS, 1994; RICHARDS, 1997; De NETTANCOURT, 2001).

En las mayoría de las Crucíferas y Compuestas con este sistema mixto se ha visto que la *incompatibilidad* suele estar gobernada por dos genes: S (esporofítico multi-alelico) y G (gametofítico probablemente con solo dos alelos G1 y G2). Sus descubridores consideran al gen G como un ancestro del gen S que se encuentra en estado homocigoto en las poblaciones naturales, donde está silenciado permaneciendo oculto. En especies con alelos S de apenas *dominancia* jerárquica, no es necesario el G para el funcionamiento de la incompatibilidad (SI).

Se ha visto que el gen G (o equivalentes) está ampliamente distribuido en más de una docena de especies diferentes y en dos o tres familias donde la *incompatibilidad gametofítica-esporofítica* parece tener un alto valor adaptativo, considerándose la posibilidad de que el gen G sea universal (LEWIS, 1994).

#### 1.2.2.6. Auto-incompatibilidad esporofítica heteromórfica (SSI-He)

Los heteromorfismos de auto-incompatibilidad ocurren cuando en una población natural coexisten dos o tres morfos florales hermafroditas, heterostilia (pin-thrum) o dimorfismo polínico-estigmático (cob-pap) con frecuencias similares siendo compatibles solamente los cruces entre morfos pero incompatibles los cruces intra-morfos. Fue reconocido ya por Darwin como un sistema de auto-incompatibilidad que evita la auto-fecundación y favorece la xenogamia (RICHARDS, 1997). La SSI-He es importante desde el punto de vista evolutivo como modelo de sistema que revela una adaptación muy precisa (LEACH & MAYO, 2005).

Se ha encontrado en unas 25 familias entre las que se encuentran la familia Plumbaginaceae (BAKER 1953a, b y 1966; GANDERS, 1979; GIBBS, 1986; BARRETT, 1988; RICHARDS 1997; IGIC, LANDE & KOHN, 2008) y Oleaceae también identificado en los endemismos canarios del género *Limonium* y *Jasminum* (ROCA SALINAS, 1983; PÉREZ DE PAZ, 2002 y sin publicar; SUAREZ *et al.*, 2002 y 2009; OLESEN *et al.*, 2005; IGIC, LANDE & KOHN, 2008).

En la heterostilia o heteromorfismo de flores *pin* y *thrum*, los morfos o individuos tienen los estigmas y anteras en posiciones y altura diferentes en la corola y se pueden diferenciar a simple vista (GANDERS, 1979; GIBBS, 1986; RICHARDS, 1986, 1997; BARRETT, 1988). Existe también otro dimorfismo floral, generalmente homostilo, con dos morfos o individuos que muestran flores dimórficas aparentemente iguales, que al microscopio óptico pueden diferenciar dos clases de estigmas, cob y pap, asociados a dos tipos de polen (A y B

respectivamente). El control genético de este sistema se debe a bloques de genes ligados que actúan como un super gen con dos alelos donde generalmente los morfos *thrum* y *cob* son heterocigotos (Ss) mientras que los *pin* y *pap* (ss) son homocigotos (GANDERS, 1979; GIBBS, 1986 y 1988; BARRETT, 1988; RICHARDS, 1997; PÉREZ DE PAZ, 2002; LEACH & MAYO, 2005).

### 1.2.3. Evolución, mantenimiento y pérdida de los sistemas de auto-incompatibilidad

La visión tradicional de los orígenes de la auto-incompatibilidad para evitar la autogamia ha permanecido sin modificar durante largo tiempo. Los sistemas de auto-incompatibilidad están ampliamente distribuidos en todas las regiones geográficas, en todos los hábitos o formas de crecimiento y se han detectado en por lo menos 19 ordenes y 100 familias tanto dicotiledóneas como monocotiledóneas. Hay dos hipótesis opuestas sobre los orígenes evolutivos de los sistemas de *auto-incompatibilidad* (De NETTANCOURT, 1977 y 2001; RICHARDS, 1986 y 1997; BARRETT, 1988; LEACH & MAYO, 2005; IGIC, LANDE & KOHN, 2008):

(i) Whitehouse sugiere que los SI surgen asociados al origen de las angiospermas y se caracterizan por poseer un *locus* ancestral que persiste en todas las familias. Las variaciones entre los distintos sistemas se producirían por la superposición de un mecanismo básico que refuerza el auto-rechazo. (ii) La visión alternativa en contra del origen monofilético de los sistemas de auto-incompatibilidad es de Bateman, que sugiere como más probable que se haya producido una incompatibilidad poligénica *de novo* para los distintos sistemas con progresivas modificaciones genéticas.

La investigación futura de los SI se dirige a cuestiones como distribución taxonómica, bases genéticas y propiedades fisiológicas que podrán ser resueltas por la caracterización molecular de los *loci* o genes S de especies con diferentes sistemas de incompatibilidad.

#### 1.2.3.1. Mantenimiento de los sistemas de auto-incompatibilidad

La mayor fuerza selectiva que puede explicar el mantenimiento de los sistemas de auto-incompatibilidad es la pérdida de vigor por endogamia o *inbreeding depression* de la progenie *autógama*, debido a la expresión de mutaciones perjudiciales recesivas en homocigosis. Virtualmente, cada planta alógama es susceptible de presentar los efectos contrarios (heterosis) a la pérdida de vigor por endogamia o *inbreeding depression* (BARRET, 1988).

Olmstead en BARRET (1988) considerando la relación entre el sistema de auto-incompatibilidad y niveles de endogamia, propone que la evolución y mantenimiento de la auto-incompatibilidad es independiente de los niveles de endogamia. Evitar la *autogamia* (objetivo de los sistemas de auto-incompatibilidad) apenas tiene influencia sobre la endogamia, en comparación con la talla poblacional, aunque tampoco se cumple siempre ya que muchas especies con pequeña talla poblacional pueden presentar heterosis y no padecer endogamia. Olmstead propone que el efecto beneficioso de la *endogamia* es mantener los complejos genéticos coadaptados, y por el contrario, el *mantenimiento de auto-incompatibilidad* depende de los niveles de *inbreeding depression* de la progenie alógama.

### 1.2.3.2. Pérdida de la incompatibilidad o modificación

La ruptura de los sistemas de auto-incompatibilidad (SI) se puede producir por muchas y variadas razones donde el estudio comparativo de los sistemas de cruzamiento puede proporcionar además evidencias fuertes de pérdida de auto-incompatibilidad (De NETTANCOURT, 1977 y 2001; BARRETT, 1988; ORTIZ *et al.*, 2006; IGIC, LANDE & KOHN, 2008):

(i) La *mutación* de los genes de incompatibilidad o *mutación* de los alelos S hacen a las especies compatibles generalmente sin retorno. Se ha demostrado tanto en sistemas homomórficos como heteromórficos, la tendencia de mutación del *loci* de incompatibilidad hacia la auto-compatibilidad.

Entre los sistemas homomórficos, la *perdida de auto-incompatibilidad* ha sido bien estudiada particularmente en géneros como *Leavenworthia* (Brassicaceae), en la que dos especies (*L. crassa* y *L. alabamica*) muestran poblaciones tanto auto-incompatibles como auto-compatibles. Las poblaciones auto-compatibles han desarrollado adaptaciones que aumentan la eficacia de la auto-polinización (por ejemplo, anteras introrsas, pequeño tamaño de flor). En otros casos, la pérdida de auto-incompatibilidad puede estar asociada con la especiación (*Stephanomeria malheurensis* y *Lasthenia maritima*) donde parece que las modificaciones genéticas del *loci* que gobierna la *incompatibilidad esporofítica* ha iniciado una serie de cambios que conducen al aislamiento reproductivo (BARRETT, 1988). Las *mutaciones* del *loci* de *incompatibilidad* no significan necesariamente que los individuos auto-compatibles sean autofecundados pues el grado de *autogamia* dependerá de diversos factores entre los que la morfología floral y abundancia de vectores de polen pueden ser más importantes (BARRETT, 1988).

(ii) Los efectos de la *poliploidización* en los SSI-He así como en algunos GSI pueden producir pérdida del SI por formación de *homostilia* en especies *distilas* neutralizando los alelos S de auto-incompatibilidad, sin embargo la pérdida de SI por *poliploidización* no parece ser importante en el SSI (RICHARDS, 1986 y 1997; HURKA & NEUFFER, 1997; RAMSEY & SCHEMSKE, 1998; MABLE, 2004; RODRÍGUEZ-RIAÑO, ORTEGA OLIVENCIA & DEVESA, 2004; FERRER & GOOD-ÁVILA, 2007; HÖRANDL, 2008).

(iii) La ruptura de los SI se puede producir por pérdida de diversidad de alelos S por *cuello de botella* y *deriva genética* en poblaciones pequeñas (ORTIZ *et al.*, 2006). Si las variantes auto-compatibles se establecen, la presencia de *inbreeding depression* probablemente es el mayor factor que restringe la expansión. Se puede favorecer *autogamia* y *cuello de botella* por escasez de polinizadores en menos de 100 generaciones ya que estos procesos reducen la carga genética y la magnitud del *inbreeding depression* (LANDE & SCHMESKE, 1985; ORTIZ *et al.*, 2006).

En poblaciones limitadas, la pérdida de diversidad de alelos-S puede limitar el éxito reproductivo al reducir la capacidad de cruces fértiles. Se ha demostrado que poblaciones pequeñas y fragmentadas tienen limitada la posibilidad de cruces. La posibilidad de caracterización molecular de alelos-S en muchas especies, ha revelado la posibilidad de valorar cuantitativamente la limitación de cruces, proporcionando como y por qué de la ruptura de los sistemas de SI, su frecuencia en la naturaleza y los factores ecológicos responsables (BUSCH & SCHOEN, 2008).

(iv) En algunos otros casos (particularmente *Brassica*) la ruptura del SSI se puede producir de forma temporal por *cambios fisiológicos* que no son heredables, pero que pueden tener consecuencias en el vigor y estructura genética de las poblaciones. Los cambios fisiológicos que se producen en la longevidad floral y los producidos por un

aumento de temperatura donde las enzimas que intervienen en la acción del gen *S* tienen temperaturas óptimas más bajas, que las que controlan el crecimiento del tubo polínico y la fecundación (De NETTANCOURT, 1977 y 2001; RICHARDS, 1986 y 1997).

La investigación futura está relacionada probablemente con los recientes avances de la biología molecular. La caracterización molecular de los sistemas de auto-incompatibilidad por el uso de tecnologías de ADN contrastando los sistemas (esporofítico *versus* gametofítico y homomórfico *vs* heteromórfico) por técnicas de hibridación podrían establecer fundamentos básicos más rigurosos de relaciones filogenéticas, además de esclarecer cuestiones como:

a) la clarificación de las propiedades generales (mecanismos de inhibición genéticos) de los sistemas de auto-incompatibilidad de acción *tardía* y *críptica*; b) evaluación del papel del *inbreeding depression* en el mantenimiento de la auto-incompatibilidad; c) estimación de los parámetros de *mating system* en especies auto-incompatibles, y d) correlaciones ecológicas, demográficas y ciclo de vital de diferentes sistemas de auto-incompatibilidad. Será de interés especial ver si la visión clásica de la auto-incompatibilidad como un mecanismo de *alogamia* sobrevive al cambio de hipótesis alternativas que serán formuladas indudablemente en años venideros (BARRETT, 1988).

#### 1.2.4. Sistemas de cruzamiento y de auto-incompatibilidad. Antecedentes en la familia

En la familia Brassicaceae existe una extensa literatura de los sistemas de cruzamientos y auto-incompatibilidad donde se considera la *auto-incompatibilidad esporofítica homomórfica* como ancestral en la familia con múltiples orígenes evolutivamente independientes como ocurre en algunas especies diploides de *Leavenworthia* (*L.uniflora* y *L.crassa*), *Capsella* (*C.rubella* y *C.grandiflora*), *Arabidopsis* (*A.cebenensis*, *A.croatica* y *A.thaliana*) y *Boechera* (HURKA & NEUFFER, 1997; CHARLESWORTH & YANG, 1998; MITCHELL-OLDS *et al.*, 2005; BECK, AL-SHEHBAZ, SCHAAL, 2006, etc.).

##### 1.2.4.1. Sistemas de auto-incompatibilidad y de cruzamiento

En líneas generales se puede observar, que en esta gran familia (por número de géneros y especies) existen géneros con especies que presentan ambos sistemas, tanto auto-compatible como auto-incompatible, *Arabis*, *Biscutella*, *Brassica*, *Capsella*, *Coincya*, *Diplotaxis*, *Erysimum*, *Lobularia*, *Raphanus*, *Streptanthus* y *Warea* e incluso especies que a nivel de población, presentan ambos sistemas, *Leavenworthia crassa* y *L.alabamica* (BATEMAN, 1955a y 1956; LLOYD, 1968; OLOWOKUDEJO & HEYWOOD, 1984; GIBBS, 1986 y 1988; PRESTON, 1986; RICHARDS, 1986 y 1997; BORGES, 1987; LEADLAY & HEYWOOD, 1990; NIETO FELINER, 1991; ROY, 1995; RUSTAN, 1996; HURKA & NEUFFER, 1997; KUNIN & SHMIDA, 1997; CHARLESWORTH & YANG, 1998; EVANS *et al.*, 2000; ESCHMANN-GRUPE, NEUFFER & HURKA, 2004; MOYLE, OLSON & TIFFIN, 2004; BUSCH, 2005a; LEACH & MAYO, 2005, etc.).

Asimismo se pueden encontrar géneros con especies diploides y poliploides que presentan uno u otro sistema (*Biscutella*, *Brassica*, *Capsella*, *Coincya* y *Erysimum*), e incluso ambos (*B.cichoriifoli*). En algunos casos se ha asociado la auto-compatibilidad con el hábito anual y la auto-incompatibilidad con el hábito perenne (BATEMAN, 1955a y 1956; OLOWOKUDEJO & HEYWOOD, 1984; LEADLAY & HEYWOOD, 1990; NIETO FELINER, 1991; HURKA & NEUFFER, 1997).

Hay que señalar el trabajo de KUNIN & SHMIDA (1997), con 52 especies anuales, nativas del Mediterráneo (Israel), entre las que merece destacar por su pertenencia a la tribu Matthioleae, *Matthiola longipetala* y *M. tricuspidata*, ambas auto-incompatibles y las autógamas *Crambe hispanica* y *Erysimum repandum*, géneros presentes en Canarias con secciones y especies endémicas.

Además hay que destacar el estudio realizado por BOAZ, PLITMANN & HEYN (1990) en 86 especies, también de Israel, donde especifican el sistema de cruzamiento por medio de estudios realizados en las poblaciones de la producción de frutos con tratamientos de polinización abierta y aislada, *ratio* P/O y caracteres florales (longitud del pétalo), por el cual las especies de la tribu Matthioleae, *Matthiola aspera*, se considera auto-incompatible y *Notoceras bicornis*, es preferentemente autógama o auto-compatible.

Como se mencionó en el Capítulo I, la auto-incompatibilidad acompañada de protandria se ha documentado en *Streptanthus cutleri carinatus* y la protoginia asociada con auto-incompatibilidad en *Brassica oleraceae* (LLOYD & WEBB, 1986).

Ocasionalmente se pueden encontrar en la familia síndromes de polinización anemófila (*Pringlea antiscorbutica* y *Hormathophylla spinosa*) con auto-incompatibilidad pero con ligera geitonogamia, monoecia (*Megacarpaea megalocarpa*), dioecia (*Lepidium sisymbrioides*, único en la familia) y ginodioecia como en *Cheesemanianthus wallii* e *Hirscheffeldia incana* (BATEMAN, 1955b; GARNOCK-JONES, 1991; GÓMEZ & ZAMORA, 1996; ALLEN, 1998; WEBB, LLOYD & DELPH, 1999; APPEL & AL-SHEHBAZ, 2003; MITCHELL-OLDS *et al.*, 2005).

No obstante se ha comprobado que la *autogamia* puede llegar a ser común, especialmente en crucíferas leñosas y se considera responsable de la reducción de variabilidad genética en un 50% si se la compara con especies alógamas (APPEL & AL-SHEHBAZ, 2003; CHARLESWORTH, 2003).

#### 1.2.4.2. Apomixia o agamosperimia

La *apomixia* (agamosperimia) en la familia Brassicaceae está fuertemente asociada con la poliploidía aunque a veces pueda ser común en especies diploides.

En la familia se pueden encontrar especies con *pseudogamia*, modalidad de *apomixia* donde el polen es necesario para fecundar al endospermo aunque no fecunde el cigoto. En el género *Arabis* (ROY, 1991) se manifiesta en taxones poliploides como *A. gunnisoniana* ( $2n=21; 3x$ ) y *A. holboellii* var. *retrofracta* ( $2n=14,21,28; 2x,3x,4x$ ) y diploides como *A. lignifera* ( $2n=14; 2x$ ). Este autor sugiere que la evolución de la *pseudogamia* en este género es más compleja de lo que se piensa pudiendo derivar desde situaciones diversas: i) de especies *auto-compatibles* estrechamente relacionadas con alogamia poco frecuente aunque haya alguna excepción, ii) de especies donde el polen, no siempre desencadena el desarrollo de semillas agamospérmicas, iii) de especies poliploides ocasionalmente diploides.

Los estudios en el grupo *Boechea* con número básico  $x=7$  donde los taxones asexuales con poliploidía ( $3x$ ) y aneuploidía, también muestran *agamosperimia* condición extremadamente rara entre especies asexuales (ROY, 1995; SHARBEL & MITCHELL-OLDS, 2001; DOBES, MITCHELL-OLDS & KOCH, 2004). También se reproducen por *diplosporia* (apomixia donde la megaspóra entra en meiosis pero falla en la fase de reducción cromosómica y continúa normalmente formando núcleos no reducidos (SCHRANZ *et al.*, 2005 y 2006).

En el género *Draba*, también se ha confirmado la presencia de *agamosperimia* en los taxones poliploides y triploides con números básicos aberrantes donde el mecanismo de



formación del saco embrionario y la producción de semillas no se ha determinado. En estas especies se observan meiosis irregulares y polen abortado (GREENE, 1978; BROCHMANN, 1993). En la actualidad, las evidencias sugieren que la *agamospermia* en *Draba* está restringida a unas pocas especies y puede estar conectada con números de cromosomas aneuploides o niveles de ploidía raros (BROCHMANN, 1993).

En especies como *Erysimum hieraciifolium* y *Parrya arcaica* la observación de meiosis anómalas y producción de semillas viables en triploides, se han asociado con agamospermia (GREENE, 1978).

En el género endémico *Parolinia* no se conoce ningún antecedente de reproducción asexual o apomixia (propagación vegetativa y/o agamospermia) ni sobre su sistema de cruzamiento, presencia de auto-incompatibilidad o incluso sobre la eficacia reproductiva en sus poblaciones naturales.

### 1.2.5. Sistemas de cruzamiento y auto-incompatibilidad en islas

La condición de poseer flores hermafroditas auto-compatibles con una estructura floral capaz de ser polinizadas por un amplio rango de polinizadores, y con dispersión a larga distancia, se consideran ventajas para la colonización de islas oceánicas (BAKER, 1955; BARRETT, 1998; GRANT, 1998).

Sin embargo el éxito de la colonización y establecimiento de un determinado taxon en los ecosistemas isleños, dependerá en gran medida, de la historia evolutiva de sus sistemas de cruzamiento (auto-xenogamia) en el continente, resultado a su vez de la historia y evolución de sus sistemas sexuales o de auto-incompatibilidad. Este potencial será el que le permita establecerse, en principio desde la autogamia y posteriormente "escapar de ella" buscando la *xenogamia* (por dioecia o *auto-incompatibilidad*) que le permita recuperar la variabilidad suficiente y potencial evolutivo para, fundar una población y poder diversificar en los distintos hábitats de las islas (BAKER, 1955; EHRENDORFER, 1979; BARRETT, 1998; GRANT, 1998; PÉREZ DE PAZ, 2002).

En islas o después de un evento fundador, la *respuesta evolutiva* a las nuevas condiciones ecológicas, se evidencia en la fase reproductiva del ciclo vital y en concreto en las estructuras florales con nuevos síndromes de polinización y nuevos modos de apareamiento. Los cambios reproductivos pueden ser producto de la *deriva genética* y subsecuentes *adaptaciones* donde se han favorecido los genotipos y fenotipos más vigorosos y mejor adaptados (RICHARDS, 1986 y 1997; BARRETT & HARDER, 1996; BARRETT, HARDER & WORLEY, 1996 y 1997; BARRETT, 2003). Los principales cambios reproductivos, tienen lugar preferentemente en los recursos del androceo y gineceo de una flor (*ratio* Polen/Óvulo) relacionados íntimamente con los sistemas de cruzamientos (BAKER, 1955; WEBB, 1984; BARRETT, HARDER & WORLEY, 1996 y 1997; CRUDEN 1977 y 2000).

La ley de Baker sugiere que para que las especies se establezcan después de una dispersión a larga distancia deben ser auto-compatibles, aunque "escapar de la homocigosidad" se ha visto como un requisito esencial para la posterior radiación y diversificación en las islas. Después del establecimiento, la selección de los "mecanismos de alogamia" es un aspecto especialmente importante en la biología reproductiva de plantas isleñas (BARRETT, 1998). La polinización anemófila y los caracteres florales implicados en sistemas sexuales (como dioecia, diclinia, ginodioecia), hercogamia y dicogamia, han sido las vías de acceso a la alogamia más frecuentes en los ecosistemas isleños. Finalmente

antes de asumir que las condiciones isleñas han resultado con la selección de "mecanismo de alogamia" es importante determinar el origen de los caracteres reproductivos y si los colonizadores ya lo poseían antes de su llegada (BARRETT, 1998).

BAKER & COX (1984) denominaron al fenómeno "*leaky dioecism*" y "*leaky self-incompatibility*" como vacío de *dioecia* o *auto-incompatibilidad* en islas, cuando en poblaciones de especies dioicas o incompatibles se manifiesta hermafroditismo o bisexualidad a niveles bajos. Asimismo CARR, POWELL & KHYOS (1986) en Hawaii encuentran *auto-incompatibilidad* en algunas especies de *Dubautia* de la tribu Madiinae (Asteraceae) que consideran como excepciones a la *Ley de Baker* interpretando que la dispersión a larga distancia y colonización se efectuaron al mismo tiempo y lugar por un número de individuos suficiente para mantener intacto el mecanismo de auto-incompatibilidad *multi-alélico* pre-existente. Otra hipótesis que se plantean es la del establecimiento a partir de un individuo *pseudo-auto-compatible* que es capaz de producir *progenie auto-incompatible*. McMULLEN (1987) en 30 familias de las islas Galápagos, INOUE, MAKI & MASUDA (1996) en las islas Izu (Japón) y ANDERSON *et al.* (2001) en 17 familias de las islas de Juan Fernández encuentran un predominio de especies auto-compatibles, de acuerdo con la ley de Baker. En unos grupos, la dispersión por pájaros de frutos carnosos con múltiples semillas y polinización generalista favorece el establecimiento de taxones con dimorfismo sexual en islas. En otros los dimorfismos sexuales se pueden haber producido autóctonamente a partir de individuos hermafroditas (EHRENDORFER, 1979; BARRETT, 1998).

Recientemente CRAWFORD *et al.* (2008) en un estudio del género *Tolpis* en Canarias propone un colonizador *pseudo-auto-compatible* con posibilidad de *autogamia* derivado de ancestros alógamos, con diversidad genética suficiente para diversificar después de su llegada a las islas, lo cual constituye también una excepción a la ley de Baker como el género *Dubautia* de la *silversword alliance* en Hawai (CARR, POWELL & KHYOS, 1986).

Se evidencia una vez más la necesidad de investigación futura en *biología reproductiva* y *diversidad genética* en especies isleñas, como oportunidad única para la *biología evolutiva* y bases genéticas de los procesos de adaptación y especiación. Permite el conocimiento de la evolución de los mecanismos de *autogamia* y *alogamia* con procesos estocásticos y su incidencia en la biodiversidad y estructura poblacional.

Desafortunadamente las poblaciones isleñas son más vulnerables a la extinción que las continentales, y muchas de las especies endémicas son raras y se encuentran en peligro.

Esto hace más acuciante la necesidad de investigación en las floras isleñas, toda vez que la pérdida de biodiversidad puede suponer asimismo, una pérdida de oportunidad para acceder al conocimiento de los sistemas de cruzamiento y su evolución en ecosistemas isleños.

### **1.3. EFICACIA REPRODUCTIVA DE LAS POBLACIONES NATURALES. SISTEMAS DE CRUZAMIENTO**

Los *Sistemas de Reproducción* constituyen la primera causa inmediata determinante de la *eficacia reproductiva*, supervivencia y biodiversidad poblacional (genotipos y fenotipos) o estructura genético-morfológica de sus individuos, que influenciados por factores ambientales y genéticos, determinan además el potencial evolutivo de una especie de manera que, siendo causa o efecto, el *éxito reproductivo* constituye uno de los factores

limitantes ante cambios ambientales y demográficos (RICHARDS, 1986 y 1997; FALK & HOLSINGER, 1991; SCHEMSKE *et al.*, 1994; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997; BARRET, 1998; GRANT, 1998; PÉREZ DE PAZ, 2002).

La fecundación es la fusión de los gametos con dotación cromosómica haploide (n) contenidos en el polen (masculino) y en los óvulos (femenino), para formar una célula huevo o cigoto de dotación cromosómica diploide (2n) y producir así nuevos individuos o semillas fecundadas.

En las Angiospermas se produce como característica propia, la doble fecundación mediante la doble fusión típica, de uno de los núcleos espermáticos del tubo polínico (gameto masculino) con la oosfera (gameto femenino) para producir el embrión o semilla, y del otro núcleo espermático con los dos núcleos del endospermo para conformar el tejido nutritivo. El número de semillas estará en función del número de óvulos (RICHARDS, 1997; PÉREZ DE PAZ, 2002; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007a). Tras la doble fecundación en las plantas superiores, la *flor* se transforma en *fruto* (endospermo y embrión) y *semillas* que se dispersan, haciendo posible la segunda oportunidad de la migración del flujo génico después del proceso de polinización.

El *éxito reproductivo* de las plantas superiores depende de la funcionalidad y eficacia de una estructura especializada como la flor. La flor en órganos como las anteras y pistilos produce células femeninas y masculinas y en los verticilos del periantio (sépalos y pétalos) atraen a los polinizadores y protegen a los óvulos y semillas (VAN TUNEN, VAN DER MEER & MOL, 1994; PÉREZ DE PAZ, 2002; PÉREZ DE PAZ, *et al.*, 2007a).

Para el conocimiento pues de los Micro-Marcadores de *eficacia reproductiva* según los sistemas de reproducción en *Parolinia*, además de estudios de *fenología* y *ciclo vital* de las especies, *fenología floral* (dicogamia y hercogamia) *sistemas de cruzamiento* (niveles auto/xenogamia) se requiere un estudio minucioso acerca del *éxito reproductivo femenino* de las poblaciones naturales. Para lo cual se necesita evaluar la fecundidad o producción de frutos y semillas, así como de la relación esfuerzo y éxito reproductivo (*ratios* Fruto/Flor y Semilla/Óvulo) y datos de germinación de semillas y supervivencia de plántulas.

El estudio del *éxito reproductivo* de las especies en sus poblaciones naturales se considera de importancia vital, no solo por su efecto directo en la estructura genética, dinámica y procesos micro-evolutivos, sino por la posibilidad de conocer los posibles *fallos reproductivos* y diseñar las *estrategias de recuperación* y conservación de los taxones amenazados (RICHARDS, 1986 y 1997; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BARRETT, HARDER & WORLEY, 1996 y 1997; BRIGGS & WALTERS, 1997; PÉREZ DE PAZ, 2002).

### 1.3.1. Éxito y Esfuerzo reproductivo

Actualmente el conocimiento del *éxito reproductivo* se reconoce como una cuestión prioritaria en la *biología de poblaciones* que constituye un proceso biológico primordial, prácticamente inexplorado que necesita estudios (WIENS, *et al.*, 1987; BARRETT & ECKERT, 1990; MEDAN, 1993).

Según algunos autores el *éxito reproductivo* se identifica como éxito reproductivo *femenino* o producción de frutos y semillas (WIENS, *et al.*, 1987; BARRETT & ECKERT, 1990; D'AMBROGIO & MEDAN, 1993; MEDAN, 1993; GIBBS, 1997; LUGHADHA, 1998; MEDAN & D'AMBROGIO, 1998), que además se puede dividir en dos fases: *éxito reproductivo pre-emergente* (PERS) y *post-emergente* (PoERS).

El *éxito reproductivo femenino* de las poblaciones naturales, se ha definido como la relación de flores que se transforman en fruto y la proporción de óvulos que se transforman en semillas viables. Está referido a la relación entre el *esfuerzo reproductivo* (producción de flores de una inflorescencia y óvulos por flor) y el *éxito reproductivo femenino* (producción de frutos por infrutescencia y semillas por fruto).

En las especies perennes, la inversión de recursos durante el periodo de reproducción sexual, se puede considerar como un intercambio entre los costes de producción de semillas viables y los costes de supervivencia y fertilidad futura, de manera que, si hay limitación de recursos en la producción de frutos y semillas, deben estar en equilibrio con los recursos necesarios para el crecimiento vegetativo y supervivencia. La selección iría dirigida a optimizar el *esfuerzo reproductivo*, definido como el *ratio* de recursos destinados a la reproducción sexual (BROWN & McNEIL, 2006).

Sin embargo, muchas de las especies producen más flores que las que se transforman en fruto maduro, lo que puede parecer contradictorio ya que aparentemente se incrementa el *esfuerzo* sin incrementar el *éxito reproductivo*. No obstante parece que en la mayoría de las especies perennes, la inversión de la floración puede variar en función de condiciones ambientales como, reclamo a polinizadores o disponibilidad de recursos.

La evaluación del PERS también se ha identificado con el *Éxito Reproductivo Relativo* (ERR) de Staton & Preston en DAFNI (1992) que se contempla asimismo como el producto del *ratio* Fruto/ Flor (Fr/FI) y *ratio* Semilla/ Óvulo (S/O).

#### 1.3.1.1. *Éxito reproductivo pre- y post-emergente (PERS y PoERS)*

El *Éxito Reproductivo Pre-emergente* (PERS) o medida de fecundidad, es el número de cigotos que finalizan su desarrollo y sobreviven al entrar en el ecosistema. Presumiblemente refleja la selección de un fenotipo durante el desarrollo del embrión, y se evalúa por el número de *óvulos* que se transforman en *semillas* viables desde el parental materno.

En las angiospermas, donde las flores se consideran como módulos inmaduros y los frutos como sus derivados maduros, el PERS sería el producto de Fruto/Flor o Progenie/Cigoto (P/C).

En las especies vegetales con múltiples módulos reproductivos (flores, frutos y semillas), el problema se complica por el posible aborto de la mayoría de los módulos. Si no se dispone de datos, como es el caso de la mayoría de los estudios, se puede utilizar el *ratio* Semilla/Óvulo (S/O) como una aproximación del *ratio* P/C. Sin embargo, este *ratio* tiende a sobrestimar el PERS por no incluir los datos de *germinación* de semillas aunque compensa el desconocimiento entre la no fecundación y el aborto temprano de los cigotos (WIENS *et al.*, 1987).

Una de los problemas es determinar si los factores que afectan al *ratio* S/O, son la distribución de recursos o la carga genética (WIENS *et al.*, 1987). La disponibilidad de recursos no afecta a las tasas de aborto de las semillas, pero si al número de flores producidas, por lo que parece que el *ratio* S/O está determinado genéticamente, mientras que la limitación de recursos es más determinante en la producción de flores. Una producción de semillas escasa puede ser producto de un *sistema de auto-incompatibilidad* o *inbreeding depression* (WIENS, 1984; ALLPHIN, WIENS & HARPET, 2002).

Las poblaciones con *ratios* S/O  $\leq 5\%$  se deben considerar en la "zona roja" de extinción porque supone que la *eficacia reproductiva* está afectada por la baja producción de semillas y supervivencia de plántulas (*selección dura* según Wallace en WIENS *et al.*, 2002). Para un

PERS  $\leq 5\%$  se recomienda la inclusión en *listas rojas de especies amenazadas* que prevean planes de actuación y recuperación urgentes (WIENS *et al.*, 2002).

- El *Éxito Reproductivo Post-emergente* (PoERS) se refiere al porcentaje de progenie que sobrevive y se desarrolla hasta reproducirse. En las plantas con semillas, el PoERS representa los distintos *estadios* del *ciclo vital* que incluyen, desde la *germinación* de semillas, establecimiento de *plántulas*, crecimiento vegetativo juvenil, hasta la nueva fase reproductiva con fecundación y formación de nueva progenie. Se puede estimar de forma *acumulativa* a partir del producto de los porcentajes de *germinación* de semillas, supervivencias de *plántulas*, individuos *jóvenes*, *adultos reproductores*, etc (WIENS *et al.* 1987; MEDAN, 1993).

Es importante tener en cuenta que mientras la fase *post-emergente* (PoERS) del *Éxito Reproductivo* ha sido estudiada mayoritariamente, la fase *pre-emergente* (PERS) ha sido universalmente ignorada, a pesar de sus repercusiones tanto en los procesos de selección natural, como en la evaluación del *vigor* de los individuos. Esta última, especialmente importante en las especies amenazadas para su posible aplicación en las estrategias de conservación tanto *in situ* como *ex situ* (WIENS *et al.*, 1987; WIENS *et al.*, 2002).

### 1.3.2. Éxito reproductivo global (ORS) o Eficacia Reproductiva

El *Éxito Reproductivo Global* se asume en este estudio como *Eficacia Reproductiva* de una población natural y se define como el número de cigotos que sobreviven hasta reproducirse con éxito y formar descendencia. El cálculo del *Éxito Reproductivo global*: ORS (*Overall Success Reproductive*) se establece como el producto del *Éxito Reproductivo Pre-emergente* y el *Éxito Reproductivo Post-emergente* (MEDAN, 1993). La expresión:  $ORS = PERS \times PoERS$ , se refiere a la proporción de progenie potencial que alcanza la fase reproductiva y forma nueva descendencia.

Tanto en el campo teórico como práctico, el *éxito reproductivo* constituye uno de los objetivos centrales de la biología reproductiva (WIENS *et al.*, 1987) y su estudio se considera necesario y elemental, porque contribuye al conocimiento de los modelos que relacionan el *ratio* Semilla/Óvulo con el sistema de *cruzamiento* solamente conocidos en un pequeño número de especies. Hay que considerar además que los factores que influyen en el *éxito reproductivo*, pueden sufrir interacciones complejas que producen fluctuaciones en el tiempo y en el espacio.

Para el conocimiento pues de los Micro-Marcadores de *Eficacia Reproductiva* en *Parolinia* según los sistemas de reproducción, además de estudios de *fenología del ciclo vital* de las especies, *desarrollo y fenología floral* (dicogamia: protandria-protoginia, hercogamia), *sistemas de cruzamiento* y niveles *xenogamia*, se requiere un estudio minucioso del *éxito reproductivo femenino* de las poblaciones naturales.

Es fundamental la evaluación de la fecundidad o producción de frutos y semillas (PERS) o relación esfuerzo y éxito reproductivo (*ratios* Flor/Fruto y Óvulo/Semilla) así como los porcentajes de *germinación de semillas* y *supervivencia de plántulas* (PoERS), para estimar el *Éxito reproductivo global* (ORS) o *Eficacia Reproductiva*.

La detección de *fallos reproductivos* en las especies amenazadas contribuirá sin duda alguna al conocimiento de la erosión o agentes causales y podrá diseñar estrategias de recuperación y conservación.

### 1.3.3. Antecedentes de eficacia reproductiva e *inbreeding depression* en Brassicaceae

Como en el caso de los sistemas de cruzamiento y de auto-incompatibilidad, existe una extensa literatura que documenta la eficacia reproductiva y la incidencia del *inbreeding depression* en la familia Brassicaceae.

#### 1.3.3.1. Eficacia reproductiva

El éxito reproductivo femenino y masculino del género *Raphanus* ha sido muy estudiado, y también se ha investigado el vigor de la progenie, presencia de *inbreeding depression* y sobre todo la influencia del heteromorfismo cromático, característico de este género, sobre el éxito reproductivo (STATON, 1984 y 1987a y b; SUTHERLAND & DELPH, 1984; DEVLIN, CLEGG & ELLSTRAND, 1992; NASON & ELLSTRAND, 1995; CONNER, RUSH & JENETTEN, 1996; CONNER *et al.*, 1996; MARSHALL, 1998; LEHTILA & STRAUSS, 1999; MARSHALL & OLIVERAS, 2001; MARSHALL *et al.*, 2007).

También merecen ser destacados estudios del éxito reproductivo realizados en taxones de la Península Ibérica, como en la anual *Moricandia moricandioides* (GÓMEZ, 1996) y *Hormatophylla spinosa* (GOMEZ & ZAMORA, 2003). Además se han investigado los efectos de la talla poblacional y la densidad de plantas sobre el éxito reproductivo en *Lesquerella mustard* (ROLL *et al.*, 1997), en *Brassica kaber* (KUNIN, 1997) y en la endémica *Cochlearia bavarica* (PASCHKE, ABS, SCHMID, 2002). Se ha estudiado, asimismo, el éxito reproductivo en *Arabidopsis thaliana*, especie colonizadora de América del Norte (GRIFFITH, KIM & DONHOUE, 2004).

#### 1.3.3.2. Pérdida de vigor por endogamia (*inbreeding depression*)

La presencia de *inbreeding depression* también se ha estudiado en varios géneros de la familia, como *Arabis fecunda* (HAMILTON & MITCHELL-OLDS, 1994), *Brassica rapa* (GUREVITCH *et al.*, 1996) y *Cakile edentula* (DONOHUE, 1998) que además estudia la eficacia reproductiva de esta especie. Asimismo se han estudiado las diferencias de *inbreeding depression* en poblaciones auto-compatibles y compatibles de *Leavenworthia alabamica* (BUSCH, 2005b) y las bases genéticas de la presencia de *inbreeding depression* de *Arabis peterea* por isoenzimas y microsatélites (KARKKAINEN *et al.*, 1999).

Asimismo, BROCHMAN (1993) estudia en profundidad 15 especies árticas-alpinas del género *Draba*, para investigar las posibles relaciones entre las estrategias reproductivas y evolución poliploide en el género, proponiendo que la *alopoliploidía* es un escape a la depauperación genética causada por *inbreeding uniparental* provocado en el nivel diploide.

## 2. OBJETIVOS

---

Con la finalidad de obtener información acerca de los *sistemas de cruzamiento* y niveles de *auto-incompatibilidad*, *eficacia reproductiva* e incidencia de *agamospermia* en *Parolinia*, este capítulo centra su atención en los siguientes objetivos:

1) Detección de las tasas de *autogamia* y/o *xenogamia* por evaluación indirecta según recursos del androceo y gineceo: *ratio* Polen/Óvulo y otras características florales como el índice OCI de *alogamia*.

2) Detección de los niveles de *autogamia* y/o *xenogamia* por evaluación directa de *auto-incompatibilidad* mediante cruces experimentales de polinización.

3) Detección de *apomixia* por *agamospermia* o formación de semillas sin fecundación.

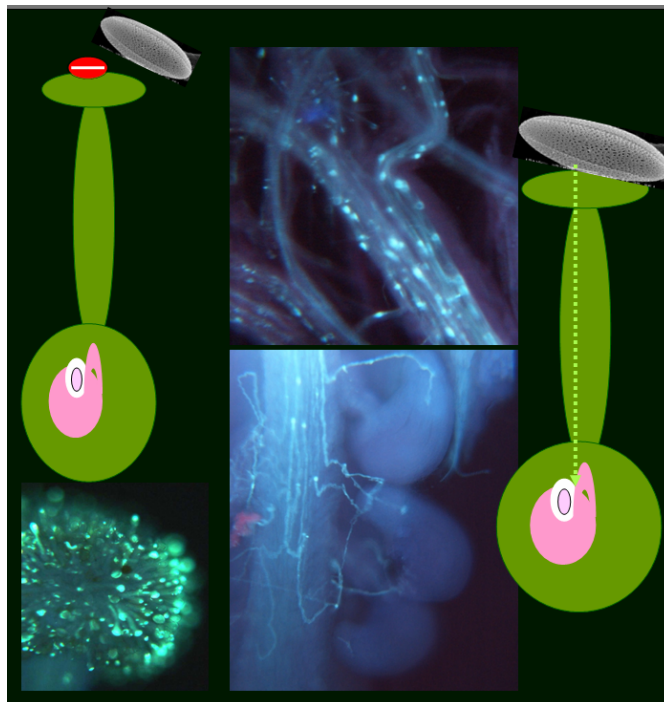
4) Evaluación de la *eficacia reproductiva* de las poblaciones naturales, relación entre el *esfuerzo reproductivo* y el *éxito reproductivo femenino* o porcentaje de formación de *semillas* y evaluación de su calidad. Detección de posibles problemas de *endogamia* o incidencia de *inbreeding depression* en las primeras fases del ciclo vital de las especies.

La consecución de estos objetivos repercutirá en el entendimiento de los niveles de biodiversidad (*genético-morfológica*) y *eficacia reproductiva* de vital importancia en el diseño de *estrategias de conservación y gestión* verdaderamente efectivas.





## CAPÍTULO II



## Material y Métodos



### 3. MATERIAL Y MÉTODOS

---

Como se ha visto anteriormente, los *sistemas de cruzamiento* (auto-alo y xenogamia) están íntimamente ligados a los síndromes florales y por tanto, a los mecanismos de polinización, sistemas sexuales y/o a los sistemas de auto-incompatibilidad siendo esa la razón por la que a veces se consideren en cierto modo como sinónimos de estos aspectos reproductivos (WEBB, 1984; RICHARDS, 1986 y 1997; HUSBAND & SCHEMSKE, 1995, 1996 y 2000; BARRETT, HARDER & WORLEY, 1996 y 1997; HAMRICK & GODT, 1996; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997; BARRETT, 1998a y 2003, etc.).

En las especies con flores *hermafroditas* la forma más común de evitar la auto-fecundación es mediante los *sistemas de auto-incompatibilidad* como barreras fisiológicas y genéticas que imposibilitan la auto-fecundación mediante la interrupción de los tubos polínicos en el gineceo, permitiendo que el polen de las flores de otros individuos no emparentados, germine, fecunde a sus óvulos y forme frutos y semillas, haciendo posible además, la primera oportunidad de migración del flujo génico (polínico) en las poblaciones naturales.

Los *sistemas de cruzamiento* íntimamente relacionados con las flores, no sólo están estrechamente ligados a los sistemas de *auto-incompatibilidad*, sino también a los *recursos del androceo* (anteras, polen) y *gineceo* (óvulos) y por ello su detección estará fundamentada: i) en la valoración de los recursos del androceo y gineceo, método considerado indirecto y ii) de forma directa detectando los niveles de auto-compatibilidad mediante *cruzamientos experimentales* de auto-polinización y polinización cruzada, valorando los resultados según la formación de frutos y semillas (CRUDEN, 1977; ZAPATA & ARROYO, 1978; CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; KARRON, 1987; CHARLESWORTH, 1988; DAFNI, 1992; LUGHADHA, 1998; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007a).

En este trabajo dedicado al género *Parolinia* los *sistemas de cruzamiento* se han evaluado pues: 1º) por métodos indirectos, según los recursos del androceo y gineceo (*ratio* Polen/Óvulo por flor e índice OCI) y 2º) por métodos directos detectando los niveles de *auto-incompatibilidad* con experimentos de polinización manual. Asimismo, se ha hecho una evaluación indirecta de los mismos según los datos genéticos obtenidos por la técnica molecular de *isoenzimas* (Capítulo III).

En este capítulo también se valora y cuantifica, la *eficacia reproductiva* en las poblaciones naturales o porcentaje de flores que se transforman en *frutos maduros* con *semillas* viables que se dispersan y conforman la nueva progenie que hace posible además la segunda oportunidad de migración del flujo génico en las poblaciones según los distintos mecanismos de dispersión (PROCTOR, YEO & LACK, 1996; RICHARDS, 1997; BRIGGS & WALTERS, 1997).

Se definirá pues en primer lugar la metodología empleada para la evaluación de los *sistemas de cruzamiento* y en segundo lugar, los métodos empleados para la valoración de la *eficacia reproductiva* en las poblaciones naturales estudiadas de las especies de *Parolinia*, según los frutos y semillas viables formados en cada una de ellas en relación a la producción de flores y óvulos.

El estudio de los *sistemas de cruzamiento* y *éxito reproductivo* de las especies en sus poblaciones naturales se considera de importancia vital, no sólo por su efecto directo en la estructura genética, dinámica y procesos micro-evolutivos de las especies, sino también por la posibilidad de identificar los posibles fallos reproductivos y diseñar las estrategias de

recuperación y conservación de los taxones amenazados (RICHARDS, 1986 y 1997; BARRETT, HARDER & WORLEY, 1996 y 1997; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997; PÉREZ DE PAZ, 2002; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007a).

### 3.1. EVALUACIÓN INDIRECTA DE LOS SISTEMAS DE CRUZAMIENTO. AUTOGAMIA Y XENOGAMIA

La evaluación indirecta de los niveles de *auto-alo* y *xenogamia* se ha realizado según los recursos del androceo y gineceo expresado por el *ratio* Polen/Óvulo por flor y por el índice OCI de *alogamia* que valora asimismo características florales como, talla, dicogamia y hercogamia (CRUDEN, 1977; DAFNI, 1992).

Los resultados obtenidos para estos niveles de *autogamia* y *xenogamia* se confrontan y correlacionan con la evaluación indirecta de *auto-incompatibilidad* a partir de las cicatrices por infrutescencia (consideradas como flores abortadas fecundadas o no), con la evaluación directa de los cruzamientos experimentales de polinización manual y, posteriormente, con datos indirectos obtenidos a partir del marcador molecular de isoenzimas (tasa de alogamia  $t$ ) obtenida a partir del coeficiente  $F$  de *inbreeding* o *autogamia* (WEIR, 1990).

#### 3.1.1. Niveles de alogamia según *ratio* Polen/Óvulo

La estimación de los *niveles de alogamia* se halló a partir de la relación del número de granos de polen y número de óvulos por flor según CRUDEN (1977), que establece que los distintos valores obtenidos en el *ratio* Polen/Óvulo (P/O) por flor reflejan distintas modalidades de los *sistemas de cruzamiento*.

Estas modalidades que expresan las distintas situaciones posibles de: *Cleistogamia*, *Autogamia obligada*, *Autogamia facultativa*, *Xenogamia facultativa* y *Xenogamia obligada*, se reflejan en la Tabla *Niveles de alogamia* (CRUDEN, 1977; DAFNI, 1992).

NIVELES DE ALOGAMIA SEGÚN <i>RATIO</i> POLEN/OVULO POR FLOR (Cruden, 1977; Dafni, 1992)	
SISTEMAS DE CRUZAMIENTO	<i>ratio</i> P/O
Cleistogamia	2.7 - 5.4 - 6.7
Autogamia obligada (AO)	18.1 - 39.0
Autogamia facultativa (AF)	31.9 - 396.0 - 397.0
Xenogamia facultativa (XF)	244.7 - 2558.0
Xenogamia obligada (XO)	2108.0 - 195525.0

Para esta misma relación, se tuvo también en cuenta los rangos de PRESTON (1986) para Brassicaceae con *ratios* P/O > 3500 en crucíferas alógamas (AL) y *ratios* P/O < 1000 para crucíferas autógamas (DAFNI, 1992).

En el presente trabajo, los individuos analizados de cada taxon proceden tanto de las poblaciones naturales como de las cultivadas en el JBCVC, analizándose entre 3 y 6 individuos por población y una flor por individuo (Tabla 2.1).

El material utilizado, botones y flores, se fija previamente en FAA y se almacena en alcohol 70% hasta ser analizado. Se diseccionó en una lupa o estereomicroscopio Olympus SZ-CTV con una cámara digital Olympus DP10 acoplada y las tinciones de los granos de polen (androceo) como de los óvulos (gineceo) se llevan a cabo con una solución hidro-

alcohólica glicerinada de fucsina básica al 0.05% partiendo de una solución stock de 1 litro (solución A: 800 ml de glicerina, 150 ml de H<sub>2</sub>O destilada, 50 ml de alcohol 90° y 0.5 gr fucsina básica) que se diluye a su vez al 50% con glicerina o solución B (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007).

Para la estimación del *ratio* P/O por flor, se contabiliza el número de granos por antera, diferenciando las anteras laterales (cortas) de las medias (largas), realizando las observaciones en un Microscopio Óptico (MO) Olympus BHB conectado a una cámara de video (2.5x y 4x) y a un sistema de análisis de Imagen (MIMAGE 4.0) que permite el recuento automático de los granos de polen directamente en pantalla. Asimismo el recuento del número de óvulos por flor se verifica utilizando la lupa y/o el microscopio óptico.

TAXON	POB	2. OCI						
		1. <i>ratio</i> P/O	1. Corola diámetro		2. Dicogamia		3. Hercogamia	
		Ind	Ind	Fl	Ind	Fl	Ind	Fl
PG	PGB	6	30	145	30	306	139	476
PF	PFA	4	24	116	13	27	59	127
	PFS	4	13	65	—	—	—	—
	PFT	4	32	115	15	30	81	170
POA	POA	4	28	136	26	69	67	156
POVE	POVE	3	9	45	—	—	—	—
PO	POS	6	45	177	35	273	131	470
	POV	4	26	126	15	29	60	142
	POM	4	28	138	10	29	71	140
PFCH	PFCH	3	10	50	—	—	—	—
PP	PPG	6	48	225	47	184	147	376
PI	PIT	3	10	41	12	35	32	61
	PIG	3	13	65	—	—	—	—
	PIA	3	11	44	9	55	31	91
PS	PSA	3	9	39	13	77	34	128
PA	PAC	3	14	53	20	90	72	176

**Tabla 2.1.- Muestreo del *ratio* Polen/Óvulo (P/O) e Índice OCI: niveles de allogamia.** Número de individuos y flores analizadas en las poblaciones de *Parolinia*. Ind=número de individuos, Fl=número de flores.

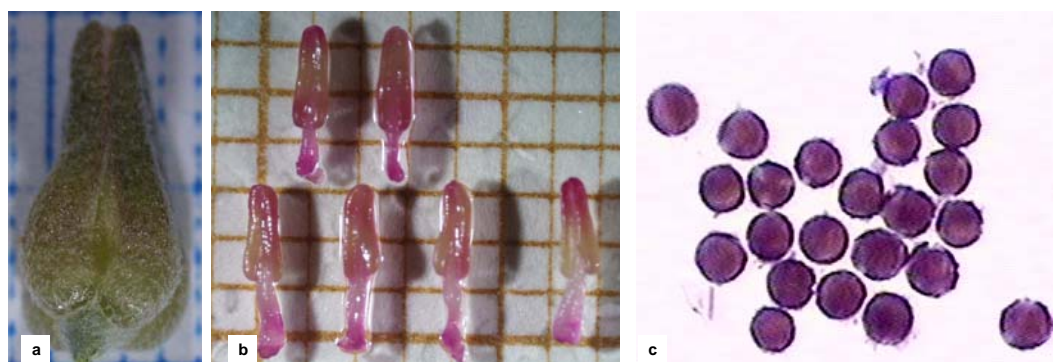
### 3.1.1.1. Recuento del número de granos de polen por flor

Para el recuento del número de granos de polen por antera se partió de flores en estadios tempranos de yemas y botones (E0-E1) con anteras indehiscentes (Fig.2.1a) analizándose tres tecas por flor, dos de los estambres largos y una de los estambres cortos.

Los botones florales se diseccionaron sobre un portaobjetos separando todos los verticilos para aislar los estambres que colocan en un vidrio de reloj y se sumergen en la solución de fucsina básica durante 15-30 minutos. Pasado este tiempo, se colocan ordenados (para facilitar su identificación) en un portaobjetos sobre papel milimetrado y se fotografían para su posterior análisis biométrico (Fig.2.1b) que se realiza según se indica en el capítulo IV de Morfometrías.

A continuación con un bisturí, se separan las dos tecas de cada antera por el tejido conectivo y se colocan independientemente en un portaobjetos debidamente etiquetado.

Se añade una gota de la solución B de fucsina básica y con una aguja emangada se presiona la teca dando giros suaves para liberar los granos hasta que la teca haya liberado todo su contenido (Fig.2.1c). Posteriormente se coloca un cubreobjetos y las 12 láminas delgadas por flor, se etiquetan y se almacenan para su posterior recuento.



**Figura 2.1.- Recuento de polen.** Yema con anteras indehiscentes (a). Estambres laterales y medios sobre portaobjetos con papel milimetrado (b). Granos de polen teñidos con fucsina básica (c).

El recuento de los granos de polen se realiza de forma automática, como se mencionó anteriormente con el MIMAGE 4.0. Este programa reconoce los objetos oscuros y teñidos (polen) dentro de unos rangos pre-establecidos. Los rangos y dimensiones de la talla polínica se determinan previamente con un ocular micrométrico (Reichert 12.5x) en micras o micrómetros ( $\mu\text{m}$ ) previa calibración de los objetivos con un portaobjetos milimetrado (Tabla *Talla del polen* al natural no acetolizado).

TALLAS DEL POLEN. RANGOS DE LONGITUD EN MICRAS ( $\mu\text{m}$ )			
TAXON	POBLACIÓN	LONGITUD MÁXIMA	LONGITUD MÍNIMA
<i>P. glabriuscula</i>	PGB	6-38	6-37
<i>P. filifolia</i>	PFS, PFA, PFT	10-46	10-39
POA y POVE	POA y POVE	3-50	3-39
<i>P. ornata</i>	POS, POV, POM	3-50	3-39
PFCH	PFCH	10-46	10-39
<i>P. platypetala</i>	PPG	6-38	6-36
<i>P. intermedia</i>	PIT, PIG, PIA	6-48	6-37
<i>P. schizogynoides</i>	PSA	12-50	10-43
<i>P. aridanae</i>	PAC	10-40	8-37

Los rangos así establecidos limitan las posibilidades de incluir impurezas no deseadas aunque excluyen también asociaciones y conglomerados polínicos fuera de rango que se cuentan manualmente y se suman a las medidas automáticas.

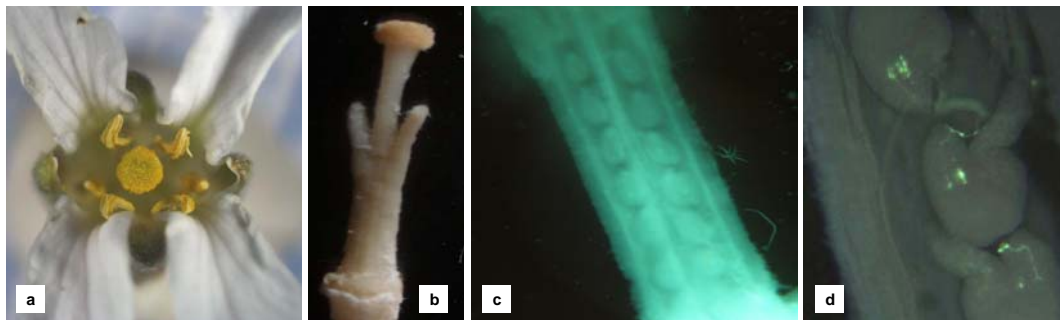
El número de granos de polen obtenido, así como las medidas de los mismos, se envían por el programa a una matriz de Excel donde se verifica posteriormente el cálculo del número total de granos de polen por antera y por flor en los individuos analizados: 1º) Para cada antera media, se obtiene la media aritmética de las dos tecas y se multiplica por 8. 2º) Para cada antera lateral, se multiplica por 4 el valor de la teca. Por último, para el recuento

del número total de granos de polen por flor, se suman los valores de las anteras medias o largas y de las anteras laterales o cortas.

### 3.1.1.2. Recuento de óvulos por flor

Aunque teóricamente el recuento de óvulos debe realizarse en la misma flor que el recuento del polen (CRUDEN, 1977; PRESTON, 1986), esto no es posible en las especies de *Parolinia* por la protandria de sus flores y consiguiente inmadurez del gineceo y ovario en los primeros estadios florales con anteras indehiscentes. Por ello el recuento de óvulos se ha realizado en los mismos individuos pero partiendo de flores maduras en fase femenina (Estadio 5) donde los óvulos ya pueden ser claramente observados y contabilizados y donde las anteras están casi vacías (Fig.2.2a).

En una lupa o estereomicroscopio se disecciona la flor sobre un portaobjetos separando todos los verticilos florales para aislar el gineceo, retirando con un bisturí los tricomas que cubren el ovario (Fig.2.2b). Con el fin de reblandecer los tejidos, se introduce el gineceo en un vidrio de reloj con NaOH 8M y se calienta en una estufa a 60°C durante 10 minutos. Fuera de la estufa, se hacen tres lavados con agua destilada y se secan con papel para retirar los restos de NaOH. En un vidrio de reloj, se sumergen los gineceos en la solución de fucsina básica y se tiñen durante 15-30 minutos.



**Figura 2.2.- Recuento de óvulos.** Flor madura en fase femenina (E5a-E5b) con estigma visible y ovario desarrollado (a). Gineceo bajo estereomicroscopio (b). Ovario con óvulos al MO (c). Óvulos al MO (d).

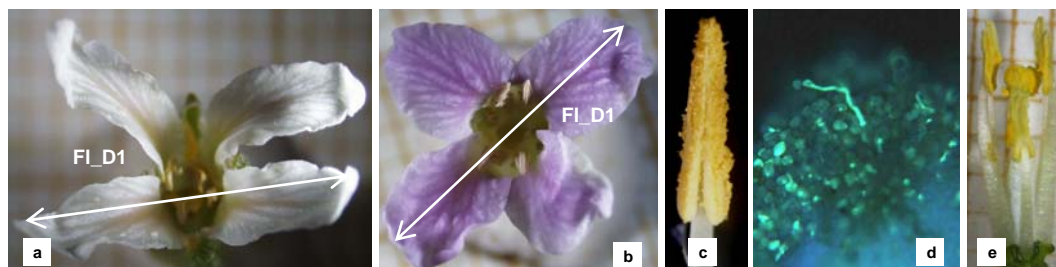
Los gineceos se fotografían y se evalúan de forma similar a las anteras. Se colocan en un portaobjetos y se observan bajo el MO para proceder al recuento directo de los óvulos (Fig.2.2b y c).

El *ratio* P/O por flor se calcula para cada individuo hallándose los estadísticos descriptivos (media aritmética, error típico y rangos) por población y taxon, así como el *ratio* P/O global (población y taxon). Asimismo, se calculan las biometrías de las anteras indehiscentes (largo y ancho en mm), talla polínica (Eje P: longitud máxima y Eje E: longitud mínima, en  $\mu\text{m}$ ) y longitud del ovario (en mm).

### 3.1.2. Índice OCI de alogamia

A nivel de género los valores del OCI deben ser considerados solo como un indicador general del *sistema de cruzamiento* y no como una prueba irrefutable. Es un método especialmente útil cuando están implicadas las distintas especies de una comunidad vegetal.

Los distintos valores del Índice OCI de *alogamia* (CRUDEN, 1977) representan y expresan la suma de los valores adjudicados a tres características de la flor: 1) talla, representada por el diámetro de la corola (Fig.2.3a, b), 2) *dicogamia* o separación temporal entre la dehiscencia de anteras y receptividad estigmática (Fig.2.3c, d) y 3) *hercogamia* o separación espacial de anteras y estigma (Fig.2.3e y Tabla Valores índice OCI).



**Figura 2.3.- Índice OCI y características de la flor.** Diámetro de la corola en *P. filifolia*, con pétalos en aspa (a) y en *P. intermedia*, con pétalos dispuestos en cruz (b). Dicogamia, antera dehiscente (c) y estigma receptivo (d). Hercogamia, contacto entre el estigma y las anteras largas o medias (e).

ÍNDICE OCI DE ALOGAMIA: CODIFICACIONES (Cruden, 1977)			
ÍNDICES OCI DE ALOGAMIA 1+2+3	CARACTERÍSTICAS DE LA FLOR	CODIFICACIÓN	
0= Cleistogamia 1= Autogamia obligada (AO) 2= Autogamia facultativa (AF) 3= Xenogamia facultativa (XF) 4= Xenogamia obligada (XO)	1. Diámetro de la corola	≤1 mm	0
		1-2 mm	1
		2-6 mm	2
		> 6 mm	3
	2. Dicogamia	Homogamia/ Protoginia	0
		Protandria	1
	3. Hercogamia	Con contacto ♂ y ♀	0
Sin contacto ♂ y ♀		1	

Los individuos analizados proceden tanto de poblaciones naturales como cultivadas excepto en las observaciones de dicogamia donde sólo se analizaron individuos cultivados.

El número de individuos evaluados oscila entre 9 y 147 y el número de flores entre 27 y 476 como se observa en la Tabla 2.1. Para evaluar el índice OCI, se tuvo en cuenta el diámetro mayor de las corolas de *Parolinia*.

### 3.1.3. Cicatrices por infrutescencia

En este trabajo se asume como posible *evidencia indirecta* de *auto-incompatibilidad* el número o porcentaje de cicatrices por infrutescencia.

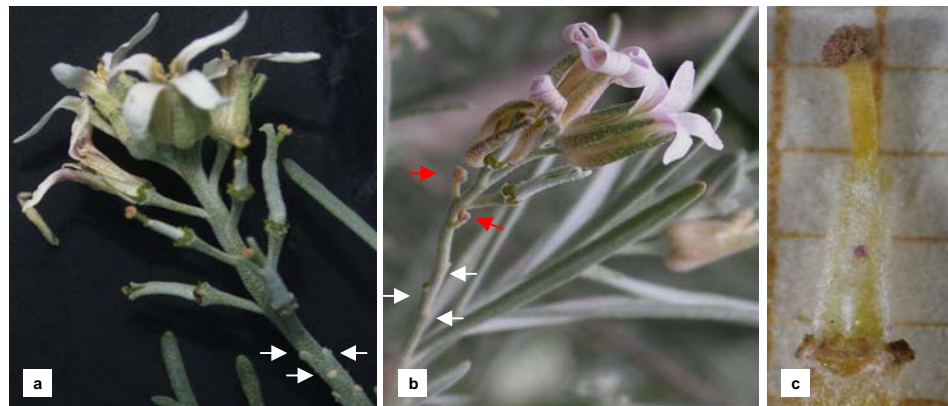
En las inflorescencias e infrutescencias de algunos individuos de las poblaciones naturales se observan *cicatrices* atribuibles a flores abortadas o no fecundadas



que se consideran como un micro-marcador predictivo del *sistema de auto-incompatibilidad esporofítico homomórfico* (Figs.2.4a, b, c)

Los frutos y las cicatrices se evalúan en unas 35 infrutescencias (una por individuo) contabilizando el número y porcentaje de cicatrices en cada una. Se calculan los estadísticos descriptivos (media, error estándar y rangos, máximo-mínimo) así como un porcentaje global de cada población.

En todos los casos el material se corresponde con el analizado para los estudios biométricos del Capítulo IV de Morfometrías. Los resultados se representan mediante un diagrama de barras.



**Figura 2.4.- Flores y cicatrices por inflorescencia.** Se muestran las cicatrices de una inflorescencia (flecha blanca) atribuibles tanto a flores abortadas (flecha roja) fecundadas o no (a, b). Gineceo no fecundado (c).

Estos resultados se confrontarán con los obtenidos en los cruces artificiales que permitirán comprobar si realmente las cicatrices pueden ser un buen predictor de la presencia de *auto-incompatibilidad* y del grado de parentesco entre los individuos de una población.

### 3.2. EVALUACIÓN DIRECTA DE LOS SISTEMAS DE CRUZAMIENTO: EXPERIMENTOS DE POLINIZACIÓN.

Se realizaron varios tests con *cruzamientos experimentales* de auto-polinización y polinización cruzada de forma unidireccional con diferentes dadores de polen.

Aunque se recomienda que las polinizaciones se realicen en las dos direcciones, esta información solo es necesaria para la evaluación de la relación dominancia-codominancia paternal y/o maternal que, aunque ya ha sido detectada para la familia, no se ha considerado prioritaria y no constituye uno de los objetivos de este trabajo (TALAVERA, GIBBS & HERRERA, 1993; RICHARDS, 1997; LEACH & MAYO, 2005; AIZEN, 2005).

Para la evaluación del *Sistema de Auto-incompatibilidad Esporofítico Homomórfico* (SSI) típico de esta familia, se ha de confirmar que la reacción de auto-incompatibilidad o interrupción del crecimiento de los tubos polínicos tiene lugar en el estigma.

### 3.2.1. Cruzamientos experimentales. Polinizaciones dentro y entre individuos

En las poblaciones cultivadas en el JBCVC se llevan a cabo experimentos de auto-polinización entre inflorescencias de un individuo (2003) y se realizan en *P. platypetala* (PPG) polinizaciones cruzadas entre individuos distintos (2004). Para los cruces experimentales se seleccionan y se marcan entre tres y siete individuos por población con un número variable de flores como se pone de manifiesto en el diseño de los distintos tests.



**Figura 2.5.- Cruzamientos experimentales en el JBCVC.** Bolsas para el aislamiento de las inflorescencias en yema y material necesario para las polinizaciones manuales: pinceles (uno por individuo), sobres para aislar los pinceles, hilos de colores para marcaje de inflorescencias, etc.

Ante la imposibilidad de aislar una única flor, dado su pequeño tamaño y fragilidad, se opta por las inflorescencias que aseguran el éxito de los experimentos. Los aislamientos de las inflorescencias se efectúan mediante embolsamientos con tejido fino y transparente para impedir la interacción de visitantes florales o posibles polinizadores (Fig.2.5).

En cada individuo se marcan, aíslan y embolsan 11 inflorescencias en fase de yema, tres como dadoras de polen y las 8 restantes para los cuatro tests o tratamientos (una ó dos por tratamiento), utilizando como control del JBCVC el resto de las inflorescencias de cada individuo.

Para evitar posibles daños en las inflorescencias, las bolsas se diseñan teniendo en cuenta la talla máxima de las mismas y se confeccionan con tela de visillo que se selló por los márgenes. Se colocan cuidadosamente en la inflorescencia y se cierran por la base frunciendo un hilo sobre el pedúnculo, colocando previamente una capa de algodón para evitar daños y la entrada de insectos.

Los tests (6 en total) se controlan marcando las inflorescencias con hilos de diferente color, cada flor polinizada manualmente se señaliza con el hilo de color correspondiente al test (Fig.2.5). El número de flores utilizadas en cada tratamiento se muestra en la Tabla 2.9 de Resultados. El número de silicuas donde se valora la producción de semillas depende de los frutos formados y varía según tests y taxones.



El diseño de los distintos tests y tratamientos se realiza teniendo en cuenta a diferentes autores (DAFNI, 1992; SCHOEN & LLOYD, 1992) con las modificaciones que se detallan a continuación y se resumen en la Tabla adjunta (*Diseño de cruzamientos experimentales*).

DISEÑO DE LOS TESTS Y CRUZAMIENTOS EXPERIMENTALES (Dafni, 1992 y Schoen & Lloyd, 1992 modificados)				
TESTS y TRATAMIENTOS	PROCEDIMIENTOS (métodos)			OBJETIVOS
1. Control NATURAL: inflorescencia con polinización libre <i>in situ</i>	Sin embolsamiento	Sin tratamiento	Polinización libre natural	Evaluación de la polinización abierta en la población natural
2. Control JBCVC inflorescencia con polinización libre	Sin embolsamiento	Sin tratamiento	Polinización libre	Evaluación de la polinización abierta en cultivo
3. Auto-polinización mecánica (intra-inflorescencia)	Embolsamiento de inflorescencias	Sin tratamiento	Con polen de la misma inflorescencia	Necesidad de polinizadores y posible autogamia mecánica
4. Agamospermia		Emasculación	Sin polinización	Indicación de producción de semillas sin fecundación
5. Auto-polinización (inter-inflorescencias)		Polinización manual	Con polen de la misma planta	Detección de auto-compatibilidad (autogamia)
6. Polinización cruzada (entre individuos)		Polinización manual	Con polen de otro individuo	Evaluación de auto-incompatibilidad (xenogamia)

**1. Inflorescencia control con polinización natural *in situ*:** polinizaciones naturales y abiertas en las poblaciones naturales, sin embolsamientos ni polinizaciones manuales. El objetivo es la evaluación de la producción de frutos (silicuas) y semillas con polinización libre bajo condiciones naturales *in situ*. El número de flores controladas oscila entre 35 y 106 según taxones y el número de silicuas que depende de los frutos formados oscila entre 24 y 67 frutos (Tabla 2.9).

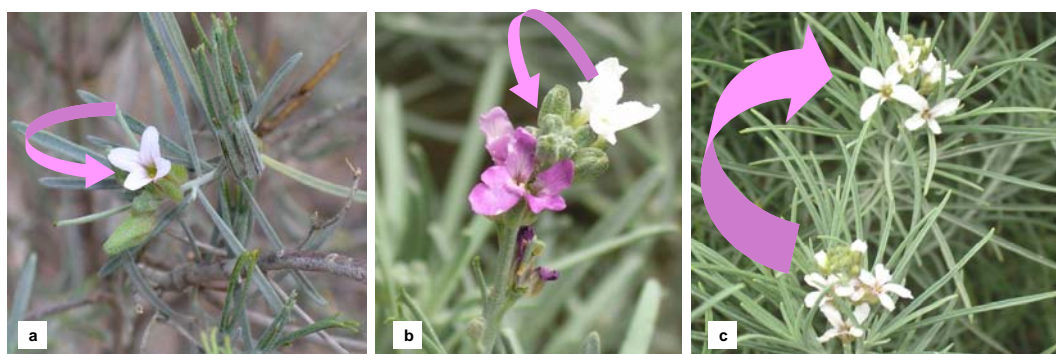


Figura 2.6.- Auto-polinización. Intra-flor (a), intra-inflorescencia (b) y entre inflorescencias del mismo individuo (c).

**2. Inflorescencia control del JBCVC:** polinizaciones naturales y abiertas en cultivo (JBCVC), sin embolsamiento ni polinizaciones manuales. El objetivo es la evaluación de la polinización bajo condiciones de cultivo. El número de flores controladas oscila entre 21 y 112 según taxones (Tabla 2.9).

**3. Auto-polinización mecánica intra-inflorescencia:** en las inflorescencias embolsadas no se emasculan las flores y no se deposita polen manualmente. La posible fuente de polen proviene de la misma flor o inflorescencia (Fig.2.6a y b). El objetivo de este test es evaluar la necesidad de polinizadores y auto-polinización automática.

**4. Test de agamospermia:** se embolsan las inflorescencias y se emasculan las flores con pinzas volviéndose a embolsar durante casi un mes. El objetivo de este tratamiento es detectar la formación de frutos y semillas sin intervención alguna de polen.

**5. Auto-polinización** entre inflorescencias de un individuo o planta: se deposita manualmente polen procedente de flores de otra inflorescencia del mismo individuo durante tres días como mínimo (Fig.2.6c). El objetivo de este tratamiento es la detección de posible compatibilidad y niveles de autogamia. Se utilizan dos inflorescencias por planta.

**6. Polinización cruzada** entre inflorescencias de 5 individuos o plantas: se realiza solamente en *P.platypetala* (PPG) donde las flores sin emasculan se aíslan y polinizan manualmente con polen procedente de los otros individuos. El objetivo de este tratamiento es evaluar los efectos de la polinización cruzada o *xenogamia* en los individuos tratados, utilizando dos inflorescencias en cada uno.

Para los tests de auto-polinización y polinización cruzada (5 y 6), una vez producida la antesis floral, el procedimiento consiste en depositar manualmente polen (auto o xeno) con un pincel sobre los estigmas de las flores en fase femenina, polinizando durante cinco días a partir del Estadío 5a.

Después de las polinizaciones manuales se procede en todo momento al rápido re-embolsamiento de las inflorescencias, para evitar la interacción con posibles visitantes florales. Con el crecimiento de dichas inflorescencias y durante casi un mes, las bolsas se van sustituyendo por otras mayores.

### 3.2.2. Interpretación de los resultados según los niveles de fecundación observados

Como otros autores, se asume que tanto la presencia de *tubos polínicos* a lo largo del gineceo de las flores marchitas, como los *gineceos fecundados* presuponen la subsiguiente producción de frutos y semillas (SCHOEN & LLOYD, 1992; WEBB, 1994; LADLEY, KELLY & ROBERTSON, 1997; ANDERSON *et al.*, 2001; SAGE *et al.*, 2001; BUIDE & GUITIAN, 2002; LEIMU, 2004; MASSINGA, JOHNSON & HARDER, 2005; KARRON, MITCHELL & BELL, 2006).

Para verificar la *auto-incompatibilidad*, los resultados de las polinizaciones experimentales, se evalúan según tres niveles de fecundación: gineceo joven (E8) fecundado con tubos polínicos o *fruto potencial-1*, fruto verde (E10) o *fruto potencial-2* y frutos maduros (E12) con semillas o *fruto real* (Fig. 2.7). Los datos y resultados de los distintos niveles de fecundación observados se expresan en tablas según los *ratios* Fruto/Flor y Semilla/Óvulo de los frutos maduros.

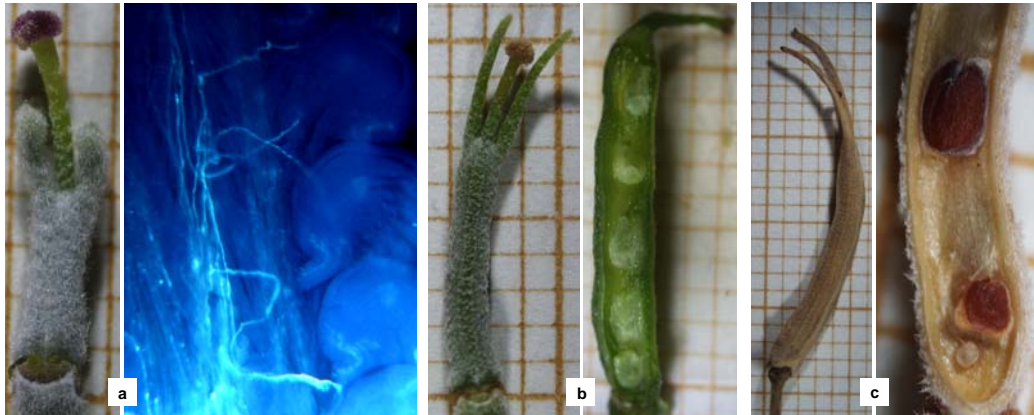
#### 3.2.2.1. Nivel de tubos polínicos en gineceos fecundados

Si el nivel de *interrupción* de los *tubos polínicos* tiene lugar en el *estigma* los cruces se califican de auto-incompatibles o si por el contrario, lo sobrepasan se califican de compatibles toda vez que en este *Sistema de Auto-incompatibilidad Esporofítico Homomórfico* (SSI) típico de la familia, la reacción de auto-incompatibilidad o interrupción de los tubos polínicos tiene lugar en el estigma.

La presencia de *tubos polínicos* a lo largo del gineceo (en el estilo u ovario) de las flores marchitas a veces ya sin verticilos (E8) en las distintas poblaciones de *Parolinia* (Fig.2.7a), se consideran como *frutos potenciales-1* (FRp1). Se ha considerado conveniente y práctico realizar este procedimiento ya que el fruto de *Parolinia* tarda unos 6 meses en madurar (Capítulo I: Apartado 4.3 de Resultados). En los tratamientos de auto-polinización del año 2003 sólo se realiza este procedimiento para comprobar la auto-polinización (Test 5).

### 3.2.2.2. Nivel de frutos verdes

Los gineceos fecundados (E10) o frutos verdes (Fig.2.7b) se consideran como *frutos potenciales-2* (FRp2) y son útiles para evaluar la formación temprana de frutos, así como la presencia de abortos (MEDAN, 1991 y 1993; RODRIGUEZ-RIAÑO, ORTEGA-OLIVENCIA & DEVESA, 1999).



**Figura 2.7.- Niveles de fecundación observados.** *Fruto potencial-1* o gineceo E8 con *tubos polínicos* (a), frutos verdes o gineceo E10 como *fruto potencial-2* (b), fruto maduro E12 (c) con semilla viable (superior) y semilla vana (inferior).

### 3.2.2.3. Nivel de frutos maduros

Los *frutos maduros* con semillas desarrolladas (E12) se han considerado como *frutos reales* (FRR). La semilla se considera desarrollada cuando a simple vista es evidente la presencia de embrión junto con una serie de características morfológicas (talla y color) consideradas como normales para la especie, a diferencia de la semilla considerada como *vana* (Fig.2.7c). No se consideró en el análisis de datos los frutos sin semillas ni las semillas vanas.

## 3.2.3. Resultados de los cruces y recogida de material

Los datos obtenidos referentes al número de gineceos con tubos polínicos y número de frutos formados se expresan en las Tablas de resultados correspondientes junto con los *ratios* Fruto/Flor y Semilla/Óvulo.

### 3.2.3.1. Recogida de flores marchitas polinizadas y detección de tubos polínicos

Se recogen algunas flores y/o gineceos E8 de las inflorescencias control y de las sometidas a los tratamientos 4 y 5 de polinización para evaluar la germinación del polen por la detección de *tubos polínicos* con tinción fluorescente (Fig.2.7a). Los gineceos E8 retirados se fijan en FAA y se almacenan en alcohol 70°. Para la tinción de los tubos polínicos se utilizó el protocolo de Martin en DAFNI (1992) con ligeras modificaciones ya detalladas en el apartado 3.2.2 de Material y Métodos del Capítulo I de Fenología floral.

El material de gineceos E8 recolectado para la detección de tubos polínicos o *fruto potencial-1* (FRp1) en los individuos analizados en cada población se reflejan en la Tablas de resultados y del Anexo 2.1.

### 3.2.3.2. Recogida de frutos verdes (E10)

Otra parte de las flores control y de las flores sometidas a tratamiento se dejan en la planta el tiempo suficiente para permitir la formación de los primeros estadios de *frutos* y de

*semillas*. Como se ha dicho anteriormente, se evalúa en primer lugar, el número de frutos verdes (E10) considerados *frutos potenciales-2* (FRp2, Fig.2.7b). El material analizado en este nivel de fecundación en cada población se refleja en la Tablas de resultados y del Anexo 2.1.

### 3.2.3.3. Recogida de frutos maduros (E12)

El resto de las flores sometidas a tratamiento y flores control se dejan en la planta el tiempo suficiente para permitir la formación de frutos maduros y valoración de frutos y semillas formadas. Los ovarios fecundados fueron mantenidos en la planta sin embolsar durante 6 meses hasta el total desarrollo del fruto, al final de este periodo se recogieron las infrutescencias con los frutos maduros (E12) o *frutos reales* (FRR) de cada tratamiento (Fig.2.7c) y se almacenaron en sobres hasta el momento de la evaluación. Los frutos sin semillas no se consideran en el cómputo de resultados. El material analizado en este nivel de fecundación en cada población se refleja en la Tablas de resultados y del Anexo 2.1.

## 3.2.4. Cruces experimentales: índice de auto-incompatibilidad y tasa de autogamia S

En *Parolinia* los experimentos del año 2003 calculan los niveles de auto-compatibilidad o autogamia (índice ISI y tasa de autogamia S) considerando los controles de polinización abierta o libre como polinización cruzada, no siendo así para los experimentos del año 2004 (*P.platypetala* PP) donde se realizaron también polinizaciones cruzadas (Tablas de resultados y del Anexo 2.1). En todos ellos se utilizó para el tratamiento 4 de auto-polinización polen de la misma planta.

Los resultados de todos los índices (ISI de *auto-incompatibilidad* y tasas S de *autogamia*) se expresan según datos poblacionales (globales) de frutos o semillas y según los datos por individuos (expresados en % para cada población). Se hace una *evaluación* conjunta de frutos y semillas formadas (Fr/FlxS/O) que informa de los niveles de *xenogamia* en cada población (tendencia poblacional).

### 3.2.4.1. Índice ISI de auto-incompatibilidad.

Para medir el nivel de auto-incompatibilidad, se suele emplear el índice ISI de Zapata y Arroyo que valora el número de *frutos* y *semillas* producidos en las auto-polinizaciones en relación a los producidos por polinización cruzada (ZAPATA & ARROYO, 1978; DAFNI, 1992; LUGHADHA, 1998; AIZEN, 2005; IGIC & KOHN, 2006):

$$\text{índice ISI} = \frac{\text{Nº frutos o semillas por auto-polinización}}{\text{Nº frutos o semillas por polinización cruzada}}$$

Los distintos valores de ISI reflejan distintos niveles y rangos de auto-incompatibilidad expresados en la Tabla adjunta (*Niveles de auto-incompatibilidad ISI y Tasa de Autogamia*) en la que se considera el valor límite superior de auto-incompatibilidad  $\leq 0.25$  de LUGHADHA (1998), en vez del 0.20 de ZAPATA & ARROYO (1978).

No obstante este índice de auto-incompatibilidad debe ser considerado con precaución ya que puede variar entre individuos de la misma población tanto como entre poblaciones o especies, aunque su verosimilitud radica en suponer distintos grados de auto-incompatibilidad según la presencia o ausencia de distintos alelos S auto-incompatibles (RICHARDS, 1986 y 1997; DAFNI, 1992).

Asimismo, en la *evaluación* conjunta poblacional de frutos y semillas se asume que para un ISI=SI la *tendencia poblacional* sería de *xenogamia obligada* (XO); para un ISI=M-SI la población se consideraría *fundamentalmente xenógama* (FX); para ISI=P-SI *xenógama facultativa* (XF); y para ISI=SC la población se consideraría como *autógama facultativa* (AF).

NIVELES DE AUTO-INCOMPATIBILIDAD Y TASA DE AUTOGAMIA (Zapata & Arroyo, 1978 modificado y Karron, 1987).			
ÍNDICE ISI DE AUTO-INCOMPATIBILIDAD (% frutos o semillas auto / % frutos o semillas xeno)		TASA DE AUTOGAMIA S DE KARRON (% frutos o semillas de auto-polinizaciones)	
Completamente Auto-Incompatible SI	0	Clase 0 Auto-Incompatible SI	0-3% $S \leq 0.03$
Mayoritariamente Auto-Incompatible M-SI	$\leq 0.25$	Clase 1 Ligeramente Auto-Compatibile L-SC	3-30% $0.03 < S \leq 0.30$
Parcialmente Auto-Incompatible P-SI	$> 0.25 < 1$	Clase 2 Altamente Auto-Compatibile A-SC	$>30\%$ $S > 0.30$
Auto-Compatibile SC	$> 1$		

### 3.2.4.2. Tasa de autogamia S

Tradicionalmente se ha definido como tasa de *autogamia S* de una población a la relación  $S = 1 - t$ , donde *t* se corresponde con la tasa de *alogamia* (KARRON, 1987; SCHOEN & LLOYD, 1992; BARRETT & HARDER, 1996; KEPHART, BROWN & HALL, 1999; IGIC & KOHN, 2006). Según esto el valor de la tasa *S* de *autogamia* se encuentra comprendido entre 0-1, asumiendo que los valores más cercanos a 1 son producto de una mayor auto-compatibilidad, pero variando según los autores.

#### 3.2.4.2.1. Tasa S de autogamia de Karron y de auto-incompatibilidad

Considerando los criterios de KARRON (1987) se evalúa la auto-compatibilidad según la producción de frutos y/o semillas después de los experimentos de auto-polinización, teniendo en cuenta que en la polinización libre, el valor de *t* incluye la posibilidad de *autogamia*, a menos que todas las flores del individuo se hayan emasculado (DAFNI, 1992).

Las tasas o valores de *S* representan distintos *niveles* y rangos de *auto-compatibilidad* o *autogamia* según KARRON (1987) que también se encuentran reflejados en la Tabla de *Niveles de auto-incompatibilidad ISI y Tasa de Autogamia* donde se considera como situación de *autogamia* (compatibilidad) una producción de frutos o semillas  $>30\%$ .

En los resultados obtenidos de la *tasa S de autogamia* se asume la calificación de la *tendencia poblacional* ( $Fr/FixS/O$ ) como: *xenógama obligada* (XO) a la clasificación SI (auto-incompatible); como *fundamentalmente xenógama* (FX) a la clasificación L-SC (ligeramente auto-compatibile) y como *autogamia facultativa* (AF) a la clasificación A-SC (altamente auto-compatibile).

#### 3.2.4.2.2. Tasa S de autogamia de Charlesworth & Charlesworth.

Ante la posibilidad de cruzamientos mixtos y según la hipótesis universalmente aceptada de dominancia parcial en los cruzamientos mixtos (auto y xenogamia), algunos autores han sugerido la comparación de la producción de semillas procedentes de la polinización manual autógama frente a la producción de semillas producto de la polinización cruzada (xenógama) como una manera de estimar la tasa *S* de *autogamia* en las

poblaciones naturales (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; CHARLESWORTH, 1988):  $S=(P_x - P_o)/(P_x - P_s)$  donde  $P_x$ =semillas xenógamas,  $P_s$ =semillas autógamas y  $P_o$ =semillas de polinización libre o natural (control).

Según algunos autores, en los cruces experimentales, la *autogamia* (auto-polinización) se debe estimar comparando las semillas de los cruces xenógamos frente a las de polinización libre en la población natural (control), en relación a las semillas xenógamas frente a las de cruces autógamos (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; DAFNI, 1992; JOHNSTON & SCHOEN, 1996; KEPHART, BROWN & HALL, 1999; BUIDE & GUITIÁN, 2002). Este método permite diferenciar las tasas de *xenogamia* y *autogamia* en condiciones de polinización libre o natural (cuando hay auto-compatibilidad). Para la obtención de  $P_s$  se puede usar indistintamente polen de la misma flor o planta (BUIDE & GUITIÁN, 2002). Los valores obtenidos para esta tasa  $S$  de *autogamia* pueden estar minimizados o magnificados ya que dependen de la *polinización libre* (control) de la población natural ( $P_o$ ).

En este trabajo sólo se calcula esta tasa de *autogamia* para *P.platypetala* (PPG) mediante los cruces artificiales llevados a cabo durante el año 2004, utilizando polen de la misma planta en las auto-polinizaciones y de otras plantas en las polinizaciones cruzadas.

Cuando los valores obtenidos para la *evaluación poblacional conjunta* (Fr/FI x S/O) son negativos (<0) consideran el predominio de la polinización *control natural* y cuando son positivos consideran la calificación según valores: XO (<0.1), FX (0.11-0.50), XF (0.51-0.85) y AF (>0.85).

### 3.2.5. Medida de la pérdida de vigor por endogamia (nivel de *inbreeding depression*)

En *Parolinia* los experimentos del año 2003 calculan el coeficiente de *inbreeding depression* considerando como polinización cruzada ( $W_c$ ) los controles de polinización abierta o libre (natural y JBCVC) y el tratamiento de auto-polinización ( $W_s$ ) con polen de flores de la misma planta; en los experimentos de *P.platypetala* (PP) en el año 2004 donde se realizaron también polinizaciones cruzadas se calcula el coeficiente de *inbreeding depression* también referido a ésta (Tablas de resultados y Anexo 2.1). Los valores superiores a 0.50 y presumiblemente cercanos a "1" indican presencia de *inbreeding depression* en especies alógamas mientras que presumiblemente se encuentra cercano a 0.2 en especies autógamas (HUSBAND & SCHEMSKE, 1996).

Como en los índices anteriores, los resultados para el cálculo de *inbreeding depression* ( $\delta$ ) se expresan según los datos de frutos o semillas poblacionales (globales) y según los datos por individuos (expresados en % para cada población). Asimismo, se hace una *evaluación* conjunta final de frutos y semillas formadas (Fr/FI x S/O) que informará de los *niveles de endogamia (inbreeding depression)* en cada población (tendencia poblacional).

#### 3.2.5.1. Cálculo de la magnitud de *inbreeding depression* ( $\delta$ )

La pérdida de vigor por endogamia (*inbreeding depression*) afecta a la estructura de las poblaciones naturales e influye en la evolución de los sistemas de cruzamiento, por lo tanto se considera necesario evaluar su presencia mediante la estimación del llamado coeficiente de *inbreeding depression* " $\delta$ " (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; BARRETT & HARDER, 1996).

Se cree conveniente el cálculo de los distintos niveles de *inbreeding depression* ( $\delta$ ) dependiendo de los índices de alogamia obtenidos para cada población. Se asume que las poblaciones naturales de las especies perennes o leñosas (como *Parolinia*), tienden a

mantener en equilibrio su sistema de cruzamiento a lo largo de las generaciones (RITLAND, 1990; BARRETT & KOHN, 1991; BARRETT & HARDER, 1996; KEPHART, BROWN & HALL, 1999; HUSBAND & SCHEMSKE, 1996; BUIDE & GUITIÁN, 2002). Según CHARLESWORTH & CHARLESWORTH (1987) el cálculo del coeficiente  $\delta$  se puede determinar según la relación entre la producción de frutos o semillas de flores auto-polinizadas ( $W_s$ ) y la producción de semillas de flores con polinización cruzada ( $W_c$ ):  $\delta = 1 - (W_s/W_c)$ , aunque su valoración pudiera estar sobredimensionada si se calcula en poblaciones cultivadas.

En el siguiente capítulo de isoenzimas se calcula el coeficiente de *inbreeding depression* a partir del coeficiente  $F$  de *autogamia* para su posterior confrontación (RITLAND, 1990; WEIR, 1990; BARRETT & CHARLESWORTH, 1991; ECKERT & BARRETT, 1994; BARRETT & HARDER, 1996):  $\delta = 1 - [2(1-s)F] / s(1-F)$ .

### 3.3. EFICACIA REPRODUCTIVA DE LAS POBLACIONES NATURALES

Se asume como *Eficacia reproductiva* de una población natural al *Éxito Reproductivo Global* que incluye en primer lugar el *Éxito Reproductivo Relativo* (ERR) de Staton & Preston (DAFNI, 1992). Esta expresión se refiere a la relación entre el *esfuerzo reproductivo* (número de flores de una inflorescencia y número de óvulos por flor) y el *éxito reproductivo femenino* (número de frutos por infrutescencia y número de semillas por fruto).

Otros autores contemplan el *éxito reproductivo* en dos fases y hacen equivalente el ERR con el *Éxito Reproductivo Pre-emergente*: PERS (WIENS *et al.*, 1987; MEDAN, 1993; D'AMBROGIO & MEDAN, 1993; GIBBS, 1997; MEDAN & D'AMBROGIO, 1998; LUGHADHA, 1998):

1ª. *Éxito Reproductivo Pre-emergente* (PERS) determinado por el número de frutos producidos y semillas viables (WIENS *et al.*, 1987), está representado por el producto de los *ratios* Fr/FI y S/O (PERS= ERR). Se puede complementar de forma adicional la evaluación de las semillas según su peso o masa.

$$\text{ERR} = \frac{\text{Frutos}}{\text{Flores}} \times \frac{\text{Semillas}}{\text{Óvulos}} = \text{PERS}$$

2ª. *Éxito Reproductivo Post-emergente* (PoERS) determinado por el porcentaje de progenie que sobrevive y se reproduce. Puede representar distintas fases o estadios del ciclo vital, desde la producción de semillas, germinación, supervivencia de plántulas, supervivencia de individuos juveniles, hasta la nueva fase reproductiva que comienza con la floración de la progenie (WIENS *et al.*, 1987). Se puede estimar con efecto acumulativo, representando el producto final de los resultados del éxito de las distintas fases del ciclo vital de la progenie que se han evaluado.

En este trabajo se calcula teniendo en cuenta las dos primeras fases del ciclo vital en la *progenie* obtenida: i) *porcentaje de germinación de semillas* (PoERS1), ii) *porcentaje de supervivencia de plántulas* (PoERS2) y iii) con efecto acumulativo: el producto de ambas (PoERS= PoERS1 x PoERS2).

3ª. Por último el cálculo del *Éxito Reproductivo Global* (ORS) que se asume como *eficacia reproductiva de una población natural*. Se establece como el producto entre el PERS (número de frutos producidos y semillas viables) y el PoERS (porcentaje de progenie que sobrevive), teniendo en cuenta el efecto acumulativo expresando las distintas fases

evaluadas (MEDAN, 1993) del ciclo vital (PoERS1 y PoERS2) de manera que:  $ORS = PERS \times PoERS$ .

### 3.3.1. Infrutescencia, frutos y semillas. Pre-selección, muestreos y almacenamiento.

En cada población natural, los muestreos se llevaron a cabo a lo largo de distintos períodos de fructificación recolectando individuos marcados (siempre que fue posible, los mismos que para los anteriores muestreos) incluyendo también infrutescencias al azar de individuos no marcados.

TAXON	POB	FECHA RECOLECCIÓN	Nº INDIVIDUOS	Nº FRUTOS
PG	PGB	Octubre -1998 Junio -1999 Julio -2000	35	50
PF	PFA	Octubre -2000 Mayo -2000 Julio -2002	35	62
	PFS	Julio - 2003	35	50
	PFT	Junio -1999 Junio -2000	35	50
POA	POA	Junio -2000 Julio -2002	35	65
POVE	POVE	Julio - 2003	35	65
PO	POS	Julio -1998 Mayo -1999 Junio -2000 Junio -2002	35	50
	POV	Mayo -2000	35	50
	POM	Junio -1999 Julio -2000	35	50
PFCH	PFCH	Julio -2003 Septiembre -2004	35	79
PP	PPG	Septiembre -1998 Octubre -1998 Julio -2000	35	65
PI	PIT	Junio -1999	35	50
	PIG	Septiembre -2003	35	50
	PIA	Mayo -1997	35	50
PS	PSA	Junio -1999	35	50
PA	PAC	Julio -1999	35	50

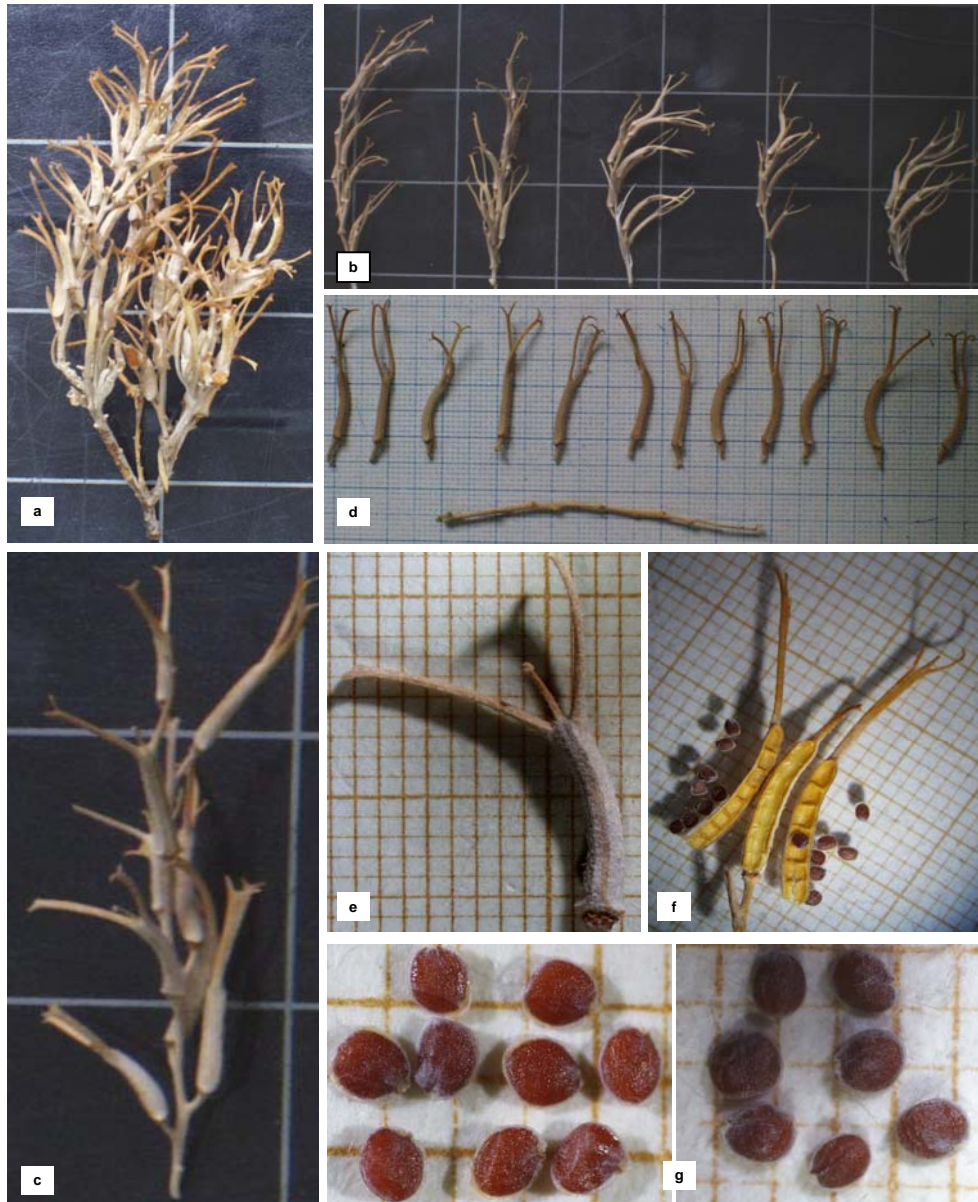
**Tabla 2.2.- Muestreo de Eficacia Reproductiva.** Número de individuos y de frutos analizados por población y fechas de recolección del material.

Las unidades de infrutescencia o *racimos*, que a veces conforman *panículas* (Fig.2.9 a), se recolectaron en sobres de celulosa y posteriormente se almacenaron en el JBCVC a temperatura ambiente. Se eligieron 35 infrutescencias o racimos, una por individuo; representando la variabilidad de las longitudes de los racimos (Tabla 2.2, Anexo 2.2 y Fig.2.8b).

El muestreo de los *frutos* o *silicuas*, se realiza a partir de las 35 infrutescencias o individuos (886 frutos en el total de poblaciones, con un rango de 50-79 por población) representando la heterogeneidad de las valvas, mayor y menor longitud e intermedias (Tabla 2.2, Anexo 2.2 y Fig. 2.8). Asimismo en cada población natural se seleccionan



semillas al azar que se limpian manualmente y se almacenan en el Banco de Germosplasma del JBCVC, separando previamente un parte para su estudio. En todos los casos el material evaluado se corresponde con el analizado en los estudios biométricos del Capítulo IV de Morfometrías.



**Figura 2.8.- Infrutescencias: panícula y racimo con frutos (silicuas).** Panícula formada por la agrupación de varios racimos (a); racimos representando la heterogeneidad de sus tallas (b); racimo o unidad de infrutescencia (c); conjunto de frutos de un racimo ordenados según su posición en el mismo junto a su pedúnculo (d); silicua con valva cerrada (e); silicua con valva abierta mostrando los septos y lóculos (f) y detalle de las semillas de cada valva (g).

### 3.3.2. Estimación del Éxito Reproductivo Pre-emergente (PERS)

El *Éxito reproductivo pre-emergente* (PERS=ERR) o relación entre el *esfuerzo* y el *éxito femenino* representado por el producto de los *ratios* Fr/FI y S/O se ha valorado con datos de cantidad (número de frutos por infrutescencia o racimo y número de semillas por silicua).

Se pueden complementar mediante las estimaciones de calidad a partir del peso de las semillas.

$$\text{PERS (ERR)} = \frac{\text{Frutos}}{\text{Flores}} \times \frac{\text{Semillas}}{\text{Óvulos}}$$

### 3.3.2.1. Estimación del esfuerzo y éxito reproductivo femenino: ratios Fr/FI y S/O

El *esfuerzo reproductivo* asumido como la producción de flores de un individuo o planta, se ha estimado a partir del *número de flores* por inflorescencia (racimo) y del *número de óvulos* por flor.

#### 3.3.2.1.1. Ratio Fruto/Flor. Nº de frutos y flores por infrutescencia

Esta evaluación se realiza en 16 poblaciones naturales de las 7 especies del género a partir de 35 individuos (Tabla 2.3 y Anexo 2.2).

Como se comentó anteriormente, el número total de flores por racimo se estima en la infrutescencia, mediante la suma del número de frutos o silicuas producidas y el número de *cicatrices* observadas en cada racimo, atribuibles tanto a yemas como a flores o gineceos abortados y no fecundados (Fig. 2.4 y Anexo 2.2).

#### 3.3.2.1.2. Ratio fruto/flor. Nº de frutos y flores por individuo.

La evaluación a nivel individuo se realiza en la única población de *P. glabriuscula* (PGB), especie crítica que fue objeto de un estudio demográfico dentro del marco del Atlas de la Flora Vascular Amenazada de España (AFA). El estudio de la eficacia reproductiva de esta población se realizó durante un período de cuatro años (2002-2005) a partir de individuos reproductores cuyo número osciló entre 44 y 58 según año (Tabla de resultados y Anexo 2.2).

En primer lugar se calcula el *ratio Fr/FI* por infrutescencia que se multiplicará por el nº de infrutescencias de un individuo. Debido al gran número de inflorescencias que presenta esta especie y a su distribución heterogénea por todo el individuo, resulta muy laborioso valorar el número exacto de inflorescencias por recuento directo en un individuo o planta, razón por la que en este estudio se realiza un cálculo aproximado, estimado a partir del *número de ramas* de cada individuo adulto.

El *número de ramas* (NR) se calcula evaluando el número de bifurcaciones (NB) de un individuo desde la base hasta el ápice siguiendo una sola rama primaria (Fig. 2.9). Suponiendo que en cada nudo las ramas sólo se dividen en dos, el número de ramas total se estima como:  $\text{NR} = 2^{\text{NB}}$  admitiendo incluso que este cálculo puede subestimar el número de ramas por individuo ya que muchas se dividen en tres o más, aunque al mismo tiempo puede quedar compensado por la pérdida de ramas que no prosperan. Dado que no todas las ramas florecen en el mismo período o año, y que generalmente sólo florece la mitad del

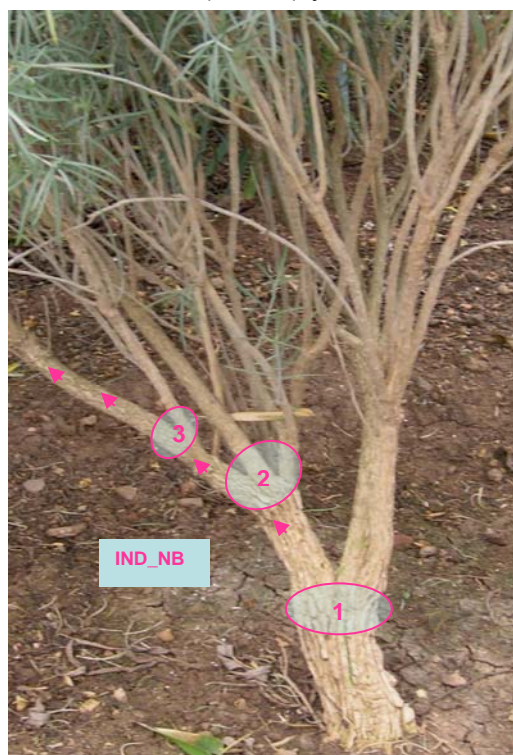


Figura 2.9.- Estimación del número de ramas por individuo en *P.glabriuscula*. Nº de ramificaciones (bifurcaciones) desde la base hasta el ápice de individuo siguiendo una rama primaria (IND\_NB).

individuo, el número de ramas contabilizado ( $2^{NB}$ ) se multiplica por un factor de corrección de 0.50.

El número de flores por inflorescencia y frutos por infrutescencia se lleva a cabo en 30 infrutescencias por individuo y año. Para estimar el número de flores y frutos por individuo se multiplican las medias de las 30 infrutescencias por el número de inflorescencias del individuo.

#### 3.3.2.1.3. *Ratio Semilla/Óvulo. Número de óvulos por flor*

El recuento del número de óvulos por flor y semillas por silicua se realizó en un número de frutos que osciló entre 50 y 79 silicuas según poblaciones (Tabla 2.3 y Anexo 2.2).

Asimismo, el número de óvulos se ha estimado a partir del número de lóculos contabilizados en cada valva de las silicuas maduras (Fig.2.8f y 2.10). Esta estimación se fundamenta en la clara correspondencia observada entre el número de lóculos y el número de óvulos (Fig.2.10), confirmada mediante el recuento directo del número de óvulos realizado en la estimación del *ratio* Polen/Óvulo.

La proporción de óvulos que forman semilla (*ratio* S/O) se evalúa mediante el recuento del número de semillas por silicua en relación al número de lóculos (óvulos) en cada valva para lo cual se separan previamente, se realiza el conteo y se procede a la toma de imágenes testigo (Figs.2.8 f, g y 2.10).

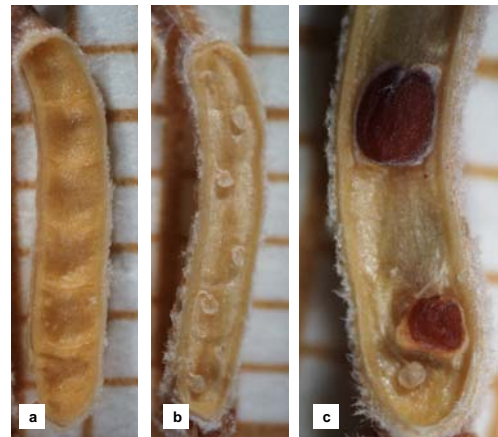
- En PGB se calcula el número medio de semillas por fruto como la media de un muestreo de 60 frutos de la población por año, siguiendo las pautas establecidas por el AFA. El número de óvulos por individuo, se estima partiendo del número medio por individuo y por año.

#### 3.3.2.1.4. *Valoración del éxito reproductivo (semillas) según longitud de valvas*

En cada población las silicuas se clasifican en tres clases según la longitud de las valvas (V1, V2 y V3) y se calculan los parámetros descriptivos (media, error estándar y rangos) de tres tallas de valva, número de óvulos, número de semillas y *ratio* Semilla/Óvulo según valvas (Anexo 2.2) para detectar las posibles diferencias del éxito reproductivo (formación de semillas) entre los tres tamaños de valva.

#### 3.3.2.3. *Peso de las semillas o biomasa*

Como medida cualitativa de fecundidad, se puede calcular el peso de semillas que informa de su calidad y que se correlaciona posteriormente con el PoERS o germinación de semillas y supervivencia de plántulas (WIENS, *et al.*, 1987; DAFNI, 1992; MEDAN, 1993; GIBBS, 1997). Para calcular el peso seco y húmedo se utilizaron 100 semillas de la población natural recogidas al azar. La *semilla* se considera *desarrollada* cuando presenta características morfológicas de talla y color consideradas como normales y es evidente, a simple vista, la presencia de embrión; cuando esto no es así la semilla se considera *vana* (Figs.2.8 y 2.10).



**Figura 2.10.- Silicua valvas.** Evaluación del número de óvulos según número de lóculos de la valva (a). Replum con semillas no desarrolladas (b). Replum con semilla desarrollada y vana (c).

Para calcular el *peso seco* se pesan en una balanza electrónica 100 semillas que se someten a un proceso de deshidratación progresivo en la estufa a 130° C durante periodos de 15 minutos, después de cada periodo de secado las semillas se pesan y se vuelven a introducir en la estufa, tantas veces como sean necesarias hasta que el peso se mantenga constante lo que indica que las semillas están completamente deshidratadas, estableciendo en este punto el *peso seco* de las mismas (Fig.2.11). El contenido de humedad de la semilla generalmente se calcula sobre una base de peso húmedo, de acuerdo a las prácticas de la Internacional Seed

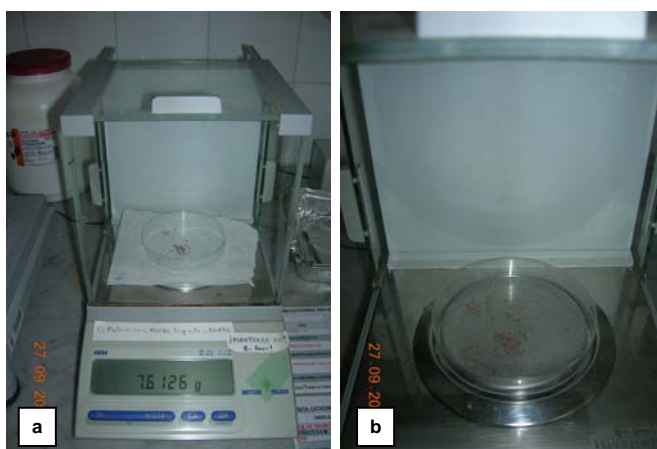


Figura 2.11.- Calidad de semillas, Peso húmedo y seco. Balanza de precisión con placa petri conteniendo 100 semillas (a, b).

Testing Association (ISTA):  $\% \text{ humedad de la semilla} = (\text{peso fresco} - \text{peso seco}) \times 100 / \text{peso seco}$ .

### 3.3.3. Éxito Reproductivo Post-emergente (PoERS)

El éxito reproductivo post-emergente se identifica con el porcentaje de semillas que *germina* y supervivencia de *plántulas* o *progenie* que sobrevive (PoERS). Se calcula por estimación de la viabilidad de las semillas a partir de las tasas de germinación y porcentaje de supervivencia de *plántulas* (WIENS, *et al.*, 1987; MEDAN, 1993).

En este trabajo se calcula el PoERS teniendo en cuenta las dos fases de progenie del ciclo vital de la población natural: (i) porcentaje de germinación de semillas (PoERS1) y (ii) porcentaje de supervivencia de plántulas (PoERS2), así como su efecto acumulativo (producto de ambos porcentajes).

Los ensayos de *germinación* se efectúan determinando la temperatura y fotoperíodo óptimos, así como los diferentes tratamientos o métodos de escarificación mecánica o química adecuados para cada taxon (MAYA, MONZON & PONCE, 1988; MAYA, 1989; MAYA & PONCE, 1989, etc.). Sus resultados se expresan gráficamente o por medio de diversos índices. Para la metodología de este apartado se han utilizado los protocolos de MAYA, MONZÓN & PONCE (1988) y Banco de Semillas del JBCVC (Proyecto BASEMAC).

#### 3.3.3.1. Muestras y almacenamiento de material

Como se mencionó en el apartado 3.3.1, se utilizan semillas recolectadas al azar en las poblaciones naturales que se limpian manualmente y se almacenan en el Banco de Semillas del JBCVC. La recolección se realiza asegurando una buena representación de la variabilidad de la población y teniendo en cuenta que el grado de madurez así como la viabilidad potencial de los frutos sea óptima para evitar la inviabilidad de las semillas debida a un insuficiente desarrollo del embrión.

#### 3.3.3.2. Germinación de semillas (PoERS1)

Para las distintas poblaciones, se incluyen los porcentajes de *germinación* obtenidos en los ensayos preliminares, utilizando la media aritmética como valor de PoERS1.

Los ensayos de germinación en laboratorio se llevan a cabo en una germinadora ASL G-60 bajo condiciones controladas de luz y temperatura, siendo habitual un fotoperíodo de 16 h. luz/ 8 h. oscuridad y temperatura alternante 22°C / 16°C coincidiendo respectivamente con el fotoperíodo. La fuente luminosa procede de tubos fluorescentes Philips TLD 30 W / 33.

PRUEBAS DE GERMINACIÓN					
TAXON	POB	TRATAMIENTO	SEMILLAS (11-13 días)	SEMILLAS 2 (14-28 días)	% GERMINACIÓN
<i>P.glabriuscula</i>	PGB	H <sub>2</sub> O destilada	19	0	95
		Escarificación mecánica	18	2	100
		Escarificación química con H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> , 5 min	0	0	0
		Escarificación química con NO <sub>3</sub> K, 5 min	14	2	80
<i>P.ornata</i>	POS	H <sub>2</sub> O destilada	20	0	100
		Escarificación mecánica	17	0	85
		Escarificación química con H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> , 5 min	2	0	1
		Escarificación química con NO <sub>3</sub> K, 5 min	13	0	65
<i>P.platypetala</i>	PPG	H <sub>2</sub> O destilada	19	1	100
		Escarificación mecánica	20	0	100
		Escarificación química con H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> , 5 min	0	0	0
		Escarificación química con NO <sub>3</sub> K, 5 min	19	1	100

Se realizan diferentes tratamientos (IBGRP, 1985 a, b; ISTA, 1985) para evaluar la capacidad germinativa de un lote de semillas utilizando como prueba tipo la germinación en agua (H<sub>2</sub>O<sub>d</sub>) y comparándola con diferentes métodos de escarificación: escarificación mecánica, escarificación química con H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> y NO<sub>3</sub>K al 2%, 5 min. Las pruebas definitivas se realizan utilizando la prueba tipo (H<sub>2</sub>O<sub>d</sub>) aconsejados por los resultados preliminares de germinación (Tabla *Pruebas de germinación*).

La unidad experimental estuvo constituida por 25 semillas por población colocadas de forma regular y simétrica en placas Petri (90 mm de diámetro) sobre discos de papel Whatman-42 humedecidos inicialmente con 3 ml de agua destilada, procurando mantener permanentemente una atmósfera saturada de humedad. El control de la *germinación* se realiza diariamente durante los 28 días que dura el ensayo (puede variar en función del tiempo que precisan las semillas para germinar) con el objetivo de determinar la velocidad y evolución de la germinación.

Las *curvas de germinación* se obtienen representando gráficamente el porcentaje de semillas germinadas frente al tiempo transcurrido desde la siembra. Estas curvas que generalmente adoptan una forma sigmoide son la representación gráfica más frecuente de los ensayos de germinación.

En la mayoría de las ocasiones resulta también útil expresar los resultados mediante otros índices que permiten comparar situaciones distintas de un modo simple y directo como

la capacidad germinativa y la velocidad de germinación (DURAN & PÉREZ, 1984; PITA & PÉREZ, 1989; PÉREZ, PITA & GÓMEZ CAMPOS, 1989). *Capacidad germinativa*: la capacidad germinativa de un determinado lote de semillas se refiere al porcentaje de germinación máximo que se obtiene en unas condiciones previamente definidas. Se representa en las curvas de germinación. *Velocidad de germinación*: Para expresar la velocidad de germinación se utilizan dos parámetros: el tiempo medio de germinación o  $T_m$  y el coeficiente de velocidad CV que se hallan utilizando las siguientes fórmulas:  $T_m = \sum n_i \times t_i / \sum n_i$  y  $C_v = \sum n_i / \sum n_i \times t_i \times 100$ , donde  $n_i$  es el número de semillas germinadas durante el tiempo  $t_{i-1}$  y  $t_i$ , siendo  $t_i$  el tiempo transcurrido desde la siembra de las semillas. Por lo tanto:  $T_m = 100 / C_v$  es la suma de los porcentajes obtenidos durante los  $n$  primeros días. Debe referirse a un valor de  $n$ , seleccionado de acuerdo al tiempo que precisan las semillas para germinar. *Tiempo mínimo de latencia (L)*: tiempo necesario hasta que germine la primera semilla (Proyecto BASEMAC).

### 3.3.3.3. Supervivencia de plántulas (PoERS 2)

Durante el año 1999 se enviaron al Vivero Central del JBCVC varios lotes de 100 semillas procedentes de las poblaciones naturales estudiadas de *Parolinia* a excepción de PFS, POVE, PFCH y PIG con el objetivo de mantener un stock cultivado en las zonas experimentales del Jardín bajo las mismas condiciones ambientales. Los semilleros en bandejas con mezcla estándar de: tierra, turba y vermiculita (2:1:1) permanecieron en vivero hasta obtener una serie de *plántulas* que habiendo llegado al tamaño adecuado (tres meses aproximadamente) se repican a macetas y se realiza el recuento del número de plántulas expresándolo en porcentajes.

### 3.3.4. Eficacia reproductiva global (ORS) y pérdida de vigor (*inbreeding depression*)

El cálculo de la eficacia reproductiva y la pérdida de vigor, se puede estimar con efecto acumulativo considerando distintas fases del ciclo vital de las poblaciones naturales. En este trabajo se tiene en cuenta dos fases de la *progenie* obtenida: porcentaje de germinación de semillas y porcentaje de supervivencia de plántulas, así como su efecto acumulativo según el producto de ambos porcentajes.

#### 3.3.4.1. Éxito Reproductivo Global (ORS) o Eficacia Reproductiva

El cálculo del *Éxito Reproductivo Global (Overall Reproductive Success: ORS)* se establece como el producto del *Éxito Reproductivo Pre-emergente (PERS)* y *Éxito Reproductivo Post-emergente (PoERS)* o porcentaje de progenie que sobrevive (MEDAN, 1993).

$$ORS = PERS \times PoERS1 \times PoERS2 = \frac{\text{Frutos} \times \text{Semillas}}{\text{Flores} \times \text{Óvulos}} \times \% \text{ germin} \times \% \text{ superv plántulas}$$

En este trabajo se calcula teniendo en cuenta la progenie obtenida PoERS (PoERS1 x PoERS2) o producto de los porcentajes de *germinación* de semillas (PoERS1) y de establecimiento o supervivencia de plántulas (PoERS2) de las poblaciones.

#### 3.3.4.2. Éxito reproductivo y pérdida de vigor por endogamia (*inbreeding depression*)

Se calcula la pérdida de vigor de la población o *inbreeding depression* ( $\delta$ ) según la expresión de CHARLESWORTH & CHARLESWORTH (1987). En *Parolinia* el cálculo de *inbreeding depression* se lleva a cabo en cada población natural para varias fases del ciclo vital: i) según la producción de semillas ( $\delta_1 = 1 - \text{ratio S/O}$ ), ii) según germinación de semillas

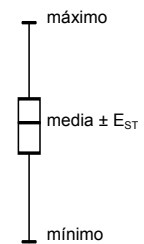
( $\delta_2=1-\%$  de germinación), iii) según supervivencia de plántulas ( $\delta_3=1-\%$  supervivencia) y (iv) % plántulas que llegan a individuos adultos y florecen.

Como recomiendan algunos autores se considera la presencia de *inbreeding depression* de las fases del ciclo vital de forma acumulativa (JOHNSTON & SCHOEN, 1996; HUSBAND & SCHMESKE, 1996 y KEPHART, BROWN & HALL, 1999): v) acumulativo de producción y germinación de semillas:  $\delta_{1,2}=1-(ratio\ S/O \times \%germinación)$  y vi) acumulativo de producción, germinación de semillas y %supervivencia de plántulas:  $\delta=1-(ratio\ S/O \times \%germinación \times \%supervivencia)$ .

### 3.4. ANÁLISIS DE DATOS

A cada grupo de variables se le calcula como parámetros característicos *descriptivos* la *media aritmética* como valor central y el *intervalo de confianza* al 95% [error estándar ( $E_{ST}$ ) o la desviación típica].

Los descriptivos de los caracteres considerados más importantes se han representado gráficamente mediante *diagramas de cajas* o test gráfico de Simpson & Roe (VAN DER PLUYN & HIDEUX, 1977) donde la línea vertical representa los rangos de la variable observados, el trazo horizontal la media y el rectángulo, la amplitud o los límites del *intervalo de confianza* o *error estándar* (valores positivo y negativo). A menor superposición de los rectángulos, las diferencias entre las medias serán más significativas y viceversa. Los estadísticos descriptivos fueron calculados con el programa XLSTAT 7.0 (ADINSOFT, 2003) y los diagramas de cajas fueron elaborados en el STATISTICA (STATSOFT, 1996).



Asimismo se ha testado el ajuste de las distintas variables a una distribución normal de frecuencias con el test *no paramétrico* de Kolmogorov-Smirnov (K-S) y para detectar las diferencias significativas entre las medias de los respectivos grupos, se realiza un ANOVA (paramétrico) y no paramétrico (Kruskal-Wallis).

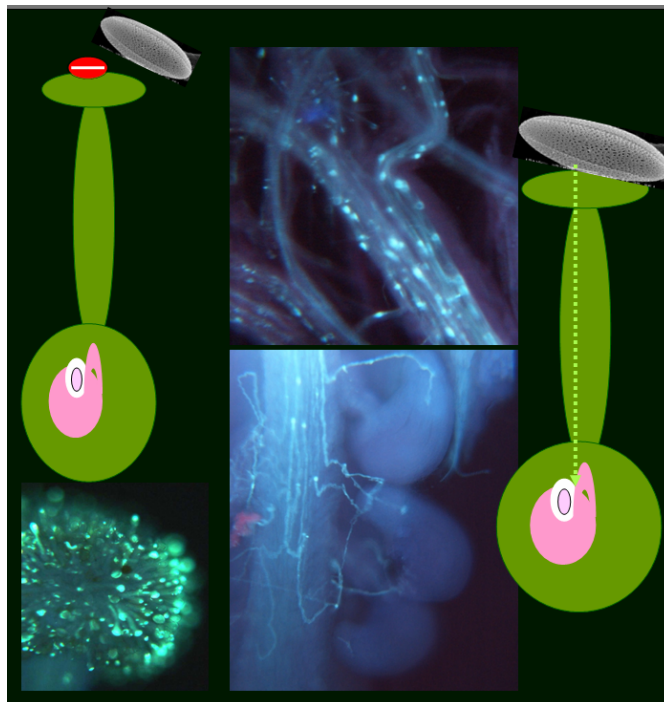
Para realizar las correlaciones correspondientes siguen las directrices de DAFNI (1992), BARRETT, HARDER & WORLEY (1997) y CRUDEN (1977 y 2000) se confecciona una matriz conjunta con todos los datos de sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva.

Se ha realizado un análisis de correlación (coeficiente de Spearman) con las variables implicadas en los sistemas de cruzamiento, caracteres biométricos y con otras variables relacionadas con el *vigor* de los individuos consideradas de algún modo importantes para los *sistemas de cruzamiento* y *éxito reproductivo*. Este análisis de correlación se lleva a cabo entre los niveles de *alogamia* según recursos del androceo y gineceo (*ratios P/O*) y algunas biometrías florales. Se incluyen asimismo los datos de la evaluación directa de los *sistemas de cruzamiento* (experimentos de polinización), de la *eficacia reproductiva* de las poblaciones naturales y talla poblacional. Posteriormente se correlacionan con la tasa de *alogamia t* y otros parámetros genéticos obtenidos a partir de datos moleculares de isoenzimas (Capítulo III).





## CAPÍTULO II



## Resultados



## 4. RESULTADOS

En este apartado los resultados de la evaluación de los *sistemas de cruzamiento* del género *Parolinia* se pondrán de manifiesto: 1º) según los métodos indirectos a partir de los recursos del androceo y gineceo (*ratio* Polen/Óvulo por flor e índice OCI) y 2º) según los métodos directos de detección de *auto-incompatibilidad* y *autogamia* con experimentos de polinización manual.

Asimismo se expondrán los resultados de la valoración de la *eficacia reproductiva* en las poblaciones naturales o porcentaje de flores que se transforman en *frutos maduros* con *semillas viables*.

### 4.1. EVALUACIÓN INDIRECTA DE LOS SISTEMAS DE CRUZAMIENTO. NIVELES DE AUTOGAMIA Y XENOGAMIA

Los resultados obtenidos de los niveles de *alogamia* según *ratio* Polen/Óvulo (P/O) aparecen reflejados en las Tabla 2.3 y diagramas de cajas (Figs.2.12a-f) donde asimismo se muestran los datos para las variables del número de granos de polen por antera y por flor, así como del número de óvulos por flor a nivel poblacional y de especie (media, error estándar y rango: mínimo-máximo). Además se muestran los valores del *ratio* P/O a nivel global poblacional y la calificación y niveles de *alogamia* obtenidos para *Parolinia* aplicando los criterios de CRUDEN (1977) y PRESTON (1986).

Asimismo, en las Tabla 2.4 se muestran los datos de las biometrías de las anteras indehiscentes (largo y ancho, en mm), de la talla polínica (Eje P: longitud máxima y Eje E: longitud mínima, en  $\mu\text{m}$ ) y longitud del ovario (en mm) y los datos del androceo se representan en diagramas de cajas (Figs.2.12g-j).

#### 4.1.1. Niveles de alogamia según recursos del androceo y gineceo

##### 4.1.1.1. *Ratio* Polen/Óvulo

Todas las poblaciones presentan un *ratio* P/O que se enmarca según CRUDEN (1977) en la categoría de *xenógamas obligadas* y según PRESTON (1986) en *alógamas* (AL) excepto PSA (3154) que apenas alcanza el rango (AL>3500).

A nivel poblacional el menor *ratio* P/O lo presenta PSA (3154) y el máximo PFCH con 5960 (Tabla 2.3 y Fig.2.12a). PSA muestra también el menor *nº de granos de polen* (21620) y de *óvulos* por flor (7) frente a POS con el mayor nº de pólenes (84942) y de óvulos (15.3).

En una misma especie se observan diferencias en el *ratio* P/O de las poblaciones (Tabla 2.3). En PF con *ratios* entre 4557 (PFS) y 5656 (PFT) se incluyen los rangos de PO que oscila entre 4973 (POV) y 5526 (POS). Los *ratios* P/O de PI se encuentran entre 4110 (PIA) más cerca de PP (4079) y 5171 (PIT) más próxima a POM (5305).

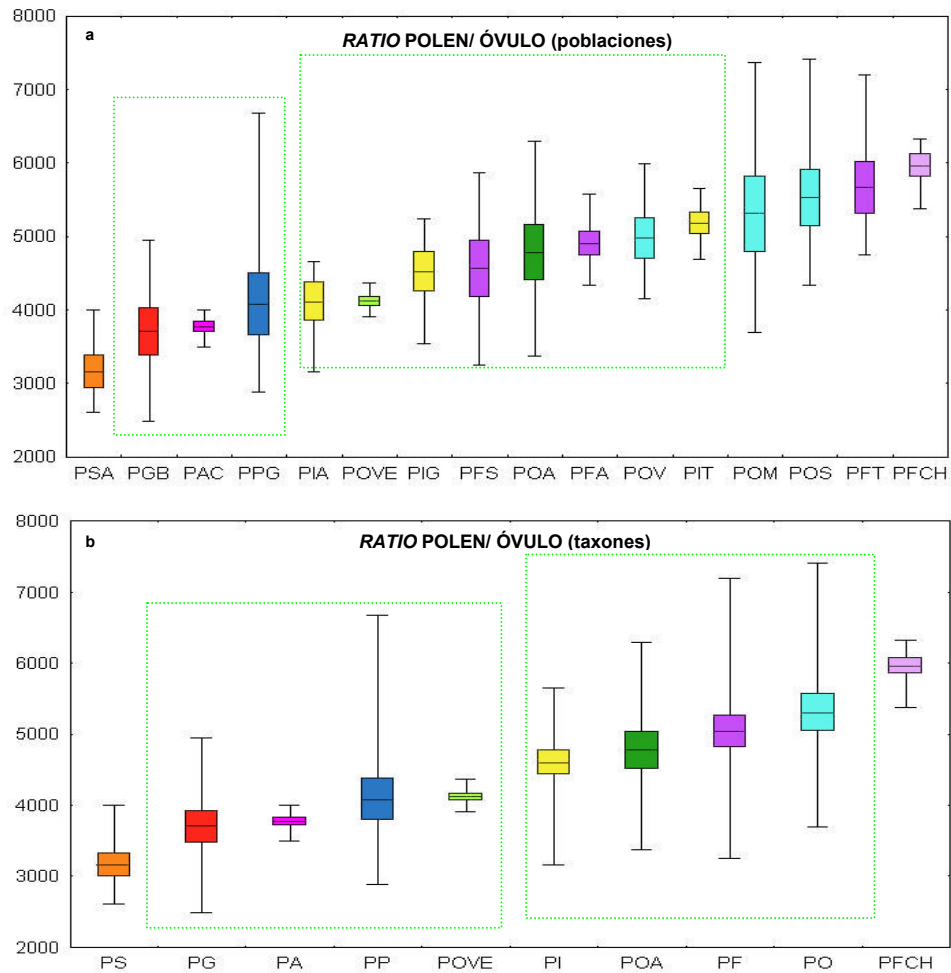
Con *ratios* P/O mínimos en orden ascendente se encuentran PSA (3154) de La Gomera, PGB (3700) de Gran Canaria, PAC (3768) de La Palma y PPG (4079) también de Gran Canaria, especies constituidas por una sola población (Fig.2.12a).

En las poblaciones sin adscripción taxonómica, PFCH con el *ratio* P/O máximo (5960) se acerca a PFT (5656), POA (4774) entre PFS (4557) y PFA (4904), y por último POVE (4113) cerca de PIA (4109) y PPG (4079) también está incluida en ellas.

NIVELES DE ALOGAMIA SEGÚN RATIOS POLEN/ÓVULO EN PAROLINIA										
Pobl/Taxon	NºInd	NºGrs/AntL	NºGrs/AntM	NºGrs/FI	NºOvus/FI	ratio P/O	NºGrs global	NºÓvus global	ratio P/O global	Clasificación Cruden / Preston
PGB	6	7096 ± 530 (5544 - 9076)	6898 ± 756 (4667 - 9123)	41781 ± 3494 (29756 - 53176)	11.50 ± 0.43 (10 - 13)	3700 ± 419 (2480 - 4954)	250688	69	3633	XO / AL
PFS	4	9400 ± 1532 (6400 - 12518)	9336 ± 1399 (6531 - 12782)	56143 ± 8601 (38924 - 76164)	12.25 ± 0.25 (12 - 13)	4557 ± 627 (3244 - 5859)	224572	49	4583	XO / AL
PFA	4	11020 ± 563 (9552 - 12182)	9738 ± 539 (8472 - 10973)	60990 ± 2921 (5540 - 66928)	12.50 ± 0.65 (11 - 14)	4904 ± 267 (4341 - 5577)	243960	50	4879	XO / AL
PFT	4	10861 ± 966 (9482 - 13714)	10056 ± 981 (8553 - 12920)	61945 ± 5830 (53176 - 79108)	11.00 ± 0.41 (10 - 12)	5656 ± 570 (4749 - 7192)	247780	44	5631	XO / AL
PF	12	10427 ± 612 (6400 - 13714)	9709 ± 548 (8531 - 12920)	59692 ± 3343 (38924 - 79108)	11.92 ± 0.31 (10 - 14)	5038 ± 302 (3244 - 7791)	716732	143	5009	XO / AL
POA	4	7470 ± 1009 (4478 - 8860)	8583 ± 634 (7030 - 9740)	49270 ± 4357 (37076 - 56680)	10.50 ± 0.65 (9 - 12)	4774 ± 604 (3371 - 6298)	197080	42	4692	XO / AL
POVE	3	7683 ± 442 (7042 - 8530)	9564 ± 1128 (7978 - 11746)	53621 ± 4115 (46864 - 61068)	13.00 ± 0.58 (12 - 14)	4113 ± 133 (3905 - 4362)	160864	39	4125	XO / AL
POS	6	14700 ± 1678 (10980 - 20426)	13886 ± 1306 (10750 - 19456)	84942 ± 8413 (64960 - 118676)	15.33 ± 0.33 (14 - 16)	5526 ± 500 (4331 - 7417)	509652	92	5540	XO / AL
POV	4	12060 ± 1854 (7160 - 16140)	12461 ± 1037 (10071 - 15071)	73965 ± 1091 (71936 - 76756)	15.25 ± 1.38 (12 - 18)	4973 ± 455 (4145 - 5995)	295860	61	4850	XO / AL
POM	4	12773 ± 1091 (10288 - 14984)	12035 ± 1285 (8679 - 14611)	73684 ± 7286 (55292 - 88412)	14.25 ± 0.85 (12 - 16)	5306 ± 821 (3686 - 7368)	294736	57	5171	XO / AL
PO	14	13395 ± 934 (7160 - 20426)	12950 ± 717 (8679 - 19456)	78589 ± 4192 (55292 - 118676)	15.00 ± 0.46 (12 - 18)	5282 ± 300 (3686 - 7417)	1100248	210	5239	XO / AL
PFCH	3	12070 ± 1280 (9610 - 13916)	12215 ± 212 (11862 - 12594)	72999 ± 1734 (69596 - 75280)	12.33 ± 0.88 (11 - 14)	5960 ± 295 (5377 - 6327)	218996	37	5919	XO / AL
PPG	6	9081 ± 1383 (5686 - 15308)	9911 ± 1538 (7040 - 17359)	57807 ± 8625 (45640 - 100052)	14.17 ± 0.60 (12 - 16)	4079 ± 549 (2881 - 6670)	346840	85	4080	XO / AL
PIT	3	8015 ± 249 (7564 - 8422)	7548 ± 198 (7272 - 7932)	46221 ± 512 (45208 - 46856)	9.00 ± 0.58 (8 - 10)	5171 ± 279 (4686 - 5651)	138664	27	5136	XO / AL
PIG	3	8411 ± 1200 (6094 - 10114)	8369 ± 1411 (5799 - 10663)	50297 ± 8023 (35384 - 62880)	11.00 ± 0.58 (10 - 12)	4521 ± 509 (3538 - 5240)	150892	33	4572	XO / AL
PIA	3	8749 ± 1106 (6584 - 10224)	8971 ± 1091 (6951 - 10694)	53380 ± 6550 (40972 - 63224)	13.00 ± 0.58 (12 - 14)	4110 ± 481 (3152 - 4662)	160140	39	4106	XO / AL
PI	9	8392 ± 489 (6094 - 10224)	8296 ± 558 (5799 - 10694)	49966 ± 3168 (35384 - 63224)	11.00 ± 0.65 (8 - 14)	4601 ± 267 (3152 - 5655)	449696	99	4542	XO / AL
PSA	3	4075 ± 785 (2680 - 5398)	3367 ± 157 (3143 - 3669)	21620 ± 1192 (20036-23956)	7.00 ± 0.58 (6 - 8)	3154 ± 425 (2609 - 3993)	64860	21	3089	XO / AL
PAC	3	5474 ± 872 (4106 - 7094)	4758 ± 222 (4316 - 5015)	29979 ± 1036 (27980 - 31452)	8.00 ± 0.58 (7 - 9)	3768 ± 147 (3495 - 3997)	89936	24	3747	XO / AL
Kruskal-Wallis POB		$p = 0.0001$	$p = 0.0001$	$p = 0.0001$	$p < 0.0001$	$p = 0.030$	—	—	—	—
Kruskal-Wallis TAXON		$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p = 0.006$	—	—	—	—

**Tabla 2.3.- Niveles de alogamia según ratios P/O.** Pob= población, Nº Ind= número de individuos analizados, Nº Grs= número de granos de polen, AntL= antera lateral o corta, AntM= antera media o larga, FI= flor, Nº Ovus = número óvulos. Ratio P/O= ratio Polen/Óvulo de Cruden (1977); XO= xenogamia obligada y de Preston (1986); AL = Alogamia. Kruskal-Wallis:  $p$ = probabilidad según la hipótesis nula ( $p < 0.05$ ).

A nivel taxon (Tabla 2.3, Figs.2.12b, d, f) PS sigue con los mínimos *ratio* P/O (3154), nº de granos (21620) y óvulos por flor (7), frente a los máximos del *ratio* P/O y nº de pólenes en PFCH (5960 y 72999) y PO (5305 y 78589) y en el nº de óvulos de PO (15) y PP (14.2).



**Figura 2.12.- Niveles de alogamia según *ratios* Polen/Óvulo.** En las poblaciones (a) aunque con valores correlativos, el *ratio* P/O diferencia mínimos (PSA) y máximos (PFT-PFCH) con intermedios que diferencian al conjunto PGB-PAC-PPG del resto. En los taxones (b) aunque se sigue diferenciando PS con el mínimo y PFCH con el máximo, hay que destacar que *P. filifolia* incluye los rangos de *P. ornata* que muestra una media superior.

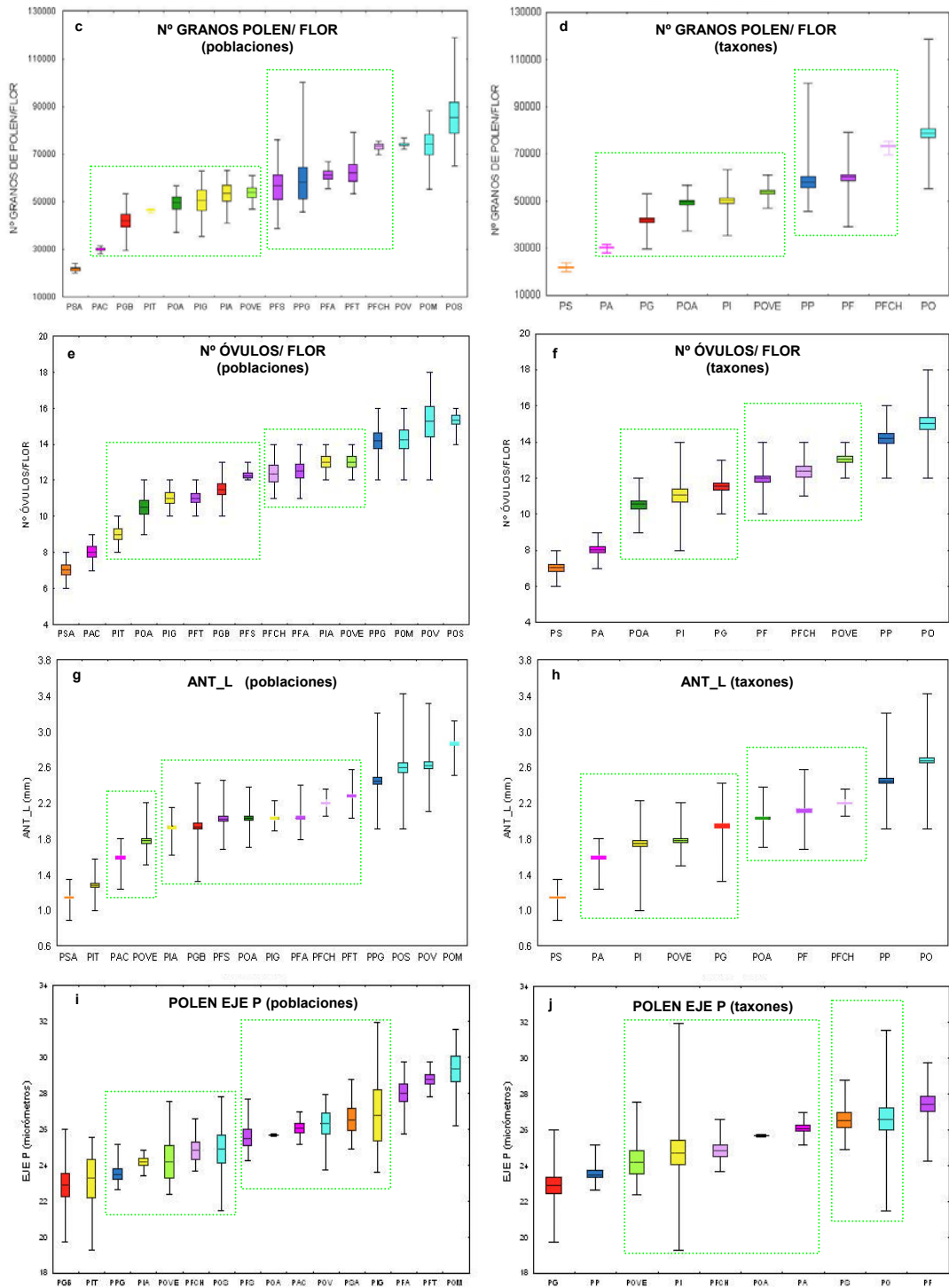
Los resultados de Kruskal-Wallis muestran diferencias significativas entre poblaciones y taxones (Tabla 2.3 y Anexo 2.1).

El *ratio* P/O (Figs.2.12a, b) aunque correlativos, en las poblaciones tiende a diferenciar los mínimos (PSA) y los máximos (PFT-PFCH) de las intermedias donde a su vez se tiende a diferenciar el grupo PGB-PAC-PPG. En los taxones sigue diferenciándose PS con el mínimo y PFCH con el máximo. Hay que destacar que PF (PFS, PFA, PFT) incluye los rangos de PO (POS, POV y POM) aunque con una media superior.

Tanto a nivel poblacional como de taxon en el nº de pólenes por flor (Figs.2.12c, d) también refleja mínimos en PS-PA y máximos en PO. En los taxones intermedios se puede diferenciar el grupo PG-POA-PI-POVE del grupo PP-PF-PFCH que da paso a los máximos de PO.

BIOMETRIAS DEL ANDROCEO Y GINECEO DE LAS FLORES DEL RATIO P/O													
Pob	ANTERAS INDEHISCENTES						POLEN						OVARIO
	ANTERAS LATERALES			ANTERAS MEDIAS			POLEN			Ova_L			
	N	AntL_L	AntL_A	N	AntM_L	AntM_A	N	Eje P	Eje E				
PGB	12	1.96 ± 0.09 (1.34 - 2.23)	0.67 ± 0.07 (0.36 - 0.98)	24	1.92 ± 0.06 (1.32 - 2.41)	0.64 ± 0.04 (0.35 - 1.05)	18000	22.87 ± 0.88 (19.74 - 25.99)	19.76 ± 1.10 (15.64 - 23.31)	1.73 ± 0.15 (1.31 - 2.22)			
PFS	8	2.00 ± 0.10 (1.68 - 2.36)	0.76 ± 0.08 (0.58 - 1.14)	16	2.03 ± 0.06 (1.80 - 2.45)	0.72 ± 0.05 (0.54 - 1.10)	12000	25.50 ± 0.76 (24.28 - 27.70)	22.65 ± 0.81 (21.36 - 25.03)	1.47 ± 0.16 (1.10 - 1.80)			
PFA	8	2.07 ± 0.07 (1.85 - 2.39)	0.68 ± 0.02 (0.58 - 0.75)	16	2.01 ± 0.04 (1.79 - 2.31)	0.71 ± 0.01 (0.66 - 0.76)	12000	28.01 ± 0.85 (25.75 - 29.75)	25.12 ± 0.85 (22.88 - 26.83)	1.79 ± 0.20 (1.33 - 2.25)			
PFT	8	2.28 ± 0.06 (2.13 - 2.58)	0.74 ± 0.04 (0.57 - 0.89)	16	2.27 ± 0.04 (2.03 - 2.54)	0.78 ± 0.03 (0.60 - 0.93)	12000	28.77 ± 0.47 (27.80 - 29.76)	25.12 ± 0.57 (24.00 - 26.70)	1.34 ± 0.17 (1.00 - 1.67)			
PF	24	2.12 ± 0.05 (1.68 - 2.58)	0.72 ± 0.03 (0.57 - 1.14)	24	2.10 ± 0.03 (1.79 - 2.54)	0.73 ± 0.02 (0.54 - 1.10)	36000	27.43 ± 0.56 (24.28 - 29.76)	24.30 ± 0.53 (21.36 - 26.83)	1.53 ± 0.11 (1.00 - 2.25)			
POA	8	2.08 ± 0.07 (1.79 - 2.31)	0.72 ± 0.03 (0.64 - 0.94)	16	2.00 ± 0.05 (1.70 - 2.38)	0.69 ± 0.03 (0.50 - 0.97)	12000	25.67 ± 0.04 (25.61 - 25.77)	22.71 ± 0.09 (22.50 - 22.91)	1.88 ± 0.23 (1.29 - 2.38)			
POVE	6	1.72 ± 0.08 (1.50 - 2.05)	0.59 ± 0.02 (0.51 - 0.64)	12	1.79 ± 0.08 (1.54 - 2.21)	0.60 ± 0.02 (0.53 - 0.71)	9000	24.18 ± 1.69 (22.42 - 27.56)	21.03 ± 1.66 (19.04 - 24.31)	1.42 ± 0.31 (0.92 - 1.99)			
POS	12	2.88 ± 0.11 (2.22 - 3.26)	0.71 ± 0.04 (0.49 - 1.02)	24	2.54 ± 0.10 (1.91 - 3.42)	0.66 ± 0.03 (0.40 - 0.97)	18000	24.88 ± 1.05 (21.45 - 27.82)	21.72 ± 1.11 (18.35 - 24.78)	1.88 ± 0.04 (1.59 - 1.83)			
POV	8	2.53 ± 0.10 (2.10 - 2.97)	0.76 ± 0.07 (0.47 - 1.07)	16	2.66 ± 0.08 (2.28 - 3.32)	0.79 ± 0.04 (0.62 - 1.07)	12000	26.32 ± 0.99 (23.73 - 27.96)	23.46 ± 1.03 (20.83 - 25.18)	1.80 ± 0.14 (1.52 - 2.13)			
POM	8	2.78 ± 0.05 (2.51 - 2.87)	0.73 ± 0.06 (0.59 - 1.02)	16	2.89 ± 0.04 (2.54 - 3.11)	0.75 ± 0.04 (0.63 - 1.03)	12000	29.34 ± 1.16 (26.17 - 31.60)	26.03 ± 0.86 (23.55 - 27.21)	1.72 ± 0.20 (1.36 - 2.13)			
PO	28	2.67 ± 0.06 (2.10 - 3.26)	0.73 ± 0.03 (0.47 - 1.07)	28	2.68 ± 0.05 (1.91 - 3.42)	0.72 ± 0.02 (0.40 - 1.07)	42000	26.57 ± 0.77 (21.45-31.60)	23.45 ± 0.75 (18.35-27.20)	1.73 ± 0.07 (1.36-2.13)			
PFCH	6	2.17 ± 0.05 (2.05 - 2.35)	0.74 ± 0.01 (0.69 - 0.76)	12	2.21 ± 0.02 (2.13 - 2.30)	0.76 ± 0.01 (0.68 - 0.84)	9000	24.80 ± 0.92 (23.69 - 26.61)	21.66 ± 0.92 (20.51 - 23.48)	1.86 ± 0.13 (1.62 - 2.03)			
PPG	12	2.46 ± 0.10 (1.99 - 3.20)	0.70 ± 0.04 (0.41 - 0.85)	24	2.43 ± 0.07 (1.91 - 3.03)	0.73 ± 0.03 (0.35 - 0.87)	18000	23.49 ± 0.4 (22.66 - 25.18)	20.55 ± 0.54 (18.30 - 22.29)	2.01 ± 0.09 (1.74 - 2.21)			
PIT	6	1.28 ± 0.09 (1.08 - 1.57)	0.54 ± 0.08 (0.38 - 0.82)	12	1.28 ± 0.06 (1.00 - 1.56)	0.57 ± 0.04 (0.38 - 0.75)	9000	23.26 ± 2.01 (19.26 - 25.58)	20.24 ± 1.97 (16.31 - 22.39)	1.21 ± 0.17 (0.88 - 1.41)			
PIG	6	2.08 ± 0.05 (1.93 - 2.22)	0.65 ± 0.02 (0.58 - 0.69)	12	2.00 ± 0.03 (1.88 - 2.21)	0.77 ± 0.01 (0.72 - 0.84)	9000	26.74 ± 2.63 (23.60 - 31.97)	23.38 ± 2.40 (20.48 - 28.15)	1.63 ± 0.05 (1.54 - 1.70)			
PIA	6	1.95 ± 0.08 (1.71 - 2.15)	0.76 ± 0.02 (0.70 - 0.84)	12	1.91 ± 0.06 (1.61 - 2.11)	0.78 ± 0.01 (0.74 - 0.84)	9000	24.15 ± 0.42 (23.42 - 24.86)	21.40 ± 0.38 (20.70 - 21.97)	1.73 ± 0.28 (1.23 - 2.18)			
PI	18	1.77 ± 0.09 (1.08 - 2.22)	0.65 ± 0.03 (0.38 - 0.84)	18	1.75 ± 0.06 (1.00 - 2.21)	0.71 ± 0.02 (0.38 - 0.84)	27000	24.72 ± 1.10 (19.26 - 31.97)	21.68 ± 1.01 (16.31 - 28.15)	1.52 ± 0.12 (0.88 - 2.18)			
PSA	6	1.15 ± 0.07 (0.88 - 1.34)	0.65 ± 0.02 (0.57 - 0.69)	12	1.13 ± 0.03 (0.99 - 1.26)	0.65 ± 0.02 (0.56 - 0.77)	9000	26.53 ± 1.16 (24.91 - 28.78)	23.40 ± 1.25 (21.51 - 25.75)	1.04 ± 0.11 (0.84 - 1.21)			
PAC	6	1.66 ± 0.07 (1.44 - 1.80)	0.72 ± 0.06 (0.55 - 0.89)	12	1.54 ± 0.05 (1.23 - 1.76)	0.72 ± 0.03 (0.60 - 0.84)	9000	26.07 ± 0.54 (25.14 - 27.01)	23.18 ± 0.6 (22.17 - 24.24)	1.29 ± 0.10 (1.12 - 1.47)			
Kruskal-Wallis POB		$p < 0.0001$	$p = 0.139$		$p < 0.0001$	$p < 0.0001$		$p = 0.003$	$p = 0.006$	$p = 0.033$			
Kruskal-Wallis TAXON		$p < 0.0001$	$p = 0.189$		$p < 0.0001$	$p = 0.000$		$p = 0.004$	$p = 0.010$	$p = 0.012$			

**Tabla 2.4.- Biometrías del androceo y gineceo de las flores del ratio P/O.** Anteras: N= número de anteras; AntL\_L y AntL\_A= longitud y ancho de la antera lateral o corta; AntM\_L y AntM\_A= longitud y ancho de la antera media o larga. Polen: N= n° polenes correspondientes a las anteras evaluadas en cada población; Eje P= longitud máxima del polen; Eje E= longitud mínima del polen. Gineceo: Ova\_L= longitud del ovario. Kruskal-Wallis: p= probabilidad según la hipótesis nula ( $p < 0.05$ ).



**Figura 2.12.- Recursos del androceo-gineceo y biometrías del polen.** El nº de pólenes por flor (c,d) tiende a diferenciar el mínimo de PS y máximo de PO (POV-POM-POS) del resto con intermedios. El nº de óvulos (e,f) también diferencia los mínimos de PS y PA y máximos de PP y PO (POM-POV-POS) de los intermedios. La longitud de la antera en las poblaciones (g) diferencia los mínimos en PS y PIT y máximos en PP y PO (POS-POV-POM), pero en los taxones PI se incluye en un grupo intermedio (h). La talla del polen (i,j) también diferencia mínimos (PG-PP) y máximos (PF) del resto con tallas intermedias.

El *nº de óvulos* (Figs.2.12e, f) también diferencia los mínimos en las poblaciones (PSA-PAC) y los máximos (PPG-PO) de las intermedias donde a su vez se diferencia el grupo PIT-POA-PIG-PFT-PGB-PFS del grupo PFCH-PFA-PIA-POVE. En los taxones se diferencia más claramente los mínimos (PS-PA) y los máximos (PP-PO) de los intermedios que diferencian a POA-PI-PG de PF-PFCH- POVE.

#### 4.1.1.2. Biometrías del androceo y gineceo

La *longitud* de las *anteras indehiscentes* y del *ovario* muestran que tanto a nivel poblacional como de taxon, PS tiene los valores más bajos (Tabla 2.4 y Figs.2.12g,h), mientras que los más altos para las anteras se encuentran en POM y para el ovario en PP que a su vez muestran los máximos para ambos caracteres a nivel taxon. El ancho de las anteras presenta en POVE los mínimos, mientras que los máximos se observan en PIA y PFCH.

Los resultados del Kruskal-Wallis muestran diferencias significativas entre poblaciones y taxones (Tabla 2.4 y Anexo 2.1). En las poblaciones según las anteras indehiscentes se diferencian los siguientes grupos que se solapan de forma ascendente: 1º) PSA y PIT con las anteras más cortas del grupo 2º) PAC-POVE-PIA-PGB, 3º) PIG-PFA-PFS-POA-PFCH-PFT con anteras intermedias y 4º) PPG-POS-POV-POM con anteras largas, destacando POM con las anteras más largas del grupo y que no se superpone con las demás.

ÍNDICE OCI DE ALOGAMIA Y CARACTERÍSTICAS DE LA FLOR					
POBLACION	FI_D1	1. Diámetro corola > 6 mm= 3	2. Dicogamia Protandria= 1	3. Hercogamia contacto= 0	OCI XO= 4
PGB	11.68	3	1	0	4 (XO)
PFS	7.15	3	1	0	4 (XO)
PFA	9.61	3	1	0	4 (XO)
PFT	9.71	3	1	0	4 (XO)
POA	10.53	3	1	0	4 (XO)
POVE	8.75	3	1	0	4 (XO)
POS	9.47	3	1	0	4 (XO)
POV	8.74	3	1	0	4 (XO)
POM	7.63	3	1	0	4 (XO)
PFCH	10.14	3	1	0	4 (XO)
PPG	9.40	3	1	0	4 (XO)
PIT	8.96	3	1	0	4 (XO)
PIG	9.38	3	1	0	4 (XO)
PIA	10.93	3	1	0	4 (XO)
PSA	9.98	3	1	0	4 (XO)
PAC	10.05	3	1	0	4 (XO)

**Tabla 2.5.- Índice OCI de alogamia y características de la flor de *Parolinia*.** Clases asignadas según valores del diámetro de la corola (>6mm=clase 3), dicogamia (protandria=clase 1) y hercogamia (contacto entre gineceo y androceo=clase 0). FI\_D1=diámetro mayor de la flor en mm. XO=xenogamia obligada.

En los taxones se sigue diferenciando: 1º) PS con anteras más cortas, 2º) PA-POVE-PI-PG, 3º) POA-PF-PFCH con intermedias, y por último 4º) PP y PO con las anteras más largas. Asimismo según la longitud del gineceo (ovario) se diferencia PS con ovarios mínimos y PP con ovarios máximos del resto de los taxones con ovarios intermedios que se solapan.

En las biometrías del *polen* (Tabla 2.4 y Figs.2.13i, j) PGB ostenta los mínimos para los ejes P y E y los máximos POM, aunque a nivel taxon es *PF* la que presenta los máximos. Los resultados del Kruskal-Wallis diferencian los mínimos para PGB y PIT seguidas por dos grupos intermedios que da paso a los máximos de PFA-PFT-POM. En los taxones se diferencian las tallas mínimas en PG-PP y las máximas en PF con tallas intermedias en el resto donde se puede diferenciar a PS-PO (Anexo 2.1).

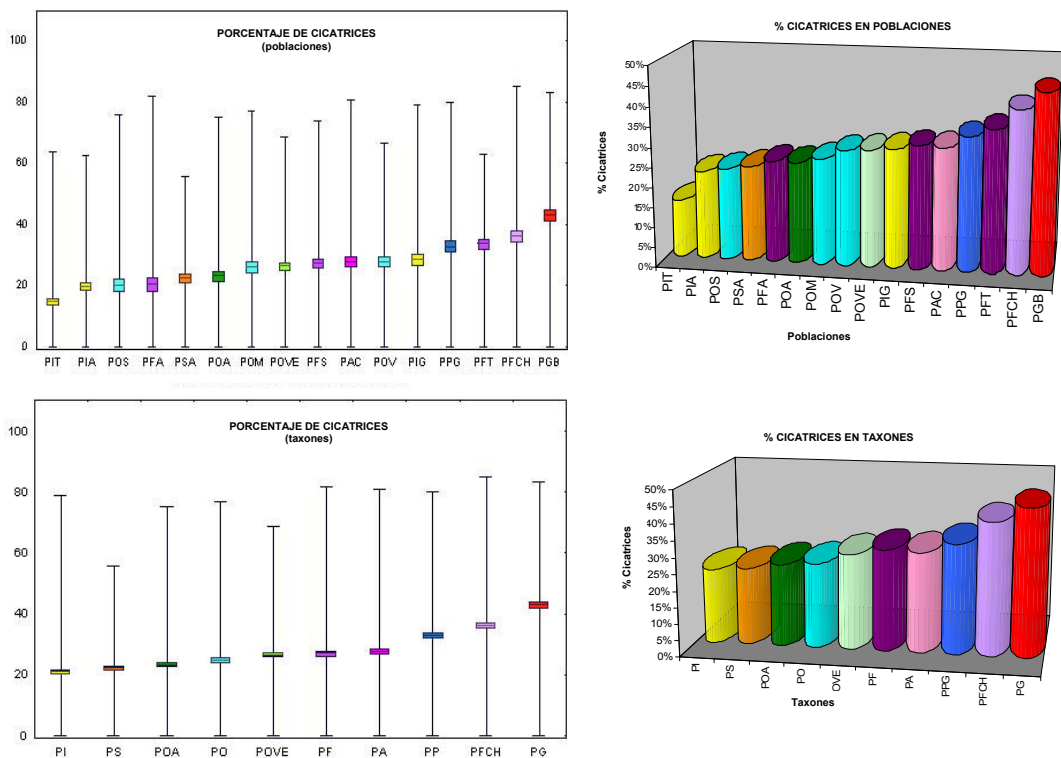
#### 4.1.2. Índice OCI de alogamia

Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla 2.5, con los distintos caracteres florales e índice OCI de cada población.

Como era de esperar, todas las poblaciones resultan xenógamas obligadas con OCI=4 ya que presentan las mismas características florales: Diámetro de corola >6mm=3; Dicogamia, protandria=1; Hercogamia-mismo nivel=0, características comunes a todos los taxones del género.

#### 4.1.3. Cicatrices por infrutescencia y auto-incompatibilidad

Entre las poblaciones con mayores porcentajes de cicatrices destacan PGB y PFCH con los máximos frente a los mínimos de PIT, PIA, POS, PFA, PSA y POA.



**Figuras 2.13.- Porcentaje de cicatrices por infrutescencia en las poblaciones y taxones de *Parolinia*.** Aunque con valores correlativos hay una tendencia a diferenciar los valores máximos (PGB y PFCH) y mínimos (PIT, PIA, POS, PFA, PSA y POA) de los intermedios. En los taxones se siguen diferenciando los máximos de cicatrices en PG y PFCH frente a los mínimos en PI, PS, POA y PO.

Mientras que el resto de las poblaciones: POM, POVE, PFS, POV, PIG, PAC, PPG y PFT se encuentran con valores intermedios. A nivel taxon se diferencian PG y PFCH con un máximo de cicatrices frente a los mínimos de PI, PS y POA y PO (Tabla 2.6 y Fig.2.13).

Los resultados del Kruskal-Wallis muestran diferencias significativas tanto a nivel de población como de taxon, aunque no se observan grupos claramente diferenciados (Anexo 2.1).

POB	Nº Ind	Nº FI / Infl	Nº Fr/ Infr	CICATRICES		
				Nº/ Infr	% / Infr	% poblacional
PGB	35	24.17 ± 1.50 (9-41)	13.29 ± 0.98 (4-22)	10.89 ± 1.20 (0-27)	42.66 ± 3.82 (0-83)	45%
PFS	35	13.51 ± 0.78 (6-24)	9.34 ± 0.49 (6-20)	4.17 ± 0.72 (0-17)	26.93 ± 3.09 (0-74)	31%
PFA	35	9.00 ± 0.71 (2-24)	6.71 ± 0.51 (2-14)	2.29 ± 0.59 (0-18)	20.14 ± 3.87 (0-82)	25%
PFT	35	9.31 ± 0.45 (5-19)	6.00 ± 0.31 (3-10)	3.31 ± 0.40 (0-12)	33.4 ± 3.16 (0-63)	36%
PF	105	10.57 ± 0.43 (2 - 24)	7.31 ± 0.29 (2 - 20)	3.26 ± 0.34 (0-18)	26.83 ± 2.01 (0 - 82)	31%
POA	35	16.43 ± 1.54 (4-37)	12.26 ± 1.21 (3-31)	4.17 ± 0.80 (0-21)	22.93 ± 3.28 (0-75)	25%
POVE	35	12.11 ± 0.95 (5-30)	8.57 ± 0.59 (4-20)	3.54 ± 0.56 (0-16)	26.23 ± 2.6 (0-69)	29%
POS	35	16.18 ± 1.15 (5-33)	12.35 ± 0.92 (5-22)	3.82 ± 0.90 (0-25)	19.86 ± 3.69 (0-76)	23%
POV	35	7.31 ± 0.46 (4-15)	5.20 ± 0.35 (2-9)	2.11 ± 0.33 (0-7)	27.62 ± 3.29 (0-67)	29%
POM	35	11.66 ± 0.69 (5-23)	8.57 ± 0.66 (3-17)	3.09 ± 0.47 (0-10)	25.85 ± 3.67 (0-77)	27%
PO	105	11.67 ± 0.58 (4-33)	8.67 ± 0.48 (2-22)	3.00 ± 0.35 (0-25)	24.49 ± 2.06 (0 - 77)	26%
PFCH	35	12.17 ± 0.75 (4-22)	7.23 ± 0.40 (3 - 12)	4.94 ± 0.68 (0-17)	35.91 ± 3.46 (0-85)	41%
PPG	35	9.20 ± 0.49 (4-16)	6.11 ± 0.48 (2 - 14)	3.09 ± 0.39 (0-8)	32.54 ± 3.75 (0-80)	34%
PIT	35	14.83 ± 0.63 (10-25)	12.69 ± 0.63 (4-22)	2.14 ± 0.29 (0-7)	14.68 ± 2.2 (0-64)	14%
PIG	35	17.49 ± 0.99 (4-31)	12.29 ± 0.89 (4-27)	5.20 ± 0.69 (0-15)	28.28 ± 3.38 (0-79)	30%
PIA	35	27.35 ± 3.06 (4-65)	21.24 ± 2.25 (2-58)	6.12 ± 1.10 (0-23)	19.55 ± 2.67 (0-63)	22%
PI	105	19.82 ± 1.19 (4-65)	15.35 ± 0.91 (2-58)	4.47 ± 0.47 (0-23)	20.85 ± 1.69 (0 - 79)	23%
PSA	35	16.00 ± 0.83 (8-26)	12.20 ± 0.63 (4-21)	3.80 ± 0.56 (0-12)	21.98 ± 2.8 (0-56)	24%
PAC	35	29.34 ± 2.27 (10-59)	20.37 ± 1.68 (7-53)	8.97 ± 1.70 (0-46)	27.43 ± 3.46 (0-81)	31%

**Tabla 2.6.- Cicatrices en las poblaciones y taxones de *Parolinia*.** NºInd=nº de individuos analizados; Nº FI/Infl=nº de flores por inflorescencia; NºFr/Infr=nº de frutos por infrutescencia; Nº/Infr=nº de cicatrices por infrutescencia; %/Infr=porcentaje de cicatrices por infrutescencia; % poblacional=porcentaje global de cicatrices por población.

A nivel poblacional PGB con más cicatrices y PIT con menos se diferencian del resto. A nivel taxon con máximos de cicatrices sigue destacando 1º) PG frente al mínimo que pasa a PO e intermedios correlativos de PF, PP, POA, POVE, PS, PI, PFCH y PA.



## 4.2. EVALUACIÓN DIRECTA DE LOS SISTEMAS DE CRUZAMIENTO. CRUCES EXPERIMENTALES. AUTO-INCOMPATIBILIDAD, AUTOGAMIA Y AGAMOSPERMIA

### 4.2.1. Polinizaciones experimentales y niveles de fecundación

#### 4.2.1.1. Autopolinización, frutos y niveles de fecundación

Los resultados obtenidos en los cruzamientos experimentales (2003) se expresan según tres niveles de fecundación: *tubos polínicos* o *frutos potenciales-1* (FRp1), *frutos verdes* o *frutos potenciales-2* (FRp2) y *frutos maduros* (FRR) y se muestran en las Tablas 2.7 y Anexo 2.1.

Se observa que salvo excepciones, existe una disminución notable (*ratio* Fr/FI) desde los *frutos potenciales-1* hasta los *frutos maduros*. Los *tubos polínicos* detectados en los gineceos, pueden en ocasiones llegar a formar *frutos verdes*, pero no suelen alcanzar la madurez. Hay que señalar que PGB es la única población en la que prácticamente no se observan tubos polínicos (Figs.2.14 y 2.15 y Tabla 2.7).

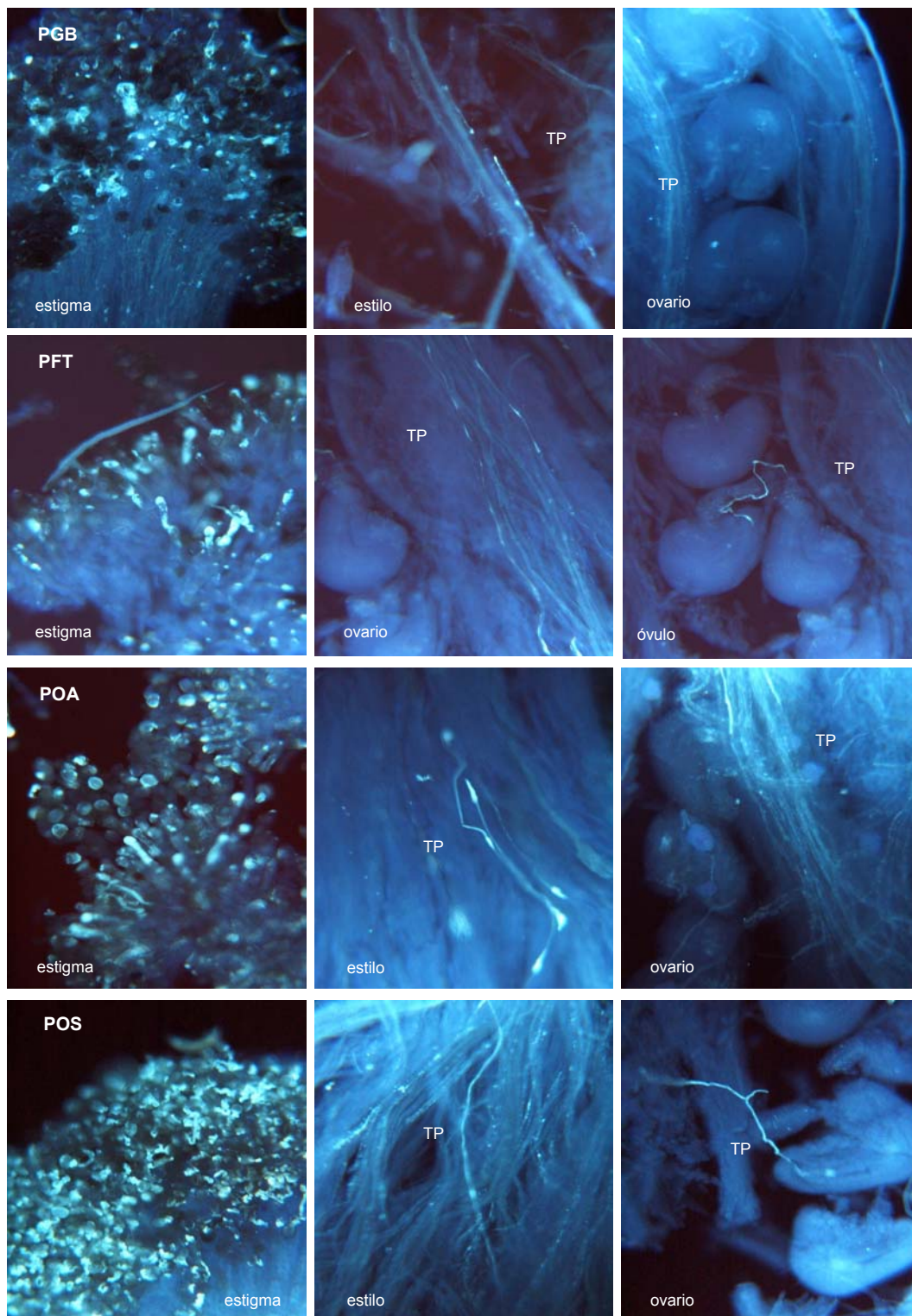
NIVELES DE FECUNDACIÓN EN AUTO-POLINIZACIÓN (2003)				
POBLACIÓN	Nº FLORES TOTALES (FRp1-TP / FRp2-FRR)	Nº FRp1 (Fr/FI)	Nº FRp2 (Fr/FI)	Nº FRR (Fr/FI)
PGB	80 (28 / 52)	2 (0.07)	2 (0.04)	1 (0.02)
PFT	78 (28 / 54)	10 (0.36)	14 (0.26)	6 (0.11)
POA	92 (31 / 61)	12 (0.39)	27 (0.44)	13 (0.21)
POS	69 (24 / 45)	14 (0.58)	8 (0.18)	7 (0.16)
PPG	89 (34 / 55)	16 (0.47)	21 (0.38)	13 (0.24)
PIT	76 (24 / 52)	14 (0.58)	7 (0.13)	3 (0.06)
PSA	68 (24 / 44)	9 (0.38)	1 (0.02)	1 (0.02)
PAC	66 (18 / 48)	5 (0.28)	1 (0.02)	1 (0.02)

**Tabla 2.7.- Niveles de fecundación en autopolinización.** *Ratios* Fr/FI en los distintos niveles de fecundación: tubos polínicos en gineceos (FRp1), frutos verdes (FRp2) y frutos maduros (FRR).

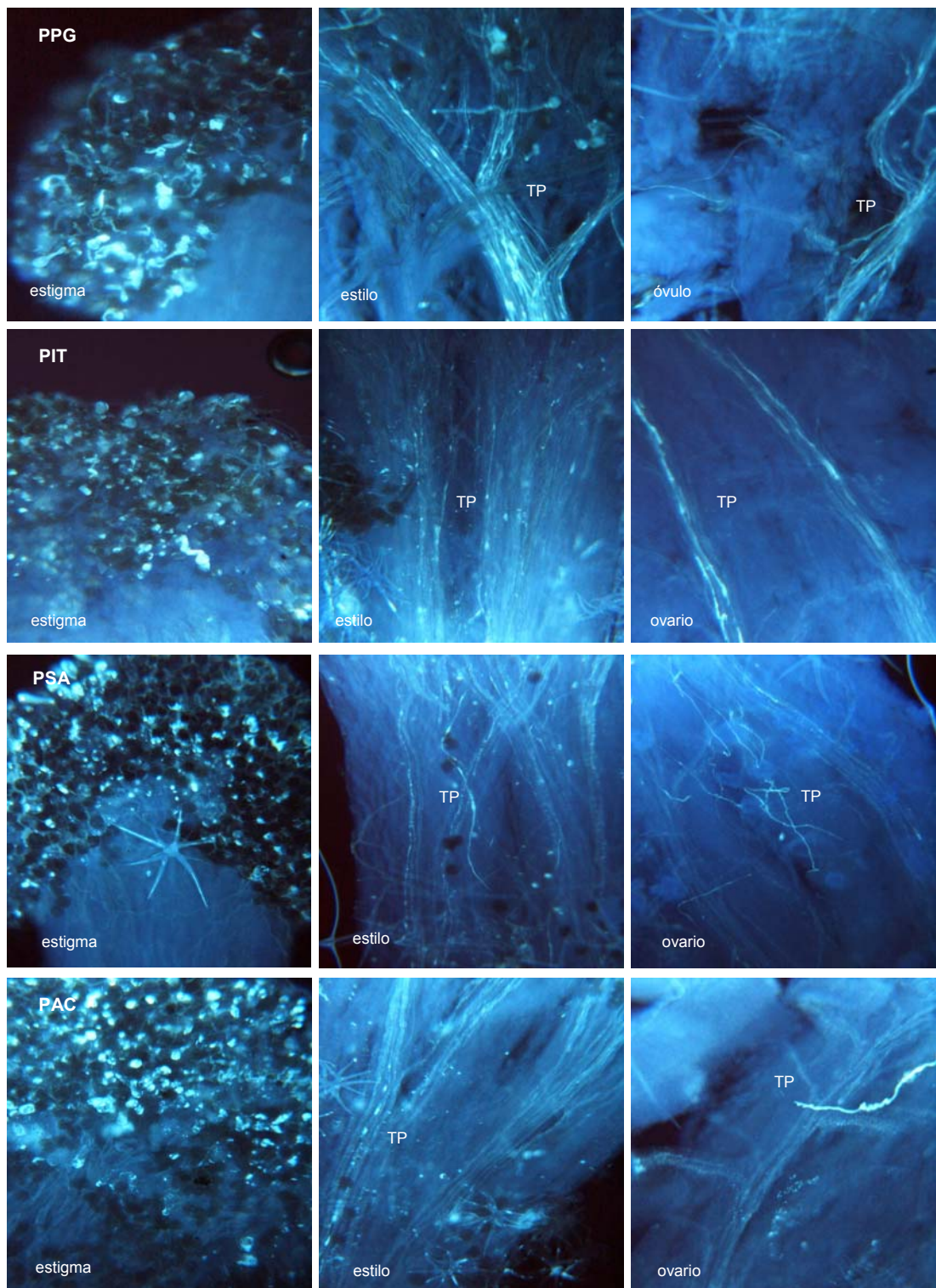
#### 4.2.1.2. Auto-polinización y polinización cruzada. Frutos y niveles de fecundación

En todos los tests y tratamientos (*control* JBCVC, *auto-polinización* y *polinización cruzada*) en *P.platypetala* (PPG), los resultados obtenidos (2004) de los tres niveles de fecundación (FRp1, FRp2 y FRR) muestran también la tendencia a disminuir desde los frutos potenciales hasta los frutos maduros o FRR (Fig.2.16, Tabla 2.8 y Anexo 2.1).

En *auto-polinización mecánica* aunque se observa la formación de tubos polínicos en el estigma con acúmulos de calosa, no se observan ni en el estilo ni en el ovario ni tampoco hay formación de frutos verdes ni maduros.



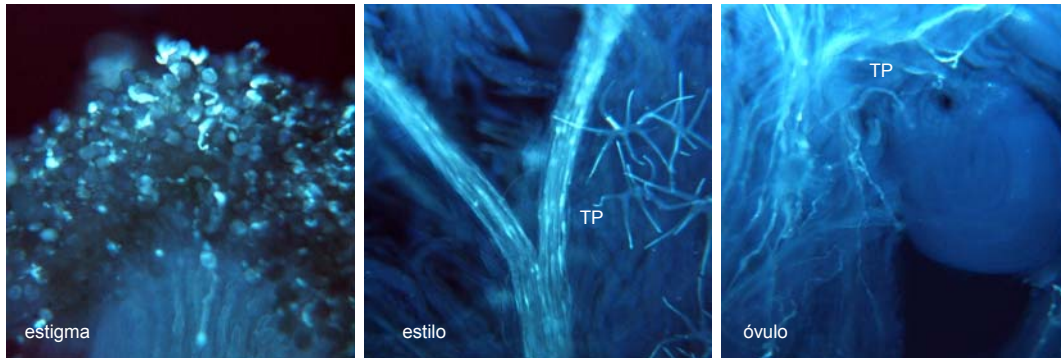
**Figura 2.14.- Sistemas de cruzamiento y niveles de fecundación en los experimentos de auto-polinización (2003). Tubos polínicos (TP) en gineceos E8 o frutos potenciales-1 en *P. glabriuscula* (PGB), *P. filifolia* (PFT), POA y *P. ornata* (POS). Estigma con granos de polen emitiendo TP y papilas con calosa. Estilo, ovarios y óvulos con TP.**



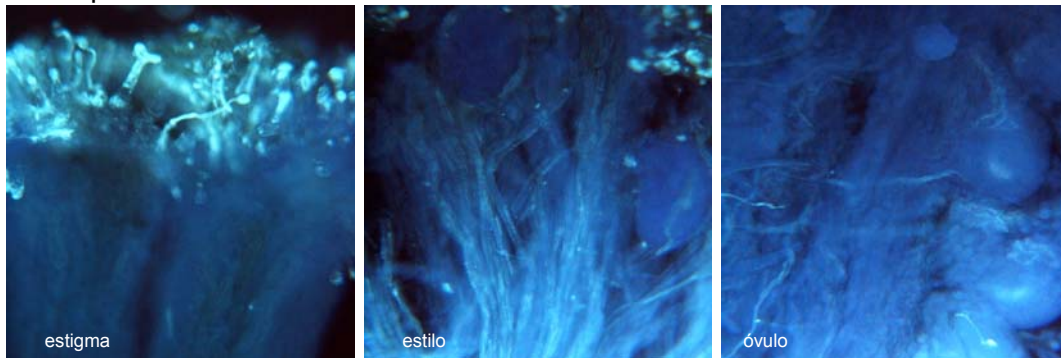
**Figura 2.15.- Sistemas de cruzamiento y niveles de fecundación en los experimentos de auto-polinización (2003).** Presencia de *tubos polínicos* (TP) a lo largo de gineceos E8 o *frutos potenciales-1* en *P.platypetala* (PPG), *P.intermedia* (PIT), *P.schizogynoides* (PSA) y *P.aridanae* (PAC). Estigma con granos de polen emitiendo TP y papilas con calosa. Estilo, ovarios y óvulos con TP.

## Resultados

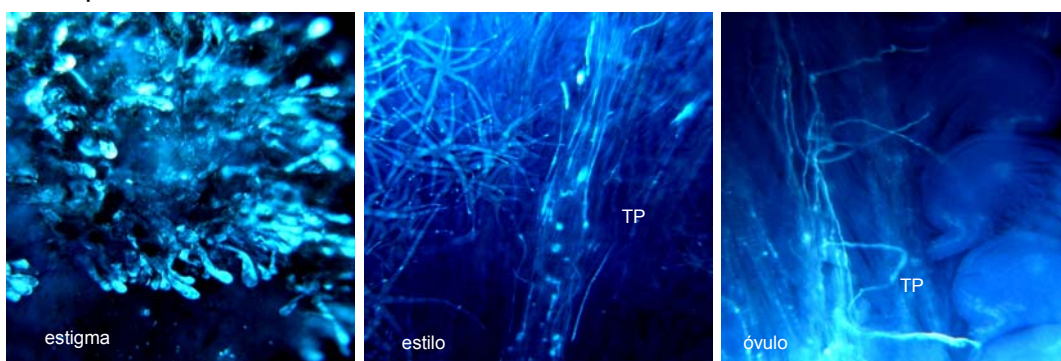
### 1. Control



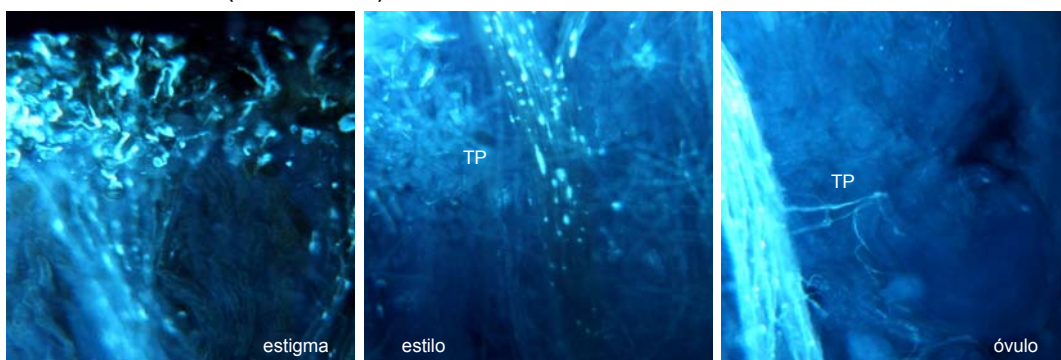
### 2. Auto-polinización mecánica



### 3. Auto-polinización



### 4. Polinización cruzada (entre individuos)



**Figura 2.16.- Sistemas de cruzamiento y niveles de fecundación en los experimentos de auto-polinización y polinización cruzada en *P. platypetala* (PPG).** Presencia de *tubos polínicos* (TP) a lo largo de gineceos E8 o *frutos potenciales-1*: 1.Control JBCVC; 2. Auto-polinización mecánica: estigma con TP y papilas con calosa, estilo y ovario sin TP; 3. Auto-polinización; 4. Polinización cruzada. Tubos polínicos en el estigma, estilo y alcanzando los óvulos.

En la *polinización cruzada* (Tabla 2.8 y Fig.2.16) se detectan los mayores niveles de fecundación y formación de frutos superiores a los del *control del JBCVC*.

NIVELES DE FECUNDACIÓN EN AUTO-POLINIZACIÓN Y POLINIZACIÓN CRUZADA (PPG 2004)				
EXPERIMENTOS DE POLINIZACIÓN	Nº FLORES TOTALES (FRp1-TP / FRp2-FRR)	Nº FRp1 (Fr / Fl)	Nº FRp2 (Fr / Fl)	Nº FRR (Fr / Fl)
2. CONTROL JBVC	114 (39 / 75)	35 (0.90)	49 (0.65)	40 (0.53)
3. AUTO-POLINIZACIÓN MECÁNICA	87 (33 / 54)	0 (0.00)	0 (0.00)	0 (0.00)
4. AUTO-POLINIZACIÓN MANUAL	101 (37 / 64)	19 (0.51)	22 (0.34)	15 (0.23)
5. POLINIZACIÓN CRUZADA	100 (38 / 62)	34 (0.89)	45 (0.73)	43 (0.69)

**Tabla 2.8- Niveles de fecundación en PPG. Auto-polinización y polinización cruzada (2004).** *Ratios Fr/Fl en los distintos niveles de fecundación: tubos polínicos en gineceos (FRp1), frutos verdes (FRp2) y frutos maduros (FRR).*

#### 4.2.2. Cruces experimentales. Producción de frutos y semillas

Los resultados de los cruces de *auto-polinización* y *polinización cruzada* (2003 y 2004) se muestran en la Tabla 2.9 y Anexo 2.1. En general se observa una mayor producción de frutos que de semillas a excepción del *control natural* de PGB con mayor producción de semillas.

##### 4.2.2.1. Producción de frutos y semillas. Auto-polinización

En las inflorescencias del *control natural*, la producción de *frutos* oscila entre 0.57 en *P.glabriuscula* (PGB) y 0.85 en *P.intermedia* (PIT). La producción de *semillas* es inferior, con el mínimo en PFT (0.47) y máximo en PIT (0.72). La *evaluación conjunta* de frutos y semillas (Fr/FlxS/O) oscila entre 0.31 (PFT) y 0.61 (PIT).

En todos los taxones la producción de *frutos* en el *control del JBCVC* disminuye respecto al *control natural* excepto en PFT. Asimismo la producción de *semillas* del *JBCVC* es muy baja con mínimo en PAC (0.10) y máximo en PFT (0.58). La *evaluación conjunta* (frutos y semillas) oscila entre 0.03 (PAC) y 0.20 (PPG) excepto POA (0.33) y PFT (0.47).

En el tratamiento de *auto-polinización* la producción de *frutos* tiene mínimos cercanos a "0" (PGB, PSA, PAC y PIT) y máximos que no superan el 0.24 (PPG). Asimismo la producción de *semillas* es prácticamente "0" en todas las poblaciones con el máximo en POS (0.07). La *evaluación conjunta* de frutos y semillas es prácticamente nula, se observan valores cercanos a 0.01 en POA, POS y PPG (Tabla 2.9).

No se observa formación de frutos maduros en los tests de *auto-polinización mecánica* (en ausencia de polinizadores) ni *agamospermia*, aunque en este último un 20% de las flores de PFT, POA y PIT formaron frutos que no se contabilizan ya que no contienen semillas (Tabla 2.9 y Anexo 2.1). Se considera por tanto que la *agamospermia* no está presente en las poblaciones estudiadas de *Parolinia*, lo que indica que la polinización y fecundación es esencial para la producción de frutos y semillas. La ausencia de resultados en los experimentos de *autopolinización mecánica* implica la necesidad de vectores.

TESTS Y EXPERIMENTOS DE AUTO-POLINIZACIÓN Y POLINIZACIÓN CRUZADA FRUTOS Y SEMILLAS								
POB	TESTS	FRUTOS			SEMILLAS			Fr/ FI x S/O
		NºFLs	NºFRs	ratio Fr/FI	NºÓVUs	NºSEM	ratio S/O	
PGB	1. CONTROL NATURAL (Cn)	51	30	0.57	568	329	0.58	0.33
	2. CONTROL JBVC (Cj)	43	24	0.56	514	84	0.16	0.09
	3. AUTO-POLINIZACIÓN MECÁNICA	31	0	0.00	-	-	-	-
	4. AGAMOSPERMIA	20	0	0.00	-	-	-	-
	5. AUTO-POLINIZACIÓN (AP)	52	1	0.02	621	3	0.005	0.00009
PFT	1. CONTROL NATURAL (Cn)	35	23	0.67	366	172	0.47	0.31
	2. CONTROL JBVC (Cj)	33	27	0.82	360	208	0.58	0.47
	3. AUTO-POLINIZACIÓN MECÁNICA	22	0	0.00	-	-	-	-
	4. AGAMOSPERMIA	20	0	0.00	-	-	-	-
	5. AUTO-POLINIZACIÓN (AP)	54	6	0.11	587	13	0.02	0.0025
POA	1. CONTROL NATURAL (Cn)	55	41	0.75	524	288	0.55	0.41
	2. CONTROL JBVC (Cj)	44	29	0.66	492	246	0.50	0.33
	3. AUTO-POLINIZACIÓN MECÁNICA	43	0	0.00	-	-	-	-
	4. AGAMOSPERMIA	25	0	0.00	-	-	-	-
	5. AUTO-POLINIZACIÓN (AP)	61	13	0.21	675	27	0.04	0.0085
POS	1. CONTROL NATURAL (Cn)	57	46	0.81	757	447	0.59	0.48
	2. CONTROL JBVC (Cj)	55	25	0.45	803	222	0.28	0.13
	3. AUTO-POLINIZACIÓN MECÁNICA	41	0	0.00	-	-	-	-
	4. AGAMOSPERMIA	20	0	0.00	-	-	-	-
	5. AUTO-POLINIZACIÓN (AP)	54	7	0.13	669	47	0.07	0.009
PPG 2003	1. CONTROL NATURAL (Cn)	62	42	0.68	846	558	0.66	0.45
	2. CONTROL JBVC (Cj)	37	20	0.54	532	194	0.36	0.20
	3. AUTO-POLINIZACIÓN MECÁNICA	56	0	0.00	-	-	-	-
	4. AGAMOSPERMIA	27	0	0.00	-	-	-	-
	5. AUTO-POLINIZACIÓN (AP)	55	13	0.24	892	18	0.02	0.005
PPG 2004	1. CONTROL NATURAL (Cn)	62	42	0.68	846	558	0.66	0.45
	2. CONTROL JBVC (Cj)	75	40	0.53	1050	438	0.42	0.22
	3. AUTO-POLINIZACIÓN MECÁNICA	54	0	0.00	-	-	-	-
	5. AUTO-POLINIZACIÓN (AP)	64	15	0.23	1052	45	0.04	0.01
	6. POLINIZACIÓN CRUZADA (PC)	62	43	0.69	1051	443	0.42	0.29
PIT	1. CONTROL NATURAL (Cn)	52	44	0.85	491	354	0.72	0.61
	2. CONTROL JBVC (Cj)	39	15	0.38	352	56	0.16	0.06
	3. AUTO-POLINIZACIÓN MECÁNICA	37	0	0.00	-	-	-	-
	4. AGAMOSPERMIA	20	0	0.00	-	-	-	-
	5. AUTO-POLINIZACIÓN (AP)	52	3	0.06	476	14	0.03	0.0017
PSA	1. CONTROL NATURAL (Cn)	44	34	0.77	327	222	0.68	0.52
	2. CONTROL JBVC (Cj)	33	12	0.36	231	41	0.18	0.06
	3. AUTO-POLINIZACIÓN MECÁNICA	19	0	0.00	-	-	-	-
	4. AGAMOSPERMIA	20	0	0.00	-	-	-	-
	5. AUTO-POLINIZACIÓN (AP)	44	1	0.02	318	2	0.006	0.00014
PAC	1. CONTROL NATURAL (Cn)	38	28	0.74	298	173	0.58	0.43
	2. CONTROL JBVC (Cj)	21	7	0.33	166	17	0.10	0.03
	3. AUTO-POLINIZACIÓN MECÁNICA	16	0	0.00	-	-	-	-
	4. AGAMOSPERMIA	30	0	0.00	-	-	-	-
	5. AUTO-POLINIZACIÓN (AP)	48	1	0.02	430	1	0.002	0.00005

**Tabla 2.9- Experimentos de Auto-polinización y Polinización cruzada.** Producción de frutos y semillas: ratios Fr/FI (Fruto/Flor) y S/O (Semilla/Óvulo). NºFLs= número de flores; NºFRs= número de frutos; NºÓVUs= número de óvulos; NºSEM=número de semillas.

#### 4.2.2.2. Producción de frutos y semillas. Polinización cruzada. *P. platypetala* (PPG)

La máxima producción de frutos y semillas se alcanza en el *control natural* (0.68 y 0.66) seguido por el *JBCVC* (0.53 y 0.42), disminuyendo notablemente los frutos en la *auto-polinización* (0.23) y resultando prácticamente nula la producción de semillas (S/O=0.04). En la *polinización cruzada* la producción de *frutos* (0.69) es superior a la producción de *semillas* (S/O=0.42), siendo superior siempre a la *auto-polinización* y al *control JBCVC*.

En la *evaluación conjunta* los máximos se alcanzan en el *control natural* (0.45) y los mínimos en *auto-polinización* (0.01).

#### 4.2.3. Índice ISI de auto-incompatibilidad

Siguiendo el criterio de ZAPATA & ARROYO (1978), como medida de *xenogamia* se asignan las distintas categorías según los valores del índice de auto-incompatibilidad ISI: SI=0 (completamente auto-incompatible), M-SI≤0.25 (Mayoritariamente auto-incompatible), P-SI=0.26-1 (Parcialmente auto-incompatible) y SC>1 (auto-compatible).

##### 4.2.3.1. Índice ISI. Experimentos de auto-polinización

- Los individuos testados presentan distintos niveles de auto-incompatibilidad según la producción de *frutos*. Todas las poblaciones presentan individuos SI con máximos en PGB y PSA (75%) y mínimos en POA (20%), individuos M-SI con máximos en PFT (75%) y mínimos en PPG (17%), solo se observan individuos P-SI en POA, POS y PPG. Según la producción de *semillas*, los porcentajes de individuos SI coinciden con los de frutos. Los porcentajes de individuos M-SI son similares (PGB, PFT, PIT, PSA y PAC) o aumentan con respecto a los frutos. Solo se observan individuos P-SI en POS (Tablas 2.10 y 2.11).

La *evaluación conjunta* de frutos y semillas, muestra que todos los taxones tienen individuos SI con máximos del 100% (PGB y PAC) y mínimos del 20% (POA). El resto de los individuos se califican como M-SI.

- El ISI poblacional respecto a los *frutos*, califica a la mayoría de las poblaciones como M-SI, con los mínimos en PGB (0.003) y máximos en PFT (0.169), solamente POA y PPG se califican como P-SI (0.286-0.349). Respecto a las *semillas* formadas, todos los taxones se califican M-SI (Tablas 2.10 y 2.11).

La *evaluación conjunta* de frutos y semillas muestra que las poblaciones PGB, PSA y PAC con PIT (*control natural*) son *completamente auto-incompatibles* (SI) o *xenógamas obligadas* (XO), mientras que el resto de poblaciones (PFT, POA, POS, PPG) se califican *mayoritariamente auto-incompatibles* (M-SI) o *fundamentalmente xenógamas* (FX) admitiendo en principio alguna posibilidad de *autogamia*.

##### 4.2.3.2. Índice ISI. Auto-polinización y polinización cruzada en *P. platypetala* (PPG)

- En los experimentos de *auto-polinización* (2004) según *frutos* formados, el 29% de los individuos testados son M-SI (*control natural*) ó el 100% P-SI (*JBCVC*). En relación a las *semillas*, el 100% de los individuos puede ser M-SI ó el 14% P-SI (*JBCVC*). La *evaluación conjunta* califica a PPG, con el 100% de los individuos, como M-SI representando una tendencia poblacional FX que admite alguna posibilidad de *autogamia* (Tabla 2.11).

- En los experimentos de *auto-polinización*, el ISI poblacional según *frutos* califica a PPG como P-SI (0.35 y 0.44), sin embargo, según *semillas* la población es M-SI (0.07 y 0.10). La *evaluación conjunta* de frutos y semillas muestra que son M-SI (0.02 y 0.05) al igual que el año 2003 (0.01 y 0.02).

EXPERIMENTOS DE AUTO-POLINIZACIÓN NIVELES DE AUTO-INCOMPATIBILIDAD, AUTOGAMIA E INBREEDING DEPRESSION														
POB	ratios	ÍNDICE ISI AUTOINCOMPATIBILIDAD					TASA S KARRON AUTOGAMIA					INBREEDING DEPRESSION $\delta$		
		% individuos		poblacional			% individuos		poblacional			% individuos		poblacional
		Cn	Cj	Cn	Cj		S	t	S	t	Cn	Cj	Cn - Cj	
PGB	Fr/FI	75%-SI 25%-M-SI		0.003-0.03 M-SI			75%-SI 25%-L-SC	0.02 SI	0.981		0.859-1 / 0.857-1		0.997-0.97	
	S/O	75%-SI 25%-M-SI		0.008-0.03 M-SI			100%-SI	0.005 SI	0.995		0.965-1 / 0.875-1		0.992-0.97	
	Fr/FI x S/O	100%-SI (XO) 75%-SI (XO) 25%-M-SI (FX)		0.0003 SI (XO)			100%-SI (XO)	0.0001 SI (XO)	0.999		0.995-1 / 0.982-1		0.9997	
PFT	Fr/FI	25% SI 75% M-SI		0.169-0.14 M-SI			25%-SI 75%-L-SC	0.11 L-SC	0.889		0.780-1 / 0.817-1		0.831-0.86	
	S/O	25%-SI 75%-M-SI		0.047-0.04 M-SI			75%-SI 25%-L-SC	0.02 SI	0.978		0.851-1 / 0.879-1		0.953-0.96	
	Fr/FI x S/O	25%-SI (XO) 75%-M-SI (FX)		0.008 M-SI (FX)			100%-SI (XO)	0.002 SI (XO)	0.998		0.969-1 / 0.977-1		0.992	
POA	Fr/FI	20%-SI 40%-M-SI 40%-P-SI	20% SI 20% M-SI 60% P-SI	0.286 M-SI	0.32 P-SI		20%-SI 60%-L-SC 20%-A-SC	0.21 L-SC	0.787		0.733-1 0.147	0.696-1 0.030	0.714-0.68	
	S/O	20% SI 80% M-SI		0.073-0.08 M-SI			60%-SI 40%-L-SC	0.04 L-SC	0.960		0.800-1 / 0.780-1		0.927-0.92	
	Fr/FI x S/O	20%-SI (XO) 80%-M-SI (FX)		0.021 M-SI (FX)			80%-SI (XO) 20%-L-SC (XF)	0.009 SI (XO)	0.991		0.829-1 / 0.787-1		0.979-0.97	
POS	Fr/FI	25%-SI 25%-M-SI 50%-P-SI	25%-SI 25%-M-SI 50%-P-SI	0.161 M-SI	0.29 P-SI		25%-SI 75%-L-SC	0.13 L-SC	0.870		0.667-1	0.800-1 0.40-0.44	0.839-0.71	
	S/O	25%-SI 50%-M-SI 25%-P-SI		0.119-0.25 M-SI			25%-SI 75%-L-SC	0.07 L-SC	0.930		0.694-1	0.785-1 0.357	0.881-0.75	
	Fr/FI x S/O	25%-SI (XO) 75%-M-SI (FX)	25%-SI (XO) 50%-M-SI (FX) 25%-P-SI (XF)	0.019-0.07 M-SI (FX)			75%-SI (XO) 25%-L-SC (XF)	0.009 SI (XO)	0.991		0.898-1 / 0.614-1		0.981-0.93	



EXPERIMENTOS DE AUTO-POLINIZACIÓN NIVELES DE AUTO-INCOMPATIBILIDAD, AUTOGAMIA E INBREEDING DEPRESSION												
POB	ratios	ÍNDICE ISI AUTOINCOMPATIBILIDAD				TASA S KARRON AUTOGAMIA				INBREEDING DEPRESSION $\delta$		
		% individuos		poblacional		% individuos		poblacional		% individuos		poblacional
		Cn	Cj	Cn	Cj	S	S	S	t	Cn	Cj	Cn-Cj
PIT	Fr/FI	50%-SI 50%-M-SI	50%-SI 25%-M-SI 25%-P-SI	0.068-0.15 M-SI	0.15	50%-SI 50%-L-SC	0.06 L-SC	0.942	0.823-1 / 0.605-1	0.932-0.85		
	S/O	50%-SI 50%-M-SI	50%-SI 25%-M-SI 25%-P-SI	0.041-0.18 M-SI	0.18	75%-SI 25%-L-SC	0.03 SI	0.971	0.847-1 / 0.312	0.959-0.82		
	Fr/FI x S/O	75%-SI (XO) 25%-M-SI (FX)	50% SI (XO) 25% M-SI (FX) 25% P-SI (XF)	0.003 SI (XO)	0.03 M-SI (FX)	100%-SI (XO)	0.002 SI (XO)	0.998	0.973-1 / 0.729-1	0.997-0.97		
	Fr/FI	75%-SI 25%-M-SI	75%-SI 25%-M-SI	0.029-0.06 M-SI	0.06	75%-SI 25%-L-SC	0.02 SI	0.977	0.883-1 / 0.75-1	0.971-0.94		
PSA	S/O	75%-SI 25%-M-SI	75%-SI 25%-M-SI	0.009-0.04 M-SI	0.04	100%-SI	0.01 SI	0.994	0.956-1 / 0.833-1	0.991-0.96		
	Fr/FI x S/O	75%-SI (XO) 25%-M-SI (FX)	75%-SI (XO) 25%-M-SI (FX)	0.0003-0.002 SI (XO)	0.002 SI (XO)	100%-SI (XO)	0.0001 SI= XO	1.000	0.995-1 / 0.958-1	0.9997-0.998		
	Fr/FI	67%-SI 33%-M-SI	67%-SI 33%-P-SI	0.028-0.06 M-SI	0.06	67%-SI 33%-L-SC	0.02 SI	0.979	0.905-1 / 0.788-1	0.972-0.94		
PAC	S/O	67%-SI 33%-M-SI	67%-SI 33%-P-SI	0.004-0.02 M-SI	0.02	100%-SI	0.002 SI	0.998	0.983-1 / 0.900-1	0.996-0.98		
	Fr/FI x S/O	100%-SI (XO)	67%-SI (XO) 33%-M-SI (FX)	0.0001-0.001 SI (XO)	0.001 SI (XO)	100%-SI (XO)	0.00005 SI (XO)	1.000	0.998-1 / 0.978-1	0.9999-0.999		

**Tabla 2.10- Experimentos de Auto-polinización. Niveles de auto-incompatibilidad, autogamia e inbreeding depression.** Índice ISI (Zapata & Arroyo, 1978); SI (auto-incompatible: 0), M-SI (mayoritariamente auto-incompatible:  $\leq 0.25$ ), P-SI (parcialmente auto-incompatible: 0.26-1), SC (auto-compatible:  $> 1$ ), Tasa S de autogamia (Karron, 1987); SI (auto-incompatible  $\leq 0.03$ ), L-SC (ligeramente auto-compatible 0.03-0.30), A-SC (altamente compatible:  $> 0.30$ ). Nivel de inbreeding depression según producción de semillas (Charlesworth & Charlesworth, 1987):  $\delta = 1 - (Ws/Wc)$ . Tendencia Poblacional: XO=xenogamia obligada, FX=fundamentalmente xenogamia, XF=xenogamia facultativa, AF=autogamia facultativa. Cn=control población natural de polinización libre; Cj=control JBCVC de polinización libre.

- El índice ISI por individuos en relación a los experimentos de *polinización cruzada* según *frutos* muestra el 43% de individuos-SI y 57% P-SI, según *semillas* el 86% M-SI y el 14% P-SI. La *evaluación conjunta*, muestra el 100% de los individuos como M-SI o FX (Tabla 2.11 y Anexo 2.1).

El ISI poblacional según *frutos*, califica a PPG como P-SI (0.34) y según *semillas* como M-SI (0.10). La valoración poblacional conjunta califica a PPG como M-SI (0.03), al igual que el ISI de los experimentos de auto-polinización, representando una tendencia poblacional *fundamentalmente xenógama* (FX) que admite alguna posibilidad de autogamia.

#### 4.2.4. Tasa S de autogamia

Siguiendo el criterio de KARRON (1987) se asignan las distintas categorías según los valores:  $SI \leq 0.03$  (auto-incompatible),  $L-SC = 0.03-0.30$  (ligeramente auto-compatible) y  $A-SC > 0.30$  (altamente auto-compatible).

En los experimentos de polinización cruzada, se calcula también la tasa de *autogamia* según CHARLESWORTH & CHARLESWORTH (1987) donde los valores negativos ( $<0$ ) consideran el predominio de la polinización *natural* y los positivos califican:  $XO < 0.1$ ,  $FX (0.11-0.50)$ ,  $XF (0.51-0.85)$  y  $AF > 0.85$ .

##### 4.2.4.1. Tasa S de autogamia de Karron. Auto-polinización

- En la evaluación de los individuos testados se observan diferentes niveles y distintos porcentajes. Los porcentajes de individuos SI según los *frutos* coinciden con el ISI, el resto de los individuos en todas las poblaciones se califican como L-SC, excepto en POA y PPG donde también hay individuos A-SC (20 y 33%). Según *semillas* se observa un mayor % de SI, 100% en PGB, PSA y PAC y solo un 25% en POS.

La *evaluación conjunta* (frutos y semillas) muestra que el 100% de los individuos se comportan como SI en todas las poblaciones, excepto en POA y POS (80% y 75%).

En *P. platypetala* (2004) se observa menor % de individuos autoincompatibles que en 2003 en la producción de *frutos*, *semillas* y en la *evaluación conjunta* con un 71% SI (XO) y un 29% L-SC (FX).

- La evaluación de la tasa S de *autogamia* poblacional a partir de los experimentos de auto-polinización (Tabla 2.10) muestra que en relación a la producción de *frutos* PGB, PSA y PAC (0.02) son SI y el resto L-SC, mientras que según la producción de *semillas* todas las poblaciones son SI a excepción de POA y POS que son L-SC (0.04 y 0.07). En PPG los resultados del año 2004 son similares al 2003, aunque según la producción de semillas se califica en diferente clase ( $L-SC=0.04$ ).

En la *evaluación poblacional* conjunta (frutos y semillas) de la tasa S de *autogamia* (Karron), todas las poblaciones se califican como auto-incompatibles (SI) ó *xenógamas obligadas* (XO). En *P. platypetala* (2004) la *evaluación poblacional conjunta* (frutos y semillas) también la califica como SI (0.01) considerando por tanto que la tendencia de la especie es de XO.

##### 4.2.4.2. Tasas de autogamia S de Charlesworth & Charlesworth en PPG

La tasa de *autogamia* S de Charlesworth & Charlesworth sólo se calcula para *P. platypetala* (PPG) a partir de experimentos de auto-polinización y *polinización cruzada* en el año 2004 (Tabla 2.11).

EXPERIMENTOS DE AUTO-POLINIZACIÓN Y POLINIZACIÓN CRUZADA NIVELES DE AUTO-INCOMPATIBILIDAD, AUTOGAMIA E INBREEDING DEPRESSION																							
POB	ratios	ÍNDICE ISI AUTOINCOMPATIBILIDAD						TASA S KARRON AUTOGAMIA				TASA S CH & CH AUTOGAMIA				INBREEDING DEPRESSION δ							
		% individuos			poblacional			% inds		poblacional		% individuos		poblacional		% individuos		poblacional					
		Cn	Cj	PC	Cn	Cj	PC	S	S	S	t	Cn	Cj	PC	Cn	Cj	PC	Cn	Cj	PC			
PPG 2003	Fr/FI	33%-SI 17%-M-SI 50%-P-SI	33%-SI 17%-M-SI 33%-P-SI 17%-SC	—	0.349-0.44 P-SI	—	33%-SI 33%-L-SC 33%-A-SC	0.24 L-SC	0.764	—	—	—	—	—	—	—	0.701-1 0.179-0.403	0.629-1 0.019-0.259	—	—	0.651-0.56		
	S/O	33%-SI 67%-M-SI	33%-SI 67%-M-SI	—	0.031-0.06 M-SI	—	67%-SI 33%-L-SC	0.02 SI	0.98	—	—	—	—	—	—	—	0.939-1 / 0.889-1	—	—	—	0.979-0.94		
PPG 2004	Fr/FI x S/O	67%-SI (XO) 33%-M-SI (FX)	33%-SI (XO) 67%-M-SI (FX)	—	0.011-0.02 M-SI (FX)	—	100% SI (XO)	0.005 SI (XO)	0.995	—	—	—	—	—	—	—	0.950-1 / 0.886-1	—	—	—	0.999-0.98		
	Fr/FI	29% M-SI 71% P-SI	43% M-SI 57% P-SI	—	0.346-0.44-0.34 P-SI	—	71% L-SC 29% A-SC	0.23 L-SC	0.766	—	—	—	—	—	—	—	43%FX (0.19-0.44) 14%XF (0.68-0.71) 43%PN (-2.13/-0.71)	14%FX (0.12) 43%XF (0.68-0.71) 43%PN (-1.25 a -0.4)	0.34 FX	0.03 XO	0.507-0.701 0.433	0.528-0.717 0.283-0.377	0.602-0.800 0.309-0.485
PPG 2004	S/O	100% M-SI	86% M-SI 14% P-SI	—	0.065-0.10-0.10 M-SI	—	43% SI 57% L-SC	0.04 L-SC	0.957	—	—	—	—	—	—	—	29%FX (0.15-0.22) 71%PN (-3.06 a -0.26)	57%FX (0.02-0.45) 14%XF (0.56) 29%PN (-1.56 a -0.65)	0.82-0.98 / 0.71-0.98 / 0.74-0.98	0.23 FX	-0.63 PN	0.82-0.98 / 0.71-0.98 / 0.82-0.99	0.945-0.90-0.90
	Fr/FI x S/O	100% M-SI	100% M-SI (FX)	—	0.022-0.05-0.03 M-SI (FX)	—	71% SI (XO) 29% L-SC (XF)	0.01 SI (XO)	0.990	—	—	—	—	—	—	—	29%FX (0.43-0.47) 71%PN (-7.10 a -0.01)	29%FX (0.15-0.22) 43%XF (0.51-0.75) 29%PN (-3.06 a -0.12)	0.40 FX	-0.57 PN	0.90-1 / 0.80-0.99 / 0.82-0.99	0.988-0.95-0.97	

**Tabla 2.11- Experimentos de Auto-polinización y Polinización cruzada en *P. platyptera* (PPG). Niveles de auto-incompatibilidad, autogamia e inbreeding depression. Índice ISI (Zapata & Arroyo, 1978): SI (auto-incompatible: 0), M-SI (mayoritariamente auto-incompatible ≤0.25), P-SI (parcialmente auto-incompatible: 0.26-1), SC (auto-compatible: >1). Tasa S de autogamia (Karron, 1987): SI (auto-incompatible ≤ 0.03), L-SC (ligeramente auto-compatible 0.03-0.30), A-SC (altamente compatible: >0.30). Tasa S de autogamia (Charlesworth & Charlesworth, 1987) donde: XO<0.1, FX (0.11-0.50), XF (0.51-0.85) y AF>0.85. Nivel de inbreeding depression según producción de semillas (Charlesworth & Charlesworth, 1987: δ=1-(Ws/Wc). Tendencia Poblacional: XO=xenogamia obligada, FX=fundamentalmente xenógama, AF=xenogamia facultativa, PN=preponderancia de polinización natural). Cn=control población natural; Cj=control JBCVC; PC=polinización cruzada.**

- La tasa de autogamia respecto a los individuos testados es diferente según se refiera al *control* de la población natural o al del JBCVC con rangos que se muestran en la Tabla 2.11. En el *control natural* para los *frutos* el 43% de los individuos son FX, el 14% XF y el 43% son PN (representan más frutos en la polinización natural). Respecto a las *semillas* el 29% de los individuos son FX, mientras que en el 71% restante prima la polinización natural (PN). En relación al JBCVC para los *frutos*, el 14% de los individuos son FX, el 43% son XF y 43% PN. Respecto a las *semillas* un 57% son FX, un 14% XF y en un 29% prima la PN.

En la evaluación conjunta, respecto el *control natural*, un 29% son FX y en un 71% prima la polinización natural (PN). Respecto al *control* del JBCVC un 29% son FX, un 43% son XF y en un 29% prima la polinización natural (PN).

- La autogamia según *frutos* varía entre XO (0.03) y FX (0.34). Según *semillas* varía desde (-0.63) a favor de la polinización natural (PN) hasta (0.23) que califican a *P.platypetala* como FX.

En la *evaluación conjunta* (frutos y semillas) la tasa S de Charlesworth & Charlesworth también depende de los controles. Mientras el control natural (-0.57) señala en PPG una mayor *polinización natural*, el JBCVC (0.40) la califican de FX.

#### 4.2.5. Sistemas de Cruzamiento y niveles de *inbreeding depression* ( $\delta$ )

La evaluación del coeficiente de *inbreeding depression* según Charlesworth & Charlesworth a partir de los experimentos de auto-polinización, muestra un porcentaje de individuos con *inbreeding depression* que se corresponde con los del índice ISI de auto-incompatibilidad (Tablas 2.10 y 2.11).

- La evaluación de los individuos testados en el control *natural* muestra los mayores rangos según *frutos* en POA (0.15-1.00), según *semillas* en POS (0.69-1) y según la *evaluación conjunta* de frutos y semillas también en POA (0.83-1). En relación al JBCVC se observan rangos de 0.02-1 en PPG (según *frutos*), 0.31-1 en PIT (según *semillas*) y 0.61-1 en POS (*evaluación conjunta* de frutos y semillas).

- La evaluación del coeficiente de *inbreeding depression* muestra en relación al control *natural* rangos de 0.65-0.99 (según *frutos*) y 0.88-0.99 (según *semillas*), mostrando en la *evaluación conjunta* (frutos y semillas) una tendencia desde 0.98 (POA y POS) a  $\approx 1.00$  en el resto de las poblaciones. En relación al control del JBCVC se observan rangos de 0.56 en PPG a  $\approx 1.00$  en PGB (según *frutos*), 0.88 en POS y  $\approx 1.00$  en PAC (según *semillas*) y la *evaluación conjunta* (*frutos* y *semillas*) muestra una tendencia desde 0.98 en POA y POS hasta  $\approx 1.00$  en el resto de las poblaciones.

- En PPG (2004) los niveles de coeficiente de *inbreeding depression* de los individuos testados en relación a los controles *natural* y JBCVC según *frutos* (0.43-0.70 y 0.28-0.71), *semillas* (0.82-0.98 y 0.71-0.98) y la *evaluación conjunta* frutos y semillas (0.90-1.00 y 0.80-0.99), indican más evidencia de presencia de *inbreeding depression* en relación a la población natural. Se observa la misma tendencia a nivel poblacional.

En relación a los experimentos de *polinización cruzada* los individuos testados en *P.platypetala* muestran rangos de 0.31-0.80 (*frutos*), 0.74-0.98 (*semillas*) y 0.82-0.99 (*evaluación conjunta* frutos y semillas). A nivel poblacional manifiesta la presencia de ID según producción de *frutos* (0.66), *semillas* (0.90) y en la *evaluación conjunta de frutos y semillas* (0.97).

### 4.3 EFICACIA REPRODUCTIVA EN LAS POBLACIONES NATURALES

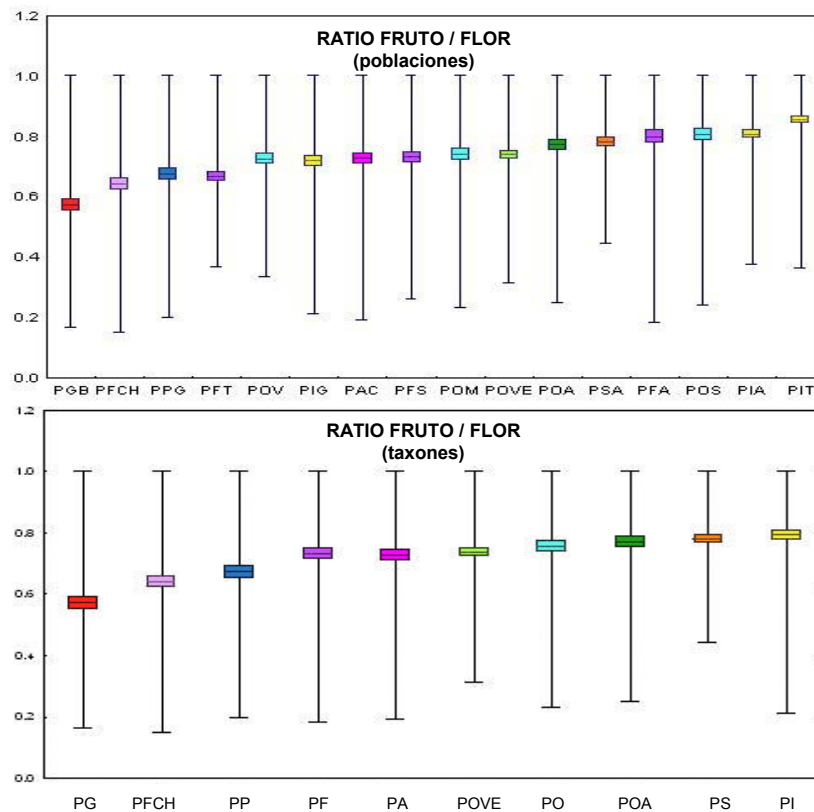
En primer lugar se aportan los resultados del *Éxito Reproductivo Pre-emergente* (WIENS, *et al.*, 1986), en segundo lugar los del *Éxito Reproductivo Post-emergente* expresado de forma acumulativa según distintas fases del ciclo vital (MEDAN, 1993) en este trabajo según las dos primeras representadas por la *progenie* que sobrevive (% *germinación* de semillas y % supervivencia de *plántulas*).

Por último los resultados de la Eficacia Reproductiva Global o *Éxito Reproductivo Global* (ORS) se establecen mediante el producto del PERS y PoERS (MEDAN, 1993) que asimismo se expresará de forma acumulativa.

#### 4.3.1. *Éxito Reproductivo Pre-emergente* (PERS). Inflorescencia

##### 4.3.1.1. *Éxito y esfuerzo reproductivo. Ratio Fruto/Flor*

Los *ratios* Fr/FI oscilan entre los máximos en PIT y mínimos en PGB. El máximo de flores por inflorescencia lo presenta PAC y el mínimo POV, mientras que el máximo de frutos por infrutescencia en PIA y el mínimo de nuevo en POV (Tabla 2.12 y Fig.2.17).



**Figura 2.17.- *Ratio Fruto/Flor*.** El *ratio* Fr/FI aunque con valores correlativos, diferencia los mínimos (PG) y los máximos (PO-POA-PS-PI) de los intermedios (PFCH, PP, PF, PA y POVE).

A nivel taxon, se observa la misma tendencia que a nivel de población, presentando PI el máximo *ratio* Fr/FI y PG el mínimo. En relación a las flores y silicuas por racimo los máximos se observan en PA, mientras que los mínimos los presenta PP (Tabla 2.12 y Fig.2.17). Los resultados del Kruskal-Wallis muestran diferencias significativas entre poblaciones y taxones (Tabla 2.12 y Anexo 2.2).

Tanto a nivel poblacional como de taxon en el *número de flores por inflorescencia* hay una tendencia a diferenciar 6 grupos correlativos ascendentes que se corresponden 1º) PP (mínimo de flores), 2º) PF-PO, 3º) POVE, 4º) PFCH-POA, 5º) PS-PI y 6º) PG-PA (máximo).

ÉXITO REPRODUCTIVO PRE-EMERGENTE (PERS)										
POB/ TAX	ESFUERZO Y ÉXITO REPRODUCTIVO								PERS Fr/FI x S/O	
	N	FIs/ Infl	Frs/ Infr	ratio Fr/FI	Frs	Óvus/ FI	Ss/Fr	ratio S/O	m	pob
PGB	35	24.17±1.50 (9-41)	13.29±0.98 (4-22)	<b>0.57±0.04</b> (0.17-1.0)	50	11.58±0.38 (4-18)	6.74±0.52 (1-13)	<b>0.58±0.04</b> (0.06-1.0)	0.33	0.32
PFS	35	13.51±0.78 (6-24)	9.34±0.49 (6-20)	<b>0.73±0.03</b> (0.26-1.0)	50	12.08±0.44 (2-18)	8.72±0.69 (1-17)	<b>0.69±0.04</b> (0.08-1.0)	0.51	0.50
PFA	35	9.00±0.71 (2-24)	6.71±0.51 (2-14)	<b>0.80±0.04</b> (0.18-1.0)	62	13.15±0.32 (8-18)	9.06±0.58 (1-17)	<b>0.68±0.04</b> (0.08-1.0)	0.54	0.51
PFT	35	9.31±0.45 (5-19)	6.00±0.31 (3-10)	<b>0.67±0.04</b> (0.37-1.0)	50	10.36±0.39 (4-20)	5.08±0.46 (1-12)	<b>0.47±0.04</b> (0.05-0.92)	0.32	0.32
PF	105	10.51±0.43 (2-24)	7.35±0.29 (2-20)	0.73±0.02 (0.18-1.0)	162	11.96±0.24 (2-20)	7.73±0.37 (1-17)	0.62±0.02 (0.05-1.0)	0.45	0.45
POA	35	16.43±1.54 (4-37)	12.26±1.21 (3-31)	<b>0.77±0.03</b> (0.25-1.0)	65	10.46±0.28 (2-15)	5.82±0.41 (0-14)	<b>0.55±0.03</b> (0.00-1.0)	0.42	0.41
POVE	35	12.11±0.95 (5-30)	8.57±0.59 (4-20)	<b>0.74±0.03</b> (0.31-1.0)	65	13.77±0.28 (8-18)	7.34±0.57 (0-16)	<b>0.52±0.04</b> (0.00-1.0)	0.38	0.38
POS	35	16.18±1.15 (5-33)	12.35±0.92 (5-22)	<b>0.81±0.04</b> (0.24-1.0)	50	13.84±0.51 (6-20)	8.68±0.80 (1-19)	<b>0.59±0.04</b> (0.10-1.0)	0.48	0.49
POV	35	7.31±0.46 (4-15)	5.20±0.35 (2-9)	<b>0.72±0.03</b> (0.33-1.0)	50	15.04±0.50 (5-22)	9.72±0.86 (1-20)	<b>0.62±0.05</b> (0.05-1.0)	0.45	0.46
POM	35	11.66±0.69 (5-23)	8.57±0.66 (3-17)	<b>0.74±0.03</b> (0.23-1.0)	50	15.74±0.59 (4-26)	10.28±0.78 (1-20)	<b>0.63±0.04</b> (0.07-1.0)	0.47	0.48
PO	104	11.67±0.58 (4-33)	8.67±0.48 (2-22)	0.76±0.02 (0.23-1.0)	150	14.88±0.31 (4-26)	9.56±0.47 (1-20)	0.61±0.03 (0.05-1.0)	0.46	0.48
PFCH	35	12.17±0.75 (4-22)	7.23±0.40 (3-12)	<b>0.64±0.03</b> (0.15-1.0)	79	12.18±0.34 (5-18)	5.78±0.48 (1-17)	<b>0.46±0.03</b> (0.06-1.0)	0.30	0.28
PPG	35	9.20±0.49 (4-16)	6.11±0.48 (2-14)	<b>0.67±0.04</b> (0.20-1.0)	65	13.95±0.36 (8-20)	9.48±0.57 (0-20)	<b>0.66±0.03</b> (0.00-1.0)	0.44	0.45
PIT	35	14.83±0.63 (10-25)	12.69±0.63 (4-22)	<b>0.85±0.02</b> (0.36-1.0)	50	9.46±0.25 (6-15)	7.04±0.45 (1-14)	<b>0.72±0.03</b> (0.13-1.0)	0.61	0.64
PIG	35	17.49±0.99 (4-31)	12.29±0.89 (4-27)	<b>0.72±0.03</b> (0.21-1.0)	50	10.32±0.23 (6-14)	5.56±0.50 (0-12)	<b>0.52±0.05</b> (0.00-1.0)	0.38	0.38
PIA	35	27.35±3.06 (4-65)	21.24±2.25 (2-58)	<b>0.81±0.03</b> (0.38-1.0)	50	12.80±0.36 (6-18)	7.84±0.64 (1-15)	<b>0.59±0.04</b> (0.06-1.0)	0.48	0.48
PI	104	19.82±1.19 (4-65)	15.35±0.91 (2-58)	0.79±0.02 (0.21-1.0)	150	10.86±0.20 (6-18)	6.81±0.32 (0-15)	0.61±0.02 (0.00-1.0)	0.48	0.49
PSA	35	16.00±0.83 (8-26)	12.20±0.63 (4-21)	<b>0.78±0.03</b> (0.44-1.0)	50	7.20±0.25 (2-12)	5.00±0.34 (0-10)	<b>0.68±0.04</b> (0.00-1.0)	0.53	0.53
PAC	35	29.34±2.27 (10-59)	20.37±1.68 (7-53)	<b>0.73±0.03</b> (0.19-1.0)	50	7.44±0.20 (3-10)	4.44±0.34 (0-9)	<b>0.58±0.04</b> (0.00-1.0)	0.42	0.41
K-Wallis POB		$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	—	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	—	—
K-Wallis TAX		$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	—	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p = 0.000$	—	—

**Tabla 2.12.- Éxito reproductivo pre-emergente (PERS).** POB=población. TAX=taxon. N=nº de individuos analizados. Esfuerzo y éxito reproductivo: NºFIs/Infl=nº de flores por inflorescencia, NºFrs/Infr=nº de frutos por infrutescencia, *ratio* Fr/FI=*ratio* Fruto/Flor, NºFrs=nº de frutos analizados, NºÓvus/FI=nº de óvulos por flor, Nº Ss/Fr=nº de semillas por fruto, *ratio* S/O=*ratio* Semilla/Óvulo. PERS=Fr/FI x S/O: m=media aritmética, pob=poblacional. Kruskal-Wallis:  $p$ =probabilidad según la hipótesis nula ( $p < 0.5$ ).

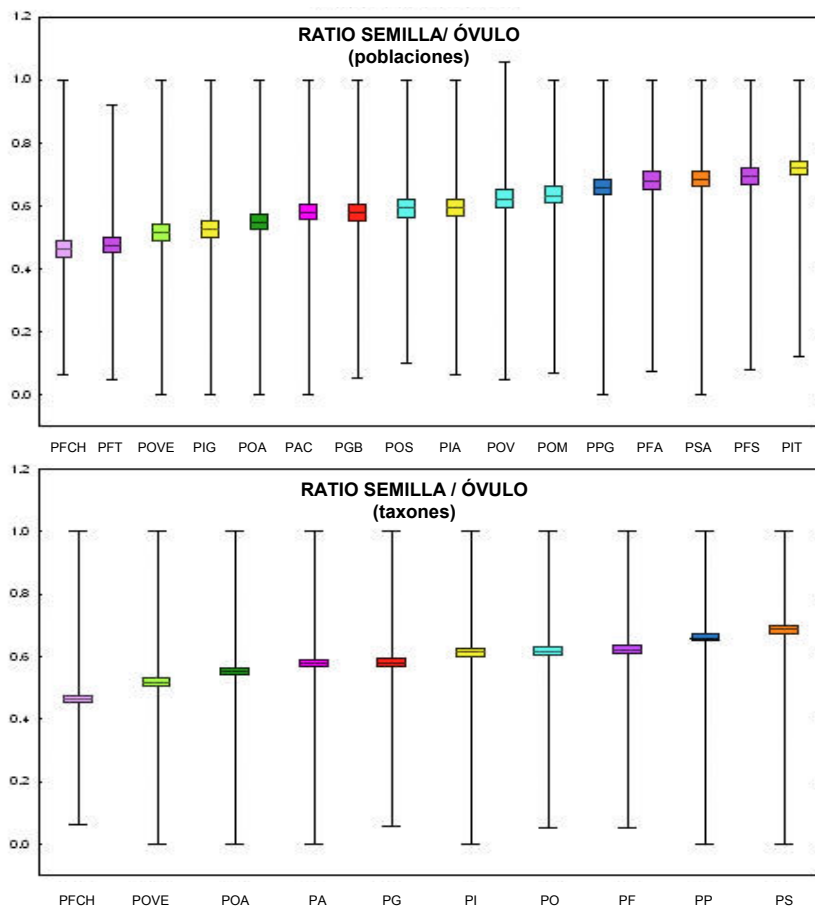
En el *número de frutos por infrutescencia* se diferencian también 6 grupos casi correlativos integrados por 1º) PP (mínimo de frutos), 2º) PF-PFCH, 3º) PO-POVE, 4º) POA, 5º) PG-PS y 6º) PI-PA (máximos). El *ratio* Fr/FI diferencia tres grupos: 1º) PG (mínimos), 2º) PFCH, PP, POVE, PA y PF con intermedios y 3º) PO-PS-POA-PI (máximos).

4.3.1 2. *Éxito y esfuerzo reproductivo. Ratio Semilla/Óvulo*

También PIT presenta el máximo *ratio* S/O mientras que el mínimo se observa en PFCH. El máximo de óvulos por flor lo presenta POM y el mínimo PSA. El máximo de semillas por fruto también POM, mientras que el mínimo PAC (Tabla 2.12 y Fig.2.18).

A nivel taxon el *ratio* S/O mínimo sigue en PFCH, mientras que el máximo se observa en PS. Los máximos de óvulos por flor y semillas por fruto se detectan en PO mientras que los mínimos en PS y PA respectivamente (Tabla 2.12 y Fig.2.18).

Los resultados del Kruskal-Wallis muestran diferencias significativas entre poblaciones y taxones (Tabla 2.12 y Anexo 2.2). En el *nº de semillas por fruto*, tanto a nivel poblacional como de taxon puede diferenciar cuatro grupos casi correlativos que se corresponden con 1º) PA (mínimo de semillas), 2º) PS-PFCH-POA, PG-PI-POVE, 3º) PF y 4º) PO-PP (máximo).



**Figura 2.18.- Ratio Semilla/Óvulo.** El *ratio* S/O, aunque con valores correlativos diferencia los mínimos (PFCH) y máximos (PP-PS) del resto con valores intermedios.

En el *número de óvulos por flor* se diferencian tres grupos también de valores correlativos integrados por 1º) PS-PA (con el mínimo de óvulos), 2º) POA-PI y PF-PFCH con intermedios y PG solapada entre ambos y 3º) POVE-PP-PO (máximos). El *ratio* S/O también diferencia tres grupos de taxones: 1º) PFCH (mínimo de óvulos), 2º) PP-PS (máximos) y 3º) el resto para los intermedios solapados.

#### 4.3.1.3. Éxito Reproductivo Pre-emergente (PERS)

En el PERS (Fr/FIxS/O), los mínimos se observan en PFCH tanto a nivel de población como de taxon, mientras que PIT presenta los máximos a nivel población, a nivel taxon están en PS. Hay que señalar que prácticamente no se observan diferencias en los valores intermedios ni a nivel de población ni de taxon (Tabla 2.12).

#### 4.3.2. Producción de semillas según la longitud de las valvas: *ratio* S/O

La producción de semillas (*ratio* S/O) según la longitud de los valvas se expresa en la Tabla 2.14 y Anexo 2.2 donde se muestran los estadísticos descriptivos (media, error estándar y rangos) de las tres longitudes de valvas (V1=mayor, V2=intermedia y V3=menor), así como sus respectivos nº de *semillas*, *óvulos* (lóculos) y *ratio* S/O.

Las longitudes (mm) mayores de valva las presenta PGB y las menores PSA, sin embargo, no presentan el mayor nº de óvulos ni de semillas en las valvas mayores. El nº mayor de *óvulos* se observa en POM (V1 y V2) y POV (V3) y el menor en PSA (V1, V2, V3). La producción más alta de *semillas* la presenta también POM (V1 y V2), PFS (V2) y PPG (V3) y la menor PAC (V1 y V2) y PFT (V3).

En líneas generales se observa en cada población, una disminución progresiva del *ratio* S/O desde las valvas mayores (V1) a las menores (V3).

El Kruskal Wallis para la longitud de las valvas, nº de óvulos, nº de semillas y *ratios* S/O en relación a las tres clases de longitud establecidas en cada población, se muestran en la Tabla 2.13 y Anexo 2.2.

PRODUCCIÓN DE SEMILLAS SEGÚN TALLAS DE VALVA					
VARIABLE	CLASE V1 ≠ V2 ≠ V3	CLASE V1 y V2 ≠ V3	CLASE V1 ≠ V2 y V3	CLASE V1 ≠ V3	NS
VALVA_L	todas ***	—	—	—	—
Nº SEMILLAS	PFT*** POVE*** POM*** PFCH*** PIT*** PIG*** PIA***	PFS*** PFA** POA*** POV*** PPG** PSA*** PAC***	POS***	PGB**	—
Nº ÓVULOS	POA*** PFCH*** PIT***	PFS** PFA*** POVE*** POM*** PIG* PIA**	PFT*** POS*** PAC***	PSA**	PGB POV PPG
RATIO S/O	POVE*** PIT***PIG***	PFS*** PFT*** POA*** POV*** POM*** PFCH*** PPG** PIA*** PSA*** PAC***	PGB* POS***	—	PFA

**Tabla 2.13.- Producción de semillas según las tres longitudes de valvas (V1, V2 y V3) y *ratio* Semilla/Óvulo.** Valoración de los resultados significativos y grupos según Kruskal-Wallis.

1º) En todas las poblaciones las tres *longitudes de valva* difieren significativamente.

2º) En el *nº de semillas* se observan diferencias significativas entre las tres clases en PFT, POVE, POM, PFCH, PIT, PIG y PIA. El *nº de semillas* de V1 y V2 se diferencia del de V3 en PFS, PFA, POA, POV, PPG, PSA y PAC. En POS, V1 se diferencia de V2 y V3, y por último, en PGB se diferencian únicamente el nº de semillas de V1 y V3.

3º) En el *nº de óvulos* se observan diferencias significativas entre V1, V2 y V3 en POA, PFCH y PIT. La V1 y V2 se diferencian de V3 en PFS, PFA, POVE, POM, PIG y PIA. La V1 se diferencia de V2 y V3 en PFT, POS y PAC. En PSA se diferencia únicamente V1 de V3 y, por último, no se observan diferencias significativas entre ellas en PGB, POV y PPG.



Tabla 2.14. PRODUCCIÓN DE SEMILLAS SEGÚN TALLAS DE VALVA						
POB	cod	N	Valva_L	Nº ÓVULOS	Nº SEMILLAS	S / O
PGB	V1	17	15.89 ± 0.32 (13.91-18.31) *	12.12 ± 0.51 (8-16)	8.71 ± 0.79 (1-13)	0.73 ± 0.07 (0.11-1.00)
	V2	17	12.40 ± 0.20 (10.73-13.51) *	11.94 ± 0.68 (5-16)	6.41 ± 0.82 (1-12)	0.53 ± 0.07 (0.13-1.00)
	V3	17	7.50 ± 0.49 (3.81-10.21) *	10.65 ± 0.70 (4-18)	4.88 ± 0.86 (1-11)	0.45 ± 0.07 (0.06-1.00)
PFS	V1	17	14.81 ± 0.39 (12.71-17.72) *	13.24 ± 0.56 (10-18)	11.47 ± 0.69 (6-17)	0.87 ± 0.04 (0.40-1.00)
	V2	17	11.68 ± 0.18 (10.35-12.51) *	13.06 ± 0.57 (8-18)	10.94 ± 0.88 (4-17)	0.83 ± 0.05 (0.31-1.00)
	V3	18	7.16 ± 0.38 (3.96-9.39) *	10.00 ± 0.81 (2-14) ↓	3.44 ± 0.76 (1-12) ↓	0.36 ± 0.06 (0.08-1.00)
PFA	V1	21	13.94 ± 0.32 (11.51-17.22) *	14.57 ± 0.46 (11-18)	10.52 ± 1.05 (1-17)	0.71 ± 0.06 (0.08-1.00)
	V2	21	10.42 ± 0.14 (9.45-11.41) *	13.67 ± 0.46 (10-17)	10.76 ± 0.59 (6-16)	0.80 ± 0.04 (0.04-1.00)
	V3	20	6.96 ± 0.38 (3.42-9.30) *	11.15 ± 0.45 (8-14) ↓	6.45 ± 1.00 (1-13) ↓	0.58 ± 0.08 (0.08-1.00)
PFT	V1	17	9.23 ± 0.20 (8.19-10.68) *	12.06 ± 0.31 (10-14) *	8.18 ± 0.54 (4-12) *	0.68 ± 0.04 (0.33-0.92) *
	V2	17	7.20 ± 0.17 (6.15-8.14) *	10.12 ± 0.31 (8-12) *	5.18 ± 0.50 (2-9) *	0.51 ± 0.05 (0.22-0.90) *
	V3	17	4.95 ± 0.19 (3.39-6.11) *	8.06 ± 0.64 (4-12) *	1.65 ± 0.24 (1-4) *	0.21 ± 0.03 (0.05-0.50) *
POA	V1	22	12.15 ± 0.38 (10.37-16.90) *	12.09 ± 0.25 (10-14) *	8.36 ± 0.55 (2-14) *	0.70 ± 0.05 (0.17-1.00)
	V2	22	9.47 ± 0.13 (8.27-10.30) *	10.32 ± 0.37 (5-12) *	6.50 ± 0.48 (3-11) *	0.64 ± 0.04 (0.30-1.00)
	V3	22	6.03 ± 0.30 (3.63-8.27) *	8.82 ± 0.54 (2-15) *	2.41 ± 0.31 (0-6) *	0.30 ± 0.05 (0.00-1.00)
POVE	V1	22	13.14 ± 0.26 (1.44-17.12) *	14.95 ± 0.45 (8-18)	11.77 ± 0.60 (7-16) *	0.79 ± 0.04 (0.47-1.00) *
	V2	22	10.67 ± 0.13 (9.15-11.41) *	14.09 ± 0.35 (12-18)	7.50 ± 0.68 (2-14) *	0.54 ± 0.05 (0.13-0.93) *
	V3	22	6.98 ± 0.31 (3.90-9.02) *	12.09 ± 0.42 (8-16)	2.45 ± 0.41 (0-16) *	0.20 ± 0.03 (0.00-0.50) *
POS	V1	17	11.00 ± 0.48 (9.12-17.63) *	16.65 ± 0.46 (13-20) ↑	14.71 ± 0.74 (8-19) *	0.88 ± 0.03 (0.50-1.00) *
	V2	17	7.93 ± 0.14 (6.96-8.86) *	13.71 ± 0.55 (9-17)	7.47 ± 0.73 (4-14) *	0.56 ± 0.06 (0.25-1.00) *
	V3	17	5.19 ± 0.29 (3.39-6.84) *	11.29 ± 0.99 (6-20)	4.41 ± 1.07 (1-14) *	0.37 ± 0.07 (0.10-0.88) *
POV	V1	17	11.76 ± 0.29 (10.05-14.39) *	16.29 ± 0.65 (10-20)	14.29 ± 0.83 (8-20) *	0.88 ± 0.03 (0.50-1.00) *
	V2	17	8.69 ± 0.20 (7.75-9.96) *	14.65 ± 0.85 (8-22)	10.65 ± 1.31 (3-20) *	0.69 ± 0.06 (0.29-1.06) *
	V3	17	5.85 ± 0.29 (3.21-7.50) *	14.41 ± 1.03 (5-20)	3.71 ± 0.98 (1-15) *	0.26 ± 0.06 (0.05-0.83) *
POM	V1	17	12.41 ± 0.45 (10.94-18.78) *	18.00 ± 0.95 (12-26)	14.94 ± 0.97 (5-20) *	0.83 ± 0.04 (0.42-1.00)
	V2	17	9.52 ± 0.21 (8.02-10.94) *	16.76 ± 0.82 (12-23)	10.94 ± 0.52 (7-15) *	0.67 ± 0.04 (0.39-1.00)
	V3	17	6.11 ± 0.35 (3.37-7.95) *	12.29 ± 0.66 (4-16) ↓	4.41 ± 1.03 (1-13) *	0.36 ± 0.08 (0.07-1.00)
PFCH	V1	27	11.71 ± 0.40 (9.42-17.77) *	14.00 ± 0.39 (11-18) *	9.33 ± 0.84 (2-17) *	0.67 ± 0.06 (0.11-1.00)
	V2	27	8.10 ± 0.12 (6.90-9.23) *	12.26 ± 0.47 (6-17) *	5.67 ± 0.55 (1-12) *	0.47 ± 0.04 (0.08-1.00)
	V3	27	5.78 ± 0.15 (4.09-6.85) *	10.30 ± 0.63 (5-18) *	2.19 ± 0.27 (1-6) *	0.22 ± 0.02 (0.06-0.55) ↓
PPG	V1	22	14.99 ± 0.31 (13.12-18.69) *	14.41 ± 0.56 (8-20)	11.14 ± 0.92 (1-20)	0.75 ± 0.05 (0.08-1.00)
	V2	23	11.08 ± 0.26 (9.40-13.08) *	14.26 ± 0.59 (8-20)	9.96 ± 0.89 (1-17)	0.69 ± 0.05 (0.08-1.00)
	V3	21	7.03 ± 0.30 (4.08-9.35) *	13.05 ± 0.69 (8-18)	6.90 ± 0.98 (0-16)	0.50 ± 0.06 (0.00-0.94)
PIT	V1	17	10.34 ± 0.27 (9.00-13.58) *	11.00 ± 0.37 (9-15) *	10.06 ± 0.42 (7-14) *	0.91 ± 0.02 (0.78-1.00) *
	V2	17	7.79 ± 0.17 (6.46-8.94) *	9.41 ± 0.31 (7-12) *	6.82 ± 0.54 (1-10) *	0.71 ± 0.05 (0.13-1.00) *
	V3	17	5.15 ± 0.22 (2.89-6.43) *	7.88 ± 0.17 (6-9) *	4.00 ± 0.47 (1-8) *	0.51 ± 0.06 (0.13-1.00) *
PIG	V1	17	10.65 ± 0.23 (9.30-12.95) *	10.94 ± 0.33 (8-13)	8.88 ± 0.44 (6-12)	0.81 ± 0.03 (0.54-1.00) *
	V2	17	8.73 ± 0.16 (7.36-9.52) *	10.53 ± 0.30 (8-12)	5.71 ± 0.51 (2-9)	0.54 ± 0.05 (0.22-0.82) *
	V3	17	5.07 ± 0.30 (3.07-7.28) *	9.41 ± 0.48 (6-14)	1.82 ± 0.53 (0-8)	0.19 ± 0.06 (0.00-0.89) *
PIA	V1	17	14.22 ± 0.62 (11.59-21.11) *	14.35 ± 0.47 (11-18)	11.71 ± 0.55 (8-15) *	0.82 ± 0.03 (0.53-0.94)
	V2	17	9.94 ± 0.20 (8.55-11.22) *	12.94 ± 0.43 (8-15)	8.47 ± 0.86 (3-13) *	0.66 ± 0.06 (0.27-1.00)
	V3	17	6.13 ± 0.31 (4.25-8.41) *	11.06 ± 0.67 (6-16) ↓	3.00 ± 0.59 (1-9) *	0.28 ± 0.05 (0.06-0.75)
PSA	V1	17	7.69 ± 0.14 (6.85-8.73) *	8.35 ± 0.38 (6-12)	6.82 ± 0.33 (4-10)	0.83 ± 0.04 (0.55-1.00)
	V2	17	6.02 ± 0.12 (5.44-7.00) *	7.18 ± 0.30 (4-9)	5.41 ± 0.50 (1-8)	0.75 ± 0.06 (0.17-1.00)
	V3	17	4.22 ± 0.18 (2.68-5.25) *	6.12 ± 0.40 (2-8)	2.47 ± 0.41 (0-6) ↓	0.43 ± 0.08 (0.00-1.00) ↓
PAC	V1	17	8.83 ± 0.20 (8.07-11.43) *	8.41 ± 0.17 (7-10)	6.29 ± 0.49 (2-9) *	0.75 ± 0.06 (0.25-1.00)
	V2	17	7.43 ± 0.09 (6.80-8.03) *	7.53 ± 0.19 (6-9)	4.59 ± 0.42 (2-8) *	0.61 ± 0.05 (0.25-1.00)
	V3	17	5.20 ± 0.24 (3.56-6.71) *	6.35 ± 0.39 (3-9) ↓	2.35 ± 0.38 (0-6) *	0.36 ± 0.05 (0.00-0.86)

4º) En relación al *ratio* S/O en la mayoría de las poblaciones (PFS, PFT, POA, POV, POM, PFCH, PPG, PIA, PSA y PAC) la talla mayor e intermedia se diferencian de la talla menor. En POVE, PIT y PIG se observan diferencias significativas entre los *ratio* S/O de las tres longitudes de valvas. En PGB y POS la longitud mayor de valva se diferencia de las otras dos y, por último, en PFA no se encuentran diferencias significativas.

#### 4.3.3. Éxito reproductivo pre-emergente (PERS) de *P. glabriuscula*. Nivel individuo

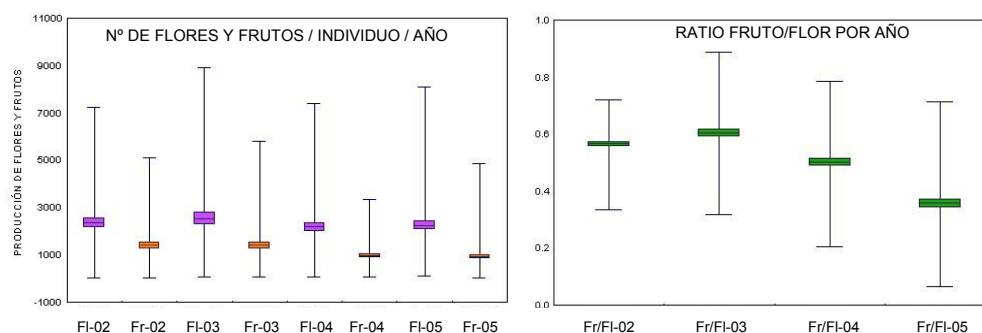
Los datos del seguimiento de éxito reproductivo por individuo de PGB a lo largo de los cuatro años de observación (2002-2005) se muestran en los diagramas de cajas (Fig.2.19) y Anexo 2.2, donde los resultados por año se expresan según los parámetros estadísticos de media aritmética, error estándar y rangos (máximos y mínimos).

##### 4.3.3.1. Esfuerzo reproductivo: número de inflorescencias, flores y óvulos por individuo

En PGB el máximo de inflorescencias por individuo se observa en el año 2005 (229.7) y el mínimo en el 2003 (186.5). Sin embargo el máximo de flores se produce en el 2003 (2520), mientras que el mínimo el año 2004 (2168). Asimismo el nº mayor de óvulos también se observa en el 2003 y el mínimo en el año 2004 (Anexo 2.2).

##### 4.3.3.2. Éxito reproductivo: número de frutos y semillas por individuo.

El máximo de frutos se presenta en el 2002 (1395), mientras que el mínimo se produce en el 2005 (919). El máximo de semillas por individuo se observa en el 2003 (12223) y el mínimo en el 2004 (3779).



**Figura 2.19.- Esfuerzo reproductivo a nivel individuo de *Parolinia grabiuscula* durante los años 2002-2005.** Se observan las fluctuaciones en la producción de flores y frutos (a) y *ratio* Fruto/Flor (b) según los distintos años. FI= flores, Fr= frutos, Fr/FI= *ratio* Fruto/Flor.

En cuanto al *ratio* Fr/FI destacar que el año 2005 presenta el mínimo (0.36) y el 2003 el máximo (0.60), mientras que el *ratio* S/O, presenta el mínimo en el 2004 (0.17) y el máximo en el 2003 (0.46). El PERS de PG cambia según el año, observándose el mínimo en el 2004 (0.09) y máximo en el 2003 (0.29). Los valores máximos de estos parámetros corresponden al año 2003.

#### 4.3.4. Medidas cualitativas de fecundidad. Peso de las semillas

Los resultados de la estimación del peso húmedo, peso seco y porcentaje de humedad de las semillas de las distintas poblaciones de *Parolinia* se detallan en la Tabla 2.15 donde se observa que POA presenta los valores más altos tanto de peso húmedo (34.1 mg) como

de peso seco (29.9 mg), mientras que los pesos húmedos más bajos se observan en POM (19.2 mg) y los de peso seco en PIT (14.8 mg).

Ninguna población, con la excepción de PIT (72.97%), supera el 22% de humedad, observándose el máximo porcentaje de humedad de las semillas en PFS (21.86) y el mínimo en PSA (6.03%).

#### 4.3.5. Éxito Reproductivo Post-emergente (PoERS)

Los resultados del *éxito reproductivo post-emergente* (PoERS) se expresan según las dos primeras fases del ciclo vital: i) % de *germinación de semillas* (PoERS1) y ii) % de supervivencia de *plántulas* (PoERS2). La expresión global acumulativa se calcula como el producto de ambas:  $PoERS = PoERS1 \times PoERS2$ .

Los resultados de los ensayos de *germinación* utilizando la prueba tipo con agua destilada (2005 y 2006) se expresan según distintos índices en la Tabla 2.16, representando también las *curvas de germinación* (Figs.2.20-2.22). Según los índices obtenidos en los ensayos de germinación habría que resaltar lo siguiente:

El *tiempo de latencia* (L) mínimo oscila entre 2 días (PGB, PFS, POVE, PFCH, PPG, FIG, PIA y PSA) y 6 días en POA, POS, PIT y PAC.

PESO DE SEMILLAS. MEDIDA CUALITATIVA DE FECUNDIDAD				
TAXON	POB	Peso húmedo (mg)	Peso seco (mg)	% Contenido humedad
<i>P. glabriuscula</i>	PGB	27.6	24.2	14.05
<i>P. filifolia</i>	PFS	22.3	18.3	21.86
	PFA	21.7	19.1	13.61
	PFT	22.9	20.6	11.17
POA	POA	34.1	29.9	14.05
POVE	POVE	24.2	21.7	11.52
<i>P. ornata</i>	POS	23.3	20.5	13.66
	POV	24.5	22.6	8.41
	POM	19.2	17.0	12.94
PFCH	PFCH	30.4	27.6	10.14
<i>P. platypetala</i>	PPG	24.0	20.4	17.65
<i>P. intermedia</i>	PIT	25.6	14.8	72.97
	PIG	22.3	19.4	14.29
	PIA	24.8	22.7	9.25
<i>P. schizogynoides</i>	PSA	24.6	23.2	6.03
<i>P. aridanae</i>	PAC	26.3	21.6	13.89

**Tabla 2.15.- Peso de las semillas y humedad.** Medida cualitativa de fecundidad en las poblaciones de Parolinia según el peso húmedo, peso seco y contenido de humedad.

Los mayores % de germinación en el 2006 los presentaron PFCH (100%) y PFS, PPG y FIG (92%) y los mínimos POS (12%) y PAC (24%). En PSA donde no germinó ninguna semilla en 2006, en los resultados del 2005 se obtuvo un 20% de germinación, con un coeficiente de velocidad de 15.4 y un tiempo medio de germinación de 6.5 días (Tabla 2.16 y Figs.2.20-2.22).

El máximo *coeficiente de velocidad* ( $C_v$ ) y mínimo *tiempo medio de germinación* ( $T_m$ ) se observan en FIG ( $C_v=32.4$ ,  $T_m=3.1$ ) y el mínimo  $C_v$  y máximo  $T_m$  en POA ( $C_v=8.1$ ,  $T_m=12.4$ ). Las *curvas de germinación* (PoERS 1a) en las que se representa el porcentaje de semillas

germinadas de las poblaciones durante los 28 días del ensayo (2006) ó 35 en el caso de PSA (ensayos 2005), se muestran más o menos escaleriformes con zonas más o menos estabilizadas o rectas según las poblaciones (Figs.2.20-2.22).

El número de *plántulas defectuosas* con cotiledones bien desarrollados pero sin raíz, se contabilizan con un máximo de 10 en PFCH y una en POVE, POV, PIA y PSA (Tabla 2.16).

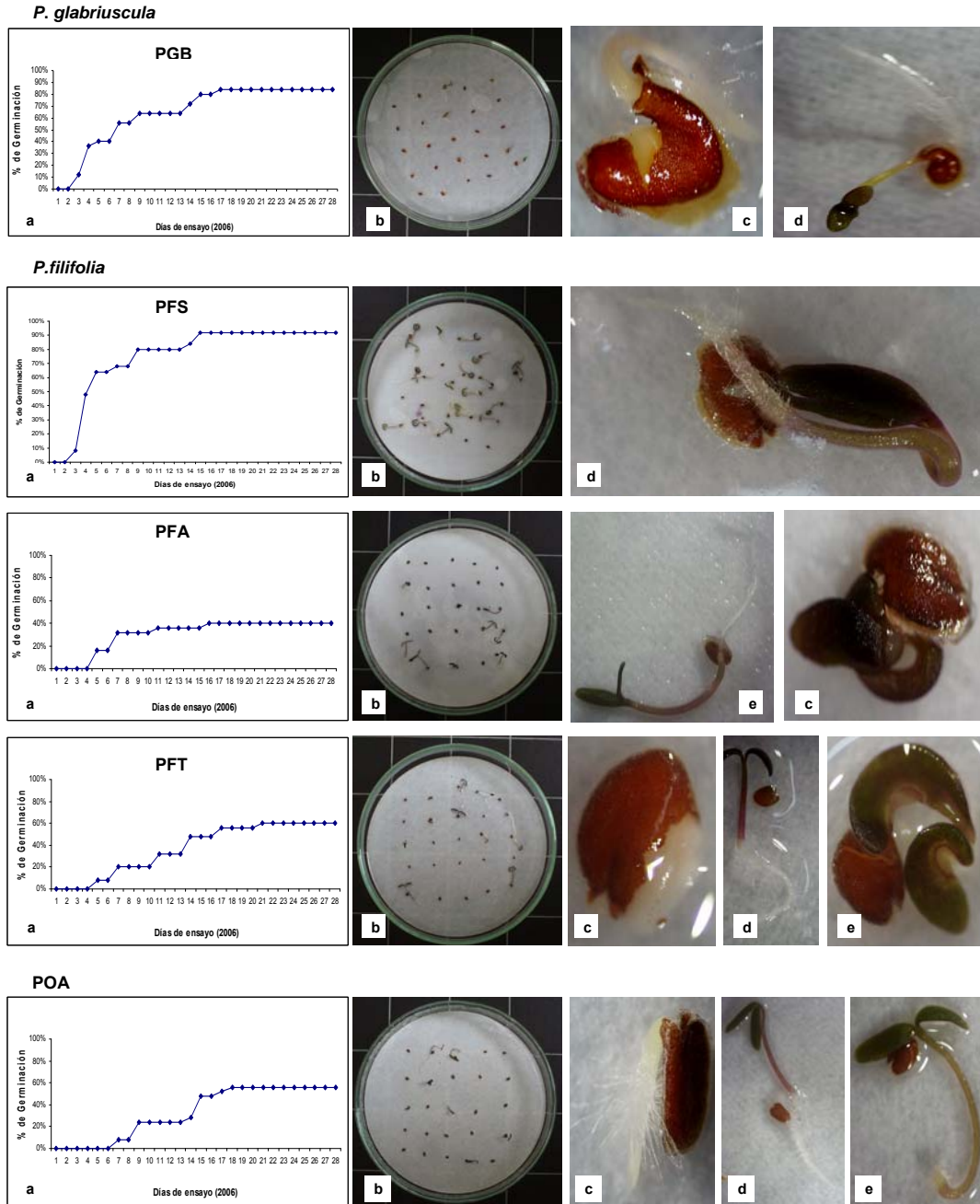
En la estimación del PoERS1 se ha tenido en cuenta también los datos de anteriores ensayos de germinación (Tabla 2.16), utilizándose la media aritmética como valor de PoERS1 (Tabla 2.17), con los máximos en PFCH (100%), PPG (97%), PFS, y PIG (92%) y mínimos en PSA (20%) y PIT (29%).

ENSAYOS DE GERMINACIÓN (PoERS1)							
POB	FECHA DE RECOLECCIÓN	Nº TOTAL SEMILLAS GERMINADAS	% SEMILLAS GERMINADAS	PLÁNTULAS DEFECTUOSAS	L	CV	Tm
PGB	21-10-98 4-6-99/02-07-02	21	77 95-84	3	2	13.2	7.6
PFS	14-10-02	23	92	3	2	16.0	6.3
PFA	04-07-02	10	40	2	4	13.3	7.5
PFT	04-06-00	15	35-60	6	4	8.6	11.7
POA	15-05-97 15-06-00	14	95-60-56	6	6	8.1	12.4
POVE	14-07-03	15	60	1	2	13.8	7.3
POS	12-06-97 31-05-99	3	88 100- 80-12	3	6	10.0	10.0
POV	29-05-00	9	100-36	1	3	8.8	11.3
POM	18-04-97 06-07-02	10	94 80-40	2	4	12.2	8.2
PFCH	13-07-03	25	100	10	2	26.6	3.8
PPG	6-10-98 30-06-02	23	99 100- 92	2	2	19.7	5.1
PIT	27-06-99	8	25-32	7	6	9.0	11.1
PIG	27-09-03	23	92	2	2	32.4	3.1
PIA	27-09-03	20	62-35-80	1	2	28.6	3.5
PSA	26-06-99	5	20	1	2	15.38	6.50
PAC	13-07-99	6	67-25-24	6	6	10.2	9.8

**Tabla 2.16.- Resultados de germinación según varios años.** POB=población, Nº total de semillas germinadas durante 28 días de tratamiento, % de semillas germinadas (PoERS1), nº de plántulas defectuosas, tiempo de latencia (L), coeficiente de velocidad (CV) y tiempo medio de germinación (Tm). Se detallan los % de germinación obtenidos en varios ensayos para algunas poblaciones.

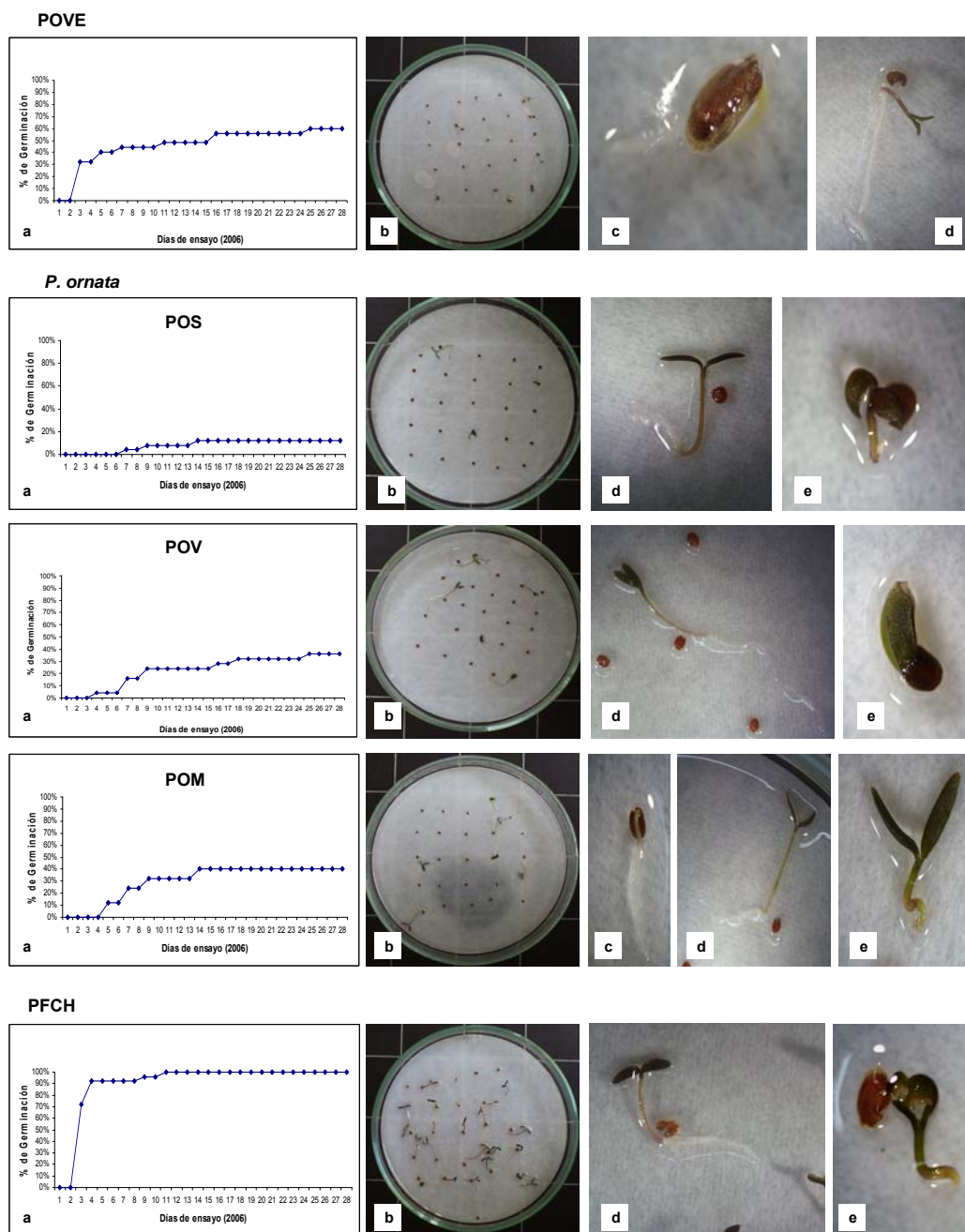
Los porcentajes de *supervivencia de plántulas* (PoERS2) más altos se encuentran en PGB (0.44), POA (0.41), PIT (0.40) y PPG (0.39) mientras que los más bajos se observan en PSA (0.17) y PFA (0.20), aunque hay que señalar que en algunas poblaciones (PFS, POVE, PFCH y PIG) este parámetro no se pudo estimar y para asignar los valores perdidos se tuvo en cuenta los porcentajes de *plántulas* anómalas, asignando el máximo valor (0.44) obtenido en las demás poblaciones (Tabla 2.17).

Hay que destacar que en el PoERS2 quedan incluidos los % de plántulas que llegan a individuos adultos y florecen, toda vez que no se contabilizan pérdidas en las fases sucesivas de individuos juveniles (x1) y adultos que florecen (x1).



**Figura 2.20.- Germinación de semillas en *P. glabriuscula* (PGB), *P. filifolia* (PFS, PFA y PFT) y POA.** Gráfica de evolución según la prueba tipo con agua destilada (a). Placa petri con semillas germinadas (b). Semilla germinada con 2 mm de raíz (c). Plántula con cotiledones y raíz (d). Plántula con defecto de desarrollo (e).

Los resultados del *Éxito Reproductivo Post-emergente acumulativo* PoERS o producto de los porcentajes de *germinación de semillas* (PoERS1) y de *supervivencia de plántulas* (PoERS2), se detallan en la Tabla 2.17, donde se observa que los valores máximos los presenta PGB y PPG (0.38) y los mínimos PSA (0.03) y PFA (0.08).



**Figura 2.21.- Germinación de semillas en POVE, *P.ornata* (POS, POV y POM) y PFCH.** Gráfica de evolución según la prueba tipo con agua destilada (a). Placa petri con semillas germinadas (b). Semilla germinada con 2 mm de raíz (c). Plántula con cotiledones y raíz (d). Plántula con defecto de desarrollo (e).

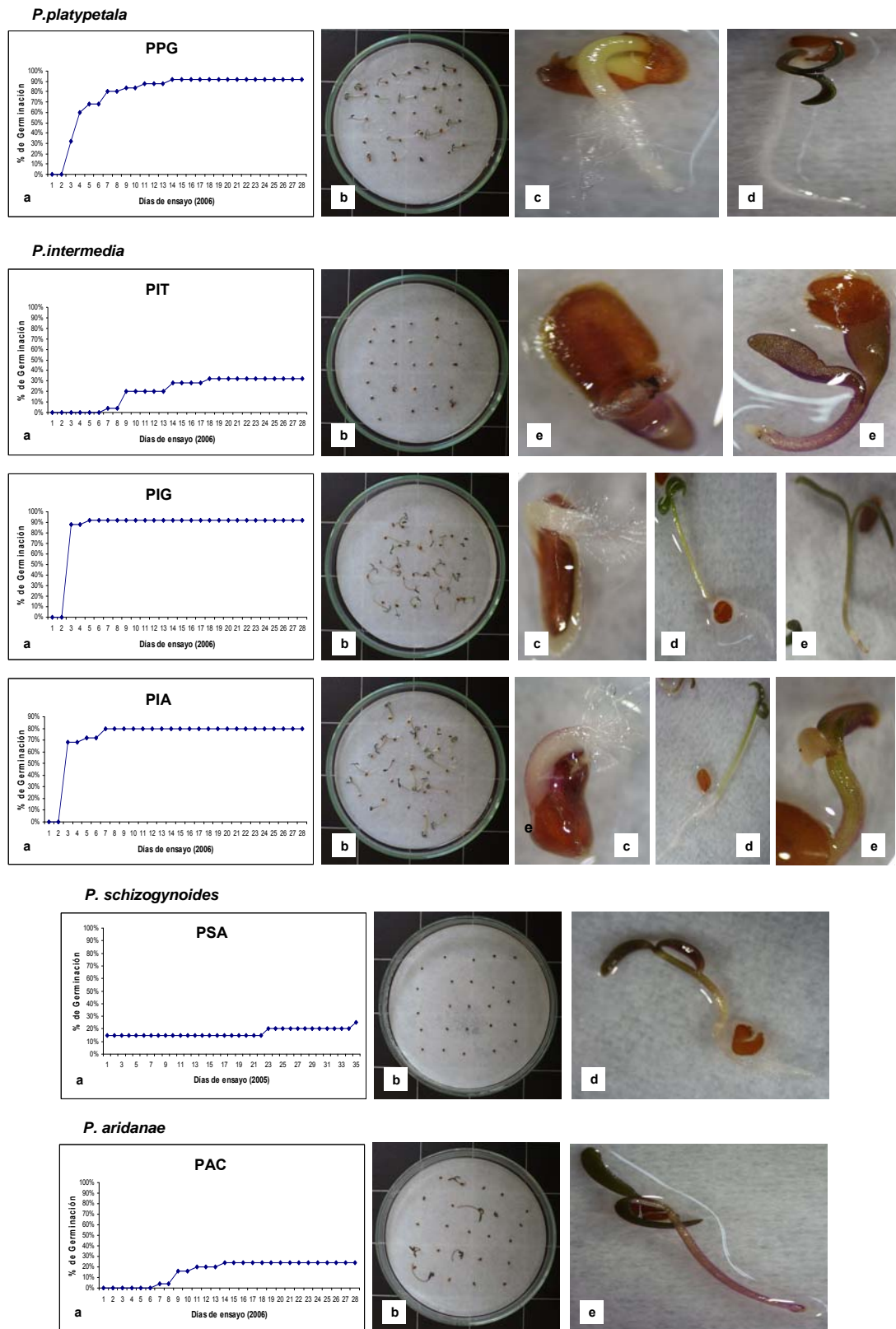


Figura 2.22.- Germinación de semillas en *P. platypetala* (PPG), *P. intermedia* (PIT, PIG, PIA), *P. schizogynoides* (PSA) y *P. aridanae* (PAC). Gráfica de evolución según la prueba tipo con agua destilada (a). Placa petri con semillas germinadas (b). Semilla germinada con 2 mm de raíz (c). Plántula con cotiledones y raíz (d). Plántula con defecto de desarrollo (e)

#### 4.3.6. Eficacia reproductiva global (ORS) y pérdida de vigor (*inbreeding depression*)

El *Éxito Reproductivo Global* o *Eficacia reproductiva* (ORS) se estima según el producto del PERS y PoERS (PoERS1xPoERS2): % de producción de semillas (PERS) x % germinación (PoERS1) x % supervivencia de plántulas (PoERS2).

EFICACIA REPRODUCTIVA GLOBAL (ORS) y PÉRDIDA DE VIGOR ( $\delta$ ) (Medan, 1993; Johnston & Schoen, 1996; Kephart, Brown & Hall, 1999)										
POB	PERS Fr/FIxS/O	PoERS1 germinación	PoERS2 plántulas	PoERS PoERS1x 2	ORS PERS x PoERS	INBREEDING DEPRESSION $\delta$				
						$\delta_1$	$\delta_2$	$\delta_3$	$\delta_{1-2}$	$\delta_T$
PGB	0.33	0.85	0.44	0.38	0.13	0.42	0.15	0.56	0.51	0.78
PFS	0.51	0.92	0.44	0.41	0.21	0.31	0.08	0.56	0.37	0.72
PFA	0.54	0.40	0.20	0.08	0.04	0.32	0.60	0.80	0.73	0.95
PFT	0.32	0.48	0.35	0.17	0.06	0.53	0.52	0.65	0.77	0.92
POA	0.42	0.70	0.41	0.29	0.12	0.45	0.30	0.59	0.62	0.84
POVE	0.38	0.60	0.44	0.27	0.10	0.48	0.40	0.56	0.69	0.86
POS	0.48	0.70	0.30	0.21	0.10	0.41	0.30	0.70	0.59	0.88
POV	0.45	0.68	0.28	0.19	0.09	0.38	0.32	0.72	0.58	0.88
POM	0.47	0.71	0.29	0.21	0.10	0.37	0.29	0.71	0.55	0.87
PFCH	0.30	1.00	0.44	0.44	0.13	0.54	0.00	0.56	0.54	0.80
PPG	0.44	0.97	0.39	0.38	0.17	0.34	0.03	0.61	0.36	0.75
PIT	0.61	0.29	0.40	0.12	0.07	0.28	0.71	0.60	0.79	0.91
PIG	0.38	0.92	0.44	0.41	0.16	0.48	0.08	0.56	0.52	0.79
PIA	0.48	0.59	0.28	0.17	0.08	0.41	0.41	0.72	0.65	0.90
PSA	0.53	0.20	0.17	0.04	0.02	0.32	0.80	0.83	0.86	0.97
PAC	0.42	0.39	0.26	0.10	0.04	0.42	0.61	0.74	0.77	0.94

**Tabla 2.17.- Eficacia Reproductiva Global (ORS) y pérdida de vigor o *inbreeding depression* ( $\delta$ ).** PERS=Éxito Reproductivo Pre-emergente Fr/FIxS/O. PoERS=Éxito Reproductivo Post-emergente: PoERS1=% germinación de semillas, PoERS2=% supervivencia de plántulas. ORS=Eficacia Reproductiva Global (PERSxPoERS). *Inbreeding depression*  $\delta$ :  $\delta_1$ =producción de semillas (S/O);  $\delta_2$ =% germinación;  $\delta_3$ =% supervivencia de plántulas;  $\delta_{1-2}$ =acumulativo 1 y 2;  $\delta_T$ =acumulativo 1-2-3. En las fases del ciclo vital hasta individuos adultos que florecen, no se ha observado pérdida de vigor.

Los resultados del ORS teniendo en cuenta las dos fases de la progenie obtenida presentan el mayor *éxito reproductivo global* en PPG (0.17) con mínimos en PSA y PAC con PFA (Tabla 2.17).

Los resultados de la estimación de pérdida de *vigor por consanguinidad* o presencia de *inbreeding depression* ( $\delta$ ) en cada fase del ciclo vital y los coeficientes acumulativos de las distintas fases de la progenie se muestran en la Tabla 2.17. En general, se observa mayor *inbreeding depression* en la fase de supervivencia de plántulas, seguida por la producción de semillas, detectándose el menor  $\delta$  en la fase de germinación. En las poblaciones naturales estudiadas, los resultados del coeficiente acumulativo total exhiben los mínimos en las poblaciones de mayor *éxito reproductivo* PPG y PGB (0.75-0.78) y los máximos en PSA, PFA y PAC con el mínimo ORS. Hay que señalar que este coeficiente acumulativo no solo incluye las fases de producción, germinación de semillas y supervivencia de plántulas sino que también quedan incluidos los % de plántulas que llegan a individuos adultos, dado que no se observan pérdidas en las fases sucesivas de individuos juveniles hasta adultos que florecen.



#### 4.4. SISTEMAS DE CRUZAMIENTO Y EFICACIA REPRODUCTIVA ANÁLISIS DE CORRELACIÓN

El *análisis de correlación* incluye las variables implicadas en los *sistemas de cruzamiento* evaluados por métodos *indirectos* (12) y referidas a algunos *caracteres florales* según recursos del androceo (número de granos de polen), gineceo (número de óvulos) y *ratio P/O*, teniendo en cuenta además algunos atributos florales como los sépalos, pétalos, anteras, ovario y estigma (Tabla 2.4 y 2.18). Además se incluyen los caracteres de los *sistemas de cruzamiento* obtenidos por métodos *directos* (6) como los *experimentos de polinización* que se refieren a los índices ISI de *auto-incompatibilidad* y *tasa de autogamia* de Karron, así como las *cicatrices de las infrutescencias* (%) como evaluación indirecta de la auto-incompatibilidad (Tablas 2.6, 2.10 y 2.11).

Se incluyen también las variables implicadas en la evaluación de la *eficacia reproductiva* (15) de las poblaciones naturales (Tablas 2.12 y 2.17), datos referidos al *porcentaje* de flores que se transforman en *frutos* maduros, porcentaje de *óvulos* que se transforman en *semillas* viables y que constituyen la nueva progenie mediante el cálculo del PERS (*ratio Fr/Flxratio S/O*) y del PoERS (*%germinación x %plántulas*) que configuran el ORS (Éxito Reproductivo Global); se tienen en cuenta también algunos de los atributos del fruto y de la semilla (longitudes de valvas y semillas), peso húmedo, peso seco y % humedad. Asimismo se incluyen, la talla *poblacional* y cinco caracteres referidos a la presencia de *inbreeding depression* o *pérdida de vigor* en los cruzamientos experimentales y en las distintas fases del ciclo vital (Tablas 2.19 y 2.20 y Figs. del texto y Anexo).

Los resultados del análisis de correlación (Spearman) para las 16 poblaciones analizadas se muestran en la Tabla 2.20 destacando en color rojo los valores de  $\alpha=0.05$ , en azul  $\alpha=0.1$  y en verde  $\alpha=0.3$ . Se representan gráficamente las correlaciones más importantes, en las que la línea de tendencia muestra los colores asignados al valor de significación ( $\alpha$ ).

##### 4.4.1. Correlación entre los recursos del androceo y gineceo y caracteres florales

1º) El *ratio P/O* se encuentra positivamente correlacionado con el número de *granos de polen* por flor ( $r=0.753$ ) y con menos intensidad con la *longitud* de las *anteras* ( $r=0.609$ ) con una significación de  $\alpha=0.05$ .

2º) El *nº de pólenes* por flor además de con el *ratio P/O*, se encuentra positivamente correlacionado con todos los atributos florales, principalmente con la *longitud de las anteras* ( $r=0.885$ ), *longitud de los sépalos* ( $r=0.818$ ) más que con los *pétalos* ( $r=0.635$ ), *número de óvulos por flor* ( $r=0.823$ ) y *ancho del estigma* ( $r=0.709$ ). Con menor significación ( $\alpha=0.1$ ) con la longitud del ovario ( $r=0.435$ ).

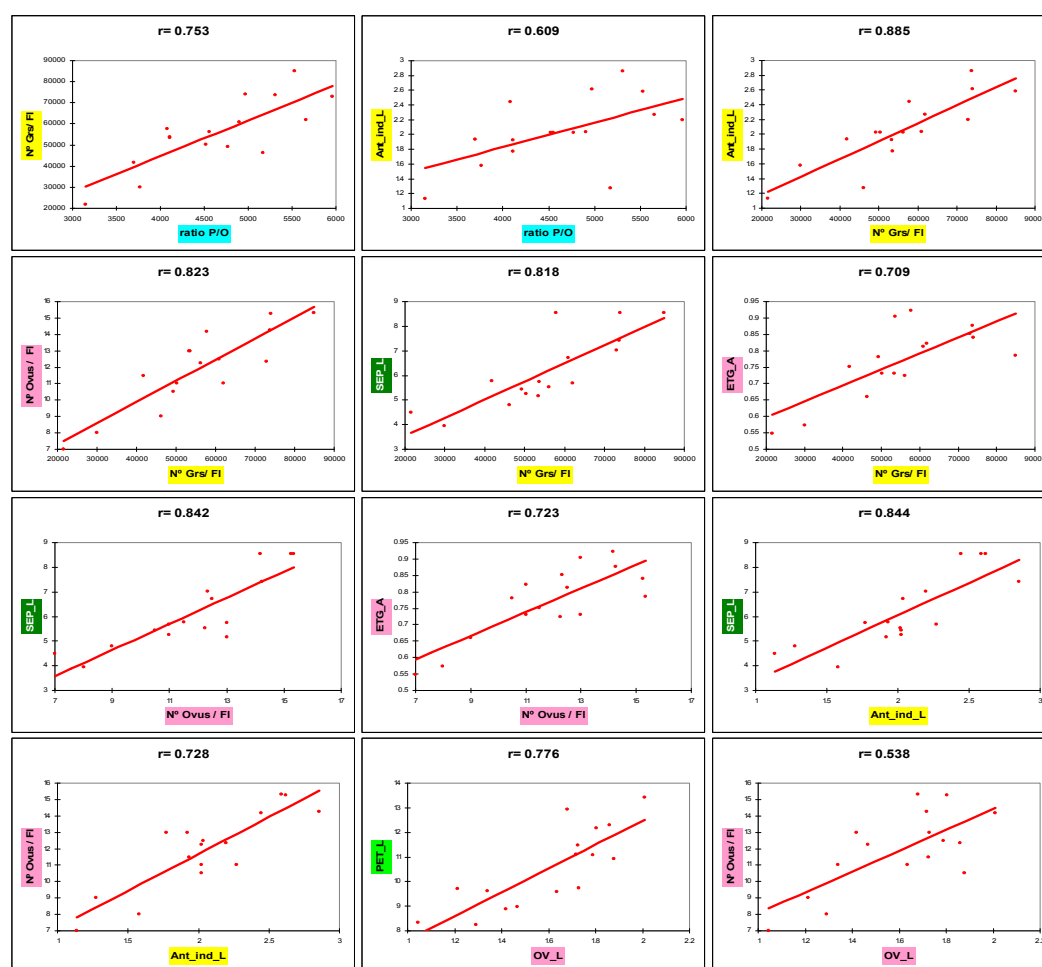
3º) La *longitud de las anteras indehiscentes* además de con el *ratio P/O*, *nº granos por flor* y *nº de óvulos* ( $r=0.728$ ), está fuertemente correlacionada con la *longitud de los sépalos* ( $r=0.844$ ) y menos con los *pétalos* ( $r=0.726$ ), *ancho del estigma* ( $r=0.703$ ) y longitud del ovario ( $r=0.585$ ) a una significación de  $\alpha=0.05$ .

4º) El *nº de óvulos* por flor, además de con el *nº de pólenes* ( $r=0.823$ ) está fuertemente correlacionado con los *sépalos* ( $r=0.842$ ) y *longitud de anteras indehiscentes* ( $r=0.728$ ) y con el *ancho del estigma* ( $r=0.723$ ). Con menos intensidad con los *pétalos* ( $r=0.680$ ) y *longitud del ovario* ( $r=0.538$ ).

5º) La *longitud del ovario* está fuertemente correlacionada con los *pétalos* ( $r=0.776$ ) y con menos intensidad con los *sépalos* ( $r=0.641$ ), *ancho del estigma* ( $r=0.597$ ), *nº de óvulos* ( $r=0.538$ ) y *longitud de las anteras* ( $r=0.585$ ).

6º) El **ancho del estigma** se encuentra altamente correlacionado con *la longitud de los sépalos* ( $r=0.829$ ), *nº de pólenes por flor* ( $r=0.709$ ) y *nº de óvulos* ( $r=0.723$ ). Con menos intensidad con *la longitud de las anteras* ( $r=0.703$ ), *pétalos* ( $r=0.612$ ), *ovario* ( $r=0.597$ ) y *alto del estigma* ( $r=0.597$ ). También, aunque con  $\alpha=0.3$  con el *ratio P/O* ( $r=0.403$ ).

7º) La **longitud de los sépalos** se correlacionan fuertemente con los *pétalos* ( $r=0.847$ ), *longitud de anteras* ( $r=0.844$ ), *ancho del estigma*, *nº de óvulos* ( $r=0.842$ ) y *nº de pólenes por flor* ( $r=0.818$ ). Con menor intensidad con *la longitud del estigma* ( $r=0.729$ ) y del *ovario* ( $r=0.641$ ). Asimismo con menor significación ( $\alpha=0.3$ ) los *sépalos* se correlacionan con el *ratio P/O* ( $r=0.421$ ).



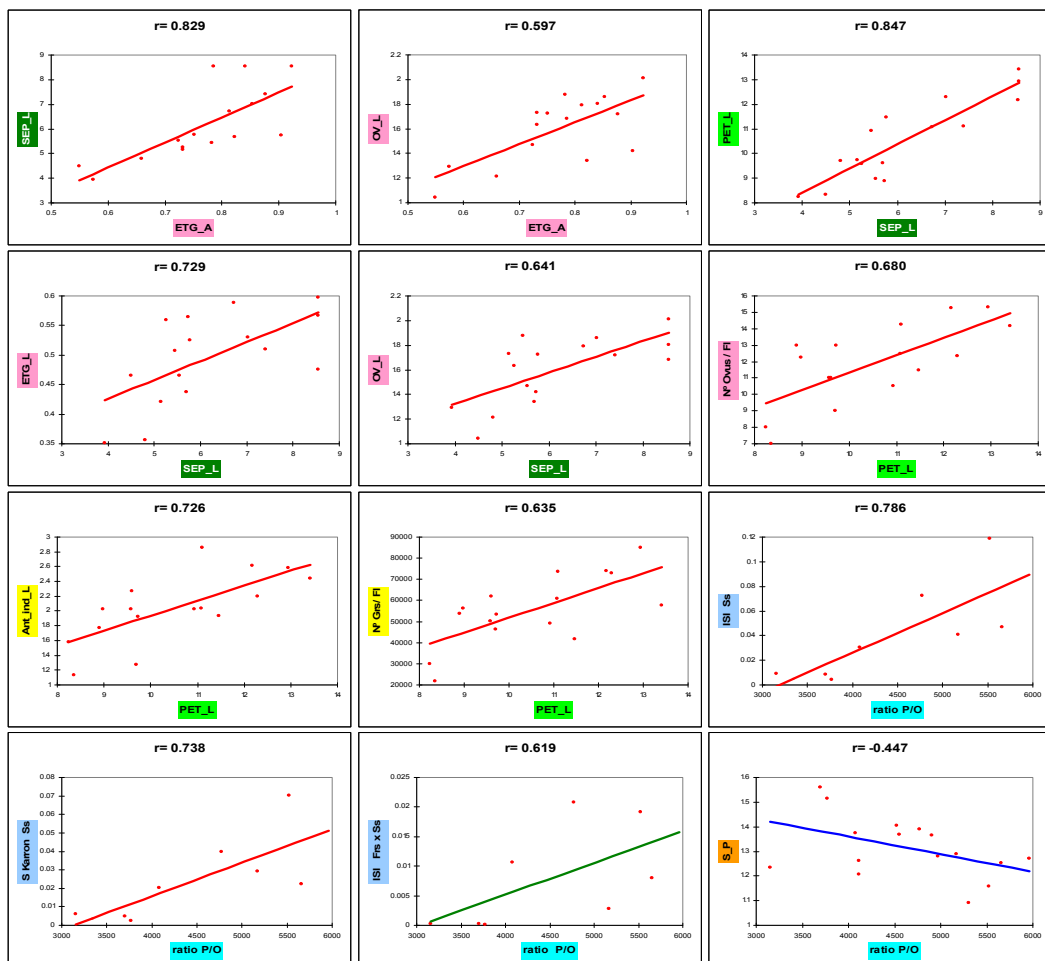
8º) Los **pétalos** prefieren las correlaciones con los *sépalos* (ya mencionados), *longitud del ovario* ( $r=0.776$ ) y *la longitud de las anteras* ( $r=0.726$ ). Con menor intensidad se correlacionan positivamente con *nº de óvulos* ( $r=0.680$ ), *nº de granos de polen* ( $r=0.635$ ), *ancho y alto del estigma* ( $r=0.612$  y  $0.559$ ) y aunque con menor significación ( $\alpha=0.3$ ) con el *ratio P/O* ( $r=0.403$ ).

Las correlaciones entre los atributos florales han puesto en evidencia dos tendencias. Por un lado, una mayor relación entre los caracteres de las anteras, nº de granos de polen, sépalos, nº de óvulos, y estigma, y por el otro, los pétalos con la longitud del ovario.

#### 4.4.2. Correlación de las variables implicadas en los sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva

Se muestran los resultados del *análisis de correlación* entre los recursos del androceo y gineceo, algunos atributos florales, con los índices *ISI de auto-incompatibilidad* y *tasa S de autogamia* (sistemas de cruzamiento) y algunos de los atributos del fruto y de la semilla, *eficacia reproductiva* y *talla poblacional* (Tabla 2.20).

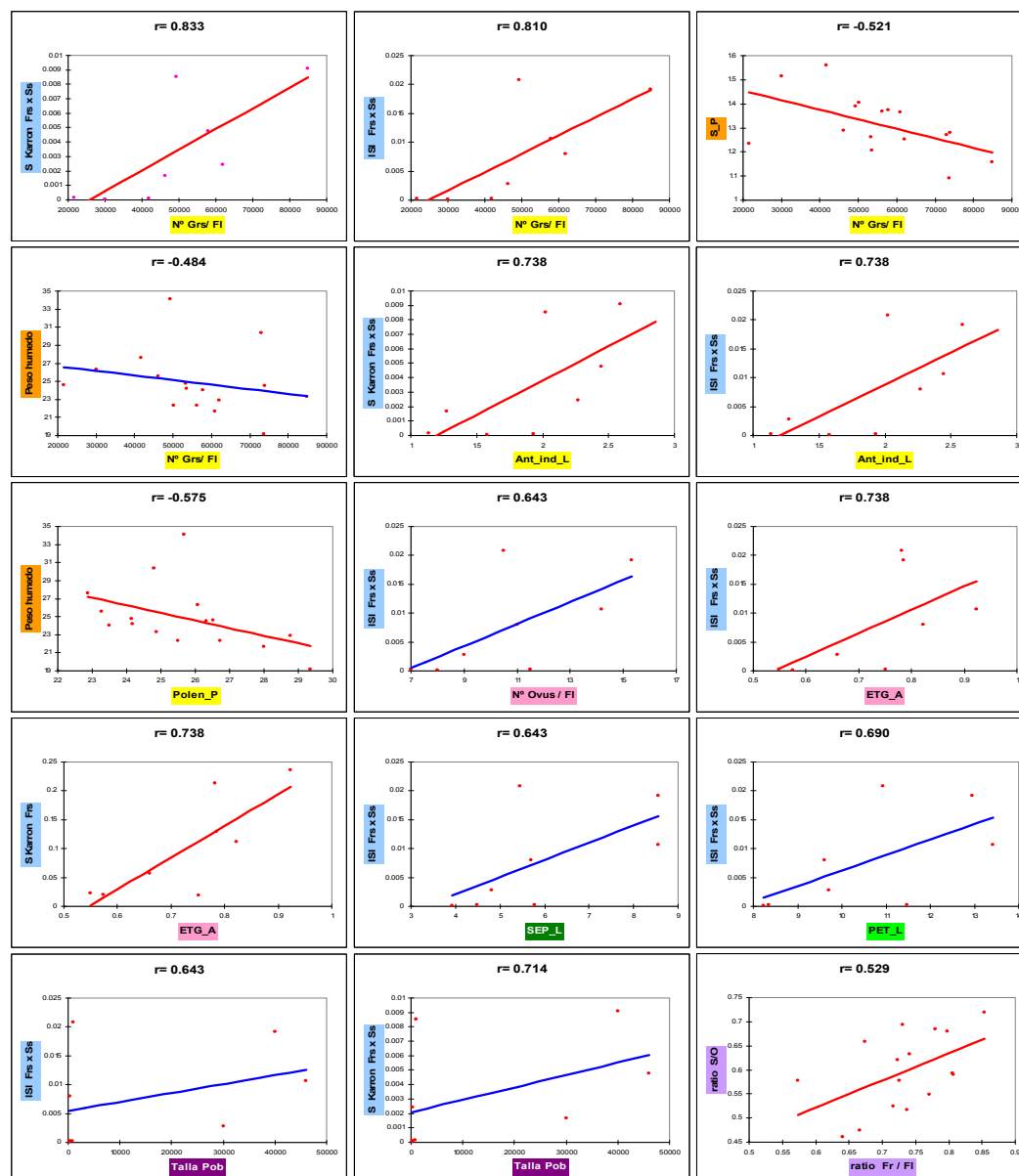
1º) El **ratio P/O**, además de correlacionarse con el *nº de pólenes por flor* ( $r=0.753$ ) y *las anteras* ( $r=0.609$ ), está positivamente correlacionado con los *ISI* y *tasas S*. Con  $\alpha=0.05$  el *índice ISI* ( $r=0.786$ ) y la *tasa S de autogamia* para semillas ( $r=0.738$ ); con  $\alpha=0.1$  y  $0.3$  con el resto de *ISI* y *tasa S* poblacional ( $r=0.619$  y  $0.643$ ). Se correlaciona negativamente con la *longitud de las semillas* ( $r=-0.447$ ) y con la *pérdida de vigor* ( $\delta c$ ) detectada en los cruzamientos experimentales según semillas ( $r=-0.786$ ).



2º) El **nº de granos de polen por flor**, además de correlacionarse fuertemente con casi todos los caracteres florales como *anteras* ( $r=0.885$ ), *nº de óvulos*, *ratio P/O*, *ancho del estigma*, *sépalos* y *pétalos* ya mostrados, se encuentra fuertemente correlacionado con todas las variables de los *sistemas de cruzamiento*: *índice ISI* ( $r=0.810$ ,  $r=0.762$ ) y *tasa de autogamia S* ( $r=0.738$ ,  $r=0.833$ ). También en relación a las variables implicadas en la *eficacia reproductiva* se encuentra negativamente correlacionado con la *longitud de las semillas* ( $r=-0.521$ ) y con  $\alpha=0.1$  con el *peso húmedo* ( $r=-0.484$ ) y *ORS1* ( $r=0.468$ ). Está negativa-

mente correlacionado con la *pérdida de vigor* detectada en los cruzamientos experimentales  $\delta c$  ( $r=-0.810$ ).

3º) La **longitud de anteras** como el número de pólenes por flor está fuertemente correlacionada con casi todos los atributos florales: *número de pólenes* y *óvulos por flor*, *ratio PIO*, *longitud del ovario*, *ancho del estigma*, *pétalos* y *sépalos* como ya se mostró.



Las anteras se encuentran asimismo positivamente correlacionadas con todas las variables de los *sistemas de cruzamiento* principalmente con el *índice ISI* y *tasa S de autogamia poblacional* ( $r=0.738$ ). También se correlacionan con las variables implicadas en la *eficacia reproductiva* como PoERS1 ó % *germinación* de semillas ( $r=0.521$ ) y negativamente y con  $\alpha=0.1$  con el *peso húmedo* ( $r=-0.462$ ).

4º) La **talla del polen** (P y E) no se encuentra correlacionada con los *sistemas de cruzamiento*. Sin embargo, se correlaciona negativamente con algunas variables de *eficacia*

reproductiva: peso húmedo de semillas ( $r=-0.575$  y  $r=-0.543$ ), longitud de valvas (V1 y V) con  $r=-0.559$  y  $-0.512$  y con el % de supervivencia de plántulas ( $r=-0.538$  y  $r=-0.435$ ).

BIOMETRIAS DE LAS FLORES DEL RATIO P/O SEGÚN POBLACIONES							
POB / TAXON	Nº Ind	SÉPALOS	PÉTALOS	ANTERAS INDEHISCENTES		ESTIGMA	
		Sep_L	Pet_L	Ant_L	Ant_A	ETG_L	ETG_A
PGB	6	5.77±0.11 (4.57-6.48)	11.47±0.13 (10.17-12.29)	1.93±0.05 (1.32-2.41)	0.65±0.04 (0.35-1.05)	0.53±0.04 (0.35-0.65)	0.75±0.05 (0.56-0.97)
PFS	4	5.54±0.26 (3.84-6.65)	8.99±0.61 (6.13-12.85)	2.02±0.05 (1.68-2.45)	0.73±0.04 (0.54-1.14)	0.47±0.02 (0.42-0.49)	0.72±0.02 (0.66-0.76)
PFA	4	6.73±0.19 (5.77-7.89)	11.09±0.13 (10.48-12.01)	2.03±0.04 (1.79-2.39)	0.7±0.01 (0.58-0.76)	0.59±0.04 (0.48-0.66)	0.81±0.07 (0.67-0.97)
PFT	4	5.69±0.1 (4.93-6.26)	9.61±0.26 (8.05-11.09)	2.27±0.03 (2.03-2.58)	0.76±0.02 (0.57-0.93)	0.44±0.05 (0.3-0.53)	0.82±0.09 (0.59-0.98)
PF	12	5.99±0.14 (3.84-7.89)	9.89±0.25 (6.13-12.85)	2.11±0.03 (1.68-2.58)	0.73±0.02 (0.54-1.14)	0.50±0.03 (0.3-0.66)	0.79±0.04 (0.59-0.98)
POA	4	5.45±0.13 (4.8-6.25)	10.93±0.21 (9.98-12.52)	2.02±0.04 (1.7-2.38)	0.7±0.02 (0.5-0.97)	0.51±0.05 (0.36-0.6)	0.78±0.08 (0.56-0.94)
POVE	3	5.74±0.26 (4.2-6.62)	8.9±0.41 (6.86-10.07)	1.77±0.06 (1.5-2.21)	0.6±0.01 (0.51-0.71)	0.56±0.09 (0.39-0.72)	0.9±0.01 (0.89-0.92)
POS	6	8.55±0.17 (7.59-9.99)	12.94±0.38 (10.13-16.3)	2.59±0.07 (1.91-3.42)	0.67±0.03 (0.4-1.02)	0.6±0.04 (0.42-0.7)	0.79±0.03 (0.68-0.92)
POV	4	8.54±0.08 (7.89-9.04)	12.17±0.13 (11.45-12.96)	2.62±0.07 (2.99-3.32)	0.78±0.03 (0.47-1.07)	0.48±0.05 (0.4-0.59)	0.84±0.12 (0.53-1.03)
POM	4	7.40±0.17 (6.64-8.57)	11.1±0.17 (9.89-12.17)	2.85±0.03 (2.51-3.11)	0.75±0.03 (0.59-1.03)	0.51±0.03 (0.48-0.59)	0.88±0.07 (0.76-1.04)
PO	14	8.22±0.11 (6.64-9.99)	12.19±0.2 (9.89-16.3)	2.67±0.04 (1.91-3.42)	0.72±0.02 (0.4-1.07)	0.54±0.03 (0.4-0.7)	0.83±0.04 (0.53-1.04)
PFCH	3	7.02±0.12 (6.6-7.75)	12.29±0.16 (11.36-12.97)	2.19±0.02 (2.05-2.35)	0.75±0.01 (0.68-0.84)	0.53±0.03 (0.48-0.59)	0.85±0.05 (0.76-0.95)
PPG	6	8.55±0.18 (7.58-9.97)	13.41±0.27 (11.69-15.85)	2.44±0.06 (1.91-3.2)	0.72±0.02 (0.35-0.87)	0.57±0.03 (0.49-0.67)	0.92±0.06 (0.77-1.16)
PIT	3	4.81±0.13 (4.19-5.45)	9.7±0.26 (8.28-11.04)	1.28±0.05 (1-1.57)	0.56±0.04 (0.38-0.82)	0.36±0.05 (0.27-0.42)	0.66±0.08 (0.56-0.81)
PIG	3	5.26±0.06 (4.93-5.54)	9.59±0.06 (9.3-9.88)	2.02±0.02 (1.88-2.22)	0.73±0.02 (0.58-0.84)	0.56±0.04 (0.51-0.63)	0.73±0.11 (0.55-0.92)
PIA	3	5.15±0.08 (4.67-5.63)	9.72±0.09 (9.17-10.23)	1.92±0.04 (1.61-2.15)	0.77±0.01 (0.7-0.84)	0.42±0.06 (0.36-0.53)	0.73±0.07 (0.6-0.85)
PI	9	5.07±0.06 (4.19-5.63)	9.67±0.09 (8.28-11.04)	1.74±0.05 (1.0-2.22)	0.69±0.02 (0.38-0.84)	0.45±0.04 (0.27-0.63)	0.71±0.05 (0.55-0.92)
PSA	3	4.49±0.14 (3.7-4.94)	8.35±0.22 (7.25-9.26)	1.14±0.03 (0.88-1.34)	0.65±0.01 (0.56-0.77)	0.47±0.04 (0.4-0.51)	0.55±0.09 (0.38-0.69)
PAC	3	3.93±0.08 (3.51-4.29)	8.24±0.2 (6.38-8.82)	1.58±0.04 (1.23-1.8)	0.72±0.03 (0.55-0.89)	0.35±0.05 (0.28-0.45)	0.57±0.03 (0.52-0.63)
Kruskal-Wallis POB		$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p = 0.023$	$p = 0.063$
Kruskal-Wallis TAXON		$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p = 0.179$	$p = 0.015$

**Tabla 2.18.- Biometrías de los atributos florales implicados en el ratio P/O.** POB=Poblaciones; NºInd=nº de individuos (nº de flores). Sep\_L y Pet\_L=media de la longitud de los sépalos y pétalos por flor. Ant\_L y Ant\_A=media de la longitud y ancho de las tres anteras por flor. ETG\_L y ETG\_A=media de la longitud y ancho de los estigmas.

5º) El **nº de óvulos** por flor, además de con el **nº de pólenes**, **anteras**, **sépalos**, **pétalos**, **ovario** y **ancho del estigma** como ya se ha comentado, está correlacionado fundamentalmente ( $\alpha=0.1$ ) con el **índice ISI poblacional** ( $r=0.643$ ) y con  $\alpha=0.3$  con la **tasa S de autogamia** ( $r=0.619$ ).

En relación a las variables de la *eficacia reproductiva* se correlaciona con el ORS1 ( $r=0.573$ ) y está positivamente correlacionado con  $\alpha=0.1$  y  $\alpha=0.3$  con la *longitud de valvas* V1 y V ( $r=0.490$  y  $r=0.398$ ), con el % *germinación* ( $r=0.405$ ) y negativamente con el *peso húmedo* de las semillas ( $r=-0.406$ ) y con la *longitud* de las mismas ( $r=-0.442$ ).

6°) El **ancho del estigma** es más importante que su altura en sus correlaciones con los atributos florales y *sistemas de cruzamiento*, y además está correlacionado con el *éxito reproductivo*.

Además de correlacionarse con el *n° de pólenes* y *óvulos*, *sépalos*, *pétalos*, *anteras* y *ovario* como ya se ha mostrado, se encuentra positivamente correlacionado con los *sistemas de cruzamiento* principalmente con el *índice ISI* de frutos y *poblacional* ( $r=0.881$  y  $r=0.738$ ) y *tasa S* de frutos ( $r=0.738$ ). Con  $\alpha=0.1$  se correlaciona con la *tasa S poblacional* ( $r=0.690$ ). En relación a las variables del *éxito reproductivo* aunque con  $\alpha=0.1$ , está correlacionado con el % *germinación* ( $r=0.464$ ) y *longitud de la valva* ( $r=0.429$ ).

7°) La **longitud del ovario**, no presenta grandes correlaciones con los atributos florales (*n° de óvulo*, *anteras*, *ancho del estigma*, *sépalos*) a excepción de los *pétalos* ( $r=0.776$ ) como se ha visto. Con los *sistemas de cruzamiento* destaca el *ISI* de frutos ( $r=0.738$ ), con  $\alpha=0.1$  con el *ISI poblacional* ( $r=0.667$ ) y con  $\alpha=0.3$  con la *tasa S* ( $r=0.571$ ,  $r=0.500$ ). En relación a las variables del *éxito reproductivo*, el *ovario* se correlaciona con el % de *germinación* ( $r=0.623$ ), *valvas* ( $r=0.609$  y  $0.612$ ) y con  $\alpha=0.1$  con el ORS1 ( $r=0.535$ ).

8°) La **longitud de los sépalos** además de estar muy fuertemente correlacionada con los *pétalos*, *n° de óvulos*, *pólenes*, *ancho del estigma*, *anteras* y otros atributos florales, está correlacionada, aunque con  $\alpha=0.1$ , con el *índice ISI* de frutos y *poblacional* ( $r=0.714$  y  $0.643$ ) y con  $\alpha=0.3$ , con la *tasa S de autogamia* ( $r=0.619$ ). En relación a las variables del *éxito reproductivo* está fundamentalmente correlacionada con ORS1 ( $r=0.568$ ) y el % *germinación* ( $r=0.559$ ). Con  $\alpha=0.1$  con la longitud de las valvas ( $r=0.474$ ).

9°) La **longitud de los pétalos** tiene una correlación más alta que los sépalos con el *ISI poblacional* ( $r=0.690$ ) y *tasa S de autogamia poblacional* ( $r=0.643$ ). En relación al *éxito reproductivo* lo está con el % *germinación* ( $r=0.534$ ) y con  $\alpha=0.1$  con el ORS1 ( $r=0.500$ ) y *longitud de valvas* ( $r=0.465$  y  $0.438$ ).

10°) La **talla poblacional** se encuentra especialmente correlacionada con los *sistemas de cruzamiento*, con el *índice ISI poblacional* ( $r=0.643$ ) y *tasa de autogamia de frutos y poblacional* ( $r=0.714$ ).

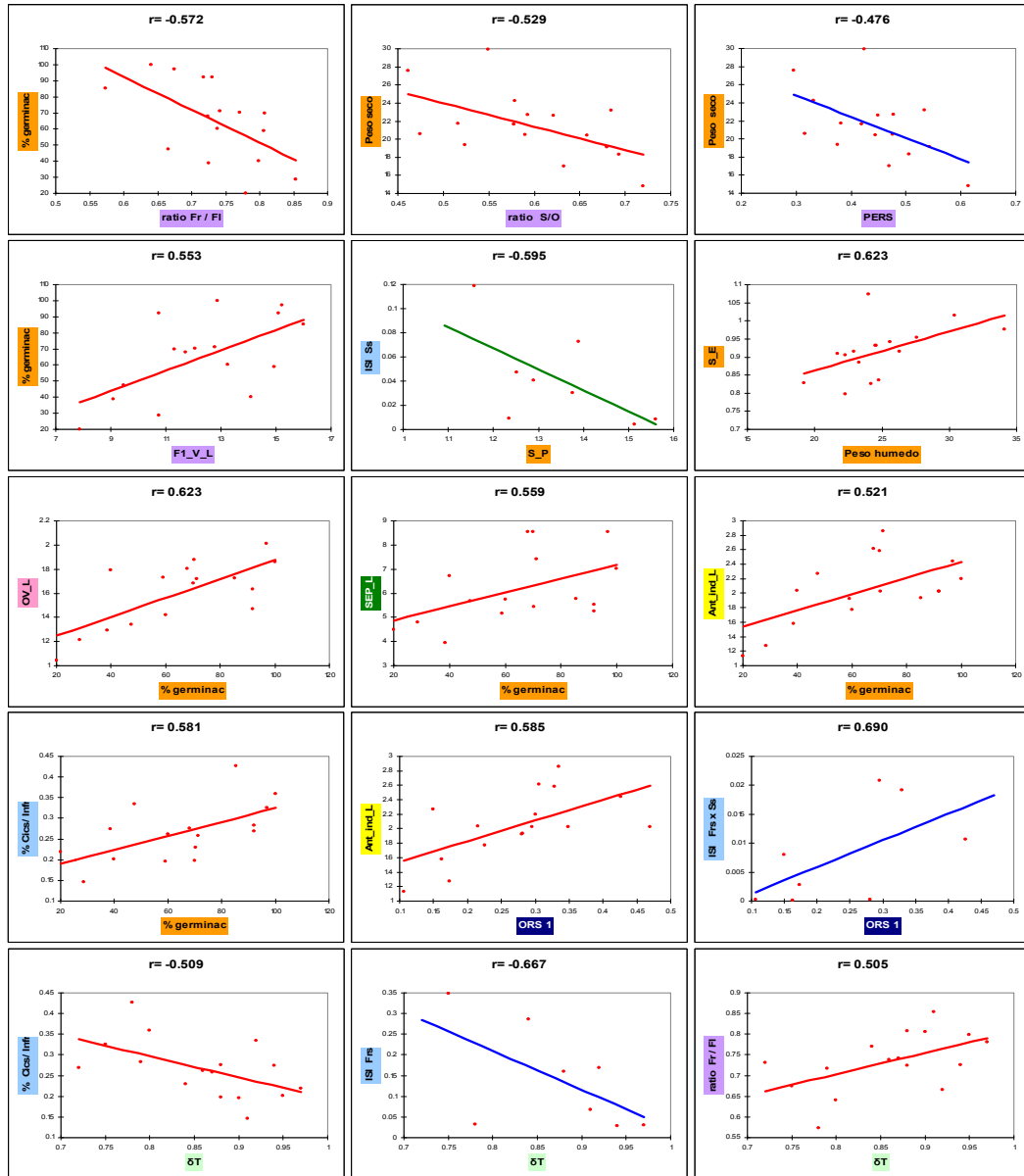
#### 4.4.3. Correlaciones de la eficacia reproductiva

11°) El **porcentaje de cicatrices** por infrutescencia, está correlacionado con el % de *germinación* ( $r=0.581$ ) y negativamente con el *ratio S/O* ( $r=-0.532$ ). Con  $\alpha=0.3$  se correlaciona negativamente con la *tasa S de semillas* ( $r=-0.548$ ). Se encuentra especialmente relacionado con el coeficiente  $\delta$  de *inbreeding depression* acumulativo  $\delta_T$  ( $r=-0.509$ ) y según fases del ciclo vital,  $\delta_1$  y  $\delta_2$  de producción y germinación de semillas ( $r=0.549$  y  $r=-0.577$ ) y menos con  $\delta_3$  (% de supervivencia de plántulas).

12°) El **ratio Fr/FI** se correlaciona poco con el *ratio S/O* ( $r=0.529$ ). Negativamente se correlaciona con el % de *germinación* ( $r=-0.572$ ). Con  $\alpha=0.3$  se correlaciona con la *tasa S de semillas* ( $r=0.548$ ) y negativamente con la *talla de las semillas* ( $r=-0.400$ ) y % de supervivencia de plántulas ( $r=-0.451$ ). Además está correlacionado con el coeficiente  $\delta$  de *inbreeding depression* según fases del ciclo vital ( $r=0.567$ ,  $r=-0.549$ ) y acumulativos ( $r=0.530$ ,  $r=0.505$ ).

13º) El **ratio S/O**, como la variable anterior se encuentra correlacionado solo con las variables implicadas en el *éxito reproductivo*. Se encuentra negativamente correlacionado con el % cicatrices ( $r=-0.532$ ) y peso seco o biomasa de las semillas ( $r=-0.529$ ).

El **PERS** está lógicamente correlacionado con el % cicatrices ( $r=-0.829$ ), con el % de supervivencia ( $r=-0.518$ ) y asimismo, con  $\alpha=0.1$ , se correlaciona negativamente con el % de germinación ( $r=-0.478$ ) y peso seco o biomasa de las semillas ( $r=-0.476$ ).



14º) La **longitud de las valvas** se observa positivamente correlacionada con la *longitud del ovario* ( $r=0.612, 0.609$ ), *talla del polen* (datos ya mostrados), % de germinación ( $r=0.553$ ) y con  $\alpha=0.1$  con *ORS1* ( $r=0.485$ ). Aunque con poca significación ( $\alpha=0.3$ ) también se correlaciona positivamente con el *ISI de frutos y poblacional* ( $r=0.548, r=0.524$ ).

15º) La **talla de las semillas (P)** muestra correlaciones con los atributos florales del androceo y variables implicadas en la *eficacia reproductiva*. Se encuentra negativamente correlacionada con el *nº de pólenes por flor* ( $r=-0.521$ ), *ratio P/O* ( $r=-0.447$ ) y *nº de óvulos*

por flor ( $r=-0.442$ ). Asimismo se encuentra positivamente correlacionada con el % *humedad* ( $r=0.594$ ) y negativamente con el *índice ISI* y *tasa S* ( $r=-0.595$ ,  $r=-0.524$ ) con  $\alpha=0.3$

16°) El **peso húmedo** de las *semillas* muestra correlaciones con el androceo y ligeramente con las variables implicadas en la *eficacia reproductiva*. Está positivamente correlacionado con el diámetro de las *semillas* ( $r=0.623$ ) y negativamente con la *talla del polen* ( $r=-0.575$  y  $r=-0.543$ , datos ya mostrados). Con  $\alpha=0.1$  se correlaciona con el *nº de pólenes por flor* ( $r=-0.484$ ) y *anteras* ( $r=-0.462$ ).

POB	ANT Ind L	SISTEMAS DE CRUZAMIENTO					Talla POB	EFICACIA REPRODUCTIVA			INBREEDING DEPRESSION			
		Nº Grs/ FI	Nº Ov/ FI	ratio P/O	ISI	S		ratio S/O	Po ERS	ORS	$\delta_1$	$\delta_3$	$\delta_{1-2}$	$\delta_T$
PGB	1.93	41781	12	3700	0.0003-0.0001 SI	300 (2)	0.58	0.38	0.13	0.42	0.56	0.51	0.78	
PFS	2.02	56143	12	4557	-	800 (3)	0.69	0.41	0.21	0.31	0.56	0.37	0.72	
PFA	2.03	60990	13	4904	-	616 (3)	0.68	0.08	0.04	0.32	0.80	0.73	0.95	
PFT	2.27	61945	11	5656	0.008 M-SI	0.002 SI	280 (2)	0.47	0.17	0.06	0.53	0.65	0.77	0.92
POA	2.02	49270	11	4774	0.02 M-SI	0.009 SI	1000 (3)	0.55	0.29	0.12	0.45	0.59	0.62	0.84
POVE	1.77	53621	13	4113	-	8236 (4)	0.52	0.27	0.10	0.48	0.56	0.69	0.86	
POS	2.59	84942	15	5526	0.019 M-SI	0.009 SI	40000 (5)	0.59	0.21	0.10	0.41	0.70	0.59	0.88
POV	2.62	73965	15	4973	-	4000 (4)	0.62	0.19	0.09	0.38	0.72	0.58	0.88	
POM	2.85	73684	14	5306	-	200 (2)	0.63	0.21	0.10	0.37	0.71	0.55	0.87	
PFCH	2.19	72999	12	5960	-	100 (2)	0.46	0.44	0.13	0.54	0.56	0.54	0.80	
PPG	2.44	57807	14	4079	0.011 M-SI	0.005 SI	46000 (5)	0.66	0.38	0.17	0.34	0.61	0.36	0.75
PIT	1.28	46221	9	5171	0.003 SI	0.002 SI	30000 (5)	0.72	0.12	0.07	0.28	0.60	0.79	0.91
PIG	2.02	50297	11	4521	-	5000 (4)	0.52	0.41	0.16	0.48	0.56	0.52	0.79	
PIA	1.92	53380	13	4110	-	150 (2)	0.59	0.17	0.08	0.41	0.72	0.65	0.90	
PSA	1.14	21620	7	3154	0.0003-0.0001 SI	800 (3)	0.68	0.04	0.02	0.32	0.83	0.86	0.97	
PAC	1.58	29979	8	3768	0.0001- 0.0001 SI	250 (2)	0.58	0.10	0.04	0.42	0.74	0.77	0.94	

**Tabla 2.19.- Sistemas de cruzamiento, talla poblacional y eficacia reproductiva.** POB=población; ANT\_ind\_L=longitud de anteras indehiscentes; Nº Grs/ FI=nº de granos de polen por flor; Nº Ov/FI=nº de óvulos por flor; *ratio* P/O. ISI=índice de auto-incompatibilidad y tasa de S de autogamia. *Ratio* S/O=*ratio* Semilla/Óvulo; PoERS=éxito reproductivo post-emergente; ORS (PERSxPoERS)=eficacia reproductiva global. *Inbreeding depression*:  $\delta_1$ = producción de semillas,  $\delta_3$ = % plántulas,  $\delta_{1-2}$ = acumulativo producción y germinación de semillas y  $\delta_T$ = acumulativo total: producción de semillas, germinación y supervivencia de plántulas. En las fases avanzadas del ciclo vital hasta individuos adultos que florecen, no se ha observado pérdida de vigor.

17°) El **peso seco** de las semillas o *biomasa* está negativamente correlacionado con el *ratio S/O* ( $r=-0.529$ ) y el % *de humedad* ( $r=-0.506$ ). Con  $\alpha=0.1$  se correlaciona con el *PERS* ( $r=-0.476$ ) y con  $\alpha=0.3$  con el *ancho de la semilla* ( $r=0.412$ ).

18°) El % **de humedad** de las semillas, solo se correlaciona con el *éxito reproductivo*. Se correlaciona con la *longitud de las semillas* ( $r=0.594$ ) y negativamente con el *peso seco* ( $r=-0.506$ ) y con  $\alpha=0.1$  con el % *de supervivencia* ( $r=0.494$ ).



19°) El % de **germinación** de las semillas (PoERS1) se muestra correlacionado con los tres grupos de variables. Está positivamente correlacionado con la *longitud del ovario* ( $r=0.623$ ), *sépalos* ( $r=0.559$ ), *pétalos* ( $r=0.534$ ), *anteras* ( $r=0.521$ ), *longitud y ancho estigma* ( $r=0.509$ ,  $r=0.464$ ) aunque la última con  $\alpha=0.1$ . Se correlaciona con el % de *cicatrices* ( $r=0.581$ ) y con  $\alpha=0.1$  y  $\alpha=0.3$  con el *índice ISI de frutos y poblacional* ( $r=0.643$ ,  $r=0.548$ ). Con el *éxito reproductivo* se correlaciona negativamente con el *ratio Fr/FI* ( $r=-0.572$ ) y positivamente con el % de *supervivencia de plántulas* ( $r=0.679$ ) y con las *valvas* ( $r=0.553$ ,  $r=0.478$ ). Con  $\alpha=0.1$ , se correlaciona negativamente con el PERS ( $r=-0.478$ )

20°) El % de **supervivencia de plántulas** no se muestra especialmente correlacionada con ninguno de los grupos de variables. No obstante se observa correlacionado positivamente con el % de *germinación* (ya mencionado) y negativamente la *talla del polen* ( $r=-0.538$ ,  $r=-0.435$ ) y *PERS* ( $r=-0.518$ ). Con  $\alpha=0.1$  se correlaciona con el % de *cicatrices* ( $r=0.459$ ) y % *humedad* ( $r=0.494$ ), y con  $\alpha=0.3$  con el *ratio Fr/FI* ( $r=-0.451$ ).

21°) El **ORS** (PERSxPoERS) se encuentra especialmente correlacionado con atributos florales como la *longitud de las anteras* ( $r=0.585$ ), *nº de óvulos* ( $r=0.573$ ) y *sépalos* ( $r=0.568$ ). Con  $\alpha=0.1$  con la *longitud del ovario* ( $r=0.535$ ), los *pétalos* ( $r=0.500$ ) y *nº de pólenes* ( $r=0.468$ ). Respecto a los *sistemas de cruzamiento* se correlaciona con  $\alpha=0.1$  con los *índices ISI de frutos y poblacional* ( $r=0.643$ ,  $r=0.690$ ) y con  $\alpha=0.3$ , con las tasas de *autogamia S de frutos y poblacional* ( $r=0.619$ ). Asimismo se correlaciona con las *longitudes de valva* ( $r=0.485$  y  $0.412$ ).

A continuación los cinco últimos caracteres se refieren a la presencia de *pérdida de vigor* ( $\delta$ ) en las distintas fases del *ciclo vital* de *Parolinia* y de forma acumulativa.

22°) La presencia de *pérdida de vigor* ( $\delta$ ) en la fase de *producción de semillas* ( $\delta_1$ ) está correlacionada positivamente con el % de *cicatrices* ( $r=0.549$ ), *ratio Fr/FI* ( $r=-0.549$ ) y *peso seco* de las semillas ( $r=0.522$ ).

23°) La presencia de *inbreeding depression* en la fase de % de *germinación de semillas* ( $\delta_2$ ) está correlacionada negativamente con la *longitud de las anteras* ( $r=-0.530$ ), *ovario* ( $r=-0.613$ ), *longitud del estigma* ( $r=-0.521$ ), *sépalos* ( $r=-0.573$ ), *pétalos* ( $r=-0.543$ ), % *cicatrices* ( $r=-0.577$ ), *ratio Fr/FI* ( $r=0.567$ ), *longitud de valvas* ( $r=-0.551$ ) y % *supervivencia de plántulas* ( $r=-0.673$ ). Con menos significación ( $\alpha=0.1$ ), está correlacionado con el *índice de ISI* ( $r=-0.623$ ), *PERS* ( $r=0.473$ ) y con el *ancho del estigma* ( $r=-0.465$ ).

24°) La presencia de *inbreeding depression* en la fase de % de *supervivencia de plántulas* ( $\delta_3$ ) está correlacionado con el *eje E del polen* ( $r=0.538$ ), *PERS* ( $r=0.518$ ), % *germinación* ( $r=-0.679$ ). Con menos significación ( $\alpha=0.1$ ), está correlacionado con el *eje P del polen* ( $r=0.435$ ), con el % de *cicatrices* ( $r=-0.459$ ) y con el % de *humedad* de las semillas ( $r=-0.494$ ).

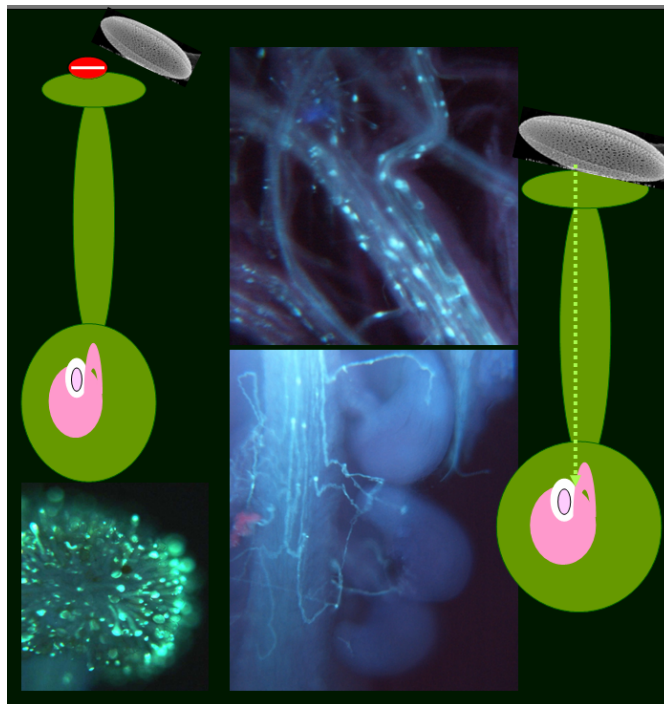
25°) La presencia de *inbreeding depression acumulativo*  $\delta_{1,2}$  está correlacionado positivamente con el *ratio Fr/FI* ( $r=0.530$ ) y negativamente con la *longitud de las anteras* ( $r=-0.508$ ), *ovario* ( $r=-0.608$ ), *sépalos* ( $r=-0.578$ ), *pétalos* ( $r=-0.540$ ), % *cicatrices* ( $r=-0.536$ ), *longitud de valvas* ( $r=-0.655$ ,  $r=-0.564$ ) y % *supervivencia* ( $r=-0.571$ ). Con menor significación ( $\alpha=0.3$ ) con el *ISI de frutos y poblacional* ( $r=-0.539$  y  $-0.479$ ).

26°) La *pérdida de vigor acumulado* ( $\delta_T$ ) incluida *supervivencia de plántulas*, está correlacionada con el % *cicatrices* ( $r=-0.509$ ), *ratio Fr/FI* ( $r=0.505$ ), *valvas* ( $r=-0.623$ ,  $r=-0.565$ ). Con menos significación ( $\alpha=0.1$ ) está correlacionado negativamente con el *ISI* ( $r=-0.667$ ).





## CAPÍTULO II



## Discusión y Conclusiones

## 5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

### 1. SISTEMAS DE CRUZAMIENTO. AUTOGAMIA Y XENOGAMIA

Todo parece indicar que *Parolinia* constituye otra excepción a la ley de Baker y que los taxones de este género endémico han podido derivar de ancestros *alógamos* con diversidad genética suficiente para diversificar varias veces después de su llegada a las islas. La especie colonizadora, vendría provista con la capacidad de desarrollar situaciones con *cruzamientos mixtos* y ligera incidencia de *autogamia*, similares a las situaciones con mecanismos de *pseudo-auto-compatibilidad* descritos por algunos autores (CARR, POWELL & KHYOS, 1986; BYERS & MEAGHER, 1992; BARRETT, 2003; LEIMU, 2004; CRAWFORD *et al.*, 2008) y observados ya en Canarias para el género *Tolpis* (CRAWFORD *et al.*, 2008) y en otras floras oceánicas como Hawaii para géneros como *Dubautia* (CARR, POWELL & KHYOS, 1986).

#### ***Parolinia*. Niveles de xenogamia y ratio Polen/Óvulo. Tendencias evolutivas**

Según la estimación indirecta de los sistemas de cruzamiento por los *ratios* Polen/Óvulo, todas las poblaciones de *Parolinia* se muestran *xenógamas obligadas* según la clasificación de CRUDEN (1977) con ligeras diferencias que oscilan entre los mínimos de *P.schizogynoides* (PSA: 3154) como menos *xenógama* y la población de Gran Canaria sin adscripción PFCH como más *xenógama* (5960).

En el estudio de 86 especies de Brassicaceae de Israel (BOAZ, PLITMANN & HEYN, 1990) se observa que la *longitud* de los *pétalos* puede ser considerado como un indicador adicional del *sistema de cruzamiento* porque está correlacionado significativamente con el *ratio* P/O. También en el estudio de varias especies de *Erysimum* (NIETO FELINER, 1991) se detecta una relación entre los *ratio* P/O, *longitud de los pétalos* y de las *anteras*.

En *Parolinia* el *ratio* Polen/Óvulo muestra una correlación bastante significativa con el número de granos y talla de las anteras, pero menos significativa con los *sépalos* y *pétalos*. Sin embargo se pone de manifiesto una fuerte correlación entre el *número de pólenes* y *óvulos* independientemente con los *sépalos* y *pétalos*, de manera que las especies con cálices más largos, poseen anteras mayores y más pólenes. La correlación entre el *número de pólenes* y *largo de anteras* con el *ratio* P/O puede asociar indirectamente a los *pétalos* y *sépalos* con la tasa de *xenogamia*, de manera que, las especies con más granos de polen y anteras más largas tendrían, en principio, más *xenogamia*.

#### *Correlaciones del ratio P/O (tasas de xenogamia) con otros atributos florales*

Las correlaciones entre los *atributos florales* de *Parolinia*, han puesto en evidencia dos *tendencias evolutivas* caracterizadas por la fuerte correlación (positiva y negativa) de determinados caracteres florales indicando que la coevolución de caracteres asociados puede seguir direcciones opuestas (*anteras*, *número de granos de polen*, *sépalos*, *pétalos*, *número de óvulos*, *estigma* y *ovario*).

La fuerte correlación de los *recursos del androceo* y *gineceo* con el resto de atributos y biometrías florales en *Parolinia*, que ha evidenciado dos *tendencias evolutivas opuestas*, que relacionan por un lado, a los taxones con recursos y atributos florales más pequeños con cálices cortos y flores más abiertas (*P.schizogynoides*, *P.glabriuscula*, *P.aridanae* y

*P.intermedia* en las islas de La Gomera, Gran Canaria, La Palma y Tenerife) y por otro, a los taxones de atributos florales mayores con cálices más largos y flores más cerradas (*P.ornata* y *P.platypetala* concentradas en la isla de Gran Canaria). Con situación intermedia se encuentra el complejo de *P.filifolia* (incluida PFCH), junto con POA y POVE, poblaciones de Gran Canaria sin clara adscripción taxonómica.

Como excepción hay que poner de manifiesto que *P.platypetala*, a pesar de sus flores cerradas, grandes anteras, cálices y óvulos más cercanos a *P.ornata*, baja el número de pólenes y en este aspecto, se sitúa junto al otro grupo de especies con menor ratio P/O flores más abiertas y atributos florales más pequeños.

En *Parolinia* se pone de manifiesto la correlación observada en otros grupos vegetales por CRUDEN (2000) entre el número de pólenes y óvulos por flor destacando asimismo la fuerte correlación del número de granos con el ancho del estigma (área) pero de forma positiva, de tal manera que, las especies con más granos de polen, poseen grandes anteras y tienen el estigma más ancho, que además está funcionando como órgano de exposición secundaria de polen y reclamo a polinizadores. CRUDEN (2000) también menciona la correlación negativa entre el número de granos y talla del polen, que en *Parolinia* no se pone de manifiesto, seguramente por el polimorfismo polínico observado en todas las especies que afecta no solo al número de aperturas sino también a las tallas polínicas (PÉREZ DE PAZ & FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2008; PÉREZ DE PAZ & FERNÁNDEZ-PALACIOS & FEBLES, en prensa).

Asimismo, la fuerte correlación entre el nº de granos por flor y longitud de las anteras, puede reflejar que la mayor producción de polen de las especies con anteras más grandes, pueden estar actuando también como reclamo floral a polinizadores, como ya se ha mencionado para otras Brassicaceae continentales del género *Erysimum* (NIETO FELINER, 1991).

#### *Parolinia*. Ratio Polen/Óvulo y otras Brassicaceae

Aunque con distintos ratios P/O que suponen algunas diferencias en los niveles de alogamia, las especies de *Parolinia* se califican como xenógamas obligadas (CRUDEN, 1977) manteniéndose en la misma categoría y no manifestando rangos tan amplios como otros géneros de Brassicaceae cuyos niveles de alogamia comprenden desde la autogamia facultativa a la xenogamia obligada, como ocurre en algunos géneros de la familia con especies en Canarias (PRESTON, 1986; BOAZ, PLITMANN & HEYN, 1990).

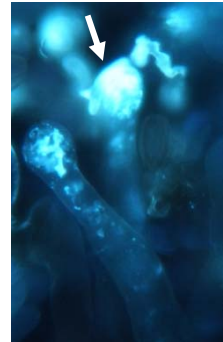
En la tribu Matthioleae, mientras *Notoceras bicornis* se presenta como autógama o xenógama facultativa (332), en el género *Matthiola* se encuentran prácticamente todos los niveles y categorías. Como autógama facultativa está *M.parviflora* (P/O=121) frente a *M.aspera* (P/O=1190), *M.livida* (P/O=1293) y *M.longipetala* (P/O=1051) que son xenógamas facultativas, y solo *M.tricuspidata* se considera xenógama obligada (P/O=3838) al igual que el género *Crambe* representado por *C.hispanica* con P/O=10882 (CRUDEN, 1977; PRESTON, 1986; BOAZ, PLITMANN & HEYN, 1990).

Fuera de Matthioleae, el género *Brassica* con ratios P/O desde 4540 a 17947 se considera xenógama obligada. En el género *Descurainia*, *D.sophia* con P/O=200-318 coincide con *D.richardsonii* como autógamas facultativas con ratio P/O=275, frente a *D.richardsonii* var. *viscosa* con P/O=499 que se calificaría como xenógama facultativa. También en el género *Erysimum*, los ratios P/O observados según varios autores oscilan entre 120 y 6800 con especies desde autógamas facultativas a xenógamas obligadas. En *Lobularia*, *L.arabica* (P/O=741) y *L.libyca* (P/O=899) son xenógamas facultativas mientras que *L.maritima* con ratio P/O=5400 a diferencia de sus congéneres, queda como xenógama

*obligada* (CRUDEN, 1977; PRESTON, 1986; BOAZ, PLITMANN & HEYN, 1990; NIETO FELINER, 1991).

### ***Parolinia*. Auto-incompatibilidad y tasas de xenogamia**

La interrupción de *tubos polínicos* en el estigma confirma la naturaleza *esporofítica* del *Sistema de Auto-incompatibilidad Homomórfico* típico de la familia Brassicaceae, junto con la ausencia de tubos polínicos en el gineceo. La presencia de calosa en las papilas estigmáticas producto de la reacción de rechazo del polen no compatible, es propia del *Sistema de Auto-incompatibilidad Esporofítico Homomórfico* (SSI).



La coincidencia de los resultados de los *índices ISI de auto-incompatibilidad* en los experimentos de *auto-polinización* y *polinización cruzada* (PPG) como *mayoritariamente auto-incompatible* (M-SI) justifican y refuerzan la misma calificación del resto de las poblaciones en los experimentos de *auto-polinización*.

Los *experimentos de auto-polinización* califican *completamente SI* o *xenógamas obligadas* (según el índice ISI) a las especies de *Parolinia* PG, PS y PA junto con PIT, mientras que el resto de los taxones se muestran *mayoritariamente auto-incompatibles* (M-SI) o *fundamentalmente xenógamos* (FX). En la evaluación de la *tasa S de autogamia* de Karron (menos exigente que el *índice ISI*), todas las poblaciones se manifiestan *completamente auto-incompatibles* (SI) o *xenógamas obligadas* (XO) como los niveles de *xenogamia* según el *ratio Polen/Óvulo* de CRUDEN (1977).

Al contrario que los *ratios Polen/Óvulo*, el *índice ISI* muestra a las especies PA, PS y PG con PIT como las más *xenógamas* (SI o XO), mientras que el resto (PF, PP, PO y POA) se muestran M-SI (FX) destacando que PPG cambia ligeramente según el año.

De todas formas la calificación de *Parolinia* como grupo de especies *fundamentalmente xenógamas* con capacidad de *apareamiento mixto*, está de acuerdo con la idea que muy pocas especies se pueden considerar *completamente autógamas* o *xenógamas*, considerando la incidencia de *autogamia* como una estrategia o mecanismo que garantiza la reproducción (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; BARRETT & HARDER, 1996; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BARRETT, 2003; LEIMU, 2004; WRIGHT *et al.*, 2008). Estas especies y poblaciones *alógamas* favorecen la *auto-fecundación*, cuando factores ecológicos o ambientales (limitación de polen o escasez de polinizadores) reducen o ponen en peligro los *apareamientos* entre individuos, situaciones habituales después de un evento colonizador con poblaciones pequeñas recientemente establecidas y aisladas, típicas en las floras isleñas (LARSON & BARRETT, 1998; LEIMU, 2004).

#### *Índices de auto-incompatibilidad y niveles de xenogamia (ratio Polen/Óvulo)*

Convendría destacar que, en *Parolinia*, la correlación positiva entre el *ratio P/O* y el *índice ISI de auto-incompatibilidad* y/o tasas de *autogamia*, supone en principio una incoherencia ya que en contra de lo esperado supone más *xenogamia* (según *ratio P/O*) en los taxones calificados mas compatibles.

El *ratio P/O* está en consonancia con las tasas mayores de *auto-incompatibilidad* (*xenogamia*) pero “en sentido negativo”, resultando más incompatibles las poblaciones supuestamente menos *alógamas* (PSA, PGB y PAC).

Este tipo de discordancia entre la auto-incompatibilidad y *ratios* Polen/Óvulo también se ha observado en taxones de otras familias que según autores pueden ser favorecida por factores de distinta naturaleza, de manera que hacer conjeturas generalizadas fundamentadas exclusivamente en el *ratio* Polen/Óvulo podría conducir a conclusiones erróneas (TALAVERA, GIBBS & HERRERA, 1993; AFRE & THOMPSON, 1997). Se han observado *ratios* P/O bajos para especies alógamas con *auto-incompatibilidad gametofítica* en el género *Cistus* o también *ratios* altos para especies con *autogamia* de reciente adquisición, en géneros como *Cyclamen*, *Retanilla*, etc., como también en algunos endemismos de islas oceánicas como Juan Fernández (TALAVERA, GIBBS & HERRERA, 1993; AFFRE & THOMPSON, 1997; MEDAN & ARCE, 1999; ANDERSON *et al.*, 2001).

Las *discrepancias* entre las tasas de alogamia según *ratios* P/O y sistemas de auto-incompatibilidad se suelen fundamentar en la distinta *tasa de mutación* entre los caracteres de los recursos y atributos florales y el polimorfismo del *locus* S o variabilidad de alelos de auto-incompatibilidad de la población, donde además de las *mutaciones* pueden intervenir otros factores de carácter estocástico y ambiental como los *cuellos de botella*.

#### *Xenogamia, auto-incompatibilidad y caracteres reproductivos y vegetativos*

Las correlaciones entre los distintos *atributos florales*, los *índices ISI* de *auto-incompatibilidad* y *tasas de autogamia* señalan que las *flores más cerradas* de anteras grandes con más pólenes, estigmas más anchos y pétalos más largos, no son propias de los taxones más auto-incompatibles, de manera que, son las *flores abiertas* de anteras cortas con menos pólenes y estigmas más pequeños las que se manifiestan más asociadas a la *auto-incompatibilidad*.

Estas correlaciones también reflejarían dos tendencias evolutivas para los *atributos florales* y *recursos del androceo y gineceo*, que supuestamente, desde situaciones intermedias han derivado por un lado: hacia anteras grandes con mayor número de granos y grandes cálices (en principio más compatibles), y por otro hacia anteras más pequeñas con menor nº de pólenes y cálices más cortos (PG, PS y PA) en principio más auto-incompatibles.

Algunos autores (BECK, AL-SHEHBAZ & SCHAAL, 2006) también encuentran diferencias entre las flores de las especies *auto-compatibles* del género *Leavenworthia* (flores sin olor, estigmas y estilos más cortos) y las *auto-incompatibles*. A diferencia de *Parolinia* (XO), *Leavenworthia* (género con 8 especies anuales) posee sistemas de cruzamiento que varían desde la *xenogamia* (auto-incompatibles) hacia la *autogamia* (auto-compatibles), destacando también la presencia de *poblaciones con cruzamientos mixtos* con individuos auto-incompatibles y auto-compatibles (LYONS & ANTONOVICS, 1991; CHARLESWORTH & YANG, 1998; BUSCH, 2005; BECK, AL-SHEHBAZ & SCHAAL, 2006).

En un estudio de 52 taxones de Brassicaceae de Israel se ha observado la *longitud* de los *pétalos* junto con otros atributos florales como indicadores adicionales del *sistema de cruzamiento* (KUNIN & SHMIDA, 1997) donde la *longitud del pétalo* y *profundidad floral* (longitud del sépalo) están correlacionados con el *sistema de cruzamiento* mostrando *flores grandes y profundas* (más cerradas) en las *especies incompatibles* y flores pequeñas y poco profundas (abiertas) en las auto-compatibles, justamente en sentido inverso a *Parolinia*.

En relación a la fuerte correlación encontrada en algunas Brassicaceae (*Biscutella*, *Capsella* y *Erysimum*) entre el grado de auto-incompatibilidad y *caracteres vegetativos* como el *hábito*, las especies herbáceas anuales se relacionan íntimamente con la auto-compatibilidad y las perennes con la *auto-incompatibilidad* (OLOWOKUDEJO &

HEYWOOD, 1984; NIETO FELINER, 1991; HURKA & NEUFFER, 1997). Se podría afirmar que *Parolinia* cumple esta asociación, toda vez que todas sus especies constituidas por un grupo de arbustos leñosos, muestran un alto grado de auto-incompatibilidad.

#### *Xenogamia, auto-incompatibilidad y talla poblacional*

En taxones y poblaciones de una misma especie, para justificar los distintos grados de auto-incompatibilidad (cruzamientos mixtos) relacionados a la diversidad de alelos *S*, se han señalado tres posibles causas (RICHARDS, 1986 y 1997; BYERS & MEAGHER, 1992; LEWIS, 1994; VEKEMANS, SCHIERUP & CHRISTIANSEN, 1998; De NETTANCOURT, 2001; IGIC, BOHS & KOHN, 2003; LEACH & MAYO, 2005; IGIC & KOHN, 2006; ORTIZ *et al.*, 2006; IGIC, LANDE & KOHN, 2008): 1º) *Cuello de botella* con o sin efecto fundador donde la pérdida de individuos (talla poblacional) y de alelos *S* trae como consecuencia reducción de los apareamientos xenógamos, 2º) *Mutación del locus S* con un nuevo alelo compatible dominante, y 3º) *Aumento del vigor* de los *individuos auto-compatibles* con progenie *autógama* frente a los *auto-incompatibles* con progenie *xenógama*. Se señala además como posibles agentes responsables, la limitación de *polinizadores* que favorecería la selección a favor del alelo compatible-mutado, permitiendo *autogamia* y homocigosis, situaciones que explicarían el declive de *auto-incompatibilidad* en las poblaciones mayores de *Parolinia* (POA, POS, PPG).

Por otro lado, en contra de lo esperado, el menor *ratio* Polen/Óvulo sinónimo de *menor nivel de xenogamia* se observa en PSA, PGB y PAC (especies de *Parolinia* presuntamente monotípicas) con las tasas mayores de *auto-incompatibilidad* según los *experimentos de polinización*. Se da el caso que en estas especies, constituidas por una población, la talla poblacional corresponde a la mínima observada en el género. Según las correlaciones de la *talla poblacional e índices de auto-incompatibilidad*, los *niveles de xenogamia* parecen estar supeditados a la variabilidad de alelos *S* en las poblaciones de *Parolinia*, asociados al *sistema SSI* que de alguna manera dependen de la *talla poblacional* (menos alelos *S* en poblaciones pequeñas, más auto-incompatibilidad) lo cual estaría en consonancia con la idea que un mayor número de individuos implicaría una mayor variabilidad de alelos *S* y más posibilidad de cruces fértiles (BYERS & MEAGHER, 1992; VEKEMANS, SCHIERUP & CHRISTIANSEN, 1998; ORTIZ *et al.*, 2006; BUSCH & SCHOEN, 2008).

*Parolinia* también estaría reforzando la hipótesis que la reducción del número de alelos *S* de *auto-incompatibilidad* (SSI) ante una situación de *cuello de botella* (que puede permanecer millones de años) es responsable de la restricción de apareamientos entre individuos allegados, aunque podría estar neutralizada por la implicación de las relaciones de dominancia de dichos alelos (típica del SSI) o también por la selección de *mutaciones* de compatibilidad (IGIC, BOHS & KOHN, 2003; IGIC & KOHN, 2006; IGIC, LANDE & KOHN, 2008). En este mismo sentido se justificaría la menor producción de frutos y semillas en la inflorescencia control del JBCVC (así como en de la polinización cruzada de *P.platypetala*) en relación al control de las poblaciones naturales, por situaciones de *cuello de botella* en el material cultivado donde las posibilidades de cruces se ven restringidas por la reducción de alelos *S*. Haciendo uso de la precaución que aconsejan los estudios tradicionales en la valoración de estos *índices de auto-incompatibilidad* se debe tener en cuenta que su verosimilitud radica en la comparación con especies congéneres (RICHARDS, 1986 y 1997; DAFNI, 1992; LLOYD, 1992; SCHOEN & LLOYD, 1992; LLOYD & SCHOEN, 1992) que permitan el conocimiento de cuestiones primordiales como:

El carácter generalizado de la presencia de *cruces mixtos* en especies *alógamas* con incidencia variable de las tasas de *auto-xenogamia* y por tanto distintos niveles de *auto-incompatibilidad* según generaciones y situaciones. Las posibles relaciones de dominancia entre los alelos S que compensarían los efectos negativos del declive de la talla poblacional o situaciones de *cuello de botella* que alteran el número de alelos S restringiendo los apareamientos entre individuos allegados. La pérdida irreversible del *sistema de auto-incompatibilidad* (SI) ocurriría como consecuencia de situaciones de auto-compatibilidad (SC) acompañadas por un colapso del *locus S* o por acumulación de mutaciones en los múltiples *loci* implicados con pérdida de la función de auto-incompatibilidad (IGIC, LANDE & KOHN, 2008).

En resumen:

- Las *discrepancias* entre las tasas de alogamia según *ratios P/O* y sistemas de auto-incompatibilidad observadas en *Parolinia*, se fundamentan en la distinta *tasa de mutación* entre los caracteres de los recursos y atributos florales y el polimorfismo del *locus S* o variabilidad de alelos S en la población, donde además de posibles *mutaciones* pueden intervenir otros factores de *carácter ambiental* como los  *cuellos de botella* que alteran la *talla poblacional* (nº de alelos S).

- Los distintos niveles de *auto-incompatibilidad* observados están en consonancia con la posibilidad y frecuencia de cruzamientos mixtos (*pseudocompatibilidad*), que según la mayoría de los autores, justifican los distintos niveles de *auto-incompatibilidad* dentro de un mismo género, asociado unas veces al polimorfismo del *locus S* (cuello de botella) o a fenómenos de *dominancia* entre alelos, como se ha revelado en otras Brassicaceae sin omitir la posibilidad de *mutación*.

*Parolinia* podría constituir un ejemplo que confirmaría la generalización de los cruces mixtos y una de las excepciones a la ley de Baker (*leaky self-incompatibility* o *pseudo-auto-compatibilidad*) donde un evento colonizador, al menos en situaciones isleñas se puede justificar por la llegada de un taxon auto-incompatible con posibilidad de *autogamia* (*pseudo-auto-compatible*) derivado de ancestros *alógamos* con diversidad genética suficiente que le permite diversificar después de su llegada a las islas (BAKER & COX, 1984; CARR, POWELL & KHYOS, 1986; CRAWFORD *et al.*, 2008).

- Se evidencia una vez más la necesidad de investigación futura en *biología reproductiva* y *diversidad genética* en especies isleñas, como oportunidad única para la *biología evolutiva* y bases genéticas de los procesos de diversificación y especiación que permite el conocimiento de la evolución de los sistemas de cruzamiento (*autogamia* y *alogamia*) y su incidencia en la biodiversidad y estructura poblacional. Desafortunadamente las poblaciones isleñas son más vulnerables a la extinción que las continentales, y muchas de las especies endémicas son raras y se encuentran en peligro. Esto hace más acuciante la necesidad de investigación en las floras isleñas, toda vez que la pérdida de biodiversidad puede suponer asimismo, una pérdida de oportunidad para acceder al conocimiento de los sistemas de cruzamiento y su evolución en ecosistemas isleños.

A la vista de estas consideraciones, habría que considerar la posibilidad de: 1º) extender los experimentos de auto-polinización y polinización cruzada a un mayor número de individuos y de poblaciones de *Parolinia*, 2º) llevar a cabo además experimentos con cruces recíprocos para verificar la relación de dominancia y/o recesividad de los alelos S del polen o del estigma y 3) verificar los experimentos de polinización en individuos no relacionados.



### ***Parolinia*. Apomixia y agamospermia**

La *pseudogamia* (agamospermia) en la familia Brassicaceae está fuertemente asociada con la poliploidía pero a veces puede ser común en especies diploides, incluso con reproducción asexual, condición extremadamente rara (ROY, 1995; SHARBEL & MITCHELL-OLDS, 2001; DOBES, MITCHELL-OLDS & KOCH, 2004) como también la *diplosporia* o apomixia donde la megaspóra aunque entra en meiosis falla en la fase de reducción cromosómica formando núcleos no reducidos (SCHRANZ *et al.*, 2006). En otros géneros la presencia de agamospermia se ha asociado a meiosis anómalas (*Erysimum hieraciifolium* y *Parrya arcaica*) y producción de semillas viables en triploides (GREENE, 1978).

En los tests de *agamospermia* realizados en las poblaciones del género *Parolinia* no se observa formación de semilla alguna y por tanto se considera que la *agamospermia* no está presente, lo que indica también que la *polinización* y *fecundación* es esencial para la producción de frutos y semillas. En este género presumiblemente diploide con  $x=11$ , no se ha observado ningún síndrome de *agamospermia*, ni presencia de propagación clonal (apomixia).

## **2. EFICACIA REPRODUCTIVA DE LAS POBLACIONES NATURALES**

La capacidad o *eficacia reproductiva* es una cuestión esencial para la valoración de la *eficacia evolutiva* y supervivencia a largo plazo de las especies. Se considera especialmente importante el conocimiento de los factores que determinan el éxito reproductivo, principalmente en especies raras o endémicas donde la baja fecundidad afecta directamente a la dinámica y persistencia de las poblaciones en peligro (WIENS, 1984; WIENS *et al.*, 1987 y 2002; PÉREZ DE PAZ, 2002).

### ***Parolinia*. Éxito Reproductivo Pre-emergente y sistemas de cruzamiento**

Se ha señalado a la distribución de *recursos* vegetales como uno de los factores determinantes de las tasas de aborto y *ratio S/O*, sin embargo se ha observado que la falta de recursos no afecta a la producción de semillas, siendo más determinante en la producción de flores. La escasa producción de semillas se relaciona más con el *sistema de auto-incompatibilidad* y presencia de *inbreeding depression* y por tanto se considera que está determinada genéticamente (WIENS, 1984; WIENS *et al.*, 1987 y 2002; ALLPHIN, WIENS & HARPERT, 2002).

Según WIENS (1984) la *producción de semillas (ratio S/O)* está relacionada por tanto con los *sistemas de cruzamiento*, observando un mayor éxito reproductivo en especies *autógamas* generalmente herbáceas anuales que en las especies *alógamas* generalmente *perennes* (con *ratios S/O* 0.57 en perennes herbáceas y 0.33 en leñosas).

En *Parolinia* la producción de frutos (*ratio Fr/FI*) generalmente es superior a la producción de semillas (*ratio S/O*) a excepción de algunas poblaciones donde puede ser similar (PPG) e incluso menor (PGB). Los *ratio Fr/FI* varían con situaciones similares a las especies auto-incompatibles y alógamas de los géneros *Cistus*, *Anagallis* y *Hypochoeris* y contraria a la de *Nerium oleander*, que es auto-compatible con una producción de frutos por

debajo del 5% (SUTHERLAND & DELPH, 1984; TALAVERA, GIBBS & HERRERA, 1993; GIBBS & TALAVERA, 2001; ORTÍZ *et al.*, 2006).

En *Parolinia* la producción de semillas (*ratio* S/O) es ligeramente superior a la observada en especies alógamas (WIENS *et al.*, 1987; GIBBS & TALAVERA, 2001). Los valores del PERS también son ligeramente superiores a los encontrados por WIENS *et al.* (1987) y GIBBS & HERRERA (1993) para especies *alógamas* aunque inferiores a las *autógamas*, situación que refuerza a WIENS (1984). El PERS se encuentra más correlacionado con el *ratio* S/O que con el *ratio* Fr/FI que además se correlaciona negativamente con el *peso seco* o *biomasa* de las semillas y *supervivencia de plántulas.*, lo cual indica que el *Éxito Reproductivo Pre- emergente* de *Parolinia* depende más de la formación de semillas que de los frutos, y que a mayor número de semillas, menos *biomasa* y *establecimiento de plántulas*.

#### *Parolinia. Éxito reproductivo (PERS) y sistemas de cruzamiento según ratio P/O*

En *Parolinia* la correlación entre las variables del *Éxito Reproductivo* (PERS y PoERS) y *ratio* P/O no son muy significativas incluidos *índices de auto-incompatibilidad*. Sin embargo la *talla* de las *semillas* está más relacionada (negativamente) con el *número de pólenes* que con el *número de óvulos* y *ratio* P/O y con el *% humedad*. También aunque menos con el *índice ISI* y *tasa S*.

Según Charnov (PRESTON, 1986) el *ratio* P/O es un reflejo de los recursos masculinos y femeninos, y la *talla* y *cantidad de semillas* sería un componente de esfuerzo. Por otro lado PRESTON (1986) y otros autores (LÓPEZ *et al.*, 2000) encuentran una correlación positiva entre el *peso* y *talla de las semillas* con el *ratio* P/O.

Si los recursos masculinos y femeninos no son independientes, el *establecimiento de plántulas*, podría estar influenciado por el *ratio* P/O pudiendo constituir también un buen indicador de los recursos masculinos y femeninos junto con el *ratio polen-ovulo* (BARRETT, HARDER & WORLEY (1997). No obstante según otros autores hacer conjeturas generalizadas sobre los sistemas de cruzamiento, fundamentadas exclusivamente en la producción de frutos o incluso en el *ratio* P/O puede conducir a *conclusiones erróneas* (TALAVERA, GIBBS & HERRERA, 1993; AFRE & THOMPSON, 1997).

#### ***Parolinia. Éxito Reproductivo Post-emergente y sistemas de cruzamiento***

- En la *longitud de las valvas* de *Parolinia*, no se pueden establecer relaciones claras y definitivas con el éxito reproductivo (PERS y PoERS) para el conjunto de especies y poblaciones del género, toda vez que por un lado, la longitud de las mismas no constituye un carácter taxonómico inherente a la especie, y por otro lado puede estar influenciado por la falta de vigor de los individuos o por factores ambientales.

La *longitud de las valvas* se correlaciona con la del *ovario* pero no se ha encontrado ninguna relación significativa con la producción de semillas a pesar que el *ratio* S/O de las valvas más pequeñas (V3) es significativamente menor al de las mayores (V1 y V2) en la mayoría de las poblaciones. Sin embargo la correlación positiva entre las valvas y la *germinación de semillas* y negativa con el *coeficiente*  $\delta$  ( $\delta_T$ ) en las fases más tempranas de la progenie, podría revelar que, la abundancia de silicuas pequeñas (en poblaciones donde coexisten con valvas grandes), podría ser una manifestación de pérdida de *vigor*.

La capacidad *germinativa* de *Parolinia* es relativamente alta, no mostrando síntomas de dormancia observados en otros géneros de Brassicaceae como *Arabidopsis*, *Cardamine*,

*Morettia*, *Lesquerella* y *Degenia* (STORK & WÜEST, 1980; BASKIN & BASKIN, 1990 y 1995; MUNIR *et al.*, 2001; NAUMOVSKI, 2005) aunque los resultados de MAYA, MONZÓN & PONCE (1988) muestran para *P. filifolia* (PFS) que la capacidad germinativa de las semillas disminuye (50%) después de la deshidratación y almacenamiento posterior en los Bancos de Semillas (a una temperatura de -5°C en la cámara frigorífica).

- El % de *germinación* de las semillas (PoERS1) se muestra positivamente correlacionado con casi todos los atributos florales (*sépalos*, *pétalos*, *anteras*, *estigma*, *longitud del ovario*) y con las *valvas*. Asimismo con la formación de frutos (negativamente) y % de *cicatrices en la inflorescencia*. También con el *índice ISI de auto-incompatibilidad* aunque menos significativamente.

- Los resultados del análisis de correlación muestran que el *porcentaje de cicatrices* se encuentra negativamente correlacionadas con el *ratio S/O* y coeficiente  $\delta_T$  y positivamente con el porcentaje de *germinación*. Esto revelaría que cuantas más cicatrices menos producción de semillas, pero no estarían afectando a la germinación de semillas que en este sentido no presentan pérdida de vigor. Por otro lado aunque con menos significación la correlación negativa con la *tasa S* de semillas señalaría que cuanto más compatibles menos cicatrices. Como conclusión se podría decir que las cicatrices se podrían considerar como una evidencia indirecta de auto-incompatibilidad.

- El % de *supervivencia de plántulas* (PoERS2) se correlaciona negativamente con el PERS y pone en evidencia que la mayor producción de frutos y semillas se corresponde con un bajo rendimiento en el *establecimiento de plántulas* en las especies y poblaciones de *Parolinia*.

### **Sistemas de Cruzamiento y eficacia reproductiva. *Inbreeding depression***

#### *Parolinia. Xenogamia e Inbreeding depression ( $\delta$ )*

La presencia de *inbreeding depression* en la progenie de las poblaciones naturales de *Parolinia*, en fases tempranas del ciclo vital (mayor en la producción de semillas y establecimiento de plántulas que en la germinación) se encuentra correlacionada negativamente con el *índice ISI de auto-incompatibilidad*, % de *cicatrices por infrutescencia*, % de *frutos* y *longitud de las valvas*, lo cual evidencia que a mayor *inbreeding depression* mayor índice de alogamia, menor % frutos y silicuas con valvas más pequeñas.

La presencia de *inbreeding depression acumulativo* ( $\delta_T$ ) incluida *supervivencia de plántulas*, está correlacionada positivamente con el *ratio Fr/FI* y negativamente con la *longitud de las valvas* y %*humedad*. Con menos significación con el *ISI de auto-incompatibilidad*.

Esto concuerda con que las especies o poblaciones *alógamas* pueden expresar *inbreeding depression* generalmente de forma temprana en el ciclo vital (BARRETT & HARDER, 1996; HUSBAND & SCHEMSKE, 1995 y 1996; GIBBS, 1997).

Actualmente se tiene la idea de que la *pérdida de vigor por endogamia* o presencia de *inbreeding depression*, es la principal fuerza selectiva en la evolución y mantenimiento de los *sistemas de cruzamiento* (*autogamia* y *alogamia*) de las poblaciones naturales. Todo parece indicar que *Parolinia*, *fundamentalmente xenógama*, posee la capacidad de desarrollar situaciones con *cruzamientos mixtos* y ligera incidencia de *autogamia*, similares a las situaciones con mecanismos de *pseudo-auto-compatibilidad* descritos por algunos autores y observados ya en Canarias para el género *Tolpis* y en otras floras oceánicas

como Hawaii para géneros como *Dubautia* (CARR, POWELL & KHYOS, 1986; BYERS & MEAGHER, 1992; BARRETT, 2003; LEIMU, 2004; CRAWFORD *et al.*, 2008).

#### *Inbreeding depression y eficacia reproductiva en poblaciones naturales*

Todas las poblaciones naturales de *Parolinia* presentan niveles de *inbreeding depression* en fases tempranas de la *progenie* (producción y germinación de semillas y establecimiento de plántulas) que además se encuentran en los rangos establecidos ( $\delta \geq 0.53$ ) por varios autores para especies predominantemente *xenógamas* (HUSBAND & SCHEMSKE, 1996; KEPHART, BROWN & HALL, 1999).

#### **Auto-incompatibilidad, cuello de botella y reducción del éxito reproductivo**

Aunque las especies alógamas auto-incompatibles tienen *ratios* bajos de fecundidad, los cuellos de botella en poblaciones especialmente pequeñas pueden agravar más esta situación, disminuyendo la variabilidad de alelos S y con ello mermando la posibilidad de cruces fértiles y producción de semillas lo que aumenta el riesgo de extinción de estas especies (BYERS & MEAGHER, 1992; VEKEMANS, SCHIERUP & CHRISTIANSEN, 1998; CASTRIC & VEKEMANS, 2004; BUSCH & SCHOEN, 2008).

Las poblaciones con *ratios* S/O  $\leq 5\%$  se deben considerar en la "zona roja" de extinción porque supone que la *eficacia reproductiva* está afectada por la baja producción de semillas y *supervivencia de plántulas* (WIENS *et al.*, 2002). Para un PERS  $\leq 5\%$  se recomienda la inclusión en *listas rojas de especies amenazadas* que prevean planes de actuación y recuperación urgentes (WIENS *et al.*, 2002).

Según este criterio, *Parolinia* no estaría en la "zona roja de extinción", pero eso no significa que se deba excluir de las listas rojas y planes y estrategias de recuperación, dada la fragilidad de sus hábitats y fragmentación de algunas de sus poblaciones, a las que afectarían *cuellos de botella* severos provocados por factores ambientales pudiendo causar una pérdida irreversible de la diversidad del *locus* S y por tanto limitación severa de los cruces fértiles y consecuente pérdida de su éxito reproductivo.



PAROLINIA. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN ENTRE SISTEMAS DE CRUZAMIENTO Y EFICACIA REPRODUCTIVA																																								
Variables	SISTEMAS DE CRUZAMIENTO																		EFICACIA REPRODUCTIVA										Talla Pob	$\delta_T$										
	CARACTERES FLORALES Y RECURSOS DEL ANDROCEO Y GINECEO												INDICES DE AUTO-INCOMPATIBILIDAD						ÉXITO REPRODUCTIVO PRE-EMERGENTE							PoERS					ORS									
	Nº Grs/ FI	Nº Ovul/ FI	ratio P/O	Polen P	Polen E	Ant L	Ant A	Ova L	Etg L	Etg A	Sep L	Pet L	%Cics/ Infr	ISI Frs	ISI Ss	ISI Fr x Ss	S Karr Frs	SKarr Ss	S Karr FrxSs	ratio Fr/FI	ratio S/O	PERS	V1_L	V_L	S_P	S_E	Peso hum	Peso seco			% hum	% germ	% super	ORS1						
NºGrs /FI	1																																							
NºOvul / FI	0.823	1																																						
ratio P/O	0.753	0.340	1																																					
Polen P	0.274	-0.057	0.288	1																																				
Polen E	0.321	0.012	0.294	0.982	1																																			
Ant_L	0.885	0.728	0.609	0.368	0.400	1																																		
Ant_A	0.500	0.330	0.335	0.400	0.447	0.550	1																																	
Ova_L	0.435	0.538	0.162	-0.159	-0.082	0.585	0.365	1																																
Etg_L	0.479	0.580	0.156	-0.024	-0.050	0.503	-0.185	0.494	1																															
Etg_A	0.709	0.723	0.403	0.021	0.032	0.703	0.250	0.597	0.597	1																														
Sep_L	0.818	0.842	0.421	-0.026	0.021	0.844	0.203	0.641	0.729	0.829	1																													
Pet_L	0.635	0.680	0.403	-0.250	-0.176	0.726	0.200	0.776	0.559	0.612	0.847	1																												
% Cics/Infr	0.088	-0.021	-0.038	0.003	-0.050	0.291	0.341	0.244	0.141	0.335	0.294	0.176	1																											
ISI Frs	0.762	0.619	0.548	-0.095	-0.095	0.714	0.310	0.738	0.524	0.881	0.714	0.690	0.119	1																										
ISI Ss	0.810	0.476	0.786	0.095	0.095	0.595	0.024	0.262	0.429	0.548	0.429	0.429	-0.405	0.667	1																									
ISI Fr x Ss	0.810	0.643	0.619	-0.119	-0.119	0.738	0.143	0.667	0.619	0.738	0.643	0.690	-0.143	0.881	0.881	1																								
S Karron Frs	0.714	0.476	0.524	0.071	0.071	0.667	0.286	0.571	0.476	0.738	0.548	0.571	-0.190	0.905	0.714	0.857	1																							
S Karron Ss	0.738	0.429	0.738	-0.048	-0.048	0.500	-0.143	0.214	0.405	0.452	0.381	0.452	-0.548	0.619	0.976	0.857	0.690	1																						
S Karr Fr x Ss	0.833	0.619	0.643	0.000	0.000	0.738	0.095	0.500	0.643	0.690	0.619	0.643	-0.310	0.810	0.929	0.952	0.881	0.905	1																					
ratio Fr/FI	-0.062	0.034	0.065	0.006	0.056	-0.265	-0.371	-0.253	-0.103	-0.326	-0.262	-0.156	-0.997	-0.119	0.405	0.143	0.190	0.548	0.310	1																				
ratio S/O	-0.124	0.015	-0.215	-0.074	0.012	-0.156	-0.268	-0.153	-0.162	-0.326	-0.059	-0.003	-0.532	-0.190	-0.143	-0.214	-0.048	0.024	-0.071	0.529	1																			
PERS	-0.071	0.040	-0.088	0.015	0.103	-0.215	-0.285	-0.203	-0.147	-0.371	-0.165	-0.094	-0.829	-0.071	0.190	0.048	0.190	0.357	0.214	0.826	0.900	1																		
V1_L	0.179	0.490	-0.150	-0.512	-0.462	0.171	0.026	0.609	0.403	0.429	0.474	0.465	0.174	0.548	0.167	0.524	0.286	0.190	0.333	-0.194	0.138	-0.006	1																	
V_L	0.076	0.398	-0.168	-0.559	-0.512	0.079	-0.041	0.612	0.347	0.318	0.353	0.438	0.032	0.548	0.167	0.524	0.286	0.190	0.333	-0.056	0.124	0.044	0.965	1																
S_P	-0.521	-0.442	-0.447	-0.256	-0.268	-0.256	-0.062	0.206	-0.106	-0.347	-0.262	-0.074	0.388	-0.143	-0.595	-0.262	-0.357	-0.571	-0.524	-0.400	-0.021	-0.218	0.194	0.229	1															
S_E	-0.165	-0.262	-0.029	-0.382	-0.329	-0.026	-0.144	0.362	-0.100	0.059	0.129	0.397	0.312	0.524	-0.095	0.286	0.333	-0.048	0.095	-0.309	0.071	-0.129	0.121	0.135	0.356	1														
Peso hum	-0.484	-0.406	-0.225	-0.575	-0.543	-0.462	-0.205	0.128	-0.353	-0.243	-0.324	0.019	0.099	-0.262	-0.357	-0.143	-0.333	-0.262	-0.357	-0.113	-0.278	-0.272	-0.035	0.069	0.340	0.623	1													
Peso seco	-0.229	-0.158	-0.247	-0.226	-0.197	-0.182	0.059	0.306	-0.059	0.015	-0.085	0.074	0.288	-0.214	-0.190	-0.071	-0.310	-0.262	-0.214	-0.303	-0.529	-0.476	0.026	0.091	0.112	0.412	0.745	1												
% hºum	-0.253	-0.196	-0.100	-0.353	-0.418	-0.112	-0.388	-0.021	0.097	-0.200	-0.059	0.018	0.029	0.286	-0.095	0.167	0.143	0.048	0.000	-0.012	0.265	0.097	0.247	0.288	0.594	0.103	-0.068	-0.506	1											
% germ	0.369	0.405	0.160	-0.196	-0.234	0.521	0.302	0.623	0.509	0.464	0.559	0.534	0.581	0.643	0.143	0.548	0.429	0.095	0.381	-0.572	-0.281	-0.478	0.553	0.478	0.228	0.125	-0.069	0.068	0.306	1										
% superv	-0.015	-0.014	0.128	-0.435	-0.538	-0.009	-0.136	0.134	0.260	0.194	0.122	0.082	0.459	0.429	0.143	0.405	0.095	0.190	0.143	-0.451	-0.393	-0.518	0.382	0.362	0.272	0.051	0.149	0.055	0.494	0.679	1									
ORS 1	0.468	0.573	0.159	-0.091	-0.097	0.585	0.294	0.535	0.482	0.356	0.568	0.500	0.235	0.643	0.381	0.690	0.619	0.429	0.619	-0.221	0.076	-0.074	0.485	0.412	0.121	-0.121	-0.336	-0.256	0.394	0.857	0.457	1								
Talla Pob	0.024	0.155	-0.090	-0.271	-0.303	0.029	-0.519	-0.034	0.390	0.084	0.219	0.132	-0.197	0.619	0.524	0.643	0.714	0.619	0.714	0.235	0.272	0.249	-0.043	-0.044	0.052	0.034	-0.151	-0.297	0.450	0.027	0.182	0.263	1							
$\delta_T$	-0.137	-0.280	0.040	0.400	0.450	-0.269	-0.075	-0.467	-0.387	-0.325	-0.393	-0.350	-0.509	-0.667	-0.214	-0.595	-0.452	-0.238	-0.429	0.505	0.162	0.391	-0.623	-0.565	-0.344	-0.110	-0.009	-0.026	-0.502	-0.916	-0.817	-0.817	-0.208	1						

Los valores en negrita rojos son significativamente diferentes de 0 con un nivel de significación  $\alpha=0.05$ , los valores en negrita azules indican un nivel de significación  $\alpha=0.1$  y los valores en negrita verdes indican nivel de significación  $\alpha=0.3$

**Tabla 2.20.- Parolinia. Análisis de correlación entre los Sistemas de cruzamiento y Eficacia reproductiva.** Sistemas de cruzamiento, caracteres florales y recursos del androceo y gineceo: N° Grs/ FI=nº granos por flor; N° Ovul/FI=nº óvulos por flor; ratio P/O=ratio polen/óvulo; Polen\_P=eje P; Polen\_E=eje E; Ant\_L=longitud antera; Ant\_A=ancho antera; Ova\_L=longitud ovario; Etg\_L=longitud estigma; Etg\_A=ancho estigma; Sep\_L=longitud sépalo; Pet\_L=longitud pétalo. Sistemas de cruzamiento, tasas de auto-incompatibilidad: %Cics/Infr=porcentaje de cicatrices por infrutescencia; ISI Frs=índice ISI frutos; ISI Ss=índice ISI semillas; ISI FrxSs=índice ISI conjunto frutos y semillas; S Karron Frs=Tasa autogamia frutos; S Karron Ss=Tasa autogamia semillas; S Karron Fr x Ss=Tasa autogamia conjunta frutos y semillas. Eficacia Reproductiva: ratio Fr/FI=ratio Fruto/Flor; ratio S/O=Semilla/Óvulo; PERS=Éxito reproductivo Pre-emergente; V1\_L, V\_L=longitud valvas; S\_P=longitud semillas; S\_E= diámetro semillas; Peso hºum=peso húmedo semillas; %hum=% humedad semillas; %germ=% germinación; %superv=% supervivencia plántulas; ORS1=eficacia reproductiva según % germinación semillas. Talla Pob=talla poblacional.  $\delta_T$ =inbreeding depression acumulativo (producción de semillas, germinación y supervivencia de plántulas).

**PAROLINIA. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN ENTRE DIVERSIDAD GENÉTICA Y SISTEMAS DE CRUZAMIENTO**

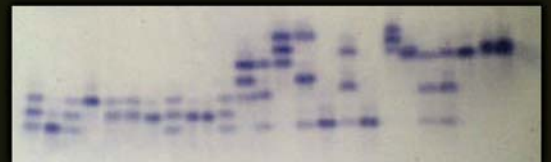
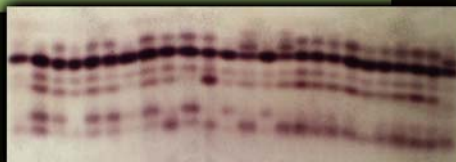
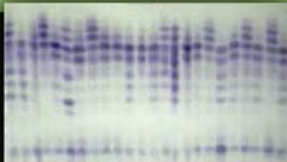
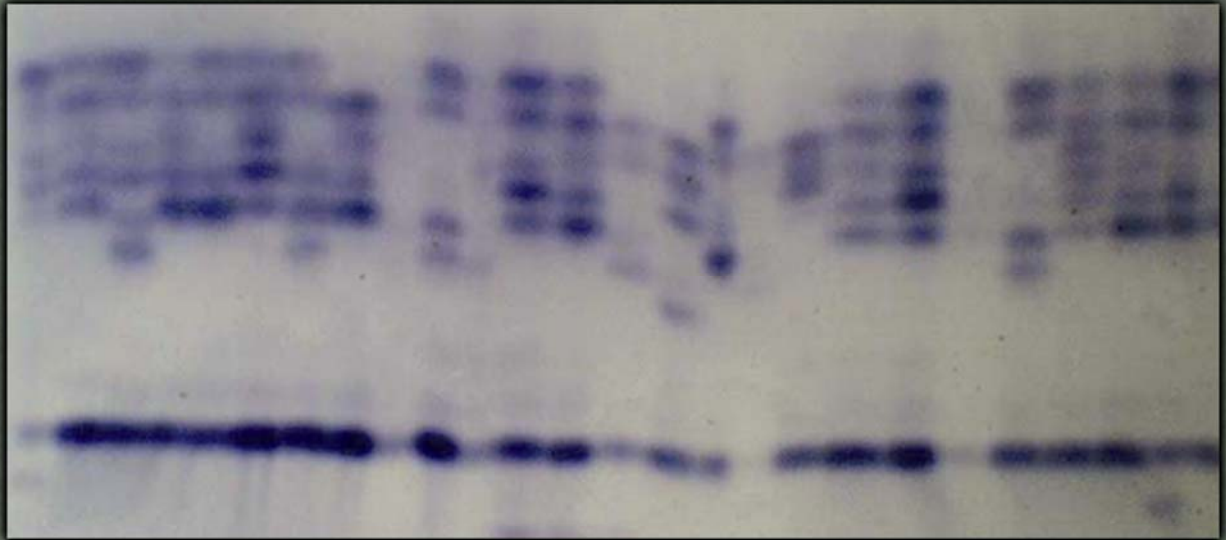
Variables	INDICADORES BÁSICOS DE VARIABILIDAD GENÉTICA								CARACTERES FLORALES Y RECURSOS DEL ANDROCEO Y GINECEO								INDICES DE AUTO-INCOMPATIBILIDAD						TALLA POB		EFICACIA REPRODUCTIVA						INBREEDING DEPRESSION						
	P	A <sub>T</sub>	A <sub>I</sub>	A <sub>ex</sub>	H <sub>o</sub>	H <sub>e</sub>	GML	t	Nº Grs/ FI	Nº Ovul/ FI	ratio P/O	Polen P	ANT_L	OVA_L	ETG_A	SEP_L	PET_L	%Cics/ Infr	ISI Frs	ISI Ss	ISI Frs x Ss	S Karron Frs	S Karron Ss	S Karr Fr x Ss	Censo	N <sub>e</sub>	ratio Fr/FI	ratio S/O	F_V_L	S_P	Peso seco	% germin	ORS 1	δ <sub>13</sub>	δ <sub>1-2</sub>		
P	1																																				
A <sub>T</sub>	0.596	1																																			
A <sub>I</sub>	0.622	0.991	1																																		
A <sub>ex</sub>	0.089	-0.088	-0.076	1																																	
H <sub>o</sub>	0.580	0.468	0.455	0.402	1																																
H <sub>e</sub>	0.690	0.718	0.743	0.163	0.735	1																															
GML	0.534	0.970	0.975	-0.126	0.374	0.686	1																														
t	-0.257	-0.328	-0.381	0.201	0.083	-0.456	-0.364	1																													
Nº Grs/ FI	0.216	0.388	0.383	-0.503	-0.120	0.177	0.422	-0.196	1																												
Nº Ovul / FI	0.146	0.466	0.463	-0.603	0.142	0.356	0.515	-0.230	0.708	1																											
ratio P/O	0.204	0.278	0.281	-0.352	-0.208	0.159	0.246	-0.370	0.757	0.262	1																										
Polen_P	0.030	0.061	0.030	0.000	-0.152	0.056	0.118	-0.194	0.331	-0.083	0.321	1																									
ANT_L	0.107	0.515	0.480	-0.327	0.022	0.189	0.524	-0.096	0.885	0.652	0.600	0.402	1																								
OVA_L	-0.212	0.278	0.253	-0.402	-0.108	-0.103	0.289	0.135	0.414	0.625	0.120	-0.162	0.547	1																							
ETG_A	0.199	0.296	0.291	-0.402	0.074	0.244	0.342	-0.145	0.703	0.748	0.402	0.083	0.699	0.564	1																						
SEP_L	0.231	0.475	0.469	-0.377	0.135	0.240	0.489	0.037	0.821	0.789	0.431	0.037	0.850	0.632	0.816	1																					
PET_L	-0.071	0.396	0.392	-0.327	-0.015	0.059	0.379	0.049	0.625	0.659	0.390	-0.206	0.716	0.794	0.598	0.853	1																				
% Cics/ Infr	-0.254	-0.145	-0.207	-0.025	0.108	-0.307	-0.157	0.694	0.086	0.002	-0.044	-0.002	0.277	0.225	0.316	0.262	0.172	1																			
ISI Frs	0.606	0.838	0.822	-0.327	-0.095	0.524	0.786	-0.214	0.762	0.714	0.548	-0.095	0.714	0.738	0.881	0.714	0.690	0.119	1																		
ISI Ss	0.679	0.659	0.761	-0.546	-0.524	0.548	0.667	-0.714	0.810	0.405	0.786	0.095	0.595	0.262	0.548	0.429	0.429	-0.405	0.667	1																	
ISI Frs x Ss	0.606	0.838	0.872	-0.546	-0.310	0.524	0.786	-0.452	0.810	0.690	0.619	-0.119	0.738	0.667	0.738	0.643	0.690	-0.143	0.881	0.881	1																
S Karron Frs	0.691	0.874	0.908	-0.109	-0.119	0.690	0.929	-0.357	0.714	0.571	0.524	0.071	0.667	0.571	0.738	0.548	0.571	-0.190	0.905	0.714	0.857	1															
S Karron Ss	0.764	0.683	0.786	-0.436	-0.381	0.667	0.690	-0.786	0.738	0.381	0.738	-0.048	0.500	0.214	0.452	0.381	0.452	-0.548	0.619	0.976	0.857	0.690	1														
S Karr Fr x Ss	0.691	0.826	0.908	-0.436	-0.333	0.619	0.833	-0.500	0.833	0.619	0.643	0.000	0.738	0.500	0.690	0.619	0.643	-0.310	0.810	0.929	0.952	0.881	0.905	1													
Talla Pob	0.592	0.647	0.708	0.239	0.547	0.696	0.648	-0.160	-0.040	0.163	-0.137	-0.314	-0.001	-0.026	0.038	0.163	0.103	-0.173	0.619	0.524	0.643	0.714	0.619	0.714	1												
N <sub>e</sub>	0.592	0.657	0.715	0.226	0.554	0.698	0.658	-0.152	-0.042	0.172	-0.140	-0.324	-0.005	-0.025	0.032	0.157	0.096	-0.164	0.619	0.524	0.643	0.714	0.619	0.714	0.999	1											
ratio Fr/FI	0.287	0.200	0.262	0.000	-0.086	0.346	0.212	-0.684	-0.066	0.020	0.059	-0.005	-0.265	-0.235	-0.324	-0.243	-0.164	-0.995	-0.119	0.405	0.143	0.190	0.548	0.310	0.220	0.213	1										
ratio S/O	0.378	0.328	0.346	0.276	0.466	0.392	0.303	-0.088	-0.100	0.044	-0.184	-0.029	-0.108	-0.147	-0.284	-0.015	0.005	-0.495	-0.190	-0.143	-0.214	-0.048	0.024	-0.071	0.252	0.248	0.507	1									
F_V_L	0.075	0.113	0.072	-0.452	0.098	-0.083	0.026	0.169	0.049	0.468	-0.181	-0.510	0.051	0.610	0.309	0.328	0.429	0.029	0.548	0.167	0.524	0.286	0.190	0.333	-0.060	-0.051	-0.037	0.098	1								
S_P	-0.106	-0.004	-0.056	0.327	0.275	-0.218	-0.074	0.574	-0.510	-0.375	-0.456	-0.228	-0.252	0.201	-0.341	-0.250	-0.064	0.402	-0.143	-0.595	-0.262	-0.357	-0.571	-0.524	0.064	0.081	-0.407	-0.020	0.228	1							
Peso seco	-0.649	-0.452	-0.423	-0.276	-0.627	-0.657	-0.354	0.223	-0.233	-0.091	-0.284	-0.287	-0.206	0.306	0.000	-0.108	0.083	0.282	-0.214	-0.190	-0.071	-0.310	-0.262	-0.214	-0.206	-0.213	-0.299	-0.556	0.086	0.083	1						
% germin	-0.006	0.302	0.238	-0.264	0.254	0.065	0.205	0.424	0.337	0.464	0.131	-0.219	0.478	0.625	0.443	0.542	0.533	0.568	0.643	0.143	0.548	0.429	0.095	0.381	0.061	0.072	-0.540	-0.275	0.481	0.219	0.097	1					
ORS 1	0.177	0.543	0.489	-0.201	0.407	0.297	0.451	0.213	0.417	0.581	0.123	-0.135	0.547	0.569	0.319	0.544	0.512	0.248	0.643	0.381	0.690	0.619	0.429	0.619	0.236	0.250	-0.211	0.064	0.424	0.135	-0.186	0.873	1				
δ <sub>13</sub>	0.314	0.119	0.173	0.152	-0.021	0.283	0.191	-0.265	-0.225	-0.183	-0.218	0.115	-0.401	-0.438	-0.430	-0.343	-0.480	-0.615	-0.323	0.180	-0.036	0.084	0.228	0.180	0.346	0.350	0.654	0.236	-0.333	-0.182	-0.116	-0.415	-0.188	1			
δ <sub>1-2</sub>	-0.056	-0.341	-0.263	0.205	-0.365	-0.072	-0.249	-0.500	-0.333	-0.487	0.003	0.237	-0.508	-0.608	-0.390	-0.578	-0.540	-0.536	-0.539	-0.108	-0.479	-0.371	-0.072	-0.359	-0.096	-0.116	0.530	0.071	-0.564	-0.312	0.037	-0.946	-0.905	0.439	1		

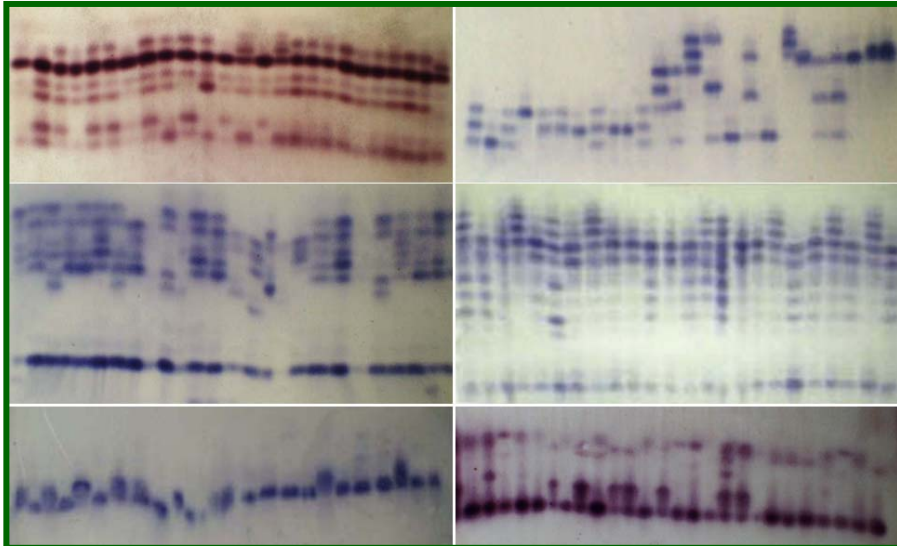
Los valores en negrita rojos son significativamente diferentes de 0 con un nivel de significación  $\alpha=0.05$ , los valores en negrita azules indican un nivel de significación  $\alpha=0.1$  y los valores en negrita verdes indican nivel de significación  $\alpha=0.3$

**Tabla 3.18.- Parolinia (17 UTOs). Análisis de correlación entre Diversidad genética y Sistemas de cruzamiento.** Indicadores básicos de variabilidad genética:  $P$ =porcentaje de loci polimórficos;  $A_T$ =nº de alelos totales;  $A_I$ =nº de alelos por locus;  $A_{ex}$ =nº de alelos exclusivos;  $H_o$ =heterocigosidad observada;  $H_e$ =heterocigosidad esperada;  $GML$ =genotipos multilocus;  $t$ =tasa de alogamia. Caracteres florales y recursos del androceo y gineceo:  $N^\circ Grs/FI$ =nº granos por flor;  $N^\circ Ovul/FI$ =nº óvulos por flor;  $ratio P/O$ =ratio Polen/Óvulo;  $Polen_P$ =eje P;  $Ant_L$ =longitud antera;  $Ova_L$ =longitud ovario;  $Etg_A$ =ancho estigma;  $Sep_L$ =longitud sépalo;  $Pet_L$ =longitud pétalo. Índices de auto-incompatibilidad: % Cics/Infr=porcentaje de cicatrices por infrutescencia; ISI Frs=índice ISI frutos; ISI Ss=índice ISI semillas; ISI FrsxSs=índice ISI conjunto frutos y semillas; S Karron Frs=Tasa de autogamia frutos; S Karron Ss=Tasa de autogamia semillas; S Karr FrxSs=Tasa de autogamia conjunta frutos y semillas. Talla poblacional: Censo y tamaño efectivo de población ( $N_e$ ). Eficacia reproductiva:  $ratio Fr/FI$ =ratio Fruto/Flor;  $ratio S/O$ =Semilla/Óvulo;  $F_V_L$ =longitud valvas;  $S_P$ =longitud semillas; Peso seco; %germin=% germinación; ORS1=eficacia reproductiva según % germinación semillas *Inbreeding depression*:  $\delta_{G13}$ =*inbreeding depression* para 13 loci;  $\delta_{1-2}$ =*inbreeding depression* acumulativo producción de semillas y germinación.

# CAPITULO III

## Diversidad Genética y Estructura de las Poblaciones Naturales





### CAPÍTULO III



## Introducción y Objetivos



## 1. BIOLOGÍA Y GENÉTICA DE POBLACIONES

---

Actualmente se tiene la convicción que los sistemas de reproducción de las especies vegetales son los responsables últimos de la transmisión y *configuración genética* de su descendencia, siendo la diversidad poblacional la materia prima de evolución biológica y la que realmente da oportunidad a los taxones para desenvolverse bajo diferentes condiciones ambientales (LYNCH, 1986 y 1996; LYNCH & HILL, 1986; RICHARDS, 1986 y 1997; HAMRICK & GODT, 1989, 1996 y 1997; FALK & HOLSINGER, 1991; SCHEMSKE *et al.*, 1994; BARRETT, 1995, 1998a,b y 2003; FRANKEL, BROWN & BURDON, 1995; HUSBAND & SCHEMSKE, 1995, 1996 y 2000; BARRETT, HARDER & WORLEY, 1996 y 1997; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BRIGGS & WALTERS, 1997; GIVNISH, 1997 y 1998; GRANT, 1998; HOLSINGER, 2000; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001).

Se denomina *estructuración genética* de las poblaciones, a la *distribución* espacial y temporal de los genotipos y alelos (individuos), siendo fundamental precisar las causas reales o potenciales que la han originado. La *estructura genética* determinada por la estructura espacial de los individuos de la población y por su *biología reproductiva*, está determinada también por la incidencia de procesos genéticos como la *deriva*, *selección*, *mutación* y *flujo génico*, siendo necesario para comprender el patrón de variación genética de la especie, determinar los *genotipos* de los diferentes individuos de la población así como sus *frecuencias alélicas* (RICHARDS, 1987 y 1997; LANDE, 1988; FALK & HOLSINGER, 1991; STLAKIN, 1994; FRANKEL, BROWN & HALL, 1995; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001).

Existen diversas razones biológicas para considerar la variabilidad genética de una especie como uno de los aspectos básicos y fundamentales en el área de la conservación biológica. La importancia reside básicamente en cuantificar y conocer la variabilidad genética de los individuos (genotipos) en las poblaciones naturales así como su distribución espacial y temporal. En cualquier plan de conservación y recuperación de una especie especialmente a largo plazo, no debiera faltar el conocimiento de su estructura genética, sin embargo es importante destacar que no se debe tomar decisiones considerando exclusivamente los criterios genéticos. Como se acaba de comentar los sistemas de cruzamiento de una población, se consideran como los últimos responsables de la transmisión y *configuración genética* de las especies, debiendo considerarse también parámetros como, la diversidad floral y ciclo vital así como las adaptaciones locales (RICHARDS, 1986 y 1997; LANDE, 1988; BARRETT, 1995, 1998b y 2003; BARRETT, HARDER & WORLEY, 1996 y 1997; HAMRICK & GODT, 1996; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001; SOSA, 2001; PÉREZ DE PAZ, 2002; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007b).

Aunque la información obtenida por cualquiera de las técnicas y procedimientos genéticos en la caracterización de una especie, constituye siempre una medida sesgada y un análisis parcial del genoma de un organismo, las técnicas moleculares constituyen una herramienta informativa muy valiosa que permite evaluar directamente los recursos genéticos de una especie (HAMRICK & GODT, 1996; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001; SOSA, 2001). Por tanto el fin último de un estudio de diversidad genética es averiguar el grado, cantidad o nivel de la *variabilidad* de las especies, al mismo tiempo que determinar su distribución y estructura en el espacio y en el tiempo.

La *genética de poblaciones* es la descripción algebraica de la constitución genética (genotipos y alelos) de una población natural y del cambio y *estructura* de las *frecuencias*

*alélicas* a lo largo del tiempo, fundamentándose en la elaboración de modelos matemáticos. Uno de los principales objetivos de la genética de poblaciones es cuantificar la variabilidad genética (genotipos y alelos) en las poblaciones y conocer los mecanismos de su mantenimiento y su posible incidencia en la talla poblacional (SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001).

Mientras uno de los modelos más sencillos como el principio de Hardy-Weinberg se refiere a los *apareamientos* de individuos al *azar* dentro de las poblaciones, otros hacen referencia a los cambios poblacionales entre generaciones por problemas de consanguinidad, dinámica de poblaciones pequeñas, correlación espacial entre vecinos, apareamiento preferencial, procesos estocásticos y cambios de frecuencias génicas y distribución.

## 1.1. GENÉTICA Y TALLA EFECTIVA DE LAS POBLACIONES

La importancia de la *talla poblacional* en la estructura reproductiva, genética y dinámica evolutiva fue reconocida ya por WRIGHT (1931) y en la actualidad es el tema central de la biología de la conservación.

La talla poblacional de las especies vegetales puede oscilar desde muchos miles a pocos individuos, siendo el resultado de la historia ecológica de una especie y de las interacciones entre los caracteres del ciclo vital (causas intrínsecas a la población) y condiciones ambientales locales (causas extrínsecas a la población) variando por tanto en el espacio y en el tiempo (NEI, 1987; FRANKEL, BROWN & BURDON, 1995; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001).

Aunque algunas especies raras mantienen tallas poblacionales grandes, la mayoría posee poblaciones pequeñas. La variación genética total de una *especie* se puede encontrar dividida o distribuida entre sus distintas *poblaciones* de forma diferente, siendo responsables de esta distribución los *sistemas reproductivos* que interactúan a su vez con las cuatro fuerzas evolutivas: *mutación*, *selección natural*, *migración* y *deriva genética*, cuya importancia será diferente según las especies y ecosistemas. Cuando las poblaciones son *pequeñas* y aisladas, la *deriva genética* podría tener una influencia dominante en la estructura genética de las poblaciones, perdiendo variabilidad y siendo por tanto más susceptibles de extinción local.

Otra consecuencia de las tallas *poblacionales pequeñas* podrían ser los problemas de *endogamia* producidos por apareamientos entre individuos estrechamente relacionados. La pérdida de vigor por problemas de endogamia (*inbreeding depression*) puede producir alteraciones genéticas importantes aunque en algunos casos la disminución de vigor puede ser también producto de apareamientos entre individuos lejanos (*outbreeding depression*) sobretodo si se encuentran implicados individuos de diferentes poblaciones, cuestión que hay que tener en cuenta a efectos de la conservación *ex situ* o *in situ* con reintroducciones (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; BARRETT & KOHN, 1991; FRANKEL, BROWN & BURDON, 1995; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001).

### 1.1.1. Talla efectiva de las poblaciones naturales ( $N_e$ )

Desde una perspectiva genética, las poblaciones naturales se comportan a menudo como si fueran más pequeñas de lo que indica el censo directo de individuos. Las tallas

poblacionales pues pueden no ser equivalentes al número de individuos de una población ya que rara vez el número de individuos reproductores es igual al tamaño total de la población ( $N$ ). Entre los factores que causan esta disparidad se incluyen los ratios de sexos o de heteromorfismos de incompatibilidad desiguales, cruces no al azar, fecundidad diferencial, flujo genético entre poblaciones y fluctuaciones, ya que violan la hipótesis de que todos los individuos ( $N$ ) tienen la misma probabilidad de contribuir a la siguiente generación con el mismo *número de gametos*.

Un parámetro muy útil en genética de poblaciones introducido por Wright, se refiere al *tamaño efectivo* de población ( $N_e$ ) que representa la talla de una población ideal (con las mismas frecuencias alélicas y niveles de *endogamia*) en la que todos los individuos contribuyen por igual al *pool* de gametos de la población (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; BARRETT & KOHN, 1991; HUSBAND & BARRETT, 1992; FRANKEL, BROWN & BURDON, 1995; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001). Este parámetro se puede estimar directamente cuando se conoce el número de individuos reproductores, *ratio* de sexos o de heteromorfismos de incompatibilidad (*mating system*) así como las variaciones del éxito reproductivo o fecundidad poblacional. De forma alternativa, se puede deducir el *tamaño efectivo de la población* ( $N_e$ ) o número de individuos en flor, a partir de la variación de las *frecuencias alélicas* de *loci* neutrales.

Se considera necesario para evaluar los mecanismos de diferenciación genética en las poblaciones naturales pudiendo determinar posibles errores de muestreo que pueden causar *deriva genética* (fluctuaciones al azar en las frecuencias alélicas).

### 1.1.2. Fluctuaciones de las poblaciones naturales. Causas intrínsecas

La genética de poblaciones ha desarrollado una serie de modelos estadísticos para interpretar la estructura genética de las poblaciones naturales siendo el principio o *equilibrio Hardy-Weinberg* (H-W) el que ha dado lugar al modelo por excelencia.

#### 1.1.2.1. Equilibrio y ley de Hardy-Weinberg

Es una ley que relaciona las frecuencias *genotípicas* y *alélicas* en una población ideal de talla infinita, diploide con reproducción sexual y apareamiento al azar sin que exista ni mutación, ni migración, ni selección. Esta ley está fundamentada en que: 1º) el equilibrio de las *frecuencias alélicas* no cambia con las generaciones y el tiempo, 2º) se puede predecir el equilibrio de *frecuencias genotípicas* a través de las frecuencias génicas o alélicas y 3º) el equilibrio se mantiene a pesar de cualquier perturbación en una sola generación.

#### 1.1.2.2. Desviaciones de Hardy-Weinberg: factores intrínsecos y extrínsecos

Las alteraciones y/o fluctuaciones en la estructura genética de las poblaciones naturales o desviaciones de las frecuencias génicas según la ley de Hardy-Weinberg, pueden ser debidas a causas *intrínsecas* a la población como los sistemas de cruzamientos, endogamia o consanguinidad, apareamientos preferenciales (*assortative mating*) y/o al efecto Wahlund. Las alteraciones o cambios de las frecuencias génicas pueden ser debidas también a causas *extrínsecas* a la población, como las *mutaciones*, *deriva genética*, *selección natural* y *flujo génico*, pudiendo producir consecuencias como el *defecto* o *exceso de homocigotos* (NEI, 1987; BARRETT & KOHN, 1991; FRANKEL, BROWN, BURDON, 1995; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001).

#### 1.1.2.2.1. Sistemas de Cruzamiento

Como ya se dijo anteriormente, son responsables de la transmisión genética entre generaciones, y a su vez, de su configuración genético-morfológica. Existe pues una considerable evidencia de los apareamientos entre individuos en la determinación de los patrones espaciales y temporales de la diversidad genética dentro y entre poblaciones, niveles de heterocigosidad, flujo génico y en consecuencia de su dinámica evolutiva, de manera que las poblaciones naturales se constituyen como *unidades evolutivamente independientes* conectadas por el flujo génico (BARRETT, 2003).

Muchos de los marcadores moleculares, que evalúan los sistemas de cruzamiento en las poblaciones, entre los que se encuentran las *aloenzimas*, se han dirigido hacia la determinación de la *tasa de autogamia* ( $s$ ) o de su complemento la *tasa de alogamia* ( $t = 1 - s$ ), por su relación con la *homocigosidad esperada* ( $H_0$ ), asumiendo que durante muchas generaciones la población alcanza el equilibrio, manteniendo la misma tasa de autogamia. En los casos donde la tasa  $s$  de autogamia es moderada, la frecuencia de heterocigotos no llega a "0" pudiendo expresar las frecuencias genotípicas esperadas usando una de las modificaciones de las expresiones de Hardy-Weinberg conocida como *coeficiente de inbreeding*  $F$  (SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001).

Recientemente, el conocimiento de la diversidad en las secuencias de ADN en especies *alógamas* y *autógamas* ha proporcionado evidencias moleculares diferentes en la evolución del genoma y mecanismos de selección de la *alogamia* y *autogamia*. Estos avances, que se han considerado como el paradigma de los sistemas de cruzamiento, han hecho que la investigación sobre la alogamia-autogamia en especies vegetales sea una de las áreas más dinámicas de la biología evolutiva (SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001; BARRETT, 2003).

#### 1.1.2.2.2. Endogamia o consanguinidad

La *endogamia* (*inbreeding*) constituye una forma importante de apareamiento no al azar que incluye tanto la *autogamia* como los cruces entre individuos relacionados consecuencia de una dispersión restringida de polen o semillas (*biparental inbreeding*), admitiendo la probabilidad de que los gametos porten los mismos alelos. Tiene dos posibles causas: i) apareamiento sistemático entre individuos relacionados genéticamente y ii) subdivisión de una población en subunidades pequeñas en las que los individuos no tienen más opción que aparearse con sus parientes (PEDROLA, 1998). El efecto de la endogamia sobre el equilibrio H-W es que no cambia las frecuencias alélicas aunque si las *genotípicas*, lo que provoca un aumento de *homocigosis*.

Sin embargo, el principal efecto de la consanguinidad en las especies alógamas no solo radica en el aumento de homocigosis sino que implica una *perdida* gradual del *vigor* de los individuos (*inbreeding depression*) y una disminución de la fertilidad.

Por otro lado, hay que tener en cuenta que cuando se cruzan dos individuos homocigotos de una especie predominantemente *alógama*, se puede recuperar no solamente el vigor perdido a lo largo de sucesivas generaciones *autógamas*, sino lo que es aun más importante, es que se supera en vigor a los individuos con los que se inició el proceso de auto-fecundación. A este fenómeno se le conoce y denomina como *heterosis* o *vigor híbrido*.

#### 1.1.2.2.3. Apareamiento preferencial y efecto Wahlund

Otro tipo importante de cruzamiento no al azar es el *apareamiento preferencial* (*assortative mating*) que ocurre selectivamente cuando se aparean individuos con características fenotípicas similares. Tiene el mismo efecto final que la endogamia pero a

diferencia de esta su efecto se limita solamente a los *loci* relacionados a dichas características fenotípicas.

Otro caso en que la *homocigosis* supera las proporciones de H-W, se produce por el llamado *efecto Wahlund* según el cual, el exceso de homocigotos es consecuencia de la subdivisión de la población en distintas unidades reproductivas donde se favorece el apareamiento entre parientes (NEI, 1987; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001).

Esta subdivisión de la población puede ser producto de una fragmentación física o subdivisión (sub-poblaciones, unidades reproductivas) causada por ausencia local de un hábitat adecuado o por la posibilidad de una extinción local de plantas.

Cuando se muestrean las *sub-poblaciones* o *unidades reproductivas* como una sola unidad poblacional, las frecuencias genotípicas totales pueden mostrar un *exceso de homocigotos* o desviaciones del equilibrio Hardy-Weinberg, incluso cuando el apareamiento es al azar dentro de cada unidad reproductiva.

### 1.1.3. Fluctuaciones de las poblaciones naturales. Causas extrínsecas

Como causas *extrínsecas* de los cambios de frecuencias génicas en las poblaciones naturales, consecuencia de fuerzas ambientales o estocásticas se encuentran la: *mutación*, *deriva genética*, *selección natural*, y *flujo génico*, reconocidas asimismo como fuerzas *micro-evolutivas*.

#### 1.1.3.1. Mutación

La mutación y flujo génico se consideran una de las causas más importantes de los cambios de las frecuencias génicas, sin embargo, la tasa de mutación en alelos neutrales oscila entre unos  $10^{-7}$  a  $10^{-5}$  por año y por *locus* y por lo tanto es difícil que podamos observar un cambio de frecuencias alélicas dentro de una población en el tiempo de un muestreo (NEI, 1987; BARRETT & KOHN, 1991; WESTERBERGH & SAURA, 1994; PEDROLA, 1998).

La principal consecuencia de la mutación de un *alelo* es que su frecuencia disminuya con las generaciones hasta desaparecer, mientras que la frecuencia del nuevo alelo mutante aumenta pudiendo convertirse en el único de la población de manera que, la rapidez con la que esto ocurra dependerá de la frecuencia inicial del alelo mutante y del *ratio* de mutación  $\mu$ . (FRANCISCO-ORTEGA, 1996; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001):

1º) En poblaciones grandes donde los *nuevos alelos* que se producen por mutación son *raros* inicialmente, la supervivencia es una cuestión de oportunidad, ya que las *mutaciones* fallan a menudo cuando se transmiten a la siguiente generación, incluso cuando se trata de una mutación ventajosa. El destino más probable de una nueva mutación es que se *extinga* después de pocas generaciones.

2º) También es posible que la frecuencia de una *nueva mutación* se incremente en el tiempo, aunque se trate de una variante neutral pudiendo alcanzar ocasionalmente una frecuencia lo suficientemente alta para mantenerse, haciendo que su pérdida en la población sea improbable.

Tal *deriva* de variantes neutrales en poblaciones pequeñas puede tener dos consecuencias. Una es que las poblaciones pequeñas con el tiempo tienden a ser uniformes genéticamente, y la otra que manifiesta un aumento de variabilidad, porque después de suficientes generaciones la mutación permite que cada uno de los alelos sea descendiente

del alelo presente en la población ancestral. De hecho, algunos trabajos sugieren que si las poblaciones se expanden rápidamente después de un  *cuello de botella*, la alta mutabilidad de los  *caracteres poligénicos* puede generar suficiente variabilidad para una evolución rápida en el nuevo ecosistema (BARRETT & KOHN, 1991).

Las tasas de  *recuperación* de la variabilidad genética que siguen a un cuello de botella son más rápidas para los  *caracteres cuantitativos* que para los caracteres genéticos según  *loci* iso-enzimáticos. Se estima que la mutación espontánea en  *caracteres métricos* o  *cuantitativos* produce una variación genética aditiva del orden de  $10^{-3}$  a  $10^{-4}$  veces la  *varianza ambiental* por generación, mientras que la tasa usual de un único  *locus* para los mayores mutantes es de unos  $10^{-6}$  a  $10^{-7}$  por generación. La alta tasa de  *mutación* de los caracteres métricos se justifica porque pueden contribuir a su expresión muchos genes (caracteres poligénicos). Esta alta  *mutabilidad* puede generar suficiente variabilidad para que tenga lugar un  *cambio evolutivo*, incluso en  *poblaciones pequeñas aisladas* que han perdido la mayoría de su variabilidad genética por un cuello de botella.

### 1.1.3.2. Deriva genética

Los cambios al azar en las  *frecuencias génicas* que ocurren debido a una perturbación importante, incluyendo la pérdida de alelos, se llaman  *deriva genética* (FRANKEL, BROWN & BURDON, 1995). En ausencia de selección, la deriva genética puede conducir a la pérdida de diversidad dentro de las poblaciones, mostrando pérdida de  *heterocigosidad* y una fijación eventual de alelos (SOSA & LINDSTROM, 1999).

El cambio de  *talla poblacional* es el factor más importante de la deriva genética, viéndose más afectadas las poblaciones pequeñas con posible pérdida de alelos raros, ya que las fluctuaciones pueden ser insignificantes para los alelos de frecuencia alta presentes en muchos individuos. En estas poblaciones, se espera que cada generación tenga una frecuencia alélica muy similar a la de sus parentales. La reducción de la diversidad genética pues suele desembocar en problemas de consaguinidad (SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001). La magnitud de la  *deriva genética* se puede estimar a partir de la talla efectiva de población ( $N_e$ ) ya que la declinación puede afectar a los procesos de apareamiento toda vez que existe un menor número de individuos disponibles que posiblemente estarán más estrechamente relacionados.

La  *deriva genética* se puede manifestar y se conoce también como  *efecto fundador* y/o  *cuello de botella*, si la reducción de la talla poblacional es la única causa del desequilibrio de frecuencias H-W, haciendo a la población en cuestión genéticamente poco representativa de su acervo genético original.

#### 1.1.3.2.1. Cuello de botella

El  *cuello de botella* o reducción brusca del número de individuos en un lugar y tiempo determinado suele ir acompañada de una pérdida significativa de diversidad genética. Los cuellos de botella poblacionales se refieren generalmente a un colapso en el número de individuos de una población como resultado de una catástrofe ambiental, pudiendo o no estar asociados a cuellos de botella genéticos que dependen a su vez, de una serie de factores  *demográficos* y  *genéticos*. Están asociados con  *eventos colonizadores*, cuando uno o unos pocos individuos se establecen en territorios previamente desocupados y generalmente implican un  *error de muestreo* que no es representativo de la población de origen.

En la genética de poblaciones el análisis teórico del  *cuello de botella* es importante para el desarrollo de modelos en desequilibrio así como para estudios de especiación. Asimismo

el estudio del cuello de botella puede tener aplicaciones prácticas para la *conservación* de recursos genéticos en especies cultivadas y/o en peligro (BARRETT & KOHN, 1991).

Después de un *cuello de botella*, cuando las poblaciones permanecen pequeñas durante un periodo de tiempo prolongado, el efecto del llamado *error de muestreo* llega a ser acumulativo y producir deriva o cambios al azar de las frecuencias génicas a lo largo de las generaciones. Este proceso es denominado como *deriva genética al azar*. Cuando las tallas poblacionales son pequeñas (<100), las frecuencias génicas pueden sufrir fluctuaciones grandes que producen pérdida de alelos en las distintas generaciones. Por tanto, en principio, las poblaciones grandes debieran mantener mayores niveles de variabilidad genética que las pequeñas, aunque la escasez de datos en las especies vegetales está limitando esta predicción si bien la información disponible parece estar de acuerdo.

Actualmente el aumento de datos conjuntos de diversidad genética y de síndromes reproductivos incluyendo Canarias, parecen indicar que desde una misma *adscripción filogenética* (familias y géneros) los *sistemas de reproducción* son los principales responsables de la variabilidad detectada, de manera que taxones del mismo género con el mismo sistema de cruzamiento (sistema sexual, auto-incompatibilidad, apomixia) pueden variar, según su talla poblacional (HAMRICK & GODT, 1996; GITZENDANNER & SOLTIS, 2000), pero también según su número cromosómico (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007b), reforzando la hipótesis que desde una misma *adscripción filogenética* (familias y géneros) los *Sistemas de Reproducción* son los principales responsables de la variabilidad detectada y que taxones del mismo género con el mismo sistema de cruzamiento pueden variar según su talla poblacional y número cromosómico.

#### 1.1.3.2.2. Efecto fundador

El término fue acuñado por Mayr en 1963 (BARRETT & KOHN, 1991) para referirse al establecimiento de una nueva población por unos pocos fundadores con solo una pequeña fracción de la diversidad genética total de la población origen, considerando que procesos al azar de este tipo, son fundamentales para la *especiación* como mecanismos que provocan cambios genéticos por *aislamiento reproductivo*.

La pérdida de variabilidad genética que acompaña a un cuello de botella tiene aspectos tanto cualitativos como cuantitativos pero está ampliamente aceptado que la reducción en el *número de alelos* (especialmente los raros) tiene mayor incidencia que la pérdida de *heterocigosidad* y variabilidad genética (BARRETT & KOHN, 1991) ya que la heterocigosidad media por *locus* no solo depende del cuello de botella sino también de la tasa de recuperación posterior del crecimiento poblacional. En general, se confirma que después de sufrir un cuello de botella prolongado la *pérdida de alelos* es superior a la reducción de *heterocigosidad*, aunque con una tasa de crecimiento grande, el *número de alelos por locus* puede aumentar más rápidamente que la *heterocigosidad* media.

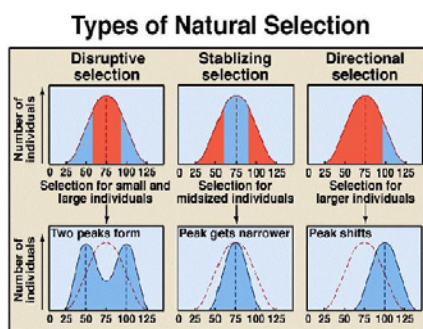
Por tanto al interpretar las comparaciones entre taxones relacionados con posibles evidencias indirectas de *cuello de botella histórico*, se deben extremar las precauciones ya que se puede confundir las historias evolutivas de las especies relacionadas con determinados factores ecológicos o fuerzas ambientales específicas que afectan directamente a la *talla poblacional* pero que también pueden afectar a las tasas de *mutación* de la progenie en pocas generaciones y por tanto a la estructura genética de las mismas (BARRETT & KOHN, 1991).

### 1.1.3.3. Selección Natural. Neutralidad de los marcadores moleculares

La selección natural fue propuesta por Darwin como una explicación a las *adaptaciones* locales o mecanismo de cambio evolutivo. Puede alterar las frecuencias genotípicas y consecuentemente las frecuencias alélicas, esperándose por tanto que las poblaciones sujetas a *selección* muestren patrones espaciales diferentes, relacionados a las variables ambientales provocados por fuerzas o presiones selectivas locales (SOSA & LINDSTROM, 1999; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001).

Frecuentemente se discute si los caracteres moleculares no son neutrales y si la selección influye en el análisis de la variación intra-específica. La mayor preocupación de los que se dedican a la genética de poblaciones desde la teoría neutral de Kimura es relacionar el significado evolutivo de la variación molecular según la *controversia neutral-seleccionista* por la que, aunque se admite que muchas proteínas, cromosomas y ADN pueden estar sometidos a *selección natural*, se puede estar de acuerdo con la teoría neutral y por tanto, el debate se reduce a si la mayoría de las variantes moleculares son selectivamente neutrales y si tanto la *neutralidad* como la *selección* deben considerarse hipótesis posibles. La corriente actual de evolución molecular basada en la *selección*, admite la teoría de la neutralidad, pero ante el poco soporte de los datos moleculares, debe comprobar su existencia (MORITZ & HILLIS, 1996).

Se debe considerar pues que el impacto de la *selección natural* depende de la proporción de marcadores (*loci*) afectados, extensión y señales de correlaciones entre los *loci* y de la robustez de los métodos de análisis de la desviación a la neutralidad.



Además se debe considerar a la *selección natural* como un simple episodio más que un efecto constante que afecta a la variación inter-específica *versus* intra-específica, pero que no afecta a la dinámica de los alelos a corto plazo.

Como la mayoría de las *desviaciones a la neutralidad* son específicas de un solo *locus*, está asumido ampliamente que en el análisis global de numerosos *loci* la *selección* tendrá un efecto relativamente menor.

#### 1.1.3.3.1. Tipos de selección natural

Tradicionalmente se conocen tres tipos de *selección natural*: i) *direcciona* donde se favorece uno de los dos genotipos extremos de la población, ii) *estabilizadora*, favorece la selección de formas intermedias y iii) *disruptiva* que favorece la selección de los extremos.

Además de estos hay un tipo particularmente interesante, *selección balanceadora o equilibrante* que tiene el efecto de preservar la variación genética, de forma que un alelo perturbado a frecuencia más baja tenderá a incrementarla y cuando se haya elevado su frecuencia, tenderá a disminuirla. Bajo esta forma de selección se tiende a un equilibrio estable de frecuencia alélica. Pudiendo citar como ejemplo típico la llamada *ventaja del heterocigoto* (superdominancia), que tiene lugar cuando los heterocigotos tienen un vigor superior a los homocigotos (SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001).

Otro tipo de selección *equilibrante* es la de *frecuencia-dependencia* donde la frecuencia alta de un alelo incrementa la oportunidad de alogamia y fertilidad manteniendo también las poblaciones uniformes. Puede ocurrir en poblaciones vegetales con *polimorfismo cromático* en la flor donde las plantas con color más común de flor serán más visitadas por los



polinizadores, que las de color más raro (*selección frecuencia-dependencia positiva*) que están en desventaja (SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001).

La selección frecuencia-dependiente que actúa en dirección opuesta para beneficiar los genotipos raros (*frecuencia-dependiente negativa*) es la *selección de los alelos de auto-incompatibilidad* donde la fecundidad depende de la frecuencia de los morfos compatibles. Cuando un morfo es raro tiene muchas posibilidades de producir progenie alógama, pero cuando es común comparte alelos de incompatibilidad y tiene una fertilidad más baja. La ventaja de los morfos raros explica el gran número de alelos de auto-incompatibilidad en las poblaciones naturales de las especies auto-incompatibles (SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001).

#### 1.1.3.4. Flujo génico y barreras geográficas

Aunque el *flujo génico* se define como el cambio de frecuencias génicas debido al movimiento de gametos de un lugar a otro (SLATKIN, 1987), su medida más común es la tasa de migración ( $\mu$ ) entendiendo por migración la dispersión de gametos (polen) o individuos (semillas) y su aparición en una población diferente a la de origen, pudiendo cambiar las frecuencias alélicas de la poblaciones receptoras (FRANKEL, BROWN & BURDON, 1995). Aunque la cantidad de flujo génico depende también del grado de divergencia genética entre los migrantes y las poblaciones receptoras.

El *movimiento de genes* entre poblaciones o poblaciones subdivididas tiene dos efectos distintos pero interrelacionados con la estructura genética de las poblaciones (HAMRICK, 1987; BARRETT, 2003): tasas altas de flujo génico aumentan los tamaños efectivos de población ( $N_e$ ) y reducen la diferenciación genética por la introducción de alelos y genotipos, mientras que niveles bajos de flujo génico afectan a la variación genética dentro de las poblaciones por deriva o selección natural, reflejando a menudo diferencias en sus sistemas de polinización y apareamiento. Por tanto, aunque el flujo génico sea bajo sin mucho efecto sobre la diferenciación entre las poblaciones, puede jugar en cambio un papel importante en la evolución de las mismas, introduciendo y manteniendo variación genética. En las poblaciones aisladas geográficamente, el flujo génico juega un papel pequeño, y por el contrario en poblaciones no aisladas, el flujo génico juega un papel importante en la distribución de la variación genética (HAMRICK, 1987).

El *flujo génico* ( $N_m$ ) tiene relación con el índice de fijación ( $F$ ) o coeficiente de de consanguinidad (*inbreeding*) y lógicamente con  $F_{ST}$ .

Como implicaciones para la conservación y para predecir fenómenos como el flujo génico ( $N_m = (1 - G_{ST}) / 4G_{ST}$ ) se usan frecuentemente los estadísticos de estructura poblacional de NEI (1973) como  $G_{ST}$  y de WRIGHT (1951) como el  $F_{ST}$  como una forma de estimar el número de poblaciones necesario para muestrear ( $P = 1 - G_{ST}^n$ ) un nivel de variación genética representativa de la especie (HAMRICK *et al.*, 1991).

Aunque la aplicabilidad en las estimaciones relacionadas al flujo génico es objeto de debate, los parámetros  $G_{ST}$  o  $F_{ST}$  pueden representar aplicaciones importantes y relativamente comunes para el muestreo y preservación de germoplasma en especies amenazadas (CAUJAPÉ-CASTELLS & PEDROLA, 2004; CAUJAPÉ-CASTELLS, 2006).

## 1.2. LA DIVERSIDAD GENÉTICA Y ELECTROFORESIS DE ISOENZIMAS

Se denomina *isoenzima* a cada una de las múltiples formas moleculares de las enzimas, que comparten un sustrato catalítico común pero que difieren en la movilidad electroforética por tener diferente carga eléctrica (WENDEL & WEEDEN, 1989).

Estas formas se hacen patentes cuando los extractos de tejidos vegetales son sometidos a electroforesis en varios tipos de geles y posteriormente sumergidos en soluciones de tinción específicas para las enzimas que se pretenden visualizar.

Las interpretaciones genéticas de los geles ya teñidos ponen en evidencia los electromorfos detectados que en un mismo *locus* se codifican según diferentes alelos. En tal caso los productos alélicos son denominados *aloenzimas* (WENDEL & WEEDEN, 1989).

TÉCNICAS MOLECULARES COMUNES USADAS EN LA EVALUACIÓN DE LOS PATRONES DE VARIACIÓN GENÉTICA VEGETAL (COATES & BYRNES, 2005).					
TÉCNICA	METODOLOGÍA	DIFICULTAD DE LA TÉCNICA	NIVEL DE POLIMORFISMO	RESOLUCIÓN	EXACTITUD
<b>Marcadores codominantes de un <i>locus</i></b>					
<b>ALOENZIMAS/ISOENZIMAS</b>	Electroforesis de gel y visualización de enzimas y proteínas celulares	Fácil	Bajo- moderado	Moderada	Muy alta
<b>RFLP</b> (Restriction fragment length polymorphism)	Digestión del ADN genómico total con endonucleasas de restricción seguido por <i>blotting Southern</i> e hibridación con fragmentos específico de ADN	Moderada-difícil	Moderado- alto	Alta	Muy alta
<b>SSRs</b> (Microsatellites or simple sequence repeats)	La PCR específicamente desarrolla <i>primers</i> usados para amplificar unidades hipervariables repetidas en <i>tandem</i> . La variación de estos <i>loci</i> puede ser investigada tanto en genoma nuclear como de cloroplasto	Difícil	Muy alto	Alta	Alta
<b>Marcadores dominantes multi-<i>locus</i></b>					
<b>RAPDs</b> (Random amplified polymorphic DNA)	Amplificación de segmentos de ADN al azar usando <i>primers</i> arbitrarios de secuencia corta	Fácil	Moderado-alto	Moderada	Media
<b>AFLP</b> (Amplified fragment length polymorphism)	Amplificación total del genoma, el ADN digerido con endonucleasas de restricción, donde el sitio de restricción posterior es usado entonces como sitio de unión del <i>primer</i> para una amplificación selectiva usando <i>primers</i> PCR que templan perfectamente a las secuencias objetivo	Moderada	Alto	Alto	Media a alta

La capacidad para hacer predicciones en base a la interpretación de los patrones de bandas o electromorfos, según un modelo diploide, permite a los investigadores, además, identificar las causas de las desviaciones de los resultados esperados en taxones diploides.

Estas desviaciones se pueden producir por duplicaciones genéticas, cambios en el nivel de ploidía, pérdida de la expresión génica o modificaciones traduccionales, pudiendo ser por tanto indicadores útiles de la fisiología celular o de las agrupaciones taxonómicas (PEDROLA, 1998). Aunque todavía se debate el papel de la *selección* y de la *mutación* en el mantenimiento del polimorfismo aloenzimático, los desacuerdos no invalidan las

aplicaciones de los *aloenzimas* en el estudio de la biología de poblaciones, reproducción de especies vegetales, sistemas de cruzamiento, sistemática, etc.

La electroforesis de *isoenzimas* se ha aplicado mayoritariamente en los niveles taxonómicos más bajos, de población, dirigidos especialmente a los estudios de especiación primaria divergente y origen de especies por evolución reticulada como la poliploidía. Los resultados de los estudios de los procesos de *duplicación genética* y *silenciación* durante la evolución han modificado los puntos de vistas sobre el papel evolutivo de la poliploidía.

Mientras que los datos electroforéticos *per se*, no proporcionan indicios de los procesos de especiación, cuando convergen con características como los sistemas de cruzamiento, número de cromosomas, relaciones de cruces, distribución geográfica, morfología, etc., permiten definir hipótesis para construir posibles modelos de especiación. Durante varias décadas los *fenotipos isoenzimáticos* o el uso de la información genética contenida en los *isoenzimas* ha aumentado el conocimiento de la variación heredable dentro y entre las poblaciones de especies vegetales en concordancia con características como la morfología, citología y adaptación ecológica (KEPHART, 1990; CRAWFORD, 2000).

Asimismo los datos isoenzimáticos *per se* no pueden ser usados como caracteres *taxonómicos* ni como única aplicación directa a la filogenia. Solo si dos especies dudosamente distintas son divergentes en los *loci* aloenzimáticos, la divergencia aloenzimática se podría usar para el reconocimiento de especies. Del mismo modo, especies con aislamiento reproductivo distinguibles morfológicamente, pueden no ser divergentes en los *loci* aloenzimáticos, revelando aislamiento y divergencia morfológica rápida respecto a la divergencia aloenzimática, suministrando información útil para la especiación sin ser particularmente útil para la delimitación de especies (CRAWFORD, 2000; FERGUSON, 2002).

Aunque la tecnología de los estudios poblacionales de ADN está en expansión, las proteínas se mantienen como productos importantes post-traduccionales y traduccionales del ADN de un organismo y como un componente estructural y enzimático importante de las células. Desde los primeros estudios, los *isoenzimas* siguen experimentando un desarrollo continuo encontrándose numerosos trabajos en las última décadas que muestran su eficacia para estimar y entender la variabilidad genética de las poblaciones naturales y flujo génico, reconocimiento de especies, hibridación, e incluso como aportaciones indirectas a las relaciones filogenéticas (CRAWFORD & SMITH, 1982; GOTLIEB, 1982 y 1984; SYTSMA & SCHAAL, 1985; NICKRENT & WIENS, 1989; CRAWFORD, 1989 y 2000; WERTH *et al.*, 1993; SHAPCOTT, 1994; WENDEL, ROWLEY & McD. STEWART, 1994; KRUTOVSKII & BERGMANN, 1995; BARRETT & HARDER, 1996; CRONBERG, 1996; EHRENDORFER, SAMUEL & PINSKER, 1996; MURPHY *et al.*, 1996; WELLER, SAKAI & STRAUB, 1996; BERGMANN & GILLET, 1997; FORD *et al.*, 1998a,b; TAYLOR, TRIMBLE & McCAULEY, 1999; EVANS *et al.*, 2000; FRANCESCHINELLI & BAWA, 2000; BACHMANN, 2001; GIBSON, 2001; MEMBRIVES, PEDROLA & CAUJAPÉ, 2001; BARRETT, 2003; ERICKSON & HAMRICK, 2003; SILVA-MONTELLANO & EGUIARTE, 2003; CASIVA *et al.*, 2004; KLIPS & CULLEY, 2004; CARROMERO & HAMRICK, 2005; CHUNG, NASON & CHUNG, 2005; COATES & BYRNE, 2005; DURAN *et al.*, 2005; HENRY, 2005; JAASKA, 2005; JUSAITIS & ADAMS, 2005; MATEU-ANDRÉS & DE PACO, 2005; OJA, 2005; SÁNCHEZ *et al.*, 2005; YAMASHIRO & MAKI, 2005; TRAPNELL & HAMRICK, 2006; AZEVEDO *et al.*, 2007; CAMPBELL & HUSBAND, 2007; CHUNG *et al.*, 2007; LÓPEZ-PUJOL *et al.*, 2007; PÉREZ-COLLAZOS *et al.*, 2007; CABRERA, GONZÁLEZ & VOVIDES, 2008; DERIEG, SANGAUMPHAI & BRUEDERLE, 2008; GIBSON, RICE & STUCKE, 2008; LEVSEN *et al.*,

2008; MALAVIYA *et al.*, 2008; MANDÁKOVÁ & MÜNZBERGOVÁ, 2008; NORDSTRÖM & HEDRÉN, 2008; OLIVEIRA *et al.*, 2008; ŠINGLIAROVÁ, CHRTEK & MRÁZ, 2008; BORATYNSKI *et al.*, 2009; JESUS *et al.*, 2009, etc.).

Asimismo, aunque todavía existe un gran vacío, en los últimos años se han incrementado los estudios de *isoenzimas* en Canarias (FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 1992, 1996 y 2000; PEDROLA-MONFORT & CAUJAPÉ-CASTELLS, 1994 y 1996; BORGEN, 1997; FERNÁNDEZ & MARRERO, 2000; BATISTA, *et al.*, 2001 y 2004; BATISTA & SOSA, 2002; BOUZA *et al.*, 2002; FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2002, 2004 y 2007; SOSA *et al.*, 2002; SUÁREZ *et al.*, 2002 y 2009; VILCHES, 2002 y 2004; LORENZO *et al.*, 2003; GONZÁLEZ PÉREZ *et al.*, 2004a,b,c y 2008a,b; SÁNCHEZ *et al.*, 2004 y 2006; OLIVA TEJERA *et al.*, 2004, 2005 y 2006; CRAWFORD *et al.*, 2006; CAUJAPÉ-CASTELLS & PÉREZ DE PAZ, 2007; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007b; SOTO *et al.* 2007; MORA *et al.* 2007 y 2009; CAUJAPÉ-CASTELLS *et al.*, 2008a,b; OLANGUA *et al.* en preparación).

En la actualidad el conocimiento complementario de los sistemas de cruzamiento y constitución genética de las poblaciones naturales, consideradas como unidades básicas para la conservación, se considera imprescindible para el diseño de estrategias eficaces de conservación y gestión de los endemismos en peligro (HAMRICK & GODT, 1989, 1996 y 1997; GITZENDANNER & SOLTIS, 2000).

### 1.2.1. Antecedentes en Brassicaceae

En el momento en que se inician los estudios del género *Parolinia*, no existe información alguna acerca de la biodiversidad genética y su estructura en ninguna de sus especies, como en la mayoría de los endemismos canarios y macaronésicos en general.

Teniendo en cuenta que *Parolinia* es un género endémico, para la correcta evaluación de sus niveles diversidad genética es imprescindible la comparación con otros taxones de la familia (GITZENDANNER & SOLTIS, 2000; KARRON, 1989, 1991, ELGAR & CLODE, 2001). Entre los trabajos que abordan los niveles de diversidad genética en la familia merece destacar los que estudian endemismos canarios como *Matthiola bolleana*, el complejo *Lobularia canariensis*, *Erysimum albescens*, *Brassica bourgeauii*, *Crambe tamadabensis* y *C. pritzelii* (BORGEN, 1997; LÁZARO & AGUINALDE, 1998; VILCHES *et al.*, 2002 y 2004; SÁNCHEZ *et al.*, 2004 y 2006; SOTO *et al.*, 2007 y en preparación), sin olvidar taxones fuera de Canarias de géneros como *Arabis*, el complejo *Brassica oleraceae*, *Coincya*, *Diplotaxis*, *Iberis*, *Leavenworthia*, *Moricandia*, *Raphanus*, *Sibara*, *Streptanthus*, *Vella* y *Warea*, algunos con taxones endémicos de distribución restringida (ARÚS & SHIELDS, 1983; LYONS & ANTONOVICS, 1991; MAYER, SOLTIS & SOLTIS, 1994; ROY, 1995; KERCHER & CONNER, 1996; OYAMA, 1998; CHARLESWORTH & YANG, 1998; MASELLI, PÉREZ-GARCÍA & AGUINALDE, 1999; EVANS *et al.*, 2000; HUH & OHNISHI, 2001; PERSSON, FÄLT & VON BOTHMER, 2001; ESCHMANN-GRUPE, HURKA & NEUFFER, 2003; HELENURM, 2003).

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; MITCHELL-OLDS *et al.*, 2005; WARWICK & AL-SHEHBAZ, 2006; WARWICK, FRANCIS & AL-SHEHBAZ, 2006; MARHOLD & LIHOVÁ, 2006; SOLTIS *et al.*, 2009). 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 los procesos de *diversificación ancestral* y especiación de las familias Poaceae, Solanaceae, Fabaceae y Brassicaceae.

La *diploidización* o *silenciación genética* es un fenómeno que consiste en la disminución gradual del número de genes en los *poliploides antiguos* hasta alcanzar un nivel similar al de sus ancestros diploides. La *diploidización* afecta tanto al *comportamiento cromosómico* como a la constitución *genética* de los poliploides. Después de una *duplicación*, los mecanismos *genéticos y/o epigenéticos* pueden alterar la expresión genética. Los *cambios genéticos* dan lugar a cambios permanentes en el ADN o pérdida de genes y los *epigenéticos* alteran la expresión génica aunque sin cambiar la secuencia de ADN (SOLTIS, SOLTIS & TATE, 2003).

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).

En el análisis de diversidad genética de *Parolinia*, se ha tenido en cuenta los antecedentes de *duplicaciones* presentes en la familia tanto en taxones diploides como poliploides (ARÚS & ORTON, 1983; BROCHMANN, SOLTIS & SOLTIS, 1992; HURKA & DURING, 1994; HURKA & NEUFFER, 1997; ANDERSON & WARWICK, 1999; NEUFFER & HOFFROGE, 2000; SIMILLION *et al.*, 2002; MITCHELL-OLDS *et al.*, 2005, etc.) ya que como señala GOTLIEB (1984), el uso de duplicación genética como utilidad para realizar agrupaciones taxonómicas depende de la improbabilidad de que una duplicación del mismo gen estructural se origine y establezca más de una vez en un único linaje taxonómico.

## 2. OBJETIVOS

---

El objetivo general de este capítulo es determinar los niveles de diversidad y estructuración genética de las poblaciones y especies del género *Parolinia* con el fin de:

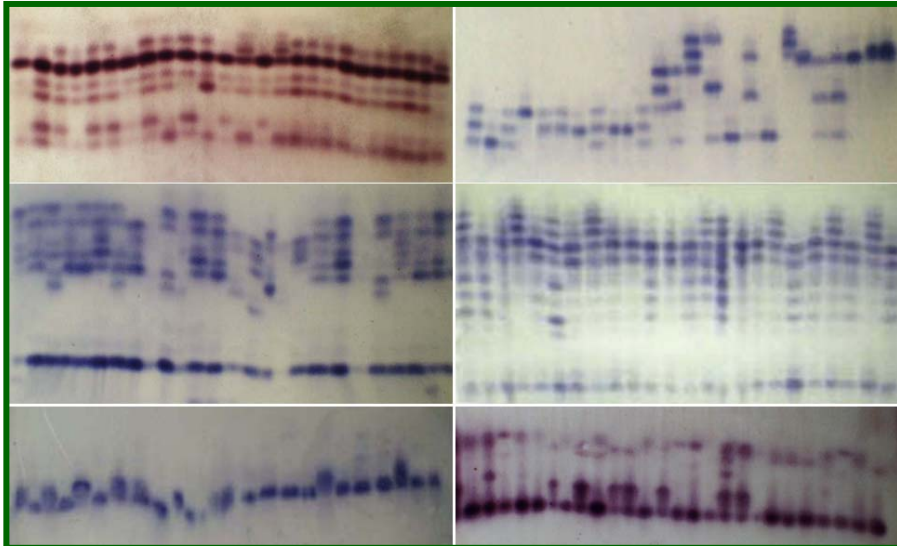
1) Comparar la variabilidad y estructura genética de las especies ampliamente distribuidas respecto a las restringidas, considerando la talla poblacional y rangos de distribución en las islas: Gran Canaria con cuatro especies y 12 poblaciones, Tenerife con una especie y tres poblaciones, La Palma y La Gomera, con una sola especie y población.

2) Comparar los niveles de diversidad de este género endémico canario con otros géneros de Brassicaceae y con taxones de otras familias presentes en Canarias y otros archipiélagos oceánicos.

3) Se pretende confirmar que los *sistemas de cruzamiento* según adscripción filogenética determinan los niveles de *diversidad genética* pudiendo variar según su número cromosómico y talla poblacional.

Este conocimiento *poblacional* redundaría en *estrategias de conservación* verdaderamente eficaces para las especies *amenazadas*.





### CAPÍTULO III



## Material y Métodos

### 3. MATERIAL Y MÉTODOS

#### 3.1. MUESTREO Y ALMACENAMIENTO DE MATERIAL

Para los análisis de variabilidad isoenzimática, se llevan a cabo muestreos no destructivos de primordios foliares representando a todos los taxones conocidos del género *Parolinia* con un total de 17 poblaciones naturales de las cuales, 12 corresponden a los cuatro taxones de Gran Canaria y las cinco restantes a los tres taxones de las islas de Tenerife, La Gomera y La Palma (Tabla 3.1). Solamente el material de *P. intermedia* de la población de Armeñine-Adeje (Tenerife) procede de los efectivos cultivados en el JBCVC a partir de semillas recolectadas en la población natural (PIAJ).

TAXON- CÓDIGO	ISLA	POBLACIÓN	POB Cód	Nº NÚCLEOS/POB	Nº INDS / NÚCLEO	Nº INDS TOTAL
<i>P. glabriuscula</i> (PG)	GC	Caldera de Bandama	PGB	2	35 / 41	76
<i>P. filifolia</i> (PF)	GC	Barranco de Siberio	PFS	1	57	57
	GC	Barranco de La Aldea	PFA	2	70 / 38	108
	GC	Degollada de Tasartico	PFT	1	70	70
	GC	Montaña de Inagua	PFI	1	30	30
POA	GC	Barranco de Agaete	POA	2	75 / 46	121
POVE	GC	Barranco de Veneguera	POVE	2	21/ 13	34
<i>P. ornata</i> (PO)	GC	Barranco de Tirajana	POS	6	37 / 20/ 20/ 32 /15 /13	137
	GC	Barranco Los Vicentillos	POV	2	18 / 126	144
	GC	Barranco de Mogán	POM	2	49/ 53	102
PFCH	GC	Riscos de Chapín	PFCH	1	20	20
<i>P. platypetala</i> (PP)	GC	Barranco Guayadeque	PPG	5	12/ 29/ 30/ 30/ 27	128
<i>P. intermedia</i> (PI)	T	Punta de Teno	PIT	2	50 / 50	100
	T	Montaña de Guaza	PIG	2	5 / 20	25
	T	Adeje- cultivado JBCVC	PIAJ	1	25	25
<i>P. schizogynoides</i> (PS)	G	Barranco de Argaga	PSA	1	100	100
<i>P. aridanae</i> (PA)	P	Charco Verde	PAC	1	100	100

**Tabla 3.1. Muestreo de Isoenzimas.** Especies y poblaciones analizadas, isla (GC= Gran Canaria, T= Tenerife, G= La Gomera, P= La Palma). Código de las poblaciones. Número de núcleos por población, nº de individuos por núcleo y nº de individuos muestreados por población.

En aquellos taxones de más amplia distribución (*P. filifolia*, *P. ornata* y *P. intermedia*) el muestreo de las poblaciones se realiza teniendo en cuenta la corología del taxon, seleccionando tres o cuatro poblaciones, procurando muestrear los extremos de la distribución y eligiendo al menos una población intermedia (Capítulo de Introducción).

Se muestrean los taxones de distribución restringida a una única población (PGB, PPG, PSA, PAC), así como las tres poblaciones sin clara adscripción taxonómica (POA, POVE y PFCH) que se consideran de forma independiente en todos los análisis.

El muestreo de cada población se realiza tratando de obtener siempre una buena representación de los individuos según áreas o núcleos de distribución (Tabla 3.1), con la

excepción de aquellos casos en los que debido a las dificultades del terreno, sólo es posible recoger material de los individuos más accesibles. Asimismo se tiene en cuenta las diferentes orientaciones y laderas de barranco, densidad, distribución y número de individuos para poder representar los núcleos o posibles sub-poblaciones y obtener una buena aproximación de los niveles de variabilidad genética, de manera que siempre que fue posible se procura:

i) en las poblaciones con un número de individuos  $\leq 150$ , muestrear casi todos los individuos de la misma

ii) en las poblaciones con un número de individuos  $> 150$ , el muestreo se efectúa según la distribución de individuos y densidad. En aquellas poblaciones homogéneas, se realizan varios transectos longitudinales a partir de los cuales se muestran individuos adultos al azar. En los casos de distribución heterogénea, se verifica un muestreo estratificado y/o probabilístico identificando las áreas o núcleos más representativos, (GALINDO VILLARDON, 1984; SIEGEL, 1988; FERNÁNDEZ-PALACIOS & DE LOS SANTOS, 1996).

La recolección de hojas jóvenes para la electroforesis de isoenzimas, se realiza en el periodo de crecimiento vegetativo cuando se forman nuevos primordios foliares (Capítulo I: 4.1) que según las pruebas preliminares son los que manifiestan la mayor actividad enzimática.

Los individuos muestreados se etiquetan para facilitar eventuales re-muestreos y se les asigna un par coordenadas cartesianas en un mapa (Capítulo de Introducción, Apartado 3.1 y Anexo). El material recogido se guarda en bolsas etiquetadas y se transporta hasta el laboratorio del Jardín Botánico Canario "Viera y Clavijo" en neveras de campo con bloques refrigerantes para evitar la desnaturalización de las enzimas.

## **3.2. DESCRIPCIÓN DE LA TÉCNICA DE ELECTROFORESIS DE ISOENZIMAS**

Para la puesta a punto de la técnica en este género, en primer lugar se lleva a cabo la recopilación bibliográfica general sobre la técnica de electroforesis de isoenzimas y su aplicación en particular a la familia Brassicaceae con el objetivo de que esta sea lo más rápida y económica posible (CLAYTON & TRETIAK, 1972; ARÚS, 1983; ARÚS & ORTON, 1983; ARÚS & SHIELDS, 1983; SHIELDS, ORTON & STUBER, 1983; SOLTIS & SOLTIS, 1989; WENDEL & WEEDEN, 1989; KEPHART, 1990; ROY, 1990; HILLIS, MORITZ & MABLE, 1996; MURPHY *et al.*, 1996; BORGÉN, 1997; CAUJAPÉ-CASTELLS *et al.*, sin publicar, etc.).

### **3.2.1. Fundamento y desarrollo de la técnica**

La metodología de la técnica de electroforesis de isoenzimas en gel de almidón se desarrolla en CAUJAPÉ-CASTELLS *et al.* (sin publicar) y se resume a continuación. La técnica de electroforesis horizontal de proteínas en gel de almidón implica dos procesos:

1º) La separación electroforética del enzima y de sus productos en un gel de almidón, para lo cual se necesita que el gel tenga un tamaño de poro determinado que permita que el enzima se desplace a través de un campo eléctrico. El pH de cada sistema específico de gel y tampón de electrodo determina la velocidad de migración de las proteínas en el campo eléctrico.



2º) El proceso de tinción enzimática, por el que se facilita que el enzima actúe sobre su sustrato específico y se genere un producto resultante. Para la acción catalítica del enzima se necesita además la actuación de un coenzima (NAD o NADP) que recoge los electrones desde el sustrato reducido. Mediante estas reacciones acopladas, la zona del gel donde está actuando el enzima se vuelve visible en forma de banda coloreada. En la mayoría de tinciones, el PMS (fenacina metosulfato) acepta electrones desde el coenzima NAD (P)H y reduce las sales de tetrazolium (MTT). Cuando el MTT se reduce forma un formazán inestable, que precipita y produce la banda coloreada que se observa en el zimograma.

La electroforesis de aloenzimas permite estimar la variabilidad genética en los *loci* analizados ya que cada enzima está codificada por un *locus* determinado del ADN y tiene distintas formas o electromorfos (alelos) que migran diferencialmente según su carga eléctrica (KEPHART, 1990; PEDROLA, 1998).

En el Anexo 3.1 se detallan los protocolos para elaboración del tampón de extracción y de las distintas disoluciones utilizadas en la electroforesis, así como la composición química y rangos de pH de los sistemas de tampón gel/electrodo, tiempo y condiciones de voltaje-amperaje de la electroforesis y protocolos de tinción de los enzimas.

#### 3.2.1.1 Homoginización y extracción de las muestras

Los extractos proteicos se obtienen machacando las hojas en morteros de cristal fríos (4°C) utilizando un tampón de extracción adecuado para preservar la actividad enzimática y prevenir la oxidación de las enzimas (SHIELDS, ORTON & STUBER, 1983).

La maceración de las hojas produce la ruptura de la pared celular y facilita la liberación de los enzimas. Los extractos se absorben en papel Whatman nº 3, procurando retirar el exceso de extracto, y se almacenan en el ultra-congelador a -80° C hasta el momento de la electroforesis.

#### 3.2.1.2. Preparación de los geles de almidón y tampones de gel y electrodo

Se utilizan geles de almidón ya que constituyen un soporte no tóxico y su tamaño de poro es similar al tamaño de las proteínas, produciendo por tanto una especie de tamiz que incrementa la resolución de separación entre las proteínas según cargas eléctricas, cuando al gel se le aplica un voltaje y amperaje adecuado. En esta separación intervienen también otros elementos como el pH del gel y del tampón de electrodo, que determinan la velocidad de migración del enzima según su carga eléctrica neta.

La buena resolución que presenten las proteínas va a depender, entre otras cosas, del tipo y concentración del almidón y de la composición y pH del tampón gel/electrodo. Se realizan pruebas con diferentes marcas y lotes de almidón a distintas concentraciones (10%, 11% y 12%) y se prueban distintos sistemas de gel/electrodo que difieren en composición y pH. Finalmente la electroforesis se lleva a cabo con almidón Aldrich 23.402-8 al 12% (p/v) usando tres sistemas de tampón gel/electrodo: 1) Histidina 7.0 o sistema E de SHIELDS, ORTON & STUBER (1983), 2) Borato-litio 8.3 o sistema C de SHIELDS, ORTON & STUBER (1983) y 3) Morfolina-citrato 6.1 (CLAYTON & TRETIAK, 1972). (Anexo 3.1).

#### 3.2.1.3. Ensayo y tinción de los enzimas

Se ensayaron los siguientes enzimas usando tres sistemas de tampón gel/ electrodo:

1) Histidina 7.0: *Isocítrico deshidrogenasa* (IDH, E.C.1.1.1.42), *Malato deshidrogenasa* (MDH, E.C.1.1.1.37), *Fosfoglucoisomerasa* (PGI, E.C.5.3.1.9) y *Fosfoglucomutasa* (PGM, E.C.5.4.2.2).

2) Borato de Litio 8.3: *Acido fosfatasa* (ACP, E.C.4.2.1.3), *Esterasa* (EST, E.C.3.1.1.), *Glutamato deshidrogenasa* (GDH, E.C.1.4.1.2), *Glutamato-oxalacetato transaminasa* (GOT, E.C.2.6.1.1) y *Leucil-aminopeptidasa* (LAP, E.C.3.4.11.1).

3) Morfolina-Citrato 6.1: *Enzima málica* (ME, E.C.1.1.1.40), *Fosfogluconato deshidrogenasa* (6PGD, E.C.1.1.1.44), *Sikimico deshidrogenasa* (SKD, E.C.1.1.1.25).

Los protocolos de tinción seguidos se fundamentan en ARÚS (1983), WENDEL & WEEDEN (1989) y MURPHY *et al.* (1996) con ligeras modificaciones que afectan principalmente a las cantidades de sustrato y a los pH finales y que resultan en una mejor resolución de las bandas de actividad enzimática (Anexo 3.1).

Una vez obtenidas las capas con las enzimas específicas ya teñidas, se realizan fotografías de los geles con una cámara digital Olympus DP10 acoplada a un trípode.

### 3.3. INTERPRETACIÓN DE LAS ISOENZIMAS

Cuando un enzima muestra actividad para más de un *locus* genético, los diferentes *loci* se codifican siguiendo la secuencia numérica desde la región de actividad más cercana al ánodo. Asimismo en cada *locus*, los electromorfos o alelos se denominan siguiendo el alfabeto, asignando la letra “a” para la banda de migración más anodal.

La verificación y homologación de las movilidades enzimáticas intra-poblacionales, inter-poblacionales e inter-específicas se determinan por comparaciones de los diferentes electromorfos e individuos en el mismo gel.

Las interpretaciones de los patrones aloenzimáticos y formateo de los datos genotípicos individuales para su implementación en los distintos programas de variabilidad genética, se lleva a cabo con el programa TRANSFORMER-2 (CAUJAPÉ-CASTELLS & BACCARANI-ROSAS, 2004).

Ante la observación en los ensayos preliminares de patrones complejos de bandas en una serie de enzimas estudiadas, resultado atribuible a posibles duplicaciones genéticas putativas, su interpretación se presenta con detalle en el apartado de Resultados.

### 3.4. PARÁMETROS DE VARIABILIDAD GENÉTICA

Existen varias medidas estándar para la estimación de la diversidad genética según marcadores de un solo gen (aloenzimas) reconocidos como parámetros de diversidad genética. Estos parámetros estiman la diversidad genética dentro de las especies, dentro de las poblaciones y entre las poblaciones.

Es importante pues analizar la *cantidad* de variación genética de una especie como también es importante su *estructuración genética* o como se *distribuye* dicha variabilidad entre las distintas poblaciones naturales o núcleos poblacionales.

Para los siguientes apartados se ha tenido en cuenta la metodología propuesta por diferentes autores (MORAN, 1948; WRIGTH, 1931,1951; COCKERHAM, 1969; NEI, 1972, 1973; 1978, 1987; MANLY, 1985; SLATKIN, 1985; KESSELI & JAIN, 1985; BARBUJANI, 1987; KARRON, 1987; HAMRICK & GODT, 1989, 1996; HART & CLARK, 1989; SLATKIN &

BARTON, 1989; PARKS & WENDEL, 1990; WEIR, 1990; RITLAND, 1990; FALK & HOLSINGER, 1991; BARRETT & KOHN, 1991; HUSBAND & BARRETT, 1992; AGREN & SCHMESKE, 1993; FRANKEL BROWN & BURDON, 1995; BENGTSSON, WEIBULL & GHATNEKAR, 1995; BARRETT & HARDER, 1996; CORNUET & LUIKART 1996; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001; RUIZ *et al.* 2004; CAUJAPÉ-CASTELLS, 2006).

Los parámetros para analizar la *variabilidad genética* de las poblaciones pueden ser *cualitativos y/o cuantitativos*.

Los parámetros *cualitativos* más utilizados para analizar la *variación* de las poblaciones naturales, están referidos a los *alelos* o *electromorfos* de cada *locus* aloenzimático como: i) número de *alelos* compartidos entre poblaciones que permite establecer vínculos cualitativos entre ellas y ii) alelos exclusivos presentes exclusivamente en sus poblaciones, no compartidos y con valor diagnóstico (sean o no monomórficos).

Los parámetros cuantitativos más utilizados para cuantificar la *variación* dentro de las poblaciones o núcleos son:

$A_T$ = Número total de alelos: calculado sumando los alelos de todos los *loci*.

$A_l$ = Número de alelos por *locus*:  $n^\circ$  medio de alelos por *locus*, incluyendo tanto los *loci* monomórficos como los polimórficos. Esta medida es altamente dependiente del tamaño de muestra.

$A_e$ = Número medio de alelos efectivos por *locus*: es el  $n^\circ$  de alelos observados, cuando todos los alelos están presentes en igual frecuencia y suministra una medida de uniformidad alélica ( $A_e = 1/\sum p_i^2$ , donde  $p_i$  es la frecuencia de los  $i$  alelos). Es una estimación del  $n^\circ$  necesario de alelos de un *locus* para mantener los niveles detectados de heterocigosidad (HARTL & CLARK, 1989; HALL, ORRELL & BAWA, 1994).

$P$ = Porcentaje de *loci* polimórficos: calculado con el criterio del 95% (cuando la frecuencia del alelo más común es  $\leq 0.95$ ). Este parámetro depende, claramente, del  $n^\circ$  de individuos estudiados, porque es probable que un muestreo pequeño sólo incluya unos pocos genotipos diferentes, mientras que un estudio más extenso revelaría más fielmente la variabilidad de la población.

$H_o$ = Heterocigosidad observada: proporción observada de individuos heterocigotos.

$H_e$ = Heterocigosidad esperada: proporción esperada de individuos heterocigotos en una población con apareamiento al azar:  $H_e = 1 - \sum p_i^2$  donde  $p_i$  es la frecuencia de los  $i$  alelos (SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001; CAUJAPÉ-CASTELLS, 2006). Se considera también como medida de diversidad genética que está en función de la proporción de *loci* polimórficos, número de alelos por *locus* y frecuencias alélicas. Su valor es igual a 0 si la frecuencia de un alelo en el *locus* es igual a 1 (si no hay variabilidad en el *locus* en cuestión, el alelo está fijado en dicho *locus*).  $H_e$  es una medida de la variabilidad de un *locus* que sólo depende de las frecuencias alélicas.

GML= Genotipos Multilocus: se calculan sumando los genotipos de todos los *loci*, considerando tanto los monomórficos como los polimórficos (TYLER, 2004).

Para el cálculo de los parámetros básicos de diversidad genética ( $P$ ,  $A_l$ ,  $H_e$ ,  $H_o$ ) se utiliza el programa BIOSYS1 1.7 (SWOFORD & SELANDER, 1989) y para el cálculo del número de alelos efectivos ( $A_e$ ) el POPGENE32 (YEH *et al.*, 1997).

### 3.5. MANTENIMIENTO Y DESVIACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS EN LAS POBLACIONES NATURALES

#### 3.5.1. Test de cuello de botella o exceso de heterocigotos

Este test se puede utilizar como indicador de cuello de botella reciente a partir de los valores de la heterocigocidad esperada por *locus*. Se fundamenta en que los alelos de frecuencia baja (que apenas contribuyen a la heterocigosidad total) se pierden mucho más rápidamente que los heterocigotos y por tanto poblaciones que han sufrido cuellos de botella, manifestarán un exceso de heterocigotos en número significativo de *loci*.

El test se realiza con el programa BOTTLENECK (CORNUET & LUIKART, 1996; PIRY, LUIKART y CORNUET 1998) basado en las frecuencias alélicas y en el cálculo de un valor de probabilidad (*P*) según dos modelos de mutación, el modelo del alelo independiente *Infinite Allele Model* y de mutación por pasos *Stepwise Mutation Model*. Para determinar si una población exhibe un número significativos de *loci* con exceso de heterocigotos se elige el test de Wilcoxon porque puede ser utilizado con pocos *loci* polimórficos y con cualquier número de individuos. El test es significativo cuando los *loci* polimórficos tienen exceso de heterocigotos y cuando existe una probabilidad de significación  $p < 0.05$ .

#### 3.5.2. Test de Neutralidad de Ewens-Watterson

El test de Neutralidad de Ewens-Watterson (MANLY, 1985) calcula la posible intervención de *la selección natural* detectando *presión selectiva* en los *loci* cuando los resultados son significativos. Se fundamenta en la comparación entre la homocigosidad esperada y la homocigosidad observada.

Los valores del test se obtienen por el programa POPGENE 32 (YEH *et al.*, 1997) que calcula un intervalo de confianza (95%) del valor medio de homocigosidad esperada bajo la hipótesis de neutralidad. Si el valor medio de la homocigosidad esperada según las proporciones de Hardy-Weinberg está fuera del intervalo (L95-U95), el test es significativo y se puede pensar que la selección podría estar actuando en el *locus* implicado. Si el valor "medio" está dentro del intervalo de confianza, el test no es significativo y el *locus* en cuestión puede considerarse neutral (CAUJAPÉ-CASTELLS, 2006).

#### 3.5.3. Probabilidad de pérdida de alelos

Se estima la probabilidad de pérdida (*L*) de los alelos de baja frecuencia en una población o probabilidad de que una muestra de tamaño *N* no contenga un alelo con frecuencia poblacional *p*, utilizando la expresión:  $L = (1-p)^{2N}$  (BENGTSSON *et al.*, 1995) para los alelos con frecuencia  $< 0.5$  y presentes sólo en el 50% o menos de las poblaciones muestreadas (CAUJAPÉ-CASTELLS & PEDROLA-MONFORT, 2004; CAUJAPÉ-CASTELLS, 2006). Se calculan y representan las probabilidades de pérdida esperada  $L_e$  y observada  $L_o$ . Para el cálculo de la probabilidad de pérdida esperada ( $L_e$ ) se asume que los alelos presentan la misma frecuencia en las todas las poblaciones y que no hay ninguna variación geográfica de las frecuencias alélicas.

Estos valores se utilizan para dos análisis de regresión lineal, donde la frecuencia de cada alelo se representa en el eje X, y el  $-\log(L_o)$  y  $-\log(L_e)$  se representan en el eje Y. Siguiendo a BENGTSSON *et al.* (1995), se obtiene un valor de representatividad muestral

( $R$ ) por la relación entre la pendiente de la línea de regresión observada (basada  $L_o$ ) y la pendiente de la línea de regresión esperada (basada  $L_e$ ).  $R$  se interpreta como la probabilidad de que el muestreo de una sola población al azar represente todos los alelos raros incluidos en el análisis.

Los valores de  $R$  altos (cerca de 1) indicarían que el ángulo o pendiente entre las dos rectas de regresión ( $L_o$  y  $L_e$ ) son prácticamente los mismos, las dos rectas estarían muy cercanas y  $R$  representaría que no es probable la pérdida de alelos y que el muestreo genético de una sola población representaría la mayor parte de la variabilidad del conjunto analizado.

El cálculo de la probabilidad de pérdida se realiza con el programa TRANSFORMER 2.0 (CAUJAPÉ-CASTELLS & BACCARANI-ROSAS, 2004).

#### 3.5.4. Análisis de autocorrelación espacial

La distribución espacial de la variabilidad genética dentro de las poblaciones se evalúa mediante un análisis de autocorrelación espacial (SOKAL 1979; GRIFFITH 1987). Este análisis puede definirse como la relación entre los valores de una variable (genotipos o alelos) en función de su distribución en el espacio donde adquiere un valor determinado (GRIFFITH, 1987). Las variables se refieren a los genotipos de los individuos y representan a los alelos detectados y las unidades espaciales son las coordenadas cartesianas de los mismos (apartado 3.1 y Anexo del Capítulo de Introducción) que definen la posición relativa de los individuos en las 12 poblaciones de Gran Canaria estudiadas.

Se construyen matrices de conexión (distancia) de los individuos muestreados a partir de las coordenadas cartesianas asociadas a cada uno de ellos. Sólo se incluyen en el análisis los alelos con frecuencia  $\geq 0.05$ . En el caso de *loci* di-alélicos, sólo se considera uno de los alelos para el análisis ya que el otro suministra información redundante. Los genotipos se codifican de forma que a los individuos homocigotos para un alelo se les da el valor de 1.0, a los heterocigotos se les asigna la frecuencia 0.5, y a los individuos que carecen del alelo les corresponde una frecuencia de 0.0 (HEYWOOD, 1991).

Se utiliza el Índice de Moran o  $IM$  (MORAN, 1948) como coeficiente de autocorrelación espacial, este parámetro oscila entre -1 y +1. Cuando  $IM > 0$ , la autocorrelación espacial es positiva lo que significa que los puntos que presentan valores similares para la variable tienden a estar cercanos en el espacio. Cuando  $IM < 0$ , los puntos con valores similares tienden a estar separados en el espacio.

En los correlogramas (construidos a partir de los cambios de  $IM$  según cinco clases de distancias) se calculan por extrapolación directa las intersecciones de los puntos con el valor "0" del eje X para estimar el tamaño de las áreas genéticamente homogéneas (SOKAL, 1979). Las matrices de distancia geográfica, los correlogramas (representación gráfica de los valores de  $IM$  en el espacio, dibujados considerando 5 clases de distancia) y su nivel de significación se calculan con el programa SAAP (Wartenberg, 1983).

Esta metodología es adecuada para detectar individuos emparentados genéticamente por dos razones: i) el coeficiente de auto-correlación espacial ( $IM$ ) puede equipararse al coeficiente de relación genética  $\rho$  de Wright (1922) según COCKERHAM (1969) y BARBUJANI (1987), proporcionando una estimación del grado de parentesco entre los individuos muestreados y, ii) cuando se detecta autocorrelación espacial positiva puede estimarse el diámetro de las áreas genéticamente homogéneas (CAUJAPÉ-CASTELLS, 2006).

### 3.6. ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES

Las medidas de diversidad genética dentro de las especies estiman la diversidad total disponible en las mismas y no deben ser confundidas con la manera en que se distribuye la diversidad entre las poblaciones ya que especies con la misma variación genética, pueden tener niveles diferentes de diversidad dentro y entre sus respectivas poblaciones (WRIGHT, 1931, 1951; COCKERHAM, 1969; NEI, 1972, 1973; 1978, 1987; HAMRICK & GODT, 1989, 1996 y 1997).

#### 3.6.1. Índice de Fijación ( $F_{IS}$ ) o coeficiente de *inbreeding* y tasa de alogamia ( $t$ )

El índice de Fijación  $F$  ( $F_{IS}$ ) definido por WRIGHT (1931) se conoce también como coeficiente de *inbreeding* o de consanguinidad. Se calcula para cada *locus* polimórfico utilizando la fórmula de HARTL & CLARK (1989):  $F=1-(H_o/H_e)$  donde  $H_o$  es la heterocigosidad observada y  $H_e$  la heterocigosidad esperada. Posteriormente se obtiene la media de todos los *loci* ( $F$ ).

Este índice mide las desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg en las poblaciones pudiendo indicar del incremento de la homocigosidad debida a la incidencia de apareamientos entre parientes cercanos de una población.

Los valores de  $F$  ( $F_{IS}$ ) oscilan entre -1 y +1, de manera que, en una población que se reproduce por autogamia obligada, el valor de  $F=1$  lo que significa que no hay heterocigotos. Valores de  $F$  es a cercanos a cero, indican que la población está en equilibrio de Hardy-Weinberg, se produce panmixia o apareamiento al azar y no existe ni exceso ni defecto de homocigotos. Por el contrario, los valores de  $F$  negativos indican un exceso de heterocigotos. Para el cálculo del coeficiente de *inbreeding*  $F$  se utiliza el programa BIOSYS-1.

La tasa de alogamia ( $t$ ) de una población se puede expresar como  $t=1-s$  donde  $s$  es la tasa de autogamia (KESSELI & JAIN, 1985; KARRON, 1987; BARRETT & HARDER, 1996; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001). La *tasa de alogamia*  $t$  se calcula también en función de la expresión de Hardy-Weinberg a partir del coeficiente de endogamia  $F$  por la fórmula:  $t=(1-F)/(1+F)$  donde  $F$  es el *índice de fijación* o *coeficiente de inbreeding* (WEIR, 1990; AGREN & SCHEMSKE, 1993). Los valores de  $t$  oscilan entre 0 y 1.

#### 3.6.2. *Inbreeding depression* ( $\delta$ ) o pérdida de vigor por endogamia

La *pérdida de vigor por endogamia* (*inbreeding depression*) afecta a la estructura de las poblaciones naturales de las especies parcialmente xenógamas e influye en la evolución de los sistemas de cruzamiento, por lo tanto se considera necesario conocer su presencia mediante la estimación del llamado coeficiente de *inbreeding depression* " $\delta$ " (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; RITLAND, 1990; BARRETT & KOHN, 1991; LANDE, SCHEMSKE & SCHULTZ, 1994; BARRETT & HARDER, 1996).

Estos autores, especialmente RITLAND (1990) ha desarrollado un método para estimar la cantidad de *pérdida de vigor por endogamia* a partir de datos moleculares de isoenzimas fundamentado en la *heterocigosidad* o coeficiente de *inbreeding*  $F$  ( $1-H_o/H_e$ ) por el cual se obtiene la *tasa autogamia* ( $s$ ) y *alogamia* ( $t$ ), asumiendo que en las poblaciones de especies perennes el coeficiente  $F$  tiende a mantenerse constante en cada generación. Se asume como vigor de la población  $W=2Ft/s -sF$  y como *coeficiente de inbreeding depression*  $\delta=1-W=1-2Ft/s(1-F)$ . Según FOX (2005) se esperan coeficientes negativos ( $\delta$ ) cuando hay

niveles altos de *heterocigotos* ( $H_o$ ) o *tasa de alogamia* ( $t$ ) y revelarían los problemas de la población causados por los *alelos perjudiciales recesivos* en heterocigosis (LANDE, SCHEMSKE & SCHULTZ, 1994; HUSBAND & SCHEMSKE (1996).

Como se ha descrito en el Capítulo II de Sistemas de Cruzamiento, ante la posibilidad de cruzamientos mixtos en todas las poblaciones alógamas, algunos autores creen conveniente el cálculo de *inbreeding depression* ( $\delta$ ) dependiendo de los índices de autoalogamia de cada población (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987), este valor (aunque sobredimensionado) puede determinar también el vigor, según la relación de frutos o semillas producidas entre flores auto-polinizadas ( $W_s$ ) y flores con polinización cruzada ( $W_c$ ):  $\delta=1-(W_s/W_c)$ . Como la para tasa de alogamia, se confrontan los valores de *inbreeding depression* obtenidos a partir de los dos tipos de datos (producción de semillas y de heterocigotos ( $H$ ) según valores de  $F$ ,  $s$  y  $t$ ).

### 3.6.3. Tamaño efectivo de la población ( $N_e$ )

El tamaño efectivo de las poblaciones naturales ( $N_e$ ) se refiere al número de individuos reproductores o individuos en flor y se considera necesario para evaluar los mecanismos de diferenciación genética en las poblaciones naturales (HUSBAND & BARRETT, 1992). En los modelos teóricos,  $N_e$  considera el nº de individuos reproductores en una población ideal en la que los individuos se aparean al azar. La magnitud de este parámetro ( $N_e$ ) determina la cantidad de error de muestreo entre generaciones que causa *deriva genética* (fluctuaciones al azar en las frecuencias alélicas).

Desde un punto de vista molecular,  $N_e$  se considera directamente relacionado con la tasa de autogamia ( $s$ ) y se puede calcular como una función de la misma (HUSBAND & BARRETT, 1992):  $N_e=N(2-s)/2$ , donde  $s$  es la proporción de *progenie* derivada de autofertilización y  $N$  es el número medio de individuos censados. Cuando la autogamia es completa ( $s=1$ ),  $N_e$  disminuirá a  $1/2 N$  porque la pérdida de variación es similar a la de una población haploide de tamaño  $N$ .

Un método alternativo es el propuesto por Crawford (FRANKEL, BROWN & BURDON, 1995) calculado a partir de  $F$ :  $N_e=N/(1+F)$  donde  $N$  es el tamaño de la población y  $F$  el índice de fijación.

### 3.6.4. Desviación del equilibrio Hardy-Weinberg. Test de la Chi-cuadrado

Se calculan las posibles desviaciones significativas del equilibrio Hardy-Weinberg utilizando el test no paramétrico de  $\chi^2$ . Cuando la probabilidad  $P=1$ , se considera que el *locus* está en equilibrio de H-W, y cuando  $P \neq 1$ , indica exceso o defecto de heterocigotos en la población analizada. En este estudio se ha considerado como *loci* en equilibrio los que mostraban una probabilidad  $P \geq 0.970$ . Para el cálculo de  $\chi^2$  se ha utilizado el programa BIOSYS-1 v1.7.

### 3.6.5. Estructura genética. Flujo génico ( $Nm$ )

La estructura genética de una población o núcleo de población puede ser definida como la distribución no al azar de los alelos y/o genotipos en el espacio o en el tiempo (HAMRICK, 1987). Los estadísticos de la estructura y diversidad genética entre poblaciones más ampliamente utilizados y más informativos son los  $F$  estadísticos de WRIGHT (1951) y los estadísticos de NEI (1973).

### 3.6.5.1. Estadísticos de Wright

Los  $F$  estadísticos de WRIGHT (1951) se fundamentan en las desviaciones de las frecuencias genotípicas esperadas bajo apareamiento al azar. La desviación total ( $F_{IT}$ ) se descompone en las desviaciones entre poblaciones ( $F_{ST}$ ) y las desviaciones dentro de las poblaciones ( $F_{IS}$ ), donde  $F_{IS}=(H_e-H_o)/H_e$  pudiendo variar entre (-1) y (+1).

Estos parámetros están relacionados por la siguiente fórmula:  $1-F_{IT}=(1-F_{ST})(1-F_{IS})$ .

### 3.6.5.2. Estadísticos de Nei

Los estadísticos de diversidad genética de NEI (1973) descomponen la diversidad genética total ( $H_T$ ) en la diversidad genética media dentro de las poblaciones ( $H_S$ ) y la diversidad genética media entre las poblaciones ( $D_{ST}$ ). De manera que:  $H_T=H_S+D_{ST}$ .

Se define como  $G_{ST}$  la proporción de diversidad genética media entre poblaciones relativa a la diversidad genética total ( $D_{ST}/H_T$ ).

NEI (1973) demostró que el estadístico  $G_{ST}$  (basado en los alelos) es equivalente al estadístico  $F_{ST}$  (basado en la heterocigocidad). Estos dos estadísticos se pueden utilizar por tanto de forma alternativa (HAMRICK, 1987).

Hay que considerar que  $F_{ST}$  (basado en la heterocigocidad) refleja la acción conjunta de la *deriva* que tiende a diversificar las poblaciones y el *flujo génico* que tiende a homogenizarlas, siendo por tanto un indicador de la cohesión genética de las poblaciones. Los valores altos indicarían poca cohesión y viceversa.

En primer lugar se calculan los valores de  $F_{ST}$  y  $G_{ST}$  entre poblaciones como entidades diferentes sin tener en cuenta su adscripción taxonómica. En segundo lugar se calculan los parámetros  $F_{ST}$  y  $G_{ST}$  para los taxones con más de una población *P.filifolia* (4), *P.ornata* (3) y *P.intermedia* (3). Por último, se comparan las poblaciones no adscritas a ningún taxon (POA, POVE y PFCH) con las especies con varias poblaciones especialmente de Gran considerando. Se pretende valorar si al incluir estas poblaciones se altera la cohesión genética de los taxones, pudiendo ser consideradas (o no) como poblaciones adscritas a alguno de ellos.

Para calcular los  $F$ -estadísticos se utiliza el programa BIOSYS-1 1.7 y para calcular los estadísticos de NEI (1973) el programa GENESTAT-PC 3.31 (LEWIS & WHITKUS, 1993).

### 3.6.5.3. Flujo génico ( $N_m$ )

Se denomina *flujo génico* al cambio de frecuencias génicas de una población por movimiento de gametos (polen) o individuos (semillas) de un lugar a otro (SLATKIN, 1987) y su medida más común es la tasa de migración ( $m$ ).

El número de migrantes inter-poblacionales se evalúa indirectamente a partir de las diferencias en las frecuencias alélicas de las poblaciones por medio de la fórmula de SLATKIN & BARTON (1989):  $N_m=1-F_{ST}/4F_{ST}$  o también  $N_m=1-G_{ST}/4G_{ST}$ , donde  $G_{ST}$  y  $F_{ST}$  son los componentes interpoblacionales de la diversidad genética total (NEI, 1973; WRIGHT, 1951).

Los valores de  $N_m$  superiores a 1, indican que hay intercambio de migrantes (polen o semillas) lo que presupone una distancia genética baja y la no diferenciación genética de las poblaciones. Cuando  $N_m < 1$ , no hay intercambio de migrantes que mantengan la cohesión genética, pudiéndose producir fragmentación de la población (SLATKIN, 1985; SLATKIN & BARTON, 1989).

El cálculo del flujo génico se lleva a cabo con el programa POPGENE 32 (YEH *et al.*, 1997).



#### 3.6.5.4. Estructura genética y aplicaciones a la conservación

La estrategia de muestreo del número de poblaciones indicada por CESKA, AFFOLTER & HAMRICK (1997) con el objetivo de conseguir representar el 99% de la variabilidad genética de los taxones en los bancos de semillas (conservación *ex situ*) se fundamenta en la fórmula:  $P=1-G_{ST}^n$ , donde  $n$  es el número de poblaciones a muestrear y  $P$  es la proporción de la variación genética detectada entre poblaciones. Se utiliza el  $G_{ST}$ , estadístico de estructura poblacional de NEI (1973) considerado adecuado porque parece tener más sentido biológico que otros parámetros similares ya que es el más sensible a la diferenciación poblacional estimada a través de la variación de frecuencias alélicas entre poblaciones. No obstante un inconveniente potencial de la aplicación generalizada de la fórmula es que asume niveles parecidos de variación genética en todas las poblaciones consideradas (CESKA, AFFOLTER & HAMRICK, 1997; CULLEY *et al.*, 2002; CAUJAPÉ-CASTELLS, 2006 y 2008).

En esta memoria se aplica la fórmula utilizando el  $G_{ST}$  estimado en: i) las 17 poblaciones estudiadas de *Parolinia*, sin tener en cuenta su adscripción taxonómica, ii) las 12 poblaciones estudiadas de Gran Canaria, sin tener en cuenta su adscripción taxonómica y iii) los taxones con más de una población *P.filifolia* (4), *P.ornata* (3) y *P.intermedia* (3).

### 3.7. DISTANCIA GENÉTICA ENTRE POBLACIONES

Las relaciones genéticas entre poblaciones se estiman mediante el cálculo de la identidad y distancia genética de NEI (1972) a partir de las frecuencias alélicas.

#### 3.7.1. Relaciones de identidad y distancia genética. Taxonomía numérica

La identidad genética ( $I$ ) de NEI (1972) indica el grado de similitud y se calcula a partir de la fórmula  $I = \sum x_i y_i / (\sum x_i^2 \sum y_i^2)^{0.5}$ , donde  $x_i$  e  $y_i$  son las frecuencias de cada uno de los  $i$  alelos detectados en los núcleos o poblaciones  $x$  e  $y$ . Para poblaciones que no comparten alelos  $I=0$ , mientras que para poblaciones que tienen idénticas frecuencias alélicas,  $I=1$  (HAMRICK & GODT, 1996).

La distancia genética de Nei ( $D$ ) viene dada por la fórmula  $D=-\log_e(I)$  que cuantifica el grado de diferenciación genética entre pares de poblaciones basándose en el polimorfismo molecular según los datos de frecuencias alélicas. Los valores de  $I$  y  $D$  se presentan generalmente en matrices cuadradas de valores apareados de medias de todos los *loci*.

Para el análisis de cluster por el método UPGMA se ha utilizado la distancia genética de NEI (1972) con el programa NTSYS-2.11 (ROHLF, 1998).

Como se explica en el capítulo IV de morfometrías, a partir de la matriz de frecuencias alélicas, se aplican también técnicas de ordenación del análisis de proximidad (MDS) y del análisis de componentes principales (ACP) a las que se les superpone un MST (árbol de expansión mínima).

Asimismo, se hace una estimación de las relaciones filogenéticas de los taxones y poblaciones de *Parolinia* por el método *Neighbor-Joining* (vecino más próximo) con el programa NTSYS-2.11, que se confronta posteriormente con la filogenia molecular según ADNn y ADNcp (JAÉN *et al.*, 2007).

### 3.7.2. Test de Mantel

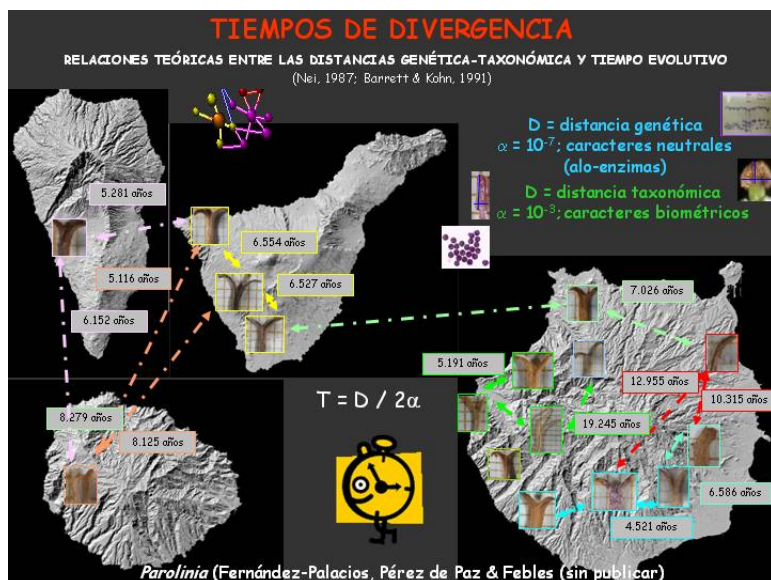
Este es un procedimiento estadístico que calcula la correlación entre pares de matrices de distancia y su significación. El test de Mantel relaciona matrices de distancia geográfica (km), distancia genética (NEI, 1972) y flujo génico entre poblaciones. Para la realización del test de Mantel se utiliza el programa NTSYS-2.11 y XLSTAT (ADDINSOFT, 2008).

### 3.7.3. Tasas de mutación y tiempo de divergencia entre poblaciones y especies

En las últimas décadas, se ha estudiado en un gran número de proteínas la relación entre el número de sustituciones de aminoácidos y el tiempo evolutivo, demostrándose que el número de sustituciones se incrementa con el tiempo evolutivo (NEI, 1987).

Nei presenta un procedimiento para calcular el *tiempo de divergencia* en función de la identidad o distancia genética y de la tasa media de sustitución de aminoácidos (proteína) detectable electroforéticamente (PARKS & WENDEL.1990; RUIZ *et al.* 2004).

Como señala NEI (1987) respecto a la relación entre la distancia genética y estimación de las mutaciones (sustitución de aminoácidos) que evolucionan paralelamente al tiempo de



divergencia, se considera que la tasa de sustitución de los aminoácidos en las proteínas (genes) es constante por año. Por tanto, si la distancia genética es proporcional al número de sustituciones o mutaciones, también será proporcional al tiempo evolutivo, propiedad que se puede utilizar para estimar el *tiempo de divergencia* (t) o *evolutivo* entre dos poblaciones o

especies: Distancia genética  $D = -\log_e I = 2\alpha t$  (9.54).

En esta ecuación  $D$  mide el número de sustituciones por *locus* entre dos poblaciones ( $2\alpha t$ ). Se estima que la tasa media de sustitución detectable por electroforesis es de  $10^{-7}$  por *locus* y año. Por tanto, si se asume que  $\alpha = 10^{-7}$ , se puede estimar el valor de t si se conoce el valor de  $D$  (NEI, 1987):  $t = D/2\alpha = 5 \times 10^6 D$ .

De la misma manera para los caracteres morfológicos, se puede estimar el *tiempo de divergencia* (t) o *tiempo evolutivo* entre poblaciones, una vez estimada la *distancia taxonómica* ( $D_T$ ) entre las mismas, partiendo de la tasa de mutación espontánea ( $\alpha$ ) de los caracteres métricos o cuantitativos, estimada en 1/1000 por generación. Tomando como punto de partida la ecuación de NEI (1987):  $t = D_T/2\alpha = D_T \times 1000 / 2 = 500 \times D_T$

La tasa de mutación para los caracteres morfológicos cuantitativos es  $\alpha = 10^{-3}$  (BARRET & KOHN, 1991).

### 3.8. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN ENTRE LA DIVERSIDAD GENÉTICA Y SISTEMAS DE CRUZAMIENTO

Se llevan a cabo análisis de correlación (Pearson y Spearman) con el programa XLSTAT (ADINSOFT, 2008) entre la diversidad genética y parámetros asociados a los sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva de las poblaciones naturales de *Parolinia*.

#### 3.8.1. Correlaciones entre la diversidad genética y parámetros asociados a los sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva de las poblaciones naturales

El análisis de correlación se lleva a cabo con 8 indicadores básicos de variabilidad genética obtenidos a partir de la técnica de electroforesis de *isoenzimas*, que estiman la cantidad o niveles de diversidad dentro de las poblaciones y especies: porcentaje de *loci* polimórficos ( $P$ ), nº total de alelos ( $A_T$ ), nº de alelos exclusivos ( $A_{ex}$ ), nº de alelos por *locus* ( $A_l$ ), heterocigosidad observada ( $H_o$ ), heterocigosidad esperada ( $H_e$ ), tasa de alogamia ( $t$ ) y/o coeficiente de *inbreeding* o índice de fijación ( $F$ ).

Asimismo se incluyen variables la talla poblacional ( $N$ ) implicadas en los sistemas de cruzamiento y éxito reproductivo de las de las poblaciones naturales de *Parolinia* relacionadas con el vigor de los individuos, incluyendo algunas biometrías de la flor (Capítulos II y IV).

#### 3.8.2. Correlación de los indicadores de diversidad genética y parámetros asociados a los sistemas de cruzamiento, cromosomas y talla poblacional en la familia Brassicaceae

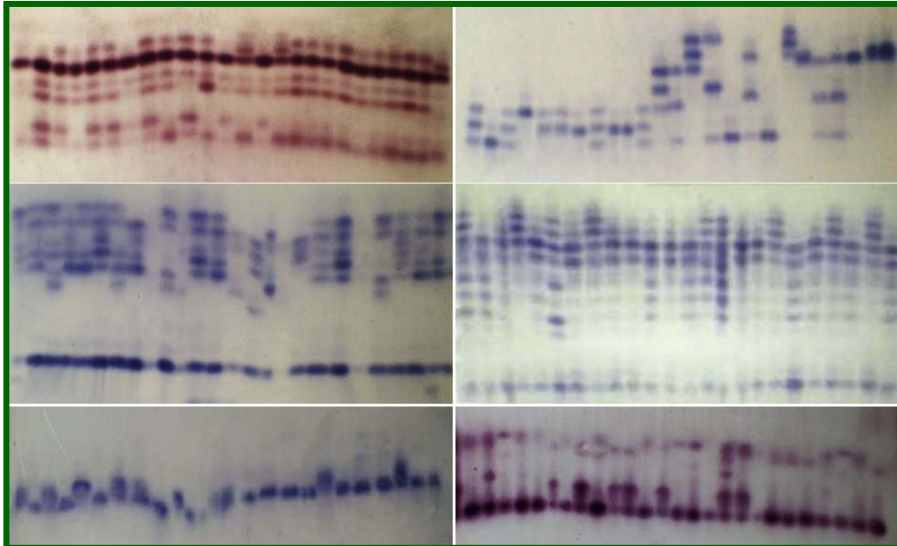
En los taxones de la familia Brassicaceae se confrontan y analizan, mediante el test de correlación y análisis Kruskal-Wallis, los parámetros de diversidad genética por aloenzimas ( $P$ ,  $A_l$ ,  $H_e$ ,  $H_o$ ,  $t$  y/o  $F$ ) con datos de biología reproductiva, cromosomas y otras variables ecológicas como talla poblacional y rango geográfico.

Los datos de diversidad genética, biología reproductiva, cromosomas y variables ecológicas de los distintos taxones se obtienen a partir recopilación bibliográfica. Se tienen en cuenta variables como: presencia del sistema de auto-incompatibilidad esporofítico homomórfico (SSI), sistemas de cruzamiento, nº de cromosomas ( $2n$ ), nº básico ( $x$ ) y nivel de ploidía, así como variables ecológicas como la talla poblacional y rango geográfico o nº de poblaciones.

Las variables y codificaciones son: Presencia de auto-incompatibilidad esporofítica homomórfica (SSI): compatibilidad (SC) o ausencia de SSI (0), parcial o taxones con poblaciones SC y SSI (1) y completa con SSI en todas las poblaciones (2). Sistemas de cruzamiento: autogamia facultativa (AF=1), xenogamia facultativa (XF=2) y xenogamia obligada (XO=3). Número de cromosomas:  $2n$  y  $2n$  codificado: 12-16 (1), 18-20 (2), 21-30 (3), >32 (4). Número básico ( $x$ ) y nivel de ploidía. Talla poblacional: < 50 individuos (1); 51-500 (2); 501-2500 (3), 2501-10000 (4); >10000 (5). Rango geográfico (número de poblaciones): < 3 (1), 4-10 (2), 11-30 (3), 31-50 (4), > 50 continental (5).

Los géneros y taxones analizados se muestran en el Anexo 3.





### CAPÍTULO III



## Resultados

## 4. RESULTADOS

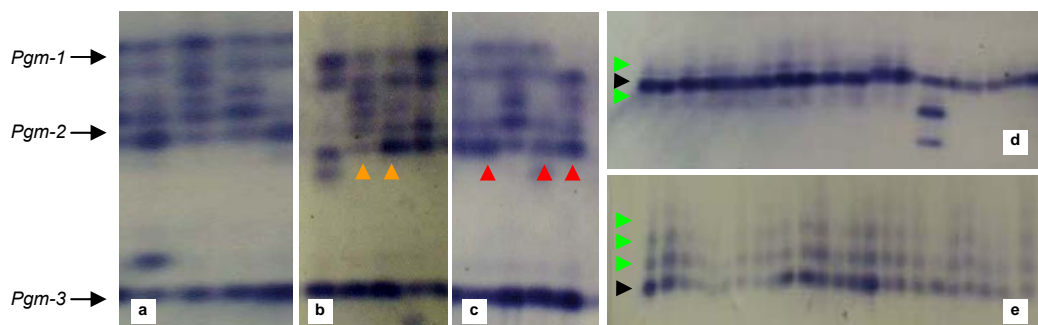
### 4.1. INTERPRETACIÓN DE ISOENZIMAS. BANDAS MÚLTIPLES

En todas las poblaciones de *Parolinia*, los geles obtenidos presentan con frecuencia patrones de *bandas* o *electromorfos múltiples* que no concuerdan con los modelos establecidos para los taxones diploides según GOTLIEB (1982) y KEPHART (1990).

De las 12 enzimas ensayadas, dos (GDH y LAP) no se interpretan por mala resolución, cuatro (ACP, EST, ME y SKD) revelan un comportamiento típico diploide según GOTTLIEB (1984) y las 6 restantes muestran *modelos complejos de bandas* que podrían ser el resultado de *duplicaciones genéticas* según KEPHART (1990) y ANDERSON & WARWICK (1999). Aún así, cuatro de estas 6 enzimas (IDH, MDH, PGI y PGM) se han interpretado aunque quizás requieran estudios de progenie que revelen el auténtico modelo de transmisión genética. Las dos enzimas restantes (GOT y 6-PGD) presentan un patrón muy complicado y no se han interpretado hasta el momento.

#### 4.1.1. Duplicaciones. Evidencias indirectas: bandas múltiples, número de *loci*, número de alelos e intensidad de bandas

En la mayoría de las Brassicaceae se observan *patrones de bandas múltiples* que pueden representar la variación alélica de un sólo *locus* o de diferentes *loci* de un enzima. Estos patrones de *bandas múltiples* se consideran además evidencias indirectas que sugieren la presencia de *duplicaciones genéticas* (WENDEL & WEEDEN, 1989; KEPHART, 1990; WERTH *et al.*, 1993; ANDERSON & WARWICK, 1999; WILLIAMSON & WERTH 1999; FERNANDEZ-PALACIOS *et al.*, 2004 y 2006).



**Figura 3.1.- Evidencias indirectas de duplicaciones en *P.ornata*.** Enzima PGM: más *loci* de los esperados (a), ► más alelos o electromorfos de los esperados por *locus* (b) y ► heterocigotos asimétricos interpretados como homocigotos (c). Enzima PGI: ► electromorfos interpretados como homocigotos y ► bandas fantasmas: artefactos o posibles silenciamientos génicos (d, e).

La interpretación en estos modelos de *bandas múltiples* se complica, en los patrones de *heterocigotos clásicos* de enzimas monómeras (1:1), dímeras (1:2:1), tetrámeras (1:4:6:4:1), etc, cuando se observan *electromorfos* de *intensidad* diferente a la esperada según las enzimas.

En los patrones de *electromorfos múltiples* detectados, se han diferenciado los *alelos* que corresponden a un *locus* aloenzimático de los que pertenecen a otros *loci*, mediante la comparación de los distintos individuos y la confrontación con otros modelos de Brassicaceae.

4.1.1.1. Detección de más loci de los esperados en las enzimas MDH y PGM

En general el número de loci para un determinado enzima es altamente conservativo (GOTTLIEB, 1984). Según diversos autores, los enzimas PGM y MDH presentan dos y tres loci respectivamente (SOLTIS, SOLTIS, & GOTTLIEB, 1987; WEEDEN & WENDEL, 1989; KEPHART, 1990). Sin embargo en *Parolinia* se han detectado tres loci en PGM en lugar de dos (Figs.3.1 y 3.2) y cuatro loci en MDH en lugar de tres (Fig.3.3).

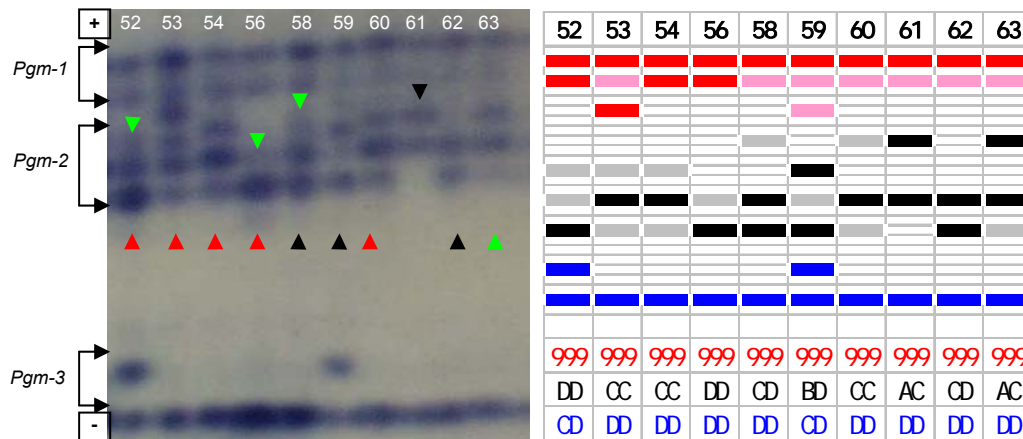


Figura 3.2.- Patrón del enzima PGM en *P. ornata* (POS). Se observan tres loci en vez de dos. Los colores rojo, negro y azul en el dibujo señalan los electromorfos interpretados como alelos y los colores rosa y gris las bandas fantasmas, de menor intensidad no asignadas a ningún alelo; ▶ heterocigotos asimétricos interpretados como homocigotos según la interpretación conservativa; ▶ heterocigotos normales; ▶ bandas fantasmas.

4.1.1.2. Detección de más electromorfos por locus en MDH, PGI y PGM

En las enzimas MDH, PGI y PGM, muchos individuos manifiestan más alelos o electromorfos de los esperados en la región correspondiente a cada locus (Figs.3.1- 3.2 y 3.3).

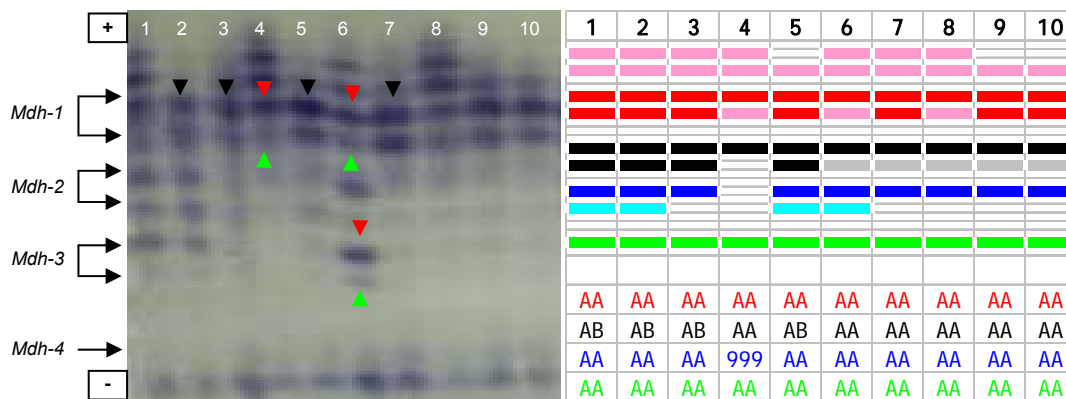
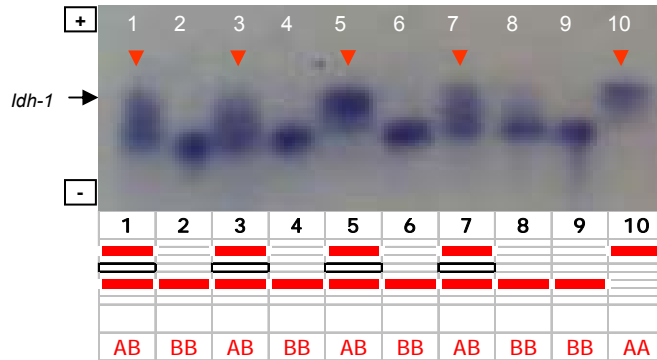


Figura 3.3.- Patrón del enzima MDH en *P. ornata* (POM). Se observan cuatro loci en vez de tres y más electromorfos de los esperados. Los colores rojo, negro, azul y verde en el dibujo señalan los electromorfos interpretados como alelos y los colores rosa, gris y turquesa las bandas fantasmas, de menor intensidad, no asignadas a ningún alelo; ▶ heterocigotos asimétricos interpretados como homocigotos según la interpretación conservativa; ▶ heterocigotos normales; ▶ bandas fantasmas. El locus *Mdh-4* no ha sido interpretado.

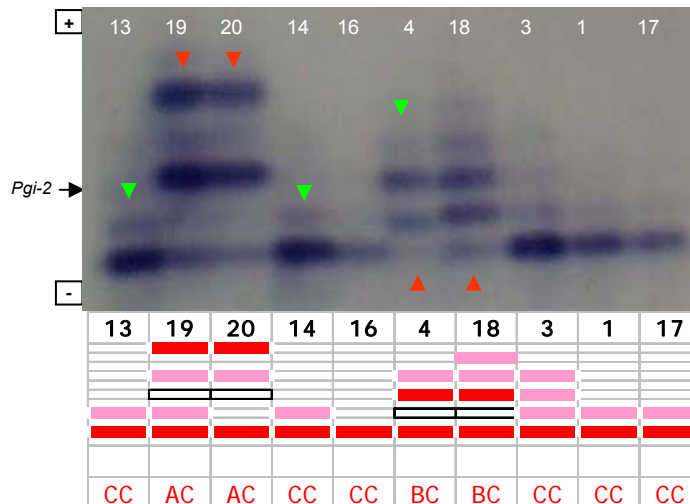
Por ejemplo en la PGM, enzima monómera (GOTTLIEB, 1984) el número máximo de *bandas* esperado en un diploide típico con dos *loci* es de cuatro y sin embargo, se pueden observar individuos con más de seis *bandas* o *electromorfos* (Figs.3.1a, b y 3.2).



**Figura 3.4.- Patrón del enzima IDH en *P. ornata* (POS) con un *locus* y su correspondiente interpretación.** El color rojo del dibujo señala los electromorfos interpretados como alelos y el blanco el heterodímero. ▶ heterocigotos asimétricos.

#### 4.1.1.3. Detección de heterocigotos asimétricos con bandas de intensidad diferente

En los *loci* asociados a las enzimas IDH, PGI, MDH y PGM, la presencia de bandas de intensidad diferente (Figs.3.1c, 3.2-3.5) que no se corresponden a los modelos de heterocigotos clásicos se han asumido como *heterocigotos asimétricos*, que delatan diferentes dosis alélicas según los individuos (ANDERSON & WARWICK, 1999; WILLIAMSON & WERTH, 1999).



**Figura 3.5.- Patrón de la enzima PGI en *P.ornata* (POM) con un *locus* y más electromorfos.** El color rojo del dibujo señala los electromorfos interpretados como alelos, el blanco el heterodímero y el rosa las bandas fantasmas no asignadas a ningún alelo; ▶ heterocigotos asimétricos y ► bandas fantasmas.

En *Parolinia* en el caso de enzimas monómeras los *heterocigotos asimétricos* han sido interpretados como *homocigotos* asociados a la banda de mayor intensidad y en las enzimas dímeras como *heterocigotos clásicos*.

#### 4.1.1.4. Detección de bandas fantasmas o de intensidad más débil

Asimismo la observación de electromorfos de intensidad más débil que migran muy cerca de las principales bandas, se han interpretado como *bandas fantasmas* (Figs.3.1 y 3.2-3.5).

Mientras algunos autores consideran estas bandas como artefactos de la técnica que se deben ignorar, la mayoría las asumen como *antiguas duplicaciones silenciadas* o en proceso de silenciamiento (KEPHART, 1990; ANDERSON & WARWICK, 1999; WILLIAMSON & WERTH, 1999; CRAWFORD *et al.*, 2001; etc.).

#### 4.1.2. Interpretación asumida. Enzimas monómeras y dímeros

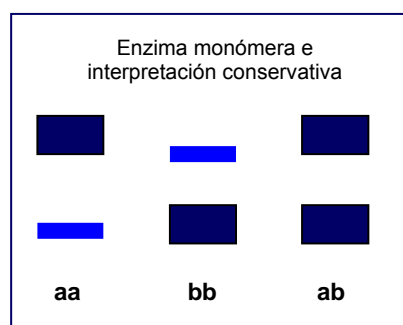
Los patrones de *bandas múltiples* detectados pueden ser interpretados como *heterocigotos asimétricos* o como *polimorfismos* producidos por duplicaciones genéticas resultado de diferentes dosis génicas en individuos con diferentes genotipos (ARÚS & ORTON, 1983; ARÚS & SHIELDS, 1983; BAYER & CRAWFORD, 1986; SOLTIS & RIESEBERG, 1986; MAHY *et al.*, 2000; WILLIAMS & ARNOLD, 2001; TYLER, 2004; AAGAARD *et al.*, 2005) pudiendo presentar dos alternativas:

a) *Asignación de genotipos a las bandas de desigual intensidad*. La interpretación se basaría en el establecimiento de un modelo subjetivo que asigna genotipos según la intensidad de cada una de las bandas.

b) *Asignación de genotipos en función de las dosis de alelos*. En esta interpretación se consideran las bandas o electromorfos como dosis alélicas diferentes.

En ausencia de un patrón repetido (constante) de intensidad en los distintos geles e individuos, que impide la identificación de genotipos e imposibilidad de conocer con certeza la composición alélica de los mismos y/o de estudios detallados de progenie que proporcionen un conocimiento sobre la herencia de cada uno de estos *loci* presumiblemente duplicados, en este trabajo para asignar los genotipos individuales, se asume una *interpretación conservativa*.

Según ésta interpretación, en las enzimas monómeras se consideran *homocigotos* tanto los individuos que poseen una sola banda como los que presentan bandas de diferente intensidad, y sólo se asignan genotipos *heterocigotos* a los individuos donde los heterodímeros correspondientes muestran igual intensidad (FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2004 y 2007).



En *Parolinia* en el caso de enzimas dímeros los posibles heterocigotos asimétricos (con heterodímeros de diferente intensidad) se han interpretado como heterocigotos clásicos.

Aunque esta interpretación suponga una subestimación de la variabilidad genética, es la que por el momento ofrece mayores garantías en la comparación de poblaciones y especies hasta que se conozcan mejor los mecanismos de la herencia de *loci* y la historia evolutiva del género. No se descarta evaluar otras interpretaciones posibles en un futuro próximo.

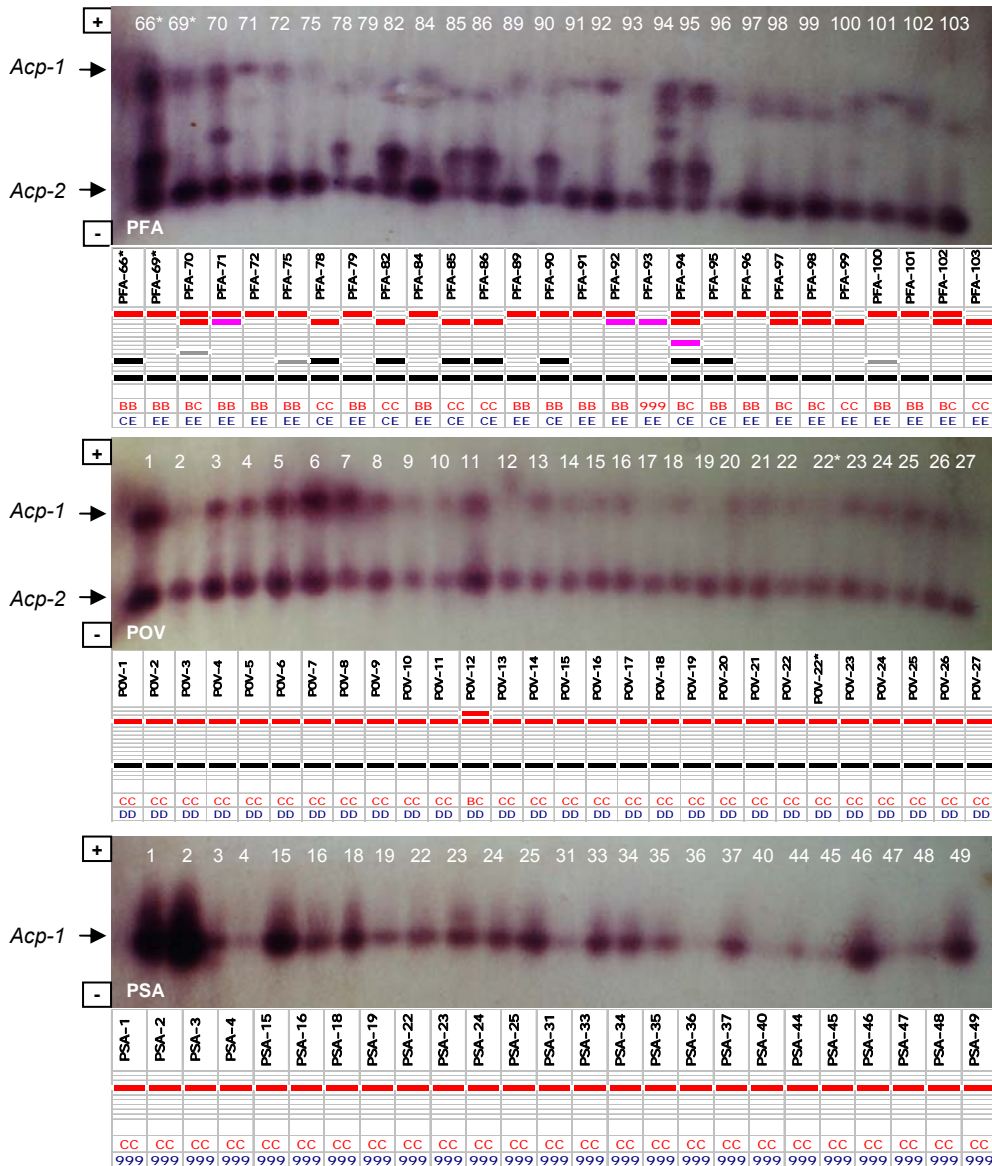


### 4.1.3. Enzimas monómeras y dímeros estudiadas e interpretación

Las enzimas ACP, EST y SKD presentan en general un patrón típico de enzima monómera con heterocigotos formados por dos bandas de igual intensidad.

#### 4.1.3.1. Acido fosfatasa (ACP, E.C.4.2.1.3)

La enzima ACP muestra dos zonas claras de actividad enzimática en la región central de la región anodal del gel, que fueron interpretados como dos *loci* (*Acp-1* y *Acp-2*), con 5 y 6 alelos respectivamente (Fig.3.6, Tabla 3.3).

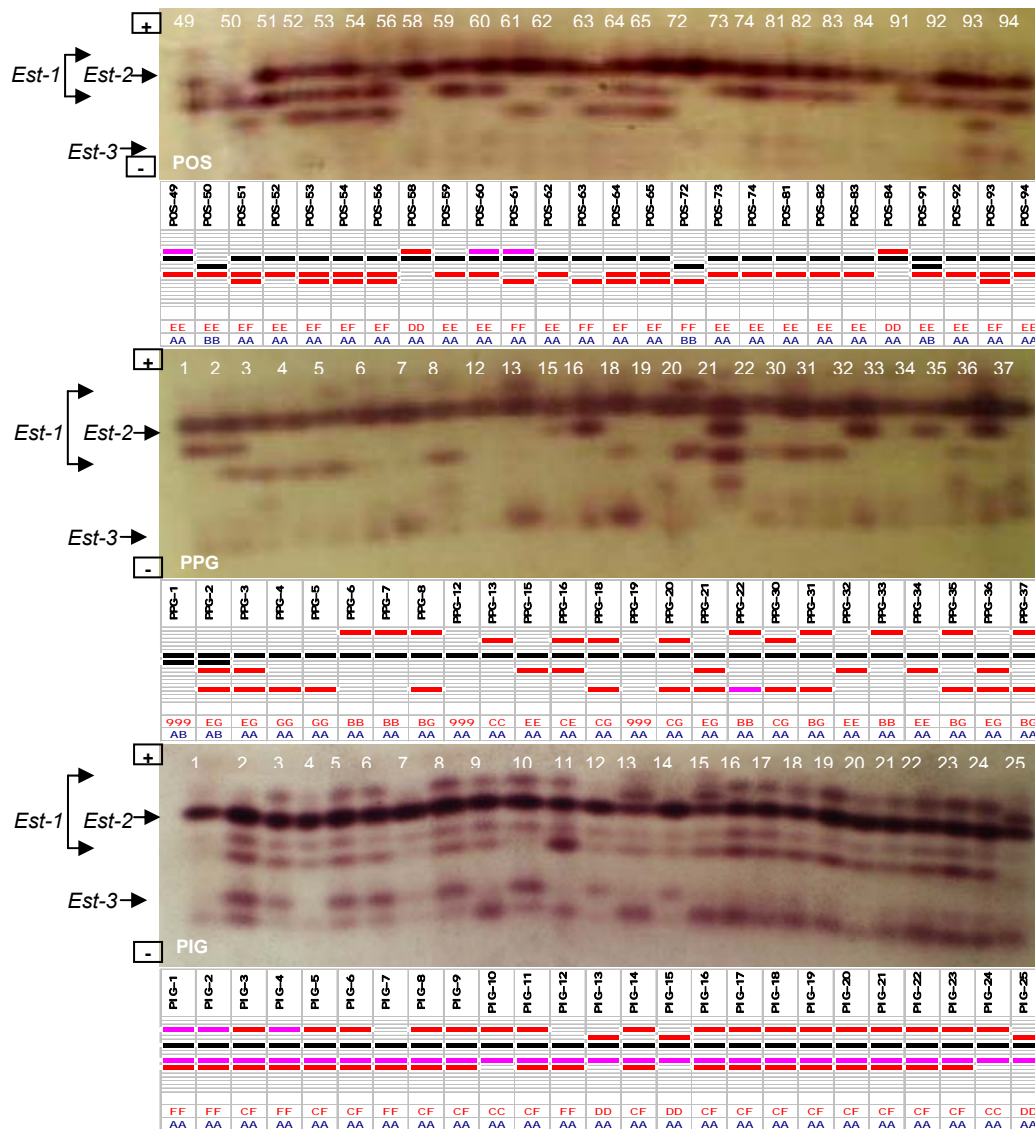


**Figura 3.6.- Patrón de la enzima ACP.** Se observan dos *loci* en *P. filifolia* (PFA) y *P. ornata* (POV) y un único *locus* en *P. schizogynoides* (PSA). Se muestran las interpretaciones donde los colores rojo y negro en el dibujo señalan los electromorfos interpretados como alelos y los colores rosa y gris las bandas fantasmas.

*P. schizogynoides* (PS) sólo muestra una zona clara de actividad en la región superior de la región anodal del gel (*locus Acp-1*), la aparente ausencia de un segundo *locus* en esta

especie se puede interpretar según GOTLIEB (1987) o SOLTIS, SOLTIS & TATE (2003) como una posible silenciación, mutación o delección cromosómica.

Se observa además la presencia de una o varias bandas de distinta intensidad que se consideran como *bandas fantasmas* y que se interpretan de forma conservativa como *homocigoto* asociado a la banda más fuerte (Fig.3.6).



**Figura 3.7.- Patrón de la enzima EST.** Se muestran geles de *P.ornata* (POS), *P.platypetala* (PPG) y *P.intermedia* (PIG) con tres *loci* y las interpretaciones correspondientes a la *Est-1* y *Est-2*. El *locus Est-3* no fue interpretado. Los colores rojo y negro en el dibujo señalan los electromorfos interpretados como alelos y el color rosa las bandas fantasmas.

#### 4.1.3.2. Esterasa (EST, E.C.3.1.1.)

La enzima EST exhibe tres *loci* segregantes (*Est-1*, *Est-2* y *Est-3*) en la parte superior de la región anodal del gel, *Est-1* con 9 alelos y *Est-2* con dos alelos que migran intercalados con los de *Est-1* y el *locus Est-3* no fue interpretado por su mala resolución. (Fig.3.7, Tabla 3.3). Ocasionalmente se observan bandas fantasmas.

4.1.3.3. *Sikímico deshidrogenasa (SKD, E.C.1.1.1.25)*

En la enzima SKD se observa un solo *locus* (*Skd-1*) con 5 alelos en total en la zona media de la región más anodal del gel. (Fig.3.8, Tabla 3.3).

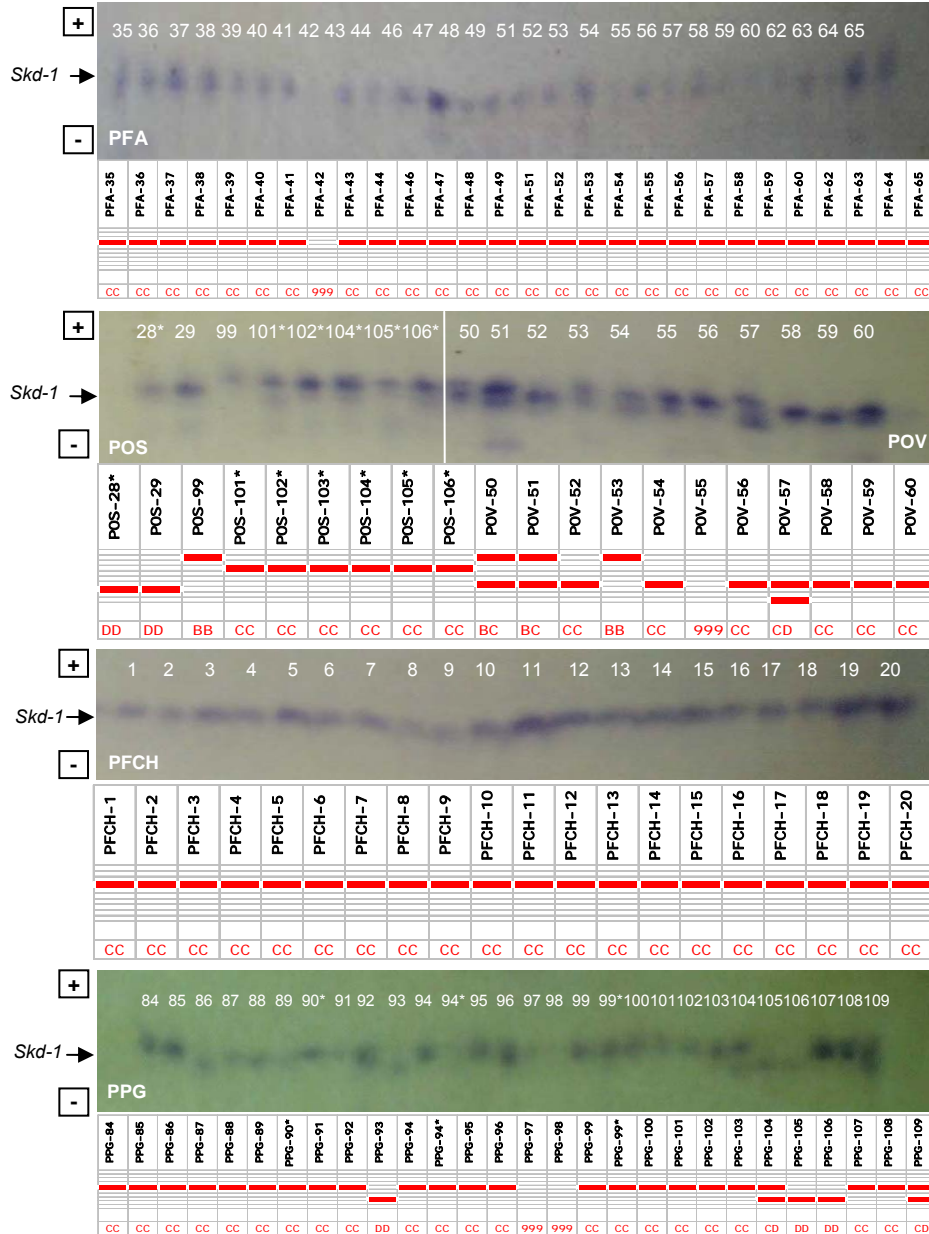


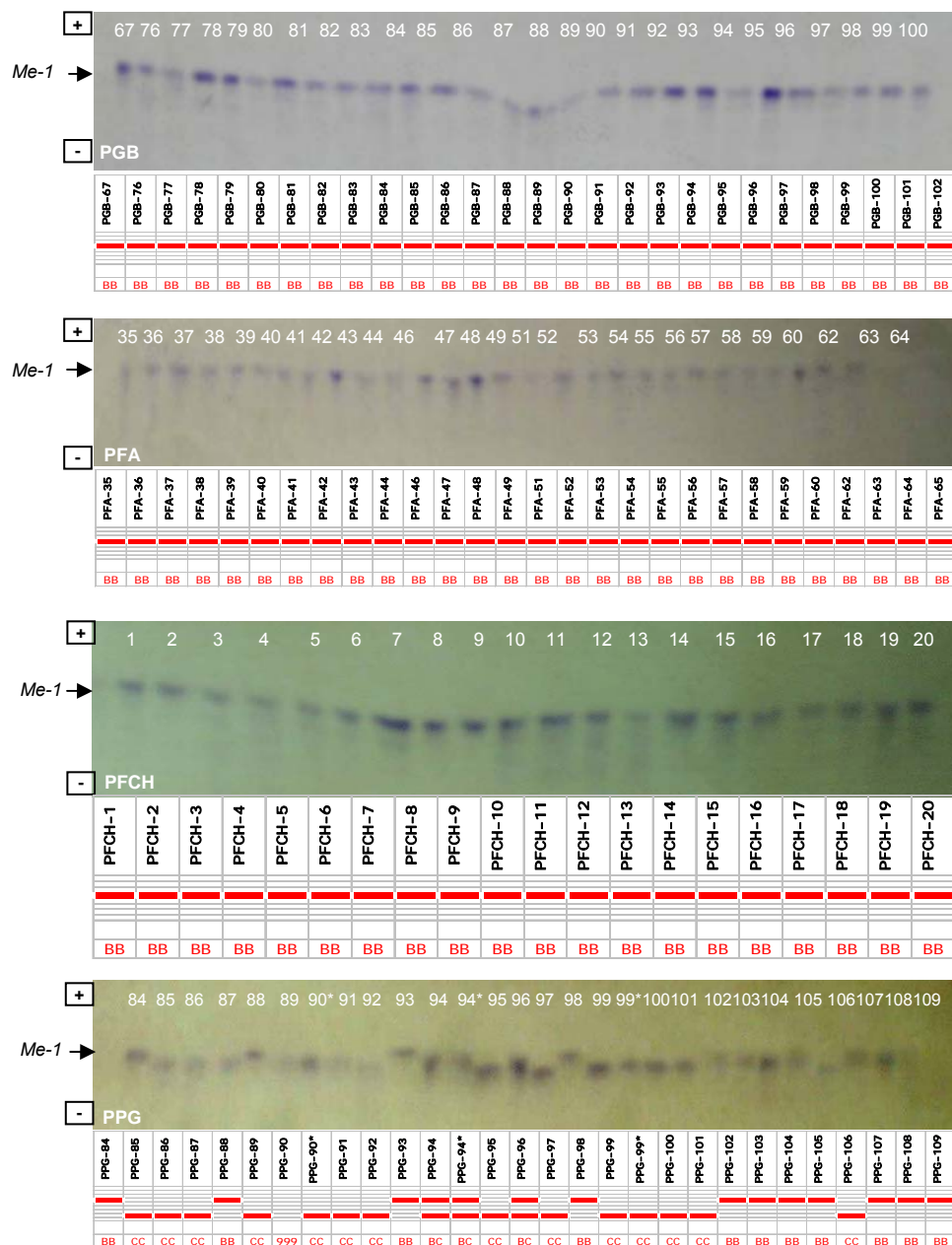
Figura 3.8.- Patrón de la enzima SKD con un único *locus* en *P. filifolia* (PFA), *P. ornata* (POS y POV), PFCH (sin adscripción) y *P. platypetala* (PPG) y sus correspondientes interpretaciones. El color rojo en el dibujo señala los electromorfos interpretados como alelos.

4.1.3.4. *Enzima málica (ME, E.C.1.1.1.40)*

La enzima ME muestra una sola región de actividad en la región central de la zona anodal del gel que fue designada como un *locus* putativo (*Me-1*) con cuatro alelos en total (Tabla 3.3).

## Resultados

Aunque se ha documentado su estructura cuaternaria como una enzima tetrámera con los heterocigotos mostrando cinco bandas (WEEDEN & WENDEL, 1989) o incluso como dímera (ANDERSON & WARWICK, 1999), en este trabajo los distintos geles obtenidos aconsejan su interpretación como una enzima monómera con los heterocigotos de dos bandas (Fig.3.10).

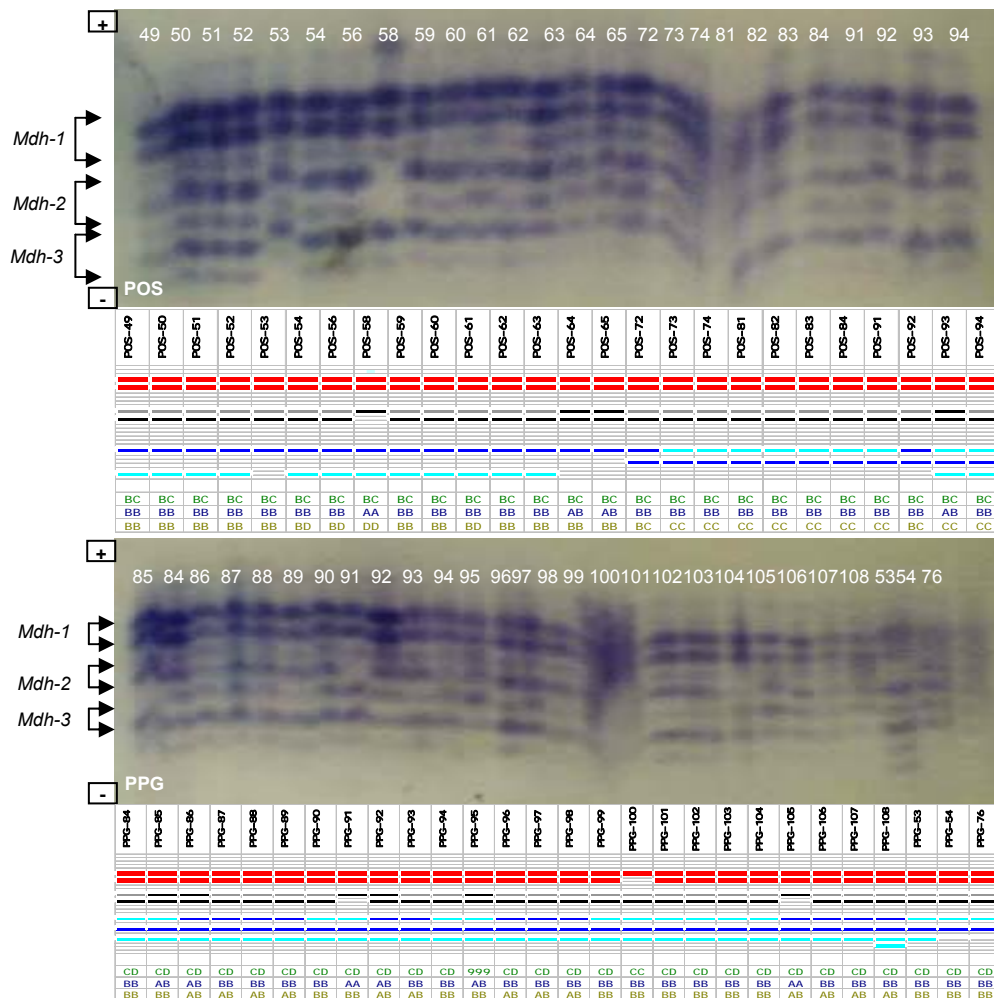


**Figura 3.9.- Patrón de la enzima ME con un único locus en *P. glabriuscula* (PGB), *P. filifolia* (PFA) y PFA (población sin adscripción) y *P. platypetala* (PPG) y sus correspondientes, interpretaciones donde el color rojo en el dibujo señala los electromorfos interpretados como alelos.**

Las enzimas IDH, MDH, PGI y PGM, muestran heterocigotos asimétricos y bandas fantasmas que no corresponden a los patrones típicos de enzimas monómeras (PGM) y dímeras (IDH, MDH y PGI).

4.1.3.5. Malato deshidrogenasa (MDH, E.C.1.1.1.37)

La enzima MDH muestra tres zonas de actividad enzimática en la zona central de la región anodal del gel que se designan como tres *loci* (*Mdh-1*, *Mdh-2*, *Mdh-3*) con cuatro, tres y cuatro alelos respectivamente (Tabla 3.3). Se observa también una región de débil actividad en la zona más baja de la región anodal, *locus Mdh-4*, que no ha sido interpretada por su mala resolución (Figs.3.3 y 3.10).



**Figura 3.10.- Patrón de la enzima MDH con tres *loci* en *P.ornata* (POS) y *P.platypteta* (PPG) y sus correspondientes interpretaciones. Los colores rojo, negro y azul en el dibujo señalan los electromorfos interpretados como alelos y los colores gris y turquesa las bandas fantasmas y/o electromorfos de menor intensidad en los heterocigotos asimétricos, no asignados a ningún alelo.**

Aunque la MDH se considera dímera (VALLEJOS, 1983; WEEDEN & WENDEL, 1989; KEPHART, 1990; MURPHY *et al.*, 1996), los patrones detectados en la mayoría de casos, con numerosas variaciones observadas en el número de bandas por individuo y en su intensidad, no permitían interpretarla de esta manera.

Toda vez que en algunos casos la estructura cuaternaria de la MDH ya se ha visto alterada e incierta por el pH (CHEN & SMITH, 2001), a efectos comparativos se ha considerado la presencia/ausencia de bandas de manera que: una sola banda se asocia a un homocigoto para ese alelo y dos bandas de igual intensidad se equiparan a un heterocigoto con los dos alelos correspondientes. La presencia de dos bandas de distinta

intensidad se interpreta de forma conservativa como *homocigoto* asociado a la banda más fuerte y no como heterocigoto asimétrico.

#### 4.1.3.6. Fosfoglucomutasa (PGM, E.C.5.4.2.2)

La enzima PGM muestra tres regiones de actividad que se designan como tres *loci* putativos (*Pgm-1*, *Pgm-2* y *Pgm-3*). Los alelos detectados en los *loci* *Pgm-1* y *Pgm-2* exhiben una migración similar en la parte anodal del gel, que en todos los casos es superior a la zona de migración de *Pgm-3* (Figs.3.1a, 3.2 y 3.11, Tabla 3.3).

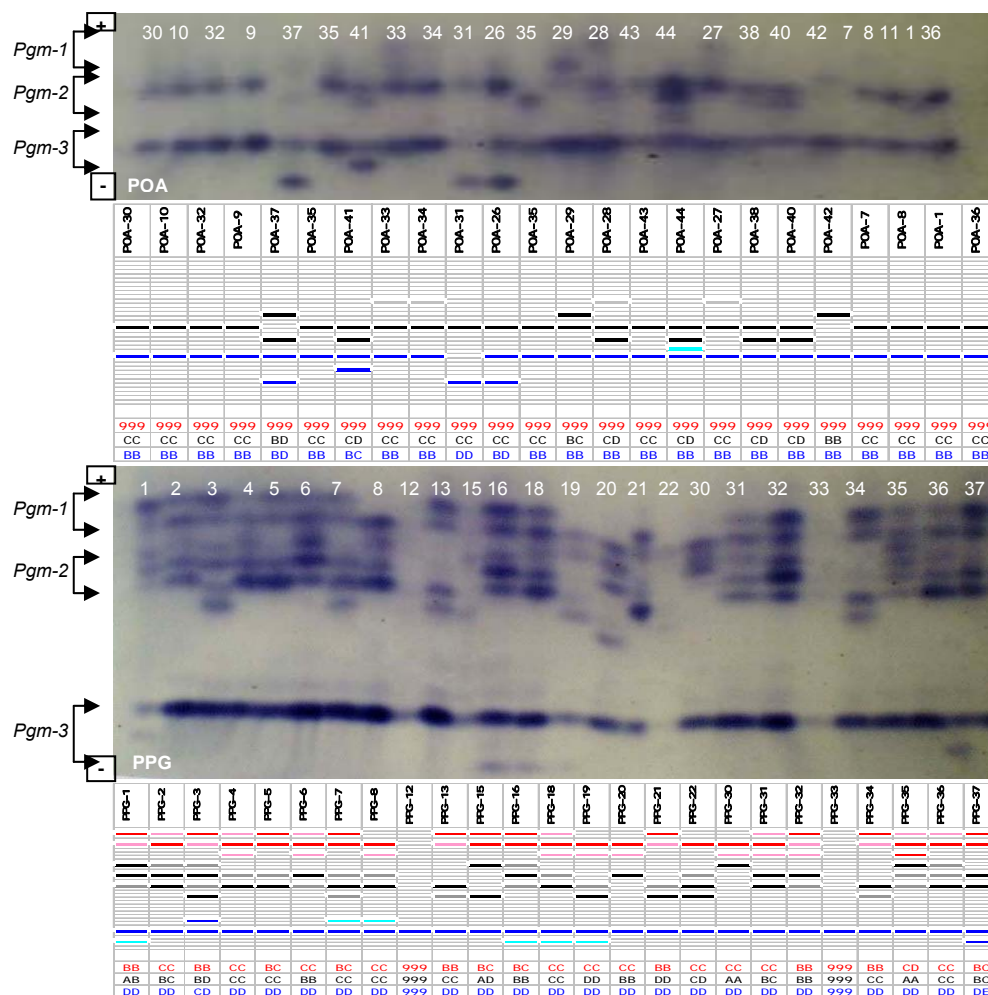


Figura 3.11.- Patrón de la enzima PGM con tres *loci* en POA y *P.platypetala* (PPG). En sus interpretaciones, los colores rojo, negro y azul en el dibujo señalan los electromorfos interpretados como alelos y los colores rosa, gris y turquesa las bandas fantasmas y/o el electromorfo de menor intensidad en los heterocigotos asimétricos, no asignados a ningún alelo.

Los *loci* *Pgm-2* y *Pgm-3* presentan cuatro y seis alelos cada uno. El *locus* *Pgm-1* omite del análisis de datos por su expresión variable según individuos y poblaciones, manifestando ausencia completa en PFS (*P.filifolia*) mientras que el resto de las poblaciones de la especie lo manifiestan en diferentes niveles (PFI=30%, PFA=34.3% y PFT=78.5%).

Las tres poblaciones de *P.ornata* presentan también un porcentaje alto de individuos en los que se manifiesta el locus duplicado de la enzima PGM (POM=56.0%, POV=59.0% y POS=76.7%), asimismo en los dos taxones de Gran Canaria con una única población,

*P.glabriuscula* y *P.playtpetala* también se observa un número elevado de individuos con el locus duplicado (PGB= 79.7% y PPG= 88.0%).

Las tres poblaciones sin adscripción taxonómica, POA, POVE y PFCH también muestran individuos con el locus *Pgm-1*, POA (10.9%), POVE (39.4%) y PFCH (45.0%).

En las islas occidentales, solo un 7.5% de los individuos de *P.schizogynoides* manifiestan el locus *Pgm-1*, mientras que en *P. aridanae* el porcentaje sube hasta un 58.8% de los individuos y en cuanto a *P.intermedia* también se observan diferentes intensidades según poblaciones: PIT=16.3%, PIA=20.0% y PIG=32.0% (Tabla 3.2 y Fig.3.11).

EXPRESIÓN DEL LOCUS PGM-1 SEGÚN INDIVIDUOS Y POBLACIONES				
POBLACIÓN	INDm	INDi	IND. <i>Pgm-1</i>	% IND
PGB	76	69	55	79.7%
PFS	57	47	0	0.0%
PFA	108	102	35	34.3%
PFT	70	65	51	78.5%
PFI	30	29	6	30.0%
POA	121	119	13	10.9%
POVE	34	33	13	39.4%
POS	137	133	102	76.7%
POV	144	144	85	59.0%
POM	102	91	51	56.0%
PFCH	20	20	9	45.0%
PPG	128	125	110	88.0%
PIT	100	49	8	16.3%
PIAJ	25	25	5	20.0%
PIG	25	25	8	32.0%
PSA	100	40	3	7.5%
PAC	100	34	20	58.8%

**Tabla 3.2. Expresión variable del locus *Pgm-1*, según individuos y poblaciones.**  
 INDm=individuos muestreados, INDi=individuos interpretados, IND-*Pgm-1*=individuos con el locus *Pgm-1*, % IND=porcentaje poblacional de individuos con el locus *Pgm-1*.

Esta es la enzima donde se observa más claramente la presencia de heterocigotos asimétricos y bandas fantasmas.

#### 4.1.3.7. Isocítrico deshidrogenasa (*IDH*, E.C.1.1.1.42)

La enzima IDH mostró una única zona de actividad enzimática en la zona baja de la región anodal del gel, que fue designada como un locus segregante (*Idh-1*) con tres alelos en total.

Los heterocigotos no muestran el patrón de intensidad típico de un enzima dímera (con la banda intermedia correspondiente al heterodímero más intenso que la de los homodímeros) y se consideraron heterocigotos asimétricos (Figs.3.4 y 3.12, Tabla 3.3).

Resultados

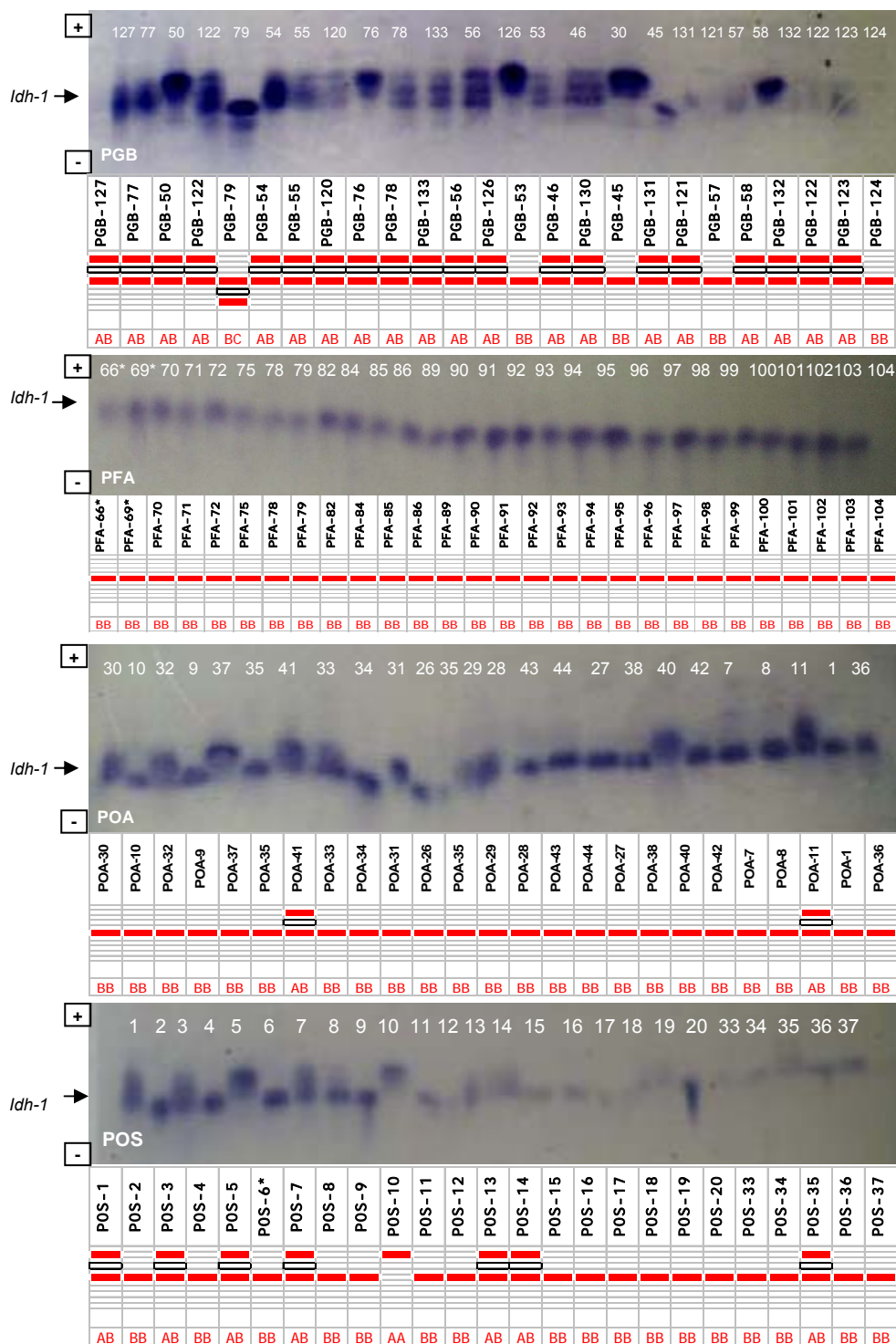


Figura 3.12.- Patrón representativo de la enzima IDH con un único locus en *P.glabriuscula* (PGB), *P.filifolia* (PFA), POA (población sin adscripción) y en *P.ornata* (POS) y sus correspondientes interpretaciones. El color rojo en el dibujo señala los electromorfos interpretados como alelos y la banda intermedia el heterodímero.



4.1.3.8. Fosfoglucoisomerasa (PGI, E.C.5.3.1.9)

La enzima PGI muestra dos regiones de actividad, de las cuales se interpreta sólo el locus más bajo de la región anodal del gel, *Pgi-2*, con 10 alelos en total. Los genotipos heterocigotos no muestran un comportamiento dímero típico, y se consideran heterocigotos asimétricos. Se observan además una o varias bandas fantasmas (Figs.3.5 y 3.13).

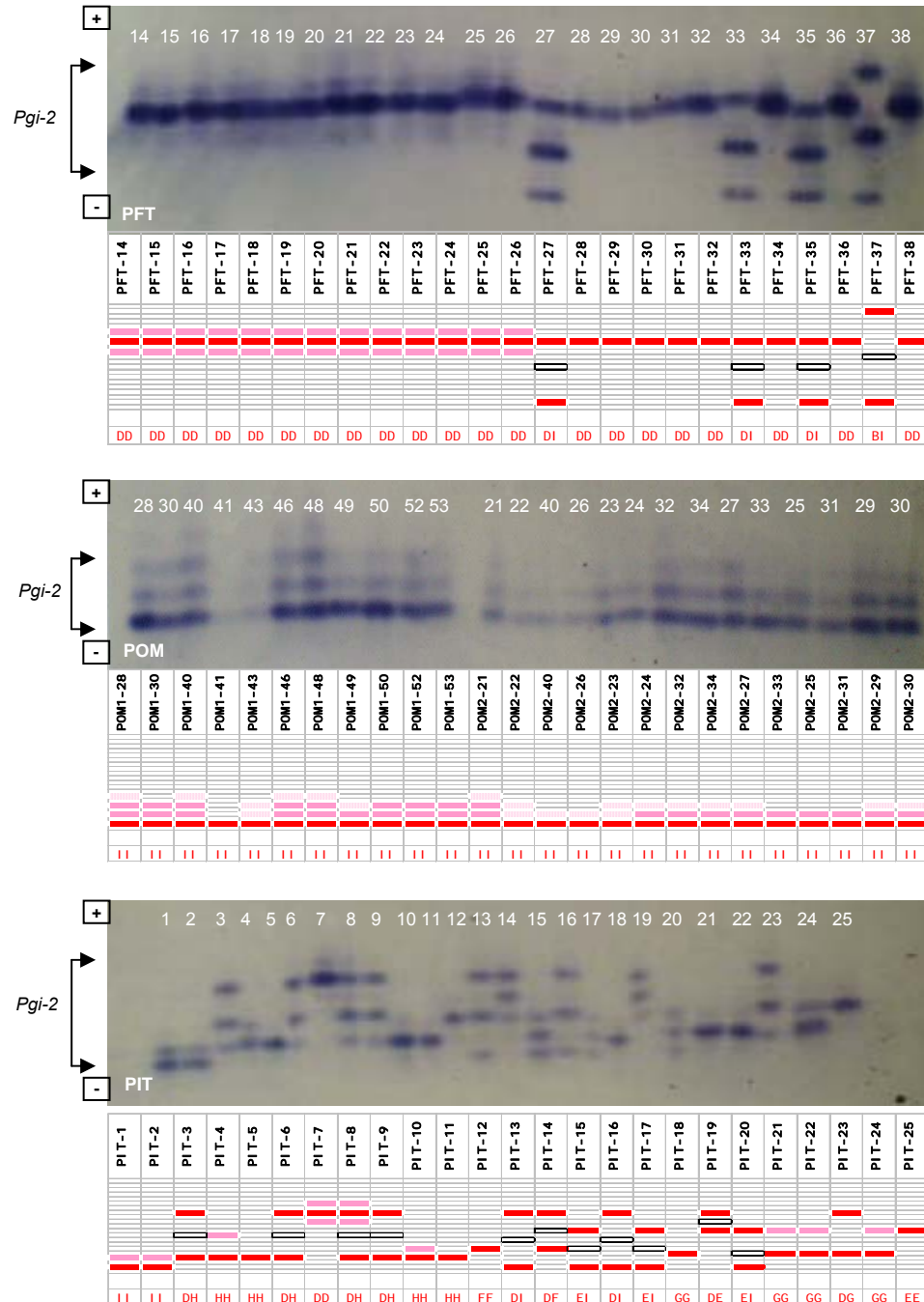


Figura 3.13.- Patrón representativo de la enzima PGI con un locus en *P. filifolia* (PFT), *P. ornata* (POM) y *P. intermedia* (PIT) y sus correspondientes interpretaciones. El color rojo en el dibujo señala los electromorfos interpretados como alelos y la banda intermedia el heterodímero; el color rosa representa las bandas fantasmas.

## 4.2. PARÁMETROS DE VARIABILIDAD GENÉTICA

### 4.2.1. Loci interpretados y parámetros cualitativos

Para el conjunto de las 17 poblaciones de *Parolinia*, se cuenta con resolución suficiente para garantizar la interpretación de 13 loci putativos en 8 enzimas: *Acp-1*, *Acp-2*, *Est-1*, *Est-2*, *Idh-1*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Mdh-3*, *Me-1*, *Pgi-2*, *Pgm-2*, *Pgm-3* y *Skd-1*, a excepción de uno (*Acp-2*) que no se expresa en la población de *P. schizogynoides* (PSA).

Cuando se contabilizan los 13 loci en las 17 poblaciones (Tabla 3.3) se detectan un total de 65 alelos y si se tiene en cuenta solamente los 12 loci comunes, se detectan 59 al descontar el loci ausente en PSA (*Acp-2*).

En el conjunto de las poblaciones estudiadas ninguno de los loci resulta monomórfico (alelo fijado de frecuencia 1.00), aunque en cada una de las poblaciones, individualmente se detectan algunos loci monomórficos a excepción de POVE, POS y PPG.

Se detectan 6 loci monomórficos en PGB (*Acp-1c*, *Est-2a*, *Mdh-2b*, *Mdh-3b*, *Me-1b* y *Pgm-3d*), en PFCH (*Est-1f*, *Idh-1b*, *Mdh-1c*, *Me-1b*, *Pgi-2d* y *Skd-1c*) y en PIA (*Est-2a*, *Idh-1b*, *Mdh-1c*, *Me-1b*, *Pgm-3d* y *Skd-1a*). Cinco loci en PSA (*Acp-1c*, *Est-2a*, *Idh-1b*, *Me-1b* y *Skd-1c*) y en PAC (*Acp-1a*, *Acp-2a*, *Idh-1b*, *Pgm-3d* y *Skd-1c*). Tres loci en PFT (*Est-2a*, *Idh-1b* y *Me-1b*) y en PIG (*Est-2a*, *Idh-1c* y *Mdh-1c*). Dos en PFA (*Idh-1b* y *Me-1b*), POA (*Est-2a*, *Me-1b*), POV (*Est-2a*, *Idh-1b*) y PFI (*Est-1f*, *Idh-1b*). Solamente se detecta un loci monomórfico (*Idh-1b*) en PFS, POM y PIT.

#### 4.2.1.1. Análisis poblacional. Alelos y poblaciones

Se muestran las frecuencias alélicas de todas las poblaciones naturales estudiadas del género *Parolinia*, representando los alelos exclusivos de una población y los alelos compartidos por dos (Tablas 3.3, 3.4 y Fig.3.14).

Del total de los 65 alelos isoenzimáticos detectados en todas las poblaciones (incluyendo el locus *Acp-2* que no se manifiesta en PSA) sólo 6 son comunes a todas ellas (*Est-2a*, *Mdh-2b*, *Mdh-3b*, *Me-1b*, *Pgm-2b*, *Pgm-3d*), aunque merecen ser destacados otros 6 alelos que son comunes a todas excepto a una: *Acp-1c* (PAC), *Idh-1b* (PIG), *Mdh-1c* (POVE), *Mdh-3c* (PGB), *Pgm-2c* (PSA) y *Skd-1c* (PIA).

De los 53 alelos restantes, 6 alelos son exclusivos de una población: *Acp-1a* monomórfico (PAC), *Acp-2b* (PIG), *Acp-2f* (PFI), *Pgi-2a* (PSA), *Pgi-2g* (PIT), *Pgm-3f* (PPG). Se detectan además 8 alelos exclusivos de dos poblaciones: *Est-1i* (POS- PSA), *Mdh-3d* (POS-POA), *Me-1d* (POS-PAC), *Pgi-2c* (PFS-PFT), *Pgi-2j* (POV-PPG), *Pgm-3a* (PFT-PFI), *Skd-1a* (POV-PIA) y *Skd-1e* (PGB-POA).

El número total de alelos por población oscila entre 22 alelos (PIA) y 42 en PPG, compartiendo el mayor número de alelos (34) dos poblaciones de *P. filifolia* (PFS y PFA) y *P. ornata* (POS) con *P. platypetala* (PPG), mientras que el número mínimo compartido (13) corresponde a especies distintas monotípicas de islas diferentes, Gran Canaria con *P. glabriuscula* (PGB) y La Gomera con *P. schizogynoides* (PSA) y también, esta con *P. intermedia* (PIA) de Tenerife (Tablas 3.3 y 3.4).

#### 4.2.1.2. Nivel específico. Alelos y especies

El análisis por taxon incluye los alelos de cada una de sus poblaciones, considerando independientemente las poblaciones todavía no adscritas a ninguna especie: POA, POVE y PFCH (Tabla 3.5 y Fig.3.15).

Conviene recordar que del total de los alelos detectados para el género (65 con 13 loci y 59 con 12) sólo 10 son comunes a todos los taxones (*Est-2a*, *Idh-1b*, *Mdh-2b*, *Mdh-3b*, *Me-1b*, *Pgi-2d*, *Pgm-2a*, *Pgm-2b*, *Pgm-3d* y *Skd-1c*). De los 50 alelos restantes 8 son exclusivos de un sólo taxon y poseen valor diagnóstico: tres en *P. filifolia* (*Acp-2f*, *Pgi-2c* y *Pgm-3a*), dos en *P. intermedia* (*Acp-2b* y *Pgi-2g*), uno en *P. platypetala* (*Pgm-3f*), uno en *P. schizogynoides* (*Pgi-2a*) y uno en *P. aridanae* (*Acp-1a*). El número total de alelos por taxon oscila entre un mínimo de 24 en PFCH (incluidos en PF) y un máximo de 49 en *P. ornata*.

- En *P.glabriuscula* (PGB) de los 27 alelos ninguno es exclusivo para la especie compartiendo 23 alelos con POA, de los cuales uno es exclusivo para las dos (*Skd-1e*).

- En *P.filifolia* (PF) del total de 44 alelos detectados, tres son exclusivos para la especie (*Acp-2f*, *Pgi-2c* y *Pgm-3a*) y aproximadamente la mitad (21) son comunes a las cuatro poblaciones estudiadas (PFS, PFA, PFT y PFI).

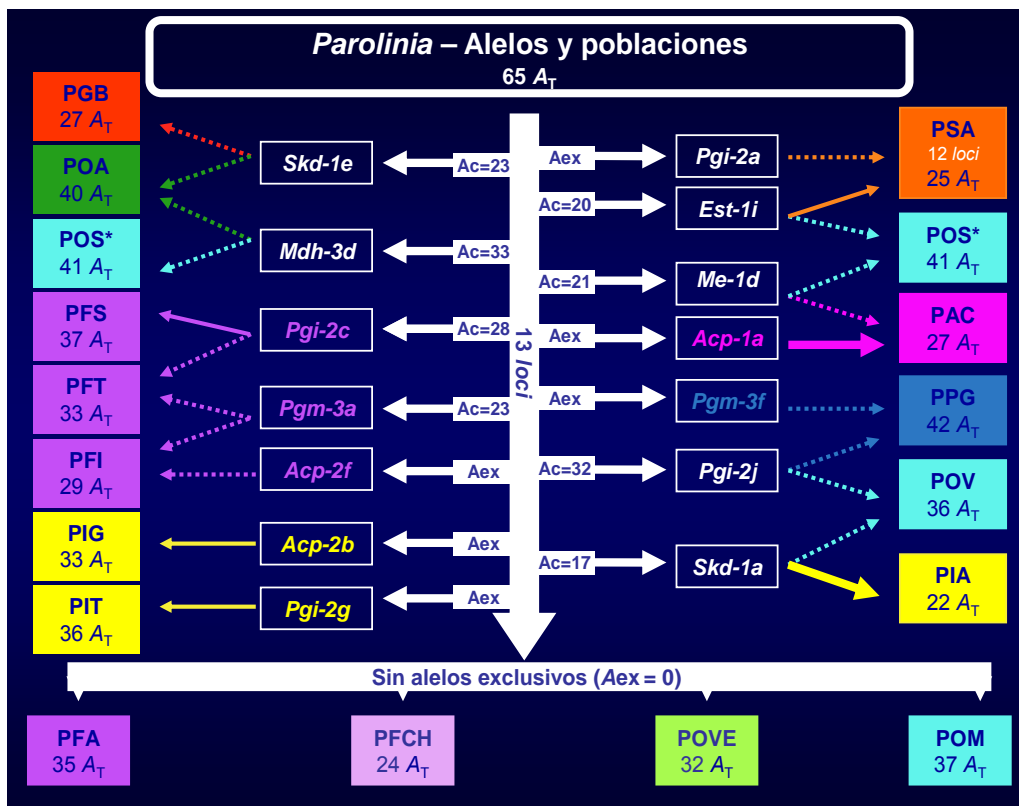


Figura 3.14.- Alelos totales (A<sub>T</sub>) y exclusivos (A<sub>ex</sub>) en las poblaciones de *Parolinia*. En los recuadros de cada población se cifran los alelos totales y en los recuadros blancos los alelos exclusivos de una o dos poblaciones (Ac=n° de alelos compartidos). Las flechas continuas de mayor grosor indican frecuencias alélicas >0.500, las de menor grosor frecuencias 0.500-0.100 y las flechas discontinuas frecuencias <0.100.

Además de los tres alelos exclusivos, comparte de forma exclusiva tres alelos (cada uno) con dos taxones diferentes de Gran Canaria: *Est-1b* (PO y PP), *Mdh-1b* (PP y PG) y *Pgi-2b* (PG y POA). De los 38 alelos restantes (56%) PF comparte el máximo de alelos (38) con *P. ornata* (Tabla 3.5 y Fig.3.15).

- En *P.ornata* (PO) del total de los 49 alelos detectados, ninguno es exclusivo para la especie y más de la mitad (29) son comunes a las tres poblaciones (POS, POV y POM), compartiendo el máximo (39) con *P.platypetala* (Tabla 3.5 y Fig.3.15) con la que además comparte uno de forma exclusiva (*Pgm-3f*).

FRECUENCIAS ALÉLICAS DE LAS POBLACIONES DE PAROLINIA. 1																			
Locus - alelo	PGB	PF			POA	POVE		PO			PFCH	PPG	PI			PSA	PAC		
		PFS	PFA	PFT		PFI	POS	POV	POM	PIT			PIG	PIA					
Acp-1 a b c d e	77	48	89	69	20	106	33	103	142	91	15	119	31	25	25	49	49		
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000*		
	0.052	0.506	0.007	0.000	0.014	0.227	0.010	0.011	0.033	0.029	0.033	0.000	0.000	0.000	0.820	0.000	0.000	0.000	
	1.000	0.906	0.483	0.975	0.802	0.773	0.937	0.989	0.933	0.962	0.933	0.962	0.226	0.900	0.180	1.000	0.000	0.000	0.000
	0.000	0.010	0.006	0.000	0.104	0.000	0.049	0.000	0.000	0.008	0.000	0.008	0.774	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Acp-2 a b c d e f	76	57	99	70	28	115	33	117	142	95	20	125	50	24	20	—	—	50	
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.750	0.425	—	1.000		
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.104*	0.000	—	0.000		
	0.020	0.132	0.293	0.107	0.464	0.000	0.000	0.000	0.174	0.200	0.200	0.000	0.070	0.146	0.000	—	0.000		
	0.888	0.000	0.010	0.014	0.000	0.661	0.470	0.991	0.989	0.826	0.000	0.972	0.860	0.000	0.550	—	0.000		
	0.092	0.868	0.697	0.879	0.518	0.274	0.530	0.009	0.000	0.000	0.800	0.028	0.070	0.000	0.025	—	0.000		
Est-1 a b c d e f g h i	73	58	106	69	27	120	32	117	138	95	20	97	47	25	25	38	48		
	0.000	0.026	0.005	0.015	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015	0.095	0.000	0.005	0.011	0.000	0.000	0.000	0.021		
	0.000	0.000	0.101	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.007	0.000	0.000	0.113	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000		
	0.562	0.043	0.047	0.073	0.008	0.000	0.000	0.009	0.250	0.216	0.000	0.067	0.394	0.360	0.960	0.053	0.094		
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.004	0.000	0.000	0.026	0.054	0.137	0.000	0.026	0.011	0.120	0.000	0.000	0.000		
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.083	0.203	0.718	0.583	0.042	0.000	0.000	0.449	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000		
	0.438	0.931	0.948	1.000	0.000	0.000	0.068	0.000	0.390	1.000	0.000	0.553	0.553	0.520	0.040	0.000	0.875		
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.904	0.797	0.128	0.087	0.116	0.000	0.000	0.273	0.032	0.000	0.000	0.000	0.010		
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.034	0.004	0.000	0.005	0.000	0.067	0.000	0.000	0.000	0.750	0.000		
Est-2 a b	73	58	106	70	29	120	34	120	144	99	20	127	48	25	25	49	45		
	1.000	0.914	0.986	1.000	0.914	1.000	0.956	0.958	1.000	0.980	0.975	0.984	0.979	1.000	1.000	1.000	0.689		
	0.000	0.086	0.014	0.000	0.086	0.000	0.044	0.042	0.000	0.020	0.025	0.016	0.021	0.000	0.000	0.000	0.311		
Idh-1 a b c	70	56	103	68	29	108	11	108	80	94	20	114	44	11	19	7	18		
	0.450	0.000	0.000	0.000	0.032	0.000	0.000	0.042	0.000	0.000	0.000	0.048	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000		
	0.543	1.000	1.000	1.000	0.958	1.000	0.909	0.958	1.000	1.000	1.000	0.952	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000		
Mdh-1 a b c d	78	58	103	63	25	78	26	108	125	85	20	107	48	25	21	26	36		
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.051	0.462	0.023	0.016	0.077	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.173	0.000		
	0.000	0.052	0.034	0.000	0.930	0.539	0.472	0.600	0.547	0.000	0.000	0.005	0.292	0.000	0.000	0.096	0.028		
	0.885	0.940	0.956	0.992	0.880	0.019	0.000	0.505	0.384	0.377	1.000	0.565	0.708	1.000	0.731	0.000	0.972		
Mdh-2 a b c	78	58	103	62	26	71	25	105	124	83	20	102	45	25	21	21	33		
	0.000	0.198	0.058	0.210	0.115	0.380	0.020	0.238	0.202	0.247	0.050	0.123	0.511	0.000	0.048	0.714	0.424		
	1.000	0.543	0.762	0.790	0.885	0.006	0.960	0.762	0.798	0.753	0.950	0.878	0.489	0.960	0.952	0.262	0.546		
	0.000	0.259	0.180	0.000	0.014	0.020	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.040	0.000	0.024	0.030		



ALELOS COMPARTIDOS Y G <sub>ST</sub>																	
POB	PGB	PFS	PFA	PFT	PFI	POA	POVE	POS	POV	POM	PFCH	PPG	PIT	PIG	PIA	PSA	PAC
	27	22	22	21	17	23*	18	19	18	19	17	21	21	20	17	13	15
PFS	0.269	37	34	28*	25	29	25	28	25	28	24	30	27	24	18	19	21
PFA	0.254	0.061	35	27	25	29	25	28	25	28	24	31	28	23	19	19	21
PFT	0.303	0.120	0.072	33	23*	26	22	24	24	27	21	28	26	19	19	16	18
PFI	0.239	0.049	0.072	0.072	29*	23	22	24	19	25	22	24	25	20	15	17	18
POA	0.344	0.239	0.281	0.272	0.281	40	27	33*	28	30	22	32	28	24	18	21	19
POVE	0.307	0.213	0.244	0.237	0.247	0.080	32	27	25	28	19	28	25	20	15	17	18
POS	0.303	0.243	0.326	0.334	0.320	0.279	0.206	41	30	33	21	34	29	24	18	20*	21*
POV	0.291	0.241	0.333	0.346	0.332	0.273	0.206	0.017	36	31	17	32*	26	23	17*	19	18
POM	0.238	0.170	0.229	0.237	0.224	0.207	0.175	0.074	0.056	37	22	33	31	24	18	20	22
PFCH	0.321	0.099	0.091	0.098	0.117	0.345	0.307	0.431	0.432	0.312	24	21	21	17	17	15	17
PPG	0.210	0.172	0.264	0.280	0.259	0.273	0.219	0.094	0.097	0.087	0.351	42*	31	23	18	20	21
PIT	0.228	0.179	0.229	0.271	0.261	0.277	0.256	0.183	0.186	0.154	0.327	0.182	36*	25	19	19	23
PIG	0.350	0.287	0.353	0.374	0.361	0.421	0.324	0.313	0.313	0.281	0.406	0.308	0.293	33*	16	17	19
PIA	0.419	0.345	0.393	0.465	0.449	0.498	0.423	0.414	0.412	0.379	0.571	0.368	0.306	0.474	22	13	16
PSA	0.337	0.243	0.259	0.244	0.291	0.297	0.315	0.325	0.320	0.236	0.307	0.259	0.275	0.410	0.410	25*	17
PAC	0.358	0.253	0.276	0.357	0.297	0.417	0.380	0.401	0.411	0.340	0.385	0.356	0.281	0.370	0.471	0.346	27*

Tabla 3.4.- Alelos totales y compartidos en las poblaciones de *Parotinia* 13 loci (12 en PSA) y estadístico de estructura de población G<sub>ST</sub>. En la diagonal alelos totales (A<sub>T</sub>) y por encima de la diagonal alelos compartidos (A<sub>C</sub>), (\*) alelos exclusivos de dos poblaciones. Por debajo de la diagonal G<sub>ST</sub> entre pares de poblaciones.

Conviene destacar 5 alelos que comparte PO de forma exclusiva con varios taxones: *P.platypetala* (*Pgi-2j*), POA (*Mdh-3d*), *P.intermedia* (*Skd-1a*), *P.aridanae* (*Me-1d*) y *P.schizogynoides* (*Est-1i*).

ALELOS COMPARTIDOS ENTRE LOS TAXONES DE PAROLINIA										
TAXON	PG	PF	POA	POVE	PO	PFCH	PP	PI	PS	PA
PG	27									
PF	22	44***								
POA	23	32	40							
POVE	18	29	27	32						
PO	22	38	36	30	49					
PFCH	17	24	22	19	24	24				
PP	21	35	32	28	39	21	42*			
PI	23	36	33	30	38	23	34	46*		
PS	13	20	21	18	22	15	20	21	25*	
PA	15	21	19	19	22	17	21	25	17	27*

Tabla 3.5.- Alelos totales y compartidos en los taxones de *Parolinia*. Alelos totales por taxon ( $A_T$ ) en la diagonal, marcando con (\*) los alelos exclusivos. Por debajo de la diagonal, los alelos compartidos.

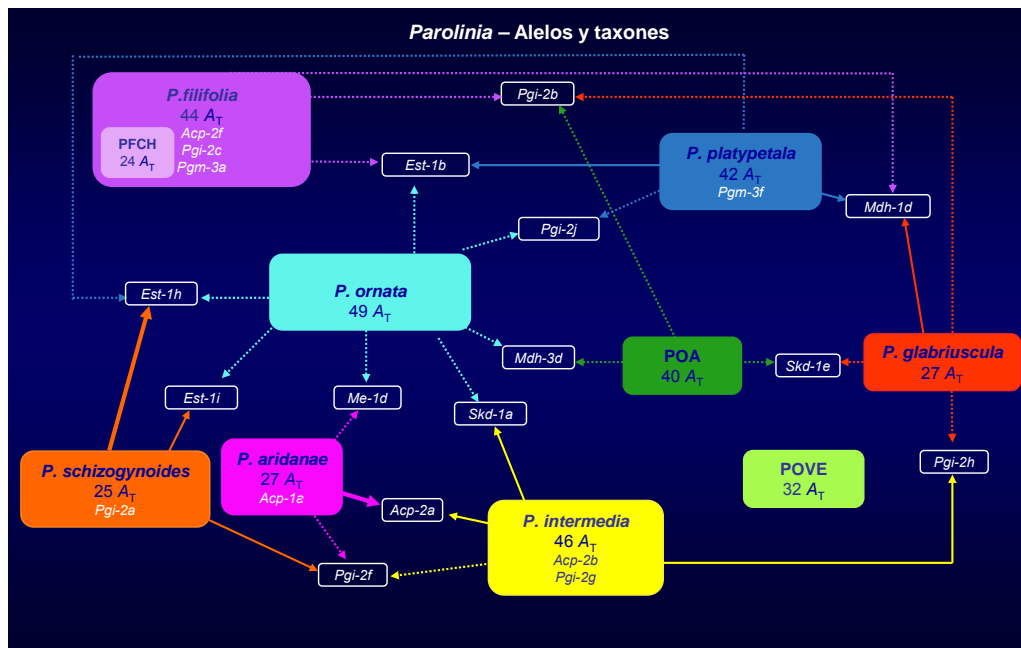


Figura 3.15.- Alelos totales ( $A_T$ ) y exclusivos ( $A_{ex}$ ) en los taxones de *Parolinia*. En los cuadrados de los taxones se muestran los alelos totales ( $A_T$ ) y los exclusivos ( $A_{ex}$ ). Los recuadros blancos corresponden a los alelos exclusivos de dos o tres taxones, donde las flechas continuas de mayor grosor indican frecuencias de los alelos >0.500, las flechas de menor grosor frecuencias 0.500-0.100 y las flechas discontinuas frecuencias <0.100.

- En *P.platypetala* (PPG) de los 42 alelos totales, uno es exclusivo para la especie (*Pgm-3f*) compartiendo el máximo (39 alelos) con *P.ornata* con la que además comparte uno de forma exclusiva.

- En *P.intermedia* (PI) del total de 46 alelos detectados, dos son exclusivos (*Acp-2b* y *Pgi-2g*), 15 son comunes a las tres poblaciones (PIG,PIA y PIT), compartiendo el máximo

(38 alelos) con *P.ornata*. Comparte además de forma exclusiva un alelo con PAC (*Apc-2a*), con PO (ya mencionado) y otro (*Pgi-2h*) con PGB (Tabla 3.5 y Fig.3.15).

- ***P.schizogynoides*** (La Gomera) con 25 alelos totales posee solamente un alelo exclusivo (*Pgi-2a*) y comparte el máximo (22) con *P.ornata* (Gran Canaria).

- ***P.aridanae*** (La Palma) con un total de 27 alelos, posee uno exclusivo para la especie (*Acp-1a*) que es monomórfico y comparte 25 con *P.intermedia* (Tenerife).

En las poblaciones sin adscripción taxonómica hay que destacar que ninguna de ellas posee alelos exclusivos:

- **POA** con un total de 40 alelos comparte el máximo (36) con *P.ornata*.
- **POVE** con 32 alelos, comparte el máximo (30) con *P.ornata* y *P.intermedia*.
- Los 24 alelos de **PFCH** se encuentran incluidos en *P.filifolia*.

#### 4.2.1.4. Alelos e islas

Analizando los alelos según islas se puede observar que de los 65 alelos totales de *Parolinia* se encuentran únicamente 16 comunes a las cuatro islas (Tabla 3.6 y Fig.3.16).

De los 65 alelos detectados para el género, la isla de Gran Canaria presenta un total de 59 alelos con 13 exclusivos. Tenerife con 46 alelos solo presenta dos exclusivos y las islas de La Gomera y La Palma con 25 y 27 alelos respectivamente, presentan cada una un alelo exclusivo.

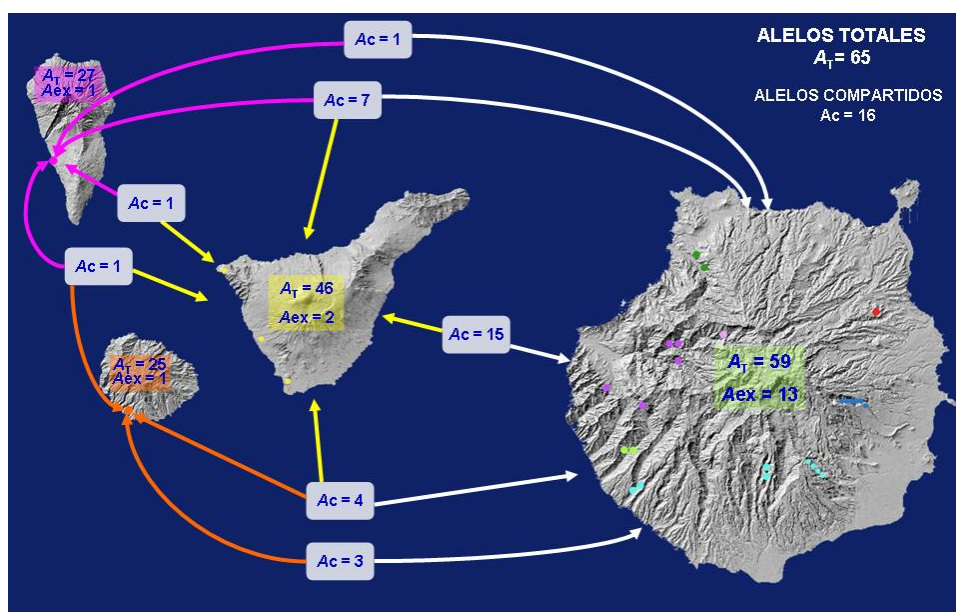


Figura 3.16.- Distribución de los 65 alelos en las islas. Se comparten 16 alelos por las cuatro islas.  $A_T$ =alelos totales;  $A_{ex}$ =alelos exclusivos por isla;  $A_c$ =alelos compartidos por islas.

Teniendo en cuenta los alelos exclusivos para dos islas, Gran Canaria comparte 15 con Tenerife, tres con La Gomera y uno con La Palma, mientras que Tenerife solo comparte un alelo con la isla de La Palma.

Por último destacar que 12 alelos son exclusivos para tres islas: 7 para Gran Canaria, Tenerife y La Palma, cuatro para Gran Canaria, Tenerife y La Gomera, y solo un alelo es exclusivo para las islas de Tenerife, La Gomera y La Palma.



PAROLINIA. ALELOS EXCLUSIVOS Y COMPARTIDOS POR ISLAS				
ISLA	GC	TF	G	P
GC	<i>Acp-2f, Est-1b, Est-1e, Idh-1a, Mdh-1d, Mdh-3a, Mdh-3d, Pgi-2b, Pgi-2c, Pgi-2j, Pgm-3a, Pgm-3f, Skd-1e</i>	<i>Acp-1b, Acp-1d, Acp-1e, Acp-2c, Acp-2d, Acp-2e, Est-1d, Idh-1c, Me-1a, Pgi-2e, Pgi-2h, Pgi-2i, Skd-1a, Skd-1b, Skd-1d</i>	<i>Est-1h, Est-1i, Mdh-1a</i>	<i>Me-1d</i>
TF		<i>Acp-2b, Pgi-2g</i>	—	<i>Acp-2a</i>
G	<i>Acp-1c, Pgm-3b, Pgm-3c, Pgm-3e</i>		<i>Pgi-2a</i>	—
P	<i>Est-1a, Est-1f, Est-1g, Est-2b, Me-1c, Pgm-2c, Pgm-2d</i>			<i>Acp-1a</i>
		<i>Pgi-2f</i>		

**Tabla 3.6.- Parolinia. Alelos exclusivos y compartidos por isla.** En la diagonal se muestran los alelos exclusivos de cada isla, por encima los alelos compartidos por dos islas y por debajo los compartidos por tres islas.

#### 4.2.2. Indicadores básicos de variabilidad genética en las poblaciones y especies

En todas las poblaciones y taxones los cálculos de los indicadores básicos de variabilidad incluyen 13 *loci*, excepto en *P.schizogynoides* (PSA) donde sólo se analizan y contabilizan 12 *loci*, toda vez que no se expresa el *locus Acp-2* (Tablas 3.7 y 3.8).

##### 4.2.2.1. Indicadores básicos poblacionales

Para 13 *loci* (Tabla 3.7) en todos los parámetros los valores más bajos se observan en PIA y los más altos en *P.platypetala* a excepción de *P* (PFS y POVE) y  $H_e$  (PIT).

La proporción más baja de *loci* polimórficos (*P*) se detecta en PIA (30.8%) y la máxima en PFS y POVE (84.6%) con un valor medio para el género de 63%.

La media de alelos por *locus* es de  $A_f=2.5$  con el mínimo en PIA (1.7) y máximo en PPG y POS (3.2). La media de *alelos efectivos* ( $A_e=1.5$ ) oscila entre el mínimo de PIA (1.2) y el máximo de POM y PIT (1.8). La *heterocigosidad observada* ( $H_o$ ) oscila entre el mínimo de PIA ( $H_o=0.123$ ) y el máximo en PPG ( $H_o=0.245$ ), con una media para todas las poblaciones (0.180) inferior a la *heterocigosidad esperada* ( $H_e$ ) de 0.252 excepto en *P.glabriuscula* ( $H_o=0.183>H_e=0.177$ ) donde el mínimo se muestra en PIA (0.141) y el máximo en PIT (0.366). La media de *genotipos multilocus* (GML) en el género *Parolinia* es de 46.1 con los mínimos en PIA (24) y máximos en PPG (69).

Considerando los 12 *loci* comunes (Tabla 3.8), los indicadores básicos de variabilidad muestran que todos los parámetros de variabilidad genética tienen valores de *P* ligeramente más bajos que en el análisis de 13 *loci* excepto en POS, POV, PPG y PAC que aumentan. En general, los alelos por *locus* ( $A_i$ ) tienden a disminuir excepto en PFS, POS, POM, PP y PA. La *heterocigosidad observada* ( $H_o$ ) muestra valores ligeramente superiores en PO, PP y PA y la *heterocigosidad esperada* ( $H_e$ ) muestra la misma tendencia en PO, PP y PA incluyendo también a PFS.

##### 4.2.2.2. Indicadores básicos. Nivel específico

En los análisis de 13 y 12 *loci* en las especies se consideran tanto las medias de las distintas poblaciones de un taxon como los análisis globales. Las poblaciones POA, POVE y PFCH son tratadas de manera independiente por no estar actualmente adscritas a ningún taxon (Tabla 3.7 y 3.8).

En el análisis de 13 *loci* los máximos se observan en *P.platypetala* y *P.ornata* y luego *P.filifolia* y *P.intermedia* (Tabla 3.7). En cambio los indicadores más bajos de diversidad genética se observan en PFCH ( $P=46.2\%$ ,  $A_T=1.8$ ,  $A_e=1.3$ ,  $H_o=0.133$ ,  $H_e=0.147$ ,  $GML=26$ ) aunque hay que tener en cuenta que genéticamente está muy cerca de PF. En el análisis de 12 *loci* todos los parámetros de variabilidad genética muestran valores similares ligeramente inferiores a los del anterior análisis (Tabla 3.8).

INDICADORES BÁSICOS DE VARIABILIDAD. 13 LOCI										
POB / TAXON	POB/TX	$A_T$	$P$	$A_I$	$A_e$	$H_o$	$H_e$	$F$	$t$	GML
<i>P. glabriuscula</i>	PGB	27	53.8	2.1 (0.3)	1.3 (0.5)	0.183 (0.069)	0.177 (0.059)	-0.008	1.016	33
<i>P. filifolia</i>	PFS	37	84.6	2.8 (0.2)	1.5 (0.4)	0.218 (0.053)	0.263 (0.052)	0.184	0.689	52
	PFA	35	69.2	2.7 (0.3)	1.5 (0.5)	0.171 (0.045)	0.267 (0.061)	0.281	0.561	51
	PFT	33	61.5	2.5 (0.4)	1.4 (0.4)	0.135 (0.038)	0.228 (0.056)	0.314	0.523	48
	PFI	29	76.9	2.2 (0.2)	1.4 (0.4)	0.172 (0.054)	0.227 (0.052)	0.280	0.563	36
PF media	PF	33.5 (3.4)	73.1 (9.9)	2.6 (0.3)	1.5 (0.06)	0.174 (0.034)	0.246 (0.022)	0.265 (0.06)	0.584 (0.07)	46.5 (7.8)
PF global	PF	44	69.2	3.4 (0.3)	1.4 (0.3)	0.172 (0.037)	0.273 (0.049)	0.365	0.466	76
POA	POA	40	61.5	3.1 (0.3)	1.4 (0.5)	0.145 (0.038)	0.247 (0.058)	0.389	0.440	59
POVE	POVE	32	84.6	2.5 (0.2)	1.5 (0.4)	0.204 (0.047)	0.321 (0.045)	0.378	0.451	45
<i>P. ornata</i>	POS	41	69.2	3.2 (0.4)	1.5 (0.4)	0.157 (0.052)	0.274 (0.054)	0.357	0.473	63
	POV	36	61.5	2.8 (0.4)	1.5 (0.6)	0.180 (0.056)	0.262 (0.067)	0.311	0.526	58
	POM	37	61.5	2.8 (0.4)	1.8 (0.9)	0.215 (0.075)	0.327 (0.075)	0.406	0.423	57
PO media	PO	38 (2.7)	64.1 (4.5)	2.9 (0.2)	1.6 (0.15)	0.184 (0.029)	0.288 (0.035)	0.358 (0.05)	0.474 (0.05)	59.3 (3.2)
PO global	PO	49	69.2	3.8 (0.5)	1.6 (0.7)	0.182 (0.057)	0.301 (0.066)	0.401	0.427	98
PFCH	PFCH	24	46.2	1.8 (0.3)	1.3 (0.5)	0.133 (0.053)	0.147 (0.056)	0.072	0.866	26
<i>P. platypetala</i>	PPG	42	69.2	3.2 (0.4)	1.7 (0.7)	0.245 (0.068)	0.321 (0.063)	0.193	0.677	69
<i>P. intermedia</i>	PIT	36	76.9	2.8 (0.4)	1.8 (0.9)	0.239 (0.062)	0.366 (0.067)	0.397	0.432	50
	PIG	33	61.5	2.5 (0.3)	1.6 (0.7)	0.219 (0.070)	0.280 (0.072)	0.247	0.604	42
	PIA	22	30.8	1.7 (0.2)	1.2 (0.2)	0.123 (0.052)	0.141 (0.052)	0.332	0.502	24
PI media	PI	30.3 (7.4)	56.4 (23.5)	2.3 (0.6)	1.5 (0.31)	0.194 (0.062)	0.262 (0.114)	0.325 (0.08)	0.513 (0.14)	38.7 (13.3)
PI global	PI	46	92.3	3.5 (0.4)	2.1 (1.0)	0.206 (0.048)	0.438 (0.063)	0.577	0.268	72
<i>P. schizogynoides</i>	PSA	25	58.3	2.1 (0.3)	1.4 (0.5)	0.161 (0.055)	0.232 (0.069)	0.275	0.568	35
<i>P. aridanae</i>	PAC	27	53.8	2.1 (0.3)	1.4 (0.7)	0.162 (0.065)	0.205 (0.066)	0.248	0.602	38
Media total	—	32.4 (6.10)	63.0 (13.4)	2.5 (0.5)	1.5 (0.2)	0.180 (0.036)	0.252 (0.061)	0.286 (0.10)	0.566 (0.14)	46.1 (13.1)
Media global		35.6 (9.58)	65.8 (14.3)	2.8 (0.7)	1.5 (0.2)	0.179 (0.033)	0.266 (0.084)	0.289 (0.17)	0.578 (0.22)	55 (23.4)

**Tabla 3.7.- Indicadores básicos de variabilidad. 13 loci.**  $A_T$ =n° total de alelos observados;  $P$ =proporción de *loci* polimórficos;  $A$ =n° medio de alelos por *locus*;  $A_e$ =n° de alelos efectivos;  $H_o$  y  $H_e$ =heterocigosidad observada y esperada;  $F$ =índice de fijación;  $t$ =tasa de alogamia; GML=genotipos multilocus. Los valores entre paréntesis corresponden a la desviación estándar.

En *P.filifolia* (PF) la proporción más baja de *loci* polimórficos ( $P$ ) se detecta en PFT (61.5%) y la más alta en PFS (84.6%), con una media para el taxon de 73.1%. La media de alelos por locus ( $A_I=2.6$ ) oscila entre el mínimo de PFI (2.2) y el máximo de PFS (2.8). La

media de alelos efectivos ( $A_e=1.5$ ) varía entre los mínimos de PFT y PFI (1.4) y los máximos de PFA y PFS (1.5).

La heterocigosidad observada ( $H_o$ ) muestra su máximo en PFS (0.218) y mínimo en PFT (0.135) con una media para la especie (0.174) inferior a la media de la heterocigosidad esperada ( $H_e=0.246$ ), cuyo máximo se observa en PFA (0.267) y el mínimo en PFI (0.227). La media de genotipos multilocus (GML) para *P.filifolia* es de 46.5 con máximos en PFS (GML=52) y mínimos en PFI (35).

INDICADORES BÁSICOS DE VARIABILIDAD. 12 LOCI										
POB / TAXON	POB/TX	$A_T$	$P$	$A_I$	$A_e$	$H_o$	$H_e$	$F$	$t$	GML
<i>P. glabriuscula</i>	PGB	24	50.0	2.0 (0.3)	1.3 (0.5)	0.180 (0.075)	0.175 (0.064)	0.008	0.983	29
<i>P. filifolia</i>	PFS	35	83.3	2.9 (0.2)	1.5 (0.5)	0.217 (0.057)	0.266 (0.056)	0.201	0.666	49
	PFA	32	66.7	2.7 (0.3)	1.5 (0.5)	0.150 (0.044)	0.254 (0.064)	0.308	0.529	47
	PFT	30	58.3	2.5 (0.4)	1.4 (0.4)	0.130 (0.041)	0.229 (0.060)	0.314	0.523	43
	PFI	26	75.0	2.2 (0.2)	1.4 (0.4)	0.136 (0.043)	0.202 (0.049)	0.326	0.509	32
PF media	PF	30.8 (3.8)	70.8 (10.8)	2.6 (0.3)	1.5 (0.1)	0.158 (0.040)	0.238 (0.028)	0.287 (0.058)	0.557 (0.073)	42.8 (7.6)
PF global	PF	39	66.7	3.3 (0.3)	1.4 (0.4)	0.158 (0.038)	0.265 (0.052)	0.391	0.379	71
POA	POA	37	58.3	3.1 (0.3)	1.4 (0.5)	0.135 (0.039)	0.227 (0.060)	0.383	0.446	54
POVE	POVE	30	83.3	2.5 (0.2)	1.5 (0.4)	0.193 (0.050)	0.305 (0.047)	0.382	0.447	42
<i>P. ornata</i>	POS	39	75.0	3.3 (0.4)	1.5 (0.4)	0.168 (0.055)	0.296 (0.054)	0.388	0.441	61
	POV	34	66.7	2.8 (0.5)	1.6 (0.6)	0.195 (0.058)	0.282 (0.069)	0.276	0.568	55
	POM	35	58.3	2.9 (0.4)	1.8 (1.0)	0.231 (0.079)	0.330 (0.082)	0.362	0.469	54
PO media	PO	36.0 (2.5)	66.7 (8.4)	3.0 (0.3)	1.6 (0.2)	0.198 (0.032)	0.303 (0.025)	0.342 (0.059)	0.493 (0.067)	56.7 (3.8)
PO global	PO	46	66.7	3.8 (0.5)	1.7 (0.7)	0.195 (0.060)	0.317 (0.069)	0.365	0.575	94
PFCH	PFCH	22	41.7	1.8 (0.3)	1.2 (0.5)	0.111 (0.052)	0.132 (0.059)	0.126	0.777	24
<i>P. platypetala</i>	PPG	40	75.0	3.3 (0.4)	1.7 (0.7)	0.261 (0.072)	0.343 (0.064)	0.211	0.651	67
<i>P. intermedia</i>	PIT	33	75.0	2.8 (0.4)	1.9 (1.0)	0.236 (0.068)	0.366 (0.067)	0.444	0.385	47
	PIG	30	58.3	2.5 (0.3)	1.6 (0.8)	0.195 (0.071)	0.269 (0.077)	0.300	0.539	39
	PIA	19	25.0	1.6 (0.2)	1.2 (0.2)	0.100 (0.051)	0.109 (0.044)	0.349	0.482	20
PI media	PI	27.3 (7.4)	52.8 (25.5)	2.3 (0.6)	1.6 (0.4)	0.177 (0.070)	0.248 (0.130)	0.364 (0.073)	0.469 (0.078)	35.3 (13.9)
PI global	PI	41	91.7	3.4 (0.4)	2.1 (1.0)	0.193 (0.050)	0.425 (0.067)	0.594	0.255	65
<i>P. schizogynoides</i>	PSA	25	58.3	2.1 (0.3)	1.4 (0.5)	0.161 (0.055)	0.232 (0.069)	0.275	0.568	35
<i>P. aridanae</i>	PAC	26	58.3	2.2 (0.3)	1.5 (0.7)	0.175 (0.069)	0.222 (0.069)	0.248	0.602	37
Media total	—	30.3 (5.9)	62.7 (15.1)	2.5 (0.5)	1.5 (0.2)	0.175 (0.045)	0.249 (0.070)	0.288 (0.107)	0.564 (0.145)	43.2 (12.9)
Media global	—	33 (8.6)	65 (15.1)	2.8 (0.7)	1.5 (0.3)	0.176 (0.04)	0.264 (0.086)	0.298 (0.163)	0.568 (0.207)	51.8 (22.2)

Tabla 3.8.- Indicadores básicos de variabilidad de las poblaciones de *Parolinia* (12 loci).  $A_T=n^\circ$  total de alelos observados;  $P$ =proporción de loci polimórficos;  $A_I$  = $n^\circ$  medio de alelos por locus;  $A_e=n^\circ$  de alelos efectivos;  $H_o$  y  $H_e$ =heterocigosidad observada y esperada;  $F$ =índice de fijación;  $t$ =tasa de alogamia; GML=genotipos multilocus. Los valores entre paréntesis corresponden a la desviación estándar.

En *P.ornata* (PO) la proporción de loci polimórficos más baja se detecta en POM y POV ( $P=61.5\%$ ) y la más alta en POS (69.2%), con una media para el taxon del 64.1%. La media

de alelos por *locus* ( $A_i=2.9$ ) oscila entre mínimos de POV y POM (2.8) y máximo de POS (3.2). La heterocigosidad esperada oscila desde el mínimo de POV (0.262) hasta el máximo de POM (0.327), con una media para la especie (0.288) que supera a la heterocigosidad observada ( $H_o=0.184$ ) que oscila entre POS (0.157) y POM (0.215). El número medio de genotipos multilocus (GML) para PO es de 59.3 con el mínimo en POM (57) y el máximo en POS (63).

En *P.intermedia* (PI) los valores más bajos de diversidad genética se observan en PIA ( $P=30.8\%$ ,  $A_i=1.7$ ,  $A_e=1.2$ ,  $H_o=0.123$  y  $H_e=0.141$ ) mientras que los máximos se observan en PIT ( $P=76.9\%$ ,  $A_i=2.8$ ,  $A_e=1.8$ ,  $H_o=0.239$  y  $H_e=0.366$ ) con medias para la especie ( $P=56.4\%$ ,  $A_i=2.3$ ,  $A_e=1.5$ ,  $H_o=0.194$  y  $H_e=0.262$ ). La media de genotipos multilocus (GML) para PI es de 38.7, presentando PIA los valores más bajos (GML=24) y PIT los más elevados (GML=50).

### 4.3. MANTENIMIENTO DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA

#### 4.3.1. Test de cuello de botella o exceso de heterocigotos

Bajo el modelo del alelo independiente (*IAM*) no se manifiesta cuello de botella reciente en ninguna de las poblaciones, aunque se observa exceso de heterocigotos en PGB (3/4), PFA (4/7), POVE (5/8), POV (5/6), POM (5/7), PIT (4/8), PIA (3/4) y PSA (1/6), el test no es significativo ( $p>0.05$ ), lo que podría indicar su cercanía a cuellos de botellas (Tabla 3.9).

POB	NL	<i>IAM</i>		<i>SMM</i>	
		$H_o/H_e$	$p$	$H_o/H_e$	$p$
PGB	7	<b>3/4</b>	0.688	5/2	0.375
PFS	12	8/4	0.519	8/4	0.013
PFA	11	<b>4/7</b>	0.638	8/3	0.067
PFT	10	5/5	0.846	7/3	0.084
PFI	11	7/4	0.577	9/2	0.009
POA	11	7/4	0.413	9/2	0.005
POVE	13	<b>5/8</b>	0.376	6/7	0.455
POS	13	7/6	0.735	10/3	0.005
POV	11	<b>5/6</b>	0.413	6/5	0.175
POM	12	<b>5/7</b>	0.176	<b>5/7</b>	0.424
PFCH	7	4/3	0.578	4/3	0.109
PPG	13	7/6	0.588	8/5	0.094
PIT	11	<b>4/8</b>	0.077	<b>5/7</b>	0.910
PIG	10	6/4	1.000	7/3	0.084
PIA	7	<b>3/4</b>	1.000	<b>3/4</b>	0.578
PSA	7	<b>1/6</b>	0.078	4/3	0.297
PAC	8	4/4	0.641	4/4	0.742

**Tabla 3.9.- Test del cuello de botella.** NL=n° de *loci* polimórficos; *IAM*=modelo de alelo independiente; *SMM*=modelo de mutación por pasos,  $H_d/H_e=n^\circ$  de *loci* con déficit de heterocigotos y exceso de heterocigotos.  $p$ =probabilidad de significación del test,  $p<0.05$ . En negrita, las poblaciones con exceso de heterocigotos bajo el modelo *IAM* y *SMM*.

En cuanto al modelo de mutación por pasos (*SMM*), únicamente se observa exceso de heterocigotos en POM (5/7), PIT (5/7) y PIA (3/4) aunque el test no es significativo ( $p>0.05$ ), lo que indicaría cercanía al cuello de botella.

TEST DE NEUTRALIDAD EWENS-WATTERSON																											
Locus	PGB		PFS		PFA		PFT		PFI		POA		POVE		POS		POV										
	E-W	U95	E-W	U95	E-W	U95	E-W	U95	E-W	U95	E-W	U95	E-W	U95	E-W	U95	E-W	U95									
Acp-1	—	—	0.568	0.305	0.900	0.324	0.934	0.816	0.502	0.986	0.779	0.501	0.951	0.607	0.306	0.945	0.970	0.612	0.323	0.952	0.839	0.502	0.993				
Acp-2	0.700	0.388	0.974	0.819	0.504	0.983	0.714	0.381	0.980	0.690	0.381	0.986	0.931	0.716	0.380	0.983	0.790	0.502	0.970	0.829	0.503	0.992	0.848	0.504	0.993		
Est-1	0.827	0.505	0.986	0.675	0.376	0.966	0.699	0.383	0.981	0.515	0.269	0.972	—	0.612	0.332	0.951	0.789	0.502	0.969	0.423	0.221	0.765	0.439	0.224	0.816		
Est-2	—	—	—	0.815	0.502	0.983	0.834	0.504	0.991	—	—	—	0.801	0.502	0.966	—	0.790	0.502	0.971	0.835	0.503	0.992	—	—	—		
Idh-1	0.692	0.374	0.972	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.703	0.371	0.982	0.741	0.504	0.913	0.839	0.505	0.991	—	—	—		
Idh-1	0.823	0.502	0.987	0.682	0.372	0.966	0.711	0.379	0.981	0.811	0.502	0.984	0.772	0.501	0.961	0.695	0.386	0.975	0.782	0.503	0.962	0.713	0.380	0.982	0.716	0.386	0.976
Idh-2	—	—	—	0.673	0.368	0.966	0.709	0.366	0.981	0.817	0.503	0.984	0.771	0.503	0.962	0.683	0.385	0.958	0.637	0.358	0.922	0.836	0.505	0.991	0.837	0.505	0.992
Idh-3	—	—	—	0.672	0.368	0.966	0.697	0.381	0.980	0.886	0.376	0.968	0.637	0.363	0.922	0.593	0.318	0.930	0.779	0.501	0.961	0.617	0.317	0.943	0.841	0.502	0.992
Me-1	—	—	—	0.804	0.501	0.983	—	—	—	—	—	—	0.789	0.502	0.966	—	0.638	0.365	0.931	0.570	0.310	0.898	0.818	0.501	0.987	—	—
Pgi-2	0.698	0.374	0.975	0.561	0.314	0.904	0.828	0.502	0.990	0.581	0.314	0.926	0.792	0.503	0.965	0.707	0.375	0.983	0.798	0.504	0.970	0.835	0.504	0.993	0.724	0.379	0.979
Pgm-2	0.584	0.319	0.928	0.559	0.306	0.886	0.604	0.314	0.937	0.684	0.370	0.970	0.640	0.367	0.933	0.625	0.337	0.958	0.528	0.289	0.859	0.616	0.316	0.952	0.603	0.325	0.944
Pgm-3	—	—	—	0.678	0.374	0.958	0.705	0.389	0.981	0.591	0.309	0.925	0.532	0.298	0.869	0.622	0.323	0.967	0.629	0.360	0.941	0.722	0.397	0.978	0.718	0.395	0.979
Skd-1	0.593	0.308	0.935	0.682	0.385	0.964	0.696	0.377	0.975	0.795	0.502	0.973	0.784	0.501	0.966	0.651	0.369	0.947	0.645	0.3685	0.931	0.801	0.502	0.978	0.592	0.322	0.919
Locus	POM		PFCH		PPG		PIT		PIG		PIA		PSA		PAC												
	E-W	U95	E-W	U95*	E-W	U95	E-W	U95	E-W	U95	E-W	U95	E-W	U95	E-W	U95											
Acp-1	0.830	0.503	0.989	0.588	0.362	0.873	0.703	0.382	0.975	0.783	0.502	0.968	0.786	0.502	0.968	0.777	0.501	0.961	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Acp-2	0.823	0.503	0.990	0.774	0.501	0.951	0.845	0.503	0.992	0.672	0.381	0.961	0.672	0.380	0.961	0.632	0.360	0.919	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Est-1	0.422	0.220	0.777	—	—	—	0.414	0.219	0.765	0.490	0.266	0.839	0.634	0.362	0.922	0.637	0.362	0.922	0.664	0.362	0.948	0.566	0.309	0.900	0.801	0.502	0.978
Est-2	0.830	0.504	0.990	0.772	0.501	0.951	0.835	0.504	0.992	0.807	0.502	0.979	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Idh-1	—	—	—	—	—	—	0.832	0.501	0.991	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Idh-1	0.693	0.370	0.977	—	—	—	0.708	0.376	0.981	0.803	0.502	0.979	—	—	—	—	—	—	0.633	0.368	0.925	0.792	0.504	0.973	—	—	—
Idh-2	0.823	0.504	0.988	0.763	0.501	0.951	0.833	0.505	0.990	0.801	0.502	0.978	0.770	0.501	0.961	0.786	0.501	0.961	0.613	0.501	0.956	0.664	0.364	0.941	—	—	—
Idh-3	0.693	0.375	0.973	0.605	0.353	0.894	0.711	0.375	0.981	0.809	0.502	0.978	0.785	0.503	0.961	0.782	0.503	0.961	—	—	—	0.786	0.502	0.970	—	—	—
Me-1	0.637	0.357	0.919	—	—	—	0.834	0.504	0.991	0.793	0.504	0.973	0.604	0.362	0.888	0.598	0.350	0.888	0.656	0.371	0.952	0.655	0.361	0.941	—	—	—
Pgi-2	0.691	0.377	0.970	—	—	—	0.624	0.323	0.961	0.424	0.231	0.758	0.433	0.244	0.778	0.446	0.250	0.778	0.792	0.502	0.972	0.801	0.502	0.978	—	—	—
Pgm-2	0.594	0.319	0.942	0.497	0.296	0.814	0.615	0.322	0.951	0.538	0.301	0.887	0.522	0.297	0.849	0.527	0.295	0.849	0.550	0.303	0.903	0.511	0.294	0.849	—	—	—
Pgm-3	0.701	0.388	0.978	0.778	0.501	0.951	0.550	0.280	0.900	0.676	0.374	0.960	0.636	0.359	0.922	0.629	0.366	0.922	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Skd-1	0.783	0.503	0.961	—	—	—	0.697	0.370	0.981	0.750	0.503	0.926	0.621	0.358	0.919	0.630	0.367	0.919	—	—	—	—	—	—	—	—	—

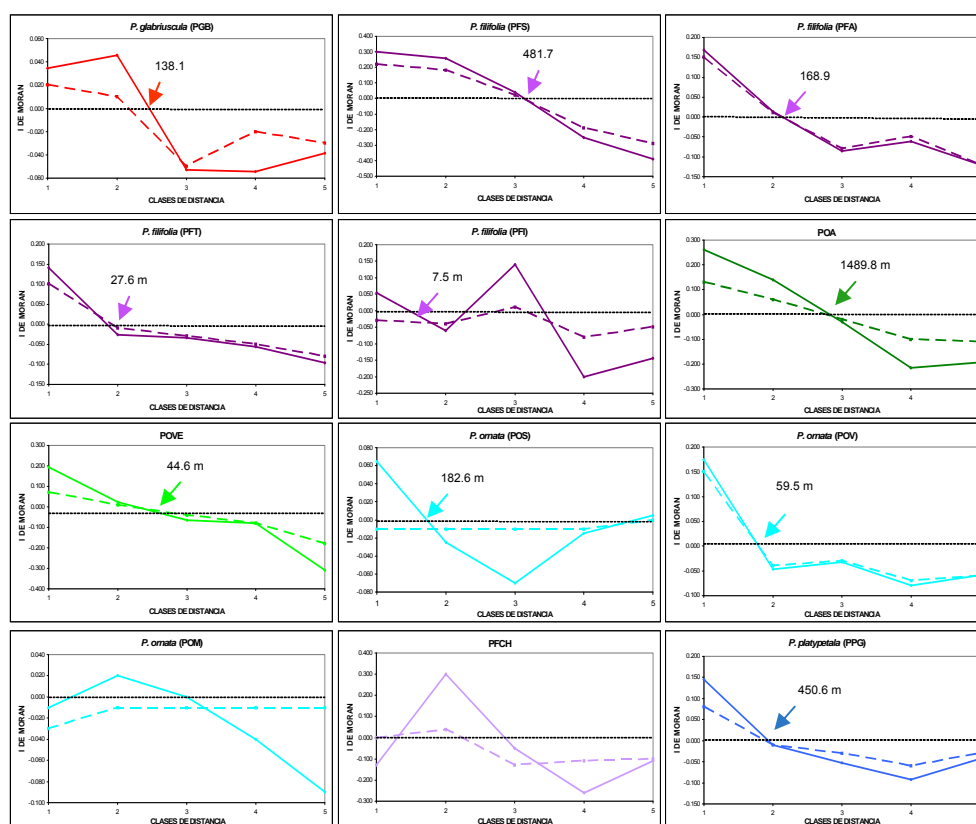
Tabla 3.10.- Test de Neutralidad Ewens-Watterson. Test de Neutralidad para los 13 loci (65 alelos) de las 17 poblaciones de *Parotinia*. L95 y U95= extremos superior e inferior del intervalo de confianza al 95% de la homocigosidad esperada asumiendo neutralidad; E-W= promedio de la homocigosidad esperada según las proporciones Hardy-Weinberg.

### 4.3.2. Test de Neutralidad y selección natural

En el test de Neutralidad todos los valores observados se encuentran dentro de los límites del intervalo de confianza (L95 y U95) y por tanto no resulta significativo para ningún *loci* en ninguna de las poblaciones estudiadas, indicando que no están sometidas a presión de selección. No se revelan fuerzas de *selección natural* en el género (Tabla 3.10).

### 4.3.4. Autocorrelación espacial

De los 65 alelos totales analizados en las 12 poblaciones de Gran Canaria, el número de alelos que satisfacen los criterios de autocorrelación espacial descritos en el Material y Métodos, varía entre 9 alelos en PFCH y 25 en POVE (Tabla 3.11 y Fig.3.17).



**Figura 3.17.- Correlogramas de las poblaciones de Gran Canaria.** Correlogramas medios de los alelos significativos (línea continua) y correlogramas totales correspondiente a todos los alelos (línea discontinua). Se señala el punto de intersección del eje X para las poblaciones que exhiben valores positivos de IM.

La proporción de alelos que resultan significativos a corta distancia oscila entre el 80% (16 de 20 alelos) en POV y solo el 4% (un alelo de 24) en POM.

En la primera clase de distancia, la proporción de alelos que están autocorrelacionados (significativamente positivos) oscila entre el 100% en POV ( $IM=0.175$ ) y el 7% (PFS con  $IM=0.301$ ) siendo inapreciables (0%) los valores de POM y PFCH ( $IM=-0.010$  y  $-0.130$ ) para ambas poblaciones.

Los correlogramas medios multibandas muestran que PFA, PFS, PFT y POVE, presentan un declive monótono general de los valores de la *I* de Moran a través de las cinco clases de distancia (Fig.3.17), con una disminución media entre la primera y la

segunda clase de 0.065 unidades, oscilando entre 0.222 unidades de *IM* en POV y -0.430 unidades de *IM* en PFCH.

INDICE / DE MORAN					
Población/alelos	1	2	3	4	5
<b>PGB (14, X=138.1)</b>					
Media significativa ( <i>IM</i> )	0.034	0.046	-0.053	-0.054	-0.039
Media total	0.020	0.010	-0.050	-0.020	-0.030
Distancia límite (m)	45	94	171	224	3182
<b>PFS (19, X=481.7)</b>					
Media significativa ( <i>IM</i> )	0.301	0.258	0.041	-0.250	-0.391
Media total	0.220	0.180	0.020	-0.190	-0.290
Distancia límite (m)	38	165	449	630	1272
<b>PFA (17, X=168.9)</b>					
Media significativa ( <i>IM</i> )	0.169	0.014	-0.085	-0.062	-0.120
Media total	0.150	0.010	-0.080	-0.050	-0.120
Distancia límite (m)	45	155	1771	1868	2111
<b>PFT (20, X=27.6)</b>					
Media significativa ( <i>IM</i> )	0.140	-0.026	-0.034	-0.057	-0.096
Media total	0.100	-0.010	-0.030	-0.050	-0.080
Distancia límite (m)	19	31	44	68	144
<b>PFI (21, X=7.5)</b>					
Media significativa ( <i>IM</i> )	0.055	-0.060	0.140	-0.200	-0.145
Media total	-0.030	-0.040	0.010	-0.080	-0.050
Distancia límite (m)	10	15	21	28	71
<b>POA (20, X=1489.8)</b>					
Media significativa ( <i>IM</i> )	0.262	0.140	-0.030	-0.216	-0.192
Media total	0.130	0.060	-0.020	-0.100	-0.110
Distancia límite (m)	71	208	1613	1776	2161
<b>POVE (25, X=44.6)</b>					
Media significativa ( <i>IM</i> )	0.195	0.023	-0.064	-0.079	-0.308
Media total	0.070	0.010	-0.040	-0.080	-0.180
Distancia límite (m)	16	35	1983	2006	2045
<b>POS (20, X=182.6)</b>					
Media significativa ( <i>IM</i> )	0.065	-0.025	-0.070	-0.015	0.005
Media total	-0.010	-0.010	-0.010	-0.010	0.000
Distancia límite (m)	99	249	422	1332	1875
<b>POV (20, X=59.5)</b>					
Media significativa ( <i>IM</i> )	0.175	-0.047	-0.032	-0.080	-0.058
Media total	0.150	-0.040	-0.030	-0.070	-0.060
Distancia límite (m)	35	72	127	213	557
<b>POM (24, --)</b>					
Media significativa ( <i>IM</i> )	-0.130	0.300	-0.050	-0.260	-0.110
Media total	-0.030	-0.010	-0.010	-0.010	-0.010
Distancia límite (m)	52	107	1665	1739	1860
<b>PFCH (9, --)</b>					
Media significativa ( <i>IM</i> )	-0.130	0.300	-0.050	-0.260	-0.110
Media total	0.000	0.040	-0.130	-0.110	-0.100
Distancia límite (m)	9	18	91	343	664
<b>PPG (24, X=450.6)</b>					
Media significativa ( <i>IM</i> )	0.145	-0.011	-0.053	-0.093	-0.043
Media total	0.080	-0.010	-0.030	-0.060	-0.030
Distancia límite (m)	137	480	1791	2238	5113

**Tabla 3.11- Autocorrelación espacial en 12 poblaciones de Gran Canaria.** Valores del índice de Morán para las 5 clases de distancia donde los alelos dan información no redundante. Sólo se muestran las frecuencias de los alelos con correlogramas significativos. Entre paréntesis se muestra el nº de alelos sujetos a análisis y el punto de intersección con el eje X ó primer pariente. (<0.05).

El rango de intersección del eje X del correlograma para las poblaciones que exhiben valores positivos de *IM* para la primera clase de distancia varían desde 7.5m en PFI hasta 1489.8m en POA (Fig.3.17). El valor medio de intersección del eje X para todas las poblaciones estudiadas es de 305.1m.

#### 4.4. ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES

Los parámetros de *estructura genética poblacional* mediante los valores de  $F_{ST}$  ( $F_{IS}$  y  $F_{IT}$ ) o estadísticos de WRIGHT (1951) y los valores de  $G_{ST}$  ( $H_T$ ,  $H_S$ ,  $D_{ST}$ ) o estadísticos de NEI (1973) junto con el flujo génico se muestran en las Tablas 3.4, 3.14, 3.15 y Anexo 3. Los resultados del *índice de fijación* o *coeficiente de endogamia* ( $F$  o  $F_{IS}$ ) y la tasa de alogamia ( $t$ ) para 13 *loci* se muestran en la Tabla 3.7 y para 12 *loci* en la Tabla 3.8. La estimación del *inbreeding depression* ( $\delta$ ), *talla efectiva poblacional* ( $N_e$ ) y las *desviaciones del equilibrio Hardy-Weinberg* (test de Chi cuadrado) se muestran en las Tablas 3.12 y 3.13.

##### 4.4.1. Coeficiente de autogamia o índice de fijación $F_{IS}$ y tasa de alogamia ( $t$ )

El *coeficiente de endogamia* o *índice de fijación*  $F_{IS}$  muestra en las 17 poblaciones de *Parolinia* una media de  $F_{IS}=0.286$ , entre el máximo de POM ( $F_{IS}=0.406$ ) y mínimo de *P.glabriuscula* (-0.008) cuyos valores negativos indican exceso de heterocigotos. La *tasa de alogamia* muestra el máximo en PGB ( $t=1.016$ ) y mínimo en POM (0.423) con una media (0.566) que señala a la *alogamia* como sistema de cruzamiento predominante en las poblaciones (Tabla 3.7).

Considerando los 10 taxones, *P.intermedia* presenta el máximo índice de fijación (0.577) y el mínimo (-0.008) se observa en *P.glabriuscula*. Lógicamente la tasa de alogamia más baja (0.268) se observa en PI y la más elevada (1.016) en *P.glabriuscula* seguida por PFCH (0.866).

El índice de fijación ( $F_{IS}$ ) en *P.filifolia* (PF) oscila entre PFS (0.184) y PFT (0.314) con una media de 0.265 igual que la *tasa de alogamia* entre PFS (0.689) y PFT (0.523) con una media ( $t=0.584$ ) que señala la *alogamia* como sistema de cruzamiento predominante en las poblaciones de *P.filifolia*. En *P.ornata* (PO) el índice de fijación (0.358) oscila entre el mínimo de POV (0.311) y el máximo de POM (0.406). El valor medio de la tasa de *alogamia* ( $t=0.474$ ), ligeramente más bajo que en PF, muestra el mínimo en POM (0.423) y el máximo en POV (0.526). El índice de fijación ( $F_{IS}$ ) en *P.intermedia* presenta el máximo en PIT (0.397) y el mínimo en PIG ( $F=0.247$ ) con una media de 0.325. Asimismo la tasa de alogamia de esta especie ( $t=0.513$ ) señala predominancia ligera de alogamia, oscilando entre 0.432 (PIT) y 0.604 (PIG).

En el análisis con 12 *loci* comunes (sin el *loci Acp-2* ausente en PSA) la tasa de alogamia ( $t$ ) sube ligeramente en POA (0.446), PFT y PAC se mantienen con los mismos valores mientras que el resto de las poblaciones muestra valores ligeramente inferiores (Tabla 3.8). A nivel de taxon, aunque la *tasa de alogamia* sube ligeramente en PO (0.575) es ligeramente inferior en el resto de las especies.

##### 4.4.1.1. Talla efectiva de las poblaciones ( $N_e$ )

Los resultados del tamaño efectivo de la población según HUSBAND & BARRETT (1992) con  $N_e=N(2-s)/2$ , o según Crawford en FRANKEL, BROWN & BURDON (1995) con  $N_e= N/1+F$  son prácticamente los mismos (Tabla 3.13) donde se observa que PFCH presenta el tamaño efectivo poblacional más bajo ( $N_e=93$ ) y PPG el más alto ( $N_e=38571$  y 38558).



4.4.1.2 Coeficiente de *inbreeding depression* ( $\delta$ )

Los valores de *inbreeding depression* (que dependen de  $F$  y  $s$ ) en los individuos adultos de la población siguiendo a DOLE & RITLAND (1993) se muestran en la Tabla 3.12, donde los valores superiores a 0.50 indicarían la presencia de *inbreeding depression*.

POBLACIÓN	$\delta_{13}$	$\delta_{12}$	$N$	$N_e-1$	$N_e-2$
PGB	-0.008	0.067	300	302	302
PFS	0.001	-0.003	800	676	676
PFA	0.001	0.000	616	481	481
PFT	-0.004	-0.004	280	213	213
PFI	-0.002	-0.003	250	195	195
POA	0.000	0.001	1000	720	720
POVE	0.002	0.001	8236	5975	5977
POS	0.003	0.000	40000	29460	29477
POV	-0.002	-0.002	4000	3052	3051
POM	-0.002	-0.002	200	142	142
PFCH	-0.003	-0.005	100	93	93
PPG	-0.003	0.002	46000	38571	38558
PIT	-0.001	0.000	30000	21480	21475
PIG	-0.001	-0.002	5000	4010	4010
PIA	-0.002	0.002	150	113	113
PSA	0.003	0.003	800	627	627
PAC	0.002	0.002	250	200	200

Tabla 3.12.- Talla efectiva poblacional e *inbreeding depression*.  $\delta$ = *inbreeding depression* (Dole & Ritland, 1993);  $\delta_{13}$ = para 13 *loci*;  $\delta_{12}$ = para 12 *loci*;  $N$ = censo poblacional;  $N_e-1$ = talla efectiva (Husband & Barrett, 1992) y  $N_e-2$  (Frankel, Brown & Burdon, 1995).  $\delta > 0.50$  indicio de pérdida de vigor por endogamia (Lande & Schemske, 1985).

Los resultados muestran el coeficiente de *inbreeding depression* desde valores negativos con mínimos en PGB (-0.008) hasta 0.003 (POS y PSA) significando que ninguna de las poblaciones manifiesta señales de pérdida de vigor por problemas de endogamia.

4.4.2. Desviación del equilibrio Hardy-Weinberg. Test de Chi-cuadrado  $\chi^2$

El test de *Chi cuadrado* considera que están en equilibrio los *loci* que muestran una probabilidad  $p \geq 0.970$  (Tabla 3.13). En las 17 poblaciones estudiadas señala sólo 7 *loci* en equilibrio Hardy-Weinberg concentrados en las poblaciones de *P. filifolia*, una sola de *P. ornata* (POM) y poblaciones sin adscripción taxonómica (PFCH, POVE y POA): *Acp-1* (PFT y PFI), *Est-2* (PFCH), *Mdh-1* (PFA, PFS y PFT), *Mdh-2* (POVE), *Mdh-3* y *Pgm-2* (PIG) y *Pgi-2* (POA, POM).

La mayoría de las poblaciones y especies no presentan equilibrio Hardy-Weinberg: PGB (PG), POS y POV (PO), PPG (PP), PIT y PIA (PI), PSA (PS) y PAC (PA). Según los datos generados se señala un defecto de heterocigotos en la mayoría de las poblaciones, a excepción de PGB donde se manifiesta un exceso en un mayor número de *loci*.

DESVIACIONES DEL EQUILIBRIO DE HARDY-WEINBERG EN PAROLINA																							
Pob / locus	PGB		PFS		PFA		PFT		PFI		POA		POVE		POS		POV						
	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P					
Acp-1	—	—	68.137	0.000	64.094	0.000	0.000	<b>1.000*</b>	0.000	<b>1.000*</b>	178.723	0.000	19.415	0.000	205.308	0.000	0.011	0.917					
Acp-2	1.128	0.770	0.007	0.933	197.059	0.000	139.097	0.000	1.678	0.642	178.723	0.000	3.958	0.047	0.004	0.948	93.665	0.000					
Est-1	17.924	0.000	45.225	0.000	16.356	0.001	5.328	0.868	—	—	26.358	0.000	0.718	0.397	205.289	0.000	177.920	0.000					
Est-2	—	—	1.115	0.291	0.014	0.904	—	—	0.203	0.652	—	—	21.662	0.000	45.346	0.000	—	—					
Idh-1	3.337	0.343	—	—	—	—	—	—	—	—	23.355	0.000	21.053	0.000	4.467	0.035	—	—					
Mdh-1	1.246	0.264	0.203	<b>0.977*</b>	0.190	<b>0.979*</b>	0.000	<b>1.000*</b>	29.470	0.000	55.054	0.000	19.464	0.000	34.327	0.000	46.008	0.000					
Mdh-2	—	—	15.165	0.002	16.783	0.001	1.101	0.294	2.087	0.149	142.899	0.000	0.021	<b>0.999*</b>	50.328	0.000	1.308	0.253					
Mdh-3	—	—	125.099	0.000	18.247	0.000	27.571	0.000	2.259	0.520	19.460	0.003	1.054	0.305	51.275	0.000	5.261	0.022					
Me-1	—	—	0.009	0.925	—	—	—	—	38.038	0.000	—	—	54.313	0.000	110.737	0.000	62.963	0.000					
Pgf-2	0.327	0.955	13.360	0.038	16.594	0.000	27.719	0.000	0.212	0.645	0.043	<b>0.998*</b>	0.403	0.525	0.221	0.639	46.833	0.000					
Pgm-2	36.367	0.000	3.858	0.696	44.518	0.000	61.245	0.000	57.361	0.000	49.116	0.000	12.341	0.055	23.580	0.001	26.368	0.000					
Pgm-3	—	—	2.267	0.519	3.952	0.267	97.606	0.000	21.528	0.001	48.704	0.000	7.591	0.055	17.378	0.001	0.846	0.839					
Skd-1	88.433	0.000	48.930	0.000	91.095	0.000	23.410	0.000	16.693	0.000	73.014	0.000	4.331	0.228	39.901	0.000	136.181	0.000					
Pob / locus	POM		PFCH		PPG		PIT		PIG		PIA		PSA		PAC								
	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P	P	P	$\chi^2$	P	$\chi^2$	P							
Acp-1	0.006	0.940	29.037	0.000	9.906	0.019	2.474	0.116	3.687	0.055	—	—	—	—	—	—	—	—					
Acp-2	77.374	0.000	1.073	0.300	0.089	0.766	1.220	0.748	2.410	0.492	—	—	—	—	—	—	—	—					
Est-1	281.537	0.000	—	—	165.643	0.000	4.092	0.943	31.630	0.000	0.000	0.000	7.849	0.049	136.289	0.000	—	—					
Est-2	131.344	0.000	0.000	<b>1.000*</b>	0.024	0.876	95.011	0.000	—	—	0.009	—	—	—	6.867	0.009	—	—					
Idh-1	—	—	—	—	2.594	0.107	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—					
Mdh-1	57.453	0.000	—	—	62.461	0.000	40.088	0.000	—	—	0.904	—	15.619	0.001	0.014	0.904	—	—					
Mdh-2	3.226	0.072	0.027	0.869	26.556	0.000	0.945	0.331	49.021	0.000	0.056	0.000	7.353	0.061	7.578	0.056	—	—					
Mdh-3	43.527	0.000	7.914	0.048	87.983	0.000	1.348	0.246	0.000	<b>1.000*</b>	0.672	0.509	0.077	0.782	0.179	0.672	—	—					
Me-1	49.272	0.000	—	—	97.044	0.000	71.014	0.000	32.269	0.000	0.000	—	—	—	43.422	0.000	—	—					
Pgf-2	0.031	<b>0.999*</b>	—	—	6.126	0.409	102.582	0.000	12.428	0.257	0.001	0.917	4.052	0.256	10.647	0.001	—	—					
Pgm-2	32.952	0.000	11.107	0.085	36.649	0.000	35.260	0.000	1.303	<b>0.972*</b>	0.011	0.000	11.203	0.001	16.521	0.011	—	—					
Pgm-3	13.245	0.004	1.073	0.300	21.704	0.017	0.564	0.905	1.054	0.788	—	—	69.290	0.000	—	—	—	—					
Skd-1	49.021	0.000	—	—	229.997	0.000	14.222	0.000	17.978	0.000	—	—	—	—	—	—	—	—					

Tabla 3.13.- Desviaciones del equilibrio Hardy-Weinberg (H-W). Test de Chi-cuadrado ( $\chi^2$ ) en las 17 poblaciones de Parolina. P =probabilidad del test. (\*) loci en equilibrio de Hardy-Weinberg ( $P \geq 0.970$ ).

#### 4.4.3. Estructura genética ( $G_{ST}$ y $F_{ST}$ ) y flujo génico ( $N_m$ ) de poblaciones y taxones

Se muestra la *estructura genética* ( $G_{ST}$  y  $F_{ST}$ ) de las poblaciones y taxones estudiados de *Parolinia* que incluye el análisis de las poblaciones no adscritas a ningún taxon, POA, POVE PFCH (Tablas 3.4, 3.15 y Anexo 3). El flujo génico o número de migrantes inter-poblacionales ( $N_m$ ) se muestra enfrentado a la distancia geográfica (kms) y el desnivel altitudinal entre poblaciones dentro de cada isla (Tabla 3.14).

Los  $G_{ST}$  más bajos se observan entre poblaciones coespecíficas de un mismo taxon (0.017 para POS-POV y 0.049 para PFS-PFI, etc.) excepto en *P.intermedia* que presenta  $G_{ST}$  altos entre sus poblaciones, PIA y PIG incluso mayores que con la mayoría de las otras poblaciones y especies (PG, PF, PO, PP, PS y PA), poniéndose de manifiesto la poca cohesión genética entre las poblaciones de PI. Este hecho se refuerza por la inexistencia de *flujo génico* o *migrantes* entre ellas ( $N_m=0.3-0.7$ ) aunque comparten un 48-86% de los alelos de los 46 del taxon. Asimismo el componente inter-poblacional ( $F_{ST}=0.424$ ) contribuye más a la diversidad total que el componente intra-poblacional  $F_{IS}=0.247$ .

Los  $G_{ST}$  más altos (0.571) se observan entre PIA (Tenerife) población de PI y PFCH (Gran Canaria) que no presentan flujo génico (0.2) aunque comparten del 71-77% de los alelos.

- En *P.filifolia* (Gran Canaria), los  $G_{ST}$  mínimos se observan entre PFS y PFI (0.049) separadas por solo 6.95 km con flujo génico alto  $N_m$  (4.9) compartiendo del 68- 88% de los alelos de los 44 del taxon, mientras que los máximos  $G_{ST}$  se observan entre PFS y PFT (0.120) a pesar del máximo  $N_m$  (6.8) y que comparten 76-85% de los alelos (28). Solo PFCH se encuentra dentro del rango de las poblaciones de PF que además incluye a todos sus alelos y manifiesta *flujo génico*. En los  $F$  estadísticos el componente intrapoblacional ( $F_{IS}=0.287$ ) contribuye más a la diversidad total que el componente interpoblacional ( $F_{ST}=0.088$ ).

- En *P.ornata* (Gran Canaria) las poblaciones POS y POV distantes unos 8.21km, presentan el mínimo  $G_{ST}$  (0.017), el máximo flujo génico  $N_m$  (14.2) y comparten 73-83% alelos de los 49 detectados para el taxon. A su vez, la tercera población de PO que se encuentra más alejada de las otras (POM), muestra también valores bajos de  $G_{ST}$  (0.074-0.056) y elevados de  $N_m$  (3.2-4.3) compartiendo el 89% de los alelos con POS y 84% con POV (Tablas 3.4 y 3.15). Los  $F$  estadísticos ( $F_{IS}=0.356$  y  $F_{ST}=0.067$ ) de *P. ornata* como en la especie anterior, indican que el componente intrapoblacional también contribuye más a la diversidad total que el interpoblacional.

- Hay que señalar a *P.platypetala* en relación a *P.ornata* (ambas en Gran Canaria) por presentar  $G_{ST}$  muy bajos (0.087 y 0.097) que revelan una relación de población coespecífica con PO. Se justifica además por la existencia de flujo génico ( $N_m=2.3-2.6$ ) y por el 76-81% de los alelos que comparte con PO de los 42 que posee.

- Los taxones de una población como *P.glabriuscula* (aislada en una caldera de Gran Canaria) muestra el  $G_{ST}$  mínimo con PPG más próxima geográficamente y con la única que posee flujo génico aunque comparte más alelos con POA (85%) población que además es más distante geográficamente.

El resto de los taxones integrados por una sola población se encuentran en otras islas: *P.schizogynoides* (PSA) en La Gomera y *P.aridanae* (PAC) en La Palma. Ambas poseen el  $G_{ST}$  más bajo con PFS de Gran Canaria (0.243 y 0.253) y aunque no poseen *flujo génico* los valores mayores cercanos a "1" se encuentran también con Gran Canaria en poblaciones también de PF y Tenerife (PIT) en Teno.

FLUJO GÉNICO ( $N_m$ ), DISTANCIA GEOGRÁFICA Y DESNIVEL ENTRE POBLACIONES																	
POB	PGB	PFS	PFA	PFT	PFI	POA	POVE	POS	POV	POM	PFCH	PPG	PIT	PIG	PIA	PSA	PAC
PGB	300	24.33 (1329)	25.91 (1373)	33.76 (1337)	30.55 (1376)	23.33 (745)	32.30 (1570)	19.39 (904)	25.31 (1225)	37.25 (1830)	18.68 (1462)	11.25 (642)	156.8	115.0	136.5	177.0	253.6
PFS	0.7	600	1.81 (568)	9.53 (771)	6.95 (1144)	12.66 (1313)	10.77 (1086)	21.38 (1186)	18.20 (934)	17.12 (1411)	6.67 (661)	21.55 (1381)	134.6	92.7	114.3	154.7	231.4
PFA	0.7	3.8	315	8.52 (805)	7.02 (1070)	11.89 (1240)	11.21 (1226)	23.51 (1172)	19.99 (1193)	17.83 (1352)	7.24 (800)	23.58 (1571)	133.0	91.1	112.7	153.1	229.8
PFT	0.6	6.8	3.2	550	3.89 (533)	19.45 (896)	6.75 (654)	27.42 (990)	21.29 (962)	12.25 (742)	15.67 (803)	29.51 (1050)	143.6	101.8	123.3	163.8	231.4
PFI	0.8	4.9	2.9	3.5	1031	18.77 (1215)	4.58 (787)	23.49 (1004)	17.53 (903)	11.42 (1000)	12.97 (1015)	26.01 (876)	137.5	95.6	117.1	157.6	234.3
POA	0.5	0.7	0.6	0.7	0.6	210	23.12 (1322)	29.14 (1700)	29.14 (1345)	29.74 (1295)	9.75 (1092)	26.63 (1262)	142.0	100.2	121.7	162.2	238.8
POVE	0.6	0.8	1.0	0.9	0.8	2.8	240	22.49 (926)	15.48 (754)	6.74 (605)	16.54 (1262)	26.32 (1215)	145.3	103.5	125.0	165.5	242.1
POS	0.6	0.6	0.5	0.5	0.7	0.7	1.2	300	8.21 (737)	23.54 (1006)	19.55 (1476)	8.19 (649)	156.6	114.7	136.2	176.7	253.4
POV	0.6	0.5	0.5	0.5	0.6	0.7	1.2	14.2	450	15.18 (669)	19.47 (1141)	15.04 (736)	152.3	110.4	131.9	172.4	249.1
POM	0.8	0.9	0.8	0.8	1.0	1.0	1.3	3.2	4.3	60	22.20 (1306)	29.15 (1210)	137.3	95.4	116.9	160.4	235.1
PFCH	0.6	2.4	2.4	2.4	2.0	0.6	0.6	0.5	0.5	0.7	1051	18.29 (1166)	138.8	97.0	118.5	159.0	235.6
PPG	1.0	0.7	0.7	0.7	0.8	0.7	1.0	2.4	2.3	2.6	0.6	578	156.2	114.4	135.9	176.4	253.1
PIT	0.9	0.7	0.8	0.7	0.7	0.7	0.7	1.2	1.3	1.6	0.5	1.2	140	39.65 (595)	28.43 (571)	50.6	107.1
PIG	0.5	0.5	0.6	0.5	0.5	0.4	0.5	0.7	0.7	0.8	0.4	0.7	0.6	125	11.11 (212)	62.0	138.7
PIA	0.4	0.4	0.5	0.3	0.3	0.3	0.4	0.5	0.5	0.5	0.2	0.5	0.7	0.3	156	54.5	126.5
PSA	0.6	0.9	0.9	0.8	0.6	0.4	0.5	0.5	0.5	0.7	0.7	0.7	0.9	0.3	0.4	200	86.0
PAC	0.4	0.6	0.7	0.6	0.5	0.4	0.4	0.4	0.4	0.5	0.5	0.5	0.7	0.3	0.4	0.5	100

Tabla 3.14.- Flujo génico, distancia geográfica y desnivel entre poblaciones. Flujo génico (por debajo de la diagonal) y distancia geográfica en km (encima de la diagonal), entre paréntesis desnivel altitudinal entre poblaciones dentro de cada isla (m) y en la diagonal cota media de la población.

El máximo número de alelos compartidos también se observan con poblaciones de Gran Canaria para PS (84%) y PAC (La Palma) con Tenerife (85%) y Gran Canaria (81%).

#### 4.4.3.1 Estructura genética de las poblaciones sin adscripción POA, POVE y PFCH

Las poblaciones POA y POVE sin adscripción taxonómica presentan una elevada cohesión genética entre ellas revelada por el  $G_{ST}$  encontrado (0.080) que se observa para algunas poblaciones coespecíficas de *Parolinia*, y a su vez, el mínimo encontrado para POA y el resto de especies y poblaciones. Observación reforzada por la presencia de flujo génico (2.8 migrantes) y por los 27 alelos compartidos de los 40 y 32 que poseen ambas (Tablas 3.4, 3.14 y 3.15).

ESTADÍSTICOS DE ESTRUCTURA TAXONES Y POBLACIONES SIN ADSCRIPCIÓN							
TAXON	F-estadísticos Wright (1951)			Estadísticos de NEI (1973)			
	$F_{IS}$	$F_{IT}$	$F_{ST}$	$H_S$	$H_T$	$D_{ST}$	$G_{ST}$
<b><i>P. filifolia</i></b> = (PFS + PFA+ PFT+PFI)	0.287	0.350	0.088	0.244	0.267	0.024	0.088
<i>P. filifolia</i> + POA	0.311	0.472	0.234	0.244	0.319	0.075	0.234
<i>P. filifolia</i> + POVE	0.303	0.455	0.218	0.258	0.330	0.072	0.218
<i>P. filifolia</i> + PFCH	0.259	0.344	0.115	0.224	0.253	0.029	0.115
<i>P. filifolia</i> + PPG	0.274	0.446	0.238	0.259	0.340	0.081	0.238
<i>P. filifolia</i> + PGB	0.237	0.402	0.217	0.230	0.294	0.064	0.217
<i>P. filifolia</i> + <i>P. ornata</i>	0.319	0.535	0.317	0.262	0.383	0.121	0.317
<b><i>P. ornata</i></b> = (POS+ POV+ POM)	0.356	0.399	0.067	0.286	0.306	0.021	0.067
<i>P. ornata</i> + POA	0.368	0.509	0.223	0.276	0.355	0.079	0.223
<i>P. ornata</i> + POVE	0.355	0.474	0.184	0.293	0.359	0.066	0.184
<i>P. ornata</i> + PFCH	0.315	0.532	0.316	0.250	0.366	0.116	0.316
<i>P. ornata</i> + PPG	0.323	0.394	0.105	0.294	0.329	0.035	0.105
<i>P. ornata</i> + PGB	0.288	0.453	0.232	0.259	0.336	0.078	0.232
<b><i>P. intermedia</i></b> = (PIT+ PIG+ PIA)	0.247	0.567	0.424	0.219	0.456	0.237	0.519
<i>P. intermedia</i> + POA	0.286	0.625	0.475	0.254	0.485	0.230	0.475
<i>P. intermedia</i> + POVE	0.278	0.595	0.439	0.272	0.484	0.212	0.439
<i>P. intermedia</i> + PFCH	0.219	0.602	0.490	0.229	0.449	0.220	0.490

**Tabla 3.15.- Estadísticos de Wright y Nei para 13 loci analizados. Taxones y poblaciones sin adscripción.** Parámetros de estructura genética y confrontaciones de las poblaciones sin adscripción taxonómica (POA, POVE y PFCH) con las especies del género.

En cambio los  $G_{ST}$  entre PFCH-POA (0.345) y PFCH-POVE (0.307) no manifiestan cohesión genética alguna, reforzada además por la carencia de flujo génico (0.6) y por la cercanía de PFCH con *P. filifolia* (ya comentada).

##### 4.4.3.1.1. *P. filifolia* (PF) y poblaciones sin adscripción

- El análisis de **PFCH** (Riscos de Chapín) en relación a PF muestra unos parámetros de estructura de la diversidad genética bastante similares a los obtenidos para las cuatro poblaciones de *P. filifolia* (0.088) observándose incluso valores inferiores en todos los parámetros o solo ligeramente superiores en  $F_{ST}$  y  $G_{ST}$  (0.115) que además es inferior a 0.120 de PFS-PFT (Tablas 3.4y 3.15) indicando una gran cohesión genética con PF.

- La comparación de **POA** (Agaete) con PF muestra un incremento de  $G_{ST}$  (0.234), considerablemente superior al de las poblaciones de *P.filifolia* (0.088). La adición de POA al conjunto de PF disminuye la cohesión genética del complejo.

- La comparación de **POVE** (Veneguera) con PF muestra un incremento de  $G_{ST}$  (0.218), superior al del complejo de *P.filifolia*. Como en el caso anterior, la adición de POVE al conjunto de PF disminuye su cohesión genética.

- Con el objetivo de testar el complejo de *P.filifolia* con los otros tres taxones de Gran Canaria se obtienen  $G_{ST}$  y  $F_{ST}$ , indicando en todos los casos una disminución de la cohesión genética del complejo PF: PF-PP con  $G_{ST}=0.238$ , PF-PGB con  $G_{ST}=0.217$  y PF-PO con  $G_{ST}=0.317$ .

#### 4.4.3.1.2. *P. ornata* (PO) y poblaciones sin adscripción

Al añadir **PFCH** a PO muestra un incremento de  $G_{ST}$  (0.316) muy superior al de las poblaciones de *P.ornata* (0.067). La adición de PFCH al conjunto de PO disminuye notablemente la cohesión genética de la especie.

En el análisis conjunto de **POA** y PO también presenta  $G_{ST}$  (0.223) superiores a los del complejo PO indicando la poca cohesión genética de este conjunto.

La inclusión de **POVE** al complejo PO, presenta un  $G_{ST}$  (0.184) solo ligeramente superior al de la especie indicando una relativa cercanía que se refuerza por la presencia de flujo génico (1.2-1.3).

El análisis del conjunto de **PO** con los taxones *P.platypetala* (PP) y *P.glabriuscula* (PG), obtiene  $G_{ST}$  de 0.105 y 0.232 respectivamente, indicando mayor cohesión genética con PP que con PG.

#### 4.4.3.1.3. *P. intermedia* (PI) y poblaciones sin adscripción

A la vista de los resultados obtenidos se puede observar que no existe concordancia entre los estadísticos de Wright y los  $F$  estadísticos de Nei, lo que no invita a sacar ninguna conclusión sobre el nivel de cohesión genética de los taxones anteriores (Tabla 3.15).

Al añadir PFCH al complejo PI, al contrario que los casos anteriores el  $G_{ST}$  (0.490) obtenido es ligeramente inferior al del conjunto PI (0.519) lo que indica que PFCH aumenta la cohesión genética de la especie.

Al añadir POA también se observa un aumento ligero de cohesión genética de *P.intermedia* (0.519→0.475) aunque no se corresponden con valores coespecíficos de *Parolinia*.

Al añadir POVE a PI, el  $G_{ST}$  como en casos anteriores también disminuye ligeramente (0.439) indicando asimismo una mayor cohesión genética que de ningún modo supone una relación coespecífica.

## 4.5. DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA GENÉTICA. APLICACIONES A LA CONSERVACIÓN

### 4.5.1. Pérdida de alelos por muestreo

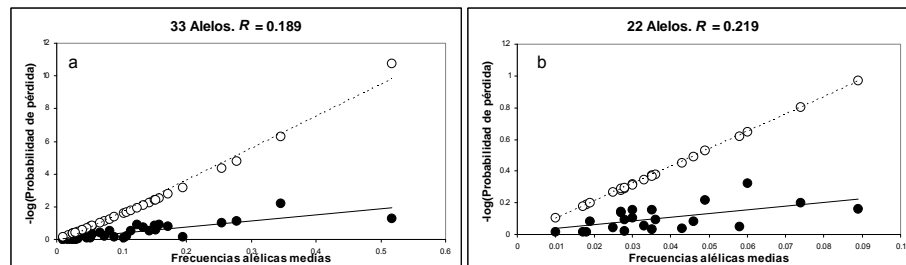
Las probabilidades de pérdida observada y esperada ( $L_o$  y  $L_e$ ) para los 33 alelos incluidos en este análisis (con frecuencias <0.5) se muestran en la Tabla 3.16 y Fig.3.18. El resultado (cociente entre las pendientes de las dos líneas de regresión de las frecuencias alélicas medias y las probabilidades de pérdida), resulta en un valor de representatividad de

pérdida  $R=0.189$  (Fig.3.18a), que indica que el *muestreo genético en una sola población* representaría el 18.9% del total de alelos raros detectados en el género *Parolinia*.

PROBABILIDAD DE PÉRDIDA DE ALELOS							
ALELOS	$p$	N	$L_o$	$L_e$	$-\log(L_o)$	$-\log(L_e)$	APF
Acp-1d	0.158	6	0.126	0.003	0.899	2.548	PIT
Acp-1e	0.040	7	0.564	0.249	0.248	0.603	PIG
Acp-2b	0.104	1	0.803	0.024	0.096	1.624	PIG
Acp-2f	0.018	1	0.965	0.542	0.016	0.266	PFI
Est-1a	0.024	8	0.679	0.440	0.168	0.357	POM
Est-1b	0.074	3	0.630	0.073	0.200	1.136	PPG
Est-1d	0.054	7	0.460	0.152	0.337	0.818	POM
Est-1e	0.346	6	0.006	0.000	2.216	6.279	POS
Est-1h	0.172	5	0.151	0.002	0.820	2.787	PSA
Est-1i	0.107	2	0.635	0.021	0.197	1.675	PSA
ldh-1a	0.143	4	0.291	0.005	0.536	2.280	PGB
ldh-1c	0.277	4	0.075	0.000	1.126	4.786	PIG
Mdh-1a	0.134	6	0.179	0.008	0.747	2.117	POVE
Mdh-1d	0.114	5	0.297	0.016	0.527	1.792	PPG
Mdh-2c	0.081	7	0.307	0.057	0.513	1.246	PFS
Mdh-3d	0.025	2	0.902	0.417	0.045	0.380	POS
Me-1a	0.151	6	0.140	0.004	0.853	2.417	POS
Me-1c	0.124	8	0.120	0.011	0.922	1.958	PPG
Me-1d	0.052	2	0.809	0.165	0.092	0.782	PAC
Pgi-2a	0.024	1	0.952	0.432	0.021	0.365	PSA
Pgi-2b	0.030	4	0.786	0.359	0.105	0.445	PFT
Pgi-2c	0.089	2	0.688	0.042	0.162	1.378	PFS
Pgi-2e	0.055	7	0.450	0.144	0.346	0.841	PIT
Pgi-2f	0.152	4	0.266	0.004	0.575	2.442	PSA
Pgi-2g	0.194	1	0.650	0.001	0.187	3.182	PIT
Pgi-2h	0.255	4	0.095	0.000	1.023	4.347	PIA
Pgi-2j	0.033	2	0.876	0.325	0.057	0.488	PPG
Pgm-3a	0.046	2	0.828	0.202	0.082	0.696	PFI
Pgm-3e	0.039	8	0.526	0.256	0.279	0.592	PIG
Pgm-3f	0.028	1	0.945	0.381	0.025	0.419	PPG
Skd-1a	0.517	2	0.054	0.000	1.266	10.757	PIA
Skd-1b	0.066	7	0.383	0.097	0.417	1.013	POV-PIG
Skd-1e	0.010	2	0.960	0.708	0.018	0.150	POA

**Tabla 3.16. Probabilidad de pérdida alélica.**  $p$ =frecuencia alélica media en las poblaciones  $N=n^{\circ}$  de poblaciones donde se detectan alelos raros;  $L_o$  y  $L_e$ =probabilidad de pérdida observada y esperada para los 33 alelos que satisfacen los criterios de rareza. APF=área de muestreo y población donde el alelo raro tiene una frecuencia mayor.

Aplicando el test para la isla de Gran Canaria las probabilidades de pérdida observada y esperada ( $L_o$  y  $L_e$ ) para los 22 alelos considerados tienen un valor de representatividad de pérdida  $R=0.219$  (Fig.3.18b), lo que indica que el *muestreo genético en una sola población* representaría el 21.9% del total de alelos raros detectados en el género *Parolinia* para Gran Canaria.



**Figura 3.18.- Líneas de regresión de la frecuencia alélica media (eje X) con  $-\log(L_o)$  (círculos negros) y  $-\log(L_e)$  (círculos blancos) para los 33 alelos raros analizados en las 17 poblaciones (a) y para los 22 alelos raros analizados en Gran Canaria (b).  $R$  =valor de representatividad de pérdida.**

#### 4.5.2. Estructura genética ( $G_{ST}$ ) y aplicaciones a la conservación

Se aplica la fórmula de CESKA, AFFOLTER & HAMRICK *et al.* (1997) fijando  $p=0.99$  como recomienda HAMRICK (en CAUJAPÉ-CASTELLS, 2006),

##### 4.5.2.1. *Parolinia* como conjunto

El valor medio de  $G_{ST}$  para las 17 poblaciones estudiadas de *Parolinia*, sin tener en cuenta su adscripción taxonómica es 0.280. La aplicación de la fórmula de CESKA, AFFOLTER & HAMRICK *et al.* (1997) muestra que el número de poblaciones a muestrear ( $n$ ) es 3.6 ( $\approx 4$ ).

##### 4.5.2.2. *Parolinia* como conjunto en Gran Canaria

Aplicando la misma fórmula a las 12 poblaciones de Gran Canaria, sin tener en cuenta su adscripción taxonómica ( $G_{ST}=0.224$ ) muestra que el número de poblaciones a muestrear ( $n$ ) es 3.1 ( $\approx 3$ ).

##### 4.5.2.3. *Parolinia* según tres especies (PO-PP, PF-PFCH y PI)

Aplicando la fórmula al complejo PF-PFCH ( $G_{ST}=0.115$ ) indica que el número de poblaciones a muestrear es 2.1 ( $\approx 2$ ). En el complejo PO-PP ( $G_{ST}=0.105$ ) señala que el número de poblaciones a muestrear ( $n$ ) también es 2.0. En PI ( $G_{ST}=0.519$ ) señala que el número de poblaciones a muestrear es 7.

## 4.6. IDENTIDAD Y DISTANCIA GENÉTICA ENTRE POBLACIONES (NEI, 1972)

Para el conjunto de las 17 poblaciones estudiadas de *Parolinia*, la distancia genética de NEI (1972) a partir de la matriz de *frecuencias alélicas* considerando 13 (65 alelos) y 12 *loci* (59 alelos) se expresan mediante técnicas de agrupación según fenogramas UPGMA y de ordenación con análisis de proximidad (MDS-NM) y análisis de componentes principales (ACP) a los que se les superpone un MST (árbol de expansión mínima).

Por último, se hace una estimación de posibles relaciones filogenéticas entre las poblaciones de *Parolinia* por el método *Neighbor-Joining* (vecino más próximo).

### 4.6.1. Distancia genética ( $D_{NEI}$ ) y geográfica

Para el conjunto de las 17 poblaciones se obtiene la *distancia genética* de NEI (1972) a partir de la matriz de *frecuencias alélicas* (Tabla 3.17), considerando los 13 (65 alelos) y 12 *loci* (59 alelos).

Considerando 13 *loci* (65 alelos) la *distancia genética* menor entre dos poblaciones (0.013) se observa entre POS-POV (*P.ornata*) distantes unos 8.2km (737m de desnivel) que muestran el máximo *flujo génico* (14.2) y comparten un 73-83% de los alelos (Tablas 3.4, 3.14 y 3.17). La distancia genética más elevada ( $D_{NEI}=0.711$ ) se observa entre POA (GC) y PIG (TF) poblaciones situadas en islas diferentes separadas unos 100 Km y aunque no presentan *flujo génico* (0.4 y 0.3) comparten el 60-73% de los alelos.

- Las poblaciones pertenecientes a PF muestran una distancia genética media (0.042), que oscila entre la mínima de PFS-PFT (0.024) separadas unos 9.5km (771m de desnivel) intercambiando un *flujo génico* elevado de 6.8 migrantes y la mayor entre PFA-PFT y PFA-PFI (0.051) geográficamente distantes unos 8.5 y 7km e intercambiando un *flujo génico* de 3.2 y 2.9 migrantes, respectivamente.



DISTANCIA GENÉTICA DE NEI (1972)																	
POB	PGB	PFS	PFA	PFT	PFI	POA	POVE	POS	POV	POM	PFCH	PPG	PIT	PIG	PIA	PSA	PAC
PGB	0.000	0.158	0.153	0.179	0.113	0.348	0.337	0.318	0.286	0.248	0.136	0.206	0.259	0.301	0.314	0.294	0.212
PFS	0.228	0.000	0.048	0.026	0.022	0.249	0.286	0.322	0.335	0.201	0.058	0.253	0.287	0.454	0.427	0.234	0.208
PFA	0.213	0.048	0.000	0.052	0.050	0.285	0.303	0.359	0.359	0.221	0.053	0.269	0.248	0.460	0.344	0.249	0.183
PFT	0.246	0.024	0.051	0.000	0.035	0.229	0.257	0.312	0.325	0.188	0.052	0.253	0.289	0.436	0.429	0.211	0.269
PFI	0.169	0.033	0.051	0.046	0.000	0.245	0.260	0.291	0.304	0.187	0.056	0.219	0.278	0.421	0.399	0.251	0.183
POA	0.327	0.284	0.312	0.263	0.273	0.000	0.067	0.332	0.308	0.242	0.262	0.368	0.430	0.653	0.653	0.284	0.453
POVE	0.335	0.288	0.306	0.260	0.274	0.069	0.000	0.226	0.217	0.206	0.297	0.290	0.436	0.449	0.550	0.399	0.474
POS	0.288	0.418	0.442	0.404	0.370	0.316	0.242	0.000	0.014	0.074	0.417	0.101	0.258	0.333	0.460	0.414	0.434
POV	0.260	0.431	0.442	0.417	0.382	0.294	0.234	0.013	0.000	0.052	0.398	0.102	0.254	0.318	0.433	0.388	0.442
POM	0.229	0.282	0.286	0.267	0.242	0.232	0.221	0.070	0.050	0.000	0.249	0.102	0.230	0.334	0.461	0.268	0.363
PFCH	0.197	0.055	0.050	0.049	0.060	0.291	0.299	0.502	0.483	0.318	0.000	0.302	0.318	0.384	0.522	0.212	0.220
PPG	0.188	0.348	0.352	0.344	0.298	0.348	0.301	0.090	0.091	0.095	0.387	0.000	0.292	0.381	0.423	0.323	0.382
PIT	0.236	0.364	0.314	0.364	0.339	0.401	0.431	0.231	0.228	0.209	0.386	0.260	0.000	0.405	0.337	0.384	0.261
PIG	0.372	0.525	0.516	0.506	0.467	0.711	0.511	0.420	0.404	0.405	0.443	0.470	0.483	0.000	0.631	0.602	0.499
PIA	0.312	0.488	0.394	0.487	0.443	0.633	0.552	0.450	0.425	0.451	0.572	0.416	0.335	0.626	0.000	0.626	0.443
PSA	0.333	0.276	0.280	0.251	0.276	0.311	0.428	0.469	0.441	0.311	0.243	0.380	0.431	0.634	0.648	0.000	0.363
PAC	0.301	0.300	0.265	0.361	0.268	0.531	0.554	0.539	0.546	0.456	0.302	0.490	0.359	0.455	0.452	0.414	0.000

**Tabla 3.17.- Distancia genética de Nei (1972).** Distancia genética considerando 12 loci (59 alelos) por encima de la diagonal y considerando 13 loci (65 alelos) por debajo de la diagonal para las 17 poblaciones de *Parolinia*.

- Las poblaciones de PO, con una media de 0.044, muestran la mayor *distancia genética* entre POM-POS (0.070) a pesar de acusar *flujo génico* entre ellas ( $N_m=3.2$  y 4.3) y estar más separadas geográficamente (POM y POS-POV con 23.5 y 15.2km).

- Las poblaciones pertenecientes a PI, con una distancia genética media de 0.481 muy superior a la de anteriores especies, muestran la mayor (0.626) entre las más cercanas geográficamente PIA-PIG (11.1Km) y la menor entre PIT-PIA (0.335), de las más separadas geográficamente (28.4) dentro de una isla después de PGB, PPG y POA en Gran Canaria.

- *P.glabriuscula* (PGB) presenta la distancia menor (0.169) con PFI (*P.filifolia*) separadas por unos 30.6km y no presentan *flujo génico*.

- La distancia menor de *P.platypetala* (PPG) se observa con POS (0.090) que separadas unos 8.2km muestran *flujo génico* entre ellas (2.4). *P.schizogynoides* (PSA) de La Gomera presenta la distancia menor con PFCH (0.243) a pesar de los 159km que las separa en otra isla. Finalmente *P.aridanae* (PA) de La Palma muestra la distancia más baja (0.258) con PFI a pesar de estar separadas por el mar unos 234.3km.

- Las poblaciones sin asignación taxonómica, POA y POVE muestran la distancia genética más baja entre ellas mismas (0.069) separadas por unos 23.1km y flujo génico (2.8) comparten el 68- 84% de los alelos.

- En PFCH, la mínima distancia genética se observa con PFT (0.049) que se encuentra en el rango de las poblaciones coespecíficas de *P. filifolia*. A pesar de estar separadas unos 17.9km (803m) presentan flujo génico ( $N_m=2.4$  migrantes) y comparten el 64-88% de los alelos

Las distancias genéticas considerando 12 *loci* (59 alelos) muestran en general una tendencia a disminuir aproximando a las especies, especialmente PO, PP y PA con respecto a PF-PFCH (Tabla 3.17). El análisis con 13 *loci* en el que PSA no manifiesta el *locus Acp-2*, resulta por tanto más discriminatorio.

#### 4.6.1.1. Técnicas de agrupación. Análisis de cluster (UPGMA) y MST

Para el conjunto de las 17 poblaciones se obtienen dos *fenogramas* a partir de la distancia de NEI (1972) considerando los 13 (65 alelos) y 12 *loci* (59 alelos).

##### - UPGMA 13 loci (65 alelos)

En el *fenograma UPGMA* ( $r=0.861$ ) considerando 13 *loci* (65 alelos) para el conjunto de las 17 poblaciones (Fig.3.19a) PIG y PIA dos poblaciones de *P.intermedia*, se posicionan como basales lejanas del resto del grupo, en el que se distinguen dos cluster principales: uno para PF (acompañado de PG, PS y PA), y otro para PO (acompañado fundamentalmente de PP y PIT y más alejadamente de POVE y POA (íntimamente relacionadas).

i) En el primer cluster se agrupan muy estrechamente las poblaciones asignadas a *P.filifolia* (PFS-PFT, PFI y PFA con la integración de PFCH) con *P.glabriuscula* (PGB) como población basal, y a su vez a PSA (La Gomera) y a PAC (La Palma) también como poblaciones basales.

ii) En el segundo cluster, se encuentra la asociación POA-POVE (poblaciones sin adscripción taxonómica) como grupo hermano del complejo PO-PP (POS-POV, POM y PPG) acompañado por PIT (Tenerife) como población basal.

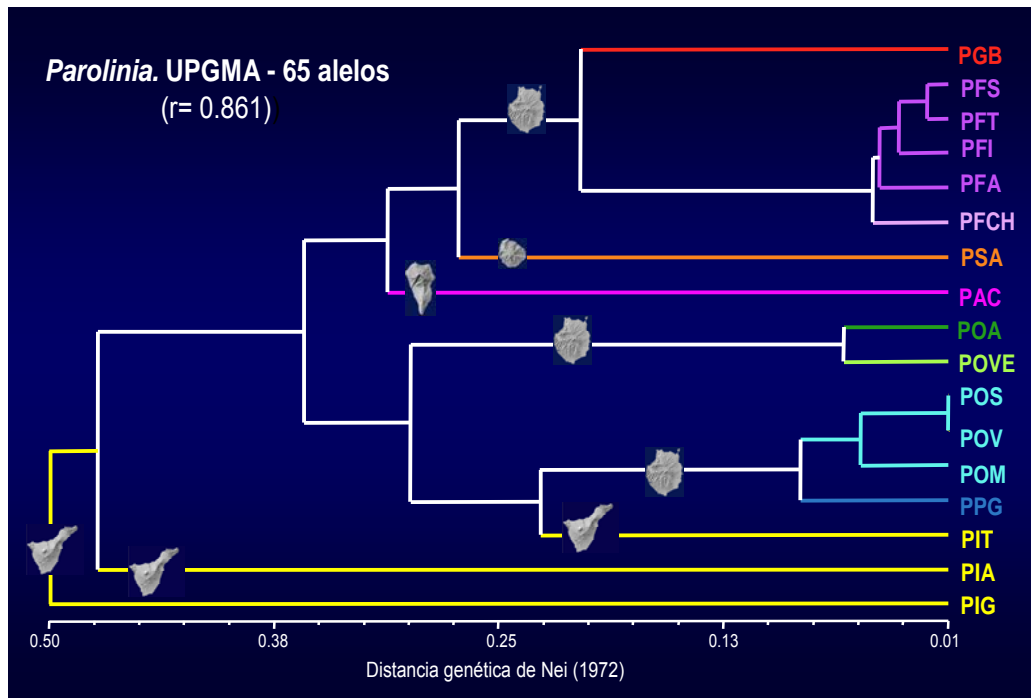


Figura 3.19a.- UPGMA 13 *loci* y 65 alelos según distancia genética de Nei (1972). La imagen de la isla indica la distribución geográfica.

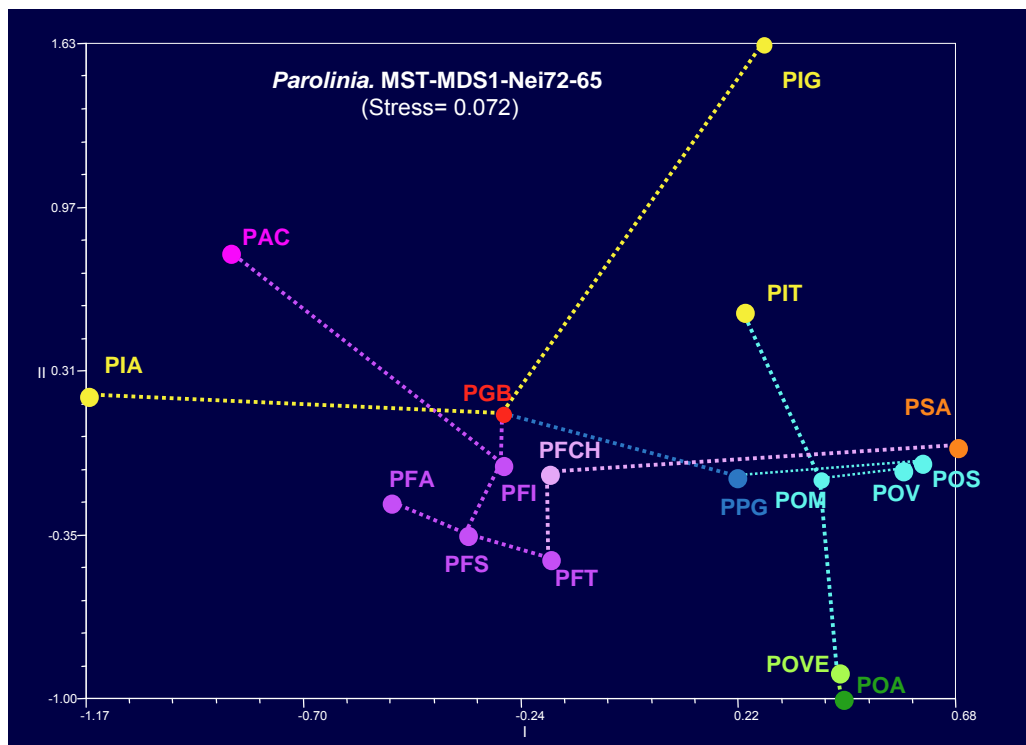


Figura 3.19b.- MST y MDS (13 *loci*). Las líneas de puntos representan las conexiones del MST. Se pone de manifiesto la importancia de PF como complejo crucial en la conexión de taxones e islas: PF y el complejo PO-PP por medio de PGB (PPG) que a su vez conecta lejanamente con Tenerife (PIA y PIG). Con la Palma (PAC) por PFI y con La Gomera (PSA) por PFCH.

- UPGMA 12 loci (59 alelos)

El fenograma UPGMA obtenido considerando 12 loci (59 alelos) para el conjunto de las 17 poblaciones ( $r=0.860$ ) aunque con resolución ligeramente más baja, muestra fundamentalmente las mismas relaciones genéticas, a excepción del complejo POVE-POA que pasa a posición basal (Fig.3.20) de los dos cluster principales (PF y PO-PP).

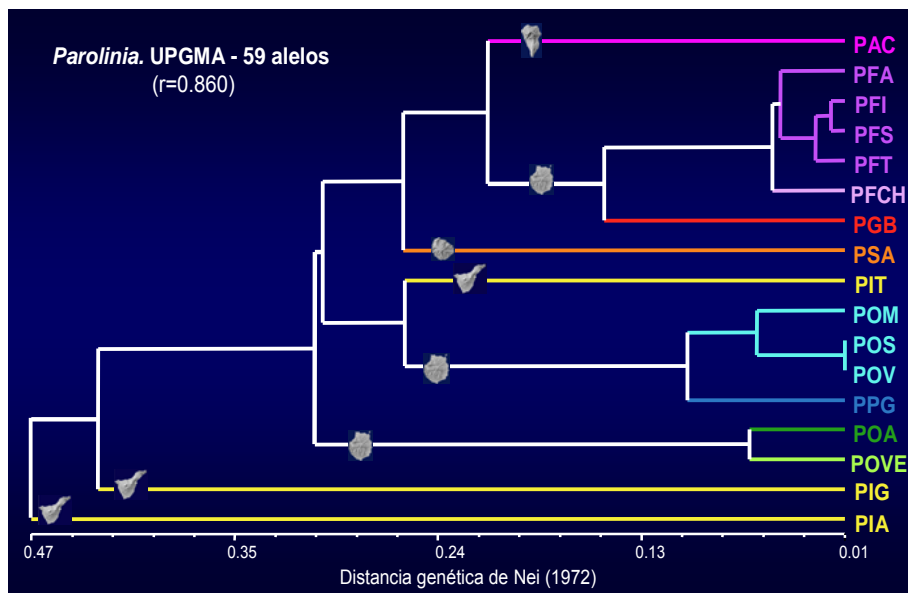


Figura 3.20a.- UPGMA 12 loci y 59 alelos. La imagen de la isla indica la distribución geográfica.

Como en el fenograma anterior se distinguen dos cluster principales (PF y PO-PP) con las dos poblaciones de *P.intermedia* en posición basal alejada del resto del grupo pero de distinta manera (PIA más basal que PIG).

i) En el cluster de PF y PG con las islas occidentales (PA y PS) la exclusión del locus *Acp-2* sitúa a *P.schizogynoides* (PS) de La Gomera como población más basal.

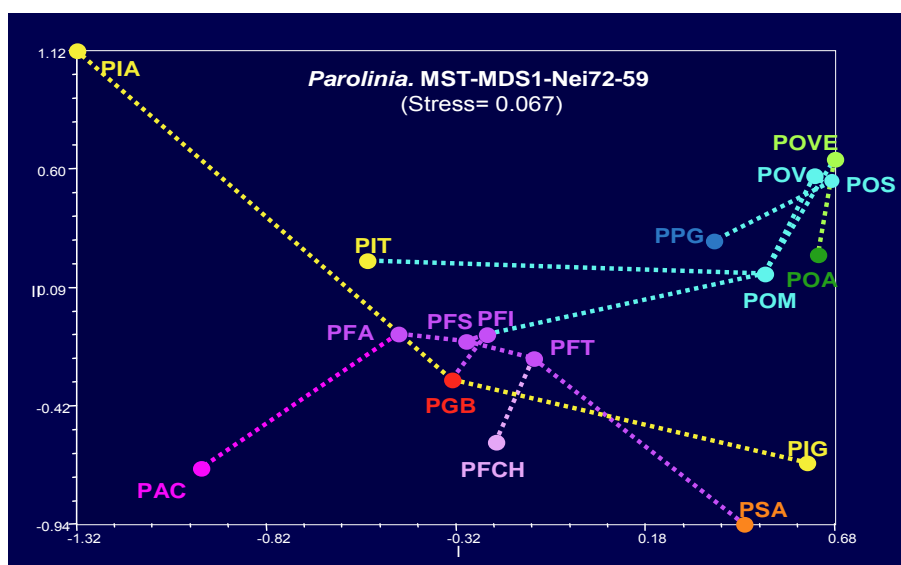


Figura 3.20b.- MST y MDS-NM (12 loci). Las líneas de puntos representan las conexiones del MST. Se pone de manifiesto la distinta conexión entre el complejo PF y PO-PP por medio de POM-PFI.

ii) El segundo cluster que agrupa cercanamente las tres poblaciones de *P. ornata* (POS-POV, POM) con *P. P. platypetala*: PPG, también se les anexiona PIT (*P. intermedia*) como población basal.

A diferencia del anterior, la asociación POA-POVE se sitúa en posición basal a los dos cluster anteriores.

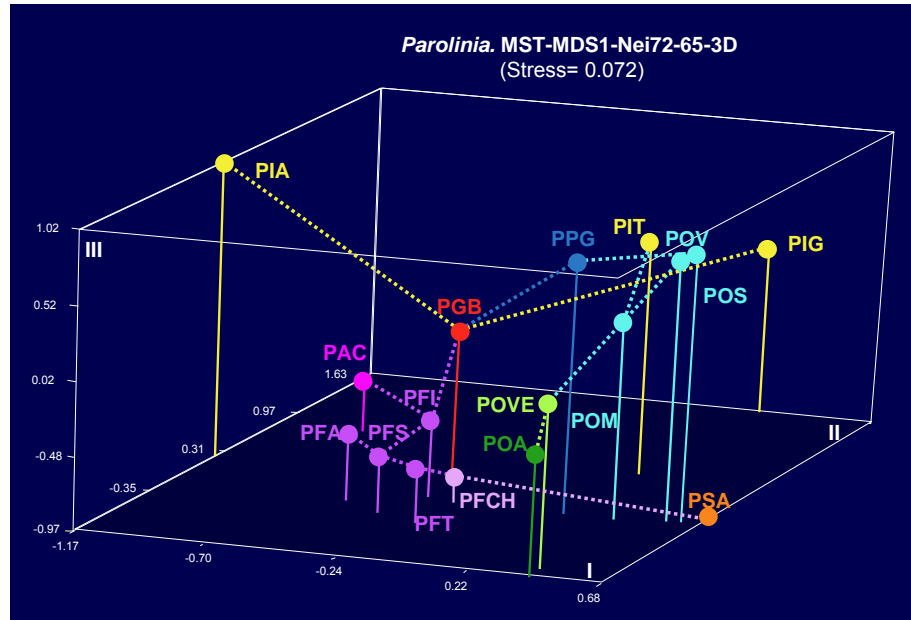


Figura 3.19c.- MST y MDS-NM (13 loci y 65 alelos). Las líneas de puntos representan las conexiones del MST sobre el MDS. Se pone de manifiesto la relación de PF de Gran Canaria con La Gomera (PFCH-PSA) y La Palma (PAC-PFI) así como la disociación dentro de PI (PIT-POM y PGB con PIA y PIG).

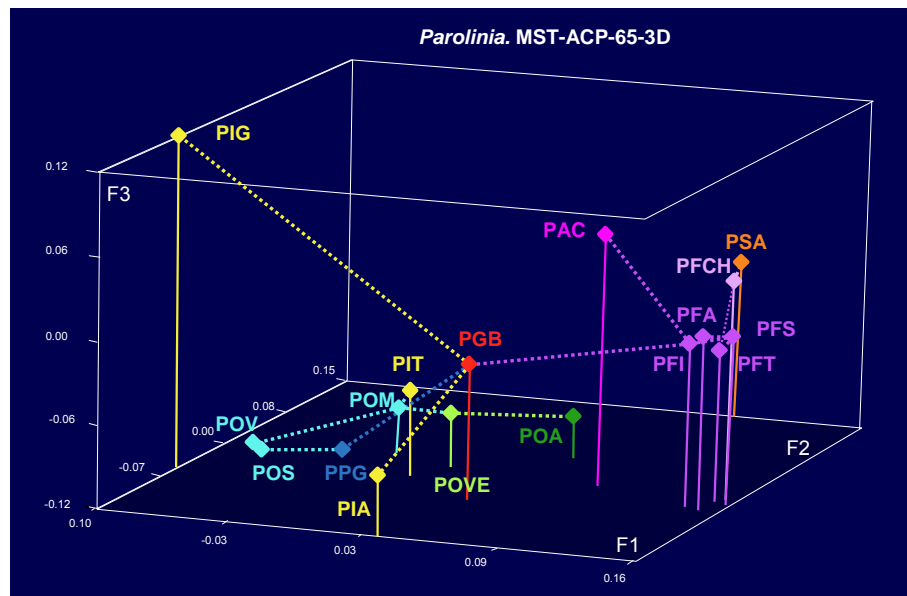


Figura 3.19d.- MST y ACP con 13 loci. Las líneas de puntos representan las conexiones del MST sobre el ACP que ponen de manifiesto el aislamiento propiciado por el locus *Acp-2* entre el complejo PF y PO-PP que se relacionan solo a través de PG quién conecta aunque lejanamente con PIA y PIG (Tenerife) separadas de PIT.

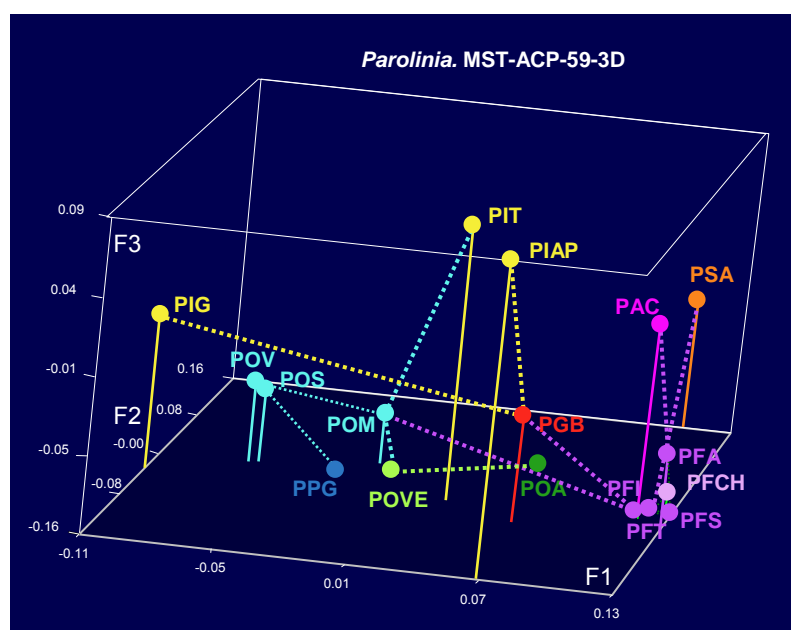
#### 4.6.1.2. Técnicas de ordenación con MST (MDS y ACP)

Tanto para los 13 *loci* como para los 12 en las 17 poblaciones estudiadas de *Parolinia*, los resultados de los análisis de proximidad (MDS-NM) se califican de excelentes (stress=0.072 y 0.067).

- En la superposición del MST sobre los MDS y del ACP de 13 *loci* (Figs.3.19) se observa la misma cohesión entre las poblaciones de *P.ornata* y *P.platypetala* (PO-PP) y se refuerza la agrupación POA-POVE que se relaciona al complejo de PO-PP (POM-POVE-POA) a través de Mogán (POM) relacionada muy lejanamente con Teno (PIT) población de *P.intermedia*.

Dentro de *P.intermedia* se pone de manifiesto la falta de cohesión de Teno (PIT) más relacionado a PO que con las otras dos poblaciones congéneres (PIA y PIG) que aisladamente se relacionan a *P.glabriuscula* (PGB).

En *P.filifolia* se observa la misma cohesión entre sus poblaciones y PFCH que lejanamente se relaciona con PSA (La Gomera). La conexión con PAC (La Palma) es también desde PF a través de PFI quién también conecta con *P.glabriuscula* (PGB) que también se vincula con el complejo PP-PO (PGB-PPG) justificado por el flujo génico.



**Figura 3.20c.- MST y ACP con 12 *loci*.** Las líneas de puntos representan las conexiones del MST sobre el ACP que pone de manifiesto la distancia entre los complejos PF y PO-PP los relaciona por POM-PFI.

- Considerando solamente los 12 *loci* (59 alelos) para el conjunto de las 17 poblaciones, se muestran fundamentalmente las mismas conexiones genéticas que los anteriores análisis (Figs.3.20) pero el complejo de las especies PO-PP (en un extremo de las gráficas) aparece conectado con el complejo PF por Mogán e Inagua (POM-PFI).

Es también desde PF (PFA) donde se encuentra la conexión con PAC (La Palma) pero, a diferencia del anterior (PFI) se verifica por PFA. Por otro lado los vínculos con el complejo PO-PP se llevan a cabo por medio de PFI-POM, esta última relacionándose lejanamente con PIT (Tenerife).

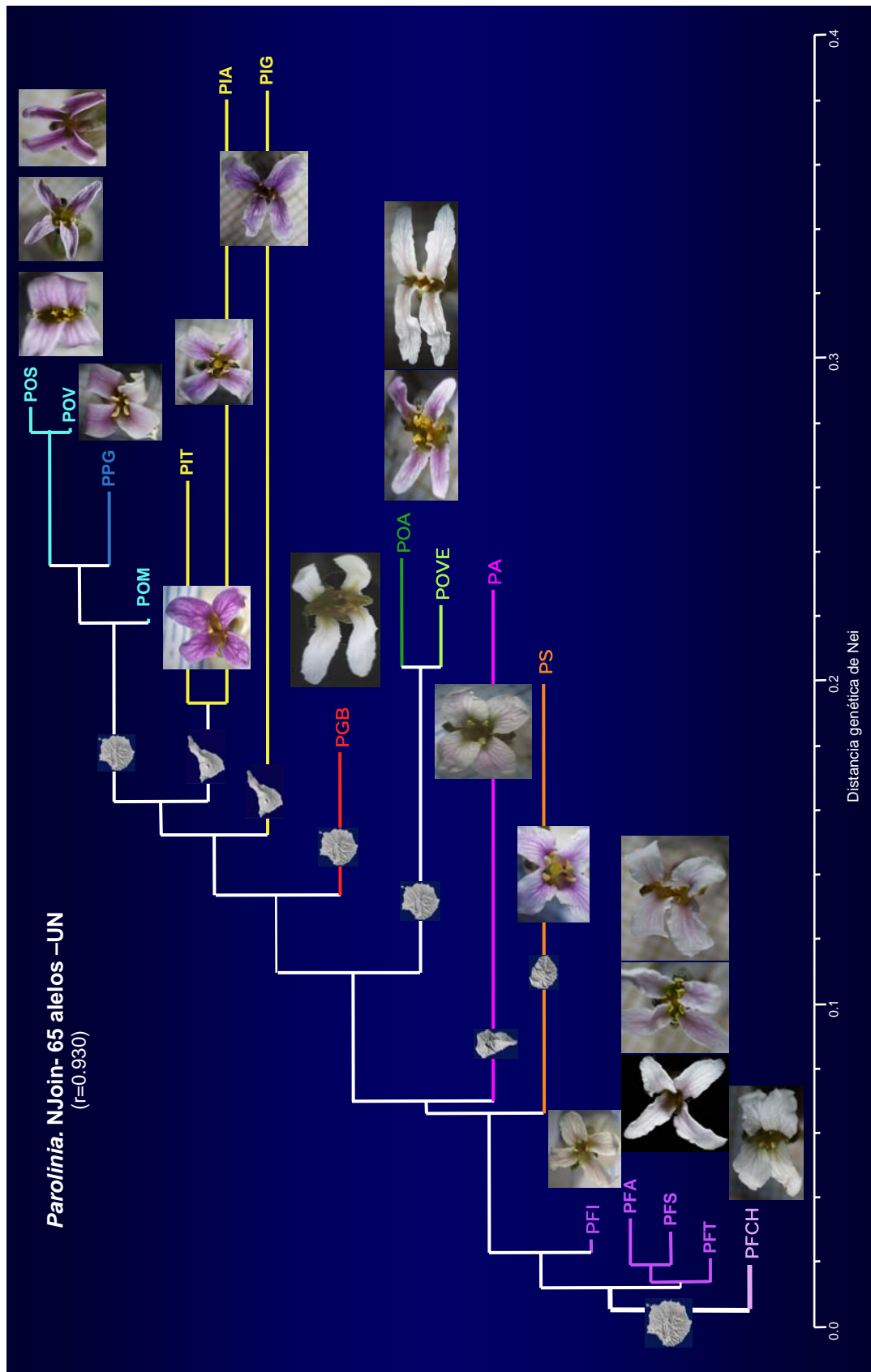


Figura 3.21a.- Neighbour Joining considerando 13 loci (65alelos) para las 17 poblaciones. La imagen de la isla indica la distribución geográfica.

Se puede concluir pues que el *locus Acp-2* que se manifiesta en todas las poblaciones y especies de *Parolinia*, excepto en la isla de La Gomera (*P.schizogynoides* PSA) discrimina más ostensiblemente al complejo poblacional de *P.filifolia*-PFCH (PF-PFCH) del complejo integrado por las poblaciones de *P.ornata* y *P.platypetala* (PO-PP).

#### 4.6.1.3. Técnicas de agrupación. Neighbour Joining. Inferencias filogenéticas y evolutivas

La estimación filogenética de la diversidad genética por aloenzimas se lleva a cabo a partir de 13 y 12 *loci*.

##### - Árbol de 65 alelos y 13 *loci*

Considerando el total de los caracteres (65 alelos y 13 *loci*) para 17 poblaciones incluyendo PSA (Fig. 3.21a) se pone de manifiesto un árbol con *coeficiente de correlación cofenético* ( $r= 0.930$ ) superior al UPGMA ( $r= 0.861$ ).

Este árbol señala como *outgroup* a PFCH del resto de las poblaciones que se separan en dos nodos. Se observa una primera diversificación para *P. filifolia* (Gran Canaria) donde se encuentra primero PFT, después PFS y PFA, todas con ramas de longitud evolutiva muy corta y cerca del ancestro.

El segundo nodo diferencia claramente como *outgroup* a PFI muy cerca del ancestro con *ratio* evolutivo muy corto y más lejanamente a PSA (La Gomera) basal a La Palma (PAC) y a su vez a la asociación POVE-POA en posición basal del sub-nodo que tiene a PGB como basal del complejo PO-PP (Gran Canaria) por un lado y por el otro a PIA y PIT (Tenerife) con PIG.

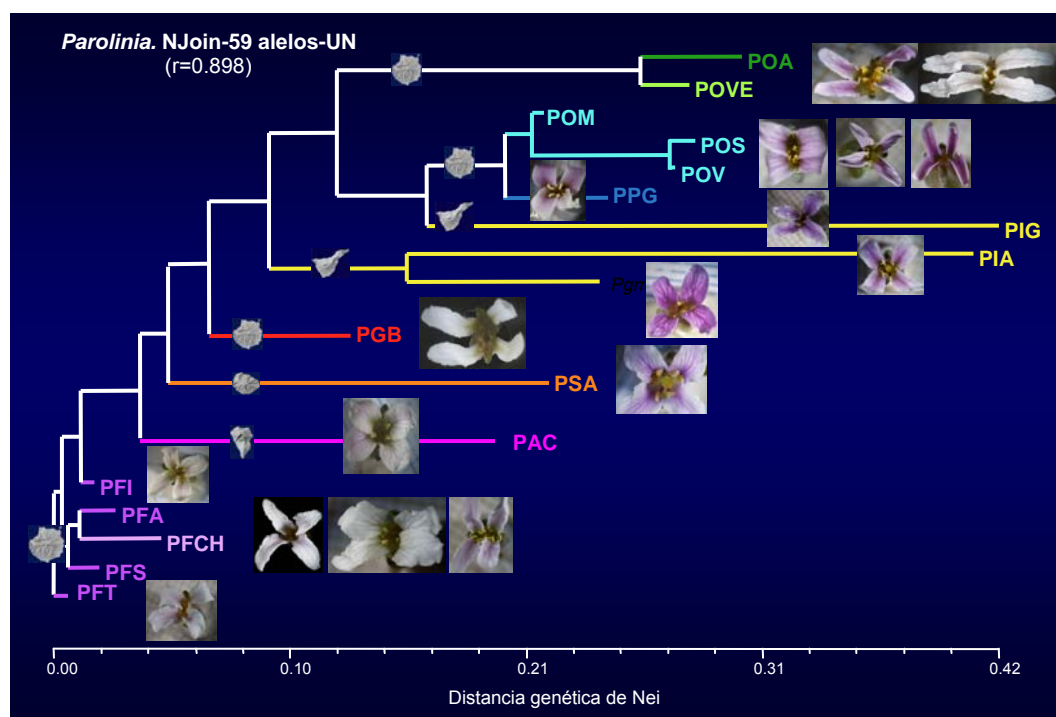


Figura 3.21b.- Neighbour Joining considerando 12 *loci* (59alelos) para las 17 poblaciones.

##### - Árbol de 59 alelos y 12 *loci*

Cuando solo se consideran solo los 59 alelos de los 12 *loci* en las 17 poblaciones del género *Parolinia*, el árbol obtenido (Fig. 3.21b) posee un *coeficiente de correlación cofenético* ( $r=0.898$ ) también superior al fenograma UPGMA ( $r= 0.860$ ).



El árbol resultante muestra una topología muy parecida, con PFT de *outgroup* del resto de las poblaciones de *P. filifolia* (Gran Canaria) que también se presentan muy cerca del ancestro con longitudes de ramas muy cortas.

El segundo nodo conserva a PFI como *outgroup* muy cerca del ancestro, y más lejanamente a La Palma (PAC) y luego a La Gomera (PSA) como *outgroup* del resto, que cambia ligeramente y señala primero como basal a PGB del grupo de PO-PP con PI y la asociación POVE-POA como grupo hermano basal. En último lugar PIT-PIA y PIG.

#### 4.6.2. Distancia genética y tiempo de divergencia

El tiempo de divergencia entre las 17 poblaciones de *Parolinia* estimado siguiendo a NEI (1987) depende íntimamente de la *distancia genética* y por tanto muestran las mismas relaciones genéticas entre las poblaciones y taxones (Anexo 3).

La menor distancia (0.013) y por tanto el menor tiempo de divergencia (64,247 mil años) lo muestran dos poblaciones de PO (POS-POV) y dos de PF (PFS-PFT: 0.024: 120,138 mil años). La mayor distancia se observa entre POA (NO de Gran Canaria) y *P.intermedia* (0.633 y 0.711;  $\approx 3.5$  Ma) cuyas poblaciones PIA y PIG del SO de Tenerife, manifiestan la mayor longitud de ramas (tiempo evolutivo) en los árboles *Neighbour Joining* (Fig.3.22).

*P.filifolia* (PF) de Gran Canaria con poblaciones muy cercanas al ancestro del género, según su identidad genética y árboles *Neighbour Joining* se muestra más cercana a PFCH (0.049), cercanía que ya se ha puesto de manifiesto en la estructuración de poblaciones y técnicas de agrupación y ordenación (Figs.3.19-3.22), dándose además el caso de que todas estas poblaciones se encuentran datadas en la zona más antigua de Gran Canaria (ITGE, 1992).

El taxon más cercano al complejo PF-PFCH es *P.glabriuscula* (PGB: 0.169; 847,000 años) también de Gran Canaria, como se pone de manifiesto por las técnicas de agrupación y ordenación (Figs.3.19-3.22), aunque está situado en una de las zonas geológicamente más recientes de Gran Canaria. El segundo taxon más cercano (0.251) es *P.schizogynoides* (PSA) de La Gomera, seguido de *P.ornata* (POM con 0.242), POVE-POA (0.260 y 0.263) todas con un tiempo de divergencia de 1.2-1.3 Ma y situadas en zonas antiguas. Con distancias y tiempos similares se encuentra *P.aridanae* de La Palma (PAC con 0.258), *P.platypetala* (PPG) de Gran Canaria (0.298) y *P.intermedia* de Tenerife (PIT con 0.314) todas situadas en zonas geológicamente más recientes. Por último, más alejadas de PF-PFCH se encuentran dos poblaciones de *P.ornata* (POS-POV: 0.370-0.382;  $\approx 1.90$  Ma) y dos poblaciones de *P.intermedia* de Tenerife (PIA-PIG: 0.394 y 0.467) que muestran los mayores tiempos de divergencia (1.97-2.33 Ma) y también son las que se observan más distantes del ancestro en el árbol *Neighbour Joining* (NJ).

Señalar la mínima *distancia* y tiempo entre taxones en *P.platypetala* y las poblaciones de *P.ornata* (0.090; 451,479 años) y entre las poblaciones sin adscripción taxonómica POA y POVE (0.069; 346,201 años) que asimismo muestran relaciones más cercanas en los árboles UPGMA y NJ (Figs.3.19 y 3.22).

Por último, destacar que *P.intermedia* (TF) muestra distancias genéticas y tiempos muy altos entre sus poblaciones (0.335-0.626;  $>3.1$  Ma) superiores a los del resto de poblaciones excepto POA, como ya se mencionó. Todo ello también se pone de manifiesto por las técnicas de agrupación y ordenación.

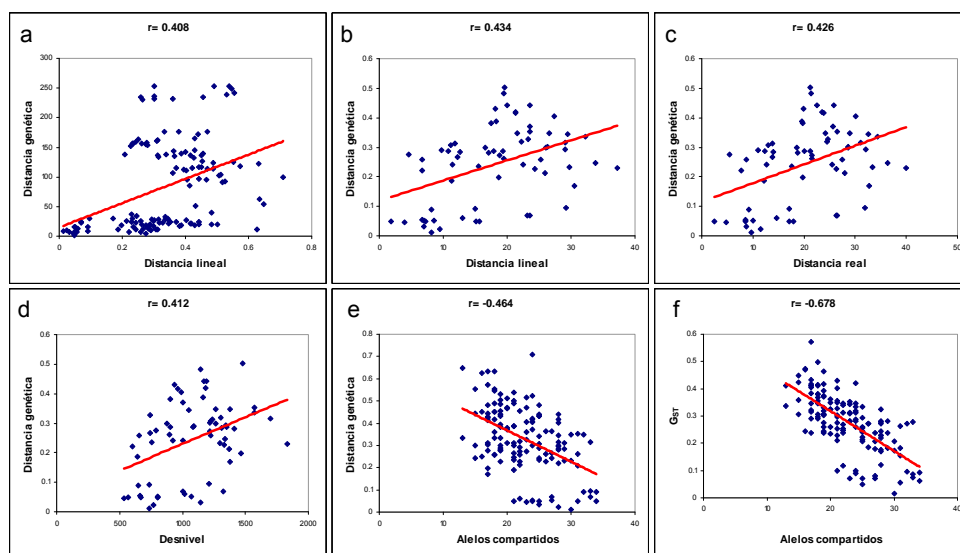
## 4.7. DIVERSIDAD GENÉTICA. ESTRUCTURA Y DISTANCIA GEOGRÁFICA

Se muestran los resultados del test de Mantel o correlaciones entre distintas matrices de distancias considerando: *distancia genética de Nei*, *estructura inter-poblacional* ( $G_{ST}$ ), *flujo génico* ( $N_m$ ), *alelos compartidos* y matrices de *distancias geográficas* entre las islas y considerando el relieve solo para Gran Canaria (Fig.3.23 y Anexo 3).

### 4.7.1. Distancia genética y distancias geográficas. Flujo génico y alelos compartidos

En las 17 poblaciones de *Parolinia* los resultados del test de Mantel entre la *distancia genética* de Nei (1972) y *distancia geográfica* (lineal) muestran una correlación significativa ( $r=0.408$ ,  $p=0.006$ ), lo que indica que poblaciones más alejadas geográficamente lo están genéticamente (Fig.3.23a).

En Gran Canaria, los resultados de este test entre la *distancia genética* y *distancia geográfica* (lineal) para los taxones de esta isla (Fig.3.23b) muestran una correlación positiva ligeramente superior a la de todas las islas ( $r=0.434$ ,  $p=0.002$ ). En Tenerife, sin embargo no se observa correlación significativa ( $r=-0.594$ ,  $p=0.500$ ).



**Figura 3.22.- Test de Mantel entre distancia genética, geográfica y desnivel altitudinal.** Correlación entre la distancia genética de Nei y distancia geográfica (lineal) para todas las poblaciones (a). Correlación para Gran Canaria con la distancia lineal (b), distancia real (c) y desnivel altitudinal (d). Correlación entre la matriz de alelos compartidos y la distancia genética (e) y el  $G_{ST}$  (f).

- Este mismo test en Gran Canaria entre la *distancia genética* y *distancia geográfica real* (incluyendo el relieve) muestra una correlación similar aunque ligeramente inferior ( $r=0.426$ ,  $p=0.004$ ), como también este test para la *distancia genética* y el *desnivel altitudinal* entre las poblaciones, donde también la correlación positiva ( $r=0.412$ ,  $p=0.002$ ) indica que la *distancia genética* aumenta con el *desnivel altitudinal* entre las poblaciones (Figs.3.23c, d).

- Los resultados del test de Mantel entre la *distancia genética* de Nei (1972) y la *estructura genética inter-poblacional* ( $G_{ST}$ ) muestran la mayor correlación altamente significativa ( $r=0.867$ ,  $p=0.000$ ) que en Gran Canaria se supera ( $r=0.895$ ,  $p=0.000$ ).

#### 4.7.1.1. Flujo génico, estructura poblacional ( $G_{ST}$ ) y distancia geográfica

- Los resultados del test de Mantel entre el *flujo génico* ( $N_m$ ) y la *distancia geográfica lineal* de las 17 poblaciones, muestran una correlación negativa relativamente baja ( $r=-0.298$ ,  $p=0.000$ ), que señala un *flujo génico* menor entre las poblaciones más alejadas geográficamente.

En Gran Canaria, los resultados aumentan considerablemente la correlación negativa entre la matriz de *flujo génico* y *distancia geográfica lineal* ( $r=-0.396$ ,  $p=0.000$ ), poniendo de manifiesto que en esta isla cuando se agudiza el aislamiento disminuye notablemente el *flujo génico*, aunque el relieve no parece influir decisivamente ya que se observa una ligera disminución de la correlación con la *distancia real* ( $r=-0.388$ ,  $p=0.001$ ) y el *desnivel altitudinal* ( $r=-0.371$ ,  $p=0.001$ ).

- Los resultados del test entre el *flujo génico* ( $N_m$ ) y *estructura genética inter-poblacional* ( $G_{ST}$ ) muestran una correlación altamente significativa y negativa ( $r=-0.638$ ,  $p=0.000$ ) que subraya la acción homogenizante del *flujo génico* en las poblaciones con abundante intercambio de migrantes, aunque quizás menor de lo que cabría esperar (según la fórmula  $N_m$  de Slatkin & Barton:  $N_m=1-F_{ST}/4F_{ST}$ ). En Gran Canaria el efecto "homogenizante" del *flujo génico* se agudiza ( $r=-0.680$ ,  $p=0.000$ ).

- Unos niveles de correlación parecidos, se obtienen entre el *flujo génico* y *distancia de Nei* ( $r=-0.604$ ,  $p=0.000$ ) donde también se manifiesta el efecto "homogeneizante" del *flujo génico* que en las poblaciones de Gran Canaria también se agudiza ( $r=-0.660$ ,  $p=0.000$ ).

#### 4.7.1.2. Alelos compartidos, distancia genética y distancia geográfica

- Los resultados del test de Mantel entre los *alelos compartidos* y *distancia geográfica lineal* en las 17 poblaciones de *Parolinia* ( $r=-0.440$ ,  $p=0.008$ ) es notablemente mayor (Fig.3.23e) que la del *flujo génico* ( $N_m$ ). En la isla de Gran Canaria, los resultados no muestran correlación alguna ( $r=-0.112$ ,  $p=0.263$ ), lo que indicaría que en esta isla el alejamiento geográfico, no influye en los *alelos compartidos*, aunque se observa un ligero aumento cuando se contempla la altitud.

- La correlación entre los *alelos compartidos* y *distancia genética de Nei* ( $r=-0.464$ ,  $p=0.002$ ) es sensiblemente menor a la que muestra con la *diferenciación inter-poblacional* o  $G_{ST}$  ( $r=-0.678$ ,  $p=0.000$ ) indicando que a mayor número de *alelos compartidos* menor distancia genética y mucha menor *diferenciación interpoblacional* (Fig.3.23f). En Gran Canaria estas correlaciones disminuyen notablemente mostrando la correlación más baja con  $D_{Nei}$  ( $r=-0.238$ ,  $p=0.015$ ) aunque tiende a mantenerse con  $G_{ST}$  ( $r=-0.498$ ,  $p=0.010$ ) indicando que en esta isla, los *alelos compartidos* no reflejan siempre con la misma intensidad los niveles de cohesión genética.

- La correlación entre los *alelos compartidos* y el *flujo génico* ( $r=0.395$ ,  $p=0.000$ ) es una correlación de las más bajas que disminuye también aún más en Gran Canaria ( $r=-0.316$ ,  $p=0.003$ ).

En general se observa mayor relación entre la *distancia genética* y el *flujo génico* de las poblaciones que entre la *distancia genética* y el número de los *alelos compartidos*.

## 4.8. DIVERSIDAD GENÉTICA Y SISTEMAS DE CRUZAMIENTO. CORRELACIONES

El análisis de correlación incluye 10 caracteres de variabilidad genética poblacional obtenidos a partir de la electroforesis de isoenzimas considerando 13 y 12 *loci*, teniendo en cuenta las variables implicadas en los *sistemas de cruzamiento*, *éxito reproductivo* y la *talla poblacional*. Los resultados del análisis de correlación para las 17 poblaciones de *Parolinia* se muestran en la Tabla 3.18 y Anexo 3, destacando en color rojo los valores del coeficiente ( $r$ ) del nivel de significación  $\alpha=0.05$ , en azul  $\alpha=0.1$  y en verde  $\alpha=0.3$ . Toda vez que las correlaciones considerando los 12 *loci* son similares a los de 13 *loci* solo se muestran estos últimos (Anexo 3).

### 4.8.1. *Parolinia*. Parámetros genéticos, sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva

Se tienen en cuenta las correlaciones entre las variables implicadas en los *sistemas de cruzamiento* y *éxito reproductivo* relacionadas con el vigor de los individuos, incluyendo algunos *biometrías* o *atributos florales*, *recursos del androceo* y *gineceo*, *ratio P/O* y variables referidas a los *índices ISI* de *incompatibilidad* y *tasas de autogamia*. Asimismo se incluyen en el análisis las variables implicadas en la *eficacia reproductiva* de las poblaciones naturales como el *ratio Fr/FI*, *ratio S/O*, el *PERS*, *% de germinación de semillas* y *supervivencia de plántulas*, (*PoERS*), *talla de las semillas* y *talla de las valvas*, así como el *ORS* (Tabla 3.18 y Anexo 3).

La correlación más alta ( $r=0.908$ ) de la *diversidad genética* considerando 13 *loci*, se observa entre el *nº de alelos por locus* ( $A_1$ ) y *sistemas de cruzamiento* representados por la *tasa de autogamia* ( $S$ ) e *índice ISI* ( $r=0.908$  y  $0.872$ ).

1º) El *% de loci polimórficos* ( $P$ ) se encuentra fuertemente correlacionado (positivamente) con la *tasa de autogamia*  $S$  de Karron ( $r=0.764$ ,  $0.691$ ) e *índice ISI* ( $r=0.679$  y  $0.606$ ). También, aunque negativamente con el *peso seco* de las semillas ( $r=-0.649$ ) y un poco menos con la *talla poblacional* y *talla efectiva* o  $N_e$  ( $r=0.592$ ) y el *% de humedad* de las semillas ( $r=0.540$ ).

2º) El *nº alelos totales* ( $A_T$ ) se encuentra fuertemente correlacionado con el *índice ISI* ( $r=0.838$  y  $0.659$ ) y la *tasa de autogamia*  $S$  de Karron ( $r=0.826$  y  $0.683$ ). También con la *talla poblacional* y *talla efectiva* o  $N_e$  ( $r=0.647$  y  $r=0.657$ ), *longitud de las anteras* y *sépalos* ( $r=0.515$  y  $0.475$ ), *ORS1* ( $r=0.543$ ) y *% de humedad de las semillas* ( $0.462$ ). Además, se correlaciona negativamente con la *biomasa* o *peso seco de las semillas* ( $r=-0.452$ ).

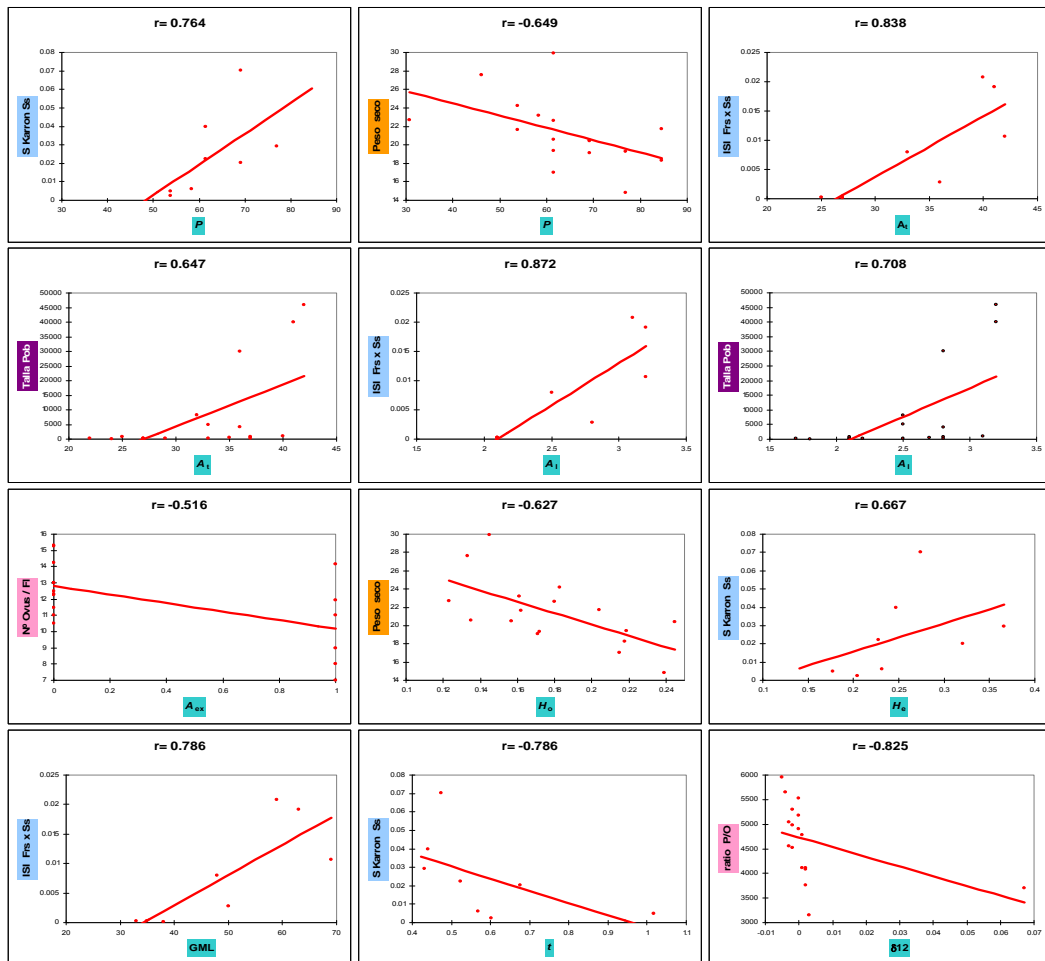
3º) El *nº de alelos por locus* ( $A_1$ ) está fuertemente correlacionado con la *tasa de autogamia* ( $r=0.908$  y  $0.786$ ) e *índice ISI* ( $r=0.872$  y  $0.761$ ). Luego con la *talla poblacional* y *talla efectiva* o  $N_e$  ( $r=0.708$  y  $0.715$ ), *longitud de anteras* y *sépalos* ( $r=0.480$ ,  $0.469$ ), *nº de óvulos por flor* ( $r=0.463$ ), *ORS1* ( $r=0.489$ ), *% de humedad de las semillas* ( $r=0.417$ ) y negativamente con el *peso seco* ( $r=-0.423$ ).

4º) El *nº de alelos exclusivos* ( $A_{ex}$ ) únicamente se correlaciona con el *nº de pólenes* ( $r=-0.516$ ) y *nº de óvulos por flor* ( $r=-0.603$ ) negativamente. Aunque con menor significación y también negativamente se correlaciona con el *índice ISI* ( $r=-0.546$ ) y con la *longitud de las valvas* ( $r=-0.452$  y  $r=-0.427$ ).

5º) La *heterocigosidad observada* ( $H_o$ ) se correlaciona con el *ISI* ( $r=-0.524$ ), con la *talla poblacional* o censo de individuos y *talla efectiva* o  $N_e$  ( $r=0.547$  y  $r=0.554$ ). También con el *ratio S/O* ( $r=0.466$ ), *peso seco* y *% de humedad* de la semilla ( $r=-0.627$ ,  $r=0.650$ ).

6°) La heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) se correlaciona con la tasa de autogamia  $S$  de Karron ( $r=0.690, 0.667$  y  $0.619$ ), índice ISI ( $r=0.548$  y  $r=0.524$ ), talla poblacional ( $r=0.696$ ), talla efectiva ( $r=0.698$ ) y negativamente con el peso seco de las semillas ( $r=-0.657$ ).

7°) Los genotipos multilocus (GML) están fuertemente correlacionados con la tasa  $S$  de autogamia ( $0.833$ ) e índice ISI ( $0.786$ ), con la talla poblacional y talla efectiva o  $N_e$  ( $0.684$  y  $0.658$ ), longitud de las anteras indehiscentes ( $0.524$ ), sépalos ( $0.489$ ), n° de pólenes por flor ( $r=0.422$ ), con el n° de óvulos por flor ( $r=0.515$ ) y con el ORS1 ( $r=0.451$ ).



8°) La tasa de alogamia ( $t$ ) está correlacionada negativamente con la tasa  $S$  de autogamia ( $r=-0.786$ ) e índice ISI ( $r=-0.714$ ) y con el % de cicatrices ( $r=0.694$ ). En relación a las variables de eficacia reproductiva, está correlacionada con el ratio  $Fr/FI$  ( $r=-0.684$ ), talla de las semillas ( $r=0.574$ ), con el inbreeding depression acumulativo  $\delta_{1-2}$  según producción y germinación de semillas ( $r=-0.500$ ) y con el % de germinación ( $r=0.424$ ).

9°) La presencia de inbreeding depression ( $\delta_{13}$ ) en los individuos adultos de la población, considerando 13 loci, está correlacionada negativamente con el % de cicatrices ( $r=-0.615$ ), con la longitud de los pétalos ( $r=-0.480$ ), ovario ( $r=-0.438$ ) y con el ancho del estigma ( $r=-0.430$ ), y positivamente con el ratio  $Fr/FI$  ( $r=0.654$ ), PERS ( $r=0.489$ ) y % de germinación de las semillas ( $r=0.415$ ).

10°) La talla efectiva de la población ( $N_e$ ) o número de individuos reproductores según aloenzimas tiene la mismas correlaciones que la talla estimada según el censo de

individuos. Están correlacionadas con la *tasa S de autogamia* ( $r=0.714$  y  $0.619$ ) y con el *índice ISI* ( $r=0.643$ ).

Esto quiere decir que en *Parolinia* los niveles de diversidad genética referida al *porcentaje de loci polimórficos (P)*, *nº de alelos por locus ( $A_1$ )*, *heterocigosidad esperada ( $H_e$ )* y *heterocigosidad observada ( $H_o$ )*, dependen en primer lugar de los *sistemas de cruzamiento* expresados por los índices de auto-incompatibilidad (SSI) y tasa de autogamia, en segundo lugar de la *talla poblacional* y en tercero de los *recursos del androceo y gineceo* sobretodo los *alelos* y los *genotipos multilocus (GML)* que a su vez se correlacionan con otros atributos florales con valor diagnóstico como la *talla de las anteras* y de los *sépalos*. Convendría destacar que la *tasa de alogamia (t)* además de correlacionarse con los sistemas de cruzamiento (*ISI* y *tasa S*), se correlaciona significativamente con el *nº de cicatrices por infrutescencia*.

#### 4.8.2. Brassicaceae. Correlaciones y análisis de varianza de la diversidad genética y parámetros asociados a los sistemas de cruzamiento (SSI).

De la recopilación bibliográfica se obtiene una matriz de datos 14x80 (Anexo 3) en la que las columnas corresponden a los 14 caracteres o variables y las filas representan 80 taxones de 17 géneros de Brassicaceae algunos de ellos presentes en Canarias (*Brassica*, *Crambe*, *Erysimum*, *Lobularia*, *Matthiola* y *Parolinia*) y en otras islas o en áreas continentales (*Arabis*, *Brassica*, *Coinceya*, *Diploaxis*, *Iberis*, *Leavenworthia*, *Matthiola*, *Moricandia Raphanus*, *Sibara*, *Streptanthus*, *Vella* y *Warea*).

En el análisis de correlación a un nivel de significación  $\alpha=0.05$ , se confrontan y analizan los parámetros de *diversidad genética* por *aloenzimas* en relación a los sistemas de cruzamiento según presencia del *sistema de auto-incompatibilidad esporofítico homomórfico (SSI)*. Se incluyen otros caracteres biológicos como el *número de cromosomas (2n)*, *nº básico (x)* y *nivel de ploidía*, así como algunas variables ecológicas como la *talla poblacional* y *rango geográfico* (*nº de poblaciones*). Los parámetros genéticos obtenidos por *aloenzimas*, también se confrontan mediante un análisis de varianza (Kruskall-Wallis con  $\alpha=0.05$ ).

En los cinco parámetros genéticos analizados, la correlación más alta ( $r=0.700$ ) se observa entre la *heterocigosidad observada ( $H_o$ )* y *sistemas de cruzamiento (SSI)*.

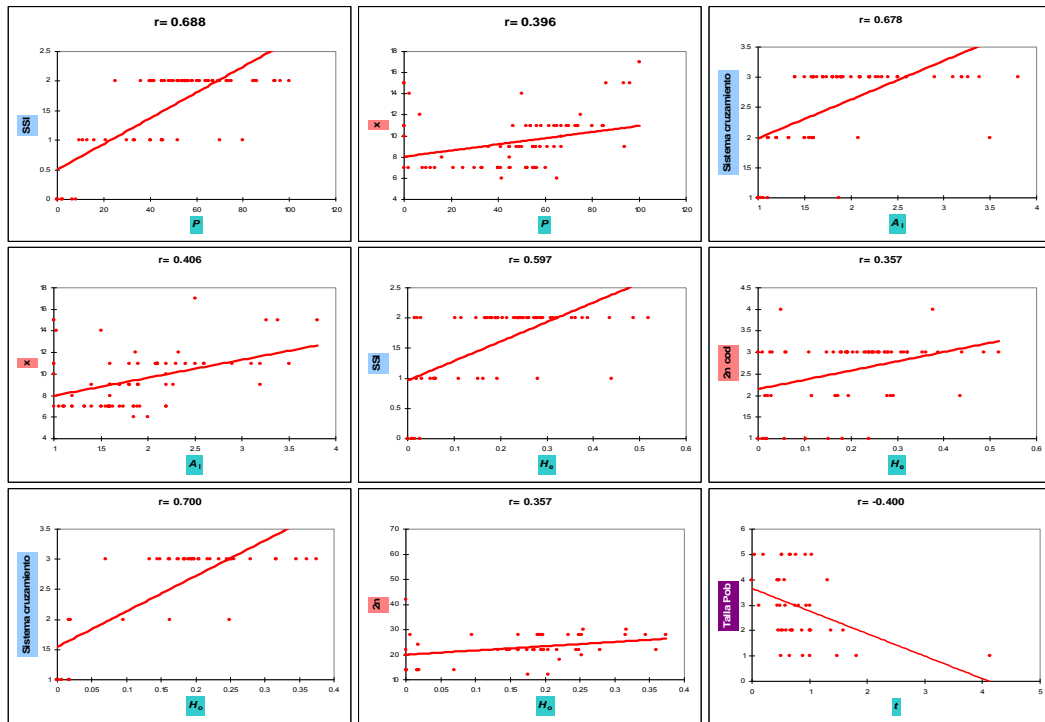
1º) El *porcentaje de loci polimórfico (P)* depende significativamente en primer lugar de la presencia del *sistema de auto-incompatibilidad* ( $r=0.688$ ) y en segundo lugar del *nº básico de cromosomas* y *ploidía* ( $r=0.396$ ,  $r=-0.225$ ). Estos resultados se refuerzan con los obtenidos en el *análisis de varianza* de este parámetro en relación a las variables biológicas y ecológicas que muestran diferencias significativas con el *género* ( $p=0.000$ ), con el SSI ( $p<0.0001$ ), *nº de cromosomas (2n con  $p=0.001$ )*, *2n codificado* ( $p=0.032$ ) y *nº básico, x* ( $p=0.005$ ).

2º) El *número de alelos por locus ( $A_1$ )* también depende en primer lugar del SSI ( $r=0.678$ ), *nº básico de cromosomas* ( $r=0.406$ ), *rango geográfico* ( $r=-0.261$ ) y del nivel de ploidía ( $r=-0.236$ ). El *análisis de varianza* en relación a las variables biológicas y ecológicas muestra diferencias significativas con el *género* ( $p=0.000$ ), con el SSI ( $p<0.0001$ ), *nº de cromosomas (2n  $p=0.000$  y 2n codificado  $p=0.021$ )* y *nº básico x* ( $p=0.002$ ) y *rango geográfico* ( $p=0.046$ ).

3º) La *heterocigosidad esperada ( $H_e$ )* depende en primer lugar de la presencia del SSI ( $r=0.597$ ) y luego con el *nº de cromosomas (2n codificado  $r=0.357$  y nº básico  $r=0.313$ )*. El

análisis de varianza muestra diferencias significativas únicamente con el SSI ( $p=0.040$ ).

4º) La heterocigosidad observada ( $H_o$ ) depende de la presencia del sistema de auto-incompatibilidad ( $r=0.700$ ) y del nº de cromosomas  $2n$  y  $2n$  codificado ( $r=0.357$  y  $r=0.293$ ). El análisis de varianza muestra diferencias significativas con el género ( $p < 0.0001$ ), con el SSI ( $p=0.001$ ), nº de cromosomas ( $2n$   $p=0.000$ ,  $2n$  codificado  $p=0.001$  y nº básico  $p=0.000$ ), talla poblacional ( $p=0.023$ ) y rango geográfico ( $p=0.047$ ).

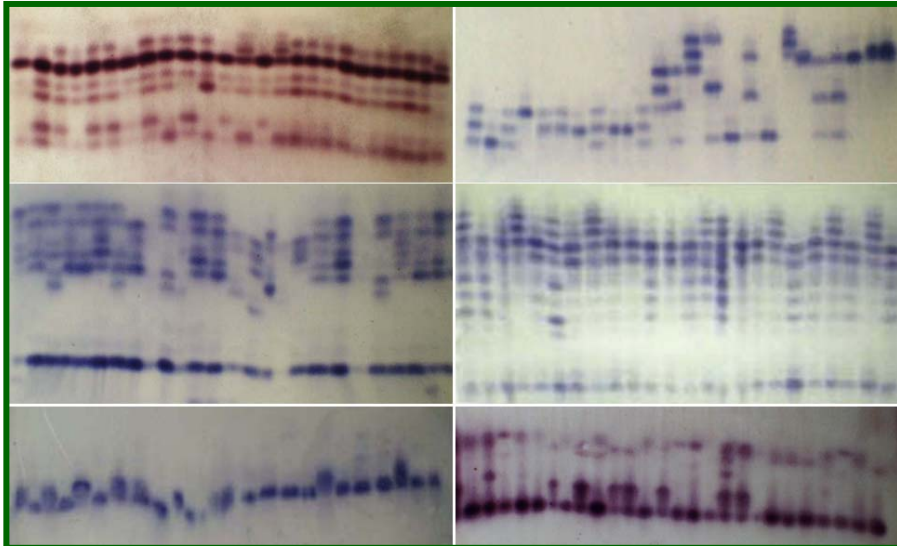


5º) La tasa de alogamia ( $t$ ) se correlaciona positivamente con la ploidía ( $r=0.571$ ) y negativamente con el nº básico de cromosomas ( $r=-0.466$ ) y con la talla poblacional ( $r=-0.400$ ). Existen diferencias significativas con el género ( $p < 0.0001$ ), nº de cromosomas ( $2n$   $p=0.009$ ,  $2n$  codificado  $p=0.001$ , número básico  $p=0.019$ ), talla poblacional ( $p=0.020$ ) y rango geográfico ( $p=0.000$ ).

El análisis de correlación considerando 12 loci muestra valores similares al análisis de 13 loci, observándose valores ligeramente superiores en la correlación de la  $H_o$  con el SSI y sistema de cruzamiento ( $r=0.702$ ) y ligeramente inferiores en el resto.

Esto quiere decir que, en general, en los taxones analizados de la familia Brassicaceae los niveles de diversidad genética referida al porcentaje de loci polimórficos ( $P$ ), nº de alelos por locus ( $A_i$ ), heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) y heterocigosidad observada ( $H_o$ ), dependen en primer lugar sistema de cruzamiento (SSI) y en segundo lugar del nº de cromosomas ( $2n$  y nº básico  $x$ ); sin embargo, la talla poblacional tiene poca incidencia sobre los niveles de diversidad genética (excepto con la tasa  $t$  de alogamia).





### CAPÍTULO III



## Discusión y Conclusiones



## 5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

---

### 1. DUPLICACIONES GENÉTICAS

La familia Brassicaceae enmarcada en el orden Brassicales, Eurosidae II y eudicotiledoneas 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 auto, alopoliploide y homoploide. Estudios recientes consolidan el carácter generalizado de la *poliploidía* como uno de los principales mecanismos de evolución, ratificando a la *poliploidización* y *duplicación genómica* como procesos de *diversificación ancestral* y especiación en la familia Brassicaceae, donde se confirma una *duplicación generalizada* en su genoma justificando que, los actuales diploides son más parecidos a los poliploides antiguos que los poliploides recientes (BROCHMANN, 1993; BORGÉN, 1997; HURKA & NEUFFER, 1997, ANDERSON & WARWICK, 1999; NEUFFER & HOFFFROGGE, 2000; SIMILLION *et al.*, 2002; SOLTIS, SOLTIS & TATE, 2003; MARHOLD & LIHOVÁ, 2006; WARWICK & AL-SHEHBAZ, 2006; SOLTIS *et al.*, 2009).

Hasta el momento, se ha considerado que las siete especies que conforman el género *Parolinia* son presuntamente *diploides* con número básico  $x=11$  (BORGÉN, 1969; BRAMWELL *et al.*, 1972; FEBLES, 1989; FEBLES sin publicar). La presencia generalizada de *duplicaciones génicas* en la familia Brassicaceae tanto en taxones diploides como poliploides, sugiere que los patrones complejos de *bandas múltiples* en *Parolinia* (en los que no se descarta un origen alopoliploide muy antiguo) se puedan considerar como evidencias indirectas de *duplicaciones genéticas* apoyadas por: (i) detección de más *loci* de los esperados (MDH y PGM), (ii) aparición de más *electromorfos* (alelos) de los esperados (MDH, PGI y PGI) y (iii) presencia de *heterocigotos asimétricos* o heterocigotos con bandas de intensidad desigual (IDH, MDH, PGI y PGM). Asimismo se ha considerado *evidencia indirecta* de *duplicaciones*, la presencia de *bandas fantasmas* asociadas a posibles *silenciaciones genéticas* de antiguas duplicaciones, que además se consideran de gran importancia filogenética (GOTTLIEB, 1984; CRAWFORD, 1989; WERTH *et al.*, 1993).

La presencia de *duplicaciones genéticas* se ha manifestado también en otros representantes de la tribu Matthioleae en Canarias como el género *Matthiola* (según imágenes de geles y electromorfos) endemismo diploide  $2n=12$ , y en otros componentes de la familia Brassicaceae como los taxones canarios del género *Lobularia* presumiblemente diploide con  $2n=22$  y en *Erysimum albescens* (también según imágenes de geles y electromorfos) endemismo tetraploide con  $2n=28$  (BORGÉN, 1969, 1987 y 1997; VAN LOON, 1974; VILCHES *et al.*, 2002; SANCHEZ *et al.*, 2004, 2005 y 2006). También se observan duplicaciones en taxones macaronésicos de otras familias diploides y/o tetraploides como el género *Lotus* en Fabaceae (OLIVA *et al.*, 2004) y el género *Tolpis* en Asteraceae (CRAWFORD *et al.*, 2006).

La distribución taxonómica de *genes duplicados* puede suministrar información filogenética muy valiosa. Partiendo de la base que las *duplicaciones genéticas* en especies diploides son raras, la manifestación aloenzimática de la misma duplicación se considera producto de un ancestro común. Esta es la razón que evidencia la necesidad de conocer la diversidad y estructura genética de los géneros más directamente allegados, *Diceratella* y *Morettia* componentes de la disyunción Macaronésica-Saharo-Síndica-África del Este fundamentada

en el número de cromosomas ( $2n=22$ ) y tipo polínico (JONSELL 1978 y 1979; PÉREZ DE PAZ, 1981; BRAMWELL, 1986), ha sido reforzada recientemente por la filogenia molecular (WARWICK *et al.*, 2007; JAÉN *et al.*, 2007).

La expresión duplicada de los genes producto de duplicaciones ancestrales en la familia Brassicaceae tiende a mantenerse estable durante algún tiempo, aunque en el curso de la evolución se puede *silenciar* (diploidizar) pudiendo representar según muchos autores, sinapomorfías de carácter filogenético (GOTTLIEB, 1984; SOLTIS, SOLTIS & GOTTLIEB, 1987; CRAWFORD, 1989; CRAWFORD *et al.*, 1990; WERTH *et al.*, 1993; ANDERSON & WARWICK, 1999; SOLTIS, SOLTIS & TATE, 2003; MARHOLD & LIHOVÁ, 2006; SOLTIS *et al.*, 2009).

La presencia poliploidizaciones generalizadas en la familia justifica la presencia de procesos de *silenciación* con *pérdida* de las *duplicaciones genéticas* como fenómeno común después de las poliploidizaciones ancestrales. La *silenciación genética* o *diploidización* afecta tanto a la constitución genética como al comportamiento cromosómico de los taxones con ancestros poliploides (ANDERSON & WARWICK, 1999; SOLTIS, SOLTIS & TATE, 2003; MARHOLD & LIHOVÁ, 2006; SOLTIS *et al.*, 2009). Este proceso de *silenciación genética* y *diploidización* con reducción gradual de genes, se puede manifestar en diploides putativos como *Parolinia* donde las *duplicaciones aloenzimáticas*, siendo abundantes no se manifiestan absolutamente generalizadas, e hipotéticamente se dirigen hacia un nivel genético similar al de su primer ancestro diploide. Según algunos autores, estos mecanismos se favorecen de manera especial en ecosistemas oceánicos con acontecimientos posiblemente similares a los de la gran diversificación de angiospermas durante el Cretáceo (PIRES & HERTWECK, 2008; SOLTIS *et al.*, 2009).

A diferencia del resto de las especies de *Parolinia* que manifiestan dos *loci* en la enzima ACP (*Acp-1* y *Acp-2*), *P.schizogynoides* sólo muestra una zona de actividad (*Acp-1*). Algo parecido ocurre en dos endemismos hawaianos del género *Silene*, donde en la enzima GOT que manifiesta diferentes *loci* cuya expresión depende de la especie y antigüedad de las poblaciones, se consideran en los análisis (como en *Parolinia*) como loci presentes o ausentes de forma similar a los alelos (WESTERBERGH & SAURA, 1994).

Estos casos de *diploidización* actualmente se interpretan como una posible reversión a través de la *silenciación* genética y al mismo tiempo se han reconocido por algunos autores, como mecanismos que se favorecen de manera especial en ecosistemas oceánicos (GOTTLIEB, 1987; WITTER, 1990; ANDERSON & WARWICK, 1999; MARHOLD & LIHOVÁ, 2006; PIRES & HERTWECK, 2008; SOLTIS *et al.*, 2009) donde *Parolinia* podría constituir uno de los ejemplos.

## 2. DIVERSIDAD GENÉTICA Y SISTEMAS DE CRUZAMIENTO. ADSCRIPCIÓN FILOGENÉTICA

Los parámetros básicos de *variabilidad genética* en los taxones de *Parolinia*, *porcentaje de loci polimórficos* ( $P$ ), *nº de alelos por locus* ( $A_l$ ), *alelos totales* ( $A_T$ ), *alelos exclusivos* ( $A_{ex}$ ) *heterocigosidad esperada* ( $H_e$ ) y *heterocigosidad observada* ( $H_o$ ), indican niveles de diversidad genética considerablemente más altos que los niveles poblacionales proporcionados por HAMRICK & GODT (1996) para endemismos y taxones alógamos, y en sintonía con FRANCISCO-ORTEGA *et al.* (2000) para taxones canarios.

En los primeros datos de diversidad genética para Canarias recopilados en parte por FRANCISCO-ORTEGA *et al.* (2000) se pone de manifiesto la alta variabilidad genética de la *flora canaria* en relación a otras *floras oceánicas*. Es importante destacar que en Canarias, el conocimiento conjunto de los Sistemas de Reproducción y diversidad genética está poniendo de manifiesto que hay poblaciones de *talla reducida* con gran *variabilidad genética*, mientras que su éxito reproductivo se ve mermado por la pérdida de diversidad morfológica asociada a dimorfismo sexual o de auto-incompatibilidad (*Limonium dendroides*) susceptible de producir cruces fértiles (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007b y en preparación; SUÁREZ *et al.*, 2009). Se pone de manifiesto por tanto que, para una evaluación adecuada de las especies canarias amenazadas, se requiere un conocimiento no solo genético sino también *morfológico-reproductivo*, que debiera estar integrado en las bases científicas de sus estrategias de recuperación. Hasta hace muy poco, las repercusiones del *número de cromosomas* en la diversidad genética de las especies no habían sido consideradas y siguiendo a RICHARDS (1986 y 1997) y posteriormente a PÉREZ DE PAZ (2002), se incluye en las primeras valoraciones y análisis (FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2007; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007b). La primera valoración conjunta de la *diversidad genética* y *biología reproductiva* de la *Flora Canaria*, solo se puede verificar en un 10% de los géneros con endemismos canarios y en taxones de los mismos géneros o familias de otras floras, incluyendo algunas islas oceánicas.

*Parolinia* junto con los taxones incluidos en esta primera confrontación, refuerza la hipótesis que desde una misma *adscripción filogenética* los *sistemas de reproducción* son los principales responsables de la *variabilidad genética* detectada y que taxones del mismo género con el mismo *sistema de cruzamiento* (sistema sexual, auto-incompatibilidad: SSI), apomixia) pueden variar según su *número cromosómico* y *talla poblacional* (WEBB, 1984; RICHARDS, 1986 y 1997; KARRON, 1987; HAMRICK & GODT, 1996; GITZENDANNER & SOLTIS, 2000; FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2007; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007b; PÉREZ DE PAZ & CAUJAPÉ, en preparación).

### ***Parolinia*. Relaciones de la diversidad genética, sistemas de cruzamiento (SSI) y talla poblacional**

En *Parolinia* los análisis de correlación entre *diversidad genética*, *sistema de cruzamiento* (SSI) y *talla poblacional*, señalan que los niveles de *diversidad genética* ( $P$ ,  $A_i$ ,  $A_T$ ,  $A_{ex}$ ,  $H_e$ ,  $H_o$ ,  $F$  y GML) dependen en primer lugar con una fuerte correlación, de la presencia del *Sistema de Auto-incompatibilidad Esporofítico Homomórfico* (SSI) típico en la familia (principalmente  $A_i$ ,  $A_T$ , GML y  $P$ ) y en segundo lugar de la *talla poblacional*, que no se correlaciona con la tasa de *alogamia* o coeficiente de inbreeding ( $F$ ). Sin embargo, los recursos del *androceo* y *gineceo de las flores* (número de pólenes y óvulos) tienen relativamente poca incidencia sobre los *parámetros de diversidad genética*, excepto el número de *alelos exclusivos* ( $A_{ex}$ ) y *genotipos multilocus* (GML).

En la correlación significativa de la *talla poblacional* con los *parámetros de diversidad genética*, habría que destacar que las poblaciones más grandes como POS (*P.ornata*), PPG (*P.platypetala*) y PIT (*P.intermedia*) que comparten idénticos parámetros genéticos ( $P$ ,  $A_i$ ,  $H_e$ ), solo superan ligeramente a poblaciones más pequeñas. Aún así, se observan poblaciones relativamente pequeñas que superan o igualan en algunos parámetros ( $P$ ,  $H_e$ ,  $A_{ex}$ ) a las poblaciones mayores. En las especies de *Parolinia*, no se observa una relación directa entre la tasa de *alogamia* ( $t$ ) y la *talla poblacional*, aunque las mayores correlaciones

significativas (negativas) de la tasa ( $t$ ) corresponden a la tasa  $S$  de *autogamia* de Karron e índice  $ISI$  que a su vez se correlacionan positivamente con la *talla poblacional*. Como ya se comenta en el capítulo anterior de *sistemas de cruzamiento*, en *Parolinia* la relación entre los  $ISI$ , tasa  $S$  de *autogamia* y *talla poblacional* refleja el polimorfismo del *locus S* respecto a la talla de las poblaciones (GIBBS, 1986 y 1988; RICHARDS, 1986 y 1997; BARRETT, 1988; BYERS & MEAGHER, 1992; FERNÁNDEZ-PALACIOS, PÉREZ DE PAZ & FEBLES, 2007; BUSCH & SCHOEN, 2008). La correlación positiva de la tasa de *alogamia* ( $t$ ) con el % de *cicatrices por infrutescencia* podría calificar a las *cicatrices* como evidencias indirectas de *auto-incompatibilidad*.

El defecto de *heterocigotos* (exceso de *homocigotos*) detectado en los taxones *P.intermedia* (PIT), *P.filifolia* (PFT), *P.platypetala* (PPG), POA y *P.ornata* (POS) con poblaciones relativamente grandes, se justifica por la mayor incidencia de alelos  $S$  que puede permitir apareamientos entre individuos allegados e incluso alguna posibilidad de cruzamientos mixtos con auto-polinización (*autogamia*), configurando así una descendencia donde se pueden favorecer los *homocigotos*, que como en *Leavenworthia*, puede ser de reciente adquisición. La diversidad genética relativamente alta en las poblaciones *autógamas* de este último género se explica en términos de adquisición *reciente*, ya que la estabilización no se manifiesta hasta después de varias generaciones de cambio en el sistema de cruzamiento. Otra posible explicación es que la diversidad en las poblaciones altamente *autógamas* se podría estar manteniendo por *selección equilibrante* (CHARLESWORTH & YANG, 1998).

Por último, cabe destacar los trabajos de KARRON (1987) y GITZENDANNER & SOLTIS (2000) que encuentran que los niveles de diversidad para *congéneres* raros y ampliamente distribuidos están altamente correlacionados. Como en *Parolinia*, WELLER, SAKAI & STRAUB (1996) encuentran en Hawaii *congéneres* donde la variabilidad aloenzimática es fuertemente dependiente del *sistema de cruzamiento*, con una gran diferencia entre las especies *autógamas* con poca variabilidad, y las *alógamas* con altos niveles de variabilidad. Asimismo, como en algunas poblaciones de *Parolinia*, encuentran que las poblaciones más pequeñas están asociadas a una menor variabilidad genética, aunque no siempre las especies con poblaciones más *grandes* poseen mayor diversidad genética.

La evaluación *genética* en *Parolinia* pone de manifiesto a la filogenia como responsable de los *sistemas de cruzamiento* que en este grupo de especies *congéneres* vienen determinados por el *sistema de auto-incompatibilidad* (SSI), responsable a su vez de los niveles de variabilidad genética que pueden variar según el *número de cromosomas* (en *Parolinia* constante) y *talla poblacional*, aunque, como en otros grupos taxonómicos, no siempre en este caso las especies con poblaciones más *grandes* poseen mayor diversidad genética de acuerdo a las hipótesis previas (KARRON, 1987; RICHARDS, 1986 y 1997; BARRETT & KHON, 1991; GITZENDANNER & SOLTIS, 2000; FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2004 y 2007; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007b; SUAREZ *et al.*, 2009).

### **Brassicaceae. Relaciones de la diversidad genética, sistemas de cruzamiento (SSI), cromosomas, talla poblacional y rango geográfico**

En Brassicaceae los resultados del *análisis de correlación* y Kruskal-Wallis confirman las hipótesis previas, que revelan que los niveles de diversidad genética referida al *porcentaje de loci polimórficos* ( $P$ ), *nº de alelos por locus* ( $A_i$ ), *heterocigosidad esperada* ( $H_e$ )

y *heterocigosidad observada* ( $H_o$ ), dependen en primer lugar del sistema de cruzamiento (SSI) y en segundo lugar del *nº de cromosomas* ( $2n$  y  $x$ ). La *talla poblacional*, como el *rango geográfico* muestran poca incidencia sobre los niveles de diversidad genética en los géneros analizados (excepto en la *tasa t* de *alogamia*).

En Brassicaceae, existen bastantes antecedentes de estudios conjuntos del sistema de cruzamiento y la diversidad genética en varios géneros, destacando los del género *Brassica* con cruces experimentales e isoenzimas (ROY, 1995), *Raphanus* con morfometrías florales e isoenzimas (KERCHER & CONNER, 1996), *Leavenworthia* que contrasta auto-incompatibilidad con diversidad genética en varias especies (CHARLESWORTH & YANG, 1998), *Warea wartieri* endemismo norteamericano con auto-compatibilidad e isoenzimas (EVANS *et al.*, 2000), sin olvidar una primera valoración del género *Parolinia* considerando tres especies (FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2007). En todos ellos se muestra la alta correlación del *sistema de cruzamiento* y niveles de diversidad genética.

Se comparan los niveles de *diversidad genética* de una serie de géneros de Brassicaceae incluyendo a *Parolinia* en relación a los *sistemas de cruzamiento*, *talla poblacional* y *rango geográfico*, incluyendo también el *número de cromosomas* ya contrastado por PÉREZ DE PAZ *et al.* (2007b). En este trabajo los 80 taxones incluidos en el análisis de correlación de la familia Brassicaceae, pertenecen a 17 géneros algunos de ellos presentes en Canarias (*Brassica*, *Crambe*, *Erysimum*, *Lobularia*, *Matthiola* y *Parolinia*) y en otras islas y áreas continentales (*Arabis*, *Brassica*, *Coincya*, *Diplotaxis*, *Iberis*, *Leavenworthia*, *Matthiola*, *Moricandia* *Raphanus*, *Sibara*, *Streptanthus*, *Vella* y *Warea*).

- Dentro de la tribu Matthioleae, los indicadores básicos de los 10 taxones de *Parolinia*, aunque similares a los de las 8 poblaciones canarias de *Matthiola bolleana* ( $2n=12$ ), superan sin embargo a los cinco taxones mediterráneos de *Matthiola* con mayor rango geográfico y mayor número de cromosomas ( $2n=14$ ) que *M.bolleana*. Aunque sólo se ha confirmado el sistema de cruzamiento por el *ratio P/O* para cinco taxones del género *Matthiola* y por cruces artificiales solo en dos auto-incompatibles, la variabilidad genética del taxon canario, indica que pudiera encontrarse entre los taxones incompatibles (VAN LOON, 1974; KUNIN & SHMIDA, 1997; SÁNCHEZ *et al.*, 2004. 2005 y 2006; WARWICK, FRANCIS & AL-SHEHBAZ, 2006).

- Fuera de Matthioleae y en taxones donde se ha verificado *auto-incompatibilidad* (SSI), los cinco taxones canarios de *Lobularia canariensis* presentan también valores similares a *Parolinia*, compartiendo además el mismo *número de cromosomas* y *rango geográfico*.

El complejo *Brassica*, presenta valores similares y ligeramente inferiores a *Parolinia*, en consonancia quizás a su menor *número de cromosomas*, a pesar de su mayor *rango geográfico*, conviene señalar que una sola población del endemismo canario *B.bourgeauii*, puede superar a algunos de los taxones mediterráneos que además están más ampliamente distribuidos. La variabilidad genética de 9 poblaciones del endemismo grancanario *Erysimum albescens* es considerablemente inferior a *Parolinia* a pesar de su amplia distribución y nivel de ploidía ( $4x$ ), señalando una posible auto-compatibilidad como en otras especies del género donde la tetraploidía puede haber favorecido la ruptura del sistema de *auto-incompatibilidad*. En cambio dos endemismos canarios de *Crambe* (*C.pritzelli* y *C.tamadabensis*) con similares rangos de distribución y *talla poblacional* donde no está confirmada la *auto-incompatibilidad* (SSI) presentan valores ostensiblemente superiores a *Parolinia*, justificados por su *número básico de cromosomas* ( $x= 15$ ), superior al de *Parolinia* (BORGEN, 1969, 1987 y 1997; BORGEN *et al.*, 1979; RICHARDS, 1986 y

1997; NIETO FELINER, 1991; CHARLESWORTH & AWADALLA, 1998; HATAKEYAMA *et al.*, 1998; LÁZARO & AGUINALDE, 1998; VILCHES *et al.*, 2002 y 2004; SOTO *et al.*, 2007).

- Fuera de Canarias, solamente taxones auto-incompatibles de los géneros *Raphanus*, *Leavenworthia*, *Coincya* y *Vella* se acercan o superan los valores de *Parolinia*:

Los máximos encontrados para los 80 taxones analizados de la familia se encuentran en *Vella pseudocytisus*, endemismo restringido de la Península Ibérica, que posiblemente encuentre justificación en el número de cromosomas ( $2n=68$ ) y nivel de ploidía ( $4x$ ) a pesar de la presencia de propagación vegetativa por estolones. En la especie cosmopolita *Raphanus raphanistrum* los valores de las 6 poblaciones estudiadas superan a *Parolinia*, a pesar de su número de cromosomas más bajo, aunque su co-específica *R. sativus* var. *hortensis* presenta valores similares, en ambos casos se trata de especies ampliamente distribuidas. *Moricandia moricandioides*, taxon de la Península Ibérica ampliamente distribuido presenta valores similares a *P. glabriuscula* a pesar de su número cromosómico más elevado,  $x=14$  (BATEMAN, 1955a; HINATA & KONNO, 1972; NANSON & ELLSTRAND, 1995; KERCHER & CONNER, 1996; GOODELL *et al.*, 1997a; MASELLI, PÉREZ GARCÍA & AGUINALDE, 1999; HUH & OHNISHI, 2001; PÉREZ-COLLAZOS & CATALÁ, 2006).

Los mayor diversidad genética del género *Leavenworthia* se observa en una especie auto-incompatible con mayor número de cromosomas ( $x=15$ ) que otras con poblaciones compatibles y auto-incompatibles ( $x=11$ ). Los taxones compatibles del género ( $x=15$ ), apenas presentan variabilidad genética. Este género, como *Parolinia*, está formado por muy pocos endemismos restringidos, algunos de los cuales comparten el sistema de cruzamiento e incluso el nº de cromosomas (CHARLESWORTH & YANG, 1998; LYONS & ANTONOVICS, 1999; BUSCH, 2005; BECK, AL-SHEHBAZ & SCHAAL, 2006).

*Coincya rupestris*, endemismo restringido de la Península Ibérica en estado crítico (MASELLI, PÉREZ GARCÍA & AGUINALDE, 1999; COPETE, HERRANZ & FERRANDIS, 2003) como *P. glabriuscula* y *P. platypetala* supera los valores de diversidad genética de algunos taxones de *Parolinia* en consonancia quizás con su mayor número de cromosomas ( $x=12$ ).

Con valores similares de diversidad genética y mayor rango de distribución que *Parolinia*, los géneros *Diploaxis* y *Streptanthus*, podrían justificar su variabilidad por el sistema de auto-incompatibilidad (SSI) toda vez que la menor diversidad genética se observa en los taxones compatibles independientemente de su número de cromosomas (PRESTON, 1991; MAYER, SOLTIS & SOLTIS, 1994; RUSTAN, 1996; ESCHMANN-GRUPE *et al.* 2004; MOYLE, OLSON, TIFFIN, 2004; WARWICK, FRANCIS & AL-SHEHBAZ, 2006).

Por el contrario, los valores ostensiblemente inferiores a *Parolinia* de varias especies de *Arabis*, *Iberis pectinata*, *Sibara filifolia* y *Warea carteri* estarían en consonancia con su auto-compatibilidad (SC) a pesar de su mayor rango de distribución geográfico y número de cromosomas (ROY, 1995; OYAMA, 1998; KÄRKÄINEN *et al.*, 1999; MASELLI, PÉREZ-GARCÍA & AGUINALDE, 1999; EVANS *et al.*, 2000; HELENURM, 2003; WARWICK, FRANCIS & AL-SHEHBAZ, 2006).

En Brassicaceae pues los resultados del análisis de correlación revelan que los niveles de diversidad genética referida al porcentaje de loci polimórficos ( $P$ ), nº de alelos por locus ( $A_i$ ), heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) y heterocigosidad observada ( $H_o$ ), dependen en primer lugar del sistema de cruzamiento (SSI) y en segundo lugar del nº de cromosomas ( $2n$  y  $x$ ). La talla poblacional, como el rango geográfico muestran poca incidencia sobre los niveles de diversidad genética en los géneros analizados (excepto en la tasa  $t$  de alogamia).

### Taxones de otras familias presentes en Canarias y otras islas oceánicas

Superando a *Parolinia*, se encuentran los dos taxones de Oleaceae (*Olea*) y Fabaceae (complejo *Chamaecytisus proliferus*) todos ellos con número de cromosomas elevado, presuntamente auto-incompatibles y rango variable de distribución (FRANCISCO-ORTEGA *et al.* 1992; LUMARET *et al.*, 2004).

Con valores similares de diversidad genética, pero sin superar a *Parolinia*, algunos taxones de Asteraceae (*Senecio*, *Sonchus* y *Tolpis*), Plumbaginaceae (*Limonium*), Fabaceae (*Lotus*) todos ellos taxones auto-incompatibles, con menor número de cromosomas que los anteriores y distribución restringida. Con valores inferiores a *Parolinia*, se pueden encontrar taxones de Arecaceae (*Phoenix*), Aquifoliaceae (*Ilex*), Asteraceae (*Argyranthemum* y *Cheirolophus*), Boraginaceae (*Echium*), Cistaceae (*Cistus*), Cneoraceae (*Neochamaelea*), Colchicaceae (*Androcymbium*), Myricaceae (*Myrica*), Pinaceae (*Pinus*), Poaceae (*Avena*, *Dactylis* y *Lolium*), Polygonaceae (*Polygonum*) y de Violaceae (*Viola*), taxones tanto auto-compatibles como auto-incompatibles, con número de cromosomas mayor o menor y distribución más amplia o igualmente restringida (MORIKAWA & LEGGETT, 1990; CHARMET & BALFOURIER, 1994; PEDROLA-MONFORT, & CAUJAPÉ-CASTELLS, 1994 y 1996; FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 1996; LOWE & ABBOTT, 1996; SAHUQUILLO & LUMARET, 1996; BATISTA & SOSA, 1998 y 2002; GARNATJE, SUSSANA & MESSEGUER, 1998; KIM *et al.*, 1999; KOROL *et al.*, 1999; SCHILLER *et al.*, 1999; BATISTA *et al.*, 2001; MEMBRIVES, PEDROLA-MONFORT & CAUJAPÉ-CASTELLS, 2001; LORENZO *et al.*, 2003; GONZALEZ-PÉREZ, CAUJAPÉ-CASTELL & SOSA, 2004; OLIVA *et al.*, 2004, 2005 y 2006 y en preparación; CRAWFORD *et al.* 2006; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007b y en prep; MORA *et al.*, 2009; SUAREZ *et al.*, 2009; OLANGUA *et al.*, en prep.).

#### - Taxones de otras islas oceánicas

En otras islas oceánicas se encuentran algunos taxones xenógamos con parámetros genéticos similares o superiores a *Parolinia*. En el género *Schiedea*. (Caryophyllaceae) de Hawaii con una fuerte evolución en los sistemas de cruzamiento (sistemas sexuales de hermafroditismo, ginodioecia y dioecia) y taxones con talla poblacional superior a 100 individuos (WELLER, SAKAI & STRAUB, 1996), así como taxones xenógamos (dioicos) del género *Robinsonia* (Asteraceae) en las islas de Juan Fernández (CRAWFORD *et al.* 2001) todos poliploides con número elevado de cromosomas (IPCN, 2006).

De acuerdo con la mayoría de los autores sería necesario un conocimiento consensuado de la biodiversidad vegetal canaria, no solamente genético sino también morfológico-reproductivo, donde el conocimiento de sus sistemas de reproducción pudiera disipar las incógnitas y cuestiones evolutivas de la biodiversidad canaria, sin que dichos estudios se vieran afectados por cuestiones relacionadas al muestreo (BARRETT, 1998 y 2003; FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 2000; CRAWFORD *et al.*, 2001, 2006 y 2008; ANDERSON *et al.*, 2002; FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2007; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007; CAUJAPÉ, 2009). Esto además redundaría en un mejor conocimiento de la biodiversidad poblacional fundamento sobre el cual se debiera perfilar el diseño de estrategias de conservación verdaderamente efectivas en las especies amenazadas.

### 3. ESTRUCTURA GENÉTICA ( $G_{ST}$ ), MANTENIMIENTO Y EVOLUCIÓN DE LAS POBLACIONES NATURALES DE *PAROLINIA*

Las alteraciones (fluctuaciones) de la diversidad y estructura genética ( $G_{ST}$ ) de las poblaciones naturales o desviaciones de las frecuencias génicas según la ley de Hardy-Weinberg, se pueden deber: i) a causas *intrínsecas* a la población como los *sistemas de cruzamiento*, *endogamia* o *consanguinidad*, *apareamientos preferenciales (assortative mating)* y/o al efecto *Wahlund* o ii) a causas *extrínsecas* como la *deriva genética*, *selección natural*, *mutación* y *flujo génico*.

En el test de la *Chi-cuadrado* en las 17 poblaciones estudiadas se señalan sólo 7 *loci* en equilibrio de H-W ( $p \geq 0.970$ ) y 6 en desequilibrio mostrando tanto exceso de *heterocigotos* como de *homocigotos*.

De acuerdo con algunos autores ante un desequilibrio Hardy-Weinberg que no afecta a todos los *loci* de una población, hay que descartar como responsables de tales desviaciones a la *deriva genética* y *flujo génico* que afectarían por igual a todos los *loci* (SOLTIS & SOLTIS, 1988; VILJOEN *et al.*, 1996), en las poblaciones de *Parolinia* que no posean todos los *loci* en desequilibrio (POM, PIG, PFA, PFS, PFT, PFI, PFCH, POA y POVE) habría que señalar a la *selección*, *mutación* o factores *intrínsecos (sistemas de cruzamiento, endogamia y efecto Wahlund)* como responsables prioritarios de tales desviaciones en dichas poblaciones, señalando posiblemente en POM (con fragmentación manifiesta de su hábitat y mayor coeficiente *F*) a la *endogamia* o *efecto Wahlund* y en el resto (PF, POA y POVE) queda abierta la posibilidad de las *mutaciones*.

Mientras que en las poblaciones, POS y POV (*P.ornata*), PGB (*glabriuscula*), PPG (*P.platypetala*), PIT y PIA (*P.intermedia*), PSA (*P.schizogynoides*) y *P.aridanae* (PAC) que no muestran ningún *loci* en equilibrio, se señalarían como factores responsables del desequilibrio a la *deriva* y carencia de *flujo génico* más que a las *fuerzas selectivas* o *mutaciones* y factores *intrínsecos (sistemas de cruzamiento)*.

#### Desviaciones del equilibrio Hardy-Weinberg. Causas intrínsecas

En este apartado se consideran los *factores intrínsecos* capaces de producir alteraciones del equilibrio H-W, como los *sistemas de cruzamiento*, *endogamia* o *consanguinidad* y *efecto Wahlund*.

##### 1ª) Sistema de cruzamiento, coeficiente de autogamia *F*

A excepción de *P.glabriuscula* (PG) se puede considerar a las poblaciones de *Parolinia* con *cruzamientos mixtos*. *P.filifolia* con PFCH (PF) con cuatro poblaciones estudiadas se puede considerar como especie fundamentalmente *alógama* (PFCH) en relación a *P.ornata* (PO), PIT, POA y POVE que se pueden considerar con cruces mixtos y mayor implicación de *autogamia* en POM.

En general, se observa en *Parolinia* un mayor número de *loci* que manifiestan defecto de heterocigotos, a excepción de PGB. El *coeficiente de endogamia* o *índice de fijación F* en las 17 poblaciones de *Parolinia* muestra en general un defecto de heterocigotos (como reflejan sus coeficientes de inbreeding *F*) acusando autopolinización o *autogamia* (POM), que gradualmente iría disminuyendo (PIT, POA, POVE, POS, PIA, PFT, POV, PFA, PFI, PSA, PAC y PIG) hasta poblaciones menos autógamas (PPG y PFS). Con un *loci* en equilibrio H-W y el mismo número de *loci* con defecto y exceso de homocigotos se puede



señalar a PFCH y con valores negativos que indican *exceso de heterocigotos* a *P.glabriuscula* (PGB) ambas como más alógamas.

### 2ª) Sistema de cruzamiento e *inbreeding depression*

De acuerdo con la hipótesis que la presencia de *inbreeding depression* es la responsable de la *evolución de los sistemas de cruzamiento* por la cual se puede favorecer la *autopolinización*, los indicios y posibilidad de *autogamia* en algunas poblaciones de *Parolinia* (tallas poblacionales grandes), junto con el *defecto de heterocigotos*, puede estar revelando que en las grandes poblaciones del género donde la diversidad de alelos S está permitiendo el cruce de parientes allegados se favorecen los individuos homocigotos y el mantenimiento del vigor de la población por la purga de alelos perjudiciales en los mismos (BARRETT & CHARLESWORTH, 1991; ECKERT & BARRETT, 1994; LANDE, SCHEMSKE & SCHULTZ, 1994; JOHNSTON & SCHOEN, 1995; BARRETT & HARDER, 1996; HUSBAND & SCHEMSKE, 1996; MAYER, CHARLESWORTH & MEYERS, 1996; PORCHER & LANDE, 2005). En la mayoría de las poblaciones los *cruces mixtos*, obedecen al resultado alternativo estable que determina el equilibrio y evolución de los apareamientos (*autogamia y/o alogamia*).

En *Parolinia* los resultados obtenidos de los niveles de *inbreeding depression* ( $\delta$ ) según el marcador molecular de *isoenzimas*, ponen de manifiesto que en los individuos adultos de la población, no se detecta *pérdida de vigor por endogamia*. Al parecer los indicios de *autogamia* detectados se consideran suficientes para eliminar los alelos perjudiciales responsables de la presencia de *inbreeding depression* (que se purgan por homocigosis). Según FOX (2005) los coeficientes negativos ( $\delta$ ) denunciarían niveles altos de *heterocigotos* con *F* negativos que se han puesto de manifiesto en algunos *loci* (Anexo 3) y revelarían indicios de *pérdida de vigor por alelos perjudiciales recesivos* en heterocigosis, que se eliminarían por la homocigosis de las tasas de *autogamia* (BARRETT & KHON, 1991; LANDE, SCHEMSKE & SCHULTZ, 1994; HUSBAND & SCHEMSKE, 1996).

No obstante los niveles de *inbreeding depression* detectados en fases tempranas del *ciclo vital* (Capítulo II): producción y germinación de semillas y establecimiento de plántulas (progenie) se encuentran en los rangos establecidos ( $\delta \geq 0.53$ ) para especies predominantemente *xenógamas* (HUSBAND & SCHEMSKE, 1996).

### 3ª) Efecto Wahlund y autocorrelación espacial

Todas las poblaciones de *Parolinia* tienen defecto de heterocigotos (*exceso de homocigotos*) excepto PGB. Como apuntan algunos autores, en especies alógamas auto-incompatibles, la aparición de *loci* con *exceso de homocigotos* puede ocurrir en poblaciones genéticamente estructuradas según núcleos o subpoblaciones con escaso flujo genético y cruces entre individuos relacionados (NEI, 1987; CESKA, AFFOLTER & HAMRICK, 1997; WILLIAMSON & WERTH, 1999; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001). Esto sugiere que algunas poblaciones de *Parolinia* pueden actuar como núcleos o fragmentos donde se cruzan individuos allegados que justificarían el exceso de homocigotos en las poblaciones fundamentalmente *xenógamas* de este género.

El análisis de *auto-correlación espacial* pondría en evidencia los parientes cercanos y la distancia más corta de apareamiento (cruces entre individuos allegados) solamente en las poblaciones PFI y PFT. De todas formas esta aproximación cuantitativa se considera un tanto incierta, al considerar exclusivamente la estocasticidad estadística y no tener en

cuenta las variables biológicas reales de las poblaciones naturales como el *flujo génico* de la polinización y dispersión de semillas.



### Desviaciones del equilibrio Hardy-Weinberg. Causas extrínsecas

Las alteraciones o desviaciones de las *frecuencias génicas* y *estructura* de las poblaciones naturales según la ley de Hardy-Weinberg, se deben también a causas *extrínsecas* como la *deriva genética*, *selección natural*, *mutación* y *flujo génico*, reconocidas asimismo como fuerzas *micro-evolutivas*, pudiendo producir consecuencias como el defecto o exceso de *heterocigotos* (NEI, 1987; BARRETT & KOHN, 1991; FRANKEL, BROWN, BURDON, 1995; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001).

#### 1ª) Deriva genética y cuello de botella o exceso de heterocigotos

En ausencia de selección, la *deriva genética* puede tener distinta repercusión en las poblaciones naturales donde se puede manifestar de distinta manera (CORNUET & LUIKART, 1996; VILJOEN *et al.*, 1996; PIRY, LUIKART & COURNUET, 1998; SOSA & LINDSTROM, 1999): (i) *fijación eventual de alelos* o *pérdida de alelos*, (ii) *pérdida de un alelo común* y (iii) *pérdida de heterocigosidad* ( $H_e < H_o$ ).

i) La presencia de *loci monomórficos* (con alelos de frecuencias igual a 1) donde se fija un alelo y se eliminan los de baja frecuencia se observa en 14 de las 17 poblaciones de *Parolinia*, donde uno de los *alelos fijados* más frecuentes es *Idh-1b* (monomórfico en 12 poblaciones). Las poblaciones sin alelos fijados POVE, POS y PPG (en principio sin *deriva genética*) se corresponden justo con las de talla mayor en el género. El resto de las poblaciones, manifiestan los efectos de la *deriva genética* con alelos fijados, destacando a PGB (6 alelos fijados) y PAC (un alelo fijado exclusivo). PIT una de las poblaciones más grandes (con unos 30000 individuos) también posee un alelo fijado (*Idh-1b*) que lo está mayoritariamente en el género. Sin embargo POM, a pesar de ser una de las poblaciones más pequeñas, tiene uno de los niveles más altos de *heterocigosidad esperada*, que solo supera PIT.

ii) La *carencia de un alelo común* como prueba indirecta de los efectos de la *deriva genética* se observa en algunas poblaciones de *Parolinia* como PGB (*Mdh-3c*), POVE (*Mdh-1c*), PIG (*Idh-1b*), PIA (*Skd-1c*), PSA (*Pgm-2c*) y PAC (*Acp-1c*). Esto puede ser producto de *tallas poblacionales pequeñas* unido a un *aislamiento geográfico* sin *flujo génico* más acusado en el caso de PIG, PIA, PSA y PAC.

iii) Otra manifestación de la *deriva genética*, es la *pérdida de heterocigotos* en *loci* polimórficos ( $H_e < H_o$ ). En *Parolinia* no se manifiesta un  *cuello de botella reciente* ( $H_o > H_e$ ) significativo en ninguna de las poblaciones, aunque bajo el modelo IAM se observa *exceso de heterocigotos* con situación cercana al  *cuello de botella* en PSA y PIT y posibles indicios de *deriva genética*.

Se podría considerar, por tanto, que en *Parolinia* las poblaciones PGB, POV, POM, PF, POA, POVE, PI, PSA y PAC presentan alguna de estas tres manifestaciones de *deriva genética*, aunque algunos autores consideran también la presencia de *alelos fijados* como una posible manifestación de la *selección* (SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001; LOWE, HARRIS & ASHTON, 2004).

## 2ª) Selección natural y test de neutralidad

Se reconoce como indicios de evolución por *selección natural* en una población, la presencia de variación fenotípica heredable que afecta al *sistema reproductivo*, generando una progenie con cambios en las *frecuencias genotípicas* (individuos) pero no en las *alélicas*. En *Parolinia*, los resultados no significativos del *test de neutralidad* indican la *ausencia de presiones selectivas*, o según algunos autores en caso que la hubiera no sería suficiente para contrarrestar los efectos de la *deriva genética*, sobretudo en el caso de poblaciones pequeñas (BARRETT & KOHN, 1991).

Asimismo la relación entre los *genotipos multilocus* (GML) o número total de *genotipos* detectados en una población (contando *loci* mono y polimórficos) y el *número total de alelos* ( $A_T$ ) detectados para la misma población, también reforzaría en principio la ausencia de *selección* en las distintas poblaciones estudiadas *Parolinia*, toda vez que no parece que en este conjunto poblacional se favorezcan especialmente nuevos genotipos (Anexo 3).

No obstante habría que tener en cuenta a algunos autores que consideran la presencia de *alelos fijados* como una posible manifestación de la intervención de las *fuerzas selectivas* aún a partir de marcadores moleculares en principio selectivamente neutrales como las *aloenzimas* (CHARLESWORTH, NORDBORG & CHARLESWORTH, 1997; SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001; LOWE, HARRIS & ASHTON, 2004). Como consecuencia se podría señalar que las fuerzas responsables de la mayor parte de la variabilidad genética detectada en *Parolinia* para determinadas poblaciones, podría ser debida a posibles

*mutaciones* posiblemente asociadas a un aislamiento más o menos prolongado en el tiempo, para algunas poblaciones, con intervención de la *deriva genética* y sin descartar una posible intervención de las *fuerzas selectivas*.

### 3ª) *Mutaciones y alelos exclusivos*

Algunos autores han sugerido que la presencia de *alelos exclusivos* relacionados al tiempo evolutivo y antigüedad del hábitat, presupone además un *aislamiento* geográfico suficientemente intenso como para generar una considerable diferenciación genética cualitativa, que se puede favorecer por las barreras geográficas y carencia de *flujo génico* (WESTERBERGH & SAURA, 1994; BORGÉN, 1997). BORGÉN explica la divergencia aloenzimática de *Lobularia canariensis* por el aislamiento y estabilidad del hábitat.

Salvo *P.filifolia* (PF) de Gran Canaria con *tres alelos exclusivos* y *P.schizogynoides* (PS) de la Gomera con uno, en el resto de las poblaciones situadas en las zonas geológicamente más antiguas no se correlacionan los *alelos exclusivos*, *antigüedad del hábitat* y *tiempo evolutivo*. En líneas generales Gran Canaria, con una datación geológica más antigua, presenta la mayor diversificación (cuatro especies y 59 alelos) y el mayor número de *alelos exclusivos* (15), aunque La Gomera (PS) con una datación similar posee una sola especie (25 alelos) y un alelo exclusivo. Sin embargo, Tenerife con una datación en principio más reciente presenta una sola especie (*P.intermedia*) con varias poblaciones (46 alelos) y dos alelos exclusivos, como también La Palma (*P.aridanae*) con una sola especie (27 alelos) y uno exclusivo está situada (en principio) en una zona calificada de reciente.

La aparición de *alelos exclusivos* en poblaciones teóricamente más recientes, como Tenerife y La Palma, según algunos autores, puede ser producto del tiempo transcurrido suficientemente largo para que se produzcan *mutaciones*, o como en el caso de *Silene* en Hawai, los alelos presentes en las poblaciones más recientes, ausentes en las poblaciones más antiguas, pueden haber derivado de variantes alélicas raras (de frecuencia baja) favorecidas por un *efecto fundador* (CRAWFORD, 1989; WESTERBERGH & SAURA, 1994).

### 4ª) *Flujo génico (Nm) y estructura genética (G<sub>ST</sub>). Barreras geográficas y alelos compartidos*

La presencia de *flujo génico* entre algunas poblaciones de *Parolinia* que sugieren *intercambio de migrantes* por generación (polen/semillas), se sustenta biológicamente por el gran poder de dispersión de las semillas aladas de *Parolinia* (BRAMWELL, 1986) a pesar de los barrancos, cuya orografía en este caso, no ha constituido al parecer un aislamiento insalvable.

En las poblaciones de *Parolinia* se puede observar una concordancia entre el *flujo génico* y la *diferenciación inter-poblacional (G<sub>ST</sub>)* donde se puede observar el efecto homogeneizante del intercambio de migrantes en las poblaciones coespecíficas. Estos resultados se refuerzan por el test de Mantel que muestra más *flujo génico* entre poblaciones más parecidas mostrando la mayor y más significativa correlación en Gran Canaria donde se hace aún más patente. A nivel específico la escasa *diferenciación inter-poblacional (G<sub>ST</sub>)* dentro de *P.filifolia* (PF) y de *P.ornata* (PO) reflejan la gran cohesión genética entre las poblaciones co-específicas de estas especies y revelan además su carácter fundamentalmente alógamo. Cohesión genética que se mantiene incluso para el conjunto PO-PP y PF-PFCH (población de los Riscos de Chapín no adscrita en principio a ningún taxon).

No ocurre así en *P.intermedia* especie de Tenerife donde la alta *diferenciación inter-poblacional* ( $G_{ST}$ ), mayor incluso que con las poblaciones de otras especies e islas (PG, PF, PO, PP, PS y PA) pone de manifiesto la poca cohesión entre sus poblaciones y revela además su carácter de especie predominantemente *autógama*, hecho que concuerda con la *tasa más baja de alogamia* obtenida por aloenzimas, que además estaría en consonancia con la inexistencia de *flujo génico* en estas poblaciones, aunque el índice *ISI* y tasa *S* de *autogamia* Capítulo II) según los cruces experimentales las califica como auto-incompatibles (SI) y alógamas.

Aunque la correlación (negativa) entre el *flujo génico* ( $N_m$ ) y *distancia geográfica* de las 17 poblaciones estudiadas de *Parolinia* es de las más bajas observadas, se pone de manifiesto que entre las poblaciones más alejadas geográficamente se produce menos *intercambio de migrantes*. Esta correlación se acusa más intensamente en Gran Canaria, donde el relieve no parece influir decisivamente.

El *flujo génico* ( $N_m$ ) parece más importante en la configuración de la *distancia genética* de las poblaciones de *Parolinia*, que el *número de alelos compartidos* ( $A_c$ ), lo cual señala en Gran Canaria que, los *alelos compartidos* no reflejan siempre con la misma intensidad, los niveles de cohesión genética.

Los *alelos compartidos* entre las 17 poblaciones de *Parolinia* se correlacionan más con la *distancia geográfica* que el *flujo génico*, aunque en Gran Canaria la falta de correlación indica que el alejamiento geográfico no implica menos *alelos compartidos* (aunque cuando se contempla la altitud se observa un aumento). Un ejemplo claro es *P.glabriuscula* cuya población más cercana es *P.platypetala* (PPG) y con la única que acusa *flujo génico*, aunque sin embargo comparte más *alelos* con POA, más alejada geográficamente.

La carencia de *flujo génico* entre algunas poblaciones de *Parolinia* similares, permite pensar que el intercambio genético en algunos casos, puede haber ocurrido en el pasado de forma más intensa que en la actualidad, con vestigios de *flujo génico histórico* que ha propiciado intercambio de migrantes en el pasado entre sectores isleños de configuración morfogeográfica diferente, como está ampliamente documentado también para otras regiones continentales (EHLERS & PEDERSEN, 2000; GRIFFIN & BARRETT, 2004; LEDIG, HODGSKISS & JOHNSON, 2005). De cualquier manera, la estimación indirecta del *flujo génico* obtenida partir de  $F_{ST}$  o  $G_{ST}$  se debe tomar con precaución ya que no deja de ser un modelo matemático que puede no contemplar la realidad biológica de las poblaciones naturales (SLATKIN, 1994; WHITLOCK & McCAULEY, 1999).

#### 4. PAROLINIA. DIVERSIDAD GENÉTICA Y FILOGENIA MOLECULAR

En las 17 poblaciones de *Parolinia* los resultados del *test de Mantel* entre la *distancia genética* de Nei (1972) y *distancia geográfica* (lineal) se correlacionan significativamente indicando que las poblaciones más alejadas geográficamente lo están también genéticamente, salvo alguna ligera excepción. Para los taxones de Gran Canaria la correlación es mayor y en Tenerife, sin embargo no se observa correlación significativa.

Para configurar la *distancia genética* entre las poblaciones de *Parolinia* se considera más importante el *flujo génico* ( $N_m$ ) que el *número de alelos compartidos* ( $A_c$ ) lo cual además de estar de acuerdo con HAMRICK & GODT (1996) indica, sobretudo en Gran Canaria, que los *alelos compartidos* no reflejan con la misma intensidad, los niveles de cohesión genética. Este hecho al mismo tiempo revelaría indicios de un *flujo génico histórico*

en épocas pasadas que quizás se pone de manifiesto cuando no se tiene en cuenta los cambios en las *frecuencias alélicas* que al mismo tiempo denunciarían (fenotipos diferentes) una especiación por intervención de *fuerzas selectivas*.

### Relaciones de similitud, distancia genética, taxonomía numérica y árboles Neighbour Joining

En *Parolinia*, la alta *identidad genética* y la escasa *distancia inter-poblacional* de las especie (*P.filifolia* y de *P.ornata*) refleja la gran cohesión entre poblaciones co-específicas (a excepción de *P.intermedia*) en sintonía con otras especies vegetales, así como la identidad entre congéneres, aunque en otras islas estas identidades suelen ser mayores (WITTER & CARR (1988) y CRAWFORD (1989).

Se consolida la cohesión de las poblaciones coespecíficas de *P.ornata* (PO) y *P.filifolia* (PF) a la que se le suma PFCH (población sin adscripción taxonómica) que comparte el 100% de sus alelos con PF integrándose y justificando en principio su adscripción al complejo poblacional de dicha especie. Según todas las técnicas de agrupación (UPGMA y MST) y ordenación (MDS y ACP) y árboles *Neighbour Joining*, que infieren una *aproximación filogenética* a este grupo de poblaciones y especies:

- ***P.filifolia***, con poblaciones muy cercanas al ancestro del género, constituye un conjunto de poblaciones fundamentalmente ubicadas en la zona más antigua de Gran Canaria (ITGE, 1992) menos sujeta a episodios volcánicos posteriores. Aunque el máximo *flujo génico* tiene lugar entre las poblaciones más alejadas geográficamente (PFS-PFT), las poblaciones más cercanas geográficamente (PFS y PFA) comparten el máximo de alelos. Intercambia el mínimo de migrantes ( $N_m$ ) con POVE y POM ( $\approx 1$ ).

- En ***P.ornata*** con el máximo *flujo génico* del género (14) entre las poblaciones más cercanas (POS-POV) comparten el máximo de alelos las más alejadas (POM-POS), acorde con su mayor cohesión genética. Presentan también *flujo génico* con PPG ( $\approx 2.5$ ) y PIT ( $\approx 1.5$ ) y con POVE, POA y PFI el mínimo ( $\approx 1$ ).

Se pone de manifiesto la gran afinidad genética entre las poblaciones de *P.ornata* (PO) y ***P.platypetala*** (PP) especie monotípica aislada en el Bco. de Guayadeque (GC) que comparte el máximo de alelos (81%) con *P.ornata* (POS) y también el máximo *flujo génico* con POM (2.6) acorde con la gran cohesión genética de ambas especies. Presentan el mínimo  $N_m$  con PGB, POVE y PIT ( $\approx 1$ ) y no muestran flujo génico con el resto de las poblaciones.

- Se pone de manifiesto el complejo **POVE-POA** ambas sin adscripción taxonómica con gran afinidad genética y notable *intercambio de migrantes* ( $N_m$ ) que justifica su asociación en todas las técnicas de *taxonomía numérica* y árboles *Neighbour Joining*.

La ausencia de *flujo génico* ( $N_m$ ) en algunas poblaciones de *Parolinia* podría justificar el aislamiento de:

- ***P.glabriuscula*** (PGB), especie monotípica aislada en la Caldera de Bandama en una de las zonas geológicamente más recientes de Gran Canaria que aunque comparte el máximo % de alelos con POA y PF no acusa *flujo génico* con ellas, sino únicamente con PPG población más cercana geográficamente.

- En ***P.intermedia*** (Tenerife) no se acusa *flujo génico* entre ninguna de sus poblaciones (en zonas relativamente recientes) aunque comparten el mismo % de alelos (86.4%) que con otros congéneres de Gran Canaria (PO) con los que además acusa un flujo mínimo ( $\approx 1$ ). En el árbol *Neighbour Joining* ocupa la posición más distante respecto al ancestro.

- *P.schizogynoides* (PSA) especie aislada en la isla de La Gomera no acusa *flujo génico* con ninguna población aunque se acerca a PF (Gran Canaria) y PIT con la que comparte el máximo de alelos.

- *P.aridanae* (PAC) especie monotípica aislada en La Palma tampoco presenta *flujo génico* con ninguna población, aunque también comparte el máximo de alelos con PIT.

La presencia de *flujo génico* entre algunas poblaciones de *Parolinia* que sugiere *intercambio de migrantes* (polen/semillas) en cada generación, se sustenta biológicamente por el gran poder de dispersión de las semillas aladas de *Parolinia* (BRAMWELL, 1986) a pesar de los barrancos, cuya orografía en este caso, no ha constituido al parecer un aislamiento insalvable. Este aspecto permite además pensar que el intercambio genético en algunos casos puede haber ocurrido en el pasado de forma más intensa que en el presente.

WITTER & CARR (1988) y CRAWFORD (1989) consideran que se puede alcanzar los mismos niveles de *identidad o distancia genética* por distintas vías que a su vez requieren tiempos diferentes: 1º) de forma más o menos rápida, la divergencia de genes se puede producir desde poblaciones grandes con alta variabilidad genética, desde donde las nuevas poblaciones fundadoras pueden divergir por *deriva* con cambios en las *frecuencias alélicas* ó 2º) por un proceso más lento con acumulación de *mutaciones* en las dos poblaciones (nueva y suministradora).

Por tanto se concluye que el patrón de diferenciación genética observado en taxones de islas no es una característica de los organismos de ecosistemas isleños *per se*, sino que depende de su *historia evolutiva y filogenia* y de la *estructuración de poblaciones*, a su vez íntimamente relacionada y dependiente de los *sistemas de cruzamiento*, lo cual se confirma con carácter generalizado (KARRON, 1987; GITZENDANNER & SOLTIS, 2000) y se refuerza posteriormente para la flora canaria (PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2007b).

### Diversidad genética y filogenia molecular de *Parolinia*

El análisis de secuencias (ITS1+2) da lugar a 157 árboles parsimoniosos, uno de ellos con 778 pasos, CI=0.56, HI=0.43 y RI=0.69 (JAÉN *et al.*, 2007). El árbol consenso (mayoría) resuelve las relaciones continentales del género *Parolinia*, aunque por la poca resolución, siguen permaneciendo como incógnitas las relaciones inter e intra-insulares del género:

i) Se confirma a los géneros *Diceratella* (NE-África) y *Morettia* (Sáhara y Arabia) como parientes más cercanos calificándolos como *relictos* de un contingente antes más ampliamente distribuido con posibles *extinciones*, o como un caso de *dispersión a larga distancia*.

ii) Se señala la monofilia del género *Parolinia* lo cual explica su presencia en Canarias por un solo evento colonizador.

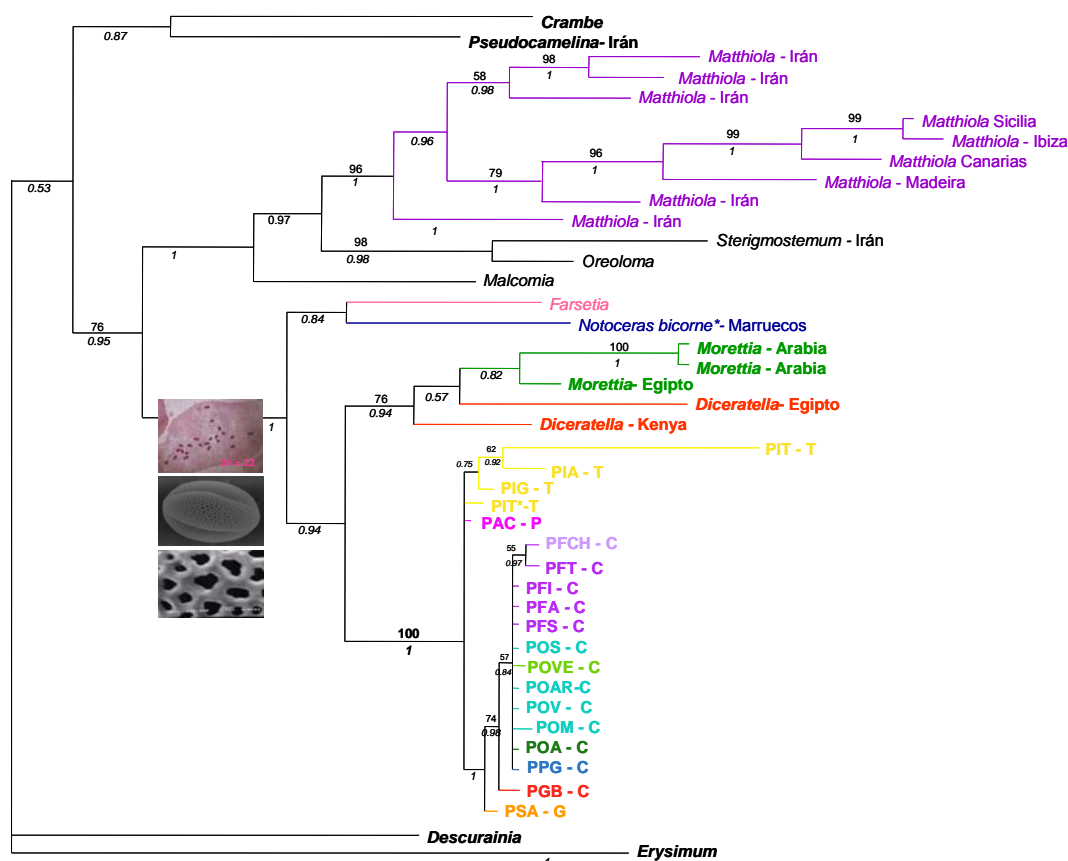
iii) La poca resolución obtenida dentro del género no resuelve las *relaciones inter-intra-insulares* y plantea dudas razonables:

- Por un lado *P.intermedia* de Tenerife (PIT, PIA, PIG) disgrega sus poblaciones en un clado hermano con posición basal, donde al mismo tiempo se disgregan dos muestras de PIT y *P.aridanae* de La Palma (PAC). Queda sin resolver los 15 alelos compartidos exclusivamente con Gran Canaria, con la que además manifiesta *flujo génico* (PIT) y *distancia* de Nei más corta que con sus poblaciones.

- La posición de La Palma (*P.aridanae*) es incierta a pesar de que la  $D_{NEI}$  la sitúa cercana a *P.filifolia* (PF) y *P.glabriuscula* (PG) de Gran Canaria. A pesar de no acusar *flujo*

génico con ninguna de las islas, sin embargo comparte *alelos exclusivos* no solo con Tenerife sino también con Gran Canaria y La Gomera, lo que deja abierta la posibilidad de un *flujo génico* histórico.

- El clado de la isla de Gran Canaria con La Gomera (PS) se ve reforzado por la diversidad aloenzimática del género. Las dos islas comparten de forma exclusiva tres alelos y aunque no acusan *flujo génico* entre ellas, la presencia exclusiva de estos alelos, denunciaría también la posibilidad de un *flujo génico histórico* que se reforzaría por el hecho que *P.schizogynoides* (PS) comparte con Gran Canaria 23 de los 25 alelos detectados para la especie.



iv) En Gran Canaria, las poblaciones y especies son monofiléticas y se puede pensar que la presencia en esta isla se explica por una sola introducción. Salvo *P.glabriuscula*, las demás especies (*P.filifolia*, *P.ornata* y *P.platypetala*) se agrupan en un sub-clado con secuencias ITS prácticamente idénticas donde se agrupan especialmente PFT-PFCH reforzada por las aloenzimas que constatan su gran similitud y cohesión.

La secuencia colonizadora inter-insular se presenta compleja y en principio contradictoria. *P.aridanae* (La Palma) y *P.intermedia* (Tenerife) ocupan posiciones de grupos hermanos al clado de Gran Canaria y *P.schizogynoides* (La Gomera) que a su vez es especie basal. Este resultado sugiere que el ancestro llegó a todas las islas y diversificó aisladamente en cada una.

La idea de un patrón de colonización desde el Oeste, es contradictorio al de *diversidad genética aloenzimática*, toda vez que la isla con mucha mayor diversidad y diversificación, se coloniza más recientemente. En cualquier caso, la extinción puede estar jugando un papel distorsionador importante en la colonización inter-insular, con ancestros desaparecidos en la distribución actual de las islas.



Las filogenias moleculares de las floras de islas oceánicas como Canarias 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 estos estudios infragenéricos con *marcadores moleculares poblacionales* y técnicas de filogeografía (prácticamente inexistentes en la flora canaria) incrementadas además con datos citogenéticos, palinológicos y reproductivos, cuyo significado biológico y evolutivo no es accesible desde la perspectiva exclusivamente molecular.

## 5. DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA GENÉTICA. APLICACIONES A LA CONSERVACIÓN

### Probabilidad de pérdida de alelos raros y muestreo

En el test de *probabilidad de pérdida de alelos raros*, se señala ( $R=0.189$ ) que un muestreo intensivo en una población solo representaría el 18.9% del total de alelos raros detectados para el género *Parolinia*. Las repercusión de este test en las aplicaciones a la conservación de especies amenazadas, aconseja un muestreo de por lo menos el 80% de las poblaciones de *Parolinia* (prácticamente casi todas).

Con estos datos se refuerza la hipótesis de que las poblaciones que contienen muchos alelos raros de frecuencia baja responden a una situación común en especies alógamas (GOTTLIEB, 1977).

### Estructura genética y muestreo

Los bajos valores de  $G_{ST}$  y altos niveles de *flujo génico* detectados para poblaciones co-específicas como *P.filifolia* y *P.ornata* no se corresponden con los elevados niveles de diferenciación genética documentados en la literatura aloenzimática para endemismos canarios (FRANCISCO-ORTEGA, 2000).

En cambio, a diferencia de los taxones anteriores, contrastan los altos valores de  $G_{ST}$  y bajos niveles de *flujo génico* para las poblaciones de *P.intermedia* que se justificarían por la distancia geográfica y aislamiento de las tres poblaciones estudiadas y no por la sobre-estimación consecuencia de un muestreo poco representativo que según CAUJAPÉ-CASTELLS (2007 y 2009) sería el caso de algunos de los géneros citados en FRANCISCO-ORTEGA *et al.* (2000). Aunque también asume que no todos los valores de  $G_{ST}$  estimados estén sesgados al alza, y que existen numerosas investigaciones donde el muestreo ha sido intensivo y representativo.

Aún así, algunas poblaciones de *P.filifolia* (PFI y PFCH) con muestreo escaso (20 individuos) presentan baja *diferenciación inter-poblacional* demostrando que no siempre un escaso muestreo va acompañado de  $G_{ST}$  elevados, sino que puede señalar también una alta cohesión genética que se sustenta además por la identidad y distancia de Nei. En otros endemismos canarios de los géneros *Lobularia* y *Cistus* (BORGÉN, 1997; BATISTA *et al.*, 2001) se han observado patrones similares a *P.intermedia* de alta diferenciación *inter-poblacional*, resultados que se sostienen en los UPGMA y el resto de técnicas empleadas. No quiere decir, que en algunos otros grupos de taxones la alta diferenciación genética

documentada para los endemismos canarios pueda estar sobreestimada y pudiera explicarse por muestreos intra-poblacionales sesgados (CAUJAPÉ-CATELLS, 2007 y 2009).

#### *Diferenciación inter-poblacional ( $G_{ST}$ ) y aplicaciones a la conservación*

Con el fin de conocer la variabilidad genética poblacional de las especies y tenerla en cuenta para las estrategias de muestreo en las colecciones *ex situ* de Jardines Botánicos y Bancos de Semillas (conservación *ex situ*), una serie de autores (HAMRICK *et al.*, 1991; CESKA, AFFOLTER & HAMRICK, 1997; CAUJAPÉ-CATELLS, 2008) han propuesto una fórmula orientativa que señalaría el número mínimo de poblaciones necesarias para un muestreo representativo de por lo menos el 95-99% de la variabilidad genética total.

En *Parolinia* cuando se aplica este cálculo sin tener en cuenta la diferenciación taxonómica, solo sería necesario muestrear cuatro poblaciones de las 17 estudiadas. Al aplicar la fórmula teniendo en cuenta la diferenciación taxonómica, para el complejo de *P. filifolia* (PF-PFCH) sería necesario muestrear dos poblaciones, también dos para el complejo PO-PP y para *P. intermedia* sería aconsejable muestrear 7 poblaciones, cuando se da la circunstancia de que solo se han incluido tres en el análisis.

Por tanto, si la suma total de poblaciones a muestrear son 7 teniendo en cuenta las poblaciones por taxones, hay que valorar que en este cómputo total se ha de incluir a *P. glabriuscula*, *P. schizogynoides* y *P. aridanae*, especies en principio monotípicas que además están muy aisladas geográficamente del resto, cuya suma elevaría hasta 10 las poblaciones a muestrear.

Por otro lado, al mismo tiempo que se consideran infravaloradas las cuatro poblaciones aconsejadas que se señalan teniendo en cuenta el conjunto de las 17 poblaciones, habría que destacar que además en el análisis por taxones no se está teniendo en cuenta la posible adscripción como taxones independientes del complejo POA-POVE.

Aún así todavía habría que extremar las precauciones y tener en cuenta que estas valoraciones no dejan de ser estimaciones que no contemplan toda la realidad biológica de las poblaciones naturales *in situ* (SLATKIN, 1994; WHITLOCK & McCAULEY, 1999; CULLEY *et al.*, 2002; CAUJAPÉ-CASTELLS, 2006).

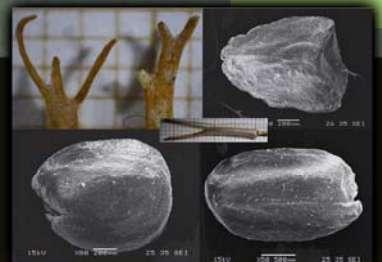
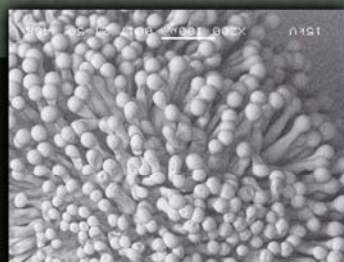
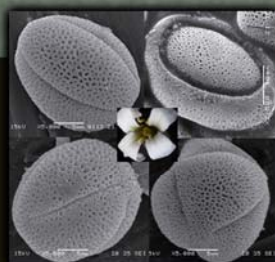


# CAPITULO IV

## Diversidad Morfológico-Reproductiva



### Micro-Marcadores





## 1. BIODIVERSIDAD, SISTEMÁTICA Y MORFOMETRÍAS

La SISTEMÁTICA o estudio científico de la BIODIVERSIDAD o diversidad de los seres vivos y relaciones entre ellos constituye el eje central de la biología, al reunir y resumir todos los aspectos de los organismos: *geográficos, morfológicos, fisiológicos, genéticos, ecológicos y filogenéticos*.

### 1.1. BIODIVERSIDAD. NUEVO ENFOQUE DE LA SISTEMÁTICA

Actualmente la Sistemática Vegetal dirige sus objetivos hacia la formulación de hipótesis acerca de las leyes generales y relaciones de los seres vivos que desde las dos tendencias tradicionalmente irreconciliables de *feneticismo* y *cladismo*, se enfocan actualmente bajo las directrices de la *Deep Morphology* (STUESSY, 2003) escuela que recoge y representa una nueva perspectiva integradora para analizar, caracterizar y re-interpretar todos los datos y aspectos de la biodiversidad (SNEATH, 1995; JENSEN, 2003; STUESSY, 2003; CRISCI, 2006).

Con esta nueva directriz, la BIODIVERSIDAD se considera integrada por diferentes *niveles estructurales de organización*, que abarcan desde los caracteres morfológicos observables a simple vista, hasta los observables solo con microscopía electrónica, incluyendo además los aspectos fisiológicos y funcionales de la *biología reproductiva*, así como los *genético-moleculares*. El estudio de estos niveles estructurales se enmarca obviamente en los distintos niveles de jerarquía taxonómica incluyendo los infra-específicos de población natural, que reflejan la historia micro-evolutiva de las especies que incluye la Biología de Poblaciones (SILVERTOWN & CHARLESWORTH, 2001, STUESSY, 2003; WEBER, 2003; SOLTIS *et al.*, 2005; PIRES & HERTWECK, 2008). Con esta perspectiva integradora, donde la biodiversidad se contempla según cuatro niveles estructurales: 1-*Macro-morfología*, 2-*Micro-morfología* (citología, anatomía, palinología), 3-*Morfología metabólica* (*proteínas*) y 4- *Genoma* (DNA y RNA). Aunque un análisis sistemático completo requiere datos de los cuatro niveles estructurales, cada uno de ellos se considera adecuado según el área Sistemática contemplada: I-Taxonomía, II-Evolución o especiación y III-Filogenia.

La *Sistemática Vegetal* actual, representa pues, un enfoque integrador que re-interpreta y caracteriza la biodiversidad tanto morfológica como genética. El estudio de la BIODIVERSIDAD se enfoca pues, bajo una perspectiva globalizadora, que aunque no se reconoce explícitamente como *Deep Morphology*, se manifiesta en las numerosas publicaciones de los últimos años (principalmente desde el 2000), donde se integran los estudios moleculares (tanto de diversidad poblacional como de filogenia molecular) con datos de *biología reproductiva* y/o aspectos *morfológicos* según distintos niveles de observación: micro-morfología, citogenética, palinología (CHASE, FAY & SAVOLAINEN, 2000; CRAWFORD, 2000; ENDRESS, BASS & GREGORY, 2000; PRANCE, 2000; SCOTLAND, 2000; STEVENS, 2000; STUESSY, HÖRANDL & MAYER, 2000 y 2001; DILCHER, 2001; LEVIN, 2001; RIESEBERG & BURKE, 2001; SCHAAL & LEVERICH, 2001; SOLTIS & SOLTIS 2001; STUESSY, 2001 y 2003; SYTSMA & PIRES, 2001; BACHMANN & O. GAILING, 2003; GIVNISH, 2003; ENDRESS, 2003; GLEISSBERG, 2003; HESSE, 2003; O'KANE & AL-SHEHBAZ, 2003; WEBER, 2003; CRAWFORD, MORT & ARCHIBALD, 2005; HENRY, 2005; HENDERSON, 2006; GARCÍA-VERDUGO, BERMEJO DOMÍNGUEZ, RUBIO DE CASAS, PÉREZ-CORONA, MANRIQUE, GRANADO-YELA, BALAGUER & VARGAS, 2007; KÁLMAN, MEDVEGY, PÉNZES & MIHALIK, 2007; NYBOM & BARTISH, 2007;

VARGAS, 2007; ALVAREZ, PERALTA, SALAS & SPOONER, 2008; ALZATE, MORT & RAMÍREZ, 2008; BORG, McDADE & SCHÖNENBERGER, 2008; BORSCH, LOHNE & WIERSEMA, 2008; HONG-WA, 2008; KULBABA & WORLEY, 2008; LESLIE, 2008; MIRJALILI, BENNETT & POORAZIZI, 2008; PIRES & HERTWECK, 2008; SOKOLOFF, REMIZOWA, MACFARLANE & RUDALL, 2008; STÄHLBERG & HEDRÉN, 2008; VAN ETTEN, PREVOST, DEEN, ORTIZ, DONOVAN & CHANG, 2008; WRIGHT, NESS, FOXE & BARRETT, 2008; ANDRES-SÁNCHEZ, RICO, HERRERO, SANTOS-VICENTE & MARTÍNEZ-ORTEGA, 2009; BAUM, AUDRAN, TORRES & MÉDAIL, 2009; MATTHEWS, 2009; SAAD & MAHY, 2009).

Esta perspectiva integradora, potencia y hace resurgir con fuerza el *feneticismo* y *taxonomía numérica* con las técnicas tradicionales del *análisis multivariante* mediante las cuales se sostienen como principios más importantes para la clasificación biológica, la *similitud* morfológica (fenotípica) basada en el análisis de un gran número de caracteres con el mismo peso o importancia.

En este estudio que contempla al género canario *Parolinia* se analiza la BIODIVERSIDAD POBLACIONAL de las 7 especies del género según tres de los *cuatro niveles estructurales*, llevándose a cabo fundamentalmente desde la Macro-morfología, Micro-morfología y diversidad aloenzimática, contemplando especialmente el análisis taxonómico del género y de los procesos evolutivos de divergencia poblacional o especiación. Estos análisis se verán complementados también con datos de ADN (nivel 4) relativos a la filogenia molecular de *Parolinia* y parientes allegados por confrontaciones de la información bibliográfica disponible (WARWICK *et al.*, 2007; JAÉN *et al.*, 2007).

Dado que la sistemática actual ha puesto un mayor énfasis en los datos moleculares que en los morfológicos, el momento actual parece preparado para re-evaluar la morfología de las plantas y su papel en la biología moderna de plantas (KAPLAN, 2001). Los tiempos actuales de la *sistemática* se pueden caracterizar por la llamada "era molecular". Los datos moleculares proporcionan una nueva clase de caracteres que permiten no solo la reconstrucción filogenética de taxones estrechamente relacionados, sino también a un nivel más amplio, permite hacer comparaciones de todos los organismos. Los datos moleculares están generando una revolución sin precedentes dentro de la sistemática y aunque su valor en la sistemática es indudable, sin embargo, hay peligro de que se produzca un desequilibrio en los análisis sistemáticos pudiendo provocar consecuencias y errores graves en un tiempo de extinciones biológicas (CRISCI, 2006). La sistemática es una herramienta básica en la conservación de la biodiversidad y se debe considerar como una disciplina científica rigurosamente multidimensional, global e integradora (CRISCI, 2006).

## 1.2. MORFOMETRÍAS Y SISTEMÁTICA VEGETAL

Las *morfometrías* se dirigen a la cuantificación precisa de los caracteres morfológicos. El enfoque numérico para describir la diversidad y valorar las relaciones ganó popularidad entre los sistemáticos como *Taxonomía Numérica* a principios de los 60 (SOKAL & SNEATH, 1963) orientado hacia la cuantificación ganó popularidad en los años 80 para intentar determinar las relaciones. y buscar patrones de relación en los niveles más bajos de la jerarquía taxonómica, donde el patrón de mosaico hace difícil el reconocimiento de un patrón intuitivo, si no imposible, y en el que los conceptos de holofilia son inapropiados (JENSEN *et al.*, 2002; STUESSY, 2003).

Las *morfometrías* se pueden definir como el análisis cuantitativo y cualitativo de las

formas biológicas. Durante los últimos 30-40 años, se han usado ampliamente en sistemática desde la perspectiva *tradicional* y más recientemente como *morfometrías geométricas*. Con este último enfoque los datos de talla y forma de un objeto se analizan como variables transformadas matemáticamente (*landmarks*) que se mantienen hasta el final del análisis estadístico (espacio reducido a unos pocos factores).

Desde Darwin e incluso Linneo, las *morfometrías* aun con sus limitaciones, han constituido un impulso vital para la Sistemática primero mediante las morfometrías tradicionales y análisis multivariante, y más recientemente, con la nueva perspectiva de las morfometrías geométricas con nuevos marcadores geométricos (*landmarks* y *outlines*) amplían sus aplicaciones y contribuciones a la sistemática, según algunos autores, integrando las filogenias moleculares y análisis multivariantes de la taxonomía numérica (SNEATH, 1995; JENSEN, 2003).

### 1.2.1. Morfometrías tradicionales y morfometrías geométricas

En un estudio de *Morfometría clásica*, muchos de los componentes de la morfología, incluyendo la forma y tamaño, se capturan a partir de un conjunto de variables cuantitativas como longitudes, anchos, altos y ángulos, sobre los que se aplican análisis *estadísticos multivariantes* destinados a “resumir el cambio” que se produce desde un espacio multidimensional para transformarlo en otro espacio reducido a unos *pocos parámetros* que también explican toda la variación, pero sin que sea posible generar representaciones gráficas de los cambios morfológicos después de las transformaciones estadísticas, ya que no se conservan las *relaciones geométricas entre las primitivas variables*, de manera que se pierden algunos aspectos relativos a la *forma* del objeto (ROLAN, 2008).

Por eso la principal objeción radicaría en que la abstracción matemática necesaria para la interpretación de estos nuevos parámetros implica necesariamente una pérdida de la visualización del cambio. Además de otros problemas como el *alto grado de correlación* entre las biometrías de un objeto determinado (distancias lineales) y la talla del mismo que dificultan todavía más la interpretación de los *patrones de variación* morfológica.

A finales de los años 80 comienza un nuevo enfoque en cuanto a la manera de *cuantificar las estructuras morfológicas* y el *modo de analizar los datos biométricos*. En este nuevo enfoque prima el estudio de la *geometría* de las estructuras morfológicas, que se conserva a lo largo de *todo el análisis estadístico* (ADAMS, ROHLF & SLICE, 2004). ROHLF & MARCUS (1993) llamaron a este nuevo enfoque *Morfometría geométrica* (MG) técnica que evita reducir la morfología a una serie de medidas lineales o angulares, en las que se pierde la información de las relaciones geométricas del conjunto. Esta técnica permite *estudiar los cambios morfológicos* a partir del *desplazamiento* en el *plano* o en el *espacio*, de un conjunto de *puntos* basados en coordenadas cartesianas (coordenadas morfométricas o *landmarks*) que *definen* la posición bi-dimensional de los caracteres del objeto que se está estudiando. Tras emplazar los *puntos morfométricos* (I) sobre una serie de imágenes escaladas, se realiza una *corrección* (II) según las diferencias debidas a su orientación espacial (cambios de *rotación*, *traslación* y *reflexión*). Tras corregir estos efectos de orientación espacial será posible estudiar la morfología desde una perspectiva geométrica, efectuando la *superposición* de las formas de la población (III) con la que se obtiene la *configuración de referencia* y por último se *compara* las formas de cada individuo con la configuración de referencia (IV) para obtener las variables de la forma del objeto (componentes uniformes y deformaciones locales) necesarias para la interpretación *biológica* de los componentes de la *población*.

Algunos autores piensan que incluso la solución del problema de la persistente falta de conexiones entre las dos escuelas de sistemáticos (feneticismo y cladismo) estaría quizás en que las *morfometrías geométricas* podrían conectar con los árboles evolutivos, como una vía de obtener caracteres filogenéticamente informativos (JENSEN, 2003).

No obstante, los análisis y técnicas de la *morfometría geométrica* se revelan todavía como muy complejos, estando sujetos además a una serie de limitaciones y necesidades que se deben corregir para que esta nueva técnica se revele como un análisis contundente de la realidad de las formas biológicas. Al parecer, la *morfometría geométrica* no acaba de resolver los problemas con la *tercera dimensión* y presentan dificultades, en la generación de *variables discretas* (como la *morfometría tradicional*) para que no se pierda la información necesaria en los análisis y especialmente en las relaciones filogenéticas de las especies (SNEATH, 1995; JENSEN, 2003 y 2006; ADAMS, ROHLF & SLICE, 2004; HENDERSON, 2004, 2005 y 2006).

En la actualidad, su aplicación no está generalizada dada la dificultad de integración de las nuevas variables generadas (*landmarks* y *outlines*) en un mismo proceso analítico, donde además se pueda reproducir fielmente la tercera dimensión (JENSEN, 2003 y 2006; ADAMS, ROLF & SLICE, 2004; HENDERSON, 2004, 2005 y 2006a).

Incluso en un estudio reciente de las semillas de una tribu de la familia Orchidaceae (CHEMISQUY, PREVOSTI & MORRONE, 2009) donde se combina la *morfometría tradicional* con la *geométrica*, esta última con antecedentes efectivos en los estudios morfológicos (formas) de los organismos animales (zoología), se demuestra que las *coordenadas morfométricas (landmark)* son todavía difíciles de reconocer en las estructuras vegetales, y por tanto, la *sistemática vegetal* no participa aún de la revolución morfométrica.

- En la actualidad se siguen propiciando numerosos estudios que utilizan las *morfometrías* tradicionales y *taxonomía numérica* desde diversas perspectivas. En la mayoría de los casos la combinación de estos estudios con datos moleculares, continúan resolviendo cuestiones que no son posibles desde la perspectiva únicamente molecular, o desde las monografías tradicionales y revisiones taxonómicas sin datos *morfométricos*. Tanto en la *morfometría tradicional* como *geométrica*, los principales métodos siguen siendo la *estadística multivariante*, que actualmente se considera como parte integral indispensable de la sistemática vegetal descriptiva, y preámbulo de los análisis filogenéticos combinados con datos moleculares.

Las *morfometrías*, que comprenden el estudio cuantitativo de la variación morfológica y su covariación en relación a otras variables, se reinterpretan en la actualidad con la finalidad de permitir comprender mejor las causas de la variabilidad de los fenotipos poblacionales. El análisis morfológico juega un papel importante e insustituible en muchos campos de la biología, sobre todo en los que tratan de entender los *procesos evolutivos* y de adaptación. Multitud de procesos biológicos (desarrollo ontogénico, adaptación a distintas presiones ambientales, etc.) producen diferencias morfológicas entre individuos o poblaciones, que con las mismas estructuras, pueden indicar diferencias funcionales, o diferentes respuestas a determinadas presiones selectivas, así como diferencias en los procesos de crecimiento y desarrollo.



### 1.3. MORFOMETRÍAS. ANTECEDENTES EN BRASSICACEAE

En la selección de caracteres morfológicos se han tenido en cuenta las descripciones originales de las distintas especies del género *Parolinia*, antecedentes bibliográficos tanto a nivel de género como de familia, así como una serie de observaciones propias. Las diferencias entre las especies están principalmente vinculadas a caracteres del fruto (tipo de apéndice y tamaño), longitudes de hoja y flores (BRAMWELL, 1970; BRAMWELL & BRAMWELL, 2001; MONTELONGO, BRAMWELL & FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2003; WEBB, 1840; SVENTENIUS, 1960; BRAMWELL *et al.*, 1972; KUNKEL, 1975; PÉREZ DE PAZ, 1981; FEBLES, 1989; SANTOS, 1996; FERNÁNDEZ-PALACIOS, PÉREZ DE PAZ & FEBLES, 2005a, b). La revisión detallada de las descripciones originales permite observar las diferencias en los caracteres vegetativos y reproductivos de las siete especies del género, como se muestra en la Tabla 6. (Capítulo de Introducción).

Teniendo en cuenta que *Parolinia* es un género endémico, para la correcta evaluación de sus niveles de diversidad morfológica se consideran y evalúan los caracteres implicados en la diferenciación de los géneros más directamente relacionados *Diceratella*, *Morettia*, *Matthiola* y *Notoceras* (JONSELL, 1978, 1979; STORK & WÜEST, 1980; KHALIK *et al.*, 2002; AL-SHEBBAZ, BEILSTEIN & KELLOGG, 2006; WARWICK *et al.*, 2007).

#### 1.3.1. Caracteres diagnósticos en otros taxones de Brassicaceae

Debido a la inusual estructura floral, las Brassicaceae se reconocen como una familia natural desde hace mucho tiempo (APPEL & AL-SHEHBAZ, 2003).

- El **cáliz** de las Crucíferas presenta caracteres morfológicos útiles para la sistemática y taxonomía de la familia como la pilosidad, la cuculiformidad en el extremo superior del sépalo, la sacciformidad en la base y la mayor o menor concrecencia entre las piezas. (CLEMENTE MUÑOZ & HERNÁNDEZ BERMEJO, 1980a).

Desde el punto de vista taxonómico, la **corola** pocas veces juega un papel discriminante y cuando se utilizan sus caracteres es, por lo general, cuando los demás caracteres no son útiles (CLEMENTE MUÑOZ & HERNÁNDEZ BERMEJO, 1978). Sin embargo, existe una amplia bibliografía donde se consideran que pueden tener carácter diagnóstico. En 161 taxones de la tribu *Brassiceae* (Cruciferae) pertenecientes a 41 géneros, los caracteres que conseguían una mayor variabilidad intergenérica dentro de una mínima variación intragenérica fueron: largo limbo/largo total pétalo, largo uña/ancho uña, largo total/ancho total (CLEMENTE MUÑOZ & HERNÁNDEZ BERMEJO, 1978). En *Morettia*, STORK & WÜEST (1980) encontraron valor diagnóstico en la talla de las **flores**, observando una ligera variación geográfica en el tamaño de las flores de *M. philaeana* y *M. canescens*.

En 155 taxones de la tribu Brassiceae (Cruciferae) pertenecientes a 41 géneros, los caracteres que conseguían una mayor variabilidad intergenérica dentro de una mínima variación intragenérica fueron: ancho de sépalo lateral/ancho de sépalo medio; longitud de sépalo medio/ancho de sépalo medio; sacciformidad/longitud de sépalo lateral (CLEMENTE MUÑOZ & HERNÁNDEZ BERMEJO, 1980a). LEADLAY & HEYWOOD (1990) también observaron que los **sépalos** son un buen carácter genérico en esta misma tribu Brassiceae porque son erectos y los medios están estrechamente adheridos a los laterales formando un cáliz cerrado hasta después de la antesis.

En *Lobularia*, el tamaño de los *sépalos* está correlacionado con la talla de los *pétalos* (BORGÉN, 1987). Se detecta que *L.canariensis* es una especie muy variable en cuanto al tamaño de los **pétalos**, existiendo un rango ascendente de tallas que desde la isla de El Hierro y La Gomera, se dirige a las islas centrales de Tenerife y Gran Canaria, hasta Fuerteventura y Lanzarote, mientras que La Palma tiene un patrón similar al de Lanzarote y Fuerteventura. Los *pétalos* del género *Coincya* tienen una uña larga y filiforme que es igual o más larga que el limbo y también es un buen carácter genérico. En cambio, la forma de los *pétalos* no muestra una variación significativa y el tamaño solo es útil a nivel infra-específico y está correlacionado con los picos o prolongaciones más pequeñas del fruto (LEADLAY & HEYWOOD, 1990).

Según LEADLAY & HEYWOOD (1990), la longitud de la **silicua** depende del número de semillas desarrolladas y toda vez que *Coincya* es alógama puede ser importante comparar la talla de las silicuas. Un estudio morfométrico de 11 caracteres de los frutos en 12 poblaciones del género *Coincya* muestra también que la variabilidad intrapoblacional es alta para la mayoría de las poblaciones analizadas. El análisis de cluster conduce a la definición de cinco morfotipos distintos, donde la mayoría de las poblaciones están compuestas por los menos de dos, se interpreta como el resultado de una introgresión muy activa (GÓMEZ-CAMPO, HERRANZ-SANZ & MONTERO-RIQUELME, 2001). GÓMEZ-CAMPO (2003) propone para *Eruca versicaria*, especie polimórfica que presenta una marcada variación reticulada a lo largo de su área de distribución, como caracteres discriminantes más útiles, la persistencia del cáliz y la longitud del pedúnculo del fruto. En *Lobularia* la longitud y ancho de la *silicua*, están correlacionados pero no completamente (BORGÉN, 1987), también se observa un rango amplio de tallas en *L.canariensis*.

El estudio de las **semillas** en 144 taxones de la tribu Brassiceae (BENGOECHEA & GÓMEZ-CAMPO, 1975) muestra que la forma de las semillas, definida por las dos relaciones entre ejes (ancho/largo, espesor/largo) es un carácter discriminatorio interesante que puede resultar útil taxonómicamente. Además observaron que la presencia de ala es un carácter poco frecuente que se manifiesta principalmente en especies desérticas.

En *Lobularia*, el número y forma de las **semillas** se han usado como caracteres diagnósticos importantes, aunque BORGÉN (1987) opina que el número de semillas debe ser utilizado con precaución debido a la gran variabilidad por individuo y taxon. La variabilidad detectada puede ser debida en parte a los abortos y por tanto el número máximo de semillas por silicua, puede ser taxonómicamente más importante que el número mínimo. También observó que el tamaño y forma de las semillas está correlacionado con la presencia de ala y con el ancho de la misma.

En *Coincya* las **semillas** varían en talla, forma, estructura de la superficie y color, siendo el tamaño de la semilla bastante útil taxonómicamente para este género (LEADLAY & HEYWOOD, 1990). En *Morettia* (*M.philaeana*, *M.parviflora*, *M.canescens*, *M.revoillii*) STORK & WÜEST (1980) además del valor de las valvas y la talla de las semillas, también tiene valor la talla de las hojas.

En cuanto a los caracteres vegetativos BORGÉN (1987) observó en *Lobularia* que la forma general de las **hojas** parece ser una expresión extendida de los ratios, aunque todos los taxones con hojas anchas y con hojas estrechas tenían ratios similares. El análisis de diversidad morfológica de 90 poblaciones de las 9 especies de *Diploaxis* de Cabo Verde (RUSTAN, 1996) reveló un patrón complejo, para los **caracteres vegetativos**, producido probablemente por una diferenciación ecogeográfica paralela en diferentes islas. En este estudio los caracteres reproductivos mostraron menos variabilidad que los caracteres

vegetativos (talla de la hoja y densidad del indumento) y no parece que sean fácilmente modificables por los factores ambientales. Por tanto se consideró que las variaciones de los caracteres reproductivos reflejan diferenciación genotípica y algún grado de plasticidad fenotípica. Los *caracteres reproductivos* tienen valor diagnósticos (talla de la silicua, número de semillas por silicua y longitud del pétalo). En este grupo la adaptación ecológica y el aislamiento geográfico parecen haber jugado un papel más importante en la evolución y su resultado son características morfológicas diferentes.

### 1.3.2. Tendencias evolutivas de la flor y fruto

ENDRESS (1992) opina que las flores juegan un papel importante en la diversificación evolutiva del orden Capparales, donde está enmarcada la familia Brassicaceae. En muchas ocasiones han ocurrido ciertos cambios evolutivos paralelos en la estructura de la flor en diferentes géneros y tribus. Las flores de las Brassicaceae son actinomorfas (disimétricas) y generalmente consisten en cuatro sépalos y cuatro pétalos libres, seis estambres tetradinamos y un ovario bicarpelar con un falso septo. Aunque esta estructura floral aparentemente es simple, quizás en ninguna otra familia de las angiospermas ha habido tanta controversia en cuanto a la interpretación de la estructura floral de las Brassicaceae. Según observa Endress la mayoría de los cambios de la *arquitectura floral* ocurren en un pequeño porcentaje de géneros. Sin embargo, estos géneros se encuentran en diferentes tribus por tanto, deben haberse producido independiente y repetidamente en la evolución de esta familia.

Además, una parte importante de la *diversidad floral* no está relacionada directamente con la estructura pero la diversificación de los órganos florales en tamaño, forma, color y olor, se revelan como caracteres que pueden estar relacionados con la *biología de la polinización*, que a este nivel, también actúan como *tendencias evolutivas* paralelas (ENDRESS, 1992). Asimismo, Endress sugiere que estos cambios se producen por cambios genéticos adquiridos fácilmente que no son profundamente radicales y que se pueden esperar en los niveles de jerarquía taxonómica inferiores.

CONNER & STERLING (1995) realizaron correlaciones entre los caracteres florales de cinco especies polinizadas por insectos, entre ellas cuatro Brassicaceae (*Raphanus raphanistrum*, *Hesperis matronalis*, *Brassica napus* y *B.nigra*). Encontraron correlaciones entre los filamentos estaminales y el tubo de la corola, que es consistente con la hipótesis de que la selección de una posición correcta de las anteras para aumentar la polinización ha aumentado la correlación entre el filamento y el tubo de la corola. Por el contrario, ninguna de las especies mostró evidencias de selección para una colocación óptima del estigma.

Aunque se ha demostrado por numerosos estudios que los caracteres morfológicos en Brassicaceae son altamente homoplásicos siendo virtualmente imposible utilizarlos para establecer relaciones filogenéticas, no parece ocurrir lo mismo con los caracteres florales. A pesar de que la *arquitectura floral* es conservativa de la familia, puede haber una enorme diversidad entre grupos relacionados e incluso dentro de géneros que además puede ser muy útil para definir linajes y averiguar relaciones, ya que hay géneros reconocidos por sus flores que son monofiléticos. No obstante los *caracteres florales* considerados menos significativos, parecen ser potencialmente importantes y sin embargo, no se les ha prestado la suficiente atención para establecer grupos monofiléticos en la familia (AL-SHEBBAZ, BEILSTEIN & KELLOGG, 2006).

Aunque la morfología del *fruto* en la familia y el tipo de *embrión* se han usado a todos los niveles taxonómicos, en tribu y género, pueden estar sujetas a convergencias y por tanto poco reales taxonómicamente (AL-SHEBBAZ, BEILSTEIN & KELLOGG, 2006). Dentro de la tribu Brassiceae y subtribu Brassicinae parece ser que existe una tendencia evolutiva paralela en caracteres del **fruto** y semillas (longitud, de la valva, talla, forma y número de semillas), donde los frutos largos, dehiscentes y con muchas semillas pequeñas no esféricas, son primitivos y los frutos cortos, más o menos indehiscentes con muy pocas semillas largas y esféricas son más avanzados (LEADLAY & HEYWOOD, 2001).

### 1.3.3. Taxonomía Numérica

Se pueden encontrar antecedentes de estudios que incluyen taxonomía numérica, con morfometrías del cáliz, corola, hoja, fruto, semillas y nectarios (CLEMENTE MUÑOZ & HERNÁNDEZ BERMEJO, 1980b y 1985; BORGÉN, 1987; RUSTAN, 1996; GÓMEZ-CAMPO *et al.* 2001; KHALIK *et al.*, 2002).

Destaca un estudio sistemático en 45 taxones de 23 géneros de las tribus Arabideae, Euclidieae, Hesperideae, Lunarieae, Matthioleae y Sisymbrieae de Egipto (KHALIK *et al.*, 2002a) con técnicas numéricas basadas en 62 caracteres morfológicos (vegetativos, flor, fruto, polen y semillas). El análisis de cluster distingue una rama con *Diceratella elliptica* y varias especies de *Matthiola* (tribu Matthioleae) y un subgrupo con una mezcla de géneros entre los que se encuentra *Morettia*. El análisis de coordenadas principales (PCO) muestra la segregación de *Diceratella elliptica* junto con las especies de *Matthiola*, los principales caracteres que explican esta separación son la longitud de pétalos y de sépalos, forma del tricoma, ala de la semilla, cuernos laterales, indumento del pedúnculo del fruto y la longitud del fruto. Se revela asimismo la separación de un grupo de especies de *Morettia* junto a géneros de distintas tribus (Arabideae, Hesperideae, Sisymbrieae) que se basa principalmente en el tipo, forma y dehiscencia de fruto, número de semillas por fruto y forma del polen. Los resultados que muestran congruencia entre el UPGMA y el análisis PCO, señalan que el grupo de Matthioleae es bastante homogéneo en relación a las otras tribus (con sépalos y pétalos largos, pelos estrellados, glandulares y dendroides, frutos con cuernos laterales y semillas son aladas).

### 1.3. 4. Palinología en la familia Brassicaceae

Aunque se ha pensado tradicionalmente que las Brassicaceae con polen tricolpado son exclusivamente estenopalinos (polen uniforme) se ha demostrado la existencia de varios géneros con polen 4-11 poliaperturados y antecedentes de tetradas tetraédricas, tetragonales y decusadas con microsporogénesis simultánea (LAHHAM & AL-EISAWI, 1987; WATSON & DALLWITZ, 1992; KHALIK *et al.*, 2002). Rollins & Banerjee en KHALIK *et al.*, 2002) en un estudio palinológico de 132 géneros de Brassicaceae, aunque la mayoría del polen tipo es tricolpado documentan la presencia de polen tetracolpado en *Dithyrea californica* y 5, 6, 7, 9 o 10 colpos en especies de géneros como *Physaria*, *Lesquerella*, *Dimorphocarpa* y *Nerisyrenia*. Este grupo con polen "policolpado" se demostró posteriormente que formaba un clado denominado Policolpado: *Pisaria*, *Dithyrea*, *Dimorphocarpa*, *Lyrocarpa*, *Nerisyrenia*, *Synthlipsis* y *Lesquerella* (O'KANE & SHEBBAZ, 2003).

Sin embargo, se necesita un estudio palinológico de la familia más extenso para determinar la utilidad en los estudios taxonómicos y filogenéticos. De hecho, los datos palinológicos han demostrado ser útiles en la separación de géneros estrechamente relacionados (PLA DALMAU, 1957; ERDTMAN, 1971; JONSELL, 1978; PÉREZ DE PAZ, 1981, 1983; PARDO, 1983; DÍEZ, 1986; LAHHAM & AL-EISAWI, 1987; KHALIK *et al.* 2002; O'KANE & ALSHEHBAZ, 2003; AL-SHEHBAZ, BEILSTEIN & KELLOGG, 2006). LAHHAM & AL-EISAWI (1987) observaron que los granos de polen de 87 especies de Brassicáceas son generalmente tricolpados, sin embargo algunos de ellos son débilmente aperturados (*Myagrum perfoliatum*, *Erysimum crassipes*, *Maresia pygmaea* y *Farsetia aegyptiaca*) o presentan señales insignificantes de una apertura (*Cardamine hirsuta* y *Ricotia lunaria*.) Los granos de polen de algunas especies de *Matthiola* y *Anastatica hierochuntica* son inaperturados y en *Cardaria draba*, *Chorispora purpurascens* y *Capsella bursa-pastoris*, aparecen en la misma preparación granos tri y tetracolpado.

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, *et al.*, en prensa).

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; PÉREZ DE PAZ *et al.*, 2009, en prensa) 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.

### 1.3.5. Cromosomas y nivel de ploidía en Brassicaceae

Tanto la poliploidía como la aneuploidía han jugado un papel importante en la evolución de la familia Brassicaceae. En la recopilación de 232 géneros (68.6% de los géneros de la familia) y 1558 especies (42.0% de las especies de la familia), cerca de un 37% de las especies revisadas es poliploide y un 10% de los géneros parece ser exclusivamente poliploide (definida la poliploidía a partir de  $n \geq 14$ ). La poliploidía intra-específica (presumiblemente auto-poliploidía) está documentada en muchas especies (*Erucastrum*, *Coincya*, *Vella*, etc.) y podría haber jugado un papel importante en la evolución de especies complejas. La aneuploidía intra-específica (como por ejemplo en *Cardamine pratensis* y *Draba verna*) obviamente es más frecuente en series poliploides altas y no debería tener importancia taxonómica. La alopoliploidía también es un modo especiación por hibridación común en las Brassicaceae y se reconoce en *Brassica carinata*, *B. juncea*, *B. napus.*, *B. balerica*, *Diploaxis muralis*, y *Erucastrum gallicum*. (WARWICK & AL-SHEHBAZ, 2006 y WARWICK, FRANCIS & AL-SHEHBAZ, 2006).

Algunos autores creyeron, en el pasado, que la aneuploidía y la disminución en el tamaño de los cromosomas, más que la poliploidía, jugaron un papel importante en la evolución de la familia, pero estudios recientes han confirmado una poliploidía ancestral (paleopoliploidía) en la familia (por lo menos en la tribu Brassiceae), sugiriendo que los números más altos de cromosomas pueden representar el estado más primitivo y los números más bajos han resultado de probables fusiones de los cromosomas. La

diversificación numérica y estructural de los cromosomas se ha desarrollado independientemente en varias líneas (SOLTIS, SOLTIS & TATE, 2003; WARWICK & AL-SHEHBAZ, 2006). MARHOLD & LIHOVÁ (2006) afirman que tanto la poliploidización como la hibridación son las fuerzas evolutivas más importantes en la familia. También prestan atención a fenómenos como la evolución reticulada que resulta de la especiación aloploiploide y homoploide.

El renacimiento de la citogenética de forma comparativa con estudios de genomas están reforzando la *biología evolutiva* como ilustra una revisión de Peter Raven donde integra citogenética y filogenia con áreas claves de investigación (PIRES & HERTWECK, 2008): 1ª Evolución de los cromosomas durante el origen de las angiospermas donde el análisis del número de cromosomas en angiospermas basales inspirado en comparaciones genómicas modernas ha revelado sucesos de paleopoliploidía, que parecen haber ocurrido en el pasado durante la diversificación de las angiospermas. 2ª Evolución cromosómica en varios géneros de Onagraceae según una filogenia actual de la familia donde se determinan cariotipos ancestrales en las Onagraceae utilizando técnicas exitosas en los análisis del genoma de Poaceae y Brassicaceae. La fusión de la sistemática y citogenética está abriendo nuevas áreas de investigación (filogenómica) que permite la reconstrucción del genoma ancestral e incorporación a los caracteres genómicos en los análisis filogenéticos y nuevas teorías sobre la evolución a escala genómica.

*Parolinia* se considera un género presumiblemente diploide con  $2n=22$  como sus parientes continentales. Actualmente se conoce el número de cromosomas de cuatro especies *P.schizogynoides*, *P.ornata*, *P.intermedia* y *P.filifolia*, pero en ningún caso se describen sus cariotipos (BORGES, 1969; BRAMWELL *et al.*, 1972a; FEBLES, 1989).

## 2. OBJETIVOS

---

La finalidad de este capítulo es detectar los niveles de biodiversidad *morfológico-reproductiva* en las especies de *Parolinia*, que desde una perspectiva globalizadora, trata de caracterizar *imágenes macro y micro-morfológicas* incluyendo aspectos funcionales de *biología reproductiva* a través del análisis exhaustivo de caracteres vegetativos y reproductivos (flores, frutos, semillas), con análisis palinológico y citogenético tratando de alcanzar los siguientes objetivos:

- 1) Conocer la diversidad morfológica intra e interpoblacional con análisis y correlación de caracteres y relaciones entre las poblaciones y especies.
- 2) Revisar la adscripción taxonómica de las poblaciones naturales de *Parolinia*.
- 3) Evaluar la influencia de los niveles de biodiversidad observados en las poblaciones naturales relacionados a los procesos de diversificación y microevolución.
- 4) Caracterización de la biodiversidad identificando *marcadores morfológico-reproductivos* del género y su incidencia en la *eficacia reproductiva* poblacional.
- 5) Identificar los posibles *fallos reproductivos* y agentes de erosión como factores potencialmente peligrosos para la supervivencia de las poblaciones naturales, proporcionando así los fundamentos biológicos específicos soporte indispensable y adecuado de los planes de recuperación de las especies amenazadas.



## CAPÍTULO IV



## Material y Métodos

### 3. MATERIAL Y MÉTODOS

#### 3.1. MATERIAL RECOLECTADO

Para todos los tipos de análisis y grupos de caracteres, siempre que fue posible, se muestrearon los mismos individuos, tanto naturales como cultivados en el Jardín Botánico Canario “Viera y Clavijo” (JBCVC). El material recolectado de hojas, yemas, flores, frutos y semillas queda reflejado en la Tabla 4.1 de muestreo.

TAXON	POB	CARACTERES VEGETATIVOS			CARACTERES REPRODUCTIVOS				
		Talla	Hojas		Flores		Infrutescencias-Frutos-semillas		
		NºInd	NºInds	NºHoj	NºInds	NºFIs	NºInds/NºInfr	NºFrs	NºSs
<i>P. glabriuscula</i> PG	PGB	45	—	—	20	100	35	50	118
	PGBJ	11	20	100	10	45	—	—	—
<i>P. filifolia</i> PF	PFS	7	20	100	10	50	35	50	120
	PFSJ	3	—	—	3	15	—	—	—
	PFA	11	—	—	20	100	35	62	109
	PFAJ	15	19	95	4	16	—	—	—
	PFT	17	—	—	23	115	35	50	115
	PFTJ	14	20	100	9	45	—	—	—
POA	POA	29	—	—	21	103	35	65	120
	POAJ	15	20	100	7	33	—	—	—
POVE	POVE	20	19	95	9	45	35	65	114
<i>P. ornata</i> PO	POS	36	—	—	40	177	35	50	120
	POSJ	9	20	100	5	20	—	—	—
	POV	20	—	—	22	106	35	50	120
	POVJ	9	20	100	4	20	—	—	—
	POM	37	—	—	22	108	35	50	112
	POMJ	8	20	100	6	30	—	—	—
PFCH	PFCH	9	17	90	10	50	35	79	77
<i>P. platypetala</i> PP	PPG	17	—	—	37	185	35	65	116
	PPGJ	31	20	100	11	40	—	—	—
<i>P. intermedia</i> PI	PIT	—	—	—	—	—	35	50	117
	PITJ	15	20	100	10	41	—	—	—
	PIG	16	20	100	13	65	35	50	119
	PIA	—	—	—	—	—	35	50	119
<i>P. schizogynoides</i> PS	PIAJ	19	20	100	11	44	—	—	—
	PSA	—	—	—	—	—	35	50	124
<i>P. aridanae</i> PA	PSAJ	10	20	100	10	44	—	—	—
	PAC	—	—	—	—	—	35	50	141
	PACJ	16	20	100	14	52	—	—	—

**Tabla 4.1.- Muestreo de morfometrías en las poblaciones naturales y cultivadas (JBCVC). Caracteres vegetativos y reproductivos.** Número de individuos (NºInds), hojas (NºHoj), flores (NºFIs), infrutescencias (NºInfr), frutos (NºFrs) y semillas (NºSs) por población.

##### 3.1.1. Diseño y configuración de los muestreos

Antes de iniciar los muestreos en cada población natural, se llevan a cabo prospecciones para determinar el número aproximado de individuos y la distribución de los mismos, permitiendo realizar en cada caso un diseño de muestreo no destructivo adecuado y establecer el calendario de inspecciones periódicas.



Los muestreos o recolecciones de material para los análisis de variabilidad morfológica, corresponden a 16 poblaciones naturales de todos los taxones conocidos del género *Parolinia* de las cuales, 11 pertenecen a los taxones de Gran Canaria y cinco a los tres taxones de las otras islas (Tenerife, La Palma y La Gomera).

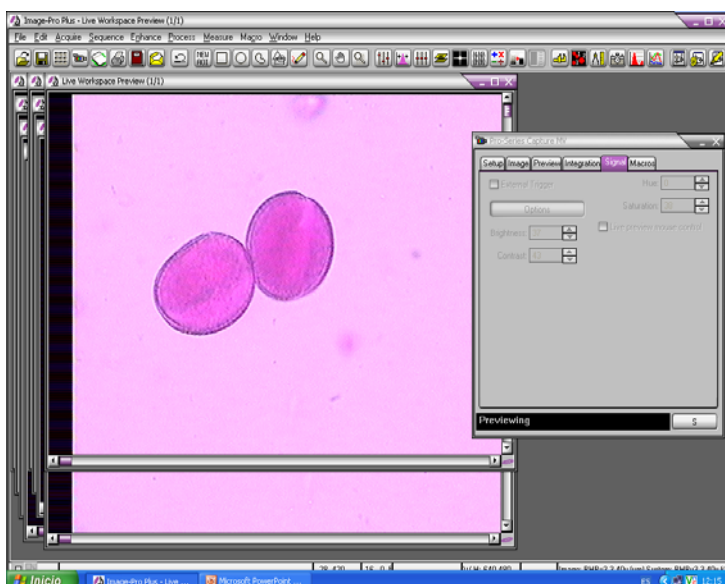
### 3.2. ALMACENAMIENTO DE MATERIAL, TRATAMIENTOS Y TÉCNICAS DE PRE-OBSERVACIÓN Y PRE-SELECCIÓN DE CARACTERES

Los caracteres o variables del conjunto de taxones de *Parolinia* incluyen aspectos tanto macro-morfológicos como micro-morfológicos con variables vegetativas pero fundamentalmente referidos a grupos de variables reproductivas.

Al tratarse de un género endémico se consideran y evalúan los caracteres implicados en la diferenciación de los géneros más directamente relacionados con *Parolinia* (tribu *Matthioleae* según modelo de Schulz) *Diceratella*, *Morettia*, *Matthiola* y *Notoceras*.

En esta primera preselección de caracteres se han tenido en cuenta además las descripciones originales de las distintas especies del género *Parolinia* (Tabla 6 del Capítulo de Introducción) y otros antecedentes bibliográficos tanto a nivel de género como de familia, así como una serie de observaciones propias (WEBB, 1840; SVENTENIUS, 1960; BRAMWELL, 1970; BRAMWELL *et al.*, 1972; KUNKEL, 1975; PÉREZ DE PAZ, 1981; FEBLES, 1989; SANTOS, 1996; MONTELONGO, BRAMWELL & FERNÁNDEZ-PALACIOS 2003; FERNÁNDEZ-PALACIOS, PÉREZ DE PAZ & FEBLES, 2005a, b). Los caracteres vegetativos y reproductivos pre-seleccionados para el estudio de las especies se detallan en los siguientes apartados.

Para la denominación de los diferentes grupos de caracteres, flor frutos y semillas, se ha tenido en cuenta la nomenclatura de la familia Brassicaceae y de la tribu *Matthioleae*.



Para la obtención de datos de los distintos grupos de caracteres o variables (macro y micro-morfológicos) han sido necesarias diferentes técnicas de pre-observación, para la posterior captura de imágenes (PEREZ DE PAZ *et al.*, 2007a).

La *captura de imágenes*, desde todos los niveles de observación de caracteres tanto vegetativos (talla, porte de los individuos y hojas) como reproductivos (flores, frutos y semillas) tiene lugar: i)

*in situ* en la población natural o vivero, ii) directamente mediante escaneado (EPSON 9600) de material sobre fichas de papel milimetrado, iii) indirectamente a partir de la observación en lupas o estéreomicroscopios provistos de cámaras digitales y, iv) a partir de la observación de las preparaciones específicas en microscopios ópticos (MO) o en microscopios electrónicos de barrido (MEB) provistos de dispositivos o cámaras de video acoplados a los mismos.

Con el sistema para análisis de imagen, Image-Pro-Plus IPP 5.0, además de la captura se llevan a cabo las biometrías de los distintos grupos de caracteres. Con este sistema se pueden analizar imágenes vivas en pantalla que pueden ser almacenadas o no, según convenga.

### 3.2.1. Caracteres vegetativos

#### 3.2.1.1. Talla máxima de los individuos.

Se parte del material *in situ* y se realiza según la toma directa de datos en cada población natural y/o cultivada, eligiendo los individuos adultos más antiguos o de mayor talla en la población (entre 9 y 56 individuos por población, Tabla 4.1), para evitar las distorsiones producidas por las tallas de individuos jóvenes en distinto estadio del ciclo vital.



**Figura 4.1.- Talla y porte de los individuos.** *P.ornata*, POS (a); *P.schizogynoides* (b); *P.intermedia*, PIT (c); *P.platyepetala* (d); *P.fillifolia*, PFS (e); *P.glabriuscula* (f) y *P.aridanae* (g).

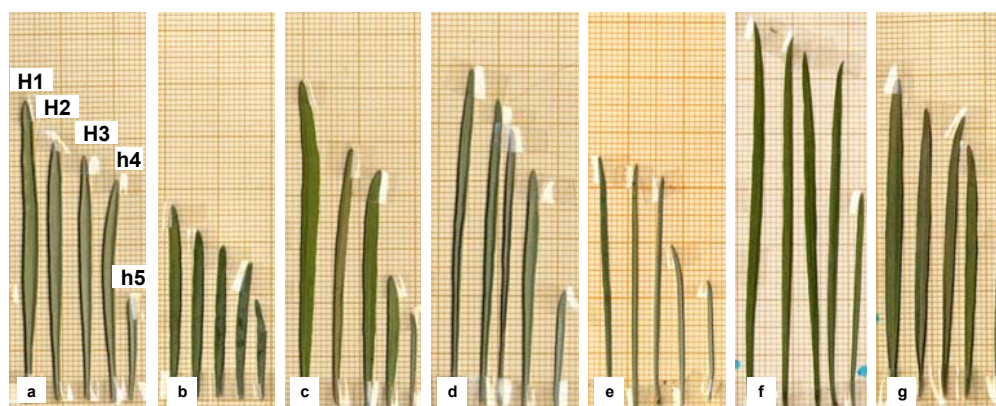
Se realizan tomas de la altura de los individuos y dos diámetros, obteniéndose imágenes testigo con cámara digital, en las que se aprecian además características de porte y detalles del tronco (Fig.4.1).

#### 3.2.1.2. Hojas.

Para este grupo de caracteres se recolectan cinco hojas en cada uno de los 20 individuos muestreados por población generalmente a partir del material cultivado en el JBCVC, a excepción de PFS, PFCH y POVE de Gran Canaria así como PIG de Tenerife por no estar representadas en el Jardín (Tabla 4.1).

Las cinco hojas recolectadas representan, una a las de mayor longitud, tres a las de longitud intermedia y la quinta a las de menor longitud, con el fin de identificar las distorsiones introducidas por hojas jóvenes en distinta fase de crecimiento.

Las *hojas* recolectadas se colocan sobre papel milimetrado y se escanean en fresco con un EPSON GT-9600 a una resolución de 300 ppp (Fig. 4.2).



**Figura 4.2.- Muestreo y almacenamiento de hojas.** Hojas representando la heterogeneidad de tallas en *P.ornata*, POS (a); *P.schizogynoides* (b); *P.intermedia* (PIT) (c); *P.platyepetala* (d); *P.filifolia*, PFS (e); *P.glabriuscula* (f) y *P.aridanae* (g).

### 3.2.2. Caracteres reproductivos. Inflorescencia y flor

Los muestreos o recolecciones en los individuos de las poblaciones naturales de todos los taxones del género, corresponden a grupos de caracteres reproductivos referidos a las flores (con los elementos de todos sus verticilos florales), infrutescencias, frutos o silicuas y semillas.

#### 3.2.2.1. Inflorescencia

El muestreo de las inflorescencias se destina al estudio de la estructura, desarrollo y oferta floral de la misma en el apartado de *Fenología floral* del Capítulo I, donde se muestrean una media de 60 inflorescencias en las poblaciones naturales y 16 en los individuos cultivados del JBCVC.

Debido al desarrollo discontinuo de la inflorescencia que representa distintos intervalos florales íntimamente ligados a los periodos de lluvias, en este apartado se han obviado los muestreos de inflorescencias destinadas a su evaluación biométrica, toda vez que presentan una pequeñísima porción apical en flor y el resto está formada por frutos y/o replos de periodos de floración anterior (ver figura del texto), eliminando así los ruidos derivados de la dependencia de variables ambientales o climáticas.

Se ha observado que la aparente unidad de infrutescencia o racimo en un año determinado puede representar distintos intervalos florales del mismo o distinto periodo de floración.



#### 3.2.2.2. La Flor

El material de las 16 poblaciones estudiadas procede tanto de las poblaciones naturales como de las cultivadas en el JBCVC.

Los muestreos de flores se llevan a cabo a lo largo de los distintos periodos de floración aunque principalmente concentrados en los dos picos de floración en los que se recolectan

flores en distintas fases de desarrollo (botones florales, jóvenes, maduras y marchitas o pasadas).

En cada población se realiza un muestreo en número variable de individuos que oscila entre 9 y 48 (total 351 individuos, Tabla 4.1).

Posteriormente las flores se guardan en botes de plástico y se almacenan en un ultracongelador a  $-80^{\circ}\text{C}$  hasta el momento de su preparación con el fin de conservar también los colores.

Para el estudio biométrico se seleccionan cinco flores maduras por individuo evitando verticilos inmaduros principalmente del androceo y gineceo (total 1649 flores, entre 41-225 por población, Tabla 4.1). El resto del material no seleccionado se fija en FAA (formaldehído, ácido acético glacial y etanol al 70%, en proporción 8:1:1) durante 72 horas y posteriormente se conserva y almacena en etanol 70% a  $T^{\circ}$  ambiente (DAFNI, 1992; PEREZ DE PAZ *et al.*, 2007a). En primer lugar las flores se observan en un estereomicroscopio Olympus SZ-CTV y Olympus SZ61 con luz fría y se fotografían con una cámara digital Olympus DP10 acoplada al mismo, en posición de perfil y frontal a unos aumentos de 0.67x, 1.5x y 2x (Fig.4.3). A continuación, cada flor madura se disecciona y se monta sobre papel milimetrado (Fig.4.4) comenzando por los verticilos más externos (cáliz, corola, androceo y gineceo).

En el *cáliz* se separan los *sépalos laterales* o externos en primer lugar y seguidamente los *sépalos medios* o *internos*.



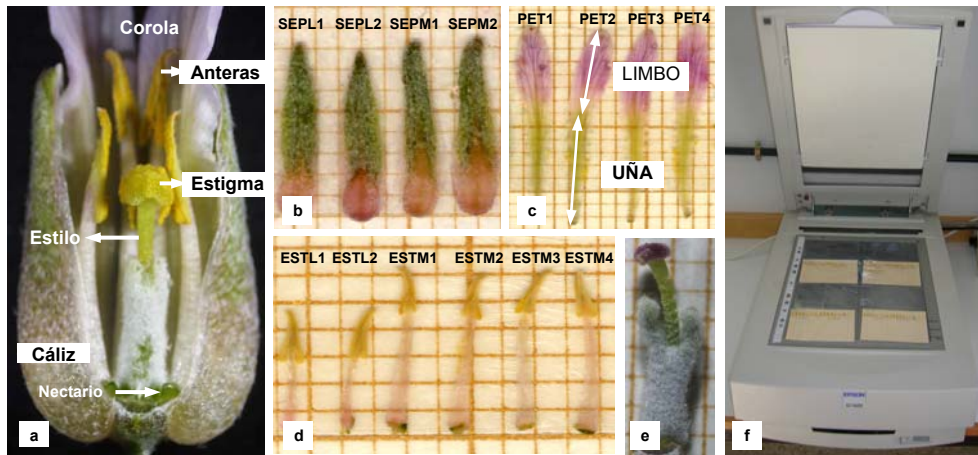
Figura 4.3.- Captación de imágenes de lupa. Flor de perfil (a), de frente (b), detalle del orificio floral(c).

En la *corola*, la disección de los cuatro *pétalos* se realiza de forma indistinta ya que son indistinguibles debido a su simetría floral. Se diferencia el limbo (porción libre y coloreada) de la uña (porción no coloreada incluida en los sépalos).

En el *androceo*, se procede primero a la separación de los dos estambres laterales o externos y por último a los cuatro medios o internos, dejando el *gineceo* libre.

Los distintos verticilos florales se colocan sobre fichas de papel milimetrado con cinta adhesiva de doble cara, en el mismo orden que se diseccionan, procurando extenderlos tanto como sea posible para facilitar su evaluación biométrica (Fig.4.4).

A continuación las flores ya diseccionadas en papel milimetrado se escanean inmediatamente, todavía en fresco, con el objetivo de disponer de imágenes con un testigo del color para el análisis de posibles variables cualitativas. El escaneo tiene lugar a una resolución de 720 ppp (EPSON GT-9600).



**Figura 4.4.- Captación de imágenes de escáner. Flor diseccionada.** Verticilos de la flor (a). Ficha en papel milimetrado: SEPL=sépalos laterales y SEPM=sépalos medios (b); PET=pétalos diferenciados en uña y limbo (c); ESTL=estambres laterales y ESTM=estambres medios (d); gineceo (e). Escáner con fichas (f).

Todas las observaciones y medidas se realizan en las flores maduras diseccionadas, a excepción de los diámetros florales, orificio central y ángulo entre los sépalos laterales y medios, que se toman en flores fotografiadas en posición frontal y de perfil respectivamente (Fig.4.3).

### 3.2.3. Caracteres microscópicos del androceo y gineceo. Papilas estigmáticas y Polen

Para las observaciones y captación de imágenes teñidas para microscopía óptica (MO) se utilizan los microscopios Olympus BHA y BHB con cámara de video acoplada (JVC TK-C1381 o SONY SSC-DC58AP) y el Microscopio Zeiss Universal tanto con cámaras de video como con cámara digital (Olympus DP10) acopladas al mismo.



Para las observaciones y captación de imágenes en Microscopía Electrónica de Barrido (MEB) se utiliza un JEOL JSM-T220A acoplado a una cámara de fotos Mamiya 6x6 y conectado al ordenador a través de un cable TV. Más recientemente

se realizan observaciones en un JEOL JSM-6380LV que capta y almacena las imágenes directamente en el ordenador.

### 3.2.3.1. Papilas estigmáticas

La preparación y caracterización de las papilas para su estudio biométrico se realiza a partir de tres a 7 individuos (una flor por individuo) según poblaciones (Tabla 4.2).

En todo momento el material elegido se corresponde con gineceos de flores maduras en fase tardía de desarrollo (femenina) previamente fijadas en FAA y conservadas en etanol 70% a temperatura ambiente.

Las papilas se tiñen con una solución hidro-alcohólica-glicerizada de fucsina básica según protocolos de PLA DALMAU (1957), DAFNI (1992) y puesta a punto en PÉREZ DE PAZ *et al.* (2007a) para lo cual se parte de una solución stock (solución A) de 1 litro (800 ml de glicerina, 150 ml de H<sub>2</sub>O destilada, 50 ml de alcohol 90° y 0.5 grs de fucsina básica).

En 50 ml de la solución A se añaden 100 ó 200 ml de glicerina (solución B) diluyéndola dos o tres veces según el tipo de muestras.

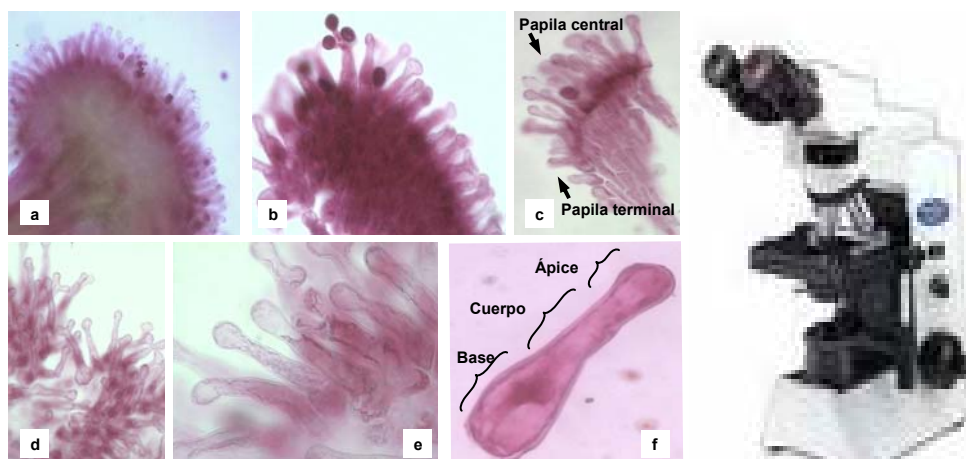
TAXON	POB	Papilas		Recursos androceo/gineceo	Palinología	Citogenética					
		NºInds	NºPap			NºInds	Pob.gral. Nº ≈ inds	Nº Cromosomas		Cariotipos	
								NºInds	NºMet	NºInds	NºCar
<i>P. glabriuscula</i> PG	PGB	7	30	6	~ 60	7	41	3	9		
<i>P. filifolia</i> PF	PFS	3	30	4	~ 50	7	30	3	7		
	PFA	4	27	4	~ 65	—	—	—	—		
	PFT	3	28	4	~ 20	—	—	—	—		
POA	POA	4	29	4	~ 80	5	25	3	9		
POVE	POVE	3	28	3	~ 50	—	—	—	—		
<i>P. ornata</i> PO	POS	4	28	6	~ 75	5	15	4	7		
	POV	3	27	4	~ 70	—	—	—	—		
	POM	3	29	4	~ 70	—	—	—	—		
PFCH	PFCH	3	28	3	~ 50	—	—	—	—		
<i>P. platypetala</i> PP	PPG	4	30	6	~ 100	8	31	3	6		
<i>P. intermedia</i> PI	PIT	3	28	3	~30	—	—	—	—		
	PIG	3	29	3	~ 50	—	—	—	—		
	PIA	3	30	3	~ 25	6	20	5	8		
<i>P. schizogynoides</i> PS	PSA	3	28	3	~ 24	4	26	4	7		
<i>P. aridanae</i> PA	PAC	5	28	3	~ 32	5	42	3	7		

**Tabla 4.2.- Muestreo de morfometrías. Caracteres microscópicos.** POB=población; Papilas: NºInds=nº de individuos y NºPap=nº de papilas. Recursos androceo/gineceo: nº de individuos analizados. Palinología: población general número aproximado de individuos de la muestra. Citogenética: NºMet=Nº de metafases observadas y NºCar= nº de cariotipos analizados por taxon.

Una vez diseccionadas las flores bajo la lupa, se aíslan los gineceos y se les retiran los tricomas con un bisturí. A continuación se sumergen en una solución de NaOH 4M y se introducen en una estufa previamente calentada a 60°C, manteniéndose entre 5-8 minutos según especies.

Posteriormente se sacan los pistilos de la estufa, se lavan tres veces con agua destilada para retirar la sosa, se recogen con un pincel, se secan suavemente y se colocan sobre un papel de filtro.

Seguidamente se traspasan a un vidrio de reloj donde se tiñen con la solución B de fucsina básica durante 15-30 minutos, se retira el pedúnculo floral y se colocan en un portaobjetos. Después se añaden unas gotas de fucsina básica (50%) y se coloca suavemente el cubreobjetos.



**Figura 4.5.- Captación de imágenes al MO del estigma y papilas estigmáticas.** Estigma (a); papilas estigmáticas (b); papilas centrales y terminales (c); papilas independientes (d, e); papila diferenciada en ápice, cuerpo y base (f).

La observación y toma de datos de los caracteres se lleva a cabo con el MO donde se captan imágenes del gineceo completo a distintos aumentos (2.5x, 4x y 10x), del estigma con las papilas todavía formando parte del mismo (10x) y de las papilas independientes (20x y 40x) para lo cual se realiza un *squash* con el objeto de separarlas (Fig.4.5).

En la caracterización de las *papilas estigmáticas* se tienen en cuenta los dos tipos de papilas observados, unas centrales, largas y abundantes y otras terminales, cortas y ocasionales (Fig.4.5c). Para evitar distorsiones de los datos, en las evaluaciones biométricas se tienen en cuenta exclusivamente las papilas centrales de mayor longitud. Se considera la longitud total de las papilas en micras ( $\mu\text{m}$ ), así como variables cualitativas de forma teniendo en cuenta el ápice o cápita de las mismas (Fig.4.5f).

### 3.2.3.2. Recursos del androceo y gineceo

Para las biometrías de las anteras indehiscentes se utilizan 3-6 flores jóvenes (Tabla 4.2), las mismas en las que se evalúan los recursos del androceo o número de granos por flor en el Capítulo II (apartado 3.1.1.1).

El recuento del número de óvulos por flor se corresponde con el evaluado en los recursos de gineceo en el Capítulo II. Los gineceos estudiados, coinciden con los utilizados en los estudios biométricos de las papilas estigmáticas.

### 3.2.3.3. Polen y palinología

Las muestras de material polínico, generalmente de flores de varios individuos de las poblaciones (naturales y cultivadas) se almacenan en sobres de celulosa a temperatura ambiente evitando problemas de humedad (Tabla 4.2).

#### 3.2.3.3.1. Micromorfología del polen con tratamiento acetolítico o acetolisis.

En una primera prospección los granos de polen se observan al natural con diversos tipos de tinciones y colorantes en el MO. El material de polen procedente de anteras o flores se deposita en un portaobjeto al que se le añade una gota de solución hidro-alcohólico-

glicerinada de fucsina básica. Con una aguja enmangada se esparcen los granos antes de depositar el cubreobjetos para formar la lámina delgada de porta y cubre.

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.*, 2007a).

La técnica estrella de pre-observación obligada universalmente para la observación específica de los granos de polen es el *método acetolítico* de ERDTMAN (1969), ligeramente modificado por HIDEUX (1972), tanto para las observaciones al MO como para



el MEB (PÉREZ DE PAZ, 1993, 1995 y 1998) incorporando el sistema de análisis de imagen Image-Pro-Plus (IPP 5.0) para la captación de imágenes.

La acetolisis permite, no sólo la observación estandarizada y universal de los granos en cuanto a su grado de imbibición, sino que también los hace comparables con las observaciones de los estudios fósiles y paleontológicos haciendo

uso tanto de la Microscopía Óptica (MO) como de la Electrónica de Barrido (MEB) y de Transmisión (TEM).

La acetolisis tiene como finalidad destruir el contenido celular y la intina de los granos de polen conservando las características de la exina prácticamente inalteradas. Mediante esta técnica, los caracteres de la exina resultan más perceptibles, al destruirse tanto la intina como los restos celulósicos del muestreo.

Al comienzo de la técnica, el material polínifero (corolas, botones o anteras) se debe suspender en ácido acético glacial por un tiempo variable según los taxones (máximo 24 horas) para no producir alteraciones en la talla de los granos (PEREZ DE PAZ *et al.*, 2007a). A continuación se centrifuga durante unos 20 minutos a unas 5-12 mil revoluciones por minuto y se decanta.

A cada tubo con sedimento polínico se le añade la mezcla acetolítica (anhidro acético: ácido sulfúrico concentrado, 9:1) y se calientan al baño de María hasta que alcanza la temperatura de ebullición, agitando los tubos con una varilla de vidrio durante unos 7 minutos (variable según táxones). Se dejan enfriar, se centrifuga y decanta.

Posteriormente se añade ácido acético puro, dejándolos 24 horas, al cabo de las cuales se vuelve a centrifugar, decantar y se vuelve a añadir ácido acético puro durante 72 horas. De nuevo se centrifuga, se decanta y se lava con alcohol absoluto para disolver los cristales de ácido acético restantes.

A partir de aquí, después de centrifugar y decantar, el material polínico seguirá diferentes procedimientos según se destine al análisis en el MO, MEB o TEM.

- Para la obtención de las preparaciones palinológicas para análisis al MO, una vez centrifugado y decantado, el *sedimento polínico* se aclara dos veces con agua destilada y



después de volver a centrifugar y decantar, se añade una mezcla de agua y glicerina a partes iguales y se deja 20 minutos, agitando de vez en cuando con una varilla de vidrio.

Después de centrifugar y decantar, se mantienen los tubos boca abajo (1-24 horas) sobre un papel de filtro. Posteriormente, se procede al montaje de los granos en glicerogelatina, se coloca el cubreobjetos quedando archivada en el laboratorio de Palinología del JBCVC.

El tiempo transcurrido entre el montaje y el examen métrico de las preparaciones al MO, debe ser aproximadamente el mismo para todas las muestras. De esta manera se evitan errores de medida debidos al posible aumento de talla en los granos con el transcurso del tiempo. Estos cambios de talla se deben generalmente a presiones entre el cubre y el porta en un medio sólido como la glicerogelatina (REITSMA, 1969; PRAGLOWSKI, 1970; HIDEUX, 1977 y observaciones de Julia Pérez de Paz).



La captura de imagen así como las medidas de los granos se realizan en un MO Olympus BHB con un ocular micrométrico Reichert PK 12.5x con objetivo de inmersión 100x y/o mediante una cámara de video acoplada al mismo utilizando el sistema de análisis de imagen IPP 5.0.

La observación palinológica en los Microscopios Electrónicos de Barrido (MEB) se realiza sobre granos de polen sin acetolizar, acetolizados enteros y partidos (para observar la estructura de la exina).

Partiendo del material polínifero acetolizado obtenido anteriormente, se añaden 2 ó 3 gotas de alcohol absoluto al sedimento polínico y con una pipeta Pasteur se deposita la *suspensión polinifera* en el portamuestras de aluminio del MEB.

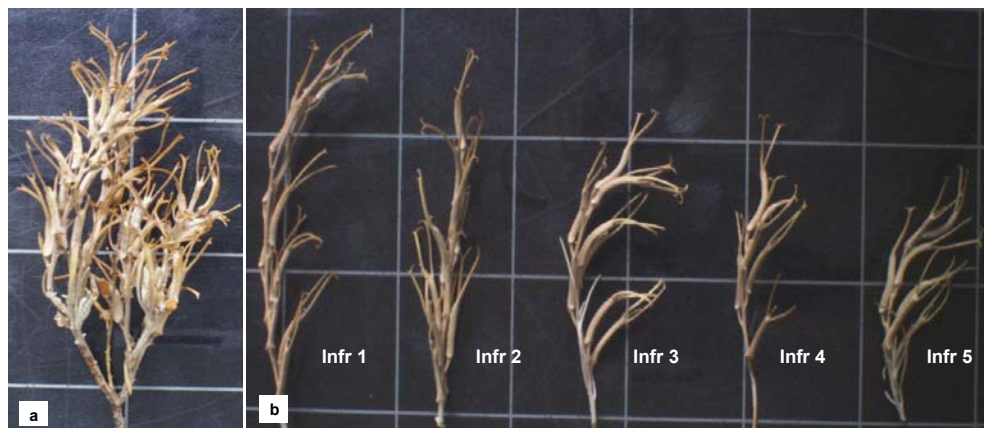
Una vez seco el material, se procede a su metalización con oro en un Sputtering Polaron E5000 durante unos 4 minutos en una atmósfera de gas Argón y una corriente de metalización de unos 15 mA procurando que la capa de oro no sea superior a 252 Armstrong.

Las observaciones se realizan en los Microscopios Electrónicos de Barrido JEOL JSM-6380LV y JEOL JSM-T220A.

En la terminología palinológica utilizada se ha tenido en cuenta el glosario de pólenes y esporas actuales y fósiles (PUNT *et al.*, 1994).

### 3.2.4. Caracteres reproductivos. Infrutescencia, frutos y semillas

En cada población natural, los muestreos se llevan a cabo a lo largo de los dos períodos de fructificación. Se recolectan 35 individuos (siempre que fue posible los mismos que para anteriores muestreos), incluyendo también infrutescencias al azar de individuos no marcados (Tabla 4.1).



**Figura 4.6.- Muestreo de infrutescencias.** Panícula formada por la agrupación de varios racimos (a); racimos representando la heterogeneidad de tallas (b).

#### 3.2.4.1. Preparación y caracterización de las infrutescencias o racimos

Se recolectan las unidades de infrutescencia representadas por los *racimos* (que a veces pueden conformar *panículas*) en sobres de celulosa y posteriormente se almacenan en el JBCVC a temperatura ambiente (Fig.4.6).



**Figura 4.7.- Muestreo de frutos.** Conjunto de frutos representando la heterogeneidad de tallas en el racimo y raquis o eje del mismo.

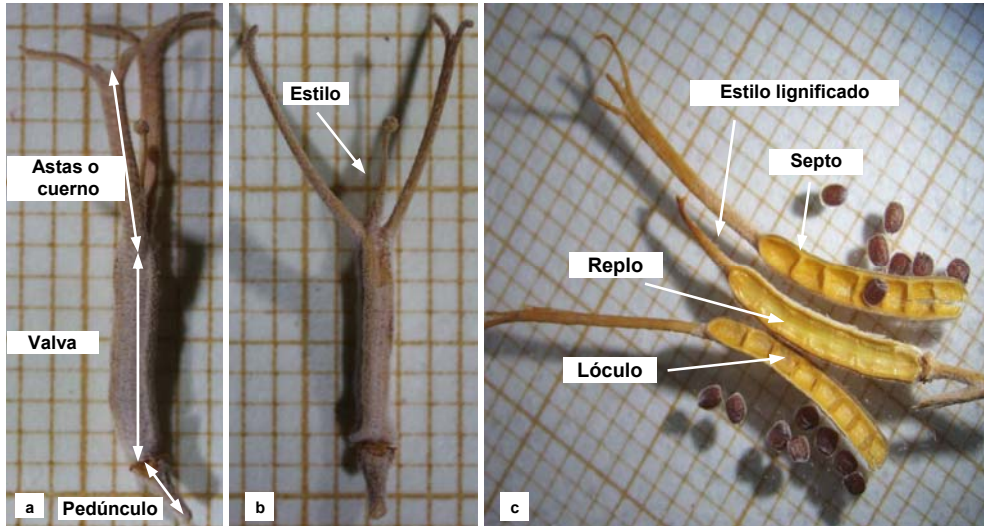
Dada la gran heterogeneidad observada en la talla de los *racimos* dentro de cada uno de los individuos se procura representar los distintos tamaños de racimo a partir del material de los 35 individuos muestreados (Tabla 4.1).

Las imágenes de los *racimos* (Fig.4.6b), perfectamente numerados y etiquetados, se obtienen con una cámara digital acoplada a un trípode.

#### 3.2.4.2. Preparación y caracterización de los frutos o silicuas

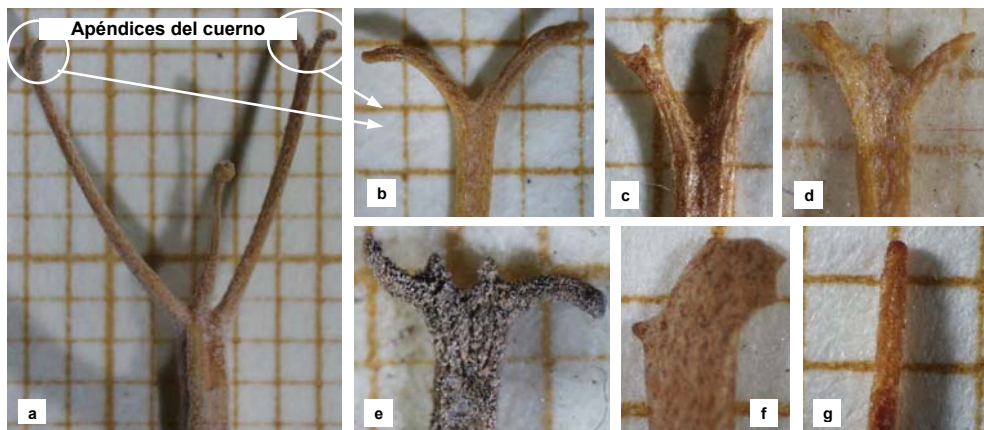
El muestreo de los frutos o silicuas, se realiza a partir del conjunto de frutos de las 35 infrutescencias seleccionadas (886 frutos en el total de poblaciones, con un rango de 50-79

por población) representando también en todo momento la gran heterogeneidad de tamaños de valva observada, tanto las de mayor y menor longitud como valvas de longitud intermedia (Fig.4.7 y Tabla 4.1).



**Figura 4.8- Caracterización del fruto o silicua.** Pedúnculo, valva y astas o cuernos (a); estilo lignificado (b); fruto abierto con replo y dos valvas, en cada valva se distinguen los lóculos y septos (c).

El fruto se diferencia en pedicelo o *pedúnculo*, *valvas*, *estilo* lignificado y *astas* o *cuernos* como prolongaciones del ovario. A su vez en las *valvas* se considera el tabique central o *replo* que las divide longitudinalmente en dos mitades. Cada valva se divide transversalmente por los *septos* o tabiques paralelos que separan las cavidades o *lóculos* donde se alojan las semillas u óvulos fecundados (Fig.4.8).

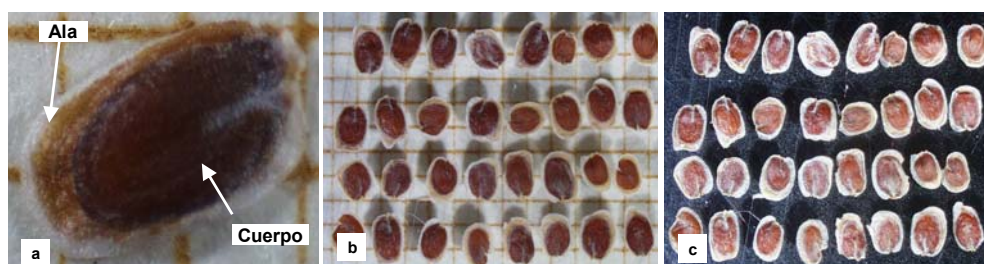


**Figura 4.9.- Apéndices de las astas o cuernos de las silicuas.** Detalle de los cuernos o astas donde se señalan los apéndices (a); apéndice con una bifurcación (b); con dos bifurcaciones (c); con dos bifurcaciones y tres protuberancias (d); con dos bifurcaciones y dos protuberancias (e); con forma de pezuña de cerdo (f); sin bifurcación (g).

Las *silicuas* se separan cuidadosamente del racimo para no partir los pedúnculos y se colocan sobre papel milimetrado como fondo, en la lupa y con el reductor (0.5x) y objetivo 0.67x y 0.8x, se obtienen las imágenes de cada fruto o silicua (Fig.4.8).

Para configurar la *matriz de datos inicial*, se consideran las longitudes de las *valvas* de dos formas: i) como un solo carácter sin clasificar y/o ii) clasificadas según su tamaño en tres caracteres, silicuas mayores (F1\_VA), intermedias (F2\_VA) y menores (F3\_VA).

Asimismo en cada *silicua* se diferencia también el *cuerno* o *asta* que puede dividirse en apéndices (>0.5 mm) y/o protuberancias (<0.5 mm), que a su vez pueden estar bifurcados o no (Fig.4.9). Se evalúan las características de los mismos a partir de imágenes de lupa tomadas a 3.5x (Fig.4.9).



**Figura 4.10-Captación de imágenes de semillas.** Semilla formada por cuerpo y ala (a); semillas fotografiadas sobre papel milimetrado (b) y sobre fondo negro con objeto de destacar el ala hialina (c).

### 3.2.4.3. Preparación y caracterización de las semillas.

Se utilizan aproximadamente 120 *semillas* por población recolectadas al azar en las poblaciones naturales (Capítulo II apartado 3.3.1 y Tabla 4.1).

Las imágenes de las semillas se captan con una lupa (1x) y se fotografían dispuestas en placas petri con  $\approx 40$  semillas/placa sobre fondos de papel milimetrado y fondo negro con objeto de destacar el ala de las mismas. Para la caracterización de las semillas se consideran separadamente el cuerpo y el ala o tejido de color blanco que rodea y sobresale del cuerpo (Fig.4.10).

### 3.2.5. Citogenética. Mitosis: número de cromosomas y cariotipos

Para el análisis mitótico se utilizan meristemos radiculares obtenidos a partir de semillas recolectadas en las poblaciones naturales.

La determinación del número de cromosomas y elaboración de cariotipos se lleva a cabo en una población representativa de cada taxon, a excepción de *P.ornata* donde se analizan individuos procedentes de dos poblaciones (POS y POV); asimismo se incluye la población de Agaete (POA), actualmente no adscrita a ningún taxon.

Para la estimación del número de cromosomas se examinan un total de 47 individuos (4-8 por taxon) y 230 metafases (15-42 por taxon) y se elaboran entre 6 y 9 cariotipos por taxon correspondientes a 3-5 individuos (Tabla 4.2).

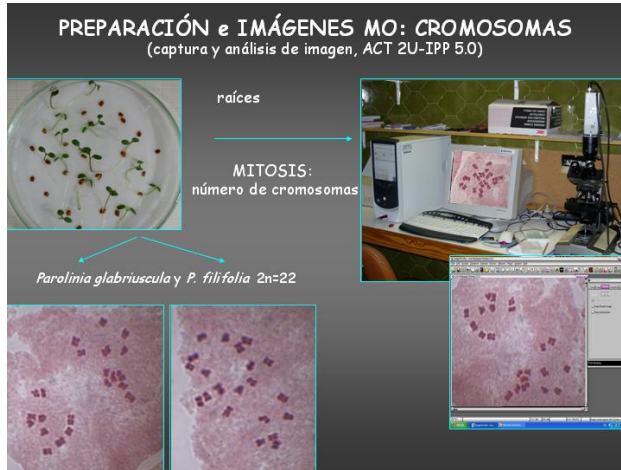
Para la puesta a punto de esta técnica se sigue la metodología descrita en FEBLES (1990). Las semillas maduras se ponen a germinar en placas *petri* a T<sup>a</sup> ambiente o en las condiciones particulares de temperatura y fotoperíodo que se requieren para su germinación como se detalla en el Capítulo II.

Cuando las raíces alcanzan una longitud óptima, entre 0.5 y 1 cm, son pretratadas con 8-hidroxiquinoleína (0.002M) durante 4 horas a T<sup>a</sup> ambiente. Las raíces así pretratadas se fijan en etanol absoluto:ácido acético (3:1) durante 24 horas en el refrigerador a 4°C y se almacenan en etanol al 70% en el congelador a -20°C hasta su posterior análisis.

En el momento de su estudio las raíces se hidrolizan en CIH 1N a 60°C durante 6 minutos y se tiñen con orceína acética al 1% durante aproximadamente ½ hora. Entre los

distintos pasos siempre se realiza un lavado de las raíces en agua destilada durante unos minutos.

Para la elaboración de las preparaciones, los meristemos apicales se separan en una



gota de orceína acética (1%) sobre un portaobjetos, se coloca el cubreobjetos y se puntea con una lanceta hasta que las células y cromosomas estén bien separados.

A continuación se procede al aplastamiento para la eliminación del colorante y squash. Por último, el cubreobjetos se sella con esmalte de uñas para evitar la entrada de aire.

Las preparaciones así obtenidas deber ser estudiadas durante las 24 horas siguientes para evitar el deterioro del material por entrada del aire. Las observaciones se realizan con un Microscopio Zeiss Universal con objetivo 100x de aceite de inmersión.

La captación de imágenes de las distintas placas metafásicas se lleva a cabo con una cámara digital (Nikon DS-U1) acoplada al MO (ocular 16x) que capta la imagen directamente en el ordenador con el programa ACT 2U.

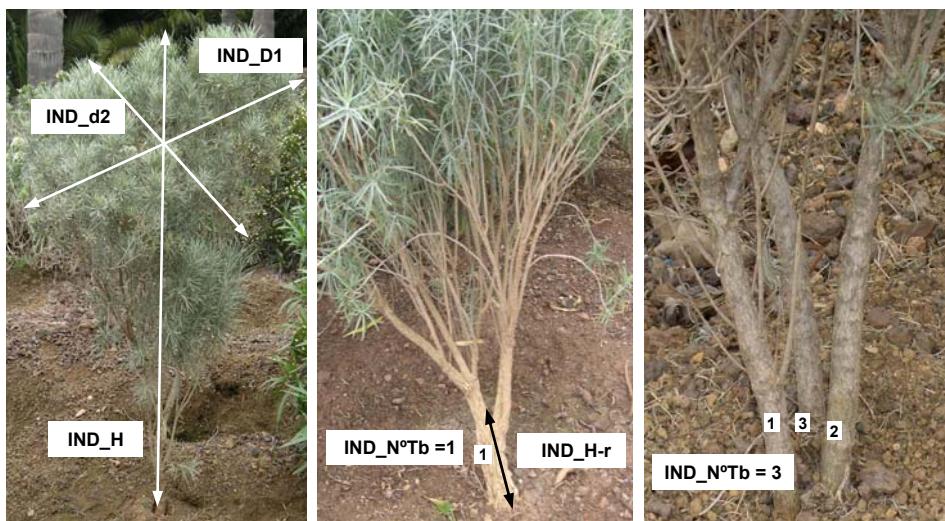
### 3.3. DEFINICIÓN Y CODIFICACIÓN DE LOS CARACTERES

#### 3.3.1. Caracteres vegetativos.

##### 3.3.1.1. Talla máxima de los individuos.

Se definen cinco caracteres cuantitativos según altura, diámetros y ramificación:

1) IND\_H. *Altura del individuo*, obtenida desde la base al ápice.



2) IND\_D1. *Diámetro máximo de la copa*.

3) IND\_d2. *Diámetro menor de la copa*.

4) IND\_H\_ra1. *Altura de la primera ramificación*.

5) IND\_NºTb. *Número de tallos en la base.*

### 3.3.1.2. Hojas

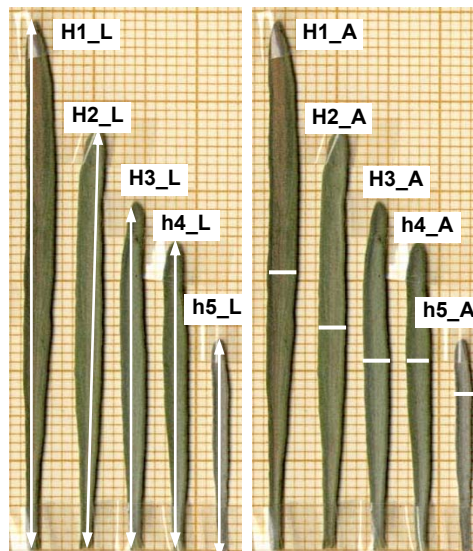
Se definen cuatro caracteres según la longitud y ancho para cada una de los cinco tipos de hojas recolectadas por individuo y sus correspondientes *ratios* longitud/ancho, resultando un total de 19 caracteres cuantitativos:

6) H<sub>L</sub> (1-5). *Longitudes de las hojas*, obtenida desde la base hasta el ápice, por tipos de hojas y sin clasificar.

7) H<sub>A</sub> (1-5). *Anchos de las hojas*, obtenida en el punto más ancho de la misma, por tipos de hojas y sin clasificar.

8) *Ratios H* (1-5). *Ratios L/A de las hojas*, cociente entre la longitud y ancho de cada de tipo de hoja y sin clasificar.

9) *Ratio H1\_h5\_L/A*. *Ratio global de las hojas*, media aritmética de los *ratios* de los cinco tipos de hojas.

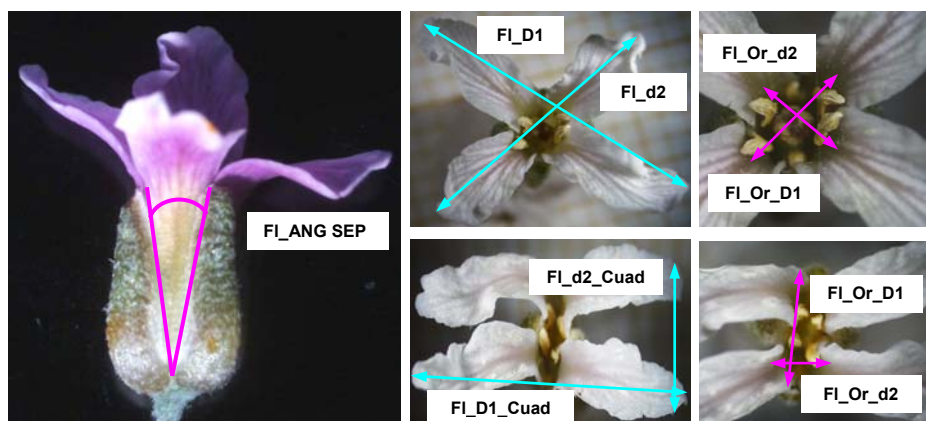


### 3.3.2. Caracteres reproductivos de la flor.

#### 3.3.2.1. Caracteres que definen los diámetros de la corola, apertura y orificio floral.

Se definen 9 caracteres cuantitativos:

10) FI\_ANG SEP. *Ángulo del sépalo*, es una medida que refleja el grado de apertura de la flor. Se obtiene trazando el ángulo formado entre la separación de un sépalo medio y uno lateral, excluyendo el halo hialino.



11) FI<sub>D1</sub>. *Diámetro mayor de la corola*, obtenido por el trazo mayor entre los ápices de los pétalos opuestos.

12) FI<sub>d2</sub>. *Diámetro menor de la corola*, obtenido por el trazo menor entre los ápices de los pétalos opuestos.

13) FI<sub>D1\_Cuad</sub>. *Lado mayor de la corola*, obtenido por el trazo mayor del rectángulo o cuadrado que forman los pétalos.

14) FI<sub>d2\_Cuad</sub>. *Lado menor de la corola*, obtenido por el trazo menor del rectángulo o cuadrado que forman los pétalos.

15) FI\_Or\_D1. *Diámetro mayor del orificio floral*, determinado o configurado por la apertura que deja el periantio (pétalos y sépalos). La medida corresponde al trazo entre pétalos opuestos en el caso de flor en cruz, o entre los sépalos en el caso de la flor con los pétalos en aspa.

16) FI\_Or\_d2. *Diámetro menor del orificio floral* o trazo menor entre pétalos opuestos en todos los casos.

17) FI\_ratio\_Or. *Ratio del orificio central* o cociente entre el diámetro menor (d2) y mayor (D1) del orificio central.

18) FI\_cod\_Or. *Ratio del orificio central (d2/D1) codificado* según la forma del mismo. Se codifica con 1 los *ratios* de orificios fundamentalmente *redondeados* ( $1/1.5 > 0.67$ ), con 0.5 los *ratios* de orificios *alargados* ( $1/1.5-1/2 = 0.67-0.50$ ), con 0.33 los *ratios* de orificios *muy alargados* (D1 casi el triple que d2:  $1/2-1/3=0.50-0.33$ ) y con 0.25 los orificios *extremadamente alargados y estrechos* ( $1/3-1/4 \leq 0.33$ ).

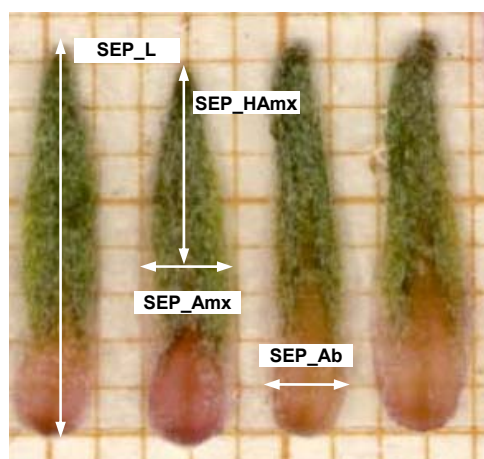
### 3.3.2.2. Caracteres del cáliz según longitud y ancho de los sépalos

Los 4 sépalos se consideran caracteres separados diferenciando los 2 sépalos laterales de los 2 sépalos medios. En total se definen 16 caracteres cuantitativos:

19) SEPL\_L (1-2). *Longitud de los sépalos laterales*, obtenida desde el punto de inserción en el tálamo floral hasta el ápice del sépalo.

20) SEPL\_Ab (1-2). *Ancho en la base de los sépalos laterales*, obtenida a 1mm de la base del mismo.

21) SEPL\_Amx (1-2). *Ancho máximo de los sépalos laterales*, obtenida en la parte más ancha del sépalo, teniendo en cuenta el halo hialino. Generalmente se sitúa en la zona comprendida entre el punto de inserción al tálamo floral y la mitad del mismo.



22) SEPL\_HAmx (1-2). *Altura del ancho máximo del sépalo lateral*, evaluada desde dicho punto hasta el ápice del mismo, es una medida que refleja la forma del sépalo.

23) SEPM\_L (1-2). *Longitud de los sépalos medios*, obtenida de la misma manera que en los sépalos laterales.

24) SEPM\_Ab (1-2). *Ancho en la base de los sépalos medios*, obtenida a un mm de la base del mismo.

25) SEPM\_Amx (1-2). *Ancho máximo de los sépalos medios*, obtenida de manera similar que en los sépalos laterales.

26) SEPM\_HAmx (1-2). *Altura del ancho máximo del sépalo medio*, es una medida que refleja la forma del sépalo, obtenida de la misma manera que en los sépalos laterales.

### 3.3.2.3. Caracteres de la corola según los pétalos

Los 4 pétalos se consideran caracteres separados diferenciando en cada uno la *uña* del *limbo*. Se definen en total 26 caracteres cuantitativos (incluyendo *ratios*) y 11 cualitativos:

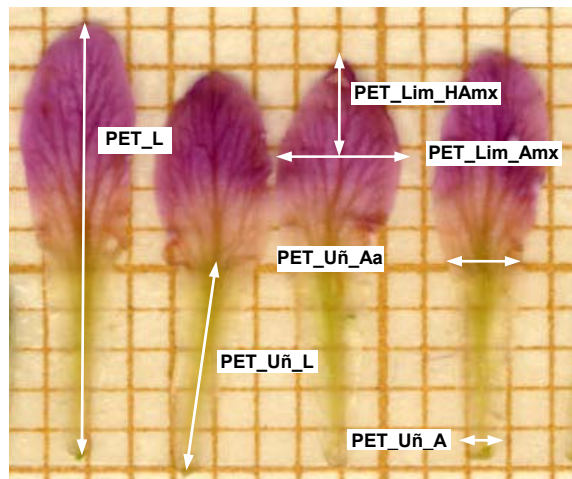
#### 3.3.2.3.1. Cuantitativos

27) PET\_L (1-4). *Longitud total de los pétalos*, obtenida desde el punto de inserción con el tálamo floral hasta el ápice.

28) PET\_Uñ\_L (1-4). *Longitud de la uña*, obtenida desde el punto de inserción con el tálamo floral hasta el limbo.

29) PET\_Uñ\_Ab (1-4). *Ancho de la base de la uña*, obtenido a 1 mm del punto de inserción al tálamo floral.

30) PET\_Uñ\_Aa (1-4). *Ancho en el ápice de la uña*, obtenido en la zona de transición de la uña con el limbo.



31) PET\_Lim\_Amx (1-4). *Ancho máximo del limbo*, obtenida en la parte más ancha del mismo.

32) PET\_Lim\_HAmx (1-4). *Altura del ancho máximo del limbo*, obtenida desde dicho punto hasta el ápice del mismo, es una medida que refleja la forma del pétalo.

33) *RATIO\_LIM*. *Ratio del limbo*, cociente entre la longitud y ancho máximo.

34) *ratio\_Pet\_Sep*. *Ratio pétalo/sépalo*, cociente entre las longitudes

totales de pétalos y sépalos que refleja la ejerción de los pétalos en relación al cáliz.

3.3.2.3.2. *Cualitativos* con alusiones a la posición, naturaleza y color de los pétalos (limbo):

35) *Posición* de los pétalos. Cuatro caracteres que definen la posición del limbo en relación al cáliz (levantado, horizontal bajo, horizontal alto y caído) codificados con ausencia (0) y presencia con dos estados cada uno (1 y 2).

35.1) PET\_Le (1-4). *Levantado*, refleja la inclinación de la superficie del limbo respecto al cáliz que representa el eje vertical: 1=ligeramente levantado cuando se inclinan  $\pm 45^\circ$  y 2=completamente levantado en línea con el eje ( $180^\circ$ ).

35.2) PET\_Hb (1-4). *Horizontal bajo*, refleja la horizontalidad del limbo respecto al eje de la flor inmediatamente después de rebasar el cáliz: 1=sub-horizontal ( $\pm 45^\circ$ ) y 2=completamente horizontal ( $\pm 90^\circ$ ).



35.3) PET\_Ha (1-4). *Horizontal alto*, refleja la horizontalidad del limbo después de superar al cáliz 0.5-2 mm: 1=sub-horizontal ( $\pm 45^\circ$ ) y 2=completamente horizontal ( $\pm 90^\circ$ ).

35.4) PET\_Ca (1-4). *Caído*, refleja la posición del limbo inclinado sobre el cáliz: 1=ligeramente caído  $\pm 45^\circ$  respecto al cáliz y 2=caído casi adosado al cáliz.



36) *Naturaleza de los pétalos*. Cuatro caracteres que definen el estado de la superficie del limbo (plano, ondulado, acanalado y revoluto) codificados con ausencia (0) y presencia con dos y tres estados.

36.1) PET\_PI (1-4). *Plano*, pétalos de limbo con superficie fundamentalmente plana (1).



36.2) PET\_Ond (1-4). *Ondulado*, pétalos con limbo de superficie ondulada con altos y bajos a modo de olas: 1=levemente ondulado y 2=muy ondulado.

36.3) PET\_Acan (1-4). *Acanalado*, pétalos con la superficie del limbo a modo de tubo o canal: 1=levemente acanalada, 2=medianamente y 3=marcadamente acanalada.

36.4) PET\_Rev (1-4). *Revoluto*, pétalos con limbo recurvado sobre el envés: 1=ligeramente, 2=medianamente y 3=marcadamente revoluto.



37) *Color de los pétalos*: tres caracteres que representan el color presente en cada pétalo (limbo y nervios) de las flores maduras (E5-E6): blanco, rosa y violeta codificado con ausencia (0) y presencia (1).

37.1) PET\_Col\_BI (1-4). *Blanco*, pétalo fundamentalmente blanco con permanencia en flor madura y/o presencia exclusiva (1).

37.2) PET\_Col\_Vi (1-4). *Violeta*, pétalo blanco-violeta y/o violeta (1).

37.3) PET\_Col\_Rs (1-4). *Rosa*, pétalo blanco-rosa y/o rosa (1).

Para este grupo de caracteres *cualitativos* de los *pétalos* se obtiene una matriz de datos original (Anexo 4.2) con cada uno de los cuatro pétalos como carácter independiente de una flor.



En segundo lugar, con las medias de los cuatro pétalos de cada flor se transforma a un solo carácter por flor y se

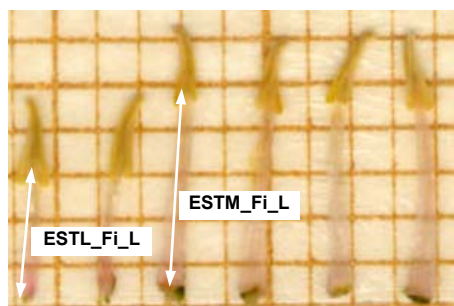
transporta la matriz de 1649 de nivel infra-individual resultando un total de 11 caracteres o variables cualitativas que consideran el conjunto de los pétalos de cada flor como unidad. Posteriormente, como el resto de los caracteres, se traspasan a la matriz de 351 filas representando el nivel de individuo de cada población natural.

### 3.4.2.4. Caracteres del androceo. Estambres

El conjunto de los 6 estambres de la flor se consideran caracteres individuales diferenciando los dos estambres laterales (cortos) de los cuatro medios (largos).

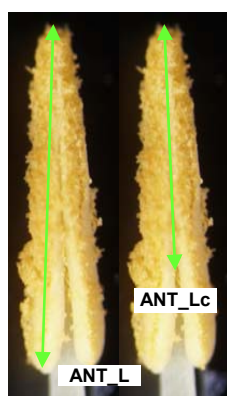
En total se definen 18 caracteres cuantitativos para el androceo considerando asimismo de forma individualizada las biometrías de los filamentos estaminales y las anteras:

38) ESTL\_Fi\_L (1-2). *Longitud del filamento estaminal lateral*, obtenida desde el punto de inserción al tálamo floral hasta el conectivo que une las dos tecas.



39) ANTL\_L (1-2). *Longitud total de la antera lateral*,

obtenida desde la base de la antera hasta el ápice, evaluada midiendo la longitud de una de las tecas.



40) ANTL\_Lc (1-2). *Longitud del conectivo de la antera lateral*, obtenida desde el punto de inserción de ambas tecas hasta el ápice del filamento estaminal.

41) ESTM\_Fi\_L (1-4). *Longitud del filamento estaminal medio*, obtenida de la misma manera que en los estambres laterales.

42) ANTM\_L (1-4). *Longitud total de la antera media*, obtenida como la longitud de una de las tecas, desde la base de la antera hasta el ápice.

43) ANTM\_Lc (1-4). *Longitud del conectivo de la antera media*, de la misma manera que en los estambres laterales.

### 3.3.2.5. Caracteres del gineceo. Ovario, estilo y estigma

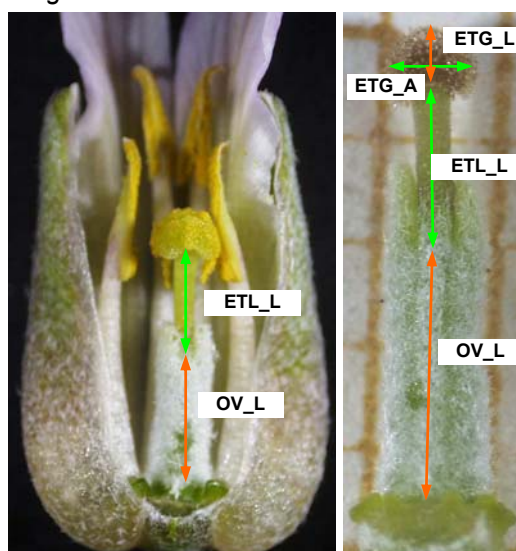
Se consideran separadamente las longitudes del ovario, estilo y estigma con cuatro caracteres cuantitativos:

44) OV\_L. *Longitud del ovario*, obtenida desde la zona de inserción con el tálamo floral hasta el punto de unión con el estilo acrescente (en la base de los cuernos).

45) ETL\_L. *Longitud del estilo*, obtenida desde la zona de unión con el ovario hasta la zona de unión con el estigma.

46) ETG\_L. *Altura del estigma*, obtenida desde el punto medio de la zona de inserción con el estilo hasta el ápice.

47) ETG\_A. *Ancho del estigma*, obtenido en su parte más ancha.



### 3.3.3. Caracteres reproductivos de las infrutescencias, frutos y semillas.

#### 3.3.3.1. Infrutescencias o racimos

Considerando las longitudes de los racimos se definen dos caracteres cuantitativos:

48) RAC\_L. *Longitud total del racimo*, medido desde pedúnculo de la primera silicua de la base hasta el ápice del cuerno del último fruto.

49) RAC\_PED\_L. *Longitud del pedúnculo del racimo*, desde el punto de inserción al tallo hasta el pedúnculo de la primera *silicua* inferior del racimo.

### 3.3.3.2. Frutos o silicuas

Se evalúan como caracteres de la *silicua*, las longitudes y anchos de las valvas, cuernos y apéndices, considerando asimismo el nº y ángulos de los mismos, definiéndose un total de 33 caracteres cuantitativos:

50) F\_PED\_L. *Longitud del pedúnculo*, obtenida desde el punto de inserción al racimo hasta la base de las valvas.

51) F\_EST\_L. *Longitud del estilo y estigma lignificados*, obtenida desde la base del estilo hasta el ápice del estigma.

52) F\_V\_L (1-3). *Longitud de la valva*, obtenida desde su base hasta la base del estilo, por tamaños de valvas y sin clasificar.

53) F\_V\_A (1-3). *Ancho de la valva*, obtenida en el punto más ancho de la misma, por tamaños de valvas y sin clasificar.

54) F\_ratio\_VA (1-3). *Ratio de la valva*, según el cociente entre la longitud y el ancho, por tamaños de valvas y sin clasificar.

55) F\_CU\_L. *Longitud de las astas o cuernos*, obtenida desde su base hasta el ápice de sus apéndices o protuberancias.

56) F\_CU\_A. *Ancho del cuerno*, obtenido en el punto más ancho del mismo.

57) F\_ratio\_CU. *Ratio del cuerno*, cociente entre la longitud y el ancho del cuerno.

58) F\_ACU\_MY\_L. *Longitud del apéndice más largo*, obtenida desde la base del apéndice hasta el ápice.

59) F\_ACU\_MY\_A. *Ancho del apéndice más largo*, obtenido en la base del mismo.

60) F\_ACU\_MN\_L. *Longitud del apéndice más corto*, obtenida desde la base hasta el ápice.

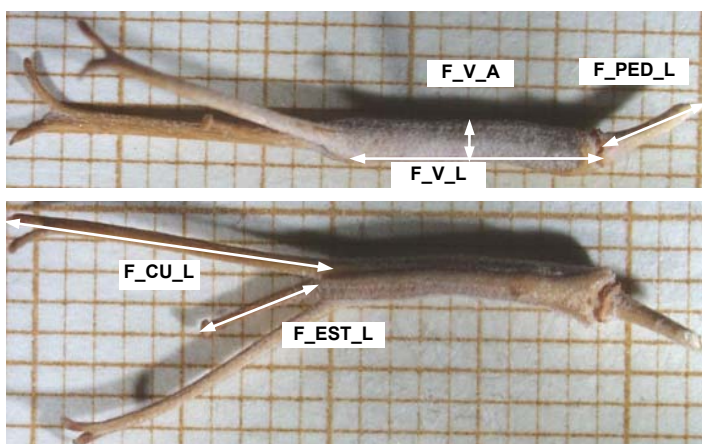
61) F\_ACU\_MN\_A. *Ancho del apéndice más corto*, obtenido en la base del mismo.

62) F\_ACU\_INT\_L. *Longitud del apéndice o protuberancia de posición intermedia* (cuando existan), medida obtenida desde la base hasta el ápice.

63) F\_ACU\_INT\_A. *Ancho del apéndice o protuberancia de posición intermedia* (cuando existan) obtenida en la base del mismo.

64) F\_ACU\_NAp. *Número de apéndices* (> 0.5 mm).

65) F\_ACU\_NPr. *Número de protuberancias* (< 0.5 mm).



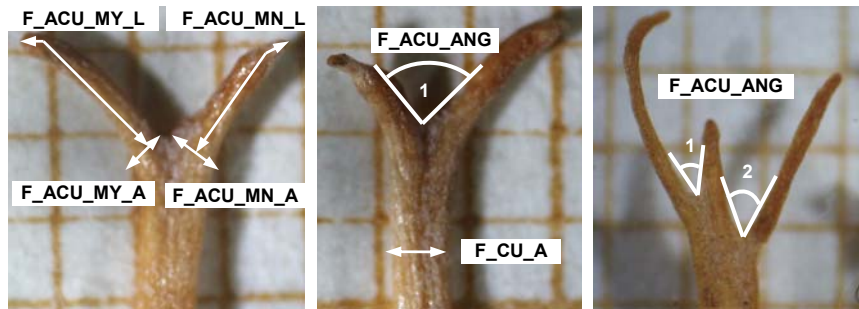
66) F\_ACU\_B2-B3. *Número de bifurcaciones de los apéndices: ≤ una bifurcación (0); dos bifurcaciones (1) y tres o más bifurcaciones (2).*

67) F\_ACU\_MY\_NB. *Número de terminaciones del apéndice mayor.*

68) F\_ACU\_MN\_NB. *Número de de terminaciones del apéndice menor.*

69) F\_ACU\_INT\_NB. *Número de terminaciones del apéndice intermedio (cuando exista).*

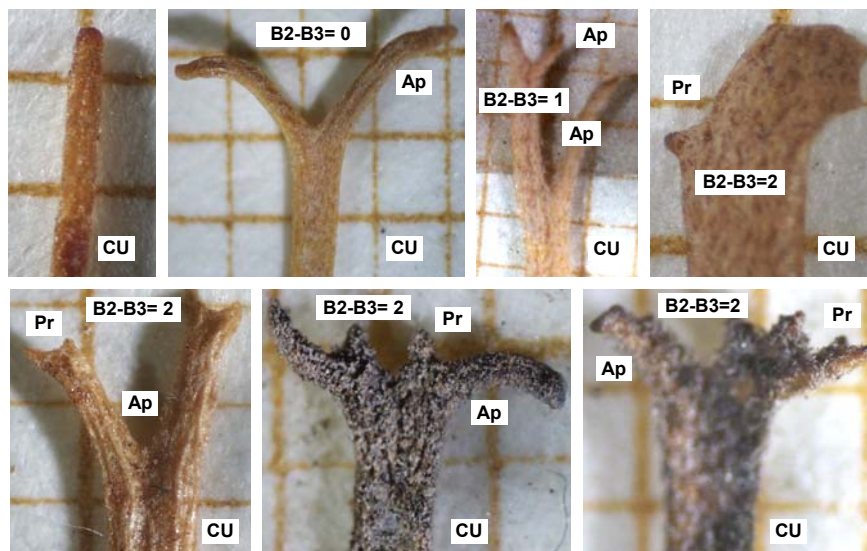
70) F\_ACU\_BT. *Número total de divisiones terminales del conjunto de apéndices.*



71) F\_ACU\_ANG1. *Ángulo 1 de los apéndices, se refiere al ángulo (medido en grados) formado por dos apéndices únicos o por el mayor y uno intermedio.*

72) F\_ACU\_ANG2. *Ángulo 2 de los apéndices, 2º ángulo entre un apéndice intermedio (cuando existe) y el menor.*

73) F\_ACU\_ANG3. *Ángulo 3 de los apéndices, medido entre el tercero y cuarto apéndice intermedio (cuando existan) o dos intermedios.*



### 3.3.3.3. Caracteres de las semillas

Se consideran los caracteres del cuerpo y ala separadamente con un total de cinco caracteres cuantitativos y cinco cualitativos:

#### 3.3.3.3.1. Cuantitativos

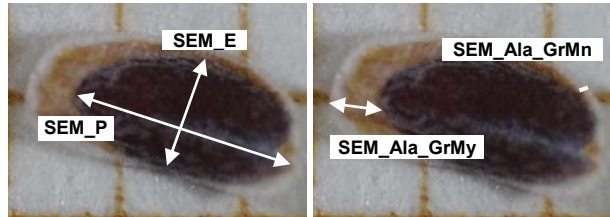
74) SEM\_P. *Diámetro mayor del cuerpo de la semilla, obtenido desde un extremo al otro sin contar el ala.*

75) SEM\_E. *Diámetro menor del cuerpo de la semilla*, medida perpendicular a la anterior.

76) Ratio SEM. *Ratio de la semilla*, cociente entre el eje mayor (P) y menor (E) del cuerpo de la semilla.

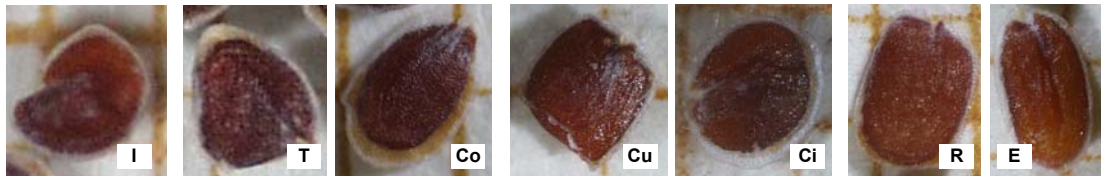
77) SEM\_Ala\_GrMy. *Grosor mayor del ala*, referido al ancho mayor del contorno del ala de la semilla.

78) SEM\_Ala\_GrMn. *Grosor menor del ala*, referido al ancho menor (más fino) del contorno del ala de la semilla.



3.3.3.3.2. *Cualitativos*: cinco caracteres con alusiones a la forma del cuerpo y contorno del ala de la semilla codificados con ausencia (0) y presencia (1).

79) SEM\_forma. *Forma del cuerpo de la semilla*, cuatro caracteres referidos al cuerpo de las semillas (indefinida o rara, triangular o cónica, cuadrada, subcuadrada o circular-subcircular y rectangular, subrectangular o elíptica).

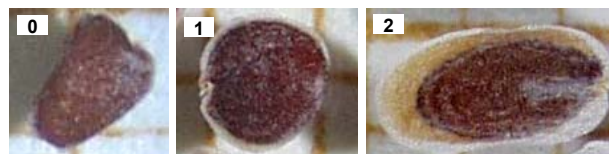


79.1) SEM\_F\_T\_Co. *Forma del cuerpo triangular (T) o cónica (Co)*.

79.2) SEM\_F\_Cu\_Ci. *Forma del cuerpo cuadrada o subcuadrada (Cu) y circular o subcircular (Ci)*.

79.3) SEM\_F\_R\_E. *Forma del cuerpo rectangular, subrectangular (R) o elíptica (E)*.

79.4) SEM\_F\_I. *Forma del cuerpo indefinida o rara (I)*.



80) SEM-Ala\_distr: *Contorno o distribución del ala de la semilla*, codificado con ausencia (0) y presencia con dos estados 1 (ala parcial) y 2 (ala completa).

Para estos cinco caracteres *cualitativos* de las *semillas* se obtiene una matriz de datos original cuyos datos se transportan a la matriz de 1649 filas de nivel infra-individual. Posteriormente, se traspasan a la matriz de 351 filas representando los porcentajes de cada población natural en el nivel de individuo y posteriormente se traspasan a la matriz poblacional de 16 UTOs donde se representan los porcentajes poblacionales.

### 3.3.4. Caracteres microscópicos. Papilas estigmáticas y recursos del androceo y gineceo

#### 3.3.4.1. Papilas estigmáticas

Caracteres microscópicos (MO) cuantitativos (1) y cualitativos (6). Se consideran fundamentalmente a nivel poblacional aunque se testa su valor discriminante:

### 3.3.4.1.1. Cuantitativos

81) Pap\_L. *Longitud total de la papila*, en micras, evaluada desde la base hasta el ápice.

### 3.3.4.1.2. Cualitativos

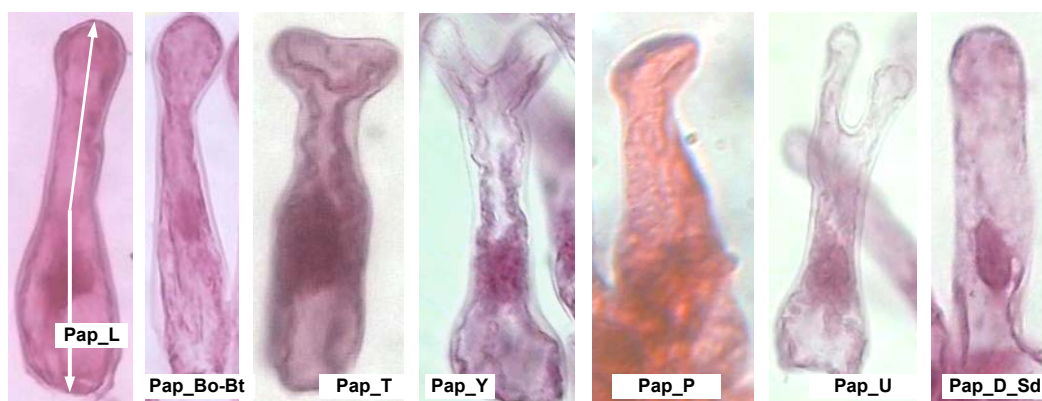
Se consideran 6 caracteres alusivos a la forma de las papilas codificados con ausencia (0) y presencia con tres estados según la abundancia (0.5=ocasional, 1=presencia y 2=abundancia).

82) PAP\_forma. *Forma de la papila*, seis caracteres según diferenciación y forma de la cápita de la papila (bolo-botella, a modo de T, a modo de Y, a modo de P, a modo de U y a modo de dedo-semi-dedo).

82.1) Pap\_Bo-Bt. *Papila a modo de Bolo-Botella*, con cápita diferenciada en alto y ancho.

82.2) Pap\_T. *Papila a modo de T*, con cápita alargada más ancha que larga.

82.3) Pap\_Y. *Papila a modo de Y*, con cápita bifurcada en dos ramas que forman un ángulo. Las ramas pueden ser regulares, irregulares y/o complejas.



82.4) Pap\_P. *Papila P*, con cápita a modo de una P.

82.5) Pap\_U. *Papila a modo de U*, con cápita bifurcada en dos ramas que no forman ángulo. Las ramas pueden ser regulares y simples o irregulares y complejas.

82.6) Pap\_D-Sd. *Papila a modo de Dedo-Semi-dedo*, sin capitas diferenciadas

### 3.3.4.2. Anteras indehiscentes.

Se definen cuatro caracteres cuantitativos:

83) AntL\_ind\_L. *Longitud de antera lateral indehiscente*, obtenida desde la base de la antera hasta el ápice, evaluada midiendo la longitud de una de las tecas.

84) AntL\_ind\_A. *Ancho de antera lateral indehiscente*, obtenida en el punto más ancho.

85) AntM\_ind\_L. *Longitud de antera media indehiscente*, obtenida desde la base de la antera hasta el ápice, evaluada midiendo la longitud de una de las tecas.

86) AntM\_ind\_A. *Ancho de antera media indehiscente*; obtenida en el punto más ancho.

### 3.3.4.3. Número de granos por antera indehiscente o flor y número de óvulos por flor

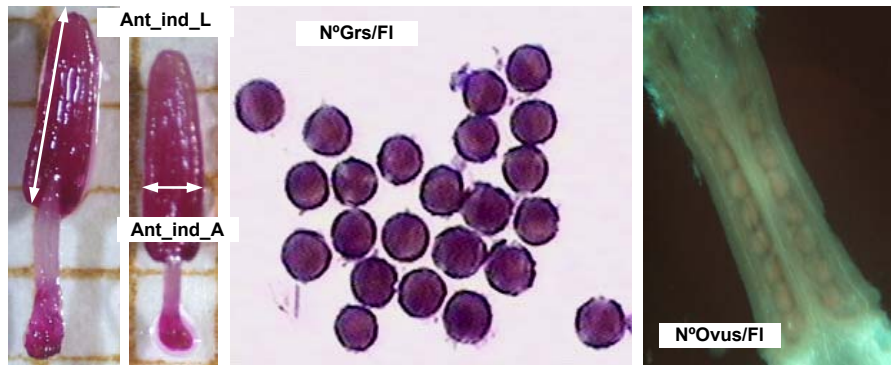
Se definen tres caracteres cuantitativos para el número de granos de polen y uno para el número de óvulos por flor y el ratio P/O:

87) N° Grs\_AntL. *Número de granos de polen de la antera lateral*.

88) N° Grs\_AntM. *Número de granos de polen de la antera media*.

89) N° Grs/ Fl. *Número total de granos de polen por flor.*

90) N° Ovus/Fl. *Número de óvulos por flor.*



91) *Ratio P/O. Ratio Polen/Óvulo*, cociente entre el número de granos de polen y número de óvulos.

### 3.3.5. Palinología. Caracteres Polínicos

En primer lugar se obtienen de forma automática dos caracteres cuantitativos para definir los ejes mayor (P) y menor (E) en micras de los granos de polen teñidos al natural (MO):

92) Polen\_P. *Diámetro mayor del grano de polen*, longitud en micras.

93) Polen\_E. *Diámetro menor del grano de polen*, longitud en micras.

En segundo lugar, se obtienen de forma manual 6 caracteres cuantitativos de los granos con tratamiento acetolítico al MO y al MEB:

94) Eje\_P. *Longitud del Eje P o distancia entre los polos.*

95) Eje\_E. *Diámetro del grano de polen en el ecuador del grano.*

96) *Ratio P/E*

97) M. *Ancho de la mesocolpia en vista meridiana.*

98) t. *Lado del triangulo polar.*

- *cualitativos:*

99) otras formas polínicas no 3-colpadas

### 3.3.6. Citogenética. Mitosis: número de cromosomas y cariotipos

A partir de las medidas obtenidas de forma manual para el brazo largo (BL) y brazo corto (BC) de cada cromosoma ( $\mu\text{m}$ ), se calculan el índice  $r$  (BL/BC) y la longitud relativa de los mismos.

100) Índ\_r ( $r1-11$ ). *Índice r*, media de los *ratios brazo largo/brazo corto (BL/BC) de cada par cromosómico.*

101) %LT (%LT1-11). *Longitud relativa de cada par cromosómico*, porcentaje de la longitud total del genoma.

102)  $A_1$  y  $A_2$ , *Índices de asimetría intra e intercrosómica.*

### 3.4. OBTENCIÓN DE DATOS, BIOMETRÍAS Y MORFOMETRÍAS

La captación de imagen se puede realizar con escáner, cámaras digitales o con cámaras de video conectadas a la lupa, MO y/o MEB. La utilización de cámaras de video, cable de TV (MEB-I) y MEB-II permite la captación de imágenes vivas en la pantalla del ordenador que se pueden analizar directamente o almacenar para su posterior análisis, según convenga. Las biometrías o análisis de las imágenes se realizan en las imágenes captadas por los distintos procedimientos según *grupos de caracteres* (hojas, flores, frutos, semillas, polen, semillas, cromosomas, etc).

#### 3.4.1. Macro y Micro-morfología y análisis de imagen

Con el sistema análisis de imagen, programa Image-Pro-Plus IPP 5.0, además de la captura de imágenes se llevan a cabo las biometrías de los distintos grupos de caracteres. El programa proporciona la capacidad de adquirir, mejorar y analizar las imágenes; además permite el recuento manual y/o automático de objetos y mide características de los mismos tales como: área, ángulo, perímetro, diámetro, etc.

Asimismo el programa permite calibrar la escala espacial en cualquier unidad de medida, de manera que todas las imágenes son calibradas adecuadamente a la unidad métrica correspondiente. Para el escáner las calibraciones se realizan tomando como referencia una imagen de papel milimetrado a la misma resolución que las imágenes sometidas al análisis. Para la lupa o estereomicroscopio y todas las modalidades de MO las calibraciones se realizan tomando como referencia una imagen milimetrada en cada objetivo.

Para la obtención de biometrías realizadas directamente en el MO, la calibración en micrómetros ( $\mu\text{m}$ ) se determina con la referencia de un portaobjetos milimetrado y/o ocular micrométrico (Reichert 12.5x) previamente calibrados en cada objetivo.

Una vez obtenidas las biometrías de forma manual o semi-automática, el programa envía los datos a una matriz Excel evitando así errores de transcripción. Asimismo las imágenes captadas se someten al reconocimiento y análisis de los caracteres cualitativos que se definen y *codifican* según los estados u *homologías* reconocidos en cada uno de ellos.

#### 3.4.2. Palinología. Caracteres Polínicos

Para el análisis de los *datos palinológicos* se consideran caracteres o variables relativos a la simetría, talla y forma de los granos, aperturas (número y posición), junto con datos de ornamentación y estructura de sus cubiertas exínicas (ectexina: téctum, infratectum y capa basal y endexina) en granos no acetolizados, tanto en zonas interaperturales como aperturales del polen a partir de imágenes al MO y MEB, confrontando las muestras al natural y acetolizadas.

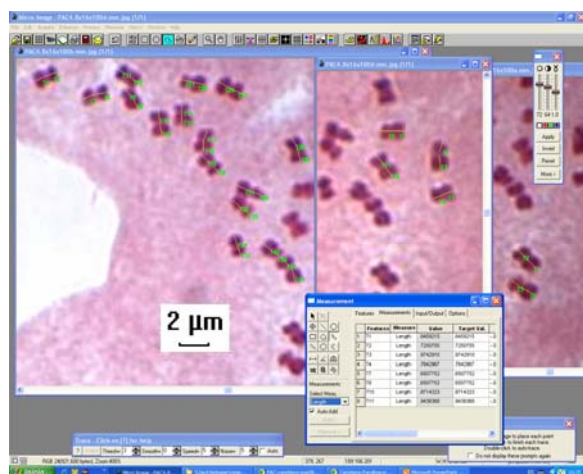
Para los caracteres polínicos los datos de cada población natural se diferencian según los niveles de observación (MO y MEB). Se incluyen también caracteres o variables cualitativos considerados necesarios e informativos y se ordenan en dos *matrices originales* en las que las columnas siempre corresponden a los caracteres (cuantitativos y cualitativos) y las filas pueden representar los niveles de flor, individuo o población natural.



### 3.4.3. Citogenética. Número de cromosomas y elaboración de cariotipos

Las preparaciones microscópicas correspondientes a los distintos individuos analizados en cada taxon se observan al MO donde se contabiliza el número de cromosomas de cada metafase y se toman fotografías digitales para su posterior análisis.

Para la elaboración de los cariotipos se utilizan las metafases donde se distingue más claramente la morfología de los cromosomas. Las medidas se obtienen con el programa de análisis de imagen Microlmage 4.0; en ocasiones es necesario utilizar distintas fotografías de



la misma metafase dado que no todos los cromosomas se observan igualmente bien enfocados en una sola imagen (Figura adjunta).

En cada cromosoma se mide la longitud de sus brazos cromosómicos. Las medidas obtenidas en μm para el brazo largo (BL) y brazo corto (BS) de cada cromosoma son exportadas a Excel donde se calcula la longitud total ( $LT=BL+BC$ ), el índice  $r$  ( $BL/BC$ ) de cada uno, así como la longitud total del genoma diploide de cada metafase o longitud total del cariotipo ( $LTc=\sum_1^{22}LT$ ).

Para evitar las diferencias que origina el distinto grado de condensación que pueden presentar los cromosomas en las distintas metafases, en cada cariotipo se obtienen los valores relativos de la longitud del brazo largo (%BL), longitud del brazo corto (%BC) y longitud total (%LTc) de los 22 cromosomas o contribución de cada cromosoma a la longitud total del cariotipo. Las medidas relativas permiten la comparación entre cariotipos de la misma o de distintas poblaciones.

Los cariotipos se elaboran manualmente, ordenando y emparejando los cromosomas homólogos teniendo en cuenta las medidas relativas de longitud total del cromosoma (%LTc) y la relación entre sus brazos ( $r$ ). Los cromosomas se ordenan en todas las poblaciones siguiendo el mismo criterio, en relación al tamaño siempre de mayor a menor, teniendo en cuenta que en cromosomas con tamaños muy similares el orden de los mismos se ha asignado en función del índice  $r$ , de tal manera que: i) en los pares cromosómicos de mayor tamaño (cr1-cr4), los pares 2 y 4 presentan los  $r$  más altos; ii) en los pares de tamaño intermedio (cr5-cr8) son los pares 7 y 8 los más submetacéntricos y iii) en los pares más pequeños (cr9-cr11), el par 10 muestra el  $r$  más alto.

#### 3.4.3.1. Análisis de datos

Se obtienen los estadísticos descriptivos de las longitudes absolutas (μm) y relativas (%) de los BL, BC, LT, así como del índice  $r$  de los once pares cromosómicos. Las diferencias entre los %LTc e índice  $r$  obtenidos para los cromosomas homólogos de cada par cromosómico (cr-a y cr-b) son testados previamente utilizando las comparaciones múltiples por pares mediante el procedimiento de Dunn que proporciona el análisis no paramétrico Kruskal-Wallis del programa XLSTAT (2008).

Los idiogramas y medidas cromosómicas de cada taxon se representan en medidas relativas. Se detallan asimismo los valores de longitud absoluta (μm) del genoma de cada población y rango de longitud (pares cromosómicos 1 y 11).

Para la descripción de los cariotipos se adopta la nomenclatura de LEVAN *et al.* (1964). Se define el grado de asimetría del cariotipo de cada taxon según las categorías establecidas por STEBBINS (1971) y ROMERO ZARCO (1986).

Para el análisis comparativo de los cariotipos de los diferentes taxones se parte de la longitud relativa de cada brazo cromosómico (% de la longitud total del genoma). Se elabora un *fenograma de similitud cromosómica* partiendo de una matriz 8x24 donde las filas son los taxones y las columnas son las variables de %LTc y *r* para los once pares cromosómicos y los índices A<sub>1</sub> y A<sub>2</sub> de asimetría intra e intercromosómica (ROMERO ZARCO, 1986).

### 3.5. ORDENACIÓN Y TRATAMIENTO DE LOS DATOS OBTENIDOS. CONFORMACIÓN Y CONFIGURACIÓN DE MATRICES

Se eligen los caracteres a analizar según una serie de biometrías (caracteres o variables cuantitativas) o datos cualitativos según variables vegetativas relacionadas con el hábito de los individuos (talla y porte y hoja) y distintos grupos de caracteres macro y micro-morfológicos reproductivos (flores, frutos y semillas), así como caracteres de Biología Reproductiva alusivos a los sistemas de cruzamiento según los recursos del androceo y gineceo como el *ratio* Polen/Óvulo, que posteriormente se ordenan en una serie de matrices de datos según los niveles de observación (sub-individual, individual y poblacional).

Para el análisis de los datos biométricos se consideran los individuos de las poblaciones naturales y sus correspondientes individuos cultivados (JBCVC) de forma conjunta teniendo en cuenta los niveles infra-individuales y/o individuales según caracteres o variables.

#### 3.5.1. Valoración de los datos y configuración de matrices. Primeros análisis

En este trabajo la mayoría de las variables son cuantitativas continuas (merísticas) aunque puede haber cuantitativas discretas, cualitativas ordinales y a veces también variables nominales binarias de presencia o ausencia.

Los caracteres cuantitativos, en su mayoría son variables continuas de intervalo pero pueden ser también ordinales y discretas. Los cualitativos, unas veces han sido considerados como variables ordinales y otras como discretas o nominales binarias con valores de 1 ó 0 según presencia o ausencia. La *codificación* binaria de presencia o ausencia (1-0) es de las menos discutidas universalmente y además tiene la ventaja de que se puede combinar en muchos análisis con caracteres cuantitativos o cualitativos multiestados ordinales. (SNEATH & SOKAL, 1973; HIDEUX & MAHÉ, 1977; PÉREZ DE PAZ, 1993 y 1998).

Los tamaños muestrales (reflejados en las tablas de muestreos generales) son variables según las poblaciones y suelen superar las 100 tomas aunque en algunos grupos de caracteres son inferiores, pero casi nunca suelen bajar de 35.

Los datos biométricos obtenidos para cada grupo de caracteres en cada población natural de los taxones sujetos de estudio, están ordenados en una serie de *matrices originales* donde se añaden o implementan posteriormente los datos obtenidos de forma cualitativa. En todas estas matrices las columnas corresponden a los caracteres o variables (cuantitativas y cualitativas) y las filas representan los niveles infra-individuales de cada grupo de caracteres y población natural.

De cada una de las variables de la flor, infrutescencia, fruto, semilla, hoja e individuo, por poblaciones y taxon se realiza el cálculo de los *parámetros* descriptivos, la media aritmética ( $m$ ) como valor central, y como medidas de dispersión, la varianza, desviación típica y error estándar ( $E_{ST}$ ), además del rango o valor máximo y mínimo de los caracteres, determinándose el *intervalo de confianza* de la media aritmética con un 95% de certeza o coeficiente de seguridad (Anexo 4.1).

Antes de proceder a los análisis multivariantes, los datos numéricos se someten a las pruebas de distribuciones de frecuencias o test de ajuste para confirmar su naturaleza y pertenencia a distribuciones teóricas de frecuencias, no sólo para justificar la validez de los análisis posteriores, sino también para valorar la representatividad de los muestreos en cada población natural. En cada *grupo* de *caracteres*, los datos obtenidos en cada población natural a niveles infra individuales (flor, fruto, semillas) ordenados en una serie de *matrices originales* han sido testados a las distribuciones teóricas de frecuencias (normal) según los tests de ajuste de Kolmogorov & Smirnov (K-S). Asimismo estos valores infra-individuales, se han sometido a un análisis de varianza ANOVA mediante la prueba paramétrica F-Snedecor o no paramétrica Kruskal-Wallis (Anexo 4.1-Descriptivos-K-S-ANOVA).

En los caracteres considerados mas importantes, los descriptivos se representan gráficamente en ejes cartesianos mediante *diagramas de cajas*, también conocido como test gráfico de Simpson & Roe (VAN DER PLUYM & HIDEUX, 1977; DYTHAM, 2003), empleando el programa STATISTICA. En los diagramas se representa el rango de la muestra, media aritmética e intervalo de confianza basado en el error estándar, cuando el intervalo de confianza es muy pequeño como en las variables discretas cuantitativas y cualitativas, y variables continuas cualitativas se utiliza la desviación estándar.

Las UTOs se disponen en el eje X (abcisas) y los valores métricos de cada carácter se sitúan en el eje Y (ordenadas) de manera que cada línea vertical representa el rango observado, y contiene un rectángulo que representa los límites del intervalo de confianza (valor positivo y negativo) cuyo punto medio o trazo horizontal corresponde a la media aritmética. A menor superposición de los rectángulos, las diferencias entre las medias serán más significativas y viceversa.

En todas las pruebas se ha tenido en cuenta los fundamentos estadísticos adecuados según el tipo de caracteres como se resume en el Capítulo de Introducción (SOKAL & ROHLF 1969; LAMOTTE, 1974; GALINDO VILLARDON, 1984; SIEGEL, 1988; CAMACHO ROSALES, 1995 y 2002; FERNÁNDEZ-PALACIOS & DE LOS SANTOS, 1996).

### 3.5.1.1. Matrices de datos y análisis de caracteres

Se configuran diferentes matrices según los niveles infra-individual, individuo y poblacional.

#### 3.5.1.1.1. Nivel infra-individual. Matriz de datos (1649 UTOs)

Todos los caracteres analizados se reúnen en una primera *matriz de datos conjunta* (1649 filas x 153 columnas) donde las filas siguen representando el nivel infra-individual de cada población natural y las columnas los distintos grupos de caracteres (vegetativos, reproductivos de flor, fruto y semillas) dando un total de 153 caracteres.

Para la configuración de esta primera matriz se toma como base el número de FLORES e individuos observados en cada población y la matriz resultante da un total de 1649 filas (UTOs). El resto de los grupos de caracteres (vegetativos, frutos y semillas) se adapta en cada población a este número de filas del nivel sub-individual de flores, de manera que en los casos donde hay mayor número de datos (filas) se eligen las clases más frecuentes del

histograma resultante sin desvirtuar la media aritmética. Por el contrario, cuando no se dispone de datos para el total de filas, a los valores perdidos se le asignan las clases más frecuentes junto con la media aritmética.

Para verificar los ecotipos no fijados genéticamente se testan las biometrías de las flores de los individuos de las poblaciones naturales con las de los individuos cultivados (JBCVC) con un análisis de varianza (ANOVA). Si estos análisis señalan que las diferencias son significativas en cada población, quiere decir que dichos caracteres dependen de las variables ambientales y no existen *ecotipos* fijados genéticamente. Consecuentemente los análisis posteriores multivariantes de cada población, se verifican con los individuos silvestres y los cultivados conjuntamente, toda vez que la variabilidad dependerá de las distintas manifestaciones ambientales.

Por otro lado hay que tener en cuenta que todos los caracteres cualitativos de los pétalos de una flor (cuatro) están considerados como un solo carácter (una columna) que representa la media de los 4 pétalos, para evitar los posibles ruidos debidos al estado fenológico de los pétalos (cambio de color, posición, etc) en el desarrollo de la flor.

El conjunto de datos que representa esta primera *matriz inicial* con 153 caracteres, se somete a un primer análisis de varianza multivariante (MANOVA) representado por el Análisis Discriminante (AD) para verificar una primera aproximación del valor discriminatorio de los distintos caracteres, descartando aquellos caracteres duplicados que son combinación lineal de otros (como por ejemplo los anchos si se eligen los *ratios* largo/ancho) y con menor valor diagnóstico (factor loading < 0.15). Posteriormente, se quitan del análisis caracteres con alta correlación, aunque con precaución porque la alta correlación puede significar la acción de un control morfológico poligénico.

#### 3.5.1.1.2. Nivel individuo. Matriz de datos (351 UTOs)

Los datos de las poblaciones se traspasan a otra matriz donde las filas (UTOs) representan el nivel de *individuo* (351) obtenido a partir de la *media aritmética* de los valores infra-individuales de los caracteres o variables (cuantitativas y cualitativas) de la matriz anterior de 1649 UTOs, excepto en las variables cualitativas de semillas donde se representan los porcentajes de cada forma y distribución ala calculados a partir de la matriz original.

Para verificar el valor discriminatorio de los distintos caracteres en ambos niveles de observación, el conjunto de datos se somete a un Análisis Discriminante (AD) para verificar asimismo el valor discriminatorio de los distintos caracteres, descartándose los de menor valor diagnóstico según los resultados (factor loading < 0.15). Seguidamente, una vez depurados los caracteres, se confrontan los resultados de los niveles infra-individual y de individuo de los AD en relación a los de mayor valor diagnóstico.

Posteriormente a esta matriz de 351 UTOs se le implementan los caracteres *micro-morfológicos* de la flor (18) para testar su valor diagnóstico o discriminatorio, después de verificar que su máxima variabilidad radica a niveles intra-florales o individuales y no dependen del individuo o número de individuos testado.

#### 3.5.1.1.3. Nivel poblacional. Matriz de datos (16 UTOs)

Finalmente los datos del nivel sub-individual de la primera matriz (1649 OTUs) y del nivel individual de la segunda *matriz* (351 OTUs) se traspasan a otra tercera matriz donde los valores de las filas representan el nivel de *población* (16) obtenido mediante la *media aritmética* de los valores individuales, excepto en las variables cualitativas de semillas donde

se representa el porcentaje poblacional de cada forma y distribución del ala obtenido a partir de la matriz original.

Dichas matrices poblacionales con 16 UTOs constituyen el punto de partida de los análisis multivariados (fenogramas, MST, MDS y ACP).

Asimismo partiendo de las matrices poblacionales se llevan a cabo las confrontaciones de los distintos grupos de caracteres (morfométricos, genéticos y geográficos) en el género según diversos Test de Mantel o análisis de correlación entre *matrices de distancia* (genética, taxonómica y geográfica) para determinar la correlación entre ellas en el conjunto de poblaciones de *Parolinia*.

### 3.5.2. Relaciones entre grupos de caracteres o variables. Análisis de correlación

Se llevan a cabo distintos análisis de correlación según los distintos niveles de estructuración de la biodiversidad macro y micro-morfológico-reproductiva y genética.

#### 3.5.2.1. Correlaciones de la biodiversidad morfológica

El total de las 171 variables morfológicas consideradas (153 macro-morfológicas y 18 micro-morfológicas) se someten a un análisis de correlación (Spearman o Pearson) con el fin de identificar las variables con mayores niveles de asociación y detectar posibles asociaciones genéticas co-adaptadas.

#### 3.5.2.2. Correlaciones de la biodiversidad morfológica con las variables implicadas en los sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva

Como ya se ha visto anteriormente (Capítulo II) las variables implicadas en los *sistemas de cruzamiento* incluyen tres caracteres de evaluación *indirecta* según atributos y recursos florales ( $N^{\circ}Grs/FI$ ,  $N^{\circ}Ovus/FI$ , *ratio P/O*) y 7 de los experimentos de polinización (evaluación *directa*) que incluyen el índice ISI de *incompatibilidad* y *tasa de autogamia S* ( $\% Cics/Infr$ ,  $ISI Frs$ ,  $ISI Ss$ ,  $ISI Frs \times Ss$ ,  $S Karron Frs$ ,  $S Karron Ss$ ,  $S Karron Frs \times Ss$ ).

Asimismo se incluyen las 7 variables implicadas (*ratio Fr/FI*, *ratio S/O*, *PERS*, *Peso humedo*, *Peso seco*,  $\% humedad$ ,  $\% germinación$ ,  $\% supervivencia$ , *ORS1*) en la evaluación de la *eficacia reproductiva* de las poblaciones naturales (Capítulo II) o porcentaje de flores que se transforman en *frutos* maduros con *semillas* viables que constituyen la nueva progenie y que conforman el *Éxito Reproductivo Pre-emergente* (PERS), el *Éxito Reproductivo Post-emergente* (PoERS) o porcentajes de germinación de semillas y/o supervivencia de plántulas y el *Éxito Reproductivo Global* (ORS).

#### 3.5.2.1.3. Correlaciones con los indicadores básicos de variabilidad genética

Asimismo se considera la correlación con 9 indicadores básicos de variabilidad genética obtenidos a partir de la técnica de electroforesis de *isoenzimas*, que como se ha visto anteriormente (Capítulo III) estiman la cantidad o niveles de diversidad dentro de las poblaciones y especies. Incluyen el porcentaje de *loci* polimórficos ( $P$ ), el número total de alelos ( $A_T$ ), el  $n^{\circ}$  medio de alelos por *locus* ( $A_l$ ), el  $n^{\circ}$  de alelos exclusivos ( $A_{ex}$ ), la heterocigosidad observada ( $H_o$ ), la heterocigosidad esperada ( $H_e$ ), los genotipos multilocus (GML), la tasa de alogamia ( $t$ ) y el índice de fijación ( $F$ ).

### 3.6. ANÁLISIS MULTIVARIANTE. SISTEMÁTICA Y TAXONOMÍA NUMÉRICA

La *Sistemática* o estudio científico de la BIODIVERSIDAD y de las relaciones entre los seres vivos permite que las clasificaciones dejen de ser meramente descriptivas y dirigen sus objetivos hacia la formulación de hipótesis acerca de las leyes y relaciones del grupo de organismos considerado. Sus fundamentos biológicos según el enfoque y tratamiento de los datos han estado divididos en dos tendencias o filosofías tradicionalmente irreconciliables (CRISCI, 1977; CRISCI & LOPEZ ARMENGOL, 1983): *feneticismo* y *cladismo*. El *feneticismo* (que asume las técnicas del análisis *multivariante* como *taxonomía numérica*) agrupa las distintas entidades taxonómicas según relaciones de similitud evaluada a través de una serie de caracteres o variables constituidos por distintos tipos de datos (generalmente morfométricos, aunque en la actualidad también genético-moleculares). El *cladismo* que tiene como finalidad construir árboles genealógicos o filogenéticos, que implican inferir tendencias evolutivas (polaridad) a los estados de los caracteres considerados, aunque actualmente hay técnicas que lo permiten de forma preliminar sin inferir polaridad.

A diferencia de los análisis univariantes donde se analiza cada variable independientemente, los análisis multivariantes atienden simultáneamente a dos o más variables, razón por la que se les califica como mucho más adecuados para analizar la realidad física y biológica del medio natural y de los seres vivos, en cuya configuración intervienen simultáneamente muchas variables (SNEATH & SOKAL, 1973; CRISCI & LOPEZ ARMENGOL, 1983; EVERITT & DUNN, 2001).

#### 3.6.1. Estadística multivariante, taxonomía numérica

En la *taxonomía numérica* (feneticismo), que asume los fundamentos del análisis *multivariante*, una vez que los datos se ordenan en una *matriz*  $n \times t$  se interpretan posteriormente mediante las diversas técnicas del análisis multivariante, cuya máxima resolución se obtiene en los niveles de jerarquía micro-taxonómica (interespecíficos e infraespecíficos o poblacionales).

Se ha demostrado que las técnicas de agrupación reflejan con mayor fidelidad las relaciones de máxima similitud entre taxones o poblaciones (UTOs). Por el contrario los análisis de ordenación se consideran menos fieles para los grupos muy relacionados, apenas distorsionando las relaciones de poca similitud (CRISCI & LOPEZ ARMENGOL, 1983).

En este trabajo para establecer las relaciones de similitud se llevan a cabo los análisis de datos mediante la aplicación de varios tipos de técnicas para minimizar así los efectos metodológicos, teniendo en cuenta el grado de *congruencia taxonómica* entre los resultados de las distintas técnicas dentro de un mismo o varios niveles de observación. Se emplean como técnicas de *agrupación* los fenogramas y Árboles de Expansión Mínima (MST), y como técnicas de *ordenación* el Análisis de Proximidad (MDS), Análisis Discriminante (AD) y Análisis de Componentes Principales (ACP).

Como evaluación preliminar de las relaciones filogenéticas en los taxones y poblaciones de *Parolinia* se hace una primera valoración mediante la aplicación de los métodos Neighbor-Joining o del vecino más próximo (NJ).

Para la aplicación de todas estas técnicas se han utilizado los programas SPSS, XLSTAT y NTSYS.

### 3.6.2. Relaciones de similitud y técnicas de agrupación: Fenogramas y MST

En los análisis de clasificación en grupos de jerarquía taxonómica (fenogramas), las agrupaciones de UTOs se basan en estimaciones matemáticas según su similitud morfológica determinada por coeficientes de distancia taxonómica o de similitud (SNEATH & SOKAL, 1973) que requieren la previa *estandarización* de los caracteres cuando han sido evaluados por sistemas métricos diferentes.

Los resultados de aplicar los coeficientes de distancia o similitud a la *matriz de datos*, se expresan en otra *matriz simétrica* txt llamada *matriz de distancia* o de *similitud*.

La representación gráfica de dichos *coeficientes* son los FENOGRAMAS que agrupan las distintas entidades formando *grupos* y *subgrupos*, en virtud de distintos criterios de *enlace* entre UTOs (SNEATH & SOKAL, 1973).

i) Uno de los criterios más sencillos, es el del colindante más próximo o *enlace simple*, en él que los dos primeros casos son los de coeficientes más cercanos y la distancia con el tercer caso, sería la mínima con alguno de los que ya forma el grupo, de modo que: la distancia entre dos grupos está determinada por la de sus elementos más cercanos. ii) Otro criterio contrapuesto al primero de los más usados, es el del colindante más lejano o *enlace completo*, en el que la distancia entre los dos primeros integrantes de un grupo ha de seguir siendo la mínima, pero con el tercero o entre dos grupos, la distancia la determinan sus puntos más alejados. iii) Como criterio intermedio y más habitual está el de *enlace medio* no ponderado (UPGMA), en el que se admite una nueva unidad a un grupo con la condición que no baje la media entre la distancia más próxima y la más lejana.

Cuando la representación de las agrupaciones da un orden lineal referido a las UTOs, constituye un análisis tipo Q y cuando está referido a los caracteres, constituye un análisis tipo R (SNEATH & SOKAL, 1973; HIDEUX, 1977).

Las *distorsiones* producidas se estiman por el cálculo del *coeficiente de correlación cofenética*  $r$  (Sokal & Rohlf en CRISCI & LOPEZ ARMENGOL, 1983). Consiste en comparar la *matriz de distancia*, con la *matriz cofenética* calculada a partir del fenograma construido por el NTSYS-pc (ROHLF, 1992). Se consideran tanto más válidos los que superan el 0.7 y no se consideran aceptables los valores menores a 0.5. En este estudio se elige el coeficiente de distancia en base al menor índice de distorsión (distancia Euclidiana) y se procede a la formación de los *fenogramas*, utilizando los métodos de ligamiento medio (UPGMA) y completo.

Asimismo para la representación gráfica de los *coeficientes* de distancia se utiliza el análisis de MST (*Minimum Spanning Tree*) que al mismo tiempo representa una medida de bondad del NTSYS (ROHLF, 1973 y 1975) valorando las distorsiones de las agrupaciones de las UTOs en las gráficas de las técnicas de ordenación (MDS y ACP).

### 3.6.3. Relaciones de similitud y técnicas de ordenación

Los métodos conocidos como *técnicas de ordenación*, permiten reducir las diferencias entre los datos originales de un espacio de  $n$  dimensiones ( $n$  caracteres x  $t$  UTOs) con la mínima pérdida de información.

#### 3.6.3.1. Análisis de Proximidad (MDS)

Constituyen una serie de técnicas que reducen las diferencias entre los datos originales de una matriz de similitud o *distancia* y los transformados de salida o matriz de *proximidad*, ordenándolos en un espacio limitado de dos o más dimensiones (ejes), creando nuevas

coordinadas o puntos. Es un método que analiza la matriz de *proximidad* de un grupo de UTOs a partir de una *matriz de similitud* o distancia. La diferencia entre los datos originales y los de salida, se usa como criterio de bondad para optimizar la ordenación de los grupos (*Stress* o *disparidad* de la representación resultante) cuyo mínimo valor se corresponde con la mejor representación según se aproxime a cero (0):  $\leq 0.05$  (casi perfecto), 0.06-0.10 (excelente), 0.11-0.15 (muy bueno), 0.16-0.20 (bueno), 0.21-0.40 (débil o regular) y  $> 0.40$  (pobre).

Se conocen dos formas o modelos de MDS (CHANDLER & CRISP, 1998): i) *Métrico* (MMDS) que transforma la distancia en disparidad según una función paramétrica absoluta, de *ratio* o intervalo MDS y ii) *No métrico* u *ordinal* (NMMDS) considerado el menos restrictivo y superior incluso a otras técnicas de ordenación como el ACP, que representa espacialmente las observaciones según el orden relativo, que a su vez puede ser *Ordinal I* (cuando las distancias espaciales se corresponden con los coeficientes de distancia) y *Ordinal II* (como el anterior pero considerando idénticas espacialmente las distancias del mismo rango). El modelo *Híbrido* (HMDS) intermedio entre los dos anteriores, se usa generalmente para datos ecológicos.

### 3.6.3.2. Análisis discriminante (AD)

El análisis discriminante (AD) es otra técnica de ordenación que puede considerarse como un tipo de *Análisis Factorial* que permite examinar las diferencias entre dos o más grupos de UTOs empleando un conjunto de *variables discriminantes*.

Matemáticamente el AD es igual al análisis de varianza multivariante de un factor (MANOVA). La diferencia radica en que el AD pone mayor énfasis y atención en como se definen los grupos de *variables discriminantes* y los FACTORES, *dimensiones* o *ejes* donde se diferencian los taxones, mientras que en MANOVA la variable de grupo es la variable independiente (cualitativa) y las *variables discriminantes* se consideran como variables dependientes (CAMACHO ROSALES, 1995).

Los objetivos principales de este análisis están en: 1º) Determinar la combinación de *variables discriminantes* que maximiza la *diferencia* entre los *grupos previamente establecidos* y 2º) Predecir la pertenencia a un grupo según las *variables discriminantes*.

El objetivo principal de este análisis es encontrar las *dimensiones* o *ejes* que separan al máximo los grupos, que a su vez dependerá de la buena *selección* de los *grupos* y de las *variables*. Se llama *funciones discriminantes* (FACTORES) a las combinaciones lineales de las variables que definen las diferencias entre los grupos según las dimensiones (factores o ejes).

Cuando existe un gran número de variables, el AD se emplea desde un punto de vista básicamente exploratorio para elegir las variables con mayor valor diagnóstico o discriminante.

Este análisis tiene la ventaja de no ser particularmente sensible a la violación del supuesto de normalidad y permite el empleo de algunas variables cualitativas nominales. Cuando mayor es el tamaño de los grupos, menor ha de ser la preocupación por la robustez del procedimiento.

Los principales pasos del AD se resumen en: 1º) Selección de variables; 2º) Significación de los FACTORES o funciones discriminantes (existencia de diferencias significativas entre los grupos cuya significación se halla por el *estadístico de Bartlett* y la significación para cada variable se obtiene por la *F de Snedecor* con el valor de la *lambda* de cada variable; 3º) Interpretación de los FACTORES o *funciones discriminantes* (número de factores o funciones significativas y 4º) Interpretación de los grupos en el espacio discriminante.



### 3.6.3.3. Análisis de Componentes Principales (ACP)

Entre las modalidades más empleadas en las técnicas de ordenación se encuentra el *análisis factorial*, que para variables discretas se denomina *análisis factorial* de correspondencias y para variables continuas, *Análisis de Componentes Principales* (HILL & SMITH, 1976; HIDEUX, 1977; CRISCI & LOPEZ ARMENGOL, 1983; LAGARDE, 1983). Estos métodos siguen el camino de las técnicas R que parten de una *matriz de similitud* entre caracteres, pero la representación gráfica final se refiere a relaciones entre UTOs, como las técnicas Q. A partir de la *matriz de datos*, se puede generar pues, gráficas de UTOs o de caracteres en planos constituidos por dos o tres de los cinco primeros Ejes Factoriales o vectores ya que se considera que la información de los tres primeros ejes es suficiente.

El *Análisis de Componentes Principales* (ACP) es una de las modalidades más conocidas del análisis factorial. Es un método de ordenación que representa relaciones entre grupos de caracteres o variables, supuestamente relacionadas por un número pequeño de *factores* relativamente independientes, pero no directamente observables. El objetivo es obtener estos *factores* subterráneos que explican *correlaciones* entre los caracteres utilizados, y al mismo tiempo informan de la contribución de los mismos a cada factor. Se han de destacar tres etapas:

1ª) Cálculo de la *matriz de correlación* para los caracteres a partir de la *matriz de datos*.

2ª) *Extracción de los Factores* necesarios para explicar el modelo de correlación utilizando el *Análisis de Componentes Principales* (ACP), en el que se llama *componente principal* al factor cuya combinación lineal de caracteres representa la mayor variabilidad de la muestra; el *segundo componente principal*, no correlacionado con el primero se interpreta independientemente y se refiere al factor que informa de la siguiente varianza; el tercero igual, y así sucesivamente.

La denominación de *eigenvalor* o *raíz latente*, se refiere a la varianza que explica cada factor o componente principal y que representa el sumatorio de las varianzas de cada uno de los caracteres de ese factor y es diferente en cada uno de los factores. Para decidir el número de factores que representan los datos, se evalúan los *eigenvalue* de valor  $>1$  por representar una varianza superior a la de los caracteres.

3ª) La tercera fase se refiere a la distribución espacial y *rotación* (XLSTAT) y/o *proyección* (NTSYS) que tiene como finalidad la transformación de los *Factores* en *Ejes* para hacerlos interpretables. Su objetivo es transformar las matrices de correlación en otras más fáciles de interpretar admitiendo varios modelos de rotación.

La *proyección* de las UTOs en el espacio usa los valores o pesos de los caracteres en cada factor (*Factor loading*) para calcular las *posiciones* de las UTOs según los tres primeros componentes (matriz de proyección del NTSYS o *Factor Score* y matriz de coordenadas en el XLSTAT 8.0) que se pueden representar *gráficamente* tanto en un espacio bidimensional como tridimensional.

En la *rotación ortogonal*, cuando los ejes factoriales se mantienen en ángulos rectos, se considera que los factores no están correlacionados, se interpretan independientemente y se simplifican los coeficientes (pesos) observando un incremento de *pesos* grandes y pequeños, de manera que algunos caracteres resultan más relacionados con los factores.

Esta rotación emplea varios algoritmos, pero se destaca solo el más común o método *varimax* que minimiza el número de caracteres con pesos altos para facilitar la interpretabilidad de los factores.

La disposición espacial de las UTOs muestra el valor discriminatorio de cada factor, eje o componente.

Como medida de *distorsión*, se calcula el *Coefficiente de Correlación Cofenético "r"* por el programa NTSYS, calculando la distancia Euclidiana de la matriz de Proyección (entre UTOs) que se compara con la correspondiente *Matriz de Distancia* entre pares de UTOs.

### 3.6.4. Relaciones filogenéticas preliminares de los taxones y poblaciones. Método Neighbor-Joining

Este método del *vecino más próximo* (NJ) fue propuesto y desarrollado por SAITOU & NEI (1987) para estimar árboles filogenéticos a partir de una matriz de distancias uniendo las UTOs más cercanas (vecinos) que unidas secuencialmente minimiza la longitud total del árbol. El algoritmo se parece a la parsimonia o *distance Wagner* (FARRIS, 1972).

Procedimiento: **1º.** Se calcula una nueva matriz de distancias (HTUs) donde cada HTU representa la UTO original (método *unweighted* de GASCUEL, 1997), escogiendo como primeros vecinos (*nodo interno*) al par de HTUs con el menor valor (más negativos). El nuevo nodo se forma estimando la *longitud de las ramas* que lo unen al *nodo interno* y HTUs restantes. El *algoritmo NJ* estima la longitud de cada *rama* pudiendo considerar valores *negativos* que pueden dar lugar a longitudes cero y árboles con ramas desiguales (en los cuales las distancias no tienen por qué ser *ultramétricas*). **4º.** Se estiman secuencialmente las distancias del nodo interno al resto de HTUs. **5º.** Se inicia de nuevo el proceso pero se reduce en 1 el número total de HTUs considerado hasta que se termine. El programa NTSYS produce *gráficas sin rotación* aunque proporciona métodos alternativos para rotar los árboles:

- MIDPOINT. Es el método más apropiado cuando el grupo de organismos asume una divergencia con igual *ratio* evolutivo a partir de un ancestro común.

- OUTGROUP. Por este método en el que se designa una UTH como *outgroup del resto*, el programa sitúa la raíz (*root*) u origen en el punto medio que une la rama del *outgroup* al resto de las UTOs.

Entre las ventajas: **1ª.** Método rápido. **2ª.** Puede manipular un gran número de OTU's. **3ª.** No requiere un tasa evolución constante entre los OTU's, la matriz de sustitución no tiene que tener distancias ultramétricas. Entre las DESVENTAJAS: **4º.** La información de las uniones secuenciales es reducida, produciendo solo un árbol posible fuertemente dependiente del modelo de evolución usado y las distancias entre dos OTUs deben tener en cuenta a las demás (cumplir la 4ª condición).

### 3.6.5. Comparación de matrices o niveles estructurales de las poblaciones naturales

Para un grupo de muestras determinado, representado en este caso por las poblaciones naturales de las especies de *Parolinia*, la comparación de dos matrices que representan dos grupos de caracteres especialmente implicados en un grupo taxonómico, puede constituir un test capaz de generar algunas hipótesis acerca de la relación entre los grupos de caracteres implicados en cada matriz. Estos métodos también pueden evaluar las distorsiones (robustez o bondad) producidas por las diversas técnicas multivariantes empleadas (STUESSY, 2003; CRISCI, 2006 a, b).

#### 3.6.5.1. Pruebas de robustez de los análisis multivariantes

**3.6.5.1.1. Fenogramas.** Las distorsiones producidas por estas técnicas de agrupación se estiman por el cálculo del coeficiente de *correlación cofenética r* (Sokal & Rohlf en

CRISCI & LOPEZ ARMENGOL, 1983) que consiste en comparar la matriz de distancia taxonómica con la matriz cofenética calculada a partir del fenograma construido.

3.6.5.1.2. *ACP*. Como medida de distorsión, se calcula la distancia euclidiana entre UTOs a partir de la matriz de proyección o *factor score* (coordenadas de las observaciones o UTOs) que se compara posteriormente con la matriz de distancia inicial entre UTOs, por el cálculo del coeficiente  $r$  de correlación cofenético (ROHLF, 1988).

No se consideran aceptables los valores de  $r$  por debajo de 0.5 y se consideran tanto más válidos los que superan el 0.7.

### 3.6.5.2. *Test de Mantel. Comparación de grupos de caracteres*

Para valorar el grado de relación entre las dos matrices o dos grupos de caracteres, no son posibles los test clásicos de análisis de correlación (paramétricos y no paramétricos) toda vez que los valores al menos de una de las matrices (distancia genética o taxonómica) no son absolutamente independientes, violando las condiciones de aplicación de los mismos.

Se usan entonces los test de permutación de datos que reordenan o redistribuyen los datos de una de las matrices según un determinado número de permutaciones calculando luego un estadístico según el coeficiente de correlación de Pearson (variables normales) o de Spearman (variables ordinales) entre las dos matrices. Los valores de  $p$  consideran todas las permutaciones de las filas y columnas (de una de las dos matrices) bajo la hipótesis nula  $H_0$  (que presupone la no correlación ó  $r=0$ ) en la que cada permutación tiene la misma probabilidad. Cuando  $n>10$  el cálculo del estadístico se hace imposible para todas las permutaciones y entonces se toma para un  $n^\circ$  de permutaciones al azar, tanto más preciso cuanto mayor sea. El cálculo del estadístico  $Z$  de Mantel considera como  $H_0$  que no hay correlación ( $r=0$ ). Si  $p<0.05$  ( $\alpha$ ) se rechaza  $H_0$  y hay correlación entre las dos matrices o grupos de caracteres.

El uso del llamado test de Mantel parcial, que contempla la correlación simultánea con una tercera matriz o grupo de caracteres, no se considera correcto porque los valores de  $p$  no indican la posibilidad de cometer un error tipo I de rechazar la  $H_0$  verdadera (RAUFASTE & ROUSSET, 2001).

### 3.6.6. **Taxonomía numérica, congruencia taxonómica y niveles estructurales**

El concepto de *congruencia taxonómica* se refiere al grado de correspondencia entre los resultados de las distintas técnicas empleadas o distintas clasificaciones relativas al mismo grupo de organismos. Surge ante la necesidad de investigar las causas de las diferencias entre ellas después del análisis de los distintos grupos de caracteres (niveles estructurales) que debieran resolver las "mismas agrupaciones taxonómicas" (CRISCI & LOPEZ ARMENGOL, 1983; STUESSY, 2003; CRISCI, 2006 a, b).

Para la técnicas fenéticas, se han determinado dos tipos de causas de incongruencia, biológicas y metodológicas. Esto quiere decir que las incongruencias que se producen en los resultados finales, se deben por un lado, a posibles fenómenos biológicos como la plasticidad fenotípica, mutaciones somáticas, diferentes presiones de selección, evolución en mosaico, velocidades de evolución diferentes en caracteres distintos y otros. Por otro lado, también se contempla que las alteraciones se pueden introducir en alguno de los pasos de las técnicas empleadas.

Con respecto a la taxonomía clásica, las técnicas numéricas se consideran más objetivas, aunque en términos absolutos tal objetividad no exista dada la ineludible intervención de la

subjetividad en pasos claves como, elección de UTOs y caracteres, codificación de los mismos, etc. Aún así, como ventajas de dichas técnicas se debe señalar la exigencia de una observación minuciosa, definición clara de los caracteres, interpretación de los resultados como generadores de hipótesis, planteando nuevos problemas o replanteando los viejos con otro enfoque, y como de las más importantes, la clasificación obtenida como prueba fácilmente repetible por la precisión en los pasos taxonómicos.

### **3.6.7. Tiempos de divergencia. Relaciones teóricas entre la distancia genética, distancia taxonómica y el tiempo evolutivo de ambas.**

De la misma manera que para los datos aloenzimáticos (Capítulo III), se puede estimar el *tiempo de divergencia* ( $t$ ) o *tiempo evolutivo* a partir de la *distancia taxonómica* ( $D_T$ ) entre poblaciones obtenida de los caracteres morfológicos, partiendo de la tasa de mutación espontánea ( $\alpha$ ) de los caracteres métricos o cuantitativos, estimada en 1/1000 ( $\alpha=10^{-3}$ ) por generación (BARRET & KOHN, 1991). Tomando como punto de partida la ecuación de NEI (1987):  $t= D_T/2\alpha =D_T \times 1000/2= 500 \times D_T$ .



## CAPÍTULO IV



## Resultados

## 4. RESULTADOS

---

En los análisis de los distintos NIVELES DE BIODIVERSIDAD MORFOLÓGICA de las especies de *Parolinia*, se integran los estudios de biodiversidad macro y micro-morfológica y Biología Reproductiva con el fin de identificar *micro-marcadores morfológico-reproductivos* que “discriminen” a las especies y ayuden a evaluar los niveles de biodiversidad de las especies más restringidas frente a las más ampliamente distribuidas.

### 4.1. ANÁLISIS DE CARACTERES MORFOLÓGICOS Y CORRELACIONES

Antes de proceder a los análisis multivariantes, los datos numéricos de cada *grupo* de *caracteres* se someten a las pruebas de distribuciones de frecuencias o test de ajuste para confirmar su naturaleza o pertenencia a distribuciones teóricas de frecuencias y verificar cuando hay diferencias significativas entre las medias de los distintos grupos (ANOVA). Estas pruebas no sólo justifican la validez de los análisis posteriores, sino que también valoran la representatividad de los muestreos en cada población y pueden verificar la presencia de *ecotipos* no fijados genéticamente. En teoría los *análisis de correlación* además de permitir la identificación de las variables especialmente correlacionadas con mayores niveles de asociación, como posibles asociaciones genéticas co-adaptadas, señalarían al mismo tiempo, los caracteres que se podrían eliminar del análisis multivariante (PERNY, TRIBSCH, STUESSY & MARHOLD, 2005).

Se consideran 171 caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos que se encuentran más implicados en la evaluación de los niveles de biodiversidad y discriminación de los taxones y poblaciones del género *Parolinia*. Los caracteres macro y micro morfológicos incluyen generalmente variables cuantitativas (continuas y discretas) y en algunos casos variables cualitativas ordinales (continuas) y también discretas.

Las 24 variables VEGETATIVAS incluyen aspectos relacionados con el *porte de los individuos* (altura, diámetros y ramificaciones) y con las *hojas* (longitud y ratios). Las 129 variables REPRODUCTIVAS incluyen 51 caracteres para la FLOR (apertura, diámetros, orificio, sépalos, pétalos (con 11 variables cualitativas), 22 para el androceo (filamentos y anteras dehiscentes) y gineceo (estigma, estilo y ovario). Para la infrutescencia y fruto o SILICUA, de los 35 caracteres analizados, 33 pertenecen a la *silicua* (valvas, cuernos o astas y divisiones de los mismos). En las SEMILLAS con 10 caracteres en total se consideran cuatro variables cualitativas. Los 18 MICRO-CARACTERES incluyen 6 variables métricas para el androceo (talla polínica y anteras indehiscentes), tres para los *recursos del androceo* (número de granos por antera lateral, antera media y flor) y una para los *recursos del gineceo* (número de óvulos). En el gineceo los caracteres de las *papilas estigmáticas* incluyen una variable cuantitativa y 6 cualitativas binarias de ausencia-presencia (discretas).

#### 4.1.1. Pruebas de ajuste y análisis de varianza

En cada *grupo* de *caracteres*, los datos obtenidos en cada población natural a niveles infra individuales (flor, fruto, semillas) ordenados en una serie de *matrices originales* han sido testados a las distribuciones teóricas de frecuencias (normal) según el test K-S. Asimismo estos valores infra-individuales, se han sometido a un análisis de varianza ANOVA (Anexo 4.1).

#### 4.1.1.1. Test de Kolmogorov & Smirnov (K-S)

Los resultados de este test se expresan en las Tablas del Anexo 4.1. En ellas se puede observar que los valores del test que señalan ajuste a una curva normal, corresponden a poblaciones cuyo rango supera tres clases de valores, o no superando las tres clases, sus respectivas frecuencias extremas han superado asimismo valores superiores a tres. En los casos excepcionales en los que una variable no se ajusta a una distribución normal en alguna población, se considera que es debido a distorsiones o ruidos introducidos en la toma de muestras ya que los mismos datos se ajustan para la mayoría de las poblaciones. Posteriormente, en los análisis multivariantes, se tratan como si siguieran una distribución normal.

#### 4.1.1.2. Análisis de varianza paramétrico (ANOVA) y no paramétrico (K-W)

La diferencia significativa entre las medias de los distintos grupos o niveles, infra e individual se lleva a cabo con un *análisis de varianza* de un solo factor (ANOVA). Cuando el valor obtenido  $>\alpha$  (grados de libertad y nivel de significación) se rechaza la  $H_0$  que postula que las *varianzas de los grupos no son significativamente y estadísticamente* diferentes (Anexo 4.1).

Se han testado las biometrías de la flor de los individuos de las poblaciones naturales en relación a los valores biométricos de los individuos cultivados (JBCVC) con un análisis de varianza (ANOVA). Como estos análisis señalan que las diferencias son significativas en cada población, quiere decir que dichos caracteres dependen de las variables ambientales y por tanto no existen *ecotipos* fijados genéticamente. Consecuentemente los análisis posteriores multivariantes de cada población, se verificarán con los individuos silvestres y los cultivados conjuntamente, toda vez que la variabilidad dependerá de las distintas manifestaciones ambientales.

### 4.1.2. Correlaciones de la biodiversidad macro y micro-morfológica

En este análisis de correlación se consideran los 171 caracteres morfológicos (vegetativos y reproductivos) que se encuentran más implicados en la evaluación de los niveles de biodiversidad de los taxones y poblaciones del género *Parolinia*. En la flor se han incluido los caracteres implicados en los recursos del androceo y gineceo (evaluación indirecta de los *sistemas de cruzamiento*) como la talla de las *anteras indehiscentes* (medias y laterales), *número de granos de polen*, *número de óvulos*, *ratio P/O* y *talla polínica* y otros atributos florales ya contemplados parcialmente en el capítulo II (*sépalos*, *pétalos*, *anteras* y *ovario*) junto con caracteres *micro-morfológicos* de las *papilas estigmáticas*.

Los resultados del análisis de correlación (Spearman) entre las variables de biodiversidad morfológica, se muestran por grupos de caracteres (Anexo 4.1). Solamente se han considerado importantes los coeficientes ( $r$ ) que superan el 0.7 con alguna excepción en el nivel de significación  $\alpha=0.05$  y se representan gráficamente en el texto.

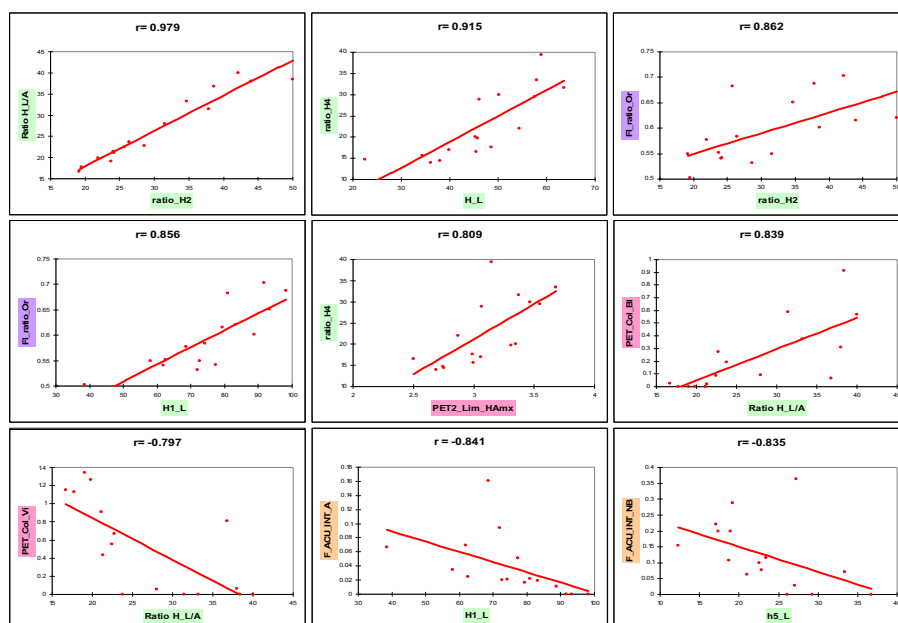
#### 4.1.2.1. Correlaciones de los caracteres vegetativos (porte de los individuos y hojas)

De los 7 caracteres vegetativos considerados, merece destacar la fuerte correlación entre los *ratio longitud/ancho (L/A) de las hojas* ( $r=0.979$ ).

Los dos *diámetros de los individuos*, que no se correlacionan con la altura (quizás porque también dependen de la edad de los mismos) lo están fuertemente con el número de *tallos basales* ( $r=0.797$ ). También merece destacar la correlación positiva de la *altura máxima de los individuos* con la altura de la *primera ramificación* ( $r=0.718$ ).

Los dos *diámetros de los individuos*, que no se correlacionan con la altura (quizás porque también dependen de la edad de los individuos) lo están fuertemente con el número de *tallos basales* ( $r=0.797$ ). También merece destacar la correlación positiva de la *altura máxima de los individuos* con la altura de la primera ramificación ( $r=0.718$ ).

La *longitud de las hojas* está altamente correlacionada con los *ratio L/A* ( $r=0.900-0.706$ ) pero no con los anchos que solo se correlacionan fuertemente entre sí ( $r=0.953-0.788$ ).



#### - Caracteres vegetativos y flor

El *diámetro de los individuos* se encuentra significativamente correlacionado con los *diámetros de la flor* ( $r=0.726, 0.712$ ), *del orificio floral* ( $r=0.7$ ) y *pétalos (ancho del limbo)* ( $r=0.680$ ). Merece destacar las correlaciones entre el *ratio* y *longitud* de las *hojas* con el *orificio floral* ( $r=0.862, r=0.856$ ), con la *forma o altura del ancho máximo del limbo* ( $r=0.809$ ), *pétalos blancos* ( $r=0.839$ ) y *negativa con los violetas* ( $r=-0.797$ ).

#### - Caracteres vegetativos, fruto o silicua y semillas

El *diámetro de los individuos* se encuentra significativamente correlacionado (negativamente) con la *longitud de los apéndices de los cuernos* ( $r=-0.715, -0.762$ ).

La *longitud y ratios de las hojas* con el *largo y ancho de los apéndices de las astas* ( $r=-0.841, r=-0.823$  y  $-0.814$ ), *número de divisiones terminales* ( $r=-0.815, r=-0.804$  y  $-0.835, r=-0.815$ ) y *ángulo de los cuernos o astas* ( $r=-0.788$ ).

#### - Caracteres vegetativos, micro-caracteres de la flor, fruto y semillas

Los *caracteres vegetativos* no presentan ninguna correlación destacable con los *micro-caracteres de la flor* ni con los *caracteres del fruto y semillas*.

#### 4.1.2.2. Correlaciones de los caracteres de la flor

Además de las correlaciones de los caracteres vegetativos y la flor, destacan como asociaciones más fuertes, las de los *SÉPALOS: longitud y forma o altura del ancho máximo* ( $r=0.994-0.968$ ) y *PÉTALOS* ( $r=0.971-0.938$ ) con la *longitud de la uña* (que concuerda justamente con el largo del *sépalos* (Fig.4.4) más que con la longitud total ( $r=0.926-0.906$ )).

- La *apertura floral* o *ángulo de los sépalos* se encuentra fuertemente correlacionada con el *ratio Pétalo/Sépalos* ( $r=0.944$ ) o *porción visible de los pétalos (limbo)* y *negativamente*



con los *sépalos* ( $r=-0.874$  y  $-0.818$ ), *pétalos* ( $r=-0.841$ ), *pétalos acanalados* ( $r=-0.800$ ), *anteras dehiscentes* ( $r=-0.953$  y  $-0.918$ ) y con el *ancho del estigma* ( $r=-0.821$ ).

- El **diámetro de la flor** está correlacionado con el *orificio* ( $r= 0.841- 0.835$ ) y con el *ancho del limbo* de los *pétalos* ( $r=0.888-0.853$ ).

- Las biometrías de los **sépalos** (longitud, ancho y forma) están fuertemente correlacionadas con la de los *pétalos* principalmente con la *uña*, *pétalos revolutos* ( $r=0.929-0.902$ ), longitud de *anteras dehiscentes* ( $r=0.947-0.700$ ) y con las biometrías del *estigma* sobretodo con el ancho ( $r=0.906-0.812$ ). Negativamente con el limbo o *ratio Pétalo/Sépalo* ( $r=-0.874$  y  $-0.803$ ).

- En las biometrías de los **pétalos**, la mayor correlación se alcanza entre las *uñas* y *sépalos*. La *longitud de los pétalos* está más altamente correlacionada con los *pétalos revolutos* ( $r=0.827-0.782$ ), *filamentos estaminales* ( $r=0.929-0.859$ ), *ovario* ( $r=0.815$ ) y con el *estigma* más con el alto ( $r=0.826$ ) que con el ancho ( $r=0.779$ ) al revés de los *sépalos*.

Entre las variables cualitativas de los *pétalos* destacan las correlaciones de naturaleza (*ondulada*, *acanalada* y *revoluta*) donde los *pétalos ondulados* se desmarcan de los *acanalados* y *revolutos*. Mientras los *ondulados* se correlacionan negativamente con las *anteras dehiscentes* ( $r=-0.809$ ), los *acanalados* y *revolutos* se correlacionan positivamente ( $r=0.818$  y  $0.821$ ). Los *revolutos* a su vez se correlacionan fuertemente con el ancho del *estigma* ( $r= 0.859$ ) más que con el largo ( $r=0.822$ ) como los *sépalos*.

- El *ratio Pétalo/Sépalo* (parte visible del pétalo o limbo) se observa más altamente correlacionado con los *sépalos* y *uña* ( $r=-0.850$  y  $-0.806$ ) que con los *pétalos* ( $r=-0.650$ ). Se correlaciona positivamente con los *pétalos ondulados* ( $r=0.797$ ) y negativamente con los *acanalados* y *revolutos* ( $r=-0.779$  y  $-0.776$ ).

- Las **anteras dehiscentes** están más fuertemente correlacionadas (negativamente) con el *ratio Pétalo/Sépalo* ( $r=-0.959$  y  $-0.903$ ) y *apertura floral* que con los *sépalos* y *uña* (positivamente), *pétalos ondulados*, *revolutos* y *acanalados* (ya mencionadas) y con el *estigma* ( $r=0.853-0.774$ ).

- El **estigma** se correlaciona fuertemente con la *apertura floral*, biometrías de los *sépalos* (principalmente el ancho) y longitud de los *pétalos* (principalmente el alto). El ancho más con los *pétalos revolutos* y *anteras dehiscentes*, todos ya mencionados. Negativamente con el *ratio Pétalo/ Sépalo* ( $r=-0.788$ ) y *anteras dehiscentes*.

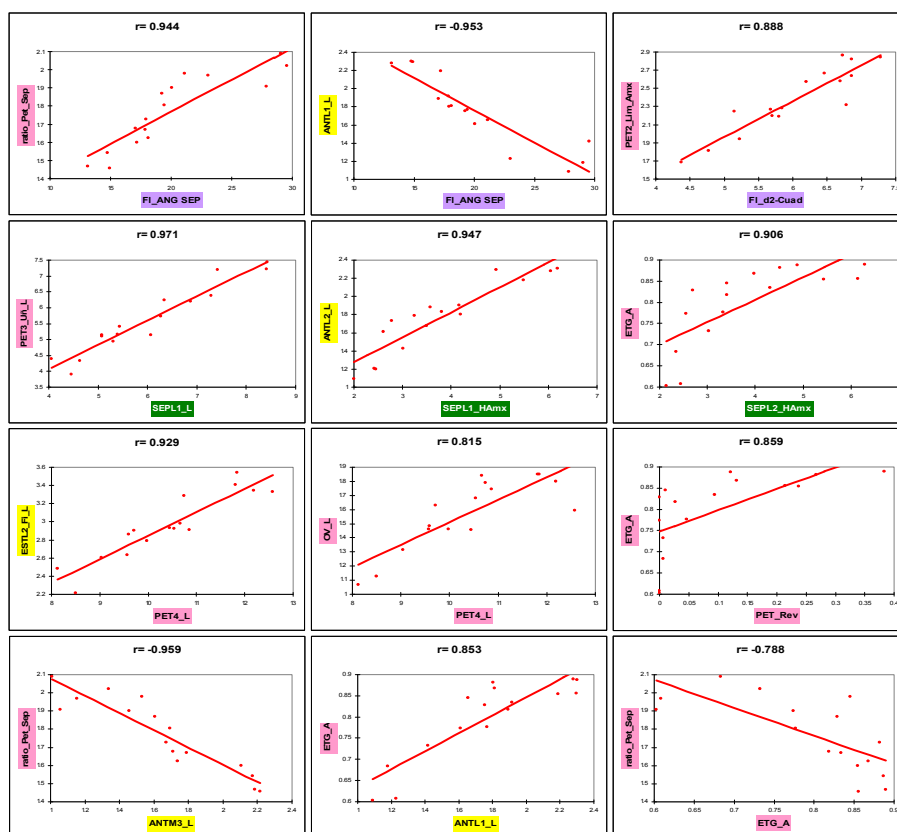
Estas correlaciones ponen de manifiesto que las poblaciones de *flores más abiertas* tienen los *sépalos*, *pétalos* y *anteras* más cortos, los *estigmas* más estrechos y los *pétalos* más amplios y *ondulados*; estas poblaciones de flores más abiertas suelen tener *limbos* más largos y sobresalientes, *cálices*, *uñas* y *anteras* más cortas, presentando generalmente los orificios florales mayores. Las poblaciones de *flores más cerradas* con los *cálices* y *uñas* más largos suelen tener los *pétalos* más largos y *acanalados* o poco sobresalientes y/o *revolutos*, *anteras* más largas y *estigmas* más anchos. Suelen albergar también filamentos estaminales y ovario más largos.

- *Caracteres de la flor y recursos del androceo y gineceo*

Entre estos dos grupos de caracteres hay que destacar las más altas correlaciones entre la *apertura floral* con el *número de granos por flor* ( $r=-0.947$ ) y la de la altura del ancho máximo de los *sépalos* (forma) con el *número de granos por antera* ( $r=0.941$ ). Las poblaciones con flores más abiertas tienen *anteras indehiscentes* más cortas y menos pólenes. Las de *anteras* más largas tienen más pólenes, *cálices* mayores, más óvulos y papilas más largas.

La **apertura de la flor** está fuertemente correlacionada negativamente con el  $n^\circ$  de granos por flor y antera ( $r=-0.947$  y  $-0.888$ ),  $n^\circ$  de óvulos ( $r=-0.842$ ) y con el largo de las anteras indehiscentes ( $r=-0.815$  y  $0.812$ ).

La longitud de los **sépalos** se correlaciona fuertemente con el  $n^\circ$  de granos por antera y por flor ( $r=0.929$  y  $0.900$ ) así como con el  $n^\circ$  de óvulos ( $r=0.838$ ), longitud de anteras indehiscentes ( $r=0.876$ ) y de las papilas estigmáticas ( $r=0.812$ ). La forma de los sépalos (altura del ancho máximo) se correlaciona fuertemente con el  $n^\circ$  de granos por antera y flor ( $r=0.941$  y  $0.909$ ),  $n^\circ$  de óvulos ( $r=0.837$ ), longitud de anteras indehiscentes ( $r=0.874$ ) y de las papilas ( $r=0.826$ ). El ancho máximo de los sépalos, también está correlacionado positivamente con el  $n^\circ$  de granos por antera y flor ( $r=0.868$  y  $0.850$ ) y  $n^\circ$  de óvulos ( $r=0.831$ ).

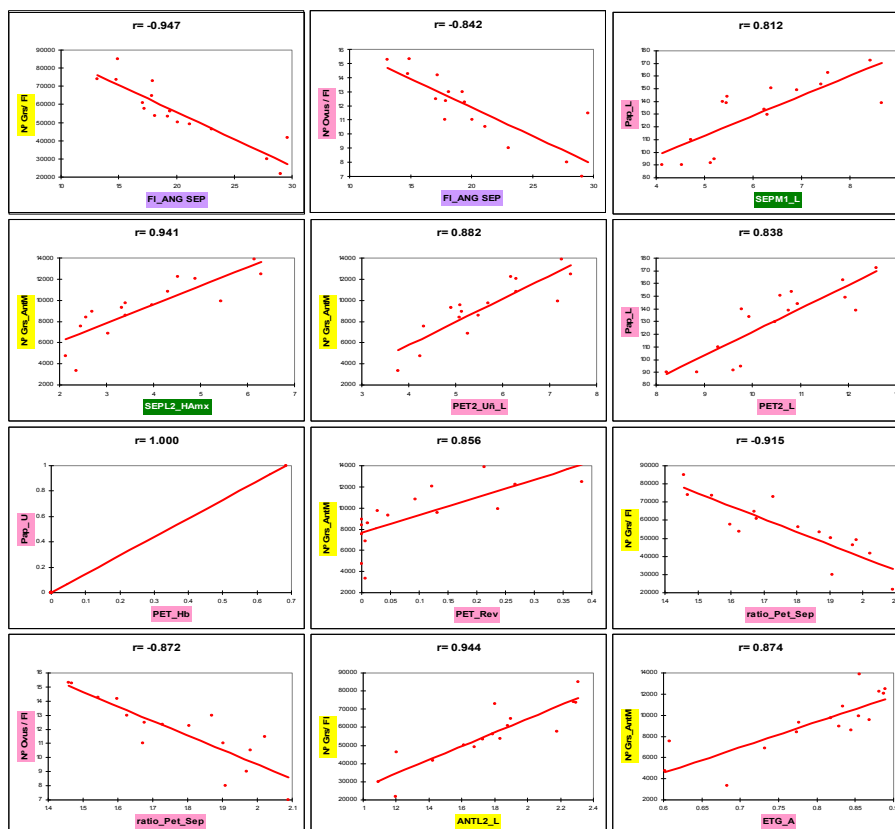


En las biometrías de los **pétalos**, la uña, está más fuertemente correlacionada con el  $n^\circ$  de granos de polen por antera y flor ( $r=0.882$  y  $0.859$ ) que la longitud total y también más fuertemente correlacionada con las anteras indehiscentes ( $r=0.879$ ) y número de óvulos por flor ( $r=0.789$ ). La longitud total de los pétalos está más fuertemente correlacionada con las papilas estigmáticas ( $r=0.838$ ). Caracteres cualitativos como los pétalos horizontal bajos están fuertemente correlacionados con la forma U de papilas estigmáticas ( $r=1.000$ ). Los pétalos acanalados alcanzan la más alta correlación con las anteras indehiscentes ( $r=0.794$ ) y los revolutos con el número de pólenes por antera y flor ( $r=0.856$  y  $r=0.804$ ) y número de óvulos ( $r=0.706$ ).

El ratio **pétalo/sépalo (limbo)** alcanza la más alta correlación (negativa) con el  $n^\circ$  de granos por antera y flor ( $r=-0.912$  y  $-0.915$ ),  $n^\circ$  de óvulos ( $r=-0.872$ ) y longitud de las anteras indehiscentes ( $r=-0.791$ ).

Las **anteras dehiscentes** están fuertemente correlacionadas con el número de granos por antera y flor ( $r=0.944-0.941$ ), anteras indehiscentes ( $r=0.891-0.841$ ), nº de óvulos ( $r=0.890-0.866$ ) y con la longitud de las papilas estigmáticas ( $r=0.756$ ).

El **estigma** (generalmente el ancho) alcanza las más fuertes correlaciones con los óvulos por flor ( $r=0.838$ ) y pólenes por antera y flor ( $r=0.874-0.829$ ).



- Caracteres de la flor, fruto y semillas

En las relaciones de la flor con las **silicuas** hay que destacar la fuerte correlación (negativa) entre el *ratio del orificio floral* con la presencia de *apéndice intermedio en los cuernos* y *ángulo-2* ( $r=-0.811$  y  $-0.829$ ), la *apertura floral* con la *talla de los cuerno* ( $r=-0.618$  y  $r=-0.671$ ), el *ancho de los sépalos* con el *de los cuernos* ( $r=0.868-0.782$ ) y del *apéndice mayor* ( $r=0.797$ ). La forma de los *pétalos* (limbo) negativamente con las *divisiones de los cuernos* ( $r=-0.780$ ) y *pedúnculo del fruto* ( $r=0.771$ ).

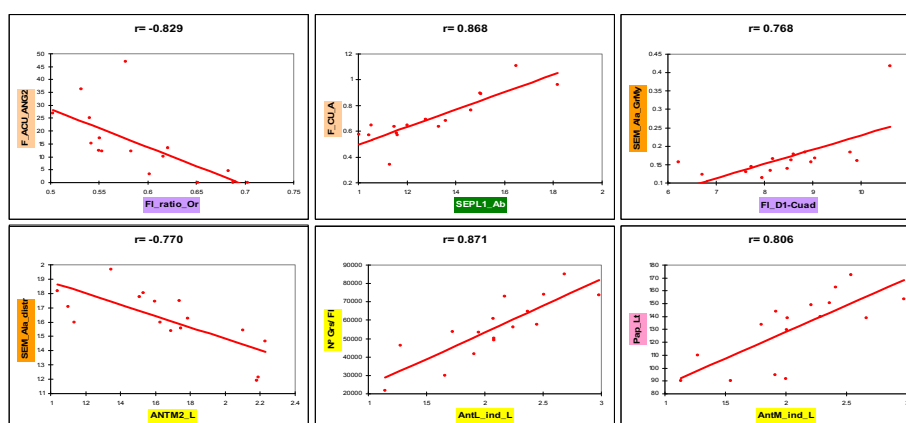
En las relaciones de la *flor* con las **semillas** merece destacar el *diámetro mayor de la flor* que está fuertemente correlacionado con el *ancho mayor del ala de las semillas* ( $r=0.768$ ).

Asimismo la *apertura floral* con el *contorno del ala* ( $0.718$ ) y negativamente con las *semillas cuadradas* ( $r=-0.618$ ). Los *sépalos* están correlacionados positivamente con las *semillas cuadradas* ( $r=0.700$ ) y negativamente con el *ratio de las semillas* y *contorno del ala* ( $r=-0.644$  y  $-0.690$ ). El *ancho de los pétalos* se correlaciona positivamente con el *grosor mayor del ala* ( $r=0.744$ ), con la *talla de las semillas* ( $r=0.632$ ) y los *pétalos ondulados* negativamente con las *semillas cuadradas* ( $r=-0.650$ ).

El *ratio Pétalo/Sépalo* (limbo) se correlaciona positivamente con el *contorno del ala* ( $r=0.759$ ), con la *talla de las semillas* ( $r=0.529$ ) y negativamente con las *semillas cuadradas* ( $r=-0.591$ ). La *longitud de las anteras dehiscentes* se correlaciona negativamente con el *contorno del ala de las semillas* ( $r=-0.770$ ) y positivamente con las *semillas cuadradas* ( $0.653$ ).

#### 4.1.2.3. Correlaciones de los recursos del Androceo y Gineceo

Además de la máxima correlación entre la *apertura de la flor* y *nº de granos por flor* ( $r=-0.947$ ) ya mencionados en el apartado de la *flor*, merece destacar la ausencia de correlaciones destacables con los caracteres vegetativos, fruto y semillas. Las más altas correlaciones corresponden al *número de granos por flor*, con el de las *anteras medias* ( $r=0.988$ ) más que con el de las *laterales*, como también las correlaciones entre las longitudes de las *anteras indehiscentes medias* y *laterales* ( $r=0.985$ ).



Las longitudes de las **anteras indehiscentes** están fuertemente correlacionadas con las **dehiscentes** ( $r=0.891$ ), número de *granos por antera* y *flor* ( $r=0.871-0.824$ ), longitud de las *papilas estigmáticas* ( $r=0.806$ ) y número de *óvulos por flor* ( $r=0.723$ ).

El **número de granos** por antera y flor está fuertemente correlacionado con el *nº de óvulos* ( $r=0.823-0.756$ ), *ratio Polen/Óvulo* ( $r=0.797$ ) y con la longitud de las *papilas estigmáticas* ( $r=0.732$ ).

#### -Correlaciones con el fruto y semillas

El número de **pólenes** por antera y por flor se correlaciona con la talla de los *apéndices de los cuernos* ( $r=0.735$ ) y negativamente con el *contorno del ala de las semillas* ( $r=-0.711$ ). El número de **óvulos** con el ancho del *cuerno* ( $r=0.647$ ) y negativamente con el *contorno del ala* ( $r=-0.674$ ). La longitud de las *papilas estigmáticas* se correlaciona con el *pedúnculo del fruto* ( $r=0.750$ ) y las *papilas T* con la longitud y ratio de las *valvas* ( $r=0.608$ ). Las *papilas dedo* se correlacionan con la longitud del *pedúnculo* y negativamente con *la longitud de la valva* ( $r=-0.692$  y  $-0.622$ ).

#### 4.1.2.4. Correlaciones del fruto y semillas

De los 33 caracteres de la *silicua*, el *ratio L/A* está más correlacionado con la *longitud de la valva* que con el ancho, y en los *cuernos*, el *ratio L/A* se correlaciona más con el ancho. Las longitudes de los *apéndices* de los cuernos están fuertemente correlacionadas entre sí. En la *valva*, las longitudes están correlacionadas con sus *ratios L/A* ( $r=0.988-0.771$ ) pero no con los anchos, que solo se correlacionan fuertemente entre sí ( $r=1.000$ ). Hay que destacar que los *ratio de las valvas*, se correlacionan también con los *ratio* de los *cuernos* ( $r=0.747$ ).

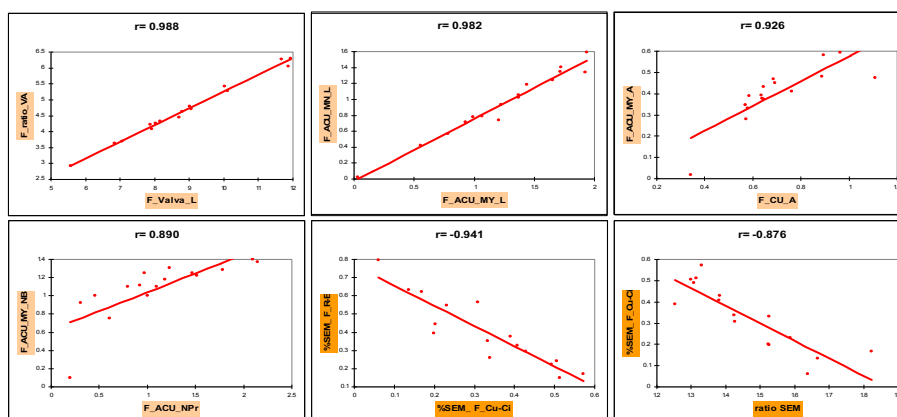
La **producción de semillas** por *silicua* depende más del *número de óvulos por flor* (*valva*) que de las longitudes de las valvas, superando siempre las mayores (V1 y V2) a las más pequeñas (V3). Asimismo siempre se correlacionan más significativamente la producción máxima por valva ( $r=0.652$  y  $0.682$ ) que la media. Las correlaciones con el *número de óvulos* disponibles superan siempre los de las valvas ( $r=0.883$ ,  $0.830$  y  $0.802$ ).

En los **cuernos o astas**, el ancho está fuertemente correlacionado con el ratio (-0.732), con las longitudes y anchos de los apéndices ( $r=0.926$ ,  $0.885$ ,  $0.932$ ) y número de divisiones ( $r=0.722$ ). Las longitudes de los apéndices mayor y menor de los cuernos se correlacionan fuertemente entre sí ( $r=0.982$ ).

Las biometrías de los apéndices están más correlacionadas con el *nº de divisiones* ( $r=0.956$ ) que con los ángulos ( $r=0.896$ ) que a su vez están fuertemente correlacionadas con el número de *protuberancias* de los cuernos ( $r=0.890$ ,  $r=0.805$ ).

Los caracteres de las *silicuas* presentan poca correlación con las *semillas*. Destacan el *ancho del cuerno que se correlaciona negativamente con las semillas rectangulares* (-0.665) y el *número de divisiones de los cuernos con la talla de las semillas* (-0.667).

- Los caracteres de las **semillas** presentan como relaciones más destacables el % de semillas *cuadradas* que se correlaciona negativamente con el % de *semillas rectangulares o elípticas* ( $r=-0.941$ ).



El *diámetro mayor* de las semillas está fuertemente correlacionado con las *semillas rectangulares* ( $r=0.768$ ) como también el *ratio longitud/ancho* ( $r=0.800$ ) que se correlaciona negativamente con las *semillas cuadradas* ( $r=-0.876$ ). El *grosor y contorno del ala* está fuertemente correlacionado con el diámetro y *semillas rectangulares* ( $r=0.815$ ,  $0.647$  y  $0.678$ ) y negativamente con las *semillas cuadradas* ( $r=-0.773$ ).



A continuación se exponen, en primer lugar, los resultados de la TAXONOMÍA NUMÉRICA de los *macro-caracteres* y en segundo lugar de los *macro y micro-caracteres* que además incluyen los recursos del androceo y gineceo. En ambos análisis se comienza por los análisis discriminantes (AD) con matrices de los niveles sub-individual y de individuo (1649 y 351 UTOs) y se continúa con el resto de análisis de *Taxonomía Numérica: Fenogramas, Análisis de Proximidad (MDS-NM) y Análisis de Componentes Principales (ACP)* con matrices poblacionales de 16 UTOs.

En todas las técnicas de *análisis factorial*, AD y ACP, los grupos de variables más importantes asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores (con carga factorial  $>0.40$  en F1 y  $>0.3$  en el resto) se muestran en las Tablas de contribución de las variables, donde se señala en rojo las variables asociadas al primer factor (F1), en azul las del segundo factor (F2), en verde las asociadas al tercer factor (F3) y en color turquesa el F4 que se le permite pesos  $\geq 0.2$ .

## 4.2. TAXONOMÍA NUMÉRICA Y MACRO-CARACTERES

En los AD los *valores propios* más altos corresponden a la matriz de 351 UTOs, sin embargo la varianza acumulada discriminadora de los cuatro primeros factores, es similar (ligeramente superior en 1649 UTOs) en ambos niveles de observación. Asimismo en los otros análisis poblacionales de *taxonomía numérica* con 16 UTOs, las técnicas de *agrupación* (*fenogramas* UPGMA) se resuelven mejor en las matrices derivadas del nivel individuo (351 UTOs). Sin embargo en las técnicas de *ordenación* (MDS-NM y ACP) la resolución de los análisis es similar en las matrices de ambos niveles de observación (1649 y 351 UTOs).

### 4.2.1. Macro-caracteres. Análisis discriminante (AD-137 y 136)

El conjunto de datos que representa los 137 *macro-caracteres* se somete a un análisis discriminante para verificar el valor diagnóstico de los distintos grupos (vegetativos y reproductivos de flor, fruto y semillas) diferenciando los niveles sub-individuales (matriz de 1649 UTOs) y de individuo (matriz de 351 UTOs). El modelo de AD de estos 137 caracteres se resuelve con 9 Factores en ambos niveles o matrices (Tablas 4.3 y Figs.4.12).

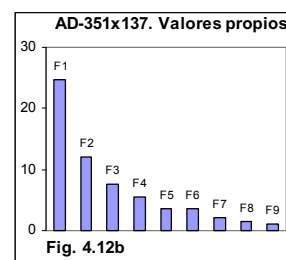
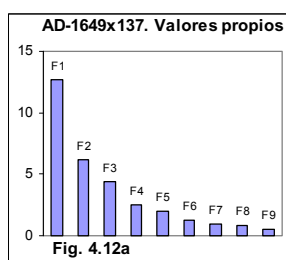
Tabla 4.3a. AD-1649x137. Valores propios y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9
Valores propios	12.705	6.232	4.376	2.469	2.001	1.269	0.893	0.817	0.473
% varianza	40.678	19.953	14.011	7.905	6.405	4.062	2.860	2.615	1.513
% Acumulado	40.678	60.631	74.641	82.546	88.951	93.013	95.872	98.487	100.000

Tabla 4.3b. AD-351x137. Valores propios y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9
Valores propios	24.699	12.135	7.532	5.560	3.658	3.511	2.063	1.535	1.144
% varianza	39.942	19.624	12.180	8.991	5.916	5.677	3.337	2.483	1.850
% Acumulado	39.942	59.566	71.746	80.737	86.654	92.331	95.667	98.150	100.000

Los *valores propios* (discriminantes) más altos corresponden a la matriz de 351 UTOs, sin embargo la varianza acumulada discriminadora de los cuatro primeros factores es similar en ambos niveles de observación (82.55% en la matriz de 1649 UTOs y 80.74% en la matriz de 351 UTOs). En las Tablas 4.3c de variables, Tabla 4.16 resumen de *Factores y Caracteres asociados* y Anexo 4.2 se representan las siguientes asociaciones respecto a los *factores* o *ejes*:



Anexo 4.2 se representan las siguientes asociaciones respecto a los *factores* o *ejes*:

**F1** (40.68 y 39.94%): *FLOR*: Apertura o ángulo de sépalos y diámetros, Sépalos, Pétalos (longitud uña, posición Hb y naturaleza On-Ac), *Ratio Pet/Sep*, Androceo (anteras dehiscentes), *SILICUA* (ancho y divisiones de apéndices), *SEMILLAS* (diámetro mayor, grosor mayor del ala y forma Re).

**F2** (19.95 y 19.62%): altura máxima del *INDIVIDUO*, *PÉTALOS* (longitud total, forma y posición Hb-Ha), *GINECEO* (ovario), *SILICUA* (talla del pedúnculo y valvas, nº divisiones y ángulo 1 de los apéndices).

**F3** (14.01 y 12.18%): *HOJAS* y *RACIMO*.

**F4** (7.90 y 8.99%): *INDIVIDUO*: diámetros, *PÉTALOS* (ancho y color BI-Vi del limbo) y *SILICUA* (nº de protuberancias y bifurcaciones de apéndices).

AD- MACRO-CARACTERES 351x137									
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.068	0.379	-0.160	-0.078	PET_Ha	0.099	-0.467	-0.140	0.170
IND_D1	-0.273	0.170	-0.059	0.441	PET_PI	0.106	-0.219	0.137	0.192
IND_d2	-0.378	0.186	-0.013	0.417	PET_Ond	-0.767	0.266	0.052	-0.063
IND_H_ra1	0.258	0.274	-0.171	0.172	PET_Acan	0.465	-0.021	-0.035	-0.054
IND_N°Tb	-0.274	-0.064	0.074	0.038	PET_Rev	0.321	0.154	-0.040	0.005
H1_L	-0.332	0.453	-0.476	0.036	PET_Col_BI	-0.313	0.195	-0.205	-0.393
H2_L	-0.290	0.437	-0.599	0.028	PET_Col_Vi	0.247	-0.165	0.392	0.391
H3_L	-0.321	0.397	-0.619	0.177	PET_Col_Rs	0.172	0.165	-0.226	-0.039
h4_L	-0.370	0.273	-0.609	0.238	ESTL1_Fi_L	0.360	0.283	-0.072	-0.011
h5_L	-0.447	0.151	-0.450	0.175	ESTL2_Fi_L	0.366	0.321	-0.078	-0.022
ratio_H1	-0.144	0.265	-0.444	0.044	ANTL1_L	0.788	0.326	-0.141	-0.033
ratio_H2	-0.174	0.299	-0.416	-0.033	ANTL2_L	0.778	0.326	-0.144	-0.046
ratio_H3	-0.165	0.325	-0.504	0.180	ANTL1_Lc	0.751	0.320	-0.142	0.041
ratio_h4	-0.244	0.305	-0.553	0.165	ANTL2_Lc	0.746	0.314	-0.150	0.044
ratio_h5	-0.371	0.126	-0.545	0.120	ESTM1_Fi_L	0.225	0.305	-0.051	-0.067
Ratio H1_h5_L/A	-0.255	0.342	-0.590	0.084	ESTM2_Fi_L	0.237	0.297	-0.056	-0.072
FL ANG SEP	-0.688	0.004	0.142	0.084	ESTM3_Fi_L	0.262	0.295	-0.059	-0.071
FL_D1	-0.388	0.101	0.066	0.050	ESTM4_Fi_L	0.256	0.307	-0.061	-0.090
FL_d2	-0.353	0.102	0.039	0.057	ANTM1_L	0.787	0.362	-0.117	-0.008
FL_D1-Cuad	-0.419	0.153	-0.018	0.158	ANTM2_L	0.788	0.348	-0.118	-0.015
FL_d2-Cuad	-0.246	0.038	-0.038	0.243	ANTM3_L	0.791	0.356	-0.134	-0.012
FL_Or_D1	-0.371	0.267	-0.082	0.181	ANTM4_L	0.791	0.355	-0.114	-0.016
FL_Or_d2	-0.324	0.296	-0.167	0.171	ANTM1_Lc	0.802	0.354	-0.144	0.047
FL_ratio_Or	-0.310	0.088	-0.202	0.010	ANTM2_Lc	0.801	0.334	-0.132	0.050
SEPL1_L	0.719	0.399	-0.067	-0.102	ANTM3_Lc	0.799	0.347	-0.115	0.044
SEPL2_L	0.720	0.395	-0.068	-0.105	ANTM4_Lc	0.813	0.331	-0.121	0.052
SEPM1_L	0.722	0.404	-0.056	-0.089	OV_L	0.126	0.388	-0.168	-0.010
SEPM2_L	0.719	0.404	-0.057	-0.096	ETL_L	0.174	0.092	-0.017	0.000
SEPL1_Ab	0.604	0.226	0.169	-0.049	ETG_L	0.247	0.257	-0.067	-0.141
SEPL2_Ab	0.627	0.242	0.183	-0.065	ETG_A	0.323	0.146	-0.153	-0.122
SEPL1_AmX	0.599	0.247	0.113	-0.072	RAC_L	-0.225	-0.038	0.411	0.029
SEPL2_AmX	0.596	0.233	0.083	-0.083	RAC_PED_L	-0.092	0.125	0.097	-0.034
SEPL1_HAmX	0.663	0.371	-0.112	-0.010	F_PED_L	-0.156	0.414	-0.038	-0.124
SEPL2_HAmX	0.666	0.368	-0.111	-0.036	F_ratio_VA	-0.108	0.310	-0.031	0.206
SEPM1_Ab	0.615	0.341	0.118	-0.071	F1_V_L	-0.115	0.557	-0.030	0.190
SEPM2_Ab	0.601	0.341	0.095	-0.098	F1_ratio_VA	-0.122	0.519	-0.097	0.220
SEPM1_AmX	0.596	0.289	0.033	0.004	F2_V_L	-0.225	0.618	-0.057	0.230
SEPM2_AmX	0.588	0.304	0.051	-0.085	F2_ratio_VA	-0.266	0.534	-0.140	0.273
SEPM1_HAmX	0.625	0.387	-0.074	-0.046	F3_V_L	-0.170	0.249	-0.220	0.213
SEPM2_HAmX	0.641	0.377	-0.107	0.006	F3_ratio_VA	-0.191	0.281	-0.190	0.174
PET1_L	0.351	0.421	-0.105	-0.066	F_EST_L	0.340	0.013	0.083	0.050
PET2_L	0.355	0.417	-0.103	-0.066	F_CU_L	0.213	0.002	-0.084	0.136
PET3_L	0.360	0.419	-0.114	-0.064	F_CU_A	0.313	-0.009	0.046	-0.040
PET4_L	0.373	0.426	-0.097	-0.079	F_ratio_CU	-0.259	0.150	-0.072	0.062
PET1_Uñ_L	0.561	0.375	-0.152	0.041	F_ACU_MY_L	0.329	-0.131	-0.028	-0.070
PET2_Uñ_L	0.556	0.383	-0.153	0.036	F_ACU_MY_A	0.553	-0.242	0.032	-0.012
PET3_Uñ_L	0.565	0.359	-0.152	0.052	F_ACU_MN_L	0.289	-0.144	0.010	-0.117
PET4_Uñ_L	0.556	0.366	-0.162	0.047	F_ACU_MN_A	0.512	-0.278	0.086	-0.083
PET1_Uñ_Ab	0.126	0.290	-0.295	-0.091	F_ACU_INT_L	0.182	-0.074	0.219	-0.011
PET2_Uñ_Ab	0.129	0.305	-0.247	-0.131	F_ACU_INT_A	0.137	-0.073	0.126	-0.046
PET3_Uñ_Ab	0.120	0.246	-0.281	-0.119	F_ACU_NAp	0.355	-0.297	-0.032	0.014
PET4_Uñ_Ab	0.143	0.263	-0.273	-0.119	F_ACU_NPr	0.220	-0.052	0.015	0.328
PET1_Uñ_Aa	0.064	0.251	-0.028	0.130	F_ACU_B2-B3	0.254	0.034	0.052	0.305
PET2_Uñ_Aa	0.068	0.231	-0.051	0.165	F_ACU_MY_NB	0.356	-0.261	-0.055	0.207
PET3_Uñ_Aa	0.059	0.251	-0.036	0.171	F_ACU_MN_NB	0.402	-0.417	0.079	0.030
PET4_Uñ_Aa	0.053	0.234	-0.043	0.122	F_ACU_INT_NB	0.156	-0.115	0.216	-0.052
PET1_Lim_AmX	-0.271	0.001	0.136	0.408	F_ACU_BT	0.471	-0.367	0.063	0.122
PET2_Lim_AmX	-0.259	0.008	0.094	0.307	F_ACU_ANG1	0.421	-0.438	-0.054	-0.073
PET3_Lim_AmX	-0.269	0.013	0.108	0.317	F_ACU_ANG2	0.195	-0.079	0.201	-0.076
PET4_Lim_AmX	-0.263	0.005	0.098	0.292	F_ACU_ANG3	0.110	0.031	0.047	-0.053
RATIO_LIM	0.121	0.166	-0.105	-0.352	SEM_P	-0.409	0.117	-0.061	0.178
PET1_Lim_HAmX	-0.012	0.333	-0.180	0.029	SEM_E	-0.090	0.201	-0.281	0.255
PET2_Lim_HAmX	-0.023	0.321	-0.242	0.061	SEM_Ala_GrMy	-0.500	0.400	0.192	-0.014
PET3_Lim_HAmX	-0.026	0.328	-0.226	0.068	SEM_Ala_GrMn	-0.343	0.178	0.183	-0.039
PET4_Lim_HAmX	-0.036	0.334	-0.238	0.056	%SEM_F_T-Co	0.091	-0.021	0.007	0.027
ratio_Pet_Sep	-0.809	-0.196	0.078	0.056	%SEM_F_Cu-Ci	0.262	0.013	-0.058	0.028
PET_Le	0.197	-0.108	-0.087	0.083	%SEM_F_R-E	-0.360	0.029	0.032	-0.024
PET_Ca	-0.049	0.278	0.151	-0.122	SEM_Ala_distr	-0.298	-0.016	-0.015	0.039
PET_Hb	-0.581	0.605	0.300	-0.138					

Tabla 4.3c. Análisis Discriminante de macro-caracteres 351x137. Contribución de las variables a los factores. F1: FLOR (apertura, diámetros; Sépalos; Pétalos uña y naturaleza On-Ac, ratio Pét/Sep; Anteras dehiscentes), SILICUA (ancho de apéndices y nº de divisiones), SEMILLAS (diámetro, grosor del ala y forma rectangular). F2: INDIVIDUO (altura), PÉTALOS (lg, forma y posición Hb-Ha), SILICUA (pedúnculo, valvas, nº divisiones y áng-1 apéndices). F3: HOJAS y RACIMO. F4: INDIVIDUO (diámetros), PÉTALOS (ancho y color BI-Vi) y SILICUA (nº de protuberancias y bifurcaciones apéndices).

La *representación gráfica* de los cuatro primeros factores (Figs.4.12 y Tabla 4.14 resumen de AD), discrimina de forma más patente los resultados de la matriz a nivel de individuo (351) que a nivel sub-individual (1649).

- En las *gráficas de 1649 UTOs*, los factores *F1&F2* que representan el 60.63% de la varianza acumulada, solo discriminan en posición aislada a PG frente al resto de los taxones, que quedan sin discriminar como en las gráficas *F1&F3* y *F1&F4* (Figs.4.12).

- En las *gráficas de 351 UTOs*, los factores *F1&F2* discriminan fuertemente a PG del resto de las poblaciones o taxones, algunos de los cuales también se diferencian del resto como PO y la asociación PA-PS de las otras islas. Sin discriminar se encuentra en primer lugar PI (Tenerife), luego PP y el complejo PF acompañado por las tres poblaciones sin adscripción (POA, POVE y PFCH). En la gráfica *F1&F3* el eje *F1* discrimina a PG, PI y PO del resto de las poblaciones o taxones, muestra a PA diferenciada de PS y en los taxones de Gran Canaria a POVE diferenciada pero cercana a PP, a su vez relacionada con la asociación PF-PFCH-POA. En la gráfica *F1&F4*, el eje *F4* discrimina a PP y PO que quedan independientes del resto de los taxones y diferencia a PFCH del complejo PF (Figs.4.12).

Las *matrices de confusión* de los análisis discriminantes del nivel sub-individual de 1649 UTOs (Anexo 4.2) indican que las poblaciones no adscritas a ningún taxon (POA, POVE y PFCH), manteniendo una cierta independencia, sobretodo PFCH, podrían estar asignadas al complejo de poblaciones de *P.filifolia* (PFS, PFA y PFT). Estos mismos resultados se refuerzan en las confrontaciones con las matrices de confusión de varios análisis (AD) asignando previamente estas poblaciones de Gran Canaria indistintamente a los complejos de PF, PO y/o PP.

#### 4.2.1.1. Macro-caracteres sin PG ni PA. Análisis discriminante (AD-136)

Al quitar PG y PA como grupos ya diferenciados, el modelo de AD en ambos niveles o matrices (1452 y 307 UTOs) se reduce a 136 caracteres (ya que no admite la variable de pétalo horizontal bajo exclusiva de PG) y se resuelve mejor que el anterior con solo 7 Factores (Tablas 4.3 y Figs.4.12).

Tabla 4.3d. AD-1452x136 sin PG & PA. Valores propios y porcentaje de varianza							
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valores propios	9.941	5.766	2.785	2.035	1.262	1.048	0.602
% varianza	42.416	24.601	11.882	8.681	5.385	4.469	2.567
% Acumulado	42.416	67.016	78.898	87.579	92.964	97.433	100.000

Tabla 4.3e. AD-307x136 sin PG & PA. Valores propios y porcentaje de varianza							
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valores propios	19.472	9.891	6.867	4.784	3.040	2.553	1.581
% varianza	40.409	20.526	14.250	9.927	6.309	5.298	3.281
% Acumulado	40.409	60.935	75.185	85.113	91.421	96.719	100.000

Los *valores propios* (discriminantes) suben a más del doble en la matriz 307, sin embargo la varianza acumulada discriminatoria de los cuatro primeros factores, es similar en ambos niveles de observación (87.58% en la matriz 1452 y 85.11% en la matriz 307).

Las variables asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores en el AD de 136 caracteres sin PG&PA (Tabla 4.3f, Tabla 4.16 resumen de *Factores y Caracteres asociados* y Anexo 4.2) representan las siguientes asociaciones respecto a los *factores* o *ejes*:

**F1** (42.42 y 40.41%): *INDIVIDUO*: altura máxima, *FLOR*: apertura, *Sépalos*, *Pétalos* (longitud y naturaleza On-Ac), *Ratio Pet/Sep*, *Androceo* (Anteras dehiscentes), *SEMILLAS* (diámetro mayor en la matriz 1452).



AD- MACRO-CARACTERES sin PG&PA 307x136									
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.478	0.357	-0.243	-0.064	PET_Ha	-0.316	-0.063	0.136	-0.064
IND_D1	-0.078	0.242	0.472	0.165	PET_PI	-0.091	-0.194	0.246	0.042
IND_d2	-0.189	0.215	0.524	0.205	PET_Ond	-0.554	0.155	-0.013	-0.126
IND_H_ra1	0.310	0.288	0.117	-0.233	PET_Acan	0.374	-0.021	-0.112	0.085
IND_N°Tb	-0.276	-0.080	0.122	0.244	PET_Rev	0.305	0.095	0.000	0.042
H1_L	-0.068	0.702	-0.052	-0.040	PET_Col_BI	-0.208	0.241	-0.430	-0.066
H2_L	-0.048	0.775	-0.092	0.097	PET_Col_Vi	0.155	-0.366	0.478	0.119
H3_L	-0.099	0.794	0.053	0.087	PET_Col_Rs	0.197	0.256	-0.108	-0.020
H4_L	-0.182	0.750	0.097	0.115	ESTL1_Fi_L	0.347	0.181	0.031	0.106
H5_L	-0.287	0.572	0.071	0.200	ESTL2_Fi_L	0.370	0.200	0.017	0.078
ratio_H1	-0.109	0.537	-0.043	-0.414	ANTL1_L	0.777	0.242	-0.057	0.038
ratio_H2	-0.095	0.517	-0.100	-0.248	ANTL2_L	0.765	0.244	-0.069	0.059
ratio_H3	-0.076	0.628	0.084	-0.231	ANTL1_Lc	0.743	0.254	0.026	0.064
ratio_H4	-0.162	0.669	0.072	-0.171	ANTL2_Lc	0.744	0.260	0.017	0.062
ratio_H5	-0.321	0.589	0.003	-0.086	ESTM1_Fi_L	0.276	0.168	-0.017	0.153
Ratio H1_h5_LJA	-0.238	0.717	0.031	-0.253	ESTM2_Fi_L	0.288	0.168	-0.031	0.136
FI_ANG SEP	-0.564	-0.082	0.189	0.089	ESTM3_Fi_L	0.299	0.169	-0.031	0.125
FI_D1	-0.229	0.022	0.095	0.026	ESTM4_Fi_L	0.300	0.172	-0.049	0.128
FI_d2	-0.186	0.048	0.077	-0.045	ANTM1_L	0.804	0.238	-0.029	0.053
FI_D1-Cuad	-0.263	0.145	0.206	0.046	ANTM2_L	0.797	0.232	-0.031	0.071
FI_d2-Cuad	-0.174	0.117	0.240	-0.026	ANTM3_L	0.806	0.252	-0.044	0.034
FI_Or_D1	-0.174	0.278	0.226	-0.059	ANTM4_L	0.802	0.230	-0.034	0.036
FI_Or_d2	-0.105	0.359	0.170	-0.012	ANTM1_Lc	0.809	0.269	0.022	0.052
FI_ratio_Or	-0.186	0.251	-0.051	-0.088	ANTM2_Lc	0.801	0.251	0.036	0.077
SEPL1_L	0.754	0.192	-0.099	0.144	ANTM3_Lc	0.814	0.237	0.019	0.028
SEPL2_L	0.754	0.190	-0.103	0.144	ANTM4_Lc	0.813	0.239	0.033	0.035
SEPM1_L	0.762	0.186	-0.083	0.138	OV_L	0.197	0.326	0.014	0.062
SEPM2_L	0.761	0.185	-0.093	0.136	ETL_L	0.214	0.049	-0.029	-0.052
SEPL1_Ab	0.612	-0.088	0.001	0.201	ETG_L	0.271	0.139	-0.133	-0.017
SEPL2_Ab	0.648	-0.099	-0.020	0.160	ETG_A	0.219	0.169	-0.127	0.033
SEPL1_Amx	0.598	-0.043	-0.054	-0.061	RAC_L	-0.058	-0.412	0.098	0.014
SEPL2_Amx	0.579	-0.021	-0.069	-0.017	RAC_PED_L	0.044	-0.038	0.004	0.104
SEPL1_HAmx	0.678	0.241	-0.009	0.175	F_PED_L	0.050	0.227	-0.062	-0.008
SEPL2_HAmx	0.683	0.234	-0.043	0.155	F_ratio_VA	0.051	0.212	0.236	-0.193
SEPM1_Ab	0.669	0.006	-0.035	0.139	F1_V_L	0.164	0.330	0.250	-0.311
SEPM2_Ab	0.659	0.024	-0.067	0.145	F1_ratio_VA	0.116	0.378	0.261	-0.294
SEPM1_Amx	0.599	0.067	0.010	-0.029	F2_V_L	0.136	0.421	0.297	-0.362
SEPM2_Amx	0.596	0.043	-0.065	-0.016	F2_ratio_VA	0.016	0.458	0.310	-0.365
SEPM1_HAmx	0.661	0.205	-0.033	0.186	F3_V_L	-0.067	0.370	0.174	-0.325
SEPM2_HAmx	0.669	0.238	0.002	0.171	F3_ratio_VA	-0.055	0.354	0.144	-0.323
PET1_L	0.454	0.255	-0.060	0.105	F_EST_L	0.347	-0.091	-0.008	-0.275
PET2_L	0.453	0.250	-0.059	0.102	F_CU_L	0.123	0.089	0.093	-0.169
PET3_L	0.458	0.263	-0.060	0.102	F_CU_A	0.235	-0.062	-0.036	0.113
PET4_L	0.468	0.248	-0.066	0.105	F_ratio_CU	-0.141	0.164	0.049	-0.245
PET1_Uñ_L	0.589	0.284	0.017	0.047	F_ACU_MY_L	0.165	-0.064	-0.118	-0.087
PET2_Uñ_L	0.585	0.287	0.014	0.050	F_ACU_MY_A	0.305	-0.186	-0.039	0.084
PET3_Uñ_L	0.587	0.280	0.025	0.045	F_ACU_MN_L	0.137	-0.108	-0.154	-0.068
PET4_Uñ_L	0.574	0.291	0.021	0.031	F_ACU_MN_A	0.260	-0.265	-0.112	0.060
PET1_Uñ_Ab	0.120	0.391	-0.102	0.045	F_ACU_INT_L	0.145	-0.240	0.020	0.052
PET2_Uñ_Ab	0.147	0.350	-0.139	-0.008	F_ACU_INT_A	0.088	-0.162	-0.030	0.008
PET3_Uñ_Ab	0.097	0.354	-0.130	0.059	F_ACU_NAp	0.121	-0.133	-0.075	-0.165
PET4_Uñ_Ab	0.133	0.347	-0.133	0.016	F_ACU_NPr	0.162	0.024	0.328	0.077
PET1_Uñ_Aa	0.154	0.177	0.184	0.089	F_ACU_B2-B3	0.229	0.019	0.306	0.040
PET2_Uñ_Aa	0.139	0.197	0.211	0.094	F_ACU_MY_NB	0.124	-0.048	0.169	-0.043
PET3_Uñ_Aa	0.153	0.191	0.226	0.121	F_ACU_MN_NB	0.136	-0.320	-0.033	-0.001
PET4_Uñ_Aa	0.129	0.178	0.173	0.093	F_ACU_INT_NB	0.091	-0.257	-0.011	0.050
PET_Lim1_Amx	-0.122	-0.030	0.424	-0.095	F_ACU_BT	0.210	-0.258	0.089	0.015
PET_Lim2_Amx	-0.141	0.002	0.319	-0.095	F_ACU_ANG1	0.020	-0.229	-0.162	-0.172
PET_Lim3_Amx	-0.124	-0.008	0.324	-0.096	F_ACU_ANG2	0.137	-0.235	-0.041	0.044
PET_Lim4_Amx	-0.140	-0.006	0.301	-0.088	F_ACU_ANG3	0.116	-0.041	-0.043	0.075
RATIO_LIM	0.203	0.091	-0.385	0.109	SEM_P	-0.225	0.179	0.166	-0.124
PET1_Lim_HAmx	0.123	0.319	0.033	0.044	SEM_E	-0.051	0.401	0.235	-0.003
PET2_Lim_HAmx	0.088	0.374	0.043	-0.018	SEM_Ala_GrMy	-0.151	0.036	0.118	-0.109
PET3_Lim_HAmx	0.092	0.373	0.059	0.022	SEM_Ala_GrMn	-0.152	-0.093	0.044	-0.113
PET4_Lim_HAmx	0.075	0.385	0.050	0.003	%SEM_F_T-Co	0.059	-0.021	0.017	-0.091
ratio_Pet_Sep	-0.815	-0.114	0.149	0.085	%SEM_F_Cu-Ci	0.156	0.053	0.040	0.117
PET_Le	0.151	0.034	-0.012	-0.039	%SEM_F_R-E	-0.223	-0.002	-0.033	-0.069
PET_Ca	0.132	-0.023	-0.020	0.213	SEM_Ala_distr	-0.229	0.026	0.035	-0.081

Tabla 4.3f. Análisis Discriminante de macro-caracteres sin PG&PA 307x136. Contribución de las variables a los factores. F1: INDIVIDUO (altura), FLOR (apertura; Sépalos; Pétalos lg y naturaleza On-Ac, ratio Pet/Sep, Anteras dehiscentes). F2: HOJAS, FLOR (orificio, pétalos ancho y forma, ovario), RACIMO, SILICUA (valvas y nº de divisiones apéndices), SEMILLAS (diámetro menor). F3: INDIVIDUO (diámetros), PÉTALOS (ancho limbo y color BI-Vi) y SILICUA (nº de protuberancias y bifurcaciones). F4: SILICUA (estilo del fruto y ratio cuerno).

ANÁLISIS DISCRIMINANTE MACRO-CARACTERES: 137 y 136

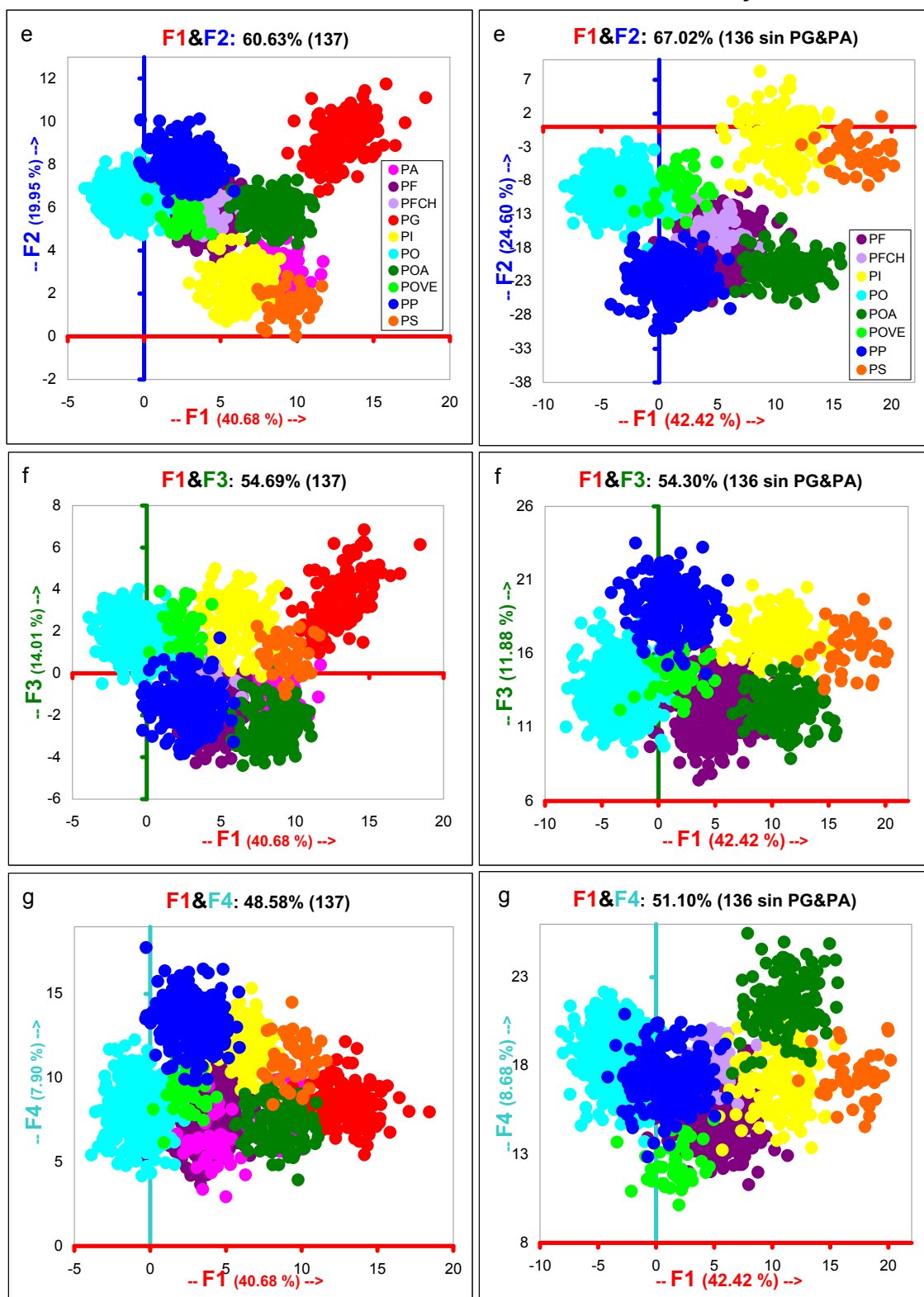


Figura 4.12.- Análisis Discriminante de macro-caracteres 137 y 136 (1649-1452 UTOs). Gráficas de Factores y variables. En el análisis 137 los factores  $F1$  &  $F2$  solo discriminan en posición aislada a PG frente al resto de los taxones, que quedan sin discriminar también en las gráficas  $F1$  &  $F3$  y  $F1$  &  $F4$ . En el análisis 136 sin PG&PA, los ejes  $F1$  &  $F2$  solo diferencian en posición más aislada a las otras islas (Tenerife y La Gomera) del resto de los taxones de Gran Canaria que quedan sin discriminar en todas las gráficas.

ANÁLISIS DISCRIMINANTE MACRO-CARACTERES: 137 y 136

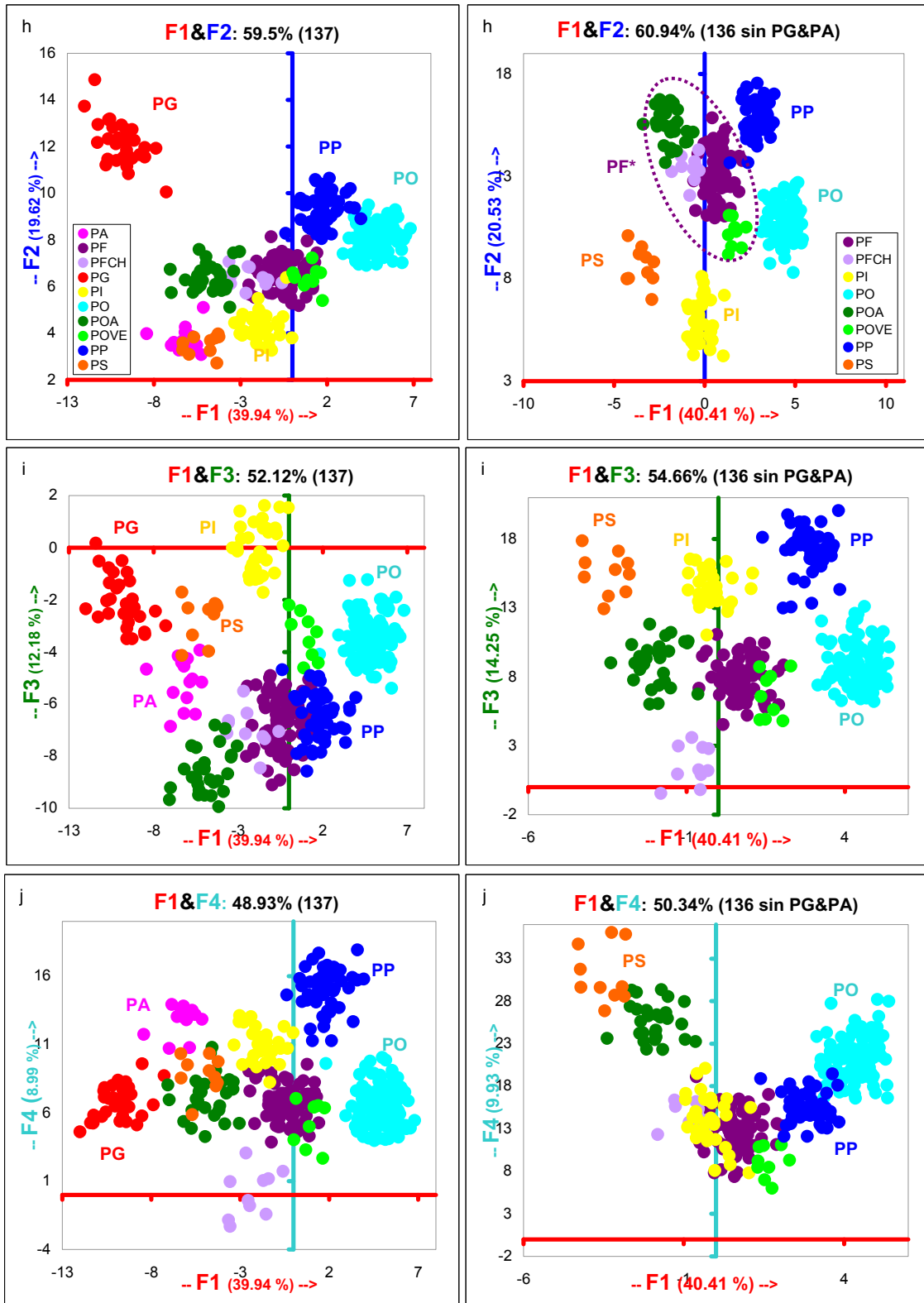
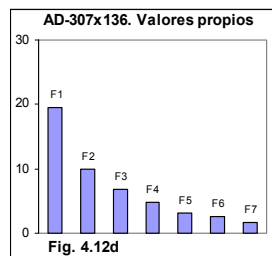
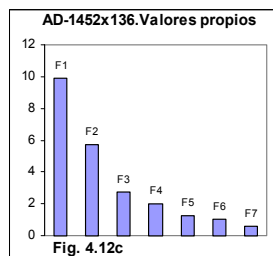


Figura 4.12.- Análisis Discriminante de macro-caracteres 137 y 136 (351-307 UTOs). Gráficas de factores y variables. En el análisis 137 los ejes  $F1$  &  $F2$  discriminan a PG y diferencian a PO y a la asociación PA-PS; el eje  $F3$  discrimina a PG, PI y PO, diferencia a PA de PS y a POVE del complejo PF; el eje  $F4$  diferencia a PFCH del complejo PF. En el análisis de 136 caracteres sin PG&PA, los ejes  $F1$  &  $F2$  discriminan fuertemente a PS y PI de los taxones de Gran Canaria, también discrimina a PO y diferencia a PP, POVE, POA del complejo PF; el eje  $F3$  discrimina a PP, PO, PS y PFCH que se separa del complejo PF.

**F2** (24.60 y 20.53%): *HOJAS*, *FLOR*: orificio (diámetros y *ratio*), *Pétalos* (forma), *Gineceo* (ovario), *RACIMO*, *SILICUA* (talla de valvas y nº divisiones de los apéndices), *SEMILLAS* (diámetro menor).

**F3** (11.88 % y 14.25%): *INDIVIDUO*: diámetros, *PÉTALOS* (ancho y color BI-Vi del limbo) y *SILICUA* (nº de protuberancias y bifurcaciones del cuerno en la matriz de 307 UTOs).



**F4** (8.68 y 9.93%): *HOJAS* (*ratios*), *GINECEO* (ovario en la matriz de 1452 UTOs) y *SILICUA* (estilo y *ratio* del cuerno).

Al quitar PG y PA como grupos más diferenciados, el modelo de *AD-136* mejora notablemente la discriminación de los taxones y poblaciones y se diferencia del anterior en que pierden importancia los caracteres de la *Semilla* (forma, talla y ala), cambiando de *factor* algunas de las variables que se adelantan desde el inmediato inferior:

En el **F1** con el grueso de los caracteres de la *Flor*, aparece la altura de los *individuos* y la longitud total de los pétalos (antes en el **F2**). El nuevo **F2** está formado por el grupo de variables del anterior **F3**, acompañadas en la matriz de 307 UTOs por la forma del limbo y los caracteres de la silicua. El nuevo **F3** (diámetro de los individuos, ancho y color, del limbo, divisiones de los cuernos) es el anterior **F4**, quedando este último reducido al estilo del fruto y *ratio* de los cuernos o astas.

La *representación gráfica* según los *factores* o *ejes*, discriminan a los taxones de forma más patente en la matriz del nivel individual (307 UTOs).

- En las *gráficas* de 1452 UTOs, los ejes **F1&F2** (67.02%) solo diferencian en posición más aislada a las otras islas (Tenerife y La Gomera) del resto de los taxones de Gran Canaria que quedan sin discriminar en todas las gráficas (Figs.4.12).

- En las *gráficas* **F1&F2** de la matriz de 307 (60.94%), los ejes **F1** y **F2** discriminan a PO y a los dos taxones de las otras islas (PS y PI) del grupo de Gran Canaria donde también se diferencia PP, POVE, POA del complejo PF, excepto PFCH que queda relacionada con PF. También en la gráfica de los factores **F1&F3** (54.66%) además de los grupos anteriores, el factor **F3** discrimina a PP, PO y PS del resto de los taxones y también a PFCH del complejo PF que se relaciona con POVE y POA (Figs.4.12 y Tabla 4.14 resumen de AD).

#### 4.2.2. Nivel poblacional (16 y 14 UTOs). Análisis multivariante (137 y 136)

Los valores poblacionales (16 y 14 UTOs) dan resultados prácticamente idénticos con ligero descenso en la resolución del *fenograma-136* que quedan reforzados de forma complementaria por los resultados de los análisis de ordenación MDS-NM y ACP (Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica).

En todos ellos se refleja la posición aislada de *P.glabriuscula* (PG) respecto al resto de los taxones, en los que se pone de manifiesto la independencia de las islas occidentales donde siempre hay una mayor afinidad entre Teno, La Gomera y La Palma (PIT-PS, PA) que se separan de las otras dos poblaciones de Tenerife (PIG-PIA). En Gran Canaria, se diferencia *P.ornata* (PO) acompañada lejanamente por la asociación PP-PFCH y el complejo PF integrado por *P.filifolia* y las otras dos poblaciones sin adscripción (PFS, PFA-POA y PFT-POVE).

- Fenogramas de distancia Euclídea (137)

El fenograma UPGMA ( $r=0.750$ ) de 16 UTOs (Figs.4.12) diferencia a PG en posición aislada como *outgroup* del resto de los taxones, que a su vez se dividen en dos grupo: (i) uno formado por los taxones de las islas occidentales (PIG-PIA y PIT-PS, PA) y el otro (ii), para la isla de Gran Canaria que se divide en dos subgrupos, uno integrado por el complejo de PO acompañado por la unión PFCH-PP (POS-POV, POM y PFCH-PP), y el otro por el complejo de PF integrado también por las otras dos poblaciones sin adscripción (PFS, PFA-POA y PFT-POVE).

- MDS-NM (137)

En los análisis de Proximidad (MDS-NM) se confrontan los métodos Ordinal I y II, optándose por el Ordinal I con índice de distorsión considerado “casi perfecto” (Stress:0.045). Se justifican y ponen de manifiesto las agrupaciones ya descritas para los UPGMA.

En su gráfica se observa a PG en posición aislada del resto de los taxones, la unión PP-PFCH de forma aislada, con PFCH más cerca al complejo PF y PP más cerca al complejo de PO. Las dos poblaciones sin adscripción (POA y POVE) se encuentran cercanas al complejo PF. En las islas occidentales, PIT (Tenerife) se encuentra más cerca de PS (La Gomera) y PA (La Palma) que a sus poblaciones co-específicas PIG y PIA (Fig.4.12).

- ACP (137)

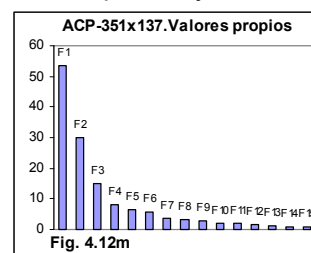
El análisis de ACP de los 137 macro-caracteres se resuelve con 15 Factores. Los valores propios, así como la varianza acumulada de los cuatro primeros factores (77.75%) tienden a ser más altos en el nivel de individuo en la matriz 351 (Tabla 4.3, Figs.4.12 y Anexo 4.2).

Tabla 4.3g. ACP-351x137. Valores propios y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15
Valores propios	53.502	29.917	15.084	8.008	6.551	5.719	3.579	3.409	2.684	2.122	1.890	1.569	1.275	0.873	0.818
% varianza	39.052	21.837	11.010	5.846	4.782	4.174	2.612	2.488	1.959	1.549	1.380	1.145	0.931	0.637	0.597
% Acumulado	39.052	60.890	71.900	77.745	82.527	86.701	89.314	91.802	93.761	95.310	96.690	97.835	98.765	99.403	100.000

En las Tablas 4.3g, Tabla 4.16 resumen de Factores y Caracteres asociados y Anexo 4.2 se representan las siguientes asociaciones respecto a los factores o ejes:

**F1 (39.05%): INDIVIDUO:** diámetro menor y tallos basales, **FLOR:** apertura y diámetros, **Sépalos, Pétalos** (longitud, ancho de uña y naturaleza Ac-Re), **ratio Pet/Sep, Androceo** (estambres), **Gineceo** (ovario, estilo y estigma), **SILICUA** (talla del estilo, cuernos, longitud de apéndices y ángulo-3), **SEMILLAS** (contorno del ala y forma Cu-R).



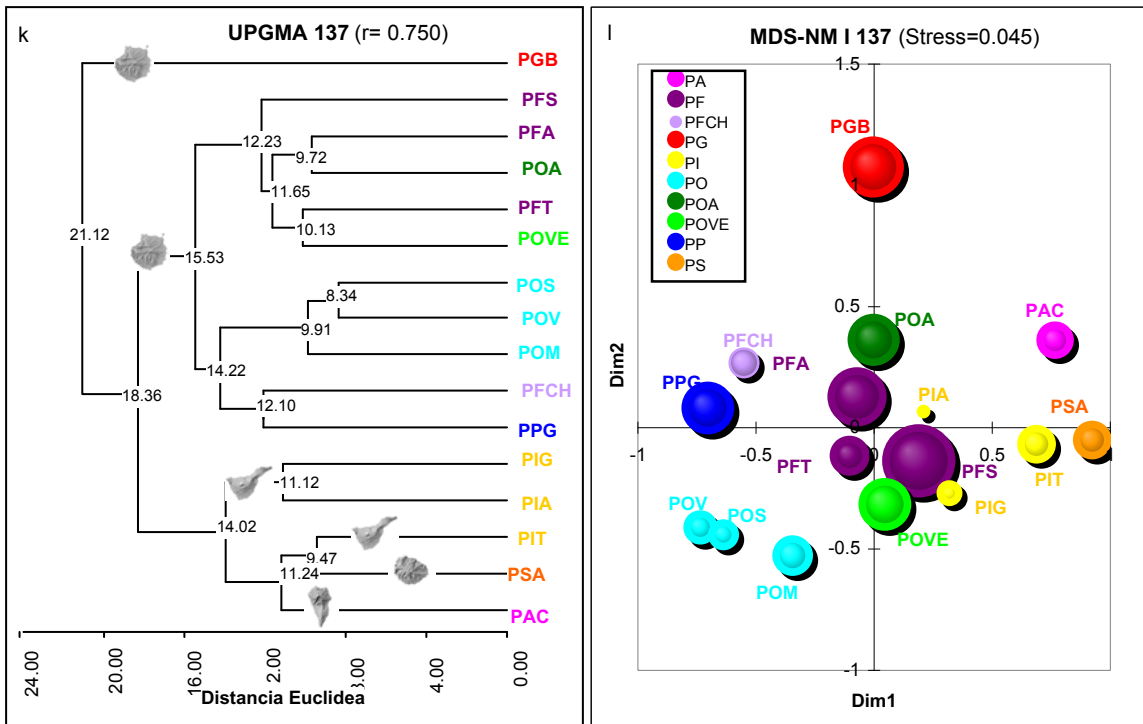
**F2 (21.84%): INDIVIDUO:** altura máxima, **HOJAS, FLOR:** orificio, **Pétalos** (forma, posición Hb-Ha, naturaleza PI-On y color BI-Vi), **SILICUA** (talla del pedúnculo y valvas, **ratio** del cuerno, ancho de apéndices, nº divisiones y ángulos1&2 de los apéndices), **SEMILLAS** (talla y grosor mayor del ala).

**F3 (11.01%): INDIVIDUO:** diámetro mayor y ramificaciones, **FLOR:** diámetros, **Pétalos** (ancho, posición Le-Ca y color Rs), **SILICUA** (nº de bifurcaciones de apéndices) y **SEMILLAS** (% forma triangular).

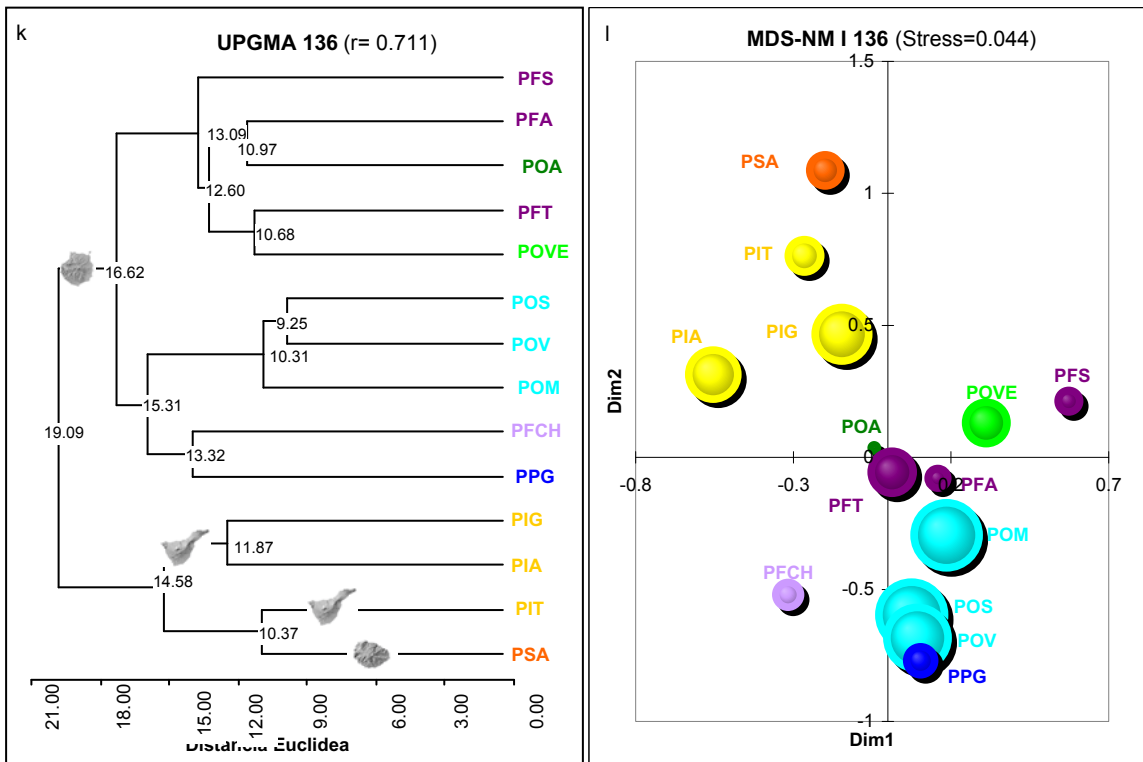
**F4 (5.85%): RACIMO, SILICUA** (talla de valvas, apéndice intermedio y áng-2) y **SEMILLAS** (grosor menor del ala).

- En la gráfica bidimensional F1&F2 (351 UTOs) que representa el 60.89% de la varianza se refuerzan las mismas asociaciones de poblaciones y taxones de los análisis anteriores (fenogramas y análisis de proximidad). Se refleja la afinidad del complejo PF y poblaciones asociadas POVE y POA.

**TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO-CARACTERES: 137**



**TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO-CARACTERES: 136 sin PG&PA**



**Figura 4.12.- Taxonomía Numérica de macro-caracteres (137 y 136). Análisis poblacional (16 y 14 UTOs). Fenogramas y MDS-NM.** Se observa la posición aislada de *P.glabriucula* (PG) como *outgroup* del resto de los taxones. Un cluster integra los taxones de las islas occidentales *P.intermedia*, *P.schizogynoides* y *P.aridanae* (PIG-PIA y PIT-PS, PA) y el otro el resto de taxones de Gran Canaria donde se observa, por un lado, la cohesión de las poblaciones de *P.ormata* (PO) asociadas a PP-PFCH y por otro el complejo de *P.filifolia* integrado por POA y POVE. El MDS-NM pone de manifiesto las mismas agrupaciones descritas.

Asimismo se observa PG alejada del resto de los taxones y en las islas occidentales PIT (Tenerife) más cercana a PS (La Gomera) y PA (La Palma) que a las dos poblaciones co-específicas de *P.intermedia*. La asociación estrecha entre PP-PFCH, que se sitúa de forma aislada entre PO y PF, se observa más cercana al complejo PF a diferencia del fenograma y del análisis de proximidad. En la *gráfica F1&F3* el eje *F3* dispersa el conjunto poblacional PF y acerca la asociación PFCH y PP a *P.ornata* en el que también se distancia POM (Figs.4.12).

- En las *gráficas tridimensionales F1&F2&F3* (71.90%) se resumen las gráficas bidimensionales donde se pone de manifiesto que el eje *F3* aleja a POVE de PFT y a PFS de PFA y en *P.ornata* aleja a POM del resto de poblaciones co-específicas. En la *gráfica F1&F2&F4* (66.74%) el eje *F4* acerca las poblaciones co-específicas PFS y PFA, y aleja a PIT de PS, y se hace más patente la separación entre las tres poblaciones de *P.intermedia* (Anexo-Figs.4.12).

4.2.2.1. Nivel poblacional sin PG&PA (14 UTOs). Análisis multivariante (136)

Los valores poblacionales (14 UTOs) reflejan fundamentalmente las mismas asociaciones y afinidades de los análisis anteriores con todos los taxones (Figs.4.12 y Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica).

- Fenogramas de distancias euclídeas sin PG&PA (136)

El fenograma UPGMA (r=0.711) de 14 UTOs reproduce exactamente el UPGMA-137 con las mismas asociaciones taxonómicas aunque se observa un aumento de los nodos que se refleja en una menor resolución (r). Se destaca que la asociación PFCH-PP permanece agrupada con PO (Figs.4.12).

- MDS-NM sin PG&PA (136)

De los análisis de Proximidad (MDS-NM) realizados en la matriz 307, se muestra el modelo Ordinal I que se resuelve con índice de distorsión considerado casi perfecto (Stress:0.044). Se justifican los UPGMA y su gráfica (Fig.4.12) refuerza las agrupaciones ya descritas destacando que la asociación PP-PFCH ligeramente más distante parece más cercana al complejo PO.

- ACP sin PG&PA (136)

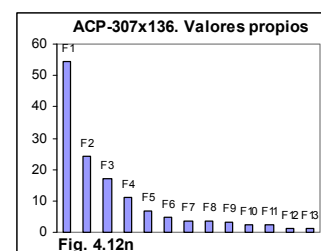
EL análisis de ACP sin PG ni PA en el conjunto de 136 macro-caracteres se resuelve con 13 Factores. Los valores propios así como la varianza acumulada de los cuatro primeros factores (78.64%) son similares a los de la matriz-137 (Tabla 4.3i, Figs.4.12 y Anexo 4.2).

Tabla 4.3i. ACP-307x136 sin PG&PA. Valores propios y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13
Valores propios	54.526	24.272	17.127	11.020	6.916	4.585	3.616	3.487	3.088	2.507	2.282	1.342	1.233
% varianza	40.093	17.847	12.593	8.103	5.085	3.371	2.659	2.564	2.270	1.844	1.678	0.987	0.907
% Acumulado	40.093	57.940	70.533	78.636	83.721	87.092	89.751	92.315	94.585	96.429	98.107	99.093	100.000

Las variables asociadas a los cuatro primeros factores se muestran en la Tabla 4.3j y Tabla 4.16 de Factores y caracteres asociados y representa las siguientes asociaciones respecto a los factores o ejes:

**F1** (40.09%) *INDIVIDUO*: altura máxima y tallos basales, *FLOR*: apertura y diámetros, *Sépalos*, *Pétalos* (lg, ancho, forma, posición Ha y naturaleza Pl-Ac-Re), *ratio Pet/Sep*, *Androceo* (estambres), *Gineceo* (ovario, estilo y estigma), *SILICUA* (talla del pedúnculo, cuernos o astas, lg del apéndice mayor y áng-3) y *SEMILLAS* (contorno del ala).



Resultados

ACP- MACRO-CARACTERES 351x137									
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.343	-0.457	-0.338	-0.208	PET_Ha	-0.263	0.581	0.123	0.085
IND_D1	-0.438	-0.298	0.528	-0.060	PET_PI	-0.278	0.657	0.046	0.143
IND_d2	-0.532	-0.295	0.516	-0.086	PET_Ond	-0.529	-0.722	0.114	0.112
IND_H_ra1	0.454	-0.188	-0.686	-0.046	PET_Acan	0.655	0.387	-0.237	-0.079
IND_N*Tb	-0.570	0.002	0.433	0.029	PET_Rev	0.863	0.014	0.207	-0.147
H1_L	0.157	-0.873	-0.091	-0.077	PET_Col_BI	0.130	-0.707	0.000	0.005
H2_L	0.171	-0.785	0.000	-0.067	PET_Col_Vi	-0.201	0.641	0.447	0.251
H3_L	0.103	-0.752	0.067	-0.019	PET_Col_Rs	0.478	-0.147	-0.557	-0.376
h4_L	0.003	-0.680	0.056	0.015	ESTL1_Fi_L	0.897	-0.127	0.308	0.103
h5_L	-0.158	-0.646	0.085	0.048	ESTL2_Fi_L	0.899	-0.171	0.248	0.149
ratio_H1	0.219	-0.626	-0.527	-0.017	ANTL1_L	0.962	0.072	-0.153	0.088
ratio_H2	0.254	-0.739	-0.303	0.003	ANTL2_L	0.963	0.064	-0.162	0.070
ratio_H3	0.248	-0.797	-0.289	0.016	ANTL1_Lc	0.938	0.077	-0.137	0.104
ratio_h4	0.168	-0.805	-0.191	-0.005	ANTL2_Lc	0.942	0.073	-0.140	0.071
ratio_h5	-0.070	-0.758	-0.227	0.002	ESTM1_Fi_L	0.786	-0.209	0.491	0.015
Ratio H1_h5_L/A	0.186	-0.749	-0.316	-0.126	ESTM2_Fi_L	0.801	-0.204	0.474	0.027
FI_ANG SEP	-0.875	-0.278	0.248	-0.146	ESTM3_Fi_L	0.835	-0.193	0.436	0.053
FI_D1	-0.591	-0.392	-0.136	-0.113	ESTM4_Fi_L	0.844	-0.215	0.409	0.032
FI_d2	-0.548	-0.439	-0.213	-0.126	ANTM1_L	0.960	0.060	-0.165	0.076
FI_D1-Cuad	-0.372	-0.527	0.594	0.322	ANTM2_L	0.957	0.080	-0.160	0.043
FI_d2-Cuad	-0.315	-0.321	0.644	0.441	ANTM3_L	0.964	0.053	-0.168	0.071
FI_Or_D1	-0.180	-0.668	0.578	0.198	ANTM4_L	0.962	0.073	-0.163	0.068
FI_Or_d2	-0.062	-0.778	0.396	0.234	ANTM1_Lc	0.942	0.072	-0.175	0.033
FI_ratio_Or	-0.285	-0.793	-0.144	-0.005	ANTM2_Lc	0.938	0.108	-0.158	0.021
SEPL1_L	0.981	-0.015	0.078	-0.077	ANTM3_Lc	0.951	0.085	-0.170	0.072
SEPL2_L	0.980	-0.014	0.071	-0.080	ANTM4_Lc	0.944	0.110	-0.175	0.056
SEPM1_L	0.980	-0.006	0.074	-0.071	OV_L	0.721	-0.471	0.042	0.312
SEPM2_L	0.980	-0.014	0.067	-0.071	ETL_L	0.478	0.096	0.114	-0.099
SEPL1_Ab	0.858	0.234	0.285	0.132	ETG_L	0.824	-0.210	-0.165	0.236
SEPL2_Ab	0.871	0.226	0.232	0.150	ETG_A	0.868	-0.063	-0.124	0.165
SEPL1_Amx	0.885	0.147	0.155	0.263	RAC_L	-0.395	0.139	0.048	0.795
SEPL2_Amx	0.890	0.138	0.174	0.230	RAC_PED_L	-0.250	-0.223	0.303	-0.070
SEPL1_HAmx	0.963	-0.010	0.081	-0.148	F_PED_L	0.346	-0.744	-0.018	0.181
SEPL2_HAmx	0.963	-0.012	0.085	-0.161	F_ratio_VA	0.181	-0.603	-0.220	0.647
SEPM1_Ab	0.908	0.088	0.135	0.128	F1_V_L	0.294	-0.574	-0.373	0.571
SEPM2_Ab	0.916	0.056	0.150	0.089	F1_ratio_VA	0.276	-0.627	-0.378	0.516
SEPM1_Amx	0.911	0.068	0.091	0.240	F2_V_L	0.197	-0.605	-0.518	0.397
SEPM2_Amx	0.903	0.040	0.064	0.228	F2_ratio_VA	0.132	-0.669	-0.470	0.358
SEPM1_HAmx	0.945	-0.011	0.135	-0.192	F3_V_L	0.099	-0.674	-0.378	0.310
SEPM2_HAmx	0.931	0.000	0.131	-0.184	F3_ratio_VA	0.098	-0.686	-0.428	0.306
PET1_L	0.889	-0.341	0.198	0.053	F_EST_L	0.475	0.337	-0.385	0.275
PET2_L	0.892	-0.334	0.191	0.066	F_CU_L	0.573	0.132	-0.427	0.369
PET3_L	0.896	-0.336	0.197	0.051	F_CU_A	0.745	0.480	0.239	-0.013
PET4_L	0.903	-0.320	0.183	0.083	F_ratio_CU	-0.233	-0.662	-0.525	0.238
PET1_Uñ_L	0.951	-0.106	0.161	0.011	F_ACU_MY_L	0.545	0.447	-0.348	0.252
PET2_Uñ_L	0.955	-0.119	0.147	0.021	F_ACU_MY_A	0.535	0.754	0.062	-0.019
PET3_Uñ_L	0.961	-0.092	0.139	0.009	F_ACU_MN_L	0.505	0.479	-0.293	0.291
PET4_Uñ_L	0.962	-0.110	0.136	0.015	F_ACU_MN_A	0.454	0.765	0.038	0.032
PET1_Uñ_Ab	0.758	-0.504	0.007	-0.100	F_ACU_INT_L	0.172	0.590	0.254	0.647
PET2_Uñ_Ab	0.745	-0.450	0.078	0.040	F_ACU_INT_A	0.166	0.512	0.035	0.648
PET3_Uñ_Ab	0.741	-0.434	0.093	-0.054	F_ACU_NAp	0.310	0.622	-0.269	0.269
PET4_Uñ_Ab	0.768	-0.436	0.082	-0.086	F_ACU_NPr	-0.005	0.512	0.459	-0.199
PET1_Uñ_Aa	0.381	-0.243	0.756	-0.258	F_ACU_B2-B3	0.304	0.433	0.531	0.087
PET2_Uñ_Aa	0.380	-0.250	0.741	-0.220	F_ACU_MY_NB	0.154	0.780	0.159	-0.135
PET3_Uñ_Aa	0.329	-0.230	0.777	-0.284	F_ACU_MN_NB	0.076	0.898	-0.045	0.158
PET4_Uñ_Aa	0.372	-0.246	0.776	-0.226	F_ACU_INT_NB	-0.031	0.693	0.150	0.409
PET1_Lim_Amx	-0.409	-0.060	0.658	0.426	F_ACU_BT	0.137	0.907	0.068	0.041
PET2_Lim_Amx	-0.283	-0.148	0.730	0.430	F_ACU_ANG1	0.231	0.740	-0.162	0.023
PET3_Lim_Amx	-0.298	-0.145	0.722	0.423	F_ACU_ANG2	0.220	0.677	0.106	0.549
PET4_Lim_Amx	-0.270	-0.147	0.748	0.423	F_ACU_ANG3	0.581	0.218	0.229	-0.087
RATIO_LIM	0.340	-0.293	-0.697	-0.145	SEM_P	-0.496	-0.634	0.057	0.136
PET1_Lim_HAmx	0.422	-0.667	-0.050	-0.414	SEM_E	0.121	-0.615	0.380	-0.320
PET2_Lim_HAmx	0.494	-0.745	0.092	-0.280	SEM_Ala_GrMy	-0.305	-0.718	0.192	0.286
PET3_Lim_HAmx	0.446	-0.732	0.189	-0.317	SEM_Ala_GrMn	-0.413	-0.482	0.095	0.483
PET4_Lim_HAmx	0.491	-0.733	0.136	-0.296	%SEM_F_T-Co	-0.008	0.277	-0.691	0.001
ratio_Pet_Sep	-0.910	-0.185	0.185	0.033	%SEM_F_Cu-Ci	0.594	0.400	0.244	-0.430
PET_Le	0.084	0.250	-0.576	-0.052	%SEM_F_R-E	-0.515	-0.499	0.016	0.434
PET_Ca	0.256	-0.316	0.440	-0.213	SEM_Ala_distr	-0.722	-0.461	0.128	0.292
PET_Hb	-0.198	-0.686	0.154	0.134					

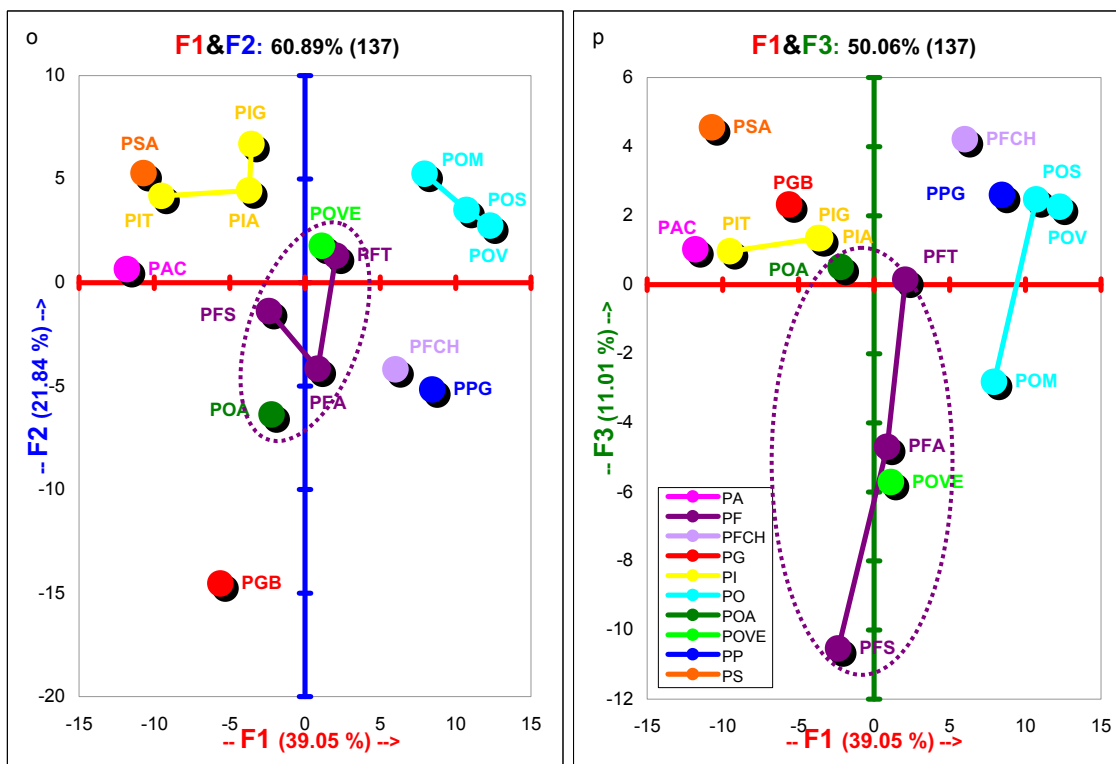
Tabla 4.3h. ACP de macro-caracteres 351x137. Contribución de las variables a los factores. F1: INDIVIDUO (tallos basales), FLOR (apertura y diámetros; Sépalos; Pétalos lg y naturaleza Ac-Re; *ratio* Pet/Sep; Androceo; Gineceo), SILICUA (estilo, cuernos, apéndices lg y áng-3), SEMILLAS (contorno ala, forma Cu-R). F2: INDIVIDUO (altura), HOJAS, FLOR (orificio, Pétalos forma, posición Hb-Ha, naturaleza PI-On y color BI-Vi), SILICUA (pedúnculo, valvas, *ratio* del cuerno, apéndices ancho, nº de divisiones y áng-1&2), SEMILLAS (talla y grosor ala). F3: INDIVIDUO (diámetros y ramificación), FLOR (diámetros, Pétalos ancho, posición Le-Ca y color Rs), SILICUA (nº bifurcaciones apéndices) y SEMILLAS (forma T). F4: RACIMO, SILICUA (valvas y apéndice intermedio) y SEMILLAS (diámetro menor del ala).



ACP- MACRO-CARACTERES sin PG & PA 307x136									
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.764	0.359	-0.405	-0.200	PET_Ha	-0.671	-0.101	0.382	0.227
IND_D1	-0.216	0.015	0.641	-0.074	PET_PI	-0.623	-0.449	-0.026	0.069
IND_d2	-0.393	-0.013	0.605	-0.137	PET_Ond	-0.465	0.564	0.295	0.170
IND_H_ra1	0.437	0.358	-0.606	-0.080	PET_Acan	0.662	-0.238	-0.400	-0.108
IND_NºTb	-0.552	-0.160	0.434	-0.032	PET_Rev	0.857	-0.144	0.170	-0.098
H1_L	0.441	0.787	0.180	-0.039	PET_Col_BI	0.243	0.598	0.239	0.080
H2_L	0.440	0.705	0.272	-0.006	PET_Col_Vi	-0.344	-0.682	0.241	0.229
H3_L	0.380	0.677	0.342	0.049	PET_Col_Rs	0.512	0.243	-0.532	-0.412
h4_L	0.317	0.660	0.318	0.090	ESTL1_Fi_L	0.886	-0.096	0.369	0.135
h5_L	0.176	0.655	0.345	0.126	ESTL2_Fi_L	0.902	-0.046	0.308	0.181
ratio_H1	0.250	0.822	-0.202	0.046	ANTL1_L	0.945	-0.073	-0.216	0.075
ratio_H2	0.341	0.818	0.024	0.088	ANTL2_L	0.948	-0.064	-0.224	0.051
ratio_H3	0.384	0.871	0.061	0.100	ANTL1_Lc	0.915	-0.083	-0.201	0.086
ratio_h4	0.316	0.860	0.168	0.084	ANTL2_Lc	0.923	-0.076	-0.203	0.055
ratio_h5	0.135	0.903	0.145	0.102	ESTM1_Fi_L	0.796	-0.184	0.483	0.019
Ratio H1_h5_L/A	0.218	0.890	0.067	-0.064	ESTM2_Fi_L	0.814	-0.177	0.456	0.040
FL_ANG_SEP	-0.890	0.036	0.306	-0.241	ESTM3_Fi_L	0.839	-0.156	0.441	0.070
Fl_D1	-0.555	0.282	-0.122	-0.225	ESTM4_Fi_L	0.857	-0.145	0.417	0.037
Fl_d2	-0.459	0.388	-0.175	-0.190	ANTM1_L	0.940	-0.083	-0.245	0.048
Fl_D1-Cuad	-0.237	0.152	0.769	0.359	ANTM2_L	0.935	-0.102	-0.244	0.009
Fl_d2-Cuad	-0.154	0.086	0.765	0.526	ANTM3_L	0.947	-0.065	-0.239	0.051
Fl_Or_D1	0.030	0.255	0.817	0.257	ANTM4_L	0.942	-0.095	-0.244	0.040
Fl_Or_d2	0.263	0.461	0.644	0.307	ANTM1_Lc	0.921	-0.068	-0.242	0.005
Fl_ratio_Or	0.041	0.894	0.138	0.102	ANTM2_Lc	0.913	-0.112	-0.239	-0.017
SEPL1_L	0.973	-0.151	0.014	-0.097	ANTM3_Lc	0.929	-0.091	-0.252	0.050
SEPL2_L	0.973	-0.147	0.007	-0.098	ANTM4_Lc	0.920	-0.101	-0.255	0.027
SEPM1_L	0.971	-0.163	0.002	-0.092	OV_L	0.763	0.311	0.163	0.348
SEPM2_L	0.973	-0.154	-0.006	-0.089	ETL_L	0.532	-0.275	-0.038	-0.135
SEPL1_Ab	0.796	-0.466	0.114	0.129	ETG_L	0.813	0.106	-0.188	0.219
SEPL2_Ab	0.812	-0.451	0.049	0.151	ETG_A	0.837	0.116	-0.075	0.187
SEPL1_Amx	0.826	-0.341	0.023	0.301	RAC_L	-0.346	-0.323	-0.175	0.732
SEPL2_Amx	0.836	-0.321	0.056	0.271	RAC_PED_L	-0.138	-0.268	0.142	-0.260
SEPL1_HAmx	0.955	-0.132	0.030	-0.184	F_PED_L	0.551	0.546	0.105	0.164
SEPL2_HAmx	0.958	-0.133	0.029	-0.185	F_ratio_VA	0.244	0.495	-0.125	0.683
SEPM1_Ab	0.869	-0.308	-0.011	0.116	F1_V_L	0.341	0.516	-0.316	0.601
SEPM2_Ab	0.884	-0.280	0.019	0.083	F1_ratio_VA	0.325	0.610	-0.264	0.535
SEPM1_Amx	0.871	-0.210	0.002	0.273	F2_V_L	0.276	0.571	-0.506	0.374
SEPM2_Amx	0.862	-0.189	-0.017	0.258	F2_ratio_VA	0.204	0.679	-0.364	0.340
SEPM1_HAmx	0.935	-0.194	0.055	-0.231	F3_V_L	0.179	0.759	-0.108	0.348
SEPM2_HAmx	0.924	-0.182	0.053	-0.219	F3_ratio_VA	0.187	0.746	-0.194	0.327
PET1_L	0.947	0.053	0.201	0.050	F_EST_L	0.460	-0.241	-0.583	0.276
PET2_L	0.945	0.055	0.196	0.064	F_CU_L	0.501	0.271	-0.355	0.515
PET3_L	0.949	0.060	0.207	0.051	F_CU_A	0.723	-0.515	0.134	0.027
PET4_L	0.951	0.045	0.189	0.077	F_ratio_CU	-0.136	0.713	-0.456	0.224
PET1_Uñ_L	0.961	-0.079	0.125	0.021	F_ACU_MY_L	0.486	-0.052	-0.431	0.433
PET2_Uñ_L	0.965	-0.066	0.116	0.027	F_ACU_MY_A	0.505	-0.705	-0.026	0.108
PET3_Uñ_L	0.971	-0.074	0.106	0.023	F_ACU_MN_L	0.418	-0.139	-0.386	0.469
PET4_Uñ_L	0.971	-0.055	0.112	0.029	F_ACU_MN_A	0.346	-0.677	-0.066	0.196
PET1_Uñ_Ab	0.782	0.441	0.217	-0.074	F_ACU_INT_L	0.051	-0.684	-0.038	0.603
PET2_Uñ_Ab	0.768	0.322	0.236	0.097	F_ACU_INT_A	0.018	-0.467	-0.145	0.648
PET3_Uñ_Ab	0.754	0.333	0.266	-0.011	F_ACU_NAp	0.269	-0.164	-0.397	0.648
PET4_Uñ_Ab	0.789	0.327	0.250	-0.034	F_ACU_NPr	0.016	-0.540	0.403	-0.188
PET1_Uñ_Aa	0.429	-0.187	0.743	-0.217	F_ACU_B2-B3	0.328	-0.565	0.392	0.142
PET2_Uñ_Aa	0.427	-0.129	0.752	-0.162	F_ACU_MY_NB	0.035	-0.672	0.263	-0.037
PET3_Uñ_Aa	0.390	-0.191	0.759	-0.237	F_ACU_MN_NB	-0.134	-0.786	-0.255	0.420
PET4_Uñ_Aa	0.421	-0.178	0.772	-0.172	F_ACU_INT_NB	-0.247	-0.669	-0.085	0.351
PET1_Lim_Amx	-0.244	-0.237	0.648	0.526	F_ACU_BT	-0.053	-0.893	-0.056	0.214
PET2_Lim_Amx	-0.117	-0.138	0.764	0.560	F_ACU_ANG1	-0.127	-0.365	-0.196	0.287
PET3_Lim_Amx	-0.108	-0.167	0.750	0.566	F_ACU_ANG2	0.021	-0.718	-0.184	0.506
PET4_Lim_Amx	-0.102	-0.153	0.776	0.553	F_ACU_ANG3	0.569	-0.431	0.003	-0.148
RATIO_LIM	0.394	0.401	-0.646	-0.192	SEM_P	-0.253	0.582	0.192	0.241
PET1_Lim_HAmx	0.587	0.421	0.054	-0.561	SEM_E	0.240	0.495	0.668	-0.224
PET2_Lim_HAmx	0.667	0.512	0.287	-0.293	SEM_Ala_GrMy	-0.381	0.337	0.356	0.634
PET3_Lim_HAmx	0.609	0.472	0.393	-0.340	SEM_Ala_GrMn	-0.578	0.034	0.023	0.659
PET4_Lim_HAmx	0.645	0.479	0.329	-0.350	%SEM_F_T-Co	-0.116	0.146	-0.687	0.021
ratio_Pet_Sep	-0.915	0.138	0.283	0.012	%SEM_F_Cu-Ci	0.468	-0.384	0.293	-0.538
PET_Le	0.245	0.178	-0.705	-0.014	%SEM_F_R-E	-0.353	0.334	0.012	0.577
PET_Ca	0.334	-0.328	0.363	-0.364	SEM_Ala_distr	-0.647	0.395	0.288	0.340

Tabla 4.3j. ACP de macro-caracteres sin PG&PA 307x136. Contribución de las variables a los factores. F1: INDIVIDUO (altura y tallos basales), FLOR (apertura y diámetros; Sépalos; Pétalos lg, forma, posición Ha y naturaleza Pl-Ac-Re; ratio Pet/Sep; Androceo; Gineceo), SILICUA (pedúnculo, cuernos, apéndices lg y áng-3), SEMILLAS (contorno del ala). F2: HOJAS, FLOR (ratio orificio, Pétalos forma, naturaleza On y color Bl-Vi), SILICUA (valvas, apéndices ancho, nº divisiones y ángulos 1&2), SEMILLAS (diámetro mayor). F3: INDIVIDUO (diámetros y ramificación), FLOR (diámetros y orificio; Pétalos ancho, posición Le y color Rs), SILICUA (estilo) y SEMILLAS (diámetro menor y forma T). F4: PÉTALOS (posición Ca), RACIMO, SILICUA (valvas, apéndices menor e intermedio y nº de apéndices), SEMILLAS (grosor del ala y forma Cu-R).

TAXONOMÍA NUMÉRICA. MACRO-CARACTERES: ACP- 137



TAXONOMÍA NUMÉRICA. MACRO-CARACTERES: ACP- 136 sin PG&PA

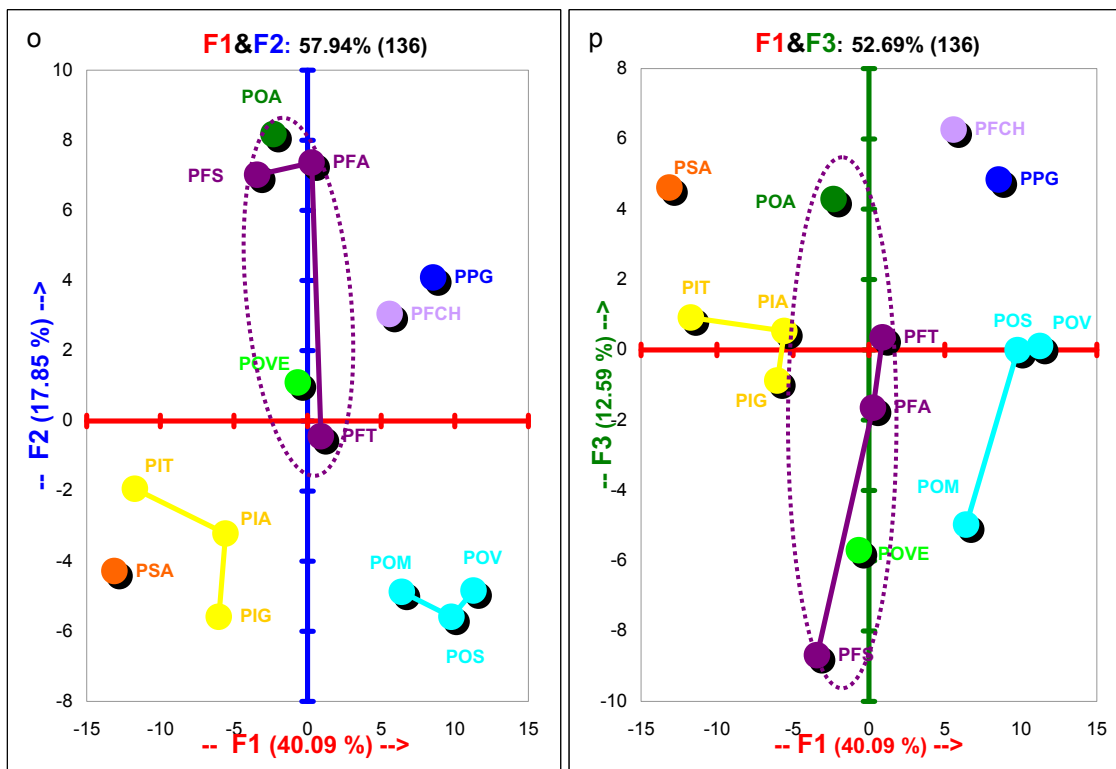


Figura 4.12.-Taxonomía Numérica de macro-caracteres 137 y 136 (351-307 UTOs). ACP. Gráficas bidimensionales. En el análisis de 137 la gráfica  $F1&F2$  refleja la afinidad del complejo PF (incluyendo POVE y POA), PG se observa alejada del resto de taxones y PIT más cercana a PS y PA que a sus poblaciones co-específicas. PP-PFCH se sitúan más cercanas al complejo PF que a PO a diferencia del fenograma y MDS. La gráfica  $F1&F3$  dispersa el conjunto poblacional de PF y acerca la asociación PFCH-PP a PO donde se distancia POM. En el análisis de 136 sin PG&PA el eje  $F2$  y  $F3$  dispersan el complejo PF.

**F2** (17.85%): *HOJAS*, *FLOR*: *ratio* orificio, *Pétalos* (forma, naturaleza On y color BI-Vi), *SILICUA* (talla valvas y ancho apéndices, nº divisiones y ángulos 1&2) y *SEMILLAS* (diámetros).

**F3** (12.59%): *INDIVIDUOS* diámetros y ramificaciones, *FLOR*: diámetros y orificio, *Pétalos* (ancho, posición Le y color Rs), *SILICUA* (lg del estilo) y *SEMILLAS* (diámetro menor y forma triangular)

**F4** (8.10%): *PÉTALOS* (posición Ca), *RACIMO*, *SILICUA* (talla de valvas, apéndices menor e intermedio y nº de apéndices) y *SEMILLAS* (grosor del ala y forma Cu-R).

- En las *representaciones bi-dimensionales*, la *gráfica F1&F2* (57.94%) refuerza las mismas asociaciones de taxones del análisis de 137 caracteres. Se refleja la afinidad de PF y poblaciones asociadas POVE y POA, sin embargo se diferencia en que el *eje F2* dispersa a las poblaciones del complejo PF (distanciando a PFT-POVE de PFS-PFA-POA). La asociación PP-PFCH se encuentra más relacionada al complejo PF que a PO. En la *gráfica F1&F3*, el *eje F3* acentúa la dispersión del complejo PF y acerca la asociación PFCH-PP a *P.ornata* (PO) en el que también se distancia POM (Figs.4.12).

- En la *representación tridimensional*, la *gráfica F1&F2&F3* (307 UTOs) el *eje F3* aleja por una lado a PFS de sus poblaciones co-específicas (PFA y PFT) y por otro, distancia POA y POVE del complejo PF y por último POM del resto de *P.ornata*. En la *gráfica F1&F2&F4*, el *eje F4* aleja en los taxones de las otras islas a PS (La Gomera) de PI (Tenerife) y acentúa el alejamiento de PIA con sus poblaciones co-específicas. (Anexo 4.2).

#### 4.2.3. Depuración de macro-caracteres. Análisis Discriminante (126 y 125)

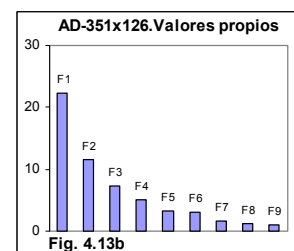
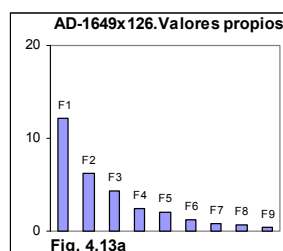
El total de los 137 macro-caracteres se depura en primer lugar de 11 caracteres [*Fl\_Or\_D1* (1), *Pet\_Uñ\_Aa* (4), *Estl\_Fi\_L* (2), *Estm\_Fi\_L* (4)] con escaso valor discriminante (*carga factorial* <0.150) en los niveles tanto infra-individuales (*matriz 1649*) como de individuo (*matriz 351*) pasando a configurar una matriz de 126. El modelo de AD con 126 caracteres, se resuelve en ambos niveles o matrices con 9 Factores (Tablas 4.4, Anexo 4.2 y Figs.4.13).

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9
Valores propios	12.141	6.165	4.279	2.399	1.962	1.184	0.863	0.718	0.451
% varianza	40.251	20.438	14.187	7.955	6.504	3.927	2.862	2.380	1.497
% Acumulado	40.251	60.689	74.876	82.831	89.335	93.262	96.123	98.503	100.000

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9
Valores propios	22.278	11.585	7.199	5.133	3.157	3.061	1.714	1.256	0.962
% varianza	39.539	20.560	12.777	9.109	5.603	5.432	3.042	2.229	1.708
% Acumulado	39.539	60.099	72.875	81.985	87.588	93.020	96.063	98.292	100.000

Los *valores propios* (discriminantes) son casi el doble en la matriz de 351 UTOs, sin embargo la *varianza acumulada* discriminadora de los cuatro primeros factores, es similar en ambos niveles de observación (82.83 % y 81.98%).

En los AD de 126 caracteres las variables más importantes asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores son muy similares a las del AD-137 y se muestran en las Tablas de contribución de las



variables (Anexo 4.2) y Tabla 4.16 resumen de *Factores y Caracteres asociados* representando las mismas asociaciones de caracteres respecto a los *factores o ejes*. La *representación gráfica* en el AD de 126 macro-caracteres de los cuatro primeros factores como en los análisis anteriores, discrimina de forma más patente en la matriz de individuo (351). En los distintos ejes, mantiene prácticamente las mismas asociaciones de poblaciones y taxones de el AD anterior de 137 caracteres (Tabla 4.14 resumen de Análisis Discriminante y Anexo 4.2).

#### 4.2.3.1. Depuración de macro-caracteres sin PG ni PA. Análisis discriminante (125)

Al quitar PG y PA como grupos ya diferenciados, el AD-126 en ambos niveles o matrices (1452 y 307 UTOs) se reduce a 125 caracteres (ya que no admite la variable de pétalo horizontal bajo exclusiva de PG) y se resuelve mejor que el anterior con solo 7 Factores.

Los *valores propios* son casi el doble en las matrices de 307 UTOs, sin embargo la varianza acumulativa discriminadora de los cuatro primeros factores, es similar en ambos niveles de observación: 87.56% en la matriz de 1452 UTOs y 86.31% en la matriz de 125x307 UTOs (Tablas 4.4c, d).

Tabla 4.4c. AD-1452x125 sin PG & PA. Valores propios y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valores propios	9.465	5.569	2.696	1.975	1.205	1.030	0.565
% varianza	42.059	24.743	11.979	8.775	5.355	4.577	2.512
% Acumulado	42.059	66.802	78.781	87.556	92.911	97.488	100.000

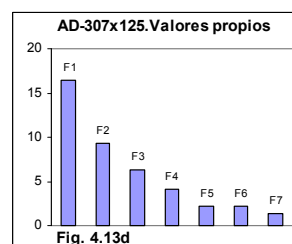
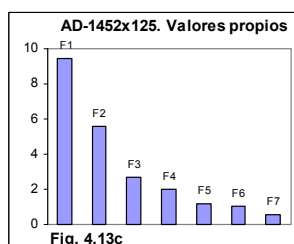
Tabla 4.4d. AD-307x125 sin PG & PA. Valores propios y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valores propios	16.444	9.283	6.349	4.069	2.219	2.129	1.385
% varianza	39.267	22.166	15.161	9.716	5.300	5.084	3.307
% Acumulado	39.267	61.433	76.594	86.310	91.609	96.693	100.000

En el AD de 125 caracteres sin PG & PA, las variables asociadas más importantes a cada uno de los cuatro primeros factores (>0.40) se muestran en las Tablas de contribución de las variables (Anexo 4.2) y en la Tabla 4.16 resumen de Factores y Caracteres asociados y representan las mismas asociaciones respecto a los *factores o ejes* que el AD-136.

Al quitar PG y PA como grupos más diferenciados, el modelo AD-125 se diferencia del 126 en que los valores propios bajan ligeramente y mejora notablemente la varianza acumulada de los cuatro primeros factores. Al mismo tiempo algunas variables cambian de factor, generalmente adelantándose desde el inmediato inferior:

En el **F1** con el grueso de los caracteres de la Flor, aparece la altura de los individuos y la longitud de los pétalos, antes en el **F2**. El nuevo **F2** está formado por el grupo de variables del anterior **F3**, acompañadas por las biometrías de las valvas de la silicua. El nuevo **F3** es el anterior **F4**, quedando este último reducido al estilo del fruto y *ratio* de los cuernos o astas solo en la matriz de 1452. Pierden importancia los caracteres de la Semilla (forma y ala).



La *representación gráfica* del AD-125 sin PG & PA (Anexo 4.2) según los factores o ejes, como en AD-136 discriminan de forma más patente a los taxones en los resultados de la matriz de 307 UTOs.

#### 4.2.4. Nivel poblacional (16 y 14 UTOs). Análisis multivariante (126 y 125)

Los resultados de los análisis de los 137 macro-caracteres depurados a 126 son similares a los anteriores análisis aunque cambia la asociación de PP-PFCH que pasa a un nodo junto con PF (Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica y Anexo 4.2).

En todos los análisis (UPGMA, MDS-NM y ACP) se sigue reflejando la posición aislada de PG respecto al resto de los taxones, en los que también se pone de manifiesto la independencia de las islas occidentales con una mayor afinidad entre Teno (PIT), La Gomera (PSA) y después La Palma (PIT-PS, PA) que se separan de las otras dos poblaciones de Tenerife (PIG-PIA). En Gran Canaria, se sigue diferenciando *P.ornata* (PO) y el complejo *P.filiifolia* (PF) integrado también por dos de las tres poblaciones sin adscripción (PFS-PFA y PFT-POVE) donde cambian las agrupaciones internas. La asociación PP-PFCH, a diferencia de los anteriores análisis 137 y 136 acompaña aquí al complejo PF (Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica y Anexo 4.2).

En el análisis de *125 caracteres depurados sin PG ni PA*, los resultados también son prácticamente idénticos a los del anterior análisis de 126 caracteres (Tabla 4.16 resumen de Factores y Caracteres asociados, Tabla 4.15 resumen de Taxonomía numérica y Anexo 4.2).

#### 4.2.5. Depuración de macro-caracteres. Análisis Discriminante (120 y 119)

La matriz de 351x126 depurada de 6 macro-caracteres (*Pet\_Le*, *Etl\_L*, *Rac\_Ped\_L*, *F\_Acu\_Int\_A*, *F\_Acu\_Ang3*, *%Sem\_T\_Co*) con escaso valor discriminante (*carga factorial* <0.150) en los niveles infra-individual (1649 UTOs) y de individuo (351 UTOs) pasa a una matriz de 120 caracteres. Como en los análisis anteriores, el modelo de AD- 120 se resuelve en ambos niveles o matrices con 9 Factores (Tablas 4.5a, b y Figs.4.14). Los *valores propios* suben casi al doble en la matriz de 351 UTOs como en los anteriores análisis, sin embargo la *varianza acumulada discriminadora* de los cuatro primeros factores, es similar en ambos niveles de observación (82.96% y 82.15%).

Tabla 4.5a. AD-1649x120. Valores propios y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9
Valores propios	12.051	6.061	4.132	2.334	1.906	1.151	0.854	0.707	0.430
% varianza	40.677	20.457	13.948	7.878	6.434	3.886	2.883	2.386	1.453
% Acumulado	40.677	61.133	75.081	82.959	89.393	93.279	96.161	98.547	100.000

Tabla 4.5b. AD-351x120. Valores propios y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9
Valores propios	21.488	10.862	6.850	4.737	3.034	2.762	1.679	1.197	0.873
% varianza	40.179	20.309	12.807	8.857	5.673	5.165	3.140	2.237	1.633
% Acumulado	40.179	60.488	73.295	82.152	87.825	92.990	96.129	98.367	100.000

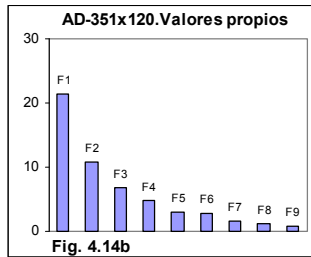
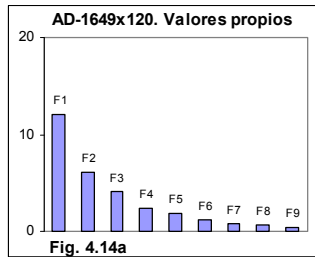
En el AD de 120 caracteres las variables más importantes asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores son muy similares a los AD-137 y AD-126 (Tabla 4.5c y Anexo 2.2) y presentan las siguientes asociaciones respecto a los cuatro primeros *factores* o *ejes*:

AD- MACRO-CARACTERES DEPURADOS 351x120									
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.061	0.400	-0.173	0.088	ratio_Pet_Sep	-0.811	-0.223	0.050	-0.029
IND_D1	-0.288	0.154	-0.081	-0.419	PET_Ca	-0.057	0.271	0.183	0.118
IND_d2	-0.392	0.162	-0.028	-0.397	PET_Hb	-0.601	0.586	0.307	0.118
IND_H_ra1	0.260	0.281	-0.168	-0.192	PET_Ha	0.110	-0.469	-0.155	-0.158
IND_N°Tb	-0.278	-0.082	0.073	-0.018	PET_Pi	0.101	-0.238	0.136	-0.197
H1_L	-0.329	0.469	-0.478	-0.009	PET_Ond	-0.770	0.257	0.039	0.066
H2_L	-0.287	0.460	-0.601	0.017	PET_Acan	0.462	-0.009	-0.030	0.054
H3_L	-0.320	0.416	-0.632	-0.129	PET_Rev	0.321	0.165	-0.017	-0.015
h4_L	-0.371	0.288	-0.635	-0.181	PET_Col_Bi	-0.296	0.216	-0.183	0.398
h5_L	-0.453	0.158	-0.478	-0.115	PET_Col_Vi	0.228	-0.189	0.386	-0.412
ratio_H1	-0.124	0.286	-0.438	-0.055	PET_Col_Rs	0.173	0.175	-0.223	0.047
ratio_H2	-0.158	0.322	-0.403	0.031	ANTL1_L	0.787	0.350	-0.093	0.007
ratio_H3	-0.154	0.344	-0.507	-0.174	ANTL2_L	0.777	0.349	-0.095	0.022
ratio_H4	-0.231	0.325	-0.556	-0.149	ANTL1_Lc	0.747	0.341	-0.101	-0.063
ratio_H5	-0.361	0.141	-0.565	-0.085	ANTL2_Lc	0.742	0.335	-0.111	-0.064
Ratio H1_h5_L/A	-0.232	0.360	-0.573	-0.078	ANTM1_L	0.783	0.384	-0.072	-0.018
FL_ANG SEP	-0.695	-0.021	0.114	-0.064	ANTM2_L	0.785	0.369	-0.071	-0.009
FL_D1	-0.398	0.086	0.054	-0.041	ANTM3_L	0.788	0.380	-0.089	-0.014
FL_d2	-0.360	0.092	0.025	-0.053	ANTM4_L	0.788	0.377	-0.067	-0.011
FL_D1_Cuad	-0.429	0.142	-0.029	-0.147	ANTM1_Lc	0.797	0.375	-0.102	-0.071
FL_d2_Cuad	-0.254	0.034	-0.055	-0.238	ANTM2_Lc	0.797	0.353	-0.089	-0.073
FL_Or_d2	-0.331	0.296	-0.175	-0.160	ANTM3_Lc	0.794	0.369	-0.074	-0.071
FL_ratio_Or	-0.305	0.094	-0.220	0.006	ANTM4_Lc	0.809	0.351	-0.079	-0.078
SEPL1_L	0.715	0.421	-0.013	0.081	OV_L	0.119	0.402	-0.136	0.002
SEPL2_L	0.717	0.417	-0.014	0.083	ETG_L	0.247	0.268	-0.035	0.126
SEPM1_L	0.718	0.424	-0.002	0.067	ETG_A	0.327	0.160	-0.119	0.115
SEPM2_L	0.714	0.426	-0.004	0.074	RAC_L	-0.248	-0.055	0.388	-0.042
SEPL1_Ab	0.591	0.236	0.212	0.025	F_PED_L	-0.157	0.417	-0.009	0.111
SEPL2_Ab	0.615	0.253	0.225	0.037	F_ratio_VA	-0.117	0.308	-0.032	-0.227
SEPL1_Amxa	0.594	0.265	0.151	0.030	F1_V_L	-0.127	0.558	-0.020	-0.229
SEPL2_Amxa	0.591	0.252	0.122	0.046	F1_ratio_VA	-0.131	0.521	-0.089	-0.252
SEPL1_HAmx	0.658	0.389	-0.065	-0.003	F2_V_L	-0.240	0.614	-0.057	-0.264
SEPL2_HAmx	0.663	0.387	-0.064	0.022	F2_ratio_VA	-0.276	0.531	-0.144	-0.300
SEPM1_Ab	0.601	0.356	0.164	0.043	F3_V_L	-0.168	0.254	-0.230	-0.226
SEPM2_Ab	0.589	0.358	0.142	0.072	F3_ratio_VA	-0.191	0.284	-0.198	-0.189
SEPM1_Amxa	0.588	0.308	0.069	-0.040	F_EST_L	0.340	0.021	0.072	-0.082
SEPM2_Amxa	0.581	0.324	0.095	0.047	F_CU_L	0.215	0.011	-0.085	-0.151
SEPM1_HAmx	0.620	0.403	-0.025	0.033	F_CU_A	0.312	-0.003	0.062	0.037
SEPM2_HAmx	0.634	0.394	-0.064	-0.018	F_ratio_CU	-0.259	0.149	-0.086	-0.070
PET1_L	0.344	0.439	-0.067	0.054	F_ACU_MY_L	0.336	-0.116	-0.021	0.058
PET2_L	0.348	0.435	-0.064	0.053	F_ACU_MY_A	0.559	-0.231	0.048	0.004
PET3_L	0.354	0.437	-0.075	0.053	F_ACU_MN_L	0.295	-0.131	0.018	0.106
PET4_L	0.366	0.444	-0.055	0.065	F_ACU_MN_A	0.519	-0.267	0.101	0.073
PET1_Uñ_L	0.557	0.397	-0.117	-0.059	F_ACU_INT_L	0.173	-0.077	0.221	-0.002
PET2_Uñ_L	0.552	0.404	-0.117	-0.053	F_ACU_NAp	0.364	-0.281	-0.042	-0.025
PET3_Uñ_L	0.562	0.380	-0.118	-0.069	F_ACU_NPr	0.215	-0.058	0.011	-0.326
PET4_Uñ_L	0.553	0.387	-0.127	-0.065	F_ACU_B2-B3	0.247	0.030	0.053	-0.314
PET1_Uñ_Ab	0.133	0.307	-0.259	0.094	F_ACU_MY_NB	0.363	-0.256	-0.061	-0.209
PET2_Uñ_Ab	0.138	0.324	-0.208	0.126	F_ACU_MN_NB	0.407	-0.412	0.068	-0.031
PET3_Uñ_Ab	0.129	0.263	-0.246	0.124	F_ACU_INT_NB	0.152	-0.121	0.222	0.041
PET4_Uñ_Ab	0.153	0.282	-0.237	0.119	F_ACU_BT	0.475	-0.363	0.057	-0.126
PET1_Lim_Amx	-0.288	-0.011	0.098	-0.413	F_ACU_ANG1	0.440	-0.425	-0.051	0.063
PET2_Lim_Amx	-0.270	0.004	0.069	-0.314	F_ACU_ANG2	0.190	-0.081	0.208	0.062
PET3_Lim_Amx	-0.280	0.009	0.079	-0.323	SEM_P	-0.415	0.112	-0.091	-0.171
PET4_Lim_Amx	-0.272	0.001	0.073	-0.298	SEM_E	-0.086	0.206	-0.276	-0.246
RATIO_LIM	0.121	0.183	-0.092	0.364	SEM_Ala_GrMy	-0.514	0.386	0.190	-0.003
PET1_Lim_HAmx	-0.014	0.336	-0.165	-0.024	SEM_Ala_GrMn	-0.348	0.166	0.182	0.021
PET2_Lim_HAmx	-0.021	0.330	-0.227	-0.058	%SEM_F_Cu-Ci	0.265	0.016	-0.037	-0.026
PET3_Lim_HAmx	-0.026	0.336	-0.209	-0.063	%SEM_F_R-E	-0.365	0.025	0.011	0.029
PET4_Lim_HAmx	-0.036	0.340	-0.222	-0.052	SEM_Ala_distr	-0.298	-0.020	-0.032	-0.035

**Tabla 4.5c. Análisis Discriminante de macro-caracteres depurados 351x120. Contribución de las variables a los factores.** F1: FLOR (apertura y diámetros; Sépalos; Pétalos uña lg, posición Hb y natu raleza On-Ac; ratio Pét/Sep; Anteras dehiscentes), SILICUA (apéndices: ancho, n° de divisiones y áng-1), SEMILLAS (diámetro mayor, grosor del ala y forma R); F2: INDIVIDUO (altura), PÉTAL OS (lg, forma y posición Ha), GINECEO (ovario), SILICUA (pedúnculo y valvas); F3: HOJAS y RACIMO; F4: INDIVIDUO (diámetros), PÉTALOS (ancho y color Bi-Vi) y SILICUA (n° de protuberancias y bifurcaciones de los apéndices).

**F1 (40.18%):** FLOR: apertura y diámetros, Sépalos, Pétalos (longitud uña, posición Hb y naturaleza On-Ac), Ratio Pet/Sep, Androceo (anteras dehiscentes), SILICUA (ancho, divisiones y ángulo 1 de los apéndices), SEMILLAS (diámetro mayor, grosor mayor del ala y forma Re).

**F2 (20.31%):** INDIVIDUO (altura máxima), PÉTALOS (longitud total, forma y posición Hb-Ha), GINECEO (ovario), SILICUA (talla del pedúnculo y valvas, nº de divisiones y ángulo 1 apéndices).



**F3 (12.81%):** HOJAS y RACIMO.

**F4 (8.86%):** diámetros del INDIVIDUO, PÉTALOS (ancho y color BI-Vi del limbo) y SILICUA (nº

de protuberancias y bifurcaciones de apéndices).

En el AD-120, la depuración de 6 caracteres mantiene las mismas asociaciones de poblaciones y taxones del AD-126 anterior y prácticamente las mismas que los anteriores AD-137 y AD-136:

- En la gráfica F1&F2 que representa el 60.49% de la varianza acumulada, como en anteriores análisis (AD-137 y 126) también se discrimina fuertemente a PG del resto de las poblaciones o taxones y se diferencia POA, PO y la asociación PA-PS de las otras islas del resto que queda sin diferenciar, donde se encuentra en primer lugar PI (Tenerife) luego el complejo PF y PP. En la gráfica F1&F3 (52.99% de la varianza acumulada), se vuelve a discriminar PG, se diferencia a PA del resto de los taxones de la islas occidentales, también PS de PI; en Gran Canaria se diferencia POVE y POA del complejo PF formado por la asociación PF-PFCH-PP. En la gráfica F1&F4 que representa el 49.04% de la varianza acumulada, diferencia a PP, PO y PFCH del conjunto PF que aquí se mantienen independientes (Figs.4.14).

4.2.5.1 Depuración de macro-caracteres sin PG ni PA. Análisis discriminante (119)

El AD de la matriz de 307x119 caracteres sin PG & PA se resuelve en ambos niveles o matrices con 9 Factores (Tablas 4.5d, e y Figs.4.14). Las variables más importantes asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores se muestran en la Tabla 4.5f y Anexo 4.2 y representan las siguientes asociaciones respecto a los factores o ejes:

Tabla 4.5d. AD-1452x119 sin PG & PA. Valores propios y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valores propios	9.335	5.466	2.635	1.910	1.196	1.016	0.545
% varianza	42.236	24.731	11.920	8.642	5.409	4.597	2.464
% Acumulado	42.236	66.967	78.887	87.529	92.938	97.536	100.000

Tabla 4.5e. AD-307x119 sin PG & PA. Valores propios y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valores propios	15.659	8.813	5.720	3.656	2.158	1.946	1.257
% varianza	39.936	22.476	14.589	9.325	5.504	4.964	3.206
% Acumulado	39.936	62.412	77.002	86.326	91.830	96.794	100.000

**F1 (39.94%):** INDIVIDUO: altura máxima, FLOR: apertura, Sépalos, Pétalos (longitud y naturaleza On-Ac), Ratio Pet/Sep, Androceo (Anteras dehiscentes).

Resultados

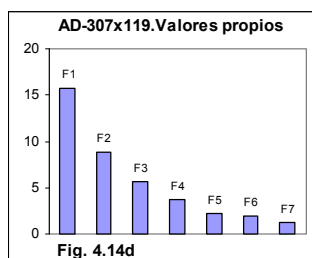
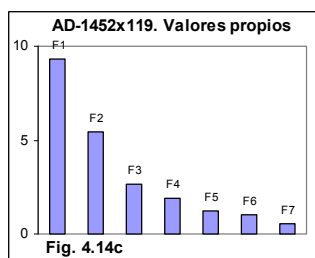
AD- MACRO-CARACTERES DEPURADOS sin PG&PA 307x119									
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.527	-0.323	-0.182	-0.070	ratio_Pet_Sep	-0.841	0.032	0.082	0.074
IND_D1	-0.087	-0.210	0.453	0.269	PET_Ca	0.134	0.057	-0.051	0.223
IND_d2	-0.202	-0.186	0.487	0.314	PET_Ha	-0.333	0.031	0.121	-0.061
IND_H_ra1	0.334	-0.250	0.181	-0.192	PET_Pi	-0.134	0.200	0.215	0.057
IND_NºTb	-0.297	0.071	0.058	0.251	PET_Ond	-0.524	-0.218	-0.011	-0.120
H1_L	0.003	-0.717	-0.003	-0.001	PET_Acan	0.369	0.048	-0.099	0.069
H2_L	0.027	-0.790	-0.052	0.139	PET_Rev	0.320	-0.050	0.015	0.069
H3_L	-0.032	-0.808	0.093	0.154	PET_Col_Bi	-0.143	-0.288	-0.409	-0.113
h4_L	-0.126	-0.773	0.126	0.179	PET_Col_Vi	0.090	0.422	0.444	0.190
h5_L	-0.253	-0.608	0.069	0.240	PET_Col_Rs	0.218	-0.248	-0.081	-0.031
ratio_H1	-0.035	-0.556	0.043	-0.385	ANTL1_L	0.802	-0.161	0.003	0.075
ratio_H2	-0.020	-0.535	-0.032	-0.217	ANTL2_L	0.790	-0.164	-0.013	0.092
ratio_H3	-0.011	-0.641	0.160	-0.169	ANTL1_Lc	0.761	-0.173	0.082	0.114
ratio_h4	-0.093	-0.689	0.137	-0.108	ANTL2_Lc	0.765	-0.177	0.073	0.111
ratio_h5	-0.265	-0.638	0.044	-0.053	ANTM1_L	0.825	-0.152	0.030	0.093
Ratio H1_h5_L/A	-0.153	-0.738	0.098	-0.195	ANTM2_L	0.818	-0.143	0.022	0.110
FI_ANG SEP	-0.583	0.047	0.125	0.096	ANTM3_L	0.831	-0.167	0.019	0.074
FI_D1	-0.242	-0.046	0.076	0.026	ANTM4_L	0.825	-0.144	0.026	0.074
FI_d2	-0.189	-0.067	0.073	-0.041	ANTM1_Lc	0.831	-0.178	0.083	0.104
FI_D1-Cuad	-0.266	-0.167	0.198	0.087	ANTM2_Lc	0.819	-0.158	0.089	0.128
FI_d2-Cuad	-0.176	-0.127	0.249	0.028	ANTM3_Lc	0.833	-0.147	0.082	0.077
FI_Or_d2	-0.079	-0.363	0.193	0.047	ANTM4_Lc	0.832	-0.147	0.093	0.085
FI_ratio_Or	-0.156	-0.280	-0.030	-0.085	OV_L	0.223	-0.313	0.051	0.103
SEPL1_L	0.781	-0.101	-0.063	0.176	ETG_L	0.291	-0.120	-0.104	-0.024
SEPL2_L	0.781	-0.100	-0.068	0.175	ETG_A	0.242	-0.154	-0.106	0.030
SEPM1_L	0.787	-0.093	-0.048	0.172	RAC_L	-0.116	0.390	0.079	-0.006
SEPM2_L	0.787	-0.095	-0.057	0.169	F_PED_L	0.081	-0.224	-0.040	0.009
SEPL1_Ab	0.603	0.166	0.006	0.228	F_ratio_VA	0.059	-0.206	0.288	-0.134
SEPL2_Ab	0.641	0.177	-0.007	0.184	F1_V_L	0.186	-0.318	0.338	-0.237
SEPL1_Amx	0.605	0.102	-0.002	-0.040	F1_ratio_VA	0.142	-0.368	0.344	-0.217
SEPL2_Amx	0.588	0.079	-0.023	0.003	F2_V_L	0.157	-0.415	0.392	-0.288
SEPL1_HAmx	0.701	-0.153	0.018	0.221	F2_ratio_VA	0.042	-0.461	0.399	-0.288
SEPL2_HAmx	0.709	-0.147	-0.013	0.195	F3_V_L	-0.034	-0.380	0.244	-0.273
SEPM1_Ab	0.671	0.070	-0.009	0.167	F3_ratio_VA	-0.023	-0.364	0.212	-0.280
SEPM2_Ab	0.666	0.050	-0.041	0.170	F_EST_L	0.345	0.117	0.048	-0.278
SEPM1_Amx	0.608	-0.007	0.067	0.009	F_CU_L	0.130	-0.078	0.134	-0.141
SEPM2_Amx	0.608	0.014	-0.012	0.009	F_CU_A	0.232	0.094	-0.043	0.117
SEPM1_HAmx	0.683	-0.118	-0.012	0.225	F_ratio_CU	-0.128	-0.193	0.091	-0.238
SEPM2_HAmx	0.689	-0.152	0.029	0.216	F_ACU_MY_L	0.172	0.071	-0.094	-0.101
PET1_L	0.483	-0.206	-0.025	0.139	F_ACU_MY_A	0.294	0.228	-0.047	0.084
PET2_L	0.481	-0.202	-0.024	0.137	F_ACU_MN_L	0.141	0.111	-0.138	-0.094
PET3_L	0.488	-0.214	-0.024	0.138	F_ACU_MN_A	0.247	0.296	-0.121	0.041
PET4_L	0.497	-0.198	-0.031	0.139	F_ACU_INT_L	0.117	0.253	0.012	0.045
PET1_Uñ_L	0.618	-0.216	0.070	0.101	F_ACU_NAp	0.120	0.131	-0.043	-0.178
PET2_Uñ_L	0.614	-0.220	0.066	0.102	F_ACU_NPr	0.149	0.032	0.317	0.148
PET3_Uñ_L	0.615	-0.211	0.076	0.099	F_ACU_B2-B3	0.219	0.039	0.310	0.114
PET4_Uñ_L	0.604	-0.224	0.075	0.085	F_ACU_MY_NB	0.118	0.082	0.175	-0.006
PET1_Uñ_Ab	0.167	-0.377	-0.077	0.067	F_ACU_MN_NB	0.107	0.332	-0.045	-0.027
PET2_Uñ_Ab	0.199	-0.334	-0.106	0.011	F_ACU_INT_NB	0.065	0.269	-0.031	0.032
PET3_Uñ_Ab	0.143	-0.343	-0.111	0.072	F_ACU_BT	0.184	0.294	0.079	0.023
PET4_Uñ_Ab	0.182	-0.331	-0.106	0.033	F_ACU_ANG1	0.018	0.219	-0.150	-0.215
PET1_Lim_Amx	-0.148	0.032	0.439	-0.017	F_ACU_ANG2	0.115	0.246	-0.051	0.026
PET2_Lim_Amx	-0.148	-0.001	0.336	-0.022	SEM_P	-0.217	-0.205	0.189	-0.090
PET3_Lim_Amx	-0.133	0.009	0.343	-0.023	SEM_E	-0.018	-0.381	0.255	0.078
PET4_Lim_Amx	-0.147	0.007	0.316	-0.018	SEM_Ala_GrMy	-0.150	-0.053	0.134	-0.085
RATIO_LIM	0.224	-0.103	-0.377	0.045	SEM_Ala_GrMn	-0.158	0.075	0.049	-0.114
PET1_Lim_HAmx	0.149	-0.300	0.050	0.072	%SEM_F_Cu-Ci	0.159	-0.020	0.029	0.137
PET2_Lim_HAmx	0.126	-0.357	0.074	0.025	%SEM_F_R-E	-0.225	-0.040	-0.027	-0.086
PET3_Lim_HAmx	0.127	-0.353	0.084	0.068	SEM_Ala_distr	-0.229	-0.058	0.040	-0.083
PET4_Lim_HAmx	0.110	-0.370	0.077	0.043					

Tabla 4.5f. Análisis Discriminante de macro-caracteres depurados sin PG&PA 307x119. Contribución de las variables a los factores. F1: INDIVIDUO (altura), FLOR (apertura; Sépalos; Pétalos lg y naturaleza On-Ac; ratio Pet/Sep; Anteras dehiscentes); F2: HOJAS, FLOR (orificio, pétalos forma, ovario), RACIMO y SILICUA (valvas y nº de divisiones de los apéndices), SEMILLAS (diámetro meno r); F3: INDIVIDUO ( diámetros), PÉTALOS (ancho y color Bi-Vi), SILICUA (nº de protuberancias y bifurcaciones de los apéndices); F4: SILICUA (estilo y ratio del cuerno).



**F2 (22.48%):** *HOJAS, FLOR*: orificio (diámetros y *ratio*), *Pétalos* (forma), *Gineceo* (ovario), *RACIMO, SILICUA* (talla de la valva y nº divisiones de los apéndices), *SEMILLAS* (diámetro menor).

**F3 (14.59%):** *INDIVIDUO*: diámetros, *PÉTALOS* (ancho y color BI-Vi de limbo), *SILICUA* (valvas, nº de protuberancias y bifurcaciones de los apéndices).



**F4 (9.32%):** *HOJAS* (*ratio* H1), *SILICUA* (valvas, estilo y *ratio* del cuerno).

Como el análisis anterior, al quitar PG & PA el modelo de AD-119 respecto al AD-120 también

baja ligeramente los valores propios y aumenta notablemente la varianza acumulada de los cuatro primeros factores. Las variables *color blanco* y *violeta* cambian de factor (adelantándose desde el *F4* al *F3*) a la vez que ganan peso. Las diferencias más destacables entre estos dos análisis (*AD-120* y *119*) se producen en los ejes *F2* y *F3* donde las graficas correspondientes se expresan con la posición de algunos grupos invertida (Figs.4.14).

En el **F1** con el grueso de los caracteres de la Flor, aparece la altura de los individuos y la longitud de los pétalos, antes en el *F2*. El nuevo **F2** está formado por el grupo de variables del anterior *F3*, como por ejemplo las biometrías de las hojas y sus *ratios*, acompañadas por las biometrías de las valvas de la silicua. El nuevo **F3** es el anterior *F4*, quedando este último reducido al *ratio* de las hojas, estilo y *ratio* del cuerno. Por último, pierden importancia los caracteres de las semillas (cuerpo, ala y forma).

La *representación gráfica* de este AD de 119 caracteres sin PG & PA (Figs.4.14) según los factores o ejes, discriminan de forma similar a los taxones que los resultados de la matriz de 125x307 UTOs.

- En las gráficas de los ejes *F1&F2* (62.41%) se discriminan fuertemente los dos taxones de las otras islas (PS y PI) del resto de las poblaciones de Gran Canaria donde se discrimina PO y se diferencia POA del complejo PF, quedando este último relacionado con PP, PFCH y POVE. También la gráfica *F1&F3* (54.53%) discrimina a PS de PI que se relaciona con POA y PF, diferencia a PP, PO y PFCH del complejo PF que queda relacionado con POVE y POA, en la gráfica de *F1&F4* que representa el 49.56% de la varianza vuelve a discriminar a PI de PS que se relaciona con POA y diferencia a POVE del complejo PF que permanece indiferenciado junto con PO y PP (Figs.4.14).

#### 4.2.6. Nivel poblacional (16 y 14 UTOs). Análisis multivariante (120 y 119)

- El *fenograma UPGMA-120* ( $r=0.783$ ) sigue diferenciando a PG como *outgroup* del resto de los taxones divididos en dos grupos (Figs.4.14): i) uno para las islas occidentales y el otro ii) para la isla de: Gran Canaria con dos subgrupos, uno para PO y el otro para el complejo PF integrado también por dos de las tres poblaciones sin adscripción, manteniendo exactamente las agrupaciones internas más estrechas que el *UPGMA-126* (PFS-PFA y PFT-POVE, POA) aunque se observa una disminución de las distancias Euclídeas de los nodos respecto al anterior análisis, que se refleja en una mayor resolución (*r*). Al igual que el *UPGMA-126*, la asociación PFCH-PP está unida al complejo PF.

ANÁLISIS DISCRIMINANTE MACRO-CARACTERES: 120 y 119

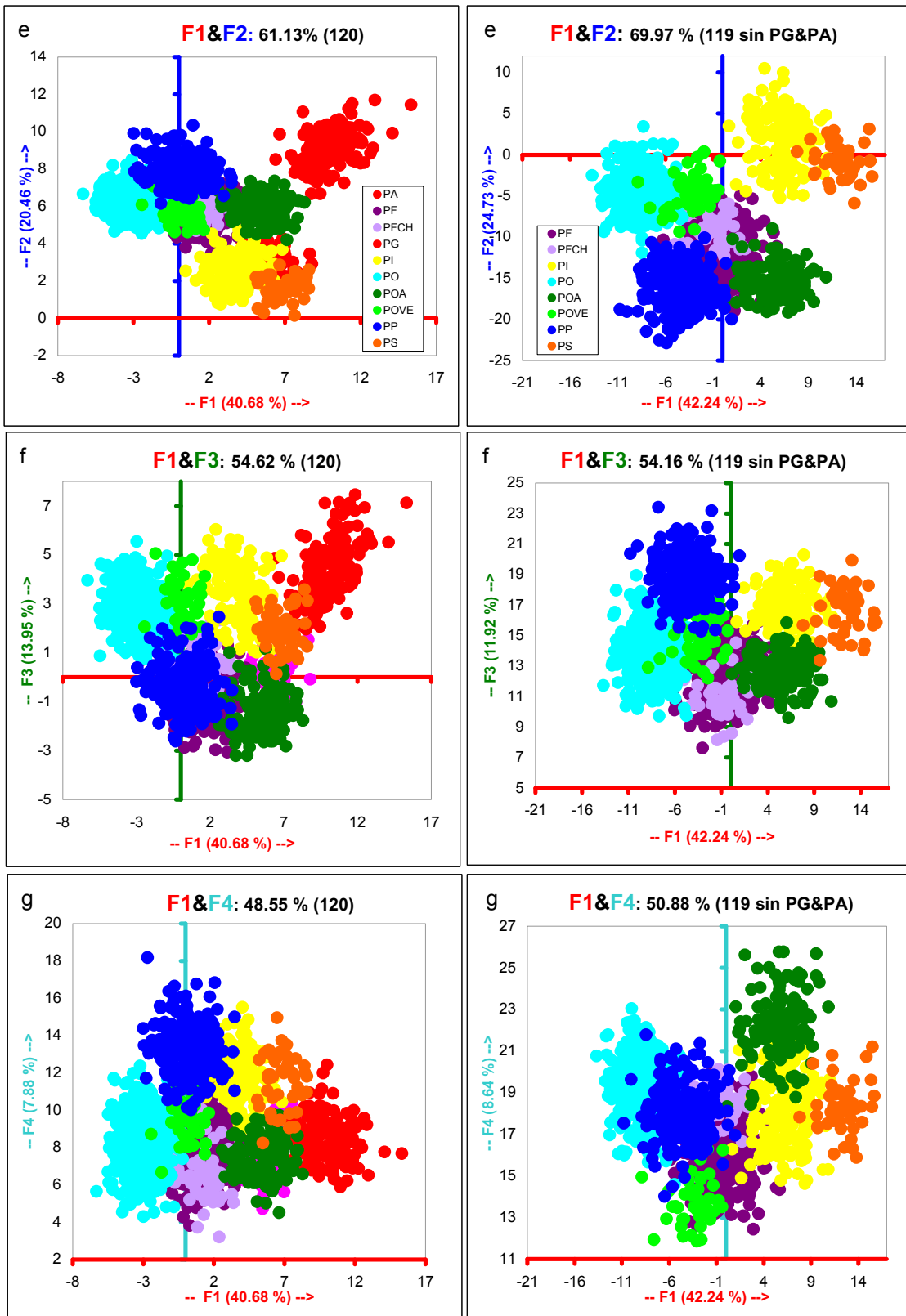
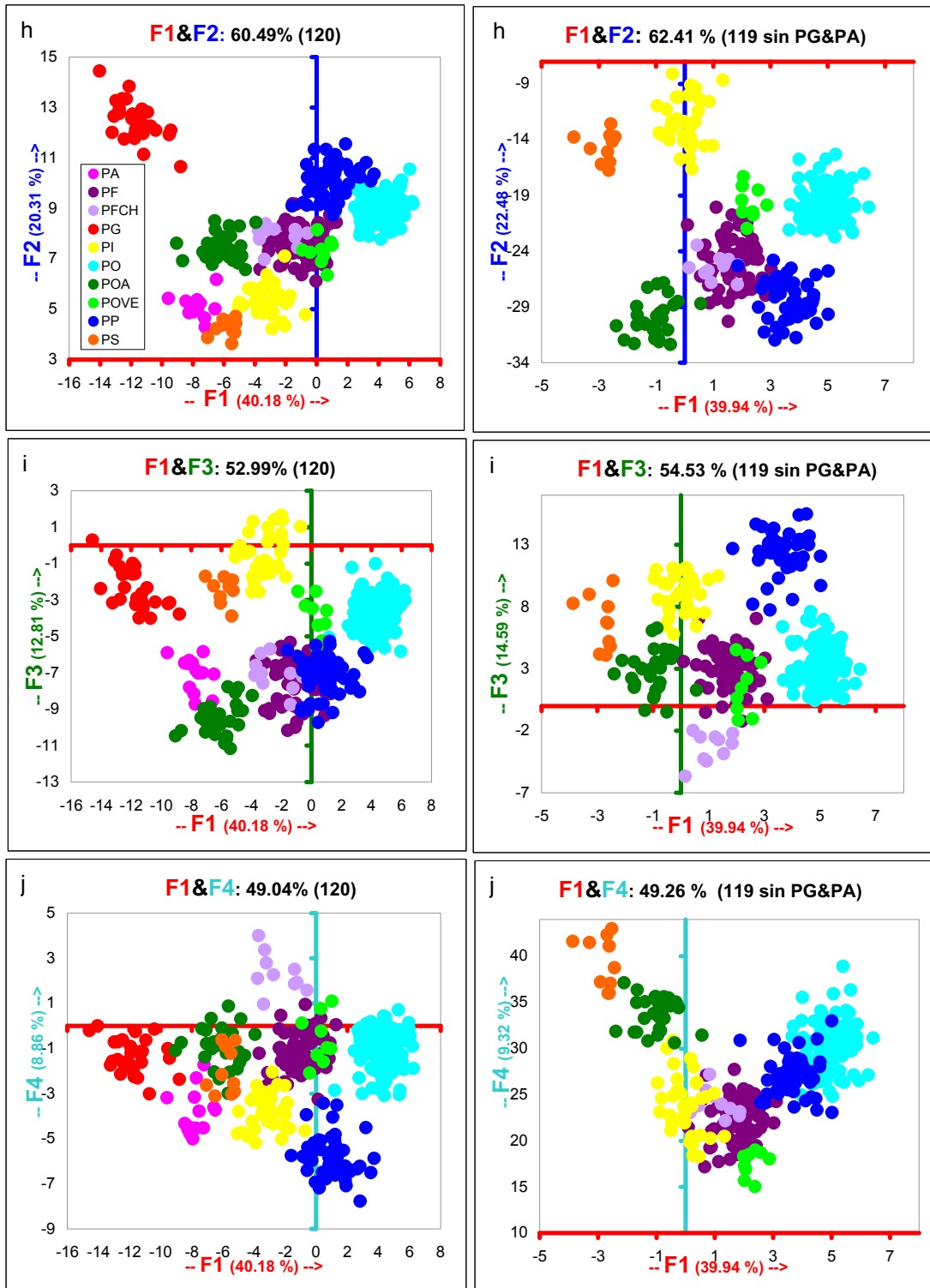


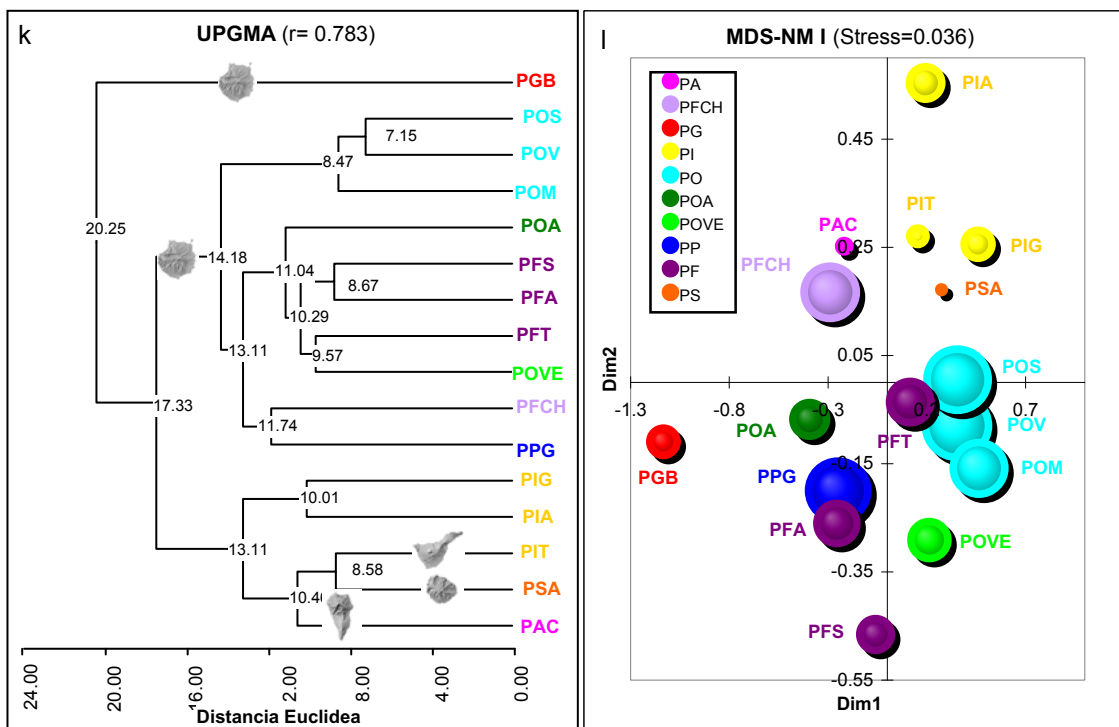
Figura 4.14.- Análisis Discriminante de macro-caracteres 120 y 119 (1649-1452 UTOs). Gráficas de Factores y variables. Los factores  $F1$ & $F2$  discriminan a PG (AD-120) y a los taxones de las islas PI de Tenerife y PS de La Gomera (AD-119) del resto de taxones de Gran Canaria que permanecen sin discriminar en todas las gráficas.

**ANÁLISIS DISCRIMINANTE MACRO-CARACTERES: 120 y 119**

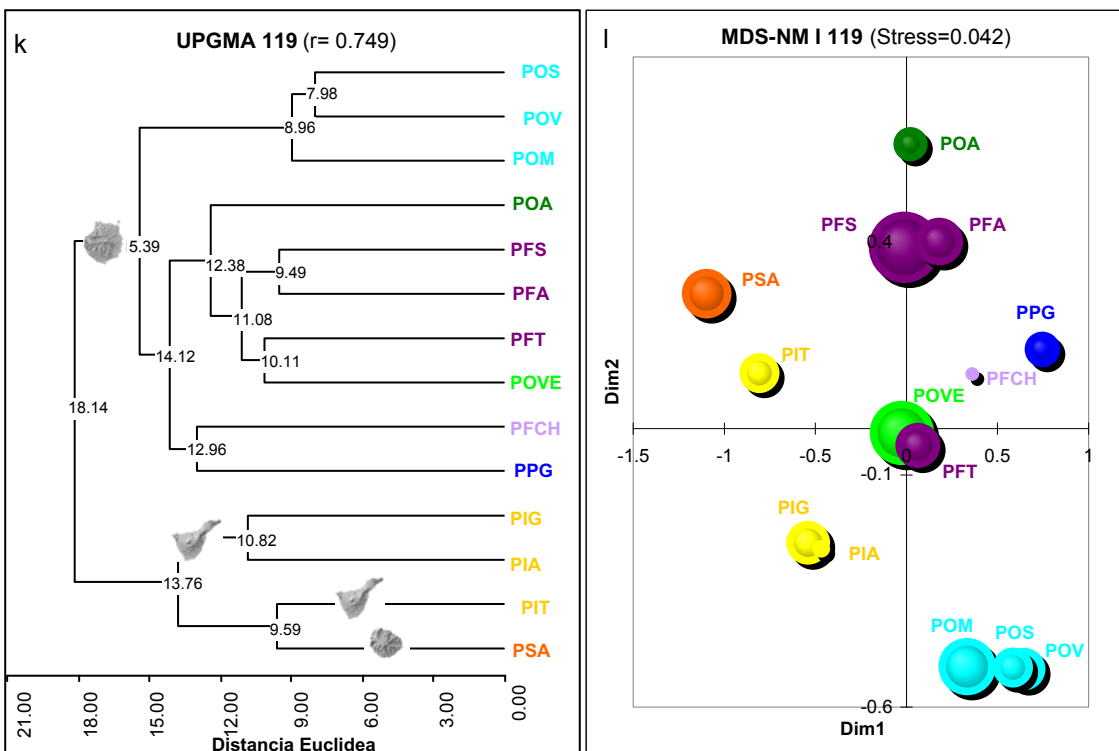


**Figura 4.14.- Análisis Discriminante de macro-caracteres 120 y 119 (351-307 UTOs). Gráficas de Factores y variables.** En el análisis 120, los ejes  $F1&F2$  discriminan fuertemente PG y diferencian a POA, PO y la asociación PA-PS; los ejes  $F1&F3$  discrimina PS de PI y diferencian PA-POA y POVE del complejo PF; el eje  $F4$  diferencia a PFCH del conjunto PF. En el análisis 119 sin PG&PA, los ejes  $F1&F2$  discriminan fuertemente a PS y PI de Gran Canaria donde se discrimina PO y se diferencia POA del complejo PF; el eje  $F3$  relaciona a PS y PI con POA y PF, diferencia a PP, PO y PFCH del complejo PF; el eje  $F4$  discrimina a PI de PS y las relacionan con POA.

**TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO-CARACTERES: 120**



**TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO-CARACTERES: 119 sin PG&PA**



**Figura 4.14.- Taxonomía Numérica de macro-caracteres (120 y 119). Análisis poblacional (16 y 14 UTOs). Fenogramas y MDS-NM.** Se sigue observando la posición aislada de *P. glabriuscula* como *outgroup* del resto de taxones. Un cluster integra los taxones de las islas occidentales *P. intermedia*, *P. schizogynoides* y *P. aridanae* y otro el resto de taxones de Gran Canaria donde se observa la cohesión de las poblaciones de *P. ornata* (PO) y el complejo de *P. filifolia* integrado también por POA y POVE que en este análisis se muestra asociado a PP-PFCH. El MDS-NM pone de manifiesto las mismas agrupaciones descritas.

**-MDS-NM (120)**

De los análisis de Proximidad (MDS-NM) realizados se muestra el modelo Ordinal I que se resuelve con índice de distorsión considerado casi perfecto (Stress:0.036). En su gráfica se pone de manifiesto las agrupaciones ya descritas en los *fenogramas* anteriores, con PFCH más relacionada a PP y más cercana al complejo PF que a PO y el complejo PF acompañado por POVE y POA, en la isla de Gran Canaria. En las islas occidentales, PIT sigue más cercana a PS y PA que a las otras poblaciones de *P.intermedia* (Figs.4.14).

**- ACP (120)**

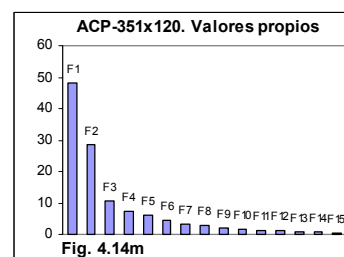
El ACP-120 de macro-caracteres depurados de 6 caracteres con 351 UTOs, se resuelve también con 15 Factores (Tabla 4.5g y Figs.4.14).

Tabla 4.5g. ACP-351x120. Valores propios y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15
<b>Valores propios</b>	<b>48.096</b>	<b>28.404</b>	<b>10.493</b>	<b>7.611</b>	6.118	4.510	3.187	2.876	2.046	1.767	1.320	1.285	0.930	0.777	0.580
<b>% varianza</b>	<b>40.080</b>	<b>23.670</b>	<b>8.744</b>	<b>6.342</b>	5.099	3.758	2.656	2.397	1.705	1.473	1.100	1.071	0.775	0.647	0.483
<b>% Acumulado</b>	<b>40.080</b>	<b>63.750</b>	<b>72.494</b>	<b>78.836</b>	83.935	87.693	90.349	92.745	94.451	95.923	97.024	98.094	98.869	99.517	100.000

Los *valores propios* de esta matriz 120x351 UTOs así como la *varianza acumulada* de los cuatro primeros factores (78.84%) es similar al *ACP-126*. Las variables más importantes asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores se muestran en la Tabla 4.5h y representan las siguientes asociaciones respecto a los *factores* o *ejes*:

**F1 (40.23%):** *INDIVIDUOS*: diámetros y tallos basales, *FLOR*: apertura y diámetros, *Sépalos*, *Pétalos* (longitud, ancho, naturaleza On-Ac-Re), *ratio Pet/Sep*, *Androceo* (anteras dehiscentes), *Gineceo* (ovario y estigma), *SILICUA* (talla del estilo, cuernos y longitud de apéndices), *SEMILLAS* (contorno ala y forma Cu-R).



**F2 (23.94%):** *INDIVIDUO*: altura máxima, *HOJAS*, *FLOR*: orificio, *Pétalos* (forma, posición Hb-Ha, naturaleza PI-On y color BI-Vi), *SILICUA* (talla del pedúnculo, valvas, ratio del cuerno, ancho, divisiones y ang-1&2de los apéndices), *SEMILLAS* (talla y grosor mayor del ala).

**F3 (8.73%):** *INDIVIDUO*: diámetros y ramificaciones, *FLOR*: diámetros, *Pétalos* (ancho, posición Ca y color Rs) y *SILICUAS* (nº de bifurcaciones de los apéndices).

**F4 (6.06%):** *RACIMO*, *SILICUA* (talla de la valva y apéndice intermedio, áng-2) y *SEMILLAS* (grosor menor del ala).

- La *representación bi-dimensional F1&F2* (4.15) representa el 64.17% de la *varianza acumulada* y reproduce exactamente el *ACP-126*, reforzando por tanto las mismas asociaciones de poblaciones de los análisis anteriores. Se refleja la afinidad del complejo PF y poblaciones asociadas y la unión más cercana de PP-PFCH que se expresa de forma aislada donde PFCH se encuentra más relacionada al complejo PF y PP más alejada del complejo de PO como en el análisis anterior. En la *gráfica F1&F3* (48.96%) que reproduce casi exactamente el *ACP-126x351*, el eje *F3* dispersa el conjunto poblacional de PF y acerca la asociación PFCH y PP al complejo PO en el que también se distancia POM (Figs.4.14).

- En la *gráfica tridimensional F1&F2&F3* como en los análisis anteriores (*ACP-137, 126*) el eje *F3* aleja PFS de sus poblaciones co-específicas (PFA y PFT), distancia POA y POVE del complejo PF y por último POM del resto de *P.ornata*. La asociación PFCH-PPG se encuentra marcadamente más cercana al complejo PF. En la *gráfica F1&F2&F4* el eje *F4* aleja por un lado a PFCH de PPG y a PIT de los taxones de las otras islas (PS y PA) de las poblaciones PIA y PIG (Anexo 4.2).

ACP- MACRO-CARACTERES 351x120									
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.356	-0.502	-0.238	-0.166	ratio_Pet_Sep	-0.930	-0.137	0.098	0.027
IND_D1	-0.476	-0.241	0.617	-0.212	PET_Ca	0.204	-0.265	0.353	-0.176
IND_d2	-0.572	-0.232	0.551	-0.211	PET_Hb	-0.235	-0.662	0.168	0.180
IND_H_ra1	0.501	-0.268	-0.609	0.030	PET_Ha	-0.253	0.600	0.061	0.016
IND_N°Tb	-0.596	0.057	0.432	-0.113	PET_Pi	-0.259	0.668	-0.046	0.166
H1_L	0.139	-0.888	0.068	-0.163	PET-Ond	-0.564	-0.688	0.105	0.131
H2_L	0.151	-0.795	0.185	-0.203	PET_Acan	0.692	0.330	-0.125	-0.104
H3_L	0.080	-0.756	0.265	-0.180	PET_Rev	0.844	0.016	0.234	-0.143
h4_L	-0.016	-0.683	0.258	-0.158	PET_Col_BI	0.097	-0.701	0.010	-0.005
h5_L	-0.178	-0.641	0.265	-0.115	PET_Col_Vi	-0.207	0.681	0.433	0.214
ratio_H1	0.234	-0.676	-0.477	0.047	PET_Col_Rs	0.517	-0.212	-0.516	-0.309
ratio_H2	0.249	-0.768	-0.226	0.018	ANTL1_L	0.974	0.028	-0.054	0.075
ratio_H3	0.243	-0.832	-0.146	-0.025	ANTL2_L	0.975	0.020	-0.067	0.061
ratio_h4	0.155	-0.828	-0.061	-0.068	ANTL1_Lc	0.950	0.034	-0.022	0.078
ratio_h5	-0.076	-0.782	-0.085	-0.088	ANTL2_Lc	0.955	0.029	-0.021	0.043
Ratio H1_h5_L/A	0.179	-0.776	-0.276	-0.112	ANTM1_L	0.974	0.015	-0.057	0.070
FI_ANG SEP	-0.901	-0.226	0.162	-0.146	ANTM2_L	0.970	0.035	-0.066	0.038
FI_D1	-0.590	-0.385	-0.179	-0.016	ANTM3_L	0.978	0.007	-0.058	0.063
FI_d2	-0.542	-0.441	-0.232	-0.026	ANTM4_L	0.975	0.028	-0.064	0.064
FI_D1-Cuad	-0.433	-0.459	0.667	0.198	ANTM1_Lc	0.959	0.025	-0.055	0.015
FI_d2-Cuad	-0.370	-0.250	0.740	0.299	ANTM2_Lc	0.954	0.063	-0.054	0.006
FI_Or_d2	-0.114	-0.737	0.544	0.090	ANTM3_Lc	0.967	0.038	-0.054	0.062
FI_ratio_Or	-0.298	-0.803	-0.023	-0.088	ANTM4_Lc	0.962	0.064	-0.066	0.045
SEPL1_L	0.971	-0.033	0.146	-0.090	OV_L	0.696	-0.483	0.170	0.275
SEPL2_L	0.972	-0.033	0.140	-0.093	ETG_L	0.819	-0.246	-0.109	0.269
SEPM1_L	0.972	-0.025	0.142	-0.081	ETG_A	0.865	-0.093	-0.078	0.160
SEPM2_L	0.972	-0.033	0.138	-0.080	RAC_L	-0.389	0.140	0.147	0.766
SEPL1_Ab	0.840	0.239	0.320	0.139	F_PED_L	0.318	-0.747	0.052	0.184
SEPL2_Ab	0.856	0.225	0.269	0.170	F_ratio_VA	0.180	-0.636	-0.024	0.630
SEPL1_Amxa	0.871	0.140	0.198	0.285	F1_V_L	0.303	-0.623	-0.201	0.592
SEPL2_Amxa	0.873	0.133	0.211	0.246	F1_ratio_VA	0.285	-0.676	-0.204	0.537
SEPL1_HAmx	0.956	-0.027	0.158	-0.171	F2_V_L	0.216	-0.664	-0.380	0.471
SEPL2_HAmx	0.956	-0.028	0.154	-0.177	F2_ratio_VA	0.147	-0.722	-0.330	0.427
SEPM1_Ab	0.897	0.078	0.193	0.156	F3_V_L	0.107	-0.717	-0.227	0.323
SEPM2_Ab	0.903	0.048	0.201	0.118	F3_ratio_VA	0.109	-0.732	-0.291	0.338
SEPM1_Amxa	0.902	0.053	0.165	0.261	F_EST_L	0.516	0.276	-0.306	0.339
SEPM2_Amxa	0.893	0.025	0.113	0.268	F_CU_L	0.607	0.073	-0.335	0.420
SEPM1_HAmx	0.933	-0.021	0.193	-0.210	F_CU_A	0.742	0.479	0.260	-0.054
SEPM2_HAmx	0.922	-0.012	0.210	-0.216	F_ratio_CU	-0.215	-0.705	-0.458	0.331
PET1_L	0.861	-0.344	0.315	0.015	F_ACU_MY_L	0.586	0.394	-0.290	0.262
PET2_L	0.864	-0.338	0.309	0.028	F_ACU_MY_A	0.551	0.743	0.025	-0.038
PET3_L	0.868	-0.340	0.310	0.013	F_ACU_MN_L	0.541	0.433	-0.256	0.303
PET4_L	0.876	-0.325	0.294	0.050	F_ACU_MN_A	0.472	0.753	-0.008	0.028
PET1_Uñ_L	0.935	-0.117	0.273	-0.035	F_ACU_INT_L	0.173	0.596	0.323	0.592
PET2_Uñ_L	0.939	-0.131	0.262	-0.024	F_ACU_Nap	0.353	0.576	-0.202	0.251
PET3_Uñ_L	0.947	-0.105	0.252	-0.036	F_ACU_NPr	-0.017	0.559	0.414	-0.271
PET4_Uñ_L	0.946	-0.123	0.242	-0.023	F_ACU_B2-B3	0.280	0.477	0.540	0.013
PET1_Uñ_Ab	0.731	-0.511	0.045	-0.112	F_ACU_MY_NB	0.170	0.790	0.108	-0.185
PET2_Uñ_Ab	0.713	-0.450	0.108	0.029	F_ACU_MN_NB	0.112	0.879	-0.045	0.111
PET3_Uñ_Ab	0.708	-0.432	0.114	-0.076	F_ACU_INT_NB	-0.017	0.699	0.132	0.397
PET4_Uñ_Ab	0.737	-0.436	0.108	-0.105	F_ACU_BT	0.165	0.902	0.042	-0.006
PET1_Lim_Amx	-0.453	0.008	0.746	0.310	F_ACU_ANG1	0.265	0.716	-0.220	0.019
PET2_Lim_Amx	-0.341	-0.070	0.790	0.320	F_ACU_ANG2	0.235	0.671	0.129	0.527
PET3_Lim_Amx	-0.354	-0.069	0.793	0.311	SEM_P	-0.518	-0.618	0.134	0.136
PET4_Lim_Amx	-0.329	-0.067	0.807	0.307	SEM_E	0.076	-0.570	0.433	-0.408
RATIO_LIM	0.387	-0.378	-0.592	-0.092	SEM_Ala_GrMy	-0.346	-0.688	0.230	0.315
PET1_Lim_HAmx	0.407	-0.677	0.013	-0.417	SEM_Ala_GrMn	-0.444	-0.459	0.082	0.523
PET2_Lim_HAmx	0.461	-0.736	0.149	-0.298	%SEM_F_Cu-Ci	0.589	0.417	0.178	-0.472
PET3_Lim_HAmx	0.408	-0.712	0.243	-0.347	%SEM_F_R-E	-0.535	-0.487	0.073	0.438
PET4_Lim_HAmx	0.454	-0.720	0.181	-0.307	SEM_Ala_distr	-0.746	-0.430	0.151	0.261

Tabla 4.5h. ACP de macro-caracteres 351x120. Contribución de las variables a los factores. F1: INDIVIDUO (diámetro y tallos basales), FLOR (apertura; Sépalos; Pétalos lg y naturaleza Ac-Re; *ratio* Pet /Sep, Anteras dehiscentes, Gineceo), SILICUA (estilo, cuernos, apéndices lg), SEMILLAS (contorno ala, forma Cu-R); F2: INDIVIDUO (altura), H OJAS, FLOR (orificio; Pétalos forma, posición Hb-Ha, naturaleza PI-On y color BI-Vi), SILICUA (pedúnculo; valvas; apéndices ancho, n° de divisiones y áng-1&2), SEMILLAS (talla y grosor ala); F3: INDIVIDUO (diámetro y ramificación), FLOR (diámetros; Pétalos ancho y color Rs), SILICUA (n° bifurcaciones apéndices); F4: RACIMO, SILICUA (valvas) y SEMILLAS (grosor menor del ala).

4.2.6.1. Nivel poblacional sin PG ni PA (14 UTOs). Análisis multivariante (119)

En el análisis de 119 caracteres depurados sin PG ni PA, los valores a nivel individuo (14 UTOs y 307 filas) dan resultados similares al análisis de 125 caracteres aunque con mejor resolución tanto en el UPGMA, como en el MDS y el ACP.

- Fenogramas de distancias euclideas sin PG ni PA (119)

En el fenograma UPGMA ( $r=0.749$ ) de la matriz de 119x307 UTOs, los nodos son similares al fenograma UPGMA-125 como era de esperar, pero se observa un disminución de las distancias Euclideas respecto al anterior análisis, que se refleja en una mejor resolución ( $r$ ). La agrupación PP-PFCH también se encuentra asociada al complejo PF y el complejo PO permanece como *outgroup* de Gran Canaria (Figs.4.14).

- MDS-NM (119) sin PG ni PA

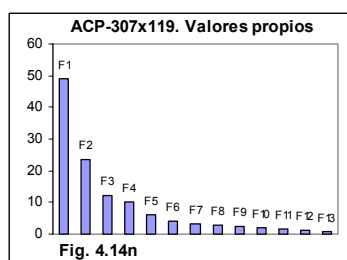
De los análisis de Proximidad (MDS-NM) realizados se muestra el Ordinal I que se resuelve mejorando los resultados anteriores, con índice de distorsión considerado casi perfecto (Stress:0.042). En la Figs.4.14 se pone de manifiesto las agrupaciones del UPGMA-119 con PFCH relacionada a PP y más cercana al complejo PF que a PO.

- ACP (119)

El análisis del conjunto de 119 macro-caracteres depurados sin PG ni PA se resuelve con 13 Factores (Tabla 4.5i y Figs.4.14). Las variables asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores se muestran en la Tabla 4.5j y representan las siguientes asociaciones respecto a los factores o ejes:

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13
Valores propios	49.166	23.396	12.165	10.214	5.970	3.859	3.302	2.779	2.374	1.866	1.764	1.199	0.946
% varianza	41.316	19.661	10.223	8.583	5.017	3.243	2.775	2.335	1.995	1.568	1.482	1.008	0.795
% Acumulado	41.316	60.977	71.200	79.782	84.800	88.042	90.817	93.153	95.148	96.716	98.198	99.205	100.000

**F1 (41.32%): INDIVIDUO:** altura máxima y tallos basales, *FLOR:* apertura y diámetros, *Sépalos, Pétalos* (lg, ancho, forma, posición Ha y naturaleza PI-Ac-Re), *ratio Pet/Sep, Androceo* (anteras dehiscentes), *Gineceo* (ovario y estigma), *SILICUA* (talla del pedúnculo, estilo, cuernos o astas y lg del apéndice mayor) y *SEMILLAS* (contorno del ala).



**F2 (19.66%): HOJAS, FLOR:** orificio, *Pétalos* (forma, naturaleza On y color BI-Vi), *SILICUA* (talla de valvas, ancho, divisiones y ang-1&2 de apéndices) y *SEMILLAS* (diámetros).

**F3 (10.22%): INDIVIDUO:** diámetros y ramificaciones, *FLOR:* diámetros y orificio, *Pétalos* (ancho y color Rs) y *SEMILLAS* (diámetro menor).

**F4 (8.58%): PÉTALOS** (posición Ca), *RACIMO, SILICUA* (talla de valvas, cuerno y apéndice menor y nº de apéndices) y *SEMILLAS* (grosor del ala y % forma Cu-R).

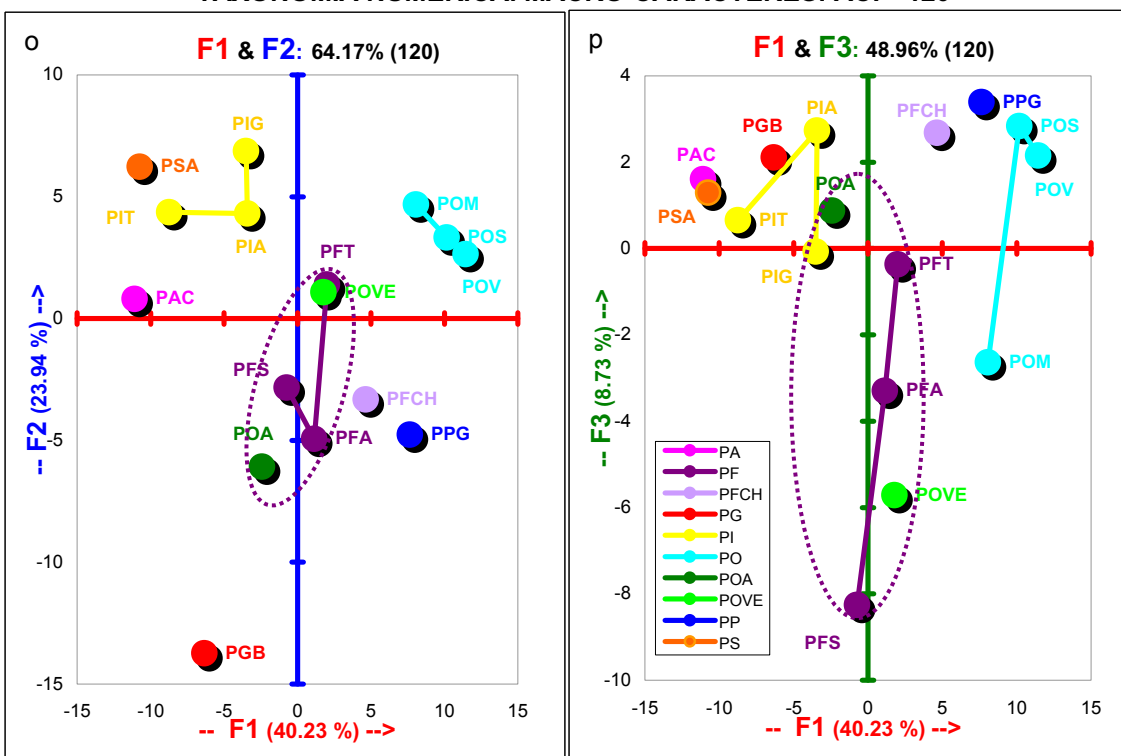
- La representación bi-dimensional F1&F2 representa el 60.98% de la varianza acumulada y reproduce casi exactamente el ACP-125 reforzando además las mismas asociaciones de poblaciones y taxones de los análisis anteriores. Se pone de manifiesto las agrupaciones en los que se refleja la afinidad del complejo PF y poblaciones asociadas y la unión más cercana de PP-PFCH que se expresa de forma aislada donde PFCH se encuentra más relacionada al complejo PF y PP más alejada del complejo de PO que en los análisis anteriores. En la gráfica F1&F3 que no es igual al ACP-126, el eje F3 dispersa el conjunto poblacional de PF y aleja la asociación PFCH y PP al complejo PO en el que también se distancia POM (Figs.4.14).

ACP- MACRO-CARACTERES sin PG & PA 307x119									
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.809	0.292	-0.416	-0.126	ratio_Pet_Sep	-0.929	0.197	0.183	-0.017
IND_D1	-0.254	0.078	0.720	-0.211	PET_Ca	0.283	-0.316	0.294	-0.409
IND_d2	-0.431	0.054	0.641	-0.263	PET_Ha	-0.706	-0.039	0.355	0.162
IND_H_ra1	0.504	0.282	-0.583	-0.001	PET_PI	-0.635	-0.428	0.001	0.061
IND_N°Tb	-0.583	-0.097	0.475	-0.155	PET_Ond	-0.467	0.601	0.156	0.162
H1_L	0.466	0.784	0.184	-0.087	PET_Acan	0.688	-0.289	-0.241	-0.081
H2_L	0.455	0.713	0.310	-0.083	PET_Rev	0.830	-0.167	0.194	-0.108
H3_L	0.390	0.694	0.401	-0.046	PET_Col_BI	0.240	0.612	0.131	0.070
h4_L	0.328	0.677	0.386	-0.010	PET_Col_Vi	-0.386	-0.648	0.363	0.182
h5_L	0.184	0.678	0.396	0.024	PET_Col_Rs	0.566	0.171	-0.546	-0.344
ratio_H1	0.300	0.788	-0.294	0.108	ANTL1_L	0.958	-0.128	-0.085	0.075
ratio_H2	0.372	0.801	-0.050	0.112	ANTL2_L	0.961	-0.119	-0.100	0.054
ratio_H3	0.418	0.858	0.043	0.093	ANTL1_Lc	0.927	-0.134	-0.052	0.079
ratio_h4	0.341	0.862	0.141	0.060	ANTL2_Lc	0.936	-0.128	-0.059	0.049
ratio_h5	0.165	0.910	0.118	0.069	ANTM1_L	0.956	-0.141	-0.109	0.055
Ratio H1_h5_L/A	0.249	0.883	-0.040	-0.049	ANTM2_L	0.948	-0.158	-0.118	0.015
FI_ANG SEP	-0.910	0.097	0.174	-0.270	ANTM3_L	0.963	-0.123	-0.107	0.058
FI_D1	-0.527	0.283	-0.224	-0.172	ANTM4_L	0.956	-0.152	-0.113	0.047
FI_d2	-0.420	0.378	-0.278	-0.123	ANTM1_Lc	0.940	-0.125	-0.096	0.005
FI_D1_Cuad	-0.290	0.232	0.813	0.228	ANTM2_Lc	0.928	-0.168	-0.100	-0.017
FI_d2_Cuad	-0.210	0.159	0.829	0.408	ANTM3_Lc	0.946	-0.150	-0.107	0.057
FI_Or_d2	0.234	0.507	0.706	0.176	ANTM4_Lc	0.937	-0.158	-0.111	0.032
FI_ratio_Or	0.071	0.904	0.094	0.066	OV_L	0.759	0.291	0.248	0.305
SEPL1_L	0.961	-0.185	0.101	-0.112	ETG_L	0.821	0.063	-0.142	0.241
SEPL2_L	0.962	-0.182	0.093	-0.112	ETG_A	0.837	0.078	-0.029	0.178
SEPM1_L	0.960	-0.199	0.090	-0.105	RAC_L	-0.341	-0.320	-0.012	0.721
SEPM2_L	0.963	-0.191	0.083	-0.100	F_PED_L	0.565	0.527	0.123	0.129
SEPL1_Ab	0.760	-0.486	0.217	0.115	F_ratio_VA	0.283	0.468	0.024	0.676
SEPL2_Ab	0.781	-0.478	0.150	0.150	F1_V_L	0.395	0.468	-0.194	0.626
SEPL1_Amx	0.800	-0.371	0.120	0.306	F1_ratio_VA	0.379	0.568	-0.160	0.563
SEPL2_Amx	0.807	-0.348	0.141	0.273	F2_V_L	0.346	0.508	-0.435	0.445
SEPL1_HAmx	0.945	-0.166	0.122	-0.205	F2_ratio_VA	0.269	0.634	-0.314	0.406
SEPL2_HAmx	0.947	-0.167	0.108	-0.200	F3_V_L	0.227	0.738	-0.086	0.376
SEPM1_Ab	0.851	-0.346	0.087	0.123	F3_ratio_VA	0.239	0.717	-0.181	0.366
SEPM2_Ab	0.864	-0.315	0.102	0.090	F_EST_L	0.494	-0.307	-0.467	0.362
SEPM1_Amx	0.855	-0.245	0.109	0.283	F_CU_L	0.537	0.213	-0.287	0.588
SEPM2_Amx	0.846	-0.225	0.065	0.279	F_CU_A	0.685	-0.527	0.239	-0.007
SEPM1_HAmx	0.920	-0.226	0.134	-0.256	F_ratio_CU	-0.067	0.672	-0.494	0.317
SEPM2_HAmx	0.912	-0.213	0.149	-0.247	F_ACU_MY_L	0.516	-0.112	-0.338	0.489
PET1_L	0.930	0.036	0.291	0.015	F_ACU_MY_A	0.467	-0.728	0.045	0.096
PET2_L	0.929	0.036	0.287	0.030	F_ACU_MN_L	0.438	-0.192	-0.311	0.519
PET3_L	0.931	0.043	0.292	0.017	F_ACU_MN_A	0.314	-0.698	-0.010	0.200
PET4_L	0.934	0.027	0.280	0.044	F_ACU_INT_L	0.024	-0.680	0.162	0.570
PET1_Uñ_L	0.945	-0.105	0.236	-0.011	F_ACU_NAp	0.294	-0.213	-0.261	0.699
PET2_Uñ_L	0.951	-0.092	0.230	-0.005	F_ACU_NPr	-0.039	-0.509	0.435	-0.260
PET3_Uñ_L	0.956	-0.102	0.217	-0.008	F_ACU_B2-B3	0.268	-0.547	0.485	0.071
PET4_Uñ_L	0.956	-0.082	0.214	0.002	F_ACU_MY_NB	-0.019	-0.653	0.297	-0.076
PET1_Uñ_Ab	0.774	0.426	0.168	-0.099	F_ACU_MN_NB	-0.146	-0.797	-0.104	0.415
PET2_Uñ_Ab	0.750	0.309	0.194	0.070	F_ACU_INT_NB	-0.265	-0.659	0.038	0.337
PET3_Uñ_Ab	0.733	0.327	0.215	-0.045	F_ACU_BT	-0.086	-0.893	0.071	0.190
PET4_Uñ_Ab	0.771	0.316	0.201	-0.064	F_ACU_ANG1	-0.133	-0.375	-0.203	0.321
PET1_Lim_Amx	-0.302	-0.170	0.759	0.426	F_ACU_ANG2	0.005	-0.726	-0.014	0.493
PET2_Lim_Amx	-0.186	-0.069	0.820	0.461	SEM_P	-0.242	0.606	0.160	0.255
PET3_Lim_Amx	-0.177	-0.099	0.820	0.466	SEM_E	0.211	0.534	0.613	-0.307
PET4_Lim_Amx	-0.173	-0.083	0.834	0.450	SEM_Ala_GrMy	-0.391	0.373	0.381	0.600
RATIO_LIM	0.469	0.330	-0.616	-0.115	SEM_Ala_GrMn	-0.583	0.057	0.017	0.655
PET1_Lim_HAmx	0.606	0.403	0.039	-0.574	%SEM_F_Cu-Ci	0.428	-0.382	0.291	-0.606
PET2_Lim_HAmx	0.663	0.506	0.234	-0.318	%SEM_F_R-E	-0.346	0.353	0.003	0.591
PET3_Lim_HAmx	0.597	0.477	0.343	-0.383	SEM_Ala_distr	-0.652	0.451	0.248	0.317
PET4_Lim_HAmx	0.636	0.480	0.274	-0.379					

Tabla 4.5j. ACP de macro-caracteres sin PG&PA 307x119. Contribución de las variables a los factores. F1: INDIVIDUO (altura y tallos basales), FLOR (apertura y diámetros; Sépalos; Pétalos lg, forma, posición Ha, naturaleza PI-Ac-Re y color Rs; *ratio* Pet/Sep; Anteras dehiscentes; Gineceo), SILICUA (pedúnculo, estilo, cuernos, lg apéndice mayor), SEMILLAS (contorno del ala); F2: HOJAS, FLOR (orificio; Pétalos naturaleza On y color BI-VI), SILICUA (valvas, apéndices, nº divisiones y áng -1&2) y SEMI LLAS (diámetros); F3: INDIVIDUO (diámetros y ramificaciones), FLOR (diámetros, orificio, pétalos ancho), SILICUA (estilo) y SEMILLAS (diámetro menor); F4: PÉTALOS (posición Ca), RACIMO, SILICUA (valvas, cuerno, apéndice menor y nº de apéndices), SEMILLAS (grosor del ala y forma Cu-R).



**TAXONOMÍA NUMÉRICA. MACRO-CARACTERES: ACP- 120**



**TAXONOMÍA NUMÉRICA. MACRO-CARACTERES: ACP- 119 sin PG&PA**

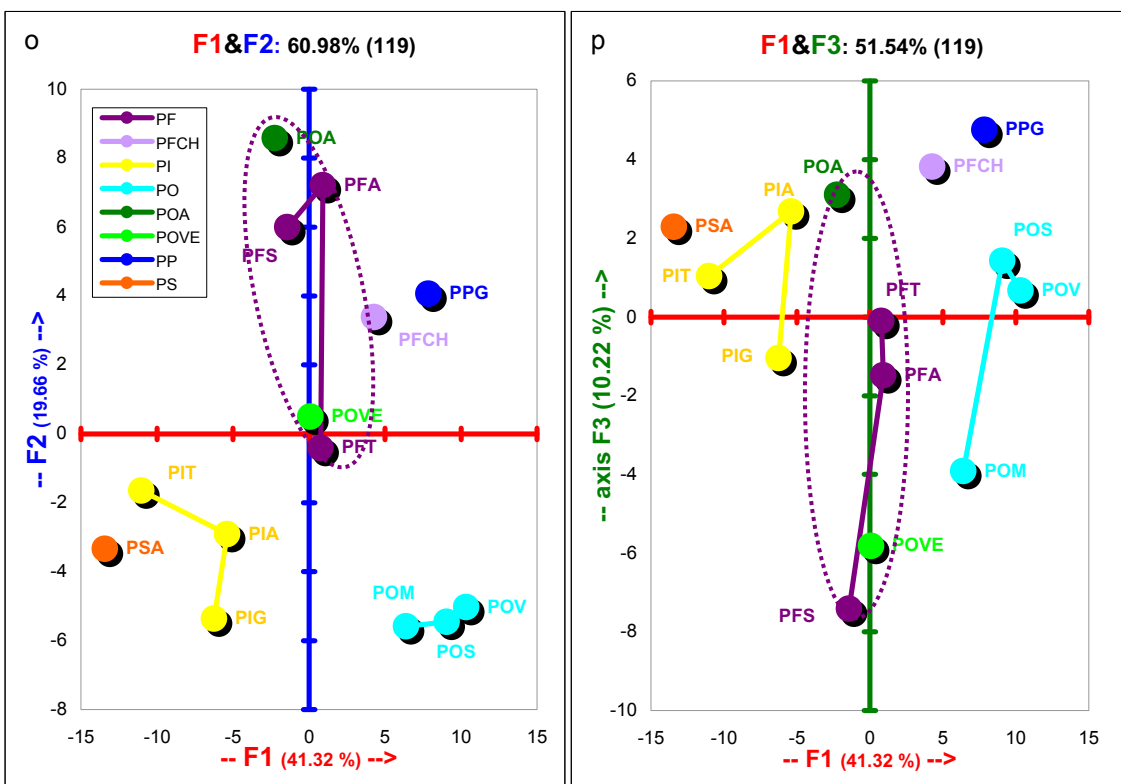


Figura 4.14.-Taxonomía Numérica de macro-caracteres 120 y 119 (351-307 UTOs). ACP. Gráficas bidimensionales. En el análisis de 120 el eje F3 aleja PFS de PFA y PFT, distancia POA y POVE del complejo PF y a POM del resto de *P.ornata*. La asociación PFCH-PPG se sitúa cercana al complejo PF como en el fenograma y el análisis de proximidad. El análisis de 119 sin PG&PA muestra las mismas asociaciones.

- En la *representación tridimensional*, la gráfica *F1&F2&F3*, como en ACP anteriores, el eje *F3* aleja el complejo PF por un lado, POM de sus poblaciones co-específicas y en las islas occidentales, PIG se aleja de PIT y PIA, y por último, PIT de PS. En la gráfica *F1&F2&F4* se sigue manteniendo la misma tendencia de alejamiento de ACP anteriores por parte del eje *F4*, destacando la lejanía de PIA de sus poblaciones co-específicas (Anexo 4.2).

### 4.3. TAXONOMÍA NUMÉRICA CON MACRO & MICROCARACTERES

Todos los análisis del conjunto total de *155 variables (macro y micro-caracteres)* corresponden a matrices de datos a nivel individuo (351 UTOs) integradas por los *137 macro-caracteres* ya analizados de forma exclusiva, con el añadido de *18 micro-caracteres reproductivos* mayoritariamente variables cuantitativas (recursos del androceo y del gineceo con biometrías de anteras indehiscentes, número de granos de polen por antera, tallas de los granos de polen, papilas estigmáticas, número de óvulos, etc.) y algunas cualitativas (6) relativas a las papilas estigmáticas.

El análisis discriminante (AD) de la matriz *351x155* no admite tres de las 18 variables (*NºGrs\_AntL*, *Pap\_P* y *Pap\_U*) micro-morfológicas consideradas por combinación lineal de otras, comenzando el primer AD con una matriz de datos de *351x152* (AD-152), integrada por el total de los 137 macro-caracteres y 15 micro-caracteres.

#### 4.3.1. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (155)

Los análisis multivariantes a nivel poblacional de 16 UTOs (*fenogramas de distancias euclídeas, MDS-NM y ACP*) del total de las 155 variables (137 macro y 18 micro-caracteres) obtienen resultados ligeramente superiores a los análisis anteriores de 137 caracteres (Figs.4.15, Tablas 4.6, Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica y Anexo 4.2).

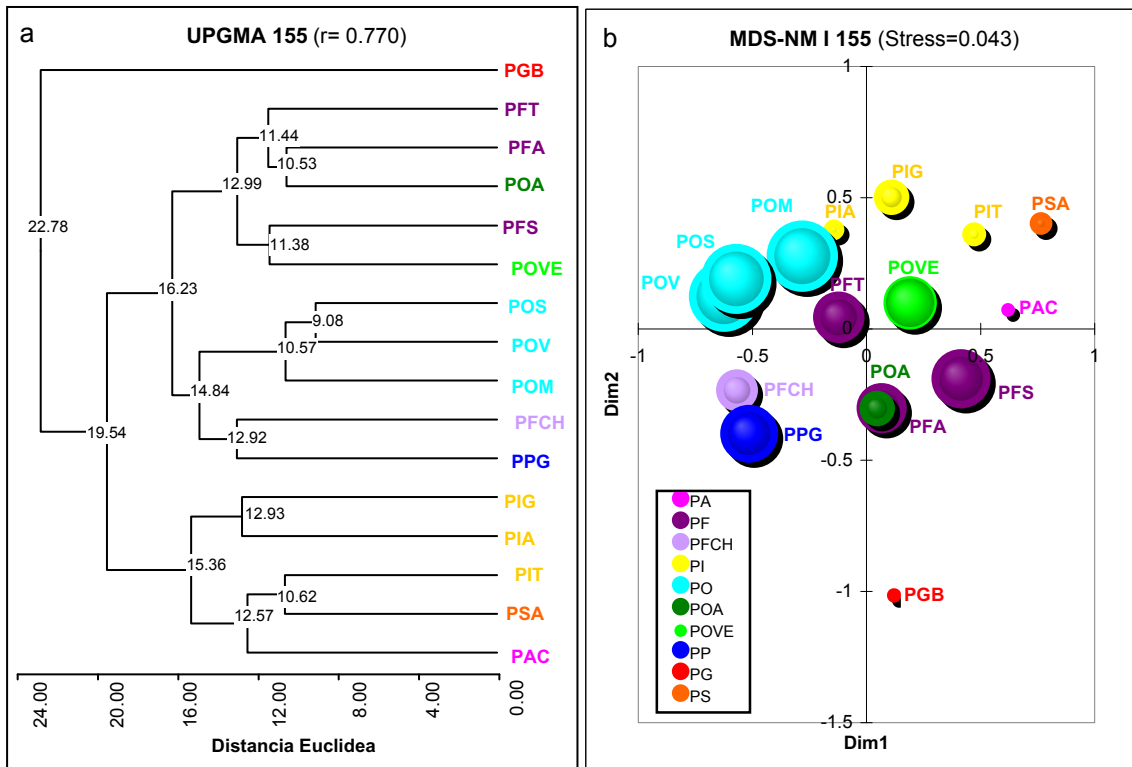
Se sigue reflejando la posición aislada de PG respecto al resto de los taxones, en los que se sigue poniendo de manifiesto la independencia de las *islas occidentales* donde siempre hay una mayor afinidad entre Teno, La Gomera y La Palma (PIT-PS, PA) que se separan de las otras dos poblaciones de Tenerife (PIG-PIA). En Gran Canaria, se diferencia *P.ornata* (PO) a veces acompañada lejanamente por la asociación PP-PFCH y el complejo PF integrado por *P.filifolia* y las otras dos poblaciones sin adscripción (POA y POVE) que manifiestan distintos niveles de similitud según los análisis y caracteres. Como en los análisis anteriores de macro-caracteres merece destacar que en las poblaciones de PO las relaciones son más estrechas que en el conjunto de poblaciones del complejo PF donde se mantiene la unión PFA-POA del UPGMA-137 y 136.

En las técnicas de ordenación (MDS-NM y ACP) el conjunto de todos los macro y micro-caracteres obtiene asimismo resultados similares a los anteriores con solo macro-caracteres, poniéndose de manifiesto la asociación PFCH-PP con PFCH más cercana a PF y PP equidistante o más cercana a PO.

- *Fenogramas de distancias euclídeas (155)*

Como los UPGMA 137 y 136, el *fenograma UPGMA* ( $r=0.770$ ) de 16 UTOs sigue diferenciando a PG en posición aislada como *outgroup* del resto de los taxones, que a su vez se dividen en dos grupos: i) uno para las islas occidentales de Tenerife (PI), La Gomera (PS) y La Palma (PA) donde la población de Teno (PIT) sigue estrechamente relacionada a la especie de La Gomera (PIT-PS, PA y PIG-PIA).

**TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO & MICRO-CARACTERES: 155 (137+18)**



**TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO & MICRO-CARACTERES: 144 (126+18)**

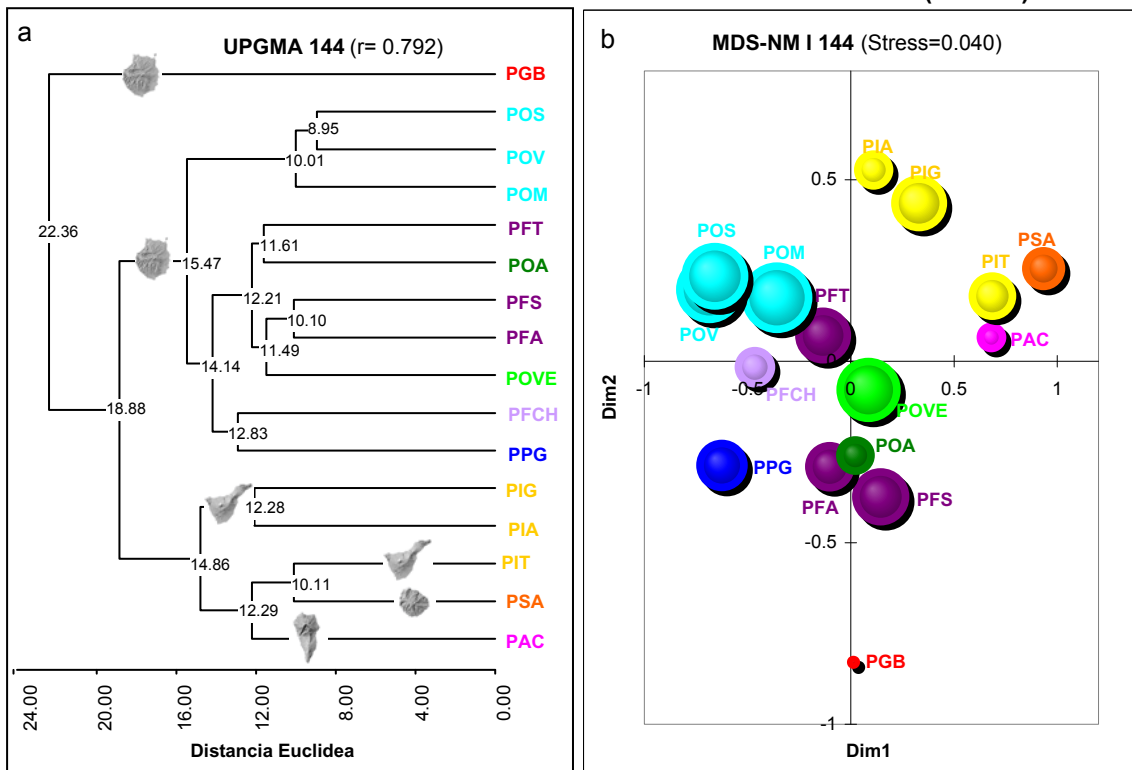


Figura 4.15.- Taxonomía Numérica de macro & micro-caracteres 155 (137+18) y 144 (126+18). Análisis poblacional (16 y 14 UTOs). Fenogramas y MDS-NM. En el análisis de 155 caracteres se sigue observando la cohesión de las poblaciones de *P.ornata* (PO) acompañadas por PP-PFCH. En el análisis de 144 caracteres se observa el complejo de *P.filifolia* integrado también por POA y POVE que se muestra asociado a PP-PFCH. El MDS-NM pone de manifiesto las mismas agrupaciones descritas.

ii) El otro grupo para Gran Canaria donde se sigue separando el subgrupo PO acompañado de la asociación PP-PFCH como en el *UPGMA-137* y *136* de macro-caracteres y el subgrupo PF integrado también por POA y POVE (PFA-POA, PFT y PFS-POVE), mientras que la unión PFA-POA se resuelve como en el *UPGMA-137* y *136*, la unión PFS-POVE aparece por primera vez (Fig.4.15).

#### - MDS-NM (155)

El análisis de Proximidad (MDS-NM) obtiene un buen resultado con índice de distorsión considerado casi perfecto (Stress:0.043) reforzando y justificando asimismo a los *fenogramas*.

Su gráfica (Figs.4.15) pone de manifiesto la posición aislada de PG del resto de los taxones y en Gran Canaria la cercanía entre PFCH y PP situadas en una posición equidistante con respecto a PO y al complejo PF, con PFCH más cercana al complejo PF y PP equidistante o más cercana a PO. En el complejo PF merece destacar la integración de las dos poblaciones sin adscripción taxonómica (POA y POVE) donde se refuerza la estrecha relación entre PFA - POA y POVE- PFT, incluso en esta ocasión más estrecha que PFA-PFS. En los taxones de las islas occidentales PIT (Teno) sigue más relacionada a PS (La Gomera) y PA (La Palma) que a las otras dos poblaciones de *P. intermedia* (PIG y PIA).

#### - ACP (155)

Como en los *ACP* anteriores, el análisis del conjunto que representa los 155 macro y micro-caracteres en el nivel de 351 UTOs se resuelve con 15 Factores. En la Tabla 4.6a se muestran los *valores propios* así como la varianza acumulada que en los cuatro primeros factores alcanza el 75.50%. En la Tabla 4.6b de variables y factores se representan los siguientes grupos de variables en cada *eje* o *factor*.

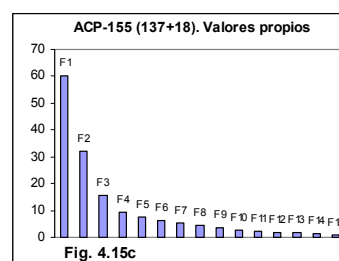
Tabla 4.6a. ACP-351x155 (137+18). Valores propios y porcentaje de varianza															
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15
Valores propios	60.044	32.078	15.470	9.434	7.624	6.303	5.205	4.533	3.542	2.470	2.312	1.927	1.783	1.217	1.059
% varianza	38.738	20.696	9.981	6.086	4.919	4.067	3.358	2.924	2.285	1.594	1.491	1.243	1.150	0.785	0.683
% Acumulado	38.738	59.433	69.414	75.501	80.420	84.486	87.844	90.769	93.054	94.648	96.139	97.382	98.532	99.317	100.000

**F1 (38.74%):** *INDIVIDUO*: diámetro menor y tallos basales, *FLOR*: apertura y diámetros, *Sépalos*, *Pétalos* (longitud, ancho, naturaleza On-Ac-Re), *ratio Pet/Sep*, *Androceo* (estambres), *Gineceo* (ovario, estilo y estigma), *SILICUA* (talla del estilo, cuernos, longitud de apéndices y áng-3), *SEMILLAS* (contorno del ala y forma Cu-R), *Anteras indehiscentes*, *RECURSOS DEL ANDROCEO* (nº de granos); *RECURSOS DEL GINECEO* (nº de óvulos), *Ratio P/O* y *PAPILAS ESTIGMÁTICAS* (longitud y forma Bo).

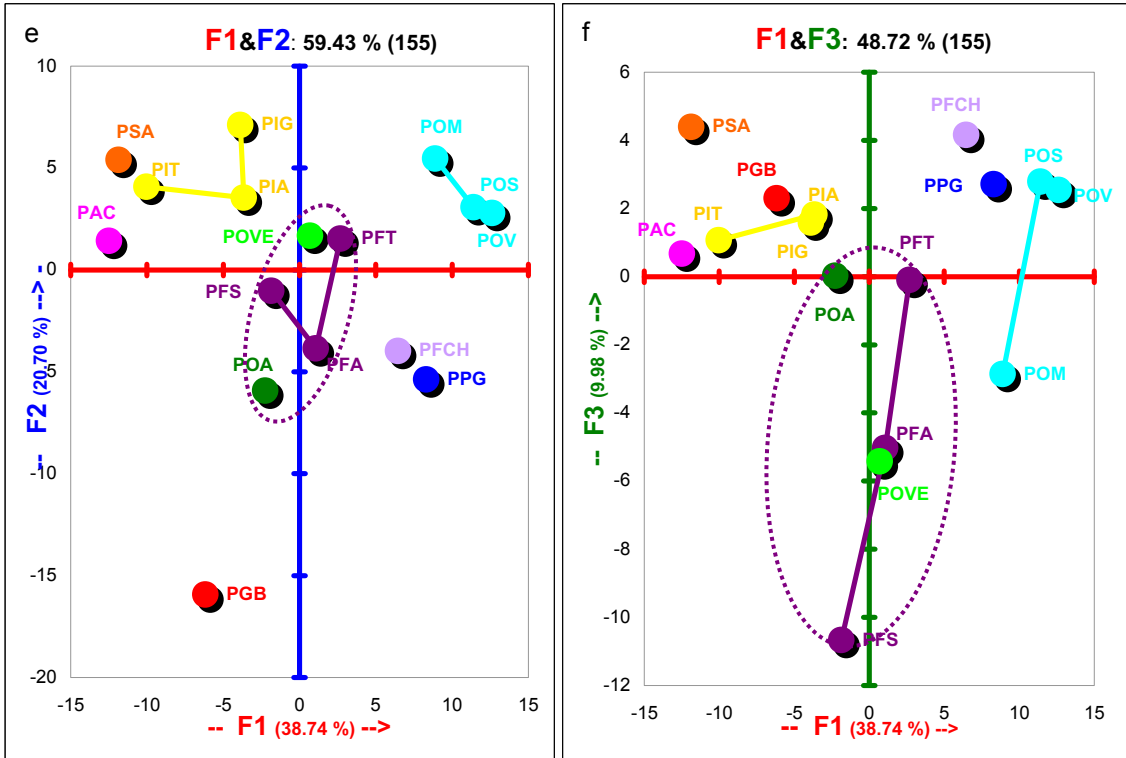
**F2 (20.70%):** *INDIVIDUO*: altura máxima, *HOJAS*, *FLOR*: orificio, *Pétalos* (forma, posición Hb-Ha, naturaleza PI-On, color BI-Vi), *Gineceo* (ovario), *SILICUA* (talla del pedúnculo, valvas, *ratio* del cuerno, ancho, nº de divisiones y áng-1&2 de apéndices), *SEMILLAS* (talla y grosor del ala), *POLEN* (diámetros) y *PAPILAS* (formas T-Y-D-P-U).

**F3 (9.98%):** *INDIVIDUO*: diámetros y ramificación, *FLOR*: diámetros y orificio, *Pétalos* (ancho, posición Le-Ca y color Rs), *SILICUA* (nº de bifurcaciones de los apéndices), *SEMILLAS* (forma triangular).

**F4 (6.09%):** *RACIMO*, *SILICUA* (talla de valvas, apéndices intermedios y áng-2), *SEMILLAS* (diámetro menor y grosor menor del ala), *PAPILAS* (formas T-Y-P).



TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO & MICRO-CARACTERES: ACP- 155 (137+18)



TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO & MICRO-CARACTERES: ACP- 144 (126+18)

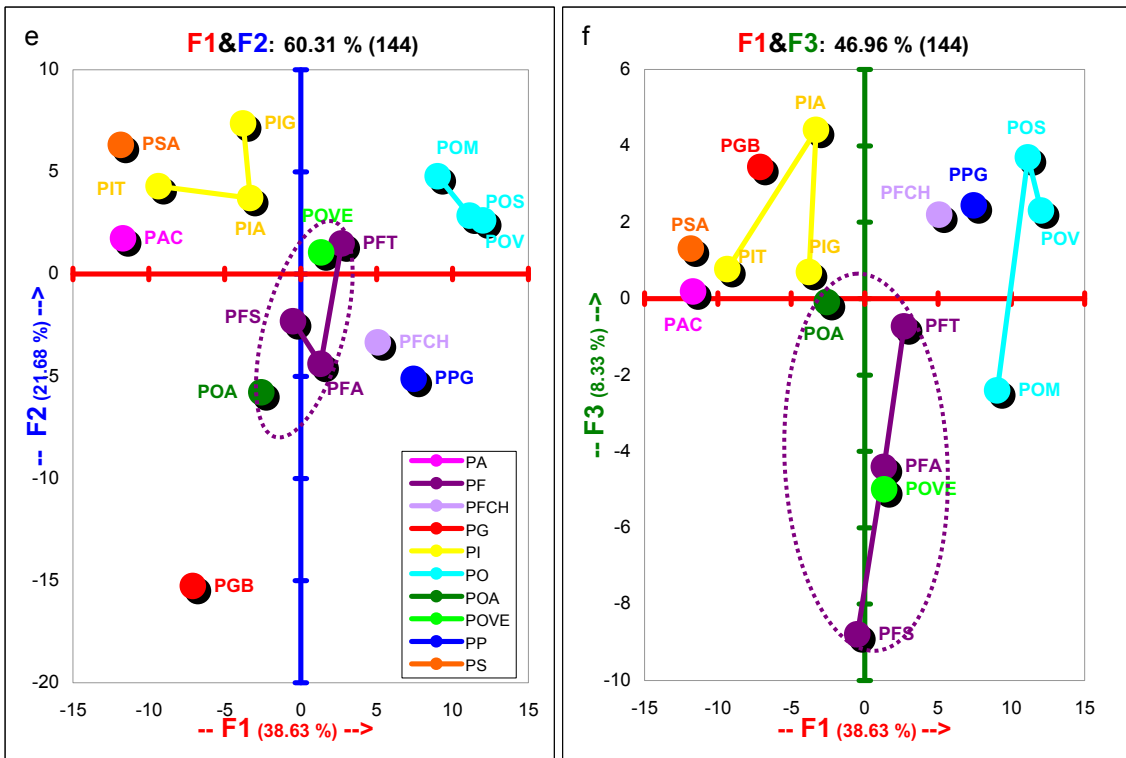


Figura 4.15.-Taxonomía Numérica de macro & micro-caracteres 155 (137+18) y 144 (126+18). ACP (351 UTOs). Gráficas bidimensionales. En el análisis de 155 caracteres el eje F3 aleja el complejo PF y a POM de POS-POV, también aleja a PSA de PIT que se mantiene cercana a PAC y se acerca a PIG-PIA. El eje F4 aleja las poblaciones de PI y en menor grado a PO. En el análisis de 144 caracteres se muestran asociaciones similares aunque el eje F3 mantiene unidas a PIT, PS y PA.

ACP- MACRO & MICRO-CARACTERES 351x155 (137+18)

Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.346	-0.431	-0.350	-0.223	ESTL1_Fi_L	0.890	-0.140	0.326	0.054
IND_D1	-0.453	-0.310	0.504	-0.087	ESTL2_Fi_L	0.896	-0.186	0.267	0.103
IND_d2	-0.547	-0.313	0.492	-0.080	ANTL1_L	0.967	0.062	-0.127	0.106
IND_H_ra1	0.456	-0.182	-0.676	0.002	ANTL2_L	0.968	0.055	-0.136	0.091
IND_N°Tb	-0.572	-0.032	0.421	0.084	ANTL1_Lc	0.943	0.067	-0.112	0.121
H1_L	0.155	-0.862	-0.119	-0.156	ANTL2_Lc	0.946	0.065	-0.116	0.087
H2_L	0.174	-0.770	-0.032	-0.171	ESTM1_Fi_L	0.774	-0.224	0.500	-0.023
H3_L	0.105	-0.738	0.033	-0.136	ESTM2_Fi_L	0.792	-0.218	0.483	-0.015
h4_L	0.006	-0.662	0.020	-0.109	ESTM3_Fi_L	0.827	-0.207	0.448	0.009
h5_L	-0.156	-0.627	0.049	-0.078	ESTM4_Fi_L	0.836	-0.230	0.420	0.000
ratio_H1	0.220	-0.603	-0.537	-0.103	ANTM1_L	0.963	0.049	-0.138	0.106
ratio_H2	0.260	-0.714	-0.321	-0.122	ANTM2_L	0.960	0.069	-0.134	0.078
ratio_H3	0.251	-0.769	-0.315	-0.125	ANTM3_L	0.968	0.043	-0.141	0.095
ratio_h4	0.172	-0.773	-0.225	-0.161	ANTM4_L	0.965	0.061	-0.135	0.100
ratio_h5	-0.062	-0.718	-0.270	-0.170	ANTM1_Lc	0.947	0.062	-0.149	0.067
Ratio H1_h5_L/A	0.186	-0.719	-0.343	-0.241	ANTM2_Lc	0.941	0.098	-0.132	0.060
FI_ANG SEP	-0.885	-0.282	0.220	-0.113	ANTM3_Lc	0.954	0.074	-0.142	0.102
FI_D1	-0.606	-0.396	-0.146	-0.045	ANTM4_Lc	0.947	0.098	-0.146	0.092
FI_d2	-0.559	-0.437	-0.224	-0.079	OV_L	0.723	-0.481	0.051	0.239
FI_D1-Cuad	-0.388	-0.553	0.579	0.245	ETL_L	0.465	0.076	0.131	-0.033
FI_d2-Cuad	-0.327	-0.336	0.636	0.287	ETG_L	0.820	-0.225	-0.140	0.237
FI_Or_D1	-0.195	-0.693	0.562	0.120	ETG_A	0.870	-0.069	-0.104	0.137
FI_Or_d2	-0.068	-0.793	0.374	0.137	RAC_L	-0.389	0.091	0.079	0.838
FI_ratio_Or	-0.279	-0.765	-0.188	-0.128	RAC_PED_L	-0.247	-0.258	0.299	0.061
SEPL1_L	0.976	-0.026	0.100	-0.055	F_PED_L	0.352	-0.773	-0.018	0.212
SEPL2_L	0.976	-0.024	0.093	-0.058	F_ratio_VA	0.181	-0.638	-0.201	0.621
SEPM1_L	0.975	-0.018	0.097	-0.046	F1_V_L	0.297	-0.604	-0.352	0.567
SEPM2_L	0.976	-0.025	0.089	-0.047	F1_ratio_VA	0.277	-0.652	-0.359	0.498
SEPL1_Ab	0.847	0.212	0.323	0.146	F2_V_L	0.196	-0.623	-0.503	0.423
SEPL2_Ab	0.861	0.205	0.271	0.165	F2_ratio_VA	0.126	-0.682	-0.458	0.358
SEPL1_Amx	0.882	0.130	0.190	0.245	F3_V_L	0.091	-0.678	-0.373	0.231
SEPL2_Amx	0.887	0.125	0.205	0.199	F3_ratio_VA	0.091	-0.692	-0.421	0.254
SEPL1_HAmx	0.957	-0.020	0.101	-0.117	F_EST_L	0.480	0.329	-0.347	0.323
SEPL2_HAmx	0.957	-0.020	0.105	-0.135	F_CU_L	0.575	0.146	-0.398	0.261
SEPM1_Ab	0.901	0.068	0.171	0.147	F_CU_A	0.743	0.473	0.267	-0.025
SEPM2_Ab	0.910	0.041	0.183	0.098	F_ratio_CU	-0.228	-0.659	-0.535	0.234
SEPM1_Amx	0.908	0.055	0.124	0.210	F_ACU_MY_L	0.568	0.454	-0.318	0.200
SEPM2_Amx	0.902	0.028	0.097	0.204	F_ACU_MY_A	0.537	0.764	0.086	-0.057
SEPM1_HAmx	0.938	-0.023	0.154	-0.146	F_ACU_MN_L	0.527	0.482	-0.262	0.243
SEPM2_HAmx	0.924	-0.011	0.149	-0.143	F_ACU_MN_A	0.459	0.773	0.064	-0.005
PET1_L	0.886	-0.353	0.212	0.025	F_ACU_INT_L	0.177	0.546	0.300	0.685
PET2_L	0.889	-0.346	0.205	0.037	F_ACU_INT_A	0.178	0.472	0.071	0.672
PET3_L	0.892	-0.347	0.210	0.018	F_ACU_NAp	0.328	0.643	-0.246	0.169
PET4_L	0.900	-0.334	0.199	0.058	F_ACU_NPr	-0.025	0.509	0.466	-0.211
PET1_Uñ_L	0.949	-0.113	0.177	-0.011	F_ACU_B2-B3	0.284	0.419	0.552	0.048
PET2_Uñ_L	0.953	-0.127	0.164	0.002	F_ACU_MY_NB	0.152	0.800	0.169	-0.207
PET3_Uñ_L	0.958	-0.098	0.157	-0.014	F_ACU_MN_NB	0.083	0.902	-0.019	0.129
PET4_Uñ_L	0.959	-0.115	0.153	-0.014	F_ACU_INT_NB	-0.033	0.641	0.199	0.511
PET1_Uñ_Ab	0.752	-0.494	0.003	-0.175	F_ACU_BT	0.140	0.912	0.091	0.014
PET2_Uñ_Ab	0.739	-0.447	0.080	-0.045	F_ACU_ANG1	0.240	0.757	-0.143	-0.038
PET3_Uñ_Ab	0.733	-0.423	0.090	-0.141	F_ACU_ANG2	0.230	0.628	0.156	0.631
PET4_Uñ_Ab	0.764	-0.426	0.079	-0.166	F_ACU_ANG3	0.575	0.194	0.255	0.003
PET1_Uñ_Aa	0.352	-0.246	0.751	-0.320	SEM_P	-0.504	-0.617	0.031	0.046
PET2_Uñ_Aa	0.351	-0.248	0.736	-0.310	SEM_E	0.106	-0.597	0.351	-0.446
PET3_Uñ_Aa	0.300	-0.230	0.768	-0.351	SEM_Ala_GrMy	-0.312	-0.755	0.188	0.345
PET4_Uñ_Aa	0.345	-0.248	0.768	-0.300	SEM_Ala_GrMn	-0.414	-0.524	0.097	0.533
PET1_Lim_Amx	-0.424	-0.083	0.661	0.332	%SEM_F_T-Co	0.003	0.282	-0.670	0.063
PET2_Lim_Amx	-0.296	-0.165	0.731	0.282	%SEM_F_Cu-Ci	0.588	0.396	0.252	-0.387
PET3_Lim_Amx	-0.311	-0.160	0.722	0.281	%SEM_F_R-E	-0.513	-0.497	0.002	0.366
PET4_Lim_Amx	-0.283	-0.163	0.747	0.276	SEM_Ala_distr	-0.723	-0.462	0.105	0.214
RATIO_LIM	0.366	-0.275	-0.704	-0.083	Polen_P	0.199	0.417	-0.246	-0.378
PET1_Lim_HAmx	0.413	-0.669	-0.066	-0.350	Polen_E	0.191	0.413	-0.274	-0.363
PET2_Lim_HAmx	0.490	-0.732	0.070	-0.336	AntL_ind_L	0.867	-0.032	-0.142	0.075
PET3_Lim_HAmx	0.437	-0.727	0.168	-0.360	AntL_ind_A	0.464	-0.050	-0.025	0.020
PET4_Lim_HAmx	0.479	-0.727	0.118	-0.326	AntM_ind_L	0.893	-0.040	-0.163	0.067
ratio_Pet_Sep	-0.912	-0.184	0.159	0.018	AntM_ind_A	0.399	0.159	0.089	0.137
PET_Le	0.104	0.288	-0.579	-0.078	N° Grs_AntL	0.875	0.103	-0.073	0.111
PET_Ca	0.239	-0.348	0.445	-0.107	N° Grs_AntM	0.932	0.054	-0.094	0.138
PET_Hb	-0.205	-0.727	0.151	0.253	N° Grs/ FI	0.921	0.071	-0.088	0.130
PET_Ha	-0.267	0.593	0.125	-0.015	N° Ovus/FI	0.914	-0.071	-0.203	0.293
PET_PI	-0.292	0.630	0.074	0.219	Ratio P/O	0.559	0.218	0.078	-0.122
PET_Ond	-0.528	-0.725	0.088	0.080	Pap_L	0.797	-0.407	-0.120	-0.188
PET_Acan	0.666	0.395	-0.220	-0.039	Pap_Bo-Bt	0.399	-0.285	-0.109	-0.028
PET_Rev	0.849	0.012	0.229	-0.170	Pap_T	-0.181	-0.459	-0.037	0.625
PET_Col_BI	0.140	-0.691	-0.026	-0.105	Pap_Y	0.100	-0.597	0.177	0.395
PET_Col_Vi	-0.216	0.606	0.478	0.296	Pap_P	-0.244	-0.594	0.194	0.589
PET_Col_Rs	0.484	-0.123	-0.563	-0.305	Pap_U	-0.205	-0.727	0.151	0.253
					Pap_D-Sd	-0.287	0.446	-0.072	-0.250

Tabla 4.6b. ACP de macro y micro-caracteres 351x155 (137+18). Contribución de las variables a los factores. F1: INDIVIDUO (tallos), FLOR (apertura y diámetros; Sépalos, Pétalos lg y natur Ac-Re; ratio Pet/Sep, Androceo, Gineceo), SILICUA (estilo, cuernos, apéndices y ang-3), SEMILLAS (contorno ala, forma Cu-R), ANTERAS indehiscentes, RECURSOS del ANDROCEO y GINECEO (n° de granos, n° de óvulos), Ratio P/O y PAPILAS (lg y forma Bo). F2: INDIVIDUO (altura), HOJAS, FLOR (orificio, forma, posición Hb-Ha, naturaleza PI-On y color BI-Vi), SILICUA (pedúnculo, valvas, ratio Cu, apéndices, divisiones y áng-1&2), SEMILLAS (talla y grosor mayor ala), POLEN (diámetros) y PAPILAS (formas Y-D-P-U). F3: INDIVIDUO (diámetros y ramificación), FLOR (diámetros, ancho, posición Le-Ca, color Rs), SILICUA (n° bifurcaciones), SEMILLAS (forma T). F4: RACIMO, SILICUA (apéndice intermedio), SEMILLAS (ala grosor menor) y PAPILAS (formas T).

- En las *representaciones bidimensionales* (Figs.4.15), la *gráfica F1&F2* (59.43%) pone de manifiesto las agrupaciones ya descritas para el *fenograma* UPGMA en los que además de la posición distante de PG, para Gran Canaria se refleja la afinidad del complejo PF y poblaciones asociadas POVE y POA y la cercanía de PP y PFCH ambas más relacionadas al complejo PF y PP más cercana a PO aunque se mantiene aislada. En las islas occidentales se sigue reflejando el distanciamiento de PIA y PIG de su congénere PIT más relacionado a La Gomera (PS) y La Palma (PA). En la *gráfica F1&F3* (48.72%) el eje F3 dispersa el conjunto poblacional de PF en el que se distancia PFS y se acerca el complejo de poblaciones y taxones de las islas occidentales, donde se distancia PS de PIT y PA. Asimismo la asociación PFCH y PP se acerca a PO en el que también se distancia POM.

- En las *representaciones tridimensionales*, la *gráfica F1&F2&F3* (69.41%) el eje F3 aleja a las poblaciones del complejo PF, también aleja a POM de las otras dos poblaciones de PO y a PSA de PIT que se mantiene cercana a PA y se acerca a las otras dos poblaciones de *P.intermedia*. El eje F4 aleja de nuevo a las poblaciones de PI (PIT-PIG-PIA) y en menor grado a las poblaciones de *P.ornata* (Anexo 4.2).

#### 4.3.2. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (144)

Los análisis multivariantes a nivel poblacional de las 144 variables (126 macro-caracteres depurados y 18 micro-caracteres) se muestran en las Figs.4.15 y Tablas 4.6, Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica y Anexo 4.2.

- *Fenogramas de distancias Euclídeas (144)*

El *fenograma UPGMA-144* ( $r=0.792$ ) se diferencia de los anteriores en que la unión PP-PFCH se separa de PO y se une al complejo PF, que muestra diferentes relaciones internas (PFS-PFA, POVE y POA-PFT) con respecto a los análisis anteriores.

- *MDS-NM (144)*

El análisis de *Proximidad-144* (MDS-NM) se resuelve con un índice de distorsión considerado casi perfecto (Stress:0.040), reforzando y justificando asimismo a los *fenogramas*. Su *gráfica* (Figs.4.15) también pone de manifiesto la posición aislada de PG del resto de los taxones y en Gran Canaria se observa la proximidad de las dos poblaciones sin adscripción taxonómica, POA y POVE al complejo PF y asimismo la aparente cercanía entre PFCH y PP al complejo PF. Por último se refuerza la estrecha relación entre los tres taxones de las islas occidentales con PS (La Gomera) más relacionada a PI (PIT) y a PA (La Palma).

- *ACP (144)*

Como en los *ACP* anteriores el análisis del conjunto que representa los 144 macro y micro-caracteres en el nivel de 351 UTOs se resuelve con 15 Factores (Tabla 4.6c y Fig.4.15). Los *valores propios*, similares al análisis de 155, alcanzan una varianza acumulada discriminadora de los cuatro primeros factores ligeramente inferior (74.79%).

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15
<b>Valores propios</b>	<b>55.625</b>	<b>31.223</b>	<b>12.002</b>	<b>8.847</b>	7.588	5.903	5.063	4.228	3.246	2.450	2.150	1.828	1.673	1.137	1.038
<b>% varianza</b>	<b>38.629</b>	<b>21.683</b>	<b>8.335</b>	<b>6.144</b>	5.269	4.100	3.516	2.936	2.254	1.701	1.493	1.269	1.162	0.790	0.721
<b>% Acumulado</b>	<b>38.629</b>	<b>60.311</b>	<b>68.646</b>	<b>74.789</b>	80.059	84.158	87.674	90.610	92.864	94.566	96.058	97.328	98.490	99.279	100.000

En el *ACP-144*, las variables asociadas más importantes a cada uno de los cuatro primeros factores se muestran en la Tabla 6d y representa los siguientes grupos de variables en cada eje o factor:

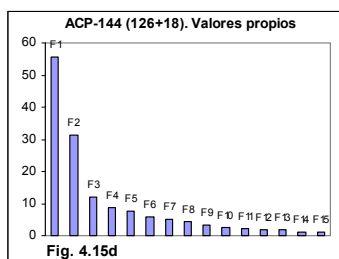
ACP- MACRO & MICRO-CARACTERES 351x144 (126+18)

Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.354	-0.474	-0.306	-0.162	ANTL1_L	0.976	0.013	-0.028	0.099
IND_D1	-0.486	-0.254	0.532	-0.283	ANTL2_L	0.977	0.006	-0.041	0.087
IND_d2	-0.583	-0.252	0.496	-0.252	ANTL1_Lc	0.953	0.019	-0.001	0.099
IND_H_ra1	0.491	-0.256	-0.605	0.163	ANTL2_Lc	0.957	0.016	-0.009	0.064
IND_NºTb	-0.592	0.022	0.457	-0.097	ANTM1_L	0.974	-0.002	-0.029	0.098
H1_L	0.131	-0.876	-0.035	-0.197	ANTM2_L	0.970	0.019	-0.038	0.073
H2_L	0.149	-0.780	0.059	-0.258	ANTM3_L	0.979	-0.009	-0.034	0.087
H3_L	0.079	-0.740	0.131	-0.251	ANTM4_L	0.976	0.011	-0.033	0.096
h4_L	-0.015	-0.662	0.123	-0.234	ANTM1_Lc	0.960	0.010	-0.040	0.052
h5_L	-0.178	-0.619	0.142	-0.205	ANTM2_Lc	0.955	0.048	-0.033	0.046
ratio_H1	0.223	-0.648	-0.535	0.066	ANTM3_Lc	0.968	0.023	-0.031	0.092
ratio_H2	0.244	-0.744	-0.311	-0.025	ANTM4_Lc	0.961	0.047	-0.040	0.085
ratio_H3	0.236	-0.800	-0.268	-0.070	OV_L	0.692	-0.501	0.175	0.194
ratio_h4	0.151	-0.793	-0.196	-0.132	ETL_L	0.465	0.070	0.167	-0.101
ratio_h5	-0.076	-0.735	-0.235	-0.154	ETG_L	0.811	-0.264	-0.042	0.268
Ratio H1_h5_L/A	0.168	-0.746	-0.377	-0.125	ETG_A	0.864	-0.106	-0.039	0.147
FI_ANG SEP	-0.909	-0.228	0.150	-0.148	RAC_L	-0.381	0.104	0.299	0.754
FI_D1	-0.612	-0.386	-0.157	0.030	RAC_PED_L	-0.265	-0.230	0.390	-0.076
FI_d2	-0.561	-0.436	-0.236	0.016	F_PED_L	0.315	-0.784	0.104	0.191
FI_D1_Cuad	-0.444	-0.487	0.653	0.059	F_ratio_VA	0.170	-0.662	0.033	0.622
FI_d2-Cuad	-0.376	-0.268	0.696	0.094	F1_V_L	0.294	-0.645	-0.132	0.619
FI_Or_d2	-0.121	-0.756	0.486	-0.037	F1_ratio_VA	0.273	-0.693	-0.153	0.557
FI_ratio_Or	-0.297	-0.768	-0.147	-0.134	F2_V_L	0.202	-0.673	-0.320	0.532
SEPL1_L	0.967	-0.055	0.151	-0.097	F2_ratio_VA	0.128	-0.726	-0.294	0.464
SEPL2_L	0.968	-0.054	0.144	-0.099	F3_V_L	0.089	-0.710	-0.252	0.316
SEPM1_L	0.967	-0.047	0.150	-0.086	F3_ratio_VA	0.090	-0.729	-0.294	0.352
SEPM2_L	0.968	-0.055	0.144	-0.086	F_EST_L	0.522	0.277	-0.237	0.396
SEPL1_Ab	0.833	0.206	0.369	0.079	F_CU_L	0.602	0.093	-0.342	0.390
SEPL2_Ab	0.850	0.194	0.321	0.115	F_CU_A	0.746	0.465	0.264	-0.094
SEPL1_Amx	0.869	0.113	0.250	0.219	F_ratio_CU	-0.223	-0.693	-0.436	0.373
SEPL2_Amx	0.872	0.111	0.251	0.171	F_ACU_MY_L	0.606	0.405	-0.265	0.265
SEPL1_HAmx	0.950	-0.049	0.151	-0.171	F_ACU_MY_A	0.560	0.751	0.015	-0.054
SEPL2_HAmx	0.950	-0.048	0.146	-0.184	F_ACU_MN_L	0.562	0.440	-0.214	0.300
SEPM1_Ab	0.891	0.047	0.241	0.111	F_ACU_MN_A	0.483	0.760	-0.004	0.014
SEPM2_Ab	0.897	0.021	0.238	0.064	F_ACU_INT_L	0.188	0.556	0.460	0.559
SEPM1_Amx	0.898	0.031	0.198	0.191	F_ACU_INT_A	0.199	0.464	0.245	0.587
SEPM2_Amx	0.890	0.003	0.158	0.205	F_ACU_NAp	0.373	0.606	-0.225	0.221
SEPM1_HAmx	0.927	-0.047	0.191	-0.209	F_ACU_NPr	-0.028	0.550	0.362	-0.317
SEPM2_HAmx	0.917	-0.036	0.199	-0.217	F_ACU_B2-B3	0.269	0.456	0.517	-0.081
PET1_L	0.857	-0.369	0.304	-0.060	F_ACU_MY_NB	0.176	0.810	0.042	-0.225
PET2_L	0.860	-0.363	0.299	-0.047	F_ACU_MN_NB	0.127	0.892	-0.032	0.117
PET3_L	0.863	-0.363	0.295	-0.063	F_ACU_INT_NB	-0.011	0.652	0.291	0.446
PET4_L	0.871	-0.351	0.293	-0.020	F_ACU_BT	0.177	0.911	0.037	-0.009
PET1_Uñ_L	0.933	-0.135	0.252	-0.093	F_ACU_ANG1	0.277	0.737	-0.230	0.034
PET2_Uñ_L	0.937	-0.151	0.245	-0.078	F_ACU_ANG2	0.251	0.626	0.296	0.554
PET3_Uñ_L	0.945	-0.122	0.230	-0.090	F_ACU_ANG3	0.577	0.184	0.334	-0.105
PET4_Uñ_L	0.944	-0.139	0.221	-0.082	SEM_P	-0.528	-0.594	0.062	0.038
PET1_Uñ_Ab	0.720	-0.514	0.001	-0.171	SEM_E	0.059	-0.565	0.270	-0.529
PET2_Uñ_Ab	0.703	-0.459	0.085	-0.050	SEM_Ala_GrMy	-0.356	-0.726	0.300	0.299
PET3_Uñ_Ab	0.697	-0.434	0.075	-0.153	SEM_Ala_GrMn	-0.448	-0.496	0.197	0.531
PET4_Uñ_Ab	0.729	-0.439	0.063	-0.177	%SEM_F_T-Co	0.066	0.219	-0.630	0.250
PET1_Lim_Amx	-0.459	-0.014	0.724	0.138	%SEM_F_Cu-Ci	0.585	0.397	0.150	-0.445
PET2_Lim_Amx	-0.346	-0.090	0.752	0.101	%SEM_F_R-E	-0.534	-0.477	0.094	0.350
PET3_Lim_Amx	-0.358	-0.086	0.751	0.095	SEM_Ala_distr	-0.746	-0.424	0.141	0.181
PET4_Lim_Amx	-0.333	-0.087	0.768	0.088	Polen_P	0.223	0.391	-0.362	-0.322
RATIO_LIM	0.402	-0.355	-0.592	0.030	Polen_E	0.218	0.384	-0.380	-0.308
PET1_Lim_HAmx	0.392	-0.689	-0.033	-0.372	AntL_ind_L	0.873	-0.079	-0.032	0.049
PET2_Lim_HAmx	0.450	-0.738	0.059	-0.362	AntL_ind_A	0.464	-0.070	0.054	-0.070
PET3_Lim_HAmx	0.393	-0.723	0.156	-0.413	AntM_ind_L	0.899	-0.089	-0.060	0.056
PET4_Lim_HAmx	0.437	-0.729	0.112	-0.362	AntM_ind_A	0.394	0.155	0.111	0.083
ratio_Pet_Sep	-0.932	-0.133	0.098	0.001	Nº Grs_AntL	0.884	0.060	0.020	0.094
PET_Le	0.164	0.227	-0.519	0.008	Nº Grs_AntM	0.938	0.008	0.004	0.132
PET_Ca	0.187	-0.315	0.408	-0.175	Nº Grs/ FI	0.929	0.026	0.010	0.120
PET_Hb	-0.246	-0.706	0.257	0.209	Nº Ovus/FI	0.924	-0.125	-0.051	0.310
PET_Ha	-0.251	0.616	0.030	-0.031	Ratio P/O	0.558	0.204	0.048	-0.144
PET_Pi	-0.269	0.645	0.049	0.229	Pap_L	0.787	-0.446	-0.058	-0.194
PET_Ond	-0.568	-0.692	0.098	0.078	Pap_Bo-Bt	0.392	-0.308	-0.048	-0.037
PET_Acan	0.706	0.341	-0.132	-0.055	Pap_T	-0.195	-0.457	0.159	0.578
PET_Rev	0.832	0.002	0.206	-0.203	Pap_Y	0.071	-0.588	0.364	0.279
PET_Col_Bi	0.102	-0.689	-0.043	-0.078	Pap_P	-0.278	-0.570	0.387	0.493
PET_Col_Vi	-0.213	0.648	0.491	0.189	Pap_U	-0.246	-0.706	0.257	0.209
PET_Col_Rs	0.515	-0.191	-0.542	-0.199	Pap_D-Sd	-0.260	0.448	-0.181	-0.195

Tabla 4.6d. ACP de macro y micro-caracteres 351x144 (126+18). Contribución de las variables a los factores. F1: INDIVIDUO (diámetros y tallos), FLOR (apertura y diámetros; Sépalos; Pétalos lg, ancho, naturaleza Ac-Re; ratio Pet/Sep; Anteras dehiscentes, Gineceo), SILICUA (estilo, cuernos, lg apéndices y áng-3), SEMILLAS (contorno ala y forma Cu-R), Anteras indehiscentes, RECURSOS ANDROCEO y GINECEO (nº de granos, nº de óvulos), Ratio P/O; PAPILAS (lg y forma Bo). F2: INDIVIDUO (altura), HOJAS, FLOR (orificio, Pétalos forma, posición Hb-Ha, naturaleza Pi-On y color Bi-Vi), SILICUA (pedúnculo, valvas; ratio Cu; apéndices ancho, divisiones y áng-1&2), SEMILLAS (talla y grosor ala), PAPILAS (formas Y-D-P-U). F3: INDIVIDUO (diámetros y ramas), FLOR (diámetros, Pétalos ancho, posición Le-Ca y color Rs), SILICUA (nº bifurcaciones de apéndices), SEMILLAS (formaT). F4: RACIMO, SILICUA (apéndices intermedios), SEMILLA (grosor menor del ala), PAPILAS (forma T).



**F1 (38.63%): INDIVIDUO:** diámetros y tallos basales, **FLOR:** apertura y diámetros, **Sépalos, Pétalos** (lg, ancho uña, naturaleza On-Ac-Re y color Rs), **ratio Pet/Sep, Androceo** (anteras dehiscentes), **Gineceo** (ovario, estilo y estigma), **SILICUA** (talla del estilo, cuernos, lg de apéndices y áng-3), **SEMILLAS** (contorno del ala y forma Cu-R), **Anteras indehiscentes, RECURSOS DEL ANDROCEO** (nº de granos), **Recursos del GINECEO** (nº de óvulos), **Ratio P/O y PAPILAS estigmáticas** (lg y forma Bo).



**F2 (21.68%): INDIVIDUO:** altura máxima, **HOJAS, Flor:** orificio, **Pétalos** (forma, posición Hb-Ha, naturaleza Pl-On y color Bl-Vi del limbo), **Gineceo** (ovario), **SILICUA** ((talla del pedúnculo, valvas, **ratio** del cuerno, ancho, nº de divisiones y áng-1&2 de apéndices), **SEMILLAS** (talla y grosor del ala), **POLEN** (diámetros) y **PAPILAS** (formas T-Y-D-P-U).

**F3 (8.33%): INDIVIDUO:** diámetros y ramificaciones, **FLOR:** diámetros y orificio, **Pétalos** (ancho, posición Le-Ca y color Rs), **SILICUA** (nº bifurcaciones de apéndices), **SEMILLAS** (forma triangular).

**F4 (6.14%): RACIMO, SILICUA** (talla de valvas, apéndices intermedios y áng-2), **SEMILLA** (diámetro menor y grosor menor del ala), **PAPILAS** (forma T-Y-P).

- En las representaciones bidimensionales, la gráfica F1&F2 (Figs.4.15) representa el 60.31% de la varianza acumulada y refuerzan las mismas asociaciones de poblaciones y taxones de los análisis anteriores (UPGMA y MDS-NM). Se observa un acercamiento de PP-PFCH al complejo PF y una mayor afinidad dentro del complejo PF. En la gráfica F1&F3 (46.96% de la varianza total), el eje F3 dispersa el conjunto poblacional de PF y acerca la asociación PFCH y PP al complejo PO en el que también se distancia POM como en el análisis anterior (ACP-155).

- En las representaciones tridimensionales, la gráfica F1&F2&F3 (68.65%), el eje F3 continúa alejando a las poblaciones del complejo PF y a POM del resto de PO (*P.ornata*). El eje F4 continúa alejando a las poblaciones de *P.intermedia* y a PIT de PS y PA. (Anexo 4.2).

### 4.3.3. Macro y micro-caracteres. Análisis Discriminante (152 y 151)

El modelo de AD con 152 caracteres (137 macro y 15 micro) se resuelve y explica con 9 Factores (Tabla 4.7a y Fig.4.16a). Los valores propios en esta matriz superan en casi cinco veces los AD anteriores de macro-caracteres y el porcentaje de la varianza acumulada discriminadora de los cuatro primeros factores sube alcanzando el 83.36%.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9
Valores propios	56.603	31.467	21.476	13.183	10.169	5.840	4.856	2.078	1.557
% de varianza	38.445	21.373	14.587	8.954	6.907	3.967	3.298	1.412	1.058
% Acumulado	38.445	59.818	74.405	83.359	90.266	94.233	97.531	98.942	100.000

En el AD-152 los grupos de variables más importantes asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores se muestran en la Tabla 4.7b y Tabla 4.16 Resumen de Factores y Caracteres asociados que señalan las siguientes asociaciones o grupos de variables:

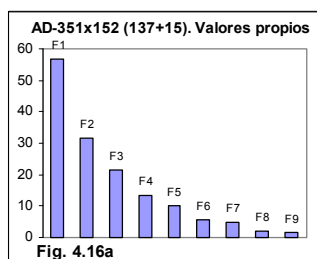
**F1 (38.45%): FLOR:** apertura, **Sépalos, Pétalos** (longitud, posición Hb y naturaleza On-Ac), **Ratio Pet/Sep, Androceo** (anteras dehiscentes), **Gineceo** (ancho del estigma), **SILICUA** (ancho de apéndice mayor), **Anteras indehiscentes, RECURSOS DEL ANDROCEO** (nº de granos), **RECURSOS DEL GINECEO** (nº de óvulos) y **PAPILAS ESTIGMÁTICAS** (lg y formas Bo-T).

AD- MACRO & MICRO-CARACTERES 152 (137+15)

Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.115	0.304	-0.183	-0.177	PET_Col_Rs	0.268	0.132	-0.124	0.039
IND_D1	-0.194	0.275	-0.260	0.149	ESTL1_Fi_L	0.373	0.120	0.006	-0.309
IND_d2	-0.279	0.316	-0.188	0.174	ESTL2_Fi_L	0.387	0.153	0.009	-0.325
IND_H_ra1	0.347	0.263	-0.040	0.072	ANTL1_L	0.815	0.070	0.031	-0.234
IND_N°Tb	-0.250	-0.004	-0.007	0.094	ANTL2_L	0.808	0.068	0.026	-0.237
H1_L	-0.113	0.556	-0.381	-0.108	ANTL1_Lc	0.787	0.085	-0.011	-0.183
H2_L	-0.059	0.519	-0.536	-0.156	ANTL2_Lc	0.778	0.082	-0.026	-0.177
H3_L	-0.080	0.524	-0.602	-0.055	ESTM1_Fi_L	0.253	0.163	0.017	-0.299
h4_L	-0.148	0.430	-0.660	0.034	ESTM2_Fi_L	0.259	0.155	0.014	-0.302
h5_L	-0.284	0.289	-0.585	0.012	ESTM3_Fi_L	0.284	0.147	0.014	-0.310
ratio_H1	-0.001	0.395	-0.187	-0.092	ESTM4_Fi_L	0.286	0.159	0.024	-0.302
ratio_H2	-0.051	0.383	-0.216	-0.231	ANTM1_L	0.816	0.097	0.024	-0.229
ratio_H3	0.020	0.460	-0.350	-0.039	ANTM2_L	0.818	0.086	0.035	-0.216
ratio_h4	-0.044	0.461	-0.404	-0.045	ANTM3_L	0.817	0.094	0.012	-0.240
ratio_h5	-0.191	0.313	-0.481	0.032	ANTM4_L	0.818	0.093	0.043	-0.228
Ratio H1_h5_L/A	-0.031	0.508	-0.303	-0.095	ANTM1_Lc	0.837	0.102	-0.007	-0.190
FL_ANG_SEP	-0.645	0.192	0.000	0.166	ANTM2_Lc	0.836	0.084	0.005	-0.170
FL_D1	-0.326	0.187	-0.019	0.074	ANTM3_Lc	0.821	0.093	0.011	-0.203
FL_d2	-0.303	0.192	-0.027	0.053	ANTM4_Lc	0.838	0.079	0.016	-0.181
FL_D1-Cuad	-0.340	0.259	-0.129	0.019	OV_L	0.221	0.291	-0.107	-0.279
FL_d2-Cuad	-0.233	0.122	-0.178	-0.008	ETL_L	0.184	0.045	0.024	0.014
FL_Or_D1	-0.284	0.373	-0.118	-0.060	ETG_L	0.294	0.137	0.063	-0.190
FL_Or_d2	-0.210	0.387	-0.217	-0.048	ETG_A	0.359	0.025	-0.011	-0.192
FL_ratio_Or	-0.228	0.207	-0.182	0.026	RAC_L	-0.306	-0.043	0.172	0.045
SEPL1_L	0.726	0.110	0.068	-0.344	RAC_PED_L	-0.067	0.109	0.057	-0.003
SEPL2_L	0.726	0.106	0.066	-0.344	F_PED_L	-0.047	0.397	0.079	-0.203
SEPM1_L	0.728	0.114	0.074	-0.338	F_ratio_VA	-0.021	0.359	-0.024	0.001
SEPM2_L	0.724	0.114	0.069	-0.343	F1_V_L	0.023	0.587	0.036	-0.091
SEPL1_Ab	0.516	-0.064	0.134	-0.344	F1_ratio_VA	0.025	0.567	-0.026	-0.066
SEPL2_Ab	0.534	-0.055	0.160	-0.354	F2_V_L	-0.034	0.693	0.005	0.019
SEPL1_Amxa	0.528	0.008	0.185	-0.320	F2_ratio_VA	-0.071	0.651	-0.070	0.054
SEPL2_Amxa	0.528	-0.009	0.149	-0.333	F3_V_L	-0.058	0.366	-0.145	0.031
SEPL1_HAmx	0.690	0.117	-0.013	-0.272	F3_ratio_VA	-0.073	0.390	-0.110	0.025
SEPL2_HAmx	0.683	0.109	-0.007	-0.301	F_EST_L	0.288	-0.035	0.137	0.083
SEPM1_Ab	0.558	0.042	0.120	-0.392	F_CU_L	0.198	-0.014	-0.057	-0.013
SEPM2_Ab	0.547	0.045	0.110	-0.412	F_CU_A	0.250	-0.138	0.032	-0.136
SEPM1_Amxa	0.555	0.055	0.079	-0.314	F_ratio_CU	-0.171	0.264	-0.025	0.092
SEPM2_Amxa	0.544	0.052	0.128	-0.378	F_ACU_MY_L	0.246	-0.214	0.022	-0.107
SEPM1_HAmx	0.649	0.131	0.026	-0.287	F_ACU_MY_A	0.417	-0.396	0.041	-0.096
SEPM2_HAmx	0.673	0.133	-0.022	-0.242	F_ACU_MN_L	0.197	-0.231	0.053	-0.123
PET1_L	0.398	0.237	-0.037	-0.334	F_ACU_MN_A	0.353	-0.434	0.092	-0.125
PET2_L	0.400	0.232	-0.035	-0.337	F_ACU_INT_L	0.097	-0.161	0.138	-0.023
PET3_L	0.408	0.234	-0.040	-0.335	F_ACU_INT_A	0.083	-0.124	0.111	0.003
PET4_L	0.420	0.233	-0.016	-0.342	F_ACU_Nap	0.235	-0.342	-0.022	-0.005
PET1_Uñ_L	0.597	0.179	-0.059	-0.257	F_ACU_NPr	0.170	-0.080	-0.100	0.067
PET2_Uñ_L	0.597	0.186	-0.057	-0.255	F_ACU_B2-B3	0.201	-0.021	-0.050	-0.003
PET3_Uñ_L	0.598	0.165	-0.063	-0.246	F_ACU_MY_NB	0.262	-0.288	-0.081	0.074
PET4_Uñ_L	0.593	0.175	-0.063	-0.253	F_ACU_MN_NB	0.244	-0.493	0.016	0.069
PET1_Uñ_Ab	0.223	0.221	-0.139	-0.268	F_ACU_INT_NB	0.067	-0.194	0.168	-0.020
PET2_Uñ_Ab	0.199	0.223	-0.080	-0.334	F_ACU_BT	0.316	-0.454	0.003	0.058
PET3_Uñ_Ab	0.206	0.179	-0.123	-0.260	F_ACU_ANG1	0.291	-0.483	0.052	0.031
PET4_Uñ_Ab	0.220	0.194	-0.100	-0.274	F_ACU_ANG2	0.111	-0.174	0.163	-0.050
PET1_Uñ_Aa	0.080	0.199	-0.028	-0.193	F_ACU_ANG3	0.093	-0.031	0.037	-0.050
PET2_Uñ_Aa	0.082	0.181	-0.073	-0.193	SEM_P	-0.337	0.267	-0.149	0.102
PET3_Uñ_Aa	0.083	0.205	-0.058	-0.164	SEM_E	0.002	0.268	-0.263	-0.064
PET4_Uñ_Aa	0.073	0.192	-0.033	-0.177	SEM_Ala_GrMy	-0.408	0.481	0.159	-0.038
PET1_Lim_Amx	-0.309	0.109	-0.124	0.098	SEM_Ala_GrMn	-0.307	0.247	0.184	0.002
PET2_Lim_Amx	-0.322	0.088	-0.121	-0.069	SEM_F_T-Co	0.084	-0.015	0.053	0.062
PET3_Lim_Amx	-0.330	0.098	-0.122	-0.045	SEM_F_Cu-Ci	0.252	-0.069	-0.022	-0.067
PET4_Lim_Amx	-0.326	0.085	-0.112	-0.071	SEM_F_R-E	-0.330	0.122	-0.035	0.034
RATIO_LIM	0.175	0.058	-0.010	-0.147	SEM_Ala_distr	-0.264	0.092	-0.044	0.078
PET1_Lim_HAmx	0.122	0.330	-0.089	-0.026	Polen_P	0.207	-0.342	0.002	0.084
PET2_Lim_HAmx	0.090	0.328	-0.155	-0.118	Polen_E	0.203	-0.345	-0.024	0.088
PET3_Lim_HAmx	0.084	0.323	-0.160	-0.139	AntL_ind_L	0.685	0.119	-0.048	-0.287
PET4_Lim_HAmx	0.092	0.339	-0.148	-0.100	AntL_ind_A	0.134	-0.039	-0.125	-0.100
ratio_Pet_Sep	-0.759	0.051	-0.052	0.202	AntM_ind_L	0.687	0.137	-0.006	-0.310
PET_Le	0.171	-0.123	-0.134	0.094	AntM_ind_A	0.102	-0.077	-0.079	-0.037
PET_Ca	-0.034	0.182	0.148	-0.216	N° Grs_AntM	0.608	-0.068	0.104	-0.357
PET_Hb	-0.449	0.652	0.285	-0.075	N° Grs/ FI	0.618	-0.083	0.133	-0.362
PET_Ha	0.041	-0.389	-0.155	0.189	N° Ovus/FI	0.535	0.149	0.096	-0.211
PET_PI	0.062	-0.216	0.063	0.186	Ratio P/O	0.125	-0.160	0.039	-0.169
PET_Ond	-0.678	0.441	0.015	-0.081	Pap_L	0.481	0.348	-0.065	-0.280
PET_Acan	0.436	-0.162	-0.022	-0.004	Pap_Bo-Bt	0.456	0.347	0.207	-0.224
PET_Rev	0.298	0.028	-0.004	-0.196	Pap_T	-0.413	0.442	0.335	0.120
PET_Col_BI	-0.245	0.228	-0.015	-0.332	Pap_Y	-0.076	0.784	0.235	0.096
PET_Col_Vi	0.107	-0.231	0.147	0.136	Pap_D-Sd	-0.036	-0.486	-0.348	0.392

Tabla 4.7b. Análisis Discriminante de macro & micro-caracteres 152 (137+15). Contribución de las variables a los factores. F1: FLOR (apertura; Sépalos; Pétalos lg y naturaleza On-Ac; Ratio Pet/Sep; Anteras dehiscentes; ancho estigma), SILICUA (ancho apéndice mayor), Anteras indehiscentes, RECURSOS del ANDROCEO y GINECEO (n° de granos, n° de óvulos) y PAPILAS (lg y forma Bo). F2: INDIVIDUO (altura y diámetros), HOJAS (lg H1 y ratios H1-h4), FLOR (orificio, Pétalos forma y posición Hb-Ha), SILICUA (pedúnculo; valvas; apéndices ancho, divisiones y áng-1), SEMILLAS (grosor mayor ala), POLEN (diámetros), PAPILAS (formas T-Y-D). F3: HOJAS (lg H2-h5, ratio H5). F4: FLOR (Pétalos ancho uña, color BI; ovario).

**F2 (21.37%): INDIVIDUO:** altura máxima y diámetros, **HOJAS** (lg H1 y ratios H1-h4), **FLOR:** orificio, **Pétalos** (forma y posición Hb-Ha), **SILICUA** (talla del pedúnculo, valvas, ancho, divisiones y áng-1 apéndices), **SEMILLAS** (grosor mayor del ala), **POLEN** (diámetros) y **PAPILAS ESTIGMÁTICAS** (formas Bo-T-Y-D).



**F3 (14.59%): HOJAS** (lg H2-h5, ratio H5) y **PAPILAS T-D.**

**F4 (8.95%): PÉTALOS** (ancho uña, color BI del limbo), **GINECEO** (ovario) y **PAPILAS D.**

- En la gráfica **F1&F2** (59.82% de la varianza acumulada) se observa a PG fuertemente discriminada del resto de los taxones, algunos de los cuales, como PP y PO, también se discriminan del resto que queda sin discriminar. En el complejo PF se puede diferenciar POA y POVE y se discrimina PFCH

que se relaciona con los taxones de las otras islas *P.intermedia* y *P.aridanae* (Fig.4.16)

Sin embargo en la gráfica **F1&F3** (53.03%) el eje **F3** además de mantener la discriminación de PP y PO discrimina a PA, POA, PFCH y POVE que se separan de PF. En la gráfica **F1&F4** (47.70%) el eje **F4** vuelve a discriminar fuertemente a PFCH del resto de los taxones (Figs.4.16).

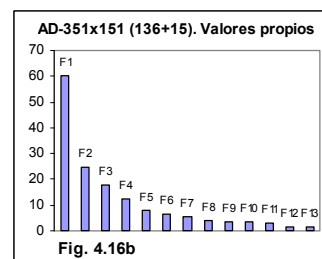
#### 4.3.3.1. Macro y micro-caracteres sin PG ni PA. Análisis Discriminante (151)

Al quitar PG y PA como grupos ya diferenciados, en las matrices de 307 UTOs los caracteres se reducen a 151 (ya que no se admite la variable de pétalo horizontal bajo exclusiva de PG) y también se resuelve mejor que el anterior con solo 7 Factores (Tabla 4.7c y Figs.4.16). Los valores propios son más bajos que en el AD-152, pero sin embargo la varianza acumulada de los cuatro primeros factores explica el 86.12% de la varianza discriminatoria.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valores propios	45.515	25.944	16.218	9.349	7.882	5.233	2.523
% de varianza	40.399	23.027	14.395	8.298	6.996	4.644	2.240
% Acumulado	40.399	63.426	77.821	86.120	93.116	97.760	100.000

En el **AD-151** sin PG & PA (Tabla 4.7d) se señalan las siguientes asociaciones o grupos de variables en cada factor o eje:

**F1 (40.40%): INDIVIDUO:** altura máxima y ramificaciones, **FLOR:** apertura, **Sépalos** (longitud, forma), **Pétalos** (longitud), **Ratio Pet/Sep**, **Androceo** (anteras dehiscentes), **Anteras indehiscentes** y **RECURSOS DEL ANDROCEO** (nº granos), **RECURSOS DEL GINECEO** (nº de óvulos) y **PAPILAS ESTIGMÁTICAS** (lg y forma Bo-Y).



**F2 (23.03%): INDIVIDUO:** diámetros, **HOJAS**, **FLOR:**

orificio, **Pétalos** (naturaleza On-Ac), **SILICUA** (talla de valvas, ancho y nº divisiones de apéndices) y **SEMILLAS** (diámetros).

**F3 (14.39%): SÉPALOS** (ancho), **PÉTALOS** (color BI del limbo), **RECURSOS DEL ANDROCEO** (nº de granos) y **PAPILAS T-D.**

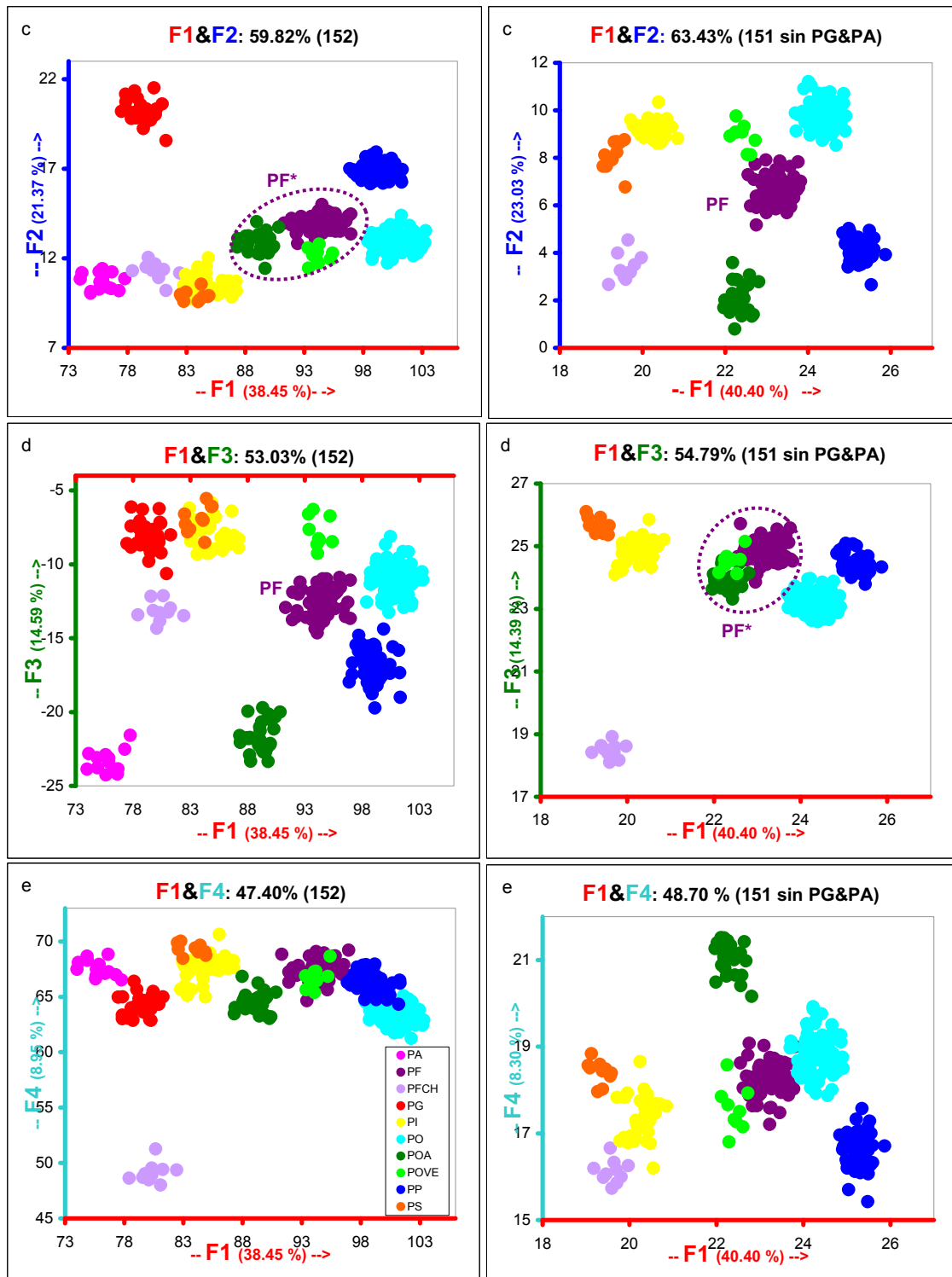
**F4 (8.30%): PÉTALOS** (ancho del limbo), **SILICUA** (valvas), **POLEN** (diámetros) y **PAPILAS Y.**

**AD - MACRO & MICRO-CARACTERES sin PG&PA 307x151 (136+15)**

Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.530	-0.001	-0.259	0.026	ESTL1_Fi_L	0.309	-0.020	-0.316	-0.102
IND_D1	0.116	-0.303	0.169	-0.091	ESTL2_Fi_L	0.336	-0.027	-0.330	-0.102
IND_d2	0.024	-0.334	0.232	-0.090	ANTL1_L	0.719	0.210	-0.295	-0.053
IND_H_ra1	0.422	-0.052	0.085	-0.219	ANTL2_L	0.710	0.205	-0.298	-0.030
IND_N°Tb	-0.229	-0.079	0.127	0.149	ANTL1_Lc	0.715	0.172	-0.234	-0.046
H1_L	0.311	-0.588	-0.053	0.083	ANTL2_Lc	0.720	0.175	-0.232	-0.048
H2_L	0.365	-0.636	-0.115	0.223	ESTM1_Fi_L	0.250	-0.025	-0.297	-0.035
H3_L	0.361	-0.695	-0.009	0.183	ESTM2_Fi_L	0.258	-0.015	-0.303	-0.044
h4_L	0.291	-0.707	0.067	0.227	ESTM3_Fi_L	0.265	-0.018	-0.313	-0.043
h5_L	0.101	-0.641	0.033	0.300	ESTM4_Fi_L	0.272	-0.012	-0.303	-0.022
ratio_H1	0.158	-0.483	-0.017	-0.283	ANTM1_L	0.742	0.221	-0.289	-0.051
ratio_H2	0.134	-0.478	-0.165	-0.175	ANTM2_L	0.737	0.233	-0.276	-0.047
ratio_H3	0.270	-0.558	0.030	-0.142	ANTM3_L	0.746	0.212	-0.303	-0.064
ratio_h4	0.224	-0.632	0.030	-0.077	ANTM4_L	0.735	0.230	-0.287	-0.071
ratio_h5	0.074	-0.640	0.089	0.109	ANTM1_Lc	0.774	0.201	-0.247	-0.071
Ratio H1_h5_L/A	0.167	-0.693	0.016	-0.177	ANTM2_Lc	0.764	0.217	-0.226	-0.062
FI_ANG SEP	-0.455	-0.228	0.267	0.021	ANTM3_Lc	0.754	0.221	-0.263	-0.098
FI_D1	-0.150	-0.164	0.115	0.060	ANTM4_Lc	0.761	0.225	-0.240	-0.099
FI_d2	-0.113	-0.158	0.085	-0.015	OV_L	0.287	-0.232	-0.250	0.028
FI_D1-Cuad	-0.121	-0.324	0.071	0.008	ETL_L	0.202	0.100	-0.005	-0.041
FI_d2-Cuad	-0.085	-0.277	0.012	-0.118	ETG_L	0.257	0.031	-0.184	0.016
FI_Or_D1	-0.011	-0.381	-0.005	-0.192	ETG_A	0.231	-0.023	-0.193	0.050
FI_Or_d2	0.103	-0.398	-0.005	-0.058	RAC_L	-0.255	0.220	0.032	0.030
FI_ratio_Or	-0.010	-0.281	0.054	0.036	RAC_PED_L	0.027	0.058	0.001	0.087
SEPL1_L	0.645	0.239	-0.398	-0.045	F_PED_L	0.122	-0.171	-0.158	-0.022
SEPL2_L	0.644	0.241	-0.399	-0.042	F_ratio_VA	0.160	-0.213	0.056	-0.217
SEPM1_L	0.649	0.245	-0.392	-0.059	F1_V_L	0.295	-0.275	-0.010	-0.320
SEPM2_L	0.648	0.245	-0.397	-0.052	F1_ratio_VA	0.288	-0.332	0.016	-0.304
SEPL1_Ab	0.371	0.323	-0.411	-0.070	F2_V_L	0.357	-0.346	0.127	-0.291
SEPL2_Ab	0.391	0.353	-0.423	-0.094	F2_ratio_VA	0.283	-0.433	0.165	-0.294
SEPL1_Amxa	0.381	0.291	-0.365	-0.200	F3_V_L	0.144	-0.376	0.093	-0.266
SEPL2_Amxa	0.376	0.266	-0.381	-0.157	F3_ratio_VA	0.144	-0.350	0.090	-0.246
SEPL1_HAmx	0.631	0.153	-0.317	-0.027	F_EST_L	0.241	0.281	0.049	-0.215
SEPL2_HAmx	0.620	0.162	-0.348	-0.042	F_CU_L	0.135	-0.044	-0.018	-0.182
SEPM1_Ab	0.459	0.275	-0.448	-0.082	F_CU_A	0.125	0.161	-0.171	0.000
SEPM2_Ab	0.455	0.260	-0.470	-0.069	F_ratio_CU	-0.003	-0.209	0.155	-0.088
SEPM1_Amxa	0.448	0.183	-0.356	-0.173	F_ACU_MY_L	0.061	0.135	-0.143	-0.072
SEPM2_Amxa	0.414	0.203	-0.424	-0.151	F_ACU_MY_A	0.110	0.303	-0.183	-0.070
SEPM1_HAmx	0.595	0.179	-0.326	-0.021	F_ACU_MN_L	0.010	0.159	-0.158	-0.044
SEPM2_HAmx	0.632	0.154	-0.282	-0.014	F_ACU_MN_A	0.019	0.345	-0.214	-0.055
PET1_L	0.442	-0.004	-0.339	-0.007	F_ACU_INT_L	-0.015	0.243	-0.053	-0.001
PET2_L	0.437	-0.002	-0.341	-0.010	F_ACU_INT_A	-0.015	0.178	-0.016	0.008
PET3_L	0.448	-0.008	-0.341	-0.011	F_ACU_NAp	0.006	0.165	-0.061	-0.115
PET4_L	0.447	0.009	-0.348	-0.008	F_ACU_NPr	0.152	0.018	0.032	-0.211
PET1_Uñ_L	0.583	0.051	-0.281	-0.089	F_ACU_B2-B3	0.187	0.044	-0.034	-0.249
PET2_Uñ_L	0.583	0.048	-0.277	-0.079	F_ACU_MY_NB	0.076	0.088	0.030	-0.200
PET3_Uñ_L	0.580	0.055	-0.273	-0.097	F_ACU_MN_NB	-0.061	0.334	-0.010	-0.027
PET4_Uñ_L	0.574	0.037	-0.276	-0.104	F_ACU_INT_NB	-0.074	0.243	-0.047	-0.014
PET1_Uñ_Ab	0.250	-0.263	-0.240	0.019	F_ACU_BT	0.028	0.307	-0.020	-0.136
PET2_Uñ_Ab	0.224	-0.223	-0.312	-0.059	F_ACU_ANG1	-0.125	0.233	-0.013	-0.098
PET3_Uñ_Ab	0.212	-0.236	-0.237	0.038	F_ACU_ANG2	-0.028	0.250	-0.077	0.004
PET4_Uñ_Ab	0.231	-0.209	-0.250	-0.017	F_ACU_ANG3	0.065	0.099	-0.064	0.049
PET1_Uñ_Aa	0.167	-0.117	-0.185	-0.215	SEM_P	-0.060	-0.298	0.149	-0.071
PET2_Uñ_Aa	0.166	-0.155	-0.187	-0.212	SEM_E	0.158	-0.399	-0.026	-0.169
PET3_Uñ_Aa	0.185	-0.132	-0.156	-0.195	SEM_Ala_GrMy	-0.105	-0.155	0.043	-0.117
PET4_Uñ_Aa	0.154	-0.122	-0.164	-0.194	SEM_Ala_GrMn	-0.174	-0.022	0.059	-0.100
PET1_Lim_Amx	-0.102	-0.167	0.103	-0.267	SEM_F_T-Co	0.047	0.066	0.060	-0.081
PET2_Lim_Amx	-0.152	-0.212	-0.069	-0.308	SEM_F_Cu-Ci	0.142	0.038	-0.082	-0.014
PET3_Lim_Amx	-0.136	-0.191	-0.048	-0.297	SEM_F_R-E	-0.173	-0.131	0.059	0.065
PET4_Lim_Amx	-0.155	-0.198	-0.071	-0.295	SEM_Ala_distr	-0.154	-0.152	0.105	0.002
RATIO_LIM	0.202	0.105	-0.161	0.336	Polen_P	-0.023	0.205	0.047	0.294
PET1_Lim_HAmx	0.284	-0.171	0.009	0.041	Polen_E	-0.018	0.192	0.049	0.302
PET2_Lim_HAmx	0.252	-0.265	-0.082	-0.057	AntL_ind_L	0.658	0.179	-0.340	0.085
PET3_Lim_HAmx	0.250	-0.273	-0.106	-0.050	AntL_ind_A	0.143	-0.028	-0.136	0.087
PET4_Lim_HAmx	0.255	-0.280	-0.059	-0.025	AntM_ind_L	0.653	0.192	-0.357	0.064
ratio_Pet_Sep	-0.667	-0.362	0.300	0.149	AntM_ind_A	0.055	-0.025	-0.055	-0.062
PET_Le	0.164	0.069	0.047	0.037	N° Grs_AntM	0.416	0.274	-0.422	0.055
PET_Ca	0.049	0.072	-0.211	0.017	N° Grs/ FI	0.418	0.326	-0.430	0.061
PET_Ha	-0.255	-0.135	0.198	-0.025	N° Ovus/FI	0.474	0.156	-0.227	-0.125
PET_PI	-0.135	0.071	0.183	-0.051	Ratio P/O	-0.007	0.120	-0.195	0.094
PET_Ond	-0.402	-0.453	-0.007	-0.077	Pap_L	0.563	-0.088	-0.270	0.017
PET_Acan	0.307	0.247	-0.062	0.147	Pap_Bo-Bt	0.361	-0.168	-0.153	0.162
PET_Rev	0.249	0.063	-0.213	-0.108	Pap_T	-0.197	0.046	0.256	-0.088
PET_Col_BI	-0.131	-0.265	-0.301	0.095	Pap_Y	0.434	-0.076	0.247	-0.353
PET_Col_Vi	-0.043	0.273	0.094	-0.245	Pap_D-Sd	-0.032	0.176	0.374	0.046
PET_Col_Rs	0.322	-0.048	0.034	0.130					

**Tabla 4.7d. Análisis Discriminante de macro & micro-caracteres sin PG&PA 307x151 (136+15). Contribución de las variables a los factores (Factor loadings). F1: INDIVIDUO (altura y ramificaciones), FLOR (apertura; Sépalos lg, forma; Pétalos (lg); Ratio Pet/Sep); Anteras dehiscentes, Anteras indehiscentes y RECURSOS del GINECEO (nº de óvulos) y PAPILAS (lg y forma Bo-Y). F2: INDIVIDUO (diámetros), HOJAS, FLOR (orificio, Pétalos naturaleza On-Ac), SILICUA (valvas, apéndices ancho y nº divisiones), SEMILLAS (diámetros). F3: SÉPALOS (ancho), PÉTALOS (color BI), RECURSOS del ANDROCEO (nº de granos) y PAPILAS T-D. F4: HOJAS, PÉTALOS (ancho), SILICUA (valvas), POLEN (diámetros).**

**ANÁLISIS DISCRIMINANTE MACRO & MICRO-CARACTERES: 152 (137+15) y 151 (136+15)**



**Figura 4.16.- Análisis Discriminante de macro & micro-caracteres 152 (137+15) y 151 (136+15). Gráficas de factores y variables (351-307 UTOs).** En el análisis 152 los ejes  $F1$  &  $F2$  discriminan fuertemente a PG y también a PP y PO, en el complejo PF se diferencian POA y POVE y se discrimina PFCH que se relaciona con los taxones de las otras islas; en la gráfica  $F1$  &  $F3$  además de PP y PO se discriminan PA, POA, PFCH y POVE; el eje  $F4$  sólo discrimina a PFCH. En el análisis 151 sin PG&PA los ejes  $F1$  &  $F2$  discriminan a todos los taxones y mantienen a PF relacionada con POVE; el eje  $F3$  discrimina a PFCH del resto de taxones y el eje  $F4$  discrimina fuertemente a PP y POA .

- En la gráfica *F1&F2* (63.43%) se discriminan en posición aislada POA, PFCH, PP y PO del resto de los taxones y poblaciones, de los cuales PI y PS también se discriminan, PF se mantiene relacionada con POVE. En la gráfica *F1&F3* (54.79) PFCH se discrimina en posición aislada del resto de los taxones, de los cuales PP, PO, PI y PS también están discriminados, las poblaciones sin adscripción POA y POVE se mantienen estrechamente relacionadas con PF. La gráfica *F1& F4* (48.70%) vuelve a discriminar fuertemente a PP y POA, también se sigue discriminando *P. schizogynoides* (Figs.4.16).

#### 4.3.4. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (152 y 151)

Los valores poblacionales (16 UTOs) del nivel individuo dan resultados similares a los anteriores apartados con solo macro-caracteres, aunque con algunas diferencias que se observan de manera especial en los *fenogramas* y que como en los análisis anteriores también se explican y quedan reforzados por los resultados de los análisis de ordenación MDS-NM y ACP (Figs.4.16, Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica y Anexo 4.2)

En todos ellos se sigue reflejando la posición aislada de PG respecto al resto de los taxones, en los que se sigue poniendo de manifiesto la independencia de las islas occidentales donde siempre hay una mayor afinidad entre Teno, La Gomera y La Palma (PIT-PS, PA) que se separan de las otras dos poblaciones de Tenerife (PIG-PIA).

En Gran Canaria, se diferencia *P. ornata* (PO) a veces acompañada lejanamente por la asociación PP-PFCH y el complejo PF integrado por *P. filifolia* y las otras dos poblaciones sin adscripción (PFS, PFA-POA y PFT-POVE).

- *Fenogramas de distancias Euclideas (152)*

El *fenograma UPGMA-152* ( $r=0.757$ ), es idéntico al *UPGMA-155* aunque con peor resolución ( $r$ ), el complejo PF se resuelve con las mismas agrupaciones estrechas (PFA-POA, PFT y PFS-POVE) y como en *fenogramas UPGMA-137* y *136* de macro-caracteres, la agrupación PFCH-PP acompaña a PO (Fig.4.16).

- *MDS-NM (152)*

El análisis de Proximidad (MDS-NM) realizado por el método Ordinal I se resuelve con un índice de distorsión considerado casi perfecto (Stress:0.043) reforzando y justificando a los *fenogramas 155* y *152*. Su gráfica *tridimensional* pone de manifiesto la posición aislada de PG del resto de los taxones y se refuerza la estrecha relación entre los tres taxones de las islas occidentales, con PS (La Gomera) más relacionada a PI (PIT) y a PA (La Palma). En Gran Canaria se observa la cercanía entre PFCH y PP, con PFCH más cercana al complejo PF y PP a PO. Asimismo se observa la estrecha afinidad de las dos poblaciones sin adscripción taxonómica, POA y POVE al complejo PF (Figs.4.16).

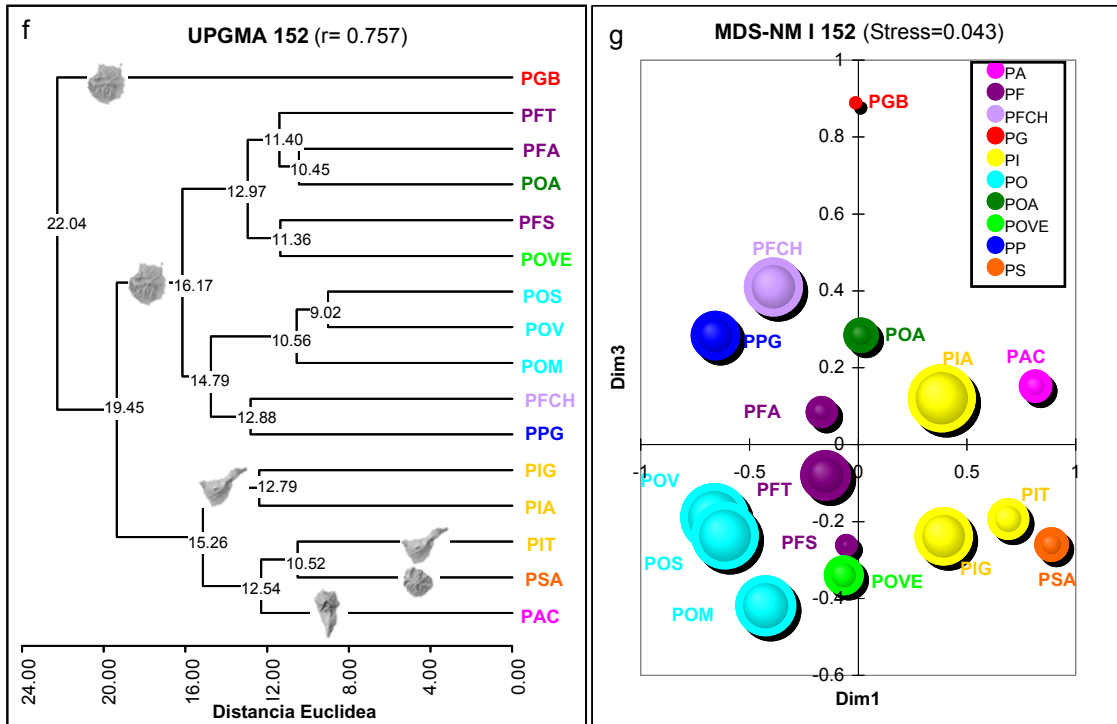
- *ACP (152)*

Los análisis de ACP en el conjunto de datos que representa los 152 macro y micro-caracteres se resuelven con 15 FACTORES (Tabla 4.7e y Figs.4.16).

Tabla 4.7e. ACP-351x152 (137+15). Valores propios y porcentaje de varianza															
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15
Valores propios	59.185	31.215	15.408	9.063	7.281	6.226	5.048	4.508	3.443	2.442	2.292	1.917	1.735	1.181	1.057
% varianza	38.937	20.536	10.137	5.962	4.790	4.096	3.321	2.966	2.265	1.607	1.508	1.261	1.142	0.777	0.695
% Acumulado	38.937	59.474	69.610	75.573	80.363	84.459	87.780	90.746	93.010	94.617	96.125	97.386	98.527	99.305	100.000

Los *valores propios* así como la varianza acumulada de los cuatro primeros factores en la matriz de 152 (75.57%), son similares a los de las matrices de 155 y 144 variables (75.50 y 74.79%).

**TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO & MICRO-CARACTERES: 152 (137+15)**



**TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO & MICRO-CARACTERES: 151 (136+15) sin PG&PA**

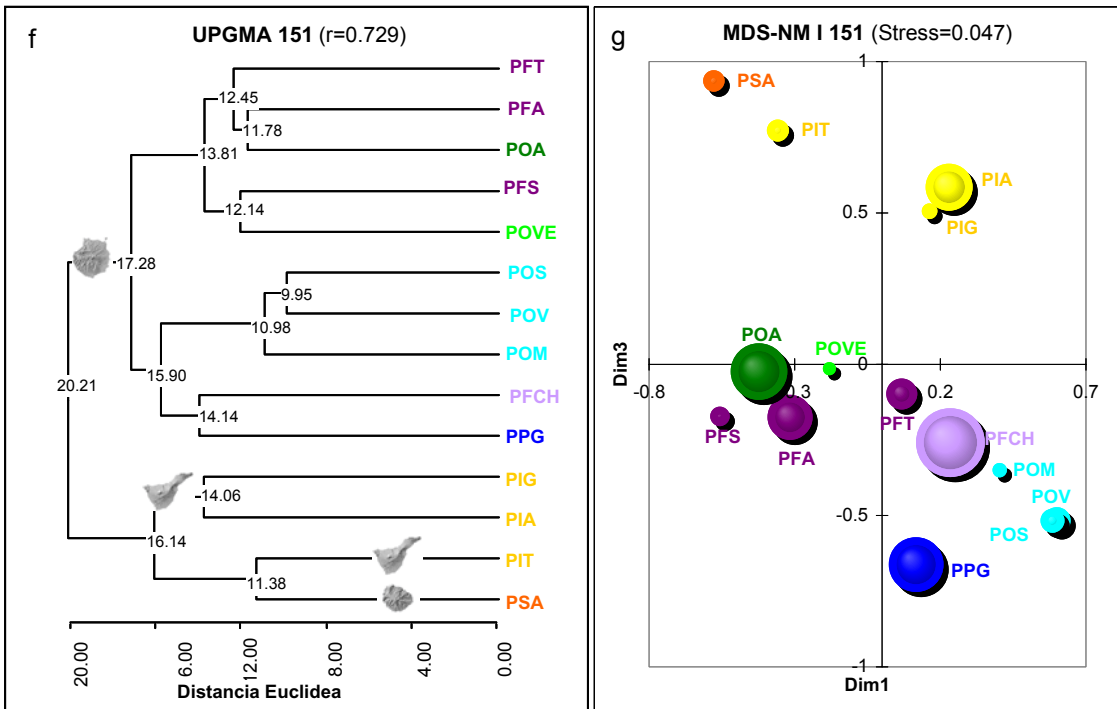


Figura 4.16.- Taxonomía Numérica de macro & micro-caracteres 152 (137+15) y 151 (136+15). Análisis poblacional (16 y 14 UTOs). Fenogramas y MDS-NM. Se observa la posición aislada de *P.glabriuscula* (PG) como *outgroup*. Como en el UPGMA-137 y 136 un cluster reúne las poblaciones de las islas occidentales y otro el resto de taxones de Gran Canaria donde el complejo PF se resuelve con las mismas agrupaciones (PFA-POA, PFT y PFS-POVE) y la asociación PFCH-PP acompaña a PO. El MDS-NM pone de manifiesto las mismas agrupaciones descritas.

ACP- MACRO & MICRO-CARACTERES 351x152 (137+15)

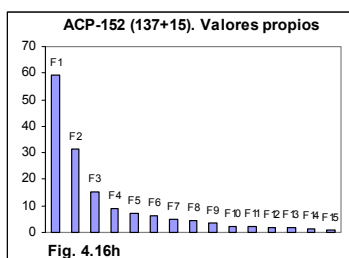
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.350	-0.432	-0.342	-0.227	PET_Col_Rs	0.487	-0.124	-0.562	-0.355
IND_D1	-0.447	-0.312	0.512	-0.053	ESTL1_Fi_L	0.893	-0.125	0.325	0.071
IND_d2	-0.540	-0.314	0.498	-0.067	ESTL2_Fi_L	0.899	-0.170	0.266	0.118
IND_H_ra1	0.459	-0.183	-0.677	-0.019	ANTL1_L	0.966	0.076	-0.134	0.097
IND_N°Tb	-0.570	-0.030	0.420	0.075	ANTL2_L	0.967	0.069	-0.143	0.080
H1_L	0.166	-0.869	-0.101	-0.104	ANTL1_Lc	0.942	0.081	-0.119	0.114
H2_L	0.182	-0.779	-0.013	-0.102	ANTL2_Lc	0.946	0.078	-0.123	0.081
H3_L	0.113	-0.747	0.052	-0.057	ESTM1_Fi_L	0.779	-0.205	0.500	-0.018
h4_L	0.014	-0.672	0.038	-0.025	ESTM2_Fi_L	0.797	-0.199	0.482	-0.007
h5_L	-0.148	-0.638	0.065	0.001	ESTM3_Fi_L	0.831	-0.189	0.447	0.018
ratio_H1	0.226	-0.617	-0.521	-0.053	ESTM4_Fi_L	0.841	-0.211	0.419	0.002
ratio_H2	0.266	-0.727	-0.302	-0.056	ANTM1_L	0.963	0.064	-0.145	0.090
ratio_H3	0.258	-0.783	-0.295	-0.042	ANTM2_L	0.959	0.084	-0.141	0.060
ratio_h4	0.179	-0.788	-0.203	-0.071	ANTM3_L	0.968	0.057	-0.148	0.083
ratio_h5	-0.056	-0.738	-0.247	-0.071	ANTM4_L	0.965	0.076	-0.142	0.083
Ratio H1_h5_L/A	0.193	-0.735	-0.322	-0.178	ANTM1_Lc	0.946	0.075	-0.156	0.053
FI_ANG SEP	-0.880	-0.288	0.225	-0.134	ANTM2_Lc	0.940	0.112	-0.139	0.042
FI_D1	-0.598	-0.401	-0.143	-0.091	ANTM3_Lc	0.954	0.088	-0.150	0.089
FI_d2	-0.552	-0.445	-0.218	-0.110	ANTM4_Lc	0.946	0.112	-0.154	0.078
FI_D1_Cuad	-0.379	-0.548	0.585	0.293	OV_L	0.729	-0.468	0.052	0.267
FI_d2-Cuad	-0.322	-0.337	0.643	0.381	ETL_L	0.467	0.090	0.124	-0.063
FI_Or_D1	-0.184	-0.688	0.571	0.167	ETG_L	0.824	-0.209	-0.146	0.227
FI_Or_d2	-0.057	-0.790	0.385	0.196	ETG_A	0.872	-0.057	-0.108	0.145
FI_ratio_Or	-0.271	-0.781	-0.168	-0.056	RAC_L	-0.388	0.107	0.059	0.821
SEPL1_L	0.977	-0.010	0.096	-0.070	RAC_PED_L	-0.243	-0.245	0.294	-0.013
SEPL2_L	0.977	-0.009	0.090	-0.073	F_PED_L	0.363	-0.759	-0.017	0.185
SEPM1_L	0.976	-0.002	0.094	-0.062	F_ratio_VA	0.190	-0.628	-0.204	0.647
SEPM2_L	0.976	-0.009	0.086	-0.063	F1_V_L	0.306	-0.594	-0.356	0.576
SEPL1_Ab	0.846	0.233	0.313	0.131	F1_ratio_VA	0.286	-0.646	-0.360	0.517
SEPL2_Ab	0.860	0.226	0.260	0.147	F2_V_L	0.206	-0.616	-0.507	0.408
SEPL1_Amx	0.881	0.150	0.180	0.244	F2_ratio_VA	0.136	-0.680	-0.456	0.364
SEPL2_Amx	0.886	0.144	0.197	0.202	F3_V_L	0.099	-0.686	-0.363	0.293
SEPL1_HAmx	0.958	-0.006	0.099	-0.133	F3_ratio_VA	0.100	-0.698	-0.414	0.297
SEPL2_HAmx	0.958	-0.006	0.104	-0.150	F_EST_L	0.477	0.341	-0.362	0.304
SEPM1_Ab	0.902	0.089	0.162	0.125	F_CU_L	0.572	0.142	-0.400	0.325
SEPM2_Ab	0.911	0.060	0.175	0.080	F_CU_A	0.736	0.483	0.261	-0.015
SEPM1_Amx	0.907	0.072	0.117	0.216	F_ratio_CU	-0.219	-0.663	-0.531	0.228
SEPM2_Amx	0.901	0.045	0.090	0.202	F_ACU_MY_L	0.559	0.453	-0.324	0.235
SEPM1_HAmx	0.939	-0.007	0.151	-0.174	F_ACU_MY_A	0.527	0.766	0.079	-0.032
SEPM2_HAmx	0.926	0.004	0.147	-0.165	F_ACU_MN_L	0.517	0.483	-0.270	0.273
PET1_L	0.890	-0.338	0.214	0.034	F_ACU_MN_A	0.447	0.774	0.056	0.019
PET2_L	0.893	-0.331	0.207	0.046	F_ACU_INT_L	0.172	0.568	0.276	0.673
PET3_L	0.896	-0.332	0.212	0.029	F_ACU_INT_A	0.171	0.488	0.052	0.679
PET4_L	0.904	-0.318	0.200	0.065	F_ACU_NAp	0.316	0.635	-0.250	0.237
PET1_Uñ_L	0.951	-0.099	0.176	-0.002	F_ACU_NPr	-0.029	0.508	0.465	-0.188
PET2_Uñ_L	0.955	-0.113	0.163	0.010	F_ACU_B2-B3	0.282	0.429	0.546	0.081
PET3_Uñ_L	0.960	-0.084	0.156	-0.003	F_ACU_MY_NB	0.141	0.790	0.168	-0.150
PET4_Uñ_L	0.961	-0.102	0.153	-0.001	F_ACU_MN_NB	0.070	0.898	-0.029	0.165
PET1_Uñ_Ab	0.759	-0.491	0.013	-0.145	F_ACU_INT_NB	-0.040	0.655	0.178	0.475
PET2_Uñ_Ab	0.746	-0.440	0.087	-0.010	F_ACU_BT	0.128	0.908	0.083	0.048
PET3_Uñ_Ab	0.740	-0.418	0.098	-0.105	F_ACU_ANG1	0.227	0.746	-0.146	0.011
PET4_Uñ_Ab	0.770	-0.421	0.088	-0.134	F_ACU_ANG2	0.223	0.649	0.132	0.595
PET1_Uñ_Aa	0.358	-0.237	0.760	-0.299	F_ACU_ANG3	0.572	0.211	0.247	-0.040
PET2_Uñ_Aa	0.356	-0.242	0.746	-0.273	SEM_P	-0.495	-0.624	0.042	0.089
PET3_Uñ_Aa	0.305	-0.222	0.777	-0.326	SEM_E	0.114	-0.610	0.374	-0.368
PET4_Uñ_Aa	0.351	-0.239	0.777	-0.270	SEM_Ala_GrMy	-0.300	-0.739	0.185	0.300
PET1_Lim_Amx	-0.421	-0.080	0.661	0.397	SEM_Ala_GrMn	-0.405	-0.507	0.088	0.494
PET2_Lim_Amx	-0.294	-0.162	0.735	0.370	%SEM_F_T-Co	-0.004	0.272	-0.673	0.052
PET3_Lim_Amx	-0.308	-0.157	0.726	0.364	%SEM_F_Cu-Ci	0.583	0.400	0.252	-0.405
PET4_Lim_Amx	-0.280	-0.160	0.752	0.363	%SEM_F_R-E	-0.506	-0.496	0.003	0.389
RATIO_LIM	0.366	-0.277	-0.702	-0.127	SEM_Ala_distr	-0.717	-0.471	0.113	0.257
PET1_Lim_HAmx	0.423	-0.665	-0.056	-0.387	Polen_P	0.191	0.411	-0.245	-0.386
PET2_Lim_HAmx	0.499	-0.732	0.085	-0.317	Polen_E	0.183	0.405	-0.273	-0.363
PET3_Lim_HAmx	0.446	-0.727	0.185	-0.343	AntL_ind_L	0.866	-0.018	-0.148	0.063
PET4_Lim_HAmx	0.489	-0.726	0.133	-0.318	AntL_ind_A	0.463	-0.047	-0.023	0.068
ratio_Pet_Sep	-0.909	-0.193	0.164	0.022	AntM_ind_L	0.893	-0.025	-0.169	0.048
PET_Le	0.097	0.275	-0.577	-0.056	AntM_ind_A	0.397	0.164	0.086	0.195
PET_Ca	0.247	-0.327	0.441	-0.186	N° Grs_AntM	0.929	0.066	-0.099	0.135
PET_Hb	-0.193	-0.706	0.145	0.171	N° Grs/FI	0.918	0.084	-0.093	0.126
PET_Ha	-0.276	0.576	0.128	0.060	N° Ovus/FI	0.916	-0.054	-0.213	0.276
PET_PI	-0.297	0.631	0.060	0.193	Ratio P/O	0.551	0.220	0.080	-0.099
PET_Ond	-0.518	-0.726	0.096	0.083	Pap_L	0.802	-0.399	-0.115	-0.211
PET_Acan	0.659	0.401	-0.227	-0.055	Pap_Bo-Bt	0.403	-0.279	-0.108	-0.062
PET_Rev	0.850	0.022	0.230	-0.160	Pap_T	-0.174	-0.447	-0.045	0.629
PET_Col_BI	0.145	-0.696	-0.010	-0.059	Pap_Y	0.109	-0.578	0.172	0.371
PET_Col_VI	-0.221	0.616	0.464	0.289	Pap_D-Sd	-0.293	0.433	-0.070	-0.228

Tabla 4.7f. ACP de macro & micro-caracteres 351x152 (137+15). Contribución de las variables a los factores. F1: INDIVIDUO (diámetro y tallos), FLOR (apertura y diámetros; Sépalos; Pétalos lg, y naturaleza Ac-Re); ratio Pet/Sep; Androceo; Gineceo), SILICUA (estilo; cuernos; apéndices lg y áng-3); SEMILLAS (contorno del ala y forma Cu-R), Anteras indehiscentes, RECURSOS del ANDROCEO y GINECEO (n° de granos, n° de óvulos), Ratio P/O y PAPILAS (lg y forma Bo). F2: INDIVIDUO (altura), HOJAS, FLOR (orificio; Pétalos forma, posición Hb-Ha, naturaleza Pl-On, color Bl-Vi), SILICUA (pedúnculo, valvas, ratio Cu, ancho, n° de divisiones y áng-1&2 de apéndices), SEMILLAS (talla y grosor del ala), POLEN (diámetros) y PAPILAS T-Y-D. F3: INDIVIDUO (diámetros y ramificaciones), FLOR (diámetros y orificio; Pétalos ancho, posición Le-Ca y color Rs), SILICUA (n° bifurcaciones), SEMILLAS (FORMA T). F4: RACIMO, SILICUA (valvas, apéndices interm y áng-2), SEMILLAS (diámetro menor y ala), PAPILAS T-Y.



Las variables asociadas más importantes a cada uno de los cuatro primeros factores se muestran en la Tabla de contribución de las variables (4.7f) y representa los siguientes grupos de variables en cada eje o factor:

**F1 (38.94%): INDIVIDUO:** diámetro menor y tallos basales, **FLOR:** apertura y diámetros, **Sépalos, Pétalos** (lg, ancho y naturaleza On-Ac-Re), **ratio Pet/Sep, Androceo** (estambres), **Gineceo** (ovario, estilo y estigma), **SILICUA** (talla del estilo, cuernos, apéndices y áng-3), **SEMILLAS** (contorno del ala y forma Cu-R), **Anteras indehiscentes RECURSOS DEL ANDROCEO** (nº de granos); **RECURSOS DEL GINECEO** (nº de óvulos), **Ratio P/O** y **PAPILAS** (lg y forma Bo).



**F2 (20.54%): INDIVIDUO:** altura máxima, **HOJAS, FLOR:** orificio, **Pétalos** (forma, posición Hb-Ha, naturaleza PI-On, color BI-Vi del limbo), **SILICUA** (talla del pedúnculo, valvas, ratio del cuerno, ancho, nº de divisiones y áng-1&2 de apéndices), **SEMILLAS** (talla y grosor del ala), **POLEN** (diámetros) y **PAPILAS T-Y-D**.

**F3 (10.14%): INDIVIDUO:** diámetros y ramificaciones, **FLOR:** diámetros y orificio, **Pétalos** (ancho, posición Le-Ca y color Rs), **SILICUA** (nº de bifurcaciones), **SEMILLAS** triangulares.

**F4 (5.96%): RACIMO, SILICUA** (talla de valvas y apéndices y áng-2), **SEMILLAS** (diámetro menor y grosor menor del ala), **PAPILAS T-Y**.

Al depurar caracteres respecto al ACP-155, el modelo de ACP-152 baja ligeramente los valores propios y aumenta ligeramente la varianza acumulada de los cuatro primeros factores. En ambas matrices las variables se sitúan en los mismos factores. No hay diferencias destacables entre estos dos análisis (Figs.4.15 y Figs.4.16):

- En las representaciones bidimensionales, la gráfica F1&F2 (59.47%) se pone de manifiesto las agrupaciones ya descritas para el fenograma UPGMA en los que para Gran Canaria se refleja la afinidad del complejo PF y poblaciones asociadas POVE y POA y además la cercanía de PP y PFCH donde PFCH se encuentra más relacionada al complejo PF y PP más cercana a PO aunque aislada. En las islas occidentales se sigue reflejando el distanciamiento de PIA y PIG de su congénere PIT más relacionado a La Gomera (PS) y La Palma (PA). En la gráfica F1&F3, el eje F3 dispersa el conjunto poblacional de PF, como en el análisis anterior de 155 caracteres y acerca la asociación PFCH y PP al complejo PO en el que también se distancia POM (Figs.4.16).

- En las representaciones tridimensionales, la gráfica F1&F2&F3 (69.61%) el eje F3 distancia a las poblaciones que componen el complejo PF (PFS-PFA-PFT) y también a POA y POVE de este último; también se observa un distanciamiento ligero de POM de sus poblaciones co-específicas (POS-POV). En la gráfica F1&F2&F4 (65.44%) el eje F4 acentúa la separación de las poblaciones de PI (Anexo 4.2).

#### 4.3.4.1. Nivel poblacional sin PG ni PA. Análisis multivariante (151)

Los valores poblacionales (14 UTOs) sin PG ni PA dan resultados similares a los anteriores apartados aunque con algunas diferencias que se observan de manera especial en los fenogramas que se refuerzan de forma complementaria por los resultados de los análisis de ordenación (MDS-NM y ACP).

- Fenogramas de distancias Euclídea (151)

Las medias poblacionales del fenograma UPGMA-151 sin PG&PA (r=0.729) reproduce (Figs.4.16) exactamente los fenogramas UPGMA-155 y 152, aunque se observa un aumento de los nodos respecto a los anteriores análisis, que se refleja en una menor resolución (r).

## - MDS-NM (151)

El análisis de Proximidad (MDS-NM) realizado por el método Ordinal se resuelve con un índice de distorsión considerado casi perfecto (Stress:0.047). Su gráfica (Fig.4.16) pone de manifiesto la estrecha relación entre las dos poblaciones sin adscripción taxonómica, POA y POVE al complejo PF. Se observa un distanciamiento ligero de PP y PFCH, que mantienen una posición intermedia entre el complejo PF y *P. ornata*, estando más cercana PFCH al complejo PF que PP al complejo PO. Por último, en las islas occidentales, se mantiene la estrecha asociación entre PS y PIT, y el alejamiento de esta última de sus poblaciones co-específicas.

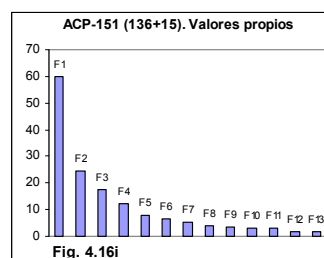
## - ACP (151)

Los análisis de ACP en el conjunto de datos que representa los 151macro y micro-caracteres depurados sin PG ni PA se resuelven con 13 Factores (Tabla 4.7g y Figs.4.16). Los valores propios y la varianza acumulada de los cuatro primeros factores (75.90%) son ligeramente superiores a los de anteriores análisis ACP-155, 152 y 144.

Las variables asociadas más importantes (>0.40) a cada uno de los cuatro primeros factores se muestran en la Tabla de contribución de las variables (Tabla 4.7h) que en el ACP de 151 caracteres, representan las siguientes asociaciones respecto a los factores o ejes.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13
Valores propios	60.062	24.636	17.652	12.253	7.765	6.394	5.309	4.109	3.412	3.261	2.879	1.714	1.553
% varianza	39.776	16.315	11.690	8.115	5.143	4.235	3.516	2.721	2.260	2.160	1.907	1.135	1.028
% Acumulado	39.776	56.091	67.781	75.896	81.038	85.273	88.789	91.510	93.770	95.929	97.836	98.972	100.000

**F1 (39.78%): INDIVIDUO:** altura máxima y tallos basales, **FLOR:** apertura y diámetros, **Sépalos, Pétalos** (lg, ancho, forma, posición Ha y naturaleza PI-Ac-Re), **ratio Pet/Sep, Androceo** (estambres), **Gineceo** (ovario, estilo y estigma), **SILICUA** (talla de pedúnculo, estilo, cuernos, lg de apéndice mayor y áng-3), **SEMILLAS** (contorno del ala y grosor menor del ala), **Anteras indehiscentes, RECURSOS DEL ANDROCEO** (nº de granos); **RECURSOS DEL GINECEO** (nº de óvulos), **Ratio P/O y PAPILAS ESTIGMÁTICAS** (longitud).



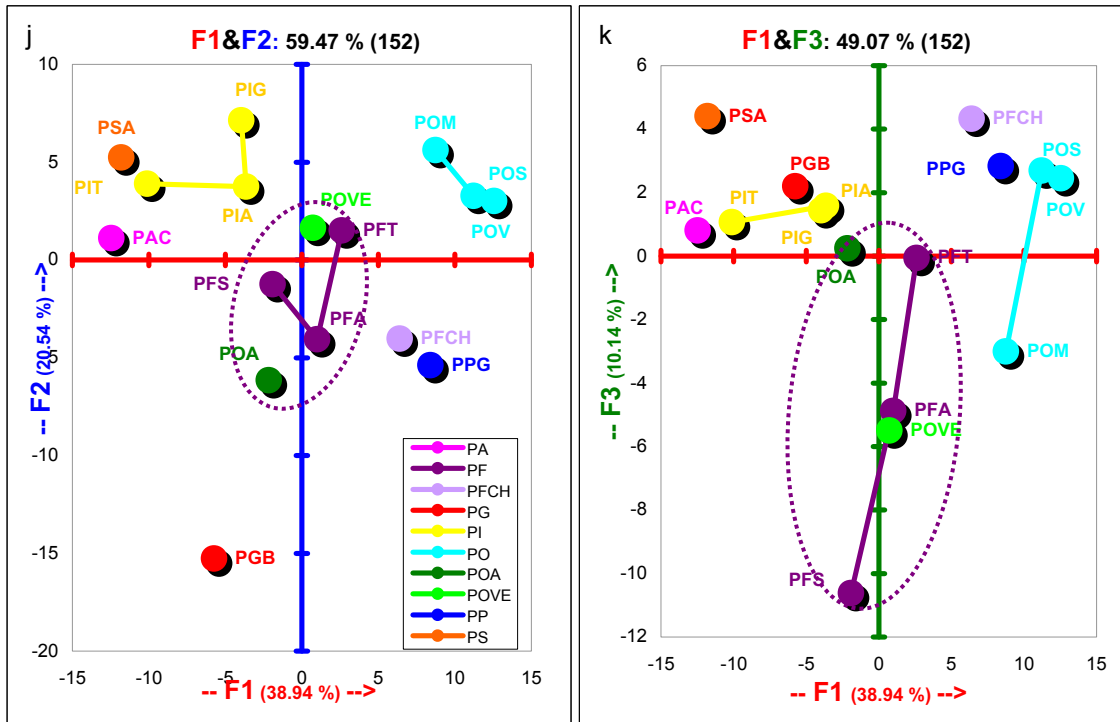
**F2 (16.32%): HOJAS, FLOR:** orificio, **Pétalos** (naturaleza On y color BI-Vi), **SILICUA** (talla de valvas, ratio del cuerno, ancho, nº de divisiones y ang-1&2 de apéndices), **SEMILLAS** (diámetros) y **PAPILAS** Bo.

**F3 (11.69%): INDIVIDUO:** diámetros y ramificación, **FLOR:** diámetros y orificio, **Pétalos** (ancho, posición Le y color Rs), **SILICUA** (estilo), **SEMILLAS** (diámetro menor y forma triangular) y **POLEN** (diámetros).

**F4 (8.11%): PÉTALOS** (posición Ca), **RACIMO, SILICUA** (talla de valvas, lg cuerno y apéndice menor, apéndice intermedio y nº de apéndices), **SEMILLAS** (grosor del ala y forma Cu-R) y **PAPILAS** (formas T-Y).

- En las representaciones bidimensionales, la gráfica F1&F2 (56.09%) refuerza las mismas asociaciones de poblaciones y taxones de los análisis anteriores (fenogramas y análisis de proximidad). El eje F2 dispersa el complejo PF y acerca la asociación PP y PFCH. En la gráfica F1&F3 (51.47%) el eje F3 dispersa en mayor grado el conjunto poblacional de PF y aleja la asociación PFCH y PP del complejo PF, también distancia a POM de POS-POV y por último produce un gran distanciamiento entre PS y PIT (Figs.4.16).

**TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO & MICRO-CARACTERES: ACP-152 (137+15)**



**TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO & MICRO-CARACTERES: ACP-151 (136+15) sin PG&PA**

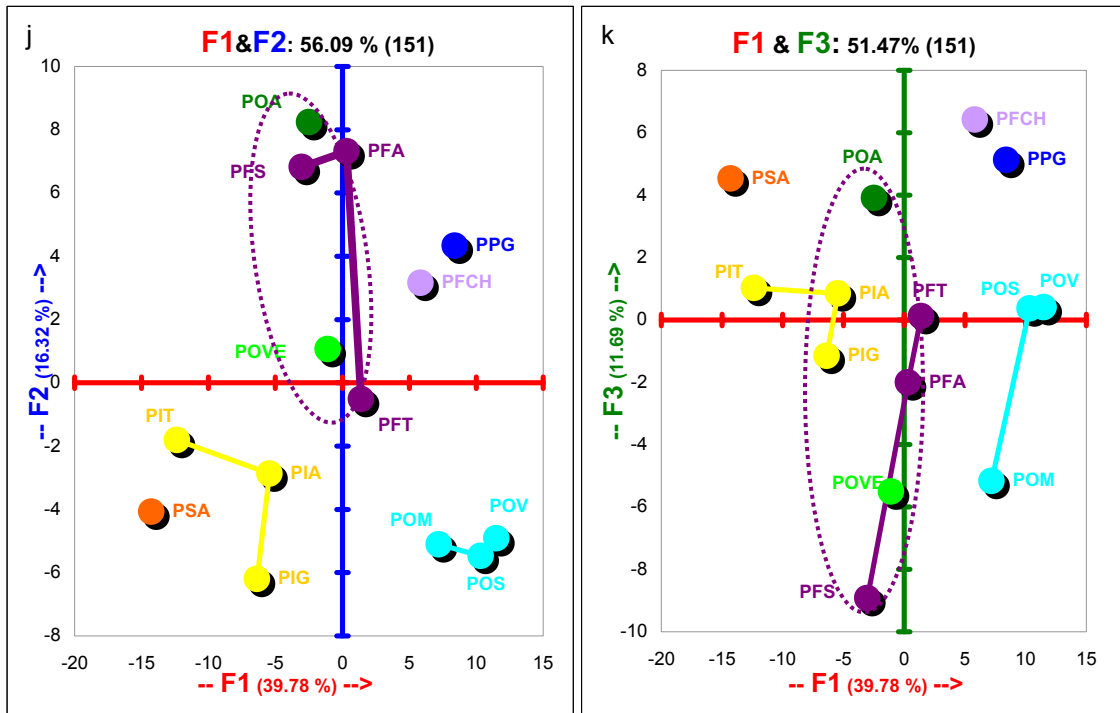


Figura 4.16.-Taxonomía Numérica de macro & micro-caracteres 152 (137+15) y 151 (136+15) sin PG&PA. ACP (351 UTOs). Gráficas bidimensionales. En el análisis de 152 la gráfica  $F1&F2$  se refleja la afinidad del complejo PF y poblaciones asociadas POVE y POA y la cercanía de PP y PFCH al complejo PF; en las islas occidentales se refleja el distanciamiento de PIA y PIG de su congénere PIT más relacionado con PS y PA. El eje  $F3$  dispersa el conjunto poblacional de PF y acerca la asociación PFCH-PP al complejo PO en el que se distancia POM; también se produce un distanciamiento entre PS y PIT. En el análisis 151 sin PG&PA el eje  $F2$  dispersa el complejo PF.

ACP-307x151 (136+15) MACRO & MICRO-CARACTERES sin PG & PA									
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.768	0.345	-0.398	-0.219	ESTL1_Fi_L	0.879	-0.091	0.390	0.105
IND_D1	-0.231	0.043	0.641	-0.039	ESTL2_Fi_L	0.899	-0.043	0.329	0.151
IND_d2	-0.407	0.013	0.598	-0.102	ANTL1_L	0.952	-0.077	-0.193	0.080
IND_H_ra1	0.441	0.349	-0.599	-0.073	ANTL2_L	0.954	-0.069	-0.202	0.056
IND_N°Tb	-0.553	-0.128	0.435	0.013	ANTL1_Lc	0.922	-0.087	-0.180	0.098
H1_L	0.438	0.802	0.179	-0.030	ANTL2_Lc	0.930	-0.080	-0.182	0.067
H2_L	0.440	0.723	0.269	0.010	ESTM1_Fi_L	0.784	-0.178	0.498	-0.007
H3_L	0.380	0.696	0.335	0.072	ESTM2_Fi_L	0.806	-0.171	0.472	0.016
h4_L	0.319	0.677	0.308	0.119	ESTM3_Fi_L	0.831	-0.151	0.458	0.042
h5_L	0.177	0.672	0.333	0.146	ESTM4_Fi_L	0.850	-0.140	0.433	0.011
ratio_H1	0.249	0.819	-0.205	0.026	ANTM1_L	0.946	-0.088	-0.220	0.053
ratio_H2	0.343	0.817	0.018	0.064	ANTM2_L	0.940	-0.107	-0.220	0.017
ratio_H3	0.384	0.871	0.046	0.096	ANTM3_L	0.954	-0.069	-0.214	0.055
ratio_h4	0.317	0.860	0.147	0.083	ANTM4_L	0.948	-0.099	-0.219	0.045
ratio_h5	0.138	0.903	0.115	0.107	ANTM1_Lc	0.928	-0.070	-0.217	0.016
Ratio H1_h5_L/A	0.214	0.887	0.048	-0.078	ANTM2_Lc	0.918	-0.115	-0.215	-0.004
FI_ANG SEP	-0.901	0.046	0.283	-0.233	ANTM3_Lc	0.935	-0.095	-0.225	0.057
FI_D1	-0.572	0.282	-0.129	-0.251	ANTM4_Lc	0.925	-0.103	-0.228	0.037
FI_d2	-0.471	0.388	-0.178	-0.218	OV_L	0.766	0.309	0.169	0.321
FI_D1-Cuad	-0.253	0.177	0.766	0.362	ETL_L	0.524	-0.267	-0.013	-0.118
FI_d2-Cuad	-0.165	0.109	0.769	0.516	ETG_L	0.812	0.099	-0.170	0.206
FI_Or_D1	0.016	0.286	0.823	0.253	ETG_A	0.841	0.111	-0.063	0.176
FI_Or_d2	0.259	0.487	0.645	0.318	RAC_L	-0.333	-0.317	-0.157	0.748
FI_ratio_Or	0.046	0.899	0.111	0.113	RAC_PED_L	-0.131	-0.260	0.145	-0.226
SEPL1_L	0.969	-0.149	0.042	-0.104	F_PED_L	0.565	0.555	0.110	0.155
SEPL2_L	0.968	-0.146	0.035	-0.105	F_ratio_VA	0.249	0.503	-0.110	0.691
SEPM1_L	0.966	-0.162	0.031	-0.099	F1_V_L	0.351	0.519	-0.299	0.601
SEPM2_L	0.968	-0.152	0.023	-0.097	F1_ratio_VA	0.330	0.613	-0.248	0.536
SEPL1_Ab	0.785	-0.465	0.153	0.100	F2_V_L	0.281	0.562	-0.499	0.369
SEPL2_Ab	0.803	-0.453	0.086	0.120	F2_ratio_VA	0.203	0.674	-0.356	0.337
SEPL1_Amx	0.825	-0.348	0.050	0.271	F3_V_L	0.172	0.768	-0.095	0.344
SEPL2_Amx	0.835	-0.330	0.079	0.239	F3_ratio_VA	0.181	0.753	-0.182	0.322
SEPL1_HAmx	0.949	-0.128	0.059	-0.185	F_EST_L	0.471	-0.258	-0.559	0.295
SEPL2_HAmx	0.952	-0.129	0.059	-0.191	F_CU_L	0.502	0.257	-0.340	0.485
SEPM1_Ab	0.864	-0.310	0.026	0.083	F_CU_A	0.718	-0.508	0.171	0.014
SEPM2_Ab	0.879	-0.283	0.052	0.048	F_ratio_CU	-0.127	0.694	-0.477	0.217
SEPM1_Amx	0.869	-0.218	0.029	0.239	F_ACU_MY_L	0.512	-0.057	-0.404	0.424
SEPM2_Amx	0.861	-0.199	0.008	0.218	F_ACU_MY_A	0.505	-0.709	-0.001	0.094
SEPM1_HAmx	0.928	-0.189	0.085	-0.235	F_ACU_MN_L	0.444	-0.143	-0.359	0.454
SEPM2_HAmx	0.918	-0.177	0.082	-0.217	F_ACU_MN_A	0.348	-0.679	-0.038	0.171
PET1_L	0.944	0.057	0.225	0.034	F_ACU_INT_L	0.062	-0.682	-0.012	0.625
PET2_L	0.943	0.059	0.220	0.047	F_ACU_INT_A	0.033	-0.459	-0.125	0.689
PET3_L	0.945	0.063	0.230	0.034	F_ACU_Nap	0.293	-0.174	-0.377	0.644
PET4_L	0.948	0.048	0.213	0.061	F_ACU_Npr	-0.006	-0.521	0.423	-0.180
PET1_Uñ_L	0.960	-0.079	0.147	0.016	F_ACU_B2-B3	0.311	-0.553	0.420	0.142
PET2_Uñ_L	0.964	-0.065	0.139	0.023	F_ACU_MY_NB	0.025	-0.666	0.278	-0.026
PET3_Uñ_L	0.969	-0.073	0.130	0.018	F_ACU_MN_NB	-0.124	-0.780	-0.225	0.447
PET4_Uñ_L	0.969	-0.055	0.134	0.021	F_ACU_INT_NB	-0.245	-0.651	-0.045	0.372
PET1_Uñ_Ab	0.775	0.444	0.223	-0.103	F_ACU_BT	-0.050	-0.884	-0.025	0.237
PET2_Uñ_Ab	0.762	0.325	0.247	0.065	F_ACU_ANG1	-0.120	-0.364	-0.181	0.288
PET3_Uñ_Ab	0.745	0.334	0.270	-0.035	F_ACU_ANG2	0.037	-0.711	-0.152	0.526
PET4_Uñ_Ab	0.783	0.329	0.256	-0.059	F_ACU_ANG3	0.563	-0.425	0.037	-0.132
PET1_Uñ_Aa	0.399	-0.177	0.754	-0.255	SEM_P	-0.261	0.569	0.166	0.229
PET2_Uñ_Aa	0.396	-0.121	0.761	-0.205	SEM_E	0.221	0.516	0.668	-0.240
PET3_Uñ_Aa	0.361	-0.184	0.765	-0.270	SEM_Ala_GrMy	-0.382	0.344	0.351	0.612
PET4_Uñ_Aa	0.394	-0.169	0.778	-0.201	SEM_Ala_GrMn	-0.569	0.031	0.009	0.656
PET1_Lim_Amx	-0.257	-0.217	0.661	0.525	%SEM_F_T-Co	-0.107	0.138	-0.673	0.040
PET2_Lim_Amx	-0.130	-0.118	0.777	0.538	%SEM_F_Cu-Ci	0.456	-0.366	0.313	-0.537
PET3_Lim_Amx	-0.120	-0.149	0.762	0.546	%SEM_F_R-E	-0.345	0.318	-0.014	0.565
PET4_Lim_Amx	-0.115	-0.134	0.789	0.534	SEM_Ala_distr	-0.647	0.397	0.261	0.344
RATIO_LIM	0.418	0.385	-0.651	-0.185	Polen_P	0.144	-0.145	-0.292	-0.306
PET1_Lim_HAmx	0.578	0.426	0.054	-0.546	Polen_E	0.148	-0.104	-0.306	-0.270
PET2_Lim_HAmx	0.661	0.513	0.282	-0.311	AntL_ind_L	0.872	-0.058	-0.228	0.066
PET3_Lim_HAmx	0.597	0.483	0.397	-0.360	AntL_ind_A	0.572	0.111	0.018	0.210
PET4_Lim_HAmx	0.631	0.484	0.328	-0.365	AntM_ind_L	0.890	-0.059	-0.254	0.042
ratio_Pet_Sep	-0.917	0.142	0.252	0.012	AntM_ind_A	0.427	-0.097	0.060	0.381
PET_Le	0.267	0.154	-0.711	0.010	N° Grs_AntM	0.902	-0.067	-0.153	0.154
PET_Ca	0.316	-0.315	0.384	-0.398	N° Grs/FI	0.887	-0.096	-0.158	0.147
PET_Ha	-0.683	-0.086	0.372	0.237	N° Ovus/FI	0.895	-0.005	-0.286	0.242
PET_PI	-0.637	-0.439	-0.016	0.081	Ratio P/O	0.484	-0.123	0.078	0.024
PET_Ond	-0.460	0.566	0.268	0.141	Pap_L	0.841	0.268	-0.044	-0.288
PET_Acan	0.673	-0.251	-0.387	-0.082	Pap_Bo-Bt	0.228	0.346	0.076	-0.233
PET_Rev	0.842	-0.138	0.205	-0.126	Pap_T	-0.135	0.183	-0.056	0.703
PET_Col_BI	0.249	0.598	0.223	0.054	Pap_Y	0.289	0.084	0.158	0.365
PET_Col_Vi	-0.357	-0.669	0.264	0.240	Pap_D-Sd	-0.185	-0.279	-0.249	-0.187
PET_Col_Rs	0.519	0.227	-0.536	-0.409					

Tabla 4.7h. ACP de macro & micro-caracteres sin PG&PA 307x151 (136+15). Contribución de las variables a los factores. F1: INDIVIDUO (altura y tallos), FLOR (apertura y diámetros; Sépalos; Pétalos lg, forma, posición Ha y naturaleza Pl-Ac-Re); ratio Pet/Sep; Androceo, Gineceo), SILICUA (pedúnculo, cuernos, apéndice lg y áng-3), SEMILLAS (contorno del ala), Anteras indehiscentes, RECURSOS ANDROCEO Y GINECEO (n° granos, n° óvulos), Ratio P/O, PAPILAS (lg). F2: HOJAS, FLOR (orificio; Pétalos naturaleza On y color BI-Vi), SILICUA (valvas; ratio Cu; apéndices ancho, n° divisiones y ang-1&2), SEMILLAS (diámetros), PAPILAS Bo. F3: INDIVIDUO (diámetros y ramificación), FLOR (diámetros y orificio; Pétalos ancho y posición Le y color Rs), SILICUA (estilo), SEMILLAS (diámetro menor y formaT). F4: PÉTALOS (posición Ca), RACIMO, SILICUA (valvas, apéndices lg y n°), SEMILLAS (grosor del ala y forma Cu-R), PAPILAS (formas T-Y).

- En las representaciones tridimensionales, la gráfica *F1&F2& F3* (67.78%) los eje *F2* y *F3* alejan a las poblaciones del complejo PF y a las poblaciones sin adscripción taxonómica, POA y POVE; también alejan a POM de sus poblaciones co-específicas y la estrecha asociación PS-PIT. En la gráfica *F1&F2&F4* (64.21%), el eje *F4* aleja las poblaciones de *P. intermedia*, destacando la lejanía de PIA del resto de poblaciones y taxones y destaca también el alejamiento de la asociación PFCH y PP (Anexo 4.2).

#### 4.3.5. Macro y micro-caracteres. Análisis Discriminante (141 y 140)

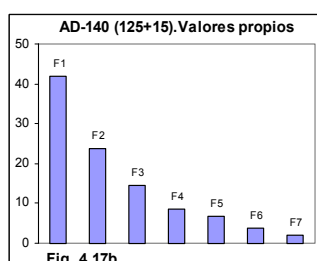
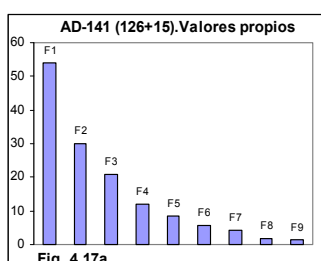
El modelo *AD-141* de macro y micro-caracteres (depurados) se resuelve con 9 Factores. Los valores propios de esta matriz 141 caracteres y 351 UTOs son ligeramente más bajos que el *AD-152*, aunque la varianza acumulada discriminatoria total de los cuatro primeros factores (84.59%) es ligeramente superior que la del anterior análisis (Tabla 4.8a y Fig.4.17a).

En este *AD-141*, los grupos de variables más importantes asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores (con carga factorial >0.40) se muestran en la Tabla de contribución de las variables que señalan en cada factor o eje las asociaciones o grupos de variables muy similares al *AD-152* (Tabla 4.16 resumen de Factores y Caracteres asociados y Anexo 4.2). La discriminación de taxones es prácticamente idéntica al *AD-152* como se pone de manifiesto en la Tabla 4.14 resumen de Análisis Discriminante y Anexo 4.2.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9
Valores propios	53.842	30.078	20.770	12.091	8.385	5.524	4.351	1.692	1.321
% de varianza	39.001	21.787	15.045	8.758	6.073	4.001	3.152	1.226	0.957
% Acumulado	39.001	60.788	75.833	84.591	90.664	94.665	97.817	99.043	100.000

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valores propios	41.955	23.777	14.609	8.752	6.912	3.860	2.193
% de varianza	41.109	23.297	14.315	8.575	6.772	3.782	2.149
% Acumulado	41.109	64.407	78.722	87.297	94.069	97.851	100.000

El modelo *AD-140* sin PG & PA de macro y micro-caracteres depurados se resuelve con 7 Factores. Los valores propios de esta matriz de 140 caracteres y 307 UTOs son ligeramente más bajos que el *AD-151*, aunque la aunque la varianza acumulada discriminatoria total de los cuatro primeros factores (87.30%) es ligeramente superior que la del anterior análisis (Tabla 4.8a y Fig. 4.17b).



En este *AD-140* sin PG & PA los grupos de variables asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores (con

carga factorial >0.40) son similares y se muestran en la Tabla de contribución de las variables (Anexo 4.2) y Tabla 4.16 resumen de Factores y Caracteres asociados.

#### 4.3.6. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (141 y 140)

Los resultados de los análisis de los 141 macro y micro-caracteres depurados son similares a los de anteriores análisis (155 y 152) aunque cambia la asociación PP-PFCH que

se separa de PO y se une al complejo PF (Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica y Anexo 4.2).

En todos los análisis (UPGMA, MDS-NM y ACP) se sigue reflejando la posición aislada de PG respecto al resto de los taxones, en los que se pone de manifiesto la independencia de las islas occidentales con una mayor afinidad entre Teno (PIT), La Gomera (PSA) y después La Palma (PIT-PS, PA). En Gran Canaria la unión PP-PFCH se separa de PO (como en el UPGMA-144) y se une al complejo PF, que muestra diferentes relaciones internas (PFS-PFA, POVE y POA-PFT) con respecto a los análisis anteriores (Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica y Anexo 4.2).

Todos los análisis realizado en los *140 caracteres depurados sin PG ni PG* justifican los cambios de los UPGMA anteriores con PFCH más relacionada a PP aunque más cercana al complejo PF y a PP aunque aislada más cercana al complejo de PO. Se refuerza la proximidad de las dos poblaciones sin adscripción taxonómica, POA y POVE al complejo PF. Por último entre los dos taxones de las islas occidentales, se refuerza la estrecha relación de PS con PIT (Tabla 4.16 resumen de Factores y Caracteres asociados y Anexo 4.2).

#### 4.3.7. Depuración de macro y micro-caracteres. Análisis Discriminante (138 y 137)

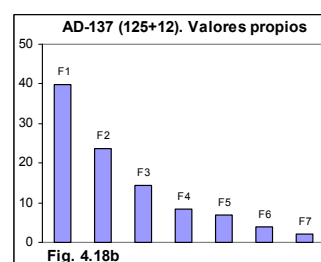
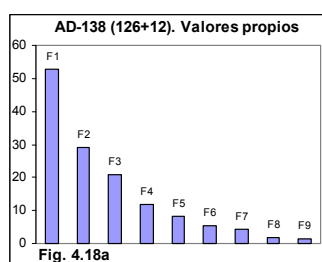
Los 141 caracteres (126 macro y 15 micro) se depuran de tres caracteres micro-morfológicos con escaso valor diagnóstico o carga factorial  $< 0.15$  (*AntL\_ind\_A*, *AntM\_ind\_A* y *Ratio P/O*) quedando reducido al análisis a una MATRIZ de 138 caracteres (126+12). El modelo *AD-138* de macro y micro-caracteres (depurados) se resuelve con 9 Factores (Tabla 4.9a y Fig.4.18).

Tabla 4.9a. AD-351x138 (126+12). Valores propios y porcentaje de varianza									
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9
Valores propios	52.760	29.019	20.725	11.943	8.199	5.210	4.227	1.681	1.316
% de varianza	39.059	21.483	15.343	8.842	6.070	3.857	3.129	1.244	0.974
% Acumulado	39.059	60.542	75.885	84.726	90.796	94.653	97.782	99.026	100.000

Tabla 4.9b. AD 307x137 (125+12) sin PG & PA. Valores propios y porcentaje de varianza							
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valores propios	39.912	23.689	14.381	8.433	6.759	3.807	2.119
% de varianza	40.275	23.904	14.512	8.510	6.821	3.841	2.138
% Acumulado	40.275	64.179	78.690	87.200	94.021	97.862	100.000

Los valores propios (discriminantes) en esta matriz de 138 caracteres y 351 UTOs son un poco más bajos que el *AD-141* aunque la varianza acumulada discriminatoria total de los cuatro primeros factores es similar, alcanzando el 84.73%.

En el *AD de 138 macro y micro-caracteres* las variables más importantes asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores (con carga factorial  $> 0.4$ ) se muestran en las Tablas



de contribución de las variables (Tabla 4.16 resumen de Factores y caracteres asociados y Anexo 4.2). La discriminación de taxones es prácticamente idéntica al *AD-152* y *141* (Tabla 4.14 resumen de AD y Anexo 4.2).

Al quitar PG y PA como grupos ya diferenciados, el modelo de AD del conjunto de 137 macro y micro-caracteres en el nivel individual (que no admite la variable de pétalo horizontal bajo), se resuelve con 7 Factores (Tabla 4.9b y Fig.4.18). Los *valores propios* discriminantes en esta matriz de 137 caracteres, son un poco más bajos que la de 140 caracteres y la varianza acumulativa discriminatoria total de los cuatro primeros factores, alcanza el 87.20 % de la varianza discriminatoria total.

En el AD de 137 macro y micro caracteres sin PG&PA, las variables asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores son similares a los análisis anteriores como el AD-140 así como la discriminación de taxones (Tabla 4.14 resumen de AD, Tabla 4.16 resumen de Factores y caracteres asociados y Anexo 4.2).

#### 4.3.8. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (138 y 137)

Los valores poblacionales dan resultados similares a los anteriores modelos aunque con algunas diferencias que se observan de manera especial en los *fenogramas* y que quedan reflejados de forma complementaria por los análisis de ordenación.

En todos los análisis (UPGMA, MDS-NM y ACP) se sigue reflejando la posición aislada de PG respecto al resto de los taxones, en los que se pone de manifiesto la independencia de las islas occidentales con una mayor afinidad entre Teno (PIT), La Gomera (PSA) y después La Palma (PIT-PS, PA). En Gran Canaria la unión PP-PFCH sigue separada de PO (como en el UPGMA-144 y 141) y se une al complejo PF, que mantiene las mismas asociaciones internas del complejo PF (POVE-PFT y PFS-PFA, POA) que los UPGMA 126 y 120 macro-caracteres aunque con mejor resolución (*r*) que se refleja por una disminución de los nodos (Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica y Anexo 4.2).

Las agrupaciones eliminando a PG&PA son prácticamente las mismas que el análisis anterior de 351x138, aunque se observa un aumento de las distancias Euclideas que se refleja en una menor resolución (Tabla 4.16 resumen de Factores y caracteres asociados, Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica y Anexo 4.2).

#### 4.3.9. Depuración de macro y micro-caracteres. Análisis Discriminante (135 y 134)

La matriz 135 (120+15) procede de la depuración de 6 caracteres macro-morfológicos de la matriz 141 (126+15). El modelo de AD de 135 macro y micro-caracteres depurados se resuelve con 9 FACTORES (Tabla 4.10a y Fig.4.19). Los *valores propios* en esta matriz son ligeramente más bajos que en los AD-152, AD-141 y 138 aunque la varianza acumulada de los cuatro primeros factores (84.51%), presenta valores similares a los análisis anteriores.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9
Valores propios	51.273	27.606	19.776	11.699	8.121	5.181	4.068	1.645	1.206
% de varianza	39.267	21.142	15.145	8.960	6.219	3.968	3.115	1.260	0.923
% Acumulado	39.267	60.409	75.554	84.514	90.733	94.701	97.816	99.077	100.000

En el AD de 135 macro y micro-caracteres las variables más importantes asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores (con carga factorial >0.4) se muestran en la Tabla 4.10b de contribución de las variables, que ya depurada representan las siguientes asociaciones respecto a los *factores* o *ejes*:

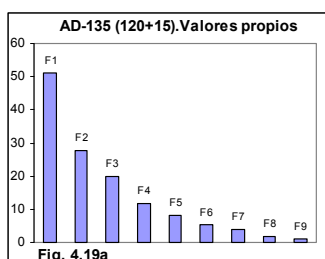
Resultados

AD- MACRO & MICRO-CARACTERES DEPURADOS 135 (120+15)									
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.097	0.332	-0.177	-0.144	PET_Col_BI	-0.245	0.231	0.003	-0.344
IND_D1	-0.217	0.259	-0.255	0.168	PET_Col_Vi	0.109	-0.245	0.124	0.149
IND_d2	-0.305	0.289	-0.179	0.190	PET_Col_Rs	0.260	0.158	-0.112	0.050
IND_H_ra1	0.325	0.285	-0.026	0.087	ANTL1_L	0.811	0.137	0.040	-0.201
IND_N°Tb	-0.249	-0.028	-0.007	0.091	ANTL2_L	0.805	0.135	0.036	-0.205
H1_L	-0.142	0.572	-0.350	-0.096	ANTL1_Lc	0.780	0.148	-0.002	-0.148
H2_L	-0.082	0.549	-0.505	-0.138	ANTL2_Lc	0.772	0.146	-0.018	-0.141
H3_L	-0.106	0.550	-0.572	-0.037	ANTM1_L	0.809	0.164	0.033	-0.192
h4_L	-0.169	0.450	-0.636	0.047	ANTM2_L	0.812	0.151	0.044	-0.180
h5_L	-0.296	0.296	-0.571	0.018	ANTM3_L	0.810	0.161	0.021	-0.203
ratio_H1	-0.020	0.408	-0.160	-0.110	ANTM4_L	0.811	0.159	0.053	-0.192
ratio_H2	-0.066	0.400	-0.191	-0.240	ANTM1_Lc	0.828	0.169	0.002	-0.151
ratio_H3	-0.005	0.479	-0.321	-0.039	ANTM2_Lc	0.829	0.149	0.014	-0.132
ratio_h4	-0.067	0.478	-0.373	-0.047	ANTM3_Lc	0.813	0.158	0.019	-0.164
ratio_h5	-0.204	0.322	-0.458	0.022	ANTM4_Lc	0.831	0.144	0.024	-0.144
Ratio H1_h5_L/A	-0.054	0.523	-0.264	-0.111	OV_L	0.206	0.324	-0.088	-0.260
FL_ANG SEP	-0.659	0.137	0.002	0.158	ETG_L	0.288	0.165	0.075	-0.179
FL_D1	-0.340	0.161	-0.013	0.073	ETG_A	0.362	0.061	-0.001	-0.188
FL_d2	-0.317	0.169	-0.021	0.051	RAC_L	-0.313	-0.074	0.157	0.053
FL_D1-Cuad	-0.358	0.238	-0.119	0.021	F_PED_L	-0.068	0.399	0.102	-0.191
FL_d2-Cuad	-0.243	0.111	-0.178	-0.009	F_ratio_VA	-0.049	0.357	-0.009	0.013
FL_Or_d2	-0.235	0.383	-0.201	-0.038	F1_V_L	-0.022	0.589	0.062	-0.071
FL_ratio_Or	-0.238	0.199	-0.171	0.022	F1_ratio_VA	-0.017	0.571	0.001	-0.050
SEPL1_L	0.722	0.173	0.076	-0.305	F2_V_L	-0.088	0.689	0.037	0.042
SEPL2_L	0.722	0.168	0.074	-0.305	F2_ratio_VA	-0.121	0.645	-0.038	0.068
SEPM1_L	0.722	0.176	0.082	-0.298	F3_V_L	-0.084	0.366	-0.126	0.028
SEPM2_L	0.718	0.176	0.077	-0.303	F3_ratio_VA	-0.101	0.389	-0.090	0.024
SEPL1_Ab	0.519	-0.021	0.127	-0.312	F_EST_L	0.283	-0.023	0.132	0.094
SEPL2_Ab	0.537	-0.011	0.153	-0.321	F_CU_L	0.196	0.002	-0.058	-0.014
SEPL1_Amxa	0.526	0.051	0.183	-0.294	F_CU_A	0.260	-0.117	0.024	-0.126
SEPL2_Amxa	0.528	0.036	0.148	-0.308	F_ratio_CU	-0.191	0.250	-0.012	0.089
SEPL1_HAmx	0.684	0.176	-0.004	-0.235	F_ACU_MY_L	0.262	-0.192	0.013	-0.112
SEPL2_HAmx	0.678	0.168	0.001	-0.264	F_ACU_MY_A	0.444	-0.365	0.023	-0.097
SEPM1_Ab	0.555	0.091	0.119	-0.356	F_ACU_MN_L	0.214	-0.212	0.042	-0.129
SEPM2_Ab	0.545	0.095	0.110	-0.376	F_ACU_MN_A	0.383	-0.408	0.071	-0.130
SEPM1_Amxa	0.550	0.104	0.080	-0.286	F_ACU_INT_L	0.103	-0.159	0.126	-0.014
SEPM2_Amxa	0.541	0.101	0.131	-0.352	F_ACU_NAp	0.256	-0.322	-0.039	-0.016
SEPM1_HAmx	0.643	0.186	0.034	-0.248	F_ACU_NPr	0.170	-0.073	-0.110	0.077
SEPM2_HAmx	0.666	0.190	-0.014	-0.202	F_ACU_B2-B3	0.197	-0.011	-0.057	0.011
PET1_L	0.386	0.281	-0.025	-0.302	F_ACU_MY_NB	0.279	-0.272	-0.096	0.067
PET2_L	0.388	0.276	-0.022	-0.305	F_ACU_MN_NB	0.273	-0.479	-0.010	0.058
PET3_L	0.397	0.279	-0.027	-0.303	F_ACU_INT_NB	0.077	-0.196	0.155	-0.020
PET4_L	0.409	0.278	-0.003	-0.310	F_ACU_BT	0.342	-0.436	-0.022	0.052
PET1_Uñ_L	0.587	0.234	-0.049	-0.221	F_ACU_ANG1	0.325	-0.464	0.035	0.004
PET2_Uñ_L	0.586	0.241	-0.046	-0.220	F_ACU_ANG2	0.120	-0.171	0.152	-0.046
PET3_Uñ_L	0.588	0.219	-0.054	-0.212	SEM_P	-0.358	0.245	-0.141	0.104
PET4_Uñ_L	0.582	0.230	-0.053	-0.220	SEM_E	-0.012	0.278	-0.248	-0.061
PET1_Uñ_Ab	0.218	0.255	-0.120	-0.263	SEM_Ala_GrMy	-0.443	0.446	0.176	-0.023
PET2_Uñ_Ab	0.194	0.256	-0.062	-0.330	SEM_Ala_GrMn	-0.325	0.217	0.193	0.004
PET3_Uñ_Ab	0.204	0.211	-0.105	-0.257	SEM_F_Cu-Ci	0.259	-0.050	-0.022	-0.062
PET4_Uñ_Ab	0.217	0.226	-0.083	-0.271	SEM_F_R-E	-0.339	0.101	-0.033	0.030
PET1_Lim_AmX	-0.326	0.084	-0.133	0.105	SEM_Ala_distr	-0.270	0.072	-0.040	0.069
PET2_Lim_AmX	-0.331	0.070	-0.129	-0.069	Polen_P	0.236	-0.325	-0.004	0.070
PET3_Lim_AmX	-0.341	0.078	-0.131	-0.041	Polen_E	0.232	-0.327	-0.031	0.074
PET4_Lim_AmX	-0.335	0.066	-0.121	-0.070	AntL_ind_L	0.679	0.185	-0.040	-0.245
RATIO_LIM	0.177	0.085	-0.002	-0.132	AntL_ind_A	0.141	-0.018	-0.126	-0.094
PET1_Lim_HAmx	0.102	0.343	-0.069	-0.009	AntM_ind_L	0.681	0.202	0.004	-0.268
PET2_Lim_HAmx	0.073	0.345	-0.136	-0.107	AntM_ind_A	0.108	-0.064	-0.083	-0.039
PET3_Lim_HAmx	0.066	0.340	-0.142	-0.127	Nº Grs_AntM	0.617	-0.009	0.106	-0.337
PET4_Lim_HAmx	0.074	0.356	-0.127	-0.089	Nº Grs/ FI	0.628	-0.025	0.134	-0.340
ratio_Pet_Sep	-0.761	-0.010	-0.049	0.172	Nº Ovus/FI	0.524	0.191	0.105	-0.184
PET_Ca	-0.043	0.180	0.155	-0.199	Ratio P/O	0.141	-0.143	0.034	-0.171
PET_Hb	-0.495	0.610	0.309	-0.045	Pap_L	0.464	0.397	-0.042	-0.250
PET_Ha	0.067	-0.388	-0.168	0.155	Pap_Bo-Bt	0.446	0.379	0.248	-0.222
PET_PI	0.070	-0.226	0.054	0.174	Pap_T	-0.448	0.396	0.354	0.126
PET_Ond	-0.703	0.396	0.031	-0.085	Pap_Y	-0.136	0.762	0.269	0.133
PET_Acan	0.445	-0.127	-0.029	0.014	Pap_D-Sd	-0.016	-0.489	-0.386	0.390
PET_Rev	0.298	0.056	-0.004	-0.182					

Tabla 4.10b. Análisis Discriminante de macro depurados & micro-caracteres 135 (120+15). Contribución de las variables a los factores. F1: FLOR (apertura; Sépalos, Pétalos lg, y naturaleza On-Ac; Ratio Pet/Sep; Anteras dehiscentes), SILICUA (ancho de apéndice mayor), SEMILLAS (diámetro mayor y grosor mayor ala), Anteras indehiscentes, RECURSOS ANDROCEO y GINECEO (nº granos, nº óvulos), PAPILAS ESTIGMÁTICAS (lg y formas Bo-T). F2: INDIVIDUO (altura y diámetros), HOJAS (H1 y ratios), FLOR (orificio, Pétalos forma y posición Hb-Ha), SILICUA (pedúnculo y valvas; apéndices ancho, nº de divisiones y áng-1), SEMILLAS (grosor mayorl ala), POLEN (diámetros) y PAPILAS (formas Y-D). F3: HOJAS (lg H2-h5). F4: PÉTALOS (color BI), GINECEO (ovario).



**F1 (39.27%):** FLOR: apertura, Sépalos, Pétalos (lg, posición Hb y naturaleza On-Ac), Ratio Pet/Sep, Androceo (anteras dehiscentes), Gineceo (ancho del estigma), SILICUA (ancho de apéndice mayor), SEMILLAS (diámetro mayor y grosor mayor del ala), Anteras indehiscentes, RECURSOS DEL ANDROCEO (nº de granos), RECURSOS DEL GINECEO (nº de óvulos) y PAPILAS ESTIGMÁTICAS (lg y formas Bo-T).



**F2 (21.14%):** INDIVIDUO: altura máxima y diámetros, HOJAS (H1 y ratios), FLOR: orificio, Pétalos (forma y posición Hb-Ha), SILICUA (talla del pedúnculo y valvas, ancho, nº de divisiones y áng-1 de apéndices), SEMILLAS (grosor mayor del ala), POLEN (diámetros) y PAPILAS ESTIGMÁTICAS (lg y formas Bo-T-Y-D).

**F3 (15.15%):** HOJAS (lg H2-h5) y PAPILAS T-D.

**F4 (8.96%):** PÉTALOS (color BI del limbo), GINECEO (ovario) y PAPILA D.

- En la gráfica F1&F2 (60.41%) se discrimina fuertemente PG del resto de los taxones, algunos de los cuales también se discriminan como PP, PO y PA, el complejo PF se diferencia junto con POA y POVE. En la gráfica F1&F3 (54.41%), el eje F3 discrimina fuertemente a POA y PA del resto de los taxones y poblaciones que también se discriminan excepto la unión PI-PS. La gráfica F1&F4 (48.23%) discrimina a PFCH y POA del resto de los taxones de Gran Canaria que quedan sin diferenciar (Figs.4.19).

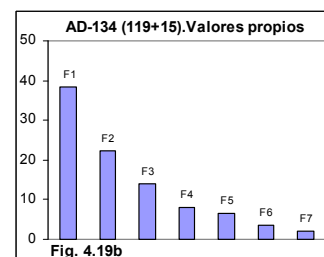
#### 4.3.9.1. Macro y micro-caracteres sin PG&PA. Análisis Discriminantes (134)

Al quitar PG y PA como grupos extremos ya diferenciados, el modelo de AD del conjunto de 134 (que no admite la variable de pétalo horizontal bajo) queda la matriz de 134 (119+15) que se resuelve con 7 Factores (Tabla 4.10c y Fig.4.19b). Los valores propios (discriminantes) en esta matriz de 307x134 caracteres, disminuyen más de la mitad que los de 152 y 141 caracteres aunque los valores de la varianza acumulada discriminatoria de los cuatro primeros factores, que alcanza el 87.14% en este modelo 134 es similar a los de los anteriores análisis sin PG&PA.

Tabla 4.10c. AD 307x134 (119+15) sin PG & PA. Valores propios y porcentaje de varianza							
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valores propios	38.464	22.329	13.979	7.894	6.547	3.596	2.057
% de varianza	40.546	23.537	14.736	8.322	6.901	3.791	2.168
% Acumulado	40.546	64.083	78.819	87.140	94.041	97.832	100.000

En el AD de 134 macro y micro caracteres sin PG&PA, las variables asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores se muestran en la Tabla 4.19d de contribución de las variables y representan los siguientes grupos de variables en cada eje o factor.

**F1 (40.55%):** INDIVIDUO: altura y ramificaciones, FLOR: apertura, Sépalos, Pétalos (longitud), ratio Pet/Sep, Androceo (anteras dehiscentes), Anteras indehiscentes, RECURSOS DEL ANDROCEO (nº de granos), RECURSOS DEL GINECEO (nº de óvulos) y PAPILAS ESTIGMÁTICAS (lg y formas Bo-Y).



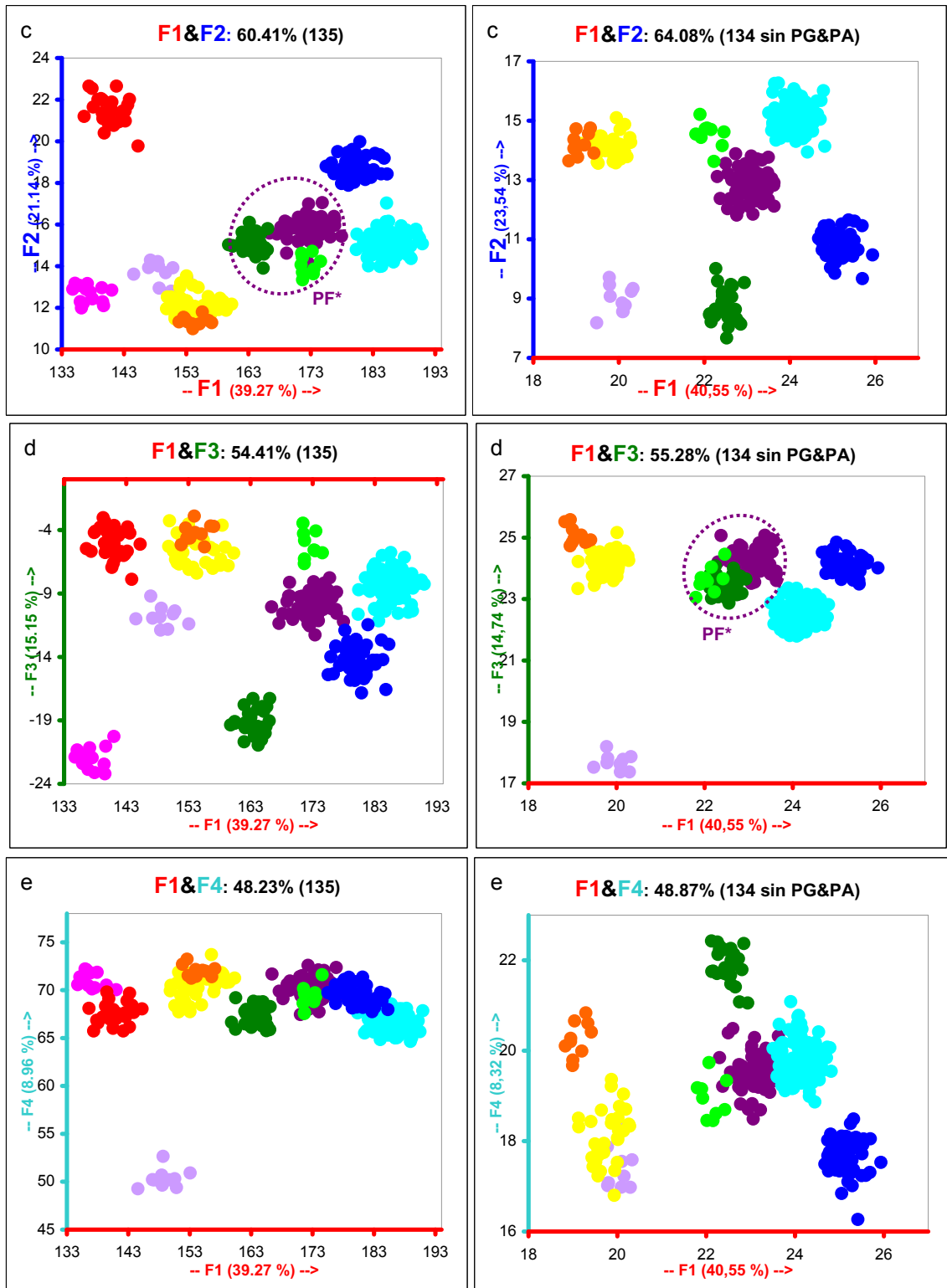
**F2 (23.54%):** INDIVIDUO: diámetros, HOJAS, FLOR: orificio, Pétalos (naturaleza On-Ac), SILICUA (talla de valvas, ancho y nº divisiones de apéndices) y SEMILLAS (diámetros)

Resultados

AD- MACRO & MICRO-CARACTERES sin PG & PA 307x134 (119+15)									
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.544	0.034	-0.248	0.026	PET_Col_BI	-0.085	-0.283	-0.297	0.134
IND_D1	0.127	-0.285	0.215	-0.107	PET_Col_Vi	-0.085	0.253	0.094	-0.301
IND_d2	0.036	-0.316	0.278	-0.093	PET_Col_Rs	0.328	-0.009	0.041	0.141
IND_H_ra1	0.420	-0.003	0.105	-0.204	ANTL1_L	0.710	0.245	-0.279	-0.096
IND_NºTb	-0.225	-0.085	0.127	0.159	ANTL2_L	0.702	0.241	-0.283	-0.071
H1_L	0.368	-0.552	-0.002	0.107	ANTL1_Lc	0.706	0.209	-0.213	-0.095
H2_L	0.431	-0.602	-0.056	0.233	ANTL2_Lc	0.710	0.214	-0.211	-0.092
H3_L	0.424	-0.658	0.059	0.186	ANTM1_L	0.731	0.257	-0.273	-0.100
h4_L	0.352	-0.672	0.132	0.227	ANTM2_L	0.725	0.273	-0.261	-0.088
h5_L	0.157	-0.631	0.084	0.288	ANTM3_L	0.737	0.248	-0.286	-0.110
ratio_H1	0.200	-0.456	0.021	-0.231	ANTM4_L	0.723	0.267	-0.272	-0.115
ratio_H2	0.183	-0.468	-0.125	-0.143	ANTM1_Lc	0.763	0.244	-0.226	-0.117
ratio_H3	0.315	-0.526	0.084	-0.121	ANTM2_Lc	0.751	0.262	-0.207	-0.104
ratio_h4	0.278	-0.602	0.089	-0.053	ANTM3_Lc	0.740	0.260	-0.244	-0.147
ratio_h5	0.129	-0.622	0.137	0.127	ANTM4_Lc	0.746	0.268	-0.221	-0.142
Ratio H1_h5_L/A	0.229	-0.657	0.074	-0.118	OV_L	0.312	-0.240	-0.217	-0.022
Fl_ANG_SEP	-0.444	-0.238	0.269	0.064	ETG_L	0.262	0.039	-0.181	0.004
Fl_D1	-0.142	-0.172	0.119	0.059	ETG_A	0.242	-0.017	-0.185	0.039
Fl_d2	-0.105	-0.164	0.091	-0.010	RAC_L	-0.284	0.170	0.008	-0.037
Fl_D1-Cuad	-0.102	-0.340	0.097	-0.013	F_PED_L	0.144	-0.170	-0.139	-0.022
Fl_d2-Cuad	-0.070	-0.299	0.040	-0.148	F_ratio_VA	0.166	-0.208	0.086	-0.243
Fl_Or_d2	0.134	-0.393	0.036	-0.067	F1_V_L	0.306	-0.269	0.030	-0.359
Fl_ratio_Or	0.015	-0.271	0.071	0.058	F1_ratio_VA	0.303	-0.321	0.061	-0.334
SEPL1_L	0.640	0.266	-0.386	-0.077	F2_V_L	0.367	-0.323	0.172	-0.321
SEPL2_L	0.639	0.268	-0.387	-0.074	F2_ratio_VA	0.301	-0.409	0.214	-0.310
SEPM1_L	0.642	0.272	-0.380	-0.092	F3_V_L	0.165	-0.360	0.129	-0.258
SEPM2_L	0.641	0.271	-0.386	-0.086	F3_ratio_VA	0.164	-0.333	0.122	-0.236
SEPL1_Ab	0.353	0.310	-0.412	-0.133	F_EST_L	0.211	0.303	0.036	-0.219
SEPL2_Ab	0.370	0.340	-0.426	-0.159	F_CU_L	0.133	-0.041	-0.006	-0.197
SEPL1_Amxa	0.363	0.281	-0.365	-0.256	F_CU_A	0.118	0.157	-0.175	-0.018
SEPL2_Amxa	0.362	0.256	-0.379	-0.213	F_ratio_CU	0.007	-0.200	0.167	-0.079
SEPL1_HAmx	0.629	0.184	-0.297	-0.058	F_ACU_MY_L	0.055	0.126	-0.152	-0.082
SEPL2_HAmx	0.619	0.192	-0.330	-0.070	F_ACU_MY_A	0.090	0.297	-0.196	-0.086
SEPM1_Ab	0.446	0.264	-0.443	-0.150	F_ACU_MN_L	0.003	0.145	-0.172	-0.052
SEPM2_Ab	0.445	0.249	-0.465	-0.134	F_ACU_MN_A	-0.002	0.327	-0.237	-0.072
SEPM1_Amxa	0.437	0.176	-0.344	-0.240	F_ACU_INT_L	-0.038	0.225	-0.068	-0.036
SEPM2_Amxa	0.406	0.189	-0.417	-0.217	F_ACU_NAp	-0.008	0.153	-0.073	-0.130
SEPM1_HAmx	0.592	0.209	-0.310	-0.047	F_ACU_NPr	0.142	0.032	0.051	-0.219
SEPM2_HAmx	0.628	0.189	-0.263	-0.045	F_ACU_B2-B3	0.176	0.051	-0.013	-0.269
PET1_L	0.454	0.003	-0.317	-0.046	F_ACU_MY_NB	0.063	0.097	0.035	-0.198
PET2_L	0.449	0.004	-0.319	-0.050	F_ACU_MN_NB	-0.090	0.323	-0.037	-0.042
PET3_L	0.460	-0.001	-0.318	-0.049	F_ACU_INT_NB	-0.094	0.228	-0.068	-0.028
PET4_L	0.458	0.016	-0.326	-0.047	F_ACU_BT	-0.001	0.304	-0.035	-0.149
PET1_Uñ_L	0.586	0.075	-0.254	-0.129	F_ACU_ANG1	-0.141	0.225	-0.040	-0.078
PET2_Uñ_L	0.586	0.072	-0.251	-0.119	F_ACU_ANG2	-0.048	0.234	-0.096	-0.018
PET3_Uñ_L	0.582	0.080	-0.246	-0.135	SEM_P	-0.045	-0.298	0.173	-0.075
PET4_Uñ_L	0.577	0.061	-0.248	-0.141	SEM_E	0.189	-0.383	0.022	-0.161
PET1_Uñ_Ab	0.284	-0.252	-0.212	0.024	SEM_Ala_GrMy	-0.099	-0.169	0.055	-0.127
PET2_Uñ_Ab	0.258	-0.220	-0.287	-0.052	SEM_Ala_GrMn	-0.176	-0.036	0.056	-0.097
PET3_Uñ_Ab	0.245	-0.226	-0.213	0.049	SEM_F_Cu-Ci	0.142	0.049	-0.075	-0.012
PET4_Uñ_Ab	0.262	-0.197	-0.226	-0.004	SEM_F_R-E	-0.164	-0.149	0.059	0.056
PET1_Lim_AmX	-0.107	-0.193	0.130	-0.317	SEM_Ala_distr	-0.146	-0.160	0.110	0.005
PET2_Lim_AmX	-0.144	-0.252	-0.040	-0.351	Polen_P	-0.027	0.229	0.015	0.340
PET3_Lim_AmX	-0.131	-0.229	-0.020	-0.342	Polen_E	-0.021	0.216	0.019	0.346
PET4_Lim_AmX	-0.148	-0.237	-0.044	-0.335	AntL_ind_L	0.656	0.202	-0.326	0.031
RATIO_LIM	0.209	0.115	-0.177	0.331	AntL_ind_A	0.154	-0.022	-0.128	0.084
PET1_Lim_HAmx	0.300	-0.137	0.032	0.053	AntM_ind_L	0.651	0.215	-0.346	0.015
PET2_Lim_HAmx	0.278	-0.244	-0.049	-0.050	AntM_ind_A	0.059	-0.027	-0.048	-0.070
PET3_Lim_HAmx	0.276	-0.254	-0.072	-0.046	Nº Grs_AntM	0.411	0.271	-0.431	0.011
PET4_Lim_HAmx	0.281	-0.256	-0.027	-0.017	Nº Grs/FI	0.410	0.324	-0.443	0.019
ratio_Pet_Sep	-0.647	-0.399	0.301	0.170	Nº Ovus/FI	0.464	0.172	-0.218	-0.162
PET_Ca	0.053	0.065	-0.210	0.015	Ratio P/O	-0.005	0.105	-0.209	0.086
PET_Ha	-0.254	-0.145	0.199	-0.018	Pap_L	0.584	-0.053	-0.242	0.008
PET_Pi	-0.155	0.064	0.177	-0.064	Pap_Bo-Bt	0.395	-0.113	-0.135	0.228
PET_Ond	-0.362	-0.485	0.012	-0.049	Pap_T	-0.211	0.044	0.240	-0.077
PET_Acan	0.290	0.265	-0.073	0.120	Pap_Y	0.424	-0.019	0.280	-0.346
PET_Rev	0.250	0.070	-0.203	-0.118	Pap_D-Sd	-0.071	0.180	0.362	0.003

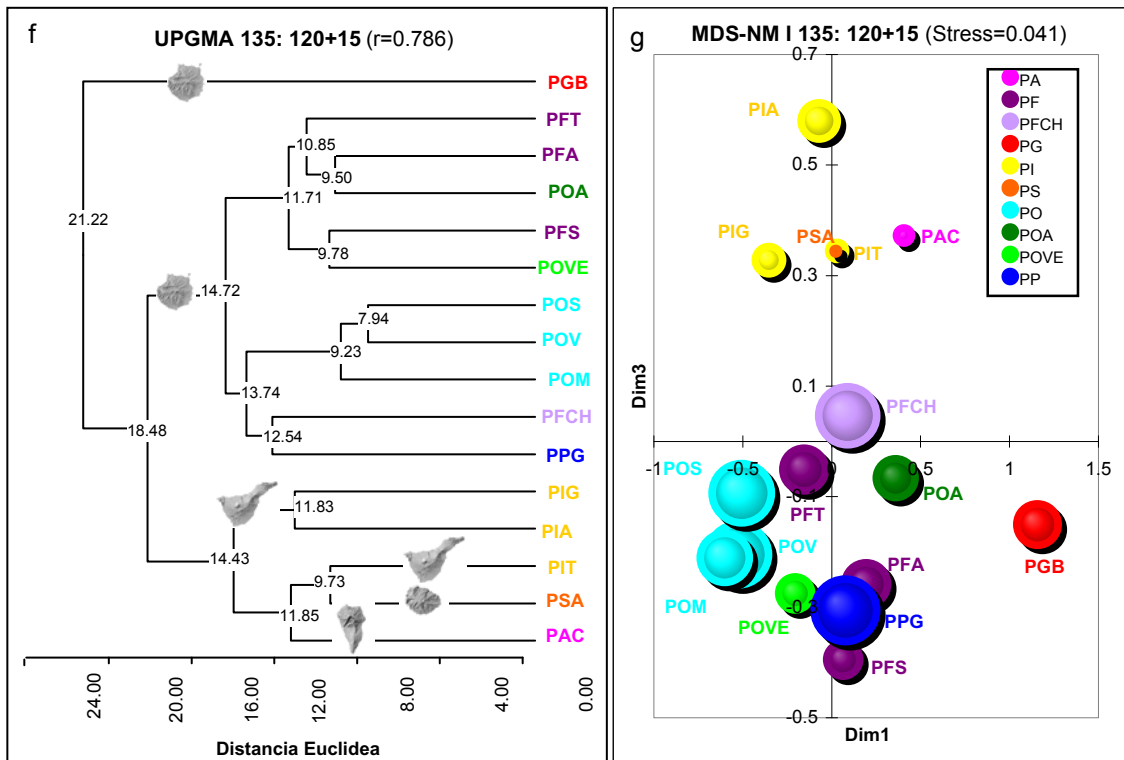
Tabla 4.10d. Análisis Discriminante de macro-caracteres depurados & micro-caracteres sin PG&PA 307x134 (119+15). Contribución de las variables a los factores. F1: INDIVIDUO (altura y ramificaciones), FLOR (apertura, Sépalos, Pétalos lg, ratio Pet/Sep, Anteras dehiscentes, Anteras indehiscentes, RECURSOS del ANDROCEO y GINECEO (nº de granos, nº de óvulos), PAPILAS ESTIGMÁTICAS (lg y formas Bo-Y). F2: INDIVIDUO (diámetros), HOJAS, FLOR (orificio, Pétalos naturaleza On-Ac), SILICUA (valvas, apéndices ancho y nº divisiones) y SEMILLAS (diámetros). F3: SÉPALOS (ancho y forma), PÉTALOS (color BI), RECURSOS del ANDROCEO (nº de granos) y PAPILAS D. F4: Pétalos (ancho del limbo), SILICUA (valvas, nº de protuberancias y bifurcaciones de apéndices), POLEN (diámetros).

**ANÁLISIS DISCRIMINANTE MACRO-CARACTERES: 135 (120+15) y 134 (119+15)**

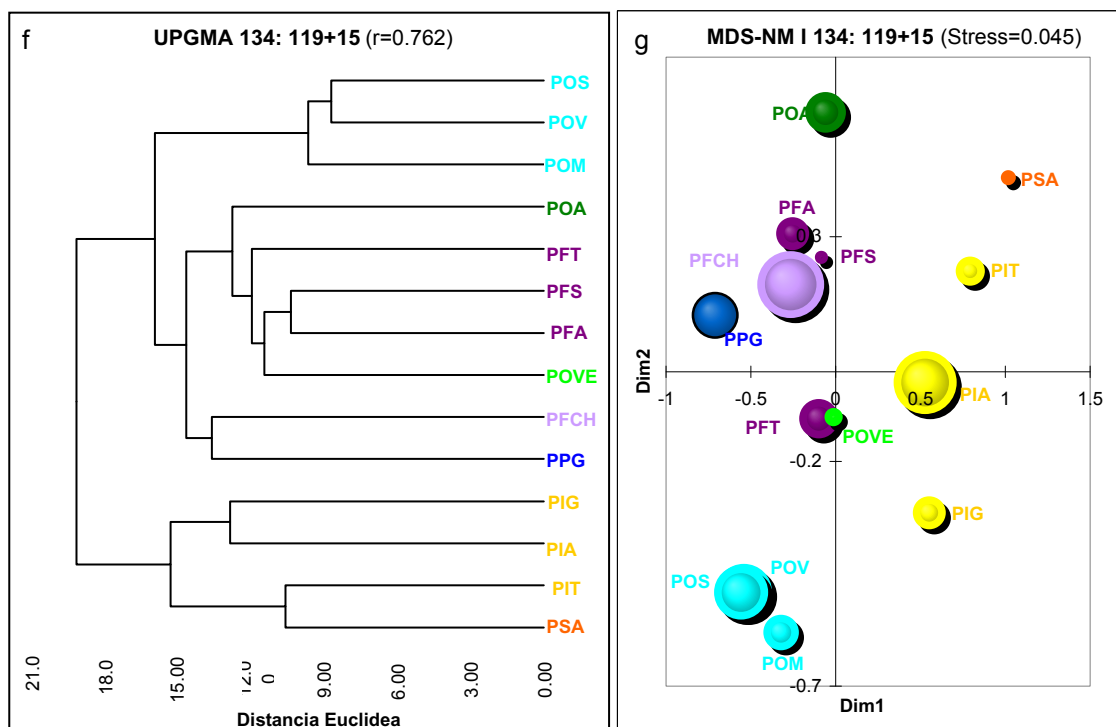


**Figura 4.19.- Análisis Discriminante de macro & micro-caracteres 135 (120+15) y 134 (119+15). Gráficas de factores y variables (351-307 UTOs).** En el análisis 135 los ejes *F1* & *F2* discriminan fuertemente a PG y también se discriminan PP, PO y PA, en el complejo PF se diferencian POA y POVE y se discrimina PFCH que se relaciona con los taxones de las otras islas; el eje *F3* discrimina fuertemente a POA y PA del resto de taxones; el eje *F4* sólo discrimina a PFCH. En el análisis 134 sin PG&PA los ejes *F1* & *F2* discriminan a todos los taxones excepto PS-PI y mantienen a PF relacionada con POVE; el eje *F3* discrimina a PFCH del resto de taxones y el eje *F4* discrimina fuertemente a PP y POA .

**TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO & MICRO-CARACTERES: 135 (120+15)**



**TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO & MICRO-CARACTERES: 134 (119+15) sin PG&PA**



**Figura 4.19.- Taxonomía Numérica de macro & micro-caracteres 135 (120+15) y 134 (119+15). Análisis poblacional (16 y 14 UTOs). Fenogramas y MDS-NM.** En el UPGMA-135 se observa la posición aislada de *P. glabriuscula* (PG) como *outgroup*, el complejo PF recupera las agrupaciones PFA-POA, PFT y PFS-POVE como en los UPGMA-155 y 152 y la agrupación PFCH-PP acompaña también al complejo PO. En el fenograma UPGMA-134 sin PG&PA la agrupación PFCH-PP acompaña al complejo PF. El MDS-NM pone de manifiesto las mismas agrupaciones descritas.

**F3** (14.74%): *SÉPALOS* (ancho), *PÉTALOS* (color BI del limbo), *RECURSOS DEL ANDROCEO* (nº de granos) y *PAPILAS D*.

**F4** (8.32%): *HOJAS*, *PÉTALOS* (ancho del limbo), *SILICUA* (valvas, nº de protuberancias y bifurcaciones de apéndices), *POLEN* (diámetros) y *PAPILA Y*.

- En la gráfica de 307 OTUs, los factores *F1&F2* (64.08%) discriminan fuertemente a POA, PFCH y PP del resto de los taxones y poblaciones, de los cuales PO también se discrimina, PF se mantiene relacionada con POVE y se diferencia asociación de PS con PI frente a Gran Canaria. La gráfica *F1&F3* (55.28%) discrimina fuertemente a PFCH del resto de los taxones y poblaciones, PP y PO también se discriminan, se mantiene la asociación de PF con POA y POVE. La gráfica *F1&F4* (48.87%) discrimina a POA, PP y PS (Fig.4.19).

#### 4.3.10. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (135 y 134)

Los valores poblacionales (16 OTUs) del nivel individuo (351x135) dan resultados similares a los anteriores aunque con algunas diferencias que se observan de manera especial en los *fenogramas* y que quedan reflejados de forma complementaria por los análisis de ordenación (MDS-NM y ACP).

- *Fenogramas de distancias Euclideas (135)*

El *UPGMA-135* ( $r=0.786$ ) de 120 macro y 15 micro-caracteres es idéntico a los *fenogramas UPGMA-155* y *152* ( $r= 0.770$ ) pero con mejor resolución, donde el complejo PF recupera las agrupaciones PFA-POA, PFT y PFS-POVE y la agrupación PFCH-PP acompaña también al complejo PO (Fig.4.19).

- *MDS-NM (135)*

El análisis de Proximidad (MDS-NM) de 135 caracteres (120 macro y 15 micro) se resuelve con un bajo índice de distorsión (Stress: 0.041), considerado casi perfecto y explican los cambios ocurridos en los *fenogramas*. En su gráfica se pone de manifiesto la cercanía entre PFCH y PP, observándose asimismo su posición intermedia entre el complejo PF y PO, estando PFCH más cercana a PF y PP más cercana a PO. Asimismo se observa la proximidad de los dos taxones sin adscripción taxonómica, POA y POVE al complejo PF. Por último se observa la estrecha relación entre los tres taxones de las islas occidentales, PS y PA con PI, así como el alejamiento de PIT de sus poblaciones co-específicas (Fig.4.19).

- *ACP (135)*

El análisis de ACP en el conjunto de datos que representa los 135 macro y micro-caracteres depurados se resuelve con 15 Factores (Tabla 4.10e y Fig.4.19). En este ACP-135 aunque se produce un ligero descenso de los valores propios con respecto a los ACP anteriores (ACP-152, 144 y 141) la varianza acumulada es similar (76.38%).

Tabla 4.10e. ACP-351x135 (120+15). Valores propios y porcentaje de varianza															
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15
Valores propios	54.048	30.016	10.898	8.154	6.841	5.206	4.745	3.897	2.501	2.152	1.905	1.521	1.311	0.955	0.851
% varianza	40.036	22.234	8.072	6.040	5.067	3.857	3.514	2.887	1.853	1.594	1.411	1.127	0.971	0.707	0.631
% Acumulado	40.036	62.269	70.342	76.382	81.449	85.306	88.820	91.707	93.560	95.154	96.564	97.691	98.662	99.369	100.000

Las variables asociadas más importantes (>0.40) a cada uno de los cuatro primeros factores se muestran en la Tabla de contribución de las variables (4.10f) que en el ACP de 135 caracteres, representan las siguientes asociaciones respecto a los *factores* o *ejes*:

**F1** (40.04%): *INDIVIDUO*: diámetro menor y tallos basales, *FLOR*: apertura y diámetros, *Sépalos*, *Pétalos* (longitud, ancho, naturaleza On-Ac-Re), *ratio Pet/Sep*, *Androceo* anteras

Resultados

ACP- MACRO & MICRO-CARACTERES 351x135 (120+15)									
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.364	-0.472	-0.276	-0.168	PET_Col_BI	0.120	-0.691	-0.016	-0.073
IND_D1	-0.478	-0.262	0.579	-0.276	PET_Col_Vi	-0.230	0.653	0.485	0.207
IND_d2	-0.573	-0.259	0.517	-0.252	PET_Col_Re	0.521	-0.181	-0.558	-0.228
IND_H_ra1	0.499	-0.256	-0.597	0.133	ANTL1_L	0.975	0.041	-0.038	0.086
IND_N°Tb	-0.592	0.017	0.429	-0.115	ANTL2_L	0.977	0.034	-0.052	0.074
H1_L	0.153	-0.883	0.026	-0.199	ANTL1_Lc	0.952	0.047	-0.006	0.083
H2_L	0.168	-0.789	0.133	-0.266	ANTL2_Lc	0.956	0.043	-0.010	0.048
H3_L	0.096	-0.751	0.213	-0.259	ANTM1_L	0.974	0.027	-0.040	0.086
h4_L	0.001	-0.677	0.206	-0.244	ANTM2_L	0.970	0.048	-0.052	0.058
h5_L	-0.163	-0.636	0.218	-0.205	ANTM3_L	0.979	0.020	-0.041	0.077
ratio_H1	0.241	-0.663	-0.476	0.076	ANTM4_L	0.976	0.040	-0.046	0.084
ratio_H2	0.265	-0.753	-0.240	-0.011	ANTM1_Lc	0.960	0.037	-0.043	0.036
ratio_H3	0.258	-0.815	-0.176	-0.069	ANTM2_Lc	0.953	0.076	-0.043	0.029
ratio_h4	0.172	-0.810	-0.103	-0.133	ANTM3_Lc	0.967	0.051	-0.035	0.080
ratio_h5	-0.057	-0.762	-0.137	-0.161	ANTM4_Lc	0.960	0.074	-0.048	0.071
Ratio H1_h5_L/A	0.190	-0.760	-0.310	-0.121	OV_L	0.709	-0.476	0.185	0.210
FI_ANG SEP	-0.901	-0.244	0.136	-0.147	ETG_L	0.820	-0.236	-0.076	0.273
FI_D1	-0.597	-0.398	-0.180	0.050	ETG_A	0.869	-0.080	-0.059	0.149
FI_d2	-0.545	-0.451	-0.234	0.035	RAC_L	-0.384	0.104	0.252	0.754
FI_D1-Cuad	-0.430	-0.488	0.670	0.095	F_PED_L	0.342	-0.760	0.070	0.182
FI_d2-Cuad	-0.369	-0.274	0.756	0.152	F_ratio_VA	0.191	-0.659	0.053	0.627
FI_Or_d2	-0.099	-0.753	0.529	-0.017	F1_V_L	0.316	-0.639	-0.125	0.615
FI_ratio_Or	-0.278	-0.794	-0.071	-0.150	F1_ratio_VA	0.295	-0.691	-0.134	0.560
SEPL1_L	0.968	-0.021	0.141	-0.096	F2_V_L	0.224	-0.671	-0.322	0.525
SEPL2_L	0.968	-0.020	0.135	-0.098	F2_ratio_VA	0.151	-0.730	-0.275	0.471
SEPM1_L	0.968	-0.013	0.140	-0.085	F3_V_L	0.109	-0.726	-0.185	0.338
SEPM2_L	0.968	-0.021	0.135	-0.085	F3_ratio_VA	0.111	-0.741	-0.247	0.369
SEPL1_Ab	0.828	0.244	0.348	0.108	F_EST_L	0.511	0.287	-0.246	0.376
SEPL2_Ab	0.845	0.232	0.300	0.141	F_CU_L	0.600	0.090	-0.280	0.416
SEPL1_Amx	0.867	0.149	0.236	0.241	F_CU_A	0.730	0.488	0.268	-0.083
SEPL2_Amx	0.870	0.146	0.240	0.192	F_ratio_CU	-0.201	-0.706	-0.431	0.369
SEPL1_HAmx	0.951	-0.016	0.146	-0.169	F_ACU_MY_L	0.593	0.408	-0.238	0.264
SEPL2_HAmx	0.951	-0.015	0.142	-0.178	F_ACU_MY_A	0.538	0.761	0.032	-0.054
SEPM1_Ab	0.891	0.086	0.222	0.137	F_ACU_MN_L	0.547	0.444	-0.200	0.301
SEPM2_Ab	0.897	0.059	0.222	0.091	F_ACU_MN_A	0.460	0.767	0.010	0.017
SEPM1_Amx	0.898	0.065	0.198	0.219	F_ACU_INT_L	0.171	0.573	0.414	0.556
SEPM2_Amx	0.891	0.038	0.148	0.233	F_ACU_NAp	0.352	0.595	-0.160	0.222
SEPM1_HAmx	0.928	-0.010	0.176	-0.208	F_ACU_NPr	-0.043	0.553	0.393	-0.293
SEPM2_HAmx	0.917	-0.001	0.191	-0.216	F_ACU_B2-B3	0.258	0.473	0.551	-0.053
PET1_L	0.867	-0.335	0.311	-0.041	F_ACU_MY_NB	0.151	0.802	0.098	-0.212
PET2_L	0.870	-0.330	0.307	-0.027	F_ACU_MN_NB	0.098	0.882	-0.011	0.112
PET3_L	0.872	-0.330	0.305	-0.044	F_ACU_INT_NB	-0.032	0.661	0.227	0.449
PET4_L	0.881	-0.317	0.296	-0.002	F_ACU_BT	0.148	0.905	0.063	-0.008
PET1_Uñ_L	0.937	-0.102	0.265	-0.084	F_ACU_ANG1	0.253	0.726	-0.199	0.035
PET2_Uñ_L	0.941	-0.118	0.257	-0.070	F_ACU_ANG2	0.233	0.645	0.226	0.543
PET3_Uñ_L	0.947	-0.090	0.245	-0.081	SEM_P	-0.511	-0.613	0.120	0.060
PET4_Uñ_L	0.947	-0.107	0.236	-0.071	SEM_E	0.077	-0.567	0.368	-0.486
PET1_Uñ_Ab	0.738	-0.492	0.018	-0.149	SEM_Ala_GrMy	-0.332	-0.714	0.257	0.299
PET2_Uñ_Ab	0.719	-0.435	0.099	-0.027	SEM_Ala_GrMn	-0.430	-0.489	0.138	0.518
PET3_Uñ_Ab	0.712	-0.412	0.088	-0.134	%SEM_F_Cu-CI	0.576	0.421	0.139	-0.442
PET4_Uñ_Ab	0.744	-0.416	0.080	-0.160	%SEM_F_R-E	-0.521	-0.489	0.096	0.360
PET1_Lim_Amx	-0.460	-0.019	0.775	0.187	SEM_Ala_distr	-0.736	-0.447	0.163	0.201
PET2_Lim_Amx	-0.344	-0.091	0.815	0.165	Polen_P	0.210	0.389	-0.373	-0.383
PET3_Lim_Amx	-0.356	-0.088	0.814	0.153	Polen_E	0.204	0.378	-0.382	-0.371
PET4_Lim_Amx	-0.332	-0.087	0.830	0.148	AntL_ind_L	0.876	-0.052	-0.038	0.026
RATIO_LIM	0.410	-0.355	-0.606	-0.020	AntL_ind_A	0.465	-0.064	0.093	-0.101
PET1_Lim_HAmx	0.412	-0.672	-0.043	-0.381	AntM_ind_L	0.902	-0.059	-0.071	0.034
PET2_Lim_HAmx	0.473	-0.721	0.091	-0.343	AntM_ind_A	0.390	0.164	0.150	0.073
PET3_Lim_HAmx	0.416	-0.706	0.187	-0.384	N° Grs_AntM	0.936	0.036	-0.004	0.132
PET4_Lim_HAmx	0.459	-0.710	0.128	-0.336	N° Grs/ FI	0.926	0.053	0.001	0.114
ratio_Pet_Sep	-0.925	-0.155	0.090	0.009	N° Ovus/FI	0.928	-0.096	-0.067	0.304
PET_Ca	0.203	-0.277	0.337	-0.167	Ratio P/O	0.549	0.218	0.061	-0.146
PET_Hb	-0.222	-0.686	0.182	0.195	Pap_L	0.800	-0.419	-0.064	-0.198
PET_Ha	-0.270	0.594	0.069	-0.004	Pap_Bo-Bt	0.403	-0.293	-0.086	-0.065
PET_PI	-0.284	0.641	0.006	0.244	Pap_T	-0.184	-0.461	0.135	0.536
PET_Ond	-0.545	-0.699	0.100	0.086	Pap_Y	0.086	-0.571	0.333	0.253
PET_Acan	0.690	0.352	-0.132	-0.083	Pap_D-Sd	-0.276	0.429	-0.138	-0.179
PET_Rev	0.833	0.031	0.226	-0.172					

Tabla 4.10f. ACP de macro depurados & micro-caracteres 351x135 (120+15). Contribución de las variables a los factores. F1: INDIVIDUO (diámetro y tallos), FLOR (apertura y diámetros; Sépalos; Pétalos lg, ancho uña, naturaleza Ac-Re; ratio Pet/Sep; Anteras dehiscentes; Ginece), SILICUA (estilo, cuernos y apéndices lg), SEMILLAS (contorno del ala y forma Cu-R), Anteras indehiscentes, RECURSOS del ANDROCEO y GINECEO (n° granos, n° óvulos), Ratio P/O y PAPILAS (lg y forma Bo). F2: INDIVIDUO (altura), HOJAS, FLOR (orificio; Pétalos forma, posición Hb-Ha, naturaleza Pl-On y color Bl-Vi), SILICUA (pedúnculo; valvas; ratio Cu; apéndices ancho, n° de divisiones y áng-1&2), SEMILLAS (talla y grosor del ala), PAPILAS Y-D. F3: INDIVIDUO (diámetros y ramificación), FLOR (diámetros; Pétalos ancho y color Rs), SILICUA (n° bifurcaciones de apéndices). F4: RACIMO, SILICUA (apéndice intermedio), SEMILLAS (grosor menor ala) y PAPILAS T.

dehiscentes), *Gineceo* (ovario y estigma), *SILICUA* (talla del estilo, cuernos y apéndices), *SEMILLAS* (contorno del ala y forma Cu-R), *Anteras indehiscentes*, *RECURSOS DEL ANDROCEO* (nº de granos); *RECURSOS DEL GINECEO* (nº de óvulos), *Ratio P/O* y *PAPILAS ESTIGMÁTICAS* (lg y forma Bo).

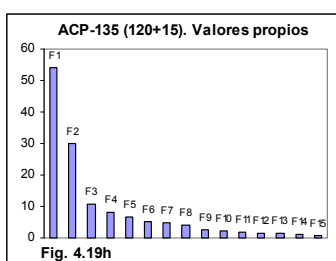


Fig. 4.19h

**F2** (22.23%): *INDIVIDUO*: altura máxima, *HOJAS*, *FLOR*: orificio, *Pétalos* (forma, posición Hb-Ha, naturaleza Pl-On y color BI-Vi del limbo), *SILICUA* (talla del pedúnculo, valvas, ratio del cuerno, ancho, nº de divisiones y áng-1&2 de apéndices), *SEMILLA* (talla y grosor del ala), *POLEN* (diámetros), *PAPILAS T-Y-D*.

**F3** (8.07): *INDIVIDUO*: diámetros y ramificación, *FLOR*: diámetros y orificio, *Pétalos* (ancho, posición Ca y color Rs del limbo) y *SILICUA* (nº de bifurcaciones de apéndices).

**F4** (6.04%): *RACIMO*, *SILICUA* (talla de valvas, apéndices intermedios y áng-2), *SEMILLAS* (diámetro menor y grosor menor ala) y *PÁPILAS T-Y*.

En el ACP-135 no se producen cambios de variables de un factor a otro como en anteriores análisis, siendo las gráficas prácticamente iguales a los de los ACP-155, 152 y 144.

- En las *representaciones bidimensionales*, la gráfica *F1&F2* (62.27%) mantiene la asociación bastante estrecha del complejo PF, no muy alejada de la unión PP-PFCH, *P. ornata* sigue aislada pero bastante cohesionada entre si, las islas occidentales muy cercanas entre si, y por último PG en una posición bastante aislada del resto de los taxones. En la gráfica *F1&F3* (48.11%), el eje *F3* dispersa el conjunto poblacional de PF y acerca a PG y POA, poblaciones de Gran Canaria a los taxones de las islas occidentales. Asimismo, aleja a PIA (*P.intermedia*) de las poblaciones co-específicas sucediendo otro tanto con POM (PO). Por último, la unión PP-PFCH se acerca a *P. ornata* alejándose del complejo PF (Fig.4.19).

- En las *representaciones tridimensionales*, la gráfica *F1&F2&F3* (70.34%), el eje *F3* aleja las poblaciones que constituyen el complejo PF y también a POM de POS-POV. En la gráfica *F1&F2&F4* (68.31%) se acentúa el distanciamiento de las poblaciones de *P.intermedia* destacando PIA en particular (Anexo 4.2).

#### 4.3.10.1 Análisis multivariantes sin PG&PA. Macro y micro-caracteres (134)

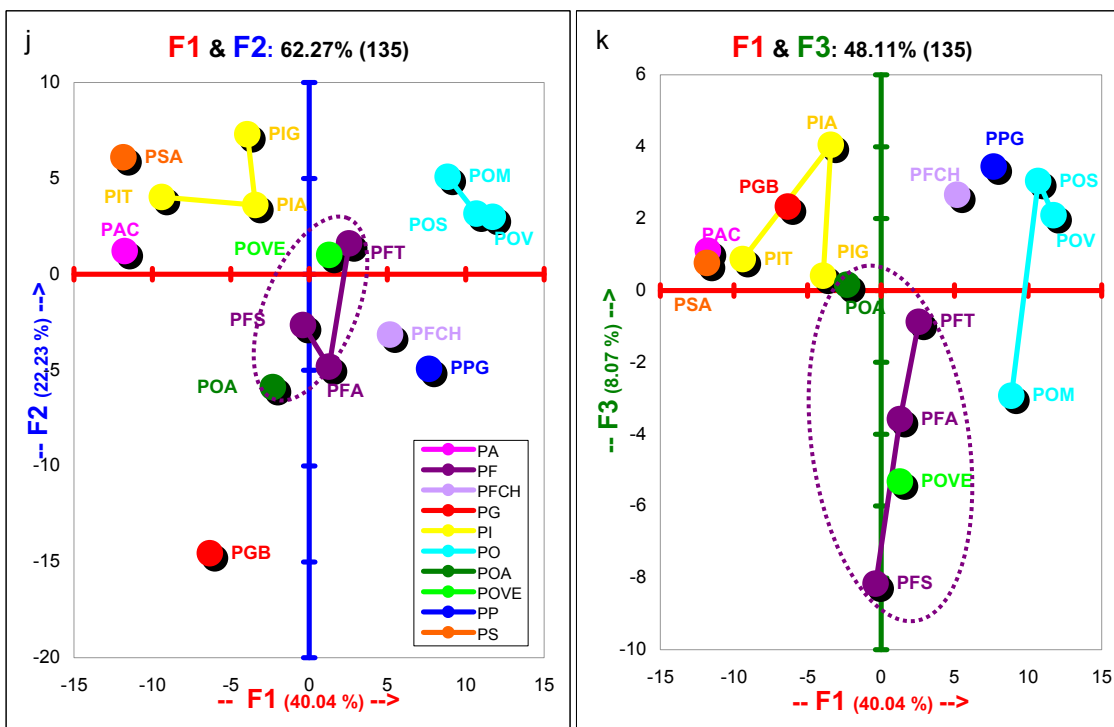
- *Fenogramas de distancias Euclideas (134) sin PG ni PA*

Las agrupaciones eliminando a PG&PA en la matriz de 134 caracteres son diferentes de anteriores análisis porque cambian las agrupaciones internas del complejo PF aunque con mejor resolución. En el *fenograma UPGMA* de la matriz de 134x307 UTOs sin PG&PA ( $r=0.762$ ) el complejo PF se resuelve con las agrupaciones PFS-PFA y POVE, PFT manteniendo a POA como *outgroup* del complejo, además la agrupación PFCH-PP acompaña al complejo PF a diferencia del *UPGMA-151* (Fig.4.19).

- *MDS-NM (134) sin PG ni PA*

El análisis de Proximidad (MDS-NM) se resuelve con un bajo índice de distorsión (Stress:0.045) considerados casi perfecto y justifican, los cambios ocurridos en los *fenogramas*. En su gráfica se produce un alejamiento entre PFCH y PP con respecto a anteriores análisis, observándose el acercamiento de PFCH al complejo PF. Asimismo se observa la proximidad de los dos taxones sin adscripción taxonómica, POA y POVE al complejo PF. Por último se observa la estrecha relación entre los dos taxones de las islas occidentales, PS y PI, siendo PIT la población más cercana a este último taxon (Fig.4.19).

TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO & MICRO-CARACTERES: ACP-135 (120+15)



TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO & MICRO-CARACTERES: ACP-134 (119+15) sin PG&PA

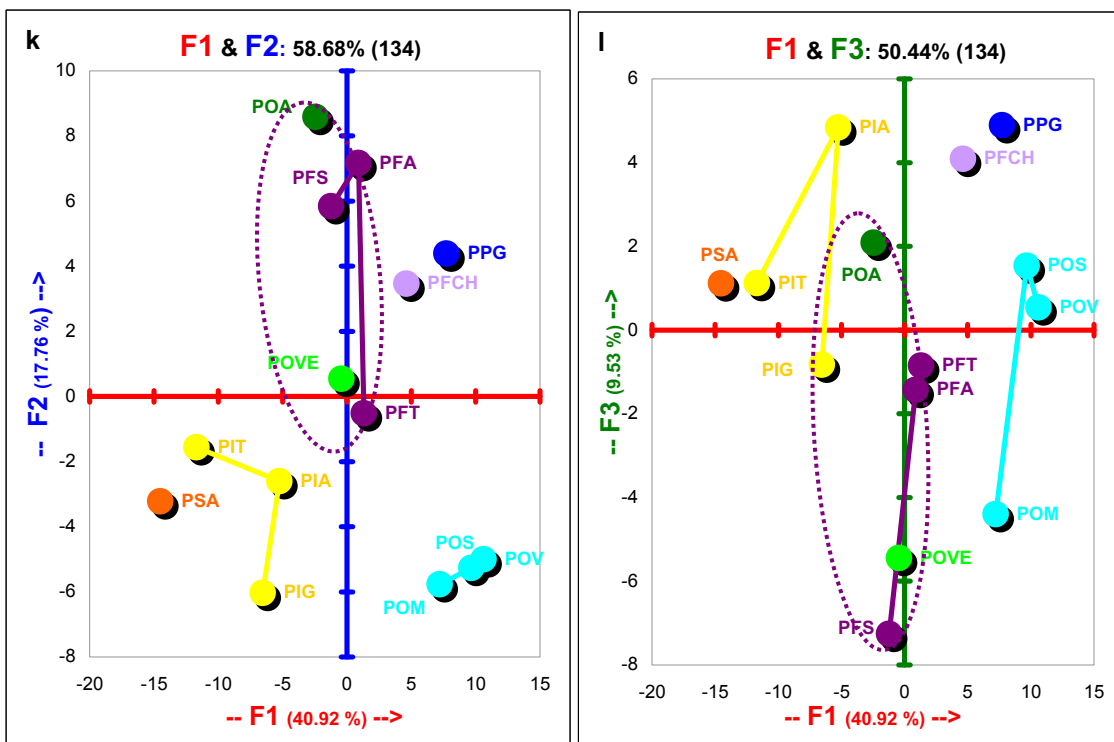


Figura 4.19.-Taxonomía Numérica de macro & micro-caracteres 135 (120+15) y 134 (119+15) sin PG&PA (351 UTOs). Gráficas bidimensionales. En el análisis de 135 la gráfica  $F1&F2$  mantiene la asociación bastante estrecha del complejo PF, no muy alejada de PP-PFCH, las islas occidentales se sitúan muy cercanas entre si y PG en una posición bastante aislada del resto de los taxones. El eje  $F3$  dispersa el conjunto poblacional de PF, acerca la asociación PFCH-PP al complejo PO en el que se distancia PO y acerca a PG y POA a los taxones de las islas occidentales. En el análisis 151 sin PG&PA la gráfica  $F1&F2$  como en análisis anteriores mantiene la dispersión del complejo PF causada por el eje  $F2$ .



- ACP (134) sin PG ni PA

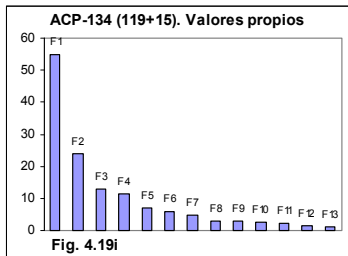
Los análisis de ACP en el conjunto de datos que representa los 134 macro y microcaracteres depurados sin PG ni PA se resuelven con 13 Factores (Tabla 4.10g y Fig.4.19).

Tabla 4.10g. ACP-307x134 (119+15) sin PG & PA. Valores propios y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13
<b>Valores propios</b>	<b>54.826</b>	<b>23.799</b>	<b>12.765</b>	<b>11.258</b>	6.889	5.927	4.812	3.112	2.865	2.680	2.354	1.489	1.224
<b>% varianza</b>	<b>40.915</b>	<b>17.760</b>	<b>9.526</b>	<b>8.402</b>	5.141	4.423	3.591	2.323	2.138	2.000	1.757	1.111	0.913
<b>% Acumulado</b>	<b>40.915</b>	<b>58.675</b>	<b>68.202</b>	<b>76.604</b>	81.745	86.168	89.759	92.081	94.219	96.219	97.976	99.087	100.000

Tanto los *valores propios* como la *varianza acumulada* de los cuatro primeros factores (76.60%) son similares a los de análisis anteriores (ACP-151, 137 sin PG&PA).

Las variables asociadas más importantes (>0.40) a cada uno de los cuatro primeros factores se muestran en la Tabla de contribución de las variables (4.10h) que en el ACP de 134 caracteres, representan las siguientes asociaciones respecto a los *factores* o *ejes*:



**F1 (40.92%): INDIVIDUO:** altura máxima y tallos basales, **FLOR:** apertura y diámetros, **Sépalos, Pétalos** (lg, ancho, forma, posición Ha y naturaleza Pl-Ac-Re), **ratio Pet/Sep, Androceo** (anteras dehiscentes), **Gineceo** (ovario y estigma), **SILICUA** (talla de pedúnculo, estilo, cuernos y lg de apéndice mayor), **SEMILLAS** (contorno del ala y grosor menor del ala), **Anteras indehiscentes, RECURSOS DEL ANDROCEO** (nº de granos); **RECURSOS DEL GINECEO**

(nº de óvulos), **Ratio P/O** y **PAPILAS** (longitud).

**F2 (17.76%): HOJAS, FLOR:** orificio, **Pétalos** (naturaleza On y color Bl-Vi), **SILICUA** (talla de valvas, ratio del cuerno, ancho, nº de divisiones y ang-1& 2 de apéndices), **SEMILLAS** (diámetros) y **PAPILAS** Bo.

**F3 (9.53%): INDIVIDUO:** diámetros y ramificaciones, **FLOR:** diámetros y orificio, **Pétalos** (ancho del limbo y color Rs), **SILICUA** (estilo), **SEMILLAS** (diámetro menor), **POLEN** (diámetros) y **PAPILAS** Y-D.

**F4 (8.40%): PÉTALOS** (posición Ca), **RACIMO, SILICUA** (talla de valvas, lg cuerno y apéndice menor, apéndice intermedio y nº de apéndices), **SEMILLAS** (grosor del ala y forma Cu-R), **PÁPILAS** T-Y.

- En las *representaciones bidimensionales*, la *gráfica F1&F2* (58.68%) como en análisis anteriores mantiene la dispersión del complejo PF causada por el eje F2. Además se sigue manteniendo la cercanía estrecha con la asociación PP-PFCH y un alejamiento de *P. ornata* con respecto a las otros taxones. En la *gráfica F1&F3* (50.44%) el eje F3 dispersa el conjunto poblacional de PF destacando la lejanía de POA. Asimismo, aleja a las poblaciones de PI sucediendo otro tanto con POM (población de PO). Por último, la unión PP-PFCH se acerca a *P. ornata* alejándose del complejo PF (Figs.4.19).

- En las *representaciones tridimensionales*, la *gráfica F1&F2&F3* (68.20%), el eje F3 causa la dispersión del complejo PF, como en ACP anteriores, destacando además la lejanía de POM del resto de poblaciones de *P. ornata*. El eje F4 (67.08%) produce un gran alejamiento de PIA con respecto a sus poblaciones co-específicas (PI) y también se observa un cierto distanciamiento entre PS y PIT (Anexo-Figs.4.19).

## Resultados

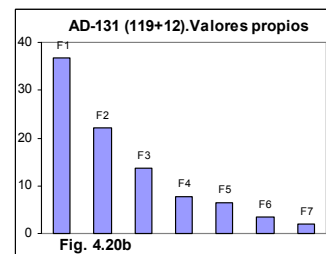
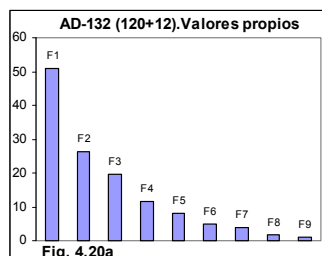
ACP- MACRO & MICRO-CARACTERES sin PG & PA 307x134 (119+15)									
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.805	0.287	-0.436	-0.062	PET_Col_BI	0.246	0.610	0.115	0.032
IND_D1	-0.264	0.103	0.677	-0.323	PET_Col_Vi	-0.392	-0.637	0.417	0.107
IND_d2	-0.440	0.075	0.587	-0.356	PET_Col_Rs	0.565	0.163	-0.606	-0.231
IND_H_ra1	0.497	0.281	-0.560	0.113	ANTL1_L	0.962	-0.121	-0.059	0.089
IND_N* Tb	-0.578	-0.072	0.466	-0.217	ANTL2_L	0.964	-0.113	-0.078	0.071
H1_L	0.458	0.803	0.165	-0.117	ANTL1_Lc	0.932	-0.129	-0.028	0.092
H2_L	0.452	0.733	0.286	-0.130	ANTL2_Lc	0.940	-0.122	-0.038	0.064
H3_L	0.387	0.714	0.379	-0.103	ANTM1_L	0.959	-0.134	-0.084	0.072
h4_L	0.327	0.695	0.370	-0.057	ANTM2_L	0.951	-0.152	-0.100	0.037
h5_L	0.182	0.695	0.382	-0.032	ANTM3_L	0.966	-0.116	-0.080	0.073
ratio_H1	0.290	0.789	-0.271	0.147	ANTM4_L	0.959	-0.145	-0.088	0.064
ratio_H2	0.368	0.803	-0.041	0.104	ANTM1_Lc	0.943	-0.116	-0.076	0.023
ratio_H3	0.412	0.860	0.038	0.090	ANTM2_Lc	0.930	-0.160	-0.085	0.005
ratio_h4	0.336	0.862	0.119	0.043	ANTM3_Lc	0.949	-0.142	-0.078	0.073
ratio_h5	0.163	0.909	0.094	0.064	ANTM4_Lc	0.939	-0.149	-0.084	0.051
Ratio H1_h5_L/A	0.238	0.882	-0.074	-0.041	OV_L	0.761	0.295	0.279	0.237
FI_ANG SEP	-0.918	0.097	0.114	-0.288	ETG_L	0.817	0.064	-0.094	0.256
FI_D1	-0.548	0.280	-0.254	-0.149	ETG_A	0.840	0.081	0.000	0.174
FI_d2	-0.439	0.376	-0.291	-0.096	RAC_L	-0.326	-0.317	0.150	0.718
FI_D1-Cuad	-0.298	0.250	0.832	0.074	F_PED_L	0.577	0.540	0.148	0.093
FI_d2-Cuad	-0.214	0.176	0.884	0.236	F_ratio_VA	0.282	0.480	0.166	0.662
FI_Or_d2	0.233	0.531	0.723	0.047	F1_V_L	0.396	0.476	-0.057	0.648
FI_ratio_Or	0.072	0.908	0.080	0.067	F1_ratio_VA	0.375	0.577	-0.034	0.580
SEPL1_L	0.957	-0.173	0.090	-0.144	F2_V_L	0.340	0.505	-0.338	0.517
SEPL2_L	0.958	-0.170	0.083	-0.143	F2_ratio_VA	0.256	0.634	-0.223	0.457
SEPM1_L	0.956	-0.187	0.083	-0.136	F3_V_L	0.211	0.750	0.003	0.379
SEPM2_L	0.959	-0.179	0.076	-0.131	F3_ratio_VA	0.224	0.728	-0.092	0.386
SEPL1_Ab	0.753	-0.476	0.249	0.038	F_EST_L	0.500	-0.315	-0.367	0.456
SEPL2_Ab	0.776	-0.471	0.187	0.085	F_CU_L	0.532	0.206	-0.174	0.611
SEPL1_Amx	0.801	-0.370	0.174	0.252	F_CU_A	0.686	-0.512	0.255	-0.077
SEPL2_Amx	0.809	-0.350	0.182	0.216	F_ratio_CU	-0.068	0.654	-0.446	0.413
SEPL1_HAmx	0.940	-0.151	0.098	-0.238	F_ACU_MY_L	0.539	-0.111	-0.213	0.527
SEPL2_HAmx	0.942	-0.153	0.086	-0.234	F_ACU_MY_A	0.473	-0.726	0.071	0.071
SEPM1_Ab	0.848	-0.338	0.120	0.067	F_ACU_MN_L	0.462	-0.191	-0.180	0.546
SEPM2_Ab	0.861	-0.309	0.124	0.032	F_ACU_MN_A	0.321	-0.695	0.042	0.172
SEPM1_Amx	0.854	-0.245	0.157	0.227	F_ACU_INT_L	0.041	-0.676	0.291	0.541
SEPM2_Amx	0.846	-0.228	0.110	0.228	F_ACU_NAp	0.316	-0.219	-0.110	0.731
SEPM1_HAmx	0.914	-0.210	0.100	-0.292	F_ACU_NPr	-0.054	-0.490	0.402	-0.343
SEPM2_HAmx	0.906	-0.198	0.117	-0.283	F_ACU_B2-B3	0.259	-0.532	0.506	-0.029
PET1_L	0.928	0.048	0.290	-0.061	F_ACU_MY_NB	-0.021	-0.647	0.293	-0.128
PET2_L	0.928	0.048	0.290	-0.046	F_ACU_MN_NB	-0.133	-0.789	0.019	0.437
PET3_L	0.929	0.055	0.290	-0.059	F_ACU_INT_NB	-0.259	-0.640	0.161	0.319
PET4_L	0.932	0.038	0.285	-0.030	F_ACU_BT	-0.077	-0.882	0.147	0.178
PET1_Uñ_L	0.945	-0.096	0.231	-0.065	F_ACU_ANG1	-0.124	-0.373	-0.117	0.349
PET2_Uñ_L	0.950	-0.082	0.228	-0.058	F_ACU_ANG2	0.025	-0.719	0.120	0.490
PET3_Uñ_L	0.956	-0.092	0.215	-0.059	SEM_P	-0.253	0.589	0.164	0.231
PET4_Uñ_L	0.955	-0.074	0.211	-0.049	SEM_E	0.194	0.554	0.537	-0.435
PET1_Uñ_Ab	0.766	0.434	0.132	-0.151	SEM_Ala_GrMy	-0.391	0.375	0.473	0.506
PET2_Uñ_Ab	0.744	0.318	0.193	0.009	SEM_Ala_GrMn	-0.572	0.048	0.126	0.651
PET3_Uñ_Ab	0.725	0.332	0.184	-0.098	%SEM_F_Cu-Ci	0.421	-0.359	0.194	-0.668
PET4_Uñ_Ab	0.766	0.323	0.171	-0.118	%SEM_F_R-E	-0.339	0.331	0.073	0.595
PET1_Lim_Amx	-0.307	-0.155	0.832	0.270	SEM_Ala_distr	-0.650	0.443	0.279	0.281
PET2_Lim_Amx	-0.189	-0.054	0.890	0.277	Polen_P	0.150	-0.168	-0.413	-0.208
PET3_Lim_Amx	-0.179	-0.086	0.888	0.285	Polen_E	0.157	-0.128	-0.411	-0.176
PET4_Lim_Amx	-0.176	-0.068	0.901	0.267	AntL_ind_L	0.884	-0.104	-0.115	0.094
RATIO_LIM	0.482	0.320	-0.627	0.008	AntL_ind_A	0.573	0.095	0.124	0.134
PET1_Lim_HAmx	0.593	0.414	-0.068	-0.565	AntM_ind_L	0.904	-0.109	-0.154	0.086
PET2_Lim_HAmx	0.655	0.512	0.150	-0.369	AntM_ind_A	0.412	-0.108	0.164	0.335
PET3_Lim_HAmx	0.585	0.492	0.258	-0.463	Nº Grs_AntM	0.909	-0.107	-0.023	0.175
PET4_Lim_HAmx	0.621	0.490	0.184	-0.437	Nº Grs/ FI	0.894	-0.134	-0.026	0.164
ratio_Pet_Sep	-0.928	0.189	0.155	-0.040	Nº Ovus/FI	0.916	-0.058	-0.098	0.282
PET_Ca	0.272	-0.300	0.222	-0.497	Ratio P/O	0.470	-0.132	0.075	0.009
PET_Ha	-0.713	-0.032	0.378	0.104	Pap_L	0.855	0.236	-0.070	-0.286
PET_Pi	-0.647	-0.421	0.038	0.062	Pap_Bo-Bt	0.245	0.343	0.064	-0.336
PET_Ond	-0.462	0.594	0.156	0.118	Pap_T	-0.120	0.191	0.195	0.626
PET_Acan	0.696	-0.293	-0.244	-0.017	Pap_Y	0.289	0.097	0.375	0.212
PET_Rev	0.818	-0.152	0.187	-0.177	Pap_D-Sd	-0.184	-0.289	-0.323	-0.024

**Tabla 4.10h. ACP macro & micro-caracteres sin PG&PA de 307x134 (119+15). Contribución de las variables a los factores.**  
**F1:** INDIVIDUO (altura y tallos), FLOR (apertura y diámetros; Sépalos; Pétalos lg, ancho uña, forma, posición Ha y naturaleza Pl-Ac-Re; ratio Pet/Sep; Anteras dehiscentes; Gineceo), SILICUA (pedúnculo, estilo, cuernos y lg apéndice mayor), SEMILLAS (contorno del ala), Anteras indehiscentes, RECURSOS del ANDROCEO y GINECEO (nº de granos, nº de óvulos), Ratio P/O, PAPILAS (lg). **F2:** HOJAS, FLOR (orificio, Pétalos naturaleza On y color Bi-Vi), SILICUA (valvas; ratio Cu; apéndices ancho, nº divisiones y ang-1&2), SEMILLAS (diámetro) y PAPILAS Bo. **F3:** INDIVIDUO (diámetros y ramificaciones), FLOR (diámetros y orificio; Pétalos ancho limbo y color Rs), SEMILLAS (diámetro menor), POLEN (diámetros) y PAPILAS Y-D. **F4:** PÉTALOS (posición Ca), RACIMO, SILICUA (valvas, lg apéndice menor y nº apéndices), SEMILLAS (grosor del ala y forma Cu-R), PAPILAS T.

### 4.3.11. Depuración de macro y micro-caracteres. Análisis Discriminante (132 y 131)

La matriz 132 (120+12) procede de la depuración de 6 caracteres macro-morfológicos de la matriz 141 (126+15) que se despoja a continuación de tres caracteres micro-morfológicos (*AntL\_ind\_A*, *AntM\_ind\_A* y *Ratio P/O*) y se convierte en la matriz 132 (120+12).

El modelo de AD de 132 macro y micro-caracteres



depurados se resuelve con 9 Factores (Tabla 4.11a y Fig.4.20a). Los *valores propios* en esta matriz son ligeramente más bajos que en los *AD-152*, *AD-141* y *138* aunque la varianza acumulada de los cuatro primeros factores que alcanza el 84.62% en la matriz de 132 caracteres, presenta valores similares a los análisis anteriores

En el *AD de 132 macro y micro-caracteres* los grupos de variables más importantes asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores (con carga factorial >0.4) se muestran en la Tabla de contribución de las variables (Anexo 4.2), Tabla 4.16 resumen de Factores y Caracteres asociados. En el AD-132, la depuración de 20 caracteres mantiene las mismas asociaciones de poblaciones y taxones del AD-152, 141 y 138 y 135 como se pone de manifiesto en la Tabla 4.14 resumen de Análisis Discriminante y Anexo 4.2.

Tabla 4.11a. AD-351x132 (120+12). Valores propios y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9
Valores propios	50.722	26.489	19.717	11.496	7.973	4.919	3.984	1.631	1.202
% de varianza	39.585	20.673	15.388	8.972	6.222	3.839	3.109	1.273	0.938
% Acumulado	39.585	60.258	75.646	84.618	90.840	94.679	97.788	99.062	100.000

Tabla 4.11b. AD 307x131 (119+12) sin PG & PA. Valores propios y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valores propios	36.853	22.090	13.726	7.730	6.404	3.587	1.999
% de varianza	39.889	23.910	14.856	8.367	6.932	3.882	2.164
% Acumulado	39.889	63.799	78.655	87.022	93.954	97.836	100.000

Al quitar PG y PA como grupos extremos ya diferenciados, el modelo de AD del conjunto de 132 macro y micro-caracteres (que no admite la variable de pétalo horizontal bajo) configura la matriz de 131 (119+12) que se resuelve con 7 Factores (Tabla 4.11b y Fig.4.20b).

En el *AD de 131 macro y micro caracteres sin PG&PA*, las variables asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores se muestran en la Tablas de contribución de las variables (Anexo 4.2) y Tabla 4.16 resumen de *Factores y Caracteres asociados* y representan los siguientes grupos de variables en cada *eje* o *factor*. En la *representación gráfica* los distintos ejes, mantienen prácticamente las mismas asociaciones de poblaciones y taxones de AD anteriores (Tabla 4.14 resumen de Análisis Discriminante y Anexo 4.2).

### 4.3.11. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (132 y 131)

Los valores poblacionales (16 OTUs) del nivel individuo (351x132) dan resultados similares a los anteriores aunque con algunas diferencias que se observan de manera

especial en los *fenogramas* y que quedan reflejados de forma complementaria por los análisis de ordenación (MDS-NM y ACP).

En todos los análisis (UPGMA, MDS-NM y ACP) se observa que el complejo PF se resuelve con mismas las agrupaciones (PFA-POA, PFT y PFS-POVE) que análisis anteriores (UPGMA-135) aunque a diferencia del anterior, la agrupación PFCH-PP acompaña al complejo PF (Tabla 4.16 resumen de Factores y caracteres asociados, Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica y Anexo 4.2).

Las agrupaciones eliminando a PG&PA son prácticamente las mismas que el análisis anterior de 351x131, aunque se observa un aumento de las distancias Euclideas que se refleja en una menor resolución (Tabla 4.16 resumen de Factores y caracteres asociados, Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica y Anexo 4.2).

#### 4.3.12. Correlaciones y Depuración de caracteres. Análisis Discriminantes (125 y 124)

Para esta depuración de caracteres se parte del total de 171 caracteres morfológicos (vegetativos y reproductivos) teniendo en cuenta los resultados del análisis de correlación (Spearman) en el que solo se consideran para su eliminación los coeficientes ( $r$ ) que superan el 0.760 en el nivel de significación  $\alpha=0.05$ . Se tiene en cuenta además los caracteres del análisis discriminante de macro & micro-caracteres AD-152 (137+15) cuyo peso (*factor loading*) supera el 0.3.

Se construye así una nueva MATRIZ-125 ligeramente diferente a la Matriz-152 que está integrada por 125 caracteres (113 macro y 12 micro-caracteres):

(i) De los 113 macro-caracteres, 11 no se encuentran presentes en la Matriz-152 y están referidos a los grupos de las hojas (ancho) y valvas: *H1\_A-h5\_A* (5), *H\_A* (1), *Ratio H\_L/A* (1), *F1\_V\_A- F3\_V\_A* (3) y *F\_Valva\_A* (1). En ambos grupos (hojas y valvas) teniendo en cuenta la correlación de variables, se sustituye las longitudes por los anchos, también un carácter vegetativo (*IND\_d2*) con peso de 0.417 y cuatro que pertenecen a los sépalos (*SEP\_Ab*) con pesos de hasta 0.627, aunque en realidad hay que destacar que se sustituyen caracteres con pesos a tener en cuenta (0.66-0.30).

(ii) El resto de los caracteres de la MATRIZ-125 son los de la Matriz 152 en la que se han eliminado 25 CARACTERES de los cuales 17 pertenecen a la flor: *PET\_Uñ\_Ab* (4), *PET\_Uñ\_Aa* (4), *PET\_Ca* (1), *PET\_Pi* (1), *EST\_Fi\_L* (6), *ETL\_L* (1), cinco al fruto: *RAC\_PED\_L* (1), *F\_ACU\_NB* (3), *F\_ACU\_ANG3* (1) con pesos de hasta 0.409 y tres a los recursos del androceo y gineceo: *Ant\_ind\_A* (2), *Ratio P/O* (1) con pesos bajos <0.4.

El nuevo modelo de AD 125 (113+12) se resuelve con 9 Factores (Tablas 4.12a y Fig.4.21a). Aunque no se superan los valores propios del AD-152 (56.60 en la Tabla 4.7a), si que superan los porcentajes de varianza acumulada de los cuatro primeros factores que del 83.36% suben al 84.49%.

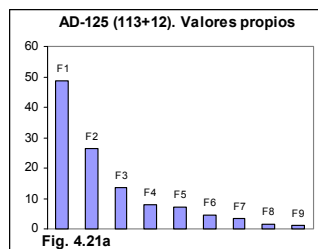
Tabla 4.12a. AD-351x125 (113+12). Valores propios y porcentaje de varianza									
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9
Valores propios	48.686	26.262	13.579	7.958	7.287	4.556	3.236	1.633	1.005
% de varianza	42.631	22.996	11.891	6.969	6.381	3.990	2.834	1.430	0.880
% Acumulado	42.631	65.627	77.518	84.487	90.867	94.857	97.691	99.120	100.000

Las variables asociadas más importantes (>0.40) a cada uno de los cuatro primeros factores se muestran en la Tabla 4.21b de contribución de las variables que representan las siguientes asociaciones respecto a los *factores* o *ejes*:

AD- MACRO & MICRO-CARACTERES 351x125 (113+12)									
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.115	0.275	0.174	-0.262	PET_Col_Rs	0.267	0.128	0.125	-0.005
IND_D1	-0.201	0.207	0.345	-0.080	ANTL1_L	0.820	0.104	-0.114	-0.150
IND_NºTb	-0.253	-0.021	0.013	0.092	ANTL2_L	0.814	0.101	-0.117	-0.152
IND_H_ra1	0.339	0.266	0.146	-0.002	ANTL1_Lc	0.790	0.107	-0.048	-0.136
H1_A	-0.051	-0.164	0.048	0.059	ANTL2_Lc	0.782	0.101	-0.026	-0.142
H2_A	0.051	-0.158	0.139	0.072	ANTM1_L	0.819	0.125	-0.091	-0.155
H3_A	-0.064	-0.260	0.003	0.025	ANTM2_L	0.821	0.115	-0.097	-0.136
h4_A	-0.025	-0.304	0.032	0.135	ANTM3_L	0.821	0.121	-0.085	-0.173
h5_A	0.028	-0.208	-0.106	0.091	ANTM4_L	0.821	0.124	-0.107	-0.144
ratio_H1	0.005	0.404	0.106	-0.236	ANTM1_Lc	0.839	0.124	-0.039	-0.145
ratio_H2	-0.039	0.386	0.044	-0.343	ANTM2_Lc	0.838	0.106	-0.043	-0.119
ratio_H3	0.026	0.437	0.268	-0.261	ANTM3_Lc	0.823	0.116	-0.054	-0.151
ratio_h4	-0.035	0.432	0.284	-0.283	ANTM4_Lc	0.840	0.103	-0.053	-0.129
ratio_h5	-0.179	0.268	0.350	-0.237	OV_L	0.229	0.301	-0.075	-0.279
Ratio H1_h5_L/A	-0.022	0.506	0.148	-0.275	ETG_L	0.297	0.167	-0.152	-0.101
Ratio H_L/A	0.008	0.410	0.186	-0.311	ETG_A	0.368	0.053	-0.132	-0.135
H_A	-0.004	-0.256	0.046	0.073	RAC_L	-0.317	-0.048	-0.068	0.115
FI_ANG SEP	-0.657	0.157	0.101	0.110	F_PED_L	-0.050	0.418	-0.163	-0.113
FI_D1	-0.333	0.170	0.053	0.038	F_Valva_A	-0.026	-0.047	-0.071	0.023
FI_d2	-0.309	0.176	0.065	0.004	F_ratio_VA	-0.029	0.356	0.076	-0.063
FI_D1-Cuad	-0.343	0.230	0.110	-0.081	F1_V_A	0.035	-0.076	-0.122	0.068
FI_d2-Cuad	-0.230	0.090	0.153	-0.161	F1_ratio_VA	0.015	0.572	0.058	-0.133
FI_Or_D1	-0.286	0.350	0.096	-0.173	F2_V_A	0.073	-0.083	-0.136	0.061
FI_Or_d2	-0.211	0.353	0.178	-0.195	F2_ratio_VA	-0.087	0.645	0.161	-0.063
FI_ratio_Or	-0.226	0.184	0.161	-0.083	F3_V_A	0.092	-0.212	0.052	-0.029
SEPL1_L	0.732	0.140	-0.185	-0.223	F3_ratio_VA	-0.078	0.385	0.145	-0.101
SEPL2_L	0.732	0.136	-0.182	-0.224	F_EST_L	0.279	-0.018	0.027	0.117
SEPM1_L	0.732	0.144	-0.181	-0.220	F_CU_L	0.201	-0.011	0.062	-0.081
SEPM2_L	0.728	0.143	-0.180	-0.225	F_CU_A	0.256	-0.130	-0.090	-0.088
SEPL1_Amxa	0.532	0.051	-0.253	-0.174	F_ratio_CU	-0.179	0.262	0.092	0.041
SEPL2_Amxa	0.534	0.030	-0.244	-0.198	F_ACU_MY_L	0.256	-0.195	-0.078	-0.077
SEPL1_HAmx	0.695	0.132	-0.089	-0.216	F_ACU_MY_A	0.429	-0.379	-0.096	-0.054
SEPL2_HAmx	0.689	0.125	-0.105	-0.239	F_ACU_MN_L	0.206	-0.208	-0.115	-0.068
SEPM1_Amxa	0.561	0.085	-0.170	-0.232	F_ACU_MN_A	0.365	-0.410	-0.156	-0.046
SEPM2_Amxa	0.551	0.094	-0.260	-0.246	F_ACU_INT_L	0.095	-0.150	-0.102	0.062
SEPM1_HAmx	0.653	0.148	-0.124	-0.204	F_ACU_INT_A	0.103	-0.161	-0.123	0.067
SEPM2_HAmx	0.677	0.143	-0.057	-0.196	F_ACU_NAp	0.245	-0.331	0.015	-0.029
PET1_L	0.404	0.249	-0.110	-0.285	F_ACU_NPr	0.170	-0.110	0.166	-0.062
PET2_L	0.406	0.245	-0.114	-0.286	F_ACU_B2-B3	0.200	-0.042	0.105	-0.096
PET3_L	0.415	0.247	-0.110	-0.287	F_ACU_BT	0.324	-0.454	0.034	0.028
PET4_L	0.426	0.250	-0.136	-0.276	F_ACU_ANG1	0.304	-0.452	-0.080	0.062
PET1_Uñ_L	0.602	0.190	-0.032	-0.243	F_ACU_ANG2	0.110	-0.155	-0.149	0.059
PET2_Uñ_L	0.602	0.197	-0.035	-0.239	SEM_P	-0.344	0.233	0.212	-0.037
PET3_Uñ_L	0.603	0.174	-0.022	-0.240	SEM_E	0.008	0.238	0.184	-0.249
PET4_Uñ_L	0.598	0.186	-0.029	-0.246	SEM_Ala_GrMy	-0.426	0.483	-0.081	0.035
PET1_Lim_AmX	-0.315	0.062	0.234	-0.082	SEM_Ala_GrMn	-0.320	0.260	-0.114	0.089
PET2_Lim_AmX	-0.319	0.053	0.123	-0.222	SEM_F_T-Co	0.081	-0.008	0.010	0.073
PET3_Lim_AmX	-0.329	0.060	0.148	-0.201	SEM_F_Cu-Ci	-0.333	0.110	0.050	0.007
PET4_Lim_AmX	-0.323	0.051	0.115	-0.215	SEM_F_R-E	0.258	-0.066	-0.031	-0.064
RATIO_LIM	0.179	0.073	-0.092	-0.037	SEM_Ala_distr	-0.266	0.082	0.068	0.030
PET1_Lim_HAmx	0.118	0.323	0.071	-0.058	Polen_P	0.215	-0.322	-0.032	0.167
PET2_Lim_HAmx	0.093	0.318	0.077	-0.196	Polen_E	0.212	-0.330	-0.009	0.152
PET3_Lim_HAmx	0.087	0.311	0.067	-0.219	AntL_ind_L	0.691	0.135	-0.062	-0.217
PET4_Lim_HAmx	0.094	0.331	0.071	-0.172	AntM_ind_L	0.693	0.162	-0.108	-0.213
ratio_Pet_Sep	-0.764	0.025	0.063	0.139	Nº Grs_AntM	0.620	-0.018	-0.267	-0.187
PET_Le	0.173	-0.142	0.186	0.004	Nº Grs/ FI	0.629	-0.031	-0.288	-0.169
PET_Hb	-0.476	0.661	-0.174	0.097	Nº Ovus/FI	0.535	0.180	-0.133	-0.124
PET_Ha	0.054	-0.396	0.133	0.056	Pap_Lt	0.485	0.366	-0.072	-0.240
PET_Ond	-0.685	0.429	-0.031	-0.087	Pap_Bo-Bt	0.457	0.422	-0.398	0.020
PET_Acan	0.438	-0.158	0.030	0.028	Pap_T	-0.440	0.473	-0.142	0.293
PET_Rev	0.304	0.036	-0.067	-0.181	Pap_Y	-0.109	0.798	0.013	0.177
PET_Col_BI	-0.233	0.255	-0.218	-0.244	Pap_D-Sd	-0.033	-0.567	0.547	0.084
PET_Col_Vi	0.097	-0.246	0.018	0.126					

**Tabla 4.12b. Análisis Discriminante de macro y micro-caracteres depurados 125 (113+12). Contribución de las variables a los factores. F1:** FLOR (apertura; Sépalos; Pétalos lg, y naturaleza On-Ac; *Ratio* Pet/Sep; Anteras dehiscentes; Estigma), SI LICUA (ancho de apéndices), Anteras indehiscentes, RECURSOS del ANDROCEO y GINECEO (nº granos, nº óvulos), PAPILAS ESTIGMÁTICAS (lg y formas Bo). **F2:** INDIVIDUO (altura), HOJAS (*ratios*), FLOR (orificio; Pétalos fo rma, posición H b-Ha y color BI), SI LICUA (p edúnculo, *ratios* valvas, apéndices a ncho, nº divisiones y án g-1), SEMILLAS (g rosor ma yor ala), POLEN (diámetros), PAPILAS Y-D). **F3:** INDIVIDUO (diámetro mayor), PAPILAS D. **F4:** PÉTALOS (ancho de limbo), GINECEO (ovario).

**F1 (42.63%):** FLOR: apertura, Sépalos, Pétalos (lg, posición Hb y naturaleza On-Ac), Ratio Pet/Sep, Androceo (anteras dehiscentes), Gineceo (ancho del estigma), SILICUA (ancho de apéndices), SEMILLAS (diámetro mayor y grosor mayor del ala), Anteras indehiscentes y RECURSOS DEL ANDROCEO (nº de granos), RECURSOS DEL GINECEO (nº de óvulos) y PAPILAS ESTIGMÁTICAS (lg y formas Bo-T).



**F2 (23.00%):** INDIVIDUO: altura máxima, HOJAS (ratios), FLOR: orificio, Pétalos (forma, posición Hb-Ha y color Bl del limbo), SILICUA (lg pedúnculo, ratios de valvas, ancho, nº de divisiones y áng-1 de apéndices), SEMILLAS (grosor mayor del ala), POLEN (diámetros) y PAPILAS Bo-T-Y-D).

**F3 (11.89%):** INDIVIDUO: diámetro mayor y PAPILAS D.

**F4 (6.97%):** HOJAS (ratios), PÉTALOS (ancho de limbo), GINECEO (ovario) y PAPILA T.

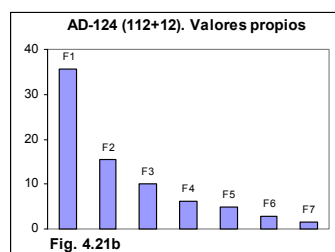
- En la gráfica F1&F2 (65.63%) se discriminan en posición muy aislada a PG y PA, no tan aislada a PP, PO y diferencia al complejo PF junto con POA y POVE frente al resto de los taxones que quedan sin discriminar. En la gráfica F1&F3 (54.52%), el eje F3 discrimina en posición muy aislada a PFCH y PA y en una posición no tan aislada a PP y PO. En la gráfica F1&F4 (49.60%) de la varianza el eje F4 discrimina fuertemente a PFCH y además se discrimina con menos intensidad PF, POA, PG y PA (Figs.4.21).

#### 4.3.12.1. Macro y micro-caracteres sin PG&PA. Análisis Discriminantes (124)

Al quitar PG y PA como grupos ya diferenciados, en las matrices de 307 UTOs los caracteres se reducen a 124 (ya que no se admite la variable de pétalo horizontal bajo exclusiva de PG) y también se resuelve mejor que el anterior con solo 7 Factores (Tabla 4.12c y Fig.4.21b). Los valores propios disminuyen sin embargo la varianza acumulada de los cuatro primeros factores explica el 87.82% de la varianza discriminatoria, superando al análisis anterior.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valores	35.742	15.526	10.105	6.113	4.865	2.949	1.549
% de varianza	46.509	20.203	13.150	7.955	6.330	3.838	2.016
% Acumulado	46.509	66.712	79.862	87.816	94.146	97.984	100.000

Los grupos de variables asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores se muestran en la Tabla 4.12d y que señalan las siguientes asociaciones respecto a los factores:



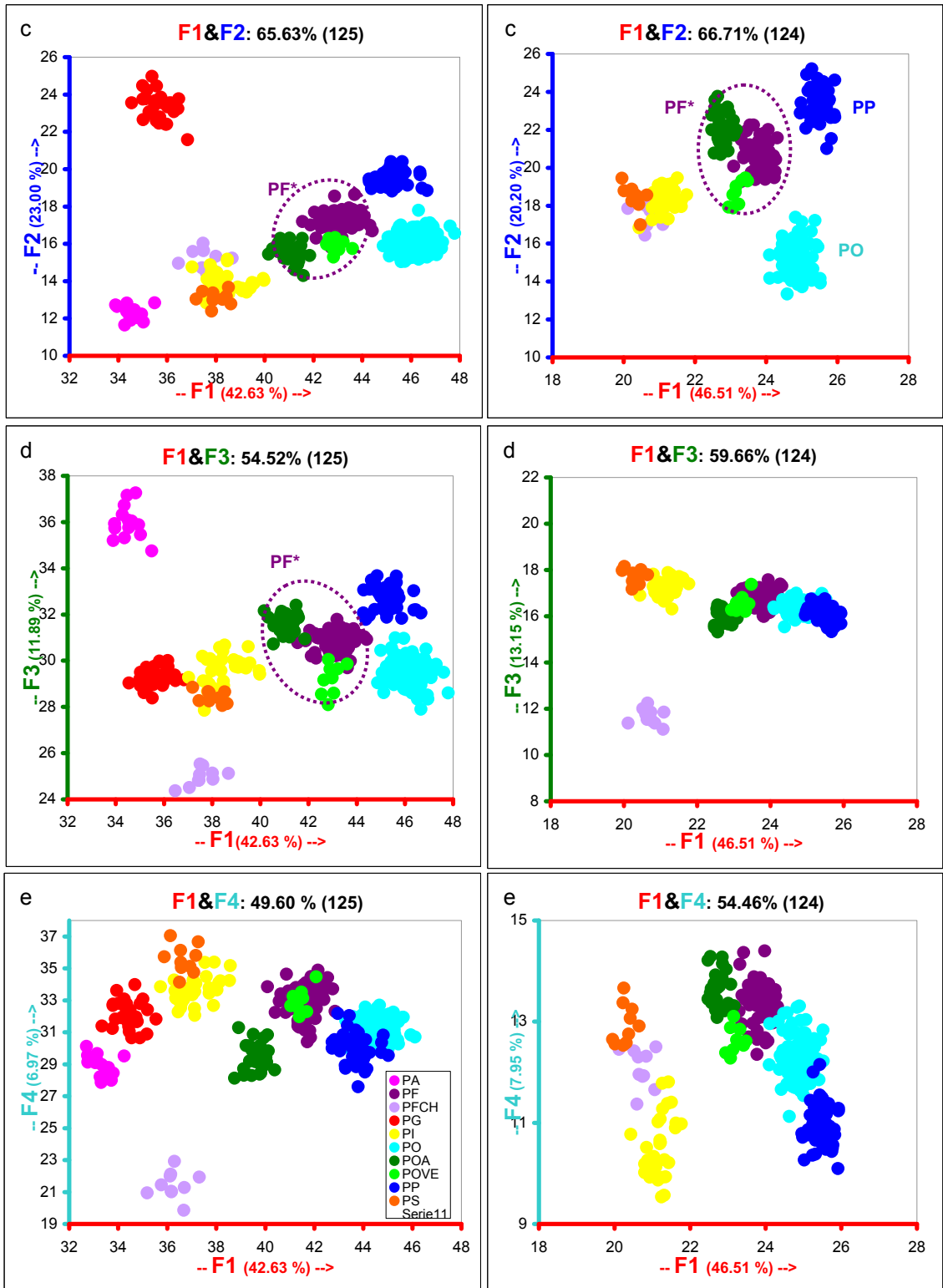
**F1 (46.51%):** INDIVIDUO: altura máxima y ramificaciones, FLOR: apertura, Sépalos, Pétalos (lg y naturaleza On), Ratio Pet/Sep, Androceo (anteras dehiscentes), Anteras indehiscentes y RECURSOS DEL ANDROCEO (nº granos), RECURSOS DEL GINECEO (nº de óvulos) y PAPILAS ESTIGMÁTICAS (lg y formas Bo-Y).

**F2 (20.20%):** INDIVIDUO: diámetro mayor, HOJAS (ancho y ratios), FLOR: orificio, Pétalos (naturaleza On-Ac), SILICUA (ratios de valvas, ratio de cuerno, ancho y nº de divisiones de apéndices), SEMILLAS (diámetros), RECURSOS DEL ANDROCEO (nº de granos) y PAPILAS Y.

**F3 (13.15%):** PÉTALOS (color Bl del limbo), GINECEO (ovario) y PAPILAS D.

**F4 (7.95%):** PÉTALOS (ancho y color Vi del limbo), SILICUA (ratio valvas, nº protuberancias y bifurcaciones de apéndices), POLEN (diámetros) y PAPILA Bo.

**ANÁLISIS DISCRIMINANTE MACRO-CARACTERES: 125 (113+12) y 124 (112+12)**



**Figura 4.21.- Análisis Discriminante de macro & micro-caracteres 125 (113+12) y 124 (112+12). Gráficas de factores y variables (351-307 UTOs).** En el AD-125 la gráfica F1&F2 discrimina en posición muy aislada a PG y PA, no tan aislada a PP y PO y diferencia al complejo PF junto con POA y POVE; el eje F3 discrimina en posición muy aislada a PFCH y PA; el eje F4 discrimina fuertemente a PFCH. El AD-124 sin PG&PA el eje F2 discrimina en posición aislada PO y PP, el complejo PF se mantiene unido a POA y POVE; el eje F3 discrimina fuertemente a PFCH y el eje F4 diferencia a PS, PFCH y PI del resto de los taxones que se quedan sin diferenciar.

Resultados

AD- MACRO & MICRO-CARACTERES sin PG&PA 307x124 (112+12)									
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.541	-0.086	-0.250	0.151	PET_Col_Rs	0.323	0.054	0.016	0.205
IND_D1	0.087	0.334	0.032	-0.228	ANTL1_L	0.735	-0.272	-0.178	-0.102
IND_N°Tb	-0.243	0.062	0.119	0.039	ANTL2_L	0.726	-0.276	-0.180	-0.083
IND_H_ra1	0.426	0.160	0.000	-0.059	ANTL1_Lc	0.726	-0.217	-0.134	-0.135
H1_A	0.024	-0.325	0.161	0.038	ANTL2_Lc	0.731	-0.218	-0.132	-0.120
H2_A	0.090	-0.171	0.172	0.043	ANTM1_L	0.757	-0.280	-0.167	-0.130
H3_A	-0.072	-0.309	0.098	0.093	ANTM2_L	0.752	-0.287	-0.149	-0.109
h4_A	-0.063	-0.320	0.217	-0.025	ANTM3_L	0.762	-0.274	-0.186	-0.124
h5_A	-0.021	-0.385	0.132	-0.102	ANTM4_L	0.751	-0.282	-0.165	-0.129
ratio_H1	0.151	0.502	-0.310	0.114	ANTM1_Lc	0.788	-0.240	-0.138	-0.141
ratio_H2	0.125	0.396	-0.408	0.122	ANTM2_Lc	0.777	-0.249	-0.111	-0.137
ratio_H3	0.250	0.550	-0.255	0.098	ANTM3_Lc	0.769	-0.258	-0.149	-0.171
ratio_h4	0.200	0.595	-0.273	0.156	ANTM4_Lc	0.776	-0.252	-0.128	-0.165
ratio_h5	0.045	0.584	-0.191	0.267	OV_L	0.276	0.091	-0.311	-0.080
Ratio H1_h5_L/A	0.145	0.662	-0.344	0.200	ETG_L	0.264	-0.096	-0.158	0.031
Ratio H_L/A	0.174	0.560	-0.340	0.134	ETG_A	0.234	-0.066	-0.180	0.055
H_A	0.020	-0.374	0.180	0.064	RAC_L	-0.254	-0.190	0.149	-0.267
FI_ANG SEP	-0.475	0.278	0.147	0.040	F_PED_L	0.118	0.086	-0.223	0.040
FI_D1	-0.164	0.172	0.041	-0.004	F_Valva_A	-0.053	-0.098	0.012	0.083
FI_d2	-0.123	0.175	0.001	-0.016	F_ratio_VA	0.149	0.269	-0.076	-0.218
FI_D1-Cuad	-0.145	0.297	-0.063	-0.096	F1_V_A	-0.005	-0.234	0.055	0.003
FI_d2-Cuad	-0.104	0.260	-0.115	-0.212	F1_ratio_VA	0.274	0.384	-0.184	-0.254
FI_Or_D1	-0.031	0.359	-0.198	-0.140	F2_V_A	0.026	-0.274	0.050	0.003
FI_Or_d2	0.082	0.353	-0.182	-0.050	F2_ratio_VA	0.263	0.543	-0.101	-0.196
FI_ratio_Or	-0.020	0.267	-0.079	0.172	F3_V_A	-0.052	0.004	0.007	-0.041
SEPL1_L	0.663	-0.359	-0.255	-0.097	F3_ratio_VA	0.133	0.419	-0.131	-0.075
SEPL2_L	0.662	-0.362	-0.254	-0.094	F_EST_L	0.262	-0.143	0.119	-0.111
SEPM1_L	0.667	-0.359	-0.249	-0.115	F_CU_L	0.135	0.083	-0.068	-0.152
SEPM2_L	0.665	-0.362	-0.253	-0.109	F_CU_A	0.133	-0.220	-0.075	-0.079
SEPL1_Amxa	0.401	-0.354	-0.226	-0.283	F_ratio_CU	-0.010	0.288	0.019	0.032
SEPL2_Amxa	0.395	-0.352	-0.243	-0.252	F_ACU_MY_L	0.074	-0.155	-0.086	-0.039
SEPL1_HAmx	0.641	-0.257	-0.214	-0.105	F_ACU_MY_A	0.126	-0.334	-0.034	-0.137
SEPL2_HAmx	0.632	-0.275	-0.243	-0.098	F_ACU_MN_L	0.024	-0.190	-0.085	-0.020
SEPM1_Amxa	0.461	-0.262	-0.257	-0.302	F_ACU_MN_A	0.039	-0.387	-0.044	-0.119
SEPM2_Amxa	0.430	-0.316	-0.308	-0.273	F_ACU_INT_L	-0.007	-0.237	0.072	-0.151
SEPM1_HAmx	0.607	-0.287	-0.210	-0.090	F_ACU_INT_A	-0.010	-0.261	0.070	-0.130
SEPM2_HAmx	0.641	-0.245	-0.180	-0.095	F_ACU_NAp	0.019	-0.131	-0.004	-0.079
PET1_L	0.445	-0.136	-0.300	-0.077	F_ACU_NPr	0.147	0.028	0.017	-0.291
PET2_L	0.441	-0.138	-0.301	-0.082	F_ACU_B2-B3	0.185	-0.011	-0.035	-0.335
PET3_L	0.451	-0.132	-0.304	-0.076	F_ACU_BT	0.041	-0.251	0.104	-0.207
PET4_L	0.451	-0.151	-0.302	-0.081	F_ACU_ANG1	-0.105	-0.176	0.061	0.028
PET1_Uñ_L	0.590	-0.132	-0.235	-0.134	F_ACU_ANG2	-0.017	-0.254	0.048	-0.098
PET2_Uñ_L	0.590	-0.130	-0.232	-0.127	SEM_P	-0.077	0.342	-0.006	-0.042
PET3_Uñ_L	0.587	-0.130	-0.229	-0.138	SEM_E	0.138	0.362	-0.219	-0.101
PET4_Uñ_L	0.580	-0.114	-0.241	-0.136	SEM_Ala_GrMy	-0.114	0.176	-0.044	-0.114
PET1_Lim_Amx	-0.120	0.235	0.001	-0.431	SEM_Ala_GrMn	-0.174	0.065	0.026	-0.067
PET2_Lim_Amx	-0.167	0.201	-0.183	-0.414	SEM_F_T-Co	0.053	-0.006	0.065	-0.014
PET3_Lim_Amx	-0.150	0.192	-0.152	-0.412	SEM_F_Cu-Ci	-0.180	0.129	0.005	0.052
PET4_Lim_Amx	-0.169	0.186	-0.177	-0.395	SEM_F_R-E	0.143	-0.074	-0.054	-0.040
RATIO_LIM	0.212	-0.214	-0.055	0.343	SEM_Ala_distr	-0.163	0.178	0.026	0.028
PET1_Lim_HAmx	0.276	0.152	-0.065	0.100	Polen_P	-0.005	-0.205	0.164	0.467
PET2_Lim_HAmx	0.243	0.212	-0.203	0.032	Polen_E	-0.002	-0.196	0.163	0.461
PET3_Lim_HAmx	0.238	0.202	-0.225	0.008	AntL_ind_L	0.672	-0.295	-0.204	0.003
PET4_Lim_HAmx	0.243	0.228	-0.184	0.047	AntM_ind_L	0.669	-0.308	-0.222	0.009
ratio_Pet_Sep	-0.697	0.378	0.145	0.090	N° Grs_AntM	0.440	-0.408	-0.253	0.025
PET_Le	0.167	-0.032	0.078	0.026	N° Grs/FI	0.445	-0.458	-0.236	0.040
PET_Ha	-0.266	0.202	0.115	-0.038	N° Ovus/FI	0.487	-0.185	-0.157	-0.156
PET_Ond	-0.421	0.391	-0.224	0.075	Pap_Lt	0.567	-0.026	-0.285	0.083
PET_Acan	0.319	-0.256	0.080	0.058	Pap_Bo-Bt	0.361	0.047	-0.206	0.389
PET_Rev	0.256	-0.125	-0.179	-0.110	Pap_T	-0.189	0.119	0.224	0.072
PET_Col_BI	-0.129	0.081	-0.392	0.353	Pap_Y	0.437	0.291	0.126	-0.136
PET_Col_Vi	-0.045	-0.170	0.202	-0.556	Pap_D-Sd	-0.037	0.012	0.437	-0.172

Tabla 4.12d. Análisis Discriminante de macro & micro-caracteres depurados sin PG&PA 307x124 (112+12). Contribución de las variables a los factores. F1: INDIVIDUO (altura y ramificaciones), FLOR (apertura; Sépalos; Pétalos lg y naturaleza On; Ratio Pet/Sep; Anteras dehiscentes, Anteras indehiscentes, RECURSOS del ANDROCEO y GINECEO (n° granos, n° óvulos), PAPILAS (lg y formas Y). F2: INDIVIDUO (diámetro mayor), HOJAS (ancho y ratios), FLOR (orificio, Pétalos naturaleza Ac), SILICUA (ratios de valvas, ratio Cu, apéndices ancho y n° de divisiones), SEMILLAS (diámetros), RECURSOS DEL ANDROCEO (n° de granos). F3: PÉTALOS (color BI), GINECEO (ovario), PAPILAS D. F4: PÉTALOS (ancho y color Vi del limbo), SILICUA (n° protuberancias y bifurcaciones de apéndices), POLEN (diámetros) y PAPILA Bo.



- En la gráfica de 124x307, los factores *F1&F2* que representa el 66.71% de la varianza acumulada, discriminan en posición aislada PO y en posición no tan aislada PP del resto de los taxones y poblaciones, el complejo PF se mantiene unido a POA y POVE. En la gráfica *F1&F3* que representa el 59.66% de la varianza acumulada, el eje F3 discrimina fuertemente a PFCH del resto de taxones y poblaciones. Y en la gráfica *F1&F4* que representa el 54.46% de la varianza acumulada, el eje F4 diferencia a PS, PFCH y PI del resto de los taxones que se quedan sin diferenciar (Figs.4.21).

#### 4.3.13. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (125 y 124)

- *Fenogramas de distancias Euclideas (125)*

El UPGMA-125 ( $r=0.776$ ) es muy similar al UPGMA-144 aunque el complejo PF se agrupa con ligeras diferencias (PFT-POA y PFS-POVE, PFA) de la misma forma, se mantiene la unión de PP-PFCH con el complejo PF (Figs.4.21).

- *MDS-NM (125)*

Los análisis de Proximidad (MDS-NM) en la matriz de 125 caracteres depurados se resuelven con un índice de distorsión considerado casi perfecto (Stress: 0.046) y justifican, los cambios ocurridos en los *fenogramas*. En su gráfica se observa la estrecha afinidad de las dos poblaciones sin adscripción taxonómica, POA y POVE al complejo PF y se pone de manifiesto la cercanía entre PFCH y PP, observándose asimismo su posición intermedia entre el complejo PF y PO (Figs.4.21).

- *ACP (125)*

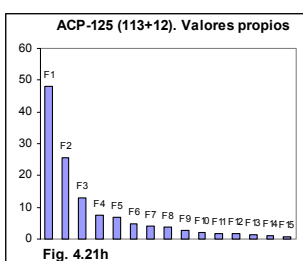
Los análisis de ACP en el conjunto de datos que representa los 125 macro y micro-caracteres depurados se resuelve con 15 Factores (Tabla 4.12e y Figs.4.21), se produce un ligero descenso de los valores propios con respecto a los ACP anteriores aunque la varianza acumulada es similar (75.27%).

Tabla 4.12e. ACP-351x125 (113+12). Valores propios (eigen values) y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15
<b>Valores propios</b>	<b>48.229</b>	<b>25.499</b>	<b>12.866</b>	<b>7.495</b>	6.921	4.788	4.008	3.752	2.630	2.161	1.825	1.640	1.324	1.027	0.836
<b>% varianza</b>	<b>38.584</b>	<b>20.399</b>	<b>10.292</b>	<b>5.996</b>	5.536	3.830	3.207	3.002	2.104	1.729	1.460	1.312	1.059	0.822	0.669
<b>% Acumulado</b>	<b>38.584</b>	<b>58.983</b>	<b>69.28</b>	<b>75.271</b>	80.807	84.638	87.844	90.846	92.950	94.679	96.139	97.451	98.510	99.331	100.000

Las variables asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores se muestran en la Tabla 4.12f y representan las siguientes asociaciones respecto a los *factores* o *ejes*:

**F1 (38.58%):** *INDIVIDUO*: diámetros y tallos basales, *FLOR*: apertura y diámetros, *Sépalos*, *Pétalos* (longitud, naturaleza On-Ac-Re), *ratio* Pet/Sep, *Androceo* (anteras dehiscentes), *Gineceo* (ovario y estigma), *SILICUA* (talla del estilo, cuernos y lg apéndices), *SEMILLAS* (contorno del ala y forma Cu-R), *Anteras indehiscentes*, *RECURSOS DEL ANDROCEO* (nº de granos); *RECURSOS DEL GINECEO* (nº de óvulos) y *PAPILAS ESTIGMÁTICAS* (lg y forma Bo).



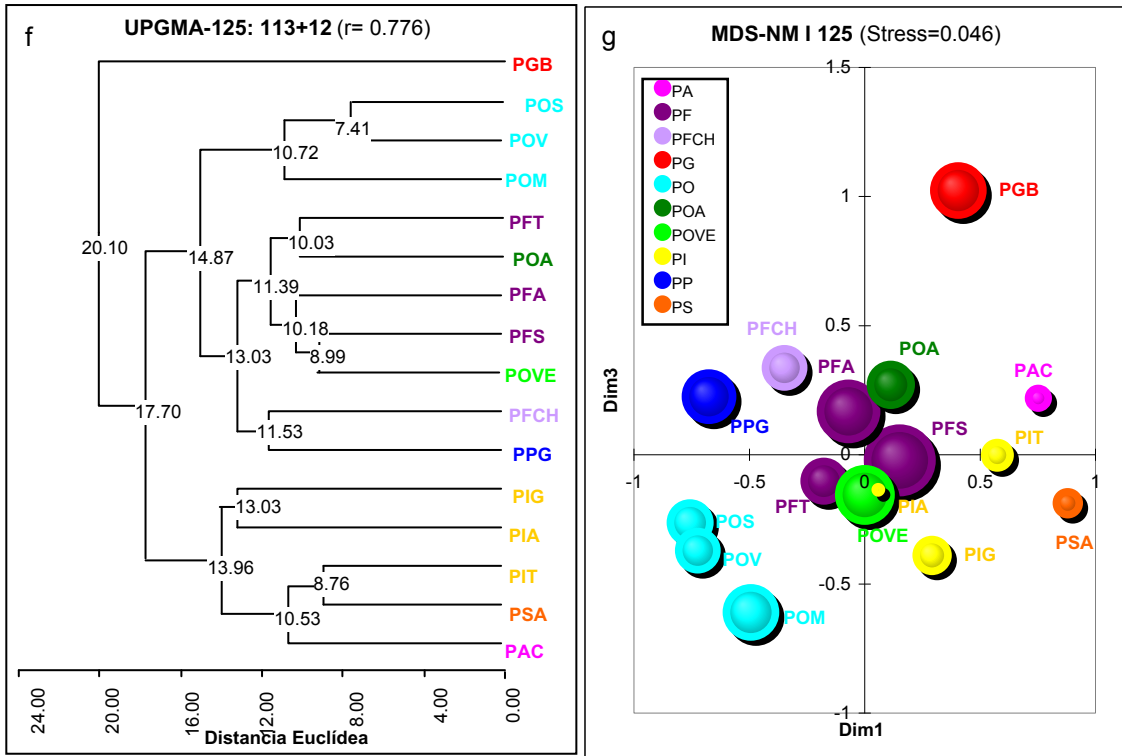
**F2 (20.39%):** *INDIVIDUO*: altura máxima, *HOJAS* (ancho y *ratios*), *FLOR*: orificio, *Pétalos* (forma, posición Hb-Ha, naturaleza On y color Bl-Vi del limbo), *SILICUA* (talla del pedúnculo, valvas, *ratio* del cuerno, ancho, nº de divisiones y áng-1&2 de apéndices), *SEMILLA* (talla y grosor del ala), *POLEN* (diámetros), *PAPILAS T-Y-D*.

Resultados

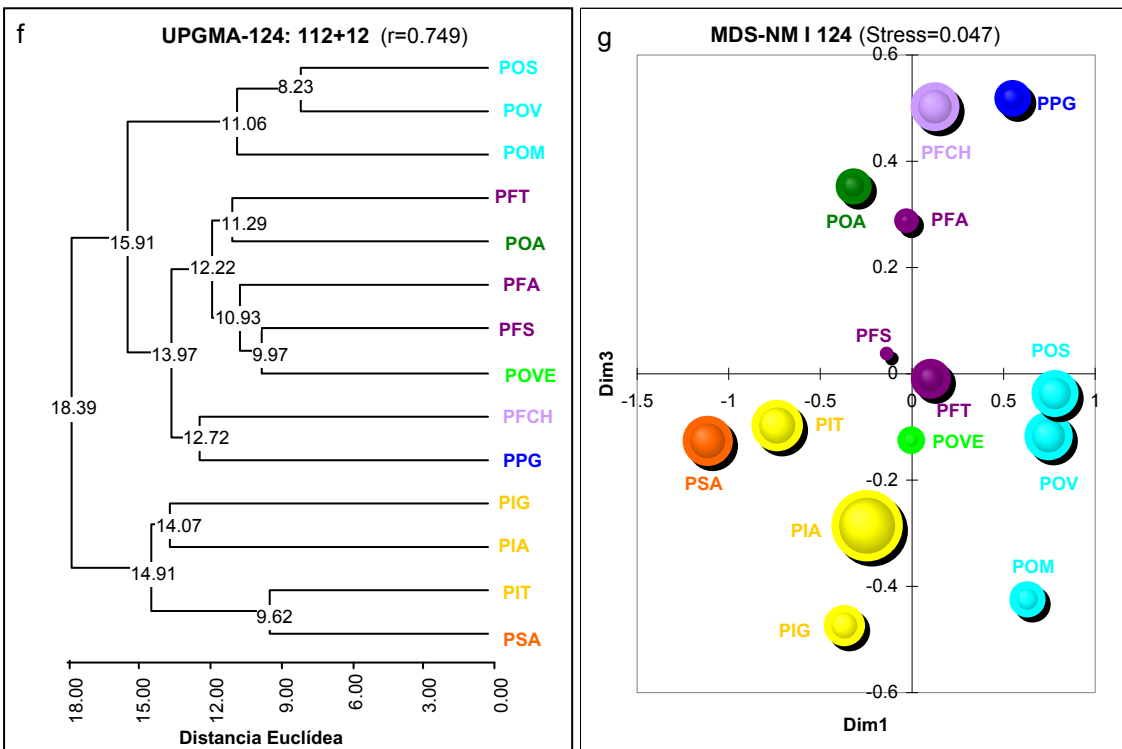
ACP- MACRO & MICRO-CARACTERES 351x125 (113+12)									
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.360	-0.487	-0.205	-0.178	PET_Col_Rs	0.541	-0.191	-0.404	-0.402
IND_D1	-0.497	-0.140	0.605	-0.269	ANTL1_L	0.982	0.013	0.032	0.059
IND_H_ra1	0.534	-0.322	-0.503	0.001	ANTL2_L	0.983	0.005	0.020	0.043
IND_N°Tb	-0.607	0.145	0.505	-0.212	ANTL1_Lc	0.961	0.028	0.064	0.059
H1_A	-0.195	0.380	0.709	-0.284	ANTL2_Lc	0.965	0.029	0.063	0.025
ratio_H1	0.232	-0.744	-0.447	0.107	ANTM1_L	0.982	0.002	0.037	0.038
H2_A	-0.142	0.384	0.593	-0.321	ANTM2_L	0.979	0.021	0.024	0.011
ratio_H2	0.239	-0.812	-0.232	0.097	ANTM3_L	0.985	-0.005	0.034	0.036
H3_A	-0.287	0.415	0.609	-0.343	ANTM4_L	0.984	0.011	0.029	0.035
ratio_H3	0.239	-0.834	-0.133	0.042	ANTM1_Lc	0.970	0.021	0.039	-0.018
h4_A	-0.231	0.577	0.451	-0.131	ANTM2_Lc	0.965	0.058	0.036	-0.025
ratio_H4	0.150	-0.819	-0.072	0.017	ANTM3_Lc	0.977	0.027	0.036	0.034
h5_A	-0.086	0.545	0.546	-0.108	ANTM4_Lc	0.972	0.051	0.028	0.017
ratio_h5	-0.077	-0.734	-0.095	-0.013	OV_L	0.672	-0.473	0.259	0.211
Ratio H1_h5_L/A	0.174	-0.822	-0.292	-0.027	ETG_L	0.801	-0.276	0.019	0.217
H_A	-0.205	0.455	0.630	-0.386	ETG_A	0.856	-0.113	0.016	0.148
Ratio H_L/A	0.244	-0.825	-0.274	0.084	RAC_L	-0.388	0.161	0.273	0.644
FI_ANG SEP	-0.914	-0.195	0.131	-0.200	F_PED_L	0.302	-0.763	0.198	0.062
FI_D1	-0.610	-0.379	-0.123	-0.179	F_Valva_A	-0.089	0.263	0.075	-0.319
FI_d2	-0.560	-0.438	-0.191	-0.159	F_ratio_VA	0.174	-0.658	0.140	0.527
FI_D1-Cuad	-0.481	-0.397	0.706	0.124	F1_V_A	0.143	0.429	0.039	-0.044
FI_d2-Cuad	-0.413	-0.208	0.696	0.321	F1_ratio_VA	0.279	-0.713	-0.044	0.448
FI_Or_D1	-0.298	-0.559	0.669	0.037	F2_V_A	0.192	0.397	-0.010	-0.071
FI_Or_d2	-0.151	-0.663	0.621	0.027	F2_ratio_VA	0.140	-0.765	-0.186	0.331
FI_ratio_Or	-0.307	-0.736	-0.001	-0.059	F3_V_A	-0.051	0.439	0.171	-0.050
SEPL1_L	0.958	-0.041	0.198	-0.109	F3_ratio_VA	0.093	-0.767	-0.162	0.291
SEPL2_L	0.959	-0.040	0.192	-0.110	F_EST_L	0.540	0.241	-0.236	0.360
SEPM1_L	0.958	-0.030	0.199	-0.106	F_CU_L	0.620	-0.009	-0.355	0.525
SEPM2_L	0.958	-0.039	0.194	-0.105	F_CU_A	0.733	0.473	0.206	0.013
SEPL1_Amxa	0.854	0.097	0.209	0.297	F_ratio_CU	-0.199	-0.761	-0.360	0.272
SEPL2_Amxa	0.856	0.095	0.208	0.270	F_ACU_MY_L	0.612	0.348	-0.299	0.373
SEPM1_Amxa	0.886	0.013	0.179	0.264	F_ACU_MY_A	0.558	0.737	-0.071	0.080
SEPM2_Amxa	0.878	-0.030	0.125	0.274	F_ACU_MN_L	0.561	0.390	-0.260	0.404
SEPL1_HAmx	0.945	-0.025	0.216	-0.203	F_ACU_MN_A	0.477	0.738	-0.106	0.146
SEPL2_HAmx	0.941	-0.026	0.207	-0.206	F_ACU_INT_L	0.178	0.604	0.374	0.569
SEPM1_HAmx	0.917	-0.009	0.256	-0.263	F_ACU_INT_A	0.169	0.632	0.353	0.492
SEPM2_HAmx	0.908	0.009	0.277	-0.270	F_ACU_NAp	0.376	0.567	-0.277	0.410
PET1_L	0.834	-0.341	0.372	-0.018	F_ACU_NPr	-0.021	0.571	0.295	-0.204
PET2_L	0.838	-0.337	0.365	-0.002	F_ACU_B2-B3	0.260	0.494	0.447	0.068
PET3_L	0.840	-0.338	0.361	-0.012	F_ACU_BT	0.187	0.896	-0.061	0.130
PET4_L	0.849	-0.328	0.355	0.018	F_ACU_ANG1	0.283	0.674	-0.310	0.191
PET1_Uñ_L	0.920	-0.107	0.313	-0.041	F_ACU_ANG2	0.249	0.648	0.206	0.495
PET2_Uñ_L	0.924	-0.122	0.311	-0.036	SEM_P	-0.539	-0.583	0.099	0.128
PET3_Uñ_L	0.933	-0.095	0.293	-0.040	SEM_E	0.035	-0.537	0.355	-0.367
PET4_Uñ_L	0.931	-0.121	0.277	-0.020	SEM_Ala_GrMy	-0.374	-0.677	0.341	0.144
PET1_Lim_Amx	-0.490	0.059	0.695	0.312	SEM_Ala_GrMn	-0.456	-0.486	0.176	0.410
PET2_Lim_Amx	-0.391	-0.038	0.695	0.373	%SEM_F_T-Co	0.107	0.122	-0.632	0.162
PET3_Lim_Amx	-0.402	-0.026	0.699	0.357	%SEM_F_Cu-Ci	0.590	0.411	0.143	-0.455
PET4_Lim_Amx	-0.380	-0.030	0.713	0.362	%SEM_F_R-E	-0.554	-0.450	0.111	0.387
RATIO_LIM	0.426	-0.371	-0.479	-0.155	SEM_Ala_distr	-0.753	-0.438	0.134	0.285
PET1_Lim_HAmx	0.398	-0.663	0.124	-0.526	Polen_P	0.243	0.378	-0.377	-0.261
PET2_Lim_HAmx	0.445	-0.751	0.160	-0.298	Polen_E	0.236	0.378	-0.383	-0.246
PET3_Lim_HAmx	0.382	-0.719	0.265	-0.377	AntL_ind_L	0.880	-0.066	0.026	0.042
PET4_Lim_HAmx	0.427	-0.730	0.226	-0.349	AntM_ind_L	0.903	-0.074	0.002	0.022
ratio_Pet_Sep	-0.937	-0.120	0.049	0.003	N° Grs_AntM	0.932	-0.009	0.030	0.158
PET_Le	0.205	0.176	-0.499	0.060	N° Grs/ FI	0.924	0.010	0.030	0.151
PET_Hb	-0.258	-0.651	0.310	-0.022	N° Ovus/FI	0.928	-0.131	0.020	0.211
PET_Ha	-0.249	0.589	-0.034	0.149	Pap_Lt	0.792	-0.456	0.046	-0.263
PET_Ond	-0.586	-0.684	0.111	0.080	Pap_Bo-Bt	0.392	-0.272	0.079	-0.268
PET_Acan	0.726	0.347	-0.092	-0.080	Pap_T	-0.204	-0.401	0.243	0.458
PET_Rev	0.805	0.019	0.227	-0.138	Pap_Y	0.069	-0.535	0.467	0.154
PET_Col_BI	0.078	-0.727	-0.012	0.075	Pap_D-Sd	-0.239	0.391	-0.287	-0.011
PET_Col_Vi	-0.216	0.691	0.375	0.194					

Tabla 4.12f . ACP de macro y micro-caracteres depurados 351x125 (113+12). Contribución de las variables a los factores. F1: INDIVIDUO (ramificaciones y tallos), FLOR (apertura y diámetros; Sépalos; Pétalos lg, naturaleza On-Ac-Re y color Rs; ratio Pet/Sep; Anteras dehiscentes: Gineceo, SILICUA (estilo, cuernos y apéndices lg), SEMILLAS (contorno del ala y forma Cu-R), Anteras indehiscentes, RECURSOS del ANDROCEO y GINECEO (nº granos, nº óvulos), PAPILAS (lg y forma Bo). F2: INDIVIDUO (altura), HOJAS (ratios), FLOR (orificio, Pétalos forma, posición Hb-Ha, naturaleza On y color BI-Vi), SILICUA (pedúnculo; valvas; ratio Cu; apéndices ancho, nº divisiones y áng-1&2), SEMILLA (talla y grosor ala), POLEN (diámetros), PAPILAS T-Y-D. F3: INDIVIDUO (diámetro), HOJAS (ancho), FLOR (diámetros, Pétalos ancho y posición Ca), SEMILLAS (forma T). F4: RACIMO, SILICUA (ratios valvas, cuernos lg, apéndices lg y áng-2) y PAPILAS T.

**TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO & MICRO-CARACTERES: 125 (113+12)**



**TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO & MICRO-CARACTERES: 124 (112+12) sin PG&PA**



**Figura 4.21.- Taxonomía Numérica de macro & micro-caracteres 125 (113+12) y 124 (112+12). Análisis poblacional (16 y 14 UTOs). Fenogramas y MDS-NM.** El UPGMA-125 es muy similar al UPGMA-144 aunque el complejo PF se agrupa con ligeras diferencias (PFT-POA y PFS-POVE, PFA), PP-PFCH se mantiene unido al complejo PF; el UPGMA-124 muestra las mismas asociaciones. El MDS-NM pone de manifiesto las mismas agrupaciones descritas.

**F3** (10.29%): *INDIVIDUO*: diámetro, *FLOR*: diámetros, *Pétalos* (ancho, posición Ca y color Rs del limbo) y *SEMILLAS* (forma T).

**F4** (6%): *PÉTALOS* (forma), *RACIMO*, *SILICUA* (*ratios* valvas, cuernos intermedio, apéndices lg y áng-2), *SEMILLAS* (diámetro menor y grosor menor ala) y *PAPILAS* T.

- En las *representaciones tridimensionales*, la gráfica *F1&F2&F3* (69.28%) el eje F3 distancia a las poblaciones que componen el complejo PF (PFS-PFA-PFT) y también a POA y POVE de este último; también se observa un distanciamiento ligero de POM de sus poblaciones co-específicas (POS-POV). En la gráfica *F1&F2&F4* (64.98%) el eje F4 acentúa la separación de las poblaciones de PI (Figs.4.21).

#### 4.3.13.1. Nivel poblacional sin PG ni PA. Análisis multivariante (124)

##### - Fenogramas de distancias Euclideas (124) sin PG ni PA

Las agrupaciones eliminando a PG&PA en la matriz de 124 caracteres son similares al fenograma UPGMA-125 (Figs.4.21) aunque se observa un aumento de los nodos que se refleja en una menor resolución ( $r=0.749$ ).

##### - MDS-NM (124) sin PG ni PA

El análisis de Proximidad (MDS-NM) en la matriz de 125 caracteres depurados sin PG ni PA se resuelve con un bajo índice de distorsión (Stress:0.047) considerado casi perfecto y justifican, los cambios ocurridos en los *fenogramas*. En su gráfica se observa un distanciamiento del complejo PF y se pone de manifiesto la cercanía entre PFCH y PP, que también se alejan de PF y PO (Figs.4.21).

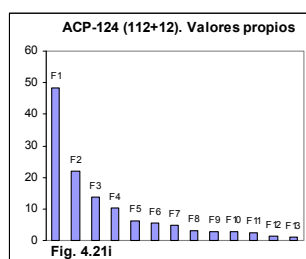
##### - ACP (124) sin PG ni PA

Los análisis de ACP en el conjunto de datos que representa los 134 macro y micro-caracteres depurados sin PG ni PA se resuelven con 13 Factores (Tabla 4.12g y Fig.4.21i).

Tabla 4.12g. ACP-3071x124 (112+12) sin PG & PA. Valores propios y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13
Valores propios	48.180	21.777	13.741	10.401	6.208	5.328	4.712	3.193	2.809	2.668	2.432	1.363	1.188
% varianza	38.855	17.562	11.081	8.388	5.006	4.296	3.800	2.575	2.266	2.152	1.961	1.099	0.958
% Acumulado	38.855	56.417	67.498	75.886	80.892	85.189	88.989	91.564	93.830	95.981	97.943	99.042	100.000

Aunque los *valores propios* son más bajos que los análisis anteriores, la varianza acumulada de los cuatro primeros factores (75.89%) es similar.



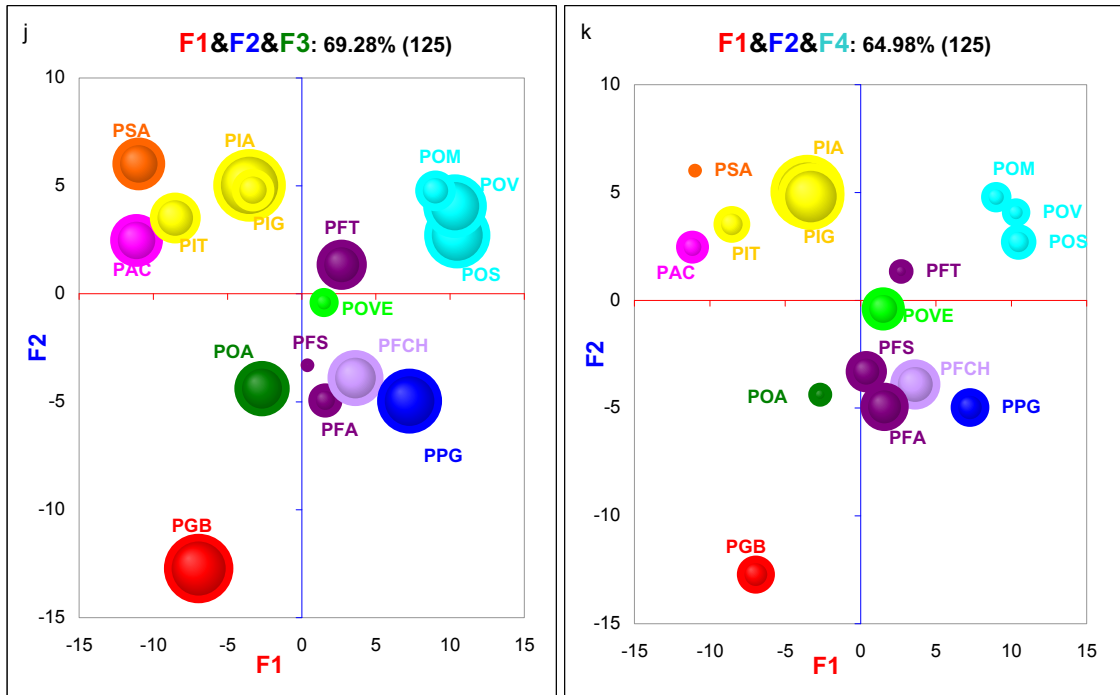
Las variables asociadas más importantes ( $>0.40$ ) a cada uno de los cuatro primeros factores se muestran en la Tabla 4.12h y representan las siguientes asociaciones respecto a los *factores* o *ejes*:

**F1** (48.18%): *INDIVIDUO*: altura máxima, ramificaciones y tallos basales, *FLOR*: apertura y diámetros, *Sépalos*, *Pétalos* (lg, forma, posición Ha y naturaleza Ac-Re), *ratio Pet/Sep*, *Androceo* (anteras dehiscentes), *Gineceo* (ovario y estigma), *SILICUA* (talla del pedúnculo, estilo, ancho cuerno y lg de apéndice mayor), *SEMILLAS* (contorno del ala), *Anteras indehiscentes*, *RECURSOS DEL ANDROCEO* (nº de granos), *RECURSOS DEL GINECEO* (nº de óvulos).

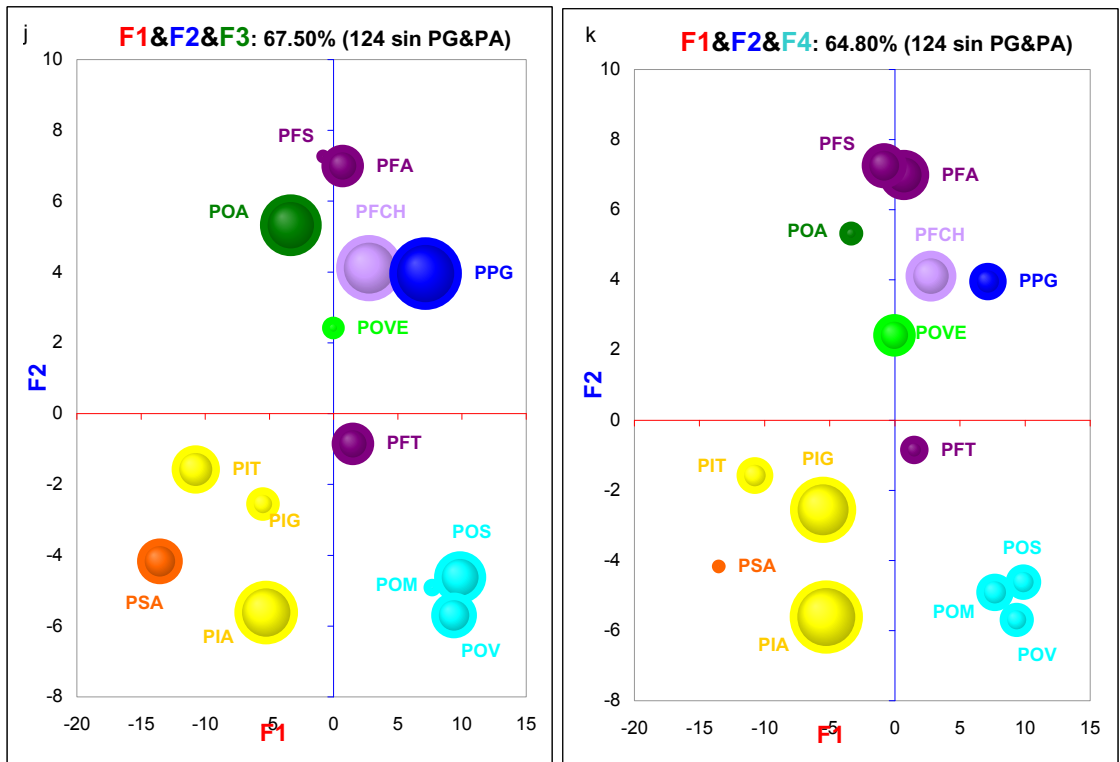
**F2** (21.78%): *HOJAS*, *FLOR*: orificio, *Pétalos* (naturaleza On y color Bl-Vi), *SILICUA* (talla de valvas, ratio del cuerno, ancho, nº de divisiones y ang-1&2 de apéndices).

**F3** (13.74%): *INDIVIDUO*: diámetro y ramificaciones, *FLOR*: diámetros y orificio, *Pétalos* (ancho y color Rs del limbo), *SEMILLAS* (diámetro menor y forma T), *POLEN* (diámetros) y *PAPILAS* Y-D.

**TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO & MICRO-CARACTERES: ACP-125 (113+12)**



**TAXONOMÍA NUMÉRICA MACRO & MICRO-CARACTERES: ACP-124 (112+12) sin PG&PA**



**Figura 4.21.-Taxonomía Numérica de macro & micro-caracteres 125 (113+12) y 124 (112+12). ACP. Gráficas tridimensionales.** En el ACP-125 la gráfica tridimensional  $F1&F2&F3$  el eje  $F3$  distancia a las poblaciones del complejo PF (PFS-PFA-PFT, POA y POVE; también se observa el distanciamiento de POM de sus poblaciones co-específicas (POS-POV). En la gráfica  $F1&F2&F4$  el eje  $F4$  acentúa la separación de las poblaciones de PI. En el análisis 124 sin PG&PA los ejes  $F2$  y  $F3$  alejan a las poblaciones del complejo PF y a POM de sus poblaciones co-específicas, el eje  $F4$  aleja a PS del resto de poblaciones.

Resultados

ACP-307x124 (112+12) MACRO & MICRO-CARACTERES sin PG&PA									
Variable	F1	F2	F3	F4	Variable	F1	F2	F3	F4
IND_H	0.816	0.432	-0.301	-0.091	PET_Col_Rs	0.588	0.218	-0.507	-0.328
IND_D1	-0.280	-0.132	0.664	-0.336	ANTL1_L	0.976	-0.095	-0.031	0.076
IND_H_ra1	0.534	0.405	-0.461	0.024	ANTL2_L	0.978	-0.083	-0.045	0.056
IND_N°Tb	-0.593	-0.336	0.411	-0.264	ANTL1_Lc	0.949	-0.117	-0.007	0.077
H1_A	-0.030	-0.723	0.395	-0.253	ANTL2_Lc	0.956	-0.110	-0.012	0.046
ratio_H1	0.260	0.883	-0.077	0.084	ANTM1_L	0.975	-0.100	-0.052	0.053
H2_A	-0.019	-0.600	0.349	-0.297	ANTM2_L	0.970	-0.116	-0.072	0.021
ratio_H2	0.321	0.858	0.143	0.080	ANTM3_L	0.981	-0.082	-0.043	0.054
H3_A	-0.182	-0.615	0.408	-0.341	ANTM4_L	0.977	-0.108	-0.059	0.048
ratio_H3	0.371	0.845	0.228	0.037	ANTM1_Lc	0.961	-0.101	-0.042	-0.006
h4_A	-0.172	-0.719	0.153	-0.097	ANTM2_Lc	0.951	-0.140	-0.060	-0.019
ratio_H4	0.291	0.825	0.298	0.008	ANTM3_Lc	0.968	-0.109	-0.049	0.052
h5_A	-0.069	-0.771	0.178	-0.094	ANTM4_Lc	0.959	-0.122	-0.053	0.024
ratio_h5	0.114	0.818	0.269	0.000	OV_L	0.718	0.231	0.347	0.229
Ratio H1_h5_L/A	0.196	0.919	0.119	-0.073	ETG_L	0.805	0.110	-0.023	0.235
H_A	-0.085	-0.708	0.342	-0.367	ETG_A	0.820	0.075	0.061	0.157
Ratio H_L/A	0.311	0.916	0.138	0.062	RAC_L	-0.312	-0.377	0.037	0.685
FI_ANG SEP	-0.924	0.037	0.081	-0.277	F_PED_L	0.531	0.488	0.272	0.059
FI_D1	-0.556	0.282	-0.198	-0.228	F_Valva_A	-0.131	-0.377	-0.201	-0.265
FI_d2	-0.454	0.403	-0.212	-0.180	F_ratio_VA	0.266	0.438	0.252	0.575
FI_D1-Cuad	-0.352	0.015	0.852	0.081	F1_V_A	0.108	-0.570	-0.330	0.060
FI_d2-Cuad	-0.264	0.007	0.880	0.282	F1_ratio_VA	0.356	0.586	0.091	0.482
FI_Or_D1	-0.096	0.162	0.878	-0.012	F2_V_A	0.158	-0.519	-0.364	0.031
FI_Or_d2	0.174	0.307	0.828	0.019	F2_ratio_VA	0.245	0.692	-0.069	0.348
FI_ratio_Or	0.019	0.797	0.257	-0.011	F3_V_A	-0.226	-0.145	0.489	-0.106
SEPL1_L	0.958	-0.148	0.122	-0.119	F3_ratio_VA	0.195	0.740	0.091	0.272
SEPL2_L	0.958	-0.144	0.116	-0.118	F_EST_L	0.543	-0.166	-0.390	0.437
SEPM1_L	0.956	-0.162	0.112	-0.114	F_CU_L	0.538	0.364	-0.120	0.600
SEPM2_L	0.959	-0.151	0.107	-0.109	F_CU_A	0.691	-0.485	0.182	0.005
SEPL1_Amxa	0.802	-0.279	0.130	0.335	F_ratio_CU	-0.060	0.771	-0.307	0.333
SEPL2_Amxa	0.806	-0.262	0.139	0.305	F_ACU_MY_L	0.544	-0.001	-0.223	0.522
SEPM1_Amxa	0.851	-0.159	0.145	0.291	F_ACU_MY_A	0.487	-0.675	-0.090	0.157
SEPM2_Amxa	0.842	-0.115	0.102	0.303	F_ACU_MN_L	0.462	-0.093	-0.211	0.550
SEPL1_HAmx	0.943	-0.147	0.141	-0.228	F_ACU_MN_A	0.329	-0.631	-0.119	0.256
SEPL2_HAmx	0.941	-0.140	0.130	-0.222	F_ACU_INT_L	0.066	-0.711	0.124	0.583
SEPM1_HAmx	0.915	-0.216	0.129	-0.279	F_ACU_INT_A	0.037	-0.740	0.086	0.512
SEPM2_HAmx	0.909	-0.219	0.150	-0.280	F_ACU_NAp	0.317	-0.143	-0.177	0.730
PET1_L	0.904	0.037	0.361	-0.030	F_ACU_NPr	-0.023	-0.519	0.290	-0.271
PET2_L	0.903	0.040	0.359	-0.014	F_ACU_B2-B3	0.271	-0.551	0.377	0.061
PET3_L	0.904	0.047	0.361	-0.025	F_ACU_BT	-0.027	-0.864	-0.062	0.241
PET4_L	0.908	0.032	0.353	0.002	F_ACU_ANG1	-0.117	-0.313	-0.203	0.374
PET1_Uñ_L	0.937	-0.101	0.268	-0.034	F_ACU_ANG2	0.059	-0.722	-0.044	0.517
PET2_Uñ_L	0.942	-0.091	0.269	-0.033	SEM_P	-0.289	0.594	0.255	0.227
PET3_Uñ_L	0.949	-0.096	0.253	-0.032	SEM_E	0.135	0.440	0.661	-0.425
PET4_Uñ_L	0.946	-0.065	0.254	-0.017	SEM_Ala_GrMy	-0.445	0.300	0.476	0.512
PET1_Lim_Amx	-0.333	-0.296	0.757	0.327	SEM_Ala_GrMn	-0.580	0.064	0.039	0.684
PET2_Lim_Amx	-0.238	-0.161	0.833	0.370	%SEM_F_T-Co	0.001	0.245	-0.528	0.190
PET3_Lim_Amx	-0.225	-0.197	0.822	0.380	%SEM_F_Cu-Ci	0.435	-0.413	0.156	-0.629
PET4_Lim_Amx	-0.226	-0.183	0.840	0.362	%SEM_F_R-E	-0.374	0.307	0.093	0.583
RATIO_LIM	0.498	0.392	-0.520	-0.083	SEM_Ala_distr	-0.673	0.396	0.329	0.289
PET1_Lim_HAmx	0.589	0.378	0.103	-0.624	Polen_P	0.176	-0.129	-0.463	-0.179
PET2_Lim_HAmx	0.628	0.528	0.312	-0.349	Polen_E	0.180	-0.106	-0.457	-0.159
PET3_Lim_HAmx	0.552	0.465	0.422	-0.455	AntL_ind_L	0.899	-0.059	-0.105	0.105
PET4_Lim_HAmx	0.591	0.474	0.359	-0.437	AntM_ind_L	0.915	-0.062	-0.142	0.089
ratio_Pet_Sep	-0.949	0.107	0.120	-0.036	N° Grs_AntM	0.908	-0.047	0.013	0.193
PET_Le	0.386	0.241	-0.540	0.169	N° Grs/ FI	0.896	-0.073	-0.001	0.190
PET_Ha	-0.724	-0.167	0.330	0.099	N° Ovus/FI	0.926	-0.011	-0.055	0.244
PET_Ond	-0.515	0.592	0.217	0.144	Pap_Lt	0.855	0.268	0.056	-0.302
PET_Acan	0.741	-0.250	-0.239	-0.038	Pap_Bo-Bt	0.220	0.152	0.174	-0.462
PET_Rev	0.792	-0.123	0.218	-0.140	Pap_T	-0.133	0.060	0.189	0.560
PET_Col_BI	0.189	0.634	0.245	0.070	Pap_Y	0.301	-0.005	0.415	0.188
PET_Col_Vi	-0.370	-0.696	0.237	0.158	Pap_D-Sd	-0.134	-0.084	-0.387	0.062

Tabla 4.12h . ACP de macro y micro-caracteres depurados sin PG&PA 351x124 (112+12). Contribución de las variables a los factores. F1: INDIVIDUO ( altura, ramificaciones y tallos), FLOR (aperturas y diámetros; Sépalos; Pétalos lg, forma, posición Ha y naturaleza Ac-Re; ratio Pet/Sep; Anteras dehiscentes; Gineceo) , SILICUA ( pedúnculo, estilo, ancho cuerno y lg a péndice mayor), SEMILLAS (contorno ala), Anteras indehiscentes, RECURSOS del ANDROCEO y GINECEO (nº granos, nº óvulos). F2: HOJAS, FLOR (orificio, Pétalos naturaleza On y color BI-Vi), SILICUA ( valvas, ratio Cu, apéndices ancho, nº de divisiones y ang-1&2). F3: INDIVIDUO (diámetro y ramificaciones), FLOR (diámetros y orificio, Pétalos ancho y color Rs), SEMILLAS (diámetro menor y forma T), POLEN (diámetros) y PAPILAS Y-D. F4: PÉTALOS (forma), RACIMO, SILICUA (ratios valvas, lg cuerno y apéndice menor, lg apéndice intermedio, nº de apéndices y ang-1), SEMILLAS (grosor del ala y forma Cu-R), PAPILAS Bo-T.

**F4 (10.40%):** PÉTALOS (forma), RACIMO, SILICUA (ratios valvas, lg cuerno y apéndice menor, lg apéndice intermedio, nº de apéndices y ang-1), SEMILLAS (grosor del ala y forma Cu-R), PAPILAS Bo-T.

- En las representaciones tridimensionales, la gráfica F1&F2& F3 (67.50%) los ejes F2 y F3 alejan a las poblaciones del complejo PF y a las poblaciones sin adscripción taxonómica, POA y POVE; también alejan a POM de sus poblaciones co-específicas y. En la gráfica F1&F2&F4 (64.80%), el eje F4 aleja las poblaciones de *P.intermedia*, y a PS del resto de poblaciones (Figs.4.21).

**4.3.14. Correlaciones y Depuración de caracteres. Análisis Discriminante (111 y 110)**

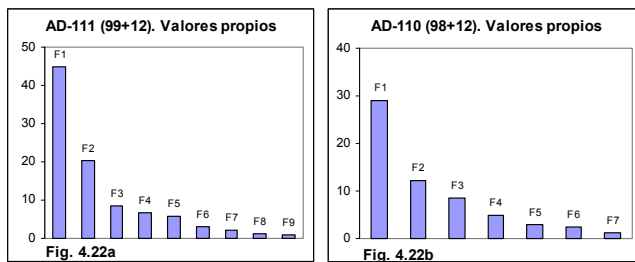
La matriz de 111 caracteres procede de la matriz 125 caracteres depurada de 14 macro-caracteres con escaso valor discriminante (<0.150), de los cuales 8 son vegetativos: *IND\_H\_ra1* (1), *IND\_NºTb* (1), *H1\_A-h5\_A* (5), *H\_A* (1), dos pertenecen a la flor: *Fl\_d2* (1), *Fl\_ratio\_Or* (1) y cuatro al fruto o silicua: *F1\_V\_A- F3\_V\_A* (3) y *F\_Valva\_A* (1).

Aunque la varianza acumulada de los cuatro primeros factores es superior en este análisis (AD-111), los valores propios son inferiores y se reflejan en las gráficas resultantes que discriminan notoriamente menos a los taxones (Tabla 4.14 resumen de AD, Tabla 4.16 resumen de Factores y caracteres asociados). Las variables más importantes asociadas a cada uno de los cuatro primeros factores se muestran en las Tablas de contribución de las variables (Anexo 4.2).

Tabla 4.13a. AD-351x111 (99+12). Valores propios y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9
Valores propios	44.815	20.308	8.598	6.663	5.648	3.050	2.169	1.275	0.873
% de varianza	47.983	21.743	9.206	7.134	6.047	3.266	2.322	1.365	0.935
% Acumulado	47.983	69.726	78.931	86.065	92.112	95.378	97.700	99.065	100.000

Al quitar PG y PA como grupos ya diferenciados, en las matrices de 307 UTOs los caracteres se reducen a 110 (ya que no se admite la variable de pétalo horizontal bajo exclusiva de PG) y se resuelve mejor que el anterior con solo 7 Factores (Tablas 4.13b y Fig.4.22b).



Los valores propios disminuyen por lo que son más bajos que los anteriores análisis (AD-125, 124 y 111), sin embargo la varianza acumulada de los cuatro primeros factores explica el 89.19% de la varianza discriminatoria, superando a los anteriores análisis.

Tabla 4.13b. AD-307x110 (98+15). Valores propios y porcentaje de varianza

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valores propios	29.143	12.177	8.463	4.993	2.861	2.445	1.331
% de varianza	47.455	19.829	13.780	8.130	4.658	3.982	2.167
% Acumulado	47.455	67.284	81.064	89.194	93.852	97.833	100.000

#### 4.3.10. Nivel poblacional. Macro-Micro-caracteres. Análisis multivariante (111 y 110)

Los valores poblacionales dan resultados similares a los anteriores modelos aunque con algunas diferencias que se observan de manera especial en los *fenogramas* y que quedan reflejados de forma complementaria por los análisis de ordenación.

En todos los análisis (UPGMA, MDS-NM y ACP) se sigue reflejando la posición aislada de PG respecto al resto de los taxones, en los que se pone de manifiesto la independencia de las islas occidentales con una mayor afinidad entre Teno (PIT), La Gomera (PSA) y después La Palma (PIT-PS, PA). En Gran Canaria la unión PP-PFCH sigue separada de PO y se une al complejo PF como en la Matriz-125, aunque con ligeras diferencias en las asociaciones internas del complejo PF (PFS-POVE y PFA-POA, PFT) aunque con mejor resolución ( $r=0.782$ ) que se refleja por una disminución de los nodos (Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica y Anexo 4.2).

Las agrupaciones eliminando a PG&PA son prácticamente las mismas que el análisis anterior excepto en las asociaciones internas del complejo PF (PFS-PFA y PFT-POVE, POA), y se observa un aumento de las distancias Euclídeas que se refleja en una menor resolución (Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica y Anexo 4.2)

## 5. CONGRUENCIA TAXONÓMICA. SIMILITUD Y DIVERSIDAD MORFOLÓGICA

---

En primer lugar se analiza la *congruencia taxonómica* entre todos los grupos de análisis morfológico destacando los modelos mejor resueltos para revelar las verdaderas relaciones de similitud entre las poblaciones y taxones de *Parolinia*, así como los caracteres responsables de su discriminación y similitud.

En segundo lugar con la finalidad de detectar las posibles distorsiones en las técnicas de ordenación (MDS-NM y ACP) y modelos considerados mejor resueltos, se implementa el *retículo* de Prim de los *árboles de mínima expansión* (MTS) otro análisis de agrupación.

En tercer lugar los modelos taxonómicos mejor resueltos, se someten a un análisis *Neighbor-Joining* (NJoin) como aproximación hipotética de *relaciones filogenéticas* en el género, que junto con los datos genéticos de aloenzimas, se confrontan con la filogenia molecular (ADN: ITS) de *Parolinia* (JAÉN *et al.*, 2007) tratando de esclarecer las cuestiones que aún no se han podido resolver desde la perspectiva exclusivamente molecular (ADN).

Como punto final del capítulo se dan a conocer las correlaciones de la *diversidad morfológica* con las variables implicadas en los *sistemas de cruzamiento y diversidad genética* de *Parolinia*.

### 5.1. CONGRUENCIA TAXONÓMICA Y TAXONOMÍA NUMÉRICA

En todos los *análisis discriminantes* (1649 y 351UTOs), se obtiene más resolución cuando se usan las matrices de 351 UTOs, razón por la cual se utilizarán estos resultados como punto de referencia para los análisis de congruencia taxonómica y caracteres implicados.

Los análisis con valores poblacionales (matrices de 16 UTOs) en todas las técnicas multivariantes utilizadas (UPGMA, MDS-NM y ACP) dan resultados similares aunque existen



ligeras diferencias que se observan de manera especial en los *fenogramas UPGMA* que suelen quedar reforzados de forma complementaria por los análisis de ordenación, MDS-NM y ACP (Tablas resumen AD, de Taxonomía Numérica y de Factores y Caracteres asociados (4.14-4.16).

En todos los análisis se observa una clara mejora en la resolución cuando se incorporan los *Micro-caracteres*. Sin embargo, la depuración sucesiva de caracteres con poco peso o alta correlación, no parece que resuelva mejor ni los Análisis Discriminantes (AD) ni el resto de análisis de Taxonomía Numérica: análisis de Cluster, análisis de proximidad (MDS-NM) y Análisis de Componentes Principales (ACP).

### 5.1.1. Taxones y macro-caracteres. Análisis discriminante y multivariante

En todos los *análisis discriminantes* (AD) del nivel sub-individual de 1649 UTOs, las *matrices de confusión* indican que las poblaciones no adscritas a ningún taxon (POA, POVE y PFCH) están asignadas al complejo de poblaciones de *P. filifolia* (PFS, PFA y PFT), aunque manteniendo una cierta independencia (sobre todo PFCH).

En general se observa, una disminución de los *valores propios* (Eigenvalues) con la depuración y decremento de caracteres y UTOs, acompañado de un aumento del porcentaje de *varianza acumulada* en los primeros factores con la disminución de caracteres. Si parece mejorar notablemente la resolución de los AD y diferenciación de poblaciones con la exclusión de los dos taxones que mejor se discriminan (PG y PA) en *Parolinia* (Tablas 4.14-4.16).

#### 5.1.1.1. Macro-caracteres. Discriminación de taxones y poblaciones (AD)

En los 6 análisis (AD) realizados, la mejor resolución se obtiene con el total de macro-caracteres de la MATRIZ-137 donde se discrimina aisladamente PG, PO y PP (Gran Canaria) y PI (Tenerife). Este mismo análisis sin PG ni PA (MATRIZ-136) refuerza la discriminación de PO y PP y diferencia por primera vez también en Gran Canaria a PF de PO y PP. En las islas occidentales se discrimina PI y PS (La Gomera). Cabe destacar el reconocimiento de un solo complejo taxonómico independiente formado por el conjunto de poblaciones asignadas a PF (PFS, PFA y PFT) y las tres poblaciones sin adscripción (POA, POVE, PFCH) relacionadas a *P. filifolia* (Tabla 4.14 resumen AD). La MATRIZ-126 (depurando 11 macro-caracteres (*orificio floral, pétalos y filamentos estaminales*)) solo discrimina a PG y diferencia a PO. La MATRIZ-120 (depurando 6 caracteres más: *pétalos levantados, estilo, pedúnculo del racimo, ancho del apéndice intermedio, ángulo 3 de apéndices y las semillas triangulares*) presenta como novedad la discriminación de PA en las islas occidentales. Estos mismos análisis sin PG ni PA (AD-125 y 119) como el AD-136, discriminan además a PP de PO en Gran Canaria y a PI (Tenerife) de PS (La Gomera) en las islas occidentales.

- Se puede concluir que en el conjunto de AD de *MACRO-CARACTERES* se discrimina a PG en posición aislada y a PO y PP (relacionada a PO) como taxones independientes. Las tres poblaciones sin adscripción taxonómica (PFCH, POVE y POA) se manifiestan muy relacionadas a PF, principalmente PFCH y POVE, relación que se acentúa (AD-126 y 120) y se consolida (PF, POVE, PFCH y POA) cuando se elimina de los análisis a PG y PA. En las islas occidentales se diferencia más fácilmente PA (La Palma) que PI (Tenerife) y PS (La Gomera) que se discriminan cuando se elimina de los análisis a PG y PA (Tablas 4.14-4.15 resumen AD y Factores y Caracteres asociados).

### 5.1.1.2. Macro-caracteres. Taxones y relaciones de similitud (UPGMA, MDS-NM y ACP)

- En todos los fenogramas UPGMA se consolida la posición aislada de PG y la independencia de las islas occidentales donde siempre hay una mayor afinidad entre Teno y La Gomera con La Palma (PIT-PS, PA) que se separan de las otras dos poblaciones de la especie de Tenerife (PIG-PIA). En Gran Canaria además de PG, se diferencia por un lado *P.ornata* (PO) que puede ir acompañada lejanamente por la asociación PP-PFCH (UPGMA-137). Por el otro lado, se revela el *complejo PF\** integrado por las poblaciones de *P.filifolia* y las otras dos poblaciones sin adscripción (PFS, PFA-POA y PFT-POVE) que también puede ir acompañado de PP-PFCH (UPGMA-126 y 120).

- En el MDS-NM y ACP (16 UTOs) las poblaciones de PO se suelen mostrar bastante cohesionadas, PP no se diferencia claramente sino que se relaciona a PFCH que a veces se observa aparentemente más cercana al complejo PF (126 y 120). En las islas occidentales se sigue diferenciando más fácilmente PA (La Palma) que PS y PI, en la que PIT siempre prefiere a PS (La Gomera) más que a sus congéneres (PIA y PIG).

La asociación PP-PFCH puede ir asociada al complejo poblacional de PF y otras veces al complejo de PO, hecho que obliga a que los análisis de congruencia taxonómica pongan especial atención a esclarecer estas relaciones y a identificar los caracteres que se encuentran especialmente implicados, analizando separadamente el conjunto de macro-caracteres y los cambios ocurridos cuando se implementan los micro-caracteres acompañados de los recursos del androceo y gineceo (Tablas 4.15-4.16 resumen de Taxonomía Numérica y de Factores y Caracteres asociados).

### 5.1.2. Taxones y macro & micro-caracteres. Análisis discriminante y multivariante

Los 14 análisis discriminantes de macro y *micro-caracteres* se han realizado solo en el nivel individuo (351 UTOs), observándose una mejora notable en la resolución, según los *valores propios (eigenvalues)* que se pueden triplicar (respecto a los macro-caracteres) y según el mayor porcentaje de *varianza* acumulada en los cuatro primeros *factores* o ejes.

Como anteriormente, la depuración sucesiva de caracteres con poco peso no parece que resuelva mejor ni los análisis discriminantes (AD) ni los Análisis de Componentes Principales (ACP). La exclusión de los dos taxones que mejor se discriminan (PG y PA) si parece mejorar notablemente la resolución y diferenciación de las poblaciones y taxones de *Parolinia*. Conviene destacar que la inclusión de los *micro-caracteres*, resuelve mejor la discriminación de las *poblaciones sin adscripción taxonómica* (POA, POVE y PFCH) pero no mejoran la discriminación de los *macro-caracteres* en las islas occidentales de PS y PI.

#### 5.1.2.1. Macro y microcaracteres. Discriminación de taxones y poblaciones (AD)

En el total de los 155 macro y micro-caracteres, la mejor resolución se obtiene con la MATRIZ-152 (137+15) sin los tres micro-caracteres que no admiten AD (*Nº grs-AntL*, *Pap\_P* y *U*) y luego aunque muy similar con la MATRIZ-141 (126+15) y MATRIZ-135 (120+15) donde se obtienen prácticamente los mismos resultados en las agrupaciones taxonómicas y poblacionales (Tablas 4.14-4.15 resumen AD y Factores y Caracteres asociados). En estos análisis (AD) se discrimina en Gran Canaria **PG**, **PO** y **PP** como también **PF** y cada una de las tres poblaciones relacionadas **POA**, **POVE** y **PFCH**. La depuración de micro-caracteres (*ancho de anteras indehiscentes* y *ratio P/O*) origina la MATRIZ-138 (126+12) y 132 (120+12) que discriminan como los AD anteriores, obteniendo resultados similares pero no idénticos. En todos, solo se discrimina *P.aridanae* (**PA**) de la isla de La Palma en las islas occidentales.

AD	% Varianza acumulada	Valores propios	PF	POA	POVE	PFCH	PP	PO	PG	PI	PS	PA
137x351												
F1&F2	59.57	F1= 24.699	*	○ PF*	∈ PF	∈ PF	PO - PF*	○ PP	●	PF* ○ PS	PA ○ PI*	PS
F1&F3	52.12	F2= 12.135	*	○ PF*	○ PF- PP	∈ PF	PF*	●	○ PS	●	PA ○ PG	○ PS
F1&F4	48.93	F3=7.532	PI ○ POA*	PS ○ PF*	∈ PF	○ PF*	●	●	○ POA*	PF*	POA*	○ PS*
136x307												
F1&F2	60.94	F1= 19.472	PFCH ○ POVE	○ PFCH-PF	○ PF	PF ○ POA	○ PF*	●	—	●	●	—
F1&F3	54.66	F2= 9.891	POA ○ PI	○ PF	∈ PF	●	●	●	—	○ PF	●	—
F1&F4	50.34	F3= 6.867	*	○ PS	*	*	PO-PF*	PP	—	*	○ POA	—
126x351												
F1&F2	60.10	F1= 23.926	*	○ PF*	∈ PF	∈ PF	PO ○ PF*	○ PP	●	PF* ○ PS	PA ○ PI*	PS
F1&F3	52.32	F2= 11.404	*	PA ○ PF*	○ PF*	∈ PF	PF*	○ PP	●	○ PS	○ PI	○ POA
F1&F4	48.65	F3= 7.482	*	*	∈ PF	○ PF*	PI ○ PF*	○ PF*	POA*	*	*	○ POA-PS
125x307												
F1&F2	61.43	F1= 16.444	POVE-PP	○ PF	PF*	∈ PF	○ PF*	●	—	●	●	—
F1&F3	54.43	F2= 9.283	POVE ○ POA*	PI ○ PF	∈ PF	○ PF	●	●	—	POA ○ PF	○ POA*	—
F1&F4	48.98	F3= 6.349	*	PS ○ PI	PF*	∈ PF*	*	PP*	—	PF*	POA	—
120x351												
F1&F2	60.49	F1=21.488	PP ○ PI	○ PF*	∈ PF	∈ PF	PO-PF*	○ PP	●	PS ○ PF*	PA-PI	PS-PI
F1&F3	52.99	F2= 10.862	*	PA ○ PF*	○ PF*	∈ PF	PF*	○ PP*	●	○ PS	○ PI	○ POA
F1&F4	49.04	F3= 6.850	*	*	∈ PF	○ PF*	PF* ○ PO	PP ○ PF*	○ POA*	*	*	*
119x307												
F1&F2	62.41	F1= 15.659	POA ○ PP	○ PF*	○ PF*	∈ PF	○ PF*	●	—	●	●	—
F1&F3	54.53	F2= 8.831	POA-PFCH	PI ○ PF	∈ PF	○ PF	○ PO	○ PP	—	POA-PF	●	—
F1&F4	49.26	F3= 5.720	*	PS ○ PI*	○ PF*	∈ PF	PO-PF*	PP-PF*	—	PF* ○ POA	○ POA	—
AD	% Varianza acumulada	Valores propios	PF	POA	POVE	PFCH	PP	PO	PG	PI	PS	PA
152x351												
F1&F2	59.82	F1= 56.603	POVE ○ POA	○ PF	○ PF	PA ○ PI	●	●	●	PS ○ PFCH	PI	○ PFCH*
F1&F3	53.03	F2= 31.467	●	●	●	●	●	●	○ PI-PS	PS ○ PG	PI ○ PG	●
F1&F4	47.40	F3=21.476	*	●	∈ PF	●	*	*	●	POA ○ PS	○ PI	●
151x307												
F1&F2	63.43	F1= 45.515	○ POVE	●	○ PF	●	●	●	—	●	●	—
F1&F3	54.79	F2= 25.944	POA-POVE	PF-POVE	PF-POA	●	●	●	—	●	●	—
F1&F4	48.70	F3= 16.218	POVE ○ PO	●	○ PF	○ PI	●	○ PF	—	○ PFCH	●	—
141x351												
F1&F2	60.79	F1= 53.842	POVE ○ POA	○ PF	○ PF	○ PI-PS	●	●	●	PS ○ PFCH	PI	●
F1&F3	54.05	F2= 30.078	●	●	●	●	●	●	●	PS	PI	●
F1&F4	47.76	F3= 20.070	*	●	∈ PF	●	*	*	●	PS	PI	●
140x307												
F1&F2	64.41	F1= 41.955	○ POVE	●	○ PF	●	●	●	—	PS	PI	—
F1&F3	55.42	F2= 23.777	POA-POVE	PF-POVE	PF-POA	●	●	●	—	●	●	—
F1&F4	49.68	F3= 14.609	PO ○ POVE	●	○ PF	○ PI	●	○ PF	—	○ PFCH	●	—
138x351												
F1&F2	60.54	F1= 52.760	POA ○ POVE	○ PF	○ PF	PA ○ PI	●	●	●	PS ○ PFCH	PI	○ PFCH*
F1&F3	54.40	F2= 29.019	●	●	●	●	●	●	●	PS	PI	●
F1&F4	47.90	F3= 20.725	*	●	∈ PF	●	*	*	○ PA	PS	PI	○ PG
137x307												
F1&F2	64.18	F1= 39.912	○ POVE	●	○ PF	●	●	●	—	PS	PI	—
F1&F3	54.79	F2= 23.689	POVE-POA	PF-POVE	PF-POA	●	●	●	—	●	●	—
F1&F4	48.78	F3= 14.381	PO ○ POVE	●	○ PF	○ PI	●	○ PF	—	○ PFCH	●	—
135x351												
F1&F2	60.41	F1= 51.273	POA ○ POVE	○ PF	○ PF	○ PI-PS	●	●	●	PS ○ PFCH	PI	●
F1&F3	54.41	F2= 27.606	●	●	●	●	●	●	●	PS	PI	●
F1&F4	48.23	F3= 19.776	*	●	∈ PF	●	*	*	○ PA	PS	PI	○ PG
134x307												
F1&F2	64.08	F1= 38.464	○ POVE	●	○ PF	●	●	●	—	○ PS	○ PI	—
F1&F3	55.28	F2= 22.329	POVE-POA	PF-POVE	PF-POA	●	●	●	—	○ PS	○ PI	—
F1&F4	48.87	F3= 13.979	PO ○ POVE	●	○ PF	○ PI	●	○ PF	—	○ PFCH	●	—
132x351												
F1&F2	60.26	F1= 50.722	POA ○ POVE	○ PF	○ PF	PA ○ PI-PS	●	●	●	PS ○ PFCH	PI	●
F1&F3	54.97	F2= 26.489	●	●	●	●	●	●	●	PS	PI	●
F1&F4	48.56	F3= 19.717	*	○ PF*	∈ PF	●	*	*	○ PA	PS	PI	○ PG
131x307												
F1&F2	63.80	F1= 36.853	○ POVE	●	○ PF	●	●	●	—	○ PS	○ PI	—
F1&F3	54.75	F2= 22.090	POA ○ POVE	PF ○ POVE	PF ○ POA	●	●	●	—	○ PS	○ PI	—
F1&F4	48.26	F3=13.726	PO ○ POVE	●	○ PF	○ PI	●	○ PF	—	○ PFCH	●	—
125x351												
F1&F2	65.63	F1= 48.686	POVE ○ POA	○ PF	○ PF	PI-PS	●	●	●	PS-PFCH	PI-PFCH	●
F1&F3	54.52	F2= 26.262	POVE ○ POA	○ PF	○ PF	●	●	●	○ PI-PS	○ PG-PS	○ PG-PI	●
F1&F4	49.60	F3= 13.579	●	●	∈ PF	●	PO	PP	●	PS	PI	●
124x307												
F1&F2	66.71	F1= 35.742	POVE ○ POA	○ PF	○ PF	PI-PS	●	●	—	PS -PFCH	PI-PFCH	—
F1&F3	59.66	F2= 15.526	*	*	*	●	*	*	—	PS	PI	—
F1&F4	54.46	F3= 10.105	*	*	*	○ PI-PS	*	*	—	○ PFCH-PS	○ PFCH-PI	—
111x351												
F1&F2	69.73	F1= 44.815	○ PP	PF	PF	○ PI-PS	○ PF*	●	●	PS ○ PFCH	□ PI	●
F1&F3	57.19	F2= 20.308	*	*	*	●	*	●	●	*	*	●
F1&F4	55.12	F3= 8.598	*	*	*	●	*	*	PA	○ PS	○ PI	○ PG
110x307												
F1&F2	67.28	F1= 29.143	POVE ○ POA	○ PF	○ PF	PI-PS	●	●	—	PS -PFCH	PI-PFCH	—
F1&F3	61.24	F2= 12.177	*	*	*	●	*	*	—	PS	PI	—
F1&F4	55.58	F3= 8.463	POVE-POA	POVE-PF	PF-POA	PS	PO	PP	—	●	PFCH	—

Tabla 4.14 .- Análisis Discriminante (AD) y discriminación de taxones. Tabla resumen. Símbolos: ●= fuertemente discriminado ●= discriminado; ○= diferenciado pero más o menos adosado; \* = indiferenciado

Macro	r/ s	out PF	PFS-PFA	PFA-POA	PFT-POVE	PFCH-PP PF	PP	PFCH-PP PO	PP-PO	POS POV	PIG-PIA	PIT-PS
Matriz-137	0.750 0.045	PFS	♥♦ (F2)	♣ (F2)	♥♦ (F2)	♥♦ (F2)	—	♣ (F3)	♦ (F3)	♣ POM	♣ (F3)	♣ PA ♥♦ (F2)
Matriz-136	0.711 0.044	PFS	♥♦ (F2)	♣ (F2)	♥♦ (F2)	♦ (F2)	♥♦ (F3)	♣	—	♣ POM	♣ (F3)	♣ (F3)
Matriz-126	0.776 0.035	POA	♣ (F2)	♥♦ (F2)	♥♦ (F2)	♥♦ (F2)	—	♦ (F3)	—	♣ POM	♣ (F2)	♣ PA ♥♦ (F2)
Matriz-125	0.738 0.043	POA	♣ (F2)	♥♦ (F2)	♥♦ (F2)	♣ (F2)	♥♦ (F3)	—	—	♣ POM	♣ (F2)	♣ (F2)
Matriz-120	0.783 0.036	POA	♣ (F2)	♥♦ (F2)	♥♦ (F2)	♣ (F2)	—	♦ (F3)	♦ (F3)	♣ POM	♣ (F2)	♣ PA ♥♦ (F3)
Matriz-119	0.749 0.042	POA	♣ (F2)	♥♦ (F2)	♣ (F2)	♣ (F2)	♥♦ (F3)	—	—	♣ POM	♣ (F2)	♣ (F2)
Macro & Micro	r	out PF	PFS-PFA	PFA-POA	PFT-POVE	PFCH-PP PF	PP	PFCH-PP PO	PP-PO	POS POV	PIG-PIA	PIT-PS
Matriz 155 (137+18)	0.770 0.043	-	♥♦ (F2)	♣ PFT (F2)	♥♦ (F2)	♦ (F2)	♥	♣ (F3)	—	♣ POM	♣ (F3)	♣ PA ♥♦ (F2)
Matriz 152 (137+15)	0.757 0.043	-	♥♦ (F2)	♣ PFT (F2)	♥♦ (F2)	♦ (F2)	♥	♣ (F3)	—	♣ POM	♣ (F3)	♣ PA ♥♦ (F2)
Matriz 151 (136+15)	0.729 0.047	-	♥♦ (F2)	♣ PFT (F2)	♥♦ (F2)	♦ (F2)	♥♦ (F3)	♣	—	♣ POM	♣ (F3)	♣ (F2)
Matriz 144 (126+18)	0.792 0.040	-	♣ POVE (F2)	♥♦ (F2)	♥♦ (F2)	♦ (F2)	♥	♦ (F3)	—	♣ POM	♣ (F2)	♣ PA ♥♦ (F3)
Matriz 141 (126+15)	0.785 0.042	-	♣ POVE (F2)	♥♦ (F2)	♥♦ (F2)	♦ (F2)	♥	♦ (F3)	—	♣ POM	♣ (F2)	♣ PA ♥♦ (F3)
Matriz 140 (125+15)	0.752 0.042	POA	♣ (F2)	♥♦ (F2)	♥♦ (F2)	♦ (F2)	♥♦ (F3)	—	—	♣ POM	♣ (F2)	♣ (F3)
Matriz 138 (126+12)	0.780 0.042	POA	♣ (F2)	♥♦ (F2)	♥♦ (F2)	♦ (F2)	♥	♦ (F3)	—	♣ POM	♣ (F2)	♣ PA ♥♦ (F3)
Matriz 137 (125+12)	0.751 0.043	POA	♣ (F2)	♥♦ (F2)	♥♦ (F2)	♦ (F2)	♥♦ (F3)	—	—	♣ POM	♣ (F2)	♣ (F3)
Matriz 135 (120+15)	0.786 0.041	-	♥♦ (F2)	♣ PFT (F2)	♥♦ (F2)	♦ (F2)	♥	♣ (F3)	—	♣ POM	♣ (F2)	♣ PA ♥♦ (F3)
Matriz 134 (119+15)	0.762 0.045	POA	♣ POVE (F2)	♥♦ (F2)	♥♦ (F2)	♦ (F2)	♥♦ (F3)	—	—	♣ POM	♣ (F2)	♣ (F3)
Matriz 132 (120+12)	0.787 0.041	-	♥♦ (F2)	♣ PFT (F2)	♥♦ (F2)	♦ (F2)	♥	♦ (F3)	—	♣ POM	♣ (F2)	♣ PA ♥♦ (F3)
Matriz 131 (119+12)	0.761 0.043	-	♥♦ (F2)	♣ PFT (F2)	♥♦ (F2)	♦ (F2)	♥♦ (F3)	—	—	♣ POM	♣ (F2)	♣ (F3)
Macro & Micro	r	out PF	PFS-PFA	PFA-POA	PFT-POVE	PFCH-PP PF	PP	PFCH-PP PO	PP-PO	POS POV	PIG-PIA	PIT-PS
Matriz 125 (113+12)	0.776 0.046	PFA	♥♦	—	♣ (F2)	♣	♥♦	—	♥♦	♣ POM	♣	♣ PA ♥♦
Matriz 124 (112+12)	0.749 0.047	PFA	—	—	♣ (F2)	♣	♥♦	—	—	♣ POM	♣	♣ PA
Matriz 111 (99+12)	0.782 0.037	PFT	♥♦	♣ PFT (F2)	♥♦	♣	♥♦	—	—	♣ POM	♣	♣ PA
Matriz 110 (98+12)	0.746 0.039	POA	♣	—	♣	♣	♥♦	—	—	♣ POM	♣	♣ PA

Tabla 4.15.- Taxonomía numérica y congruencia taxonómica (16 UTOs). Análisis de cluster (UPGMA), análisis de proximidad (MDS-NM) y análisis de componentes principales (ACP). ♣ = UPGMA; ♥ = MDS; ♦ = ACP; \* = sin asociar; r= coeficiente cofenético; s= stress; out= outgroup.

Estos mismos análisis sin PG ni PA (AD-151, AD-140, AD-134 y AD-137 y 131) mejoran ligeramente el porcentaje de varianza de los cuatro primeros factores. Como los anteriores, la exclusión de PA en las islas occidentales fuerza la discriminación de **PS** y **PI**.

Se puede concluir que a diferencia de los *macro-caracteres*, cuando se incluyen los *micro-caracteres* las tres poblaciones sin adscripción taxonómica (PFCH, POA y POVE) se manifiestan de forma más independiente pero siempre relacionadas a PF, principalmente POVE y luego POA, manteniéndose PFCH como más alejada. Los análisis sin PG ni PA, se caracterizan por favorecer la discriminación de las tres poblaciones sin adscripción taxonómica y por diferenciar a PI de PS como los macro-caracteres.

#### 5.1.2.2. Macro y microcaracteres. Relaciones de similitud (UPGMA, MDS-NM y ACP)

Se sigue reflejando la posición aislada de PG respecto al resto de los taxones, y la independencia de las islas occidentales donde siempre hay una mayor afinidad entre Teno, La Gomera y La Palma (PIT-PS, PA) que se separan de las otras dos poblaciones de Tenerife (PIG-PIA). En Gran Canaria, se diferencia *P.ornata* (PO) a veces acompañada lejanamente por la asociación PP-PFCH y el complejo PF integrado por *P.filifolia* y las otras dos poblaciones sin adscripción (POA y POVE) que manifiestan distintos niveles de similitud según los análisis y caracteres. Como en los análisis anteriores de macro-caracteres merece destacar que en las poblaciones de PO las relaciones son más estrechas que en el conjunto de poblaciones del complejo PF donde se mantiene la unión PFA-POA del UPGMA-137 y 136. El fenograma UPGMA-144 de máxima resolución ( $r=0.792$ ) es idéntico al UPGMA-141 donde el complejo PF está acompañado por la unión PFCH-PP, a diferencia de los UPGMA-155, 152 y 135. El UPGMA-135 ( $r=0.786$ ) es casi idéntico al 132 ( $r=0.787$ ), aunque se diferencian en la posición de PFCH-PP (Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica y Anexo 4.2).

En las técnicas de ordenación (MDS-NM y ACP) el conjunto de los *macro* y *micro-caracteres* obtiene asimismo resultados similares a los anteriores de macro-caracteres poniéndose de manifiesto la asociación PFCH-PP, con PFCH más cerca a PF y PP a PO. El MDS-NM muestra la proximidad de POA y POVE poblaciones sin adscripción taxonómica al complejo PF y a veces la cercanía entre PFCH y PP al complejo PF. En todos ellos se sigue reflejando la posición aislada de PG respecto al resto de los taxones, y se sigue poniendo de manifiesto la independencia de las *islas occidentales* donde siempre hay una mayor afinidad entre Teno, La Gomera y La Palma (PIT-PS, PA) que se separan de las otras dos poblaciones de Tenerife (PIG-PIA). En Gran Canaria, se diferencia *P.ornata* (PO) a veces acompañada por PP-PFCH, y por otro lado el complejo PF integrado también por las otras dos poblaciones sin adscripción (PFS, PFA-POA y PFT-POVE).

#### 5.1.3. Análisis de caracteres. Factores y modelos (AD)

El análisis de los caracteres se lleva a cabo a través de los modelos de AD que mejor resuelven la discriminación de taxones y poblaciones de *Parolinia*. Se señalan los caracteres más importantes asociados a los factores o ejes principales (con más peso o carga factorial), destacando su valor diagnóstico según los taxones.

Los resultados de los 6 análisis de *macro-caracteres* y de los 14 de *macro* y *micro-caracteres*, han puesto de manifiesto dos *modelos* complementarios que se corresponden a dos matrices de 1649 y 351 UTOs: una (i) que incluye a 16 poblaciones y otra (ii) con solo 14 poblaciones sin PG ni PA (Tablas 4.14-4.15 resumen AD y Factores y Caracteres asociados).

En ambos modelos se pone de manifiesto un ligero cambio de caracteres asociados a los cuatro primeros *factores* o *ejes*, que como ya se ha evidenciado, intervienen de forma decisiva en la discriminación de los taxones (Tabla 4.14 resumen AD).

#### 5.1.3.1. Modelo-I con 16 poblaciones. Factores y caracteres asociados (Macro-caracteres)

Los principales caracteres implicados en la discriminación de taxones y poblaciones, se muestran acompañados de *gráficas de líneas* con las medias aritméticas y *diagramas de cajas* que permiten visualizar además de las medias de las distintas poblaciones, sus intervalos de confianza.

*FACTOR F1-IM: Apertura de la FLOR (ángulo de los sépalos) y diámetros, Sépalos (longitud, ancho y forma), ratio Pet/Sep, Anteras dehiscentes, Pétalos (longitud uña, Hb, On-Ac), SILICUA (ancho Apéndices y divisiones), SEMILLAS (diámetro mayor, grosor mayor del ALA y forma Rectangular).*

*FACTOR F2-IM: Altura máxima INDIVIDUO, Hojas (longitud y ratios), Pétalos (longitud total, forma y Hb-Ha), Ovario, SILICUA (pedúnculo, valvas, ángulo 1 de astas y divisiones), SEMILLAS (grosor mayor ala).*

*FACTOR F3-IM: HOJAS (longitud y ratios) y RACIMO.*

*FACTOR F4-IM: Diámetros INDIVIDUO, LIMBO (ancho, color Bl-Vl) y SILICUA (protuberancias y divisiones apéndices).*

#### 5.1.3.2. Modelo-I con 16 poblaciones. Factores con macro y micro-caracteres asociados

Conviene recordar que los análisis que incluyen los *micro-caracteres*, resuelven mejor la discriminación de las *poblaciones sin adscripción taxonómica* (POA, POVE y PFCH) pero no mejoran en las islas occidentales la discriminación de PS y PI de los *macro-caracteres*.

En este modelo-I de *macro* y *micro-caracteres* se mantienen casi los mismos grupos de *macro-caracteres* a los que se implementan los *micro-caracteres*, aunque con ligeras diferencias como: desaparición del *racimo* en el F3 y aparición de los caracteres señalados con (\*).

*FACTOR F1-IM&M: Apertura de la FLOR y diámetro mayor, Sépalos (longitud, ancho y forma), ratio Pet/Sep, Anteras Dehiscentes, Pétalos (longitudes, posición Hb y naturaleza On-Ac), Estigma (ancho\*), SILICUA (ancho Apéndice mayor), SEMILLAS (diámetro mayor), Anteras indehiscentes (longitudes), Recursos Androceo (nº granos), Recursos Gineceo (nº óvulos) y Papilas estigmáticas Bo & T.*

*FACTOR F2-IM&M: altura máxima y diámetros INDIVIDUO, HOJAS (lg H\*1 y ratios\*), FLOR: orificio (diámetros), Pétalos (forma y posición Hb- Ha), SILICUA (talla del pedúnculo, valvas, ancho apéndices, divisiones y ángulo 1), SEMILLAS (grosor mayor del ala), POLEN (diámetros) y Papilas estigmáticas (formas Bo-T-Y-D).*

*FACTOR F3-IM&M: HOJAS (longitud H2-h5\*) y PAPILAS T\*-D*

*FACTOR F4-IM&M: Pétalos (color Bl\* y ancho\* del limbo), Ovario (longitud) y Papilas estigmáticas Bo\*-T\*-D\*.*

#### 5.1.3.3. Modelo-II con 14 poblaciones. Factores y caracteres asociados (Macro)

Al quitar PG y PA como grupos más diferenciados, el modelo mejora notablemente. Se diferencia del anterior en que pierden importancia los caracteres de la *semilla* (forma talla y ala) y cambian de *factor* algunas de las variables que se adelantan del inmediato inferior.

	MACRO-CARACTERES		MACRO & MICRO-CARACTERES (1)		MACRO & MICRO-CARACTERES (2)	
	AD-I - 16 Pob - 351 UTOs	AD-II - 307 UTOs sin PG&PA	AD-I - 16 Pob - 351 UTOs	AD-II - 307 UTOs sin PG&PA	AD-I - 16 Pob - 351 UTOs	AD-II - 14 UTOs sin PG&PA
<b>F1</b>	— FLOR: diámetros* y APERTURA (ángulo sépalos) ● SEPALOS: lg, ancho y forma ● PÉTALOS: lg uña, pos Hb y natur On- Ac* Ratio PET/SEP ● ANDROCEO: ANT. DEHISCENTES ● — SILICUA: apéndices (ancho* y divisiones*) SEMILLAS: diám mayor*, grosor mayor ala y % forma rectangular — — —	INDIVIDUO: altura máxima* FLOR: APERTURA ● SEPALOS: lg, ancho* y forma ● PÉTALOS: longitud, natur On*-Ac* Ratio PET/SEP ● ANDROCEO: ANT. DEHISCENTES ● — — — — —	— FLOR: diámetro mayor* y APERTURA ● SÉPALOS: lg, ancho* y forma ● PÉTALOS: longitud, pos Hb*, natur On*-Ac* Ratio PET/SEP ● ANDROCEO: ANT. DEHISCENTES ● GINECEO: estigma (ancho)* SILICUA: apéndice mayor (ancho*) SEMILLAS: diámetro mayor* RECURS ANDROC: ANT INDEHISC y N° GRANOS* RECURS GINEC: N° ÓVULOS PAPILAS: lg y formas Bo* - T*	INDIVIDUO: altura máxima* y ramificación FLOR: APERTURA ● SEPALOS: lg y forma ● PÉTALOS: longitud Ratio PET/SEP ● ANDROCEO: ANT. DEHISCENTES ● — — — RECURS ANDROC: ANT INDEHISC y N° GRANOS* RECURS GINEC: N° ÓVULOS PAPILAS: lg y formas Bo -Y*	— FLOR: diámetro mayor* y APERTURA ● SÉPALOS: lg, ancho* y forma ● PÉTALOS: lg, pos Hb* y natur On*-Ac* Ratio PET/SEP ● ANDROCEO: ANT. DEHISCENTES ● GINECEO: estigma (ancho)* SILICUA: apéndices (ancho*) SEMILLAS: diám mayor* y grosor mayor ala* RECURS ANDROC: ANT INDEHISC y N° GRANOS* RECURS GINEC: N° ÓVULOS PAPILAS: lg y formas Bo* - T*	INDIVIDUO: altura máxima* y ramificación* FLOR: APERTURA ● SEPALOS: lg, ancho* y forma ● PÉTALOS: longitud y natur Ond* Ratio PET/SEP ● ANDROCEO: ANT. DEHISCENTES ● — — — RECURS ANDROC: ANT INDEHISC y N° GRANOS* RECURS GINEC: N° ÓVULOS PAPILAS: lg y formas Bo* - Y*
<b>F2</b>	INDIVIDUO: altura maxima* Hojas: longitud* y ratios* — PÉTALOS: longitud total*, forma y pos Hb* - Ha GINECEO: ovario* — SILICUA: ped*, valvas, apénd (divis* y áng-1*) SEMILLAS: grosor mayor ala* — —	— HOJAS: longitud* y ratios* FLOR: orificio* PÉTALOS: forma GINECEO: ovario* RACIMO* SILICUA: valvas (lg y ratio) y apénd (n° divis*) SEMILLAS: diámetro menor* — —	INDIVIDUO: altura max* y diámetros* HOJAS: longitud H1* y ratios* FLOR: orificio* PÉTALOS: forma y pos Hb - Ha — SILICUA: ped*, valvas, apénd (ancho*, n° divis* y áng-1*) SEMILLAS: grosor mayor ala* POLEN: diámetros PAPILAS: Bo*-T* -Y* - D*	INDIVIDUO: diámetros* HOJAS: longitud* y ratios* FLOR: orificio* PÉTALOS: natur Ond* - Ac* — SILICUA: valvas (lg y ratio), apénd (ancho* y n°divis*) SEMILLAS: diámetros* — —	INDIVIDUO: altura máxima* HOJAS: ratios* FLOR: orificio* PÉTALOS: forma, pos Hb*-Ha y color BI — SILICUA: ped*, valvas (ratios), apénd (ancho*, n° divis* y áng-1*) SEMILLAS: grosor mayor ala* POLEN: diámetros PAPILAS: Bo*-T* -Y*- D*	INDIVIDUO: diámetro mayor* HOJAS: anchos* y ratios* FLOR: orificio* PÉTALOS: natur Ond* - Ac* — SILICUA: valvas (ratio), apénd (ancho* y n° divis*) SEMILLAS: diámetros* RECURS ANDROC: N° GRANOS* PAPILAS Y*
<b>F3</b>	— HOJAS: longitud y ratios — — RACIMO* — — — —	INDIVIDUO: diámetros* — — PÉTALOS: limbo (ancho* y color BI* -Vi*) — — SILICUA: n° protuberancias* y n° bifurcaciones* — —	— HOJAS: longitud H2-h5* — — — — — PAPILAS T* - D*	— — SÉPALOS: ancho* ● PÉTALOS: color BI* — — — Recurs Androc: N° GRANOS* PAPILAS D*	INDIVIDUO: diámetro mayor* — — — — — — PAPILAS D*	— — — PÉTALOS: color BI* GINECEO: ovario* — — — PAPILAS D*
<b>F4</b>	INDIVIDUO: diámetros* — PÉTALOS: limbo (ancho* y color BI* -Vi*) — SILICUA: n° protuberancias* y n° bifurcaciones* — —	HOJAS: ratios* — — SILICUA: valvas (lg y ratio), estilo* y cuerno* — —	— — PÉTALOS: limbo (color BI*) GINECEO: ovario* — — PAPILAS D*	— — HOJAS: lg y ratios* PÉTALOS: limbo (ancho*) — SILICUA: valvas (lg y ratio), apénd (n° protub* y bifurc*) POLEN: diámetros PAPILAS Y*	— — HOJAS: ratios* PÉTALOS: limbo (ancho*) GINECEO: ovario* — — PAPILAS Bo*- T*	— — HOJAS: ratios* PÉTALOS: limbo (ancho* y color Vi*) — SILICUA: valvas (ratios), apénd (n° protub* y n° bifurc*) POLEN: diámetros PAPILAS Bo*

Tabla 4.16a.- Análisis de caracteres y factores (ejes). Análisis discriminante (AD) de los macro & micro-caracteres. Tabla resumen. Símbolos: ● = caracteres comunes a todos los análisis; \* = posición variable o desaparición del carácter.

	MACRO-CARACTERES		MACRO & MICRO-CARACTERES (1)		MACRO & MICRO-CARACTERES (2)	
	ACP-I - 16 UTOs	ACP-II - 14 UTOs sin PG&PA	ACP-I - 16 UTOs	ACP-II - 14 UTOs sin PG&PA	ACP - 16 UTOs	ACP - 14 UTOs sin PG&PA
<b>F1</b>	INDIVIDUO: diámetro menor y tallos basales	INDIVIDUO: altura máx y tallos basales	INDIVIDUO: diámetro menor y tallos basales	INDIVIDUO: altura máxima y tallos basales	INDIVIDUO: ramificación* y tallos basales*	INDIVIDUO: altura máx, ramificación* y tallos basales*
	FLOR: diámetros y APERTURA (ángulo sépalos)	FLOR: diámetros y APERTURA	FLOR: diámetros y APERTURA	FLOR: diámetros y APERTURA	FLOR: diámetros y APERTURA	FLOR: APERTURA y diámetros my & mn*
	SÉPALOS: lg, ancho y forma	SÉPALOS: lg, ancho y forma	SÉPALOS: lg, ancho y forma	SÉPALOS: lg, ancho y forma	SÉPALOS: lg, ancho y forma	SÉPALOS: lg, ancho y forma
	PÉTALOS: lg, ancho uña, natur Ond- Ac-Re	PÉTALOS: lg, ancho uña, forma, pos Ha, natur PI-Ac-Re	PÉTALOS: lg, ancho y natur Ond-Ac-Re	PÉTALOS: lg, ancho, forma, pos Ha, natur PI -Ac -Re	PÉTALOS: lg, natur Ond-Ac -Re y color Rs	PÉTALOS: lg, forma, pos Ha, natur Ond-Ac-Re y color Rs
	Ratio PET/SEP	Ratio PET/SEP	Ratio PET/SEP	Ratio PET/SEP	Ratio PET/SEP	Ratio PET/SEP
	ANDROCEO: filamentos* y ANT. DEHISCENTES	ANDROCEO: filamentos* y ANT. DEHISCENTES	ANDROCEO: filamentos* y ANT. DEHISCENTES	ANDROCEO: filamentos* y ANT. DEHISCENTES	ANDROCEO: ANT. DEHISCENTES	ANDROCEO: ANT. DEHISCENTES
	GINECEO: ovario, estilo*, estigma	GINECEO: ovario, estilo*, estigma	GINECEO: ovario, estilo*, estigma	GINECEO: ovar, etl*, etg	GINECEO: ovar, etg	GINECEO: ovar, etg
	SILICUA: etl, cuernos, apéndices (lg y áng-3*)	SILICUA: ped, etl, cuernos, apéndices (lg del mayor y áng-3*)	SILICUA: etl, cuernos, apéndices (lg y ang-3*)	SILICUA: ped, etl, cuernos, apéndices (lg y ang-3*)	SILICUA: etl, cuernos, apéndices (lg)	SILICUA: ped, etl, cuernos, apéndices (lg)
SEMILLAS: contorno ala y % forma Cu-R	SEMILLAS: contorno ala	SEMILLAS: contorno ala y % forma Cu -R	SEMILLAS: contorno y grosor menor ala	SEMILLAS: contorno ala y % forma Cu -R	SEMILLAS: contorno y grosor menor ala	
—	—	RECUR ANDROC: ANT INDEHISC y nº granos	RECUR ANDROC: ANT INDEHISC y nº granos	RECUR ANDROC:ANT INDEHISC y nº granos	RECUR ANDROC:ANT INDEHISC y nº granos	
—	—	RECUR GINEC: Nº OVULOS	RECUR GINEC: Nº OVULOS	RECUR GINEC: Nº OVULOS	RECUR GINEC: Nº OVULOS	
—	—	Ratio P/O*	Ratio P/O*	—	—	
—	—	PAPILAS: lg y forma Bo	PAPILAS: lg	PAPILAS: lg y forma Bo	PAPILAS: lg	
<b>F2</b>	INDIVIDUO: altura máxima	—	INDIVIDUO: altura máxima	—	INDIVIDUO: altura máxima	—
	HOJAS: lg* y ratios	HOJAS: lg* y ratios	HOJAS: lg*, ratios	HOJAS: lg*, ratios	HOJAS: ancho* y ratios	HOJAS: ancho* y ratios
	FLOR: orificio	FLOR: orificio	FLOR: orificio	FLOR: orificio	FLOR: orificio	FLOR: orificio
	PÉTALOS: forma, pos Hb-Ha, natur PI*-On y color BI -Vi	PÉTALOS: forma, natur On y color BI -Vi	PÉTALOS: forma, pos Hb-Ha, natur PI*-On y color BI -Vi	PÉTALOS: natur On y color BI -Vi	PÉTALOS: forma, pos Hb-Ha, natur Ond y color BI -Vi	PÉTALOS: forma, natur Ond y color BI -Vi
	SILICUA: ped, valvas (lg* y ratios), ratio cuerno, apéndices (ancho, divis y áng-1&2)	SILICUA: valvas (lg* y ratios), ratio cuerno, apéndices (ancho, divis, ang-1 & 2)	SILICUA: ped, valvas (lg* y ratios), ratio cuerno, apéndices (ancho, divis y ang-1 & 2)	SILICUA: valvas (lg* y ratios), ratio cuerno, apéndices (ancho, divis, ang-1 & 2)	SILICUA: ped, valvas (ancho* y ratios), ratio cuerno, apéndices (ancho, lg*, divis y ang-1 & 2)	SILICUA: ped, valvas (anchos*, ratios), ratio cuerno, apéndices (ancho, lg*, divis y ang-1 & 2)
SEMILLAS: diámetro mayor y grosor ala	SEMILLAS: diámetros	SEMILLAS: diámetros y grosor ala	SEMILLAS: diámetros	SEMILLAS: diámetros y grosor ala	SEMILLAS: diámetros	
—	—	POLEN: diámetros	—	POLEN: diámetros	—	
—	—	PAPILAS T- Y- D- P*-U*	PAPILAS Bo	PAPILAS T - Y - D	—	
<b>F3</b>	INDIVIDUO: diámetro mayor y ramificación	INDIVIDUO: diámetros y ramificación	INDIVIDUO: diámetros y ramificación	INDIVIDUO: diámetros y ramificación	INDIVIDUO: diám mayor, ramificación* y tallos basales*	INDIVIDUO: diám mayor, ramificación* y tallos basales*
	FLOR: diámetros y orificio	FLOR: diámetros y orificio	FLOR: diámetros y orificio	FLOR: diámetros y orificio	FLOR: diámetros y orificio	FLOR: diámetros y orificios
	PÉTALOS: ancho uña* y limbo, pos Le*-Ca y color Rs	PÉTALOS: ancho uña* y limbo, pos Le* y color Rs	PÉTALOS: ancho uña* y limbo, pos Le* -Ca y color Rs	PÉTALOS: ancho uña* y limbo, pos Le* y color Rs	PÉTALOS: ancho limbo y pos Le	PÉTALOS: ancho limbo, pos Le y color Rs
	SILICUA: nº bifurcaciones apéndices	SILICUA: estilo	SILICUA: nº de bifurc apéndices	SILICUA: estilo	SILICUA: nº de bifurc apénd	SILICUA: estilo
	SEMILLAS: % forma triangular*	SEMILLAS: diám menor y % forma triangular*	SEMILLAS: % forma triangular*	SEMILLAS: diám menor y % forma triangular*	SEMILLAS: % forma triangular	SEMILLAS: diám menor y % forma triangular
—	—	—	—	POLEN: diámetros	POLEN: diámetros	
—	—	—	—	PAPILAS Y* -D*	PAPILAS Y -D	
<b>F4</b>	—	PÉTALOS: pos Ca	—	PÉTALOS: pos Ca	—	PÉTALOS: forma
	RACIMO	RACIMO	RACIMO	RACIMO	RACIMO	RACIMO
	SILICUA: valvas (lg* y ratios), apéndices intermedios y áng-2	SILICUA: valvas (lg* y ratios), lg cuerno y apénd (lg, ancho* y nº apend)	SILICUA: valvas (lg* y ratios), apénd (lg y ancho* y ang-2)	SILICUA: valvas (lg* y ratio), lg cuerno, apéndices (lg, ancho* y nºapéndices)	SILICUA: ratio valva, lg cuerno, apéndices (lg, ancho, divis y ang-2 )	SILICUA: ratio valva, talla cuerno y apéndices (lg y ancho, divis, ang-1& 2)
SEMILLAS: grosor menor ala	SEMILLAS: grosor ala y % forma Cu - R	SEMILLAS: diámetro menor y grosor menor ala	SEMILLAS: grosor ala y % forma Cu-R	SEMILLAS: diám menor, grosor menor ala y % forma Cu -R	SEMILLAS: diám menor, grosor ala y % forma Cu-R	
—	—	PAPILAS T -Y -P*	PAPILAS T - Y*	PAPILAS T	PAPILAS Bo- T	

Tabla 4.16b.- Análisis de caracteres y factores (ejes). Análisis de componentes principales (ACP) de los macro & micro-caracteres. Tabla resumen. Símbolo: \* = posición variable o desaparición del carácter.



**FACTOR F1-IIM:** *altura máxima* INDIVIDUO, *Apertura* de la FLOR (ángulo de los sépalos), *Sépalos* (longitud, ancho y forma), *ratio Pet/Sep*, *Anteras dehiscentes* y *Pétalos* (longitud, naturaleza On-Ac).

**FACTOR F2-IIM:** *HOJAS* (longitud y ratios), FLOR: *orificio* (diámetros), *PÉTALOS* (forma), *Ovario*, *Racimo*, *SILICUA* (talla valvas y divisiones de apéndices), *SEMILLAS* (diámetro menor).

**FACTOR F3-IIM:** *diámetros* INDIVIDUO, *Pétalos* (ancho y color BI-Vi del limbo) y *SILICUA* (*protuberancias* y *bifurcaciones de apéndices*).

**FACTOR F4-IIM:** *Hojas* (ratios) y *SILICUA* (*valvas estilo* y *ratio cuerno*).

En el **F1** con el grueso de los caracteres de la *Flor*, asciende la *altura de los INDIVIDUOS* desde el F2 y la *longitud de los PÉTALOS* (antes en F2). El nuevo **F2** está formado por el grupo de variables del anterior F3, acompañadas en la matriz de 307 UTOs por la forma del limbo. El nuevo **F3** (diámetro de los individuos, limbo ancho y color, divisiones de los cuernos) es el anterior F4, quedando este último reducido al estilo del fruto y ratio de los cuernos o astas solo en la matriz de 1452.

#### 5.1.3.4. Modelo II con 14 poblaciones sin PG ni PA. Factores y caracteres (Macro y Micro)

En el del modelo de *macro & micro-caracteres* AD-II sin PG ni PA, también aparecen los mismos caracteres con poder discriminatorio que en el análisis de macro-caracteres.

**FACTOR F1-IIM&M:** *altura máxima* y *ramificaciones* INDIVIDUO, FLOR: *Apertura*, *Sépalos* (longitud y forma), *ratio Pet/Sep*, *Anteras* (dehiscentes e indehiscentes), *Pétalos* (longitud), *Recursos androceo* (nº granos de polen), *Recursos gineceo* (nº óvulos) y *Papilas estigmáticas* (longitud y formas Bo-Y).

**FACTOR F2-IIM&M:** *diámetros* INDIVIDUO, *HOJAS* (*longitud\**, *anchos\** y *ratios*), FLOR: *orificios* (diámetros), *Pétalos* (On-Ac), *SILICUA* (valvas, ancho apéndices y divisiones cuernos) y *SEMILLAS* (diámetros), *Recursos androceo* (nº granos de polen\*) y *Pap Y\**.

**FACTOR F3-IIM&M:** FLOR: *Sépalos* (ancho\*), *Pétalos* (color BI del limbo), *Ovario\**, *Recursos androceo* (nº granos de polen\*) y *Papilas D*.

**FACTOR F4-IIM&M:** *Hojas* (ratios\*), FLOR: *Pétalos* (ancho y color Vi\* del limbo), *Silicua* (valvas\* y divisiones de apéndices\*), *Polen* (diámetros) y *Papilas estigmáticas Y\** y *Bo\**.

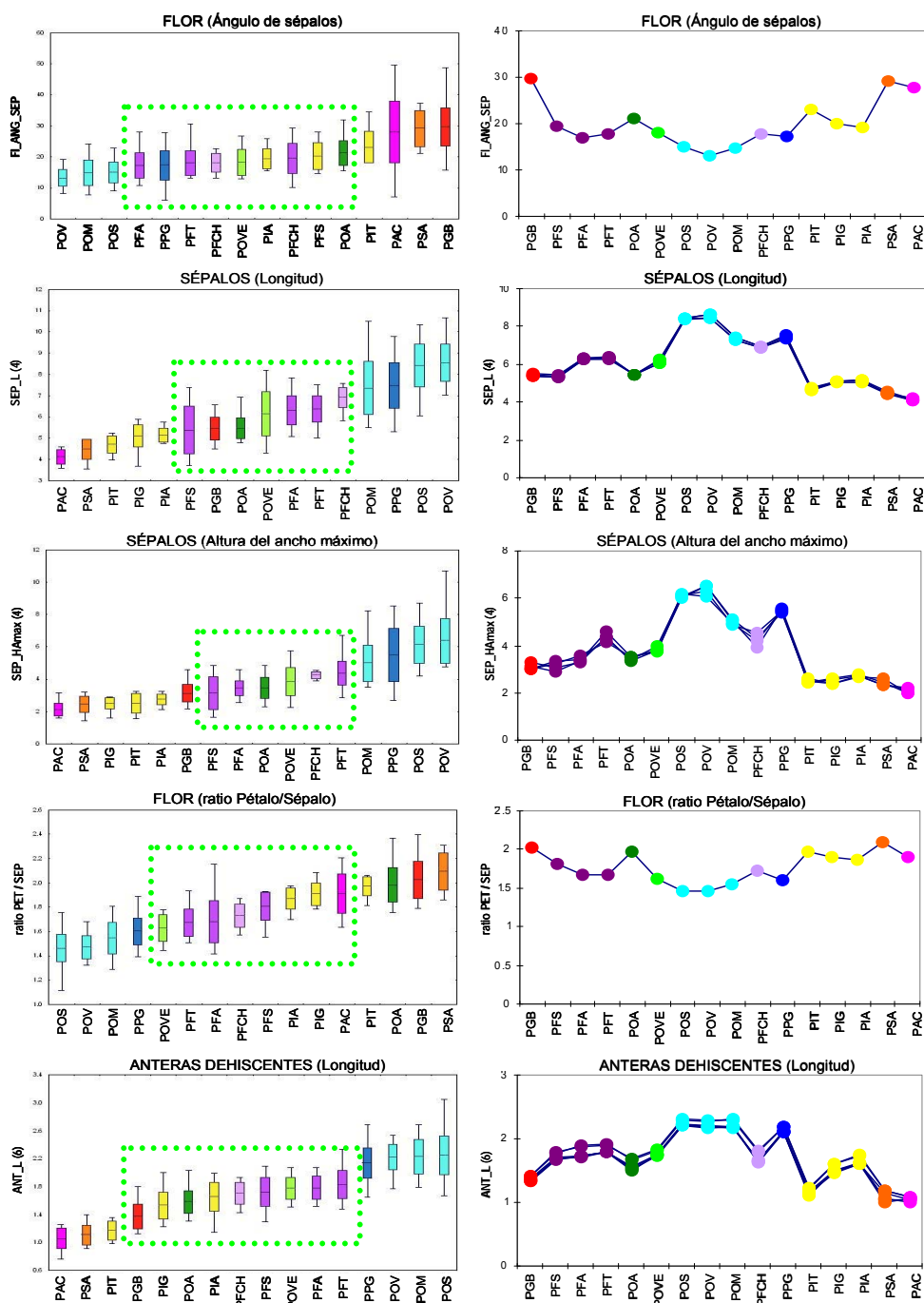
#### 5.1.4. Análisis de caracteres y factores. Valor diagnóstico

Se analizan en cada uno de los cuatro primeros *factores* o *ejes*, los grupos de caracteres asociados de mayor peso o más correlacionados a cada *factor*, acompañados de *diagramas de cajas* que ponen de manifiesto la media poblacional e intervalo de confianza y *gráficas de medias poblacionales* que ponen de manifiesto el valor discriminatorio de la media (Anexo 4.1). Aunque en muchos de los caracteres, las poblaciones se solapan en los *diagramas de cajas*, se observan tendencias que tienden a diferenciar máximos, mínimos e intermedios.

En estas gráficas, merece destacar que *P.ornata* (PO) presenta siempre valores extremos máximos o mínimos, en sentido opuesto a los taxones de las *islas occidentales* (PA, PI y PS), generalmente acompañados por PG. Las poblaciones asociadas a *P.fillifolia* (PF) y las que no poseen asignación taxonómica, tienden a presentar posiciones intermedias.

Hay que poner de manifiesto que en los análisis de ambos modelos, se observan cuatro grupos de caracteres de la FLOR siempre asociados al eje o *Factor-1*, que son comunes a todos los análisis (AD y ACP) que por su gran valor discriminatorio merecen ser destacados

independientemente (*Apertura Floral* o ángulo de los sépalos, *Sépalos*, *ratio Pet/Sep* y *Anteras dehiscentes*).



1º) La **apertura floral** o ángulo de los *sépalos*, con un peso de  $\approx 0.70$ , presenta las flores más abiertas en PG y PA (La Palma) cuyo rango incluye prácticamente a PS (La Gomera) superando al resto de poblaciones de Gran Canaria y Tenerife (PI). Las *flores más cerradas* (con apertura más estrecha) se encuentran en las poblaciones de PO y luego con flores un poco más abiertas el conjunto de *P.filifolia*. Entre ambas aunque muy cerca se encuentra a PP y PFCH.

2º) **Sépalos**. En este grupo de caracteres destaca con mayor peso la *longitud de los sépalos* ( $\approx 0.79$ ), que además representan al resto por estar fuertemente correlacionados

( $r=0.994$ ). Los *sépalos más largos* se encuentran en PO y PP, seguidos de PFCH. Los más cortos en los taxones de las *islas occidentales* (PA, PS y PI) y los medianos en el complejo de *P. filifolia* (PFA, PFS, PFT, POA, POVE) que incluye a *P. glabriuscula* (PG).

- La *altura del ancho máximo (forma del sépalo)* con un peso  $\approx 0.71$  señala a PO y PP con *sépalos* del máximo ancho más alto, mientras que los *sépalos más anchos* en la base se observan en las *islas occidentales* (PA, PS y PI). Con *sépalos intermedios* se observa al complejo PF acompañado de POVE y POA, y también a PFCH que se distancia de PP.

3º El **ratio Pet/Sep** (limbo o porción visible del pétalo) con el mayor peso de los cuatro ( $\approx 0.84$ ), señala con *limbos más largos y visibles* a *P. glabriuscula* (PG) y POA de Gran Canaria junto a *P. schizogynoides* (PS), acompañada luego por las otras *islas occidentales* con *limbos más cortos* (PI y PA), y después por las poblaciones del complejo de *P. filifolia*. Los *limbos más cortos* y menos visibles corresponden a las poblaciones de PO y PP de Gran Canaria.

4º **Anteras dehiscentes**. En este grupo de caracteres el de mayor peso corresponde a la *longitud total de las anteras* ( $\approx 0.83$ ) que además está fuertemente correlacionado con el resto de los caracteres del grupo. Se señala a PO y PP con las *anteras mayores* y con las *anteras más cortas* a los taxones de las *islas occidentales* (PA, PS y PI) acompañadas por PG. Las *anteras intermedias* se presentan en el complejo PF (Gran Canaria) y en dos poblaciones de Tenerife (PIA y PIG).

- La *longitud del conectivo de la antera* que con un peso  $\approx 0.84$  muestra las longitudes más largas en PO y PP y las más cortas en PA, PS, PIT (PI) y PG. En una posición intermedia se observa el complejo PF acompañado por POA, POVE y PFCH.

#### 5.1.4.1. Caracteres y Factor-1 (F1)

El resto de los caracteres pueden ser característicos de un *factor* determinado, aunque pueden cambiar según modelos o se pueden perder.

Caracteres de la FLOR:

5º **Diámetros**. En este grupo de caracteres el *lado mayor de la corola* presenta el peso mayor ( $\approx 0.43$ ), donde destacan PG y POA con diámetros más anchos, mientras que los más estrechos se encuentran entre las poblaciones de PF y PO. Puede diferenciar a PP de PO, a POA de PF y a PS de PIT. Este carácter pierde importancia en los modelos II cuando se elimina PG y PA.

6º **Pétalos**. La *longitud de la uña* del pétalo con un peso de  $\approx 0.62$  (sigue la línea de los sépalos y anteras) destaca con *uñas más largas* a PO y PP (Gran Canaria) seguidas de PFCH. Las *uñas más cortas* se encuentran en las *islas occidentales* donde PS se distingue de PI. Las *uñas intermedias* (como los sépalos) son para **PF\*** y PG (Gran Canaria).

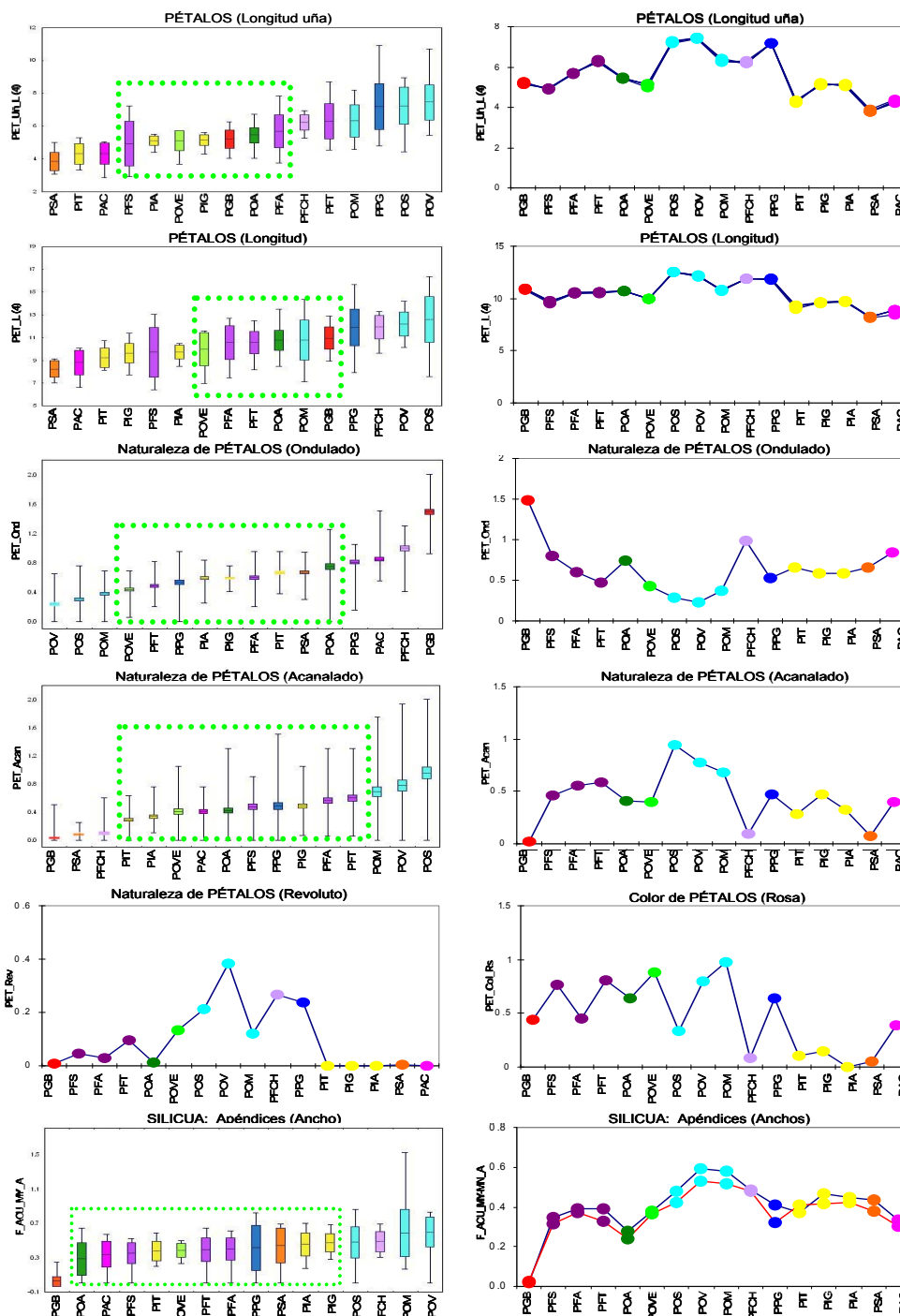
- La *longitud total de los pétalos*, con un peso de  $\approx 0.50$ , también muestra con los *pétalos más largos* a PO, PP y PFCH y con los *pétalos más cortos* a PS. Aunque es común, se puede encontrar asociado al F2.

- Los *pétalos ondulados* con el máximo peso ( $\approx 0.77$ ) caracterizan con diferencia a PG y luego a PFCH y POA (Gran Canaria) acompañadas de PA (La Palma). Los *menos ondulados* en PO y POVE, y los intermedios o medianamente ondulados en PF, PP y resto de las islas. Puede diferenciar a PP de PFCH y puede aparecer en F2 (AD-II) de *macro* y *micro-caracteres* (1) sin PG ni PA, con menos peso.

- Los *pétalos acanalados* ( $\approx 0.47$ ) caracterizan a PO, ausentándose en PG, PFCH (que se desmarca de PP) y PS donde se manifiestan ocasionalmente. Con situación intermedia se encuentran en el complejo **PF\*** y PP. Este carácter pierde importancia en los AD-II cuando se elimina PG y PA.

Resultados

- Los *pétalos revolutos* adquieren importancia ( $\approx 0.86$ ) en el ACP (F1) señalando a PO con PFCH y PP con los más revolutos y con *pétalos* menos revolutos al complejo PF con POA y POVE. Las *islas occidentales* (PI, PA y PS) carecen de este tipo de pétalos. El *color rosa* también adquieren importancia en el ACP que lo incluye en el F1 ( $\approx 0.59$ ) diferenciando a PP de PFCH y en las *islas occidentales* destaca PA con los pétalos más rosados.



7º) Gineceo. El **ancho de estigma** con peso  $\approx 0.40$ , señala a PO, PFCH y POVE, con estigmas más anchos y a las *islas occidentales* (PA, PI y PS) con los más estrechos

acompañadas por PG (Gran Canaria). Adquiere importancia con los macro y micro-caracteres (AD-I).

Caracteres del fruto o SILICUA:

8º) **Apéndices del asta o cuerno**. El *ancho del apéndice mayor* ( $\approx 0.56$ ) destaca a PO y PFCH con apéndices más anchos, pudiéndose diferenciar PO de PP. Los más estrechos corresponden a POA, PP y PA. Pierde importancia en los AD-II sin PG ni PA y se asocia al *F2*.

- El *número de apéndices de los cuernos* ( $\approx 0.36$ ), señala a PIA (PI), POV (PO), PFS (PF) y PFCH con el mayor número de apéndices y se ausenta en PG, destacando a PS y POA con el menor número. Pierde importancia en los modelos II sin PG ni PA y al añadir los micro-caracteres se asocia al *F2*.

- El *número total de divisiones de los apéndices* ( $\approx 0.5$ ) los más divididos se observan en PP, PO, PI, PS y PA. PG carece de divisiones y le sigue POA con algunas. En los modelos II (sin PG ni PA) y de macro y micro-caracteres se encuentra asociado al *F2*.

- Las divisiones o el *número de terminaciones del apéndice mayor* ( $\approx 0.37$ ) destaca a PS y PP con el mayor número de divisiones y a PG seguida de lejos por POA con el menor número. Puede diferenciar a PFCH de PP. Este carácter pierde importancia en los modelos II sin PG ni PA y en el modelo I de macro y micro-caracteres aparece asociado al *F2*.

- El **ancho del cuerno** señala a PFCH y PP con anchos intermedios entre PO y PF y con las astas o cuernos más estrechos a PG. Tiene su máxima importancia en los análisis de macro-caracteres (AD-I 1649 UTOs) y la vuelve adquirir en el ACP ( $F1-I \approx 0.74$ ).

Caracteres de la SEMILLA:

9º) El **grosor mayor del ala** ( $\approx 0.51$ ) diferencia notablemente a PG con alas enormes.

El *diámetro mayor de la semilla* ( $\approx 0.42$ ) diferencia a PG y PA con semillas mayores y a PO con las más pequeñas. Pierde importancia en los AD-II sin PG ni PA y al añadir los micro-caracteres se asocia al *F2*.

- Las *semillas rectangulares*, exclusivo del AD-I de macro-caracteres ( $\approx 0.4$ ) también discriminan solo a PG y PA con semillas más rectangulares o elípticas.

- La *semillas cuadradas* muestran a PO-PP y PS con más semillas cuadradas y a PG, PA y PI con menos. Puede diferenciar a PP de PFCH y a PS de PI. Adquieren importancia en el ACP que lo incluye también en el *F1* ( $\approx 0.59$ ).

- Las *semillas triangulares o cónicas* son más abundantes en PF, POVE y PIT que se desmarca de PIA y PIG como PFCH de PP (con menos semillas triangulares). También adquieren importancia en el ACP ( $F3 \approx 0.69$ ), aunque en los macro y micro-caracteres están en el *F1* con bajo peso.

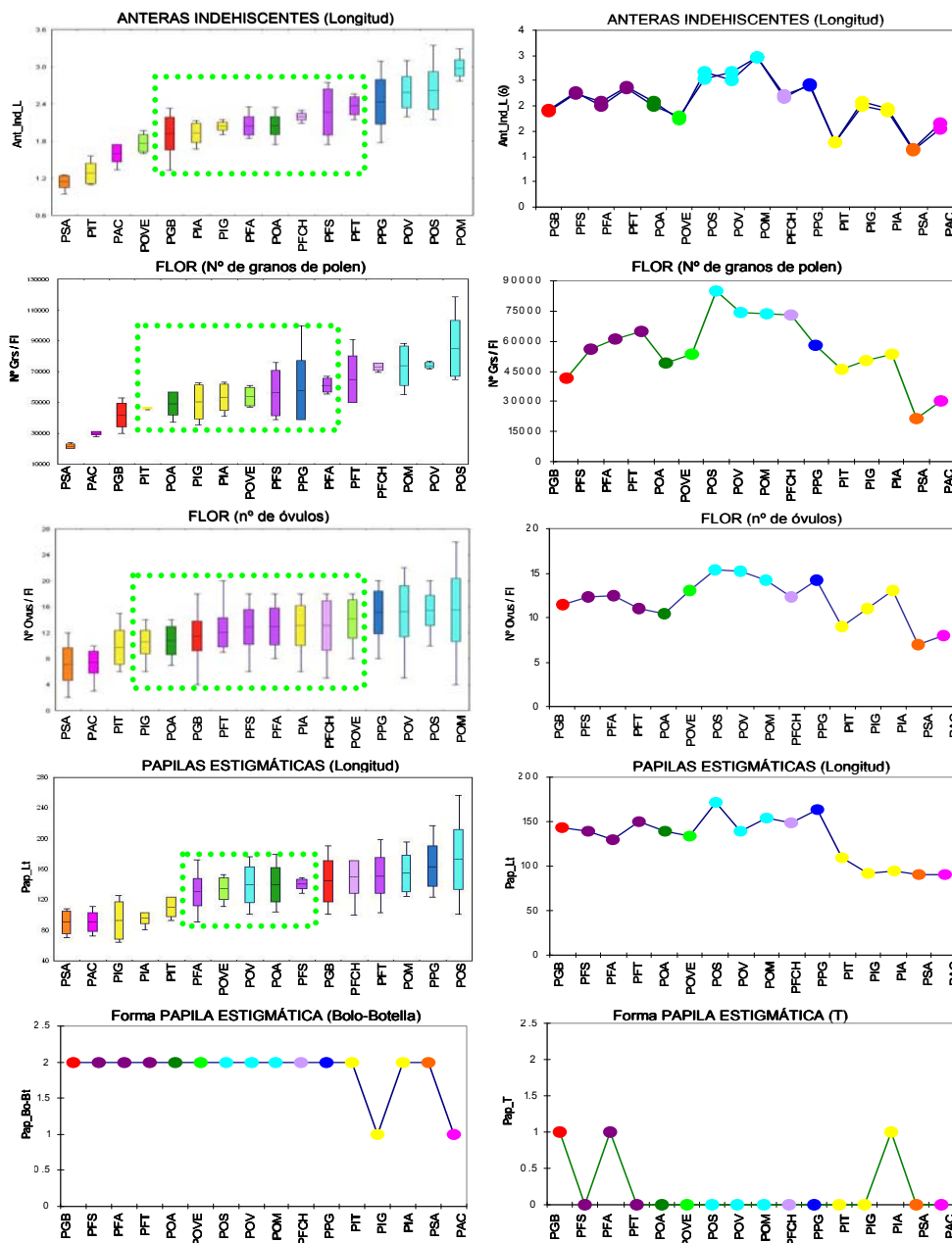
Recursos del ANDROCEO Y GINECEO

10º) La *longitud de las anteras indehiscentes* ( $\approx 0.68$ ) destaca con mayor peso en este grupo de caracteres. Las anteras más largas se encuentran en a PO y PP, mientras que las más cortas en PS, PIT, PA y POVE. En posición intermedia se encuentra el complejo PF acompañado por PI y PG.

11º) El *número de granos de polen* por flor ( $\approx 0.63$ ) muestra a PO y PFCH con el mayor número de granos, seguidas por PP y PF, mientras que el menor número de pólenes se presenta en PS y PA. Este carácter asociado al *F3* también puede tener importancia en el *F4* del modelo II (1).

12º) El *número de óvulos* por flor ( $\approx 0.54$ ) señala a PO con PP con el mayor número de óvulos y con menos óvulos a PS seguida por PA.

13°) La longitud de las **papilas estigmáticas** ( $\approx 0.58$ ) señala a PO, PP y PFCH con las papilas más largas y a las **islas occidentales** con las más cortas (PS, PA y PI). Las intermedias se encuentran el complejo PF (con POA y POVE) acompañado de PG.



Las **papilas bolo-botella** ( $\approx 0.46$ ) discriminan a PIG y PA donde apenas se observan del resto donde se manifiestan con abundancia. También pueden estar asociadas al *F2* en el AD-I y al *F4* en el AD-II (2). Las **papilas T** ( $\approx 0.46$ ) se observan solamente en PG, PFA y PIA. También pueden estar asociadas al *F2* en el AD-I y pierde importancia en los AD-II.

### 5.1.4.2. Caracteres y Factor-2 (F2)

#### Caracteres del INDIVIDUO

14°) El único carácter del porte que alcanza peso ( $\approx 0.58$ ) es la **altura máxima**. Los individuos más altos se encuentran en La Palma (PA) y en Bandama (PG) mientras que los más pequeños en La Gomera (PS) y Tenerife (PI). En los modelos II está asociado al *F1*.

Caracteres de la FLOR:

15°) **Pétalos**. Los pétalos *horizontal bajos* (0.65) muestran el peso mayor con presencia exclusiva en PG. Los pétalos *horizontal altos* (0.46) que no existen en PG, abundan en las *islas occidentales* sobretodo en Tenerife (PI) y La Gomera (PS). El complejo PF (con POA y POVE) muestra más *pétalos horizontal altos* que PO. Este carácter pierde importancia en los modelos AD-II.

16°) En el *gineceo*, la longitud del **ovario** ( $\approx 0.40$ ) diferencia en las *islas occidentales* a PS y PA con ovarios más cortos y después de PI. Al añadir los *micro-caracteres* este carácter está asociado con el *F4* en los AD-I y pierde importancia en los AD-II.

Caracteres del fruto o SILICUA:

17°) En este grupo el carácter de mayor peso corresponde a la *talla de las valvas* ( $\approx 0.70$ ) que aunque alcanzan máximos en PIA las medias mayores son de PG y PP cercanas a PF (sobretodo PFS y POVE). Las *valvas más pequeñas* se observan en La Gomera (PS) que no se solapa con La Palma (PA) ni con el resto de los taxones. Este carácter también está asociado con el *F4* en los modelos II sin PG ni PA.

- El *ratio de las valvas* ( $\approx 0.65$ ) muestra a PG y PP con los mayores, seguidas por PIA, mientras que los más pequeños son de PS y PA. Aparece asociado al *F4* en los modelos II sin PG ni PA.

- La *longitud del pedúnculo* ( $\approx 0.42$ ) alcanza su máximo en POS (PO), aunque las medias más elevadas son de PG y PFCH. Los más cortos se observan en las *islas occidentales*, PA, PI y PS. Pierde importancia en los modelos II sin PG ni PA.

- **Apéndices de los cuernos**. Las *divisiones del apéndice menor del asta* ( $\approx 0.42$ ) señala a PIA, PA y POV con los *apéndices* más divididos, a PG que carece, seguida lejanamente por POA con los menos divididos. Puede diferenciar a PP de PO y a POA de PF.

- El *ángulo 1 de los apéndices* ( $\approx 0.44$ ), destaca a PF y diferencia a PFCH con PO de PP. Destaca PG con astas indivisas como a veces POA. Este carácter pierde importancia en los AD-II sin PG ni PA.

Caracteres de las PAPILAS ESTIGMÁTICAS:

18°) La **papila Y** ( $\approx 0.79$ ) es abundante en PG y se observa en PF, POS, PP y PIA. Está asociado al *F2* en los AD-II y con menos peso al *F4*.

- La *papila dedo-semidedo* ( $\approx 0.51$ ) es abundante en PIG y PA y es menos frecuente en PG, PFCH y PIA. Aunque con menos peso también está asociada al *F4* en el modelo I (1) y al *F3* en el modelo I (2) y en los AD-II sin PG ni PA.

#### 5.1.4.3. Caracteres y Factores *F3* y *F4*

Caracteres de las HOJAS:

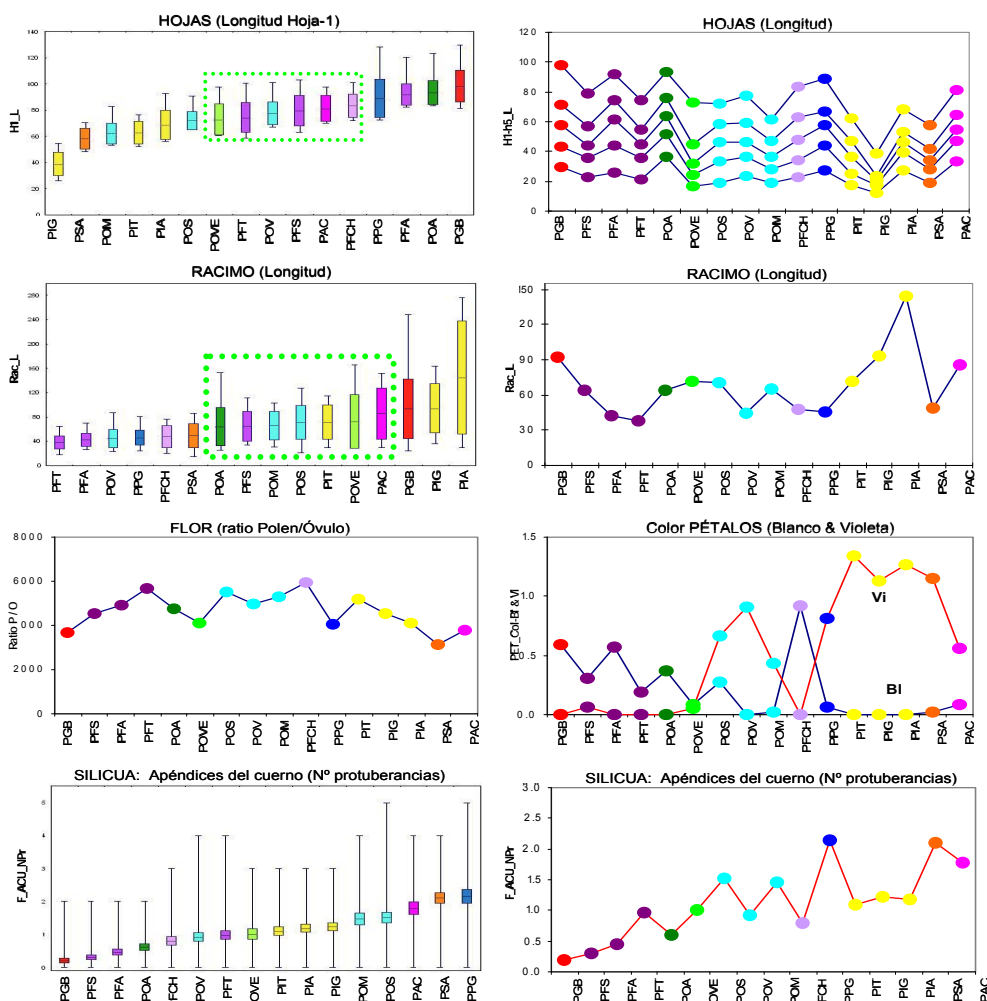
19°) El mayor peso es de la *longitud* mayor de **hojas** (0.59) destacando PG, POA y PFA con hojas más largas seguidas de PP y PFCH y en la longitud menor, PIG, PS y POVE. Estos caracteres están asociados también al *F2* en todos los modelos.

- Los *ratios de las hojas* presentan una alta correlación con las longitudes ( $r \approx 0.74$ ). Señalan a PF con los *ratios* más grandes junto con PFCH y POVE, en cambio los *ratios* más bajos se observan en PI y PS. Estos caracteres están asociados también al *F2* en todos los modelos y al *F4* en los modelos II sin PG ni PA.

Caracteres de la INFRUTESCENCIA:

20°) Los **racimos** ( $\approx 0.41$ ) mayores se observan en PI de Tenerife (PIA), seguidos de PG en Gran Canaria y de La Palma (PA). Los racimos más pequeños en PF, PP y PFCH de

Gran Canaria junto con La Gomera (PS). Aparece asociado al *F2* en el modelo II sin PG ni PA y pierde importancia al añadir los micro-caracteres.



Recursos ANDROCEO

21º) El *ratio Polen/Óvulo* tiene más peso en los modelos-II sin PG ni PA y adquiere importancia en el ACP que lo incluye en el *F1* ( $\approx 0.55$ ). Diferencia a PO y PFCH con el ratio mayor, alejándolas de PP. Los *ratios* más pequeños se observan en PS, PG y POVE.

Caracteres del porte de los INDIVIDUOS:

22º-F4-I) *Diámetros del individuo*. Con más peso ( $\approx 0.47$ ) el *diámetro mayor* corresponde a PA, PP y PG y en POVE los individuos más estrechos seguidos de PFCH. Este carácter aparece también asociado al *F2* y al *F3* según los modelos.

Caracteres de la FLOR:

23º) *Pétalos*. El *ancho de los pétalos* ( $\approx 0.41$ ) señala los más anchos en La Palma (PA) y Tenerife (PIA y PIT) así como en PFCH, PP y PG en Gran Canaria. Los más estrechos en el complejo PF. Puede diferenciar a PP de PO y a PS de PI. Aparece asociado al *F3* en el AD-II sin PG ni PA y pierde importancia en el AD-I de macro y micro-caracteres.

- El *color blanco* ( $\approx 0.4$ ) se observa con mayor intensidad en PFCH seguida de PG y el complejo PF, mientras que en PI, PS, PP y PA puede predominar el *color violeta*. Ambos caracteres están asociados al *F3* en el AD-II de macro-caracteres sin PG ni PA. Al añadir los *micro-caracteres* mientras que el *color blanco* se asocia al *F2* y *F3* según modelos, el *color violeta* pierde importancia excepto en el AD-II de macro y micro-caracteres (2).



Caracteres del fruto o SILICUA:

24º) **Protuberancias de los apéndices.** El mayor *número de protuberancias* ( $\approx 0.33$ ) destaca a PP de Gran Canaria y PS de La Gomera y el menor a PG y complejo PF (POA, POVE y PFCH). Se asocia al F3 en el AD-II de macro-caracteres y pierde importancia al añadir los micro-caracteres.

- El *nº de bifurcaciones de los apéndices* ( $\approx 0.36$ ) también destaca a Guayadeque (PP) con el número mayor de bifurcaciones, con ausencia de las mismas en PG, PFS y POA. Al igual que el carácter anterior pierde importancia al añadir los *micro-caracteres*.

### 5.1.5. Discriminación y relaciones de los taxones. Caracteres implicados

#### 5.1.5.1. *P.glabriuscula* (PG)

Discriminan a PG el cáliz cuadrangular de sépalos medianos, la gran *apertura floral* que se refleja a veces en el orificio y diámetro de la *corola*, va acompañada de *pétalos* con limbo amplio, horizontal bajos, ondulados y preferentemente blancos. Aunque la mayoría de las *papilas estigmáticas* son en forma bolo botella, este taxon se caracteriza la presencia también de papilas Y, T, P, U. Tiene *silicuas* con las valvas mayores junto con PP y astas con ausencia de divisiones y protuberancias, las *semillas* mayores de forma rectangular-elíptica con *ala* más desarrollada discriminan perfectamente a este taxon.

Se podría relacionar con las islas por la *apertura floral* con las flores más abiertas (PS y PA) y las *anteras* más pequeñas (PS, PA y PI) así como por el diámetro de la *corola* y *ratio Pet/Sep* que la relacionan también con POA y nuevamente con las islas. Con el complejo PF se relaciona fundamentalmente por la longitud de las *hojas*, longitud de los *sépalos* y de las *papilas estigmáticas*.

#### 5.1.5.2. *P.ornata* (PO), *P.platypetala* (PP) y PFCH

El análisis de los caracteres florales y recursos del androceo y gineceo justifican y ponen de manifiesto las relaciones de *P.ornata* (PO) con *P.platypetala* (PP) y PFCH (Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica).

Caracterizan solo a **PO**, la *apertura floral* más estrecha con el *ratio Pet/Sep* (limbo) más pequeño y mayor *ratio Polen/Óvulo* con PFCH. Las *anteras* más largas (junto a PP), los máximos en el *número de pólenes por flor* (con PFCH) y como PP los máximos en el número de *óvulos* y longitud de *papilas estigmáticas*. Es la que tiene más *pétalos revolutos* y *acanalados* (que la diferencian de PP y PFCH). En las *silicuas* las valvas son ligeramente mayores que las de PF como los *cuernos* aunque de largo similar pero son más anchos que PF como los apéndices.

Asocian a PO y PP la longitud y forma de los *sépalos*, los *pétalos revolutos*, las *anteras dehiscentes*, longitud de las *papilas estigmáticas*, presencia de *papilas Y*, abundancia *semillas* cuadradas, triangulares y rectangulares, como se pone de manifiesto en las gráficas de medias.

- Caracterizan a **PP** las *silicuas* con los máximos en las valvas, *cuernos*, número de *protuberancias* y divisiones de los *cuernos*. Pueden diferenciar a PP de PFCH, la forma de los *sépalos*, *anteras dehiscentes*, los *pétalos ondulados* (PFCH), *acanalados* y color *blanco* (PFCH) o *rosa* y *violeta* (PP), longitud de *apéndices* (PP max), *semillas triangulares*, *ratio P/O* y *papila Y*.

### 5.1.5.3. *P. filifolia* (PF) y poblaciones no adscritas (POA, POVE y PFCH)

El complejo PF (PFT-PFS-PFA, PFCH, POVE y POA) se caracteriza sobretodo por los cuatro caracteres más importantes de la *flor* que la sitúan siempre en una posición intermedia en relación al resto de los taxones.

Así ***P. filifolia*** se caracteriza por un *cáliz* de *sépalos* medianos de forma más o menos rectangular, ocasionalmente piriforme. La *apertura floral* media que se refleja a veces en el orificio y *diámetro de la corola*, se acompaña de pétalos con *limbos* también medianos, horizontalmente altos preferentemente *acanalados* y con frecuencia *levantados*, preferentemente blancos en PFA y más rosas en PFS y PFT. También las *papilas estigmáticas* intermedias caracterizan a esta especie y dentro del complejo, caracterizan solo a PF las papilas Y, T, separándola de POA y POVE, como también el *nº de pólenes* (mayor en PF) y de óvulos intermedios entre ambas (POA y POVE).

Los *ratios* de las *hojas* suelen ser los más altos del género como los de las *valvas* y de *los cuernos* excepto en PFT, al contrario que los *racimos* que se muestran como los más cortos, a excepción de PFS, POA y POVE. La abundancia de *semillas triangulares* o *cónicas* podría caracterizar a PF que la relacionan con POVE y PIT.

- Discriminan a **PFCH** de PP la *apertura floral*, *anteras*, *pétalos exclusivamente blancos* y *ratio Polen/Óvulo* como también los caracteres del *fruto*. A excepción del *ancho del cuerno* que justifica la relación de PFCH-PP con PO, en general los caracteres del *fruto* (longitud de las valvas y del cuerno, nº de bifurcaciones y protuberancias de los cuernos, ancho de los apéndices) y de las *semillas* (contorno del ala) justifican la relación de PFCH-PP con PF alejándolas de PO (Tabla 4.15 resumen de Taxonomía Numérica). También el *ratio* de las *hojas* justifican que PFCH-PP se relacionen con PF.

- Discriminan a **POA** de PF la mayor *apertura floral*, mayor *ratio Pet/Sep*, *diámetros de la corola*, relacionándola con PG. La longitud de las *anteras*, la prácticamente ausencia de *divisiones de los cuernos* y la *mayor abundancia* de *semillas rectangulares* caracterizan a POA y la relacionan con PG.

- **POVE** realmente se sitúa dentro del complejo PF salvo ligeras excepciones. Los *diámetros más pequeños del individuo* y flores con *pétalos revolutos* que caracterizan a POVE y la relacionan con PO, así como las flores preferentemente de color rosa, discriminándolas ligeramente de PF junto con el *nº de pólenes* que la acercan a POA, y la relacionan también con PI.

### 5.1.5.4. Islas occidentales. *P. schizogynoides* (PS), *P. intermedia* (PI) y *P. aridanae* (PA)

Los tres taxones de las islas occidentales (PS, PA y PI) están diferenciados de Gran Canaria por las longitudes más pequeñas de todos los *verticilos florales* (en PI más PIT que PIG y PIA). Los *sépalos*, longitud, forma y ancho de los *pétalos*, *anteras* y *papilas* más cortas. Aunque siguen predominando las papilas *bolo-botella*, en general adquieren importancia las papilas *dedo-semi-dedo*. También las *silicuas* presentan generalmente todos sus atributos más pequeños en las *islas occidentales* (en PI más PIT que PIG y PIA).

- De las islas **PS** es la que presenta las biometrías más pequeñas en todos sus verticilos, a excepción de la *apertura floral* y *ratio Pet/Sep* (limbo) que las supera ligeramente (incluso a PG) así como también el menor *nº de pólenes por flor* y *de óvulos*, que pueden caracterizar a este taxon, así como la longitud de las *valvas* más cortas y el menor *ratio* del *cuerno* de *apéndices* y de *protuberancias*. Esta especie se caracteriza por la abundancia de *semillas cuadradas* sobre las *rectangulares* y *triangulares* (apenas presentes).

- Puede caracterizar a **PI**, los *individuos* de menor talla y *hojas* pequeñas, *sépalos*, *pétalos*, *limbo* (talla y color violeta), pétalos *ondulados*, longitud del *pedúnculo* y *valva* mayor (V1), ancho *cuerno*, *nº protuberancias* y *ala de las semillas*, que se diferencia de PS por las *flores* menos abiertas (PIT más abiertas) y *limbos* más amplios. La abundancia de *pétalos ondulados* y *violetas* caracteriza a PI y PS del resto de los taxones y los *ondulados* y *acanalados* a PI y PA. En PI, el tamaño de los *sépalos*, de las *anteras* y del *estigma* es más pequeño en PIT que en PIG y PIA como también el menor *número de pólenes* y de *óvulos*. Además de las *papilas* típicas (*Bo-Bt*) y *D-Sd*, PIA, se caracteriza por la presencia también *papilas T, Y, P*. En las *silicuas* las *valvas*, *astas* y *apéndices* son más pequeños en PIT y mayores en PIA y PIG, y la forma de las *semillas* es más triangular y cuadrada en PIT y más rectangular en PIA y PIG.

- Caracterizan a **PA** los *individuos* de mayor talla, longitudes de *hojas* y *ratio*. La *apertura floral* (ángulo de los sépalos) aunque después de PS, *sépalos* más cortos y anchos como también los *limbos* más cortos y más anchos (como en PIA), pero siempre mayores que Gran Canaria. Las *anteras* también son similares a PS aunque el *nº de granos por flor* y de *óvulos* son ligeramente mayores en PA. Los *pétalos* son más *ondulados* y más rosa que en los taxones de las otras islas (PI y PS) que son más violetas, relacionándola con Gran Canaria (PF-PFCH). Es el taxon que menos *papilas estigmáticas* típicas (*bolo-botella*) presenta dominando las formas *dedo-semidedo*. Las *silicuas* generalmente son bastantes similares a PI y las *semillas* son las de mayor talla después de PG y dominando las *rectangulares* sobre las cuadradas y triangulares.

## 5.2. CONGRUENCIA TAXONÓMICA Y DISTORSIONES (MST)

Las asociaciones taxonómicas y poblacionales de *Parolinia* expresadas por los UPGMA ponen de manifiesto relaciones estrechas, reforzadas aunque con algunas discrepancias, por los análisis de ordenación por MDS-NM (técnica también especialmente eficaz para taxones íntimamente relacionados) y por ACP que refleja mejor las relaciones no tan estrechas. Con la finalidad de detectar las posibles distorsiones en las técnicas de ordenación, se implementa el *retículo* de Prim de los *árboles de mínima expansión* (MTS) a los modelos considerados mejor resueltos, para señalar las relaciones más estrechas en la representación tridimensional de las mismas que ponen de manifiesto:

- La posición aislada de *P.glabriuscula* (PG) de Gran Canaria que se conecta con el resto de los taxones por Agaete (POA).

- La independencia de las *islas occidentales* (PIT-PS, PA) donde siempre hay una mayor afinidad entre Teno (PIT) de Tenerife (*P.intermedia*), La Gomera (*P.schizogynoides*) y La Palma (*P.aridanae*), que suelen mantenerse alejadas de las otras dos poblaciones de Tenerife (PIG-PIA), conectadas a Gran canaria por Guaza (PIG) y Tasartico (PFT).

- En *Gran Canaria*, el conjunto de *P.ornata* (PO) por un lado, a veces acompañado lejanamente por la asociación PP-PFCH y por otro lado, el complejo poblacional de *P.filifolia* (PF) a veces también relacionado a PFCH-PP, aunque PFCH tiende a estar más cerca de PF, y PP más cerca a PO conectados por Mogán (POM) y Tasartico (PFT). Las asociaciones dentro del *complejo PF* integrado por las poblaciones de PF y las otras dos sin adscripción (POA y POVE) suele variar dependiendo de las técnicas analíticas y los caracteres implicados, así como las de PFCH-PP. No obstante estas cinco poblaciones (a veces con PFCH) parecen formar un complejo taxonómico.

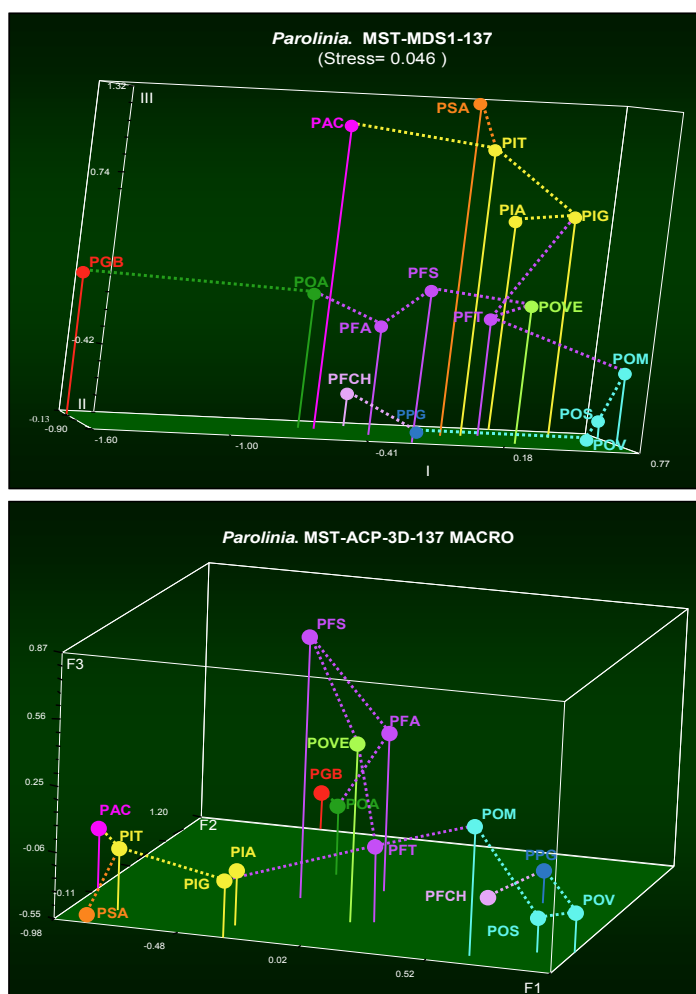
DISTANCIAS TAXONÓMICAS MACRO & MICRO-CARACTERES 155 & 144																
POB	PGB	PFS	PFA	PFT	POA	POVE	POS	POV	POM	PFCH	PPG	PIT	PIG	PIA	PSA	PAC
PGB	0	21.602	19.345	21.929	15.644	22.113	26.950	27.570	27.384	21.610	21.505	22.275	24.493	22.902	24.347	22.048
PFS	20.236	0	11.058	14.338	14.138	11.376	20.484	20.915	16.302	19.258	19.341	16.779	17.196	17.642	20.648	17.934
PFA	19.018	10.101	0	11.238	10.533	12.214	17.612	17.609	15.500	14.154	14.180	17.783	16.659	15.992	20.877	17.958
PFT	21.801	13.028	11.103	0	11.638	11.888	12.807	13.554	10.990	13.499	14.201	16.680	13.685	15.551	17.691	17.603
POA	15.458	12.974	10.431	11.609	0	14.329	19.066	19.172	18.019	14.194	14.800	15.952	17.162	16.447	17.613	15.419
POVE	21.661	10.856	12.126	11.573	14.136	0	16.903	16.722	13.475	16.587	16.403	15.118	14.109	15.681	18.814	19.042
POS	26.741	18.918	17.258	12.571	18.859	16.251	0	9.076	10.856	15.329	13.861	23.025	19.063	19.482	25.484	25.837
POV	27.217	18.805	16.925	13.029	18.707	15.609	8.950	0	10.292	14.123	13.487	24.074	19.350	20.714	26.090	26.615
POM	26.966	15.191	15.251	10.669	17.815	13.083	10.473	9.550	0	16.231	16.011	21.405	16.360	18.309	23.280	24.198
PFCH	21.145	15.873	12.584	12.492	13.116	14.741	14.974	13.856	15.119	0	12.923	21.133	18.717	18.968	23.314	23.224
PPG	21.254	16.698	13.147	13.594	14.149	15.055	13.623	13.230	15.107	12.826	0	22.787	20.650	19.826	24.999	23.870
PIT	21.630	16.456	17.542	16.096	15.439	14.892	22.177	22.871	20.697	19.158	21.501	0	12.597	14.754	10.618	12.135
PIG	24.249	16.274	16.591	13.537	17.035	13.856	18.823	18.891	16.028	17.768	20.121	12.124	0	12.928	15.110	15.091
PIA	22.458	17.207	15.780	15.229	16.228	15.560	18.775	19.649	17.942	17.286	18.608	14.252	12.284	0	7.678	16.908
PSA	24.136	19.723	20.679	17.417	17.331	18.455	25.087	25.495	22.685	22.370	24.459	10.110	14.952	17.025	0	13.000
PAC	21.367	17.477	17.534	16.898	14.702	18.715	24.868	25.294	23.307	21.209	22.458	12.010	14.474	16.340	12.576	0

Tabla 4.17.- Tabla de Distancias Taxonómicas (Euclidea) macro y microcaracteres 155 y 144. Distancias taxonómicas entre poblaciones, Matriz 155 (sobre e la diagonal) y Matriz 144 (bajo la diagonal)

### 5.2.1. Taxonomía Numérica, macro-caracteres y MST

La matriz con el total de caracteres macro-morfológicos con MDS-NM y ACP con el MST superpuesto a las gráficas tridimensionales, muestran relaciones similares con ligeras diferencias en la posición de PP-PFCH y asociaciones internas del complejo PF. El MST-MDS-NM (Fig.4.23) pone de manifiesto tres niveles en el eje III que corresponden a:

(i) PO (el más bajo) con PP-PFCH (cuyas relaciones se resuelven en los ejes I y II) y con el retículo de Prim (MST) muestra la conexión con el nivel intermedio (POM-PFT) integrado por el complejo de PF (con POA y POVE).



**Figura 4.23.- MDS-NM y ACP con MST. 137 macro-caracteres.** Las líneas de puntos representan las conexiones del retículo de Prim (MST). Se pone de manifiesto la discriminación de los tres complejos: PO (con PP-PFCH), PF (intermedio con POA y POVE) e islas occidentales (con PI, PS y PA).

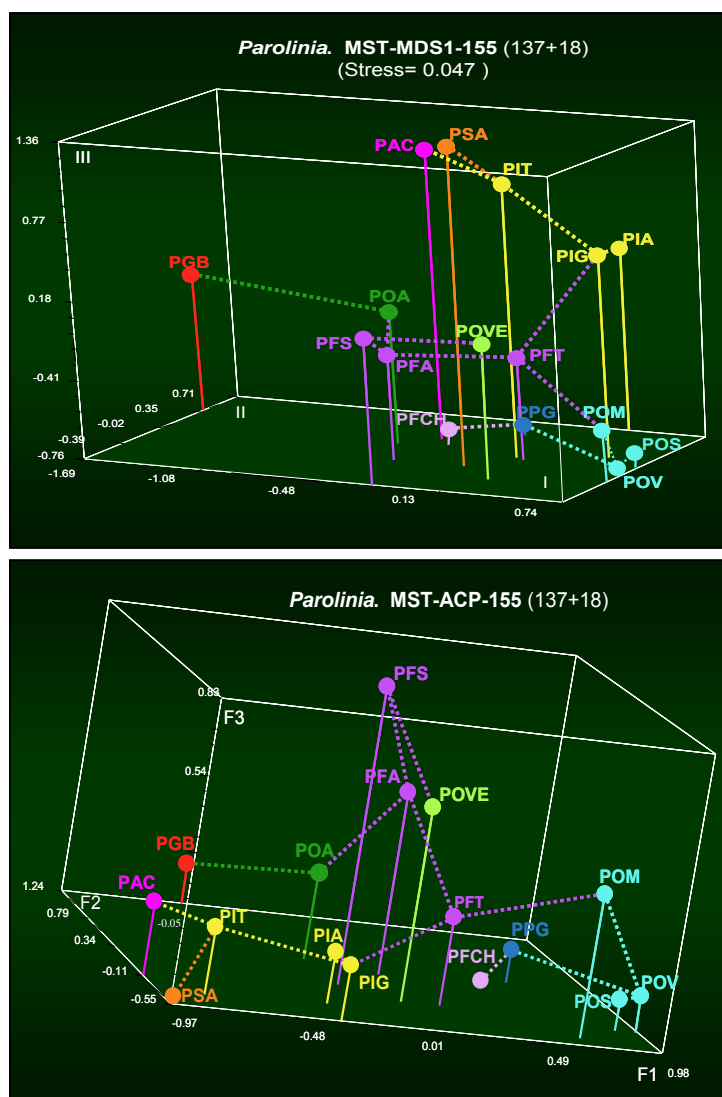
(ii) Este nivel intermedio de PF cuyas relaciones internas se resuelven también a lo largo del eje I (PFT-POVE-PFS-PFA-POA) está conectado a través de POA con PGB en el extremo del eje I. (iii) Por último, el nivel más alto corresponde a las *islas occidentales* (PI, PS y PA) que conectan con PF (PFT-PIG) y a través de Teno (PIT) que a su vez contacta con La Gomera (PS) y La Palma (PA). Las gráficas del ACP diferencian estos tres grupos por el eje o factor  $F_1$  siendo el  $F_2$  y  $F_3$  quienes alejan a PG y resuelven las relaciones internas de los complejos taxonómicos (Fig.4.23).

### 5.2.2. Taxonomía Numérica, macro y micro-caracteres y MST

La matriz con el total de caracteres *macro* y *micro-morfológicos* (1) con UPGMA, MDS-NM y ACP que se resuelven con alta resolución se analizan con el *retículo de Prim* (MST) superpuesto a las gráficas tridimensionales.

Todos los análisis muestran relaciones similares con ligeras diferencias en la posición de PP-PFCH y asociaciones internas del complejo PF donde POVE permanece relacionado a Siberio (PFS) pero los micro-caracteres lo desconectan de Tasartico (PFT).

La mejor resolución se obtiene con el análisis de la matriz 144 (126+18) seguida por la matriz de 125 donde se han depurado caracteres (Tablas 4.15-4.16 resumen de Taxonomía Numérica y de Factores y caracteres asociados).



**Figura 4.24.- MDS-NM y ACP con MST. 155 macro y micro-caracteres.** Las líneas de puntos representan las conexiones del retículo de Prim (MST) sobre la representaciones tridimensionales que ponen de manifiesto la discriminación de los tres complejos PO (extremo con PP-PFCH), PF (intermedio con POA y POVE) e islas occidentales (extremo con PI, PS y PA).

#### 5.2.2.1. *Ánálisis con macro y micro caracteres (155 y 152)*

Con la inclusión de los micro-caracteres (1), las gráficas MDS-NM resuelven las poblaciones de *Parolinia* básicamente de la misma manera que los macro-caracteres entre los tres niveles del eje III donde se diferencian los tres complejos poblacionales de PO, de PF y de las *islas occidentales* (PI, PS y PA) conectados por la población puente de PF (PFT). Las variantes respecto a los macro-caracteres se producen dentro del complejo PF, donde POVE se sitúa en posición terminal opuesta a POA que conecta siempre (alejadamente) con PG (Fig.4.24). En estos análisis, las relaciones de PP-PFCH se verifican a través de PO (POV-PP) quedando PFCH en posición terminal.

Las gráficas del ACP siguen diferenciando estos tres grupos por el eje o factor *F1* quien muestra también la lejanía de PG y resuelven las relaciones internas de los complejos con los ejes *F2* y *F3* de la forma ya descrita.

#### 5.2.2.2. *Ánálisis con macro y micro caracteres (144 y 135)*

Es el análisis de mayor resolución e incluye todos los *micro-caracteres*. Este análisis, resuelve las poblaciones de *Parolinia* de la misma manera que los análisis 155 y 152 en los tres niveles del eje III, donde se siguen diferenciando los tres complejos poblacionales de PO, PF y las *islas occidentales* (PI, PS y PA) conectados por la población puente de PF (PFT). La variante respecto a los anteriores se produce en las relaciones de PFCH-PP que se verifican a través de PF (PFT-PPFCH-PP) quedando PP en posición terminal (Fig.4.25) al igual que el análisis 135.

#### 5.2.2.3. *Ánálisis con macro y micro caracteres (125 y 111)*

Con la inclusión de los *micro-caracteres* (2) teniendo en cuenta en la depuración de los caracteres las correlaciones entre algunos de ellos (Matriz 125 y 111), las gráficas MDS-NM resuelven las poblaciones de *Parolinia* de la misma manera que con los *micro-caracteres* (1) con alguna salvedad:

- POVE vuelve a ocupar una posición intermedia entre Siberio (PFS) y Tasartico (PFT).
- POA que (por un lado) sigue contactando con PG, a diferencia de los otros análisis contacta también con PFT en lugar de con PFA.
- En las relaciones de PFCH-PP a través de PF es La Aldea (PFA) quien contacta con los Riscos de Chapín y *P.platypétala* (PFCH-PP) en lugar de Tasartico (PFT) como los anteriores análisis. Aparentemente PFCH queda incluida en el complejo PF mientras que PP se posiciona con PO.
- En las islas occidentales se mantiene la conexión con Gran Canaria (PIG-PFT) y a diferencia de los anteriores, le corresponde a Teno la conexión con todas las poblaciones y taxones del complejo.

Como resumen, se podría destacar:

(i) La lejanía de **PG** en relación al resto de taxones y poblaciones, se justifica por los primeros factores (*F1* y *F2*) donde están implicados la mayoría de los caracteres. En todos los análisis, las relaciones de PG con el resto del grupo, se verifican a través de POA que la relacionan de lejos al complejo PF (siempre con posiciones intermedias).

(ii) En el resto de los taxones hay claras diferencias entre un extremo integrado por el complejo poblacional de **PO** en Gran Canaria (a veces acompañados por PP-PFCH) y el otro extremo integrado por el complejo de poblaciones de las **islas occidentales** (donde se

diferencian PIT, PS y PAC de PIG y PIA). El grupo *intermedio* lo integran las poblaciones del complejo **PF** con POVE y POA a veces acompañado de PFCH-PP.

(iii) El *flujo génico* entre los tres complejos poblacionales: PO, PF e islas occidentales (PI, PS y PA) parece verificarse siempre a través de Tasartico (PFT), en las islas occidentales con PIG que conecta con Teno (PIT) y este con La Gomera (PS) y La Palma (PA). En *P.ornata* (PO) con POM (Mogán) que cuando va acompañado de PP-PFCH (flor) puede ser reforzado indirectamente a través de POV-PP-PFCH.

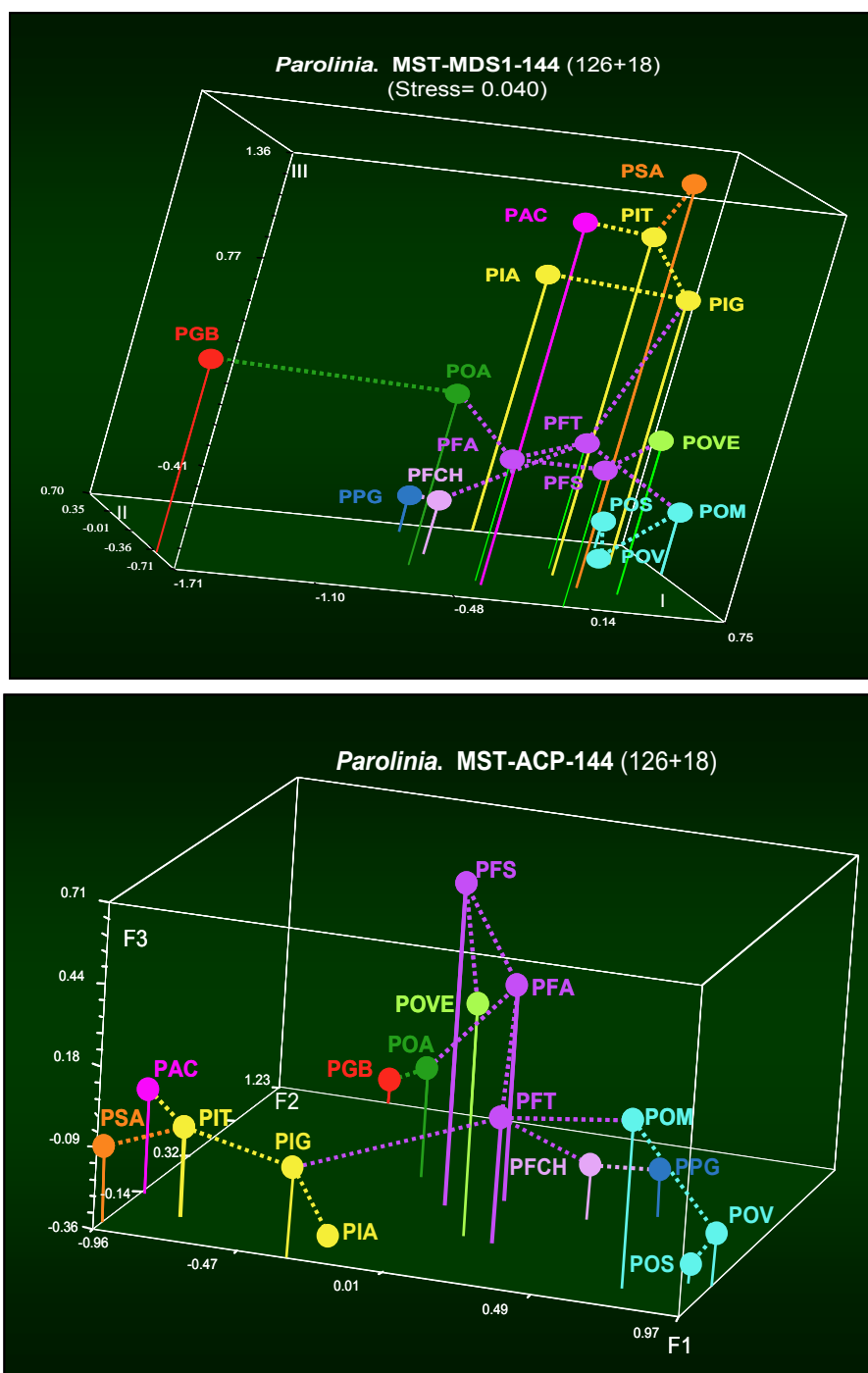


Figura 4.25.- MDS-NM y ACP con MST. 144 macro y micro-caracteres. Las líneas de puntos representan el retículo de Prim (MST). Se pone de manifiesto la discriminación de los tres complejos PO (extremo), PF (intermedio con PP-PFCH) e islas occidentales (extremo con PI, PS y PA).



(iv) PFCH-PP se puede asociar con PO o PF según análisis y caracteres implicados.

(v) En las relaciones dentro del complejo PF: POA siempre contacta con PG (por un lado) y por el otro con PFA (La Aldea) a excepción de los análisis 125 y 111 (PFT), POVE con PFS y a veces también con PFT (137, 125 y 111), PFA con PFS y PFA con PFCH y PP en los análisis 125 y 111.

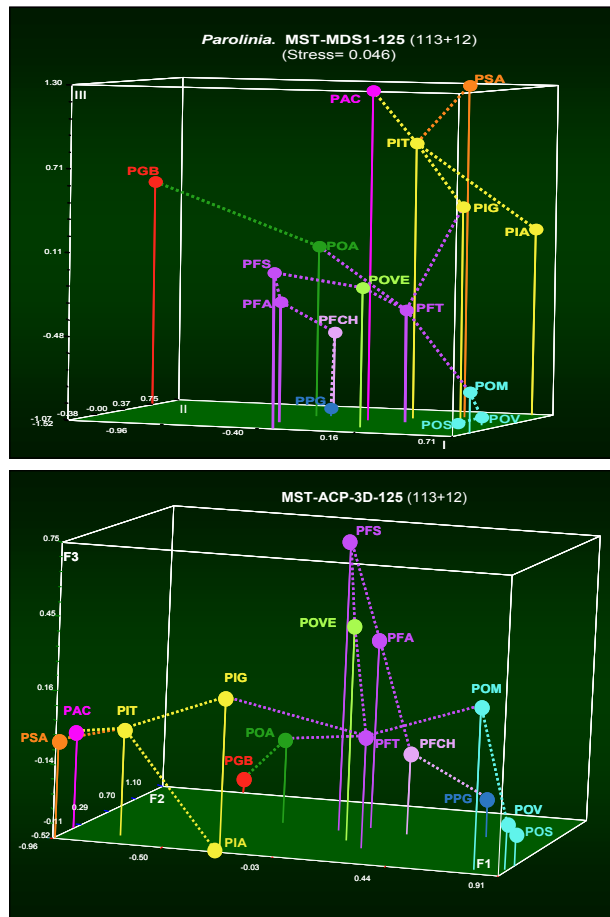


Figura 4.26.- MDS-NM y ACP con MST. 125 macro y micro-caracteres. Las líneas de puntos representan las conexiones del retículo de Prim (MST) sobre las representaciones tridimensionales que ponen de manifiesto la discriminación de los tres complejos PO (extremo), PF (intermedio con PP-PFCH) e islas occidentales (extremo con PI, PS y PA).

### 5.3. INFERENCIAS FILOGENÉTICAS. NEIGHBOR-JOINING

En la estimación filogenética por *Neighbor-Joining* de las poblaciones del género *Parolinia* consideradas (16 UTOs porque no se analiza PFI como para la diversidad genética por aloenzimas), merecen destacar tres modelos diferentes representados por (i) NJoin-155 con el total de los caracteres morfológicos ( $\approx$ NJoin-152), NJoin-144 (con la máxima resolución ( $\approx$ NJoin-135) y NJoin-125 ( $\approx$ NJoin-111). El *coeficiente de correlación cofenético* de estos árboles NJoin es siempre superior a los UPGMA. Análogo al UPGMA, se diferencia de éste en que considera las distancias taxonómicas como no ultramétricas (aditivas).

### 5.3.1. Árboles *Neighbor-Joining* con macro y micro caracteres (155 y 152)

La estimación filogenética *Neighbor-Joining* del total de los caracteres morfológicos (155) y de las poblaciones del género *Parolinia* (16 UTOs sin PFI, como en la diversidad aloenzimática) resulta un árbol ( $r=0.844$ ) que señala como nodo externo a POVE y PFA (poblaciones del complejo PF de Gran Canaria) como más cercanas al ancestro y por tanto al origen del resto de las poblaciones de *Parolinia* en las islas (Fig.4.27).

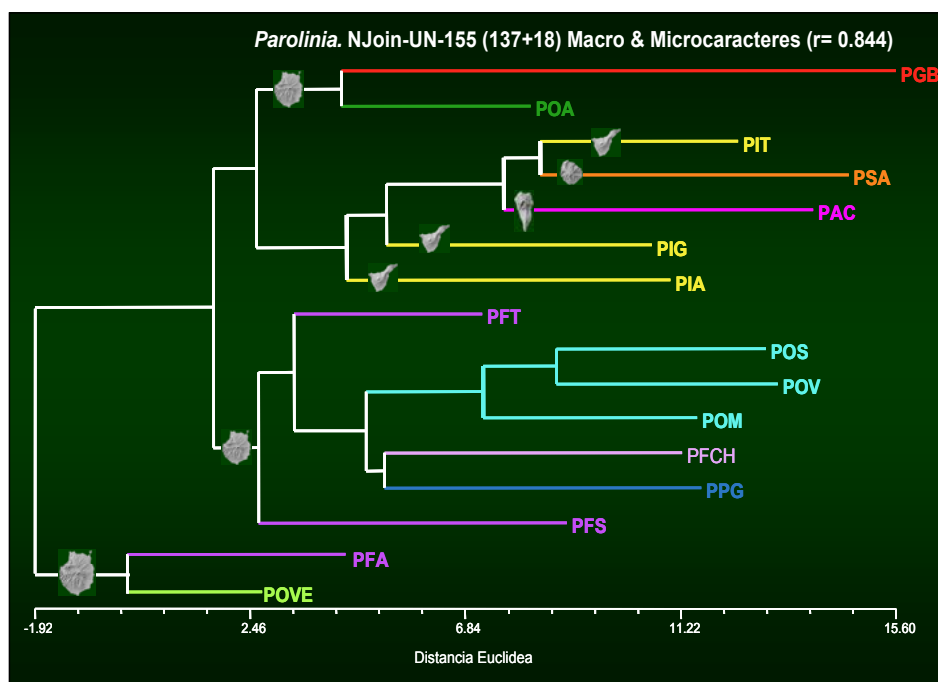


Figura 4.27.- Neighbour Joining macro & micro-caracteres 155. La imagen de la isla indica la distribución geográfica.

El resto de las poblaciones se distribuyen a su vez en otros dos cluster. Uno exclusivo para la isla de Gran Canaria que señala primero a PFS y luego a PFT como posibles *outgroup* del complejo PP-PFCH y *P.ornata* (POM, POS-POS).

El otro cluster dividido a su vez en dos, separa a POA y PGB de Gran Canaria de las poblaciones de las *islas occidentales* donde se mantiene la disgregación de PI con PIT más cerca de La Gomera (PS) y La Palma (PA) que de sus congéneres (PIA y PIG).

### 5.3.2. Árboles *Neighbor-Joining* con macro y micro caracteres (144 y 135)

Cuando se eliminan caracteres (144 y 135) se obtiene el árbol mejor resuelto ( $r=0.937$ ) que cambia ligeramente la topología anterior. Se sigue señalando a POVE (Gran Canaria) más cerca del ancestro como único *outgroup* de los otros dos cluster: El primero mantiene a PFCH, que diversifica primero, luego PP y luego el complejo *P.ornata* (POM- POS-POS).

En el segundo cluster diversifica primero *P.filifolia* que se mantiene más cerca del ancestro (PFT, PFA y PFS) y luego, como en el árbol anterior, diversifican por un lado POA y PGB de Gran Canaria y por otro lado, las *islas occidentales* donde se mantiene la disgregación de PI con PIT más cerca de La Gomera (PS) y La Palma (PA) que de sus congéneres (Fig.4.28).

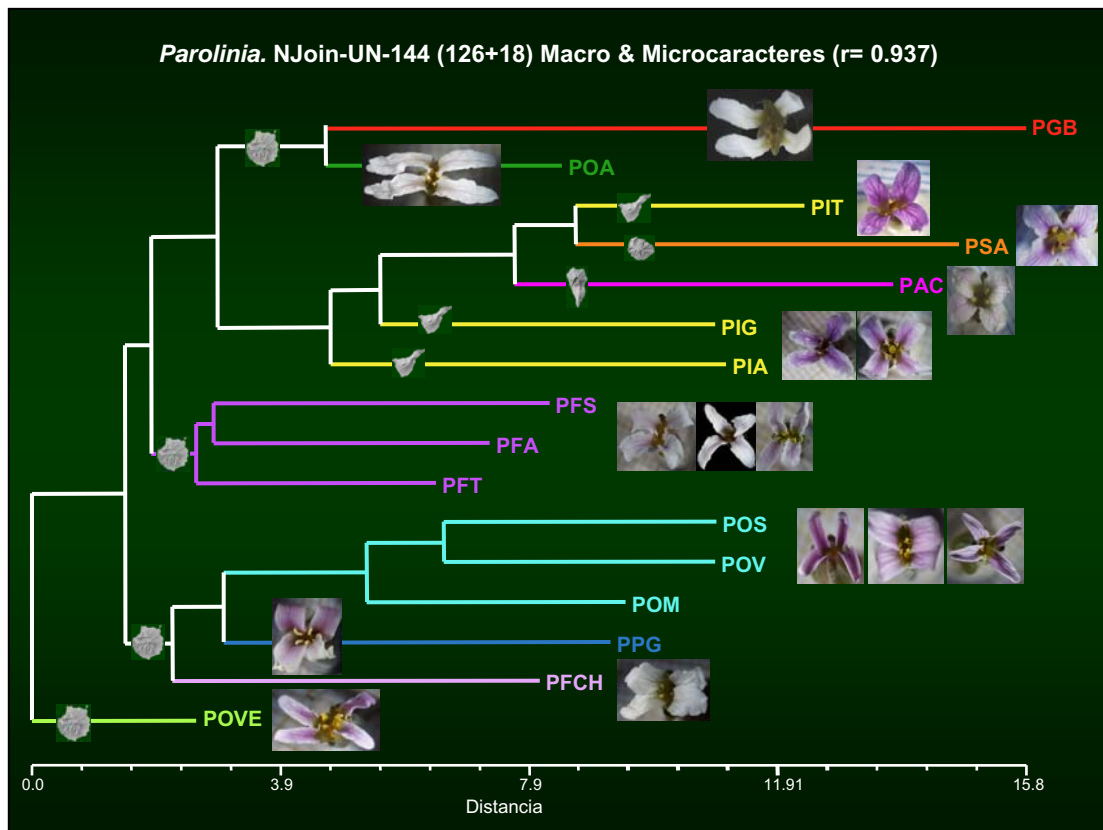


Figura 4.28.- Neighbour Joining macro & micro-caracteres 144.

### 5.3.3. Neighbor-Joining com macro y micro caracteres (125)

El análisis de macro y micro-caracteres cuando se eliminan caracteres (125 y 111) teniendo en cuenta las correlaciones de los mismos (2), se obtiene un árbol ( $r=0.880$ ) cuya topología aparentemente cambiada no lo está sustancialmente. Además de no existir *outgroup* único para el grupo, se disgrega el complejo PF, aunque se mantienen los cluster con poblaciones del complejo (PF) como *outgroups* o con ramas cortas cercanas al ancestro (Fig.4.29).

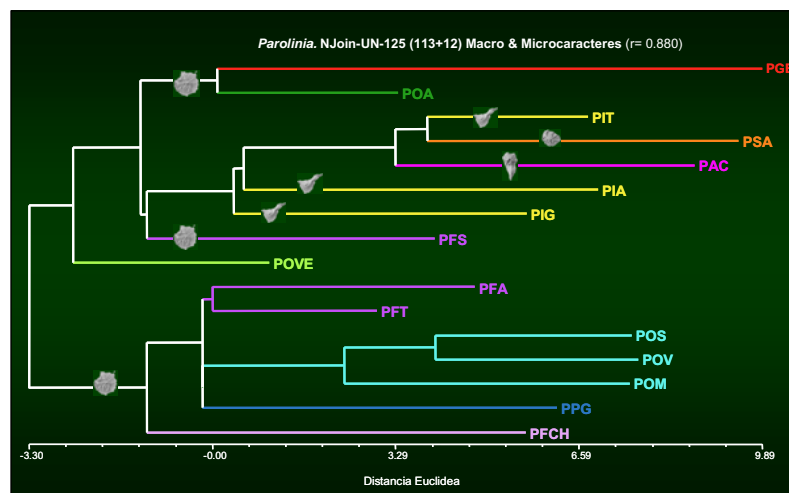


Figura 4.29.- Neighbour Joining macro & micro-caracteres 125.

Este árbol solo muestra dos nodos, uno, como en el árbol anterior integrado por PFCH de outgroup, PP y PO acompañados por PFT y PFA. El otro cluster tiene a POVE (más cerca del ancestro) como *outgroup* del clado de las *islas occidentales* con PFS que diversifica primero y del nodo integrado por POA y PGB.

## 5.4. DIVERSIDAD MORFOLÓGICA. CORRELACIONES

Los resultados del análisis de correlación no paramétrico de la diversidad morfológica con otros niveles de biodiversidad (sistemas de cruzamiento, eficacia reproductiva y diversidad genética) se muestran por grupos de caracteres (Tablas de correlación del Anexo 4.1).

En las correlaciones de la *biodiversidad morfológica* se ha puesto de manifiesto que:

- Las poblaciones de *individuos más anchos* (PAC, PGB y POA) suelen poseer flores de mayor diámetro, orificio floral y limbos más anchos, generalmente acompañadas de *silicuas* con apéndices más cortos o ausentes.

- Las poblaciones de *hojas más largas* (PGB, POA y PAC) tienen las flores más blancas y generalmente los limbos más anchos. Las *hojas más cortas* suelen ir acompañadas de flores violetas (PI, PS y PO). Asimismo las especies de hojas más largas suelen ir acompañadas de apéndices de los cuernos más estrechos y con menos divisiones.

- Las poblaciones de *flores más abiertas* (PG, PS y PA) y ostentan sépalos, pétalos y anteras más cortas con menos granos de polen y de óvulos, estigmas más estrechos, pétalos generalmente ondulados, más que acanalados o revolutos.

- Las poblaciones de *flores con cálices más largos* suelen acompañarse de largos filamentos estaminales, grandes anteras y ovarios con estigmas más altos. También con más pólenes y óvulos por flor, pétalos más largos de limbos cortos generalmente revolutos o acanalados, estigmas anchos y generalmente *papilas estigmáticas* más largas.

Hay que destacar las correlaciones de los caracteres morfológicos con la **edad geológica**. El *diámetro de la flor* y *ancho máximo del limbo* se correlacionan negativamente ( $r=-0.625$ ,  $-0.772$ ) y positivamente con los *pétalos revolutos* ( $r=0.539$ ). Asimismo la edad geológica correlaciona negativamente con la longitud del *racimo* ( $r=-0.633$ ), con el *diámetro P de las semillas* ( $r=-0.608$ ) y el *grosor del ala* ( $-0.626$ ).

### 5.4.1. Correlaciones de la biodiversidad morfológica y sistemas de cruzamiento

Como en el apartado anterior (4.1) solamente se consideran importantes algunas de las correlaciones significativas ( $\alpha=0.05$ ) en este caso con un coeficiente  $r \geq 0.60$  y se acompañan con gráficas de correlación insertas en el texto.

#### 5.4.1.1. Correlaciones de los caracteres vegetativos, sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva

Merece destacar la correlación del *diámetro mayor de los individuos* y el *índice ISI de auto-incompatibilidad*, están fuerte y negativamente correlacionados ( $r=-0.810$ ) como con la *tasa de autogamia S Karron* ( $r=-0.762$ ). Es decir que las poblaciones de individuos más anchos son más *incompatibles* (ISI cercanos a cero) y tienen también una tasa menor de *autogamia* revelando una mayor *alogamia* para esas poblaciones (PA y PG). Mientras que el *ratio de las hojas* está correlacionado positivamente con el índice *ISI de frutos* ( $r=0.762$ ), los

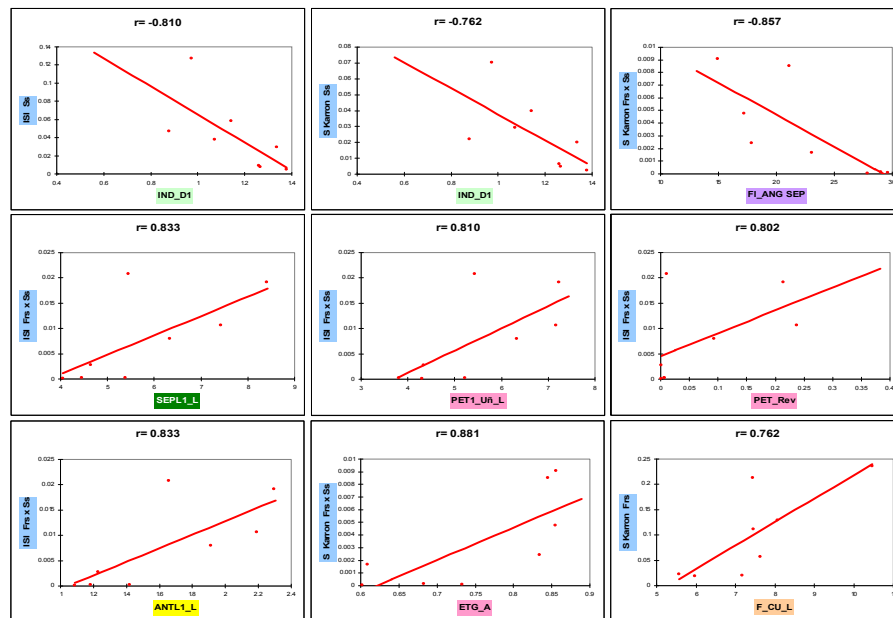
anchos de las hojas más cortas (PS, PI) lo están negativamente ( $r=-0.762$ ) aunque habría que señalar que la correlación no es muy significativa.

Los *caracteres vegetativos* no presentan apenas correlaciones destacables con los caracteres implicados en la *eficacia reproductiva* a excepción del *ancho de las hojas* que está correlacionado negativamente con el % de *germinación* de las *semillas* ( $r=-0.678$ ) y el % de *supervivencia de las plántulas* ( $r=-0.705$ ).

#### 5.4.1.2. Correlaciones de la flor, sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva

Hay que destacar la altísima correlación positiva de los *sépalos*, *anteras dehiscentes* y el *ancho del estigma* con la *tasa S de autogamia* ( $r=0.881$  y  $0.857$ ).

La *apertura floral* (ángulo de los sépalos) está fuertemente correlacionada (negativamente) con el *índice ISI de auto-incompatibilidad* y *tasa S de autogamia* ( $r=-0.762$  y  $-0.857$ ). Esto señala a las poblaciones de individuos con *flores más abiertas* como *más auto-incompatibles* (ISI más bajos) y también con menor *autogamia* revelando asimismo una mayor *alogamia* para esas poblaciones (PG, PS y PA).



- Las biometrías de los **sépalos** (longitud, ancho y forma o altura del ancho máximo), además de estar fuertemente correlacionadas con el *índice ISI* ( $r=0.833-0.786$ ), también lo están positivamente con la *tasa S de autogamia* ( $r=0.857-0.738$ ). Esto quiere decir que las poblaciones (PO y PP) de individuos con sépalos más largos y anchos son *más compatibles* (ISI más altos) y tienen también una tasa mayor de *autogamia* para esas poblaciones.

- La longitud de los **pétalos** está correlacionada con el *índice ISI* ( $r=0.714$ ) y la longitud de la *uña*, además de estar fuertemente correlacionada con el *índice ISI* ( $r=0.810-0.714$ ), lo está con la *tasa S de autogamia* ( $r=0.810-0.690$ ). En las variables cualitativas de los *pétalos* destaca la fuerte correlación de los *pétalos revolutos* con el *índice ISI* ( $r=0.802$ ) y con la *tasa S de autogamia* ( $r=0.755$ ). Los *pétalos acanalados* se correlacionan solamente con la *tasa S de autogamia* ( $r=0.762$ ). Esto señala a las poblaciones de flores con *pétalos* y *uñas* más largos como *más compatibles* (ISI más altos) y también con mayor *autogamia* para esas poblaciones (PO y PP). Asimismo que las poblaciones de flores con limbos más *revolutos* y

*acanalados* son más compatibles (ISI más altos) y con mayor *autogamia* para esas poblaciones (PO y PP).

- Las **anteras dehiscentes** están correlacionadas con el *índice ISI* (0.833-0.786) y con la *tasa S de autogamia* ( $r=0.857-0.810$ ). Esto señala a las poblaciones de flores con anteras más largas como *más compatibles* (ISI más altos) y también con mayor *autogamia* (PO) con excepción de PP.

- El **ovario** (longitud) está fuertemente correlacionado con el *índice ISI de auto-incompatibilidad* según *frutos y poblacional* ( $r=0.810$  y  $0.738$ ) y el ancho del **estigma** con el *índice ISI y con la tasa S de autogamia poblacional* ( $r=0.857$  y  $0.881$ ).

Los caracteres de la *flor* presentan pocas correlaciones significativamente importantes con los caracteres implicados en la *eficacia reproductiva*:

La **apertura floral** se correlaciona negativamente con la **producción** máxima de **semillas** por **silicua** (flor), siendo más significativa con las valvas mayores ( $r=-0.818$ ,  $-0.701$  y  $-0.554$ ). También se correlaciona negativamente con el limbo o *ratio Pet/Sep* ( $r=-0.785$ ).

Las longitudes de los *sépalos*, *pétalos*, *anteras*, *ovario* y *estigma* así como los *pétalos revolutos*, están correlacionados muy significativamente con la *producción máxima de semillas por silicua* ( $r=0.821$ ,  $0.730$ ,  $0.821$ ,  $0.821$ ,  $0.661$ ,  $0.776$  y  $0.764$ ) donde el coeficiente menor corresponde al ovario. Negativamente con las flores de *pétalos ondulados* ( $r=-0.682$ ).

- Los *diámetros de la flor*, del *orificio floral* y el *ancho máximo del limbo*, están correlacionados positivamente con el *peso húmedo de las semillas* ( $r=0.703$ ,  $0.721$  y  $0.702$ ), mientras que los *pétalos acanalados* y longitud de las *anteras dehiscentes* lo están negativamente ( $r=-0.686$  y  $-0.593$ ). Esto pondría de manifiesto que las flores con limbos más largos y anchos suelen producir *semillas* con más peso húmedo que no coinciden con las de grandes *anteras indehiscentes*, *sépalos más anchos* y *pétalos más largos* que suelen poseer más éxito reproductivo ( $r=0.70$  y  $0.5770$ ) ORS1 y *% de germinación de semillas*.

#### 5.4.1.3. Correlaciones de los recursos del androceo y gineceo con los sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva

Hay que destacar que este grupo de caracteres está íntimamente relacionado con la evaluación *indirecta* de los sistemas de cruzamiento (*ratio Polen/Óvulo*) como se ha visto en el Capítulo II. Las biometrías de las **anteras indehiscentes**, *polen* y *papilas estigmáticas* están altamente correlacionadas con los *recursos del androceo* y *gineceo* como ya se mencionó en el apartado anterior (4.1), no obstante se destacan las más altas correlaciones entre el *número de granos por flor* y el *nº de granos de las anteras medias* ( $r=0.988$ ).

- En las correlaciones con los *sistemas de cruzamiento* (Cap.II) hay que destacar la fuerte correlación entre el *número de pólenes* por *antera media y flor* con el *índice ISI de auto-incompatibilidad* y *tasa S de autogamia* ( $r=0.810$  y  $0.833$ ). Esto indica que las poblaciones de flores con *mayor número de granos de polen coinciden con las que tienen anteras mayores*, son *más compatibles* (ISI más altos) y tienen mayor *autogamia* (PO).

- El *número de óvulos por flor* se correlaciona con la longitud de las *papilas estigmáticas* e *índice ISI* ( $r=0.643$  y  $0.690$ ). Merecen destacar la correlación del *ratio polen/óvulo* con el *índice ISI* y la *tasa de autogamia* ( $r=0.786$  y  $0.738$ ).

Los *micro-caracteres de la flor* y *recursos del androceo* y *gineceo* no presentan ninguna correlación destacable con ninguno de los caracteres de la *eficacia reproductiva* a excepción de la longitud de las *papilas estigmáticas* que se correlaciona con el *% de germinación de las semillas* ( $r=0.587$ ).

#### 5.4.1.4. Correlaciones del fruto y semillas con los sistemas de cruzamiento y eficacia reproductiva

En los caracteres del *fruto* o *silicua* sólo se observa una relación fuerte con *los sistemas de cruzamiento*, entre la longitud del *cuerno* que está fuertemente correlacionada con la *tasa S de autogamia de Karron* ( $r=0.762$ ). Esto señala que las poblaciones con *mayores cuernos o astas en las silicuas* son *más compatibles* y tienen también una tasa mayor de *autogamia* (PP, POVE y PFA). Por el contrario las astas más cortas se presentan en las poblaciones *más auto-incompatibles* (PS, PG y PA).

También los caracteres del *fruto* y *semillas* presentan pocas correlaciones con los caracteres de la *eficacia reproductiva*. La **producción de semillas** por *silicua* depende más del *número de óvulos por flor o valva* ( $r=0.883$ ,  $0.830$  y  $0.802$ ) que de las longitudes de las valvas, superando siempre las mayores (V1 y V2) a las más pequeñas (V3). Asimismo siempre se correlacionan más significativamente la producción máxima por valva ( $r=0.652$  y  $0.682$ ) que la media.

Asimismo la *producción máxima de semillas* por *silicua* depende del *índice ISI* y *tasa de autogamia* ( $r=0.790$  y  $0.778$ ). Esto pone de manifiesto que las poblaciones menos auto-incompatibles producen normalmente más cantidad de semillas.

La longitud del *pedúnculo del fruto* está correlacionada positivamente con el *% de germinación de las semillas* ( $r=0.692$ ) y las *semillas triangulares* están correlacionadas negativamente con el *peso húmedo* de las mismas ( $r=-0.686$ ).

#### 5.4.2. Correlaciones entre la diversidad morfológica y diversidad genética

A la vista de las correlaciones de los 171 caracteres morfológicos (153 macro-morfológicos y 18 micro-morfológicos) y la *variabilidad genética poblacional* obtenida a partir de los parámetros implicados en la *diversidad genética aloenzimática*, se considera aquellos valores del coeficiente ( $r$ ) que superen el 0.55 en el nivel de significación  $\alpha=0.05$ , a diferencia de las análisis de correlación anteriores, dada la falta de correlaciones en general.

La más altas correlaciones se encuentran entre el *% de loci polimórficos (P)* y *% de formas triangulares de las semillas* ( $r=0.759$ ), así como entre los *alelos exclusivos ( $A_{ex}$ )* y el *ratio del limbo* ( $r=-0.717$ ).

##### 5.4.2.1. Correlaciones de los caracteres vegetativos y diversidad genética

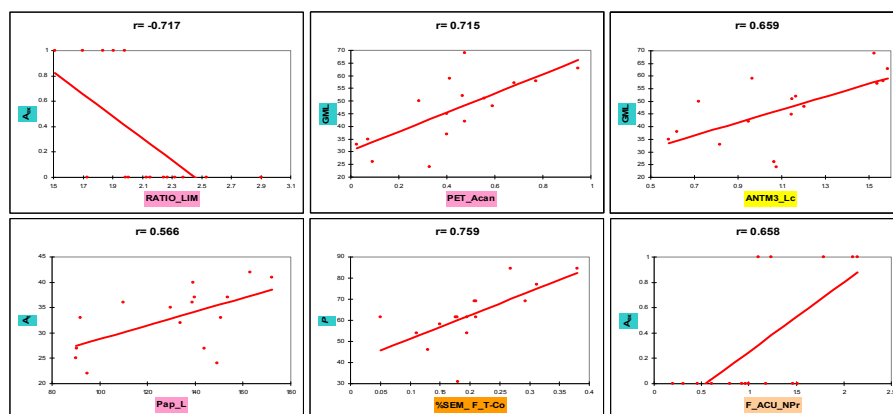
La ausencia prácticamente de relaciones entre los caracteres vegetativos con la *variabilidad genética* hace destacar la correlación negativa de la longitud de la *hojas más pequeñas* con la  $H_e$  o *heterocigosidad esperada* ( $r=-0.595$ ).

##### 5.4.2.2. Correlaciones entre la flor y recursos del androceo-gineceo con la diversidad genética

Merecen destacar las relaciones de los *alelos exclusivos ( $A_{ex}$ )* y *caracteres florales*. Los *alelos exclusivos ( $A_{ex}$ )* se correlacionan negativamente con la *longitud y forma de los sépalos* ( $r=-0.541$ ), *anteras dehiscentes* ( $r=-0.541$ ), *ratio del limbo* ( $r=-0.717$ ), longitud de los *pétalos* ( $r=-0.570$ ), longitud y ancho del *estigma* ( $r=-0.600$ ).

Asimismo están correlacionados negativamente con el número de *granos por antera y flor*, *número de óvulos* ( $A_{ex}=-0.570$ ), así como con las papilas *bolo-botella* ( $r=-0.561$ ). Se correlacionan positivamente con el *color violeta del limbo* ( $r=0.609$ ) y *papila dedo-semidedo* ( $r=0.554$ ).

- Los *alelos totales* ( $A_T$ ) y *alelos por locus* ( $A_l$ ) están correlacionados positivamente con la longitud ( $r=0.519$  y  $0.524$ ) y forma de los *sépalos* ( $r=0.531$  y  $0.543$ ), con los *pétalos acanalados* ( $A_T=0.649$ ,  $A_l=0.629$ ), *anteras dehiscentes* ( $A_T=0.593$ ,  $A_l=0.579$ ) similares en las *anteras indehiscentes* ( $A_T=0.622-0.602$  y  $A_l=0.574$ ). Asimismo con la longitud de las *papilas estigmáticas* ( $A_T=0.566$  y  $A_l=0.522$ ).



- El número de *genotipos multilocus* (**GML**) está correlacionado con los *pétalos acanalados* ( $r=0.715$ ), con la longitud y forma (altura del ancho máximo) de los *sépalos* ( $r=0.618-0.588$ ), longitud de la *uña* ( $r=0.562$ ), longitudes de las *anteras dehiscentes* ( $r=0.659-0.603$ ), similares a las *indehiscentes* ( $r=0.653-0.618$ ) y *papilas estigmáticas* ( $r=0.538$ ). Está correlacionado negativamente con la *apertura floral* ( $r=-0.553$ ), *ratio Pet/Sep* ( $r=-0.556$ ) y *papilas P* ( $r=-0.527$ ).

- El % de *loci polimórficos* (**P**) se correlaciona negativamente con el diámetro mayor del *orificio floral* y ancho máximo del *limbo* ( $r=-0.595$  y  $-0.577$ ) y *papilas P* ( $r=-0.515$ ).

- La *heterocigosidad esperada* ( $H_e$ ) está correlacionada negativamente con los diámetros del *orificio floral* ( $r=-0.617$  y  $-0.581$ ) y *papila P* ( $r=-0.527$ ).

- La *tasa de alogamia*  $t$  con los *pétalos ondulados* ( $r=0.576$ ).

#### 5.4.2.3. Correlaciones del fruto (*silicua*) y semilla con la diversidad genética

Entre los caracteres reproductivos de las semillas merece ser destacada la más fuerte correlación del *porcentaje de loci polimórficos* y el % de *semillas triangulares-cónica*.

- Los *alelos exclusivos* ( $A_{ex}$ ) se correlacionan negativamente con el *pedúnculo de la silicua* ( $r=-0.570$ ) y con la longitud del *apéndice menor* ( $r=-0.512$ ). Están correlacionados positivamente con el *número de protuberancias* de los cuernos ( $r=0.658$ ) y *divisiones del apéndice mayor* ( $r=0.645$ ).

- Los *alelos totales* ( $A_T$ ) y *alelos por locus* ( $A_l$ ) están correlacionados negativamente con el *ancho del ala* de las semillas ( $r=-0.569$  y  $-0.603$ ). Asimismo la diversidad alélica está correlacionada con la *producción máxima de semillas por silicua* que depende más de las *valvas mayores* ( $r=0.562$  y  $0.566$ ). Esto pone de manifiesto que las poblaciones menos auto-incompatibles producen normalmente más cantidad de semillas presentan más diversidad alélica.

- El número de *genotipos multilocus* (**GML**) está correlacionado negativamente con el *ancho* y *contorno del ala* de las semillas ( $r=-0.685$  y  $r=-0.509$ ). Asimismo positivamente con la *producción máxima de semillas por silicua* ( $r=0.606$ ).



- El % de loci polimórficos (**P**) está correlacionado fuertemente con la semilla triangular-cónica ( $r=0.759$ ).

- La heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) se correlaciona positivamente con la longitud del cuerno ( $r=0.519$ ) y con las semillas triangulares ( $r=0.510$ ). Está correlacionada negativamente con las semillas rectangulares-elípticas ( $r=-0.515$ ).

- La tasa de alogamia  $t$  con el diámetro mayor de las semillas ( $r=0.568$ ).

## 6. CITOGENÉTICA. DIVERSIDAD CROMOSÓMICA

Todas las poblaciones analizadas son diploides,  $2n=22$  (Tabla 4.18). Se aporta por primera vez el número cromosómico de *P.glabriuscula*, *P.platypetala* y *P.aridanae*, así como de la población de Agaete (POA), actualmente no adscrita a ningún taxon.

### 6.1. DIVERSIDAD CROMOSÓMICA Y TAXONES

#### 6.1.1. Cariotipos, idiogramas y mixoploidía

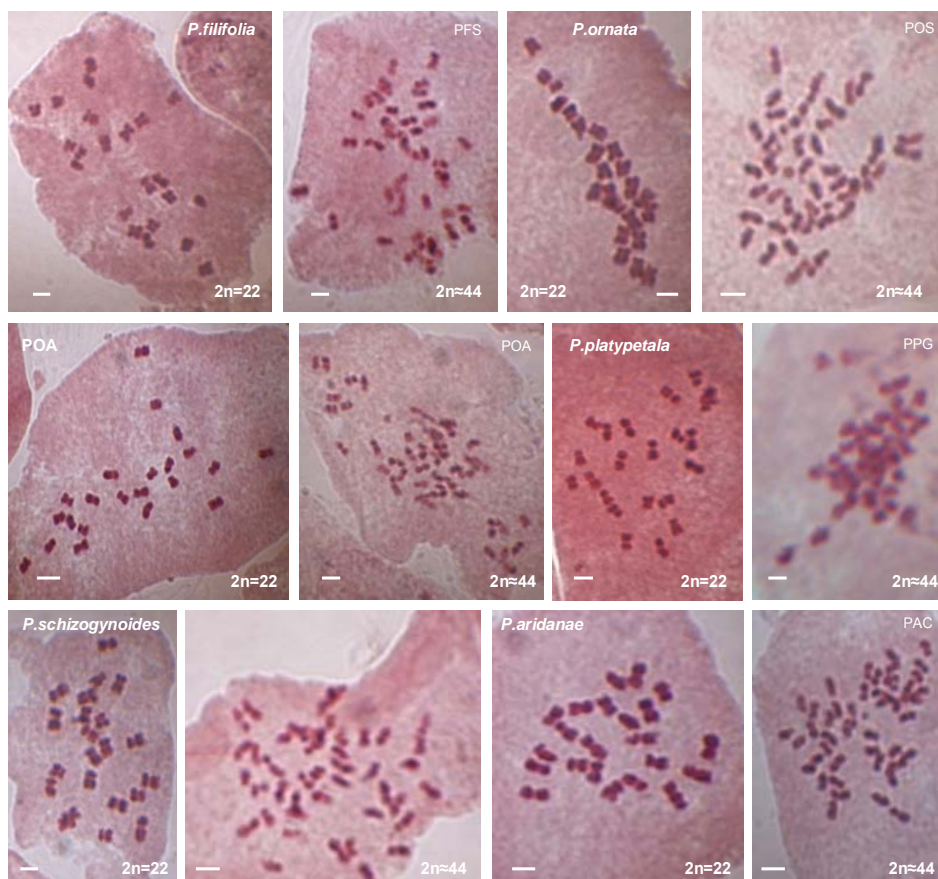
Se estudia una población por taxon (PGB, PFS, POS, POV, PPG, PIG, PSA, PAC y POA (sin adscripción taxonómica). En la Tabla 4.18 de muestran los datos cariológicos de los taxones de *Parolinia*: número de cromosomas ( $2n$ ), longitud total del cariotipo ( $\mu\text{m}$ ), rango de longitud (pares cromosómicos 1 y 11), fórmula cromosómica (LEVAN *et al*, 1964), índices de asimetría (STEBBINS, 1971 y ROMERO ZARCO, 1986), así como los porcentajes de individuos que muestran mixoploidía y/o presencia de cromosomas B. Las longitudes relativas e índices  $r$  de cada par cromosómico se detallan en la Tabla 4.19 y los *idiogramas* y *cariotipos* representativos de cada taxon en la Fig.4.31.

DATOS CARIOLÓGICOS DE LOS TAXONES DE PAROLINIA												
Tax	Pob	2n	Cariotipo longitud ( $\mu\text{m}$ )			Fórmula cromosómica	Asimetría			Mix %inds	cr B %inds	
			LT	cr 1	cr 11		A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	Steb			
PG	PGB	22	41.54 ± 1.33 (34.31-55.04)	2.34 ± 0.08 (1.9-3.12)	1.52 ± 0.06 (1.12-2.1)	10m+1sm (par8)	0.241	0.133	1A	0	0	
PF	PFS	22	37.21 ± 0.52 (34.36-40.73)	1.95 ± 0.03 (1.72-2.11)	1.38 ± 0.04 (1.14-1.65)	10m+1sm (par8)	0.225	0.113	1A	14	0	
POA	POA	22	40.25 ± 1.06 (33.88-49.66)	2.21 ± 0.08 (1.85-3.02)	1.52 ± 0.05 (1.22-2.14)	9m+2sm (par4-8)	0.259	0.122	1A	60	20	
PO	POS POV	22	39.09 ± 1.24 (33.43-46.54)	2.15 ± 0.08 (1.73-2.66)	1.37 ± 0.07 (1.04-1.82)	10m+1sm (par8)	0.251	0.139	1A	20	0	
PP	PPG	22	45.27 ± 1.21 (40.47-52.84)	2.53 ± 0.08 (2.27-3.15)	1.68 ± 0.05 (1.46-2.05)	10m+1sm (par8)	0.228	0.140	1A	12.5	0	
PI	PIG	22	42.75 ± 0.67 (38.86-46.48)	2.38 ± 0.05 (2.04-2.82)	1.57 ± 0.03 (1.31-1.73)	10m+1sm (par8)	0.225	0.135	1A	0	0	
PS	PSA	22	37.67 ± 3.27 (34.67-39.6)	2.12 ± 0.03 (1.83-2.53)	1.38 ± 0.04 (1.03-1.58)	10m+1sm (par8)	0.247	0.133	1A	25	0	
PA	PAC	22	37.94 ± 0.72 (34.09-42.48)	2.07 ± 0.05 (1.88-2.5)	1.40 ± 0.04 (1.22-1.71)	10m+1sm (par8)	0.213	0.117	1A	20	0	

**Tabla 4.18.- Datos cariológicos de los taxones de *Parolinia*.** Número somático de cromosomas ( $2n$ ), longitud total del cariotipo ( $\mu\text{m}$ ) y rango de longitud (pares cromosómicos 1 y 11). Fórmula cromosómica según LEVAN *et al* (1964). Índices de asimetría A<sub>1</sub> y A<sub>2</sub> de ROMERO ZARCO (1986) y de STEBBINS (1971). Porcentaje de individuos que muestran células con mixoploidía y/o presencia de cromosomas B.

El cariotipo está constituido por once pares de cromosomas pequeños, cuyos valores medios oscilan entre 1.95  $\mu\text{m}$  (PF) y 2.53  $\mu\text{m}$  (PP) en el par cromosómico 1 y entre 1.37  $\mu\text{m}$  (PO) y 1.68  $\mu\text{m}$  (PP) en el par cromosómico 11, con una longitud total del genoma entre 37.21  $\mu\text{m}$  en PF y 45.27  $\mu\text{m}$  en PP.

*P.platypetala* presenta, por tanto, el cariotipo de mayor longitud y las mayores longitudes de los cromosomas mayor y menor del complemento y *P.filifolia* el cariotipo de menor longitud, la menor longitud del cromosoma 1 y una de las menores del par cromosómico 11 (Tabla 4.18).



**Figura 4.30.- Mixoploidía en taxones de *Parolinia*.** Metáfases somáticas en las poblaciones mostrando la presencia de mixoploidía, células con  $2n=22$  y  $2n=44$  en un mismo individuo. Barra= 2 $\mu\text{m}$ .

Todos los taxones presentan una fórmula cromosómica similar ( $10m+1sm$ ) con 10 pares cromosómicos  $m$  y uno  $sm$  (par 8), con la excepción de POA que presenta un cariotipo formado por  $9m+2sm$  (pares 4 y 8). Ocasionalmente se observa un satélite en el brazo corto del par 8 (Fig.4.31).

La longitud del par cromosómico 1 oscila entre 5.23 y 5.63% y entre 3.31 y 3.77% el par 11, lo que supone una diferencia inferior al 3% de la longitud total del genoma entre el par mayor y menor del complemento (Tabla 4.19).

En general, los pares cromosómicos más metacéntricos (pares 1, 3, 5, 6, 9 y 11) muestran bastante homogeneidad en su morfología cromosómica con índices  $r$  que oscilan entre 1.1 y 1.2. Los cromosomas más submetacéntricos muestran mayor variabilidad con  $r$  que, salvo excepciones, oscilan entre 1.4 y 1.55 (cr2, 4, 7 y 10) y 1.82-1.97 (par 8). Los pares 4 y 10 muestran la mayor variabilidad entre los taxones, destacando en POA el par 4  $sm$  ( $r=1.71$ ) y en PP el par 10 casi  $sm$  ( $r=1.62$ ).

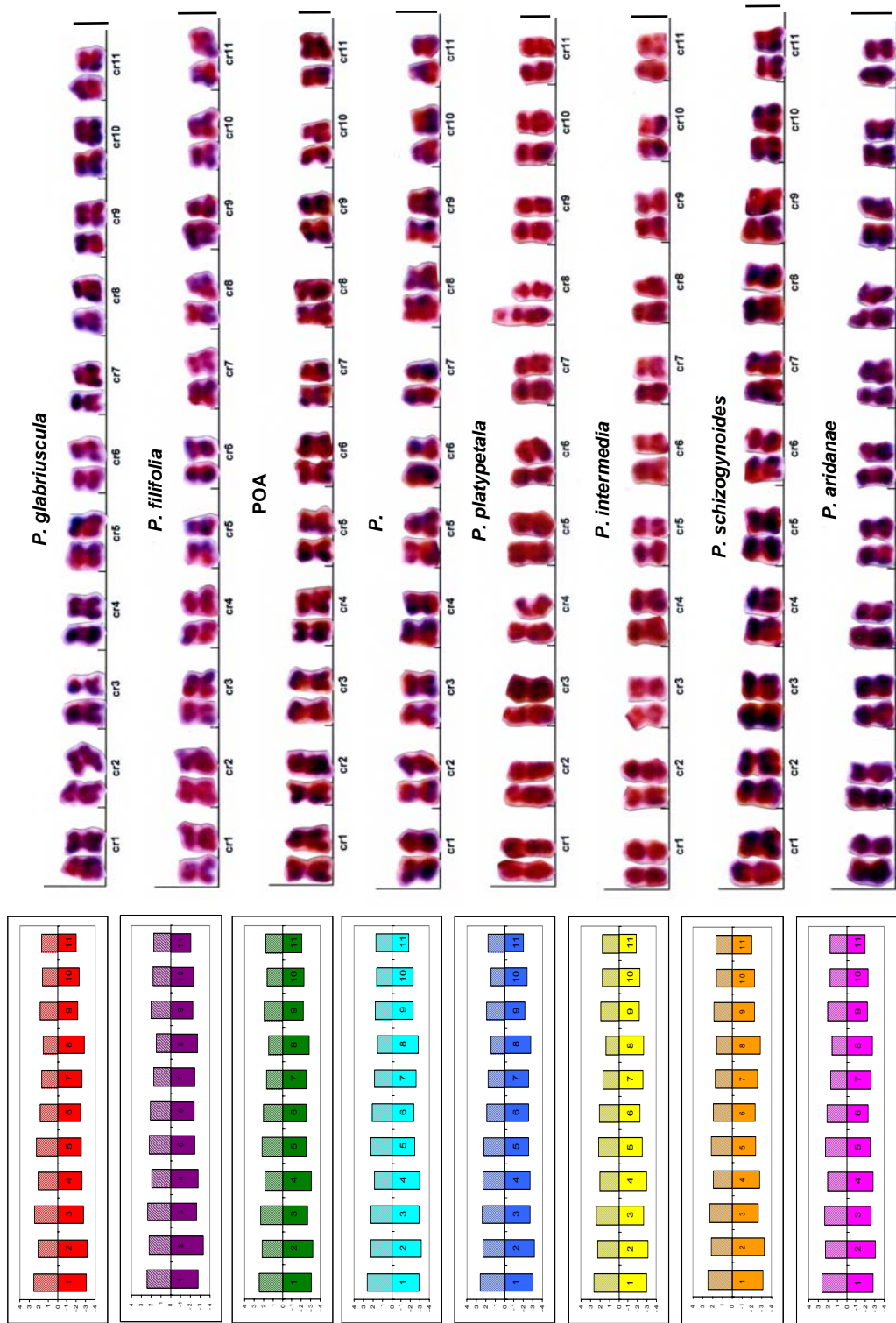


Figura 4.31.- Idiogramas y cariotipos de los taxones de *Parolinia*. Los idiogramas se representan en longitudes relativas (%L.Tc). Barra 2  $\mu$ m

		LONGITUD RELATIVA E INDICE R DE LOS CROMOSOMAS DE PAROLINIA																					
Pob	N	cr1		cr2		cr3		cr4		cr5		cr6		cr7		cr8		cr9		cr10		cr11	
		%LT1	r1	%LT2	r2	%LT3	r3	%LT4	r4	%LT5	r5	%LT6	r6	%LT7	r7	%LT8	r8	%LT9	r9	%LT10	r10	%LT11	r11
PGB	18	5.63±0.08 (5.13-6.44)	1.2	5.18±0.09 (4.72-5.9)	1.52	5.2±0.05 (4.76-5.68)	1.16	4.68±0.07 (3.94-5.19)	1.31	4.71±0.04 (4.34-4.92)	1.13	4.31±0.05 (3.98-4.65)	1.22	4.26±0.06 (3.79-4.66)	1.57	4.39±0.06 (3.81-4.84)	1.89	4.02±0.04 (3.71-4.34)	1.17	3.95±0.06 (3.36-4.26)	1.46	3.65±0.06 (3.26-4.16)	1.18
PFS	14	5.23±0.04 (4.97-5.47)	1.19	5.53±0.1 (5.08-6.36)	1.52	4.99±0.04 (4.75-5.18)	1.16	4.68±0.06 (4.41-5.06)	1.46	4.62±0.03 (4.32-4.81)	1.12	4.43±0.05 (4.14-4.78)	1.18	4.22±0.07 (3.43-4.57)	1.41	4.21±0.07 (3.78-4.69)	1.90	4.25±0.04 (3.81-4.4)	1.16	4.13±0.05 (3.82-4.48)	1.3	3.70±0.09 (3.01-4.17)	1.15
POA	18	5.47±0.07 (5.02-6.08)	1.26	5.32±0.08 (4.86-5.96)	1.52	4.94±0.06 (4.62-5.44)	1.16	4.82±0.1 (3.98-5.54)	1.71	4.63±0.06 (4.01-4.98)	1.2	4.52±0.05 (4.22-4.96)	1.27	4.24±0.05 (3.81-4.55)	1.50	4.29±0.09 (3.65-5.07)	1.92	4.14±0.06 (3.47-4.54)	1.17	3.87±0.05 (3.47-4.29)	1.41	3.77±0.07 (3.13-4.32)	1.19
PO	14	5.50±0.11 (4.87-6.14)	1.1	5.33±0.06 (5.03-5.71)	1.42	5.17±0.05 (4.95-5.45)	1.14	4.80±0.05 (4.41-5.03)	1.46	4.61±0.07 (4.19-4.88)	1.12	4.45±0.06 (4.17-4.84)	1.15	4.36±0.07 (4.04-4.97)	1.44	4.34±0.08 (4.0-4.95)	1.90	4.04±0.06 (3.72-4.37)	1.13	3.94±0.08 (3.29-4.31)	1.44	3.48±0.11 (2.94-4.12)	1.12
PPG	12	5.60±0.09 (5.15-6.22)	1.18	5.42±0.1 (5.09-6.18)	1.41	5.07±0.06 (4.68-5.34)	1.13	4.73±0.05 (4.49-4.95)	1.34	4.71±0.07 (4.28-5.07)	1.13	4.49±0.07 (4.16-4.9)	1.35	4.25±0.06 (3.93-4.58)	1.45	4.18±0.09 (3.68-4.56)	1.95	4.04±0.07 (3.71-4.45)	1.17	3.81±0.06 (3.4-4.12)	1.62	3.71±0.05 (3.39-3.91)	1.19
PIA	16	5.56±0.07 (5.16-6.18)	1.16	5.39±0.06 (4.92-5.7)	1.44	5.03±0.06 (4.63-5.48)	1.13	4.94±0.07 (4.58-5.49)	1.54	4.66±0.05 (4.33-4.98)	1.17	4.36±0.03 (4.11-4.71)	1.13	4.3±0.06 (3.91-4.68)	1.54	4.05±0.07 (3.49-4.43)	1.97	4.06±0.05 (3.56-4.37)	1.16	3.97±0.05 (3.56-4.36)	1.34	3.68±0.06 (3.15-4.04)	1.12
PSA	14	5.62±0.12 (5.26-6.53)	1.13	5.41±0.07 (4.98-5.82)	1.53	4.94±0.06 (4.61-5.37)	1.17	4.74±0.05 (4.53-5.04)	1.47	4.55±0.06 (4.1-4.87)	1.14	4.32±0.06 (3.99-4.72)	1.2	4.37±0.08 (3.74-4.97)	1.48	4.45±0.11 (3.64-5.06)	1.82	4.08±0.05 (3.77-4.39)	1.23	3.87±0.04 (3.65-4.19)	1.39	3.66±0.08 (2.96-3.99)	1.17
PAC	14	5.46±0.09 (5.02-6.23)	1.11	5.26±0.09 (4.86-5.87)	1.41	4.9±0.06 (4.4-5.25)	1.12	4.79±0.07 (4.46-5.24)	1.45	4.75±0.04 (4.45-4.99)	1.13	4.39±0.03 (4.18-4.6)	1.13	4.29±0.06 (4.05-4.77)	1.55	4.27±0.09 (3.8-4.9)	1.89	4.15±0.04 (3.89-4.47)	1.12	4.06±0.07 (3.69-4.44)	1.36	3.69±0.06 (3.35-4.02)	1.16

Tabla 4.19.- Longitud relativa e índice r del complemento haploide de los taxones de Parolinia. Se muestra la media, E<sub>ST</sub> y rango (min-max) de la longitud relativa (%LTc) y el índice r de los pares cromosómicos 1 a 11 (cr1-cr11)

Tanto el índice de asimetría de Stebbins (clase 1A), como los índices de asimetría ( $A_1$  y  $A_2$ ) de Romero Zarco (Tabla 4.18, Fig.4.32) reflejan una alta simetría del cariotipo. Se observan pocas diferencias entre taxones tanto en el índice de asimetría intracromosómica  $A_1$  (entre 0.213 PAC y 0.259 POA), como en el índice de asimetría intercromosómica  $A_2$  (entre 0.113 PFS y 0.140 PPG).

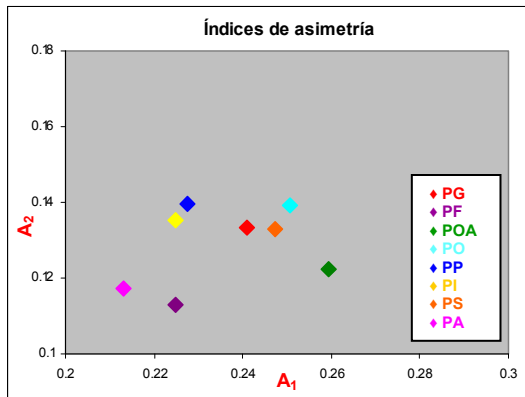


Figura 4.32.- Representación gráfica de los índices de asimetría  $A_1$  y  $A_2$  en los taxones de *Parolinia*. *P.aridanae* y *P. filifolia* presentan los cariotipos más simétricos y *P.ornata* el más asimétrico.

*P.aridanae* y *P. filifolia* presentan los cariotipos más simétricos (PAC:  $A_1=0.213$ ,  $A_2=0.117$ ; PFS:  $A_1=0.225$ ,  $A_2=0.113$ ), mientras que *P.ornata* muestra el más asimétrico ( $A_1=0.251$ ,  $A_2=0.139$ ).

En todas las poblaciones excepto PGB y PIA se detecta la presencia de mixoploidía (células con dotación cromosómica 4x) en algunos individuos (12.5% en PPG al 60% en POA), aunque solamente se observan algunas células con  $2n=44$  (Tabla 4.18, Fig.4.30). Puntualmente, se observan cromosomas B en POA (20%).

### 6.1.2. Relaciones de similitud (UPGMA)

El fenograma obtenido a partir de la longitud relativa e índice  $r$  de los once pares cromosómicos y los índices  $A_1$  y  $A_2$  de asimetría intra e inter-cromosómica (Fig.4.33) muestra a *P.filifolia*, en posición aislada con el cariotipo más simétrico y de menor tamaño, como *outgroup* del resto de los taxones.

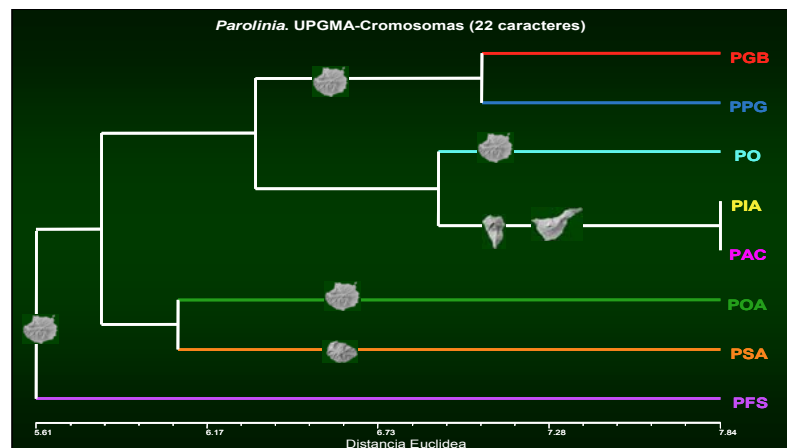


Figura 4.33.- Fenograma de similitud cromosómica. *P.filifolia* con el cariotipo más simétrico se sitúa como *outgroup* del resto de taxones.

Divididos en dos cluster en el resto de los taxones se disgregan las *islas occidentales* y en Gran Canaria *P.ornata* (PO) y *P.platypetala* (PP):

(i) Por un lado se encuentra *P.schizogynoides* (PS) de La Gomera junto con POA, población sin adscripción taxonómica de Gran Canaria.

(ii) Por otro lado, se asocia *P.glabriuscula* (PG) con *P.platypetala* (PP) diferenciadas de *P.intermedia* (PI) y *P.aridanae* (PA) taxones de las *islas occidentales* con *P.ornata* (PO) de Gran Canaria.

## 7. PALINOLOGÍA. POBLACIONES Y TAXONES

---

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 (Fig.4.34).

Con menos frecuencia ( $\approx 2-20\%$ ) 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 (Figs.4.35-4.38).

### 7.1. TIPOS POLÍNICOS. POBLACIONES Y TAXONES

#### 7.1.1. Tipo polínico normal 3-colpado longiaxo

*Simetría y Forma.* Granos isopolares con simetría de orden tres (3-colpados), generalmente longiajos y sublongiajos y a veces subesferoidales ( $P/E=1.26-1.13$ ). En *c.o.m.* por lo general son ovals de talla variable con  $P=38.3-29.70$  y  $E=30.4-25.04 \mu\text{m}$ .

En vista polar se presentan casi siempre subcirculares. *Aperturas* con tres colpos largos que dejan una zona polar pequeña ( $t=8-7.2 \mu\text{m}$ ).

*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).

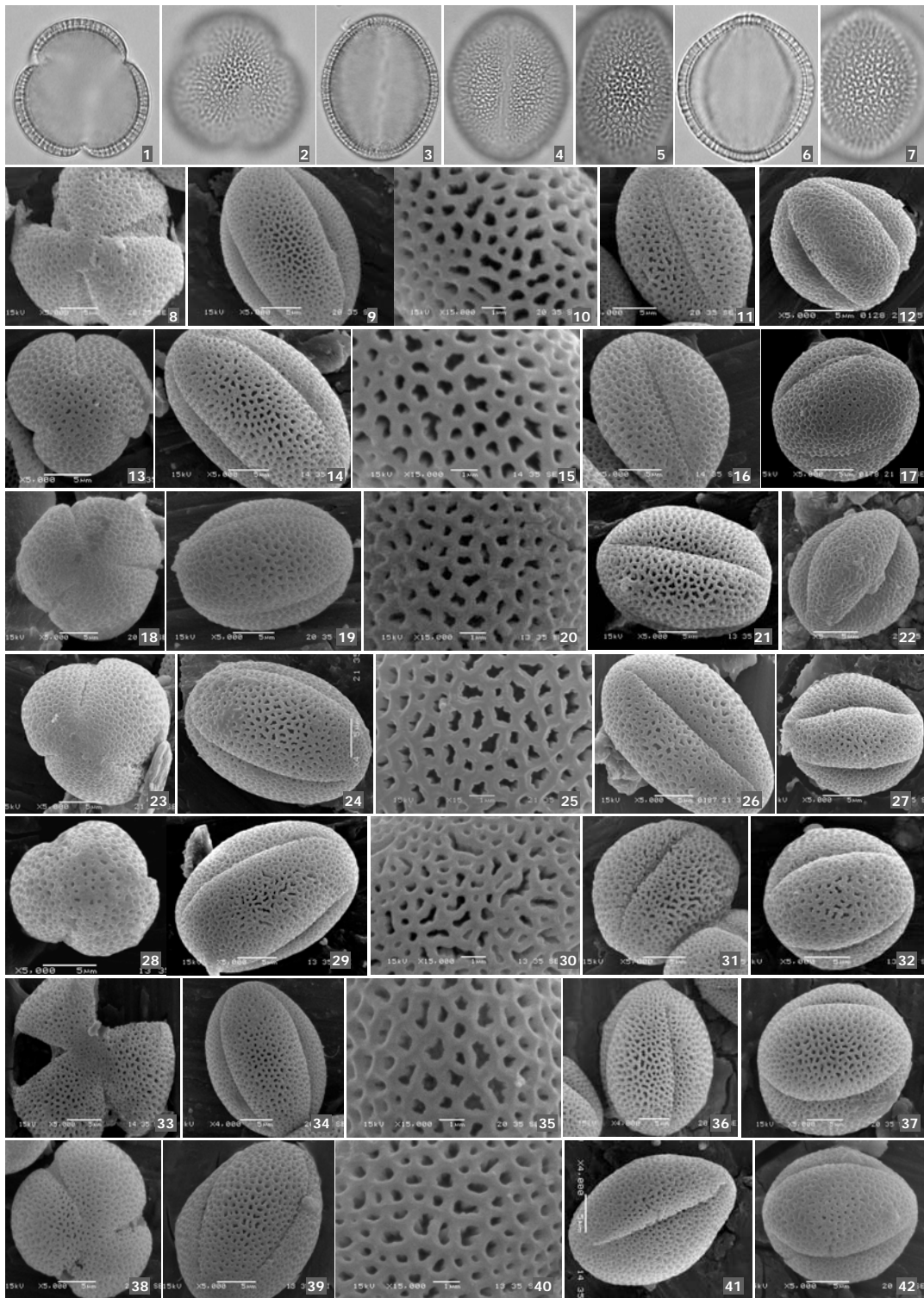
*Tectum* parcial de contorno festoneado, reticulado con *muris* simplicolumelados y lúminas que van disminuyendo notablemente a medida que se acercan al colpo y polos (Fig.4.34). *Columelas* pequeñas con cabezas de diferente talla.

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 equiajos con zonas interaperturales bastante más convexas y retículo más compacto (Fig.4.34).

#### 7.1.2. 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 4.21):



**Figura 4.34.- Tipo polínico normal en *Parolinia*. 3-Zonocolpado microreticulado heterobrochado. MO: 1 y 2 coe y vista polar superficial. 3 y 6: com. 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). PG: 8-12, PF: 1-7 y 13-17, PO: 18-22, PP: 23-27, PI: 28-32, PS: 33-37, PA: 38-42.**

BIOMETRÍAS DEL POLEN DE <i>PAROLINIA</i> .							
POB	MO/ MEB	N	P	E	M (ecua)	P / E	t
PGB	MO	80	37.5 ± 0.56 (27-50)	30.1 ± 0.38 (21-42)	19.0 ± 0.31 (14-27)	1.25±0.01 (1.05-1.54)	7.6 ± 0.14 (4-12)
	MEB	39	24.5 ± 0.67 (16-36)	17.7 ± 0.37 (14-24)	10.7 ± 0.28 (8-16)	1.38±0.02 (0.92-1.65)	4.4 ± 0.11 (4-6)
PFS	MEB	34	23.6 ± 0.23 (21-27)	15.3 ± 0.20 (12-18)	8.9 ± 0.11 (8-10)	1.55±0.02 (1.3-1.78)	8.9 ± 0.11 (8-10)
PFSV	MEB	10	38.0 ± 0.62 (36-41)	17.0 ± 0.36 (16-19)	14.9 ± 0.00 (15)	2.24±0.06 (1.98-2.49)	6.9 ± 0.00 (7)
PFA	MO	54	36.6 ± 0.54 (30-46)	29.9 ± 0.27 (27-36)	19.1 ± 0.23 (16-23)	1.22±0.02 (1.00-1.55)	8.0 ± 0.08 (7-9)
	MEB	45	25.1 ± 0.33 (19-29)	17.9 ± 0.24 (16-22)	10.5 ± 0.12 (9-12)	1.41±0.02 (1.09-1.75)	6.4 ± 0.13 (5-7)
PFAV	MEB	6	35.9 ± 0.92 (33-40)	18.5 ± 0.64 (16-21)	14.9 ± 0.00 (15)	1.95±0.08 (1.69-2.26)	6.9 ± 0.00 (7)
PFT	MEB	19	41.0 ± 0.58 (34-45)	21.8 ± 0.72 (18-29)	14.9 ± 0.00 (15)	1.91±0.06 (1.19-2.16)	6.9 ± 0.00 (7)
POA	MO	88	35.2 ± 0.39 (26-42)	29.4 ± 0.20 (25-33)	19.0 ± 0.15 (15-22)	1.20±0.01 (1.01-1.34)	7.2 ± 0.10 (5-9)
	MEB	6	24.1 ± 0.48 (23-26)	17.2 ± 0.32 (16-19)	10.7 ± 0.52 (9-12)	1.4±0.04 (1.32-1.57)	4.7 ± 0.16 (4-5)
POVE	MEB	16	24.4 ± .46 (22-29)	16.7 ± 0.34 (14-19)	12.8 ± 0.00 (13)	1.47±0.03 (1.27-1.76)	4.9 ± 0.01 (5)
POS	MO	66	38.3 ± 0.46 (31-44)	30.4 ± 0.27 (25-35)	19.9 ± 0.19 (17-26)	1.26±0.01 (1.03-1.38)	7.6 ± 0.19 (5-12)
	MEB	66	31.8 ± 0.88 (22-43)	18.3 ± 0.19 (16-25)	13.2 ± 0.19 (10-16)	1.73±0.04 (1.22-2.34)	6.3 ± 0.18 (5-9)
POV	MO	24	27.0 ± 0.82 (19-34)	18.7 ± 0.39 (15-23)	18.0 ± 0.21 (15-19)	1.46±0.05 (1.09-1.92)	8.4 ± 0.14 (8-9)
	MEB	14	38.2 ± 0.92 (30-42)	20.2 ± 0.36 (18-23)	13.2 ± 0.38 (11-16)	1.89±0.05 (1.53-2.19)	8.6 ± 0.19 (8-9)
POM	MEB	19	24.8 ± 0.62 (18-29)	17.3 ± 0.37 (15-21)	11.1 ± 0.25 (9-13)	1.44±0.04 (0.85-1.72)	5.0 ± 0.11 (4-6)
PFCH	MEB	31	26.1 ± 1.05 (19-38)	16.1 ± 0.40 (13-21)	11.3 ± 0.00 (11)	1.61±0.05 (1.16-2.31)	5.1 ± 0.11 (4-6)
PPG	MO	94	34.8 ± 0.39 (27-43)	28.4 ± 0.17 (25-32)	17.7 ± 0.18 (12-21)	1.22±0.01 (1.01-1.48)	7.7 ± 0.12 (5-11)
	MEB	45	25.1 ± 0.38 (19-31)	18.0 ± 0.29 (16-24)	12.1 ± 0.21 (10-15)	1.4±0.02 (0.95-1.7)	4.6 ± 0.11 (4-6)
PIT	MO	28	36.2 ± 0.56 (30-41)	31.3 ± 0.45 (26-35)	21.6 ± 0.66 (18-31)	1.16±0.01 (1.03-1.30)	7.7 ± 0.23 (7-10)
	MEB	27	20.6 ± 0.34 (17-24)	16.1 ± 0.26 (13-19)	11.1 ± 0.20 (10-13)	1.29±0.02 (0.99-1.47)	6.7 ± 0.19 (5-8)
PIG	MEB	11	20.6 ± 0.58 (18-25)	15.7 ± 0.23 (14-17)	7.5 ± 0.20 (7-8)	1.31±0.03 (1.14-1.5)	3.9 ± 0.19 (3-4)
PIA	MO	10	20.9 ± 0.81 (16-25)	18.5 ± 0.78 (15-24)	13.6 ± 0.50 (12-15)	1.13±0.03 (1.00-1.25)	3.8 ± 0.20 (3-4)
	MEB	6	19.7 ± 0.71 (18-22)	15.0 ± 0.76 (13-18)	7.5 ± 0.29 (7-8)	1.32±0.03 (1.22-1.44)	3.8 ± 0.27 (3-4)
PSA	MO	36	36.1 ± 0.53 (30-41)	29.3 ± 0.41 (24-34)	21.0 ± 0.48 (17-27)	1.23±0.02 (1.05-1.38)	7.7 ± 0.29 (5-10)
	MEB	33	23.2 ± 0.32 (19-26)	16.5 ± 0.36 (14-22)	11.6 ± 0.18 (10-13)	1.42±0.03 (1.17-1.86)	6.1 ± 0.10 (5-7)
PAC	MO	33	36.9 ± 0.61 (30-44)	30.1 ± 0.39 (24-35)	20.4 ± 0.56 (15-27)	1.23±0.01 (1.05-1.46)	7.6 ± 0.23 (5-11)
	MEB	30	22.8 ± 0.59 (15-29)	16.0 ± 0.26 (13-19)	10.4 ± 0.17 (9-11)	1.43±0.04 (0.96-1.91)	6.7 ± 0.07 (6-7)
PACV	MEB	15	38.2 ± 0.41 (35-41)	20.7 ± 0.75 (18-31)	17.4 ± 0.27 (16-19)	1.86±0.05 (1.35-2.04)	8.0 ± 0.24 (7-9)

Tabla 4.20: Biometrías del polen de *Parolinia*. P=diámetro mayor. E=diámetro menor. M=mesocolpia ecuatorial. t=triángulo polar. N=tamaño muestral.



i) *Granos mono-aperturados zonados 2-sincolpados* (Fig.4.35) 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, STAFFORD & CRANE, 2007).

ii) *Granos 2-aperturados 2-zonacolpados* (Fig.4.35) 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 (Fig.4.36) 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 (Fig.4.36) 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 (Fig.4.36).

v) *Granos 6(9)-pantocolpados* (Fig.4.37) 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 (Fig.4.37) cuyos vértices se conectan por otros cuatro colpos simulando un cubo. Muy generalizados en angiospermas como los anteriores.

vii) *Granos espiraperturados* (Fig.4.38) 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 (Fig.4.39: 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, sin publicar).

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 4.21):

Tipo I) *Granos zonacolpados*: i) *monoaperturados 2-sincolpados* con un anillo y ii) *diaperturados 2-zonacolpados* con 2 pares de colpos simulando dos anillos (Fig.4.35).

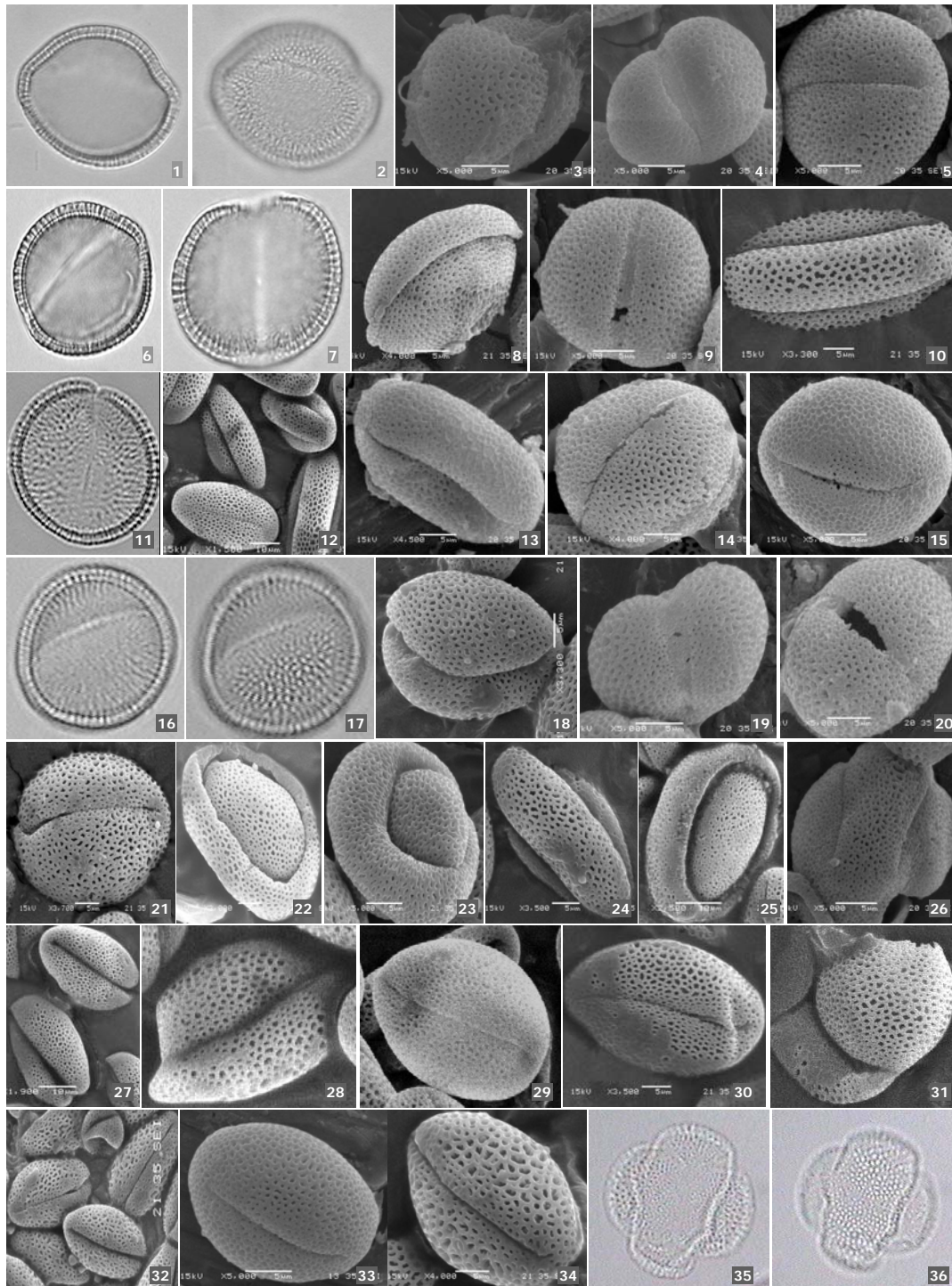
Tipo II) *Granos zonocolpados*: iii) 2-sincolpados ± sinuosos a modo de *pelota de tenis* y iv) 4-colpados diagonalmente (W). Frecuentemente se asocian a formas *6-colpadas* con 4 colpos meridianos y 2 transversales (Fig.4.36).

Tipo III) *Granos pantocolpados*: v) *6(9)-pantocolpados* y vi) *12-pantocolpados* (Fig.4.37).

Tipo IV) *Granos espiraperturados* con colpo en espiral (Fig.4.38).

AP) *Agregados polínicos* (Fig.4.38) variables con aparente fusión de microsporas y posibles pólenes diploides (diplandroides).

Como en otros grupos taxonómicos, estos *polimorfismos intraflorales*, pueden constituir *series polínicas continuas y ramificadas* que presentan un aumento gradual en la complejidad del sistema apertural con formas intermedias.



**Figura 4.35.- *Parolinia*. 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. PG: 1-5, PF: 6-10, PO: 11-15, PP: 16-20, PI: 21-26, PS: 27-31, PA: 32-36.

POLIMORFISMOS POLÍNICOS DE <i>PAROLINIA</i> Y PARIENTES CONTINENTALES: <i>DICERATELLA</i> Y <i>MORETTIA</i>										
TAXON/ ESPECIES	ISLA	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	+	+	+	+	+		+	+
PFCH	C	PFCH	+		+	+	+			
POA	C	POA	+		+	+	+		?	
POVE	C	POVE	+			?	+			
PO	C	POS	++		++	++	+		+	+
		POV	+		+	+	+			+
		POM	+		+	+	+			
PP	C	PPG	+		+	+	+	+	+	
PI	T	PIT	+	+	+	+	++	+	+	
		PIG	+	+	+	+	+	+	+	
		PIA	+	+	+	+	+	+	+	
PS	G	PSA	+		+	+	?		+	
PA	P	PAC	+		+	+	++	++		
DSP	Af	Etiopía	+		+	+			+	
DC	As	Irán	+		+	+			+	
MC	Af	Argelia	+		+	+			+	

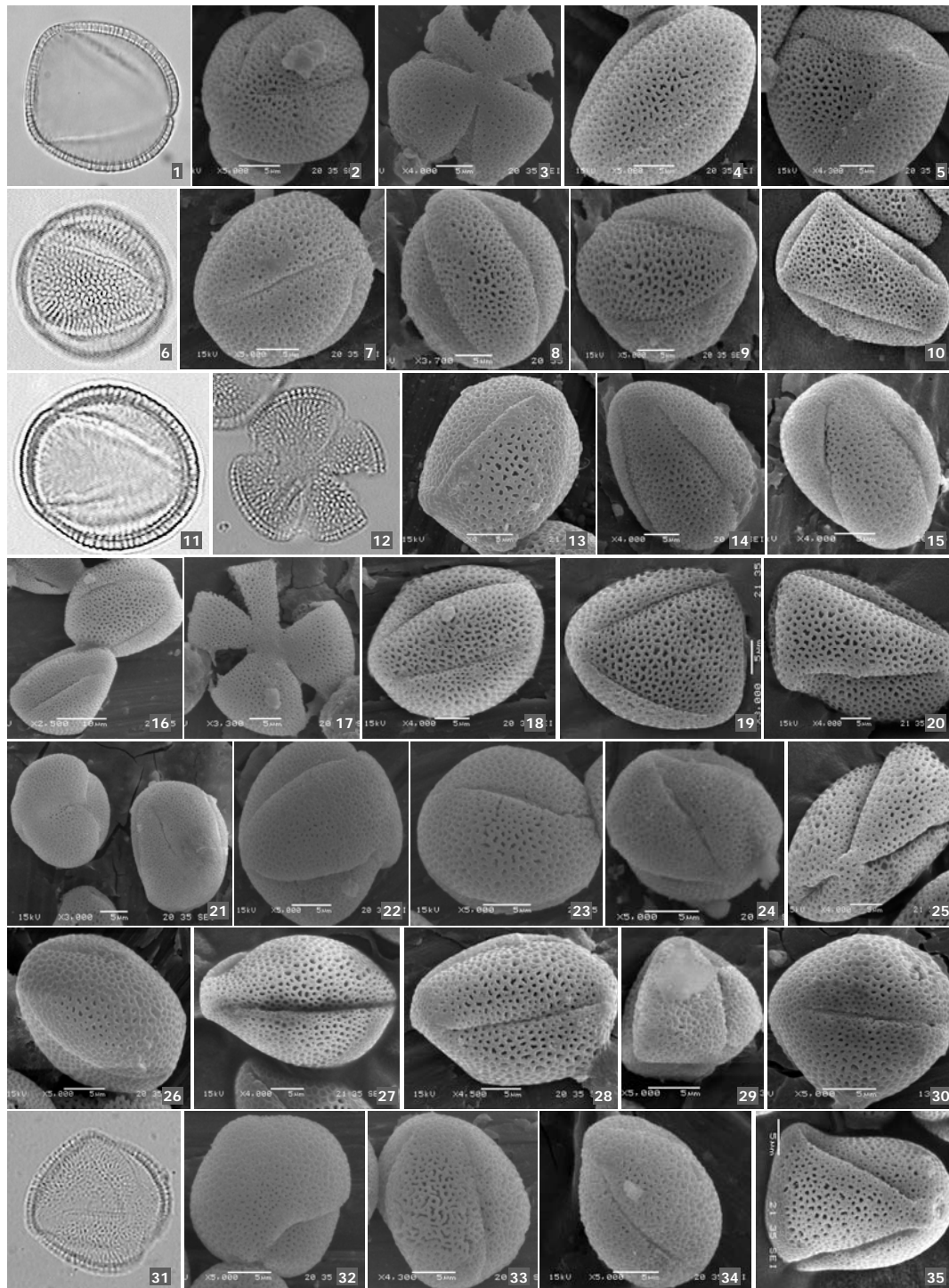
Tabla 4.21.- Polimorfismos polínicos de *Parolinia* y parientes continentales géneros *Diceratella* y *Morettia*. AP= agregados polínicos, +=presencia, ++ abundancia.

### 7.1.3. Tetradas y Microsporogénesis. Tipo 3-colpado normal y polimorfismos

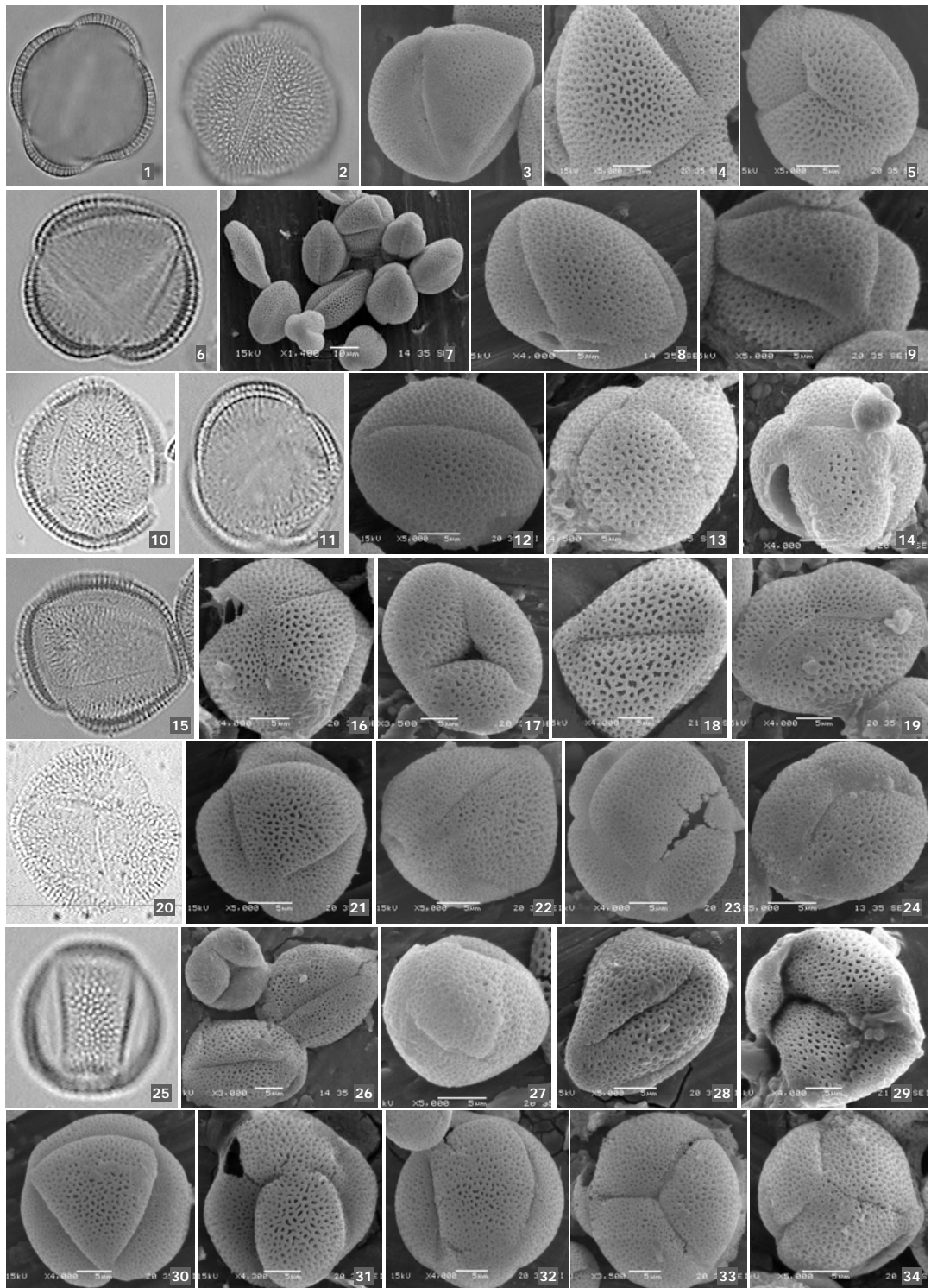
Observaciones preliminares al MO del proceso de microsporogénesis, revelan la presencia de tetradas tetraédricas mayoritariamente, con tetradas tetragonales (isobilaterales), decusadas e intermedias, junto con algunas diadas y tetradas aparentemente anómalas (Fig.4.39), que confirman la microsporogénesis simultánea y aparentemente la posibilidad de procesos en principio mixtos o sucesivos. En el conjunto de microsporas libres se reconocen algunos de los polimorfismos (Fig.4.39) junto con agregados polínicos como posibles microsporas o pólenes diploides.

### 7.1.4. Polimorfismos y series polínicas

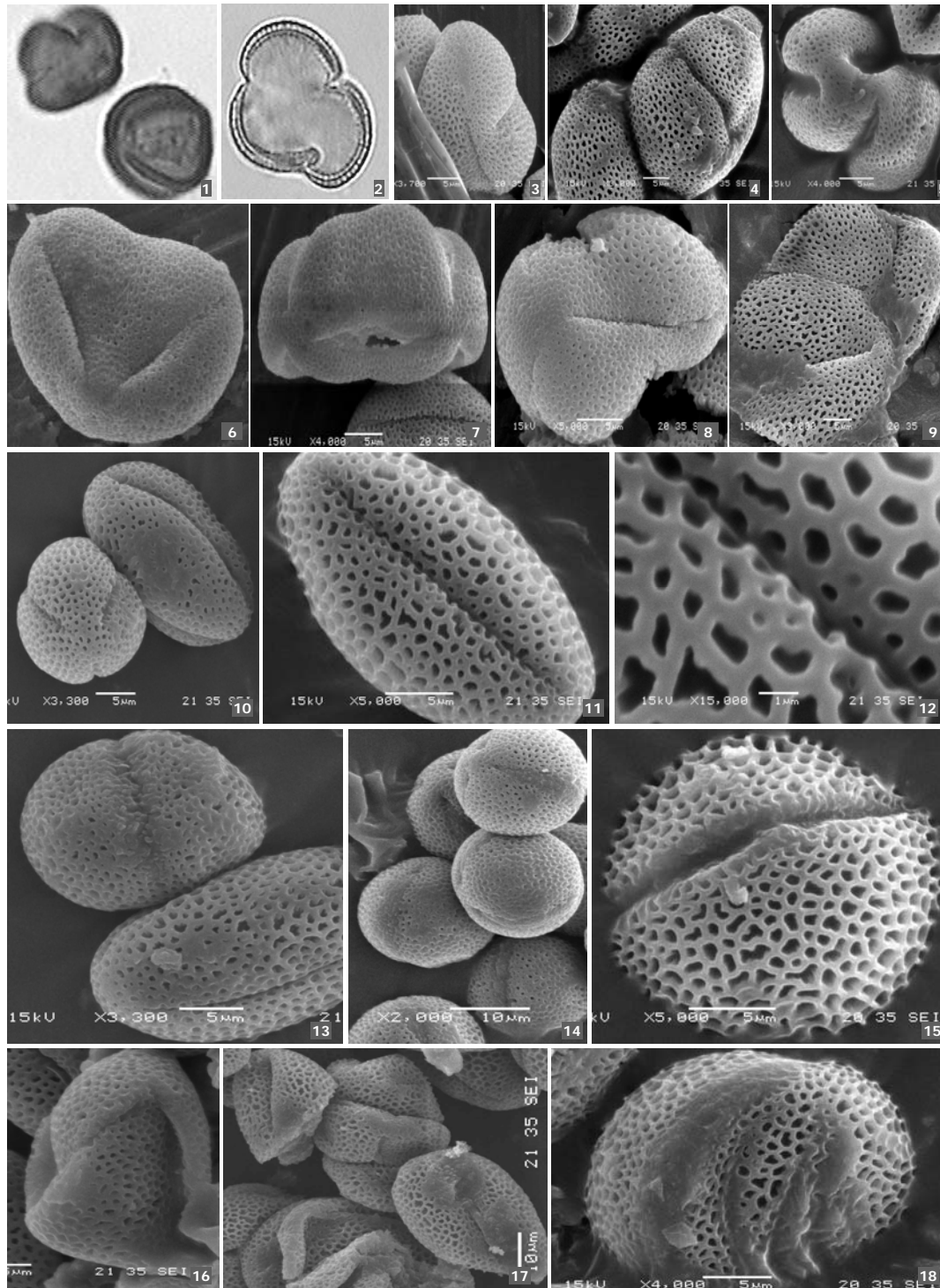
Como en otros grupos taxonómicos, estos *polimorfismos intraflorales*, también detectados para sus parientes continentales (Figs.4.38-4.39), pueden constituir *series polínicas continuas y ramificadas* (Fig.4.40) que presentan un aumento gradual en la complejidad del sistema apertural con formas intermedias (Fig.4.40). Los tipos polínicos implicados pueden incluir el modelo *sucesiforme* 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.



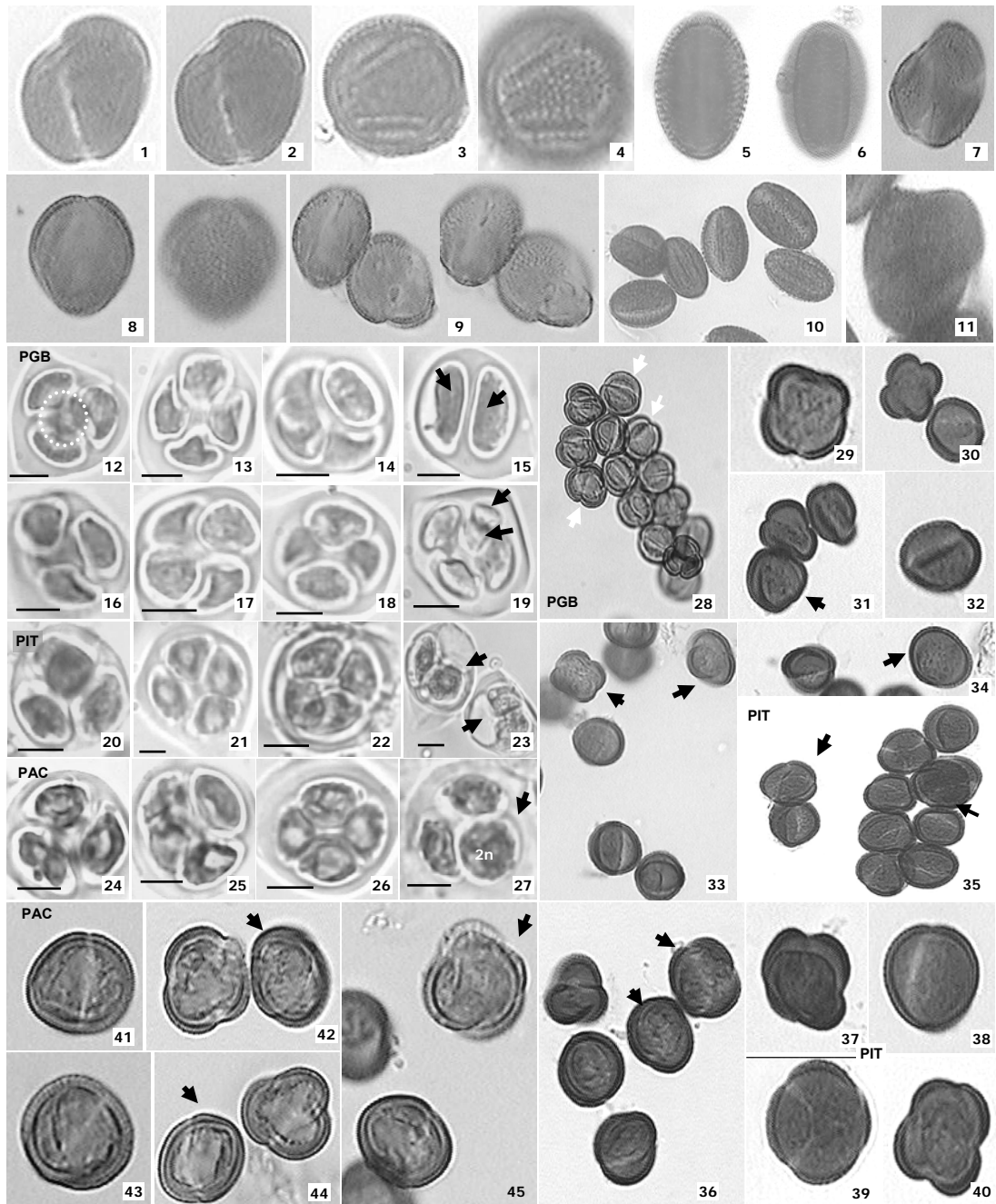
**Figura 4.36.- *Parolinia*. Polimorfismos polínicos.** Tipo II-ZONOCOLPADO: (i) 2-sincolpado a modo de *pelota de tenis*: 1,2,6-8,11,13, 21-23,26,30,32 y (ii) 4-colpado diagonalmente (W): 3 (vista polar), 4,9,12 (vista polar), 14,15,16,17 (vista polar),18,19,24 a veces con dos colpos transversales (6-colpado): 5,10,20,25,3. PG: 1-5, PF: 6-10, PO: 11-15, PP: 16-20, PI: 21-25, PS: 26-30, PA: 31-35.



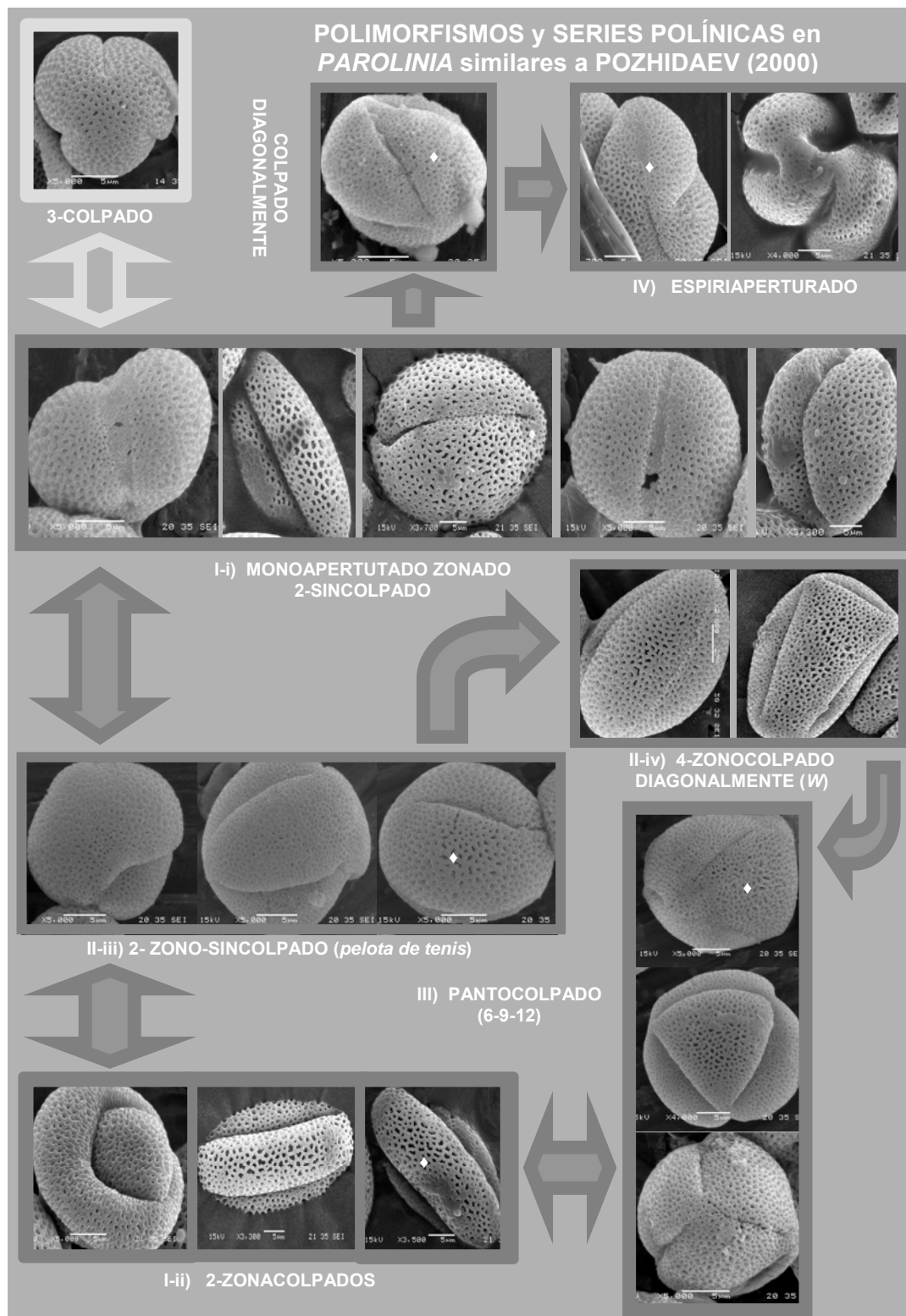
**Figura 4.37.- *Parolinia* Polimorfismos polínicos.** Tipo III- PANTOCOLPADO: (iii) 6-9 *pantocolpado*:1-4,6-12,15-18,20-22, 25-29 (intermedios),31-31 y (iv) 12-*pantocolpado*: 5,13-14,19,23-24,32-34. PG: 1-5, PF: 6-9, PO: 10-14, PP: 15-19, PI: 20-24, PS: 25-29, PA: 30-34.



**Figura 4.38.- *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).



**Figura 4.39.- *Diceratella*, *Morettia* y *Parolinia* (tetradas).** *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).



**Figura 4.40.- POLIMORFISMOS Y SERIES POLÍNICAS EN PAROLINIA SIMILARES A POZHIDAEV (2000):** los modelos *monoaperturados zonados* (con anillo) y *derivados* (con colpos sinuosos simulando *pelotas de tennis* y *diagonalmente colpados a modo de W*), darían paso a granos *espiriaperturados* y/o *pantocolpados*.







## CAPÍTULO IV



## Discusión y Conclusiones

## 8. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

---

### 1. ANÁLISIS DE CARACTERES MORFOLÓGICOS. RELACIONES Y TENDENCIAS

Los análisis de correlación entre los distintos grupos de caracteres morfológicos, así como los caracteres implicados en cada uno de los primeros ejes de los *análisis factoriales*, han ayudado a configurar la caracterización de las distintas poblaciones y taxones de *Parolinia*.

En este capítulo se refuerzan estadísticamente las correlaciones previas entre determinados caracteres o atributos florales y el *ratio* P/O (tasas de xenogamia) o evaluación indirecta de los sistemas de cruzamiento (CRUDEN, 1977 y 2000; LLOYD & SCHOEN, 1992) del Capítulo II, se pueden interpretar como dos *tendencias evolutivas* en la flor de *Parolinia*, caracterizadas por la fuertes correlaciones (positivas y negativas) entre grupos de caracteres asociados (*anteras, número de granos de polen, sépalos, limbo, número de óvulos, estigma, ovario* y longitud total *de pétalos*), que han puesto de manifiesto la posible co-evolución de los caracteres florales ha seguido direcciones opuestas.

Habría que destacar que mientras el color de las flores (limbos) además de intensificarse a lo largo de su desarrollo, el patrón de colores puede variar según los individuos de la población pudiendo coexistir individuos de color diferente. A diferencia de las *papilas estigmáticas* y *recursos del androceo y gineceo*, donde la variabilidad de la población se expresa a nivel individual y no depende del número de individuos testados, ya que son muy parecidos entre si.

#### Asociaciones entre las flores frutos y semillas de *Parolinia* y sistemas de cruzamiento

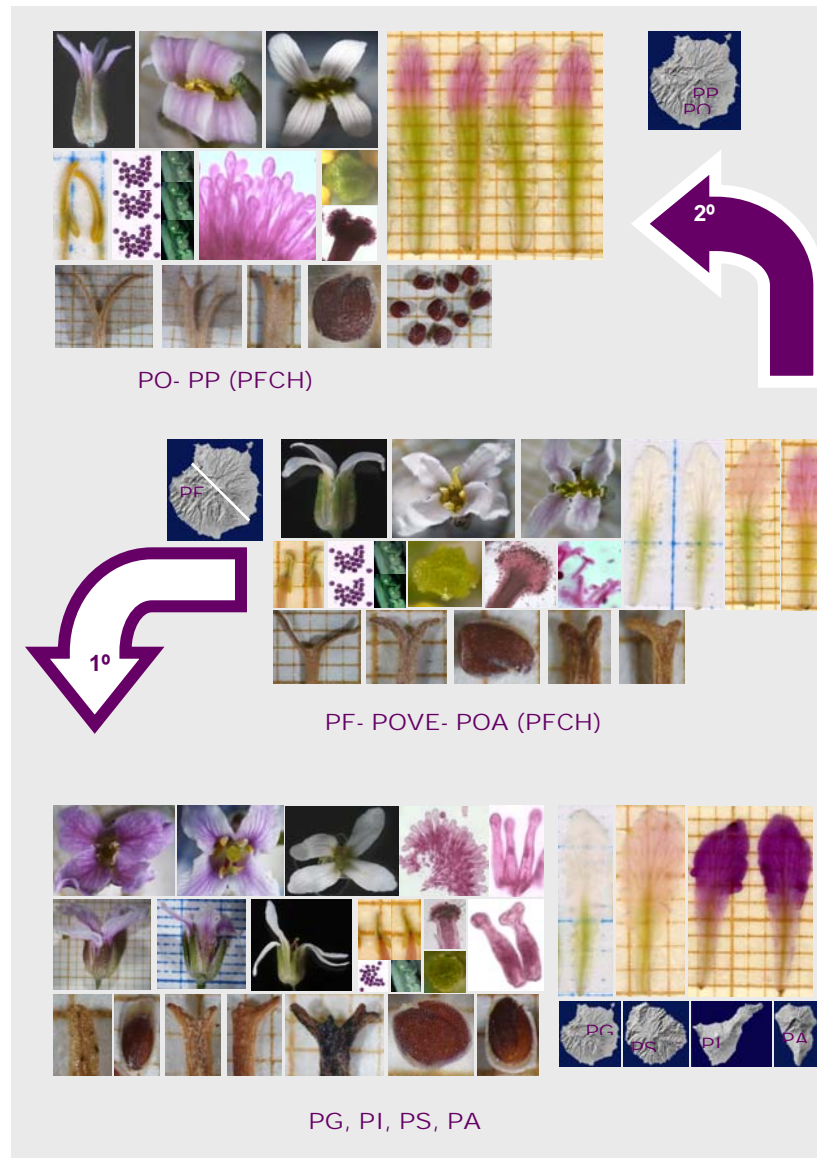
La fuerte correlación de los recursos del *androceo* y *gineceo* con el resto de atributos y biometrías florales en *Parolinia*, puede estar evidenciando un posible *modelo de diversificación* en las islas, indicando que la co-evolución de los caracteres florales que sigue direcciones opuestas, relaciona por un lado: 1º) a los taxones con recursos y atributos florales más pequeños con cálices cortos y flores más abiertas (*P.glabriuscula, P.intermedia, P.schizogynoides, P.aridanae* en las islas de Gran Canaria, Tenerife, La Gomera y La Palma), por otro lado 2º) a los taxones de atributos florales mayores con cálices más largos y flores más cerradas (*P.ornata* y *P.platypetala* concentradas en la isla de Gran Canaria) y 3º) señala como poblaciones con situaciones intermedias al complejo de *P.filifolia* incluyendo a POVE y POA, que se encuentran también en Gran Canaria.

Estas fuertes *correlaciones* de la *biodiversidad morfológica*, además de permitir la identificación de las variables especialmente correlacionadas como posibles complejos genéticos co-adaptados, refuerzan la idea de las *dos tendencias evolutivas opuestas en la flor*, que se habían puesto de manifiesto previamente, donde además pueden estar implicados algunos caracteres vegetativos (*hojas*), del *fruto* y de las *semillas*, aunque con menor significación y en principio sin valor filogenético:

1º) Las poblaciones de **flores más abiertas** (PG, PS y PA) con *sépalos, pétalos* y *anteras* más cortas, *limbos* más largos, anchos y más *ondulados* y más blancos que rosas, *estigmas* más cortos y estrechos, suelen tener menos granos de polen y menos óvulos. Estas poblaciones que suelen tener los *individuos más anchos* (PA, PG y POA) y *hojas más*

*largas* suelen tener *flores de diámetro mayor y orificio floral grande*, y generalmente van acompañadas de *silicuas* con apéndices más cortos o ausentes (PG) o con menos *divisiones*. Asimismo suelen tener las *semillas* más grandes de forma rectangular (PG y PA) con ala muy desarrollada y presencia ocasional de *semillas cuadradas*.

- Estas poblaciones de *flores más abiertas* suelen ser *más incompatibles* y alógamas con menor posibilidad de *autogamia* (según ISI por cruces experimentales) y *mayor ratio P/O* de Cruden.



**2º)** Las poblaciones de *flores más cerradas* (PO, PFCH y PP) con *cálices* y *anteras más largas*, *ovarios* con *estigmas más altos y anchos* (suelen tener los *pétalos largos* con *limbos más cortos, revolutos y/o acanalados*. También llevan *anteras* con más *pólenes* a excepción de PP (con *anteras* similares a PO difiere en el número de granos y *ratio P/O*), *gineceos* con más *óvulos* y *papilas estigmáticas* generalmente más largas. Asimismo suelen tener las *silicuas* de *cuernos* más anchos y divididos o con más apéndices y más largos o *protuberancias* (PO, PFCH y PP). Suelen producir *semillas cuadradas* más pequeñas y con menos alas (PO y PP).

Estas poblaciones de flores más cerradas pueden ser más compatibles con mayor posibilidad de *autogamia* (según ISI por cruces experimentales) y más alogamia según *ratio P/O* de Cruden más elevado. *P.platypetala*, a pesar de sus flores cerradas, grandes anteras, cálices y óvulos más cercanos a *P.ornata*, baja el número de pólenes y en este aspecto, se sitúa junto a las otras especies con flores más abiertas y atributos florales más pequeños con menor *ratio P/O*.

- Entre ambos grupos, los valores **intermedios** en los atributos florales (incluyendo los recursos del androceo/gineceo e índices ISI) suelen confluir en las poblaciones de *P.filifolia* (PF) acompañadas generalmente por POVE y POA.

Estas dos tendencias evolutivas para los atributos florales y recursos del androceo y gineceo, supuestamente, desde situaciones intermedias (PF) han podido derivar por un lado: (1º) hacia anteras más pequeñas con menor número de pólenes y cálices más cortos (PG, PS y PA) en principio más auto-incompatibles y xenógamas, y por otro lado (2º) hacia anteras grandes con mayor número de granos y grandes cálices, en principio más compatibles (PO). En principio como características ancestrales más conservativas y posibles *plesiomorfías* se señalan los valores intermedios de los recursos y atributos florales, y como novedades evolutivas más derivadas o *sinapomorfías*, por un lado los atributos florales grandes con más recursos y por el otro los atributos florales pequeños con menos recursos.

No obstante las **discrepancias** entre las tasas de alogamia según *ratios P/O* y sistemas de auto-incompatibilidad observadas según los cruces experimentales en *Parolinia*, se podrían fundamentar en la distinta tasa de mutación entre los caracteres de los recursos y atributos florales y el *polimorfismo* del locus S o variabilidad de alelos en la población, donde además pueden intervenir factores de carácter ambiental con alteraciones de la **talla poblacional** que también involucran a los alelos S. Otra explicación de la fuerte correlación en *Parolinia* del número de granos por flor y longitud de las anteras y ancho del estigma, que refleja una mayor producción de polen en las especies con anteras más grandes, podría estar dirigida hacia un incremento del reclamo floral a **polinizadores**, que justificaría el excedente de polen sin tener que aumentar forzosamente la tasa de *xenogamia*. Como en otros grupos taxonómicos (CHARLESWORTH & YANG, 1998; CRAWFORD *et al.*, 2008), no se excluye una la tercera posibilidad intermedia que obedecería a un desfase en el tiempo de adquisición de los nuevos recursos florales.

- Por otro lado, los caracteres vegetativos (*hojas*), del **fruto** y de las **semillas**, aunque con menor significación también se pueden manifestar involucrados en las tendencias evolutivas de la flor aunque su relación es bastante menos significativa y en principio sin valor filogenético. No obstante una de las características de los taxones de las islas oceánicas, es que, una vez establecidos suelen perder su capacidad de dispersión (GRANT, 1998) y en este aspecto, se podría destacar a PG, PA, PIA y PIG (PI) como taxones que mantienen las semillas con alas bien desarrolladas en relación a los demás, lo cual permitiría pensar que estas poblaciones pudieran haberse establecido más recientemente.

En *Coincya* y otros géneros de la tribu Brassiceae a diferencia de *Parolinia* se ha observado una tendencia evolutiva paralela en caracteres del fruto y de las semillas, donde los frutos largos, dehiscentes y con muchas semillas pequeñas no esféricas, son primitivos y los frutos cortos, más o menos indehiscentes con muy pocas semillas largas y esféricas son más avanzados (LEADLAY & HEYWOOD, 2001).

- En las Brassicaceae existe una amplia reseña bibliográfica donde ya se consideran los **atributos florales** representados por variables como *ratio* limbo/pétalo, *ratio* uña (largo/ancho), largo total/ancho total) que pueden tener valor diagnóstico tanto entre géneros como entre especies (CLEMENTE MUÑOZ & HERNÁNDEZ BERMEJO, 1978; STORK & WÜEST, 1980). En el género *Lobularia* en Canarias, como en *Parolinia*, el tamaño de los *sépalos* está correlacionado con la talla de los pétalos (BORGÉN, 1987). También como en *Parolinia* se observa diferencias en cuanto al tamaño de los *pétalos* de *Lobularia* y las distintas islas, aunque no se cumplen los mismos patrones por la gran diversificación de *Parolinia* en una sola isla (Gran Canaria).

*Parolinia* parece reafirmar la idea que los *caracteres florales* tradicionalmente considerados poco significativos en la familia, están resultando potencialmente importantes en procesos evolutivos de diversificación de especies. A pesar de que la *arquitectura floral* es conservativa en la familia, se ha encontrado una enorme diversidad floral incluso a niveles infra-genéricos siendo útiles para definir linajes y relaciones, ya que hay géneros monofiléticos que se caracterizan por sus *flores* siendo potencialmente importantes en algunos procesos de diversificación específica (AL-SHEBBAZ, BEILSTEIN & KELLOGG, 2006).

Según observa ENDRESS (1992) en esta familia, la mayoría de los cambios evolutivos de la *arquitectura floral* han ocurrido en un pequeño porcentaje de géneros que al estar distribuidos en tribus diferentes, se deben haber producido independiente y repetidamente por alteraciones genéticas adquiridas fácilmente frecuentes en los niveles de jerarquía taxonómica inferiores, como parece probable que puede haber ocurrido en *Parolinia*. Lo cual se explicaría según Endress, porque una parte importante de la *diversidad floral* (tamaño de los órganos florales, forma, color y olor) no está relacionada directamente con la *estructura floral*, revelándose como caracteres que pueden estar implicados en la *biología de la polinización*, y que a este nivel pueden actuar como *tendencias evolutivas* paralelas, opuestas o divergentes como parece ser el caso de *Parolinia*.

El estudio morfológico de la flor de *Parolinia* pues, también se encuentra en sintonía con diversos autores (ORNDUFF, 1969; ENDRESS, 1992; ANDERSON *et al*, 2002; STUESSY, 2003; AL-SHEBBAZ, BEILSTEIN & KELLOGG, 2006) para los cuales, la organización de la *flor* y sus distintos verticilos, pone en evidencia principalmente a niveles infragenéricos, la estrecha conexión entre la *taxonomía vegetal, sistemática y biología reproductiva* donde, el significado funcional-reproductivo de las distintas manifestaciones florales, puede ayudar a entender algunos procesos de *diversificación y especiación*.

### **Relaciones de la diversidad morfológica de frutos y semillas, eficacia reproductiva, sistemas de cruzamiento y pérdida de vigor**

En los caracteres del *fruto* o *silicua* sólo se observa una relación fuerte entre la longitud del *cuerno* con la *tasa de autogamia*, señalando que las poblaciones con *mayores cuernos o astas en las silicuas pueden ser más compatibles* con mayor posibilidad de *autogamia* (PP, POVE, PFA, POM). Por el contrario las astas más cortas se presentan en las poblaciones más *auto-incompatibles* (PS, PG y PA).

- También los caracteres de las *silicuas* y *semillas* presentan pocas correlaciones con la *eficacia reproductiva*. La *producción de semillas* por *silicua* depende mucho más del *número de óvulos por flor o valva* que de las longitudes de las *valvas*, superando siempre las mayores (V1 y V2) a las más pequeñas (V3). De acuerdo con BORGÉN (1987) y LEADLAY &

HEYWOOD (1990) siempre se encuentra mayor relación con la producción máxima de *semillas* por *valva* que con la producción media que a su vez puede depender del número de óvulos sobretodo en el género *Coincya*.

Como en *Parolinia*, en *Lobularia* el tamaño y forma de las *semillas* está correlacionada con la presencia de ala y ancho de la misma. Asimismo el número y forma de las *semillas* se puede usar como caracteres diagnósticos importantes, aunque a veces como en *Parolinia* en *Lobularia* según BORGÉN (1987) el número de semillas debe ser utilizado con precaución debido a la gran variabilidad por individuo y taxon. La variabilidad detectada en *Lobularia* puede ser debida en parte a los abortos y por tanto el *número máximo de semillas* por *silicua*, puede ser taxonómicamente más importante que el número mínimo.

La presencia de **pérdida de vigor** (*inbreeding depresión*) en la progenie de las poblaciones naturales de *Parolinia* según fases tempranas del ciclo vital (mayor en el establecimiento de plántulas que en la germinación) se encuentra correlacionada negativamente con el *índice ISI de auto-incompatibilidad*, *% de cicatrices por infrutescencia*, *% de frutos* y *longitud de las valvas*, lo cual permitiría decir que las cicatrices en las infrutescencias de *Parolinia*, están más relacionadas con la *falta de vigor* que con la *auto-incompatibilidad*.

Asimismo se evidencia que a mayor índice de alogamia, mayor *pérdida de vigor*, menor % frutos y mayor % *silicuas con valvas más pequeñas*. Se pone de manifiesto que en *Parolinia* las poblaciones *más compatibles* producen normalmente *más cantidad de semillas* y que la abundancia de *silicuas pequeñas* (en poblaciones donde coexisten con valvas grandes), podría ser una manifestación de *pérdida de vigor*. Esto concuerda con que las especies o poblaciones *alógamas* pueden expresar *pérdida de vigor*, que sería la fuerza responsable de los indicios y tasas de *autogamia* observados, que de forma alternante en el ciclo vital, favoreciendo la homocigosis, le permitiría eliminar los alelos perjudiciales en fases tempranas del ciclo vital (BARRETT & HARDER, 1996; HUSBAND & SCHEMSKE, 1995 y 1996; GIBBS, 1997).

La posibilidad de **autogamia** y por tanto de **apareamientos mixtos** está en consonancia con la idea que muy pocas especies se pueden calificar de completamente *autógamas* o *xenógamas*, considerando la incidencia de *autogamia* como una estrategia o mecanismo, que garantiza la progenie. Estas especies y poblaciones *alógamas* (donde se incluye *Parolinia*) favorecen la *auto-fecundación*, cuando factores ecológicos o ambientales reducen o ponen en peligro los *apareamientos* entre individuos, situaciones habituales después de un evento colonizador o catástrofe ambiental con poblaciones pequeñas, aisladas y fragmentadas frecuentes en las floras isleñas (RICHARDS, 1986 y 1997; PROCTOR, YEO & LACK, 1996; BARRETT & HARDER, 1996; LARSON & BARRETT, 1998; BARRETT, 2003; LEIMU, 2004).

*Parolinia*, como otros géneros de Canarias (*Argyranthemum*, *Sonchus* y *Tolpis*) podría constituir pues, un ejemplo que confirmaría la generalización de los *cruces mixtos* y una de las excepciones a la ley de Baker (*leaky self-compatibility* o *pseudo-autocompatibilidad*) donde la llegada a las islas de un taxon auto-incompatible puede permitir la auto-polinización o *autogamia* circunstancialmente (*pseudo-autocompatible*) y diversificar después de su llegada (BAKER & COX, 1984; CARR, POWELL & KHYOS, 1986; CRAWFORD *et al.*, 2008 y en prensa). Se refuerza además la idea que los distintos niveles de *pérdida de vigor* en las poblaciones naturales, son los posibles responsables de la alternancia o evolución de los sistemas de cruzamiento (*auto-xenogamia*), permitiendo los



*cruzamientos mixtos* e indicando que *Parolinia*, fundamentalmente *xenógama*, puede poseer la capacidad de desarrollar situaciones con ligera incidencia de *autogamia*.

### Relaciones entre los caracteres morfológicos, genéticos y sistemas de cruzamiento

En Brassicaceae los análisis de correlación y Kruskal-Wallis de este trabajo revelan que los niveles de *diversidad genética* referida al porcentaje de loci polimórficos ( $P$ ), nº de alelos por locus ( $A_l$ ), heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) y heterocigosidad observada ( $H_o$ ), dependen en primer lugar del *sistema de cruzamiento* (SSI) y en segundo lugar del *número de cromosomas* ( $2n$  y  $x$ ). La *talla poblacional*, como el *rango geográfico* muestran poca incidencia sobre los niveles de diversidad genética en los géneros de Brassicaceae analizados (excepto en la tasa  $t$  de alogamia o coeficiente  $F$ ).

Estos resultados refuerzan las hipótesis previas que señalan a la filogenia (historia evolutiva) responsable de los sistemas de cruzamiento, que en este grupo de géneros, determinados por el *sistema de auto-incompatibilidad esporófito homomorfo* (SSI) propio de la familia, incide directamente en la configuración de la *diversidad genética*, junto con el *número de cromosomas* (RICHARDS, 1986 y 1997; KARRON, 1987; BARRETT & KHON, 1991; GITZENDANNER & SOLTIS, 2000; PÉREZ DE PAZ et al., 2007b).

Sin embargo en *Parolinia*, grupo de especies fundamentalmente *xenógamas*, los análisis de correlación entre la *diversidad morfológica*, *sistemas de cruzamiento* y *diversidad genética* ponen de manifiesto que el *sistema de auto-incompatibilidad* propio de la familia (SSI) es el principal responsable de los niveles de variabilidad genética, que dependen en segundo lugar de la *talla poblacional*, aunque, como en otros grupos taxonómicos, no siempre las poblaciones más *grandes* poseen mayor diversidad genética de acuerdo a las hipótesis previas.

Los indicios de *autogamia* detectados en algunas poblaciones de *Parolinia*, según los cruces experimentales (ISI) y parámetros genéticos ( $F$ ), no confluyen con la misma intensidad en las mismas poblaciones. Esta *discrepancia*, puede estar revelando que además de la *talla poblacional* (que no siempre es determinante), la tasa de *autogamia* pueden estar afectada por las relaciones de *dominancia* y *codominancia* genética (propia del SSI) entre los distintos alelos  $S$  de incompatibilidad, según se encuentren en el polen o en el estigma respectivamente (RICHARDS, 1986 y 1997; BYERS & MEAGHER, 1992; VEKEMANS, SCHIERUP & CHRISTIANSEN, 1998; LEACH & MAYO, 2005; BUSCH & SCHOEN, 2008).

En este sentido, algunas de las correlaciones observadas entre la *diversidad floral* y *diversidad genética*, parecen reafirmar en *Parolinia* este supuesto, de manera que:

Las poblaciones de *flores más cerradas* y *semillas fundamentalmente cuadradas con menos alas* (PO, PP) suelen presentar más *diversidad genética*, mayor número de *genotipos multilocus* (GML) y de *diversidad alélica* ( $A_T$  y  $A_l$ ) sin embargo no siempre poseen el mayor nº de *alelos exclusivos* ( $A_{ex}$ ) que suelen aparecer en las poblaciones de *flores más abiertas* de *sépalos y anteras más cortos* y *estigmas con pétalos más cortos* y fundamentalmente violetas de *limbos amplios* con abundancia de papilas *dedo-semidedo*, pocos *pólenes* y óvulos por flor (PI, PS y PA).

Las poblaciones de atributos y recursos florales intermedios suelen tener mayor % de *loci polimórficos* ( $P$ ) y mayor *heterocigosidad esperada* ( $H_e$ ), flores de *limbos más estrechos* con *cuernos largos* y más *semillas triangulares* (PF, PIT, POVE y PP).

De esta manera se puede CONCLUIR que:

1º) Las poblaciones **flores más abiertas** con *limbos más largos y anchos* e *individuos más anchos* son *más auto-incompatibles* (ISI más bajos) y con menos *autogamia* aunque poseen *menor número de pólenes* por flor y *óvulos* (PG, PS y PA). Se pone de manifiesto que las flores con *limbos más largos y anchos* generalmente de pétalos más *ondulados* (PG y PA) van acompañadas de *silicuas* con *valvas largas, cuernos estrechos* (PG y PIA) con apéndices más cortos o ausentes (PG) o con menos *divisiones*. Asimismo suelen tener las *semillas* más largas y rectangulares (PG y PA) con ala más desarrollada y más *peso húmedo* (POA y PG). Estas poblaciones suelen poseer más *alelos exclusivos* ( $A_{ex}$ ) aunque no suelen presentar los niveles más altos de diversidad genética, a pesar que suelen manifestar mayor tasa de *alogamia* ( $t$ ) o menor *coeficiente* de *autogamia* ( $F$ ).

2º) Las poblaciones de **flores más cerradas** con grandes *anteras*, cálices de *sépalos y pétalos* más largos de *limbos* cortos y *revolutos* a veces *acanalados* con *estigmas anchos* de *papilas estigmáticas* largas, se muestran *más compatibles* y con mayor *autogamia* aunque poseen *mayor número de pólenes* por flor y *óvulos* (PO y PP) alcanzando generalmente, el mayor *éxito reproductivo* (producción y *germinación de semillas*). Estas poblaciones no suelen tener *alelos exclusivos* y suelen presentar más *diversidad genética* con mayor *número de genotipos multilocus* (GML) y mayor *diversidad alélica* ( $A_T$  y  $A_I$ ), aunque no manifiesten una mayor tasa de *alogamia* ( $t$ ) o menor *coeficiente*  $F$ .

3º) Las poblaciones de *atributos y recursos florales intermedios* (PF) incluyendo índices ISI, generalmente con flores de *limbos más estrechos*, *semillas* menos alargadas, suelen manifestar mayor *% de loci polimórficos* ( $P$ ), mayor tasa de *alogamia* o menor *coeficiente*  $F$  y alelos exclusivos.

La presencia de *alelos exclusivos* suelen estar en relación con situaciones de aislamiento sin flujo génico y factores ambientales, y no con propiedades inherentes a los taxones controladas filogenéticamente, como los atributos florales y sistemas de cruzamiento (WESTERBERGH & SAURA, 1994; BORGÉN, 1997).

No obstante, según los indicios de *autogamia* detectados en algunas poblaciones, las tasas de *autogamia* obtenidas según los *cruces experimentales* (índice ISI y tasa  $S$ ) y según los parámetros genéticos ( $F$ ), como suele ser frecuente (RICHARDS, 1997), no confluyen con la misma intensidad en las mismas poblaciones e islas. Estas **discrepancias** pueden estar revelando que las tasas de *autogamia* pueden estar afectadas no solamente por la *talla poblacional* (que no siempre es determinante), sino también por relaciones de *dominancia* y *codominancia* (propia del SSI) entre los distintos *alelos S de incompatibilidad* según se encuentren en el polen o en el estigma respectivamente.

## 2. TAXONES Y RELACIONES DE SIMILITUD

Los 14 análisis discriminantes de macro y *micro-caracteres* mejoran notablemente la resolución. La depuración sucesiva de caracteres con poco peso no parece que resuelva mejor ni los análisis discriminantes (AD) ni los Análisis de Componentes Principales (ACP). La exclusión de los dos taxones que mejor se discriminan (PG y PA) si parece mejorar notablemente la resolución y diferenciación de las poblaciones y taxones de *Parolinia*. Conviene destacar que la inclusión de *micro-caracteres*, resuelve mejor la discriminación de las *poblaciones sin adscripción taxonómica* (POA, POVE y PFCH) pero no mejoran la discriminación de los *macro-caracteres* en las islas occidentales (PS y PI).

Las asociaciones taxonómicas y poblacionales de *Parolinia* expresadas por todas las técnicas de *taxonomía numérica* ponen de manifiesto una congruencia taxonómica casi

absoluta y complementaria. Las relaciones estrechas de los fenogramas UPGMA se refuerzan por los análisis de MDS-NM técnica también especialmente eficaz para taxones íntimamente relacionados y por los ACP que reflejan mejor las relaciones no tan estrechas. La implementación del *retículo* de Prim de los *árboles de mínima expansión* (MTS) a los modelos mejor resueltos, señalan las relaciones más estrechas junto con las posibles distorsiones poniendo de manifiesto:

En todos los análisis de *taxonomía numérica*, se refleja la posición aislada de PG respecto al resto de los taxones, en los que se pone de manifiesto la independencia de las *islas occidentales* donde siempre hay una mayor afinidad entre Teno, La Gomera y La Palma (PIT-PS, PA) que se separan de las otras dos poblaciones de Tenerife (PIG-PIA) más cercanas a Gran Canaria.

En Gran Canaria, se diferencia claramente por un lado, el conjunto poblacional de *P.ornata* (PO) acompañada a veces de la asociación PP-PFCH. Por otro lado, el complejo PF integrado por las tres poblaciones *P.filifolia* y fundamentalmente por las otras dos sin adscripción (POA y POVE) asociadas más frecuente según proximidad geográfica POA-PFA-PFS y PFT-POVE. La asociación PFCH-PP, puede acompañar aquí al complejo PF.

Las poblaciones PO se manifiestan muy cohesionadas, sobre todo las más cercanas geográficamente (POS-POV). Las poblaciones de PF no están tan cohesionadas como las de PO, pero integran las otras dos poblaciones sin adscripción (POVE y POA). PFCH, la otra población sin adscripción taxonómica, suele aparecer más relacionada a PP que a ninguna otra población aunque ambas están situadas aparentemente de manera más o menos independiente respecto a los otros taxones. De relacionarse con alguien PFCH se relacionaría con PF además de con PP.

Los *tres complejos morfológicos* entre los dos *extremos poblacionales* y un grupo intermedio, se identifican con las dos **tendencias evolutivas** de la flor de *Parolinia* para los *atributos florales* y *recursos del androceo* y *gineceo*, reforzando que supuestamente, desde *situaciones intermedias* (PF con POVE y POA) en Gran Canaria, han derivado por un lado: hacia el complejo poblacional de PO en Gran Canaria a veces con PP-PFCH (flores más cerradas) y hacia PG en Gran Canaria y el complejo de poblaciones de las *islas occidentales* (PI, PS, PA) con flores más abiertas.

### Caracterización de taxones y relaciones de similitud morfológica

En resumen, se podría destacar:

**1º)** El aislamiento de *P.glabriuscula* (**PG**) en relación al resto de taxones y poblaciones, se justifica por la implicación de caracteres como: gran *apertura floral* y diámetro de la *corola*, *limbos amplios*, *ondulados* y preferentemente *blancos* con *papilas estigmáticas* en toda la variedad (Y, T, P, U). *Silicuas* con valvas grandes y astas estrechas sin divisiones ni protuberancias y con *semillas* grandes rectangular-elípticas con el *ala* fuertemente desarrollada.

Las relaciones de PG con el resto del grupo, se verifican a través de **POA** (diámetro de la *corola*, *ratio Pet/Sep* y *semillas rectangulares*) que también la relaciona de lejos al complejo PF (con caracteres como longitud y forma de los *sépalos*, *papilas estigmáticas* Y-T). Con las *islas occidentales* PG se podría relacionar por la gran *apertura floral* (PS y PA) y *anteras* pequeñas (PS, PA y PI) pero pueden constituir posibles *paralelismos*.

- En el resto de los taxones hay diferencias entre el *extremo poblacional* de **PO** en Gran Canaria (a veces con PP-PFCH) y el otro extremo del complejo de taxones de las *islas*

*occidentales* (PIT, PS y PAC, PIG y PIA). En medio, las poblaciones del complejo **PF** con POVE y POA, a veces con PFCH-PP como *grupo intermedio*.

Las conexiones entre los *tres complejos* poblacionales (PO, PF e *islas occidentales*: PI, PS y PA) se verifican por **Tasartico (PFT)**: con PF (PFA), con las *islas occidentales* (PIG), con PO (POM) y a veces con PFCH-PP:

**2º)** Las *islas occidentales* se conectan con PF (**PFT-PIG**) por el diámetro de la *corola*, *pétalos horizontal alto*, número de *óvulos*, que a su vez conecta con **PIT** (*individuos de menor talla, hojas pequeñas, sépalos, limbos ondulados, pedúnculo y valva mayor, ancho cuerno, nº protuberancias y ala de las semillas*) que se relaciona con **PS** (*talla y hojas más pequeñas, sépalos, limbos ondulados y violetas, anteras, papilas, ancho cuerno, nº de divisiones y ala de las semillas*) y con **PA** (*sépalos, pétalos, limbos ondulados, anteras, ancho del cuerno y ala de las semillas*).

Caracterizan a *P.intermedia* (**PI**), los individuos de talla y hojas pequeñas, sépalos, limbos de color violeta, ondulados, ancho del cuerno y apéndices, nº protuberancias y ala de las semillas.

De las islas *P.schizogynoides* (**PS**) es la de *verticilos florales más pequeños*, a excepción de la apertura floral y *limbo* que supera ligeramente incluso a PG, como también el *menor número de pólenes y óvulos por flor*. Las valvas más cortas como el menor el ratio del cuerno con pocos apéndices y más *protuberancias* con abundancia de *semillas cuadradas*.

Caracterizan a *P.aridanae* (**PA**), los individuos de talla y hojas grandes, gran apertura floral, sépalos cortos como también los limbos cortos y anchos, pero siempre mayores que Gran Canaria. Las anteras son similares a PS aunque el número de granos por flor y *de óvulos* es ligeramente mayor en PA. Los pétalos son más ondulados, levantados y más rosa que en los taxones de las otras islas (PI y PS) que son más violetas, relacionándola con Gran Canaria (PF-PFCH). Dominan las *papilas estigmáticas* dedo-semidedo. Las *silicuas* son bastantes similares a PI y *las semillas* son las de mayor talla después de PG dominando también las *rectangulares* sobre las cuadradas y triangulares.

**3º)** Caracterizan a *P.ornata* (**PO**), la *apertura floral* más estrecha con limbos más pequeños y *mayor ratio Polen/Óvulo* con PFCH. Las *anteras* más largas (junto a PP), el mayor número *pólenes por flor* (con PFCH), de *óvulos* y las *papilas estigmáticas*. Es la que más pétalos *revolutos* tiene junto con PP y *acanalados* (que no los tiene PFCH). En las *silicuas* puede tener valvas y *cuernos* ligeramente mayores que PF y mucho más anchos como los apéndices.

**PO** se conecta con **PF** (PFT) por POM (*hojas, limbos acanalados, papilas estigmáticas*) que está vinculado con POV y POS. Asocian a PO y PP la flor y las semillas, es decir los *sépalos, limbos revolutos, anteras dehiscentes, papilas estigmáticas*, presencia de *papilas Y* con abundancia *semillas cuadradas y triangulares*.

**4º)** Caracterizan a *P.platypetala* (**PP**) las *silicuas* con las valvas mayores, *cuernos* y *apéndices* así como las *divisiones y protuberancias*, longitud de las *hojas* que la relacionan a PFCH y PF.

Se diferencia de PFCH por las *anteras dehiscentes, limbos más acanalados* y de color *rosa o violeta* (PP) más que *ondulados y blancos* (PFCH), *semillas triangulares* y *papila Y* (PP) con mayor *ratio P/O* en PFCH.

**PP-PFCH** se puede asociar con PO o PF según los caracteres implicados sean de la flor o del fruto. PP-PFCH se asocia con PO a través de POV por caracteres de la flor y semillas (*sépalos, limbos revolutos y acanalados, anteras dehiscentes, papilas estigmáticas, abundancia de semillas cuadradas y triangulares*). PFCH se relaciona con PO por los

máximos *pólenes por flor* y el mayor *ratio Polen/Óvulo*. PFCH-PP también se pueden asociar a PF a través de PFT-PFCH por las *hojas, valvas, cuernos, divisiones y protuberancias, apéndices*) y *contorno del ala* de las semillas.

**5º) P.filifolia (PF)** se caracteriza por *sépalos* medianos más rectangulares que piriformes. La *apertura floral* y diámetro de la corola mediana, se acompaña de *limbos* también medianos, horizontalmente altos preferentemente *acanalados* y con frecuencia *levantados*, más blancos en PFA y más rosas en PFS y PFT. También las *papilas estigmáticas* intermedias y papilas *Y-T*, como también por el nº de *pólenes* y de *óvulos*, intermedios entre POA y POVE. La abundancia de *semillas triangulares o cónicas* la relacionan con POVE y PIT. En las relaciones del *complejo morfológico* PF (PFS, PFA, PFT, POA y POVE) habría que destacar que **PFA** se vincula con PFS y PFT.

**POA** además del parecido con PG (diámetro de la *corola, limbos, anteras, cuernos* sin prácticamente divisiones y abundancia de *semillas rectangulares*) conecta con **PFA** relativamente cercana geográficamente (*sépalos y pétalos, limbo, pétalos horizontal altos, anteras indehiscentes* y el *ratio P/O*).

**POVE** conecta siempre con **PFS** por la flor, fruto y semillas hojas más largas, apertura floral. Los *diámetros más pequeños del individuo* y flores con pétalos acanalados y revolutos que caracterizan a POVE y la relacionan con PO, así como las flores preferentemente de *color rosa*, discriminándolas ligeramente de PF junto con el nº de *pólenes* que la acercan a POA, y la relacionan también con PI.

### Taxones. Diversidad genética y morfológica en *Parolinia*

Se consolida la cohesión morfológica y genética de las poblaciones co-específicas de las especies *P.ornata* (PO) con *flores más cerradas* y *P.filifolia* (PF) con *flores intermedias* a la que genéticamente se le suma PFCH (sin adscripción taxonómica) que se integra y comparte el 100% de sus alelos aunque morfológicamente se asocia MÁS con PP y ambas a modo de péndulo oscilan entre PO y PF.

1- ***P.filifolia***, con poblaciones muy cercanas al ancestro del género se trata de un conjunto de poblaciones fundamentalmente ubicadas en la zona más antigua de Gran Canaria (ITGE, 1992) menos sujeta a episodios volcánicos posteriores. Comparten el máximo de alelos las poblaciones más cercanas geográficamente (PFA y PFS) y el máximo flujo génico tiene lugar entre las poblaciones más alejadas geográficamente (PFS-PFT). Intercambian un mínimo de migrantes con POVE.

Morfológicamente PF se disgrega aunque se siguen mostrando en posición basal (al resto del grupo en dos cluster) más cerca del ancestro las poblaciones PFA y POVE del complejo PF con flores intermedias. PFS y luego con PFT se manifiestan también en posición basal como *outgroup* del cluster morfológico del complejo PO-PP (de flores más cerradas) acompañado de PFCH.

2- En ***P.ornata*** (PO) comparten el máximo de alelos las poblaciones más alejadas (POM-POS) con el máximo *flujo génico* del género (14) entre las más cercanas (POS-POV) acorde con su mayor cohesión genética. Presentan también *flujo génico* a destacar con PPG y PIT.

3- Se refuerza genética y morfológicamente la gran afinidad entre de PO y PP (***P.platypetala***) especie monotípica aislada en el Bco. de Guayadeque (GC) que comparte el máximo de alelos y de *flujo génico* con PO. Intercambian el mínimo de migrantes con PGB, POVE y PIT.

4- **POA** y **POVE** poblaciones distantes geográficamente del NO y SO de Gran Canaria (Agaete y Veneguera:) se manifiestan genéticamente relacionadas, intercambiando *flujo génico* y funcionando como un complejo más o menos independiente, donde POVE que se relaciona Mogán (POM) población de PO muy cercana geográficamente, también intercambia *flujo génico* con PFA (La Aldea) geográficamente más distante aunque cercana a POA. Ambas se encuentran íntimamente relacionadas e integradas morfológicamente en el complejo poblacional de PF.

El intercambio notable de *flujo génico* entre POA y POVE y por otro lado entre PFT y PFS (Tasartico y Siberio) aisladas geográficamente de forma parecida en el mismo sector de la isla, las sitúa entre los posibles ejemplos de ***flujo génico histórico*** “mantenido” a través de los tiempos, destacando que además se trata de un conjunto de poblaciones fundamentalmente ubicadas en las zonas geológicamente más antiguas de Gran Canaria y teóricamente menos sujetas a episodios volcánicos posteriores, que permitieron una cierta estabilidad ambiental y por tanto intercambio de *migrantes*. Este hecho justificaría la manifestación actual de *flujo génico* entre POVE-POA y PFS-PFT.

5- ***P.glabriuscula*** (PGB), especie monotípica aislada en la Caldera de Bandama (GC) en una de las zonas geológicamente más recientes de Gran Canaria, aunque comparte el máximo de alelos con POA y PF no acusa *flujo génico* con ellas. Lo manifiesta únicamente con PPG geográficamente más cercana. Morfológicamente se encuentre en el cluster con POA, compartiendo cluster con las *islas occidentales* donde se mantiene la disgregación morfológica y genética de PI con PIT más cerca de La Gomera (PS) y La Palma (PA), que de sus congéneres (PIA y PIG).

6- En ***islas occidentales***: la ausencia de *flujo génico* en algunas poblaciones de *Parolinia* podría justificar el aislamiento genético y morfológico de estos taxones:

En *P.intermedia* (**PI**) de Tenerife disgrega morfológica y genéticamente sus poblaciones (en zonas relativamente recientes) no acusando *flujo génico* y compartiendo el mismo porcentaje de alelos con otros congéneres de Gran Canaria (PF y PO) con los que además intercambia *flujo génico*.

*P.schizogynoides* (**PS**) especie rara aislada en La Gomera no acusa *flujo génico* con ninguna población aunque se acerca a PF (Gran Canaria) y PIT con la que comparte el máximo de alelos. *P.aridanae* (**PA**) especie monotípica aislada en La Palma tampoco presenta *flujo génico* con ninguna población aunque comparte alelos con PIT.

### 3. DIVERSIDAD CROMOSÓMICA Y TAXONES

En Brassicaceae se conoce el número de cromosomas de un 68% de los géneros y 42% de las especies, observándose una serie continua de números básicos desde  $x=4$  a  $x=13$ . El número haploide de cromosomas es frecuentemente variable incluso dentro de un mismo género de tal manera que tanto la poliploidía como la *aneuploidía* han jugado un papel importante en la evolución de la familia considerándose la *alopoliploidía* como un modelo común de especiación híbrida (WARWICK & AL-SHEHBAZ, 2006; WARWICK, FRANCIS & AL-SHEHBAZ, 2006).

Los taxones de *Parolinia* presumiblemente diploides con  $2n=22$ , muestran un único cariotipo formado por 11 pares cromosómicos de pequeño tamaño ( $<2.5\mu\text{m}$ ), 10 metacéntricos y uno submetacéntrico (a excepción de POA, con  $2sm$ ). Se observa que frente a la gran variabilidad cromosómica que a nivel general presenta la familia, las especies de este género endémico se muestran muy uniformes, tanto en lo que se refiere al

número como a la morfología de los cromosomas, como indican los bajos índices de asimetría tanto intracromosómica ( $A_1$ ) como intercromosómica ( $A_2$ ), con diferencias entre el par mayor y menor del complemento inferiores al 3% de la longitud total del genoma.

Un hecho notable en la evolución de las angiospermas en islas oceánicas parece ser el *estasis* del número de cromosomas durante la especiación (STUESSY & CRAWFORD, 1998), de tal manera que las marcadas diferencias morfológicas no se acompañan, en general, por diferencias en el número de cromosomas. Esto no significa que no puedan existir grupos de taxones poliploides, pero generalmente evolucionados a partir de un ancestro de similar nivel de ploidía, son muy pocos los grupos evolucionados en las islas por cambios en el número cromosómico (poliploidía o aneuploidía), y cuando ocurre generalmente sus taxones continentales más relacionados son también cromosómicamente variables (STUESSY & CRAWFORD, 1998) en este sentido se pueden citar como ejemplos en la flora canaria *Lotus* L. subgénero *Pedrosia* (ORTEGA, 1976) o *Sideritis* L. subgénero *Marrubiastrum* (MARRERO, 1992).

En general, son muchos los ejemplos de géneros endémicos o con secciones endémicas, evolucionados en las islas Canarias que, como *Parolinia* ( $2n=22$ ), no presentan cambios en el número cromosómico: *Argyranthemum* ( $2n=18$ ), *Echium* ( $2n=16$ ), *Sonchus* subgénero *Dendrosonchus* ( $2n=18$ ), *Gonospermum* ( $2n=18$ ), *Pericallis* ( $2n=60$ ), *Crambe* ( $2n=30$ ), *Lobularia* ( $2n=22$ ), *Greenovia* ( $2n=36$ ), el complejo *Bencomia*, *Marcetella* y *Dendriopoterium* ( $2n=28$ ), *Limonium* sec. *Pterocladus* subsec. *Nobiles* ( $2n=14$ ), etc. A diferencia con las floras de otros archipiélagos oceánicos como Hawai, Juan Fernández, Bonin o Galápagos, la Flora Canaria presenta mayor número de endemismos diploides, lo que implica un origen también diploide de los taxones colonizadores.

El número cromosómico de *Parolinia* ( $2n=22$ ,  $x=11$ ) es compartido con tres géneros de la tribu Euclidieae II, *Diceratella*, *Morettia* y *Notoceras*, los dos primeros estrechamente relacionados con *Parolinia* y únicos constituyentes del subclado africano de la tribu (WARWICK *et al.*, 2007). Además de la homogeneidad en los números cromosómicos, parece existir también, en la flora canaria, una alta simetría de los cariotipos, al menos en aquellos grupos en los que se han llevado a cabo análisis cariotípicos: *Argyranthemum* (HUMPHRIES, 1975), *Sonchus* subgénero *Dendrosonchus* (ALDRIDGE, 1975), *Gonospermum* (FEBLES, 1990, FEBLES *et al.*, 1989a, b), *Carlina* L. (FEBLES, 1986), *Asparagus* L. (RAMOS MARTÍNEZ, 1989), etc., con cariotipos formados por cromosomas metacéntricos ( $M$ ,  $m$ ) y/o submetacéntricos ( $sm$ ) y con pocas diferencias en el tamaño y morfología de los mismos entre especies relacionadas. Posiblemente el alto grado de similitud cariotípica en estos grupos esté en relación con los mecanismos de evolución en islas oceánicas donde las barreras geográficas juegan un papel muy importante en la diferenciación de las especies y donde las diferencias morfológicas entre ellas están originadas por cambios génicos y/o pequeñas reordenaciones estructurales en los cromosomas.

#### 4. PALINOLOGÍA. POBLACIONES Y TAXONES

En *Parolinia* 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. Junto con estas características polínicas normales y más abundantes 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 (PEREZ DE PAZ, FERNÁNDEZ-PALACIOS & FEBLES, en prensa).

Estos *polimorfismos* con granos *zonaperturados* (en anillo: mono y di-zonasincolpados), *zonocolpados* (di-sincolpados y 4-colpados diagonalmente en W), *pantocolpados*, *espiraperturados* y *agregados polínicos*, 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* (normal y más abundante) pero generalmente en proporciones más bajas y variables.

Dichos *polimorfismos polínicos* que se encuentran implicados en grupos taxonómicos donde, hasta el momento no figura la familia Brassicaceae, se han identificado 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) aunque habían sido denunciados como granos anormales en *S.canariensis* y *S.dendro-chahorra* (LA-SERNA, NEGRÍN SOSA & PÉREZ DE PAZ, 1994) así como en prácticamente todos los endemismos del género *Crambe* de la familia Brassicaceae (PEREZ DE PAZ, 1983).

La presencia en *Parolinia* de estos *polimorfismos polínicos* constituyentes de una *serie polínico-morfológica* suscita dos tipos de cuestiones: 1ª) La primera está relacionada con el *significado biológico* de los tipos polínicos implicados y su posible relación con procesos reproductivos o de diversificación taxonómica, subyacentes a los niveles específicos (filogenia). 2ª) La segunda cuestión está relacionada con el *significado filogenético* de los *tipos polínicos* involucrados y sus implicaciones en el *tránsito* del modelo polínico *mono-aperturado* primitivo frecuente en las angiospermas basales y algunas eudicotiledoneas primitivas, al modelo *3-aperturado* y derivados de las eudicotiledoneas más avanzadas.

### **Polimorfismos polínicos, significado biológico y duplicaciones genéticas**

Los *polimorfismos polínicos intra-florales* observados en *Parolinia* acompañados del tipo *3-colpado normal*, 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. Aunque pudieran quizás estar asociados a *duplicaciones genéticas* en silenciación, que apoyarían el origen aloploiploide del género y posible *diploidización* frecuente en Brassicaceae e islas oceánicas.

La familia Brassicaceae enmarcada en las eu-dicotiledoneas centrales, Eurosidæ II y en el orden Brassicales (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 aloploiploide y homoploide (ANDERSON & WARWICK, 1999; MARHOLD & LIHOVÁ, 2006). Recientemente, estudios en el genoma de algunas angiospermas han consolidado a la *poliploidía* como uno de los principales mecanismos de evolución generalizado en la familia Brassicaceae, confirmando episodios de *poliploidización*, *duplicación genómica* y *diploidización* en la diversificación y especiación ancestral de la familia, que se pueden favorecer especialmente en ecosistemas oceánicos de forma similar a la diversificación de las angiospermas durante el Cretáceo (PIRES & HERTWECK, 2008; SOLTIS *et al.*, 2009).



Algunos de los *polimorfismos polínicos* de *Parolinia*, también detectados en sus dos parientes continentales y relacionados con desviaciones de la *microsporogénesis* (pólenes diploides), a su vez podrían ser un reflejo de las *duplicaciones genéticas* ancestrales en fase de *silenciación* en *Parolinia*, según los datos aloenzimáticos ya comentados y presencia de mixoploidía en algunas de las mitosis observadas con células  $2n=22$  y  $2n\approx 44$ .

Estas *formas polínicas* de *Parolinia*, como una manifestación más de *duplicaciones genéticas* en *silenciación*, denunciarían y apoyarían el posible origen aloploide del género en posible proceso de *silenciación* o *diploidización* frecuente en Brassicaceae e islas oceánicas, donde la reducción genética pueda persistir hasta alcanzar un nivel similar al de sus primeros ancestros diploides (ANDERSON & WARWICK, 1999; MARHOLD & LIHOVÁ, 2006; PIRES & HERTWECK, 2008; SOLTIS *et al.*, 2009).

En este sentido, los *polimorfismos polínicos* en *Parolinia* como en otros grupos taxonómicos podrían ser una manifestación de *mecanismos de variabilidad infraespecífica* que pondrían de manifiesto, *pleiomorfías* ancestrales ampliamente distribuidas en la familia, o *sinapomorfías* o novedades evolutivas, donde habría que profundizar en la presencia/ausencia de los patrones de la *serie polínica apertural* (VAN CAMPO, 1976; BORSCH & WILDE, 2000). De esta manera, la *serie polimórfica* de *Parolinia*, también permitiría aportar datos potencialmente informativos a las relaciones filogenéticas de los taxones y poblaciones del género.

Al mismo tiempo, los *tipos polínicos* de las angiospermas basales y monocotiledóneas (*monosulcado* y *derivados*) suelen asociarse a *tetradas tetragonales* producto de *microsporogénesis sucesivas* (con *diadas* o con tabique de calosa separando las dos células hermanas de la primera meiosis) e *intermedias* (con tabique fugaz). Según estos autores, aunque la *micro-esporogénesis sucesiva* se considera rara en eudicotiledoneas, se puede predecir con bastante fiabilidad en taxones con tipos polínicos asociados a las *tetradas tetragonales* frecuentes en angiospermas primitivas (mono y diaperturados, *espiraperturados* y *pantoporados*) como podría ser el caso de *Parolinia*.

Asimismo las *tetradas* observadas en *Parolinia* están en concordancia con los *tipos polínicos* de la *serie polimórfica* encontrada, con presencia de anomalías que podrían implicar a posibles microsporas o *pólenes diploides* de los agregados polínicos (AP). A la espera de la culminación de los análisis que confirmen la *microsporogénesis* con *tetradas* predominantemente *tetraédricas* (*microsporogénesis simultánea*), se valora la presencia de *diadas* como evidencia indirecta de *microsporogénesis mixta* (*simultánea* y *sucesiva*) rara en eudicotiledoneas. Según algunos autores el tipo polínico *3-colpado* y *derivados* de las eudicotiledóneas se asocian tradicionalmente a *tetradas tetraédricas* producto de *microsporogénesis simultáneas* (FURNESS & RUDALL, 1999; FURNESS, RUDALL & SAMPSON, 2002; FURNESS, 2008).

### **Polimorfismos polínicos, filogenia 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 en la filogenia molecular de las angiospermas, constituye una clara *sinapomorfía* en el clado de las eudicotiledoneas (JUDD & OLMSTEAD, 2004; DOYLE, 2005; SOLTIS *et al.*, 2005; BANKS, STAFFORD & CRANE, 2007).

Los *tipos polínicos* de estas *series polimórficas intraflorales*, donde siempre se encuentra implicado el modelo *3-colpado* o *3-colporado* como tipo normal (más abundante), aunque detectados en familias de angiospermas filogenéticamente alejadas, pueden ser

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* (BANKS, STAFFORD & CRANE, 2007):

i) 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).

ii) Los pólenes *colpados diagonalmente* y *pantocolpados* suelen estar implicados con el modelo *espiraperturado* aunque tanto 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 el tipo de tetradas involucradas en la microsporogénesis.

Por otro lado, los *polimorfismos polínicos* de *Parolinia* implicados en la *serie polínica* intrafloral establecida, podrían estar poniendo de manifiesto **tendencias evolutivas ancestrales del sistema apertural**, involucrando desde algunas angiospermas basales y eudicotiledoneas más primitivas a las más avanzadas, al mismo tiempo que su concordancia con las tetradas observadas, reforzaría el paralelismo habitual (al menos en caracteres polínicos) de la ontogenia y filogenia (BLACKMORE & CRANE, 1998; FURNESS & RUDALL, 1999; FURNESS, RUDALL & SAMPSON, 2002; HARLEY, 2004; BANKS, STAFFORD & CRANE, 2007; FURNESS, 2008):

Desde un punto de vista palinológico, *Parolinia* y casi con seguridad algunos otros géneros en Canarias, apoyarían la hipótesis de POZHIDAEV (2000) que señalan al modelo *zona-aperturado* (en anillo) como otra posibilidad del tipo polínico basal (apertural) además del modelo tipo tradicional *monosulcado* (WALKER & DOYLE, 1975; DOYLE, 2005). Desde esta perspectiva los modelos *zonaperturados* (en anillo) 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 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.

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 (macro y micro-morfológico, molecular proteico y molecular de ADN o ARN) con el fin de acceder a un auténtico conocimiento de los procesos de diversificación vegetal (STUESSY, 2003; PIRES & HERTWECK, 2008).



Ante las confrontaciones de los resultados obtenidos en este estudio morfológico-reproductivo y genético por aloenzimas en relación con la **filogenia molecular** de ADN (WARWICK *et al.*, 2007 y JAÉN *et al.*, 2007) se podría deducir que:

(i) La relación con los géneros *Diceratella* y *Morettia* como parientes más cercanos consolidados, se refuerza por los nuevos estudios palinológicos particularmente por la presencia de *polimorfismos polínicos intraflorales*.

La afinidad con los géneros *Diceratella* y *Morettia* podría calificar a *Parolinia* con un modelo de colonización isleño troncal (*stem-based*) en el que los taxones colonizadores se establecen en Macaronesia al mismo tiempo que diversifican los géneros estrechamente relacionados en el continente (VARGAS, 2007). En este modelo, considerado con características ancestrales, se pueden encontrar géneros como *Arbutus*, *Argyranthemum*, *Pinus*, *Chamaecytisus*, *Lavatera* y posiblemente *Crambe*, *Ixanthus*, etc.

(ii) Se refuerza la monofilia del género *Parolinia* que justifica su presencia en Canarias por un solo evento colonizador, que se fortalece desde un punto de vista *genético* y morfológico a partir de una de las poblaciones de ***P.filifolia* (PF)** incluyendo a PFCH, POVE y POA (poblaciones no adscritas en principio a ningún taxon) más relacionadas con PF que con PO.

(iii) La poca resolución obtenida en la filogenia molecular (ADN) dentro del género que no resuelve las *relaciones inter-intra-insulares*, podría aclararse por los resultados *genéticos* (aloenzimáticos) y morfológicos de los *caracteres florales*. El conjunto de los taxones se resuelven en tres grupos según los atributos florales que se confirman en gran medida salvo alguna ligera excepción por la diversidad *aloenzimática*:

1º) Extremo integrado por el complejo de PO de *flores más cerradas* con *atributos y recursos florales mayores y más grandes* a veces acompañado por PP-PFCH. 2º) Extremo integrado por el complejo de las islas occidentales con PG aislada (Gran Canaria) de *flores más abiertas* con *atributos y recursos florales menores y más pequeños* (PG con PI, PS y PA). 3º) El *grupo con características intermedias* integrado por las poblaciones de PF con POVE y POA a veces acompañado de PFCH-PP. 4º) Los *tres complejos morfológicos* entre los dos extremos poblacionales y un grupo intermedio, se identifican con las dos **tendencias evolutivas** de la flor de *Parolinia* que supuestamente, desde *situaciones intermedias* (PF con POVE y POA) en Gran Canaria, han derivado por un lado: hacia el complejo poblacional de **PO** en Gran Canaria a veces con PP-PFCH (flores más cerradas) y hacia **PG** en Gran Canaria y el complejo de poblaciones de las *islas occidentales* (PI, PS, PA) con flores más abiertas.

5º) La conexión entre Gran Canaria (complejos PO y PF) e *islas occidentales* parece verificarse (según aloenzimas) siempre a través de PF con excepción de PI, que se verificaría por PO (POM) y PG. En Gran Canaria todos los análisis reflejan la posición

aislada de PG, a pesar de compartir caracteres florales y alelos, cuyas relaciones con el resto del grupo, también se verifican a través del complejo **PF** (POA y PFI).

6º) *P.aridanae* (La Palma) y *P.intermedia* (Tenerife) ocupan posiciones de grupos hermanos basales al clado de Gran Canaria y *P.schizogynoides* (La Gomera) como especie basal, compartiendo de forma exclusiva estas dos islas tres alelos aunque no acusan flujo génico entre ellas. No obstante, la presencia exclusiva de estos alelos denunciaría también la posibilidad de un flujo génico histórico entre Gran Canaria y la Gomera, que se reforzaría por el hecho que *P.schizogynoides* (PS) comparte con Gran Canaria 23 de los 25 alelos detectados para la especie. Estos resultados sugieren que el ancestro llegó a todas las islas y diversificó fuertemente en Gran Canaria.

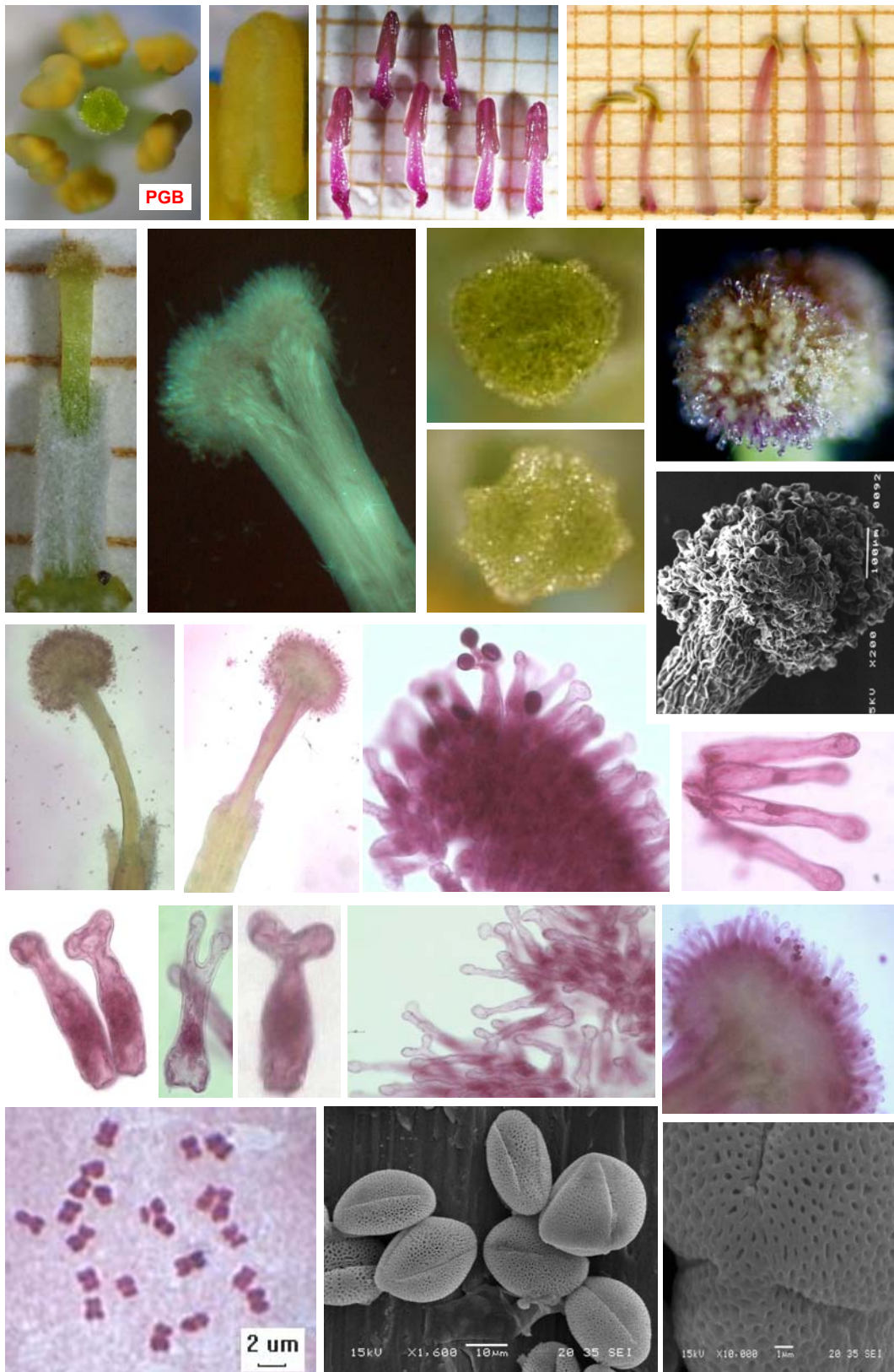
La idea de un patrón de colonización desde el Oeste, es contradictoria según los árboles NJoin y *diversidad genética aloenzimática* detectada, toda vez que la isla con mucha mayor diversidad y diversificación (Gran Canaria), se colonizaría más recientemente. En cualquier caso, la extinción puede estar jugando un papel distorsionador importante en la colonización inter-insular, con ancestros desaparecidos en la distribución actual de las islas.

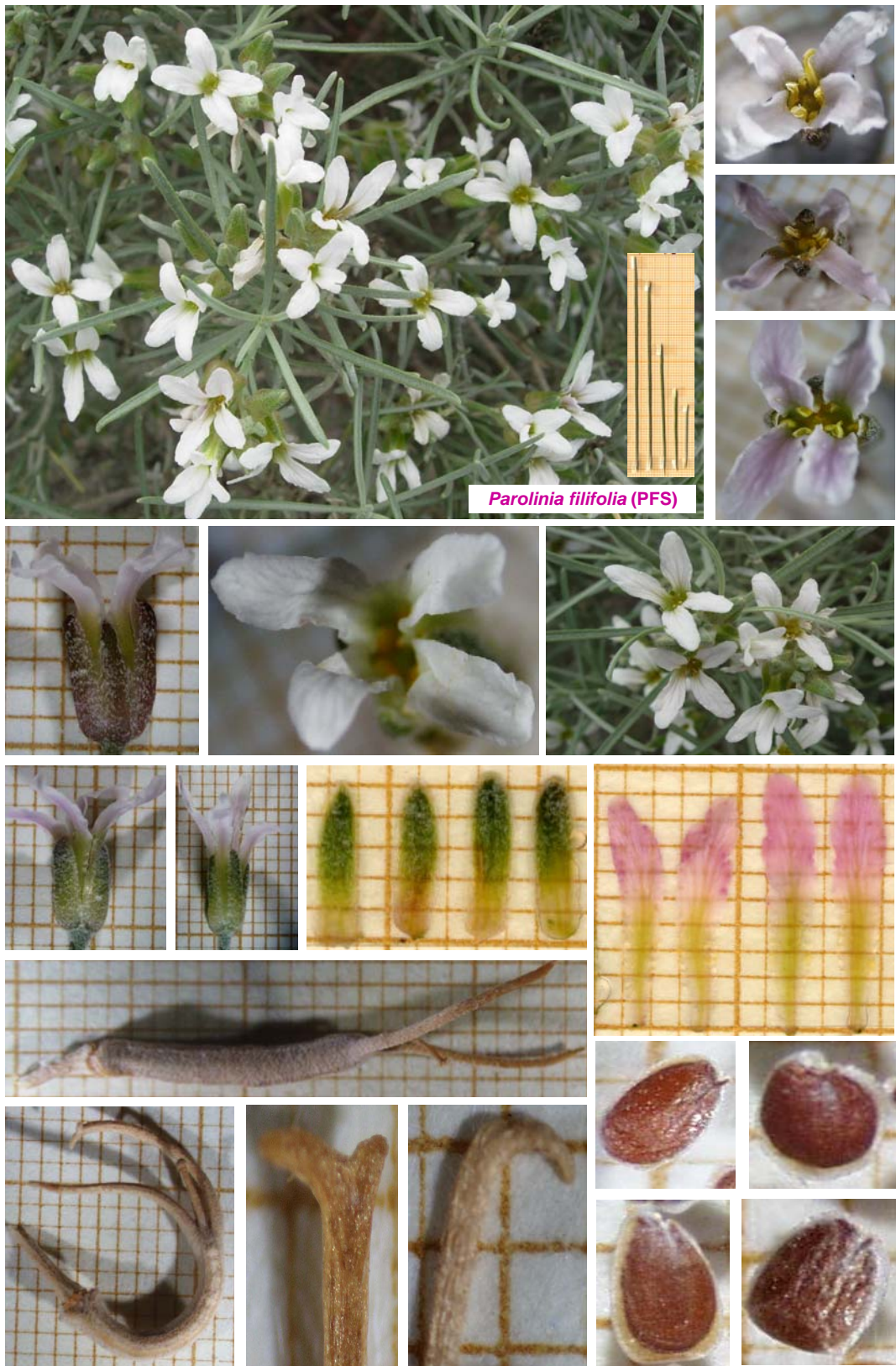
7º) **Parolinia** como la mayoría de géneros macaronésicos, no resuelve su patrón de diversificación en las islas con *filogenias moleculares* que no alcanzan el nivel de resolución suficiente a niveles específicos (*Echium*, *Crambe*, etc.) con los marcadores utilizados hasta el momento. Esto induce a pensar que efectivamente como se ha postulado otras veces, la diversificación morfológica no se puede equiparar a la genética seguramente por implicaciones de los efectos pleiotrópicos. La falta de variabilidad molecular en las floras isleñas a estos niveles específicos y subespecíficos, posiblemente podría encontrar mejor respuesta en la **biología de poblaciones**, donde estudios infra-genéricos con *marcadores moleculares poblacionales* y técnicas de **filogeografía** (prácticamente inexistentes en la flora canaria) incrementados además con datos reproductivos además de citogenéticos, palinológicos, cuyo significado biológico y evolutivo no es accesible desde la perspectiva exclusivamente molecular.

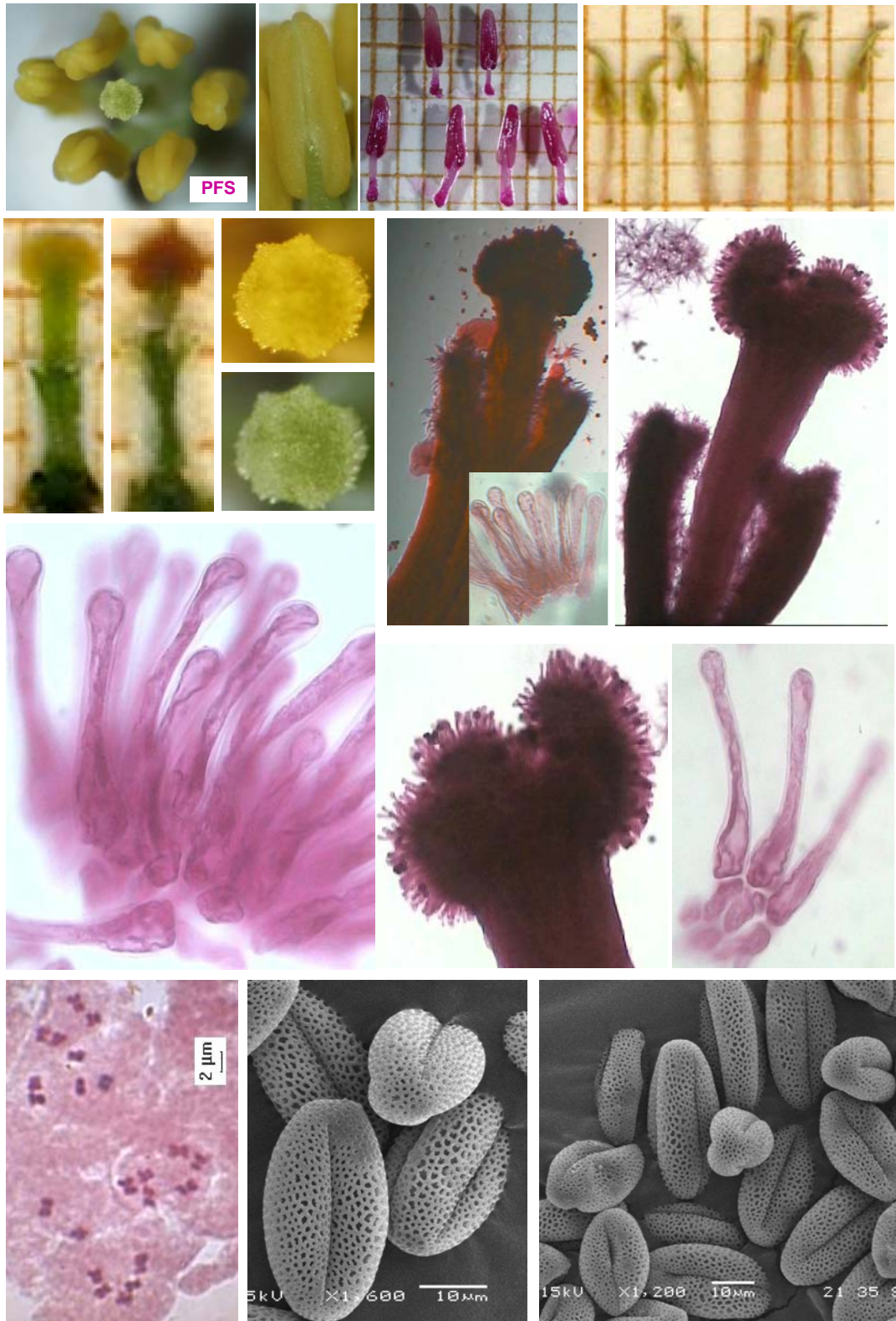




Discusión y conclusiones





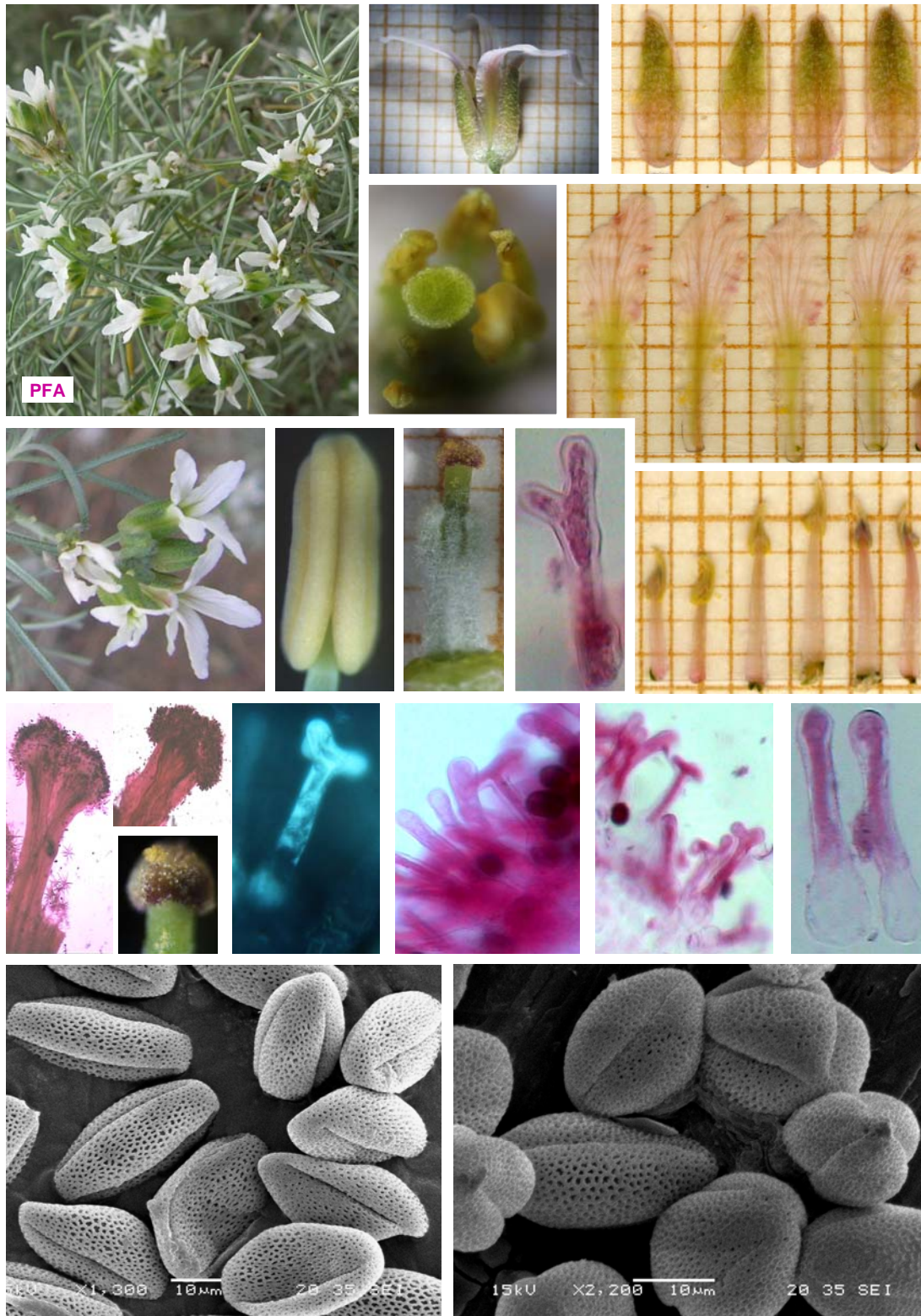




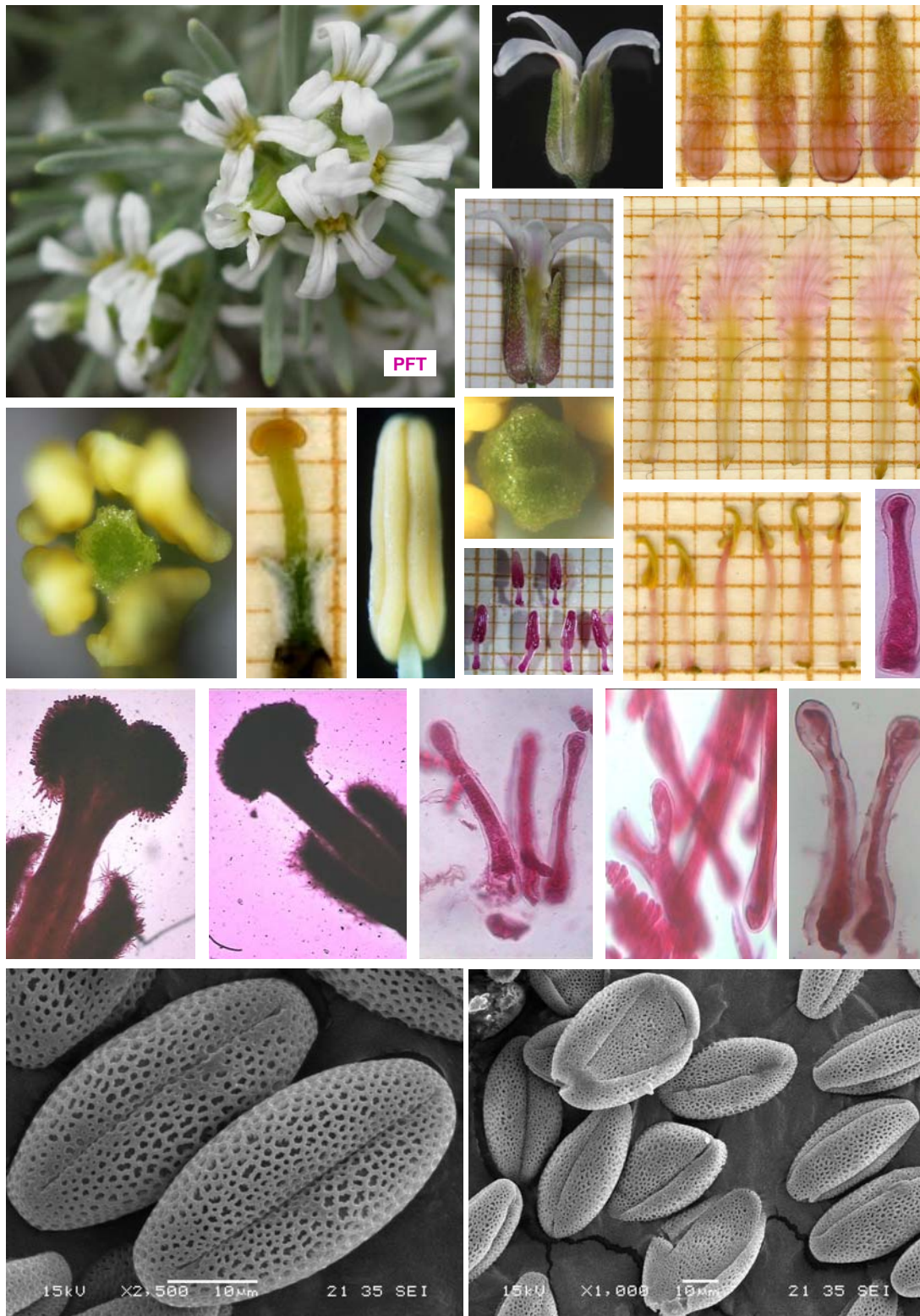


*Parolinia filifolia* (PFA)

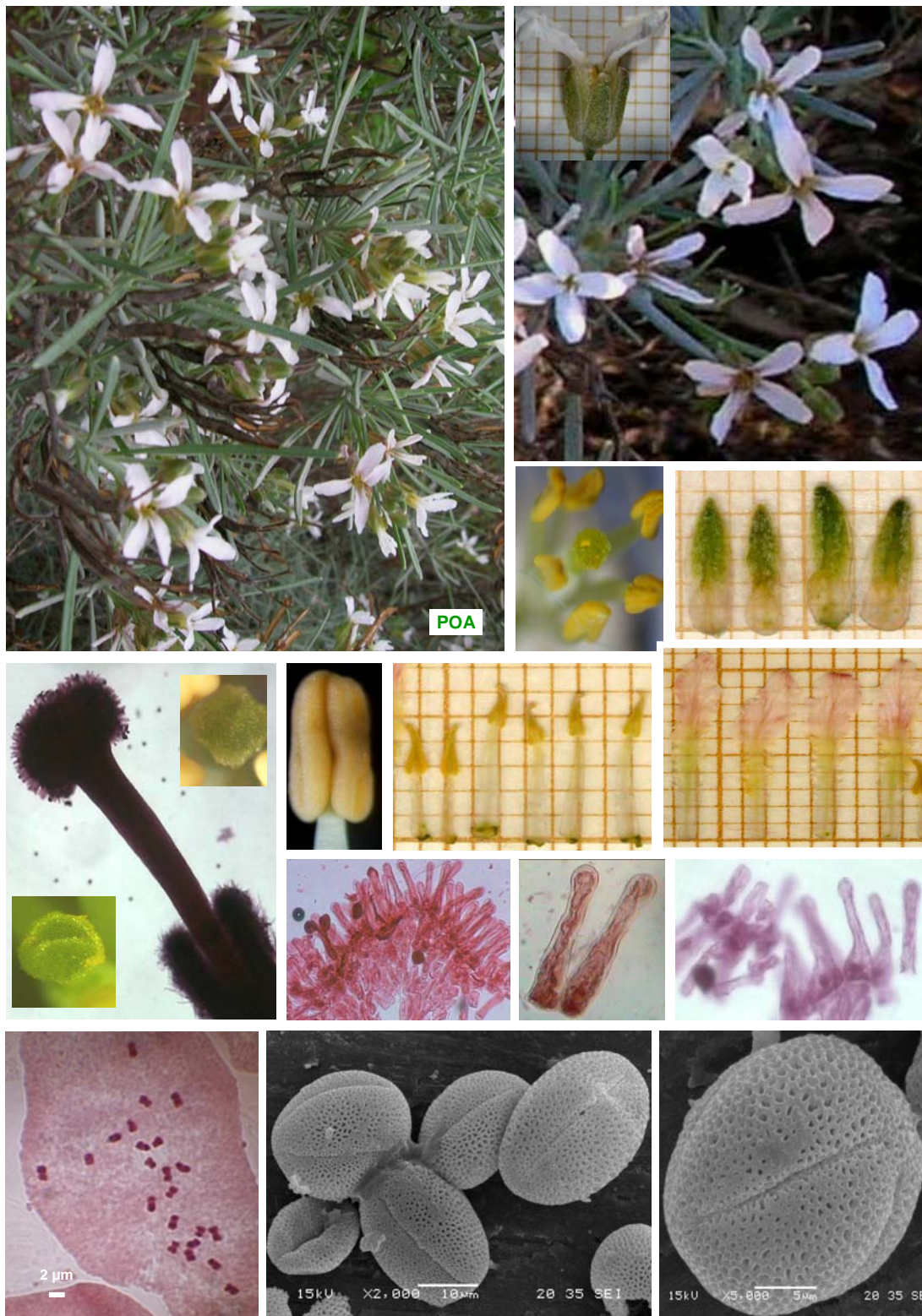






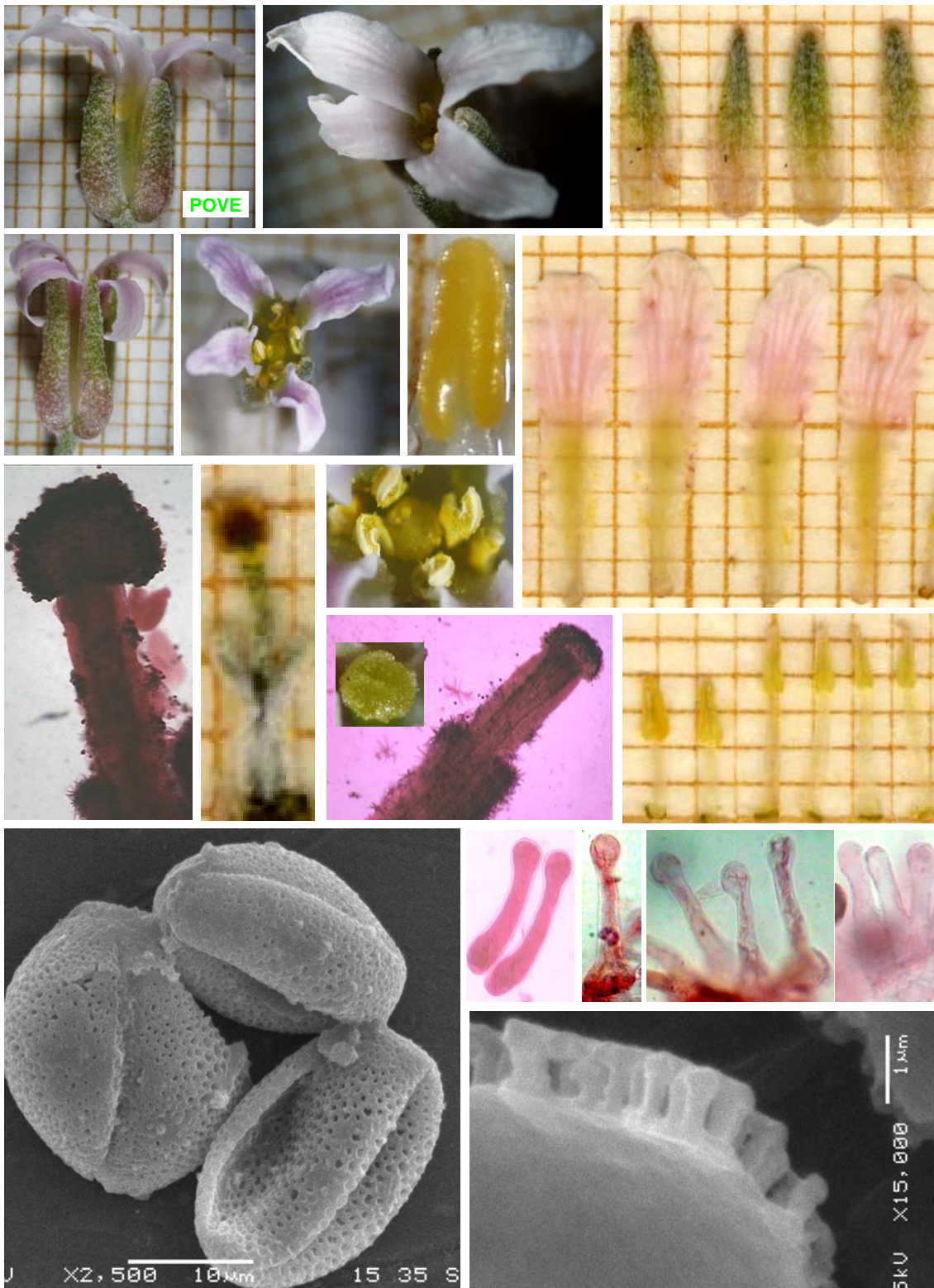




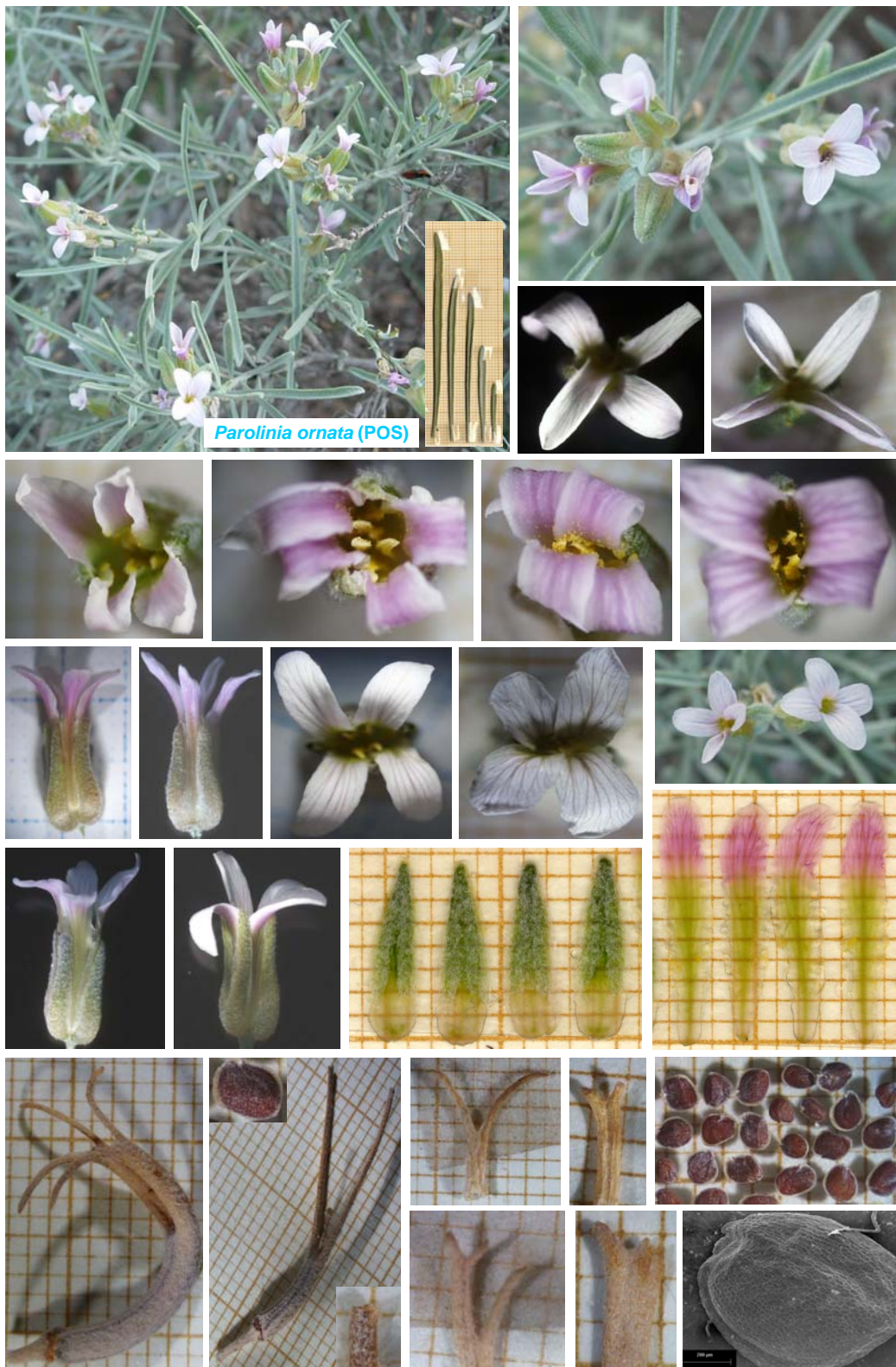




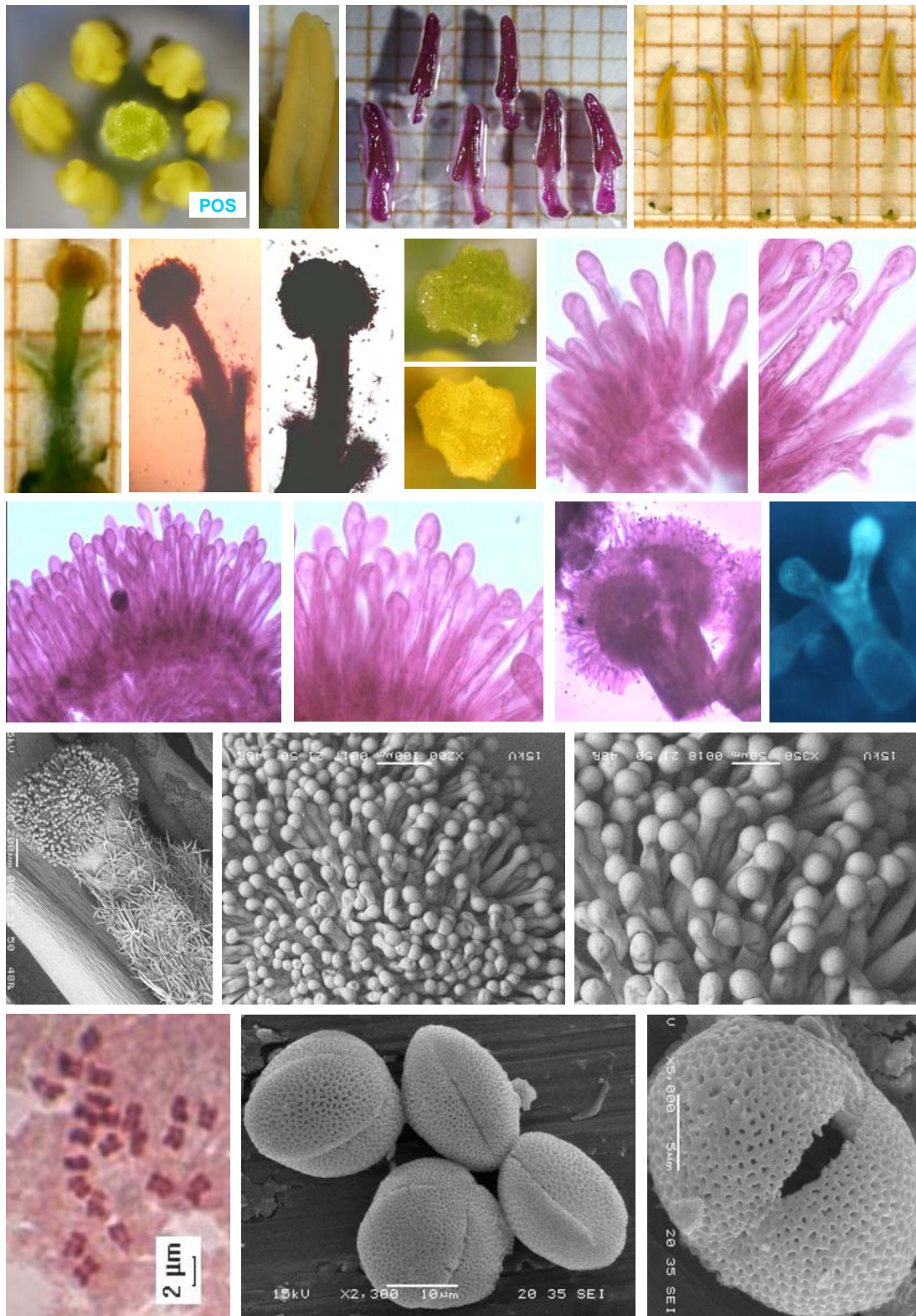
Discusión y conclusiones

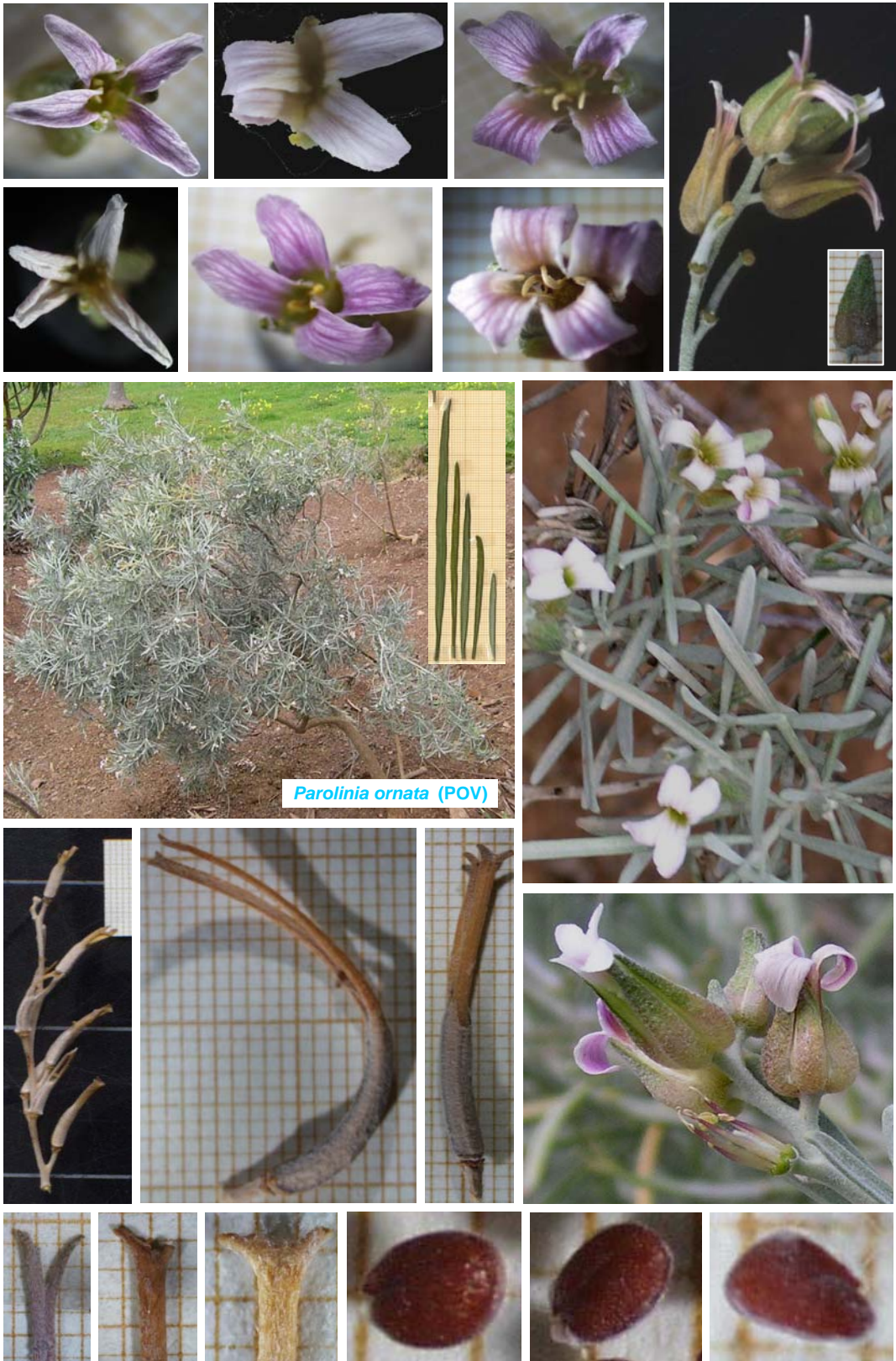




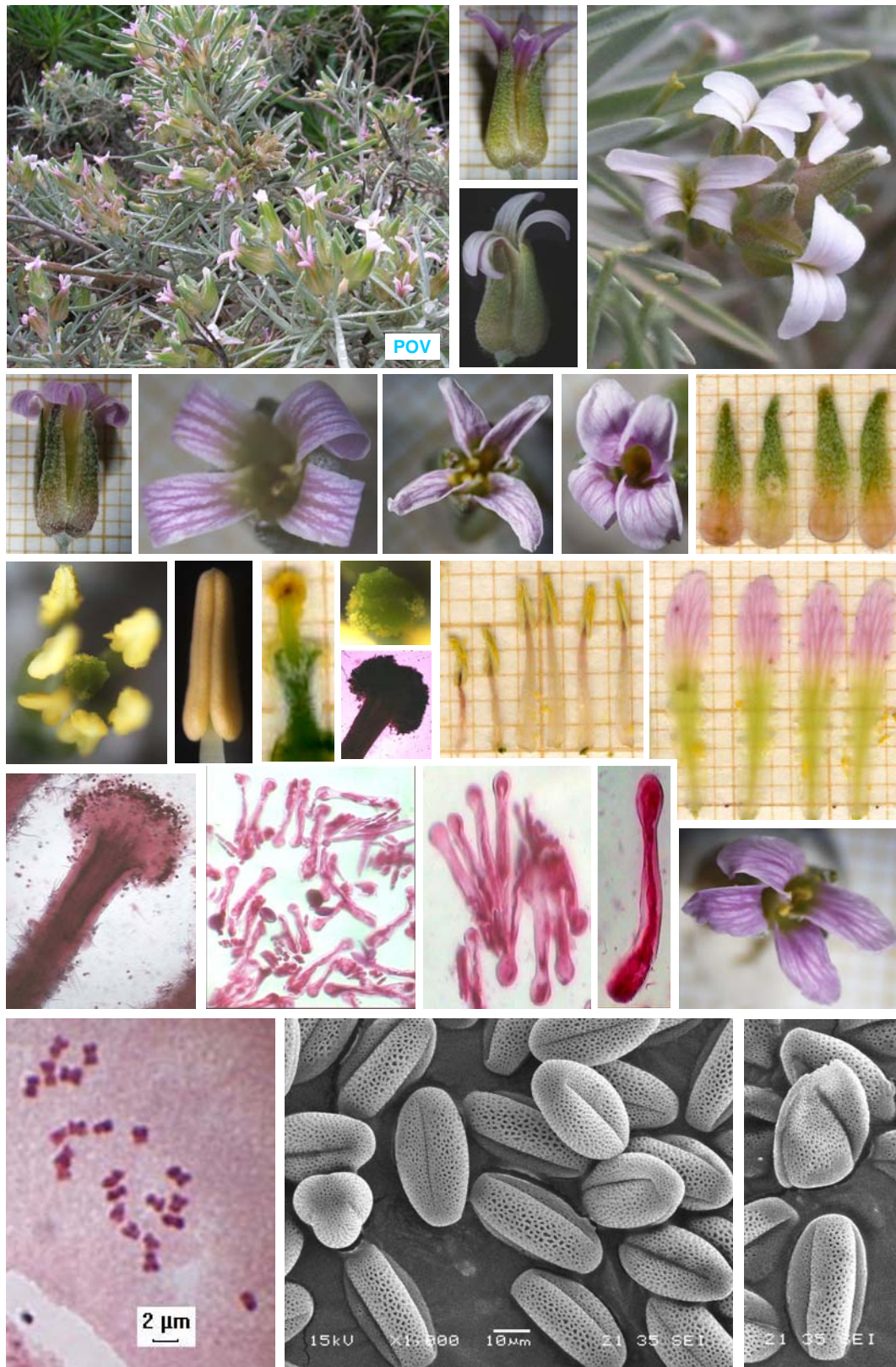


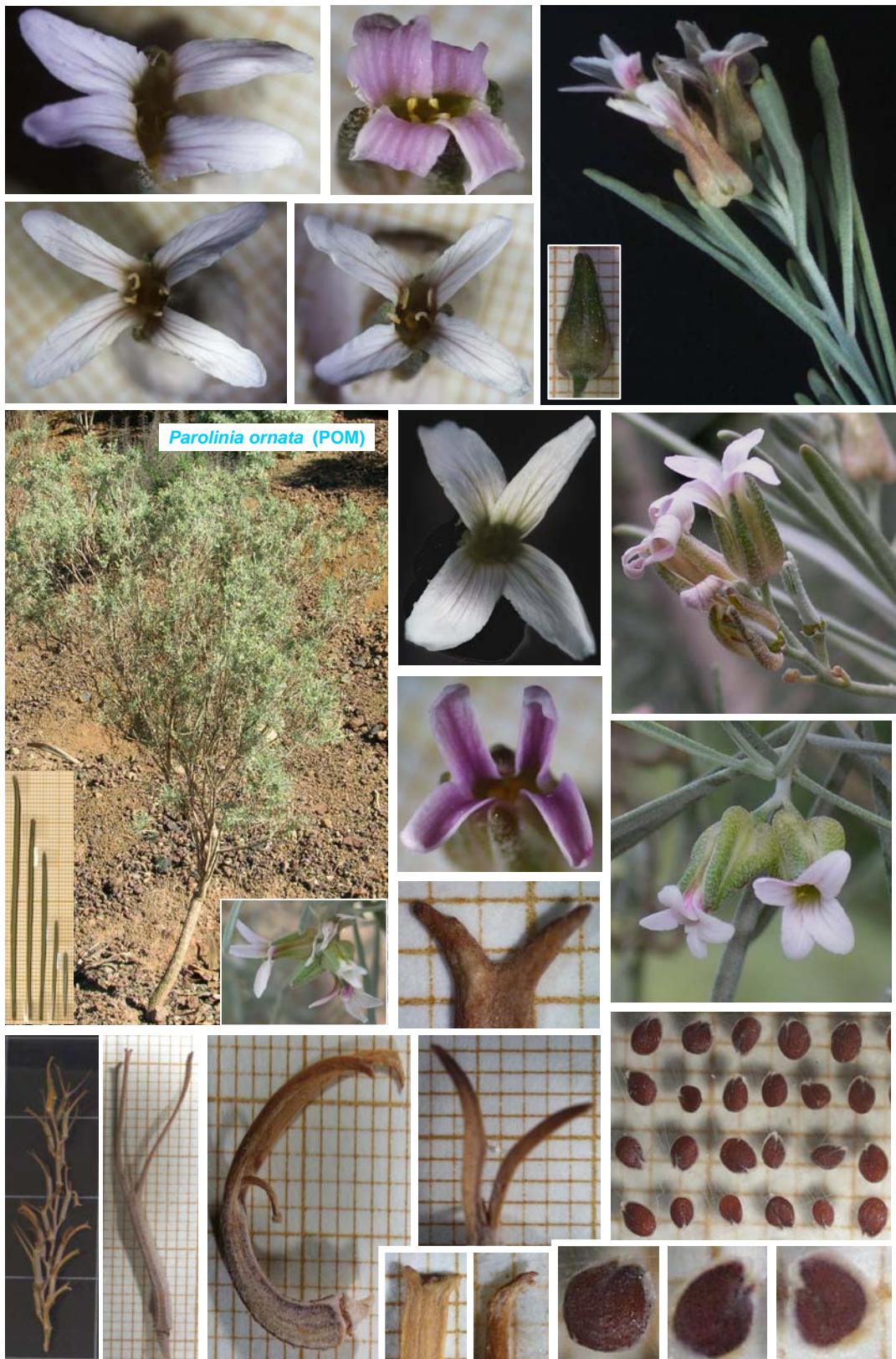
Discusión y conclusiones

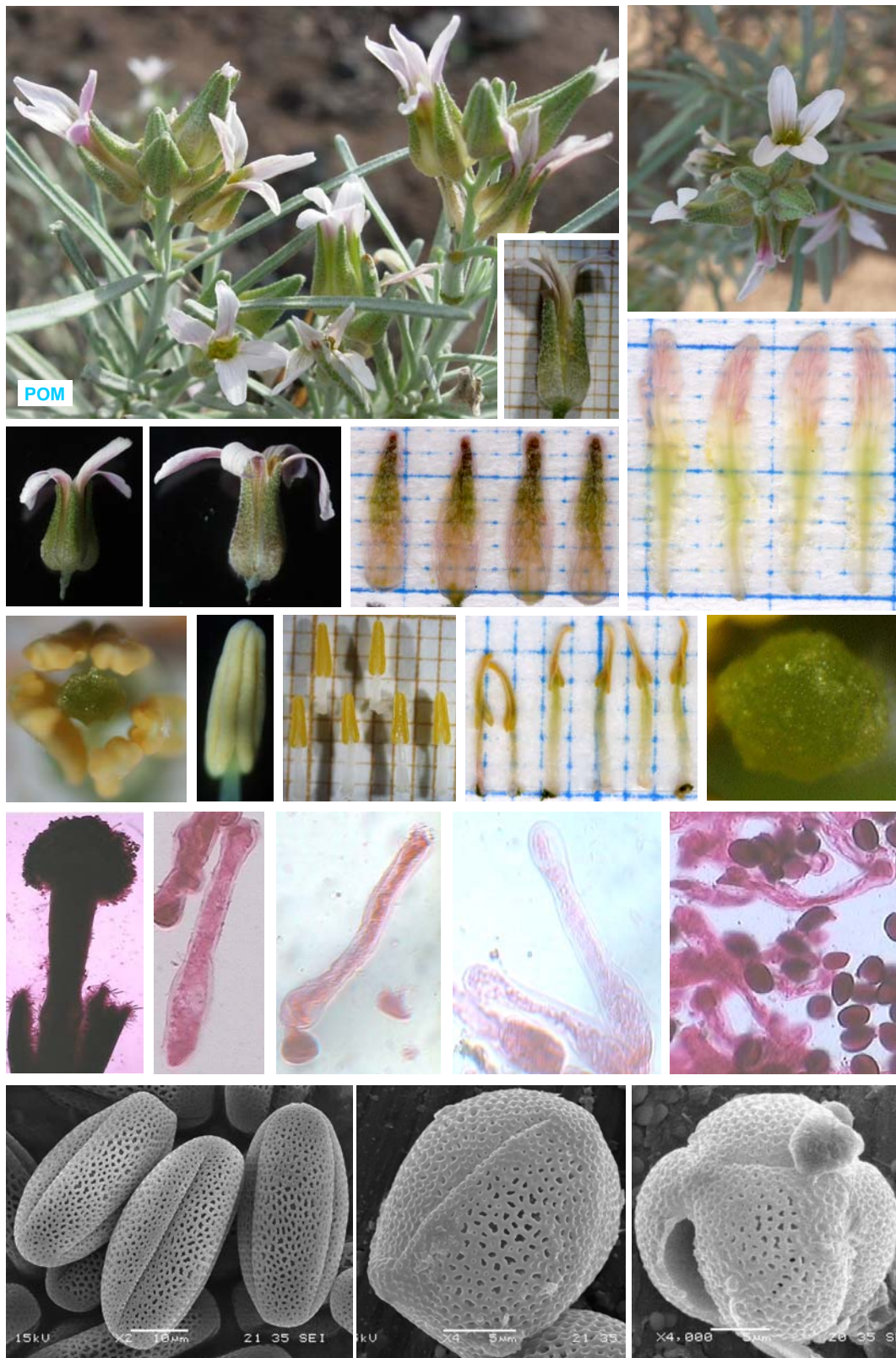




Discusión y conclusiones

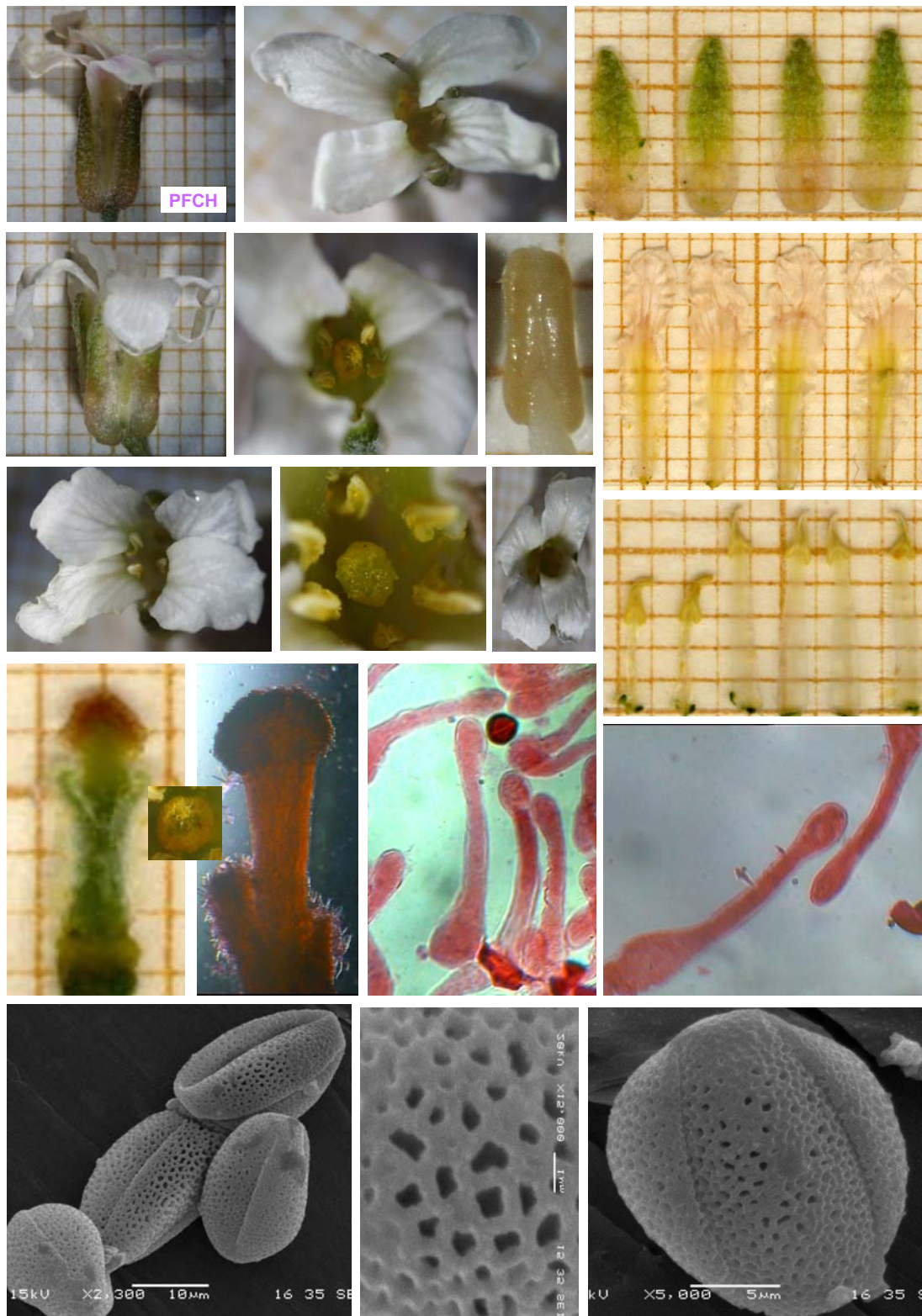








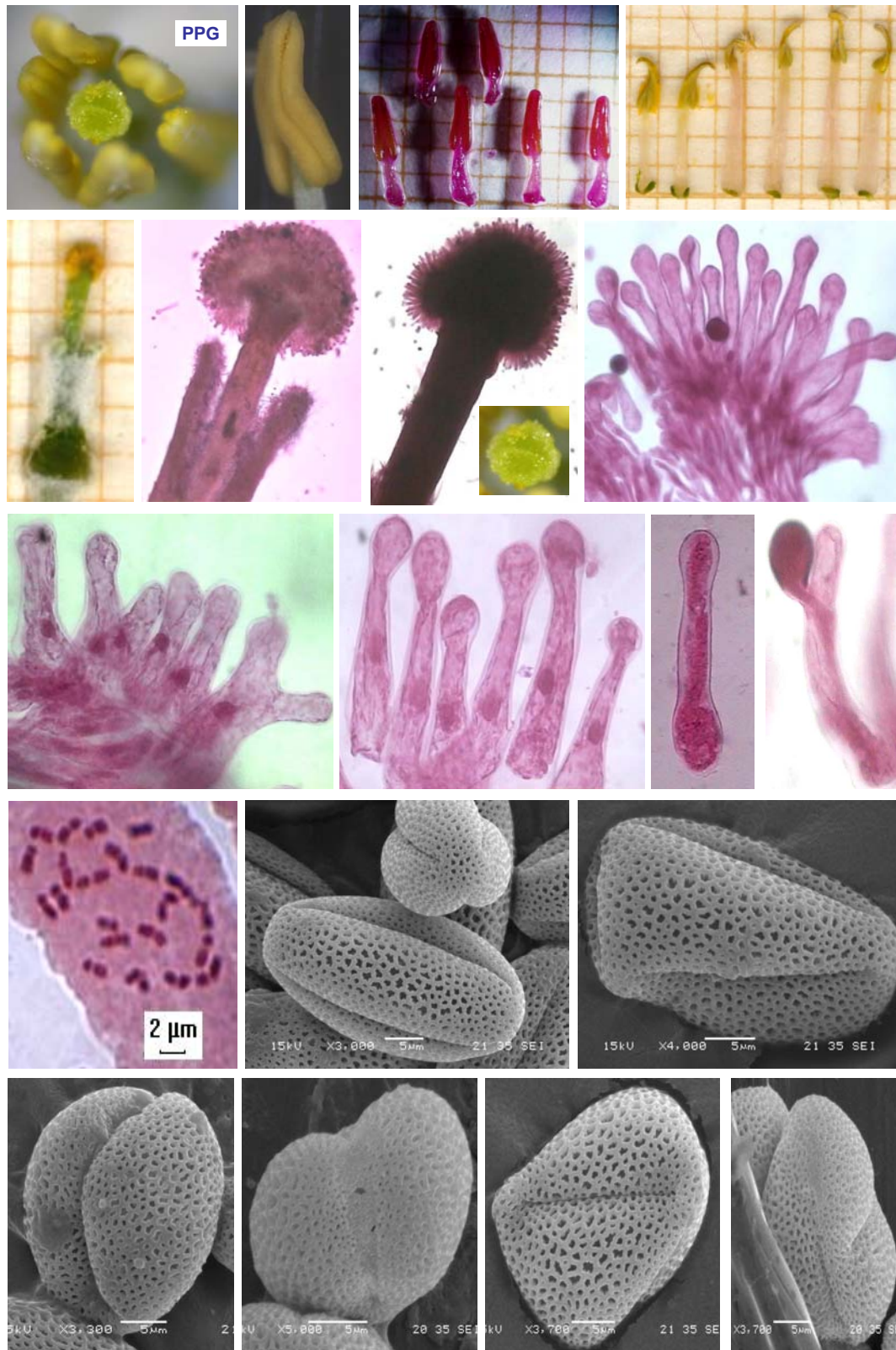
Discusión y conclusiones

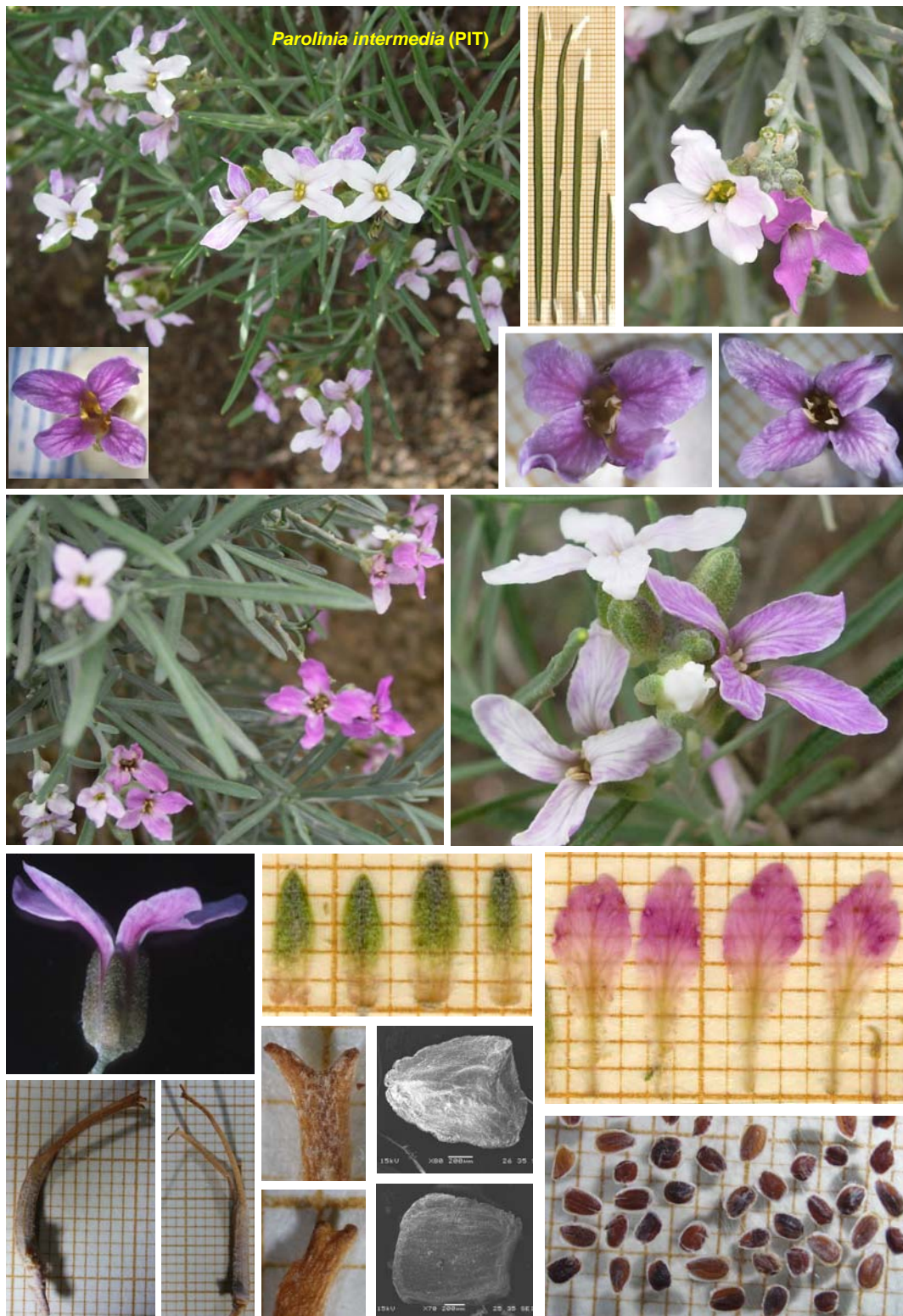






Discusión y conclusiones



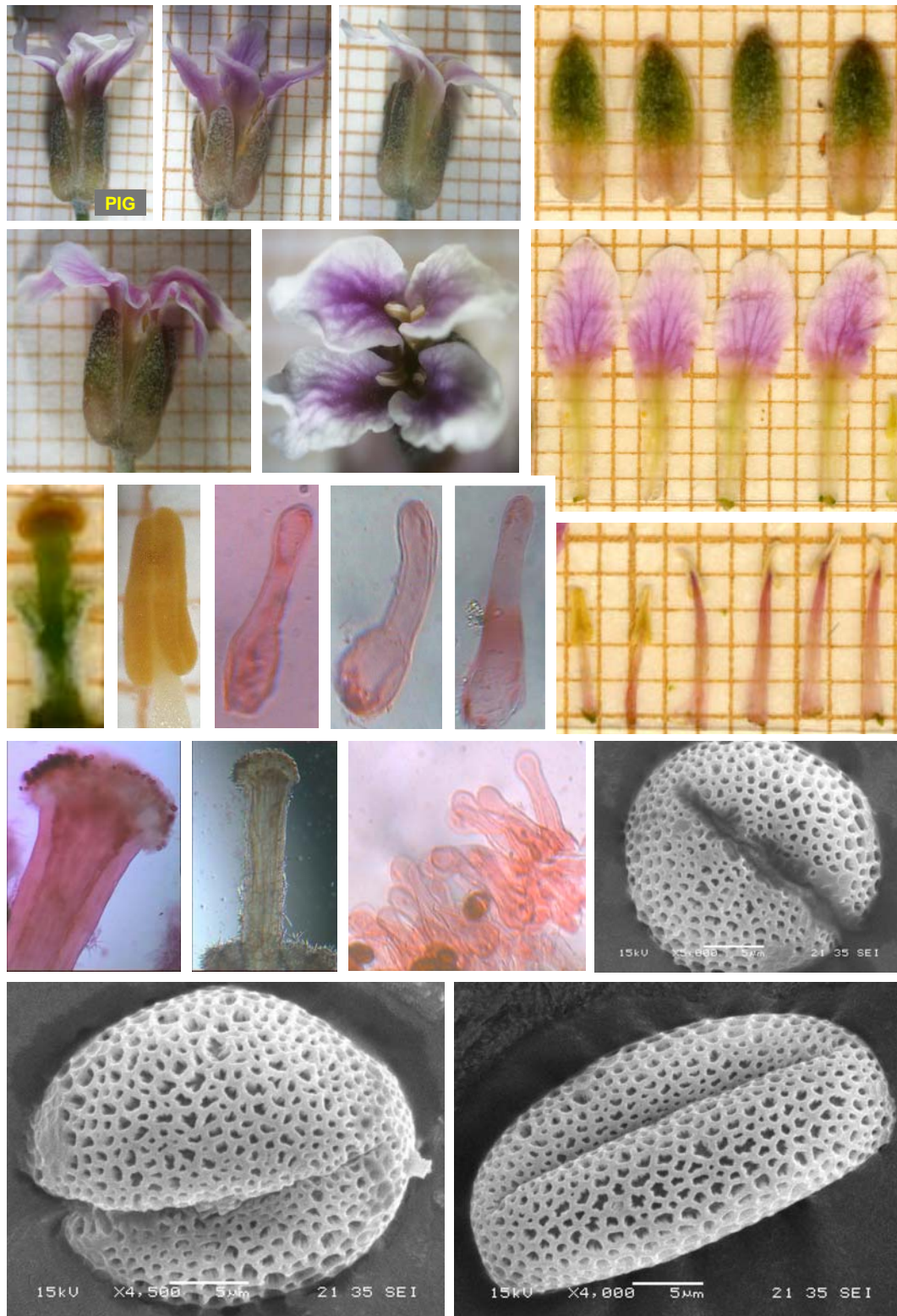


Discusión y conclusiones





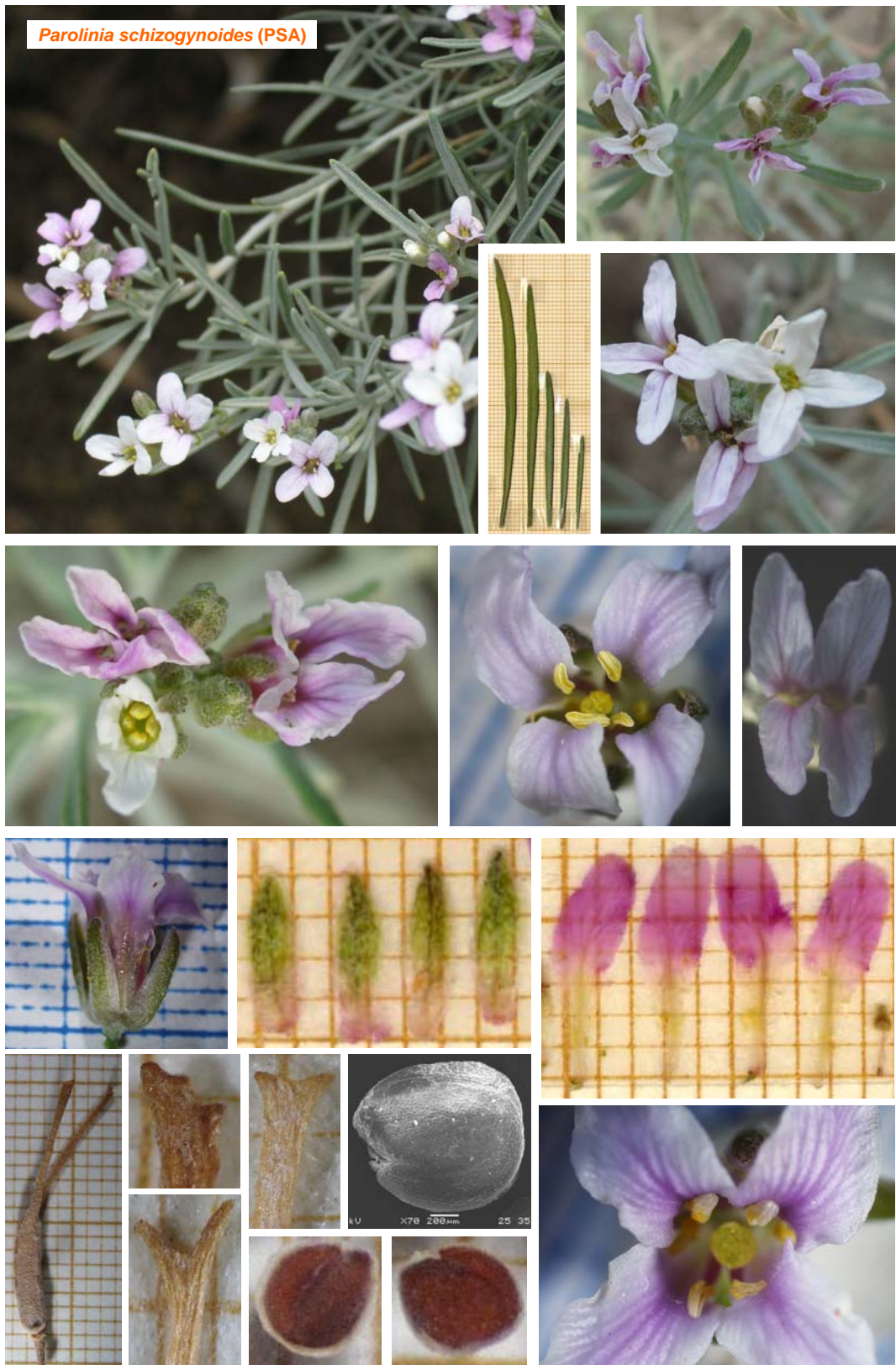
Discusión y conclusiones

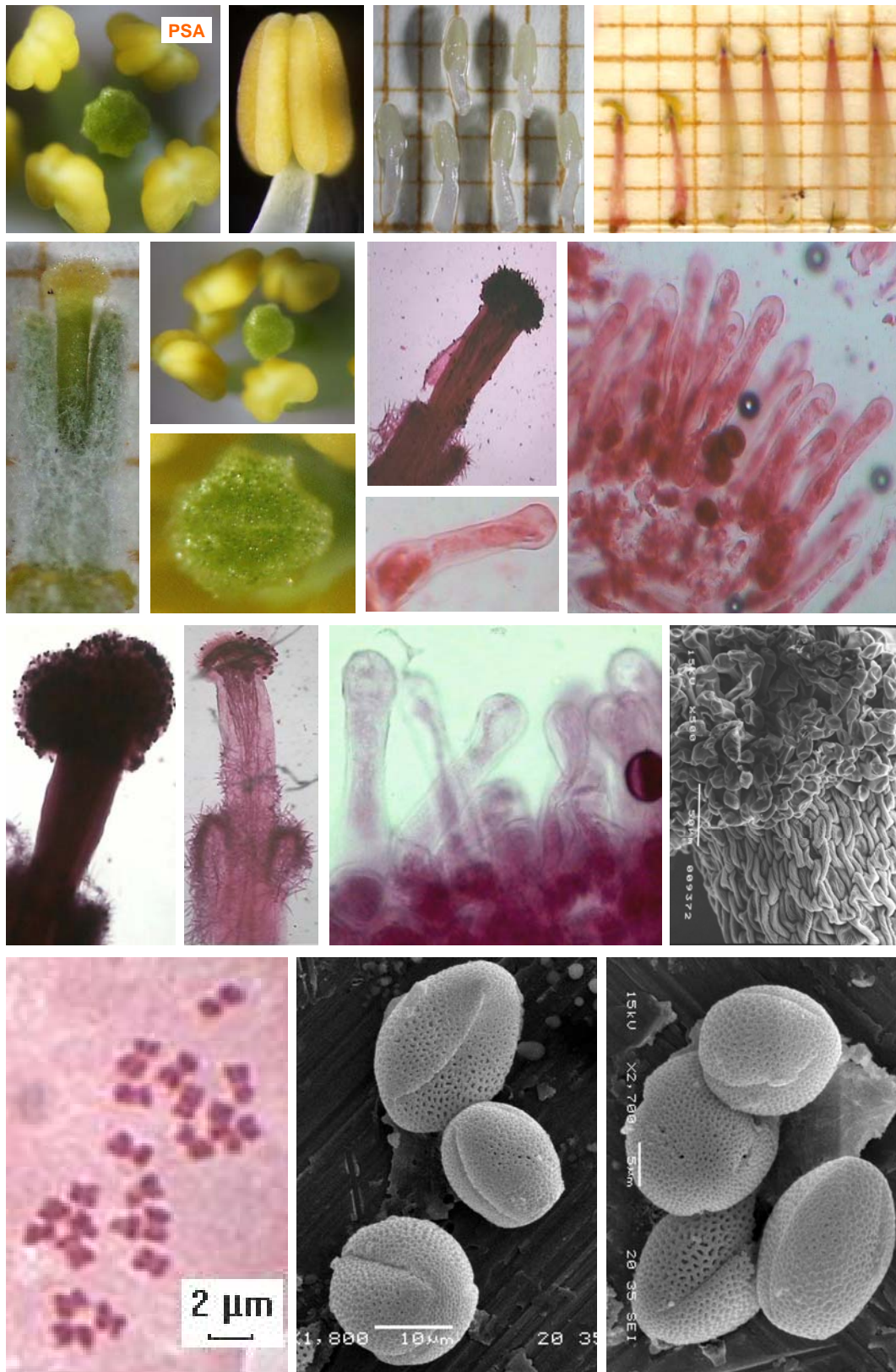




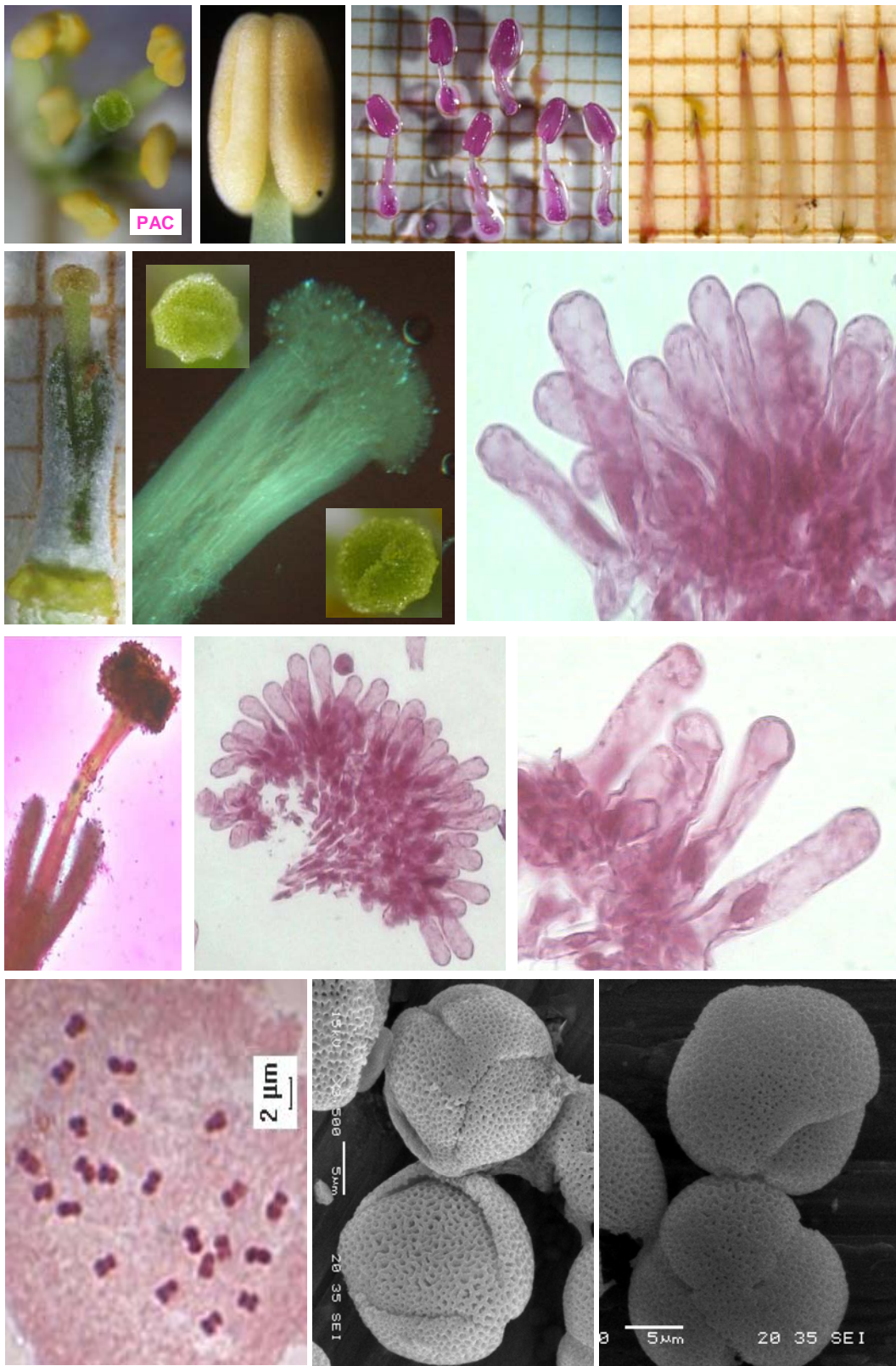






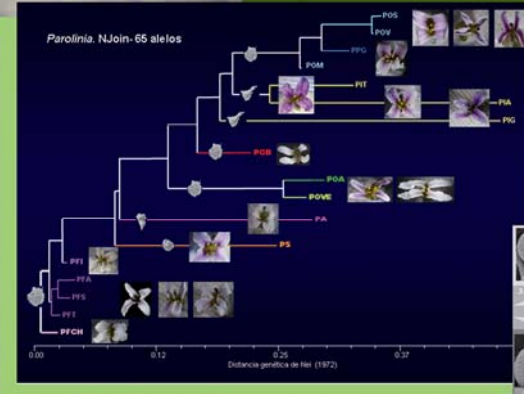
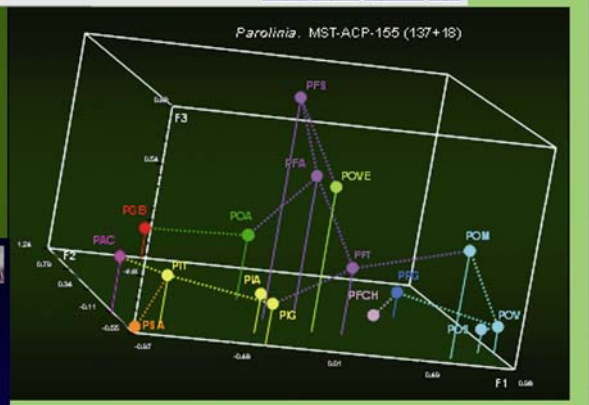
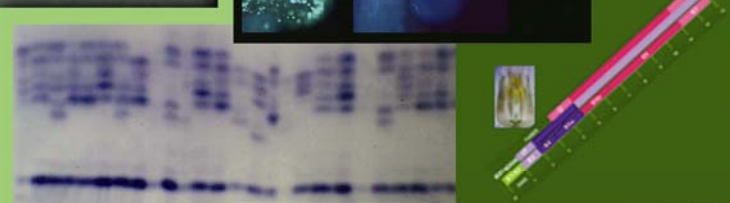
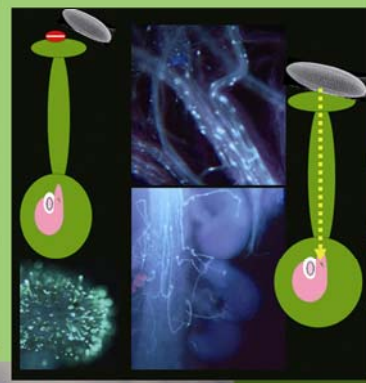
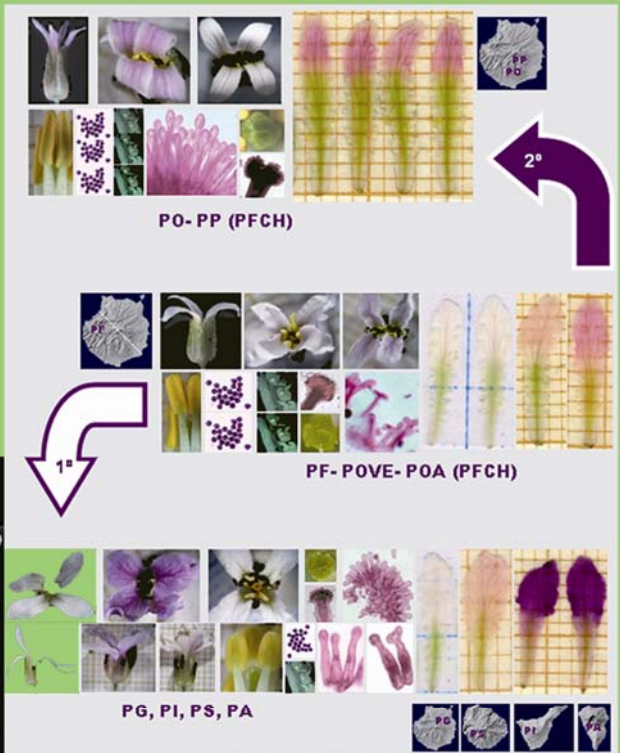






# CAPITULO V

# CONCLUSIONES





## V. CONCLUSIONES

---

### 1. FENOLOGÍA ESTACIONAL Y FLORAL

En *Parolinia* la homogeneidad estacional en todas las especies del género acerca del tiempo, duración y frecuencia de los periodos de *floración* y *fructificación*, parecen predecir que el *ciclo vital*, además de estar determinado filogenéticamente, está directamente influenciado por factores climáticos como la pluviometría, donde el régimen irregular de precipitaciones en las islas actúa como detonante estacional de la floración, influyendo más la temperatura en la longevidad o desarrollo de la flor.

#### Fenología estacional o ciclo vital

En el *ciclo vital* de *Parolinia*, se han observado *dos picos de floración* anuales (otoño y primavera) íntimamente ligados al régimen de lluvias, aunque la segunda floración no suele presentar la misma intensidad que la primera. Los periodos de fructificación precedidos por los de floración, suelen quedar inmersos en las dos paradas vegetativas anuales, con *yemas latentes*, frutos verdes y maduros, principalmente en el periodo estival, donde tiene lugar preferentemente, la maduración y dispersión de las semillas. El *crecimiento vegetativo* se produce casi simultáneamente con el *periodo reproductivo* de manera que los individuos pueden presentar primordios *foliares* que coexisten con *yemas activas*, *flores*, *frutos verdes* y *maduros*. Las *yemas latentes* inactivas, que activan su desarrollo con las primeras lluvias del otoño, se interpretan como un mecanismo de floración inmediato y explosivo, en el que las plantas acortan ostensiblemente el desarrollo de flores.

Ante el actual contexto de *cambio climático*, se hacen necesarios estudios fenológicos para valorar la influencia de las *variables ambientales* en las distintas fases del *ciclo vital* de las especies canarias, principalmente los periodos de floración, considerados los estadios más lábiles y críticos del *ciclo vital*. La valoración de la sensibilidad ante la temperatura, pluviometría con referencias a *épocas pasadas* y de otros factores bióticos isleños, permitiría predecir y posiblemente, evitar, algunas de las consecuencias nefastas que agravarían el riesgo de extinción.

#### Fenología floral o desarrollo de la flor y fructificación

En *Parolinia* la longevidad de la flor o duración del *ciclo floral*, parece estar fijada genéticamente aunque influida por la temperatura, con tendencia a alargarse en los periodos más fríos y húmedos, y acortarse en los meses estivales más cálidos y secos, pudiendo oscilar entre unos 7 y 10 días, según poblaciones.

- En el **desarrollo de la flor** de *Parolinia* se han establecido ocho *estadios fenológicos*, aunque los patrones pueden cambiar ligeramente según las especies: **E1:** *botón cerrado*, **E2:** *botón abierto*, **E3:** *flor joven inmadura con los pétalos no expandidos*, **E4:** *flor con los pétalos expandidos* y comienzo de la *dehiscencia de anteras* o fase *masculina con androceo expuesto*. **E5:** *flor masculina* con dehiscencia generalizada y *exposición del androceo y gineceo cubiertos de polen*. **E6:** *flor femenina por excelencia* con estigmas receptivos en todas las poblaciones y *cambio de color* del androceo y gineceo. **E7:** *Flor femenina con gineceo más expuesto e inicio de marchitez*. **E8:** *flor marchita con pérdida de verticilos* (según el viento) conservando exclusivamente el gineceo que se convertirá en fruto.

Como en otros grupos vegetales, las distintas manifestaciones de la *flor* de *Parolinia*, a lo largo de su desarrollo, pueden ser interpretados como síndromes de *polinización* en los que la selección ha actuado favoreciendo el *reclamo* a los insectos (disponibilidad del polen) con el fin de asegurar la fecundación:

- *Parolinia* refuerza la idea que la *exposición secundaria* de polen en el *estigma* como órgano suministrador, es un síndrome de polinización relacionado con taxones alógamos donde se evitan las *interferencias* androceo-gineceo por ***dicogamia*** (protandria) y se impide la auto-fecundación por mecanismos de auto-incompatibilidad. En este sentido la *dicogamia* por *protandria* en *Parolinia* refuerza las hipótesis que señalan a la *dicogamia* como mecanismo destinado a evitar las *interferencias* androceo-gineceo más que a evitar la auto-fecundación. Asimismo, la *dicogamia incompleta* de *Parolinia* (*protandria*) refuerza las últimas hipótesis donde las flores para evitar la *interferencia* polen-estigma: retrasan primero el gineceo y luego apartan el androceo: en un primer momento cuando se expone el polen en las anteras, el estigma todavía no es receptivo y también está cubierto de polen. Cuando se vuelve receptivo, las anteras, a medida que se vacían, se mueven alejándose del estigma para no obstaculizar el acceso de los polinizadores, a modo de *hercogamia* tardía.

Estos cambios y movimientos observados en las anteras (*androceo*) de *Parolinia* después de liberar el polen, se interpretan también como una forma de evitar *interferencias* con el gineceo favoreciendo un mejor acceso de los polinizadores al estigma receptivo. Se observan cuatro tipos de movimientos según la disposición y forma de las *tecas vacías*. Estos movimientos pueden o no ser simultáneos, consecutivos, y/o variar según taxones: i) *Recurvamiento* de los ápices que puede afectar a toda la antera. ii) *Giro horizontal* de la antera respecto a su filamento estaminal, que puede ser *incompleto* (*en L*) cuando solo la porción apical de las teclas gira horizontalmente, y *completo* (*en T*) cuando el giro afecta a toda la antera. iii) *Enrollamiento helicoidal* a lo largo del eje de la antera. iv) Separación progresiva de la porción libre (basal) de las teclas ya vacías a modo de *T invertida*.

- Las flores de *Parolinia* se encuentran agrupadas en una pequeña ***inflorescencia*** o *racimo* con desarrollo acrópeta (desde la base al ápice), donde pueden coexistir desde flores marchitas en la base, a flores maduras femeninas (más coloreadas) y flores jóvenes masculinas (más blancas) junto con botones y yemas en el ápice. En estas *inflorescencias* con *dicogamia interfloral asincrónica* no se evita la posible auto-fecundación entre sus flores (geitonogamia) toda vez que hay indicios de auto-polinización en algunas de sus poblaciones. En los picos de floración, las flores de las inflorescencias en fase femenina (generalmente más coloreadas), superan a las flores en fase masculina (generalmente blancas), lo cual puede constituir un síndrome de polinización que varía ligeramente según taxones, que favoreciendo la recepción de polen en el estigma, asegura el proceso de fecundación y formación de semillas.

- A nivel *individuo* la producción de inflorescencias tiene lugar por grupos, que se producen de forma sucesiva durante el mismo periodo de floración. La *dicogamia interfloral* en *Parolinia* ocurre de forma *hemisincrónica*, solapándose en parte las *fases masculina* y *femenina* de las flores e inflorescencias, permitiendo también la auto-polinización de la que hay indicios en algunos taxones. En contra de la idea tradicional *floricentrista* de la polinización (individualista), los apareamientos de individuos en *Parolinia* dependen de la exposición simultánea de flores en un individuo, que se puede considerar como posible unidad de polinización (*antio*).

- En todas especies de *Parolinia*, una vez transcurrida la *fecundación*, las ***silicuas*** con las *semillas* tardan en madurar unos 6 meses, pudiendo persistir en la planta hasta la *parada estival*, donde tiene lugar generalmente una diáspora explosiva (común en la familia)



con dispersión de semillas normalmente *anemócora* sin que se descarte una posible mirmecoría.

La superposición de los periodos de fructificación y floración implica que la planta tiene que compartir sus recursos entre la producción de flores y semillas. Esto implicaría y justificaría a su vez, que las especies de *Parolinia* pueden estar afectadas por periodos de *pérdida de vigor* en alguna de las fases del *ciclo vital* de sus individuos.

## 2. SISTEMAS DE CRUZAMIENTO Y EFICACIA REPRODUCTIVA

Según la estimación de los recursos florales de *ratio* Polen/Óvulo, todas las poblaciones de *Parolinia* se muestran *xenógamas obligadas* con diferentes niveles según la clasificación de CRUDEN (1977).

La interrupción de *tubos polínicos* en el estigma de *Parolinia* junto con la ausencia de *tubos polínicos* en el gineceo, confirma la naturaleza *esporofítica* del *Sistema de Auto-incompatibilidad Homomórfico*, típico de la familia Brassicaceae. La presencia de calosa en las papilas estigmáticas producto de la reacción de rechazo del polen no compatible, es propia del *Sistema de Auto-incompatibilidad Esporofítico Homomórfico* (SSI).

En este género presumiblemente diploide con  $x=11$ , no se ha observado ningún síndrome de *agamospemia*, ni presencia de propagación clonal (apomixia).

### Atributos y recursos florales, tasas de alogamia y niveles de auto-incompatibilidad

Las fuertes correlaciones entre los distintos *atributos florales*, *índices ISI de auto-incompatibilidad* y *tasas de autogamia*, señalan que las *flores* más cerradas de anteras *grandes* con más pólenes, estigmas más anchos y pétalos más largos, son propias de los taxones *más compatibles* con alguna posibilidad de *autogamia* (PO y PP), de manera que, son las *flores* abiertas de anteras cortas *con menos pólenes* y estigmas *más estrechos* las que se manifiestan más asociadas a la *auto-incompatibilidad* y *alogamia* (PG, PI, PS y PA).

Como excepción hay que poner de manifiesto que *P.platypetala*, a pesar de sus flores cerradas, grandes anteras, cálices y óvulos más cercanos a *P.ornata*, baja el *número de pólenes* y en este aspecto, se sitúa junto al otro grupo de especies con menor *ratio P/O*, flores más abiertas y atributos florales más pequeños.

- Las **discrepancias** entre las tasas de *alogamia* según *ratios P/O* y *sistemas de auto-incompatibilidad* observadas según los *cruces experimentales* en *Parolinia*, se podrían fundamentar en la distinta *tasa de mutación* entre los caracteres de los recursos y atributos florales y el *polimorfismo* del *locus S* o variabilidad de alelos en la población, donde además pueden intervenir factores de *carácter ambiental* con alteraciones de la **talla poblacional** que también involucran a los alelos *S*. Otra explicación de la fuerte correlación en *Parolinia* del *número de granos* por flor y longitud de las *anteras* y ancho del estigma, que refleja una mayor producción de polen en las especies con anteras más grandes, podría estar dirigida hacia un incremento del reclamo floral a **polinizadores**, que justificaría el excedente de polen sin tener que aumentar forzosamente la tasa de *xenogamia*.

- Los distintos niveles de *auto-incompatibilidad* observados en *Parolinia* están en consonancia con la posibilidad y frecuencia de *cruzamientos mixtos*, que según la mayoría de los autores, justifican los distintos niveles de *auto-incompatibilidad* dentro de un mismo género, asociado unas veces al polimorfismo del *locus S* (cuello de botella) o a fenómenos de

*dominancia* y *codominancia* entre los alelos de la población según procedan del polen o del estigma, como se ha revelado en otras Brassicaceae, sin omitir la posibilidad de *mutación*.

- Asimismo los distintos niveles de *auto-incompatibilidad* de *Parolinia* como grupo de especies *fundamentalmente xenógamas* que permiten en principio alguna posibilidad de *autogamia* y por tanto **apareamientos mixtos** están en consonancia con la idea que muy pocas especies se pueden calificar de completamente *autógamas* o *xenógamas*, considerando la incidencia de *autogamia* como una estrategia o mecanismo, que garantiza la progenie. Estas especies y poblaciones *alógamas* (donde se incluye *Parolinia*) favorecen la *auto-fecundación*, cuando factores ecológicos o ambientales reducen o ponen en peligro los *apareamientos* entre individuos, situaciones habituales después de un evento colonizador o catástrofe ambiental con poblaciones pequeñas, aisladas y fragmentadas frecuentes en las floras isleñas.

*Parolinia* como otros géneros de Canarias (*Argyranthemum*, *Sonchus* y *Tolpis*) podría constituir pues, un ejemplo que confirmaría la generalización de los *cruces mixtos* y una de las excepciones a la ley de Baker (*leaky self-incompatibility* o *pseudo-auto-compatibilidad*) donde la llegada a las islas de un taxon auto-incompatible puede permitir circunstancialmente la auto-polinización o *autogamia* (*pseudo-auto-compatible*) y diversificar después de su llegada.

Se refuerza además la idea que los distintos niveles de *pérdida de vigor* en las poblaciones naturales, son los responsables de la alternancia o evolución de los sistemas de cruzamiento (*auto-xenogamia*), permitiendo los *cruzamientos mixtos* e indicando que *Parolinia*, *fundamentalmente xenógama*, puede poseer la capacidad de desarrollar situaciones con ligera incidencia de *autogamia*.

### **Sistemas de cruzamiento, eficacia reproductiva y pérdida de vigor en las poblaciones naturales**

Los datos de *eficacia reproductiva* y los niveles de *pérdida de vigor* en las poblaciones de *Parolinia*, evidencian que, a mayor *pérdida de vigor* mayor índice de *alogamia*, menor porcentaje de frutos y silicuas con valvas más pequeñas. Asimismo se podría decir que las cicatrices en las infrutescencias de *Parolinia* están más relacionadas con la falta de vigor y no constituyen una evidencia indirecta de auto-incompatibilidad.

Se pone de manifiesto que las poblaciones más compatibles en *Parolinia* producen normalmente más cantidad de *semillas*, y que la abundancia de *silicuas* con valvas pequeñas (en poblaciones donde coexisten con las grandes), podría ser una manifestación de *pérdida de vigor*. Asimismo en *Parolinia* el porcentaje máximo de producción de **semillas** por *silicua* depende mucho más del *número de óvulos* por flor (valva) que de las longitudes de las *valvas*, siendo siempre superior en las mayores.

Todas las poblaciones naturales de *Parolinia* presentan niveles de **pérdida de vigor** en fases **tempranas** del ciclo vital o *progenie* (germinación de semillas y establecimiento de plántulas) que además se encuentran en los rangos establecidos ( $\delta \geq 0.53$ ) por varios autores para especies predominantemente *xenógamas*. *Parolinia* como especie preferentemente *alógama* y *auto-incompatible* posee *ratios* de fecundidad relativamente bajos pudiendo agravarse en las poblaciones pequeñas, con menos alelos *S*, cruces fértiles y escasa producción de semillas, aumentando así el riesgo de extinción.

No obstante los porcentajes de semillas obtenidos muestran que ninguna población de *Parolinia* se encuentra en la *zona roja de extinción* (<5%) de WIENS *et al.* (2002) lo cual no

significa que se deba excluir de las *listas rojas* y *planes de recuperación*, dada la tremenda fragmentación y fragilidad de algunas de sus poblaciones (de gran incidencia antrópica por el turismo).

### 3. DIVERSIDAD GENÉTICA, SISTEMAS DE CRUZAMIENTO Y ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES NATURALES

La presencia generalizada de *duplicaciones genéticas* en Brassicaceae tanto en taxones diploides como poliploides, sugiere que los patrones complejos de *bandas múltiples* en *Parolinia* (donde no se descarta un origen aloploiploide muy antiguo) se puedan considerar como evidencias indirectas de *duplicaciones genéticas* apoyadas por: (i) detección de más *loci* de los esperados (MDH y PGM), (ii) aparición de más *electromorfos* (alelos) de los esperados (MDH, PGI y PGI) y (iii) presencia de *heterocigotos asimétricos* o heterocigotos con bandas de intensidad desigual (IDH, MDH, PGI y PGM). Asimismo, la presencia de *bandas fantasmas* se ha considerado también como *evidencia indirecta* de *duplicaciones* asociadas a posibles *silenciaciones*.

En *Parolinia*, grupo de especies *fundamentalmente xenógamas*, los parámetros básicos de *variabilidad genética* indican niveles de diversidad genética considerablemente más altos que los niveles poblacionales proporcionados por HAMRICK & GODT (1996) para endemismos y taxones alógamos y en sintonía con FRANCISCO-ORTEGA *et al.* (2000) para taxones canarios.

En Brassicaceae los análisis de este trabajo revelan que los niveles de diversidad genética dependen en primer lugar del sistema de cruzamiento (SSI) y en segundo lugar del número de cromosomas ( $2n$  y  $x$ ). La talla poblacional, como el rango geográfico muestran poca incidencia sobre los niveles de diversidad genética en los géneros analizados (excepto coeficiente  $F$ ). Estos resultados refuerzan las hipótesis previas que señalan a la *filogenia* (historia evolutiva) responsable de los *sistemas de cruzamiento*, que en este grupo de géneros, determinados por el *sistema de auto-incompatibilidad esporofítico homomorfo (SSI)* propio de la familia, inciden directamente en la configuración de la diversidad genética, junto con el *número de cromosomas*. En *Parolinia* estos análisis ponen de manifiesto que el *sistema de auto-incompatibilidad* propio de la familia (SSI), es el principal responsable de los niveles de variabilidad genética, que dependen en segundo lugar de la *talla poblacional*, aunque, como en otros grupos taxonómicos, no siempre las poblaciones más *grandes* poseen mayor diversidad genética de acuerdo a las hipótesis previas.

Por tanto se puede concluir de acuerdo con hipótesis anteriores que el patrón de diferenciación genética observado en taxones isleños, no es una característica *isleña per se*, sino que depende de su *historia evolutiva* y *filogenia* de los taxones, que a su vez determina los *sistemas de cruzamiento y estructuración de las poblaciones naturales* pudiéndose modelar por otros factores intrínsecos (cromosomas) y/o abióticos o extrínsecos.

#### Diversidad genética y sistemas de cruzamiento

Desde el punto de vista genético, la mayoría de las poblaciones naturales (11) de *Parolinia* se califican como *fundamentalmente xenógamas* con posibilidad de *autogamia* en 6 de ellas, *contemplándose* por tanto la posibilidad de *cruzamientos mixtos* (*autogamia* y/o *alogamia*) donde los distintos modelos de apareamiento entre individuos, con indicios de

*autogamia*, se interpretan como un estado alternativo estable en algunas poblaciones que mantiene el equilibrio y la talla poblacional. A excepción de *P.glabriuscula* (PG) se puede considerar que las poblaciones de *Parolinia* presentan indicios de auto-polinización o *autogamia* que desde POM iría disminuyendo gradualmente (PIT, POA, POVE, POS, PIA, PFT, POV, PFA, PFI, PSA, PAC y PIG) hasta las poblaciones menos *autógamas* (PPG y PFS) calificándose genéticamente como más *alógamas* a PFCH y PGB con menor implicación de *autogamia*.

No obstante, según los indicios de *autogamia* detectados en algunas poblaciones, las tasas de *autogamia* obtenidas según los *cruces experimentales* (índice ISI y tasa S) y parámetros genéticos (*F*), no confluyen con la misma intensidad en las mismas poblaciones y no coinciden en las islas. Estas **discrepancias** en los resultados de las tasas de *autogamia* según la forma directa de los *cruces experimentales* y la indirecta por aloenzimas, pueden estar revelando como suele ser frecuente (RICHARDS, 1997) que además de la *talla poblacional* (que no siempre es determinante), pueden estar interviniendo relaciones de **dominancia** y **codominancia** entre los distintos **alelos S** de *incompatibilidad* (propia del SSI), según se encuentren, en el polen o en el estigma, respectivamente.

- Según los datos de *aloenzimas* en *Parolinia* no se detecta **pérdida de vigor** en los individuos **adultos** de las poblaciones, poniéndose de manifiesto además, la *congruencia* con los datos obtenidos en la *eficacia reproductiva* de las poblaciones, que además confieren una información complementaria. Esta ausencia de *pérdida de vigor* en los individuos adultos de las poblaciones, evidencia que la *pérdida de vigor* detectada en la progenie o fases tempranas del *ciclo vital* (germinación de semillas y establecimiento de plántulas) ha sido suficiente para eliminar los *alelos perjudiciales* de la población, y que además, se encuentran en los rangos establecidos para las especies predominantemente *xenógamas* ( $\delta \geq 0.53$ ).

- *Parolinia* grupo de especies y poblaciones *fundamentalmente xenógamas*, posee la capacidad de desarrollar situaciones con ligera incidencia de *autogamia*, reforzando la idea que los distintos niveles de *pérdida de vigor* en las poblaciones naturales, pudieran ser los responsables de los niveles de *autogamia*, permitiendo eliminar los alelos perjudiciales en homocigosis y alcanzar el equilibrio y mantenimiento de las poblaciones naturales de *Parolinia* mediante la alternancia de los sistemas de *cruzamiento*.

Las discrepancias entre las tasas de *autogamia* y *alogamia* obtenidas en los capítulos II (Sistemas de Cruzamiento) y III (Diversidad Genética) se pueden explicar por situaciones diferentes en los *apareamientos de individuos*, donde pueden intervenir situaciones heterogéneas de *talla poblacional* y relaciones de *dominancia genética* entre alelos S, según se encuentren en el polen o en el estigma, que puede incidir directamente sobre las tasas de *alogamia* y niveles de diversidad genética.

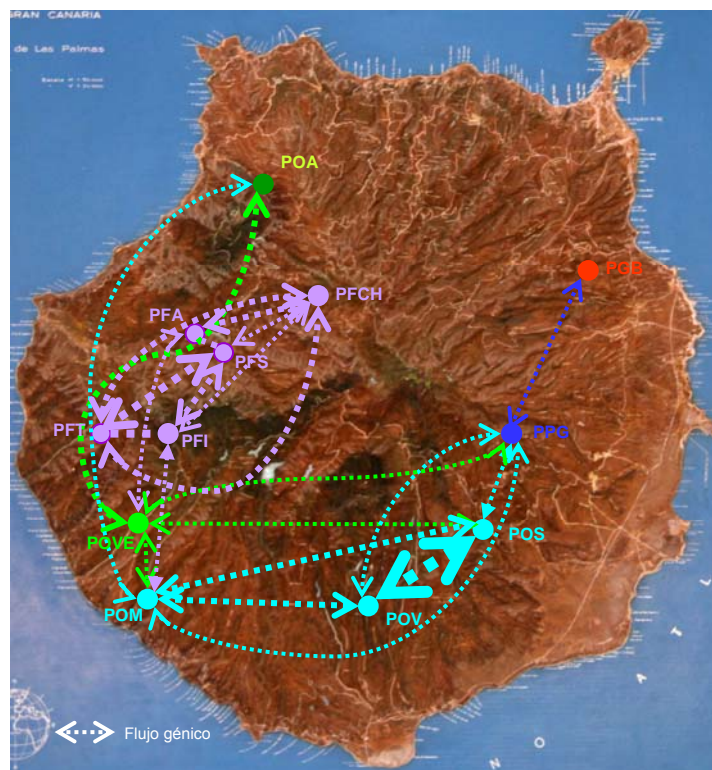
### **Diversidad y estructura genética ( $G_{ST}$ ), flujo génico ( $Nm$ ) y relaciones taxonómicas. Factores abióticos implicados en el mantenimiento y evolución de las poblaciones**

En *Parolinia*, la alta *identidad genética* y la escasa *distancia y diferenciación inter-poblacional* de las especie (*P.filifolia* y de *P.ornata*) refleja la gran cohesión entre poblaciones co-específicas (a excepción de *P. intermedia*) en sintonía con otras especies vegetales, así como la identidad entre congéneres, aunque en otras islas estas identidades suelen ser mayores (WITTER & CARR (1988) y CRAWFORD (1989).

La mayoría de las poblaciones naturales de *Parolinia* presentan alguna manifestación de *deriva genética*, aunque algunos autores consideran también que los alelos fijados

pueden ser una manifestación de la intervención de fuerzas selectivas. Como consecuencia se podría señalar que las fuerzas responsables de la mayor parte de la *variabilidad genética* detectada para determinadas poblaciones, podría posiblemente ir asociada a un *aislamiento* lo suficientemente prolongado para el establecimiento de *mutaciones* con posible intervención de la *deriva genética* por *efecto fundador* sobre *alelos raros*, sin descartar una posible intervención de las *fuerzas selectivas*.

La aparición de *alelos exclusivos* pues en poblaciones teóricamente más recientes (Caldera de Bandama, Teno bajo en Tenerife y El Charco Verde en La Palma) se considera más asociada a *variantes alélicas raras* de frecuencia baja, favorecidas por la *deriva* (fragmentación) que a un aislamiento prolongado producto de las *mutaciones*, que no se descarta, si se contempla la posibilidad de *flujo génico histórico* “mantenido” a través de los tiempos en algunas poblaciones de *Parolinia*.



1º. El aislamiento entre los dos grandes complejos de Gran Canaria (**PF** y **PO-PP**) que se relacionan en las gráficas a través de PG (PFI-PG-PP).

2º. Integración genética de **PFCH** en PF con la que intercambia *flujo génico* además de compartir todos sus alelos y estar reforzada por la *filogenia molecular*.

3º. Se pone de manifiesto la importancia de **PF** de Gran Canaria como complejo crucial más cerca del ancestro del género, en la conexión de poblaciones, taxones e islas: (i) con Gran Canaria (PFI-PG-PP-POS) que a su vez conecta lejanamente con Tenerife (PG con PIA y PIG), y con las otras islas como la Palma (**PA-PFI**) y La Gomera (**PFCH-PS**).

4º. Disgregación de **PI** (Tenerife) con Teno más relacionado a PO (PIT-POM) y con PIA y PIG, lejanamente conectadas con PG de Gran Canaria.

5º. **POA** y **POVE** poblaciones muy separadas geográficamente del NO y SO de Gran Canaria (Agaete y Veneguera) se manifiestan genéticamente relacionadas, intercambiando *flujo génico* y funcionando como un complejo más o menos independiente. POVE se

relaciona con Mogán (POM) cercana geográficamente, con flujo génico (en principio actual) y también intercambia *flujo génico* con PFA (La Aldea) población geográficamente distante más cercana a POA. Por tanto ambas poblaciones (POVE-POA) además de estar genéticamente relacionadas, se encuentran morfológicamente integradas en el complejo poblacional de PF.

6º. El intercambio notable de *flujo génico* entre POA y POVE y por otro lado entre PFT y PFS (Tasartico y Siberio) separadas geográficamente en el mismo sector de la isla, las sitúa entre los posibles ejemplos de *flujo génico histórico* “mantenido” a través de los tiempos, destacando que además se trata de un conjunto de poblaciones fundamentalmente ubicadas en las zona geológicamente más antiguas de Gran Canaria y teóricamente menos sujetas a episodios volcánicos posteriores, que permitieron una cierta estabilidad ambiental y por tanto, intercambio de *migrantes*. Este hecho justifica la manifestación actual de *flujo génico* entre POVE-POA y PFS-PFT.

El análisis de 12 *loci* con la exclusión del *locus Acp-2*, reforzaría la existencia de *flujo génico histórico* toda vez que justificaría la conexión entre el complejo PF y PO por medio de Mogán e Inagua (POM-PFI) que a su vez vincula a Tasartico (PFT) con Siberio (PFS).

La presencia de *flujo génico Nm* entre algunas poblaciones de *Parolinia* que sugieren *intercambio de migrantes* (polen/semillas), se sustenta biológicamente por el gran poder de dispersión de las semillas aladas a pesar de los barrancos, cuya orografía no ha constituido al parecer un aislamiento insalvable.

#### 4. DIVERSIDAD MORFOLÓGICO-REPRODUCTIVA. MICRO-MARCADORES DE BIODIVERSIDAD

El análisis de la diversidad morfológico-reproductiva refuerza estadísticamente las correlaciones entre determinados caracteres o atributos florales y el ratio P/O (tasas de xenogamia) o evaluación indirecta de los *sistemas de cruzamiento*, ya comentadas, que se pueden interpretar como dos *tendencias evolutivas* en la flor de *Parolinia*, caracterizadas por la fuertes correlaciones (positivas y negativas) entre grupos de *caracteres asociados* (*anteras, número de granos de polen, sépalos, limbos, número de óvulos, estigma, ovario y longitud total de pétalos*) que han puesto de manifiesto una posible *co-evolución de los caracteres florales* siguiendo direcciones opuestas.

La fuerte correlación de los recursos del *androceo* y *gineceo* con el resto de atributos y biometrías florales en *Parolinia*, puede estar evidenciando un posible *modelo de diversificación* en las islas, indicando que la co-evolución de los caracteres florales que sigue direcciones opuestas, relaciona por un lado: **1º)** a los taxones con recursos y atributos florales más pequeños con cálices cortos y flores más abiertas (*P.glabriuscula, P.intermedia, P.schizogynoides, P.aridanae* en las islas de Gran Canaria, Tenerife, La Gomera y La Palma), por otro lado **2º)** a los taxones de atributos florales mayores con cálices más largos y flores más cerradas (*P.ornata* y *P.platypetala* concentradas en la isla de Gran Canaria) y **3º)** señala como poblaciones con situaciones intermedias al complejo de *P.filifolia* incluyendo a POVE y POA, que se encuentran también en Gran Canaria.

Estas fuertes *correlaciones* de la *biodiversidad morfológica*, además de permitir la identificación de las variables especialmente correlacionadas como posibles *complejos genéticos co-adaptados* (poligenes), refuerzan la idea de las *dos tendencias evolutivas opuestas en la flor*, que se habían vislumbrado previamente, donde además pueden estar

implicados algunos caracteres vegetativos (*hojas*), del *fruto* y de las *semillas*, aunque con menos significación y en principio sin valor filogenético:

**1º)** Las poblaciones de **flores más abiertas** (PG, PS y PA) con *limbos más largos, anchos* y más *ondulados* suelen tener los *mayores diámetros de corola y orificio floral*, con *sépalos, pétalos* y anteras más cortos, y más blancos (PG) o violetas (PI, PS) que rosas (PA), estigmas cortos y estrechos y *papilas estigmáticas* generalmente más cortas y abundantes a modo de *dedo-semidedo* (a excepción de PG). Estas poblaciones que suelen tener los *individuos más anchos* (PA, PG y POA) con *hojas más largas*, generalmente suelen producir *silicuas* con cuernos de apéndices cortos o ausentes (PG) o con menos *divisiones*. Asimismo suelen producir las *semillas* más grandes, de forma alargada-rectangular (PG y PA) con ala muy desarrollada y más *peso húmedo* o a veces semillas triangulares y cuadradas (PI).

Estas poblaciones de *flores más abiertas* (generalmente *aisladas sin flujo génico*) de pocos *pólenes* y óvulos por flor, sin embargo son generalmente *más auto-incompatibles* (ISI más bajos) y xenógamas, con *coeficiente de autogamia (F)* bajo y mayor tasa de *alogamia (t)*. Tampoco suelen presentar los niveles de diversidad genética más altos, aunque suelen poseer el mayor número de *alelos exclusivos (A<sub>ex</sub>)*.

**2º)** Las poblaciones de **flores más cerradas** (PO, PP y PFCH) con *limbos más cortos, revolutos y/o acanalados* con *cálices, pétalos* y anteras más largas, suelen tener ovarios más largos, estigmas más altos y anchos con *papilas estigmáticas* generalmente más largas. Suelen producir *silicuas* de *cuernos anchos* y divididos o con más apéndices (o *protuberancias*) y más largos (PO, PFCH y PP). Sus semillas son de las más pequeñas, preferentemente *cuadradas* y con apenas ala (PO y PP).

Estas poblaciones de *flores más cerradas*, también llevan más *pólenes* a excepción de PP (con anteras similares a PO difiere en el número de *granos* y *ratio P/O*) y gineceos con más *óvulos*, aunque se muestran ligeramente *más compatibles* y con más posibilidad de *autogamia* (PO y PFCH) alcanzando generalmente, el mayor *éxito reproductivo* (producción y germinación de semillas). También suelen presentar más *diversidad genética*, con más *genotipos multilocus* (GML) y mayor diversidad *alélica*, aunque no más *alelos exclusivos (A<sub>ex</sub>)*.

Entre ambos grupos, los **atributos** y **recursos florales intermedios** (incluyendo índices ISI de auto-incompatibilidad) generalmente poblaciones con flores de *limbos más estrechos* con *semillas* menos alargadas en **PF** (M-SI) suelen tener mayor *% de loci polimórficos (P)* y mayor *alogamia*, aunque con significación menor.

De esta manera se puede CONCLUIR que:

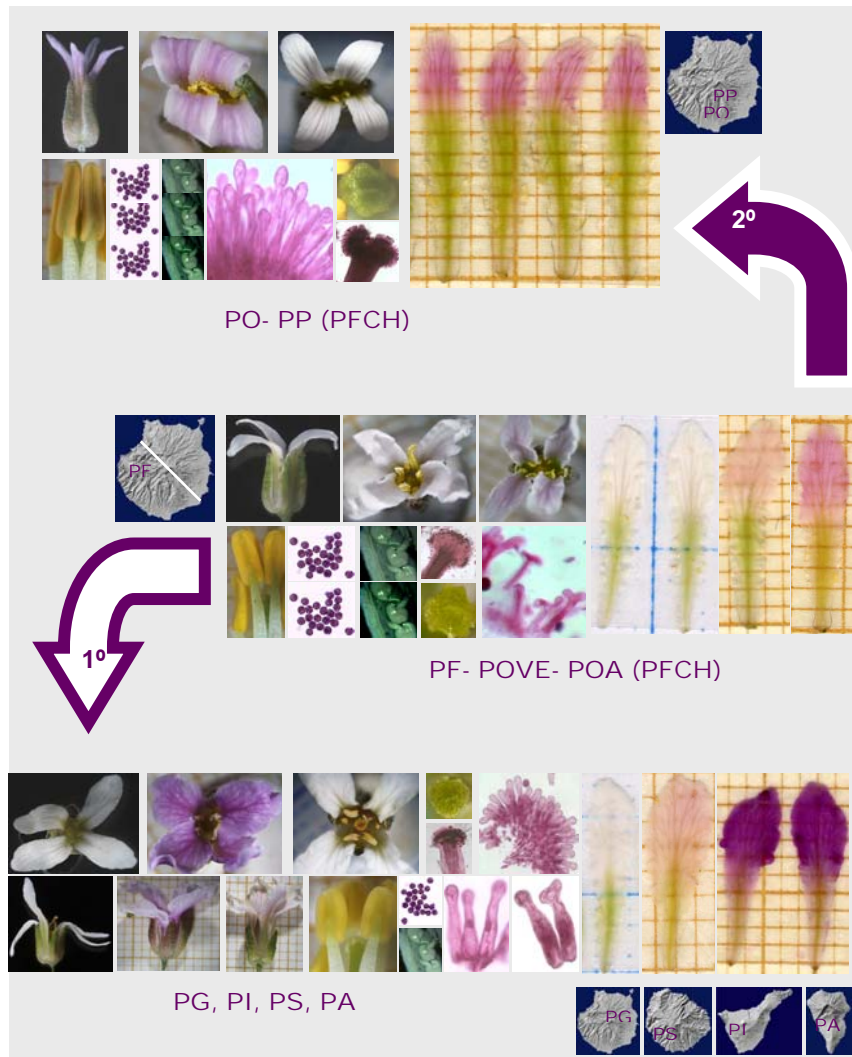
En *Parolinia* se refuerzan pues, los *atributos florales* y *recursos del androceo* y *gineceo* como *tendencias evolutivas* con posible valor *filogenético*, que supuestamente, desde *situaciones intermedias (PF)* han derivado por un lado:

**1º)** Hacia *flores más abiertas* (PG, PI, PS y PA) con *cálices más cortos* y anteras más pequeñas con menor *número de pólenes*, aunque en principio más auto-incompatibles y alógamas y más *alelos exclusivos*, y por otro lado **2º)** hacia *flores más cerradas* (PO, PP y PFCH) de grandes *cálices*, anteras grandes con mayor número de granos, aunque en principio *más compatibles*, con más posibilidades de *autogamia* y con menos *alelos exclusivos*.

En principio como características ancestrales más conservativas y posibles *plesiomorfías* se señalan: i) los *valores intermedios de los recursos* y *atributos florales* y *ratio Polen/Óvulo* y como novedades evolutivas o *sinapomorfías* más derivadas, los

## Conclusiones

*atributos florales grandes* con mayores recursos por un lado y por el otro: los *atributos florales pequeños* con menos recursos.



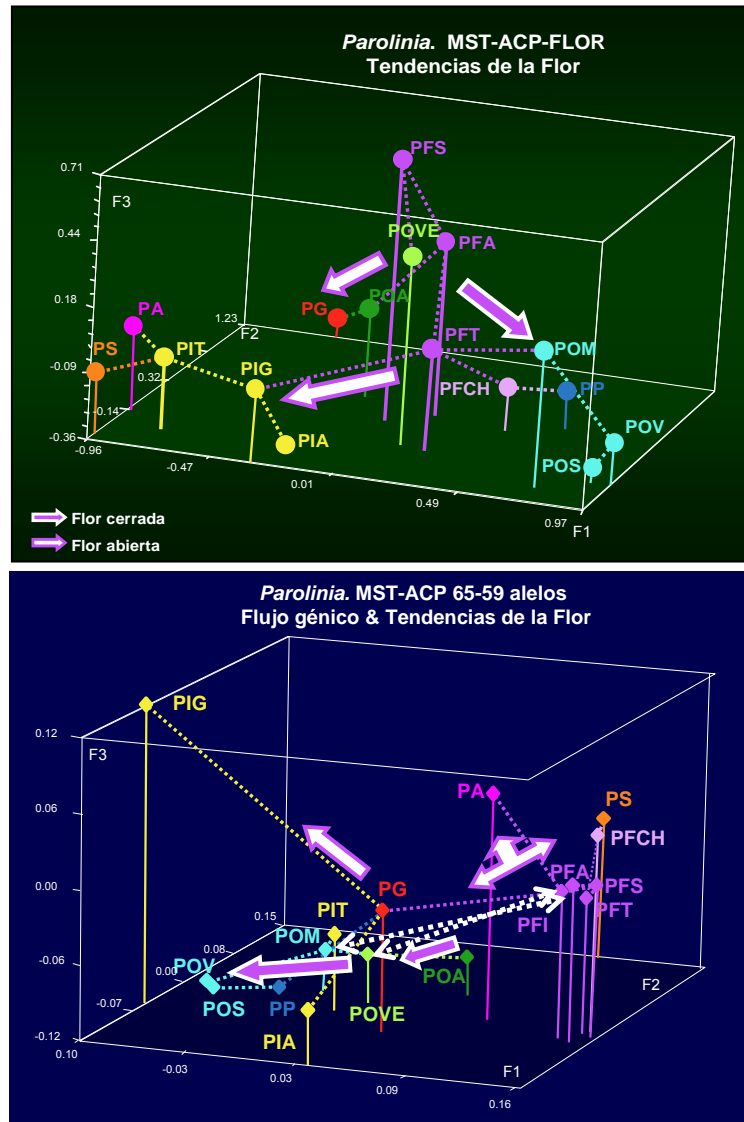
El estudio morfológico de la FLOR de *Parolinia* pues, también se encuentra en sintonía con diversos autores (ORNDUFF, 1969; ENDRESS, 1992; ANDERSON *et al*, 2002; STUESSY, 2003; AL-SHEBBAZ, BEILSTEIN & KELLOGG, 2006) para los cuales, la organización de la *flor* y sus distintos verticilos a niveles *infragenéricos*, pone en evidencia además de la estrecha conexión entre la *taxonomía vegetal* y *sistemática* el significado funcional-reproductivo de las distintas manifestaciones florales (*biología reproductiva*), que puede ayudar a entender y a poner en evidencia posibles procesos de *diversificación* y *especiación* a niveles infragenéricos.

### Caracterización de taxones y relaciones de similitud morfológica

La depuración sucesiva de caracteres no parece que resuelva mejor ni los análisis discriminantes (AD) ni los Análisis de Componentes Principales (ACP). La exclusión de los dos taxones que mejor se discriminan (PG y PA) si parece mejorar notablemente la resolución y diferenciación de las poblaciones y taxones de *Parolinia*.



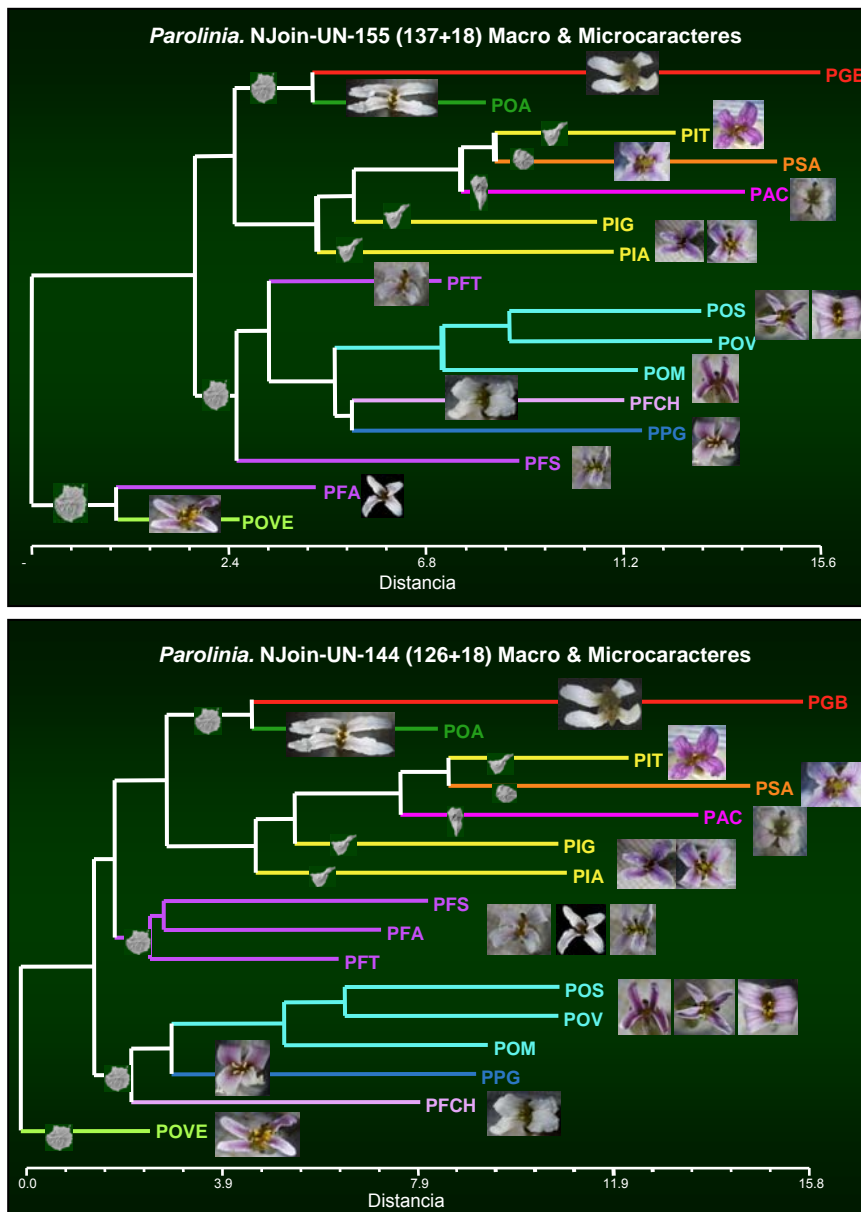
La inclusión de los *micro-caracteres* resuelve mejor la discriminación de las *poblaciones sin adscripción taxonómica* (POA, POVE y PFCH) pero no mejoran la discriminación de los *macro-caracteres* en las islas occidentales de PS y PI.



Las asociaciones taxonómicas y poblacionales de *Parolinia* expresadas por todas las técnicas de *taxonomía numérica* ponen de manifiesto una *congruencia taxonómica* casi absoluta y complementaria. Las relaciones estrechas de los fenogramas UPGMA se refuerzan por los análisis de MDS-NM también especialmente eficaces para taxones íntimamente relacionados y por los ACP que reflejan mejor las relaciones no tan estrechas.

Todos los análisis reflejan la posición aislada de **PG** respecto al resto de los taxones, donde se pone de manifiesto la independencia de las **islas occidentales** siempre con una mayor afinidad entre Teno, La Gomera y La Palma (PIT-PS, PA) que entre las otras dos poblaciones de Tenerife (PIG-PIA) más cercanas a Gran Canaria. En **Gran Canaria**, las poblaciones **PO** se manifiestan muy cohesionadas, sobre todo las más cercanas geográficamente (POS-POV) diferenciándose claramente, el conjunto poblacional de *P.ornata* (**PO**) acompañada a veces de PP-PFCH.

Por otro lado, el complejo **PF** integrado por las tres poblaciones *P. filifolia* y por las otras dos sin adscripción (POA y POVE) se asocia frecuentemente según proximidad geográfica POA-PFA-PFS y PFT-POVE. En este caso las poblaciones no están tan cohesionadas como las de PO. PFCH, la otra población sin adscripción taxonómica, está más relacionada morfológicamente a PP, aunque ambas aparentemente son más o menos independientes. De relacionarse con alguien, PFCH se relacionaría con PF además de con PP.



Como **conclusión** del estudio morfológico de *Parolinia* se podría destacar:

(i) Se diferencian claramente **tres complejos morfológicos** entre dos extremos y un intermedio. Un extremo está integrado por el complejo poblacional de **PO** en Gran Canaria (a veces acompañados por PP-PFCH), y el otro extremo, integrado por el complejo de poblaciones de las **islas occidentales** (con PIT, PS y PA separadas de PIG y PIA). El **grupo intermedio** de taxones lo integran las poblaciones del complejo **PF** con POVE y POA, a veces acompañado de PFCH-PP.

(ii) La **conexión** entre los *tres complejos* poblacionales: PO, PF e *islas occidentales* (PI, PS y PA) parece verificarse siempre a través de Tasartico (PFT): con las *islas occidentales* con PIG quién se vincula con PIT y este con La Gomera (PS) y La Palma (PA). Con *P.ornata* (PO) por POM (Mogán) que cuando va acompañado de PP-PFCH (flor) se vincula a través de POV (Los Vicentillos).

(iii) **PFCH-PP** se puede asociar con PO o PF según la flor o el fruto. PP se asocia con PO (POV) por la flor (*sépalos, limbos revolutos, anteras, papilas estigmáticas*) y PFCH por los *pólenes por flor y ratio Polen/Óvulo*. Se pueden asociar a PF a través de PFT-PFCH por el fruto (*valvas, cuernos y protuberancias*).

(iv) En las relaciones dentro del complejo **PF**: PFT (Tasartico) a pesar de la distancia aparece siempre relacionado con PFA (La Aldea) que está vinculada con PFS (Siberio) y con **POA** (Agaete) que contacta lejanamente con PG (Caldera de Bandama). Al mismo tiempo PFS (Siberio) aparece siempre vinculado con **POVE** (Veneguera) también geográficamente alejadas.

(v) Todos los análisis, reflejan la posición aislada de **PG** cuyas relaciones con el resto del grupo, se verifican a través de POA por la corola que la vinculan lejanamente al complejo PF (con flores intermedias).

Los *tres complejos morfológicos* entre los dos *extremos poblacionales* y el grupo *intermedio*, se identifican con las dos *tendencias evolutivas* de la flor de *Parolinia* para los *atributos florales y recursos del androceo y gineceo*, reforzando que supuestamente, desde *situaciones intermedias* (PF con POVE y POA) en Gran Canaria, han derivado por un lado: hacia el complejo poblacional de PO en Gran Canaria a veces con PP-PFCH (flores más cerradas) y hacia PG en Gran Canaria con el complejo de poblaciones de las *islas occidentales* (PI, PS, PA) con flores más abiertas.

### Taxones. Diversidad morfológica y genética en *Parolinia*

Se consolida la cohesión morfológica y genética de las poblaciones co-específicas de las especies *P.ornata* (**PO**) con *flores más cerradas* y *P.filifolia* (**PF**) con *flores intermedias* a la que genéticamente se le suma PFCH (sin adscripción taxonómica) que se integra y comparte el 100% de sus alelos aunque morfológicamente se asocia con PP y ambas a modo de péndulo oscilan entre PO y PF.

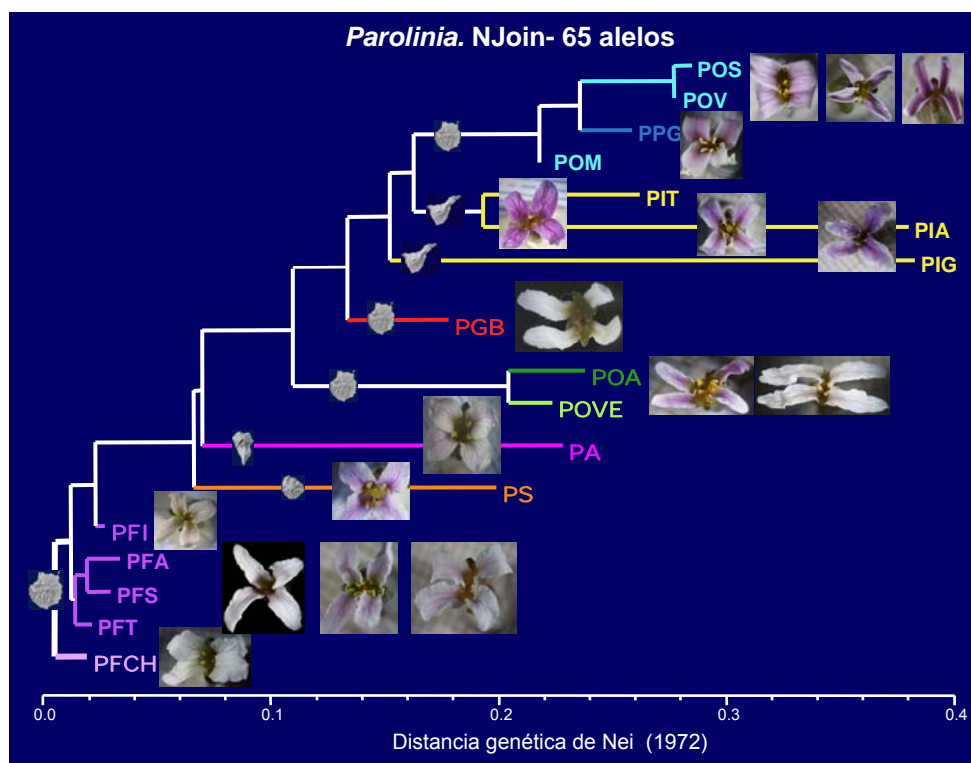
**1. *P.filifolia* (PF)**, con poblaciones muy cercanas al ancestro del género se trata de un conjunto de poblaciones fundamentalmente ubicadas en la zona más antigua de Gran Canaria (Paleotamarán) menos sujeta a episodios volcánicos posteriores. Comparten el máximo de alelos las poblaciones más cercanas geográficamente (PFA y PFS) y el máximo *flujo génico* entre las más alejadas geográficamente (PFS-PFT) sin descartar a POVE (PFA-POVE).

En el árbol NJoin **PF** absolutamente cohesionada genéticamente, se disgrega morfológicamente, aunque sus poblaciones (PFA y POVE) con flores intermedias se siguen mostrando en posición basal más cerca del *ancestro* respecto al resto del grupo en dos cluster. PFS y luego PFT se manifiestan también en posición basal como *outgroup* del cluster morfológico del complejo PO-PP (de flores más cerradas) acompañado de PFCH.

**2. En *P.ornata* (PO)** las poblaciones más alejadas (POM-POS) comparten el máximo de alelos y las más cercanas (POS-POV) intercambian el máximo *flujo génico* del género acorde con su mayor cohesión genético-morfológica. Estas poblaciones presentan también *flujo génico* a destacar con PP y PIT (Tenerife).

3. Se refuerza genética y morfológicamente la gran afinidad entre de PO y PP (*P.platypetala*) especie monotípica aislada en el Bco. de Guayadeque (GC) que comparte el máximo de alelos y *flujo génico* con PO. Intercambia un mínimo de migrantes con PGB, POVE y PIT.

4. Se pone de manifiesto la gran afinidad genética de **POVE-POA** con *intercambio de migrantes* que justifica su asociación funcionando como un complejo genético más o menos independiente, relacionado a PO aunque sin dejar de estarlo con PF (flujo génico POVE-PFA) a la que se encuentra íntimamente relacionadas e integradas morfológicamente en el complejo PF por la flor.



El hecho de que genéticamente POVE presente *flujo génico* con PFA (geográficamente lejana más cercana a POA) permite pensar que la similitud morfológica de la flor de POVE-POA con PF, no es una convergencia (homoplasia) sino que puede constituir una *plesiomorfía* compartida (como se pone de manifiesto en todas las técnicas de taxonomía numérica) que actualmente no se está manifestando genéticamente con PF.

El intercambio notable de *flujo génico* entre ambas poblaciones, como el de Tasartico y Siberio (PFT-PFS) geográficamente alejadas en el mismo sector de la isla (Paleotamarán), sitúa a POVE y POA entre los posibles ejemplos de **flujo génico histórico** “mantenido” a través de los tiempos, a través de un conjunto de poblaciones geográficamente intermedias fundamentalmente ubicadas en las zona geológicamente más antiguas de Gran Canaria y teóricamente menos sujetas a episodios volcánicos posteriores, que permitieron una cierta estabilidad ambiental y por tanto, un intercambio de *migrantes* que justifica actualmente el *flujo génico* entre POVE-POA y PFS-PFT.

5. *P.glabriuscula* (PG), especie monotípica aislada en la Caldera de Bandama (GC) en una de las zonas geológicamente más recientes de Gran Canaria (Neotamarán), aunque comparte el máximo de alelos con POA y PF no acusa *flujo génico* con ellas. Lo manifiesta

únicamente con PP geográficamente más cercana. Morfológicamente se encuentra vinculada con POA, compartiendo cluster también con las *islas occidentales* donde se mantiene la disgregación morfológica y genética de PI con PIT más cerca de La Gomera (PS) y La Palma (PA), que de sus congéneres (PIA y PIG).

6. En *islas occidentales*, la ausencia de *flujo génico* entre las poblaciones de *Parolinia* de islas diferentes, podría justificar el aislamiento genético de estos taxones aunque no tanto morfológico (con algunas convergencias con PG):

En *P.intermedia* (PI) de Tenerife se disgrega morfológica y genéticamente sus poblaciones (en zonas relativamente recientes) no acusando *flujo génico* y compartiendo el mismo porcentaje de alelos con otros congéneres de Gran Canaria (PF y PO) con los que además intercambia *flujo génico*. En La Gomera *P.schizogynoides* (PS) especie rara aislada no acusa *flujo génico* con ninguna población aunque se acerca a PF (Gran Canaria) y a PIT (0.9) y comparte el máximo de alelos con POA. En La Palma *P.aridanae* (PA) especie monotípica aislada tampoco presenta *flujo génico* con ninguna población, aunque comparte el máximo de alelos con PIT.

### Diversidad cromosómica y taxones

Se confirma el número cromosómico de *Parolinia* en las nuevas poblaciones estudiadas ( $2n=22$ ,  $x=11$ ) que es compartido con los géneros *Diceratella* y *Morettia* estrechamente relacionados con *Parolinia* reforzado por la filogenia molecular.

Frente a la gran variabilidad cromosómica que a nivel general presenta la familia, las especies de *Parolinia* se muestran muy uniformes, tanto en lo que se refiere al número como a la morfología de los cromosomas, como indican los bajos índices de asimetría intra e inter-cromosómica. *Parolinia* como otros grupos endémicos de islas oceánicas (*Crambe*, *Lobularia*, *Argyranthemum*, *Echium*, *Sonchus*, *Limonium* subsect. Nobile, etc) parece constatar el *estasis* del número y morfología de cromosomas durante la especiación y evolución en las islas, de tal manera que las marcadas diferencias morfológicas de estos géneros no se acompañan, por diferencias en el número básico y niveles de ploidía, asimismo en sintonía con la homogeneidad de los cariotipos encontrados en islas oceánicas (al menos en los grupos en los que se han llevado a cabo).

En todas las poblaciones estudiadas de *Parolinia* excepto PGB y PIA la presencia de *mixoploidía* se podría interpretar como un recuerdo de *poliploidía* en proceso de diploidización frecuente en la familia Brassicaceae.

### Palinología. Poblaciones y taxones

En *Parolinia* 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. Junto con estas características polínicas 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.

Estos *polimorfismos* con granos *zonaperturados* (en anillo: mono y di-zona-sincolpados), *zonocolpados* (di-sincolpados y 4-colpados diagonalmente en W), *pantocolpados*, *espiraperturados* y *agregados polínicos*, 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* (normal) pero generalmente en proporciones más bajas y variables.

Dichos *polimorfismos polínicos* que se encuentran implicados en grupos taxonómicos donde, hasta el momento no figura la familia Brassicaceae, se han identificado 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.

La presencia en *Parolinia* de estos *polimorfismos polínicos* constituyentes de una *serie polínico-morfológica* suscita dos tipos de cuestiones: 1ª) La primera está relacionada con el *significado biológico* de los tipos polínicos implicados y su posible relación con procesos reproductivos o de diversificación taxonómica, subyacentes a los niveles específicos (filogenia). 2ª) La segunda cuestión está relacionada con el *significado filogenético* de los *tipos polínicos* involucrados y sus implicaciones en el *tránsito* del modelo polínico *mono-aperturado* primitivo frecuente en las angiospermas basales y algunas eudicotiledoneas primitivas, al modelo *3-aperturado* y derivados de las eudicotiledoneas más avanzadas.

1ª) Los *polimorfismos polínicos intra-florales* observados en *Parolinia* acompañados del tipo *3-colpado normal*, 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. Aunque pudieran quizás estar asociados a *duplicaciones genéticas* en silenciación, que apoyarían el origen aloploiploide del género y posible *diploidización* frecuente en Brassicaceae e islas oceánicas.

Los *polimorfismos polínicos* en *Parolinia* como en otros grupos taxonómicos podrían ser una manifestación de *mecanismos de variabilidad infraespecífica* que pondrían de manifiesto, *plesiomorfías* ancestrales ampliamente distribuidas en la familia, o *sinapomorfías* o novedades evolutivas, donde habría que profundizar en la presencia/ausencia de los patrones de la *serie polínica apertural* incluyendo estudios de microsporogénesis. A la espera de la confirmación de la *microsporogénesis mixta* en *Parolinia*, la presencia de *diadas* se pudiera valorar como evidencia indirecta de *microsporogénesis mixta* (simultánea y sucesiva) rara en eudicotiledoneas, que según una gran mayoría de autores se puede predecir por los *tipos polínicos* involucrados (primitivos) que forman parte de la *serie polínica apertural* (*mono y di-aperturados, espiraperturados y pantoporados*) detectada en *Parolinia*.

2ª) Por otro lado, desde un punto de vista estrictamente palinológico, la *serie polínica* de *Parolinia*, podría estar poniendo de manifiesto *tendencias evolutivas ancestrales* del *sistema apertural*, con granos desde mono y di-aperturados a granos tri-aperturados (*zonaperturados, zonocolpados: 2-3 y 4-colpados*) y derivados (*4-colpados pantocolpados, espiraperturados y agregados polínicos*) involucrando desde las *eudicotiledoneas primitivas* a las más *avanzadas*, al mismo tiempo que su concordancia con el tipo de tetradas observadas, reforzaría el paralelismo habitual (al menos en caracteres polínicos) de la *ontogenia y filogenia*.

Asimismo *Parolinia* y casi con seguridad algunos otros géneros en Canarias, apoyarían la hipótesis de POZHIDAEV (2000) que señalan al modelo *zona-aperturado* (en anillo) como otra posibilidad del *tipo polínico basal* apertural además del modelo tradicional *monosulcado* (DOYLE, 2005). Desde esta perspectiva los modelos *zonaperturados* (anillo) y derivados (con colpos sinuosos simulando *pelotas de tenis* y *diagonalmente colpados a modo de W*), que darían paso a los modelos *espiraperturados y/o pantocolpados*, estrechamente vinculados al modelo *3-colpado* tradicional de las eudicotiledoneas, como está apoyado además por las filogenias moleculares de las angiospermas, representando situaciones polínicas con fuerte potencial filogenético apoyado también por su presencia en las angiospermas basales primitivas.



Ante las *confrontaciones* de los resultados obtenidos morfológico-reproductivos y genéticos respecto a la **filogenia molecular** de la antigua tribu Mathiolleae:

(i) Se refuerza la relación de *Parolinia* con los géneros *Diceratella* y *Morettia* como parientes más cercanos, particularmente por los estudios palinológicos según la ornamentación de la exina y presencia de polimorfismos polínicos.

La afinidad con los géneros *Diceratella* y *Morettia* podría calificar a *Parolinia* con un modelo troncal (*stem-based*) de colonización isleña en el que los taxones colonizadores se establecen en Macaronesia, al mismo tiempo que diversifican los géneros estrechamente relacionados en el continente. En este modelo, considerado con características ancestrales, se pueden encontrar otros géneros como *Argyranthemum*, *Arbutus*, *Pinus*, *Chamaecytisus*, *Lavatera* y posiblemente *Crambe*, *Ixanthus*, etc.

(ii) La monofilia del género que justificaría su presencia en Canarias por un solo evento colonizador, desde la perspectiva de este estudio *genético* y morfológico, se verificaría en principio, a partir del ancestro de una de las poblaciones de *P.filifolia* (PF) incluyendo a PFCH, POVE y POA, poblaciones más relacionadas.

(iii) La poca resolución obtenida en la filogenia molecular (ADN) dentro del género que no resuelve las **relaciones inter-intra-insulares**, podría aclararse por los resultados *genéticos* (aloenzimáticos) y morfológicos de los *caracteres florales*. El conjunto de los taxones se resuelven en tres grupos según los atributos florales que se confirman en gran medida salvo alguna ligera excepción por la diversidad *aloenzimática*:

1º) Extremo integrado por el complejo de PO de *flores más cerradas* con *atributos y recursos florales mayores y más grandes* a veces acompañado por PP-PFCH. 2º) Extremo integrado por el complejo de las islas occidentales con PG aislada (Gran Canaria) de *flores más abiertas* con *atributos y recursos florales menores y más pequeños* (PG con PI, PS y PA). 3º) El *grupo con características intermedias* integrado por las poblaciones de PF con POVE y POA a veces acompañado de PFCH-PP. Los *tres complejos morfológicos* entre los dos extremos poblacionales y un grupo intermedio, se identifican con las dos **tendencias evolutivas** de la flor de *Parolinia* que supuestamente, desde *situaciones intermedias* (PF con POVE y POA) en Gran Canaria, han derivado por un lado: hacia el complejo poblacional de PO en Gran Canaria a veces con PP-PFCH (flores más cerradas) y hacia PG en Gran Canaria y el complejo de poblaciones de las *islas occidentales* (PI, PS, PA) con flores más abiertas con *atributos y recursos florales menores y más pequeños* (PG con PI, PS y PA). La relación entre las islas se justificaría entre Tenerife y Gran Canaria por los 15 alelos compartidos exclusivamente e intercambio de flujo génico (PIT). *P.aridanae* (PA) a pesar de no acusar flujo génico con ninguna de las islas, comparte sin embargo alelos exclusivos no solo con Tenerife sino también con Gran Canaria y La Gomera, lo que deja abierta la posibilidad de un flujo génico histórico.

- La conexión entre Gran Canaria (complejos PO y PF) e *islas occidentales* parece verificarse (según aloenzimas) siempre a través de PF con excepción de PI, que se verificaría por PO (POM) y PG. En Gran Canaria todos los análisis reflejan la posición aislada de PG, a pesar de compartir caracteres florales y alelos, cuyas relaciones con el resto del grupo, también se verifican a través del complejo PF (POA y PFI).

*P.aridanae* (La Palma) y *P.intermedia* (Tenerife) ocupan posiciones de grupos hermanos basales al clado de Gran Canaria y *P.schizogynoides* (La Gomera) como especie basal, compartiendo de forma exclusiva estas dos islas tres alelos aunque no acusan flujo génico entre ellas. No obstante, la presencia exclusiva de estos alelos denunciaría también la posibilidad de un flujo génico histórico entre Gran Canaria y la Gomera, que se reforzaría

por el hecho que *P.schizogynoides* (PS) comparte con Gran Canaria 23 de los 25 alelos detectados para la especie. Estos resultados sugieren que el ancestro llegó a todas las islas y diversificó fuertemente en Gran Canaria.

La idea de un patrón de colonización desde el Oeste, es contradictoria según el NJoin y *diversidad genética aloenzimática* detectada, toda vez que la isla con mucha mayor diversidad y diversificación, se colonizaría más recientemente. En cualquier caso, la extinción puede estar jugando un papel distorsionador importante en la colonización inter-insular, con ancestros desaparecidos en la distribución actual de las islas.

(iv) *Parolinia* como la mayoría de géneros macaronésicos, no resuelve su patrón de diversificación en las islas con *filogenias moleculares* que no alcanzan el nivel de resolución suficiente a niveles específicos (*Echium, Crambe, etc.*) con los marcadores utilizados hasta el momento. Esto induce a pensar que efectivamente como se ha postulado otras veces, la diversificación morfológica no se puede equiparar a la genética seguramente por implicaciones de los efectos pleiotrópicos. La falta de variabilidad molecular en las floras isleñas a estos niveles específicos y subespecíficos, posiblemente podría encontrar mejor respuesta en la **biología de poblaciones**, donde estudios infra-genéricos con *marcadores moleculares poblacionales* y técnicas de **filogeografía** (prácticamente inexistentes en la flora canaria) incrementados además con datos reproductivos además de citogenéticos, palinológicos, cuyo significado biológico y evolutivo no es accesible desde la perspectiva exclusivamente molecular.

### Investigación futura y conservación

El conocimiento de la *diversidad morfológico-reproductiva y genética* se considera como uno de los pilares maestros de la *biología de poblaciones* que debe sustentar el mantenimiento y **conservación de su biodiversidad** y perdurabilidad, al tiempo que sustenta el potencial evolutivo de las especies. El conocimiento de estos *patrones de biodiversidad* en el espacio (y deseable en el tiempo), *capacidad reproductiva* y generación de *progenie* viable debieran erigirse como herramientas insustituibles para el diseño adecuado de las estrategias de conservación con el fin de paliar su erosión a corto, medio y largo plazo.

El factor responsable de la altísima vulnerabilidad de los *ecosistemas isleños*, se atribuye al escaso número y tamaño de las poblaciones de las especies endémicas, generalmente circunscritas a una única localidad, risco, barranco o isla como algunas de las situaciones de *Parolinia*, condiciones donde cualquier alteración del hábitat (natural o antrópica) puede ser irrecuperable, pudiendo suponer además una pérdida definitiva de su capacidad reproductiva y del conocimiento de sus sistemas de cruzamiento y evolución en ecosistemas isleños.

En la última revisión de Biología Reproductiva de plantas de islas CRAWFORD y *colaboradores* (en prensa) ponen de manifiesto que a pesar de la gran explosión de estudios en floras isleñas de las dos últimas décadas, prácticamente todos se encuentran destinados a filogenias moleculares y diversidad genética. Los estudios de Biología Reproductiva, a pesar que constituyen los aspectos más importantes y críticos de la conservación vegetal de islas, también han aumentado, pero permanecen todavía casi como hace tres décadas cuando según EHRENDORFER (1979) .. *este fascinante y complejo campo de trabajos científico y experimental, permanece todavía insuficientemente cubierto.*

Los *fallos reproductivos* que no permiten cruces fértiles con generación de *progenie* pueden ser debidos a una alteración de los *sistemas sexuales* de los individuos (que



carecen de los morfos masculinos o femeninos adecuados) o en su defecto de los *sistemas de auto-incompatibilidad* (que carecen de los alelos S adecuados) por efecto generalmente de la fragmentación de las poblaciones naturales. La falta de *progenie vigorosa* puede ser también producto de otros factores bióticos ambientales, como la falta de polinizadores adecuados y la competencia con especies foráneas invasoras, generalmente más vigorosas y con mayor éxito reproductivo (que hay que evaluar).

Se evidencia la necesidad de investigación en *biología reproductiva* como oportunidad única que permite el conocimiento de la capacidad de generación de *progenie* viable (factor crítico a corto plazo) determinante de la *diversidad genética* y estructura poblacional de las especies (con repercusiones a largo plazo) que además permiten un mayor conocimiento de los procesos biológicos y de diversificación vegetal isleños:

1º) Ante el actual contexto de *cambio climático*, se hacen necesarios estudios fenológicos para valorar la influencia de las *variables ambientales* en las distintas fases del *ciclo vital* de las especies canarias, principalmente los periodos de floración, considerados los estadios más lábiles y críticos del *ciclo vital*. La valoración de la sensibilidad ante la temperatura y pluviometría con referencias a *épocas pasadas*, permitiría predecir y posiblemente, evitar, algunas de las consecuencias nefastas que agravarían el riesgo de extinción.

Asimismo de ha puesto de manifiesto la necesidad de considerar en la investigación futura, la presencia de *auto-incompatibilidad homomórfica* según:

2º) *Experimentos de auto-polinización y polinización cruzada* en un número de individuos y poblaciones lo suficientemente grande que contemple que los individuos no estén relacionados, donde sería necesario extender los experimentos a los taxones y poblaciones no incluidos en esta memoria.

Ante la presencia de *auto-incompatibilidad esporofítica homomórfica* (SSI) como en los taxones estudiados de *Parolinia*, se recomienda como estrategia de muestreo para las colecciones *ex situ* de *Jardines Botánicos* y *Bancos de Semillas*, el muestreo a lo largo de todo el rango poblacional, con el fin de asegurar que incluya individuos no relacionados genéticamente o que no estén emparentados (que no compartan alelos de S de auto-incompatibilidad), para evitar situaciones de cuello de botella en el material cultivado, donde las posibilidades de cruces se ven restringidas por la reducción de alelos S.

3º) En los casos sospechosos de SSI llevar a cabo experimentos con *cruces recíprocos* para verificar la relación de dominancia y/o recesividad de los alelos S del polen o del estigma.

4º) Recavar datos de *eficacia reproductiva* y *pérdida de vigor* a lo largo del ciclo vital de los individuos (en fases tempranas o *progenie* con producción, germinación de semillas y establecimiento de plántulas o tardías de adultos) de las poblaciones naturales de endemismos amenazados, que como *Parolinia*, evidencian que a mayor índice de *alogamia*, menor porcentaje de frutos/semillas y más *pérdida de vigor*, que además para especies predominantemente *xenógamas*, se encuentran en rangos ya establecidos orientativamente ( $\geq 0.53$ ).

5º) En ausencia de *heteromorfismos florales* (sexuales o de auto-incompatibilidad), como estrategia de muestreo en las colecciones *ex situ* de *Jardines Botánicos* y *Bancos de Semillas*, aplicar a título orientativo la fórmula propuesta por CESKA, AFFOLTER & HAMRICK (1997) que representa la probabilidad de captura de diversidad genética en un muestreo ideal. No se considera apropiada para géneros endémicos como *Parolinia* con gran diversidad genética, donde según algunos autores, estas valoraciones no dejan de ser estimaciones matemáticas que no contemplan la realidad de las poblaciones naturales.

6º) Desde un punto de vista *citogenético* se considera imprescindible el conocimiento del número de  *cromosomas* tanto de los endemismos en estudio como de sus posibles parientes continentales.

7º) Desde un punto de vista *palinológico*, la investigación futura de las *series polínicas a niveles intra-florales* profundizaría en la presencia y significado de los *polimorfismos polínicos* en los grupos taxonómicos con granos fundamentalmente *tricolpados* y derivados (colporados y porados) que actualmente se encuentran minimizados de forma generalizada por su aparente baja frecuencia. La formación de *microsporas anómalas* informaría de la viabilidad de los gametos masculinos pudiendo detectar la presencia de *pólenes diploides*.

8º) Las filogenias moleculares de las floras de islas oceánicas como Canarias no suelen quedar bien resueltas a niveles infra-genéricos con los marcadores utilizados hasta el momento. La falta de variabilidad molecular en las floras isleñas a estos niveles específicos y subespecíficos, según los niveles obtenidos de diversidad genética en *Parolinia*, posiblemente podría encontrar mejor respuesta, implementando estudios infragenéricos con *marcadores moleculares poblacionales* y técnicas de **filogeografía** (prácticamente inexistentes en la flora canaria), complementando además con información citogenética, palinológica y reproductiva, cuyo significado biológico y evolutivo no es accesible desde la perspectiva exclusivamente molecular.

9º) El conocimiento de los *patrones de biodiversidad, capacidad reproductiva* y generación de *progenie* viable, justifican que la *biología de poblaciones* con integración de distintas disciplinas botánicas (micromorfología con citogenética y palinología, biología reproductiva, diversidad genética, etc.) puede erigirse como herramienta insustituible en el diseño de las estrategias de conservación necesarias para paliar la erosión de las especies amenazadas a corto, medio y largo plazo.

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, nivel molecular proteico y molecular de ADN) con el fin de acceder a un auténtico conocimiento de los procesos biológicos y de diversificación vegetal (STUESSY, 2003; PIRES & HERTWECK, 2008).



## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS, D.C., F.J. ROHLF & D.E. SLICE, 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Ital. J. Zool.* 71: 5-16.
- ADDINSOFT, 2003. XLSTAT version 7.0.
- ADDINSOFT, 2008. XLSTAT version 2008.2.
- AFFRE, L., & J.D. THOMPSON. 1997. Population genetic structure and Levels of Inbreeding depression in the Mediterranean island endemic *Cyclamen creticum* (Primulaceae). *Biol.J.Linn.Soc.* 60: 527-49.
- AFFRE, L., J.D. THOMPSON. & M. DEBUSSCHE. 1995. The reproductive biology of the Mediterranean endemic *Cyclamen balearicum* Wilk. (Primulaceae). *Bot.J.Linn.Soc.* 118: 309-330.
- ÅGREN, J., & D.W. SCHEMSKE. 1993. Outcrossing rate and inbreeding depression in two annual monoecious herbs, *Begonia hirsuta* and *B. semiovata*. *Evolution* 47: 125-135.
- AIZEN, M.A. 2005. Breeding system of *Tristerix corymbosus* (Loranthaceae), a winter-flowering mistletoe from the southern Andes. *Aust.J.Bot.*: 357-361.
- AL-SHEHBAZ, I.A. 1977. Protogyny in the Cruciferae. *Syst.Bot.* 2: 327-333.
- AL-SHEHBAZ, I.A., M.A. BEILSTEIN & E.A. KELLOGG, 2006. Systematics and phylogeny of the Brassicaceae (Cruciferae): an overview. *Pl.Syst.Evol.* 259: 89-120.
- ALDRIDGE, A.E. 1975. Taxonomic and anatomical studies in *Sonchus* L. subgenus *Dendrosonchus* Webb ex Schultz Bip. and related genera. Tesis Doctoral. Universidad de Reading. Reino Unido.
- ALDRIDGE, A.E. 1978. Anatomy and evolution in the macaronesian *Sonchus* subgenus *dendrosonchus* (Compositae: Lactuceae). *Bot.J.Linn.Soc.* 76: 249-285.
- ALDRIDGE, A.E. 1981. Anatomy and Evolution in Macaronesian *Echium* (Boraginaceae). *Pl.Syst.Evol.* 138: 9-22.
- ALLAN, G.J., J. FRANCISCO-ORTEGA, A. SANTOS GUERRA, E. BOERNER & E.A. ZIMMER. 2004. Molecular phylogenetic evidence for the geographic origin and classification of Canary Island *Lotus* (Fabaceae: Loteae). *Mol.Phyl.Evol.* 32: 123-138.
- ALLEN, R.B. 1998. Germination, growth, reproduction, and population structure of three subspecies of *Lepidium sisymbrioides* (Brassicaceae) with respect to taxon rarity. *New Zeal.J.Bot.* 36: 439-452.
- ALLPHIN, L., D. WIENS & K.T. HARPURT. 2002. The relative effects of resources and genetics on reproductive success in the rare kachina daisy, *Erigeron kachinensis* (Asteraceae). *Int. J. Plant Sci.* 163: 599-612.
- ALVAREZ, N. M. B., I. E. PERALTA, A. SALAS, and D. M. SPOONER. 2008. A morphological study of species boundaries of the wild potato *Solanum brevicaulis* complex: replicated field trials in Peru. *Pl.Syst.Evol.* 274: 37-45.
- ALZATE, F., M. E. MORT, and M. RAMÍREZ. 2008. Phylogenetic analyses of *Bomarea* (Alstroemeriaceae) based on combined analyses of nrDNA ITS, *psbA-trnH*, *rpoB-trnC* and *matK* sequences. *Taxon* 57: 853-862.
- ANDERSON, G.J., G. BERNARDELLO, T.F. STUESSY & D.J. CRAWFORD. 2001. Breeding Systems and pollination of selected plant endemic to Juan Fernandez Islands. *Amer. 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.
- ANDERSON, G.J., G. BERNARDELLO, M.R. OPEL, A. SANTOS-GUERRA & M. ANDERSON, 2006. Reproductive biology of the dioecious Canary Islands endemic *Withania aristata* (Solanaceae). *Amer.J.Bot.* 93: 1295-1305.
- ANDERSON, I.A. & J.W. BUSCH. 2006. Relaxed pollinator-mediated selection weakens floral integration in self-compatible taxa of *Leavenworthia* (Brassicaceae). *Amer.J.Bot.* 93: 860-867.
- ANDERSON, J.K. & S.I. WARWICK. 1999. Chromosome number evolution in the tribe *Brassicaceae* (Brassicaceae): evidence from isozyme number. *Pl.Syst.Evol.* 215: 255-285.
- ANDRES-SÁNCHEZ, S., E. RICO, A. HERRERO, M. SANTOS-VICENTE, and M. M. MARTÍNEZ-ORTEGA. 2009. Combining traditional morphometrics and molecular markers in cryptic taxa: towards an updated integrative taxonomic treatment for *Veronica* subgenus *Pentasepalae* (Plantaginaceae sensu APG II) in the western Mediterranean. *Bot.J.Linn.Soc.* 159: 68-87.
- APPEL, O. & I.A. AL-SHEHBAZ, 2003. Cruciferae. In *The Families and Genera of Vascular Plants. V. Flowering Plants. Dicotyledons. Malvales, Capparales and Non-betain Caryophyllales*. Kubitzki, K. & C. Bayer (eds), Springer-Verlag. Germany: 75-174.
- AROZENA CONCEPCIÓN, M.E. & E. VILLALBA, MORENO, 1993. La isla de La Gomera In: *Geografía de Canarias*. Vol.II. Editorial Prensa Ibérica, S.A.:933-948.
- AROZENA CONCEPCIÓN, M.E. & J.L. GARCÍA RODRÍGUEZ, 1993. La isla de La Palma in: *Geografía de Canarias*. Vol.II. Editorial Prensa Ibérica, S.A.: 869-884.
- ARROYO, M.T.K. 1976. Geitonogamy in animal pollinated tropical angiosperms a stimulus for the evolution of self-incompatibility. *Taxon* 25: 543-548.
- ARÚS, P. 1983. Metodología de electroforesis horizontal en gel de almidón para muestras de hoja de almendra. *IRTA, Cabriels*.
- ARÚS, P. & T.J. ORTON. 1983. Inheritance and linkage relationships of isozyme loci in *Brassica oleracea*. *The Journal of Heredity*. 74: 405-412.
- ARÚS, P. & C.R. SHIELDS. 1983. Cole crops (*Brassica oleracea* L.). In *Isozymes In: Plant Genetics and Breeding. Part B*. 1<sup>º</sup> ed., Tanksley, S.D. & T.J. Orton (eds.), Elsevier. Amsterdam: 339-350.
- ARYAVAMD, A., 1983. In: Index to plant chromosome numbers 1986-1987. P. Goldblatt, & D.E. Johnson (eds). Missouri Botanical Garden (1990).
- ATKINSON, I.A.E. 1998. Conserving plants as evolutionary entities: successes and unanswered questions from New Zealand and elsewhere. *Aliso* 16: 103-112.
- AVISE, J.C. & J.L. HAMRICK (eds.). 1996. *Conservation Genetics: Case Histories from Nature*. Madrid, Londres: Chapman & Hall. 512pp.
- AZEVEDO, M.T.A., E.L. BORBA, J. SEMIR & V.N. SOLFERINI, 2007. High genetic variability in Neotropical myophilous orchids. *Bot.J.Linn.Soc.* 153: 33-40.
- BACHMANN, K. 2001. Evolution ant the genetic analysis of populations: 1950-2000. *Taxon* 50: 7-45.
- BACHMANN, K., and O. GAILING. 2003. The genetic dissection of the stepwise evolution of morphological characters. In *Deep Morphology. Towards a renaissance of morphology in plant systematics*. T. F. Stuessy, Mayer V. & E. Hörandl (eds), 35-62. Ruggell, Liechtenstein: A.R.G. Gantner Verlag K.G.
- BAKER, H.G. 1953a. Dimorphism and monomorphism in the Plumbaginaceae; II. Pollen and stigmata in the genus *Limonium*. *Ann.Bot.*. 1953; XVII (67):433-445.
- BAKER, H.G. 1953b. Dimorphism and monomorphism in the Plumbaginaceae; III. Correlation of geographical distribution patterns with dimorphism and monomorphism in *Limonium*. *Ann.Bot.*. XVII (68): 615-627.
- BAKER, H.G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution* 9: 347-49.
- BAKER, H.G. 1966. The evolution, functioning and breakdown of heteromorphic incompatibility systems. 1. The Plumbaginaceae. *Evolution*. 20: 349-368.
- BAKER, H.G., & P.A. COX. 1984. Further thoughts on dioecism and islands. *Ann.Missouri.Bot.Gard.* 71: 244-253.
- BAUM, D. A., J. C. AUDRAN, E. TORRES, and F. MÉDAIL. 2009. Morphological polymorphism and rDNA internal transcribed spacer (ITS) sequence variation in *Armeria* (Plumbaginaceae) from south-eastern France. *Bot.J.Linn.Soc.* 159: 255-67.
- BAÑARES BAUDET, A., G. BLANCA, J. GÜEMES, J.C. MORENO, S. ORTIZ (eds.). 2003. *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España*. 1<sup>º</sup> ed. Madrid: Dirección General de Conservación de la Naturaleza. 1.069 pp
- BANKS,H.,P.STAFFORD & P.R.CRANE, 2007. Aperture variation in the pollen of *Nelumbo* (Nelumbonaceae). *Grana* 46 (3): 157-163.
- BARBER, J.C., J. FRANCISCO ORTEGA, A. SANTOS-GUERRA, A. MARRERO RODRÍGUEZ & R.K. JANSEN. 2000. Evolution of endemic *Sideritis* (Lamiaceae) in Macaronesia: insights from chloroplast DNA restriction site analysis. *Syst.Bot.* 25: 633-647.
- BARBER, J.C., J. FRANCISCO-ORTEGA, A. SANTOS-GUERRA, K.G. TURNER & R.K. JANSEN, 2002. Origin of Macaronesian *Sideritis* L.

## Bibliografía

- (Lamiioideae: Lamiaceae) inferred from nuclear and chloroplast sequence datasets. *Mol. Phylo. Evol.* 23: 293-306.
- BARBUJANI, G. 1987. Autocorrelation of gene frequencies under isolation by distance. *Genetics* 117: 777-782.
- BARQUIN DIEZ, E. & V. VOGGENREITER. 1988. *Podromos del Atlas Fitocorológico de las Canarias Occidentales. Parte I: Flora autóctona y especies de interés especial. I-VII. Canarias: 877-882.*
- BARRETT, S.C.H. 1988. The evolution, maintenance and loss of self-autoincompatibility systems. In *Reproductive Strategies of Plants: Patterns & Strategies*. J. Lovett Doust & L. Lovett Doust (eds.), Oxford University Press, New York: 98-124
- BARRETT, S.C.H. 1995. Mating-system evolution in flowering plants: micro- and macroevolutionary approaches. *Acta Botanica Neerlandica* 44: 385-402.
- BARRETT, S.C.H. 1998a. The reproductive biology and genetics of islands plants. In: *Evolution on Islands*. P. R. Grant (ed), Oxford University Press, Oxford. 18-34.
- BARRETT, S.C.H. 1998b. The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science* 3: 335-341.
- BARRETT, S.C.H. 2002. Sexual interference of the floral kind. *Heredity* 88: 154-159.
- BARRETT, S.C.H. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing–selfing paradigm and beyond. *Phil. Trans. R. Soc. London* 358: 991-1004.
- BARRETT, S.C.H. 2008. Major evolutionary transitions in flowering plant reproduction: an overview. *Int.J.Plant. Sci* 169 1: 1-5.
- BARRETT, S.C.H. & C.G. ECKERT. 1990. Variation and evolution of mating systems in seed plants. In: *Biological Approaches and evolutionary trends*. S. Kawano (ed), Academic Press, Tokyo: 229-254.
- BARRETT, S.C.H. & J.R. KOHN. 1991. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. In: *Genetics and conservation of rare plants*. Falk, D.A. & K.E. Holsinger (eds), Oxford University Press, Inc. New York: 3-30.
- BARRETT, S.C.H. & D. CHARLESWORTH. 1991. Effects of a change in the level of inbreeding on the genetic load. *Nature* 352: 522-524.
- BARRETT, S.C.H. & L.D. HARDER. 1996. Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 73-79.
- BARRETT, S.C.H., L.D. HARDER & W.W. COLE. 1994. Effects of flower number and position on self-fertilization in experimental populations of *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae). *Functional Ecology* 8: 526-535.
- BARRETT, S.C.H., L.D. HARDER. & A.C. WORLEY. 1996. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. *Phil. Trans. R. Soc. London* 51: 1271-1280.
- BARRETT, S.C.H., L.D. HARDER & A.C. WORLEY. 1997. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants . in *Plant Life Histories: Ecology, Phylogeny and Evolution*. J. Silvertown, M. Franco & J.L. Harper (eds.), 57-76. U.K.: Cambridge University Press.
- BASE de DATOS del JARDÍN BOTÁNICO CANARIO "VIERA Y CLAVIJO". Servicio de Medio Ambiente y Aguas del Cabildo de Gran Canaria. Jardincanario.org.
- BASKIN, J.M. & C.C. BASKIN. 1990. Seed Germination Biology of the Narrowly Endemic Species *Lesquerella stonensis* (Brassicaceae). *Plant Species Biology* 5: 205-213.
- BASKIN, C.C. & J.M. BASKIN. 1995. Warm plus cold stratification requirement for dormancy break in seeds of the woodland herb *Cardamine concatenata* (Brassicaceae), and evolutionary implications. *Can. J. Bot.* 73: 608-612.
- BATEMAN, A. J. 1955a. Self-incompatibility systems in angiosperms. III. Cruciferae. *Heredity* 9: 53-68.
- BATEMAN, A. J. 1955b. Self-incompatibility systems in angiosperms. III. Cruciferae. *Heredity* 9: 53-68.
- BATEMAN, A. J. 1956. Cryptic self-incompatibility in the wall flower: *Cheiranthus cheiri* L. *Heredity* 10: 257-61.
- BATISTA, F. & P.A. SOSA. 2002. Allozyme diversity in natural populations of *Viola palmensis* Webb & Berth. (Violaceae) from La Palma (Canary Islands): implications for conservation genetics. *Ann.Bot.* 90: 725-733.
- BATISTA, F., N. BOUZA, M.A. GONZÁLEZ PÉREZ, J. CAUJAPÉ- CASTELLS & P.A. SOSA, 2004. Genetic variation within and between populations of two endangered endemic species of the laurel forest from the Canary Islands, *Myrica rivas-martinezii* (Myricaceae) and *Sideritis discolor* (Lamiaceae). *Aust.J.Bot.* 52: 471-480.
- BATISTA, F., A. BAÑARES BAUDET, J. CAUJAPÉ-CASTELLS, E. CARQUÉ ÁLAMO, M. MARRERO GÓMEZ & P.A. SOSA, 2001. Allozyme diversity in three endemic species of *Cistus* (Cistaceae) from the Canary Islands: intraspecific and interspecific comparisons and implications for genetic conservation. *Amer. J. Bot.* 88: 1582-1592.
- BAWA, K.S. & J.H. BEACH. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann.Missouri.Bot.Gard.* 68: 254-274.
- BAWA, K.S, H. KANG & M.H. GRAYUM. 2003. Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. *Amer.J.Bot.* 90: 877-887.
- BECK, J.B., I.A. AL-SHEHBAZ & B.A. SCHAAL. 2006. *Leavenworthia* (Brassicaceae) Revisited: Testing Classic Systematic and Mating System Hypotheses. *Syst.Bot.* 31: 151-159.
- BEILSTEIN, M.A., I.A. AL-SHEHBAZ & E.A. KELLOGG. 2006. Brassicaceae phylogeny and trichome evolution. *Amer.J.Bot.* 93: 607-619.
- BELTRÁN TEJERA, E., W. WILDPRET DE LA TORRE, M.C. LEÓN ARENCIBIA, A. GARCÍA GALLO & J.A. REYES HERNÁNDEZ. 1999. *Libro Rojo de la Flora Canaria contenida en la Directiva-Hábitats Europea*. La Laguna, Tenerife: Organismo Autónomo Parques Nacionales. 694pp.
- BENGOECHEA, G. & C. GÓMEZ-CAMPO. 1975. Algunos caracteres de la semilla en la Tribu Brassiceae. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 32 : 793-841.
- BENGTSSON, B.O., P. WEIBULL & L. GHATNEKAR. 1995. The loss of alleles by sampling: a study of the common outbreeding grass *Festuca ovina* over three geographic scales. *Hereditas* 122: 221-238.
- BERGMANN, F. & E.M. GILLET. 1997. Phylogenetic relationships among *Pinus* species (Pinaceae) inferred from different numbers of 6PGDH loci. *Pl.Syst.Evol.* 208: 25-34.
- 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). *The Botanical Review* 67: 255-308.
- BERTIN, R.I. 1993. Incidence of monoecy and dichogamy in relation to self-fertilization in Angiosperms. *Amer.J.Bot.* 80: 557-560.
- BERTIN, R.I. & C.M. NEWMAN. 1993. Dichogamy in Angiosperms. *The Botanical Review* 59: 112-137.
- BLACKMORE, S. 2007. Pollen and spores: Microscopic keys to understanding the earth's biodiversity. *Pl.Syst.Evol.* 263:3-12.
- BLACKMORE, S. & P.R. CRANE, 1998. The evolution of apertures in the spores and pollen grains of embryophytes. In *Reproductive Biology in Systematics. Conservation and Economic Botany*. Owens & Rudall (Eds) Whitstable Lito Printers Ltd. Kew. Kent. UK: 159-182.
- BOAZ, M., U. PLITMANN, & C.C. HEYN. 1990. The ecogeographic distribution of breeding systems in the *Cruciferae* (Brassicaceae) of Israel. *Israel J. Bot.* 39: 31-42.
- BÖHLE, U.-R., H. HILGER & W.F. MARTIN. 1996. Island colonization and evolution of the insular woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). *Proc. Natl. Acad. Sci.* 93: 11740-11745.
- BÖHLE, U.-R., H. HILGER, R. CERFF & W.F. MARTIN. 1994. Non-coding chloroplast DNA for plant molecular systematics at the infrageneric level. In *Molecular Ecology and Evolution: Approaches and Applications*. B. Schierwater, B. Streit, G. P. Wagner & DeSalle (eds.) Birkhauser Verlag Basel. Suiza:
- BORG, A.J., L.A. McDADE, and J. SCHÖNENBERGER. 2008. Molecular phylogenetics and morphological evolution of Thunbergioideae (Acanthaceae). *Taxon* 57: 811–822.
- BORGEN, L. 1969. Chromosome numbers of vascular plants from the Canary Islands, with special reference to the occurrence of polyploidy. *Nyff. Mag. Bot.* 16: 81-121.
- BORGEN, L. 1987. *Lobularia* (Cruciferae). A biosystematic study with special reference to the Macaronesian region. *Opera Botanica* 91: 1-96.
- BORGEN, L. 1997. Genetic differentiation in endemic *Lobularia* (Brassicaceae) in the Canary Islands. *Nord.J.Bot.* 16: 487-503.
- BORGEN, L., Ø.H. RUSTAN & R. ELVEN. 1979. *Brassica bourgeaui* (Cruciferae) in the Canary Islands. *Norw. J. Bot.* 26: 255-64.
- BORSCH, T., C. LOHNE, and J. WIERSEMA. 2008. Phylogeny and evolutionary patterns in Nymphaeales: integrating genes, genomes and morphology. *Taxon* 57: 1052–1081.
- BOUZA, N., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, M.A. GONZÁLEZ PÉREZ, F. BATISTA & P.A. SOSA, 2002. Populations structure and genetic diversity of two endangered endemic species of the canarian Laurel forest: *Dorycnium spectabile* (Fabaceae) and *Isoplexis chalcantha* (Scrophulariaceae).

- Int. J. Plant Sci.* 163: 619-630.
- BOWEN, L. & D. VAN VUREN. 1997. Insular endemic plants lack defenses against herbivores. *Cons.Biology* 11: 1251-1253.
- BORSCH, T. & V. WILDE. 2000. Pollen variability within species, populations, and individuals, with particular reference to *Nelumbo in Pollen and Spores: Morphology and Biology*, Harley, Morton & Blackmore (eds). Royal Botanic Gardens, Kew. London. 285-299.
- BRAMWELL, D. 1970. A revision of the genus *Parolinia* Webb (Cruciferae) in the Canary Islands. *Bot. Notiser* 123: 395-400.
- BRAMWELL, D. 1971. Studies in the Canary Islands Flora: The vegetation of Punta de Teno, Tenerife. *Cuad. Bot. Canaria* 11: 4-37.
- BRAMWELL, D. 1972a. Endemism in the Flora of the Canary Islands. In: *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. D. H. Valentine (ed.), 141-158.
- BRAMWELL, D. 1972b. A revision of the genus *Echium* in Macaronesia. *Lagasalia* 2: 37-115.
- BRAMWELL, D. 1975. Some morphological aspects of the adaptive radiation of Canary islands *Echium* species. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 32: 241-254.
- BRAMWELL, D. 1976. The endemic flora of the Canary Islands; distribution, relationships and phytogeography. In *Biogeography and ecology in the Canary Islands*. G. Kunkel (ed.), DR. W. Junk B.V. Publishers. The Hague: 207-40.
- BRAMWELL, D. 1986. Contribución a la biogeografía de las islas Canarias. *Bot. Macaronésica* 14: 3-34.
- BRAMWELL, D. 1990. Evolution and Conservation of the Canarian Flora. Conference Linnean Society: Evolution and Conservation in the North Atlantic Islands. September, 1990.
- BRAMWELL, D. 2009. Climate change and island floras: a challenge for *ex situ* collections. *Global Plant Conservation Science and Outreach Symposium. Chicago Botanic Garden. Chicago*.
- BRAMWELL, D., & J. RODRIGO PÉREZ. 1984. Prioridades para la conservación de la diversidad genética en la flora de las Islas Canarias. *Bot. Macaronésica* 10 (1982): 3-17.
- BRAMWELL, D. & Z. BRAMWELL. 2001. *Flores Silvestres de las Islas Canarias*. Madrid: Editorial Rueda. 437 pp
- BRAMWELL, D., C.J. HUMPHRIES, B.G. MURRAY & S.J. OWENS. 1972. Chromosome studies in the Flora of Macaronesia. *Bot. Notiser* 125: 139-152.
- BRÄUCHLER, C., H. MEIMBERG, T. ABELE & G. HEUBL. 2005. Polyphyly of the genus *Micromeria* (Lamiaceae) - evidence from cpDNA sequence data. *Taxon* 54: 639-650.
- BRAVO, T., 1964. *Geografía general de las islas Canarias*. Vol. II. Goya ediciones. Santa Cruz de Tenerife. 592pp.
- BRIGGS, D. & S.M. WALTERS (eds) 1997. Conservation: confronting extinction species. In: *Plant Variation and Evolution*. 3ª Ed. D. Briggs, & S.M. Walters (eds). Cambridge University Press. Cambridge: 399-433.
- BROCHMANN, C. 1993. Reproductive strategies of diploid and polyploid populations of arctic *Draba* (Brassicaceae). *Pl. Syst. Evol.* 185: 55-83.
- BROCHMANN, C., D.E. SOLTIS & P.S. SOLTIS. 1992. Electrophoretic relationships and phylogeny of Nordic polyploids in *Draba* (Brassicaceae). *Pl. Syst. Evol.* 182: 35-70.
- BROCHMANN, C., Ø.H. RUSTAN, W. LOBIN & N. KILIAN. 1997. The endemic vascular plants of the Cape Verde Islands, W Africa. *Sommerfeltia* 24: 145-56.
- BROWN, A.H.D., & B.S. WEIR, 1983. Measuring genetic variability in plant populations. In: *Isozymes in Plant Genetics Breeding*. Vol. Part A. 1ª ed., Tanksley S.D. & T.J. Orton (eds.), Elsevier Science Publishing Company Inc. New York, NY 10017. U.S.A.: 219-239.
- BROWN, A. O. & J.N. MCNEIL. 2006. Fruit production in cranberry (Ericaceae: *Vaccinium macrocarpon*): a bet-hedging strategy to optimize reproductive effort. *Amer. J. Bot.* 93: 910-916.
- BRUNET, J. & D. CHARLESWORTH. 1995. Floral sex allocation in sequentially booming plants. *Evolution* 49: 70-79.
- BUIDE, M.L. & J. GUITIÁN. 2002. Breeding System in the dichogamous hermaphrodite *Silene acutifolia* (Caryophyllaceae). *Ann. Bot.* 90: 691-699.
- BUSCH, J.W. 2005a. The evolution of self-compatibility in geographically peripheral populations of *Leavenworthia alabamica* (Brassicaceae). *Amer. J. Bot.* 92: 1503-1512.
- BUSCH, J.W. & D.J. SCHOEN. 2008. The evolution of self-incompatibility when mates are limiting. *Trends in Plant Science* 13: 128-136.
- BYERS, D.L. & T.R. MEAGHER. 1992. Mate availability in small populations of plant species with homomorphic sporophytic self-incompatibility. *Heredity* 68: 353-359.
- CABRERA-TOLEDO, D., J. GONZÁLEZ-ASTORGA & A.P. VOVIDES, 2008. Heterozygote excess in ancient populations of the critically endangered *Dioon caputoi* (Zamiaceae, Cycadales) from central Mexico. *Bot. J. Linn. Soc.* 158: 436-447.
- CAMACHO ROSALES, J. 1995. *Análisis multivariado con SPSS/PC*. Barcelona: EUB, S.L. 348 pp.
- CAMACHO ROSALES, J. 2002. *Estadística con SPSS para Windows versión 11*. Madrid: RA-MA editorial. 408 pp.
- CAMPBELL, L.G. & B.C. HUSBAND, 2007. Small populations are mate-poor but pollinator-rich in a rare, self-incompatible plant, *Hymenoxys herbacea* (Asteraceae). *New Phytologist* 174: 915-925.
- CARINE, M. 2005. Spatio-temporal relationships of the Macaronesian endemic flora: a relictual series or window of opportunity?. *Taxon* 54: 895-903.
- CARINE, M.A., S.J. RUSSELL, A. SANTOS GUERRA & J. FRANCISCO-ORTEGA. 2004. Relationships of the Macaronesian and Mediterranean floras: molecular evidence for multiple colonizations into Macaronesia and back-colonization of the continent in *Convolvulus* (Convolvulaceae). *Amer. J. Bot.* 91: 1070-1085.
- CARR, D.E. & M.R. DUDASH. 1996. Inbreeding depression in two species of *Mimulus* (Scrophulariaceae) with contrasting mating systems. *Amer. J. Bot.* 83: 586-593.
- 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.
- CARRACEDO, J.C. 1999. Groth, structure, instability and collapse of Canarian volcanoes and comparisons with Hawaiian volcanoes. *J. Volc. Geoth. Res.* 94: 1-19.
- CARRONERO, W. & J.L. HAMRICK, 2005. The mating system of *Verbascum thapsus* (Scrophulariaceae) the effect of plant height. *Int. J. Plant Sci.* 166: 979-983.
- CASIVA, P.V., J.C. VILARDI, A.M. CIALDELLA & B.O. SAIDMAN, 2004. Mating system and population structure of *Acacia aroma* and *A. macracantha* (Fabaceae). *Amer. J. Bot.* 91: 58-64.
- CASTRIC, V. & X. VEKEMANS. 2004. Plant self-incompatibility in natural populations: a critical assessment of recent theoretical and empirical advances. *Mol. Ecology* 13: 2873-2889.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J. 2006. *Brújula para botánicos desorientados en la genética de poblaciones*. <http://www.exegen.org/es/publicaciones.php>.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J. 2007. ¿Son artefactos de muestreo los elevados valores de  $G_{ST}$  estimados para muchas plantas endémicas Canarias? III Congreso De Biología De La Conservación De Plantas (Libro De Resúmenes): 62-64.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J. 2008. Muestreo de poblaciones. Criterios genéticos. in *Conservación ex situ de plantas silvestres*. BACHETA, G., A. BUENO SANCHEZ, G.FENU, B.JIMÉNEZ-ALFARO, E. MATTANA, B. PITTO & M. VIEREVAIRE (eds), 99-115. Principado de Asturias/La Caixa.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J. 2009. General  $G_{ST}$  and  $\theta$  inflation due to biased intra-population sampling, and its consequences for the conservation of the Canarian Flora. *Plant Systematics and Evolution* (en prensa).
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J. & J. PEDROLA-MONFORT. 2004. Designing *ex-situ* conservation strategies through the assessment of neutral genetic markers: application to the endangered *Androcymbium gramineum*. *Conservation Genetics* 5: 131-44.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J. & M. BACCARANI-ROSAS, 2004. *Transformer-2*: a program for the analysis of molecular population genetic data. Jardín Botánico Canario "Viera y Clavijo" and Instituto Tecnológico de Canarias. Las Palmas de Gran Canaria. Spain.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J. & J. PÉREZ DE PAZ, 2007. Fortunate islands, valetudinarian data: a critical perspectiva on the available allozyme information for Canarian endemic plants. *International Meeting of Experts in Molecular Population Genetic Markers and Biological Databases (Libro De Resúmenes)*.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J., J. PÉREZ DE PAZ, R. FEBLES, O. FERNÁNDEZ-PALACIOS, C. SUÁREZ GARCÍA, S. MORA, P. NAVARRO, M. OLANGUA, R. JAÉN, F. SOSA, R. TORRENT. 2001. Manual de laboratorio del Jardín Canario "Viera y Clavijo" I. Isoenzimas en gel

## Bibliografía

- horizontal de almidón (sin publicar).
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J., A. MARRERO RODRÍGUEZ, M. BACCARANI ROSAS, N. CABRERA GARCÍA & B. VILCHES NAVARRETE, 2008a. Population genetics of the endangered Canary endemic *Atractylis arbuscula* (Asteraceae): implications for taxonomy and conservation. *Pl.Syst.Evol.* 274: 99-109.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J., J. NARANJO SUÁREZ, I. SANTANA LÓPEZ, M. BACCARANI ROSAS, N. CABRERA GARCÍA, M. MARRERO GÓMEZ, E. CARQUÉ ÁLAMO & R. MESA COELLO, 2008b. Population genetic suggestions to offset the extinction ratchet in the endangered Canary endemic *Atractylis preauxiana* (Asteraceae). *Pl.Syst.Evol.* 274: 191-199.
- CESKA, J.F., J.M. AFFOLTER & J.L. HAMRICK. 1997. Developing a sampling strategy for *Baptisia archnifera* based on allozyme diversity. *Cons.Biology* 11: 1133-1139.
- CHANDLER, G.T. & M.D. CRISP. 1998. Morphometric and phylogenetic analysis of the *Daviesia ulicifolia* complex (Fabaceae, Mirbelieae). *Pl.Syst.Evol.* 209: 93-122.
- CHARLESWORTH, D. 1988. A method for estimating outcrossing rates in natural populations of plants. *Heredity* 61: 469-471.
- CHARLESWORTH, D. 2003. Effects of inbreeding on the genetic diversity of populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 358: 1051-1070.
- CHARLESWORTH, D. & B. CHARLESWORTH, 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 237-268.
- CHARLESWORTH, D. & Z. YANG. 1998. Allozyme diversity in *Leavenworthia* populations with different inbreeding levels. *Heredity* 81: 453-461.
- CHARLESWORTH, D. & P. AWADALLA. 1998. Flowering plant self-incompatibility: the molecular population genetics of *Brassica* S-loci. *Heredity* 81: 1-9.
- CHARLESWORTH, B., M. NORDBOG & D. CHARLESWORTH. 1997. The effects of local selection, balanced polymorphism and background selection on equilibrium patterns of genetic diversity in subdivided populations. *Genetical Research* 70: 155-174.
- CHARMET, G. & F. BALFOURIER. 1994. Isozyme variation and species relationships in the genus *Lolium* L. (ryegrasses, Gramineae). *Theor. Appl. Genet.* 87: 641-649.
- CHASE, M.W., M.F. FAY, & V. SAVOLAINEN. 2000. Higher-level classification in the angiosperms: new insights from the perspective of DNA sequence data. *Taxon* 49: 685-704.
- CHEMISQUY, M.A., F.J. PREVOST & O. MORRONE. 2009. Seed morphology in the tribe Chloraeae (Orchidaceae): combining traditional and geometric morphometrics. *Bot.J.Linn.Soc.* 160: 171-183.
- CHEN, J. & D.L. SMITH. 2001. Amide hydrogen exchange shows that malate dehydrogenase is a folded monomer at pH 5. *Protein Science* 10: 1079-1083.
- CHUINE, I., J. BELMONTE & A. MIGNOT. 2000. A modelling analysis of the genetic variation of phenology between tree populations. *J. Ecology* 88: 561-570.
- CHUNG, M.Y., J.D. NASON & M.G. CHUNG, 2005. Spatial genetic structure in populations of the terrestrial orchid *Orchis cyclochila* (Orchidaceae). *Pl.Syst.Evol.* 254: 209-219.
- CHUNG, M.Y., C.-W. PARK, E.R. MYERS & M.G. CHUNG, 2007. Contrasting levels of genetic diversity between the common, self-compatible *Liparis kumokiri* and rare, self-incompatible *Liparis makinoana* (Orchidaceae) in South Korea. *Bot.J.Linn.Soc.* 153: 41-48.
- CLARKE, G.C.S., 1975. Irregular pollen grains in some *Hypericum* species. *Grana* 15: 117-125.
- CLAYTON, J.W. & D.N. TRETIAK, 1972. Amine citrate buffer for pH control in starch gel electrophoreses. *J. Fish. Res. Board Canada* 29: 1169-1172.
- CLEMENTE MUÑOZ, M. & J.E. HERNÁNDEZ BERMEJO. 1978. La corola en la tribu Brassiceae. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 35: 297-334.
- CLEMENTE MUÑOZ, M., & J.E. HERNÁNDEZ BERMEJO. 1980a. El cáliz en la tribu Brassiceae (Cruciferae). *Anal.Jard. Bot. Madrid* 36: 77-96.
- CLEMENTE MUÑOZ, M., & J.E. HERNÁNDEZ BERMEJO. 1980b. Clasificación jerárquica de las Brassiceae según caracteres de las piezas estériles de su flor. *Anal.J.Bot.Madrid* 36: 97-113.
- COATES, D.J. & M. BYRNE. 2005. Genetic variation in plant populations: assessing cause and patterns. In: *Plant Diversity and Evolution: Genotypic and Phenotypic Variation in Higher Plants*. Henry, R.J. (ed.), CAB International. Wallingford: 139-164
- COCKERHAM, C.C., 1969. Variance of gene frequencies. *Evolution* 23: 72-84.
- CONNER, J.K., & A. STERLING. 1995. Testing hypothesis of functional relationships: A comparative survey of correlation patterns among floral traits in five insect-pollinated plants. *Amer.J.Bot.* 82: 1399-406.
- CONNER, J.K., S. RUSH & P. JENNETTEN. 1996. Measurements of natural selection on floral traits in wild radish (*Raphanus raphanistrum*). I. Selection through lifetime female fitness. *Evolution* 50: 1127-1236.
- CONNER, J.K., S. RUSH, S. KERCHER & P. JENNETTEN. 1996. Measurements of natural selection on floral traits in wild radish (*Raphanus raphanistrum*). II. Selection through lifetime male and total fitness. *Evolution* 50: 1137-1146.
- CONTRERAS DÍAZ, H.G., 2004. Filogeografía del género *Pimelia* (Col., Tenebrionidae) en la isla de Gran Canaria: implicaciones para su conservación. *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 28: 11.
- COPETE, M.A., J.M.HERRANZ & P. FERRANDIS. 2003. *Coincya rupestris* subsp. *rupestris*. In *Atlas y Libro Rojo de la Flora vascular Amenazada de España*. 1ª ed., Bañares Baudet, A., G. Blanca, J. Güemes, J.C. Moreno, S. Ortiz (eds.), Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid: 192-193.
- CORNUET J.M & G. LUIKART, 1996. Description and evaluation of two tests for detecting recent bottlenecks. *Genetics* 144: 2001-2014.
- CRAWFORD, D.J. 1989. Enzyme Electrophoresis and Plant Systematics. In: *Isozymes in Plant Biology*. Vol. 4. 1ª ed., Soltis, D.E & P.S. Soltis (eds), Dioscorides Press. Hong Kong: 146-64.
- CRAWFORD, D. J. 2000. Plant macromolecular systematics in the past 50 years: one view. *Taxon* 49: 479-501.
- CRAWFORD, D.J. & E.B. SMITH. 1982. Allozyme variation in *Coreopsis nuecensoides* and *C. nuecensis* (Compositae), a progenitor-derivative species pair. *Evolution* 36: 379-386.
- CRAWFORD, D.J., R. WITKUS & T.F. STUESSY. 1987. Plant Evolution and Speciation on Oceanic Islands. In *Differentiation Patterns in Higher Plants*. K. M. Urbanska (ed), Academic Press. London: 183-199.
- CRAWFORD, D.J., M.E. MORT & J.K. ARCHIBALD. 2005. Biosystematics, chromosomes and molecular data: melding the old and the new. *Taxon* 54: 285-289.
- CRAWFORD, D.J., G.J. ANDERSON & G. BERNARDELLO, 2009. The reproductive biology of island plants. In *Biology Island Plant*. D. Bramwell (ed.). Cambridge University Press (en prensa).
- CRAWFORD, D.J., J.K. ARCHIBALD, A. SANTOS- GUERRA & M.E. MORT, 2006. Allozyme diversity within and divergence among species of *Tolpis* (Asteraceae-Lactuceae) in the Canary Islands: systematic, evolutionary, and biogeographical implications. *Amer.J.Bot.* 93: 656-664.
- CRAWFORD, D.J., E.B. SMITH, M.L. ROBERTS, M. BENKOWSK & M. HOFFMAN. 1990. Phylogenetic implications of differences in number of plastid phosphoglucose isomerase isozymes in North American *Coreopsis* (Asteraceae: Heliantheae: Coreopsidinae). *Amer. J. Bot.* 77: 54-63.
- CRAWFORD, D.J., J.K. ARCHIBALD, D. STOERMER, M.E. MORT, J.K. KELLY & A. SANTOS-GUERRA. 2008. A test of Baker's law: breeding systems and the radiation of *Tolpis* (Asteraceae) in the Canary Islands. *Int. J. Plant Sci.* 196: 782-791
- CRAWFORD, D.J., E. RUIZ, T.F. STUESSY, E. TEPE, P. AQUEVEQUE, F. GONZALES, R.J. JENSEN, G.J. ANDERSON, G. BERNARDELLO, C.M. BAEZA, U. SWENSON & O.M. SILVA, 2001. Allozyme diversity in endemic flowering plant species of the Juan Fernandez Archipelago, Chile: ecological and historical factors with implications for conservation. *Amer. J. Bot.* 88: 2195-203.
- CRISCI, J. 1977. Clasificación biológica: Naturaleza, objetivos, fundamentos. *Obra del Museo de La Plata*, T.III: 51-61.
- CRISCI, J. V. 2006a. One-dimensional dystematist: perils in a time of steady progress. *Syst.Bot.* 31: 217-221.
- CRISCI, J. V. 2006b. Making Taxonomy Visible. *Syst.Bot.* 31: 439-440.
- CRISCI, J. & M. F. LÓPEZ ARMENGOL. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la Taxonomía Numérica*. Monografía, 26, Ser. Biología. Programa de Monografías científicas. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, DC. 128 pp
- CRNOKRAK, P. & S.C.H. BARRETT. 2002. Perspective: purging the genetic load: a review of the experimental evidence. *Evolution* 56: 2347-2358.

- CRONBERG, N. 1996. Isozyme evidence of relationships within *Sphagnum* sect. *Acutifolia* (Sphagnaceae, Bryophyta). *Pl. Syst. Evol.* 203: 41-64.
- CRONQUIST, A. 1988. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. New York: The New York Botanical Garden. 555pp
- CRUDEN, R.W. 1977. Pollen-Ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- CRUDEN, R.W. 2000. Pollen grains: why so many?. In: *Pollen and Pollination*. A. Dafni, M. Hesse, & E. Pacini, (Eds): *Pl. Syst. Evol.* 222: 143-165.
- CRUDEN, R.W. 2009. Pollen grain size, stigma depth, and style length: the relationships revisited. *Pl. Syst. Evol.* 278: 223-238
- CRUDEN, R.W. & S.M. HERMANN-PARKER. 1977. Temporal dioecism: an alternative to dioecism? *Evolution* 31: 863-866.
- CULLEY, T.M., S.G. WELLER, A.K. SAKAI & A.E. RANKIN. 1999. Inbreeding depression and selfing rates in a self-compatible, hermaphroditic species, *Schiedea membranacea* (Caryophyllaceae). *Amer. J. Bot.* 86: 980-987.
- D'AMBROGIO, A. & D. MEDAN. 1993. Comportamiento reproductivo de *Colletia paradoxa* (Rhamnaceae). *Darwiniana* 1-4: 1-14.
- DAFNI, A. 1992. *Pollination Ecology. A practical approach*. New York: Irl Press. Oxford University Press. 250 pp
- DARWIN, C., 1876. *The effects of cross and self fertilization in the vegetable kingdom*. London. John Murray.
- DARWIN, C., 1877. *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. John Murray, London.
- DAVIDAR, P. & E.S. MORTON. 1986. The relationship between fruit crop sizes and fruit removal rates by birds. *Ecology* 67: 262-265.
- DE DALLA TORRE, C.G. & H. HARMS. 1963. *Genera Siphonogamarum ad Systema Englerianum conscripta*. Wiesbaden: Lipsiae: 181-192.
- DE LAGARDE, J. 1983. *Initiation à l'analyse des données*. Paris: Dunod. 158 pp.
- DE NETTANCOURT, D. 1977. *Incompatibility in Angiosperms. Vol 3 of the Series Monographs on Theoretical and Applied Genetics*, Springer-Verlag, Berlin.
- DE NETTANCOURT, D. 2001. *Incompatibility and incongruity in wild and cultivated plants*. Germany: Springer-Verlag. 322 pp.
- DEL ARCO AGUILAR, M.J. & O. RODRÍGUEZ DELGADO. 2003. Las comunidades vegetales de Gran Canaria. In: *Apuntes sobre Flora y Vegetación de Gran Canaria (Guía de la excursión geobotánica de las XIX Jornadas de Fitosociología y Simposio Internacional de la FIP 2003)*. RODRÍGUEZ DELGADO, O. (coord.). Cabildo de Gran Canaria. Medio Ambiente y Aguas: 71-134.
- DEL ARCO, M., M. SALAS, J. R. ACEBES GINOVÉS, M.C. MARRERO, J.A. REYES-BETANCORT & P.L. PÉREZ DE PAZ. 2002. Bioclimatology and climatophilous vegetation of Gran Canaria (Canary Islands). *Ann. Bot. Fennici* 39: 15-41.
- DEL CASTILLO, R. 1998. Fitness consequences of maternal and nonmaternal components of inbreeding in the gynodioecious *Phacelia dubia*. *Evolution* 52: 44-60.
- DENSLow, J. S. 1987. Fruit removal rates from aggregated and isolated bushes of the red elderberry, *Sambucus pubens*. *Can. J. Bot.* 65: 1229-1235.
- DERIEG, N.J., A. SANGAUMPHAI & L.P. BRUEDERLE, 2008. Genetic diversity and endemism in North American *Carex* section *Ceratocystis* (Cyperaceae). *Amer. J. Bot.* 95: 1287-1296.
- DEVLIN, B. & A.G. STEPHENSON. 1984. Factors that influence the duration of the staminate and pistillate phases of *Lobelia cardinalis* flowers. *Botanical Gazette* 145: 323-328.
- DEVLIN, B., J. CLEGG & N.C. ELLSTRAND. 1992. The effect of flower production on male reproductive success in wild radish populations. *Evolution* 46: 1030-1042.
- DÍEZ DAPENA, M.J., 1987. Brassicaceae. In: *Atlas Polínico de Andalucía Occidental*. Valdés, B., M.J. Díez Dapena & I. Fernández (eds). Sevilla: Instituto de Desarrollo regional de la Universidad de Sevilla: 154-158.
- DIGGLE, P.K., 1999. Heteroblasty and the evolution of flowering phenologies. *Int. J. Plant Sci.* 160: S123-S134.
- DIGGLE, P.K., 2003. Architectural effects on floral form and function: a review. In *Deep Morphology. Towards a renaissance of morphology in plant systematics*. Stuessy, T. F., V. Mayer & E. Hörandl (eds.), A.R.G. Gantner Verlag K.G. Ruggell, Liechtenstein: 63-80
- DILCHER, D. L. 2001. Paleobotany: some aspects of non-flowering and flowering plant evolution. *Taxon* 50: 697-711.
- DOBES, C.H., T. MITCHELL-OLDS & M.A. KOCH. 2004. Extensive chloroplast haplotype variation indicates Pleistocene hybridization and radiation of North American *Arabis drummondii*, *A. divaricata*, and *A. holboellii* (Brassicaceae). *Mol. Ecology* 13: 349-370.
- DOBZHANSKY, T., F.J. AYALA, G.L. STEBBINS & J.W. VALENTINE, 1980. *Evolución*. Ed. Omega. Barcelona. 558 pp.
- DOLAN, R. W. 1995. The rare, serpentine endemic *Streptanthus morrisonii* (Brassicaceae) species complex, revisited using isozyme analysis. *Syst. Bot.* 20: 338-346.
- DONOHUE, K. 1998. Effects of inbreeding on traits that influence dispersal and progeny density in *Cakile edentula* var. *lacustris* (Brassicaceae). *Amer. J. Bot.* 85: 661-668.
- 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*: 167-195. Systematics Association. Clarendon Press. Oxford.
- DOYLE, J.A. & P.K. ENDRESS. 2000. Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: comparison and combination with molecular data. *Int. J. Plant Sci.* 161: S121-S153.
- DREYER, L.L. & A.E. VAN WYK, 1998. Aberrant pollen in southern African *Oxalis* (Oxalidaceae). *Grana* 37: 337-342.
- DUDASH, M.R. 1990. Relative fitness of selfed and outcrossed progeny in a self-compatible, protandrous species, *Sabatia angularis* L. (Gentianaceae): a comparison in three environments. *Evolution* 44: 1129-1139.
- DUDASH, M.R. & C.B. FENSTER. 2001. The role of breeding system and inbreeding depression in the maintenance of an outcrossing mating strategy in *Silene virginica* (Caryophyllaceae). *Amer. J. Bot.* 88: 1953-59.
- DUPONT, Y.L. 2000. Adaptive radiation in the Canarian island community of *Echium* (Boraginaceae) and their pollinating bees (Apoidea). *Appendix 1*: 1-2.
- 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. *Int. J. Plant Sci.* 165: 377-386.
- DUPONT, Y.L. & J.M. OLESEN, 2006. Andromonoecy and buzz pollination in *Solanum* species (Solanaceae) endemic to the Canary Islands. *Anal. J. Bot. Madrid* 63: 63-66.
- DUPONT, Y.L., D.M. HANSEN, & J.M. OLESEN, 2003. Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. *Ecography* 26: 301-310.
- DURÁN ALTISENT, J.M. & F. PÉREZ GARCÍA, 1984. Aspectos fisiológicos de la germinación de semillas. E.T.S. de Ingenieros Agrónomos de la Universidad Politécnica de Madrid.
- DURAN, K.L., T.K. LOWREY, R.R. PARMENTER & P.O. LEWIS, 2005. Genetic diversity in Chihuahuan Desert populations of creosotebush (Zygophyllaceae: *Larrea tridentata*). *Amer. J. Bot.* 92: 752-760.
- DYTHAM, C. 2003. *Choosing and using statistics. A Biologist's Guide*. Oxford.: Blackwell Publishing. 248 pp
- ECKERT, C.G. & S.C.H. BARRETT. 1994. Inbreeding depression in partially self-fertilizing *Decodon verticillatus* (Lythraceae): population-genetic and experimental analyses. *Evolution* 8: 952-964.
- EHLERS, B.K. & H.Æ. PEDERSEN. 2000. Genetic variation in three species of *Epipactis* (Orchidaceae): geographic scale and evolutionary inferences. *Biol. J. Linn. Soc.* 69: 411-430.
- EHRENDORFER, F. 1979. Reproductive Biology in Island Plants. In *Plants and Islands*. D. Bramwell (ed.), Academic Press. London: 293-306.
- EHRENDORFER, F., R. SAMUEL & W. PINSKER. 1996. Enzyme analysis of genetic variation and relationships in diploid and polyploid taxa of *Galium* (Rubiaceae). *Pl. Syst. Evol.* 202: 121-135.
- ELGAR, M.A. & D. CLODE. 2001. Inbreeding and extinction in island populations: a cautionary note. *Cons. Biology* 15: 284-286.
- ELLEMAN, C.J. & H.G. DICKINSON. 1994. Pollen-stigma interaction during sporophytic self-incompatibility in *Brassica oleracea*. In *Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants*. Williams, E.G., A.E. Clarke & R.B. Knox (eds). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 67-87.
- ENDRESS, P. K. 1992. Evolution and floral diversity: the phylogenetic surroundings of *Arabidopsis* and *Antirrhinum*. *Int. J. Plant Sci.* 153: S-196-S-122.

## Bibliografía

- ENDRESS, P. K. 1994. *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. Cambridge: Cambridge University Press. 511 pp.
- ENDRESS, P. K. 1999. Symmetry in flowers: diversity and evolution. *Int. J. Plant Sci.* 160: S3-S23.
- ENDRESS, P. K. 2003. What should a "complete" morphological phylogenetic analysis entail? In *Deep Morphology. Towards a renaissance of morphology in plant systematics*. T. F. Stuessy, Mayer V. & E. Hörandl eds, 131-64. Ruggell, Liechtenstein: A.R.G. Gantner Verlag K.G.
- ENDRESS, P.K., & D.H. LORENCE. 2004. Heteodichogamy of a novel type in *Hernandia* (Hernandiaceae) and its structural basis. *Int. J. Plant Sci.* 165: 753-763.
- ENDRESS, P. K., R. BASS, and M. GREGORY. 2000. Systematic plant morphology and anatomy- 50 years of progress. *Taxon* 49: 401-34.
- ERDTMAN, G. 1969. *Handbook of Palynology*. Copenhagen. Munksgaard. 486 pp.
- ERDTMAN, G., 1971. *Pollen morphology and plant taxonomy Angiosperms. An introduction to Palynology I* (2<sup>a</sup> edition). Hafner Publishing Company. New York. 539 pp.
- ERICKSON, D.L. & J.L. HAMRICK, 2003. Genetic and clonal diversity for *Myrica cerifera* along a spatiotemporal island chronosequence. *Heredity* 90: 25-32.
- ESCHMANN-GRUPE, G., B. NEUFFER & H. HURKA. 2004. Extent and structure of genetic variation in two colonising *Diplotaxis* species (Brassicaceae) with contrasting breeding systems. *Pl.Syst.Evol.* 244: 31-43.
- EUNIS DATABASE 2. 2005. European Nature Information System Database version 2. <http://eunis.eea.eu.int>
- EVANS, M.E.K., R. W. DOLAN, E.S. MENGES & D.R. GORDON. 2000. Genetic diversity and reproductive biology in *Warea carteri* (Brassicaceae), a narrowly endemic Florida scrub annual. *Amer.J.Bot.* 87: 372-381.
- EVERITT, B.S., & G. DUNN. 2001. *Applied Multivariate Data Analysis*. New York: Oxford University Press. 342 pp.
- FAEGRI, K., & L. VAN DER PIJL. 1971. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press. Oxford.
- FAEGRI, K., & L. VAN DER PIJL. 1979. The principles of pollination ecology, third revised edition. 244 pp. Pergamon Press. Oxford.
- FAIRFIELD, K.N., M.E. MORT & A. SANTOS GUERRA. 2004. Phylogenetics and evolution of the Macaronesian members of the genus *Aichryson* (Crassulaceae) inferred from nuclear and chloroplast sequence data. *Pl.Syst.Evol.* 248: 71-83.
- FALK, D.A. & K.E. HOLSINGER (eds.) 1991. *Genetics and Conservation of Rare Plants*. New York: Oxford University Press, Inc. 289 pp
- FARRIS, J. S. 1972. Estimating phylogenetic trees from distance matrices. *Amer. Natur.* 106:645-668.
- FEBLES, R. 1986. Análisis cariotípico del género *Carlina* L. (Compositae) en las islas Canarias. *Bot.Macaronesia* (1984) 12-13: 87-96.
- FEBLES, R. 1989. Estudios en la Flora Macaronésica: algunos números de cromosomas. VI. *Bot.Macaronesia* 17: 57-76.
- FEBLES, R., A.M. FERNÁNDEZ-PERALTA & J.J. GONZÁLEZ-AGUILERA. 1989a. Análisis cariotípico de las especies endémicas del género *Tanacetum* L. (Anthemideae-Asteraceae). *Bot. Macaronésica* 18: 59-68.
- FEBLES, R., A.M. FERNÁNDEZ-PERALTA & J.J. GONZÁLEZ-AGUILERA. 1989b. Análisis cariotípico de los géneros *Gonospermum* Less y *Lugoa* DC (Asteraceae-Anthemideae). *Bot. Macaronésica* 17: 77-91.
- FEBLES, R. 1990. Análisis citogenético y evolutivo en las especies endémicas de los géneros *Gonospermum* Less., *Lugoa* DC. y *Tanacetum* L. (Compositae: Anthemideae) de las islas Canarias. Tesis Doctoral (unp.) Facultad de Biología. Universidad Autónoma de Madrid. 454 pp.
- FEBLES, R., & J. PÉREZ DE PAZ. 2005. Sistemas de reproducción y biodiversidad Macaronésica. II. Síndromes florales, dicogamia y otros componentes filogenéticos de diversidad. *VIII Simposio de La Asociación Iberomacaronésica de Jardines Botánicos*.
- FEBLES R., O. FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. PÉREZ DE PAZ, and M. OLANGUA CORRAL. 2006a. La Flor: micro-marcadores y heteromorfismos. Elementos del Banco: especies, poblaciones naturales y muestreo. Almacenamiento de material, metodología, técnicas de observación y captación de imágenes. *Jornadas Red de Bancos de Biodiversidad en la Flora Macaronésica (BIOMABANC)*. Las Palmas G.C.
- FEBLES R., M. OLANGUA CORRAL & O. PÉREZ DE PAZ J. FERNÁNDEZ-PALACIOS. 2006b. Fruto, semillas y reproducción asexual (apomixia): micro-marcadores de eficacia reproductiva. Muestreo, almacenamiento de material y captación de imágenes. *Jornadas Red de Bancos de Biodiversidad en la Flora Macaronésica (BIOMABANC)*. Las Palmas G.C.
- FERGUSON, I.K., 1980. The pollen morphology of *Ceratonia* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Kew Bulletin* 35: 273-277.
- FERGUSON, J. W. H. 2002. On the use of genetic divergence for identifying species. *Biol.J.Linn.Soc.* 75: 509-516.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, Á. & M. MARRERO GÓMEZ. 2000. Conservación de recursos genéticos vegetales del monteverde canario. *Invest.Agrar., Sist. y Recur. For.* fuera de serie nº 2: 185-208.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. & A. DE LOS SANTOS. 1996. *Ecología de las Islas Canarias. Muestreo y análisis de poblaciones y comunidades*. Santa Cruz de La Palma: Sociedad La Cosmológica. 390 pp.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. & J.L. MARTÍN ESQUIVEL. 2001. Las islas como experimento de laboratorio. in *Naturaleza de las islas Canarias. Ecología y Conservación*. J.M. Fernández-Palacios & J.L. Martín Esquivel (eds), Turquesa ediciones. España. 39-44
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. & E. DIAS. 2001. Marco biogeográfico macaronésico. in: *Naturaleza de las islas Canarias. Ecología y Conservación*. Fernández-Palacios, J.M. & J.L. Martín Esquivel (Eds.), Turquesa ediciones. España: 45-52.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O. 2003. *Parolinia filifolia* Kunkel. in *Altas y Libro Rojo de la Flora vascular Amenazada de España*. 1<sup>a</sup> ed., Bañares Baudet, A., G. Blanca, J. Güemes, J.C. Moreno, S. Ortiz (eds.), Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid: 806-807.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O., J. PÉREZ DE PAZ & R. FEBLES. 2002a. Biología reproductiva del género endémico canario, *Parolinia* Webb (Cruciferae). *1<sup>o</sup> Congreso De Biología De La Conservación De Plantas (Libro De Resúmenes)*: 67.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O., B. VILCHES NAVARRETE & C. ORTEGA, 2003a. *Parolinia platypetala* Kunkel. in *Altas y Libro Rojo de la Flora vascular Amenazada de España*. 1<sup>a</sup> ed., Bañares Baudet, A., G. Blanca, J. Güemes, J. C. Moreno, S. Ortiz (eds.), Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid: 430-431.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O., B. VILCHES NAVARRETE & C. ORTEGA, 2003b. *Parolinia glabriuscula* Montelongo & Bramwell. in *Altas y Libro Rojo de la Flora vascular Amenazada de España*. 1<sup>a</sup> ed., Bañares Baudet, G. Blanca, J. Güemes, J. C. Moreno, S. Ortiz S. (eds.), Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid: 428-429.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O., J. PÉREZ DE PAZ & R. FEBLES, 2005a. Micro-marcadores de biodiversidad morfológico-reproductiva y sistemas de cruzamiento en el género canario *Parolinia* WEBB (Brassicaceae). *2<sup>o</sup> Congreso De Biología De La Conservación De Plantas (Libro De Resúmenes)*.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O., J. PÉREZ DE PAZ & R. FEBLES, 2005b. Morphological-reproductive biodiversity micromarkers in the Canarian endemic genus *Parolinia* Webb (Brassicaceae). *XVII International Botanical Congress (Libro De Resúmenes)*: 458.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O., J. PÉREZ DE PAZ & R. FEBLES. 2008. Ciclo vital, fenología floral y dicogamia de *Parolinia glabriuscula* P. platypetala (Brassicaceae: Matthioleae) dos endemismos de Gran Canaria. *Bot. Macaronésica* 17-55.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS O., J. PÉREZ DE PAZ & R. FEBLES, 2008. Polimorfismos y series polínicas intra-florales en el género canario *Parolinia* (Matthioleae-Brassicaceae) en relación al número cromosómico y duplicaciones genéticas. *XVI Internacional A.P.L.E Symposium of Palynology (Libro De Resúmenes)*: 117.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O., R. FEBLES, J. PÉREZ DE PAZ & J. CAUJAPÉ-CASTELLS, 2002b. Biodiversidad genética del género endémico canario, *Parolinia* Webb (Cruciferae). *1<sup>o</sup> Congreso De Biología De La Conservación De Plantas (Libro De Resúmenes)*: 89.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, O., J. PÉREZ DE PAZ, R. FEBLES & J. CAUJAPÉ-CASTELLS, 2004. Diversidad genética en *Parolinia*: *P.glabriuscula* y *P.platypetala* (Brassicaceae: Matthioleae). *Bot. Macaronésica* 25: 147-64.
- 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. Macaronésica* 26 (2006): 19-54.
- FERRER, M.M. & S.V. GOOD-AVILA. 2007. Macrophylogenetic analyses of the gain and loss of self-incompatibility in the Asteraceae. *New Phytologist* 173: 401-414.
- FIGUEIREDO GOULART, M., J.P. LEMOS FILHO & M.B. LOVATO. 2005. Phenological variation within and among populations of *Plathyenia reticulata* in Brazilian Cerrado, the Atlantic forest and transitional sites. *Ann.Bot.* 96: 445-455.
- FONT QUER, P., 1993.- Diccionario de Botánica. Ed. Labor S.A. Barcelona.



- FORD, B.A., D.A.R. McQUEEN, J.R. STARR & R.F. C. NACZI. 1998a. The impact of species-specific traits and phylogenetic relatedness on allozyme diversity in *Carex* sect. *Phyllostachys* (Cyperaceae). *Pl.Syst.Evol.* 212: 13-29.
- FORD, B.A., J.R. STARR, D.A. R. McQUEEN & R. F. C. NACZI. 1998b. Relationships among species in *Carex* sect. *Phyllostachys* (Cyperaceae) based on allozyme divergence. *Pl.Syst.Evol.* 212: 31-51.
- FORFANG, A.-S., & J.M. OLESEN, 1998. Male-biased sex ratio and promiscuous pollination in the dioecious island tree *Laurus azorica* (Lauraceae). *Pl.Syst.Evol.* 212: 143-157.
- FOX, C. W. 2005. Problems in measuring among-family variation in inbreeding depression. *Amer.J. Bot.* 92: 1929-1932.
- FRANCESCHINELLI, E.V. & K.S. BAWA, 2000. The effect of ecological factors on the mating system of a South American shrub species (*Helicteres brevispira*). *Heredity* 84: 116-123.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., 1996. *Curso "Métodos para la Sistemática Molecular de Plantas"*. Jardín Botánico Canario "Viera y Clavijo".
- FRANCISCO-ORTEGA, J., M.T. JACKSON, J.P. CATTY & B.V. FORD-LLOYD. 1992. Genetic diversity in the *Chamaecytisus proliferus* complex (Fabaceae: Genisteae) in the Canary Islands in relation to *in situ* conservation. *Gen.Res.Crop.Evol.* 39: 149-158.
- 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). *Syst.Bot.* 20: 413-422.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., D.J. CRAWFORD, A. SANTOS-GUERRA & J.A. CARVALHO. 1996. Isozyme differentiation in the endemic genus *Argyranthemum* (Asteraceae: Anthemideae) in the Macaronesian Islands. *Pl.Syst.Evol.* 202: 137-152.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., D.J. CRAWFORD, A. SANTOS-GUERRA & R.K. JANSEN. 1997a. Origin and Evolution of *Argyranthemum* (Asteraceae: Anthemideae) in Macaronesia. in *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*. 1ª ed., T. J. Givnish & K. J. Sytsma (eds.), 407-31. USA: Cambridge University Press.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., A. SANTOS-GUERRA, A. HINES & R.K. JANSEN. 1997b. Molecular evidence for a Mediterranean origin of the Macaronesian endemic genus *Argyranthemum*. *Amer.J.Bot.* 84: 1595-1613.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., A. SANTOS-GUERRA, S.-C. KIM & D.J. CRAWFORD, 2000. Plant genetic diversity in the Canary Islands: a conservation perspective. *Amer.J.Bot.* 87: 909-919.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., J. FUERTES-AGUILAR, C. GÓMEZ-CAMPO, A. SANTOS-GUERRA & R.K. JANSEN. 1999a. Internal transcribed spacer sequence phylogeny of *Crambe* L. (Brassicaceae): molecular data reveal two old world disjunctions. *Mol.Phyl.Evol.* 11: 361-380.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., L.R. GOERTZEN, A. SANTOS GUERRA, A. BENABID & R.K. JANSEN. 1999b. Molecular Systematics of the *Asteriscus* Alliance (Asteraceae: Inuleae) I: Evidence from Internal Transcribed Spacers of Nuclear Ribosomal DNA. *Syst.Bot.* 24: 249-66.
- FRANCISCO ORTEGA, J., P. SEON- JOO, A. SANTOS GUERRA, A. BENABID & R.K JANSEN. 2001. Origin and evolution of the endemic Macaronesian Inuleae (Asteraceae): evidence from the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA. *Biol.J.Linn.Soc.* 72: 77-97.
- FRANCISCO-ORTEGA, J., J. FUERTES-AGUILAR, S-C KIM, A. SANTOS-GUERRA, D.J CRAWFORD & R.K. JANSEN. 2002. Phylogeny of the Macaronesian endemic *Crambe* sect. *Dendrocrambe* (Brassicaceae) based on internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA. *Amer.J.Bot.* 89: 1984-1990.
- FRANKEL, O.H., A.H.D. BROWN & J.J. BURDON. 1995. *The Conservation of Plant Biodiversity*. Great Britain: Cambridge University Press. 299 pp.
- FRANKHAM, R. 1997. Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity* 78: 311-327.
- FRANKHAM, R. 1998. Inbreeding and Extinction: island populations. *Cons.Biology* 12: 665-675.
- FU, Y.-B., G. NAMKOONG & J.E. CARLSON. 1998. Comparison of breeding strategies for purging inbreeding depression via simulation. *Cons.Biology* 12: 856-864.
- 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: 211-223.
- FURNESS, C.A., P.J. RUDALL, 1999. Inaperturate pollen in monocotyledons. *Int. J. Plant Sci.* 160: 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.
- GALINDO VILLARDON, M. P. 1984. *Exposición intuitiva de métodos estadísticos*. Salamanca: Gráficas Varona. 854pp.
- GANDERS, F. R. 1979. The biology of heterostyly. *New Zeal.J.Bot.* 17: 607-635.
- GARCÍA GALLO, A. & W. WILDPRET DE LA TORRE. 1996. *Parolinia intermedia* Svent. & Bramwell (Brassicaceae) In: *Libro Rojo de especies vegetales amenazadas de las Islas Canarias*. 1ª ed., Gómez-Campo, C. & colaboradores (eds.), Viceconsejería de Medio Ambiente: 478-479.
- GARCÍA-VERDUGO, C., J. A. BERMEJO DOMÍNGUEZ, R. RUBIO DE CASAS, E. PÉREZ-CORONA, E. MANRIQUE, C. GRANADO-YELA, L. BALAGUER, and P. VARGAS. 2007. ¿Al acebuche no hay madera que lo luche: diversidad genética y distribución actual de *Olea europaea* subsp. *guanchica* Vargas et al. *III Congreso de Biología de la Conservación de Plantas (Libro de Resúmenes)*: 58.
- GARNATJE, T., A. SUSANNA & R. MESSEGUER. 1998. Isozyme studies in the genus *Cheirolophus* (Asteraceae: Cardueae - Centaureinae) in the Iberian Peninsula, North Africa and the Canary Islands. *Pl.Syst.Evol.* 213: 57-70.
- GARNOCK-JONES, P. J. 1991. Gender dimorphism in *Cheesmania wallii* (Brassicaceae). *New Zeal.J.Bot.* 29: 87-90.
- GASCUEL, O. 1997. Concerning the NJ algorithm and its unweighted version, UNJ. In: *Mathematical hierarchies and biology*. B. Mirkin, F.R. McMorris, F.S. Roberts, & A. Rzhetsky (eds.). DIMACS series in discrete mathematics and theoretical computer science, Vol. American Mathematical Society, Providence, R.I. Pp. 149-170.
- GIBBS, P. E. 1986. Do homomorphic and heteromorphic self-incompatibility systems have the same sporophytic mechanism? *Pl.Syst.Evol.* 154: 285-323.
- GIBBS, P.E. 1988. Self- Incompatibility mechanisms in flowering plants: some complications and clarifications. *Lagascalia* 15 (Extra): 17-28.
- GIBBS, P.E. 1997. Curso de Doctorado: Biología Reproductiva: Cruzamientos e Incompatibilidad en Angiospermas. Universidad de Las Palmas G.C.
- GIBBS, P.E. & M. B. BIANCHI. 1999. Does late-acting self-incompatibility (LSI) show family clustering? Two more species of Bignoniaceae with LSI: *Dolichandra cynanchoides* and *Tabebuia nodosa*. *Ann.Bot.* 84: 449-457.
- GIBBS, P.E. & S. TALAVERA. 2001. Breeding system studies with three species of *Anagallis* (Primulaceae): self-incompatibility and reduced female fertility in *A. monelli* L. *Ann.Bot.* 88: 139-144.
- GIBSON, J.P., 2001. Ecological and genetic comparison between ray and disc achene pools of the heteromorphic species *Prionopsis ciliata* (Asteraceae). *Int. J. Plant Sci.* 162: 137-45.
- GIBSON, J.P., S.A. RICE & C.M. STUCKE, 2008. Comparison of population genetic diversity between a rare, narrowly distributed species and a common, widespread species of *Alnus* (Betulaceae). *Amer.J.Bot.* 95: 588-596.
- GITZENDANNER, M.A. & P.S. SOLTIS. 2000. Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners. *Amer. J. Bot.* 87: 783-792.
- GIVNISH, T.J. 1997. Adaptive radiation and molecular systematics: issues and approaches. In: *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*. 1ª ed. T. J. Givnish & K. J. Sytsma (eds), Cambridge University Press USA: 1-54.
- GIVNISH, T.J. 1998. Adaptive Plant Evolution on Islands: classical patterns, molecular data, new insights. In: *Evolution on Islands*. P.R. Grant (ed), Oxford University Press. Oxford. 281-304
- GIVNISH, T. J. 2003. How a better understanding of adaptations can yield better use of morphology in plant systematics: toward Eco-Evo-Devo. In *Deep Morphology. Towards a renaissance of morphology in plant systematics*. T. F. Stuessy, Mayer V. & E. Hörandl eds, 273-95. Ruggell, Liechtenstein: A.R.G. Gantner Verlag K.G.
- GLEISSBERG, S. 2003. Comparative morphology in relation to molecular genetics and phylogenetic systematics . In *Deep Morphology. Towards a renaissance of morphology in plant systematics*. T. F. Stuessy, Mayer V. & E. Hörandl eds, 107-15. Ruggell, Liechtenstein: A.R.G. Gantner Verlag K.G.
- GODT, M.J.W. & J.L. HAMRICK. 1999. Genetic divergence among infraspecific taxa of *Sarracenia purpurea*. *Syst.Bot* 23: 427-438.
- GOERTZEN, L.R., J. FRANCISCO ORTEGA, A. SANTOS-GUERRA, J.P. MOWER, C.R. LINDER & R.K. JANSEN. 2002. Molecular systematics of the *Asteriscus* Alliance (Asteraceae:Inuleae) II: combined nuclear and Chloroplast data. *Syst.Bot.* 27: 815-823.

## Bibliografía

- GÓMEZ, J.M. 1996. Predispersal reproductive ecology of an arid land crucifer, *Moricandia moricandioides*: effect of mammal herbivory on seed production. *J.Arid Envir.*: 425-437.
- GÓMEZ, J.M., & R. ZAMORA. 1996. Wind pollination in high-mountain populations of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Amer.J.Bot.* 83, no. 5: 580-585.
- GÓMEZ, J.M. & R. ZAMORA. 2003. Factors affecting intrafruit pattern of ovule abortion and seed production in *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Pl.Syst.Evol.* 239: 215-29.
- GÓMEZ, J.M., F. PEFFETTI & J. P. MARTÍNEZ CAMACHO. 2005. Natural selection on flower shape and the evolution of zygomorphy in *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae). *XVII International Botanical Congress (Libro De Resúmenes)*: 458.
- GÓMEZ-CAMPO, C. 2003. Morphological characterisation of *Eruca vesicaria* (Cruciferae) germplasm. *Bocconea* 16: 615-624.
- GÓMEZ-CAMPO, C. & COLABORADORES. 1996. *Libro Rojo de especies vegetales amenazadas de las Islas Canarias*. Viceconsejería de Medio Ambiente. Consejería de Política Territorial. Gobierno de Canarias. 663 pp
- GÓMEZ-CAMPO, C., J.M. HERRANZ-SANZ & F. MONTERO-RIQUELME. 2001. The genus *Coincya* Rouy (Cruciferae) in south-central Spain revisited: a morphometric analysis of population structure. *Bot.J.Linn.Soc.* 135: 125-35.
- GONZÁLEZ FERNÁNDEZ DE CASTRO, A., J.C. MORENO SAIZ & J. FUERTES AGUILAR. 2007. Biología reproductiva de un paleoendemismo ornitófilo tinereño. *III Congreso De Biología De La Conservación De Plantas (Libro De Resúmenes)*: 80.
- GONZÁLEZ PÉREZ, M. A., J. CAUJAPÉ- CASTELLS & P. A. SOSA, 2004a. Allozyme variation and structure of the Canarian endemic palm tree *Phoenix canariensis* (Arecaceae): implications for conservation. *Heredity* 93: 307-315.
- GONZÁLEZ PÉREZ, M.A., J. CAUJAPÉ- CASTELLS & P.A. SOSA, 2004b. Molecular evidence of hybridisation between the endemic *Phoenix canariensis* and the widespread *P. dactylifera* with random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers. *Pl.Syst.Evol.* 247: 165-175.
- GONZÁLEZ-PÉREZ, M.A., M.D. LLEDÓ, M.F. FAY, C. LEXER & P.A. SOSA, 2004c. Isolation and characterization of microsatellite loci in *Bencomia exstipulata* and *B. caudata* (Rosaceae). *Mol. Ecology Notes* 4: 130-132.
- GONZÁLEZ PÉREZ, M.A., P.A. SOSA, E. RIVERO, E.A. GONZÁLEZ-GONZÁLEZ & A. NARANJO, 2008a. Molecular markers reveal no genetic differentiation between *Myrica rivas-martinezii* and *M. faya* (Myricaceae). *Ann.Bot.* 103: 79-86.
- GONZÁLEZ PÉREZ, M.A., P.A. SOSA, E.A. GONZÁLEZ-GONZÁLEZ, A. BAÑARES, M. MARRERO, E. CARQUÉ & M. POLIFRONE, 2008b. *Gnaphalium teydeum* and *Gnaphalium luteo-album*: two taxa of the Canary Islands with different genetic histories . *Pl.Syst.Evol.* 276: 36-49.
- GOODELL, K., D.R. ELAM, J.D. NASON & N.C. ELLSTRAND. 1997. Gene Flow among small populations of a self-incompatible plant: an interaction between demography and genetics. *Amer.J.Bot.* 84: 1362-1371.
- GOODSON, B.E., A. SANTOS-GUERRA & R.K. JANSEN. 2006. Molecular systematics of *Descurainia* (Brassicaceae) in the Canary Islands: biogeographic and taxonomic implications. *Taxon* 55: 671-682.
- GOTTLIEB, L. D. 1977. Electrophoretic evidence and plant systematics. *Ann.Missouri Bot. Gard.* 64: 161-80.
- GOTTLIEB, L.D. 1984. Isozyme evidence and problem solving in plant systematics. In: *Plant Biosystematics*. 1ª ed., Grant, W. F. (ed) Academic Press Canadá. Canadá: 343-57.
- GOTTLIEB, L. D. 1987. Phosphoglucomutase and isocitrate dehydrogenase gene duplications in *Layia* (Compositae). *Amer. J. Bot.* 74 (1): 9-15.
- GRAFCAN, 2008. Cartografía básica. Gobierno Autónomo de Canarias.
- GRANADO-YELA, C., L. BALAGUER NÚÑEZ, C. GRACÍA-VERDUGO, P. VARGAS, E. PÉREZ CORONA, E. MARQUIQUE-REOL & M. MÉNDEZ, 2007. Estudio de la expresión sexual y conservación del acebuchillo canario. *III Congreso De Biología De La Conservación De Plantas (Libro De Resúmenes)*: 81.
- GRANT, P.R. 1998. Evolution on Islands: Epilogue and Questions. In: *Evolution on Islands*. P.R Grant (ed), Oxford University Press. Oxford: 305-319.
- GREENE, C.W. 1978. A nomarsky interference study of megasporogenesis and megagametogenesis in *Smelowskia calycina* (Cruciferae). *Amer.J.Bot.* 65: 353-58.
- GRIFFIN, S.R. & S.C.H. BARRETT. 2004. Genetic variation in *Trillium erectum* (Melanthiaceae), a widespread forest herb in eastern North America. *Can. J. Bot.* 82: 316-321.
- GRIFFIN, S.R., K. MAVRAGANIS & C.G. ECKERT. 2000. Experimental analysis of protogyny in *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae). *Amer.J.Bot.* 87: 1246-1256.
- GRIFFITH, D.A. 1987. Spatial autocorrelation: a primer. Washington. DC. Association of American Geographers.
- GRIFFITH, C., E. KIM & K. DONOHUE. 2004. Life-history variation and adaptation in the historically mobile plant *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) in North America. *Amer.J.Bot.* 91: 837-849.
- GUITIÁN, J., P. GUITIÁN & L. NAVARRO. 1996. Fruit set, fruit reduction, and fruiting strategy in *Cornus sanguinea* (Cornaceae). *Amer.J.Bot.* 83: 744-748.
- GUREVITCH, J., D.R. TAUB, T. C. MORTON, P.L. GOMEZ & I.-N. WANG. 1996. Competition and genetic background in a rapid-cycling cultivar of *Brassica rapa* (Brassicaceae). *Amer.J.Bot.* 83: 932-938.
- GUZMÁN, D. & P. VARGAS. 2005. Systematics, character evolution, and biogeography of *Cistus* L. (Cistaceae) based on ITS, *trnL-trnF*, and *matK* sequences. *Mol.Phyl.Evol.* 37: 644-660.
- HALL, J. C, K.J. SYTSMA & H.H. ILLIS, 2002. Phylogeny of Capparaceae and Brassicaceae based on chloroplast sequence data. *Amer.J. Bot.* 89: 1826-1842.
- HALL, P., L.C. ORRELL & K.S. BAWA. 1994. Genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Carapa gualanensis* (Meliaceae). *Amer.J.Bot.* 81: 1104-1111.
- HAMILTON, M.B. & T. MITCHELL-OLDS. 1994. The mating system and relative performance of selfed and outcrossed progeny in *Arabis fecunda* (Brassicaceae). *Amer.J.Bot.* 81: 1252-1256.
- HAMRICK, J.L. 1987. Gene flow and distribution of genetic variation in plant populations. In: *Differentiation Patterns in Higher Plants*. K. M. Urbanska, (ed) Academic Press. 53-67
- HAMRICK, J.L., & M.J.W. GODT. 1989. Allozyme diversity in plant species. In: *Plant Population Genetics, Breeding and Germplasm Resources*. A.H.D. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler, and B.S. Weir (eds), Sinauer Associates Inc. M.A. Sunderland 43-63.
- HAMRICK, J.L. & M.J.W. GODT. 1996. Conservation Genetic of Endemic Plant Species. In: *Conservation Genetic: Case Histories from Nature*. 1ª ed. Avise J.C. & J. L. Hamrick (eds). Madrid, London, Paris, New York: Chapman & Hall. 281-304
- HAMRICK, J.L., & M.J.W. GODT. 1997. Effects of Life History Traits on Genetic Diversity in plant species. in *Plant Life Histories: Ecology, Phylogeny and Evolution*. J. Silvertown, M Franco & J.L. Harper (eds), Cambridge University Press. U.K., USA, Australia 102-118.
- HAMRICK, J.L., Y.B. LINHART & J.B. MITTON, 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 173-200.
- HAMRICK, J.L., M.J.W. GODT, D.A. MURAWSKI & M.D. LOVELESS. 1991. Correlations between species traits and allozyme diversity: implications for Cons.Biology. in *"Genetics and conservation of rare plants"*. Falk, D.A. & Holsinger, K.E. (eds), Oxford University Press, Inc. New York: 75-86.
- HANSEN, A. & P. SUNDING. 1993. *Flora of Macaronesia. Checklist. Sommerfeltia* 17. 259 pp
- HANSEN MACHIN, A. 1993a. El relieve construido por las estructuras volcánicas (I y II). In: *Geografía de Canarias*. Vol.I. Editorial Prensa Ibérica, S.A.:37-68.
- HANSEN MACHÍN, A., 1993b.- *Bandama. Paisaje y evolución*. 1ª edición. Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria. Área de Política Territorial, Arquitectura, Medio Ambiente y Vivienda. 127 pp.
- HARDER, L.D., C.Y. JORDAN, W.E. GROSS & M.B. ROUTLEY. 2004. Beyond floricism: The pollination function of inflorescences. *Pl. Spec. Biol.* 19: 137-148.
- HARLEY,M.M., 2004. Triparturate pollen in the monocotyledons: configuration and conjectures. *Plant Systematics and Evolution* 75 (1-2): 75-122..
- HARTL, D.L. & A.G. CLARK, 1989. *Principles of population genetics*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts. 682 pp.
- HATAKEYAMA, K., M. WATANABE, T. TAKASAKI, K. OJIMA & K. HINATA. 1998. Dominance relationships between S-alleles in self-incompatible

- Brassica campestris* L. *Heredity* 80: 241-247.
- HEDGE, I.C. 1976. A systematic and geographical survey of the old world Cruciferae. In: *The Biology and Chemistry of the Cruciferae*. Vaughan, J. G., A. J. Macleod & B. M. G. Jones (eds). Londres: Academic Press: 1-45.
- HELENURM, K. 2003. Genetic diversity in the rare, insular endemic *Sibara filifolia* (Brassicaceae). *Madroño* 50: 181-186.
- HELENURM, K., & S.C.H. BARRETT. 1987. The reproductive biology of boreal forest herbs. II. Phenology of flowering and fruiting. *Can. J. Bot.* 65: 2047-2056.
- HENDERSON, A., B. FISCHER, A. SCARIOT, M.A. WHITAKER PACHECO & R. PARDINI. 2000. Flowering phenology of a palm community in a central Amazon forest. *Brittonia* 52: 149-159.
- HENDERSON, A.J. 2004. A multivariate analysis of *Hyospathe* (Palmae). *Amer.J.Bot.* 91: 953-965.
- HENDERSON, A.J. 2005. The Methods of Herbarium Taxonomy. *Syst.Bot.* 30: 456-469.
- HENDERSON, A.J. 2006. Traditional morphometrics in plant systematics and its role in palm systematics. *Bot.J.Linn.Soc.* 151: 103-111.
- HENRY, R.J. 2005. Importance of plant diversity. in *Plant Diversity and Evolution: Genotypic and Phenotypic Variation in Higher Plants*. Henry, R.J. (ed.), 1-5. Wallingford: CAB International.
- HENRY, R.J. (ed.) 2005. *Plant Diversity and Evolution. Genotypic and Phenotypic Variation in Higher Plants*. Trowbridge, UK.: CABI Publishing (Cromwell Press). 340 pp.
- HERNÁNDEZ BERMEJO, J.E., & M. CLEMENTE MUÑOZ. 1985. El análisis de información en taxonomía numérica: aplicación al estudio de la tribu Brassiceae (Cruciferae). *An.Jard Bot.Madrid* 41: 313-331.
- HERRERA, C.M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In: *Floral Biology. Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. Lloyd, D.G. & S.C.H., Barrett (eds), Chapman & Hall. USA 65-87.
- HESSE, M. 1979. Development and ultrastructure of pollenkit and exine in closely related entomo- and anemophilous Angiosperms: Polygonaceae. *Flora* 168: 558-77.
- HESSE, M. 1981. The fine structure of the exine in relation to the stickiness of angiosperm pollen. *Rev.Palaeobotany Palyn.* 35: 81-92.
- HESSE, M. 1986. Nature, form and function of pollen-connecting threads in angiosperms. In *Pollen and Spores: Form and Function*. Blackmore, S. & I. K Ferguson (eds). Linnean Society of London. Academic Press London. 109-119
- HESSE, M. 2003. Toward a deeper understanding of sporoderm structure and function. In *Deep Morphology. Towards a renaissance of morphology in plant systematics*. T. F. Stuessy, Mayer V. & E. Hörandl eds , 207-20. Ruggell, Liechtenstein: A.R.G. Gantner Verlag K.G.
- 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.
- HEYWOOD, V.H. 1968. *Modern methods in plant taxonomy*. Great Britain: Academic Press. 312 pp.
- HEYWOOD, J.S., 1991. Spatial analysis of genetic variation in plant populations. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 22: 335-355.
- HEYWOOD, V.H. & J.M. IRIONDO. 2003. Plant conservation: old problems, new perspectives. *Biol. Conservation* 113: 321-335.
- HEYWOOD, V.H., R.K. BRUMMITT, A. CULHAM & O. SEBERG, 2007. *Flowering Plant Families of the World*. UAE: Royal Botanic Garden, Kew. 424pp
- HIDEUX, M., 1972a. Apport du microscope électronique à balayage à l'étude structurale de l'exine et des apertures de quelques saxifragacées ligneuses. *Pollen et Spores* 14:25-50
- HIDEUX, M., 1972b. Techniques d'étude du pollen au M.E.B. effect différents traitements physicochimiques. *Micron* 3:1-31
- HIDEUX, M. 1977. Traitement numérique des données palinologiques à des fins taxinomiques. *Grana* 16: 85-97.
- HIDEUX, M. & L. MARCEAU, 1972. Techniques d'étude du pollen au MEB: Méthode simple de coupes. *Adansonia*, ser. 2, 12: 609-618
- HIDEUX, M. & J. MAHÉ, 1977. Traitement par la taxonomie numérique des données palynologiques: Saxifragacées ligneuses australes. *Rev. Gen. Bot.* 84: 21-60.
- HILL, M.O. & J.E. SMITH. 1976. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon* 25: 249-255.
- HILLIS, D.M., C. MORITZ & B.K. MABLE (eds. 1996. *Molecular Systematics*. Sunderland, Massachusetts. U.S.A: Sinauer Associates, Inc.: 655 pp.
- HINATA, K. & N. KONNO. 1975. Number of pollen grains in *Brassica* and allied genera. *Tohoku J.Agric.Res.* 26: 117-124.
- HOLSINGER, K.E. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. *Proc.Nat.Acad.Sc. USA* 97: 7037-7042.
- HONG-WA, C. 2008. Multivariate analyses of morphological characters of *Leptolaena* Thouars s.l. subgenera *Mediusella* and *Xerochlamys* (Sarcoleaceae). *Bot.J.Linn.Soc* 157: 559-74.
- HÖRANDL, E. 2008. Evolutionary implications of self-compatibility and reproductive fitness in the apomictic *Ranunculus auricomus* polyploid complex (Ranunculaceae). *Int.J.Plant. Sci* 169: 1219-1228.
- HOWELL, G. J., A.T. SLATER & R.B. KNOW. 1993. Secondary pollen presentation in Angiosperms and its biological significance. *Aust.J.Bot.* 41: 417-438.
- HUH, M.K. & O. OHNISHI. 2001. Allozyme diversity and population structure of Japanese and Korean populations of wild radish, *Raphanus sativus* var. *hortensis* f. *raphanistroides* (Brassicaceae). *Genes & Genet. Syst.* 76: 15-23.
- HUCK, R.B. 1992. Overview of pollination biology in the Lamiaceae. In: *Advances in Labiatae Science*. Harley, R. M. & T. Reynolds (eds), Kew: Royal Botanic Gardens. 167-181.
- HUMPHRIES, C. J. 1975. Cytological studies in the Macaronesian genus *Argyranthemum* (Compositae: Anthemideae). *Bot. Notiser* 128: 239-255.
- HUMPHRIES, C.J. 1979. Endemism and evolution in Macaronesia. In: *Plants and islands*. D. Bramwell (ed.), Academic Press. London: 171-199
- HUMPHRIES, C.J., MURRAY, B.G., BOCQUET, G. & K.N.VASUDEVA, 1978. In: Index to plant chromosome numbers 1975-1978. GOLDBLATT, P. (ed.). Missouri Botanical Garden (1981).
- HURKA, H. & S. DURING. 1994. Genetic control of plastidic L-glutamate dehydrogenase isozymes in the genus *Capsella* (Brassicaceae). *Heredity* 72: 126-131.
- HURKA, H. & B. NEUFFER. 1997. Evolutionary processes in the genus *Capsella* (Brassicaceae). *Pl.Syst.Evol.* 206: 295-316.
- HUSBAND, B.C., & D.W. SCHEMSKE. 1995. Magnitude and timing of inbreeding depression in a diploid population of *Epibolium angustifolium* (Onagraceae). *Heredity* 75: 206-15.
- HUSBAND, B.C., & D.W. SCHEMSKE. 1996. Evolution of the Magnitude and Timing of Inbreeding Depression in Plants. *Evolution* 50 (1): 54-70.
- HUSBAND, B.C. & D.W. SCHEMSKE. 2000. Ecological mechanisms of reproductive isolation between diploid and tetraploid *Chamerion angustifolium*. *J. Ecology* 88: 689-701.
- IBGRP, 1985 a. Handbook of seed technology for genebanks. Vol. I: "Principles and Methodology.
- IBGRP, 1985 b. Handbook of seed technology for genebanks. Vol. II: "Compendium of Specific Germination Information and Test Recommendations".
- IGIC, B. & J.R. KOHN. 2006. The distribution of plant mating systems: study bias against obligately outcrossing species. *Evolution* 60: 1098-1103.
- IGIC, B., L. BOHS & J.R. KOHN. 2003. Historical inferences from the self-incompatibility locus. *New Phytologist* 161: 97-105.
- IGIC, B., R. LANDE & J.R. KOHN. 2008. Loss of self-incompatibility and its evolutionary consequences. *Int.J.Plant Sci.* 169: 93-104.
- INOUE, K., M. MAKI & M. MASUDA. 1996. Evolution of *Campanula* flowers in relation to insect pollinators on islands. in *Floral Biology. Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plant*. D. G. & Barrett S. C. H. eds. Lloyd, 377-400. USA: Chapman & Hall.
- IPCN, 2006. Index to Plant Chromosome Numbers Data Base. *Missouri Botanical Garden*. <http://mobot.mobot.org/W3T/Search/ipcn.html>
- ISTA, 1985. Reglas internacionales para ensayos de semillas. Ministerio de Agricultura. Dirección General de la Producción Agraria. Madrid.
- I.T.G.E. 1990a. Mapa Geológico de España, escala 1: 25.000. Hoja 1.100-I, II, Agaete.
- I.T.G.E. 1990b. Mapa Geológico de España, escala 1: 25.000. Hoja 1.1009-I, Santa Brígida
- I.T.G.E. 1990c. Mapa Geológico de España, escala 1: 25.000. Hoja 1.1008-II, III, San Nicolás de Tolentino.
- I.T.G.E. 1990d. Mapa Geológico de España, escala 1: 25.000. Hoja 1.1009-III, San Bartolomé de Tirajana.
- I.T.G.E. 1990e. Mapa Geológico de España, escala 1: 25.000. Hoja 1.1113-I, Mogán.
- I.T.G.E. 1990f. Mapa Geológico de España, escala 1: 25.000. Hoja 1.1114-IV, Santa Lucía.
- I.T.G.E. 1990g. Mapa Geológico de España, escala 1: 25.000. Hoja 1.1114-I, Agüimes.

## Bibliografía

- I.T.G.E. 1990h. Mapa Geológico de España, escala 1: 25.000. Hoja 1.109-IV, Teror.
- I.T.G.E. 1992. Mapa Geológico de España, escala 1: 100.000. Isla de Gran Canaria.
- JAASKA, V. 2005. Isozyme variation and phylogenetic relationships in *Vicia* subgenus *Cracca* (Fabaceae). *Ann.Bot.* 96: 1085-1096.
- 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)*: 153.
- JARDIM, R. & D. FRANCISCO. 2000. *Flora endémica da Madeira*. Múchia Plicações. 339 pp
- JEANMONOD, D. 1984. La speciation: aspects divers et modèles récents. *Candollea* 39: 151-194.
- JENSEN, R.J. 2003. The conundrum of morphometrics. *Taxon* 52: 663-671.
- JENSEN, R.J. 2006. Reply to Henderson on delimiting species for taxonomic analyses. *Syst.Bot.* 31: 432-435.
- JESUS, F.F., A. G. ADREU, J. SEMIR & V.N. SOLFERINI. 2009. Low genetic diversity but local genetic differentiation in endemic *Minasia* (Asteraceae) species from Brazil. *Pl.Syst.Evol.* 277: 187-196.
- JOHNSON, R.A. 1992. Pollination and reproductive ecology of acuña cactus, *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* (Cactaceae). *Int. J. Plant Sci.* 153: 400-408.
- JOHNSTON, M.O., & D.J. SCHOEN. 1996. Correlated Evolution of self-fertilization and inbreeding depression: an experimental study of nine populations of *Amsinckia* (Boraginaceae). *Evolution* 50: 1478-1491.
- 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.
- JUSAITIS, M. & M. ADAMS. 2005. Conservation implications of clonality and limited sexual reproduction in the endangered shrub *Acanthocladium dockeri* (Asteraceae). *Aust.J.Bot.* 53: 535-544.
- KÁLMAN, K., A. MEDVEGY, Z. PÉNZES, and E. MIHALIK. 2007. Morph-specific variation of floral traits associated with reciprocal herkogamy in natural populations of *Primula vulgaris* and *Primula veris*. *Pl. Syst.Evol.* 268: 15-27.
- KAPLAN, D. R. 2001. The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology. *Amer.J.Bot.* 88: 1711-1741.
- KÄRKKÄINEN, K., H. KUITTINEN, R.V. TREUREN, S. OIKARINEN & O. SAVOLAINEN. 1999. Genetic basis of inbreeding depression in *Arabis petraea*. *Evolution* 53: 1354-1365.
- KARRON, J.D. 1987. A comparison of levels of genetic polymorphism and self-compatibility in geographically restricted and widespread plant congeners. *Evol. Ecology* 1: 47-58.
- KARRON, J.D. 1989. Breeding systems and levels of inbreeding depression in geographically restricted and widespread species of *Astragalus* (Fabaceae). *Amer. J. Bot.* 76: 331-340.
- KARRON, J.D. 1991. Patterns of genetic variation and breeding systems in rare plant species. In: *Genetics and conservation of rare plants*. Falk, D. A. & K. E. Holsinger (eds), Oxford University Press, Inc. New York: 87-98
- KARRON, J.D., R.J. MITCHELL & J.M. BELL. 2006. Multiple pollinator visits to *Mimulus ringens* (Phrymaceae) flowers increase mate number and seed set within fruits. *Amer.J.Bot.* 93: 1306-1312.
- KEARNS, C.A., & D.W. INOUIE. 1993. *Techniques for Pollination Biologist*. Colorado: University Press of Colorado. 583 pp.
- KEPHART, S.R. 1990. Starch gel electrophoresis of plant isozymes: a comparative analysis of techniques. *Amer.J.Bot.* 77: 693-712.
- KEPHART, S.R., E. BROWN & J. HALL. 1999. Inbreeding depression and partial selfing: evolutionary implications of mixed-mating in a coastal endemic, *Silene douglassii* var. *oraria* (Caryophyllaceae). *Heredity* 82: 534-554.
- KERCHEER, S. & J.K. CONNER. 1996. Patterns of genetic variability within and among populations of wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *Amer.J.Bot.* 83: 1416-1421.
- KESSELL, R.V. & S.K. JAIN. 1985. Breeding systems and population structure in *Limnanthes*. *Theor. Appl. Genet.* 71: 292-299.
- KEVAN, P.G. 1978. Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology. In: *The Pollination of Flowers by Insects*. A. J. RICHARDS (ed), Linnean Society of London. Academic Press Inc. London: 51-78.
- KEVAN, P.G. 1984. Pollination by Animals and Angiosperm Biosystematic. In *Plant Biosystematic*. W. F. Grant (ed.), 271-292.
- KHALIK, K.A., L.J.G. VAN DER MAESEN, W.J.M. KOOPMAN & R.G. VAN DEN BERG. 2002. Numerical taxonomic study of some tribes of Brassicaceae from Egypt. *Pl.Syst.Evol.* 233: 207-21.
- 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.
- KIM, S.-C., D.J. CRAWFORD, J. FRANCISCO-ORTEGA & A. SANTOS-GUERRA. 1996. A common origin for woody *Sonchus* and five related genera in the Macaronesian islands: Molecular evidence for extensive radiation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 7743-7748.
- KIM, S.-C., D.J. CRAWFORD, J. FRANCISCO-ORTEGA & A. SANTOS-GUERRA. 1999. Adaptive radiation and genetic differentiation in the woody *Sonchus* alliance (Asteraceae: *Sonchinae*) in the Canary Islands. *Pl.Syst.Evol.* 215: 101-118.
- KLIPS, R. A. & T. M. CULLEY. 2004. Natural hybridization between prairie milkweeds, *Asclepias sullivantii* and *Asclepias syriaca*: morphological, isozyme, and hand-pollination evidence. *Int. J. Plant Sci.* 165: 1027-1037.
- KNOX, R.B. 1987. Pollen differentiation patterns and male function. In: K.M. Urbanska (ed): *Differentiation patterns in higher plants*. Academic Press. London: 33-51
- KOCH, M.A., & C. KIEFER. 2006. Molecules and migration: biogeographical studies in cruciferous plants. *Pl.Syst.Evol.* 259: 121-142.
- KOCH, M.A., I.A. AL-SHEHBAZ & K. MUMMENHOFF. 2003. Molecular systematics, evolution, and population biology in the mustard family (Brassicaceae). *Ann.Missouri.Bot.Gard.* 90: 151-171.
- KOELEWIJN, H.P. 1998. Effects of different levels of inbreeding on progeny fitness in *Plantago coronopus*. *Evolution* 52: 692-702.
- KOROL, L., S.L. GIL, M. J. CLIMENT, A. ZEHAVIA & G. SCHILLER. 1999. Canary Islands pine (*Pinus canariensis* Chr. Sm. ex DC.) 2. Gene flow among native populations. *Forest Genetics* 6: 277-282.
- KREUNEN, S.A. & J.M. OSBORN. 1999. Pollen and anther development in *Nelumbo* (Nelumbonaceae). *Amer.J. Bot.* 86: 1662-1676.
- KRUTOVSKII, K.V. & F. BERGMANN. 1995. Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst., and Siberian, *P. obovata* Ledeb., spruce species studied by isozyme loci. *Heredity* 74: 464-480.
- KUBITZKI, K. & H. KURZ. 1984. Synchronized dichogamy and dioecy in neotropical *Lauraceae*. *Pl.Syst.Evol.* 147: 253-266.
- KULBABA, M., and A. C. WORLEY. 2008. Floral design in *Polemonium brandegei* (Polemoniaceae): genetic and phenotypic variation under hawkmoth and hummingbird pollination. *Int.J.Plant Sci.* 169: 509-22.
- KUNIN, W.E. 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *J. Ecology* 85: 225-234.
- KUNIN, W.E. & A. SHMIDA. 1997. Plant reproductive traits as a function of local, regional, and global abundance. *Cons.Biology* 11: 183-192.
- KUNKEL, G. 1969. Sobre la distribución de *Parolinia ornata* (Cruciferae) en Gran Canaria. *Cuad.Bot. Canaria* VII: 1-4.
- KUNKEL, G. 1975. Dos nuevas especies de *Parolinia* (Brassicaceae) de Gran Canaria. *Cuad. Bot. Canaria* 23-24: 61-68.
- KUNKEL, G. 1979. *Flora de Gran Canaria. Tomos I-IV*. Las Palmas de Gran Canaria: Ediciones del Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria. 121 pp.
- KUPRIANOVA, L.A., 1979. On the possibility of the development of tricolpate pollen from monosulcate. *Grana* 18: 1-4.
- LA-SERNA RAMOS, I.E., & M.C. LEÓN ARENCIBIA. 1980. Contribución a la tipificación de endemismos canarios descritos por Webb y Berthelot. *Vieraea* 10: 109-128.
- LA-SERNA RAMOS, I.E., L.N.ÉGRIN SOSA & P.L.PÉREZ DE PAZ. 1994. A palynological study of the genus *Sideritis* subgenus *Marrubiastrum* (Lamiaceae): Macaronesian endemism. *Grana* 33: 21-37.
- LADD, P.G. 1994. Pollen Presenters in the flowering Plants -form and function. *Bot.J.Linn.Soc.* 115: 165-195.
- LADLEY, J.J., D. KELLY & A.W. ROBERTSON. 1997. Explosive flowering, nectar production, breeding systems, and pollinators of New Zealand mistletoes (Loranthaceae). *New Zeal.J.Bot.* 35: 345-360.

- LaDOUX, T. & E.A. FRIAR. 2006. Late-acting self-incompatibility in *Ipomopsis tenuifolia* (Gray) V. Grant (Polemoniaceae). *Int. J. Plant Sci.* 167: 463-471.
- LAHHAM, J.N. & D.AL-EISAWI, 1987. Pollen morphology of Jordanian Cruciferae. *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 23: 355-375.
- LAMOTTE, M. 1974. Estadística biológica. Principios fundamentales. Cuarta edición. Ed. Toray-Masson, S.A. Barcelona. 163 pp.
- LANDE, R. 1988. Genetics and Demography in Biological Conservation. *Science* 241: 1455-1460
- LANDE, R., & D.W. SCHEMSKE. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution* 39: 24-40.
- LANDE, R., D.W. SCHEMSKE & S.T. SCHULTZ. 1994. High inbreeding depression, selective interference among *loci*, and the threshold selfing rate for purging recessive lethal mutations. *Evolution* 48: 965-978.
- LARSON, B.M.H. & S.C.H. BARRETT. 1998. Reproductive biology of island and mainland populations of *Primula mistassinica* (Primulaceae) on Lake Huron shorelines. *Can. J. Bot.* 76: 1819-1827.
- LAZARO, A. & I. AGUINAGALDE. 1998. Genetic diversity in *Brassica oleracea* L. (Cruciferae) and wild relatives (2n=18) using isozymes. *Ann.Bot.* 82: 821-828.
- LE THOMAS, A. 1980. Ultrastructural characters of the pollen grains of african Annonaceae and their significance for the phylogeny of primitive angiosperms I. *Pollen et Spores* XXII (3-4): 267-342.
- LE THOMAS, A. 1981. Ultrastructural characters of the pollen grains of African Annonaceae and their significance for the phylogeny of primitive angiosperms II. *Pollen et Spores* XXIII (1): 5-36.
- LEACH, C. & O. MAYO. 2005. *Outbreeding Mechanisms in Flowering Plants. An evolutionary perspective from Darwin onwards*. J. Cramer. Berlin. Stuttgart. 147 pp.
- LEADLAY, E.A. & V.H. HEYWOOD. 1990. The biology and systematics of the genus *Coincya* Porta & Rigo ex Rouy (Cruciferae). *Bot.J.Linn.Soc.* 102: 313-98.
- LEDIG, F.T., P.D. HODGSKISS & D.R. JOHNSON. 2005. Genic diversity, genetic structure, and mating system of Brewer spruce (Pinaceae), a relict of the Arcto-Tertiary forest. *Amer.J.Bot.* 92: 1987-1994.
- LEE, C., S.-C. KIM, K. LUNDY & A. SANTOS-GUERRA. 2005. Chloroplast DNA phylogeny of the woody *Sonchus* alliance (Asteraceae: Sonchinae) in the Macaronesian Islands. *Amer.J.Bot.* 92: 2072-2085.
- LEHTILÄ, K. & S.Y. STRAUSS. 1999. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* 80: 116-124.
- LEIMU, R. 2004. Variation in the Mating System of *Vincetoxicum hirundinaria* (Asclepiadaceae) in Peripheral Island Populations. *Ann.Bot.* 93: 107-113.
- LEMS, K. 1960. Botanical notes on the Canary Islands. II. The evolution of plant forms in the islands: *Aeonium*. *Ecology* 41: 1-7.
- LEMS, K., & C.M. HOLZAPFEL. 1968. Evolution in the Canary Islands. I. Phylogenetic relations in the genus *Echium* L. (Boraginaceae) as shown by trichome development. *Botanical Gazette* 129: 95-107.
- LESLIE, A. 2008. Interpreting the function of saccate pollen in ancient conifers and other seed plants. *Int.J.Plant. Sci* 169: 1038-45.
- LEVAN, A., FREDGA, K & A.A. SANDBERG, 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52:201-220.
- LEVIN, D. A. 2001. 50 years of plant speciation. *Taxon* 50: 69-91.
- LEVSEN, N., D.J. CRAWFORD, J.K. ARCHIBALD, A. SANTOS-GUERRA & M.E. MORT, 2008. Nei's to Bayes': comparing computational methods and genetic markers to estimate patterns of genetic variation in *Tolpis* (Asteraceae). *Amer.J.Bot.* 95: 1466-1474.
- LEWIS, D. 1994. Gametophytic - sporophytic incompatibility. in *Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants*. Williams, E. G., A. E. Clarke & R. B. Knox (eds.) Kluwer Academic Publishers. Dordrecht: 88-101.
- LEWIS P.O. & R. WHITKUS, 1993. Genstat-PC 3.3. North Carolina State University. Raleigh. North Carolina. LI, X.-O., J.M. BASKIN & C.C. BASKIN. 1999. Comparative morphology and physiology of fruit and seed development in the two shrubs *Rhus aromatica* and *R. glabra* (Anacardiaceae). *Amer.J.Bot.* 86: 1217-1225.
- LLORENS, L. & J. PEÑUELAS. 2005. Experimental evidence of future drier and warmer conditions affecting flowering of two co-occurring Mediterranean shrubs. *Int. J. Plant Sci.* 166: 235-245.
- LLOYD, D.G. 1968. Pollen tube growth and seed set in self-incompatible and self-compatible *Leavenworthia* (Cruciferae) populations. *New Phytologist* 67: 179-195.
- LLOYD, D. G. 1979. Parental Strategies of Angiosperms. *New Zealand J. Bot.* 17: 595-606.
- LLOYD, D.G. 1980. Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytol.* 86: 69-79.
- LLOYD, D.G. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. *Int. J. Plant Sci.* 153: 370-380.
- LLOYD, D.G. & J. M. A. YATES. 1982. Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified by *Wahlenbergia albomarginata* (Campanulaceae). *Evolution* 36: 903-913.
- LLOYD, D.G. & C.J. WEBB. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *New Zeal.J.Bot.* 34: 135-162.
- LLOYD, D.G., & D.J. SCHOEN. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *Int. J. Plant Sci.* 153: 358-369.
- LLOYD, D.G. & BARRETT, S.C.H. 1996. *Floral Biology. Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plant*. In: Lloyd, D. G. & S.C.H. Barrett (eds). Chapman & May. USA. 410 pp.
- LÓPEZ, J., J.A. DEVESA, A. ORTEGA OLIVENCIA & T. RUIZ. 2000. Production and morphology of fruit and seeds in Genisteae (Fabaceae) of south-west Spain. *Bot.J.Linn.Soc.* 132: 97-120.
- LÓPEZ-PUJOL, J., M.R. ORELLANA, M. BOSCH, J. SIMON & C. BLANCHÉ, 2007. Low genetic diversity and allozymic evidence for autopolyploidy in the tetraploid Pyrenean endemic larkspur *Delphinium montanum* (Ranunculaceae). *Bot.J.Linn.Soc.* 155: 211-222.
- 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: 953-959.
- LOWE, A.J. & R.J. ABBOTT. 1996. Origins of the new allopolyploid species *Senecio cambrensis* (Asteraceae) and its relationship to the Canary Islands endemic *Senecio teneriffae*. *Amer.J.Bot.* 83: 1365-1372.
- LOWE, A., S HARRIS, and P. ASHTON. 2004. Genetic diversity and differentiation. In *Ecological genetics: design, analysis and application*. Oxford: Blackwell Publishing. 344 pp.
- LUGHADHA, E.N. 1998. Preferential outcrossing in *Gomidesia* (Myrtaceae) is maintained by a post-zygotic mechanism. In: *Reproductive Biology in Systematics, Conservation and Economic Botany*. Owens, S.J. & P.J. Rudall (Eds) Whitstable Lito Printers Ltd. Kew. Kent. UK: 363-379.
- LUIKART, G., & J.M. CORNUET. 1998. Empirical evaluation of a test for identifying recently bottleneck populations from allele frequency data. *Cons.Biology* 12: 228-237.
- LUMARET, R., N. OUAZZANI, H. MICHAUD, G. VIVIER, M.-F. DEGUILLOUX & F. DI GUISTO. 2004. Allozyme variation of oleaster populations (wild olive tree) (*Olea europaea* L.) in the Mediterranean Basin. *Heredity* 92: 343-351.
- LUNAU, K. 1995. Notes on the colour of pollen. *Pl.Syst.Evol.* 198: 235-52.
- LUNAU, K. 1996. Unidirectionality of floral colour changes. *Pl.Syst.Evol.* 200: 125-40.
- LUNAU, K. 2000. The ecology and evolution of visual pollen signals. *Pl.Syst.Evol.* 222. Dafni, A., M. Hesse & E. Pacini (eds): *Pollen and Pollination*: 89-111.
- LYNCH, M. 1986. Random drift, uniform selection, and the degree of population differentiation. *Evolution* 40: 640-643.
- LYNCH, M. 1996. A quantitative-Genetic Perspective on Conservation Issues. in *Conservation Genetic: Case Histories from Nature*. 1ª ed., Avise J.C. & J. L. Hamrick (eds), Chapman & Hall. Madrid, London, Paris, New York: 471-501
- LYNCH, M. & W.G. HILL. 1986. Phenotypic evolution by neutral mutation. *Evolution* 40: 915-35.
- LYONS, E.E. & J. ANTONOVICS. 1991. Breeding system evolution in *Leavenworthia*: breeding system variation and reproductive success in natural

## Bibliografía

- populations of *Leavenworthia crassa* (Cruciferae). *Amer.J.Bot.* 78: 270-287.
- MABLE, B. K. 2004. Polyploidy and self-compatibility: is there an association? *New Phytologist* 162: 803-811.
- MALAVIYA, D.R., A.K. ROY, P. KAUSHAL, B. KUMAR & A. TIWARI, 2008. Genetic similarity among *Trifolium* species based on isozyme banding pattern. *Pl.Syst.Evol.* 276: 125-136.
- MALEY, J. 1980. 4. Les changements climatiques de la fin du Tertiaire en Afrique: leur conséquence sur l'apparition du Sahara et de sa végétation. in *"The Sahara and the Nile. Quaternary environments and prehistoric occupation in northern Africa"*. M.A.J. Williams & H. Faure (eds), A.A.BALKEMA. Rotterdam: 63-86.
- MANDÁKOVÁ, T. & Z. MÜNZZBERGOVÁ, 2008. Morphometric and genetic differentiation of diploid and hexaploid populations of *Aster amellus* agg. in a contact zone. *Pl.Syst.Evol.* 274: 155-170.
- MANGAS VIÑUELA, J. 1994. La formación geológica de una isla volcánica: Gran Canaria. *Curso De Volcanismo y Volcanes De Las Islas Canarias*: 1-7.
- MANLY, B.F.J. 1985. The statistics of natural selection. Chapman & Hall, London.
- MANSION, G., & L. STRUWE. 2004. Generic delimitation and phylogenetic relationships within the subtribe Chironiinae (Chironieae: Gentianaceae), with special reference to *Centaurium*: evidence from nrDNA and cpDNA sequences. *Mol. Phyl.Evol.* 32: 951-977.
- MARHOLD, K., & J. LIHOVÁ. 2006. Polyploidy, hybridization and reticulate evolution: lessons from the Brassicaceae. *Pl.Syst.Evol.* 259: 143-174.
- MARRERO RODRÍGUEZ, A., 1992a. Evolución de la Flora Canaria in G. Kunkel (coord.): Flora y Vegetación del Archipiélago Canario. Tratado florístico (55-92), Ed. Edirca. Las Palmas de Gran Canaria: 55-92
- MARRERO RODRÍGUEZ, A. 1992b. Chromosomal evolutionary trends in the genus *Sideritis* subgenus *marrubiastrum*. In *Advances in Labiatae Science*. Harley, R.M. & T. Reynolds (eds), Kew: Royal Botanic Gardens: 247-256.
- MARRERO RODRÍGUEZ, A. & J. FRANCISCO-ORTEGA. 2001a. Evolución en islas: la forma en el tiempo. in *Naturaleza de las islas Canarias. Ecología y Conservación*. Fernández-Palacios, J. M. & J. L. Martín Esquivel (Eds.), Turquesa ediciones. España: 141-150.
- MARRERO RODRÍGUEZ, A. & J. FRANCISCO-ORTEGA. 2001b. Evolución en islas: la metáfora espacio-tiempo-forma. In *Naturaleza de las islas Canarias. Ecología y Conservación*. Fernández-Palacios, J. M. & J. L. Martín Esquivel (eds.), Turquesa ediciones. España: 133-140.
- MARSHALL, D.L. 1998. Pollen donor performance can be consistent across maternal plants in wild radish (*Raphanus sativus*, Brassicaceae): a necessary condition for the action of sexual selection. *Amer.J.Bot.* 85: 1389-1397.
- MARSHALL, D.L. & D.M. OLIVERAS. 2001. Does differential seed siring success change over time or with pollination history in wild radish, *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *Amer. J. Bot.* 88: 2232-2242.
- MARSHALL, D.L., J. REYNOLDS, N.J. ABRAHAMSON, H.L. SIMPSON, M.G. BARNES, J.S. MEDEIROS, S. WALSH, D.M. OLIVERAS & J.J. AVRITT. 2007. Do differences in plant and flower age change mating patterns and alter offspring fitness in *Raphanus sativus* (Brassicaceae)? *Amer.J.Bot.* 94: 409-418.
- MASELLI, S., F. PÉREZ-GARCÍA & I. AGUINAGALDE. 1999. Evaluation of seed storage conditions and genetic diversity of four Crucifers endemic to Spain. *Ann.Bot.* 84: 207-212.
- MASIEROWSKA, M. L. 2003. Floral nectaries and nectar production in brown mustard (*Brassica juncea*) and white mustard (*Sinapis alba*) (Brassicaceae). In: *Nectar and Nectary: from biology to biotechnology*. Hesse, M. & E. Pacini (eds). *Pl.Syst.Evol.* 238: 97-107.
- MASSINGA, P.H., S.D. JOHNSON & L. D HARDER. 2005. Heteromorphic incompatibility and efficiency of pollination in two distylous *Pentanisia* species (Rubiaceae). *Ann.Bot.* 95: 389-399.
- MATEU-ANDRÉS, I. & L. DE PACO, 2005. Allozymic differentiation of the *Antirrhinum majus* and *A. siculum* species groups. *Ann.Bot.* 92: 465-473.
- MATTHEWS, S. 2009. Phylogenetic relationships among seed plants: Persistent questions and the limits of molecular data. *Am.J.Bot.* 96: 228-36.
- MAYA, P. 1989. Notas sobre la germinación de *Arbutus canariensis* Veill. *Bot.Macaronésica* 17: 27-36.
- MAYA, P. & M. PONCE. 1989. Algunos datos sobre la interacción entre luz y Temperatura en la germinación de algunas especies de Asteraceae endémicas de Canarias. *Bot.Macaronésica* 17: 15-26.
- MAYA, P., A. MONZON & M. PONCE. 1988. Datos sobre la germinación de especies endémicas canarias. *Bot.Macaronésica* 16: 67-80.
- MAYER, M., P.S. SOLTIS & D.E. SOLTIS. 1994. The evolution of the *Streptanthus glandulosus* complex (Cruciferae): genetic divergence and gene flow in serpentine endemics. *Amer.J.Bot.* 81: 1288-1299.
- MAYER, S.S., D. CHARLESWORTH & B. MEYERS. 1996. Inbreeding depression in four populations of *Collinsia heterophylla* Nutt (Scrophulariaceae). *Evolution* 50: 879-891.
- McMULLEN, C. K. 1987. Breeding systems of selected Galápagos islands angiosperms. *Amer.J.Bot.* 74: 1694-1705.
- MEDAN, D. 1991. Reproductive phenology, pollination biology, and gynoeceum development in *Discaria americana* (Rhamnaceae). *New Zeal.J.Bot.* 29: 31-42.
- MEDAN, D. 1993. Breeding system and maternal success of a perennial hermaphrodite, *Discaria americana* (Rhamnaceae). *New Zeal.J. Bot.* 31: 175-184.
- MEDAN, D. 1994. Reproductive biology of *Frangula alnus* (Rhamnaceae) in southern Spain. *Pl.Syst.Evol.* 193: 173-186.
- MEDAN, D. & A. D'AMBROGIO. 1998. Reproductive biology of the andromonoecious shrub *Trevoa quinquenervia* (Rhamnaceae). *Bot.J.Linn.Soc.* 126: 191-206.
- MEDAN, D. & M.E. ARCE. 1999. Reproductive biology of the andean-disjunct genus *Retanilla* (Rhamnaceae). *Pl.Syst.Evol.* 218: 281-298.
- MEMBRIVES-FERNÁNDEZ, N., J. PEDROLA-MONFORT & J. CAUJAPÉ-CASTELLS. 2001. Relative influence of biological versus historical factors on isozyme variation of the genus *Androcymbium* (Colchicaceae) in Africa. *Pl.Syst.Evol.* 229: 237-260.
- MITCHELL-OLDS, T., I.A. AL-SHEHBAZ, M.A. KOCH & T. SHARBEL. 2005. Crucifer evolution in the post-genomic era. In: *Plant Diversity and Evolution: Genotypic and Phenotypic Variation in Higher Plants*. Henry R. J. (ed.), CAB International. Wallingford: 119-137.
- MIRJALILI, S. A., S. J. BENNETT, and E. POORAZIZI. 2008. A phenetic analysis on the genus *Loilium* (Poaceae) in Iran. *Pl. Syst. Evol.* 274: 203-208.
- MOLERO, J., T. GARNATJE, A.M. ROVIRA, N. GARCÍA-JACAS & A. SUSANNA. 2002. Karyological evolution and molecular phylogeny in Macaronesian dendroid spurge (*Euphorbia* subsect. *Pachycladae*). *Pl.Syst.Evol.* 231: 109-132.
- MONTELONGO PARADA, V. 1994. Tirajana. *Aguayro* n° 208. pp: 28.
- MONTELONGO PARADA, V., D. BRAMWELL & O. FERNÁNDEZ-PALACIOS. 2003. *Parolinia glabruscula* (Brassicaceae), una nueva especie para Gran Canaria (Islas Canarias, España). *Bot.Macaronésica* 24: 67-72.
- MORA, S., J. PÉREZ DE PAZ, R. FEBLES, & J. CAUJAPÉ-CASTELLS. 2000. Relaciones entre biodiversidad y biología reproductiva en el género *Echium* (Boraginaceae). *VI Symposium De La Asociación Ibero-Macaronésica De Jardines Botánicos. (Libro de Resúmenes)*: 31.
- MORA, S., R. JAÉN MOLINA, J. PÉREZ DE PAZ & R. FEBLES. 2002. Sexos, formas y colores en el género *Echium* L. (Boraginaceae) ¿Tiene esto que ver con la sistemática? *1º Congreso De Biología De La Conservación De Plantas (Libro De Resúmenes)*: 63.
- MORA, S., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, J. E. MALO ARRÁZOLA, J. PÉREZ DE PAZ & R. FEBLES, 2007. Diversidad isoenzimática de algunos endemismos leñosos del género *Echium* L. (Boraginaceae) en las islas Canarias. *III Congreso De Biología De La Conservación De Plantas (Libro De Resúmenes)*: 78-79.
- MORA-VICENTE, S., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, J. PÉREZ DE PAZ, R. FEBLES-HERNÁNDEZ & J. E. MALO. 2009. Isozyme diversity in some Canarian woody endemisms of the genus *Echium* L. (Boraginaceae). *Pl.Syst.Evol.* 279: 139-149.
- MORAN, P.A.P., 1948. The interpretation of statistical maps. *Journal of the Royal Statistical Society B* 37: 243-251. MORET, J., A. BARI & A. LE THOMAS. 1993. Evolution of herkogamy and gynodioecy in Moroccan species of *Romulea* (Iridaceae). *Pl.Syst.Evol.* 184: 241-257.
- MORET, J., A. BARI, A. LE THOMAS & P. GOLDBLATT. 1992. Gynodioecy, Herkogamy and Sex-ratio in *Romulea bulbocodium* var. *dioica* (Iridaceae). *Evolutionary Trends in Plants*. 6: 99-109.
- MORITZ, C. & D.M. HILLIS. 1996. Molecular Systematics: Context and Controversies. In: *Molecular Systematics*. 2ª ed., Hillis, D. M., C. Moritz & B. K. Mable (eds), Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. U.S.A.: 1-13.
- MORIKAWA, T. & J.M. LEGGETT. 1990. Isozyme polymorphism in natural populations of *Avena canariensis* from the Canary Islands. *Heredity* 64:

- 403-11.
- MORRONE, J.J., M.M. CIGLIANO & J.V. CRISCI, 1992. Cladismo y diversidad biológica. *Ciencia Hoy*. Vol. 4 (21): 26-34..
- MORT, M.E., D.E. SOLTIS, P.S. SOLTIS, J. FRANCISCO-ORTEGA & A. SANTOS GUERRA. 2001. Phylogenetic relationships and evolution of Crassulaceae inferred from *matK* sequence data. *Amer.J.Bot.* 88: 76-91.
- MORT, M.E., D.E. SOLTIS, P.S. SOLTIS, J. FRANCISCO-ORTEGA & A. SANTOS-GUERRA. 2002. Phylogenetic and evolution of the Macaronesian clade of Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplast sequence data. *Syst.Bot.* 27: 271-288.
- MOYLE, L.C., M.S. OLSON & P. TIFFIN. 2004. Patterns of reproductive isolation in three angiosperm genera. *Evolution* 58: 1195-208.
- MUNIR, J., L. DORN, K. DONOGUE & J. SCHIMITT. 2001. The effect of maternal photoperiod on seasonal dormancy in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *Amer.J. Bot.* 88: 1240-1249.
- MURPHY, R.W., J.W. SITES, D.G. BUTH & C.H. HAUFLE. 1996. Proteins: Isozyme Electrophoresis. In: *Molecular Systematics*. HILLIS, D. M., C. MORITZ & B. K. MABLE (eds.), Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts U.S.A 51-120.
- NASON, J.D. & N.C. ELLSTRAND. 1995. Lifetime estimates of biparental inbreeding depression in the self-incompatible annual plant *Raphanus sativus*. *Evolution* 49: 307-316.
- NAUMOVSKI, D. 2005. Germination ecology of seeds of endemic species *Degenia velebitica* (Degen) Hayek (Brassicaceae). *Acta Bot. Croat.* 64: 323-330.
- 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. *Pl.Syst.Evol.* 250: 173-185.
- NEI, M. 1972. Genetic distance between populations. *The American Naturalist* 106: 283-292.
- NEI, M., 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc.Nat.Acad.Sci. USA* 70: 3321 – 3323.
- NEI, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- NEI, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. New York, USA.: Columbia University Press. 512 pp.
- NEUFFER, B. & R. HOFFROGGE. 2000. Ecotypic and allozyme variation of *Capsella bursa-pastoris* and *C.rubella* (Brassicaceae) along latitude and altitude gradients on the Iberian Peninsula. *An.Jard. Bot.Madrid.* 57: 299-315.
- NEUMANN, K. 1991. In search for the green Sahara: Palynology and botanical macro-remains. in *Palaeoecology of Africa and the surrounding islands* Vol. 22. Heine, K., A.Ballouche et J. Maley (eds.). A.A. Balkema Publishers. Rotterdam/Brookfield: 203-212
- NICHOLLS, M.S. 1987. Spatial pattern of ovule maturation in the inflorescence of *Echium vulgare*: demography, resource allocation and the constraints of architecture. *Biol.J.Linn.Soc.* 31: 247-256.
- NICKRENT, D.L. & D. WIENS. 1989. Genetic diversity in rare California shrub *Dedeckera eurekaensis* (Polygonaceae). *Syst.Bot.* 14: 245-253.
- NIETO-FELINER, G. 1991. Breeding systems and related floral traits in several *Erysimum* (Cruciferae). *Can. J. Bot.* 69: 2515-2521.
- NILSSON, S., M. HELLBOM & W. SMOLENSKI, 2002. A reappraisal of the significance of pollen in classifications of the Gentianaceae. *Grana.* 41: 90-106.
- NORDENSTAM, B (1980) Nomenclatural notes on South African Cruciferae. *J.f South African Bot.* 4: 251-263.
- NORDSTRÖM, S. & M. HEDRÉN, 2008. Genetic differentiation and postglacial migration of the *Dactylorhiza majalis* ssp. *traunsteineri/laponica* complex into Fennoscandia. *Pl.Syst.Evol.* 276: 73-87.
- NYBOM, H., and I. V. BARTISH. 2007. DNA markers and morphometry reveal multiclonal and poorly defined taxa in an apomictic *Cotoneaster* species complex. *Taxon* 56: 119–128.
- O'BRIEN, S.P. 1996. Timetable of stigmatic receptivity and development and pollen tube growth in *Chamelaucium uncinatum* (Myrtaceae). *Aust.J. Bot.* 44: 649-659.
- O'NEIL, P. 1997. Natural selection on genetically correlated phenological characters in *Lythrum salicaria* L. (Lythraceae). *Evolution* 51: 267-274.
- O'KANE, S.L. & I.A. AL-SHEHBAZ. 2003. Phylogenetic position and generic limits of *Arabidopsis* (Brassicaceae) based on sequences of nuclear ribosomal data. *Ann.Miss.Bot.Gard.* 90: 603-612.
- OJA, T. 2005. Isozyme evidence on the genetic diversity, mating system and evolution of *Bromus intermedium* (Poaceae). *Pl.Syst.Evol.* 254: 199-208.
- OLANGUA-CORRAL, M., R. FEBLES & J. PÉREZ DE PAZ, 2004. Fenología estacional y del capítulo de la Sección *Monoptera* (Sch. Bip.) Humph. de *Argyranthemum Webb* ex Sch. Bip. (Asteraceae: Anthemideae) endémica de Gran Canaria. *Bot.Macaronesia* 25: 127-141.
- OLANGUA-CORRAL, M., J. PÉREZ DE PAZ, & R. FEBLES. 2005a. *Argyranthemum Webb* ex Schultz Bip. (Asteraceae: Anthemideae). Morphological and reproductive biodiversity micromarkers in an endemic Macaronesian genus. *XVII Internacional Botanical Congreso. (Viena-2005)*: Libro de Resúmenes: 455.
- OLANGUA-CORRAL, M., J. PÉREZ DE PAZ, & R. FEBLES. 2005b. *Argyranthemum Webb* & Schultz Bip. (Asteraceae: Anthemideae). Micromarcadores morfológicos-reproductivos, sistema de cruzamiento y éxito reproductivo de los taxones Gran Canarias. *II Congreso De Biología De La Conservación De Plantas (Gijón-2005)*: Libro de Resúmenes. 178.
- OLANGUA-CORRAL, M., J. PÉREZ DE PAZ, & R. FEBLES. 2006. Reproductive micro-markers, breeding systems and reproductive success of *Argyranthemum* (Sch. Bip.) Humphr. (Asteraceae: Anthemideae). *The Internacional Compositae Alliance Congreso (Barcelona-06)*: Libro de Resúmenes.
- OLESEN, J.M., Y.L. DUPONT, B.K. EHLERS, A. VALIDO & D.M. HANSEN. 2005. Heterostyly in the Canarian endemic *Jasminum odoratissimum* (Oleaceae). *Nord.J.Bot.* 23: 537-539.
- OLIVA TEJERA, F., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, J. NARANJO SUÁREZ, J. NAVARRO DÉNIZ, J.R. ACEBES GINOVÉS & D. BRAMWELL, 2004. Variación genética de los *Lotus* l. (Fabaceae: Loteae) de pinar en Gran Canaria. *Bot.Macaronesia* 25: 31-52.
- OLIVA TEJERA, F., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, J. NARANJO SUÁREZ, J. NAVARRO DÉNIZ & J.R. ACEBES-GINOVÉS, 2005. Population genetic differentiation in taxa of *Lotus* (Fabaceae: Loteae) endemic to the Gran Canaria pine forest. *Heredity* 94: 199-206.
- OLIVA TEJERA, F., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, J. NAVARRO DÉNIZ, J. A. REYES-BETANCORT, S. SCHOLZ, BACCARANI-ROSAS, & N. CABRERA GARCÍA, 2006. Patterns of genetic divergence of three Canarian endemic *Lotus* (Fabaceae): implications for the conservation of the endangered *L. kunkelii*. *Amer.J.Bot.* 9: 1116-1124.
- OLIVEIRA, J.A., E. ARBONES & R. BREGU. 1995. Diversidad genética en poblaciones naturales de *Lolium canariense*. XXXV Reunión Científica De La Sociedad Española Para El Estudio De Los Pastos. Tenerife.
- OLIVEIRA, R.P., E.L. BORBA, H.M. LONGHI-WAGNER, A.C.S. PEREIRA & S.M. LAMBERT, 2008. Genetic and morphological variability in the *Raddia brasiliensis* complex (Poaceae: Bambusoideae). *Pl.Syst.Evol.* 275: 25-35.
- OLMSTEAD, R.G. 2006. Multi-dimensional systematist: 21st century systematics in a time of rapid progress. *Syst.Bot.* 31: 437-439.
- OLWOKUDEJO, J D. & V.H. HEYWOOD. 1984. Cytotaxonomy and breeding system of the genus *Biscutella* (Cruciferae). *Pl.Syst.Evol.* 145: 291-309.
- ORNDUFF, R. 1969. Reproductive biology in relation to systematics. *Taxon* 18: 121-244.
- OROMÍ MASOLIVER, P., 2007. Caracterización genética y ecológica de las especies amenazadas *Acrostira bellamyi* (Orthoptera) y *Rhopalomesites euphorbiae* (Coleoptera), insectos huésped potenciales de las plantas amenazadas *Euphorbia mellifera* y *Euphorbia lambii* del P. N. de Garajonay. Proyecto Parques Nacionales
- ORTEGA, J. 1976. Citogenética del género *Lotus* en Macaronesia. I. Números de cromosomas. *Bot.Macaronesia* 1: 17-24.
- ORTIZ, M A., S. TALAVERA, J L. GARCÍA-CASTAÑO, K. TREMETSBERGER, T F. STUESSY, F. BALAO & R. CASIMIRO-SORIGUER. 2006. Self-incompatibility and floral parameters in *Hypochaeris* sect. *Hypochaeris* (Asteraceae). *Amer.J.Bot.* 93: 234-244.
- OYAMA, K. 1998. Genetic differentiation among populations of *Arabis serrata* (Brassicaceae) along its geographic distribution. *Pl.Syst.Evol.* 213: 91-102.
- PARDO, C. 1983. Morfología polínica de los géneros *Crambe* L. y *Hemicrambe* Webb (Brassicaceae). in *Actas del IV Simposio de Palinología*. Solé de Porta & Suárez Cervera (eds), 165-174. Barcelona: Publicacions i edicions de la Universitat de Barcelona.
- PARKS, C.R. & J.F. WENDEL. 1990. Molecular divergence between Asian and North American species of *Liriodendron* (Magnoliaceae) with implications for fossil floras. *Amer.J.Bot.* 77: 1243-1256.

## Bibliografía

- PASCHKE, M., C.ABS & B. SCHMID. 2002. Effects of population size and pollen diversity of reproductive success and offspring size in the narrow endemic *Cochlearia bavarica* (Brassicaceae). *Amer.J.Bot.* 89: 1250-1259.
- PEDROLA-MONFORT, J. 1998. Curso de Doctorado: Métodos moleculares para la estimación de la diversidad genética. Universidad de Las Palmas de G.C.
- PEDROLA-MONFORT, J. & J. CAUJAPÉ-CASTELLS. 1994. Allozymic and morphological relationships among *Androcymbium gramineum*, *A. europaeum* and *A. psammophilum* (Colchicaceae). *Pl.Syst.Evol.* 191: 111-126.
- PEDROLA-MONFORT, J. & J. CAUJAPÉ-CASTELLS. 1996. Genetic and morphological divergence in the *Androcymbium gramineum* complex (Colchicaceae). *Pl.Syst.Evol.* 201: 149-162.
- PERCY, D.M. & Q.C.B. CRONK. 2002. Different fates of island brooms: contrasting evolution in *Adenocarpus*, *Genista*, and *Teline* (Genisteeae, Fabaceae) in the Canary Islands and Madeira. *Amer.J.Bot.* 89: 854-864.
- PÉREZ-COLLAZOS, E. & P. CATALÁN. 2006. Palaeopolyploidy, spatial structure and conservation genetics of the narrow steppe plant *Vella pseudocytisus* subsp. *pau* (Vellinae, Cruciferae). *Ann.Bot.* 97: 635-647.
- PÉREZ-COLLAZOS, E., J.G. SEGARRA, L.A. INDA & P. CATALÁN. 2007. Population genetics and the conservation status of the threatened Iberian steppe grass *Puccinellia pungens* (Pau) Paunero (Poaceae). *Bot.J.Linn.Soc.* 154: 269-281.
- PÉREZ DE PAZ, J. 1981. Contribución al atlas palinológico de endemismos canario-macaronésicos 3. *Bot.Macaronésica* 7 (1980): 77-112.
- PÉREZ DE PAZ, J. 1983a. Estudio palinológico del género *Crambe* L. (Brassicaceae) en Macaronesia. In: *Actas del IV Simposio de Palinología*. Solé de Porta & Suárez Cervera (eds). Barcelona: Publicacions i edicions de la Universitat de Barcelona: 51-69.
- PÉREZ DE PAZ, J. 1983b. Estudios palinológicos en la Flora Macaronésica. *II Congreso Internacional Pró Flora Macaronésica 1977*: 155-162.
- PÉREZ DE PAZ, J. 1993. *Diversidad polínica, Sistemática, Evolución y Biogeografía del género Echium L. en Macaronesia, y del género Lobostemon Lehm. (Boraginaceae)*. Tesis Doctoral (unp.). Universidad de La Laguna.
- PÉREZ DE PAZ, J. 1995. Palynologie et Tendances évolutives dans le complexe *Echium-Lobostemon* (Boraginaceae). 14<sup>o</sup> Symposium de l'APLF (Asociación de Palinólogos de Lengua Francesa). *Actas de Resúmenes*. Paris: 79.
- PÉREZ DE PAZ, J. 1996. Generalidades, diversidad polínica y evolución de las secciones macaronésicas: *Stricta*, *Virescentia*, *Gentianoidea* y *Echium* del género *Echium* L. (Boraginaceae). *Bot.Macaronésica* 21 (1995): 3-28
- PÉREZ DE PAZ, J. 1998. Diversidad polínica y taxonomía numérica del género *Echium* L. (Boraginaceae) en Macaronesia. *Bot.Macaronésica* 23 (1996): 47-81.
- PÉREZ DE PAZ, J. 2002. La biología reproductiva. Importancia y tipos de estudios. In: *Biología de la conservación de plantas amenazadas*. 1<sup>o</sup> ed., A. Bañares Baudet (ed), Organismo Autónomo Parques Nacionales. Madrid 71-132
- PÉREZ DE PAZ, J. 2004. Rosaceae-Sanguisorbeae de Macaronesia: géneros *Marcetella*, *Bencomia* y *Dendropoterium*. Palinología, biogeografía, sistemas sexuales y filogenia. *Bot.Macaronésica* 25: 99-130.
- PÉREZ DE PAZ, J. & A. ROCA SALINAS. 1978. Palinología del género *Euphorbia* L. en la Macaronesia 1. *Bot.Macaronésica* 4 (1977): 77-83.
- PÉREZ DE PAZ, J. & R. FEBLES. 2002a. Principales síndromes reproductivos de la flora canaria. *1<sup>o</sup> Congreso De Biología De La Conservación De Plantas (Libro De Resúmenes)*: 61.
- PÉREZ DE PAZ, J. & R. FEBLES. 2002b. Sistemas sexuales en la flora canaria. Importancia de la dioecia, subdioecia y diclinia. *1<sup>o</sup> Congreso De Biología De La Conservación De Plantas (Libro De Resúmenes)*: 62.
- PÉREZ DE PAZ, J. & R. FEBLES. 2005a. Sistemas de cruzamiento, biodiversidad y filogenia en la Flora Macaronésica. I. Evolución de los síndromes florales: heteromorfismos y sistemas sexuales. *VIII Simposio De La Asociación Iberomacaronésica De Jardines Botánicos*.
- PÉREZ DE PAZ, J. & R. FEBLES. 2005b. Banco de micro-marcadores morfológico-reproductivos (Red de Bancos de Biodiversidad en la Flora Macaronésica: BIOMABANC: INTERREG IIIB: espacio Azores-Madeira-Canarias). *VIII Simposio De La Asociación Iberomacaronésica De Jardines Botánicos*.
- PÉREZ DE PAZ, J. & FERNÁNDEZ-PALACIOS O. 2008. Polimorfismos y series polínicas en el género canario *Parolinia* Webb (Matthioleae-Brassicaceae). Significado biológico y filogenético. *XVI Internacional A.P.L.E Symposium of Palynology (Libro De Resúmenes)*: 59.
- 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. In: Libro homenaje al Profesor Wildpret. Editorial. Instituto de Estudios Canario. ¡En prensa.
- PÉREZ DE PAZ, J., N. MEMBRIVES, J. PEDROLA-MONFORT & J. CAUJAPÉ-CASTELLS. 2002. Tipos polínicos, diversificación y biogeografía del género *Androcymbium* Willd. (Colchicaceae). *XIV Simposio De La APLE (Asociación De Palinólogos De Lengua Española). Actas de Resúmenes*: 103-106.
- PÉREZ DE PAZ, J., R. FEBLES, O. FERNÁNDEZ-PALACIOS & M. OLANGUA CORRAL. 2006a. Banco de micro-marcadores Morfológico-Reproductivos. Descripción y fundamentos biológicos. Elementos del Banco, niveles y tipo de micromarcadores. I- La Flor: micromarcadores y heteromorfismos (sexuales y de incompatibilidad pin-thrum y cob-pap). *Jornadas Red De Bancos De Biodiversidad En La Flora Macaronésica (BIOMABANC)*. Las Palmas G.C.
- PÉREZ DE PAZ, J., R. FEBLES, O. FERNÁNDEZ-PALACIOS & M. OLANGUA CORRAL. 2006b. La Flor: micro-marcadores de fenología y arquitectura floral. II- Sistemas de Cruzamiento. Elementos del Banco. Muestreos, metodología, técnicas de observación y captación de imágenes. *Jornadas Red De Bancos De Biodiversidad En La Flora Macaronésica (BIOMABANC)*. Las Palmas G.C.
- PÉREZ DE PAZ, J., R. FEBLES, O. FERNÁNDEZ-PALACIOS, M. OLANGUA & E. RIVERO. 2007a. *Manual para la detección de micro-marcadores morfológico-reproductivos en la Flora Macaronésica. Metodología y Protocolos*.
- PÉREZ DE PAZ, J., O. FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. CAUJAPÉ-CASTELLS, M. OLANGUA CORRAL & R. FEBLES. 2007b. Biología reproductiva, filogenia, diversidad genética y poblaciones naturales en las islas Canarias y situaciones continentales. *III Congreso De Biología De La Conservación De Plantas (Libro De Resúmenes)*: 88-90.
- PÉREZ DE PAZ, P.L., 1978. Revisión del género *Micromeria* Bentham (Lamiaceae-Stachyoideae) en la región Macaronésica. Escmo. Cabildo Insular de Tenerife. ACT.
- PÉREZ DE PAZ, P.L. 1992. Revisión taxonómica de *Sideritis* L. subgénero *Marrubiastrum* (Moench) Mend.- Heder (endemismo macaronésico). *Phanerogamarum Monographiae*, Tomus XX. Ed. J. Cramer. Berlin..
- PÉREZ GARCÍA, F., J.M. PITA VILLAMIL & C. GÓMEZ CAMPO, 1989. Monografías "Fisiología de Semillas". E.T.S. de Ingenieros Agrónomos de la Universidad Politécnica de Madrid.
- PÉREZ GONZÁLEZ, R., 1993. La isla de Tenerife in: *Geografía de Canarias*. Vol.II. Editorial Prensa Ibérica, S.A.: 757-772.
- PERNÝ, M., A. TRIBSCH, T.F. STUESSY & K. MARHOLD. 2005. Taxonomy and cytogeography of *Cardamine raphanifolia* and *C. gallaecica* (Brassicaceae) in the Iberian Peninsula. *Pl.Syst.Evol.* 254: 69-91.
- PERSSON, K., A.-S. FÅLT & R. VON BOTHMER. 2001. Genetic diversity of allozymes in turnip (*Brassica rapa* L. var. *rapa*) from the Nordic area. *Hereditas* 134: 43-52.
- PETIT, R., A. HAMPE & R. CHEDDADI. 2005. Climate changes and tree phylogeography in the Mediterranean. *Taxon* 54: 877-885.
- PIRE, S.M. & M.DEMATTEIS. 2007. Pollen aperture heteromorphism in *Centaureum pulchellum* (Gentianaceae). *Grana* 46: 1-12.
- PIRES, J.C. & K.L. HERTWECK. 2008. A renaissance of cytogenetics: studies in polyploidy and chromosomal evolution. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 95: 275-281.
- PIRY, S., LUIKART, G. & J.M. CORNUET, 1998. Bottleneck, a program for detecting recent effective population size reductions from allele frequency data. INRA, URLB, Laboratoire de Modélisation et Biologie Evolutive. Montpellier, France.
- PITA VILLAMIL, J.M. & F. PÉREZ GARCÍA, 1989. Monografías. "Dormición de Semillas". E.T.S. de Ingenieros Agrónomos de la Universidad Politécnica de Madrid.
- PLA DALMAU, J.M. 1957. Polen. Estudios palinológicos y precisiones morfológicas sobre los granos de polen de quinientas especies botánicas del extremo NE de España. In: *Polen.Universidad de Barcelona*. Barcelona: 229-233.
- POLOWICK, P.L., & V.K. SAWHNEY. 1986. A scanning electron microscopic study on the initiation and development of floral organs of *Brassica*



- napus* (cv. WESTAR). *Amer.J.Bot.* 73: 254-263.
- POZHIDAEV, A.E., 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). *Grana* 32: 79-85.
- POZHIDAEV, A. E. 2000. Pollen variety and aperture patterning. in *Pollen and Spores: Morphology and Biology*. Harley, M. M. C. M. Morton & S. Blackmore (eds), 205-25. Great Britain: Royal Botanic Gardens, Kew.
- POZNER, R., & A. COCUCI. 2006. Floral structure, anther development, and pollen dispersal of *Halophytum ameghinoi* (Halophytaceae). *Int. J. Plant Sci.* 167: 1091-1098.
- PRAGLOWSKI, I., 1970. An elucidation of the microreticulate structure of the exine. *Grana* 13:45-50.
- PRANCE, G. T. 2000. Plant systematics: a half-century of progress (1950-2000) and future challenges. *Taxon* 49: 399.
- PRANTL, 1890. Cruciferae. In: *Genera Siphonogamarum ad Systema Englerianum conscript* (1963). De Dalla Torre, C. G. & H. Harms (eds). Wiesbaden: Lipsiae.
- PRESTON, R. E. 1986. Pollen-ovule ratios in the Cruciferae. *Amer.J.Bot.* 73: 1732-1740.
- PRESTON, R. E. 1991. The intrafloral phenology of *Streptanthus tortuosus* (Brassicaceae). *Amer.J.Bot.* 78: 1044-1053.
- PRINA, A., & A. MARRERO RODRÍGUEZ. 2001. *Crambe tamadabensis* (Brassicaceae, Brassicaceae), una nueva especie para Gran Canaria (Islas Canarias, España). *An.Jard.Bot.Madrid* 58: 245-49.
- PROCTOR, M., & P. YEO. 1973. *The Pollination of Flowers*. London: Collins. 500 pp.
- PROCTOR, M., P. YEO, & A. LACK. 1996. *The Natural History of Pollination*. London: Harper Collins Publishers. 479 pp.
- PROYECTO BASEMAC (Mac 4.1/C.9) INTERREG IIIB Azores-Madeira-Canarias. 2000-2006. *Banco de semillas de Macaronesia. Un programa para la conservación sostenible de la diversidad vegetal. Memoria del Proyecto*.
- PUNT, W., S.BLACKMORE, S.NILSSON & A.LE THOMAS, 1994. *Glossary of Pollen and Spore Terminology*. LPP Foundation. Utrech.
- QUELLER, D.C. 1984. Pollen-ovule ratios and hermaphrodite sexual allocation strategies. *Evolution* 38: 1148-1151.
- RAMOS MARTÍNEZ, A. 1989. Aportaciones al conocimiento cariológico del género *Asparagus* (Liliaceae) en las islas Canarias. *Bot. Macaronésica* 18: 3-14.
- RAMSEY, J. & D.W. SCHEMSKE. 1998. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* 29: 467-501.
- RAUFASTE, N. & F. ROUSSET. 2001. Are partial Mantel Tests adequate? *Evolution* 55 (8): 1703-1705.
- REES, D.J.; B.C. EMERSON, P. OROMÍ, G.M. HEWITT, 2001. Mitochondrial DNA, ecology and morphology: interpreting the phylogeography of the Nesotes (Coleoptera: Tenebrionidae) of Gran Canaria. *Molecular Ecology*, 10: 427-434.
- REESE, G., 1957. In: Federov. Chromosome numbers of Flowering Plant (1974): 175
- REITSMA, T., 1969. Size modification of recent pollen grains under different treatments. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 9:175-202. SIN FICHAR
- REYES HERNÁNDEZ, J. A. 1999. *Parolinia schizogynoides* Svent., Add.Fi. Canar., 1: 11 (1960). in *Libro Rojo de la Flora Canaria contenida en la Directiva-Hábitats Europea*. Beltrán Tejera, E., W. Wildpret de la Torre, M. C. León Arencibia, A. García Gallo & J. A. Reyes Hernández (ed), Organismo Autónomo Parques Nacionales. La Laguna, Tenerife: 489-493.
- RICHARDS, A. J. 1986. *Plant Breeding Systems*. 1<sup>ª</sup> ed: Chapman & Hall. London.529 pp
- RICHARDS, A. J. 1997. *Plant Breeding Systems*. 2<sup>ª</sup> ed. Chapman & Hall. London 529 pp
- RIESEBERG, L. H., and J. M. BURKE. 2001. The biological reality of species: gene flow, selection, and collective evolution. *Taxon* 50: 47-67.
- 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.
- RITLAND, K. 1990. Inferences about inbreeding depression based on changes of the inbreeding coefficient. *Evolution* 44: 1230-1241.
- RIVAS MARTINEZ, S. et al. 1993. Excursión guide. Outline vegetatoin of Tenerife Island (Canary Islands). *Itinera Geobotanica* 7: 5-168.
- ROCA SALINAS, A. 1983. Morfología polínica del género *Limonium* Mill en Macaronesia. In: *Actas del IV Simposio de Palinología*. Solé de Porta & Suárez Cervera (eds), Publicacions i edicions de la Universitat de Barcelona. Barcelona: 211-222.
- RODRÍGUEZ-RIANO, T., A. ORTEGA-OLIVENCIA & J.A. DEVESA ALCARAZ. 1999. Reproductive phenology in three Genisteae (Fabaceae) shrub species of the W Mediterranean Region. *Nordic Journal of Botany* 19: 345-54.
- RODRÍGUEZ-RIANO, T., A. ORTEGA OLIVENCIA & J.A. DEVESA. 2004. Reproductive biology in *Cytisus multiflorus* (Fabaceae). *Ann. Bot. Fennici* 41: 179-88.
- ROHLF, F.J. 1998. NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis version 2.02j. Applied Biostatistics Inc.
- ROLÁN ALVAREZ, E. 2008. Caracteres morfológicos y sus componentes. *Proyecto "Arquitectura Genética y Origen Evolutivo De Caracteres Adaptativos En Un Caracol Marino"*.
- ROLL, J., J. M. RANDALL, R. J. CABIN & D.L. MARSHALL. 1997. Reproduce success increases with local density of conspecifics in a desert mustard (*Lesquerella fendleri*). *Cons Biology* 11: 738-746.
- ROMERO ZARCO, C., 1986. A new method for estimating karyotype asymmetry. *Taxon*, 35:526-530
- ROUTLEY, M B., R.I. BERTIN & B.C. HUSBAND. 2004. Correlated evolution of dichogamy and self-incompatibility: a phylogenetic perspective. *Int. J. Plant Sci.* 165: 983-993.
- ROY, B.A. 1995. The breeding systems of six species of *Arabis* (Brassicaceae). *Amer.J.Bot.* 82: 869-877.
- RUIZ, E., D.J. CRAWFORD, T.F. STUESSY, F. GONZALES, R. SAMUEL, J. BECERRA, & M. SILVA. 2004. Phylogenetic relationships and genetic divergence among endemic species of *Berberis*, *Gunnera*, *Myrceugenia* and *Sophora* of the Juan Fernández Islands (Chile) and thier continental progenitors based on isozymes and nrITS sequences. *Taxon* 53: 321-332.
- RUSTAN, Ø.H. 1996. Revision of the genus *Diplotaxis* (Brassicaceae) in the Cape Verde Islands, W Africa. *Nord.J.Bot.* 16: 19-50.
- SAAD, L., and G. MAHY. 2009. Molecular and morphological variation of rare endemic oncocyclus irises (Iridaceae) of Lebanon. *Bot.J.Linn.Soc* 159: 123-35.
- SAGE, T.L., R.I. BERTIN & E.G. WILLIAMS. 1994. Ovarian and other late-acting self-incompatibility systems. in *Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants*. Williams, E.G., A.E. Clarke & R. B. Knox (eds.) Kluwer Academic Publishers. Dordrecht: 116-140.
- SAGE, T.L., S.R. GRIFFIN, V. PONTIERI, P. DROBAC, W.W. COLE & S.C.H. BARRETT. 2001. Stigmatic self-incompatibility and mating patterns in *Trillium grandiflorum* and *Trillium erectum* (Melanthiaceae). *Ann.Bot.* 88: 829-841.
- SAHUQUILLO, E. & R. LUMARET. 1995. Variation in the subtropical group of *Dactylis glomerata* L.- 1. Evidence from allozyme polymorphism. *Bioch. Syst. Ecol.* 23: 407-418.
- SAITOU, N. & M. NEI. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.*, 4:406-425.
- SALAS PASCUAL, M. 2003. El medio físico de Gran Canaria. In: *Apuntes sobre Flora y Vegetación de Gran Canaria (Guía de la excursión geobotánica de las XIX Jornadas de Fitosociología y Simposio Internacional de la FIP 2003)*. RODRÍGUEZ DELGADO, O. (coord.). Cabildo de Gran Canaria. Medio Ambiente y Aguas: 15-31.
- SANCHEZ DIAZ, J. 1975. Características y distribución de los suelos en la isla de Gran Canaria. Tesis Doctoral. Universida de La Laguna.
- SÁNCHEZ-DORESTE, J.L., J. A. REYES-BETANCORT, S. SCHOLZ, & J. CAUJAPÉ- CASTELLS, 2004. Patrones de variación genética poblacional en el endemismo canario *Matthiola bolleana* Webb ex Christ. *Bot.Macaronésica* 25: 1-11.
- SÁNCHEZ-DORESTE, J.L., G. DOMINA & J. CAUJAPÉ-CASTELLS. 2005. Genetic differentiation of three species of *Matthiola* (Brassicaceae) in the Sicilian insular system. *Pl.Syst.Evol.* 253: 81-93.
- 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.
- SANTANA SANTANA, A. & E. PÉREZ-CHACON, 1991. *Sociedad y medio: aproximación a las formas históricas de uso del territorio en Gran Canaria*. Cabildo Insular de Gran Canaria, La Caja de Canarias.
- SANTANA SANTANA, A. & A. NARANJO CIGALA. 1992. *El relieve de Gran Canaria. Guía de las grandes unidades morfológicas*. España: Nogal Ediciones. 108 pp.

## Bibliografía

- SANTOS-GUERRA, A. 1983a. Vegetación de la región macaronésica. *II Congreso Internacional Pró Flora Macaronésica. Funchal*: 185-203.
- SANTOS GUERRA, A. 1983b. *Vegetación y Flora de La Palma*. Santa Cruz de Tenerife: Editorial Interinsular Camaroa S.A. 348 pp.
- SANTOS GUERRA, A. 1996a. *Parolinia schizogynoides* Svent. (Brassicaceae) in *Libro Rojo de especies vegetales amenazadas de las Islas Canarias*. 1ª ed., Gómez-Campo, C & colaboradores. Viceconsejería de Medio Ambiente: 482-483
- SANTOS GUERRA, A. 1996b. *Parolinia aridanae* Santos sp. nova (Brassicaceae) in *Libro Rojo de especies vegetales amenazadas de las Islas Canarias*. 1ª ed., Gómez-Campo, C. & colaboradores, Viceconsejería de Medio Ambiente; 474-475.
- SANTOS- GUERRA, A. 2001. Flora vascular nativa. In *Naturaleza de las islas Canarias. Ecología y Conservación*. Fernández-Palacios, J. M. & J. L. Martín Esquivel (Eds.), Turquesa ediciones. España: 185-192.
- SARGENT, R. D, M. A. MANDEGAR & S.P. OTTO. 2006. A model of the evolution of dichogamy incorporating sex-ratio selection, anther-stigma interference, and inbreeding depression. *Evolution* 60: 934-944.
- SCHAAL, B. A., and W. J. LEVERICH. 2001. Plant population biology and systematics. *Taxon* 50: 679-95.
- SCHEMSKE, D.W. & R. LANDE. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. *Evolution* 39: 41-52.
- SCHEMSKE, D.W., B.C. HUSBAND, M.H. RUCKELSHAUS, C. GOODWILLIE, I.M. PARKER & J.G. BISHOP. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- SCHIERUP, M.H. & F.B. CHRISTIANSEN. 1996. Inbreeding depression and outbreeding depression in plants. *Heredity* 77: 461-68.
- SCHILLER, G., L. KOROL, E.D. UNGAR, A. ZEHAVIA, S. L. GIL, and M. J. CLIMENT. 1999. Canary Islands pine (*Pinus canariensis* Chr.Sm. ex DC.). 1. Differentiation among native populations in their isoenzymes. *Forest Genetics* 6: 257-276.
- SCHOEN, D.J. & D.G. LLOYD. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. III. Methods for studying modes and functional aspects of self-fertilization. *Int. J. Plant Sci.* 153: 381-393.
- SCHOEN, D.J., & T.-L. ASHMAN. 1995. The evolution of floral longevity: resource allocation to maintenance versus construction of repeated parts in modular organisms. *Evolution* 49: 131-139.
- SCHRANZ, M.E., C. DOBES, M.A. KOCH & T. MITCHELL-OLDS. 2005. Sexual reproduction, hybridization, apomixis, and polyploidization in the genus *Boechea* (Brassicaceae). *Amer.J.Bot.* 92: 1797-1810.
- SCHRANZ, M.E., L. KANTAMA, H. DE JONG & T. MITCHELL-OLDS. 2006. Asexual reproduction in a close relative of *Arabidopsis*: a genetic investigation of apomixis in *Boechea* (Brassicaceae). *New Phytologist* 171: 425-438.
- SCHULZ, O. E. 1936. Cruciferae . in *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. 2ª ed (1960). Band 17b. Engler, A. & H. Harms. (eds). DUNCKER & HUMBLOT. Berlin: 227-658.
- SCOTLAND, R. W. 2000. Are angiosperms firmly rooted? *Taxon* 49: 529-31.
- SEAVEY, S.R. & K.S. BAWA. 1986. Late-Acting Self-Incompatibility in Angiosperms. *The Botanical Review* 52: 195-219.
- SHAPCOTT, A. 1994. Genetic and ecological variation in *Atherosperma moschatum* and the implications for conservation of its biodiversity. *Aust.J.Bot.* 42: 663-686.
- SHARBEL, T.F. & T. MITCHELL-OLDS. 2001. Recurrent polyploid origins and chloroplast phylogeography in the *Arabis holboellii* complex (Brassicaceae). *Heredity* 87:59-68.
- SHIELDS, C.R., T.J. ORTON & C.W. STUBER, 1983. An outline of general resource needs and procedures for the electrophoretic separation of active enzymes from plant tissue. In: *Isozymes in Plant Genetics and Breeding. Part A*. 1ª ed., Tanksley, S. D. & T. J. Orton (eds.), Elsevier Science Publishing Company Inc. Amsterdam: 443-68.
- SIEGEL, S., 1988. *Estadística no paramétrica*. Ed. Trillas, Mexico.
- SILVA, L., N. PINTO, B. PRESS, F. RUMSEY, M. CARINE, S. HENDERSON. & E. SJÖGREN. 2005. in BORGES, P.A.V., CUNHA, R. GABRIEL, R. MARTINS, A.F., SILVA, L. & VIEIRA, V. (eds). *A list of vascular Plants (Pteridophyta & Spermatophyta) from the Azores*. Direcção regional do Ambiente and Universidade dos Açores, Horta, Angra do Heroísmo and Ponta Delgada. pp: 131-161.
- SILVA-MONTELLANO, A. & L.E. EGUIARTE, 2003. Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. I. Floral characteristics, visitors, and fecundity. *Amer.J.Bot.* 90: 377-387.
- SILVERTOWN, J. & D. CHARLESWORTH. 2001. *Introduction to Plant Population Biology*. Oxford, U.K.: Blackwell Science. 347 pp.
- SIMILLION, C., K. VANDEPOELE, M.C.E. VAN MONTAGU, M. ZABEAU & Y. VAN DE PEER. 2002. The hidden duplication past of *Arabidopsis thaliana*. *Proc.Nat. Acad. Sci. USA* 99: 13627-13632.
- ŠINGLIAROVÁ, B., J. CHRTEK & P. MRÁZ, 2008. Loss of genetic diversity in isolated populations of an alpine endemic *Pilosella alpicola* subsp. *ullepitschii*: effect of long-term vicariance or long-distance dispersal? *Pl.Syst.Evol.* 275: 181-191.
- SITCAN: Sistema de información territorial. <http://www.gobiernodecanarias.org/cmavot/index.jsp>
- SLATKIN, M. 1985. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution* 39: 53-65.
- SLATKIN, M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236: 787-792.
- SLATKIN, M. 1994. Gene flow and population structure. In: *Ecological genetics*. Real LA ed. Princeton, NJ, Princeton University Press. 3-17
- SLATKIN, M. & N.H. BARTON, 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution* 43: 1349-1368.
- SNEATH, P.H.A. 1995. Thirty years of Numerical Taxonomy . *Syst. Biol.* 44: 281-298.
- SNEATH, P.H.A. & R.R. SOKAL. 1973. *Numerical taxonomy*. San Francisco: W. H. Freeman & Company. 573 pp.
- SOKAL, R.R., 1979. Testing statistical significance of geographical variation patterns. *Systematic Zoology* 8, 227-232.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF. 1969. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Madrid: H.BLUME Ediciones. 832 pp.
- SOKOLOFF, D., M. REMIZOWA, T. MACFARLANE, and RUDALL. P. J. 2008. Classification of the early-divergent angiosperm family Hydatellaceae: one genus instead of two, four new species and sexual dimorphism in dioecious taxa. *Taxon* 57: 179-200.
- SOLTIS, D.E. & SOLTIS P.S. (eds). 1989. *Isozymes in Plant Biology*. Hong Kong: Dioscorides Press. 268 pp.
- SOLTIS, D.E. & P.S. SOLTIS. 1992. The distribution of selfing rates in homosporous ferns. *Amer. J. Bot.* 79: 97-100.
- SOLTIS, P.S., & M.A. GITZENDANNER. 1999. Molecular Systematics and Conservation of Rare Species. *Cons.Biology* 13: 471-83.
- SOLTIS, P.S., & D.E. SOLTIS. 2001. Molecular systematics: assembling and using the Tree of Life. *Taxon* 50, no. 3: 663-77.
- SOLTIS, P.S., D.E. SOLTIS & L.D. GOTTLIEB. 1987. Phosphoglucosyltransferase gene duplications in *Clarkia* (Onagraceae) and their phylogenetic implications. *Evolution* 41: 667-671.
- SOLTIS, D.E., P.S. SOLTIS & J.A. TATE. 2003. Advances in the study of polyploidy since *Plant speciation*. *New Phytologist* 161: 173-191.
- SOLTIS, D.E., P.S. SOLTIS, P.K. ENDRESS. & M.W. CHASE. 2005. *Phylogeny and Evolution of Angiosperms*. Sinauer Associates Inc. Publishers. 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. *Amer.J.Bot.* 96: 336-348.
- SOSA, P. 2001. Genes, poblaciones y especies. In: *Naturaleza de las islas Canarias. Ecología y Conservación*. Fernández-Palacios J. M. & J. L. Martín Esquivel (Eds). Turquesa ediciones. España. 151-155.
- SOSA, P.A. & S.M. LINDSTROM. 1999. Isozymes in macroalgae (seaweeds): genetic differentiation, genetic variability and applications in systematics. *Eur. J. Phycol.* 34: 427-442.
- SOSA, P. A., F. BATISTA, M. A. GONZÁLEZ PÉREZ & N. BOUZA, 2002. La conservación genética de las especies vegetales amenazadas. In: *Biología de la conservación de plantas amenazadas*. 1º ed., A. Bañares Baudet (ed), Organismo Autónomo Parques Nacionales. Madrid: 135-160.
- SOTO MEDINA, M. E., J. CAUJAPÉ-CASTELLS, A. ROCA SALINA & D. BRAMWELL, 2007. La variabilidad genética de dos especies de *Crambe* amenazadas en Canarias: implicaciones para su conservación. *III Congreso De Biología De La Conservación De Plantas (Libro De Resúmenes)*: 68-69.
- STÄHLBERG, D., and M. HEDRÉN. 2008. Systematics and phylogeography of the *Dactylorhiza maculata* complex (Orchidaceae) in Scandinavia: insights from cytological, morphological and molecular data . *Pl. Syst.Evol.* 273: 107-32.

- STANTON, M. L. 1984. Developmental and genetic sources of seed weight variation in *Raphanus raphanistrum* L. (Brassicaceae). *Amer.J.Bot.* 71: 1090-1098.
- STANTON, M. L. 1987a. Reproductive biology of petal color variants in wild populations of *Raphanus sativus*: I. Pollinator response to color morphs. *Amer.J.Bot.* 74: 178-87.
- STANTON, M. L. 1987b. Reproductive biology of petal color variants in wild populations of *Raphanus sativus*: II. Factors limiting seed production. *Amer.J.Bot.* 74: 188-96.
- STATSOFT, INC. (1996). STATISTICA for Windows 5.1. (Computer program manual).
- STEARNS, W. T. 1972. *Kunkeiella*, a new genus of Santalaceae in the Canary Islands. *Cuad.Bot. Canaria* 16: 11-26.
- STEBBINS, G. L. 1971. *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. London. Edward Arnold (Publishers). 216 pp.
- STEINMANN, V.W. & J.M. PORTER. 2002. Phylogenetic relationships in Euphorbiaceae (Euphorbiaceae) based on ITS and *ndhF* sequence data. *Ann.Missouri.Bot.Gard.* 89: 453-490.
- STEVENS, P. F. 2000. Botanical systematics 1950-2000: change, progress, or both? *Taxon* 49: 635-59.
- STEVENS, P.F. 2001. Angiosperm Phylogeny Website. Version 7, May 2006 [and more or less continuously updated since]. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- STORK, A.L. & J. WÜEST. 1980. *Morettia* DC. (Cruciferae): a morphological and taxonomically study. *Bol. Soc. Brot. Sér.2*, 53: 241-273.
- STUESSY, T. F. 2001. New frontiers in plant systematics. *Taxon* 50: 661-662.
- STUESSY, T. F. 2003. Morphological data in plant systematics. In *Deep Morphology. Towards a renaissance of morphology in plant systematics*. T. F. Stuessy, V. Mayer & E. Hörandl (eds), Ruggell, Liechtenstein: A.R.G. Gantner Verlag K.G. pp: 299-315
- STUESSY, T.F. & D.J. CRAWFORD. 1998. Chromosomal stasis during speciation in angiosperms of oceanic islands. in *Evolution and Speciation of Island Plants*. Stuessy T. F. & M.Ono (eds)., Cambridge. 307-324.
- STUESSY, T. F., E. HÖRANDL, and V. MAYER. 2000. New and renewed sources of comparative data from plants. *Taxon* 49: 400.
- STUESSY, T. F. HÖRANDL E. & MAYER V. eds. 2001. *Plant Systematics. A half-century of progress (1950-2000) and future challenges*. Vienna, Austria: International Association for plant Taxonomy.
- STUESSY, T. F., D. J. CRAWFORD, C. MARTICORENA & R. RODRIGUEZ. 1998. Island biogeography of angiosperms of the Juan Fernandez archipelago. in *Evolution and Speciation of Island Plants*. Stuessy, T.F. & M. Ono (eds.), Cambridge: 121-138.
- STUESSY, T. F., G. JAKUBOWSKY, R. SALGUERO GÓMEZ, M. FOSSEY, P. M. SCHLÜTER, T. FER, B.-Y. SUN, & H. KATO. 2006. Anagenetic evolution in island plants. *J. Biogeography* 33: 1259-1265.
- SUÁREZ, C., R. FEBLES, J. PÉREZ DE PAZ, & J. CAUJAPÉ- CASTELLS. 2000. Relaciones entre biodiversidad morfológica y genética y biología reproductiva en especies canarias de *Limonium* Mill. (Plumbaginaceae). *VI Symposium De La Asociación Ibero-Macaronésica De Jardines Botánicos. Valencia*: 43.
- SUÁREZ, C., J. PÉREZ DE PAZ, J. CAUJAPÉ- CASTELLS & R. FEBLES. 2002. Sistemas de cruzamiento y diversidad genética de *Limonium dendroides* Svent. (Plumbaginaceae), un endemismo canario en peligro de extinción. *1º Congreso De Biología De La Conservación De Plantas (Libro De Resúmenes)*: 87.
- SUÁREZ, C., J. PÉREZ DE PAZ, J. CAUJAPÉ- CASTELLS & R. FEBLES 2009. Genetic diversity and floral dimorphism in *Limonium dendroides* (Plumbaginaceae), a woody Canarian species on the way of extinction. *Pl.Syst.Evol.* 280: 105-117.
- SUNDING, P. 1979. Origins of the Macaronesian Flora. In: *Plants and Islands*. D. Bramwell (ed.), Academic Press. London 13-40
- SUSANNA, A., T. GARNATJE & N. GARCÍA-JACAS. 1999. Molecular phylogeny of *Cheirolophus* (Asteraceae: Cardueae-Centaureinae) based on ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Pl.Syst.Evol.* 214: 147-160.
- SUTHERLAND, S. & L. F. DELPH. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. *Ecology* 65: 1093-104.
- SVENTENIUS, E.R.S. 1948. Plantas nuevas o poco conocidas de Tenerife. *Bol. 18, Inst.Nac.Invest.Agron.* 96: 1-19.
- SVENTENIUS, E.R.S. 1960. *Additamentum ad floram canariense*. Madrid. *Inst.Nac.Invest. Agron.* 1: 11-12
- SWOFFORD, D.L. & R.B. SELANDER, 1989. BIOSYS-1: A Fortran program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *Journal of Heredity* 72: 281-283.
- SYTSMA, K. J. & J. C. PIREZ. 2001. Plant systematics in the next 50 years- re-mapping the new frontier. *Taxon* 50: 713-32.
- SYTSMA, K. J. & B. A. SCHAAL. 1985. Genetic variation, differentiation, and evolution in a species complex of tropical shrubs based on isozymic data. *Evolution* 39: 582-593.
- TALAVERA, S., P.E. GIBBS & J. HERRERA. 1993. Reproductive biology of *Cistus ladanifer* (Cistaceae). *Pl.Syst.Evol.* 186: 123-134.
- TAYLOR, D. R., S. TRIMBLE & D.E. McCAULEY. 1999. Ecological genetics of gynodioecy in *Silene vulgaris*: relative fitness of females and hermaphrodites during the colonization process. *Evolution* 53: 745-751.
- THIEDE, D.A. & C.K. AUGSPURGER. 1996. Intraspecific variation in seed dispersion of *Lepidium campestre* (Brassicaceae). *Amer.J.Bot.* 83: 856-866.
- TOMB, A.S. 1999. Pollen morphology and relationships of *Setchellanthus caeruleus* (Setchellanthaceae). *Taxon* 48: 285-288.
- TRAPNELL, D. W. & J. L. HAMRICK, 2006. Floral display and mating patterns within populations of the neotropical epiphytic orchid, *Laelia rubescens* (Orchidaceae). *Amer.J.Bot.* 93: 1018-1028.
- TYLER, T. 2004. Studies in *Melica ciliata*- complex: 1. Distribution of allozyme variation within and among individuals, populations and geographic regions. *Pl.Syst.Evol.* 248: 1-30.
- VALIDO, A., Y.L. DUPONT, & J.M. OLESEN, 2004. Bird-flower interactions in the Macaronesian islands. *J. Biogeography* 31: 1945-1953.
- 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 *The evolutionary significance of the exine*, Ferguson, I.K. & J. Muller (eds.). Linnean Society of London. Academic Press. London: 125-137.
- VAN DER PLUYM, A. & M.J. HIDEUX. 1977. Application d'une méthodologie quantitative à la palynologie d'*Eryngium maritimum* (Umbelliferae). *Pl.Syst.Evol.* 127: 55-85.
- VAN ETEN, M. L., L. B. PREVOST, A. C. DEEN, B. V. ORTIZ, L. A. DONOVAN, and S.-M. CHANG. 2008. Gender differences in reproductive and physiological traits in a gynodioecious species, *Geranium maculatum* (Geraniaceae). *Int.J.Plant. Sci* 169: 271-79.
- VAN LOON, J.CRH. 1974. A cytological investigation of flowering plants from the Canary Islands. *Acta Bot. Neerl.* 23: 113-124.
- VAN TUNEN, A.J., I.M. VAN DER MEER & J.N.M. MOL. 1994. Cap. 20. Flavonoids and genetic modification of male fertility. In: *Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants*. Williams, E. G., A. E. Clarke & R. B. Knox (eds.) Kluwer Academic Publishers. Dordrecht: 423-442.
- VARGAS, P. 2007. Are Macaronesian islands refugia of relict plant lineages?: a molecular survey. In *Phylogeography of Southern European Refugia*. S. & N. Ferrand eds. Weiss, 297-314. Springer.
- VAUGHAN, J. G., and J. M WHITEHOUSE. 1971. Seed structure and the taxonomy of the Cruciferae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 64: 383-409.
- VAUGHAN, J.G., J.R. PHELAN & K.E. DENFORD. 1976. Seed studies in the Cruciferae. in *The Biology and Chemistry of the Cruciferae*. (eds) J. G. Macleod A. J. & B. M. G. Jones eds. Vaughan, 119-144. Londres: Academic Press.
- VEKEMANS, X., M.H. SCHIERUP & F.B. CHRISTIANSEN. 1998. Mate availability and fecundity selection in multi-allelic self-incompatibility systems in plants. *Evolution* 52: 19-29.
- VEGA, R.D. 1992. *La Meteorología en las Islas Canarias*. Santa Cruz de Tenerife. 81 pp
- VESPRINI, J.L., & E. PACINI. 2005. Temperature-dependent floral longevity in two *Helleborus* species. *Pl.Syst.Evol.* 252: 63-70.
- VILCHES NAVARRETE, B., A. ROCA SALINAS, J. NARANJO SUÁREZ, B. NAVARRO, D. BRAMWELL & J. CAUJAPÉ-CASTELLS. 2002. La variación genética de *Erysimum* L. en Gran Canaria. *I Congreso De Biología De La Conservación De Plantas. Valencia*.
- VILCHES NAVARRETE, B., A. ROCA SALINAS, J. NARANJO, B. NAVARRO, D. BRAMWELL & J. CAUJAPÉ-CASTELLS. 2004. Estructura espacial de la variación genética de *Erysimum albenscens* (Cruciferae) en Gran Canaria: implicaciones para la conservación *ex situ* en bancos de

## Bibliografía

- germoplasma. *Bot. Macaronésica* 25: 15-30.
- VILJOEN, A.M., B.E. VAN WYK, H. VAN der BANK, G. F. SMITH, and M. VAN der BANK. 1996. A chemotaxonomic and biochemical evaluation of the identity of *Aloe candelabrum* (Aloaceae). *Taxon* 45: 461-471.
- VIZMANOS, J.R. & R. ASENSIO, 1976. *Curso y ejercicios de bioestadística*. Madrid: Centro de promoción reprográfica. 332 pp.
- VOGEL, S. 1996. Cristian Konrad Sprengel's Theory of the Flower. The cradle of floral ecology. In *Floral Biology. Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plant*. Lloyd, D. G. & S. C. H. Barrett (eds), Chapman & Hall. USA. 44-62.
- VON GAISBERG, M. & G. WAGENITZ. 2002. *Carduus baeocephalus* subsp. *microstigma* Gaisberg & Wagenitz, a new subspecies from the Canary Islands (Cardueae, Carduinae) - a facultative autogamous descendant of *Carduus baeocephalus* Webb subsp. *baeocephalus*. *Candollea* 57: 271-282.
- VON KÄMMER, F. 1972. Ergänzungen zu O.Eriksson: Check-List of Vascular Plants of the Canary Islands (1971). *Cuad. Bot. Canaria* XVI: 47-49.
- VOGGENREITER, V. 1974. Investigaciones Geobotánicas en la Vegetación de La Palma como Fundamento para la protección de la Vegetación Natural. *Monog. Biol. Canarienses* 5: 1-57.
- VVAA. 2000. Lista Roja de Flora Vascular Española (valoración según categorías UICN). *Conservación Vegetal* 6 (extra): 11-38.
- WALKER, J.W. & J. DOYLE, 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Palynology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 664-723
- WALTER, K.S. & GILLETTE H. J. (eds.). 1998. *1997 IUCN Red List of Threatened Plants*. Compiled by the World Conservation Monitoring Centre. IUCN- The World Conservation Union, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 862 pp.
- WARTENBERG, D., 1989. SAAP vs. 4.3. Spatial autocorrelation Analysis Program. Distributed by the author.
- WARWICK, S.I. & I.A. AL-SHEHBAZ, 2006. Brassicaceae: Chromosome number index and database on CD-Rom. *Pl. Syst. Evol.* 259: 237-248.
- WARWICK, S.I., A. FRANCIS & I.A. AL-SHEHBAZ. 2006. Brassicaceae: Species checklist and database on CD-Rom. *Pl. Syst. Evol.* 259: 249-258.
- WARWICK, S.I., C.A. SAUNDERS, I.A. AL-SHEHBAZ & F. JACQUEMOUD. 2007. Phylogenetic relationships in the Tribes Anchoniaeae, Chorisporeae, Euclidiaceae, and Hesperideae (Brassicaceae) based on nuclear ribosomal ITS DNA sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 94: 56-78.
- WASER, N.M. & M.V. PRICE. 1991. Outcrossing distance effects in *Delphinium nelsonii*: pollen loads, pollen tubes, and seed set. *Ecology* 72: 171-179.
- WASER, N.M., & M.V. PRICE. 1994. Crossing-distance effects in *Delphinium nelsonii*: outbreeding and inbreeding depression in progenie fitness. *Evolution* 48: 842-852.
- WASER, N.M., R.G. SHAW & M.V. PRICE. 1995. Seed set and seed mass in *Ipomopsis aggregata*: variance partitioning and inferences about postpollination selection. *Evolution* 49: 80-88.
- WASER, N.M., L. CHITTKA, M.V. PRICE, N.M. WILLIAMS & J. OLLERTON. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- 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>.
- WEBB, C.J. 1984. Constraints on the evolution of plant breeding systems and their relevance to systematics. In: *Plant Biosystematics*. W. F. Grant (Ed.): 249-270.
- WEBB, C.J. 1994. Pollination, self-incompatibility, and fruit production in *Corokia cotoneaster* (Escalloniaceae). *New Zeal. J. Bot.* 32: 385-392.
- WEBB, C.J., & D. G. LLOYD. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *New Zeal. J. Bot* 24: 163-178.
- WEBB, C.J., D.G. LLOYD & L.F. DELPH. 1999. Gender dimorphism in indigenous New Zealand seed plants. *New Zeal. J. Bot.* 37: 119-130.
- WEBB, P.B. 1840. *Parolinia* Gen. nov. *Parolinia ornata* sp. nov. *Annl. Sci. Nat.* 2: 133-134.
- WEBER, A. 2003. What is morphology and why is it time for its renaissance in plant systematics? In: *Deep Morphology. Towards a renaissance of morphology in plant systematics*. T.F. Stuessy, V. Mayer & E. Hörandl (eds), A.R.G. Gantner Verlag K.G Ruggell, Liechtenstein: 3-32.
- WEIR, B.S., 1990. Genetic data analysis: methods for discrete population genetic data. Sinauer, Sunderland, MA.
- WEISS, M.R. 1995. Floral color change: a widespread functional convergence. *Amer. J. Bot.* 82: 167-85.
- WEISS, M.R. & B.B. LAMONT. 1997. Floral color change and insect pollination: a dynamic relationship. *Isr. J. Pl. Sci.* 45: 185-199.
- WELLER, S.G., A.K. SAKAI & C. STRAUB. 1996. Allozyme diversity and genetic identity in *Schieda* and *Alsinidendron* (Caryophyllaceae: Alsinoideae) in the Hawaiian islands. *Evolution* 50: 23-34.
- WENDEL, J.F. & N. F. WEEDEN. 1989. Visualization and interpretation of plant isozymes. in *Isozymes in Plant Biology*. 1ª ed., SOLTIS D.E. & P.S. SOLTIS (eds), Dioscorides Press. Hong Kong: 5-45.
- WENDEL, J.F., R. ROWLEY & J. McD. STEWART. 1994. Genetic diversity in and phylogenetic relationships of the Brazilian endemic cotton, *Gossypium mustelinum* (Malvaceae). *Pl. Syst. Evol.* 192: 49-59.
- WERTH, C.R., W.K. HILU, C.A. LANGNER & W.V. BAIRD. 1993. Duplicate gene expression for isocitrate dehydrogenase and 6-phosphogluconate dehydrogenase in diploid species of *Eleusine* (Gramineae). *Amer. J. Bot.* 80 : 705-710.
- WESTERBERGH, A. & A. SAURA, 1994. Genetic differentiation in endemic *Silene* (Caryophyllaceae) on the Hawaiian Islands. *Amer. J. Bot.* 81: 1487-1493.
- WHITLOCK, M.C. & D.E. MCCAULEY. 1999. Indirect measures of flow and migration:  $F_{ST} \neq 1 / (4 N_m + 1)$ . *Heredity* 82: 117-25.
- WIENS, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. *Oecologia* 64: 47-53. SOLO ABSTRACT
- WIENS, D., L. ALLPHIN, D.H. MANSFIELD & G. THACKRAY. 2002. Developmental failure and loss of reproductive capacity as a factor in extinction: a nine-year study of *Dedeckera eurekaensis* (Polygonaceae). *Aliso* 21: 55-63.
- WIENS, D., C.L. CALVIN, C.A. WILSON, C.I. DAVERN, D. FRANK & S.R. SEAVEY. 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia* 71: 501-509.
- WILLIAMSON, M. 1981. Islands populations. Oxford University Press. Hong Kong.
- WILLIAMSON, P.S., & C.R. WERTH. 1999. Levels and patterns of genetic variation in the endangered species *Abronia macrocarpa* (Nyctaginaceae). *Amer. J. Bot.* 86: 293-301.
- WILLIS, J.C., 1970. *Age and Area*. Eds. Asher & Clotld. Vaals. Amsterdam (Reed. Cambridge, 1922).
- WILLIS, J. H. 1999. The role of genes of large effect on inbreeding depression in *Mimulus guttatus*. *Evolution* 53: 1678-1691.
- WITTER M.S. & G.D. CARR. 1988. Adaptive radiation and genetic differentiation in the Hawaiian silversword alliance (Compositae-Madinae). *Evolution* 42: 1278-1287.
- WODEHOUSE, R.P. 1935. *Pollen Grains. Their structure, identification and significance in science and Medicine*. MC Graw-Hill Book Company. First edition. Third impresion. New York. 574 pp.
- WRIGHT, S. 1931. Evolution in mendelian populations. *Genetics* 130: 639-647.
- WRIGHT, S. 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.* 15: 323-354.
- WRIGHT, S.I., R.W. NESS, J.P. FOXE & S.C.H. BARRETT. 2008. Genomic consequences of outcrossing and selfing in plants. *Int. J. Plant. Sci* 169: 105-118.
- WRIGHT, S.J., & O. CALDERON. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *J. Ecology* 83: 937-948.
- WYATT, R. 1982. Inflorescence architecture: how flower number, arrangement and phenology affect pollination and fruit-set. *Amer. J. Bot.* 69: 585-594.
- YAMASHIRO, T. & M. MAKI. 2005. A comparative study of the reproductive character and genetic diversity of an autogamous *Tylophora matsumurae* and its progenitor *Tylophora tanakae* (Apocynaceae-Asclepiadoideae). *Pl. Syst. Evol.* 256: 55-67.
- YEH, F. C., YANG, R.-C., BOYLE, T.B.J., YE, Z.-H. & MAO, J.X. 1997. Popgene, the user-friendly shareware for population genetic analysis. Molecular Biology and Biotechnology Centre, University of Alberta, Canada. YEO, P. F. 1993. Secondary Pollen Presentation. Form, Function and Evolution. *Pl. Syst. Evol. Supplementum* 6: 268 p
- ZAPATA, T.R. & M.T.K. ARROYO. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10 : 221-230.



Species	Color	Height (cm)	Flower Size (cm)	Flowering Time
Tulipa gesneriana	White	100	10	April
Tulipa clusiana	Pink	120	12	April
Tulipa sylvestris	White	150	15	April
Tulipa schrenkii	White	180	18	April
Tulipa turanica	White	200	20	April
Tulipa turkestanica	White	220	22	April
Tulipa turkestanica	White	240	24	April
Tulipa turkestanica	White	260	26	April
Tulipa turkestanica	White	280	28	April
Tulipa turkestanica	White	300	30	April