

Estudios morfoanatómicos de los aquenios en el complejo *Carduncellus-Carthamus* (Asteraceae: Cardueae): su utilidad para la clasificación filogenética

R. VILATERSANA

Institut Botànic de Barcelona (CSIC-ICUB), Passeig del Migdia s/n, E-08038-Barcelona, Spain.

E-mail: vilatersana@ibb.csic.es

Recibido el 31 de octubre de 2007; Aceptado el 10 de diciembre de 2007

Abstract

The morphoanatomical characters of 32 species of the complex *Carduncellus-Carthamus* and their evolution are studied. Their utility for the generic delimitation of this complex is discussed by comparison with the phylogeny suggested by the sequences of the ribosomic nuclear DNA.

Key words: anatomy, achene, *Carduncellus*, *Carthamus*, Centaureinae, Compositae, *Femeniasia*, morphology, *Phonus*, pappus.

Resumen

Se estudian los caracteres morfoanatómicos de 32 especies del complejo *Carduncellus-Carthamus* y se debate la evolución de estos caracteres y su utilidad para la delimitación genérica de este complejo, comparándola con la filogenia obtenida de las secuencias del DNA ribosómico nuclear.

Palabras clave: anatomía, aquenios, *Carduncellus*, *Carthamus*, Centaureinae, Compositae, *Femeniasia*, morfología, *Phonus*, vilano.

INTRODUCCIÓN

Los estudios de la morfología del capítulo y de los frutos han sido abundantes y muy importantes a la hora de establecer o esclarecer clasificaciones filogenéticas dentro de la familia de las Compuestas. Podemos poner algunos ejemplos de estos estudios: en las tribus *Anthemideae* (KYNLOVÁ, 1970) y *Heliantheae* (SÁENZ, 1981); en las subtribus *Carduinae* (DITTRICH, 1970; HÄFFNER, 2000) y *Centaureinae* (DITTRICH, 1968c); en los géneros *Bidens* y *Coreopsis* (TADASSE *et al.*, 1995), *Centaurea* (DITTRICH, 1968a, 1968b), *Crupina* (BRIQUET, 1930) y *Galactites* (FOURMENT *et al.*, 1957).

El complejo *Carduncellus-Carthamus* está formado por 50 especies circunmediterráneas que se distribuyen desde la Península Ibérica y Marruecos hasta el oeste asiático. La delimitación genérica de este complejo ha ido variando ampliamente en función de los caracteres morfológicos considerados como diferenciales por los diversos autores, tal como queda reflejado en la Tabla 1. Muchos de estos autores usaron la estructura del vilano como carácter diferencial (CANDOLLE, 1938; BENTHAM, 1873; POMEL, 1874; BATTANDIER, 1890). En cambio, HANELT (1963) se basó en la morfología de las brácteas medianas e internas del involucre para separar géneros dentro del complejo. Por su parte, LÓPEZ GONZÁLEZ (1990)

Tabla 1. Diferentes clasificaciones genéricas realizadas en el complejo *Carthamus-Carduncellus*.

LINNÉ (1753), DITTRICH (1969), GREUTER (2003) <i>Carthamus</i>
CASSINI (1819), BATTANDIER (1890) <i>Kentrophyllum – Carduncellus – Carthamus</i>
CANDOLLE (1838) <i>Kentrophyllum – Carduncellus – Carthamus – Onobroma</i>
POMEL (1860, 1874) <i>Kentrophyllum – Carduncellus – Durandoa – Lamottea (=Onobroma)</i>
BENTHAM (1873), BOISSIER (1875), HOFFMAN (1894), HANELT (1963) <i>Carduncellus – Carthamus</i>
LÓPEZ GONZÁLEZ (1990) <i>Carduncellus – Carthamus – Lamottea – Phonus</i>
VILATERSANA <i>et al.</i> (2000) <i>Carduncellus – Carthamus – Femeniasia – Phonus</i>

se apoyó en la combinación de dos caracteres diferenciales, la estructura del vilano y la anatomía del pericarpo, para sugerir una delimitación genérica fraccionada que reconocía cuatro géneros. Por el contrario, DITTRICH (1969) y GREUTER (2003) fueron de la opinión de incluir todas las especies del complejo dentro de un único género más amplio, *Carthamus*, siguiendo el criterio de LINNÉ (1753), debido a la ausencia de caracteres diferenciales claros para subdividir el complejo. Sin embargo, tal como DITTRICH (1969) indicaba, continúa existiendo el problema de la división del complejo, aunque trasladado al rango taxonómico inferior, el subgenérico. Más recientemente, se ha incorporado a este complejo el género monotípico *Femeniasia* Susanna, endémico de la isla de Menorca, Baleares (BREMER, 1994; SUSANNA *et al.*, 1995; SUSANNA & VILATERSANA, 1996; WAGENIZ & HELLWIG, 1996). Últimamente, a raíz de un estudio filogenético basado en la región ITS del ADN ribosómico nuclear, se ha propuesto una nueva delimitación genérica, dividiendo el complejo *Carduncellus-Carthamus* en cuatro géneros: *Carduncellus*, *Carthamus*, *Femeniasia* y *Phonus* (VILATERSANA *et al.*, 2000).

Debido a la importancia de los caracteres morfológicos de los aquenios en la historia de las clasificaciones y reclasificaciones taxonómicas del complejo *Carthamus-Carduncellus*, es de esperar

la existencia de muchos estudios sobre morfología y anatomía del aquenio en el complejo (HANAUSEK, 1911; HANELT, 1963; DITTRICH, 1968c, 1969; EBERT & KNOWLES, 1968; SINGH & PANDEY, 1984). No obstante, hemos decidido efectuar un estudio exhaustivo, tanto en referencia al número de especies como en el número de caracteres, de los distintos caracteres morfoanatómicos del aquenio. Nuestros objetivos han sido: (i) confrontar los resultados de los distintos caracteres morfoanatómicos del aquenio ya estudiados con los datos aportados por otros autores; (ii) incorporar nuevos datos de especies no estudiadas anteriormente; (iii) ver cómo evolucionan estos caracteres y compararlos con la filogenia nuclear y (iv) evaluar la utilización de estos caracteres para la delimitación genérica del complejo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para este estudio se usaron semillas procedentes del banco de germoplasma del Institut Botànic de Barcelona. Para la clasificación genérica del complejo se ha seguido VILATERSANA *et al.* (2000), y para la clasificación infragenérica de *Carthamus* se ha usado VILATERSANA *et al.* (2005). Las especies y subespecies estudiadas y el origen geográfico del material están detallados en la Tabla 2.

Tabla 2. Listado de localidades del material estudiado.***Carduncellus* Adans.**

1. *C. araneosus* Boiss. & Reut. ESPAÑA, Toledo: entre Huerta de Valdecarábanos y Cabañas de Yepes, *Garcia-Jacas, Susanna 1603 & Vilatersana*, 22.06.1996 (BC).
2. *C. caeruleus* (L.) C. Presl. ESPAÑA, Málaga: entre Tolox y Coín, *Garcia-Jacas, Susanna 1610 & Vilatersana*, 24.06.1996 (BC); ESPAÑA, Córdoba: entre Jauja y Puente Genil (CO-754), *Vilatersana 59*, 08.04.1998 (BC).
3. *C. calvus* Boiss. & Reut. MARRUECOS, Beni-Mellal: Aguel Barhane, *Molero, Romo 4354 & Susanna*, 14.06.1988 (BC); MARRUECOS, Taza: vertiente meridional de Jbel Bou Messaoud, *Abdelkader, Molero, J. M. Montserrat 3642, Pallàs, Vicens & Veny*, 13.06.1993 (BC).
4. *C. cuatrecasarii* G. López. ESPAÑA, Jaén: Sierra de Mágina, entre Mancha Real y Torres, *Garcia-Jacas, Susanna 1608 & Vilatersana*, 22.06.1996 (BC).
5. *C. dianius* Webb. ESPAÑA, Valencia: Cap de Sant Antoni próximo a Xàbia, *Garcia-Jacas, Susanna 1479 & Vilatersana*, 17. 06.1995 (BC).
6. *C. duvauxii* Batt. & Trab. MARRUECOS, Al-Hoceima: 8 km S de Tafraoute, *Gómiz*, 23.04.1994 (BC); MARRUECOS, Ujdah: de Bouarfa a Figuig, a 65 km de Figuig, *Garnatje, Susanna 1779 & Vilatersana*, 16.06.1997 (BC).
7. *C. eriocephalus* Boiss. MARRUECOS, Ujdah: 100 km de Bouanane a Bouarfa, *Garnatje, Susanna 1785 & Vilatersana*, 16.06.1997 (BC).
8. *C. fruticosus* (Maire) Hanelt. MARRUECOS, Ouarzazate: gargantas del río Todrha, *Benedí, G. Montserrat & J. M. Montserrat 2407*, 05.06.1989 (BC); MARRUECOS, Ouarzazate: a la entrada de las gargantas del Todrha, *Garcia-Jacas & Susanna 1294*, 06.06.1989 (BC).
9. *C. hispanicus* Boiss. ex DC. ESPAÑA, Almería: Sierra de Gádor, entre Roquetas y Canjáyar, *Garcia-Jacas, Susanna 1614 & Vilatersana*, 24.06.1996 (BC).
10. *C. mareoticus* (Delile) Hanelt. EGIPTO, Alejandría: próximo al poblado turístico New Bourg-el-Arab, *Susanna 1846 & Vilatersana*, 07.06.1998 (BC); EGIPTO, Alejandría: próximo a El Amiriya, *Susanna 1850 & Vilatersana*, 07.06.1998 (BC).
11. *C. mitissimus* (L.) DC. ESPAÑA, Huesca: Seira, prados sobre Barbaruens, *Vilatersana 47*, 09.08.1996 (BC); FRANCIA, Lozère: Causse de Sauveterre, prados entre le Sec y Aumède, próximo a Chanac, *Carretero & Vilatersana 50*, 05.07.1997 (BC).
12. *C. monspelliensium* All. ESPAÑA, Barcelona: margen carretera entre Santa Coloma de Queralt y la Llacuna, km 8, *Garcia-Jacas, Susanna & Vilatersana 10*, 24.06.1995 (BC); ESPAÑA, Navarra: cruce a Gallipienzo, *Carretero & Vilatersana 96*, 17.07.2000 (BC).
13. *C. pinnatus* (Desf.) DC. MARRUECOS, Chechaouen: entre Bab-Berred y Ketama, *Arista, García Murillo, Gibbs, Lighadha & Talavera 4154/94*, 23.06.1994 (SEV); MARRUECOS, Beni-Melal: Aghel Barhane, *Molero, Romo 4355 & Susanna*, 14.06.1988 (BC); MARRUECOS, Tánger: a 11 km de Tánger camino de Tetuán, *Roché & Susanna 1889*, 04.05.1999 (BC).
14. *C. pomelianus* Batt. Semillas procedentes de recolecciones del Dr. G. López (GL-9241 y GL-9273).
15. *C. reboudianus* Batt. MARRUECOS, Ksar-es-Souk: lado sur de Tizi n'Talrhem, a 1 km del collado, *Garnatje, Susanna 1788 & Vilatersana*, 17.06.1997 (BC); MARRUECOS, Meknès: 2 km del oued Amesheguir en la carretera a Meknès, *Garnatje, Susanna 1796 & Vilatersana*, 17.06.1997 (BC).
16. *C. rhaponticoides* Coss. & Durieu. Semillas procedentes de recolecciones del Dr. G. López (GL-8958).

Carthamus* L.*Sect. *Carthamus***

17. *C. gypsicola* Iljin. ARMENIA, Ararat: pasado el pueblo de Vedi, *Fajvush, Gabrielyan, Garcia-Jacas, Guara, Hovannisyan, Susanna 1579, Tamanyan & Vallès*, 25.08.1995 (BC).
18. *C. oxyacantha* M. Bieb. IRAN, Azarbayjan-e-Gharbi: 30 km de Khoy en el camino a Orumiyeh, *Garcia-Jacas, Mozaffarian, Susanna 1689 & Vallès*, 08.08.1996 (BC); IRAN, Teheran: Sorkhehesar próximo a Teheran, *Garcia-Jacas, Mozaffarian, Susanna 1626 & Vallès*, 02.08.1996 (BC).
19. *C. tinctorius* L. FRANCIA: semillas procedentes del Jardín Botánico de Nancy, n. 607/96 (BC); KAZAKHSTAN, Shimkendskaia oblast, Tiulkubaski rayon: Rayerka (Irsu) cerca el desfiladero del Aksu, *Ivaschenko, Susanna 2190 & Vallès*, 30.08.2000 (BC).

Tabla 2. Cont.

<p>Sect. <i>Atractylis</i> Rehb.</p> <p>20. <i>C. alexandrinus</i> (Boiss. & Heldr.) Asch. EGIPTO, Alejandría: 245 km de Marsa Matruh, junto al pueblo turístico Bourg-el-Arab, <i>Susanna 1848 & Vilatersana</i>, 07.06.1998 (BC).</p> <p>21. <i>C. boissieri</i> Halácsy. GRECIA, Creta, Réthymno: margen carretera N-77 entre Réthymno y Armeni, <i>Vilatersana 26</i>, 07.07.1996 (BC); GRECIA, Creta, Réthymno: Spili, margen carretera N-77, en el cruce a Mourne, <i>Vilatersana 29</i>, 07.07.1996 (BC).</p> <p>22. <i>C. creticus</i> L. MARRUECOS, Al-Hoceima: entre Tiztoutine y Al-Hoceima, km 417 carretera de Nador a Al-Hoceima, <i>Garnatje, Susanna 1772 & Vilatersana</i>, 15.06.1997 (BC); MARRUECOS, Al-Hoceima: 11 km S de Al-Hoceima, a la carretera de Nador, <i>Garnatje, Susanna 1774 & Vilatersana</i>, 15.06.1997 (BC).</p> <p>23. <i>C. dentatus</i> Vahl subsp. <i>ruber</i> (Link) Hanelt. GRECIA, Creta, Réthymno: margen de carretera entre Fouforas y Kourotos, <i>Vilatersana 33</i>, 08.07.1996 (BC); GRECIA, Creta, Réthymno: margen carretera N-97 entre Rotosí y Mesohorio, <i>Vilatersana 44</i>, 14.07.1996 (BC).</p> <p>24. <i>C. glaucus</i> M. Bieb. subsp. <i>glaucus</i>. ARMENIA, Ekhegnadzor: próximo a Agarakadzor, <i>Fajvush, Gabrielyan, Garcia-Jacas, Guara, Hovannisyán, Susanna 1551, Tamanyan & Vallès</i>, 20.08.1995 (BC); IRAN, Azarbayjan-e-Shargui: próximo a Tatar, entre la granja de pavos y el centro de investigación, <i>Garcia-Jacas, Mozaffarian, Susanna 1678 & Vallès</i>, 07.08.1996 (BC).</p> <p>25. <i>C. lanatus</i> L. ESPAÑA, Málaga: entre Alozaina y Ronda, <i>Garcia-Jacas, Julià, J. M. Montserrat 1815, Susanna & Veny</i>, 03.07.1988 (BC); GRECIA, Creta, Réthymno: margen carretera entre Ahlades y Perama, <i>Vilatersana 24</i>, 06.07.1996 (BC); GRECIA, Creta, Réthymno: entre la carretera N-77 y la necrópolis Minois, <i>Vilatersana 27</i>, 07.07.1996 (BC).</p> <p>26. <i>C. leucocaulos</i> Sibth. & Sm. GRECIA, Creta, Chania: base de Moni Hrissoskalitissas, <i>Vilatersana 40</i>, 11.07.1996 (BC).</p> <p>27. <i>C. nitidus</i> Boiss. ISRAEL: desierto de Néguev, Mar Muerta, <i>R. Levy</i>, 09.1997 (BC).</p> <p>28. <i>C. tenuis</i> (Boiss. & Blanche) Bornm. ISRAEL: desierto de Néguev, Mar Muerta, <i>R. Levy</i>, 09.1997 (BC).</p> <p>29. <i>C. turkestanicus</i> Popov. ARMENIA, Ararat: cerca de Surenavan siguiendo la conducción de agua, a 1 km de la carretera, <i>Fajvush, Gabrielyan, Garcia-Jacas, Guara, Hovannisyán, Susanna 1532, Tamanyan & Vallès</i>, 19.08.1995 (BC).</p>
<p>Femeniasia Susanna</p> <p>30. <i>F. balearica</i> (J. J. Rodr.) Susanna. ESPAÑA, Baleares: Menorca, Mongofre Vell, <i>J. M. Montserrat 2802</i>, 05.08.1991 (BC).</p>
<p>Phonus Hill</p> <p>31. <i>P. arborescens</i> (L.) G. López. ESPAÑA, Almería: Sierra de Gádor próximo a Félix, <i>J. M. Montserrat</i>, 27.08.1990 (BC); ESPAÑA, Almería: Cabo de Gata, Las Negras, <i>Vilatersana 23</i>, 04.04.1996 (BC); ESPAÑA, Málaga: Puerto de los Pescadores entre Alhaurín el Grande y Mijas, <i>Garcia-Jacas & Susanna 1730</i>, 11.09.1996 (BC).</p> <p>32. <i>P. rhiphaeus</i> (Font Quer & Pau) G. López. MARRUECOS, Al-Hoceima: Tleta oued Laou entre Tarerha y Azeti, <i>J. M. Montserrat 4360, Pallàs & Veny</i>, 23.06.1993 (BC); MARRUECOS, Al-Hoceima: 11 km al sur de Al-Hoceima camino de Nador, <i>Garnatje, Susanna 1773 & Vilatersana</i>, 15.06.1997 (BC).</p>

Para las medidas cuantitativas de los vilanos y los aquenios se usaron 10 semillas maduras. El estudio de la estructura del vilano se hizo con un estereoscopio Nikon 44762, previa humectación del vilano para ayudar a reconocer los distintos verticilos y facilitar la identificación del tipo de vilano (simple o doble). Para el estudio de la anatomía de los aquenios, éstos fueron tratados con

laurilsulfato de sodio para reblandecer el material e hincharlo sin estropearlo (DAWSON, 1961), dejando hervir el material con el detergente al 5% durante 1 min e incubándolo con laurilsulfato de sodio al 30% durante 7-10 días a 20°C para evitar la precipitación del detergente; y posteriormente, dos lavados, el primero con abundante agua corriente y el último con alcohol 70° para evacuar el aire de los

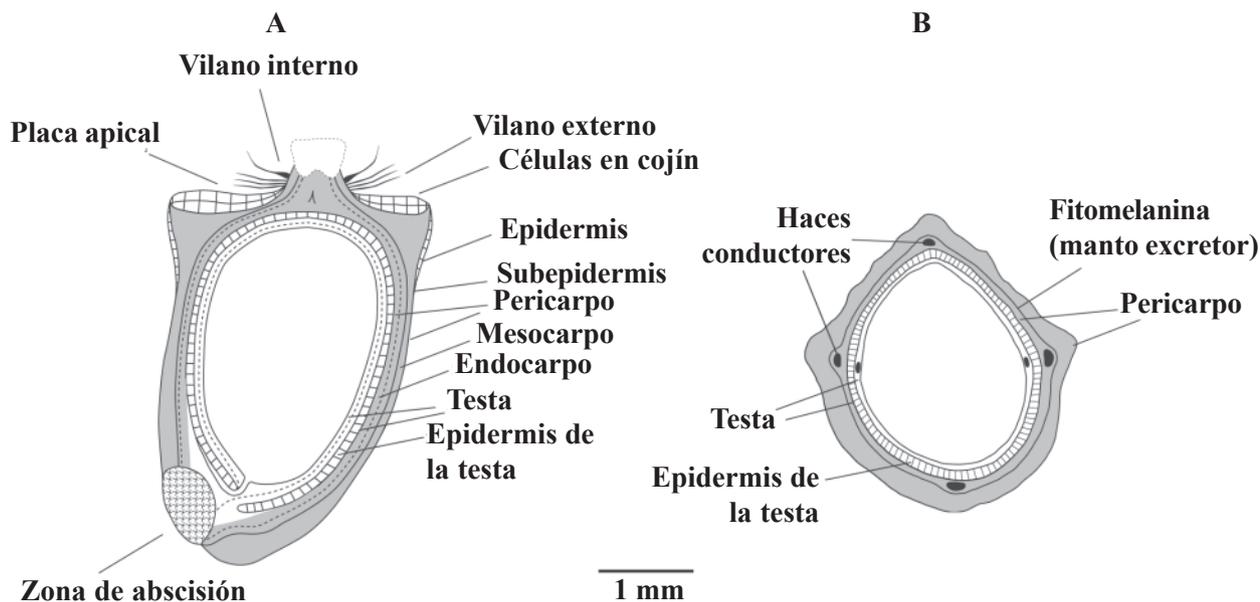


Figura 1. Esquema de la anatomía del achenio de *Carthamus dentatus* subsp. *ruber*. (A) corte longitudinal; (B) corte transversal.

tejidos. Seguidamente, se fijó el material con formaldehído 40%, se realizó el proceso de deshidratación con lavados sucesivos de una hora cada uno con alcohol 70°, 80°, 96°, tres lavados con alcohol 99° y dos con xilol y, por último, se sometió el material a tres infiltraciones lentas con parafina líquida, dos de una hora y la tercera de dos horas.

En un molde metálico se orientó la muestra y se recubrió con parafina líquida a 60°–65°C, consiguiendo un bloque de parafina a punto de cortar. Con un micrótopo Leitz 1512 se realizaron cortes de 5–6 μm , usando portaobjetos tratados con gelatina para evitar que los cortes se desprendieran durante el posterior proceso de rehidratación, consistente en sucesivos lavados de 10 min cada uno: xilol (3 lavados), alcohol 99° (2 lavados), alcohol 96°, alcohol 80° y alcohol 70°. Para finalizar, se realizó una tinción doble con fucsina ácida y “fast-green”, siguiendo el protocolo de JOHANSEN (1940): lavados con agua corriente, alcohol 70° y alcohol 95°; tinción de 20 min con fucsina ácida 1% en alcohol 70°; lavado del exceso de colorante con agua corriente; lavado con alcohol 95° de 10 s; tinción con una solución de “fast-green” 0,5% en metilcellosolve/alcohol absoluto/aceite de clavo (1:1:1); lavado con alcohol absoluto/aceite de clavo/xilol (1:1:1); lavado con xilol; montaje en bálsamo de Canadá.

De cada especie estudiada se realizaron cortes longitudinales y transversales del achenio, y fueron observados en un microscopio óptico Olympus U-TV1; se fotografiaron con una cámara digital Olympus Camedia C3030. Los esquemas de los cortes se dibujaron con una cámara clara asociada a un estereoscopio Leica NZ8. Las preparaciones permanentes están depositadas en el Laboratorio de Sistemática Molecular del Institut Botànic de Barcelona. Para este estudio se ha seguido la definición de vilano simple o doble hecha por DITTRICH (1970, 1977) y para la descripción e interpretación de la anatomía de los achenios se ha seguido la descripción realizada por HANAUSEK (1911). Las diferentes estructuras anatómicas se encuentran detalladas en la Fig. 1.

RESULTADOS

Carduncellus Adans.

1. *Carduncellus araneosus* Boiss. & Reut.

(Figs. 2A; 6A)

Achenios obpiramidales, de color blanquecino o amarillo pálido, de superficie rugosa, de 5,5–6,5 x 2,1–2,5 mm, con 4–6 costillas muy marca-

das, prolongadas apicalmente en un diente, con una pequeña cresta apical. Vilano doble, blanquecino o amarillo pálido, caduco en anillo, plumoso, de ± 11 – 12 mm; vilano externo pluriseriado, páleas externas más cortas y vilano interno uniseriado. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada recubierta por una cutícula muy desarrollada. Hipodermis con tres capas de células redondeadas. Tejido esclerenquimático externo poco desarrollado, con 5–6 capas de células poco lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno formado por 4–5 capas de células poco lignificadas; en la zona de las costillas, se encuentran los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis con 2 capas de células y una hipodermis con 7 capas con los haces intertegumentarios. Placa apical con el margen externo en ángulo recto, con células epidérmicas iguales a las del resto del aquenio y células esclerenquimáticas menos lignificadas. Zona de abscisión lateral.

2. *Carduncellus caeruleus* (L.) C. Presl

(Figs. 2B; 6B)

Aquenos obovoides de $7,5$ – $8,5 \times 4,5$ – $5,5$ mm, de contornos poco o nada angulosos, con una pequeña cresta apical, de color gris pálido a pardo, a veces con manchas oscuras, de superficie lisa o a veces rugosa en la zona apical. Vilano doble persistente, ± 10 – 11 mm, de color parduzco y pinnulado; vilano externo pluriseriado aumentando de tamaño de fuera a dentro; vilano interno mucho más corto que el externo y connivente. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células redondeadas y recubierta por una cutícula bien desarrollada. Hipodermis poco desarrollada de 1–2 capas de células bastante redondeadas. Tejido esclerenquimático externo de 7 capas de células poco lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno de 4–5 capas de células; en la zona de las costillas, se encuentran los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis de 4 capas de células y por 3 capas de células hipodérmicas donde se disponen los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical con el margen externo en ángulo recto, formada por células epidérmicas iguales a las del resto del aquenio y células hipodérmicas parenquimatosas poco lignificadas. Zona de abscisión lateral.

3. *Carduncellus calvus* Boiss. & Reut.

(Fig. 6C)

Aquenos obovoides o piriformes, de color amarillo pálido o pardo, muy variables, de $4,3$ – $5,8 \times 2,5$ – $3,2$ mm, de contornos poco angulosos y con una pequeña cresta apical poco marcada, de superficie lisa con la parte apical estriada o rugulada. Vilano rudimentario o ausente. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células bastante grandes y redondeadas y recubierta por una cutícula bien desarrollada. Hipodermis poco desarrollada, de 2–3 capas de células redondeadas. Tejido esclerenquimático externo de 9 capas de células poco lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno de 3–4 capas de células; en la zona de las costillas se encuentran los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis delgada, con 2 capas de células y una hipodermis bien constituida de 8 capas de células donde se disponen los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical con el margen externo más o menos redondeado, pero formando un ligero ángulo, con células epidérmicas iguales a las del resto del aquenio y un aumento de capas de células hipodérmicas. Zona de abscisión lateral.

4. *Carduncellus cuatrecasii* G. López

Aquenos obovoides de $7,5$ – $8,5 \times 4$ – 5 mm, de contorno cuadrangular con cuatro costillas muy prominentes, con una cresta apical marcada, de color parduzco claro y de superficie rugosa. Vilano doble, caduco o semicaduco en anillo, de color blanco a amarillo pálido, pinnulado, escábrido al tacto, ± 25 – 30 mm; vilano externo pluriseriado con las páleas externas más cortas hacia el exterior; el vilano interno con las páleas más anchas que las del vilano externo. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células grandes y redondeadas y recubierta por una cutícula muy desarrollada. Hipodermis de 2–3 capas de células redondeadas. Tejido esclerenquimático externo de 7 capas de células pequeñas poco lignificadas; en la zona de las costillas hay un aumento del número de capas (± 20), muy poco lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno de 7 capas de células poco lignificadas; en la zona de las costillas, se encuentran los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis de 3 ca-

pas de células y una hipodermis bien desarrollada (11 capas) donde están los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical con el margen externo en ángulo recto, formada por células epidérmicas iguales del resto del aquenio, y por células esclerenquimáticas poco lignificadas. Zona de abscisión lateral o subbasal.

5. *Carduncellus dianius* Webb

(Figs. 2C; 4A; 5A; 6D)

Aquenos obovoides $\pm 7-7,5$ mm, de contornos poco angulosos y con una pequeña cresta apical, de color amarillo pálido a parduzco, a veces manchados de negro, de superficie lisa o rugulosa. Vilano doble persistente, pinnulado; vilano externo de color parduzco a rojizo, $\pm 9,5-12,5$ mm, aumentando de tamaño de fuera a dentro; vilano interno mucho más corto, ± 4 mm, connivente y a veces amarillo pálido. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células redondeadas y recubierta de una cutícula bastante desarrollada, siendo mayor en la parte apical del aquenio. Hipodermis de 2 capas de células, algunas con pigmento oscuro en su interior. Tejido esclerenquimático externo poco desarrollado, de 6-8 capas de células medianamente lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno de 6 capas de células \pm lignificadas; en la zona de las costillas se encuentran los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis de 3 capas de células y una hipodermis poco desarrollada donde se encuentran los haces intertegumentarios, la hipodermis está más desarrollada. Placa apical con el margen externo en ángulo recto, con células epidérmicas iguales al resto del aquenio y con un aumento de capas de células esclerenquimáticas. Zona de abscisión lateral.

6. *Carduncellus duvauxii* Batt. & Trab.

(Fig. 2D)

Aquenos de $6-6,8 \times 2,2-3$ mm, obpiramidales, de contorno cuadrangular con cuatro costillas muy marcadas, prolongadas apicalmente en un diente, con una pequeña cresta apical, de color parduzco y de superficie rugosa. Vilano doble, caduco en anillo, de color amarillo pálido a rosado, plumoso, $\pm 14-15$ mm; vilano externo pluriseriado aumentando de tamaño de fuera a dentro; vilano interno uniseriado con la páleas un

poco más anchas que las del vilano externo. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células más o menos redondeadas y recubierta por una cutícula bastante desarrollada. Hipodermis de 3-4 capas de células redondeadas. Tejido esclerenquimático externo de 5 capas de células pequeñas bastante lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno de 5 capas de células bastante lignificadas; en medio se encuentran los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis adelgazada, de 2 capas de células y una hipodermis poco desarrollada donde están los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical con el margen externo en ángulo recto, con células epidérmicas iguales al resto del aquenio y con un aumento del número de células hipodérmicas. Zona de abscisión subbasal.

7. *Carduncellus eriocephalus* Boiss.

(Figs. 4B; 5B)

Aquenos obpiramidales, de tamaño muy variable, de $5,1-8,9 \times 2,2-2,5$ mm, de contorno cuadrangular con cuatro costillas muy marcadas, prolongadas apicalmente en un diente, con una pequeña cresta apical, de color amarillento, parduzco o gris, y de superficie rugosa. Vilano doble, caduco en anillo, de color amarillo pálido, muy plumoso, $\pm 15-16$ mm; vilano externo pluriseriado con las páleas bastante más estrechas que las páleas del vilano interno. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células redondeadas y recubierta por una cutícula muy desarrollada. Hipodermis adelgazada, de 3 capas de células redondeadas. Tejido esclerenquimático externo poco desarrollado, de 4 capas de células poco lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno poco desarrollado, de 3-4 capas de células poco lignificadas; en la zona de las costillas, se encuentran los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis de 3 capas de células y una hipodermis de 3-5 capas de células donde se encuentran los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical con el margen externo en ángulo recto, con células epidérmicas iguales a la del resto del aquenio y células esclerenquimáticas grandes y poco lignificadas. Zona de abscisión subbasal.

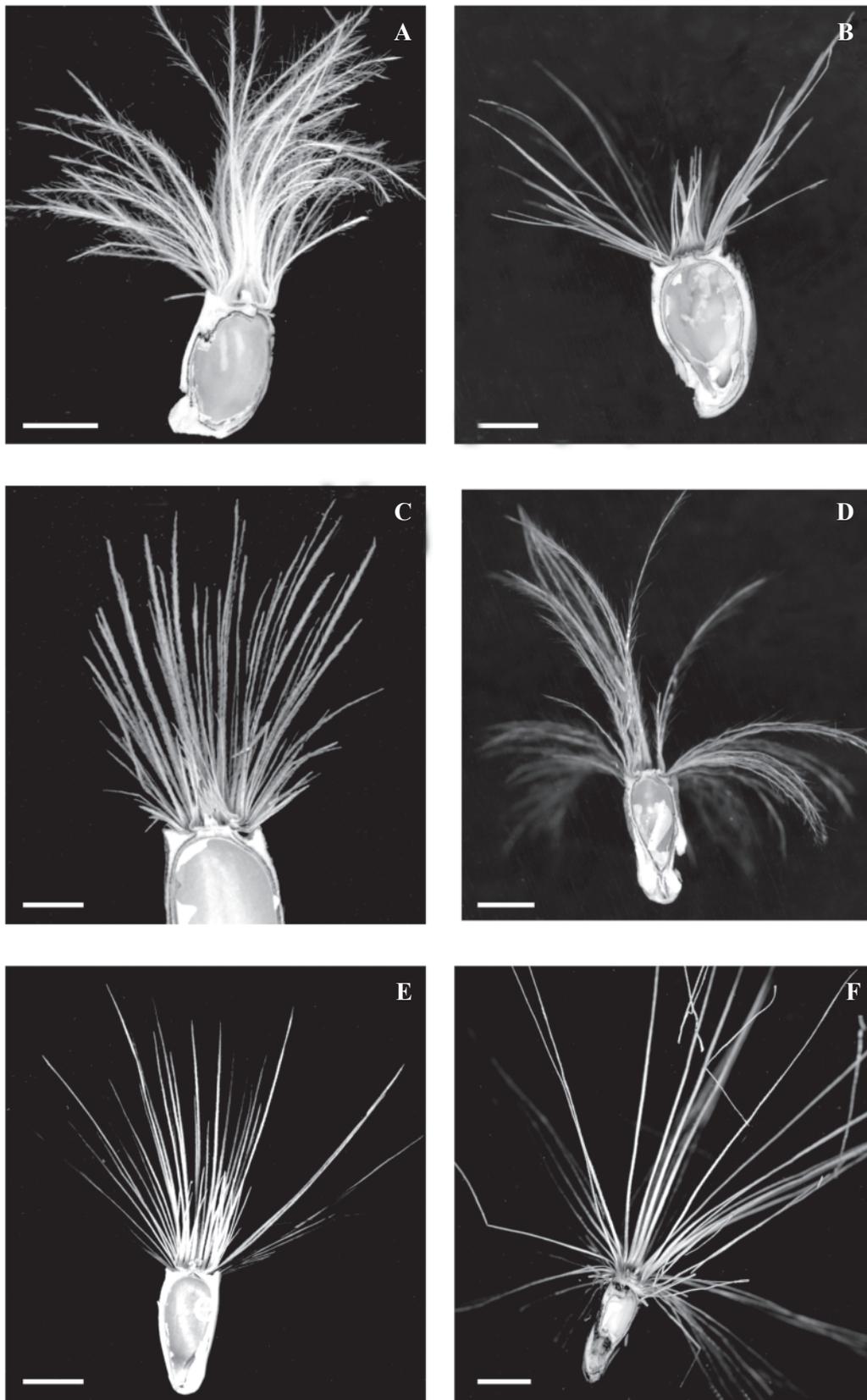


Figura 2. Detalle del vilano. (A) *Carduncellus araneosus*; (B) *Carduncellus caeruleus*; (C) *Carduncellus dianius*; (D) *Carduncellus duvauxii*; (E) *Carduncellus fruticosus*; (F) *Carduncellus monspelliensium*. Escala = 2 mm.

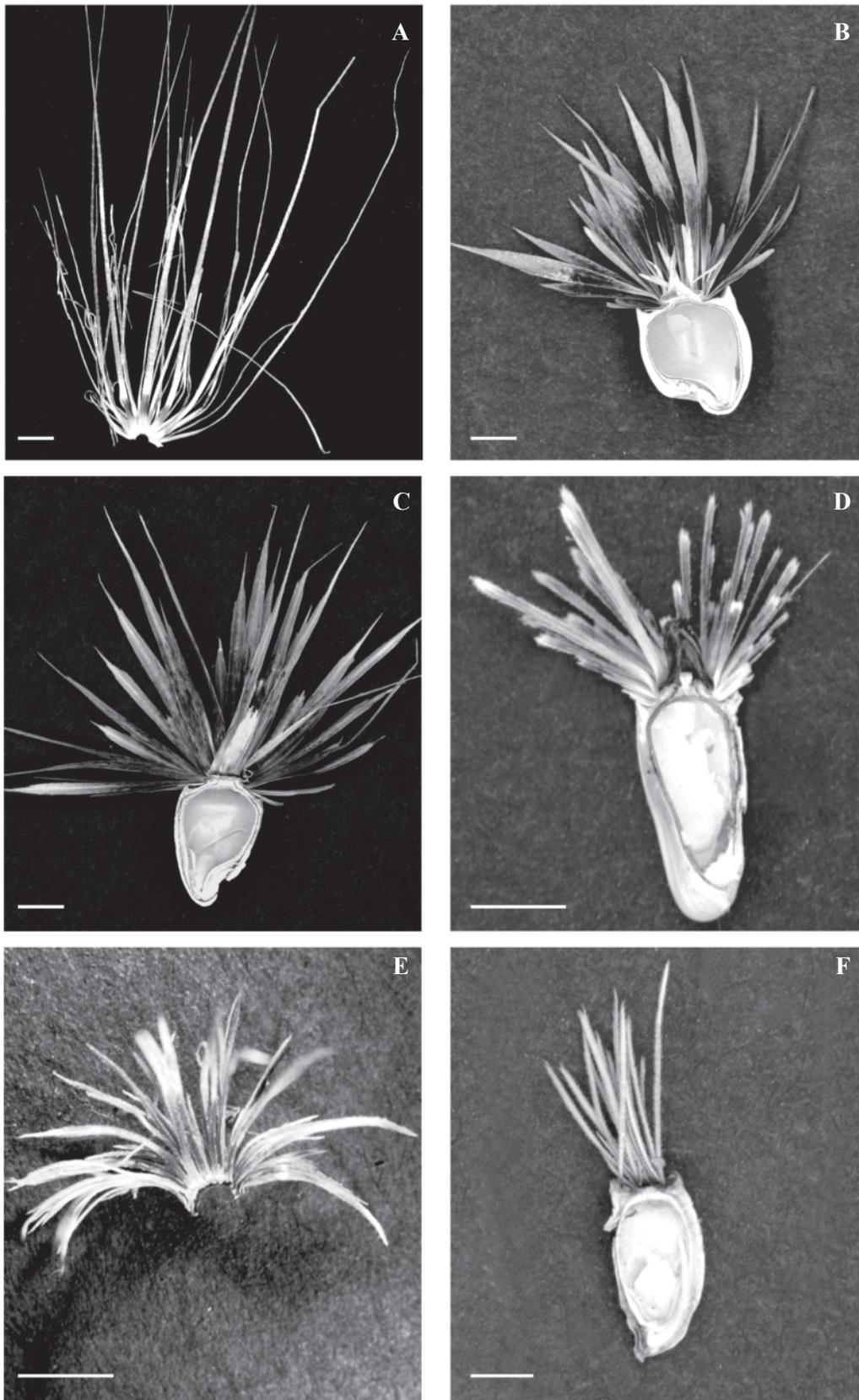


Figura 3. Detalle del vilano. (A) *Carduncellus pinnatus*; (B) *Carthamus boissieri*; (C) *Carthamus dentatus* subsp. *ruber*; (D) *Carthamus nitidus*; (E) *Femeniasia balearica*; (F) *Phonus arborescens*. Escala = 2 mm.

8. *Carduncellus fruticosus* (Maire) Hanelt

(Figs. 2E; 4C; 5C; 6E).

Aquenios obovoides de 4,5–5,3 x 1,5–2,1 mm, de contorno poco o nada anguloso y con una cresta apical muy poco marcada, de color amarillo pálido y de superficie lisa. Vilano doble, persistente o semicaduco, pinnulado; vilano externo de color blanquecino o amarillento, a veces teñido de color magenta, aumentando el tamaño de fuera a dentro, \pm 8–10 mm; vilano interno de color amarillo pálido, connivente, con las páleas más cortas (\pm 3,5 mm) y más anchas que el vilano externo. Pericarpo no diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células pequeñas y poco redondeadas y recubierta por una cutícula escasamente desarrollada. No se observa hipodermis. Tejido esclerenquimático de 13–14 capas de células muy poco lignificadas con abundantes cristales de oxalato cálcico. Cuatro haces vasculares se disponen dentro del tejido esclerenquimático; en las zonas de las costillas del aquenio, los vasos excretores se disponen sobre haces vasculares. Testa formada por una epidermis de 2 capas de células y 3–5 capas de células hipodérmicas con los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical con el margen externo en ángulo recto, formada por células epidérmicas no diferentes del resto del aquenio y células esclerenquimáticas poco lignificadas. Zona de abscisión lateral.

9. *Carduncellus hispanicus* Boiss. ex DC.

Aquenios obovoides u obpiramidales, de 4–5,5 x (1,5)1,8–2 mm, con cuatro costillas poco marcadas y una pequeña cresta apical, de color amarillo pálido a parduzco, a veces más oscura en la parte basal y de superficie lisa o rugulada, siendo más rugosa hacia la zona apical. Vilano doble, caduco en anillo, de color blanco a amarillo pálido, plumoso, \pm 10–11 mm; vilano externo pluriseriado, con las páleas más externas más cortas que las internas; vilano interno uniseriado. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células redondeadas y recubierta por una cutícula desarrollada. Hipodermis de 3–4 capas de células redondeadas. Tejido esclerenquimático externo poco desarrollado, de 3–4 capas de células escasamente lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno poco desarrollado, de 2–3 capas de células escasamente lignificadas; en la zona de las costillas, se encuentran los haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa

formada por una epidermis de 2–3 capas de células y una hipodermis de 3–4 capas con los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical con el margen externo en ángulo recto, formada por células epidérmicas no diferentes del resto del aquenio y células esclerenquimáticas grandes y poco lignificadas. Zona de abscisión lateral.

10. *Carduncellus mareoticus* (Delile) Hanelt

(Figs. 4D; 5D; 6F)

Aquenios obovoides de 2,8–3,5 x 1,4–1,6 mm, de sección cuadrangular marcada con cuatro costillas prominentes, con una cresta apical poco marcada, de color amarillo pálido a gris parduzco y superficie lisa. Vilano doble con páleas caducas individualmente, de color blanco a amarillo pálido, pinnulado, \pm 6,5 mm; vilano externo pluriseriado, las páleas más externas más cortas; vilano interno más corto con las páleas de anchura similar a las del vilano externo. Pericarpo no diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células aplanadas, a veces con pigmento oscuro, y recubierta por una cutícula bastante desarrollada. No se observa hipodermis. Tejido esclerenquimático de 13 capas de células muy poco lignificadas, las más internas más lignificadas; dentro se encuentran abundantes cristales de oxalato cálcico. Cuatro haces vasculares se disponen dentro del tejido esclerenquimático, en las zonas de las costillas del aquenio; los vasos excretores se disponen sobre los haces vasculares. Testa formada por una epidermis de 2 capas de células y 7 capas de células hipodérmicas con los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical con el margen externo ligeramente en ángulo recto, formada por células epidérmicas y esclerenquimáticas no diferentes del resto del aquenio. Zona de abscisión subbasal.

11. *Carduncellus mitissimus* (L.) DC.

Aquenios obpiramidales, de 5,5–6,5 mm, con cuatro costillas muy evidentes y una cresta apical poco marcada, de color parduzco, a veces con la parte basal de color amarillo pálido, de superficie rugulada, a veces rugosa. Vilano doble, caduco en anillo, blanquecino, pinnulado, de hasta 27 mm de longitud; vilano externo pluriseriado, más corto en los verticilos más externos; vilano interno uniseriado, de longitud similar y con las páleas un poco más anchas que las del vilano externo. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células redondeadas y recubierta por una cutícula

muy desarrollada. En la zona apical del aquenio, dentro las células epidérmicas, se encuentra pigmento oscuro dispuesto de manera dispersa. Hipodermis de 2 capas de células redondeadas. Tejido esclerenquimático externo bien desarrollado, de 7–9 capas de células escasamente lignificadas, las capas más interiores más lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno de 6 capas de células poco lignificadas; en la zona de las costillas, se encuentran los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis adelgazada, de 2 capas de células, y una hipodermis poco desarrollada, de 3–4 capas de células con los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical con el margen externo en ángulo recto, formada por células epidérmicas y esclerenquimáticas iguales del resto del aquenio. Zona de abscisión lateral.

12. *Carduncellus monspelliensium* All.

(Fig. 2F)

Aquenos de 4,5–6 x 2,5–3,2 mm, obpiramidales, con cuatro costillas muy marcadas y una pequeña cresta apical, de color amarillo pálido, grisáceo o parduzco, a veces con la parte basal más clara, de superficie rugosa, principalmente hacia el ápice. Vilano doble, caduco en anillo, pinnulado, ± 25 mm, blanquecino, a veces parduzco en la zona del anillo; vilano externo pluriseriado con las páleas más externas más cortas; vilano interno con las páleas más anchas. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células aplanadas y recubierta por una cutícula bastante desarrollada. Hipodermis de 1–2 capas de células pequeñas. Tejido esclerenquimático externo bien desarrollado, de 10 capas de células poco lignificadas, las más internas más lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno de 3 capas de células pequeñas poco lignificadas; en la zona de las costillas se encuentran los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis de 3 capas de células y una hipodermis muy desarrollada, ± 15 capas de células donde están los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical con el margen externo en ángulo recto, formada por células epidérmicas y esclerenquimáticas no diferentes del resto del aquenio. Zona de abscisión lateral.

13. *Carduncellus pinnatus* (Desf.) DC.

(Figs. 3A; 7A).

Aquenos obpiramidales de (7)8,5–9,5(10) x 4,6–5,5 mm, de sección cuadrangular con cuatro costillas muy marcadas, prolongadas apicalmente en un diente, y una cresta apical prominente, de color parduzco y de superficie rugosa. Vilano doble, caduco en anillo, de color amarillo pálido, pinnulado, escábrido al tacto, ± 25 –35 mm; vilano externo pluriseriado, siendo las páleas más externas, más cortas; vilano interno de longitud similar y con las páleas más anchas que el externo y a veces un poco más oscuras. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células redondeadas o un poco irregulares y recubierta por una cutícula poco desarrollada. Hipodermis poco desarrollada, de una capa de células redondeadas. Tejido esclerenquimático externo de 7–9 capas de células poco lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno, de 5–6 capas de células poco lignificadas; en la zona de las costillas se encuentran los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis adelgazada, de 2–3 capas de células y una hipodermis poco desarrollada, de 3 capas de células donde están los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical con el margen externo en ángulo recto, formada por células epidérmicas no diferentes del resto del aquenio, células hipodérmicas y esclerenquimáticas más grandes y poco lignificadas. Zona de abscisión subbasal.

14. *Carduncellus pomelianus* Batt.

(Fig. 7B)

Aquenos obpiramidales de 5–5,8 x 2,3–2,8 mm, de sección cuadrangular con cuatro costillas muy marcadas, prolongadas apicalmente en un diente y una cresta apical prominente, de color amarillo pálido y de superficie rugosa. Vilano muy fácilmente caduco, no observado en el material estudiado. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células aplanadas y recubierta por una cutícula bien desarrollada. Hipodermis de 1–2 capas de células. Tejido esclerenquimático externo de 6–7 capas de células medianamente lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno poco desarrollado, de 4–5 capas de células medianamente lignificadas; en la zona de las costillas se encuentran los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico.

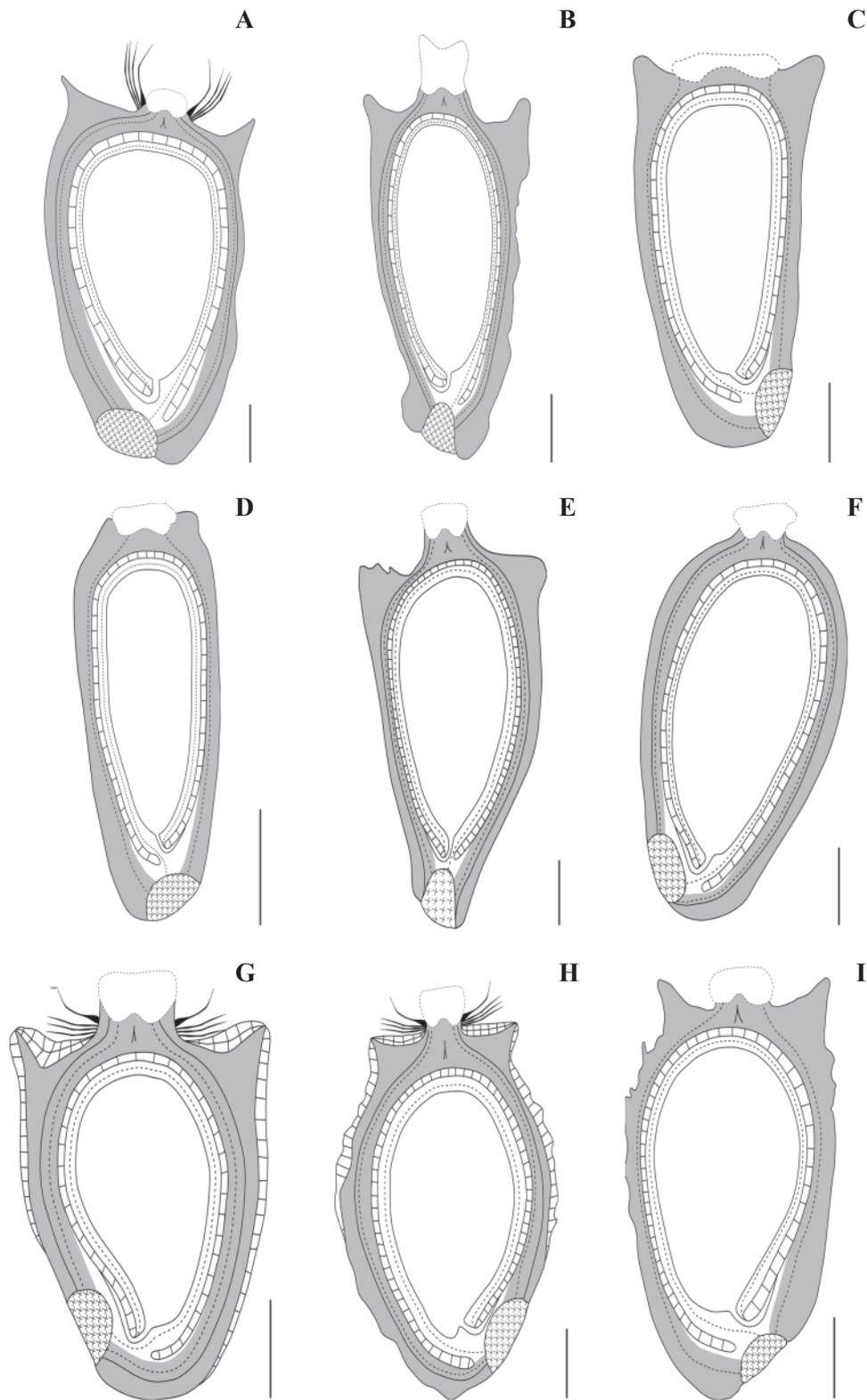


Figura 4. Esquema del corte longitudinal del aquenio. (A) *Carduncellus dianius*; (B) *Carduncellus eriocephalus*; (C) *Carduncellus fruticosus*; (D) *Carduncellus mareoticus*; (E) *Carduncellus rhapsodicoides*; (F) *Carthamus oxyacantha*; (G) *Carthamus glaucus* subsp. *glaucus*; (H) *Carthamus turkestanicus*; (I) *Phonus riphaeus*. Escala = 1 mm.

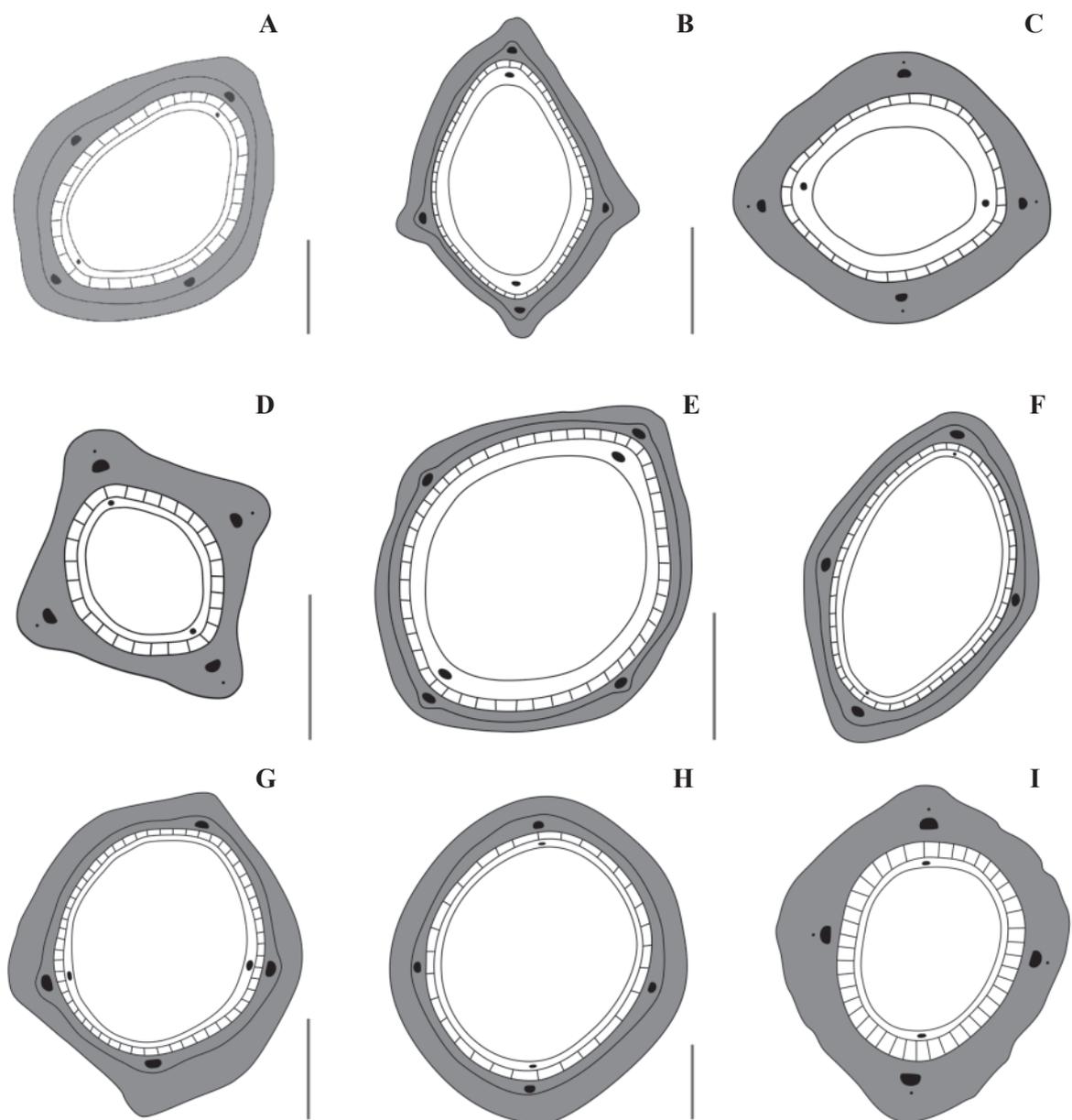


Figura 5. Esquema del corte transversal del aquenio. (A) *Carduncellus dianius*; (B) *Carduncellus eriocephalus*; (C) *Carduncellus fruticosus*; (D) *Carduncellus mareoticus*; (E) *Carduncellus rhapsodicoides*; (F) *Carthamus oxyacantha*; (G) *Carthamus glaucus* subsp. *glaucus*; (H) *Carthamus turkestanicus*; (I) *Phonus rhiphaeus*. Escala = 1 mm.

Testa formada por una epidermis adelgazada, de 2 capas de células y una hipodermis poco desarrollada, de 3 capas de células con los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical con el margen externo en ángulo recto, formada por células epidérmicas no diferentes del resto del aquenio y células esclerenquimáticas grandes y poco lignificadas. Zona de abscisión subbasal o lateral.

15. *Carduncellus reboudianus* Batt.

Aquénios obpiramidales de 5,5–6,2 mm, de sección cuadrangular, con cuatro costillas prominentes y cresta apical marcada, de color amarillo pálido a parduzco, a veces más claro en la parte basal y de superficie rugosa. Vilano doble, caduco en anillo, de color blanco, plumoso, $\pm 14\text{--}15$ mm; vilano externo pluriseriado, aumentando de tamaño de

fuera a dentro; vilano interno con las páleas más anchas y más cortas. No se ha estudiado la anatomía del aquenio.

16. *Carduncellus rhapsodicoides* Coss. & Durieu

(Figs. 4E; 5E)

Aquenos de (3,5)5–5,6 x (1)1,5–2,1 mm, estrechos y alargados, de superficie cuadrangular con cuatro costillas muy marcadas, con un diente apical muy prominente y cresta apical muy evidente, de color amarillo pálido a parduzco claro y de superficie lisa. Vilano muy fácilmente caduco, no observado en el material estudiado. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células redondeadas y recubierta por una cutícula bastante desarrollada. Hipodermis poco desarrollada, de una capa de células. Tejido esclerenquimático externo de 4–5 capas de células pequeñas poco lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno poco desarrollado, de 3 capas de células poco lignificadas; en la zona de las costillas se encuentran los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis adelgazada, de 2 capas de células y una hipodermis de 5–6 capas de células con los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical con el margen externo en ángulo recto, formada por células epidérmicas no diferentes del resto del aquenio y un aumento de células hipodérmicas. Zona de abscisión subbasal.

***Carthamus* L.**

Sect. *Carthamus*

17. *Carthamus gypsicola* Iljin

(Fig. 7C)

Aquenos obovoides de 3,9–4,5 x 2,6–2,9 mm, de sección circular, sin cresta apical, de color blanco a gris parduzco, a veces manchados y de superficie lisa y brillante. Vilano ausente en todos los aquenios. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células rectangulares y recubierta por una cutícula bien desarrollada. Hipodermis de 1–2 capas de células adelgazadas que contienen pigmento en su interior; a veces, también se encuentra este pigmento en las células epidérmicas. Tejido esclerenquimático externo bien desarrollado, de 11–13 capas de células bien

lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno de 5–6 capas de células donde se encuentran los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis de 3–4 capas de células y una hipodermis poco desarrollada (1 capa de células) donde están los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical redondeada, formada por células epidérmicas no diferentes del resto del aquenio y una disminución progresiva de células esclerenquimáticas; no se han observado células en cojín. Zona de abscisión lateral.

18. *Carthamus oxyacantha* M. Bieb.

(Figs. 4F; 5F; 7D)

Aquenos obovoides de 4,1–4,8 x 2,5–3 mm, de sección elíptica, sin cresta apical, de color blanco a gris parduzco, a veces manchados y de superficie lisa y brillante. Vilano ausente en todos los aquenios. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células rectangulares y recubierta por una cutícula bastante desarrollada. Hipodermis de 3 capas de células pequeñas que contienen pigmentos oscuros en su interior; a veces se encuentra este pigmento en las células epidérmicas. Tejido esclerenquimático externo poco desarrollado, de 4 capas de células lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno de 3 capas de células pequeñas lignificadas con cristales de oxalato cálcico y con los cuatro haces vasculares. Testa formada por una epidermis de 3 capas de células y una hipodermis poco desarrollada, de 1–2 capas de células, donde están los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical redondeada, formada por células epidérmicas no diferentes del resto del aquenio y una disminución de células esclerenquimáticas hacia la zona más apical. No se han observado células en cojín. Zona de abscisión lateral.

19. *Carthamus tinctorius* L.

(Fig. 7E)

Aquenos obovoides de 7,7–8,7 x 4–3,4 mm, de sección elíptica, sin cresta apical, de color blanco o amarillo pálido, de superficie lisa, a veces rugulada en la parte apical. Vilano ausente en todos los aquenios. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células rectangulares y recubierta por una cutícu-

la poco desarrollada. Hipodermis de 3 capas de células, algunas con pigmento oscuro en su interior. Tejido esclerenquimático externo de capas de células lignificadas con cristales de oxalato cálcico. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno de 5 capas de células pequeñas lignificadas donde se encuentran los cuatro haces vasculares. Testa formada por una epidermis y una hipodermis con 3 capas de células cada una donde están los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical redondeada, formada por células epidérmicas no diferentes del resto del aquenio. No se han observado células en cojín. Zona de abscisión lateral.

Sect. *Atractylis* Rchb.

20. *Carthamus alexandrinus* (Boiss. & Heldr.) Asch.

Aquenos obpiramidales de 4–4,5 x 1,5–2 mm. Aquenos externos generalmente oscuros, rugosos, de sección cuadrangular con 4 nervios muy marcados y sin vilano. Aquenos internos con una pequeña cresta apical, de color amarillo pálido a parduzco, a veces manchados de gris, de superficie lisa, rugulada o rugosa en el ápice, con vilano doble pluriseriado de color amarillo pálido a parduzco de 6,5–7 mm de longitud, con páleas anchas y escábridas. Vilano externo pluriseriado con las páleas más externas truncadas y de menor tamaño, y las más internas agudas y más largas; vilano interno connivente, con las páleas más externas agudas, tan largas como las del vilano externo, las más internas son truncadas y más cortas. No se ha estudiado la anatomía del aquenio.

21. *Carthamus boissieri* Halácsy (Fig. 3B)

Aquenos obpiramidales de 4,4–5 x 2,5–3,8 mm. Aquenos externos muy irregulares, de color amarillo pálido a parduzco oscuro, rugosos, de sección cuadrangular y sin vilano. Aquenos internos con una pequeña cresta apical, de color amarillo pálido a veces con manchas grises o parduzcas, de superficie lisa, rugulada en el ápice, con vilano doble pluriseriado de color amarillo pálido a parduzco, de 6–7 mm de longitud, con páleas anchas y escábridas. Vilano externo pluriseriado con las páleas más exter-

nas truncadas, de menor tamaño y las internas agudas y más largas; vilano interno connivente, con las páleas más externas agudas y tan largas como las del vilano externo, mientras que las más internas son truncadas y de menor tamaño. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células rectangulares y recubierta por una cutícula bien desarrollada, principalmente en la parte apical del aquenio. Hipodermis de 1–2 capas de células \pm redondeadas. Tejido esclerenquimático externo de 7 capas de células medianamente lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno de 4–5 capas de células pequeñas bastante lignificadas; en medio se encuentran los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis de 3 capas de células y una hipodermis de 8–10 capas, donde están los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical horizontal con 2 capas de células en cojín. Zona de abscisión lateral.

22. *Carthamus creticus* L.

Aquenos obpiramidales de 4,8–6 x 3,1–3,5 mm. Aquenos externos muy irregulares, oscuros, rugosos, de sección cuadrangular y sin vilano. Aquenos internos con una pequeña cresta apical, grisáceos o parduzcos, de superficie lisa y rugulada en el ápice, con vilano doble pluriseriado amarillo pálido o parduzco, \pm 9 mm de longitud, con páleas anchas y escábridas. Vilano externo pluriseriado con las páleas más externas truncadas de menor tamaño, y las internas agudas y más largas; vilano interno connivente, con las páleas agudas y tan o más largas que las externas. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células rectangulares y recubierta por una cutícula poco desarrollada, principalmente en la parte apical del aquenio. Hipodermis poco constituida, de 2 capas de células pequeñas y redondeadas. Tejido esclerenquimático externo de 8–11 capas de células poco lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno delgado, con 4 capas de células pequeñas poco lignificadas con los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis de 2–3 capas de células y una hipodermis poco constituida donde están los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical horizontal con 1–2 capas de células en cojín. Zona de abscisión lateral.

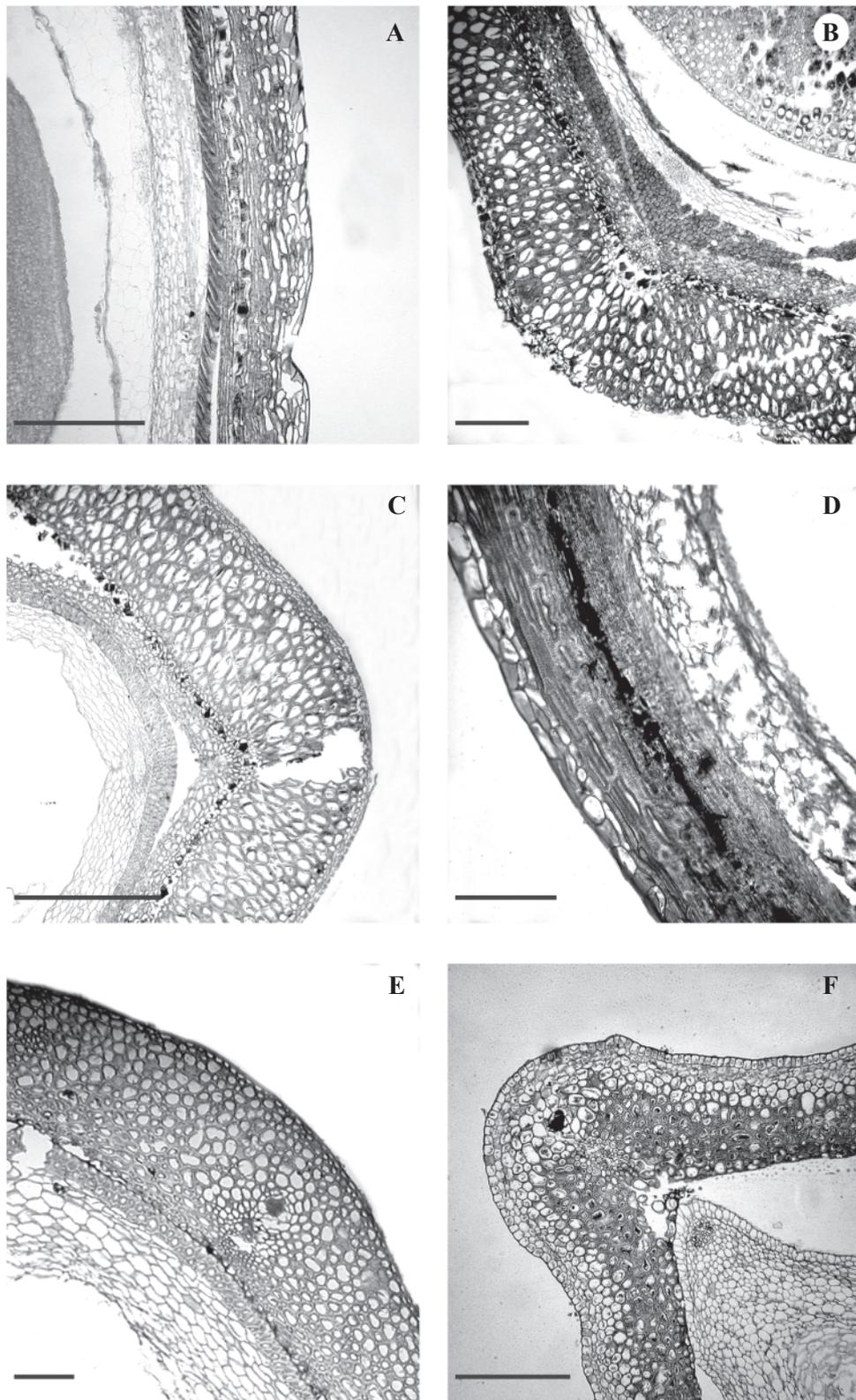


Figura 6. Detalle del aquenio. (A) corte longitudinal de *Carduncellus araneosus*; (B) corte transversal de *Carduncellus caeruleus*; (C) corte transversal de *Carduncellus calvus*; (D) corte longitudinal de *Carduncellus dianius*; (E) corte transversal de *Carduncellus fruticosus*; (F) corte transversal de *Carduncellus mareoticus*. Escala = 200 μm .

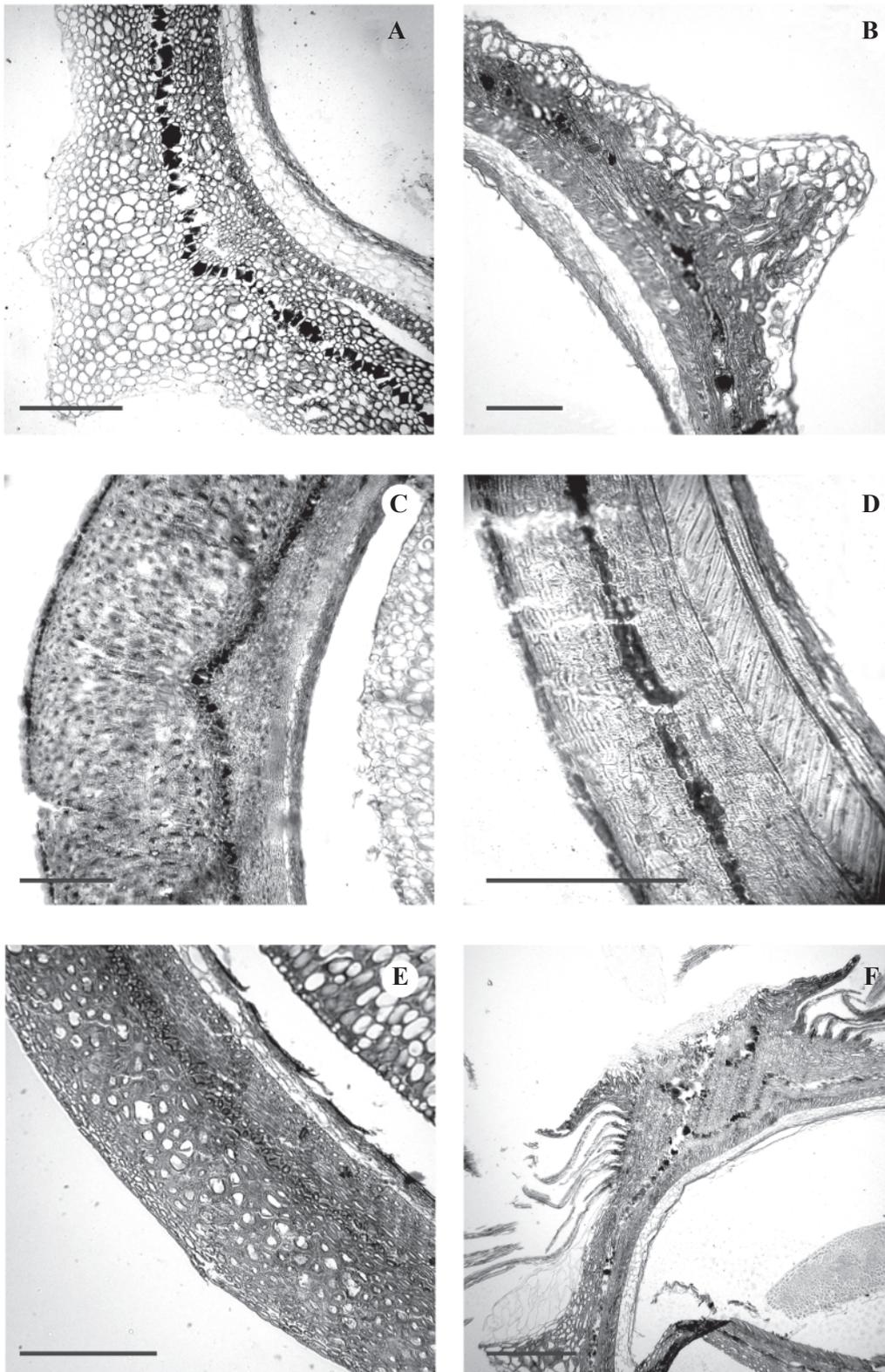


Figura 7. Detalle del aquenio. (A) corte transversal de *Carduncellus pinnatus*; (B) corte longitudinal de *Carduncellus pomelianus*; (C) corte transversal de *Carthamus gypsicola*; (D) corte longitudinal de *Carthamus oxyacantha*; (E) corte transversal de *Carthamus tinctorius*; (F) corte longitudinal de *Carthamus leucocaulos*. Escala = 200 μm .

23. *Carthamus dentatus* Vahl subsp. *ruber* (Link) Hanelt

(Figs. 1; 3C)

Aquenios obpiramidales de 5,5–6,5 x 3,3–4,5 mm. Aquenios externos rugosos, oscuros y sin vilano; aquenios internos con una pequeña cresta apical, de color gris, de superficie lisa o rugulada en la mitad apical y con un vilano doble pluriseriado, amarillo pálido o parduzco, a veces con manchas rojizas, de 13–16,5 mm de longitud, con páleas anchas y escábridas. Vilano externo pluriseriado, las páleas más externas truncadas y de menor tamaño y las internas agudas, más largas; vilano interno connivente, con las páleas más externas agudas y tan largas como las del vilano externo, mientras que las más internas son truncadas y de menor tamaño. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células rectangulares y recubierta por una cutícula poco desarrollada, excepto en la parte apical del aquenio. Hipodermis de 1–2 capas de células más o menos redondeadas. Tejido esclerenquimático externo de 8 capas de células no muy lignificadas, las más internas más lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno de 5 capas de células bastante lignificadas con los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa con una epidermis de 2–3 capas de células y una hipodermis de 3 capas de células con los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical horizontal con 2 capas de células en cojín. Zona de abscisión lateral.

24. *Carthamus glaucus* M. Bieb. subsp. *glaucus*
(Figs. 4G; 5G)

Aquenios obpiramidales de 4–5,5 x 2,6–3,5 mm. Aquenios externos irregulares, de color pardo oscuro, muy rugosos, de sección cuadrangular y sin vilano. Aquenios internos con una pequeña cresta apical, de color amarillo pálido, gris o parduzco claro, a veces con manchas oscuras, de superficie lisa, rugulada o rugosa al ápice, con vilano doble pluriseriado de color parduzco de 8,5–9,5 mm de longitud máxima, con páleas anchas y escábridas. Vilano externo pluriseriado con las páleas más externas truncadas y de menor tamaño, y las internas acuminadas y más largas; vilano interno connivente, con la mayoría de páleas cortas y truncadas, a veces amarillo pálido. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células rec-

tangulares y recubierta por una cutícula bien desarrollada. Hipodermis de 3–4 capas de células más o menos redondeadas. Tejido esclerenquimático externo de 11 capas de células poco lignificadas, con algún cristal de oxalato cálcico. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno poco desarrollado, de 3–4 capas de células más lignificadas con los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis de 2–3 capas de células y una hipodermis poco desarrollada, de 3 capas, con los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical horizontal con 2 capas de células en cojín. Zona de abscisión lateral.

25. *Carthamus lanatus* L.

Aquenios obpiramidales de 4,5–5,5 x 2,5–3,5 mm. Aquenios externos muy irregulares, oscuros y rugosos, bastante irregulares y sin vilano. Aquenios internos con una pequeña cresta apical, de color amarillo pálido a veces con manchas grises o pardas, de superficie lisa y rugulada en el ápice, con vilano doble pluriseriado amarillo pálido o rojizo-parduzco, de 10–10,5 mm de longitud, con páleas anchas y escábridas. Vilano externo pluriseriado con las páleas más externas truncadas, a veces de color amarillo pálido y de menor tamaño y las internas agudas y más largas; vilano interno connivente, a veces con algunas páleas más agudas y casi tan largas como las externas, rojizas o parduzcas pero mayoritariamente de color amarillo pálido, truncadas y de menor tamaño. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células rectangulares y recubierta por una cutícula bien desarrollada. Hipodermis de 2–3 capas de células más o menos redondeadas. Tejido esclerenquimático externo de 10–14 capas de células muy lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno de 4–5 capas de células muy lignificadas con los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis de 2 capas de células y una hipodermis de 2 capas de células con los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical horizontal con 2 capas de células en cojín. Zona de abscisión lateral.

26. *Carthamus leucocaulos* Sibth. & Sm.

(Fig. 7F).

Aquenios obpiramidales de 3–3,5 x 1,8–2,2 mm. Aquenios externos irregulares, de color gris

parduzco a parduzco oscuro, rugosos, de sección cuadrangular y sin vilano. Aquenios internos con una pequeña cresta apical, grisáceos o parduzcos, de superficie lisa, rugulada en el ápice, con vilano doble pluriseriado de color amarillo pálido o parduzco de 6–6,5 mm de longitud, con páleas anchas y escábridas. Vilano externo pluriseriado con las páleas más externas truncadas, de menor tamaño y las internas acuminadas y más largas; el vilano interno connivente, con las páleas truncadas y de menor tamaño. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células rectangulares, algunas de ellas con pigmento oscuro en su interior, y recubierta por una cutícula bien desarrollada. Hipodermis poco desarrollada de 2 capas de células con pigmento oscuro en su interior. Tejido esclerenquimático externo de 10 capas de células muy lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno de 3–5 capas de células muy lignificadas con cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis de 3 capas de células y una hipodermis muy poco desarrollada con los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical horizontal con una sola capa de células en cojín. Zona de abscisión lateral.

27. *Carthamus nitidus* Boiss.

(Figs. 3D; 8A)

Aquenios obpiramidales de 4,4–5 x 2,5–2,8 mm, de color amarillo pálido o gris claro, de contorno elíptico, de superficie lisa, a veces rugulada en el ápice, con vilano doble pluriseriado de color amarillo pálido a parduzco, de 3,5–4,5 mm de longitud, con páleas no muy anchas y escábridas. Vilano externo pluriseriado con las páleas truncadas o obtusas, a veces de color amarillo pálido, las más externas de menor tamaño que las más internas; vilano interno connivente, con las páleas más cortas, violáceas y truncadas. No se han observado aquenios externos de morfología diferente. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células rectangulares y recubierta por una cutícula bien desarrollada. Hipodermis bien constituida, de 3–4 capas de células más o menos redondeadas. Tejido esclerenquimático externo de 5–6 capas de células poco lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno poco desarrollado, de 4–5 capas de células más lignificadas con los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de

oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis de 3 capas de células y una hipodermis muy poco constituida y con los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical horizontal con una sola capa de células en cojín poco desarrollada. Zona de abscisión lateral.

28. *Carthamus tenuis* (Boiss. & Blanche) Bornm. (Fig. 8B)

Aquenios obpiramidales, de 4–5 x 2–3,2 mm. Aquenios externos muy irregulares, marrones, rugosos, de sección cuadrangular y sin vilano. Aquenios internos con una pequeña cresta apical, amarillos pálido o grises, a veces manchados de pardo, de superficie lisa con vilano doble pluriseriado de color amarillo pálido a marrón claro de 9–10 mm de longitud, con páleas anchas y escábridas. Vilano externo pluriseriado con las páleas más externas truncadas, de menor tamaño, y las internas agudas y más largas; vilano interno connivente, con las páleas más externas agudas o acuminadas, tan largas como las del vilano externo, las más internas son truncadas y de menor tamaño, a veces más pálidas que las del vilano externo. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células rectangulares y recubierta por una cutícula poco desarrollada. Hipodermis de 2 capas de células. Tejido esclerenquimático externo \pm 8 capas de células pequeñas y lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno poco desarrollado, \pm 6 capas de células pequeñas bien lignificadas con los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis de 3 capas de células y una hipodermis muy poco desarrollada y con los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical horizontal con una sola capa de células en cojín poco desarrollada. Zona de abscisión lateral.

29. *Carthamus turkestanicus* Popov

(Figs. 4H; 5H)

Aquenios obpiramidales de 4,2–5,5 x 2,5–3,5 mm. Aquenios externos muy irregulares, oscuros, rugosos, de sección cuadrangular y sin vilano. Aquenios internos de color amarillo pálido o parduzco con una pequeña cresta apical, a veces con manchas oscuras, de superficie lisa y rugulada en el ápice, con vilano doble pluriseriado amarillo pálido o parduzco, de 9–10 mm de longitud, con páleas anchas y escábridas. Vilano externo pluriseriado con las páleas más

externas truncadas, de menor tamaño y las internas agudas y más largas; vilano interno connivente, con las páleas de igual tamaño o ligeramente menor que las externas. Pericarpo diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células rectangulares y recubierta por una cutícula poco desarrollada. Hipodermis de 1–2 capas de células más o menos redondeadas. Tejido esclerenquimático externo de 9 capas de células bastante lignificadas. Capa de fitomelanina. Tejido esclerenquimático interno de 4–5 capas de células más lignificadas, con los cuatro haces vasculares. No se han observado cristales de oxalato cálcico. Testa formada por una epidermis de 3 capas de células y una hipodermis poco desarrollada con los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical horizontal con una sola capa de células en cojín. Zona de abscisión lateral.

Femeniasia Susanna

30. *Femeniasia balearica* (J. J. Rodr.) Susanna (Figs. 3E; 8C; 8D)

Aquenios obovoides de 2–2,5 x 1,3–1,6 mm, de color amarillo pálido o parduzco con cuatro costillas poco marcadas y una pequeña cresta apical y de superficie lisa o un poco estriada. Vilano doble, caduco en anillo, parduzco, pinnulado, \pm 4–4,5 mm; el vilano externo es pluriseriado, siendo las páleas más externas más cortas; el vilano interno con las páleas más anchas y más cortas que las externas. Pericarpo no diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células redondeadas y recubierta por una cutícula bien desarrollada. No se observa hipodermis. Tejido esclerenquimático de \pm 8 capas de células, con un aumento de la lignificación de fuera a dentro. Dispersos es este tejido se encuentra gran cantidad de cristales de oxalato cálcico. Cuatro haces vasculares poco desarrollados se disponen dentro del tejido, en las cuatro costillas del aquenio. Se encuentran pigmentos oscuros dentro la epidermis y en la primera o segunda capa de células esclerenquimáticas. No se observan haces excretores bien desarrollados. Testa formada por una epidermis de 3 capas de células y por 2 capas de células hipodérmicas, donde están los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical horizontal con el margen externo en ángulo recto, formada por células epidérmicas no diferentes del resto del aquenio

y células esclerenquimáticas poco lignificadas. Zona de abscisión subbasal.

Phonus Hill

31. *Phonus arborescens* (L.) G. López (Figs. 3F; 8E)

Aquenios obovoides a obpiramidales de 4,8–5,5 x 2,2–2,8 mm, de color amarillo pálido o parduzco de sección cuadrangular con cuatro costillas bastante marcadas y una cresta apical poco evidente, a veces manchados de negro en la porción basal y de superficie rugosa. Vilano doble y caduco (las páleas se desprenden individualmente con mucha facilidad), pinnulado, de color amarillo pálido a pardo, \pm 5 mm. Vilano externo pluriseriado con las páleas más externas más cortas; vilano interno más corto que el externo. El pericarpo no está diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células redondeadas, con mayor grosor en la zona de las costillas y recubierta por una cutícula gruesa. No se observa hipodermis. Tejido esclerenquimático de 16–20 capas de células medianamente lignificadas; dispersos se encuentran muchos cristales de oxalato cálcico. Cuatro haces vasculares se disponen dentro de este tejido en las cuatro costillas del aquenio. Dentro la primera capa de estas células se encuentra pigmentos oscuros. No se encuentran haces excretores bien desarrollados, pero hay rudimentos de vasos o canales excretores dispersos radialmente en el tejido esclerenquimático y próximos a los haces vasculares. Testa formada por una epidermis adelgazada, de 3 capas de células, y una capa de células hipodérmicas poco desarrollada, con los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical con el margen externo en ángulo recto, formada por células epidérmicas no diferentes del resto de células epidérmicas del aquenio y células esclerenquimáticas menos lignificadas. Zona de abscisión lateral.

32. *Phonus riphaeus* (Font Quer & Pau) G. López (Figs. 4I; 5I; 8F)

Aquenios muy similares a los de *P. arborescens*, de 4,7–5,7 x 2,3–2,6 mm, obovoides a obpiramidales, de sección cuadrangular con cuatro costillas bastante marcadas y una cresta apical más o menos evidente, de color amarillo pálido a parduzco, a veces manchados de negro y de superficie lisa o rugulada, a veces rugosa. Vilano doble

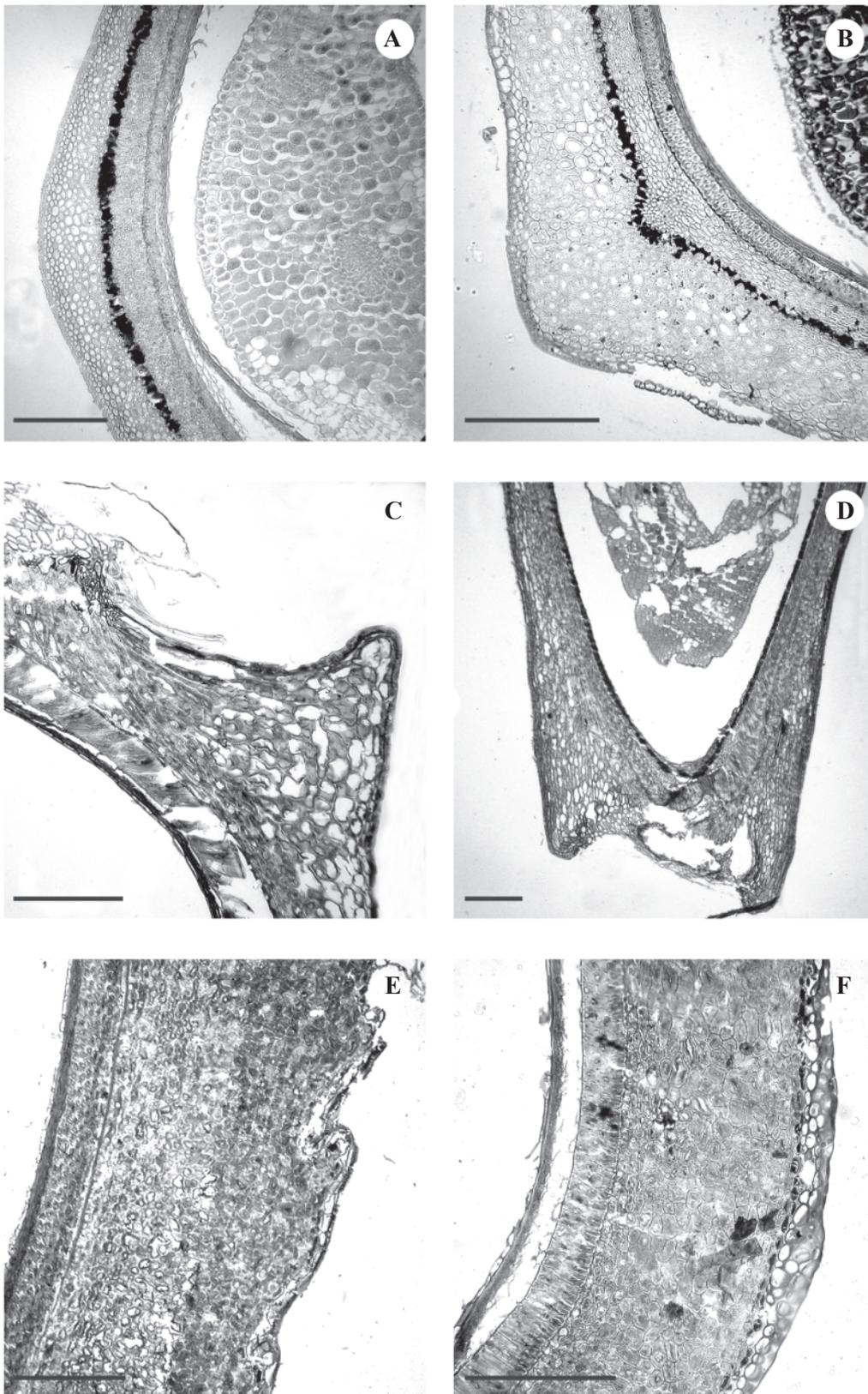


Figura 8. Detalle del aquenio. (A) corte transversal de *Carthamus nitidus*; (B) corte transversal de *Carthamus tenuis*; (C, D) corte longitudinal de *Femeniasia balearica*; (E) corte longitudinal de *Phonus arborescens*; (F) corte transversal de *Phonus riphaeus*. Escala = 200 μ m.

y caduco; las páleas se desprenden individualmente con mucha facilidad. Pericarpo no diferenciado. Epidermis uniestratificada formada por células redondeadas y recubiertas por una cutícula más engrosada en la zona apical. No se observa hipodermis. Tejido esclerenquimático de 15 capas de células bastante lignificadas, más lignificadas en la parte más interna; con numerosos cristales de oxalato cálcico. Cuatro haces vasculares se disponen dentro del tejido esclerenquimático en las cuatro costillas. Dentro las células epidérmicas, y a veces en la primera o segunda capa del tejido esclerenquimático, es encuentran pigmentos oscuros. No se visualizan haces excretorios bien desarrollados, aunque dentro del esclerénquima se disponen células que contienen pigmento oscuro. Testa formada por una epidermis de 3 capas de células y una capa de células hipodérmicas poco desarrollada, donde están los haces vasculares intertegumentarios. Placa apical con el margen externo en ángulo recto, formada por células epidérmicas no diferentes del resto de células epidérmicas del aquenio y células esclerenquimáticas menos lignificadas. Zona de abscisión lateral.

DISCUSIÓN

Con los resultados obtenidos en este estudio se hace evidente la dificultad de encontrar caracteres morfológicos del aquenio que puedan ayudar a delimitar genéricamente el complejo *Carthamus-Carduncellus*. Según los datos obtenidos, la heterocarpia es exclusiva de las especies de *Carthamus* sect. *Atractylis*, mientras que las colecciones estudiadas de la sect. *Carthamus* no se ha encontrado heterocarpia debido a que ningún aquenio presentaba vilano. No obstante, HANELT (1963) describió *C. gypsicola* como una especie con heterocarpia al igual que distintas variedades de *C. tinctorius*. En *Carduncellus*, *Femeniasia* y *Phonus* se ha encontrado homocarpia y en ningún caso se ha descrito heterocarpia. Por tanto, este carácter es exclusivo de las especies del género *Carthamus*. La heterocarpia está considerada como un carácter más evolucionado que la homocarpia (ZOHARY, 1950) ya que favorece distintas formas de dispersión de los aquenios de un capítulo.

Conocemos varios estudios que versan sobre la utilidad de la estructura del vilano como un carácter taxonómico para la delimitación genérica, tanto

dentro del grupo estudiado (DITTRICH, 1969) como para grupos afines, como *Centaurea*, (DITTRICH, 1968b). De forma general, se considera que el vilano simple es un carácter más primitivo que el vilano doble (DITTRICH, 1968b; BREMER, 1994) dado que el vilano simple es muy escaso dentro de las *Centaureinae* y muy frecuente en las *Carduinae* (DITTRICH, 1977; BREMER, 1994; SUSANNA & GARCIA-JACAS, 2007). Sin embargo, también se considera que las reversiones posteriores de vilano doble a simple es un proceso bastante frecuente (DITTRICH, 1968b, 1977). No obstante, el tipo de vilano se usó para la segregación de las especies de *Carduncellus* que presentan un vilano doble bien diferenciado como un género aparte, *Lamottea* (POMEL, 1860; LÓPEZ GONZÁLEZ, 1990) o para la inclusión de estas especies dentro del género *Carthamus* (BOISSIER, 1875; BATTANDIER, 1890).

En general, todas las especies del complejo *Carduncellus-Carthamus* presentan vilano doble. Muchas veces se encuentra una clara diferenciación entre los dos verticilos como es el caso del género *Carthamus*, algunas especies de *Carduncellus* (las incluidas por algunos autores dentro del género *Lamottea* o *Carthamus*), y también en *Carduncellus fruticosus*. El resto de especies de *Carduncellus* y *Femeniasia* presentan un vilano con un anillo que une los dos verticilos. Estos casos muestran las características de vilano doble definidas por DITTRICH (1977): (a) páleas del vilano externo con un incremento de la longitud de fuera a dentro, y (b) una diferencia en la morfología de los dos verticilos, ya que las páleas más internas son más anchas y largas que el resto. DITTRICH (1969) consideró que todas las especies que presentaban el vilano soldado en anillo tenían vilano doble, con la excepción de *Carduncellus mitissimus* y *C. monspelliensium* a quien les adjudicó un vilano simple, porque las diferencias entre los dos verticilos son poco evidentes. Pero estas disimilitudes son obvias cuando se humedece el vilano, ya que las páleas del vilano interno y externo se extienden en sentido contrario, quedando una estructura globosa. Este diferente comportamiento de las páleas está originado por la morfología distinta de los dos verticilos. La dificultad para evaluar si un vilano es simple o doble ya fue señalada por WAGENITZ & HELLWIG (1996) y se puede ejemplarizar en el género *Phonus* (Fig. 3F), ya que distintos autores han descritos las especies de este género con el vilano simple (BATTANDIER, 1890; HANELT, 1963; LÓPEZ GONZÁLEZ, 1998) o con el

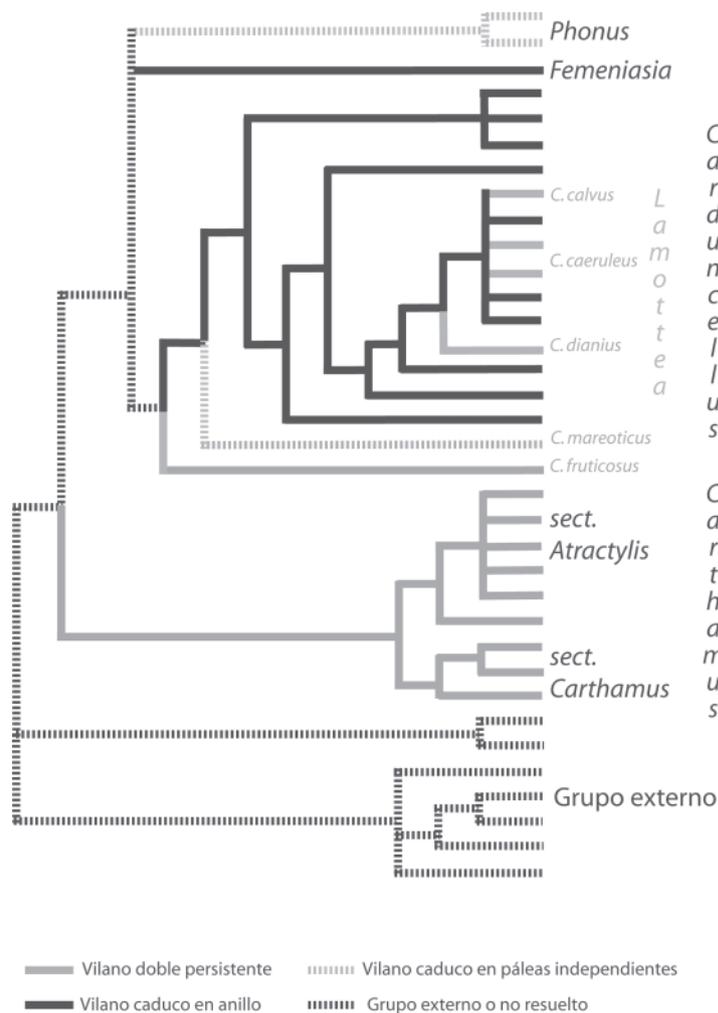


Figura 9. Distribución de los estados del carácter tipo de vilano sobre la filogenia ITS del ADN ribosómico nuclear.

vilano doble (DITTRICH, 1969; LÓPEZ GONZÁLEZ, 1990). La dificultad radica en que su vilano es caduco y las páleas se desprenden una a una con mucha facilidad, principalmente las del vilano interno. El vilano caduco encontrado en *Carduncellus*, *Femeniasia* y *Phonus*, en realidad, es un vilano facultativamente caduco. Su caducidad es dependiente de factores ecológicos, como puede ser el grado de humedad, permitiendo a estas especies tener una estrategia de dispersión mixta (SHMIDA, 1985; LÓPEZ GONZÁLEZ, 1998). Por otro lado, la morfología de las páleas (grosor, ornamentación) varía entre las distintas especies de los género, por lo que no es un carácter determinante de género pero sí se mantiene constante en el nivel específico (BREMER, 1994).

A modo de resumen, las especies del complejo *Carduncellus-Carthamus* se podrían dividir en tres grupos según su estructura del vilano: (i) especies con un vilano persistente y claramente diferenciado en dos verticilos (Figs. 2B; 2C; 2E; 3B; 3D), (ii) especies con un vilano doble caduco con las páleas soldadas en anillo (Figs. 2A; 2D; 2F; 3A; 3E), y (iii) especies con un vilano doble caduco con las páleas no soldadas (Fig. 3F). Para estudiar la evolución de la estructura del vilano dentro del complejo, hemos usado la filogenia de la región ITS del ADN ribosómico nuclear (VILATERSANA *et al.*, 2000) y, sobre este árbol, distribuimos los distintos estados de este carácter (Fig. 9). Encontramos que en el género *Carthamus* el vilano doble persistente se mantiene

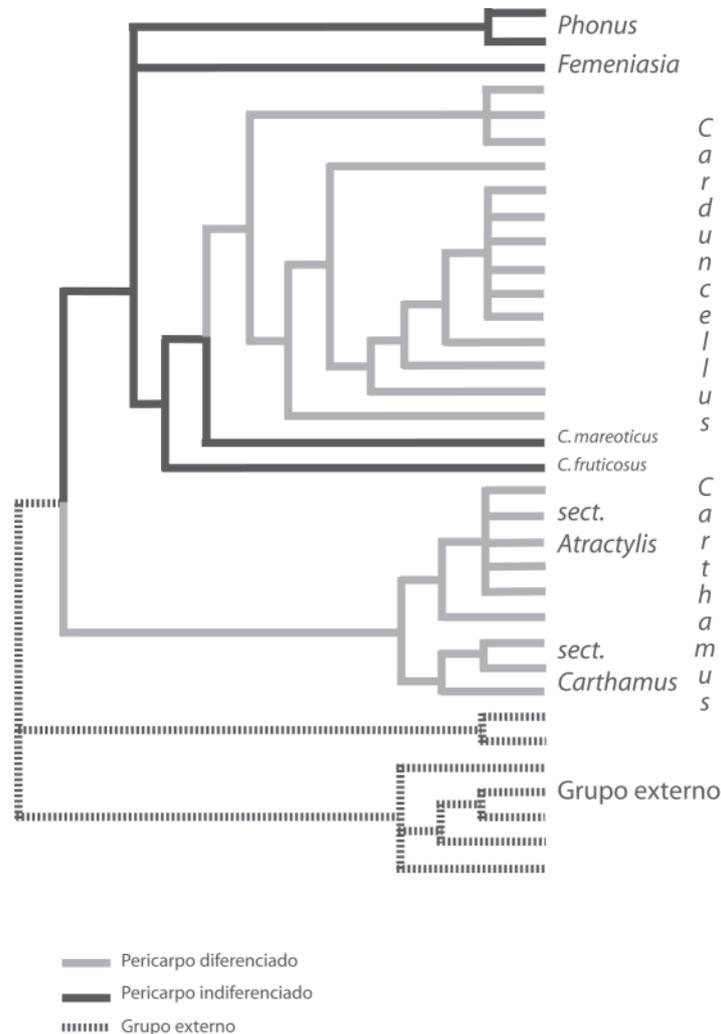


Figura 10. Distribución de los estados del carácter estructura del pericarpio sobre la filogenia ITS del ADN ribosómico nuclear.

constante, mientras que el clado *Carduncellus s. l.*, que incluye *Carduncellus*, *Femeniasia* y *Phonus*, este carácter ha presentado diferentes reversiones (Fig. 9). Estos resultados apoyan la idea de DITTRICH (1969) de que no se puede utilizar la morfología del vilano para la diferenciación de los géneros en el complejo.

La anatomía del pericarpio presenta algunos caracteres usados para delimitar genéricamente el complejo *Carthamus-Carduncellus*. En primer lugar, DITTRICH (1968c) señaló que la consistencia del pericarpio era un carácter importante para la separación de géneros, y LÓPEZ GONZÁLEZ (1990) segregó el género *Phonus* de *Carthamus* (sect. *Thamnacanthus*; HANELT, 1969) junto con *Carduncellus fruticosus* y *C. mareoticus* a partir

de este carácter. Encontramos un pericarpio indiferenciado, asociado a vasos excretorios, a veces rudimentarios (Figs. 4C; 4D; 4I; 5C; 5D; 5I; 6E; 6F; 8C-8F), en el género *Phonus*, en dos especies de *Carduncellus*, *C. fruticosus* y *C. mareoticus*, y en *Femeniasia*. El resto de especies del complejo presentan un pericarpio diferenciado en tres capas asociado a un manto excretor o capa de fitomelanina (Figs. 4A; 4B; 4E-4H; 5A; 5B; 5E-5H; 6A-6D; 7A-7F; 8A; 8B). Al situar los estados de este carácter en la filogenia ITS (Fig. 10), vemos que dentro el clado *Carduncellus s. l.* el pericarpio no diferenciado parece ser más primitivo que el diferenciado y parece ser un carácter diagnóstico para los géneros *Phonus* y *Femeniasia*, pero no dentro del clado *Carduncellus s.s.* En

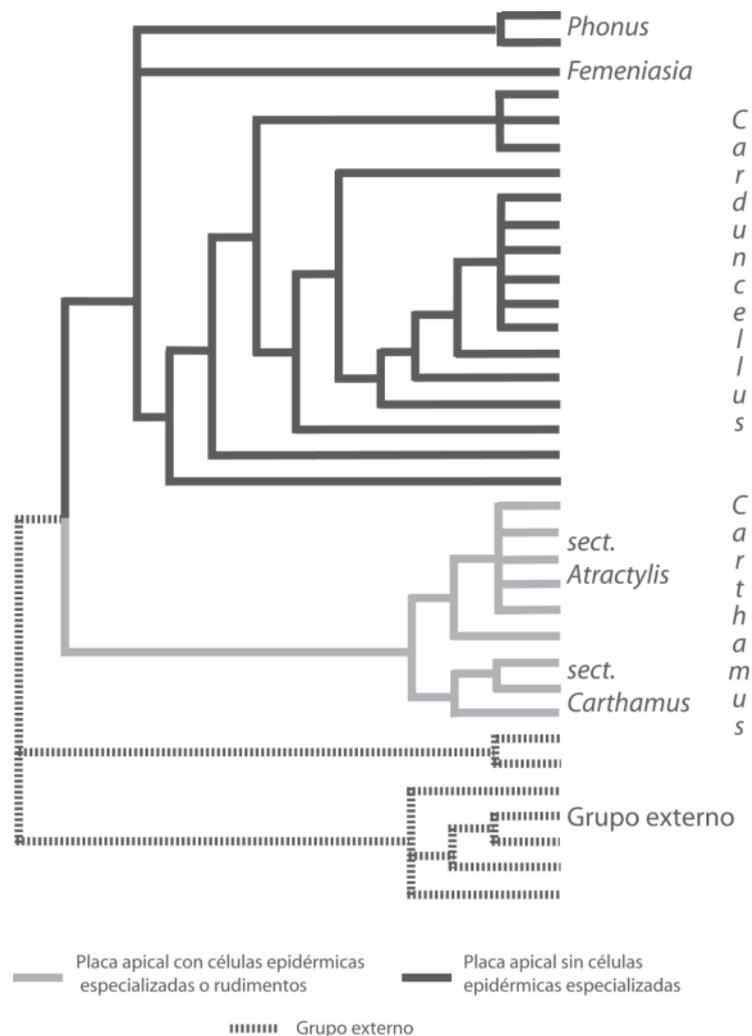


Figura 11. Distribución del carácter ausencia o presencia de células en cojín de la placa apical sobre la filogenia ITS del ADN ribosómico nuclear.

cambio, en *Carthamus* este carácter es estable y todas las especies presentan un pericarpo diferenciado (Fig. 10).

En la placa apical también se encuentran caracteres que pueden ayudar a separar genéricamente el complejo *Carthamus-Carduncellus*, como pueden ser la existencia de células epidérmicas especiales (células en cojín) y también la propia forma de la placa apical. En algunas especies se encuentran células del cojín (“Polsterzellen”; DITTRICH, 1968a, 1969), que son células epidérmicas especiales con paredes delgadas y alargadas anticlinalmente a la superficie de la placa apical y que sirven para almacenar agua (Fig. 7F; DITTRICH, 1968a; ROTH, 1977). Encontramos estas células epidérmicas especiales bien desarrolladas en la placa apical en todas

las especies de *Carthamus* sect. *Atractylis* mientras que en las especies estudiadas de la sect. *Carthamus* no se observan estas células. No obstante, DITTRICH (1969) las cita como rudimentarias en las especies de esta sección. En *Carduncellus*, *Phonus* y *Femeniasia*, la placa apical no presenta células epidérmicas bien diferenciadas. Al distribuir los estados de este carácter en la filogenia ITS del complejo, vemos que este carácter parece tener validez. Por un lado, en las especies del clado *Carduncellus* s. l. no se encuentra diferenciación epidérmica de la placa apical y generalmente este carácter va asociado a una placa apical en ángulo recto (Figs. 4A-4E; 7B; 8C) con la excepción de *C. calvus* que presenta una placa apical redondeada. Por el contrario, en el clado *Carthamus* encontramos por un lado, dentro de la

Clave de clasificación genérica por los caracteres del akenio

1. Akenios con pericarpo indiferenciado	2
– Akenios con pericarpo diferenciado	5
2. Vilano doble caduco	3
– Vilano doble persistente	<i>Carduncellus fruticosus</i>
3. Páleas caducas independientes	4
– Páleas caducas en anillo	<i>Femeniasia</i>
4. Placa apical claramente en ángulo recto	<i>Phonus</i>
– Placa apical ligeramente redondeada	<i>Carduncellus mareoticus</i>
5. Vilano doble	6
– Sin vilano o vilano rudimentario	8
6. Caduco en anillo	<i>Carduncellus</i>
– Persistente	7
7. Heterocarpia	<i>Carthamus</i>
– Homocarpia	<i>Carduncellus</i>
8. Placa apical con rudimentos de células en cojín	<i>Carthamus</i> sect. <i>Carthamus</i>
– Placa apical sin células en cojín	<i>Carduncellus calvus</i>

sect. *Carthamus* especies con una placa apical redondeada (Fig. 4F) y con trazas de células en cojín, y en el resto encontramos una placa apical horizontal debido a la presencia de estas células especializadas, las células en cojín, bien desarrolladas (Fig. 1A; 4G-4H; 7F); este carácter es diferencial para el género *Carthamus*.

Aparte de estos caracteres, hemos podido detectar que en la mayoría de especies de *Carduncellus* hay poca lignificación y, además, muchas especies tienen la capa esclerenquimática externa formada por pocas capas de células (Figs. 6A-6D; 7A; 7B), mientras que en las especies de *Carthamus* hay una mayor lignificación. Estos datos ya fueron observados por DITTRICH (1969, 1977). Otros caracteres como la presencia de pigmentos oscuros en la epidermis o hipodermis o la presencia de oxalato cálcico, parecen no tener ninguna importancia taxonómica.

Como conclusión, se ha observado que algunos caracteres morfoanatómicos de los akenios, principalmente de la placa apical, diferencian los dos clados de la filogenia ITS: por un lado el género *Carthamus* y por otro el clado *Carduncellus s. l.*

(Fig. 11). Estos dos grupos también presentan otros caracteres no morfológicos como son la distribución geográfica y el ciclo biológico, que permiten separarlos: el género *Carthamus* está formado por especies anuales distribuidas en el Mediterráneo oriental, con la excepción de las especies de origen híbrido que han ampliado esta zona de distribución debido a su hábito colonizador, y el clado *Carduncellus s. l.* formado por especies perennes y distribuidas en el Mediterráneo occidental (VILATERSANA *et al.*, 2000). Otros caracteres morfoanatómicos de los akenios nos señalan tendencias evolutivas del complejo como son pericarpo indiferenciado versus pericarpo diferenciado; vasos excretores más o menos rudimentarios versus manto excretor; homocarpia versus heterocarpia.... No coinciden de forma exacta con la filogenia molecular del grupo, pero combinados nos permiten separar genéricamente el complejo. Por último, ciertos caracteres, como la estructura del vilano, aunque usados por algunos autores, no nos permiten discriminar géneros debido a las frecuentes reversiones producidas en este carácter.

AGRADECIMIENTOS

A M. José Huerta, Jesús Mainar y M. Paz Pérez por la realización de los bloques de parafina y los cortes de los aquenios. A Albert Codina por las nociones de Adobe Illustrator® y la realización de parte de los esquemas de los aquenios. A Antonio Díaz por la traducción del alemán de diversos artículos. Al Dr. Ginés López González por proporcionarnos semillas. A los distintos recolectores del material estudiado. Este trabajo ha sido subvencionado por el Ministerio de Educación y Ciencia, España (proyectos CGL2004-04563-C02-01/BOS y CGL2006-01765/BOS) y por la Generalitat de Cataluña (Ajuts a grups de recerca consolidats 2005/SGR/00344).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BATTANDIER, J. A. (1890). Dicotyledonées. In: BATTANDIER, J. A. & A. TRABUT (Eds.) *Flore de l'Algérie, contenant la description de toutes les plantes signalées jusqu'à ce jour comme spontanées en Algérie et catalogue des plantes du Maroc*. Adolphe Jourdan, Alger. 825 pp.
- BENTHAM, G. (1873). Compositae. In: BENTHAM, G. & J. D. HOOKER (Eds.) *Genera plantarum* 2(1). William & Norgate, London. 1279 pp.
- BOISSIER, E. (1875). *Flora orientalis, sive enumeratio plantarum in Oriente a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observatarum*. H. Georg, Basel-Genève. 1033 pp.
- BREMER, K. (1994). *Asteraceae. Cladistics and classification*. Timber Press, Portland. 725 pp.
- BRIQUET, J. (1930). Carpologie du genre *Crupina*. *Candollea* 4: 241-278.
- CANDOLLE, A. P. DE (1837). *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 6. Treuttel et Würtz, Paris. 687 pp.
- DAWSON, J. W. (1961). A revision of the genus *Anisotome* (Umbelliferae). *Univ. Calif. Publ. Bot.* 33: 1-98.
- DITTRICH, M. (1968a). Karpologische Untersuchungen zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen. Teil I. *Bot. Jahrb. Syst.* 88: 70-122.
- DITTRICH, M. (1968b). Karpologische Untersuchungen zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen. Teil II. *Bot. Jahrb. Syst.* 88: 123-162.
- DITTRICH, M. (1968c). Morphologische Untersuchungen an den Früchten der Subtribus Cardueae-Centaureinae (Compositae). *Willdenowia* 5: 67-107.
- DITTRICH, M. (1969). Anatomische Untersuchungen an den Früchten von *Carthamus* L. und *Carduncellus* Adans. (Compositae). *Candollea* 24: 263-277.
- DITTRICH, M. (1970). Morphologische und anatomische Untersuchungen an Früchten der Carduinae (Compositae). I. Morphologischer Teil. *Candollea* 25: 45-67.
- DITTRICH, M. (1977). Cynareae-systematic review. In: HEYWOOD, V. H., J. B. HARBONE & B. L. TURNER (Eds.) *The biology and chemistry of Compositae*. Academic Press, London-New York-San Francisco: 999-1015.
- EBERT, W. W. & P. F. KNOWLES (1968). Development and anatomical characteristics of thin-hull mutants of *Carthamus tinctorius* (Compositae). *Am. J. Bot.* 55: 421-430.
- FOURMENT, P., E. STANILAS & M. ROUZET (1957). Carpologie du Galactite tomentoux, *Galactites tomentosa* Moench (Composées). *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 48: 307-318.
- GREUTER, W. (2003). The Euro+Med treatment of Cardueae (Compositae) – generic concepts and required new names. *Willdenowia* 33: 49-61.
- HÄFFNER, E. (2000). On the phylogeny of the subtribe Carduinae (tribe Cardueae, Compositae). *Englera* 21: 1-209.
- HANAUSEK, T. F. (1911). Über das Perikarp und das Perikarpsekret der Gattung *Carthamus*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 29: 13-18.
- HANELT, P. (1963). Monographische Übersicht der Gattung *Carthamus* L. (Compositae). *Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 67: 41-180.
- JOHANSEN, D. A. (1940). *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, New York. 523 pp.
- KYNLOVÁ, M. (1970). Comparative morphology of achenes of the tribe Anthemideae Cass. (family Asteraceae) and its taxonomic significance. *Preslia* 42: 33-53.
- LINNÉ, C. (1753). *Species Plantarum* 2. Holmiae. 740 pp.
- LÓPEZ GONZÁLEZ, G. (1990). Acerca de la clasificación natural del género *Carthamus* L., s. l. *Anales J. Bot. Madrid* 47: 11-34.
- LÓPEZ GONZÁLEZ, G. (1998) *Carduncellus cuatrecasasii* G. López (Compositae-Cardueae) y sus peculiares adaptaciones para dispersar los frutos. *Anales J. Bot. Madrid* 56: 77-84.
- POMEL, A. (1860). *Matériaux pour la Flore Atlantique*. Imprimerie Dedeabt et Alexandre, Caen. 16 pp.
- POMEL, A. (1874). *Nouveaux matériaux pour la Flore Atlantique*. Savy, Paris-Juillet St. Lager, Alger. 399 pp.
- ROTH, I. (1977). *Fruits of angiosperms*. Gebrüder Borntraeger, Berlin-Stuttgart. 675 pp.
- SÁENZ, A. A. (1981). Anatomía y morfología de frutos de Heliantheae (Asteraceae). *Darwiniana* 23: 37-117.
- SHMIDA, A. (1985). Why do some Compositae have an inconsistently deciduous pappus? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 184-186.

- SINGH, R. P. & A. K. PANDEY (1984). Development and structure of seeds and fruits in Compositae-Cynareae. *Phytomorphology* 34: 1-10.
- SUSANNA, A. & N. GARCIA-JACAS (2007). Tribe Cardueae. In: KADEREIT, J. W. & C. JEFFREY (Eds.) *The families and genera of flowering plants. VIII Flowering Plants. Eudicots: Asterales*. Springer, Berlin-Heidelberg-New York: 123-146.
- SUSANNA, A., N. GARCIA-JACAS, D. E. SOLTIS & P. S. SOLTIS (1995). Phylogenetic relationships in tribe Cardueae (Asteraceae) based on ITS sequences. *Am. J. Bot.* 82: 1056-1068.
- SUSANNA, A. & R. VILATERSANA (1996). Las afinidades de *Femeniasia* Susanna (Compositae) o rectificar es de sabios. *Anales J. Bot. Madrid* 54: 355-357.
- TADESSE, M., D. J. CRAWFORD & E. B. SMITH (1995). Comparative capitular morphology and anatomy of *Coreopsis* L. and *Bidens* L. (Compositae), including a review of generic boundaries. *Brittonia* 47: 61-91.
- VILATERSANA, R., T. GARNATJE, A. SUSANNA & N. GARCIA-JACAS (2005). Taxonomic problems in *Carthamus*: RAPD markers and sectional classification. *Bot. J. Linn. Soc.* 147: 375-383.
- VILATERSANA, R., A. SUSANNA, N. GARCIA-JACAS & T. GARNATJE (2000). Generic delimitation and phylogeny of the *Carduncellus-Carthamus* complex (Asteraceae) based on ITS sequences. *Pl. Syst. Evol.* 221: 89-105.
- WAGENITZ, G. & F. H. HELLWIG (1996). Evolution of characters and phylogeny of the Centaureinae. In: HIND D. J. N. & H. G. BEENTJE (Eds.) *Compositae: Systematics. Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, 1994*. Royal Botanical Gardens, Kew: 491-510.
- ZOHARY, M. (1950). Evolutionary trends in the fruiting head of Compositae. *Evolution* 4: 103-109.