

## DIVERSIDAD POLÍNICA Y TAXONOMÍA NUMÉRICA DEL GÉNERO *ECHIUM* L. (BORAGINACEAE) EN MACARONESIA

JULIA PÉREZ DE PAZ

Jardín Botánico Canario "Viera y Clavijo". Apdo. 14 de Tafira Alta.  
35017 Las Palmas de Gran Canaria.

Recibido: Noviembre 1995.

Palabras clave: polen, diversidad, taxonomía numérica, *Echium*, Macaronesia.

Key words: pollen, diversity, numerical taxonomy, *Echium*, Macaronesia.

### RESUMEN

El presente estudio es una contribución al conocimiento de la diversificación y sistemática del género *Echium* en Macaronesia, mediante el empleo de técnicas fenéticas a la Palinología de las ocho secciones de este género en dichas Islas. Se consideran 20 caracteres polínicos (10 al MO y 10 al MEB) con sus respectivos estados y se codifican en 144 poblaciones que representan a los 38 táxones macaronésicos y representantes mediterráneos de *Echium*. La estimación sistemática en este contexto palinológico e insular, se verificará según la taxonomía numérica, resultados y congruencia de las técnicas de agrupación (Fenogramas) y de ordenación taxonómica (Análisis de Componentes Principales). Los resultados constatan en general el modelo taxonómico que agrupa a los táxones macaronésicos en ocho secciones del género, con algunas excepciones, que apoyadas por otros caracteres no polínicos, inducen a su revisión.

### SUMMARY

The state of 20 pollen characters ( 10 using OM and 10 using SEM ) in 144 populations representing 38 taxa of Macaronesian *Echium* species have been studied. The results have been evaluated using numerical methods in an palynological and insular context applying phenetic grouping and taxonomic order techniques to give an estimation of the taxonomy of the group in the islands. The study is a contribution to the understanding of diversification within the Macaronesian taxa of *Echium* and of their phenetic relationships within the 8 Macaronesian sections of the genus on the basis of pollen characters.

### INTRODUCCIÓN

El género *Echium*, con unos 50 táxones, presenta dos centros de especiación, uno con 28 especies fundamentalmente leñosas, que constituye el grupo insular macaronésico, y otro con las restantes especies en su mayor parte

herbáceas, que constituye el grupo mediterráneo, fundamentalmente continental. Uno de los primeros caracteres taxonómicos considerados al estudiar este género, ha sido la morfología del anillo basal interno de la corola. En base a ello se han establecido tres grupos (COINCY, 1903): *Pachylepis*, para los táxones macaronésicos; y *Gamolepis* y *Eleuterolepis* para los mediterráneos (SAUVAGE & VINDT, 1952). GIBBS (1971), al estudiar las especies mediterráneas, y BRAMWELL (1972), al revisar el género para Macaronesia, dan valor taxonómico a la morfología y coloración de la corola, estambres exertos o incluso, inflorescencia, y formas de crecimiento o hábito, y en base a ello establecen los grupos sistemáticos. De esta manera, aunque sin rango taxonómico, GIBBS establece cuatro grupos para los táxones mediterráneos, y BRAMWELL define ocho secciones para los macaronésicos, considerando a los táxones leñosos en siete secciones, como arquetipo de los mediterráneos y estrechamente relacionados con el género *Lobostemon* Lehm., exclusivamente sudafricano (JOHNSTON, 1953 y 1954; BRAMWELL, 1973 y 1986; KOUTNIK, 1985; PÉREZ DE PAZ, 1993; PÉREZ DE PAZ & PARDO, 1994). Los táxones herbáceos, que constituyen la octava sección, presentan claras afinidades mediterráneas.

Merece destacar, desde un punto de vista evolutivo, que el grupo macaronésico ratifica su condición oceánica, por la que la evolución ha adquirido más importancia que la inmigración (WILLIAMSON, 1981), presentando una gran concentración de especies en el archipiélago canario, donde la radiación adaptativa (BRAMWELL, 1975) ha sido el principal modelo de especiación. Para JOHNSTON, las semejanzas con *Lobostemon* le hacen pensar en un solo complejo taxonómico para ambos géneros, cuyo ancestro quedó aislado en tres regiones, y posteriormente evolucionó de forma diferente para los caracteres: hábito, estructura floral e inflorescencia, de manera que el hábito herbáceo, que implica más generaciones en el mismo período de tiempo, permitió que determinadas tendencias evolutivas alcanzaran niveles más avanzados que el hábito leñoso.

En los antecedentes palinológicos, se destacan los estudios con pólenes acetolizados. Al MO: BOU (1968), con seis táxones norteafricanos de *Echium*. Al MO y MEB: CLARKE (1977) con dos especies europeas; DÍEZ (1981, 1984) con dieciséis especies Ibéricas, sugiere la ornamentación perforada como primitiva frente a la microrreticulada. Al MEB y MET: BEEN SAAD-LIMAN (1984) con un estudio ultraestructural de la pared de algunos géneros de Boraginaceae, entre ellos *Echium* (*E. italicum*), comenta las tendencias evolutivas según las aperturas de Avetisian (1956) para la familia.

Para el grupo macaronésico, al MO y MEB: PÉREZ DE PAZ (1988) con veinticinco especies representantes de todas las secciones macaronésicas, los tres representantes mediterráneos y tres especies de *Lobostemon*. Al MET: PÉREZ DE PAZ & TESTILLANO (1990), con un estudio ultraestructural de la exina en diez táxones representantes de siete secciones macaronésicas, dos de la mediterránea y dos de *Lobostemon*. Al MO, MEB y MET: PÉREZ DE PAZ (1993), con todos los táxones macaronésicos y representantes mediterráneos (con unas 200 poblaciones), 17 de *Lobostemon*, aplicando técnicas fenéticas y cladísticas; PÉREZ DE PAZ & PARDO (1994), con las secciones de *Echium* relacionadas más

directamente con *Lobostemon*; PÉREZ DE PAZ (1995) con generalidades y el resto de las secciones.

En los estudios referidos a las especies macaronésicas y género *Lobostemon*, la diversificación palinológica para algunos caracteres como la talla del polen, ornamentación y estructura de la exina, señala la existencia de dos formas extremas con múltiples intermedias entre una y otra. Por consiguiente se ha observado de forma gradual, y se ha correlacionado con algunas tendencias macromorfológicas y cariológicas (JOHNSTON, 1953 y 1954; BRAMWELL, 1973; LUQUE, 1984; PÉREZ DE PAZ, 1993; PÉREZ DE PAZ & PARDO, 1994):

La observación de las formas extremas (primitiva y derivada) e intermedias en los caracteres polínicos, y su correlación con otros caracteres, ha inducido a identificar a las "secuencias morfológico-polínicas" como posibles tendencias o vías de evolución, que relacionan, por un lado, a los táxones macaronésicos de *Echium* con los representantes mediterráneos en dichas islas, y con el género surafricano *Lobostemon*, por otro. Dichas tendencias evolutivas coinciden con las establecidas, a nivel general, para las Angiospermas (WALKER & DOYLE, 1975) y más concretamente con las de la familia Boraginaceae (SAHAY, 1980 y DÍEZ, 1981). Al mismo tiempo, se ha considerado que en este complejo taxonómico de los géneros *Echium* y *Lobostemon*, los tres núcleos biogeográficos con táxones de condición: continental-herbácea, isleño-leñosa, y continental-fundamentalmente leñosa, al parecer, están íntimamente relacionados por las series morfológico-polínicas.

El presente estudio, se centra básicamente en los táxones macaronésicos, según modelo taxonómico de BRAMWELL (1972), considerando las especies de afinidad mediterránea junto con *E. plantagineum*, para lograr un estudio más globalizado de *Echium* en Macaronesia. Para la estimación sistemática de este conjunto isleño, se valorarán los resultados y congruencia de las técnicas fenéticas de agrupación jerárquica aglomerativa (Fenogramas) y ordenación taxonómica (Análisis de Componentes Principales), según 20 caracteres polínicos (10 al MO y 10 al MEB). La finalidad es pues obtener un mejor conocimiento de la "diversificación" en los táxones macaronésicos de este género y precisar las relaciones fenéticas de similitud, a través de la Palinología.

## MATERIAL Y MÉTODOS

El material polínico observado, procede de 144 poblaciones que representan a los treinta y nueve táxones de *Echium* presentes en Macaronesia, cuyos pliegos testigos se encuentran fundamentalmente en el herbario del Jardín Botánico Canario "Viera y Clavijo" (LPA), una buena parte en el Instituto Canario de Investigaciones Agronómicas: Jardín Botánico de la Orotava (ORT); y de forma ocasional, en el British Museum (BM) y colecciones particulares.

La procedencia de todas las muestras se relacionan en el Apéndice final, siguiendo básicamente la jerarquía taxonómica de BRAMWELL (1972) para los rangos inferiores al género. Cada taxon lleva entre paréntesis una abreviatura que

se utiliza en las matrices de datos de los dos programas utilizados para la taxonomía numérica. En cada uno se hace referencia a las distintas poblaciones estudiadas, nominadas con la abreviatura del taxon seguida de un número. Seguido de ello, las siglas del herbario y referencias de palinoteca, con un número del 1-8 y dos letras mayúsculas (p.e.: AC 1BX). Las muestras estudiadas proceden de material de herbario de varios individuos por población.

Para la observación del material polínico se ha hecho uso de la Microscopía Óptica (MO) y Electrónica de Barrido (MEB). En el laboratorio se siguió el método acetolítico de ERDTMAN (1969), ligeramente modificado por HIDEUX (1972), tanto para las observaciones al MO como para el MEB. En la observación al MO, las medidas se han realizado en un Olympus BHB con ocular micrométrico Reichert PK 12.5x y con objetivo de inmersión 100x; las microfotografías, en un Zeiss Standard phot.1 con iluminación halógena 12V 100W, objetivo de inmersión 100x planapocromático y cámara automática Olympus Photomicrographic System Model PM-10AD. El MEB utilizado fue un Jeol JSM T-220A con cámara Mamiya 6x7. La observación se ha realizado de dos formas: sobre granos acetolizados enteros y sobre granos acetolizados fracturados o seccionados.

Se estudian 20 caracteres polínicos, de los cuales cinco son cuantitativos tomados al MO en  $\mu\text{m}$ , y 15 cualitativos, cinco al MO, y los 10 restantes observados al MEB. Los estados de cada uno de los caracteres, se especifican en el apartado de Resultados. En los análisis al MO de los cuatro caracteres cuantitativos se han realizado un total de 34 medidas para los ejes P, diámetros E1, E2 y T en todas las poblaciones, así como el mismo número de estimaciones para los caracteres cualitativos al MO y MEB. Los esquemas de las Figuras, proceden de microfotografías al MO (1000x); al MEB, de pólenes enteros (7500x), y detalles superficiales de ornamentación (35000x).

Para la terminología empleada se ha tenido en cuenta el glosario de BLACKMORE *et al.* (1992) y para la castellanización de la misma, a SÁENZ DE RIVAS (1978).

#### **Análisis multivariable:**

El presente estudio que trata de reagrupar las entidades taxonómicas del género *Echium* en Macaronesia, ha utilizado los métodos fenéticos tradicionales de la taxonomía numérica (HEYWOOD, 1968; SNEATH & SOKAL, 1973; HILL & SMITH, 1976; HIDEUX, 1977; HIDEUX & MAHÉ, 1977; CRISCI & LÓPEZ ARMENGOL, 1983), considerando en principio como UTOs (Unidades Taxonómicas Operativas de SNEATH & SOKAL, 1973) o poblaciones polínicas a 144 localidades naturales reseñadas en el listado de material. Se han utilizado medidas o coeficientes de distancia taxonómica entre UTOs, para los análisis de cluster o de fenogramas (técnica de agrupación), y coeficientes de correlación entre caracteres, para el ACP o Análisis de Componentes Principales (técnica de ordenación), en ambos casos, mediante los programas NTSYS-pc (ROHLF, 1992) y SPSS/PC+ (1984).

Para determinar la afinidad polínica y respectivas correlaciones, se ha hecho uso de los dos tipos de técnicas (agrupación y ordenación) para minimizar los

efectos metodológicos e interpretar la información complementaria, evaluando el grado de correspondencia y de congruencia taxonómica (CRISCI, 1984) desde un punto de vista metodológico. Se ha tenido en cuenta que en los fenogramas, las relaciones que menos se distorsionan son las estrechas o de máxima similitud, mientras que en el ACP, la mayor fidelidad se refleja en las relaciones entre grupos distantes (CRISCI & LÓPEZ ARMENGOL, 1983).

De los 20 caracteres polínicos considerados: cinco son cuantitativos tomados al MO en  $\mu\text{m}$ ; cinco cualitativos al MO con varios estados ordenados cuantificables; y los 10 restantes cualitativos observados al MEB, también con varios estados ordenados y cuantificables. Tanto los cuantitativos como los cualitativos se han considerado como variables continuas. Todos ellos, después de una ponderación lo más equitativa posible se transcribieron a una matriz de datos 20x144 después de codificarlos (SNEATH & SOKAL, 1973; HIDEUX, 1977; HUIDEUX & MAHÉ, 1977) de forma reagrupada y con un sistema normalizado de nueve clases, 10-90, por considerarlo el más ponderado en la valoración conjunta de caracteres cuantitativos y cualitativos. Para cada carácter cualitativo, se determinó el número de clases, según los estados observados en cada población polínica. La codificación efectuada en este trabajo, hizo innecesaria la estandarización.

A partir de la matriz 20x144 se confeccionó la matriz 20x38 (Tabla 1 en el Apéndice 2) que tomó como nuevos valores las medias aritméticas entre los datos de las poblaciones de un taxon; por tanto, representa especies y subespecies del género *Echium* en la Macaronesia y este trabajo se refiere al análisis realizado a partir de ella.

En el Apéndice 1 se muestra la codificación de los 20 caracteres y en la Tabla 1, la matriz de datos 20x38. La inclusión del cociente P/E1 como (PE1) a pesar de ser combinación lineal de las variables P y E1, se justificó ya que por codificar los valores cuantitativos de dichas variables como caracteres reagrupados en un sistema de nueve clases, se les restó ponderación. La consideración por tanto de dicho cociente como variable, compensó en cierta medida la baja ponderación que sufrieron las variables P y E1 al ser consideradas como caracteres reagrupados.

### **Técnicas de agrupación, fenogramas:**

Los fenogramas obtenidos se utilizaron respectivamente, como información de las asociaciones entre UTOs y entre los caracteres polínicos.

Se eligió el coeficiente de distancias euclidianas con menor índice de distorsión, según cálculos del coeficiente de correlación cofenética ( $r$ ) del NTSYS/pc. Aunque los índices de distorsión más bajos corresponden a los métodos de ligamiento simple e intermedio (UPGMA), respecto al completo (con apenas diferencias de milésimas), los fenogramas se realizaron por ligamiento completo, ya que subraya y garantiza la máxima distancia taxonómica entre los grupos a formar. Esto se ha considerado de mucha utilidad en este caso, no solo para conocer la incidencia y valor diagnóstico de los caracteres, toda vez que, algunos de ellos, no presentan grandes discontinuidades en sus estados, como se refleja en su condición de series morfológico-polínicas. (Apéndice 1).

Tanto el fenograma de UTOs como el de caracteres, se presentan según formato del NTSYS/pc (Fig.4).

### Técnicas de ordenación, ACP:

Este análisis considera dos aspectos: las relaciones entre las UTOs según su proximidad en un espacio delimitado por los tres primeros factores o Componentes Principales, y el "valor discriminatorio de los caracteres polínicos" más directamente asociados a estos tres Componentes Principales.

La matriz de correlación se calculó según el coeficiente de Pearson, para los 20 caracteres polínicos a partir de la matriz de datos anteriormente especificada. Los valores de este análisis se reflejan en tablas mostradas en el Apéndice 2.

El análisis referido a las UTOs, viene dado por la disposición de éstas en el espacio de los tres primeros Componentes o Factores, según los valores de la matriz Proyección del NTSYS-pc que usa los pesos de los caracteres en cada factor para el cálculo de las posiciones en dicho espacio. Estos tres Componentes, se representan gráficamente como los ejes de un espacio bi y tridimensional, en el cual, según la disposición de las UTOs, se observa el valor discriminatorio de cada factor o componente, con sus correspondientes caracteres. Estas gráficas bi y tridimensionales (Figs. 5-7) se han interpretado conjuntamente con los valores numéricos de la matriz Proyección, anteriormente mencionada.

Como medida de distorsión, se calculó el coeficiente de correlación cofenético ( $r$ ), comparando la matriz de distancias euclidianas entre UTOs, con la nueva matriz de distancias entre UTOs calculada a partir de la matriz de proyección.

## RESULTADOS

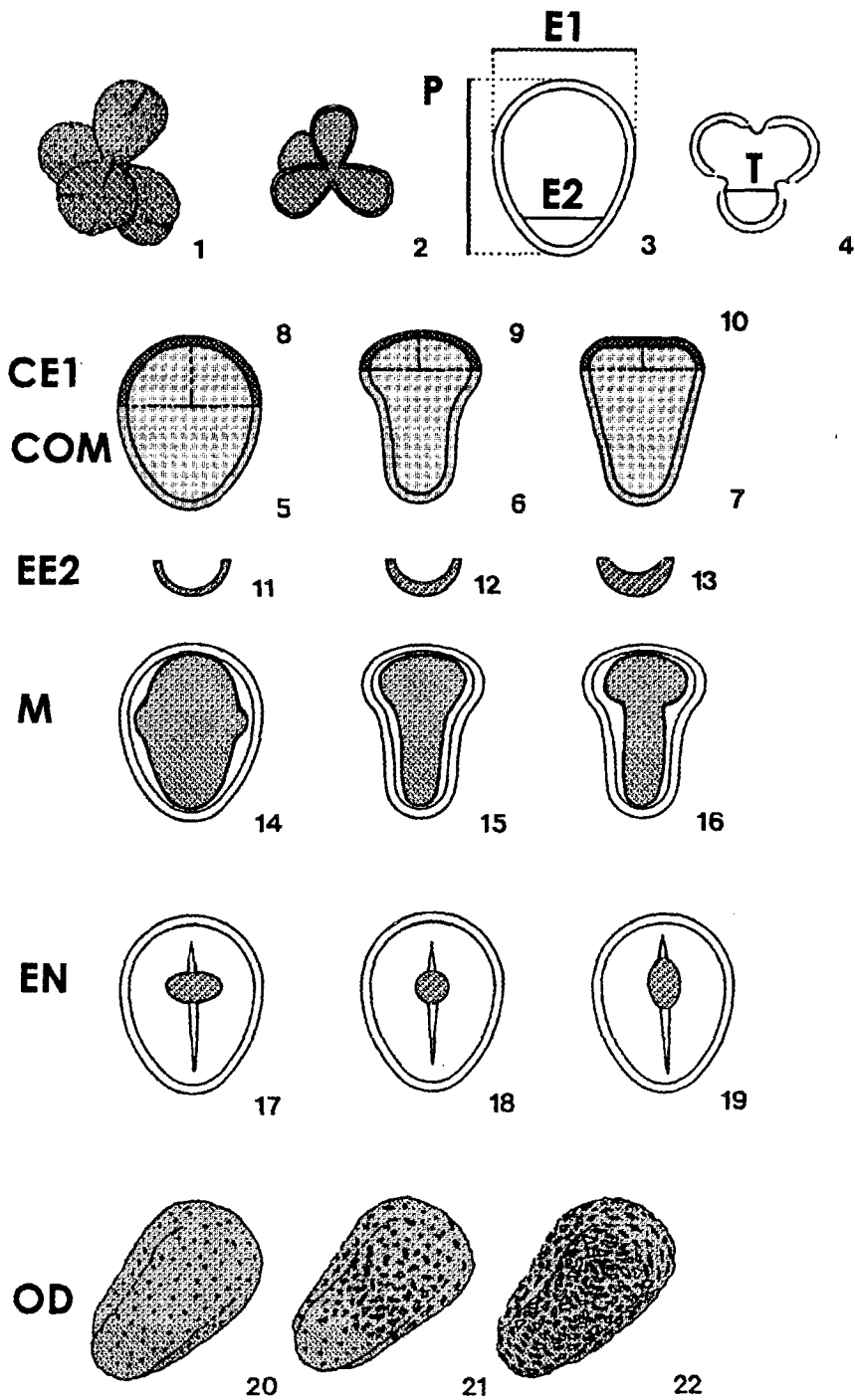
### Determinación de los estados en los 20 caracteres polínicos:

**A- Cuantitativos** (Fig.1: 3-4). Se han considerado como estados las diferencias métricas observadas:

- 1) P: Eje Polar, longitudes entre 12-28  $\mu\text{m}$ .
- 2) E1: Diámetro distal polar, longitudes entre 9-20  $\mu\text{m}$ .
- 3) E2: Diámetro próximo polar, longitudes entre 5-16  $\mu\text{m}$ .
- 4) PE1: Relación P/E1 = valores entre 1-1,50.
- 5) T: Diámetro de la Mesocolpia distal, en corte óptico ecuatorial, no corresponde exactamente con el lado del triángulo polar: longitudes entre 6-10  $\mu\text{m}$ .

**Figura 1.-** Caracteres al MO: 3-19 y MEB: 20-22. Segmento = 6  $\mu\text{m}$ .

1- 2: tetrada tetraédrica en *Echium*; 3: longitud de P, E1 y E2; 4: T, diámetro mesocolpia distal; 5: COM, corte óptico meridiano oval; 6: piriforme; 7: triangular; 8: CE1, polo distal muy convexo; 9: convexo; 10: casi plano. 11: EE2, grueso de la exina proximal igual a la distal; 12: ligeramente mayor; 13: marcadamente mayor; 14: M, mesocolpia no constreñida; 15: ligeramente constreñida; 16: marcadamente constreñida; 17: EN endoapertura circular; 18: lalongada; 19: lolongada. 20: OD, distribución de la ornamentación uniforme; 21: mixta; 22: gradual.



**B- Cualitativos al MO (Fig.1):**

6) COM: Corte óptico meridiano, referido a la forma del contorno meridiano del polen. Se distinguen tres estados (5-7):

oval; piriforme; triangular

7) CE1: Contorno meridiano distal polar, referido al contorno del polo distal. Refleja el grado de curvatura del polo distal. Se distinguen tres estados (8-10):

muy convexo; convexo; casi plano

8) EE2: Relación grosor de la exina del polo proximal respecto al distal. Se distinguen tres estados (11-13):

igual; ligeramente mayor; marcadamente mayor

9) M: Forma de la mesocolpia, referido a la constricción de la mesocolpia en vista meridiana. Se distinguen tres estados (14-16):

no constreñida; ligeramente constreñida; constreñida

10) EN: Endoapertura, carácter relativo a su forma. Se resume en tres estados (17-19):

lalongado; circular; lolongado

**C- Cualitativos al MEB:**

El número de estimaciones se han realizado en un total de 34 granos por población, siempre que ha sido posible, no bajando en ningún caso de diez.

11) OT1: Ornamentación del Tectum-1 (Fig.2):

Este carácter se corresponde con la modalidad 1 de la serie morfológica ornamental, de tectum perforado a microrreticulado. Se caracteriza por la presencia de muros rectos, con tendencia a formar un retículo poligonal, ausencia de fósulas y muros ruguloides. Se resume en cinco estados:

**perforado; perforado-reticulado; reticulado-perforado; reticulado; reticulado con retículo complejo** con lúmenes compuestas generalmente de dos y tres subdivisiones y presencia de más de tres.

12) OT2: Ornamentación del Tectum-2 (Fig.3):

Se corresponde con la modalidad 2 de la serie morfológica ornamental de tectum perforado-fosulado a microrreticulado. Se caracteriza por la presencia de muros ruguloides y de fósulas. Se resume en cinco estados:

**perforado-fosulado; rugulado-perforado; rugulado-reticulado; reticulado-rugulado; reticulado-rugulado con retículo complejo** con lúmenes compuestas generalmente de dos y tres subdivisiones y presencia de más de tres.

13) OD: Distribución longitudinal de la ornamentación. Este carácter hace alusión a la forma en que se distribuyen las perforaciones y lúmenes por la superficie del polen. Se distinguen tres estados (Fig.1: 20-22):

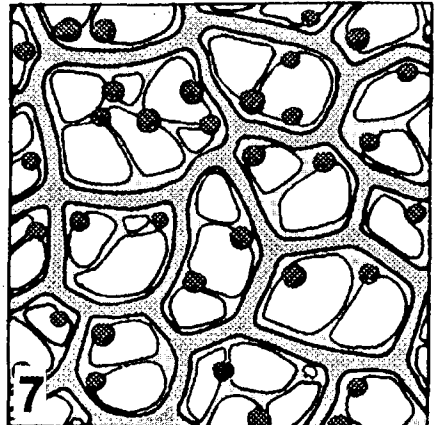
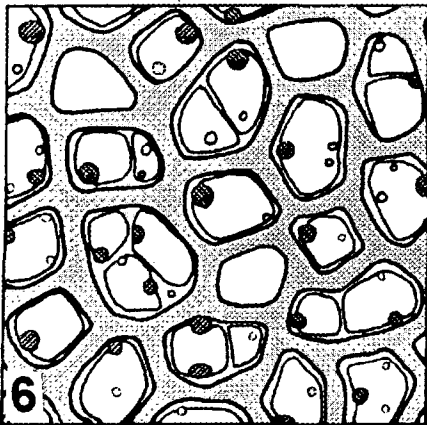
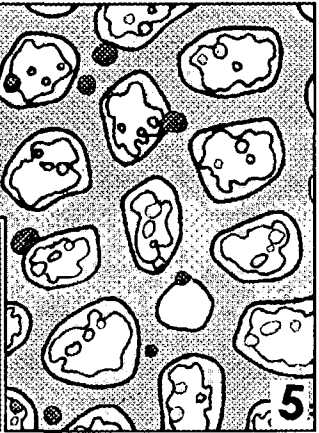
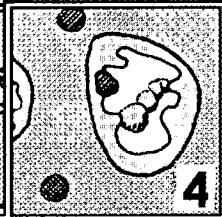
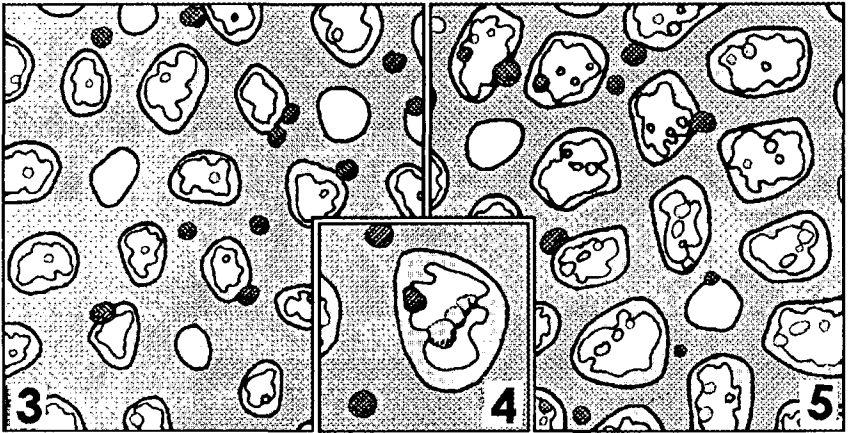
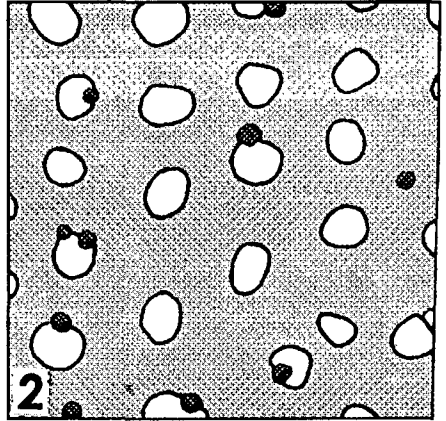
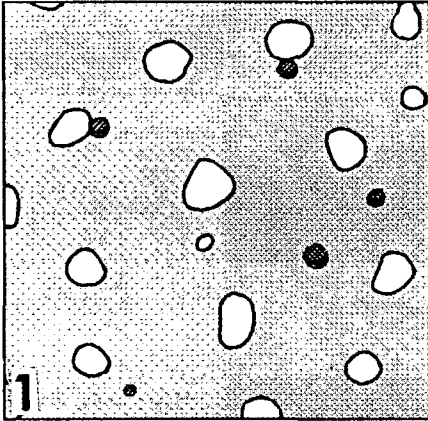
**uniforme; gradual; brusca o mixta** con los polos perforados y cinturón ecuatorial de ornamentación diferente y variable.

14) MU: Borde de los muros según la altura (Figs. 2 y 3). Se refiere a la altura del

---

**Figura 2.-** Caracteres al MEB (segmento = 0.5  $\mu\text{m}$ ): OT1, MU, LM, LC, LB, LF, GM y G. Serie morfológica ornamental OT1 con cinco estados, 1: Perforado (1P); 2: Perforado-reticulado (2PR); 3-5: Reticulado-perforado (3RP); 6: Reticulado (4R); 7: Reticulado con retículo complejo, superior e inferior (5RR2).





borde que circunda perforaciones y lúmenes. Se han considerado dos estados (Fig.2: 1-2, Fig.3: 5 y Fig.2: 3-7):

**un borde; dos bordes** alto y bajo.

15) LM: Morfología de lúmenes *s.l.* (Figs. 2 y 3). En este carácter se hace referencia a la forma de las perforaciones y lúmenes. Se han reconocido tres estados (Fig.2: 1-7), (Fig.3: 3-5) y (Fig.3: 1):

**redondo; alargado; fosulado**

16) LC: Complejidad de lúmenes *s.l.* (Figs.2 y 3). Este carácter se refiere a la subdivisión de los lúmenes con muros de nivel inferior. Se distinguen tres estados (Fig.2: 1-6), (Fig.2: 6; Fig.3: 4) y (Fig.2: 7):

**simple; compuesto**, lúmenes de dos y a veces de tres subdivisiones;

**complejo**, lúmenes con presencia de más de tres

17) LB: Contorno de lúmenes *s.l.* (Fig.2). Este carácter hace referencia al tipo de borde que circunda las perforaciones y lúmenes. Se consideran dos estados (Fig.2: 1-2 y 6-7) y (Fig.2: 3-5):

**liso; festoneado**

18) LF: Fondo de lúmenes *s.l.* (Fig.2: 3-5). Carácter referido a la presencia de granulaciones infratectales en el fondo de perforaciones y lúmenes. Se distinguen cuatro estados:

**ausencia; presencia**, al menos en cinco lúmenes (3); **abundancia**, en 10 ó más lúmenes (5); **fusión** de las mismas (4).

19) GM: Tipos de gránulos suprategmentales (Figs.2 y 3). Carácter que hace alusión a los tipos de talla de dichos elementos suprategmentales. Se consideran tres estados:

**homogéneos** (Fig.2: 1 y Fig.3: 1); **heterogéneos de dos tipos** de talla

(Fig.2: 2 y 3: 2); y **heterogéneos de tres o más tipos** (Fig.2: 7).

20) GD: Densidad de gránulos suprategmentales interaperturales (Figs.2 y 3). Carácter referido a  $6 \mu\text{m}^2$  de superficie polínica en el que se han considerado cuatro estados:

**ocasionales**: < 5 gránulos por superficie establecida (Fig.2: 1 y 3: 5); **poco**

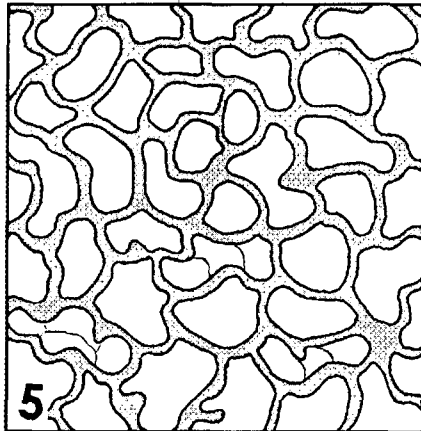
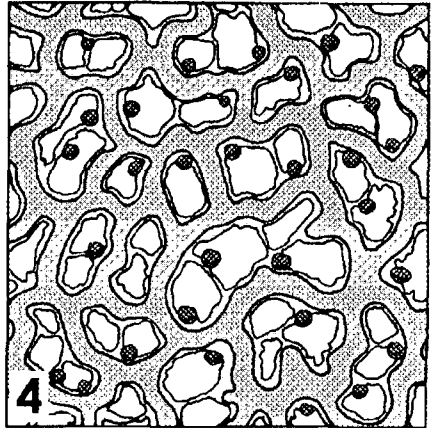
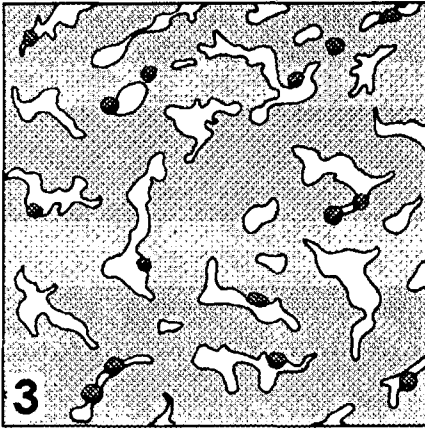
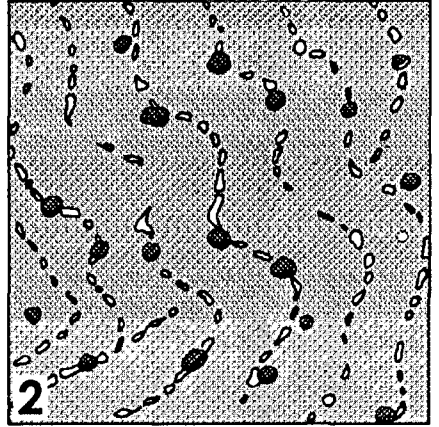
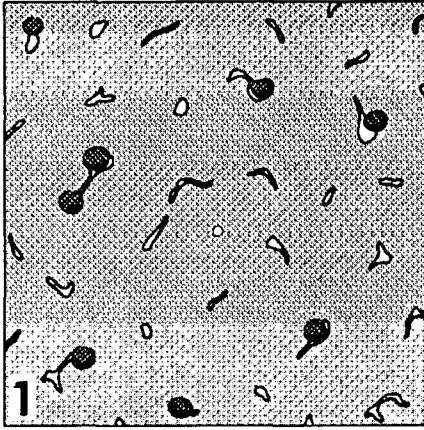
**densos**: 5-16 gránulos por superficie (Fig.2: 2 y 6); **densos**: 17- 25 gránulos por superficie (Fig.3: 4); **muy densos**: > 25 gránulos por superficie (Fig.2: 7).

### Técnicas de agrupación, fenogramas:

Teniendo en cuenta que en esta modalidad, la mayor resolución se encuentra en los niveles de semejanza más altos, se han considerado especialmente, las asociaciones de los niveles de distancia taxonómica más bajos. El coeficiente de correlación cofenético obtenido es de  $r=0,7$  para todos los casos.

---

**Figura 3.-** Caracteres al MEB (segmento =  $0.5 \mu\text{m}$ ): OT2, LM, LC, GM y G. Serie morfológica ornamental OT2 con cinco estados, 1: Perforado-fosulado (1'PF); 2: Rugulado-perforado (2'RuP); 3: Rugulado-reticulado (3'RRu); 4: Reticulado-rugulado (4'RRu); 5: Reticulado con retículo complejo y rugulado (5'R2Ru).



====

**De caracteres (Fig.4-A):** cabe destacar:

- Actuación de OT2 de forma independiente.
- Estrecha correlación entre los caracteres de la talla del polen: P-E1-T-E2 y no tan estrecha entre los caracteres relativos a la forma: COM-EE2--M.
- Prioritariamente, la talla se relaciona con el téctum y complejidad (OT1-LC), luego, con la forma de los granos (COM-EE2-M), y más remotamente se relaciona a la curvatura del polo distal y endoapertura (CE1-EN), a su vez asociados remotamente a detalles de ornamentación (OD-LM-LB-LF).

**De UTOs (Fig.4-B):**

Las similitudes polínicas dan como resultados más importantes:

\* En primer lugar, la disgregación dentro del género, de los táxones herbáceos de la sección *Echium* (LAN, PL, BO y BOF) de afinidad mediterránea, del resto del grupo macaronésico, a excepción del cluster de las especies *E. triste-E. stenosisifon* (T,TN,TNG-SN) aunque de relación no muy estrecha.

En segundo lugar, las asociaciones del resto de los táxones macaronésicos, van acordes con las secciones establecidas para el género (BRAMWELL, 1972), con las siguientes excepciones y observaciones:

\* Disgregación de la sección *Stricta*: por un lado, *E. strictum* (ST) asociado a *E. handiense* (HA, de la sección *Virescentia*), y por otro, *E. stenosisifon* (SN) con *E. triste* (T-TN-TNG, táxones herbáceos de *Gigantea*), a su vez, remotamente relacionados con la sección *Echium* de afinidad mediterránea.

\* Relación muy lejana de *E. wildpretii* (WL-WLT) con las otras dos especies de la sección *Simplicia* (SI y PN).

\* Permanecen:

- diferenciadas pero relacionadas las secciones *Virescentia* y *Gigantea* con las excepciones ya mencionadas.

- con relaciones remotas las dos secciones monotípicas, *Auberiana* (*E. auberianum*: AU) y *Gentianoidea* (*E. gentianoides*: GEN).

**Técnicas de ordenación, ACP (Tablas 2 y 3 [Apendice 2] y Figs.5-7):**

Los resultados obtenidos, referidos a la configuración de los grupos taxonómicos son muy similares a los del análisis de agrupación taxonómica anterior, con la aportación adicional, del "valor discriminatorio de los caracteres polínicos", a través de los **factores** o componentes. En cada componente principal, se han considerado solamente los caracteres con pesos superiores a 0,5.

El modelo elige cinco factores que representan el 77% de la variabilidad total, los tres primeros el 60%, con un coeficiente de correlación cofenética:  $r=0,94$ , que indica una casi ausencia de distorsión.

Los caracteres polínicos más estrechamente asociados a cada uno de los factores elegidos, son:

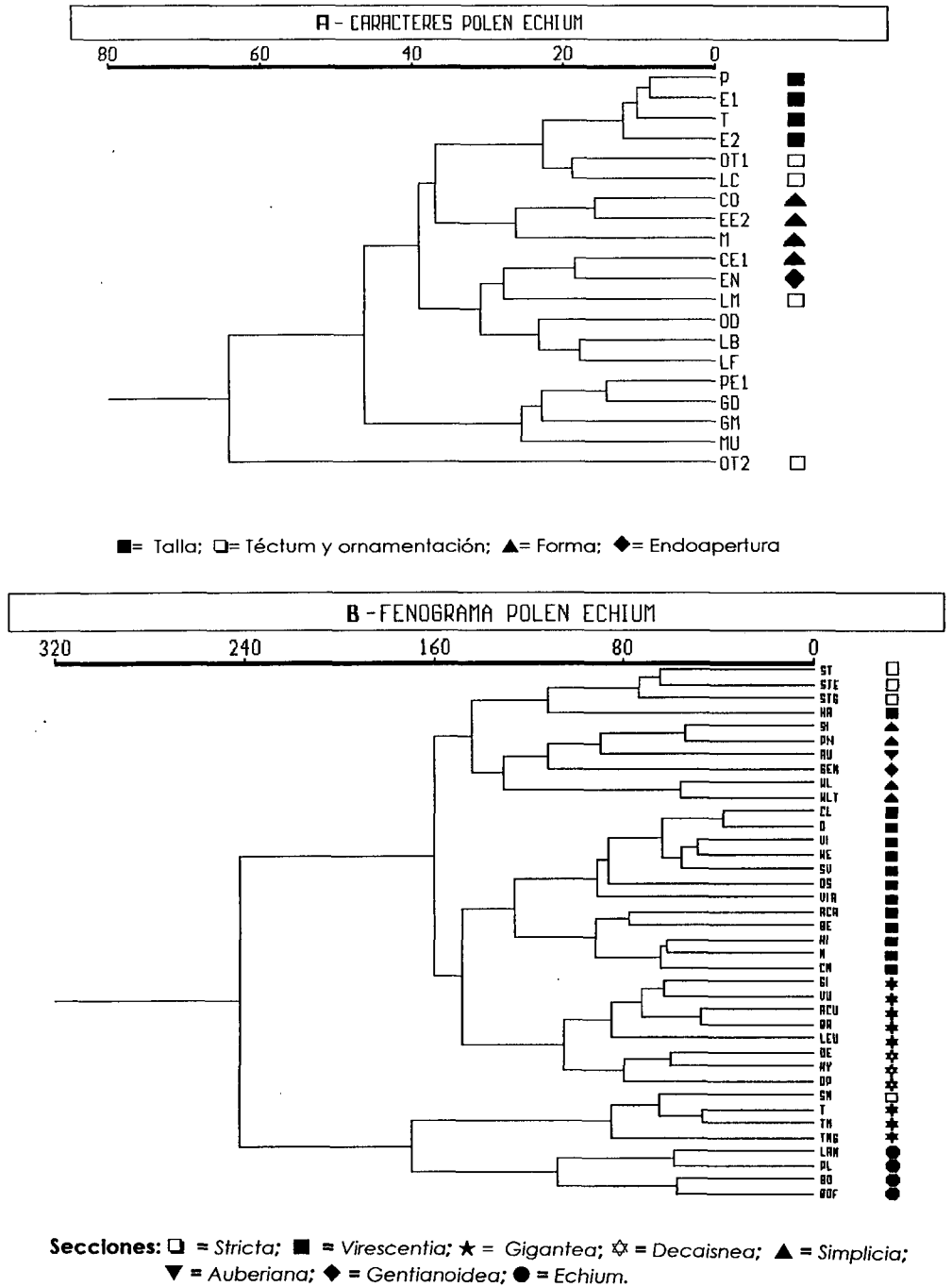
Factor 1 = E1-P-T-E2: talla.

Factor 2 = (COM-M-EE2-PE1)-EN: forma y endoapertura.

Factor 3 = LM-OT2-OT1: téctum.

Factor 4 = LB-LF: detalles de ornamentación (lúmenes).

Factor 5 = GD-MU: otros detalles de ornamentación.



**Figura 4.-** Técnicas de AGRUPACIÓN según 20 caracteres polínicos en 38 táxones macaronésicos de *Echium*. A: FENOGRAMA de caracteres. B: FENOGRAMA de 38 UTOs con diferenciación de las ocho secciones.

Los resultados de la disposición de las **UTOs**, se representan en gráficas bidimensionales, tridimensionales y según los valores de la matriz de Proyección.

En las gráficas bidimensionales (Figs.5-6):

El **Factor 1 (talla)**, es el mejor discriminante para el grupo de los representantes herbáceos mediterráneos del género *Echium* (**BOF-BO-PL-LAN**), con tallas máximas, frente al grupo formado por los táxones macaronésicos fundamentalmente leñosos. En este último grupo, se distinguen dos sectores: uno con tallas medias (26-33), que incluye a los táxones *E. stenosphon-E. triste* (**SN-T**), sección *Gentianoidea* (**GEN**), *E. wildpretii* (**WL-WLT**) y *Auberiana* (**AU**); y otro: de tallas mínimas (5) que gradualmente va desde los valores más cercanos a cero del extremo de la sección *Virescentia* y *E. strictum* (**ST**), hasta la sección *Gigantea*, *E. simplex* (**SI**), *E. pininana* (**PN**) y sección *Decaisnea* (22).

El **Factor 2 (forma)** diferencia: en el grupo de tallas medias a *E. wildpretii*, *E. auberianum*, y *E. gentianoides* del grupo *E. triste-E. stenosphon* con valores negativos; en el grupo de tallas mínimas, discrimina fundamentalmente a la sección *Virescentia* de *E. strictum* (**ST-STE-STG**) y sección *Decaisnea*. Merece destacar la clara separación de *E. handiense* (**HA**) y *E. strictum* (**ST-STE-STG**), y diferenciación de los táxones de *E. wildpretii* (**WL-WLT**) y el complejo *E. triste-E. stenosphon* (**T-TN-TNG-SN**).

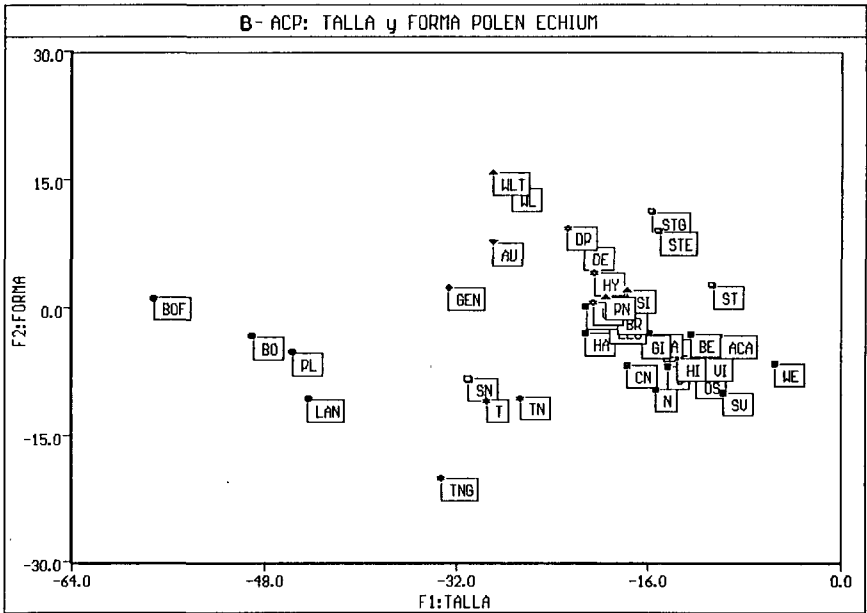
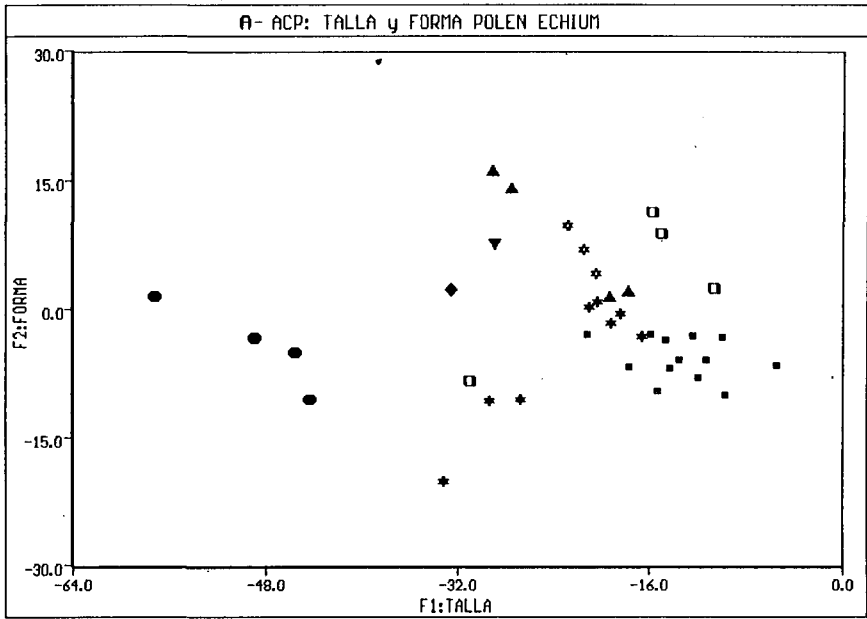
El **Factor 3 (téctum)** puede discriminar con carácter gradual según los niveles de OT1 y OT2: en el sector de tallas máximas, diferencia a *E. bonnetii* de *E. lancerotense* y *E. plantagineum*. En el sector de tallas medias se diferencian *E. gentianoides* (**GEN**), el grupo *E. triste-E. stenosphon*, *E. auberianum*, y más lejanamente *E. wildpretii* (**WL-WLT**). En el sector de tallas mínimas, se diferencia el grupo *E. strictum-E. handiense*; gradualmente *E. pininana-E. simplex - Virescentia*; y *Decaisnea-Gigantea* junto con *E. candicans* (**CN**) y *E. nervosum* (**N**) de *Virescentia*.

En las gráficas tridimensionales (Figs.7-8), cabe destacar para los tres factores, la diferenciación de los siguientes grupos:

- Táxones de la sección *Echium* (**BO, LAN y PL**).
- Sección monotípica *Gentianoidea* (**GEN**).
- Sección monotípica *Auberiana* (**AU**).
- Táxones de *E. wildpretii* (**WL, Simplicia**).
- Táxones de *E. triste-E. stenosphon* (*Gigantea* y *Stricta*): **T-SN**.
- Diferenciación más o menos gradual del conjunto *Decaisnea-Gigantea*; *E. simplex-E. pininana* (*Simplicia*) - *Virescentia* y *E. strictum* (*Stricta*).

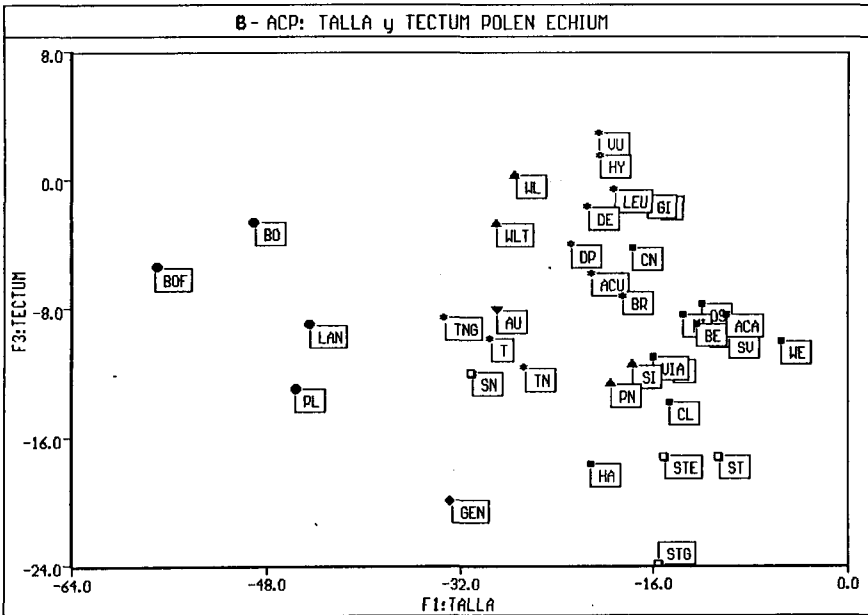
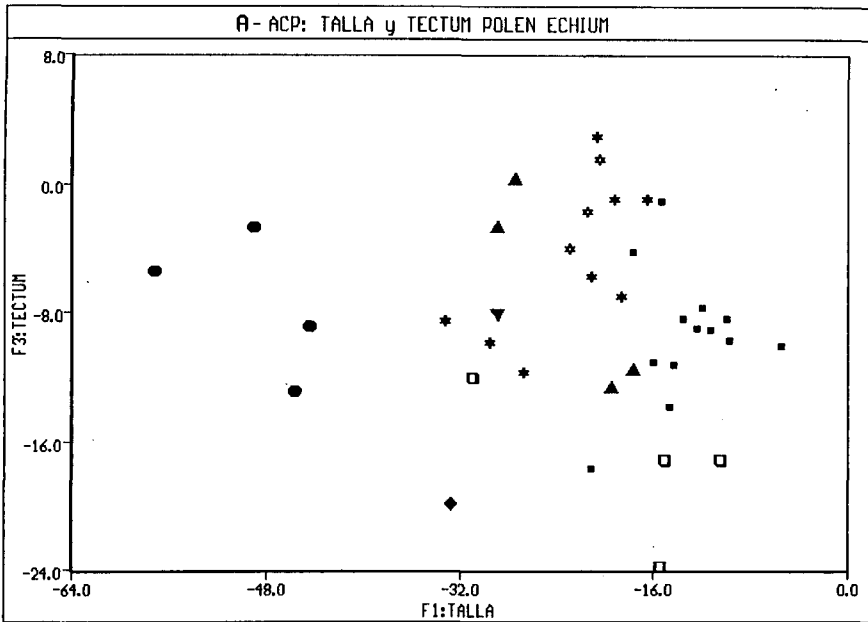
## DISCUSIÓN

Para la determinación de estados en los caracteres polínicos cualitativos con carácter de series morfológicas (principalmente OT1 y OT2), se han tenido en cuenta las múltiples formas intermedias observadas, que en algunos casos, implica la coexistencia de más de un estado por población, y es la razón por la cual, en la codificación realizada (Apéndice 1), estos caracteres cualitativos, se



**Secciones:** □ = *Stricta*; ■ = *Virescentia*; ★ = *Gigantea*; ☆ = *Decaisnea*; ▲ = *Simplicia*; ▼ = *Auberiana*; ◆ = *Gentianoidea*; ● = *Echium*.

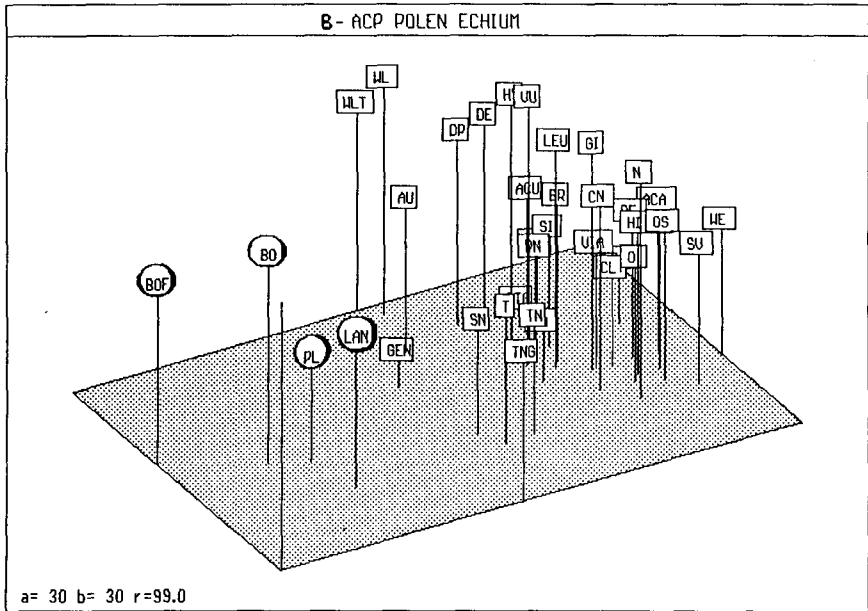
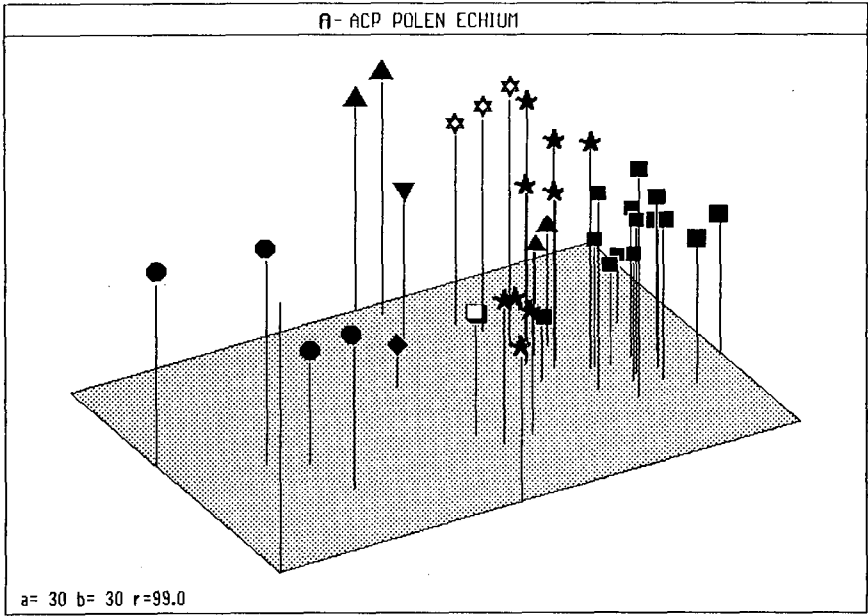
**Figura 5.-** Técnicas de ORDENACIÓN (Análisis de Componentes Principales, ACP) según 20 caracteres polínicos en 38 táxones macaronésicos de *Echium*. Gráficas bidimensionales del Factor 1 (talla) y 2 (forma). A: diferenciación de las ocho secciones. B: diferenciación de la ocho secciones y 38 táxones.



**Secciones:** □ = *Stricta*; ■ = *Virescentia*; ★ = *Gigantea*; ☆ = *Decaisnea*; ▲ = *Simplicia*; ▼ = *Auberiana*; ◆ = *Gentianoidea*; ● = *Echium*.

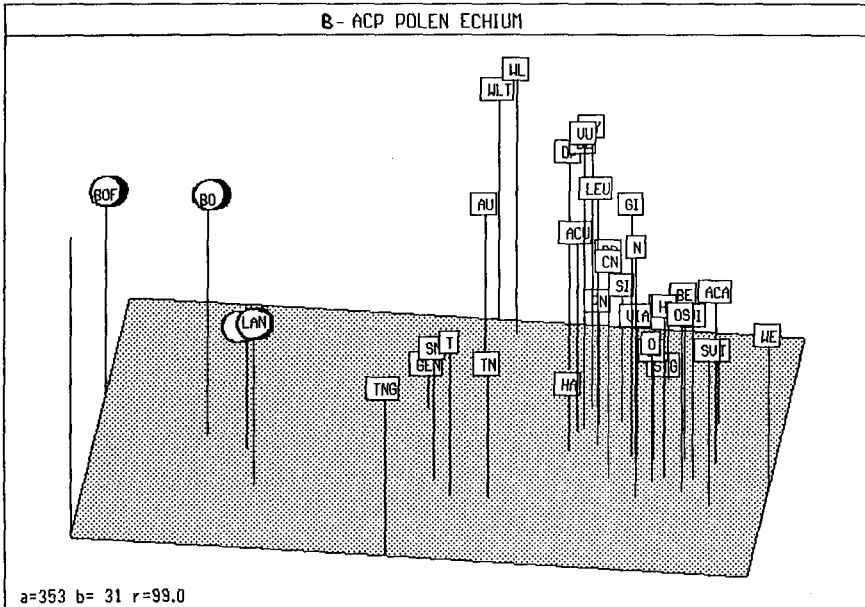
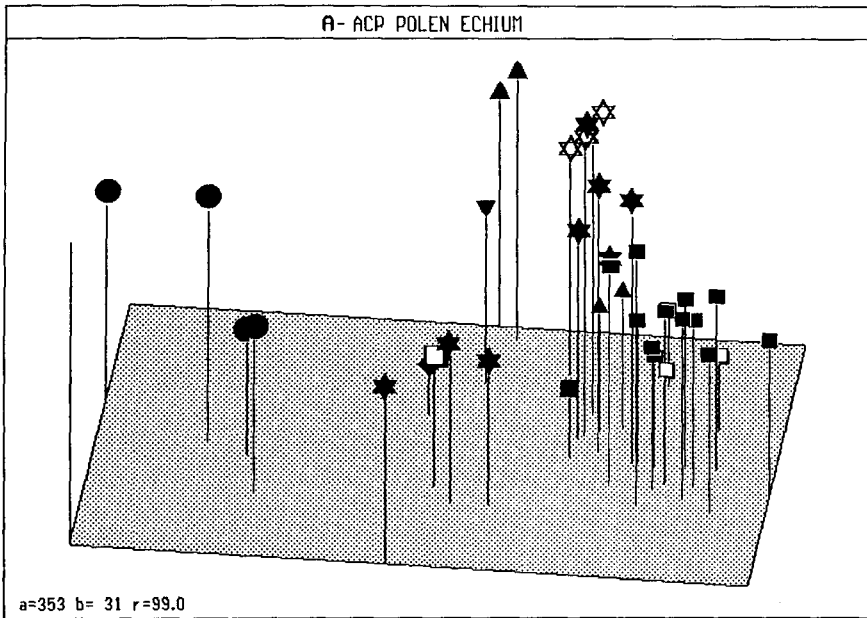
**Figura 6.-** ACP. Gráficas bidimensionales del Factor 1 (talla) y 3 (téctum) según 20 caracteres polínicos en 38 táxones macaronésicos de *Echium*. A: diferenciación de la ocho secciones. B: diferenciación de la ocho secciones y 38 táxones.





**Secciones:** □ = *Stricta*; ■ = *Virescentia*; ★ = *Gigantea*; ☆ = *Decaisnea*; ▲ = *Simplicia*;  
▼ = *Auberiana*; ◆ = *Gentianoidea*; ● = *Echium*.

Figura 7.- ACP según 20 caracteres polínicos en 38 táxones macaronésicos de *Echium*. Gráficas tridimensionales: Factores 1 (talla), 2 (forma) y 3 (téctum).



**Secciones:** □ = *Stricta*; ■ = *Virescentia*; ★ = *Gigantea*; ☆ = *Decaisnea*; ▲ = *Simplicia*;  
 ▼ = *Auberiana*; ◆ = *Gentianoidea*; ● = *Echiium*.

Figura 8.- ACP, gráficas tridimensionales con diferente ángulo de giro.

equiparen en número de clases a los cuantitativos. No por ello, se deben considerar con más ponderación de la debida. Por el contrario, se debe interpretar como fiel reflejo de la considerable diversidad de los táxones macaronésicos, algunos, posiblemente en vías de diversificación actual, reflejando la condición de "epibionte activo", que hace patente la radiación adaptativa del grupo isleño.

Los resultados de la taxonomía numérica señalan que la congruencia encontrada en los diferentes análisis, tanto de las técnicas de agrupación (fenogramas) como de ordenación (ACP) es casi total. Los coeficientes de correlación cofenética encontrados en dichas técnicas, indican que se han desarrollado con una mínima distorsión en la elaboración de los fenogramas, y prácticamente nula, libres de ruidos metodológicos, en el ACP.

En la información obtenida de la correlación de los caracteres se han observado ligeras variantes, que lejos de significar incongruencia, suponen un valor complementario. Los índices de distorsión más bajos se encuentran en el ACP, responsable a su vez, de la determinación de su valor diagnóstico.

Se determinan los tres primeros "componentes o factores" que agrupan a los caracteres que más influyen en la determinación de los grupos taxonómicos. Su valor diagnóstico viene valorado en orden decreciente según cinco grupos o factores, dando prioridad a los caracteres referidos a la **talla** (Factor 1: E1-P-E2-T), seguidamente de la **forma** del polen (Factor 2: COM-M-EE2-PE1) y en tercer lugar, al tipo de **téctum** (Factor 3: LM-OT2-OT1). La endoapertura (EN) actúa correlacionada con la forma de los granos (especialmente con la curvatura del polo distal) en este análisis referido exclusivamente al conjunto macaronésico.

Los resultados de ambas técnicas, referidos a las **relaciones taxonómicas** entre las UTOs, coinciden en términos generales y se han estimado fundamentalmente según los tres grupos de caracteres anteriormente citados, considerando preferentemente, en los casos menos claros, los resultados de los fenogramas debido a la mayor precisión y resolución en los niveles de máxima similitud:

\* Los dos análisis coinciden con la marcada diferenciación de la sección *Echium* de afinidad mediterránea.

\* Se señala una nueva asociación formada por los táxones *E. triste* y *E. stenosphon*. Su afinidad polínica está justificada además, por el tipo de corola, inflorescencia y tipo de indumento espinoso tricomatoso.

\* Se destaca la gran afinidad entre las secciones *Decaisnea* y *Gigantea*, anteriormente relacionadas con el género *Lobostemon*, por caracteres como la talla de los granos y tipo de téctum, lo que también se justifica por el tipo de corola, inflorescencia y hábito (JOHNSTON, 1953; BRAMWELL, 1972 Y 1973; PÉREZ DE PAZ, 1993 ; PÉREZ DE PAZ & PARDO, 1994).

\* El nivel de similitud observado en *E. decaisnei* subsp. *purpuriense* respecto a los táxones de su misma sección, sugiere una distancia taxonómica suficiente, justificada también por caracteres de la corola, núculas e indumento foliar, para su elevación taxonómica, a rango de especie.

\* La afinidad entre *E. strictum* (sección *Stricta*) y sección *Virescentia* (principalmente con *E. callithyrsum*, *E. webbii* y *E. handiense*) referida

especialmente a la talla y téctum (OT1), viene apoyada por el tipo de corola, pero no es muy estrecha con los dos primeros, si se considera la forma de los granos, el hábito vegetativo y tipo de inflorescencia, caracteres que relacionan más a esta especie con *E. handiense*.

\* El aislamiento de *E. wildpretii*, respecto a *E. simplex* y *E. piniana* de su misma sección, está también justificado por la talla del polen, tipo de téctum y corola. Se le ha encontrado particularmente relacionado con algunas especies de *Lobostemon* (PÉREZ DE PAZ, 1993; PÉREZ DE PAZ & PARDO, 1994), más lejanamente con la sección *Auberiana*, y remotamente con *Gentianoidea*.

\* El aislamiento de las secciones *Gentianoidea* (*E. gentianoides*) y *Auberiana* (*E. auberianum*) está justificado así mismo por los tipos de hábito, de corola, de inflorescencia, y estambres más o menos inclusos.

## CONCLUSIONES

Las técnicas fenéticas de la **taxonomía numérica** constatan en líneas generales, a través del análisis de los veinte caracteres polínicos estudiados, las agrupaciones taxonómicas propuestas por BRAMWELL (1972) definidas en ocho secciones, y sus resultados (Figs.4-7) aportan nuevos datos a tener en cuenta, para el establecimiento de ciertas modificaciones taxonómicas, a reafirmar con caracteres no polínicos, macro y micromorfológicos (en preparación):

- a. Configuración como sección independiente de la asociación formada por los táxones *E. triste* y *E. stenosphon*.
- b. Redefinición de la sección *Stricta*, que quedaría como sección monotípica, o en todo caso, formada con la agrupación *E. strictum* y *E. handiense*, dada la similitud morfológico-polínica entre ambas especies.
- c. Posible segregación de *E. wildpretii*, como sección monotípica.
- d. La sección *Echium*, de táxones herbáceos, se confirmaría con categoría taxonómica suficiente para elevarla a rango de subgénero, propuesta inédita de BRAMWELL (1971).
- e. Elevación de *E. decaisnei* subsp. *purpurienne* a rango de especie, coincidiendo en este sentido con LEMS & HOLZAPFEL (1968 y 1972).
- f. Confirmación del valor diagnóstico de los caracteres polínicos implicados en la **talla** de los granos, **forma** y tipo de **téctum**.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece especialmente el material polínifero, a los responsables de los Herbarios: ORT (Dr. Santos, Tenerife), BM (Dr. Blackmore, London), así como de colecciones particulares al Dr. Hansen y Dr. Sunding. La base de los dibujos a Dña. M. Ortiz.

## REFERENCIAS

- BEEN SAAD-LIMAN, S., 1984.- *Contribution a une étude ultrastructural de l'exine chez quelques Boraginacées Tunisiennes*. Thèse Doctorale. Faculté des Sciences de Tunis. 76p. 35l.
- BLACKMORE, S., A. LE THOMAS, S. NILSSON & W. PUNT, 1992.- *A Glossary of Palynological Terms. I.F.P.S.*
- BOU, G., 1968.- *Caracteres polínicos de quelques Boraginacées Méditerranéens et Saharo-sindiennes*. Raport de Stage, D.E.A. Biol. Veget. Montpellier.
- BRAMWELL, D., 1971.- *Studies in the Flora of the Canary Islands*. Tesis Doctoral. University Reading. Unp.
- 1972.- A revision of the genus *Echium* in Macaronesia. *Lagasalia* 2: 37-115.
  - 1973.- Studies in the genus *Echium* from Macaronesia. *Monogr. Biol. Canar.*, 4: 71-82.
  - 1975.- Some morphological aspects of adaptive radiation of Canary Islands *Echium* species. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 32(2): 241-254.
  - 1986.- Contribución a la Biogeografía de las islas Canarias. *Bot. Macar.* (14):3-34.
- CLARKE, G.C.S., 1977.- *The Northwest European Pollen Flora*, II: 59-101 (Boraginaceae). Reprinted from Review of Palaeobotany and Palynology, vol. 24. Ed. W. Punt and G.C.S. Clarke. E.S.P.C. 1980.
- COINCY, A. de, 1903.- Les *Echium* de la section des Pachylepis sect. nov. *Bull. Herb. Boiss.* ser. 2: 4.
- CRISCI, J., 1984.- Taxonomic Congruence. *Taxon* 33(2): 233-239.
- & M.F. LÓPEZ ARMENGOL, 1983.- *Introducción a la teoría y práctica de la Taxonomía Numérica*. Monografía, 25, Ser. Biológica. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Técnico. Washington, D.C.
- DÍEZ, M.J., 1981.- *Polen de Boraginaceae en la Península Ibérica*. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla. Unp.
- 1984.- Contribución al Atlas Palinológico de Andalucía Occidental, I. Boraginaceae. *Lagasalia* 13(1): 147-171.
- ERDTMAN, G., 1969.- *Handbook of Palynology*. Copenhagen. Munksgaard.
- GIBBS, P.E., 1971.- Taxonomic studies on the genus *Echium*. I. An outline revision of the spanish species. *Lagasalia* 1: 27-82.
- HEYWOOD, V.H., 1968.- *Taxonomía Vegetal*. Ed. Alhambra. S.A. Madrid.
- HIDEUX, M., 1972.- Techniques d'étude du pollen au M.E.B. effect differents traitements physicochimiques. *Micron* 3: 1-31.
- 1977.- Traitement numérique des données palinologiques à des fins taxinomiques. *Grana* 16: 85-97.
  - & J. MAHÉ, 1977.- Traitement par la taxonomie numérique des données palynologiques: Saxifragacées ligneuses australes. *Rev. Gen. Bot.* 84: 21-60.
- HILL, M.O. & A.J.E. SMITH, 1976.- Principal component analysis of taxonomic data with multistate discrete characters. *Taxon* 25 (2/3): 249-255.
- JOHNSTON, I.M., 1953.- Studies in the Boraginaceae XXV. A revaluation of some genera of the Lithospermeae. *Journ. Arnold Arbor.* 34: 258-299.
- 1954.- Studies in the Boraginaceae XXVII. Some general observation concerning the Lithospermeae. *Journ. Arnold Arbor.* 35: 158-166.
- KOUTNIK, D.L., 1985.- Lectotypification in the genus *Lobostemon* (Boraginaceae). *Taxon* 34: 525-528.
- LEMS, K. & C.M. HOLZAPFEL, 1968.- Evolution in the Canary Islands. I. Phylogenetic relations in the genus *Echium* (Boraginaceae) as shown by trichome development. *Bot. Gaz.* 129 (2): 95-107.
- 1972.- Botanical notes on the Canary Islands VI. The *Echium decaisnei* - *Echium famarae* complex (Boraginaceae). *An. Inst. nac. Invest. agr. /Ser.: Prod. Veg.* /1: 189-196.
- LUQUE, T., 1984.- Estudio cariológico de Borriginaceas españolas. II. *Echium* L. de España peninsular e Islas Baleares. *Lagasalia* 13 (1): 17-38.
- PÉREZ DE PAZ, J., 1988.- Introducción a la palinología del género *Echium* Tourn. en la Macaronesia. *Actas del VI Simposio de Palinología, A.P.L.E.*. Universidad de Salamanca.
- 1993.- *Diversidad polínica, sistemática, evolución y biogeografía del género Echium L. y de Lobostemon Lehm. (Boraginaceae)*. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna. Unp.
  - & P.S. TESTILLANO, 1990.- Nuevas aportaciones palinológicas de *Echium* (L.) Tourn. en la Macaronesia y de *Lobostemon* Lehm. (Boraginaceae): Ultraestructura I. *Polen, esporas y sus aplicaciones*. VII Simposio de Palinología (A.P.L.E., Granada, Septiembre 1988): 261-269.

Granada.

- & C. PARDO, 1994.- Affinités Palynologiques entre le genre *Echium* L. (sect. *Gigantea*, *Decaisnea*, *Simplicia*, *Auberiana*) et *Lobostemon* Lehm. (Boraginaceae). *Acta Botanica Galica*, vol. 141 (2): 243-255.
- ROHLF, F.J., 1992.- *NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System*. Exeter Software. New York.
- SÁENZ DE RIVAS, C., 1978.- *Polen y esporas*. Introducción a la palinología y vocabulario palinológico. Ed. Blume, Madrid.
- SAHAY, S.K., 1980.- Palynotaxonomy of Boraginaceae and some other families of Tubiflorae. *Biol. Mem.* 4 (1&2): 117-205.
- SAUVAGE, Ch. & J. VINDT, 1952.- *Flore du Maroc*. Spermatophytes, Fas.1: Ericales, Primulales, Plumbaginales, Ebenales, Contortales.
- SNEATH, P.H.A. & R.R. SOKAL, 1973.- *Numerical Taxonomy*. The principles and practice of numerical classification. W.H. Freeman and company. San Francisco.
- SPSSinc, 1984.- *Statistical & Reporting Software for IBM PC and DEC Professional 350*. United States of America. Chicago.
- WALQUER, J.W. & J. DOYLE, 1975.- The Bases of Angiosperm Phylogeny: Palynology. *Ann. Missouri bot. Gard.* 62: 664-723.
- WILLIAMSON, M., 1981.- *Island populations*. Oxford University Press. Hong Kong.

## APÉNDICE 1

**Codificación de los 20 caracteres polínicos:**

**1) P: eje polar**, valores agrupados en nueve clases:

< 14: **10/** 14,01-15: **20/** 15,01-16: **30/** 16,01-17: **40/** 17,01-18: **50/**  
18,01-19: **60/** 19,01-20: **70/** 20,01-21: **80/** > 21: **90.**

**2) E1: diámetro transversal distal polar**, valores agrupados en ocho clases:

10-11: **10/** 11,01-12: **21,4/** 12,01-13: **32,8/** 13,01-14: **44,2/**  
14,01-15: **55,6/** 15,01-16: **67,1/** 16,01-17: **78,5/** 17,01-18: **90.**

**3) E2: diámetro transversal próximo polar**, valores en  $\mu\text{m}$  agrupados en nueve clases:

6-7: **10/** 7,01-8: **20/** 8,01-9: **30/** 9,01-10: **40/** 10,01-11: **50/**  
11,01-12: **60/** 12,01-13: **70/** 13,01-14: **80/** 14,01-15: **90.**

**4) PE1: P/E, forma de los granos**, valores agrupados en nueve clases:

1-1,10: **10/** 1,11-1,15: **20/** 1,16-1,20: **30/** 1,21-1,25: **40/** 1,261.30:  
**50/** 1,31-1,35: **60/** 1,36-1,40: **70/** 1,41-1,45: **80/** 1,46-1,50: **90.**

**5) T: mesocolpia distal polar**, valores agrupados en nueve clases:

6: **10/** 6,5: **20/** 7: **30/** 7,5: **40/** 8: **50/** 8,5: **60/** 9: **70/** 9,5: **80/** 10: **90.**

**En los caracteres cualitativos, cada clase esta definida por los estados observados en cada población:**

**6) COM: corte optico meridiano**, carácter con nueve clases y tres estados: oval, triangular y piriforme:

1. Subcircular + oval: **10/**
2. OVAL: **20/**
3. TRIANGULAR: **30/**
4. Oval + Triangular + Subpiriforme: **40/**
5. Oval + Subpiriforme: **50/**
6. Subpiriforme: **60/**
7. Oval + Subpiriforme + Piriforme: **70/**
8. Subpiriforme + Piriforme: **80/**
9. PIRIFORME: **90.**

**7) CE1: contorno meridiano distal polar**, carácter con seis clases y tres estados: muy convexo, convexo y casi plano:

1. MUY CONVEXO: **10/**
2. Muy convexo + Convexo: **26/**
3. CONVEXO: **42/**
4. Muy convexo + convexo + Casi Plano: **58/**
5. Convexo + Casi Plano: **74/**
6. CASI PLANO: **90.**

**8) EE2: grosor de la exina en el polo proximal**, carácter con cuatro clases y tres estados: igual, ligeramente y marcadamente mayor:

1. IGUAL que en el distal polar: **10/**

2. LIGERAMENTE MAYOR: 36,6/
3. Igual + MAYOR: 63,3/
4. MARCADAMENTE MAYOR: 90.

9) **M: forma de la mesocolpia**, carácter con cinco clases y tres estados: no constreñida, ligeramente y constreñida:

1. NO CONSTREÑIDA: 10/
2. No constreñida + Ligeramente constreñida: 30/
3. LIGERAMENTE-CONSTREÑIDA: 50/
4. No constreñida + Ligeramente constreñida + Constreñida: 70/
5. CONSTREÑIDA: 90.

10) **EN: endoapertura**, carácter con nueve clases y tres estados: lalongado, circular y lolongado:

1. Muy lalongada + LALONGADA: 10/
2. Lalongada + Sublalongada: 20/
3. Sublalongada: 30/
4. Lalongada + Sublalongada + Circular: 40/
5. CIRCULAR: 50/
6. Circular + Sublalongada + Sublolongada: 60/
7. Circular + Sublolongada: 70/
8. Sublolongada + Lalongada: 80/
9. LOLONGADA + Muy lolongada: 90/

11) **OT1: ornamentación del tectum-1**, carácter con nueve clases y cinco estados: perforado, perforado-reticulado, reticulado-perforado, reticulado y con retículo doble:

1. PERFORADO, P: 10/
2. Perforado + Perforado-reticulado, P + PR: 20/
3. PERFORADO-RETICULADO, PR: 30/
4. Perforado-reticulado + Reticulado-perforado, PR + RP: 40/
5. RETICULADO-PERFORADO, RP: 50/
6. Reticulado-perforado + Reticulado, RP + R: 60/
7. RETICULADO, R: 70/
8. Reticulado-perforado + Reticulado-perforado + Reticulado complejo, RP + R + R2: 80/
9. Reticulado + RETICULADO COMPLEJO, R + RR2: 90.

12) **OT2: ornamentación del tectum-2**, carácter que tiene asignado nueve clases y cinco estados: perforado-foveolado, rugulado-perforado, rugulado-reticulado, reticulado-rugulado y con retículo complejo:

1. PERFORADO-FOVEOLADO, PF: 10/
2. Perforado-foveolado + RUGO-PERFO-FOVEOLADO, PF + RuPF: 20/
3. Perfo-foveolado + Rugo-perfo-foveolado + Rugo-reticulado, PF + RuP + RuR: 30/
4. Rugo-perfo-foveolado + Rugo-reticulado, RuP + RuR: 40/
5. RUGO-RETICULADO, RuR: 50/
6. Rugo-reticulado + Reti-rugulado, RuR + Rru: 60/
7. RETI-RUGULADO, Rru: 70/
8. Rugo-perfo-foveolado + Reti-rugulado + Reti complejo-rugulado,



**RuP + Rru + R2Ru: 80/**

9. Reti-rugulado + RETI COMPLEJO-RUGULADO, **Rru + R2Ru: 90.**

**13) OD: distribución de la ornamentación entre los dos polos**, carácter con seis clases y tres estados: uniforme, gradual y mixta:

1. ± UNIFORME: **10/**
2. Uniforme + Gradual: **26/**
3. GRADUAL: **42/**
4. Uniforme + Gradual + Mixta: **58/**
5. Gradual + Mixta: **74/**
6. MIXTA: **90.**

**14) MU: borde de los muros**, según la altura, carácter con cinco clases y dos estados: un borde y dos bordes (alto y bajo):

1. UN BORDE: **10/**
2. Predominio de un borde: **30/**
3. Un borde + dos bordes: **50/**
4. Predominio de dos bordes: **70/**
5. DOS BORDES: **90.**

**15) LM: morfología de lúmenes, s./.**, carácter con cinco clases y tres estados: REDONDA, ALARGADA y FOSULADA:

1. Predominancia de REDONDAS: **10/**
2. Redondas + Alargadas: **30/**
3. Predominancia de ALARGADAS: **50/**
4. Redondas + Alargadas + Fósulas: **70/**
5. Abundancia de FÓSULAS: **90.**

**16) LC: complejidad de lúmenes s./.**, carácter con cinco clases y tres estados: SIMPLE, COMPUESTAS de dos y tres lúminas y COMPLEJAS de más de tres lúminas:

1. SIMPLES: **10/**
2. Predominio de Simples sobre Compuestas generalmente de dos: **30/**
3. Simples + Compuestas de dos y tres lúminas: **50/**
4. Predominio de las COMPUESTAS de dos y tres lúminas: **70/**
5. Predominio de las COMPLEJAS con presencia de + de tres

LÚMENES: **90.**

**17) LB: contorno de lúmenes, s./.**, carácter con cinco clases y dos estados: LISO y FESTONEADO:

1. LISO: **10/**
2. Predominio de Lisos: **30/**
3. Lisos + Festoneados: **50/**
4. Predominio de Festoneados: **70/**
5. FESTONEADO: **90.**

**18) LF: fondo de lúmenes s./.**, carácter con cinco clases y cuatro estados: AUSENCIA, PRESENCIA (en 5 lúminas), ABUNDANCIA (en 10 o más lúminas) y con fusión de las mismas:

1. AUSENCIA: **10/**
2. Ligera presencia: **30/**

3. PRESENCIA: **50/**

4. ABUNDANCIA: **70/**

5. ABUNDANCIA y FUSIÓN para formar los muros secundarios: **90.**

**19) GM: tipos de gránulos supratectales, carácter con tres clases y tres estados:**

1. HOMOGÉNEOS: **10/**

2. Heterogéneos de dos tipos: **50/**

3. HETEROGÉNEOS de tres o más tipos: **90.**

**20) GD: densidad de gránulos supratectales interaperturales, carácter referido a  $6 \mu\text{m}^2$  de superficie polínica con cuatro clases y cuatro estados:**

1. OCASIONAL: Con  $< 5$  gránulos/superficie: **10/**

2. POCO DENSOS: 6-15 gránulos/superficie: **36,6/**

3. DENSOS: 17-25 gránulos/superficie: **63,3/**

4. MUY DENSOS:  $> 25$  gránulos/superficie: **90.**

**APÉNDICE 2**

**Tabla 1.-** Matriz de datos 20x38 según los 20 caracteres polínicos y 38 UTOs de *Echium* macaronésicos.

	P LM	E1 LC	E2 LB	PE1 LF	T GM	COM GD	CE1	EE2	M	EN	OT1	OT2	OD	MU
ST	20.0	10.0	20.0	63.1	14.6	73.8	59.2	59.2	43.8	44.6	35.4	00.0	69.1	66.9
	26.1	19.2	45.4	63.8	50.0	38.6								
STG	20.0	10.0	20.0	70.0	20.0	90.0	74.0	63.3	90.0	60.0	40.0	00.0	74.0	30.0
	30.0	10.0	50.0	50.0	50.0	36.6								
STE	20.0	10.0	20.0	60.0	10.0	80.0	42.0	90.0	70.0	40.0	20.0	00.0	42.0	50.0
	30.0	10.0	50.0	50.0	50.0	63.3								
SN	70.0	55.6	50.0	53.3	66.7	73.3	63.3	54.4	50.0	30.0	63.3	00.0	36.7	76.7
	50.0	36.7	23.3	63.3	63.3									167
CL	30.0	21.4	30.0	65.0	23.7	55.0	48.0	63.3	47.5	37.5	42.5	00.0	48.0	90.0
	23.7	30.0	50.0	70.0	55.0	60.0								
ON	30.0	21.4	30.0	54.5	34.5	59.5	56.5	63.3	31.8	24.5	45.4	00.0	37.6	90.0
	25.0	44.5	50.0	86.4	64.5	63.3								
OS	20.0	21.4	20.0	40.0	40.0	60.0	26.0	63.3	10.0	20.0	40.0	00.0	42.0	90.0
	10.0	50.0	50.0	90.0	50.0	63.3								
VI	20.0	21.4	30.0	60.0	18.7	62.5	40.0	39.9	17.5	36.2	42.5	00.0	70.0	85.0
	30.0	42.5	55.0	70.0	65.0	66.6								
VIA	40.0	32.8	40.0	50.0	10.0	80.0	42.0	36.6	50.0	40.0	60.0	00.0	74.0	90.0
	50.0	50.0	50.0	90.0	50.0	63.3								
SV	30.0	21.4	20.0	65.0	30.0	35.0	74.0	23.3	20.0	40.0	40.0	00.0	58.0	90.0
	30.0	40.0	50.0	70.0	70.0	63.3								
WE	20.0	10.0	20.0	51.7	15.0	45.0	55.3	50.0	10.0	26.7	35.0	00.0	63.3	90.0
	20.0	33.3	50.0	76.7	63.3	36.6								
ACA	20.0	21.4	20.0	50.0	26.7	31.7	42.0	27.7	23.3	26.7	23.3	00.0	42.0	63.3
	20.0	16.7	30.0	23.3	36.7	27.7								
HI	30.0	21.4	30.0	60.0	22.5	68.7	58.0	43.3	15.0	25.0	27.5	00.0	66.0	80.0
	22.5	30.0	40.0	30.0	90.0	70.0								
HA	20.0	10.0	30.0	70.0	30.0	80.0	74.0	90.0	50.0	60.0	50.0	00.0	58.0	90.0
	30.0	50.0	10.0	30.0	90.0	63.3								
NE	30.0	32.8	30.0	50.0	25.0	37.5	42.0	23.3	20.0	25.0	30.0	25.0	58.0	90.0
	22.5	40.0	10.0	30.0	90.0	63.3								
CN	50.0	44.2	40.0	55.0	40.0	50.0	26.0	36.6	20.0	30.0	30.0	00.0	58.0	90.0
	30.0	20.0	30.0	50.0	70.0	63.3								
BE	30.0	32.8	30.0	50.0	10.0	50.0	42.0	63.3	30.0	20.0	20.0	00.0	26.0	90.0
	30.0	10.0	50.0	50.0	50.0	63.3								
GI	40.0	32.8	30.0	47.5	46.2	36.2	62.0	26.7	12.5	51.2	26.2	33.7	50.0	60.0
	61.2	30.0	42.5	47.5	80.0	60.0								
LEU	30.0	21.4	30.0	66.7	30.0	56.7	42.0	72.2	23.3	40.0	13.3	46.7	42.0	90.0
	70.0	70.0	50.0	43.3	90.0	54.5								
ACU	40.0	32.8	30.0	65.7	30.0	55.0	51.1	70.9	35.7	48.6	44.3	30.0	64.9	72.9
	64.3	58.6	41.4	52.9	72.9	63.3								

cont.

cont.

	P LM	E1 LC	E2 LB	PE1 LF	T GM	COM GD	CE1	EE2	M	EN	OT1	OT2	OD	MU
<b>BR</b>	40.0	32.8	30.0	56.0	38.0	51.0	48.4	52.6	38.0	40.0	36.0	06.0	48.4	58.0
	58.0	50.0	50.0	54.0	58.0	52.6								
<b>TR</b>	60.0	55.6	50.0	52.5	52.5	65.0	42.0	56.6	45.0	35.0	70.0	00.0	18.0	70.0
	21.2	55.0	35.0	40.0	90.0	43.3								
<b>TN</b>	50.0	44.2	40.0	50.0	50.0	70.0	58.0	36.6	50.0	35.0	70.0	00.0	26.0	50.0
	15.0	70.0	50.0	30.0	90.0	36.6								
<b>TNG</b>	70.0	67.1	40.0	50.0	60.0	50.0	42.0	36.6	30.0	60.0	90.0	00.0	26.0	90.0
	15.0	90.0	30.0	10.0	90.0	36.6								
<b>VU</b>	40.0	44.2	40.0	40.0	55.0	50.0	34.0	50.0	30.0	25.0	20.0	20.0	58.0	50.0
	70.0	50.0	50.0	50.0	90.0	63.3								
<b>DE</b>	40.0	32.8	40.0	47.5	44.4	47.5	54.0	50.0	52.5	42.5	03.1	38.8	66.0	50.0
	66.2	43.7	22.5	20.0	57.5	43.3								
<b>DP</b>	50.0	32.8	30.0	60.0	45.0	75.0	58.0	76.6	30.0	40.0	00.0	30.0	42.0	30.0
	70.0	10.0	10.0	30.0	90.0	63.3								
<b>HY</b>	50.0	44.2	40.0	60.0	26.7	46.7	36.7	63.3	43.3	23.3	00.0	40.0	68.7	63.3
	56.7	43.3	23.3	43.3	90.0	54.4								
<b>SI</b>	50.0	44.2	40.0	65.0	40.0	50.0	42.0	63.3	30.0	40.0	20.0	00.0	50.0	40.0
	15.0	10.0	50.0	60.0	50.0	36.6								
<b>PN</b>	50.0	32.8	40.0	63.3	40.0	63.3	42.0	81.1	43.3	40.0	18.3	00.0	58.0	76.7
	16.7	10.0	36.7	43.3	63.3	45.5								
<b>WL</b>	50.0	44.2	40.0	50.0	60.0	70.0	26.0	90.0	50.0	20.0	20.0	55.0	74.0	30.0
	70.0	40.0	40.0	30.0	50.0	50.0								
<b>WLT</b>	50.0	44.2	50.0	50.0	50.0	70.0	26.0	90.0	90.0	10.0	40.0	50.0	74.0	30.0
	70.0	30.0	30.0	50.0	50.0	63.3								
<b>AU</b>	70.0	67.1	50.0	50.0	76.7	83.3	31.3	81.1	50.0	53.3	26.7	10.0	68.7	50.0
	56.7	30.0	50.0	70.0	50.0	36.6								
<b>GEN</b>	70.0	55.6	40.0	50.0	60.0	80.0	74.0	90.0	70.0	60.0	55.0	00.0	26.0	50.0
	20.0	10.0	10.0	10.0	50.0	36.6								
<b>LAN</b>	90.0	78.5	80.0	63.3	86.7	86.7	26.0	63.3	56.7	53.3	73.3	16.7	20.7	
	90.0	23.3	63.3	36.7	23.3	76.7	63.3							
<b>BO</b>	90.0	78.5	80.0	60.0	83.3	76.7	31.3	81.1	50.0	60.0	63.3	76.7	26.0	63.3
	30.0	76.7	30.0	10.0	63.3	81.1								
<b>BOF</b>	90.0	90.0	90.0	70.0	90.0	90.0	26.0	90.0	90.0	60.0	80.0	90.0	26.0	50.0
	30.0	90.0	30.0	10.0	50.0	90.0								
<b>PL</b>	90.0	78.5	70.0	84.0	80.0	84.0	35.6	90.0	62.0	60.0	78.0	00.0	38.8	66.0
	32.0	74.0	30.0	22.0	66.0	84.7								

**Tabla 2.-** ACP. Estadísticos iniciales (SPSS). Comunálitis, Eigenvalores (raiz latente), Varianza y Varianza acumulada según caracteres y factores (componentes) resultantes:

Variable	Communality	Factor	Eigenvalue	%Var	%Cum
P	1.00000 *	1	6.79705	34.0	34.0
E1	1.00000 *	2	2.81534	14.1	48.1
E2	1.00000 *	3	2.34879	11.7	59.8
PE1	1.00000 *	4	1.79336	9.0	68.8
T	1.00000 *	5	1.56118	7.8	76.6
COM	1.00000 *	6	.94984	4.7	81.3
CE1	1.00000 *	7	.64813	3.2	84.6
EE2	1.00000 *	8	.58343	2.9	87.5
M	1.00000 *	9	.55690	2.8	90.3
EN	1.00000 *	10	.43553	2.2	92.4
OT1	1.00000 *	11	.41429	2.1	94.5
OT2	1.00000 *	12	.24627	1.2	95.8
OD	1.00000 *	13	.23183	1.2	96.9
MU	1.00000 *	14	.18430	.9	97.8
LM	1.00000 *	15	.16274	.8	98.6
LC	1.00000 *	16	.09301	.5	99.1
LB	1.00000 *	17	.07667	.4	99.5
LF	1.00000 *	18	.05710	.3	99.8
GM	1.00000 *	19	.03279	.2	99.9
GD	1.00000 *	20	.01145	.1	100.0

**Tabla 3.-** ACP. Estadísticos finales (SPSS). Comunálitis, Eigenvalores (raiz latente), Varianza y Varianza acumulada según caracteres y factores (componentes) elegidos para este modelo:

Variable	Communality	Factor	Eigenvalue	%Var	%Cum
P	.89729 *	1	6.79705	34.0	34.0
E1	.93014 *	2	2.81534	14.1	48.1
E2	.92470 *	3	2.34879	11.7	59.8
PE1	.72599 *	4	1.79336	9.0	68.8
T	.85901 *	5	1.56118	7.8	76.6
COM	.76002 *				
CE1	.75660 *				
EE2	.68315 *				
M	.78904 *				
EN	.64412 *				
OT1	.81469 *				
OT2	.77160 *				
OD	.61198 *				
MU	.78515 *				
LM	.75162 *				
LC	.72734 *				
LB	.65814 *				
LF	.82293 *				
GM	.70804 *				
GD	.69418 *				

## APÉNDICE 3

### Material estudiado:

#### 1- Sección STRICTA (Christ ex Spr. & Hutch.) Bramwell

##### *Echium strictum* L. fil (ST):

- ST1- Canarias: Tenerife: Bco. del Infierno, 800m. Leg. Bramwell, 16-3-69. LPA 12182, 12183, 12184. Ac 6AZ, 1CT.  
 ST2- Roque de las Animas, 400m. Leg. Bramwell, 18-4-69. LPA 12179, 12180, 12199, 15638. Ac 2CT.  
 ST11- Valle Guerra, El Boquerón. Leg. A.Santos, J.Pérez, 10-4-86. Ac 8AP.  
 ST12- Bajamar, acantilados. Leg. Bramwell, 19-2-69. LPA 12186, 12187, 12188. Ac 4AM. TEM, CSIC.  
 ST13- Anaga, Cruz de Afur, 700m. Leg. Bramwell, 1-3-69. LPA 12176, 12177, 12181. Ac 8AV.  
 ST14- Hierro: Tincos, 400m. Leg. Sventenius, 8-4-58. ORT 18297. Ac 8AZ.  
 ST15- Ladera de Jinama, 550m. Sventenius, 11-5-49. ORT 18296. Ac 3BH.  
 ST3- Jinama-Frontera, 650m. Leg. R.Febles, 3-5-86. LPA 12201 Ac 6BM, 2CU.  
 ST4- La Palma: Garafía, 300m. Leg. A.Santos, 6-74. ORT 1246. Ac 1BE, 3CU.  
 ST5- Gran Canaria: Montaña Doramas, 500m. Leg. A.Marrero, 23-2-85. Ac 8AO.  
 ST6- Teror. El Toscón. Leg. P.Maya, 1-1-88. LPA 15916, 15917. Ac 6CA.  
 ST7- Jardín Canario. Leg. Sventenius, 11-2-72. LPA 12202, 12212. Ac 5CT.  
 ST8- Anden Verde-Punta Góngora. Leg. J.Pérez, 12-2-88. LPA 16377, 16380. Ac 6BK, 4CT.  
 ST9- Guayedra, Bco. del Palo, 1600m. Leg. R.Febles, 24-4-88. LPA 16459. Ac 6CA'.  
 ST10- Agaete, Los Berrazales. Leg. J.Pérez, 15-5-86. Ac 8AS.  
 ST16- Los Tilos de Moya, 600m. Leg. Bramwell, 1-4-69 LPA 12200. Ac 1BM.  
 ST17- Carretera de Moya, 600m. Leg. J.Pérez, 13-5-88. LPA 16455, 16456, 16457, 16458. Ac 4BX. MEB UCM. MET, ULPGC.

##### *subsp. exasperatum* (Webb ex Coincy) Bramwell (STE):

- STE- Tenerife: Teno, El Fraile, 120m. Leg. Bramwell, 25-1-69. LPA. 12172, 12173, 12174. Ac 1AX.  
 STE1- Teno, Roque el Fraile, 150m. Leg. R.Febles, 16-4-87. LPA 12194, 12195, 15628. Ac 3CT.  
 STE2- Buenavista, el Fraile, 250m. Leg. Bramwell, 13-2-69. LPA 12196, 12197, 12198, 16796. Ac 8BM.

##### *subsp. gomerae* (Pitard) Bramwell (STG):

- STG- Gomera: Alojera, 750m. Leg. Sventenius, 25-2-59. ORT 4977. Ac 7AS.

##### *Echium stenosphon* Webb (SN):

- SN1- Cabo Verde: San Antao: Ribeira Cho-Cho. Leg. Sventenius, 25-3-70. LPA 12171. Ac 3BG, 6CU.  
 SN2- Ribeira Ponta do Sol, 500m. Leg. Sventenius, 25-3-70. LPA 12170. Ac 4BF, 5CU.  
 SN3- LPA cult. Ac 2BF, 4AN.

#### 2- Sección VIRESCENTIA (Christ ex Spr. & Hutch.) Bramwell

##### *Echium callithyrsum* Webb ex Bolle (CL):

- CL1- Canarias: Gran Canaria: Bco. de los Cernícalos, 950m. Leg. A.Marrero, 14-2-87. LPA 12023, 12023. Ac 1BH, 5CI.  
 CL2- Bco. de la Virgen, 950m. Leg. A.Marrero, 24-2-85. LPA 12043, 12044. Ac 1AO, 8CJ.  
 CL3- Juncalillo, 1200m. Leg. Bramwell, 29-3-69, LPA 12025, 12031, 12033, 12034. Ac 8AN, 7CJ.  
 CL4- Fagajesto, 1000m. Leg. B.Navarro, S.Martín, 19-2-83. LPA 12041, 12042. Ac 5BG.  
 CL5- Teror-S.Mateo, 800m. Leg. J.Pérez, 28-3-89. LPA 12045. Ac 1BK 4CN.  
 CL6- Bco. de Ayacata, 1300m. Leg. J.Pérez, R.Febles, 15-3-88. LPA 15603, 15604. Ac 6CJ.  
 CL7- Rincón de Tenteniguada, 1150m. Flor azul. Leg. V.Montelongo, A.Roca, 30-4-86. LPA 13581, 13582. Ac 8AR, 5BX. MEB UCM. MET CSIC.

CL8- Rincón de Tenteniguada, 1150m. Flor roja. Leg. V.Montelongo, A.Roca, 30-4-86. LPA 13585. Ac 5BC, 2CA'. MET ULPGC. Mi-UCM.

*Echium onosmifolium* Webb et Berth. ( O ):

O1- Gran Canaria: Risco Blanco, 1200m. Leg. R.Febles, 4-5-87. LPA 12111. Ac 2BN, 6CM.

O2- Pinar de Inagua. Leg. V.Montelongo, 16-4-82. LPA 12286, 12287, 12288. Ac 8CI.

O3- Ayagaures-Vicentes. Leg. J.Pérez, 24-5-88. LPA 16443, 16444, 16445. Ac 5CA'. MET ULPGC.

O4- Bco. de Arguineguín-Presa de Soria. Leg. J.Pérez, 24-5-88. LPA 16450, 16451, 16452, 16453. Ac 4BK, 1CN.

O5- Fataga, Cruz Grande. Leg. J.Pérez, 9-3-82. LPA 12129. Ac 6BA.

O6- Sta. Lucía, Ansite, 600m. Leg. Sventenius, 21-2-73. LPA 12119. Ac 5BA, 7BY. MET CSIC.

O7- Bco. de Tejada, 1300m. Leg. Bramwell, 27-3-69. LPA 12125, 12126, 12127. Ac 5AS.

O8- Temisas, Bco. de la Angostura, 650m. Leg. Sventenius, 24-5-71. LPA 12113, 12118. Ac 4BA, 7BM.

O9- Sobre Cortadores. Leg. Sventenius, 24-5-71. LPA 12112, 12114, 12115. Ac 1BN, 7CM.

O10-Tirajana, La Culata, 1300m. Leg. A.Marrero, 6-3-85. LPA 15630, 15631, 15632. Ac 3BO, 5CM.

O11-Roque Bentayga, 900m. Leg. P.Maya, R.Febles, 11-3-87. LPA 12121, 12122, 12123. Ac 8BI, 2CN.

O12-Bco. de Fataga, 400m. Leg. Bramwell, 30-3-69. LPA 12130, 12131, 16799. Ac 2AT, 2BA, 8CM.

*subsp. spectabile* Kunkel ( OS ):

OS- Montaña del Cedro, 550m. Leg. J.Pérez, A.Marrero, 20-1-87. LPA 15644, 15645. Ac 2BC, 3CN.

*Echium virescens* DC. ( VI ):

VI1- Tenerife: Cumbre de Masca, 1100m. Leg. Bramwell, 11-2-69. LPA 12251, 12252, 16802, 16803, 16804. Ac 4BH, 7CÑ.

VI2- Ladera de Güimar, 550m. Leg. Bramwell, 9-3-69. LPA 12245, 12246, 12250. Ac 5BH, 7CN.

VI3- Adeje, Bco. del Infierno, 700m. Leg. Bramwell, 10-3-69. LPA 12247, 12248, 12249. Ac 7BH, 8CN.

VI4- Vilaflor, 1900m. Leg. Bramwell, 30-4-69. LPA 12253, 12254, 16860, 16861. Ac 6BH, 8CÑ.

VI5- Anaga: Cruz de Taborno, 700m. Leg. Bramwell, 7-2-69. LPA 12263, 12264, 12265. Ac 3AX, 4BZ. MEB UCM. MET CSIC, ULPGC.

VI6- Guía de Isora, San Juan, 250m. Leg. Bramwell, 9-3-69. LPA 12255, 12256. Ac 4AÑ.

VI7- Lomo de Pedro Gil, 1600m. Leg. Bramwell, 15-4-69. LPA 12260, 12261, 12262. Ac 5AK, 5AV.

VI8- Bco. de Erjos, 550m. Leg. A.Marrero, 26-6-85. LPA 15622, 15623, 15624. Ac 5BO, 6CÑ.

*var. angustissimum*. Bolle ex Christ. ( VIA ):

VIA- Cumbre de Pedro Gil, 1900m. Leg. Bramwell, 30-5-69. LPA 12266, 12267, 12268, 16805, 16806. Ac 4AX.

*Echium sventenii* Bramwell ( SV ):

SV1- Tenerife: Adeje, Bco. Seco, 800m. Leg. Sventenius, 22-3-62. ORT 13798. Ac 7CI.

SV2- Adeje, Bco. Seco. Leg. A.Santos, Calero, 12-4-83. ORT 28892. Ac 8AT.

SV3- Adeje, Bco. Seco, 350m. Leg. Bramwell, 1-6-69. LPA 12219, 12220, 12221, 12222, 12224. Ac 7AÑ.

*Echium webbii* Coincy ( WE ):

WE1- La Palma: Caldera de Taburiente. Leg. J.Rodrigo, N.González, 19-8-82. LPA 16166. Ac 3CÑ.

WE2- Sobre Gallegos, 750m. Leg. J.Pérez, J.Veza, E.Cabrera, C.Pedrero, 22-8-87. LPA 15633, 15634. Ac 7BN, 5CN.

WE3- Pinar de Puntagorda, 750m. Leg. P.Maya, R.Febles, 27-6-87. LPA 12269. Ac 3BN, 4CÑ.

WE4- Los Tilos-Barlovento. Leg. Bramwell, 7-6-69. LPA 12273, 12274, 12275. Ac 7AN, 5CÑ.

WE5- Pinar de Fuencaliente, 700m. Leg. Bramwell, 9-6-69. LPA 12270, 12271, 12272. Ac 7AV, 2BZ. MEB UCM. MET CSIC.

- WE6- Roque de Mazo. Leg. Sventenius, 25-3-66. ORT 252321. Ac 8BD.  
 WE7- Bco. de las Angustias, 500m. Leg. Bramwell, 10-6-69. LPA 12276, 12277. Ac 6AV.  
*Echium acanthocarpum* Svent. ( ACA ):  
 ACA1- La Gomera: Ancule. Leg. A.Bañares, 5-83. ICTF 20386. Ac 1CM.  
 ACA2- Hermigua, La Meseta. Leg. M. Fdez. Galván, 24-4-75. Ac 7AP.  
 ACA3- Agando, 800m. Leg. Bramwell, 27-6-69. LPA 11963, 11964, 11965. Ac 1AN, 8CS.  
*Echium hierrense* Webb ex Bolle ( HI ):  
 HI1- Hierro: Las Playas, 300m. Leg. R.Febles, 2-5-86. LPA 12097, 12098. Ac 4AP, 5BZ. MEB UCM.  
 MET CSIC, ULPGC.  
 HI2- Tincos, 600m. Leg. Sventenius, 2-5-59. ORT 18292. Ac 8AX.  
 HI3- Sabinosa, 600m. Leg. Sventenius, 6-4-58. ORT 18291. Ac 2BE, 1CÑ.  
 HI4- Isora-Las Playas, 350m. Leg. P.Maya, R.Febles, 24-4-87. LPA 12096. Ac 2CÑ.  
 HI5- Hoya de las Playas, 500m. Leg. Sventenius, 13-4-61. ORT 18276. Ac 6BE.  
*Echium handiense* Svent. ( HA ):  
 HA- Fuerteventura: Jandía, Pico de la Zarza, 800m. Leg. Sventenius, 4-3-57. ORT 23886,  
 21628. Ac 6AR, 4BE, 6CN.  
*Echium nervosum* Dryander in Aiton ( N ):  
 N1- Madeira: Jabua. Leg. A.Hansen, 7-4-63. AC 2CI.  
 N2- Ponta do Garajau. Leg. Bramwell, J.Pérez, 1-6-77. LPA 12109. Ac 4AS, 6BG.  
*Echium candicans* L. fil. ( CN ):  
 CN1- Madeira: Pico d'Arriero. Leg. A.Hansen, 24-5-70. Ac 1CI.  
 CN2- Ribeiro do Vasco Gil, 900m. Leg. Sventenius, 4-7-62. ORT 836. Ac 6AP.  
*Echium bethencourtii* Santos ( BE ):  
 BE- Canarias: La Palma: Bco. de Gallegos, 200m. Leg. A.Santos, 3-75. Ac 2AP.
- 3- Sección GIGANTEA (Christ ex Spr. & Hutch.) Bramwell  
*Echium giganteum* L. fil. ( GI ):  
 GI1- Tenerife: Bco. de Ruiz, 200m. Leg. Bramwell, 17-2-69. LPA 12093, 12094, 12095. Ac 3BZ,  
 3CS. MEB UCM. MET CSIC, ULPGC.  
 GI2- San Juan de la Rambla, 5m. Leg. Bramwell, 22-1-69. LPA 12090, 12091, 12092. Ac 4CR.  
 GI3- Ladera Sta. Ursula, 300m. Leg. Sventenius, 31-1-45. ORT 13836. Ac 6BI, 3CR.  
 GI4- Bco. de las Goteras, 250m. Leg. Bramwell, 14-1-69. LPA 12077, 12078, 12079,  
 12080. Ac 5BM.  
 GI5- Mirador de Humboldt. Leg. Bramwell, 9-1-69. LPA 12081, 12082, 12083. Ac 8AJ.  
 GI6- La Orotava, 250m. Leg. Bramwell, 20-10-68. LPA 12087, 12088, 12089. Ac 7AX.  
 GI7- Playa de San Marcos, 30m. Leg. Bramwell, 24-1-69. LPA 12084, 12085, 12086. Ac 2AX.  
 GI8- Risco Tigayga. Leg. Sventenius, 22-3-64. ORT 13837. Ac 5BK.  
*Echium leucophaeum* Webb ex Sprague & Hutchinson ( LEU ):  
 LEU1- Tenerife: Bco. de la Hoya, Bajamar, 400m. Leg. A.Marrero, 6-6-85. LPA 15640,  
 15641. Ac 6CI.  
 LEU2- Camino Chinamada, 600m. Leg. A.Santos, M. Fdez. Galván, 6-3-81. ORT 29219. Ac  
 3AS.  
 LEU3- Cumbre de Taganana, 700m. Leg. Bramwell, 7-2-69. LPA 12100, 12101, 12102,  
 12103. Ac 6AX.  
 LEU4- Cumbre de Igueste, 600m. Leg. Bramwell, 1-3-69. LPA 12105, 12106. Ac 5AK, 8CR.  
 LEU5- Bco. Chamorga, 300m. Leg. Sventenius, 25-7-45. ORT 13774. Ac 2BK.  
*Echium aculeatum* Poir. ( ACU ):  
 ACU1- Tenerife: Cumbre de Masca, 1000m. Leg. Bramwell, 25-4-69. LPA 11987, 11988,  
 11989, 11990. Ac 2BI, 5BY, 1CS. MEB UCM. MET CSIC.  
 ACU2- Punta Teno, 150m. Leg. Bramwell, 17-3-69. LPA 11971, 11972. Ac 5AN, 2CS.  
 ACU3- Bco. del Infierno, 800m. Leg. Bramwell, 10-3-69. LPA 11975, 11976, 11977, 11978. Ac  
 1AV, 4CS.  
 ACU4- Valle Santiago, 900m. Leg. A.Marrero, A.Roca, 2-7- 86. Ac 4AZ.  
 ACU5- Tamaimo, 550m. Leg. Bramwell, 5-3-69. LPA 11983, 11984, 11985, 11986. Ac 2AV.  
 ACU6- La Gomera: Taguluche. Leg. M.Fdez. Galván. ORT 4971. Ac 3BI.  
 ACU8- Aguagilva. Leg. M.Fdez. Galván, 3-76. Ac 3AT.  
 ACU9- Bco. de La Villa, 550m. Leg. P.Maya, R.Febles, 9-4-87. LPA 11970. Ac 2CR.



- ACU10- Hierro: Taibique-Restinga, 500m. Leg. P.Maya,R.Febles, 24-4-87. LPA 11968, 11969. Ac 1CR.
- ACU11- Sabinal de la Dehesa, 200m. Leg. Sventenius, 2-4- 58. ORT 18280. Ac 4BI.
- ACU7- Cuevas de Pajales, 600m. Leg. Sventenius, 10-4-58. ORT 18279. Ac 4BJ.
- Echium brevirame* Sprague & Hutch. ( BR ):
- BR1- La Palma: Bco. del Carmen. Leg. Bramwell, 8-6-69. LPA 12019, 12020, 12021. Ac 7AM, 5CS. MET CSIC.
- BR2- Punta de Garafía, 200m. Leg. A.Marrero, M.Jorge, 30-6-87. LPA 12011. Ac 3BM, 6BZ, 6CR. MEB UCM. MET ULPGC.
- BR3- Bco. de las Angustias. Leg. Bramwell, 10-6-69. LPA 12014, 12015, 12022. Ac 5BI, 5CR.
- BR4- Puntallana. Leg. Bramwell, 8-6-69. LPA 12023. Ac 4AV.
- BR5- Volcán de San Antonio, 600m. Leg. Bramwell 9-6-69. LPA 12012, 12016, 12017, 12018. Ac 5AX.
- BR6- Mirador El Time, 570m. Leg. J.Pérez, J.Veza, E.Cabrera, C.Pedrero, 22-8-87. Ac 6BN, 6BO.
- BR7- Volcán Teneguía, 450m. Leg. J.Pérez, J. Veza, E.Cabrera, C.Pedrero, 23-8-87. Ac 8BN, 8BO.
- Echium triste* Svent. ( T ):
- T1- Gran Canaria: Bco. de La Palma, 100m. Leg. Sventenius, 22-5-72. LPA 12236, 12237. Ac 8BG.
- T2- Playa Tasartico, 1m. Leg. J.Pérez, P.Maya, 10-5-88. Ac 2BX. MEB UCM. MET ULPGC.
- T3- Veneguera. Leg. Sventenius, 7-2-73. LPA 12234, 12235. Ac 4BG.
- T4- Mogán-Pto. Rico, 100m. Leg. Sventenius, 21-2-73. LPA 12238, 12239, 12240. Ac 1AE, 6BC.
- T5- Bco. de Mogán. Leg. Sventenius, 28-7-71. LPA 12232, 12233. Ac 1BG. MET CSIC.
- subsp nivariense* (Svent.) Bramwell ( TN ):
- TN- Tenerife: Bco. de las Manchitas, Adeje, 350m. Leg. Bramwell, 9-3-69. LPA 12241, 12242, 12243, 12244. Ac 5AT.
- var. gomeraeum* Svent. ( TNG ):
- TNG- Gomera: Playa de Argaga, 50m. Leg. Sventenius, 9-10-56. ORT 4946. Ac 6AT, 2BO.
- Echium vulcanorum* A. Chevalier ( VU ):
- VU1- Cabo Verde: Fogo: Monte Mhuco. Leg. Lowe, 24-3-1864. (BM s.n.) Ac 2CJ.
- VU2- Cha das Caideiras, 1750m. Leg. O.H.Ruston, C.Brochman. (OHR 2167). Ac 3CI.
- 4- Sección DECAISNEA Bramwell
- Echium decaisnei* Webb & Berth. ( D ):
- D1- Canarias: Gran Canaria: Pico de Bandama. Leg. J.Pérez, J.Veza Pérez, 23-5-88. LPA 16421, 16422, 16423. Ac 1BY, 6CT. MEB UCM. MET ULPGC.
- D2- Dda. Tasartico. Leg. J.Pérez, P.Maya, 10-5-88. LPA 16424, 16425. Ac 9CA', 7CU.
- D3- Mtna. del Cedro, 400m. Leg. J.Pérez, A.Marrero, 20-1-87. LPA 12053, 12056, 12057. Ac 1BC, 8CU.
- D4- El Dragón. Leg. J.Pérez, 13-5-90. Ac 7CS.
- D5- Tafira. Leg. Bramwell, 28-3-69. LPA 12069, 12070. Ac 3AN.
- D6- Los Berrazales. Leg. J.Pérez, 20-1-87. LPA 12055. Ac 2AZ.
- D7- Juncalillo, 600m. Leg. Bramwell, 28-3-69. LPA 12065. Ac 6AK.
- D8- Costa de Bañaderos. Leg. J.Pérez, A.Marrero, 20-1-87. LPA 12054, 16435, 16436. Ac 1AT.
- D9- Agüimes-Temisas. Leg. J.Pérez, A.Roca, 15-3-87 LPA 12051, 12052. Ac 6BF, 4CU. MET CSIC.
- D10- Playa del Inglés. Leg. J.Pérez, 23-1-87. LPA 16440, 16441, 16442. Ac 1AZ.
- D11- Presa Ayagaures. Leg. J.Pérez, A.Marrero, A.Roca, 24-5-88. LPA 16402, 16403, 16405, 16406. Ac 1M, 6M.
- D12- Bco. Fataga. Leg. J.Pérez, A.Roca, 15-3-87. LPA 12048, 12049, 12050. Ac 7BF, 2M.
- D13- Bco. de Azuaje. Leg. J.Pérez, 13-5-88. LPA 16383, 16389. Ac 1CA, 3M. MEB UCM. MET ULPGC.
- D14- Cuesta Silva. Leg. J.Pérez, 13-5-88. LPA 16385, 16386, 16387, 16408. Ac 5M.
- D15- Guayadeque. Leg. J.Pérez, J.Veza, J.Veza Pérez, E.Veza, A. Iglesias, 20-2-88. LPA 16413. Ac 4M.
- D16- Lomos de Correa. Leg. B.Navarro, 15-5-88. LPA 16407. Ac 7M.
- D17- Playa Tasartico. Leg. J.Pérez, P.Maya, 10-5-88. LPA 16433, 16434. Ac 8M.
- D18- Fataga. Leg. A.Roca, 10-3-82. Ac 5AR, 7BA.
- D19- Cenobio Valerón. Leg. J.Pérez, 22-5-87. Ac 4BN.
- D20- Roque Bentayga, 900m. Leg. P.Maya, R.Febles, 20-1-87. LPA 12046, 12047. Ac 1BI.

D21- Ctra. sobre Veneguera. Leg. Sventenius, 29-7-71. LPA 12066. Ac 5AZ.  
 D22- Bco. de Tejada, 700m. Leg. Bramwell, 27-3-69. LPA 12071, 12072, 12073. Ac 1BA.  
 D23- Bco. de Mogán. Leg. J.Pérez, P.Maya, 10-5-88. LPA 15872, 16426, 16427, 16428. Ac 1CA'.  
 D24- Cuevas del Rey. Leg. J.Pérez, R.Febles, 15-3-88. LPA 16417, 16418. Ac 1BX. MEB UCM. MET  
 ULPGC.

D25- Bco. de Arguineguín. Leg. J.Pérez, 16-5-88. LPA 16446, 16447, 16448, 16449. 8CA. MEB  
 UCM.

*subsp. purpuriente* Bramwell ( DP ):

DP1- Fuerteventura: Jandía, Riscos sobre Cofete, 500m. Leg. V.Montelongo, B.Navarro,  
 25-2-82. LPA 13610. Ac 7AT, 7CT.

DP2- Lanzarote: Famara, 450m. Leg. Bramwell, 13-5-69. LPA 12060, 12061, 12062. Ac 3AR, 8CT.  
*Echium hypertropicum* Webb ( HY ):

HY1- Cabo Verde: San Thiago: Serra da Malaqueta, 900m. Leg. C.Brochman, O.H.Ruston, 20-12-81.  
 (CB 452/81). Ac 4CI.

HY3- Pico d'Antonia. Leg. Sventenius, 19-3-70. LPA 12099. Ac 2AS, 3BA.

HY2- Brava: Leg. Lowe, 29-3-1864. (BM s.n.). Ac 1CJ.

#### 5- Sección SIMPLICIA (Christ ex Sprague & Hutch.) Bramwell

*Echium simplex* DC. ( SI ):

SI1- Canarias: Tenerife: Bajamar, 250m. Leg. Bramwell, 24-5-69. LPA 12165, 12166,  
 12167. Ac 2AÑ, 6CS.

SI2- Mtna. Tafada, 550m. Leg. Sventenius, 5-5-47. ORT 1957. Ac 7AR, 3BX. MEB UCM. MET CSIC.  
*Echium pininana* Webb & Berth. ( PN ):

PN1- La Palma: Ctra. a Roque de los Muchachos. Leg. J.Naranjo, 28-6-84. Ac 1AM, 7CR.

PN2- Los Sauces, 1000m. Leg. R.Febles, 8-8-85. Ac 5AP.

PN3- Cubo de la Galga, 750m. Leg. A.Santos, 1-5-73. ORT 1250. Ac 3BK.

*Echium wildpretii* H.W. Pearson ex Hook. fil. ( WL ):

WL1- Tenerife: El Sombrerito. Leg. Bramwell, 30-4-69. LPA 12282, 12284. Ac 1BZ. MEB UCM. MET  
 ULPGC.

WL2- Topo de la Grieta, 2100m. Leg. Bramwell, 2-11-68. LPA 12279, 12280, 12283. Ac 6AÑ, 2AR,  
 3BY. MEB UCM. MET CSIC.

WL3- Los Azulejos. Leg. Sventenius, 28-5-50. ORT 1951. Ac 7BE.

*subsp. trichosiphon* (Svent.) Bramwell ( WLT ):

WLT1- La Palma: Sobre el Paso, 1370m. Leg. Ortuño, 6-50. ORT 1952. Ac 4AR.

WLT2- Caldera de Taburiente. Leg. Sventenius, 11-7-44. ORT 25223. Ac 8BE.

#### 6- Sección AUBERIANA Bramwell

*Echium auberianum* Webb & Berth. ( AU ):

AU1- Tenerife: Las Cañadas. Leg. B.Navarro, 27-7-80. Ac 7AK.

AU2- Arenas Negras. Leg. A.Santos. ORT 27568. Ac 3BE.

AU3- 2200m. Leg. Bramwell, 30-5-69. LPA 11991, 11992, 11993. Ac 3BC, 7BX, 3CA'. MEB UCM.  
 MET CSIC, ULPGC. Mi-UCM.

#### 7- Sección GENTIANOIDEA Bramwell

*Echium gentianoides* Webb ex Coincy ( GE ):

GE1- La Palma: Cumbres. Leg. A.Santos, 26-6-72. LPA 12075. Ac 2AM.

GE2- Cumbres de Garafía, 1950m. Leg. A.Santos. ORT 1241. Ac 2BE, 6BX. MEB UCM. MET CSIC.

GE3- Garafía, Fuente Nueva, 2100m. Leg. Sventenius, 13-7-53. ORT 25207. Ac 4BC.

#### 8- Sección ECHIUM

*Echium lancerottense* Lems & Holzap. ( LAN ):

LAN1- Lanzarote: Famara, 400m. Leg. Bramwell, 14-5-69. LPA 12142, 12143, 12144. Ac 6AS.

LAN2- Volcán de la Corona, 400m. Leg. A.Marrero, 14-6-87. LPA 12141. Ac 4BM, 4BY. MEB UCM.  
 MET CSIC.

LAN3- Mirador del Río. Leg. A.Marrero, 25-3-88. LPA 16460, 16461, 16462. Ac 7CA'.

LAN4- Ermita de las Nieves, 500m. Leg. P.Maya, R.Febles, 11-7-86. LPA 12146, 12147. Ac  
 1BF.

*Echium bonnetii* Coincy ( BO ):

BO1- Gran Canaria: Bco. Arguineguín. Leg. Sventenius, 8-3-72. LPA 11996. Ac 2BH.

BO2- Andén Verde, 500m. Leg. Sventenius, 23-1-73. LPA 12006. AC 7BC.

BO3- Tenerife: Punta Teno, 150m. Leg. Bramwell, 13-2-69. LPA 12005. Ac 2BD, 7BZ. MEB  
UCM. MET CSIC.

BO4- Adeje, Bco. Seco, 600m. Leg. Bramwell, 10-3-69. LPA 11997. Ac 4BD.

BO5- Teno Bajo. Leg. Bramwell, 26-6-69. LPA 11998, 11999, 12000, 12001, 12002. Ac 3AV, 8BA.  
*var. fuerteventurae* (Lems & Holzap.) Bramwell ( BOF ):

BOF1- Fuerteventura: Volcán de la Oliva, 600m. Leg. Bramwell, 13-5-69. LPA 12007,  
12008, 12009. Ac 6AN.

BOF2- Betancuria. Leg. Bramwell, 10-5-69. LPA 12010. Ac 6BD.

*Echium plantagineum* L. ( PL ):

PL1- Gran Canaria: Las Arenillas. Leg. J.Pérez, 10-4-80. Ac 3AÑ.

PL2- Los Tilos. Leg. Sventenius, 28-2-72. LPA 12153, 12154, 12155, 12156. Ac 7BD, 2BY. MEB  
UCM. MET CSIC.

PL5- San Nicolás de Tolentino. Leg. Sventenius, 4-3-73. LPA 12151, 12152. Ac 8BC.

PL3- Tenerife: El Bailadero, 600m. Leg. Bramwell, 7-2-69. LPA 12158. Ac 3BD.

PL4- Buenavista, 180m. Bramwell, 13-2-69. LPA 12157, 12160, 16798. Ac 5BD.